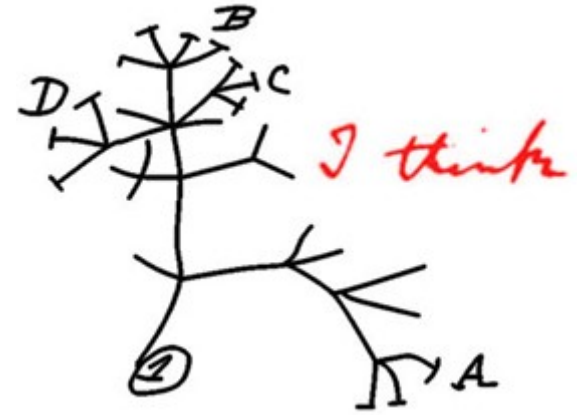


*Pinus longaeva*



Εξελικτική Βιολογία

## Life history traits

Αριστοτέλης Παπαγεωργίου, Τμ. ΜΒΓ ΔΠΘ, [aparage@mbg.duth.gr](mailto:aparage@mbg.duth.gr)

(A)



(B)

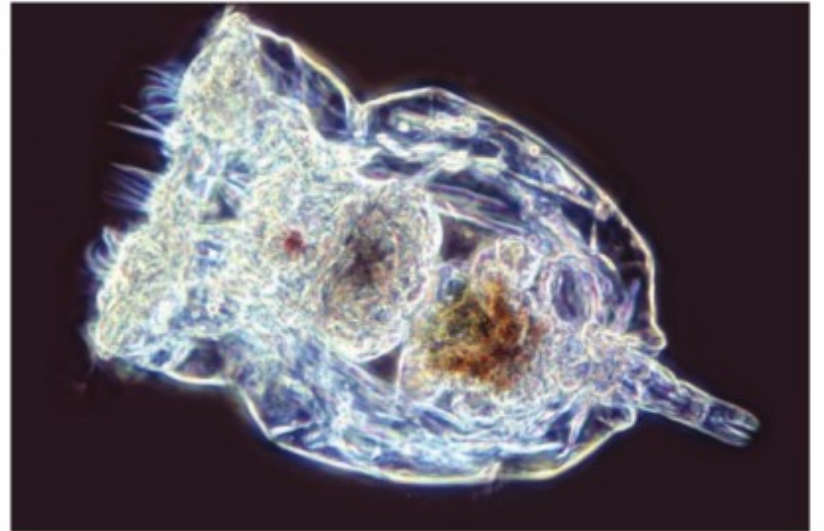


**FIGURE 11.1** Species vary greatly in life span. (A) Bristlecone pines (*Pinus longaeva*), surviving in the punishing environment of desert mountaintops in California, are among the oldest known individual organisms. (B) *Draba verna*, a member of the mustard family, is an annual plant that germinates in early spring, sets seed within a few months, and dies. (C) Asexually propagating corals may not age, and persist for thousands of years. (D) Some rotifers live for only a few weeks.

(C)



(D)



Οι οργανισμοί  
διαφέρουν πολύ  
στη διάρκεια  
που ζουν





Ποικιλότητα στη γονιμότητα (αριθμός απογόνων)

(A) Τα στρείδια απελευθερώνουν σύννεφα μικροσκοπικών ωαρίων και σπερματοζωαρίων

(B) Η καρύδα είναι ένας τεράστιος σπόρος και ο φοίνικας *Cocos nucifera* μπορεί να παράγει μόνο λίγους κάθε φορά

(C) Οι λεύκες (*Populus*) παράγουν εκατομμύρια μικροσκοπικούς σπόρους, με αφράτες τρίχες που επιτρέπουν τη διασπορά από τον άνεμο

(D) Ακτινογραφία ενός πτηνού *Apteryx* δείχνει ένα τεράστιο αυγό



# Εξέλιξη των χαρακτήρων της ζωής

- Η **διάρκεια ζωής** ενός οργανισμού συνδέεται με την αρμοστικότητα και εξελίχτηκε σαν χαρακτηριστικό μέσα από τη φυσική επιλογή
  - Το ίδιο και η **γονιμότητα**
- Μεγάλη ποικιλία εμφανίζεται και στη συχνότητα αναπαραγωγής και ωρίμανσης

- Οι άνθρωποι μπορούν και αναπαράγονται συνεχώς

- Τα φυτά *Agave* και κάποια είδη σολωμού (*Oncorhynchus*) αναπαράγονται μια φορά και μετά πεθαίνουν

- Η σεξουαλική ωρίμανση στη *Drosophila melanogaster* προκύπτει σε 10 μέρες από την επώαση των αυγών

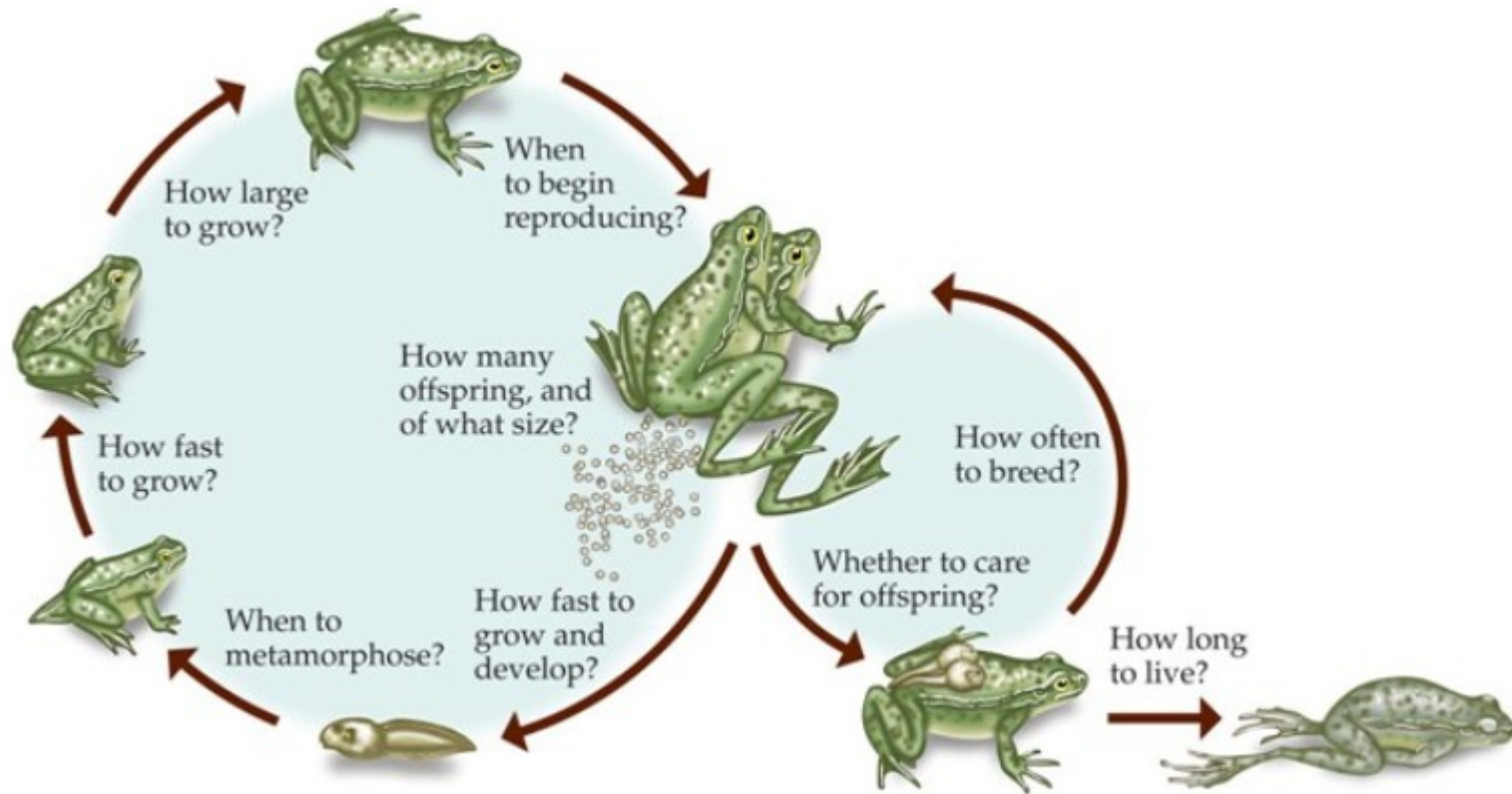
- Οι παρθενογενετικές αφίδες περιέχουν έμβρυα πριν γεννηθούν

- Κάποια είδη τζιτζίκων μένουν 13 ως 17 χρόνια στο έδαφος πριν εμφανιστούν, αναπαραχθούν και πεθάνουν μέσα σε ένα μήνα



# Χαρακτήρες ζωής (life traits) και θώκοι (niches)

- Δύο βασικοί παράγοντες που ορίζουν την αρμοστικότητα των οργανισμών
  - **Χαρακτήρες ζωής**
    - Οι χαρακτήρες που ελέγχουν τα ποσοστά επιβίωσης και αναπαραγωγής σε κάθε ηλικία
  - **Οικολογικοί θώκοι**
    - Το εύρος των συνθηκών, μέσα στο οποίο ζει ένας οργανισμός και αξιοποιεί τους πόρους που είναι διαθέσιμοι
- Υπάρχει μεγάλη ποικιλομορφία ανάμεσα στους οργανισμούς για τους παράγοντες αυτούς
- Οι χαρακτήρες ζωής συνδέονται στενά με τον οικολογικό θώκο του κάθε οργανισμού



ECOLOGY 3e, Figure 7.3  
© 2014 Sinauer Associates, Inc.

# Εξελικτική οικολογία

- Πώς εξελίχτηκαν οι οργανισμοί σχετικά με τους χαρακτήρες ζωής και τον οικολογικό θώκο που αξιοποιεί ο καθένας;
  - Πώς προέκυψε αυτή η εντυπωσιακή ποικιλότητα;
  - Ποιοι χαρακτήρες σχετίζονται με την αρμοστικότητα των οργανισμών και πώς τους διαμόρφωσε η φυσική επιλογή;
- **Εξελικτική οικολογία**
  - Η επιστήμη που εξετάζει τον τρόπο που η εξέλιξη διαμόρφωσε τις αλληλεπιδράσεις ανάμεσα στους οργανισμούς και το περιβάλλον τους

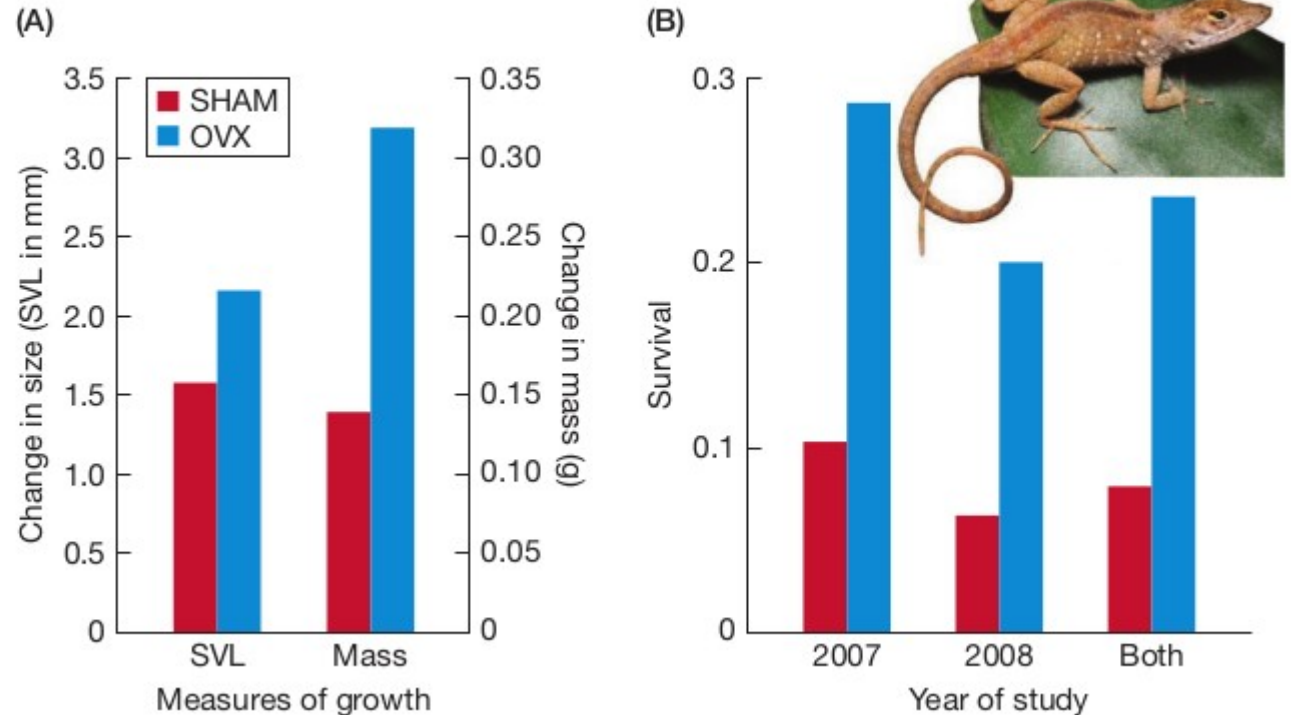
# Αντισταθμίσεις (**trade off**)

- Ένας οργανισμός συγκεντρώνει από το περιβάλλον του ένα συγκεκριμένο ποσό ενέργειας που το μοιράζει σε διάφορες λειτουργίες
  - Ειδικότερα στην επιβίωση, την ανάπτυξη και την αναπαραγωγή
- Αναμένουμε να υπάρχουν **αντισταθμίσεις** ανάμεσα στις λειτουργίες αυτές
  - Το προσαρμοστικό κέρδος για τη μία λειτουργία θα προκαλεί προσαρμοστική ζημία σε μια άλλη
- Η αντιστάθμιση ανάμεσα στην αναπαραγωγή και τις υπόλοιπες λειτουργίες του οργανισμού αναφέρεται ως **κόστος της αναπαραγωγής**



# Θηλυκά άτομα που δεν αναπαράγονται μεγαλώνουν και ζουν περισσότερο

**FIGURE 11.4** Evidence of the cost of reproduction. (A) Female *Anolis sagrei* from which ovaries were removed (OVX) grew larger and gained more weight than sham-operated (SHAM) females. SVL is the snout-to-vent length. (B) Over the 2-year study, the proportion of females that survived to the following year was higher for ovariectomized females (blue columns) than for sham-operated females (red columns), which produced eggs. Allocation to reproduction reduced females' growth and survival. (From [14].)



# Μεταλλάξεις και ηλικία



- Ας πάρουμε για παράδειγμα έναν πληθυσμό “οπόσουμ” (*Didelphis virginiana*), ενός ζώου που ζει λίγα χρόνια (2 το πολύ) και παράγει 7-8 απογόνους σε κάθε γέννα
- Μια βλαβερή μετάλλαξη που θα συμβεί σε μεγάλη ηλικία, δεν θα επηρεάσει την αρμοστικότητα ενός ατόμου, γιατί η πιθανότητα το ζώο να πεθάνει πριν φτάσει σε αυτήν την ηλικία είναι μεγάλη
  - Αντίθετα, μια βλαβερή μετάλλαξη σε νεαρή ηλικία θα μειώσει σημαντικά την αρμοστικότητα
- Το ίδιο συμβαίνει και με τις θετικές μεταλλάξεις αντίστοιχα
- Αν μια μετάλλαξη αυξάνει την αρμοστικότητα σε νεαρή ηλικία αλλά τη μειώνει σε μεγάλη ηλικία, η εξέλιξη θα την καθιερώσει

# Αντιστάθμιση και αριθμός απογόνων



- Το κόστος της αναπαραγωγής μπορεί να εξηγήσει την εξέλιξη των χαρακτήρων της ζωής
- Η εξέλιξη “**βελτιστοποιεί**” τον αριθμό των απογόνων που μπορούν να φτάσουν στην ωριμότητα
  - Μια μετάλλαξη που θα οδηγούσε τα οπόσουμ σε μεγαλύτερες γέννες θα απαιτούσε περισσότερους πόρους από την μητέρα, που θα αύξανε τον κίνδυνο του θανάτου των απογόνων (και της ίδιας της μητέρας)
  - Μια μετάλλαξη που θα οδηγούσε σε μικρότερες γέννες θα οδηγούσε σε λίγους υγιείς απογόνους, αλλά σε χαμηλή αρμοστικότητα για την μητέρα

# Αντιστάθμιση και γήρανση

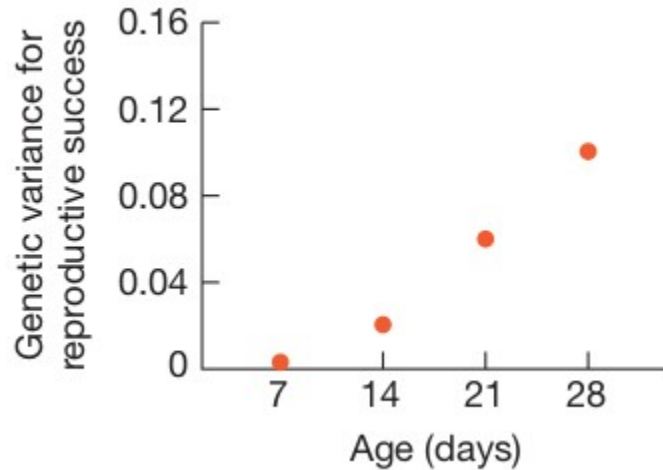
- Η φυσική επιλογή δεν ευνοεί την παράταση της ζωής μετά το τέλος της ηλικίας της αναπαραγωγής
  - Η αυξημένη επιβίωση και γονιμότητα στη νεαρή ηλικία έχει μεγαλύτερη επίδραση πάνω στην αρμοστικότητα
- Γήρανση: δύο ερμηνείες
  - Η **συσσώρευση των μεταλλάξεων** που μειώνουν τη βιωσιμότητα σε μεγαλύτερη ηλικία δεν μειώνει την αρμοστικότητα (αλλά φθίνει τον οργανισμό με την ηλικία)
  - Ο **ανταγωνιστικός πλειοτροπισμός** ευνοεί την αναπαραγωγή σε μικρή ηλικία και μειώνει τη βιωσιμότητα και τη γονιμότητα σε μεγαλύτερη ηλικία



# Ανταγωνιστικός πλειοτροπισμός

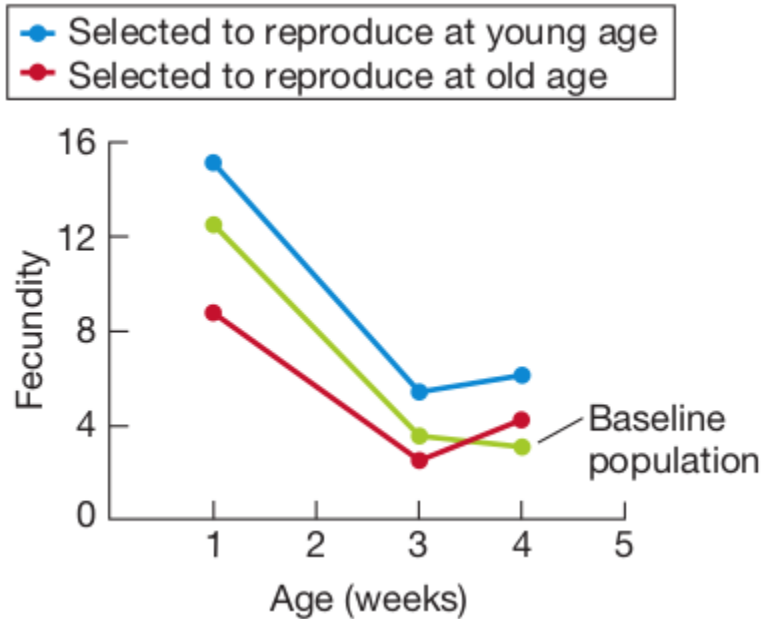
- Είναι το φαινόμενο, όπου μιας μετάλλαξη έχει αντίθετα αποτελέσματα στην αρμοστικότητα σε διαφορετικούς χαρακτήρες
  - π.χ. η μετάλλαξη *Ester1* που δίνει ανθεκτικότητα στα εντομοκτόνα στα κουνούπια της Γαλλικής Ριβιέρα, τα κάνει πιο αργά και ευάλωτα στη σύλληψη από αράχνες
  - Antagonistic pleiotropy

# Συσσώρευση μεταλλάξεων



Η γενετική διακύμανση (ποικιλότητα) για την αναπαραγωγική επιτυχία αυξάνεται με την ηλικία στην *Drosophila melanogaster*, σύμφωνα με την υπόθεση συσσώρευσης μεταλλάξεων

# Ανταγωνιστικός πλειοτροπισμός



Εργαστηριακοί πληθυσμοί *Drosophila* επιλέχθηκαν για αναπαραγωγή σε νεαρή ηλικία (με πολλαπλασιασμό απογόνων μόνο από νεαρούς γονείς) ή για αναπαραγωγή σε μεγαλύτερη ηλικία (με την ανάπτυξη μυγών μόνο από αυγά που γεννήθηκαν από ηλικιωμένα θηλυκά)

Οι μύγες που γεννήθηκαν από ηλικιωμένα θηλυκά γέννησαν λιγότερα αυγά όταν ήταν νεαρές (1 εβδομάδα μετά την ενηλικίωση), σε σχέση με τους μη επιλεγμένους βασικούς πληθυσμούς

Αυτή η επίδραση είναι σύμφωνη με την υπόθεση του ανταγωνιστικού πλειοτροπισμού

# Τα όρια της αυτο-επιδιόρθωσης

## The disposable soma theory



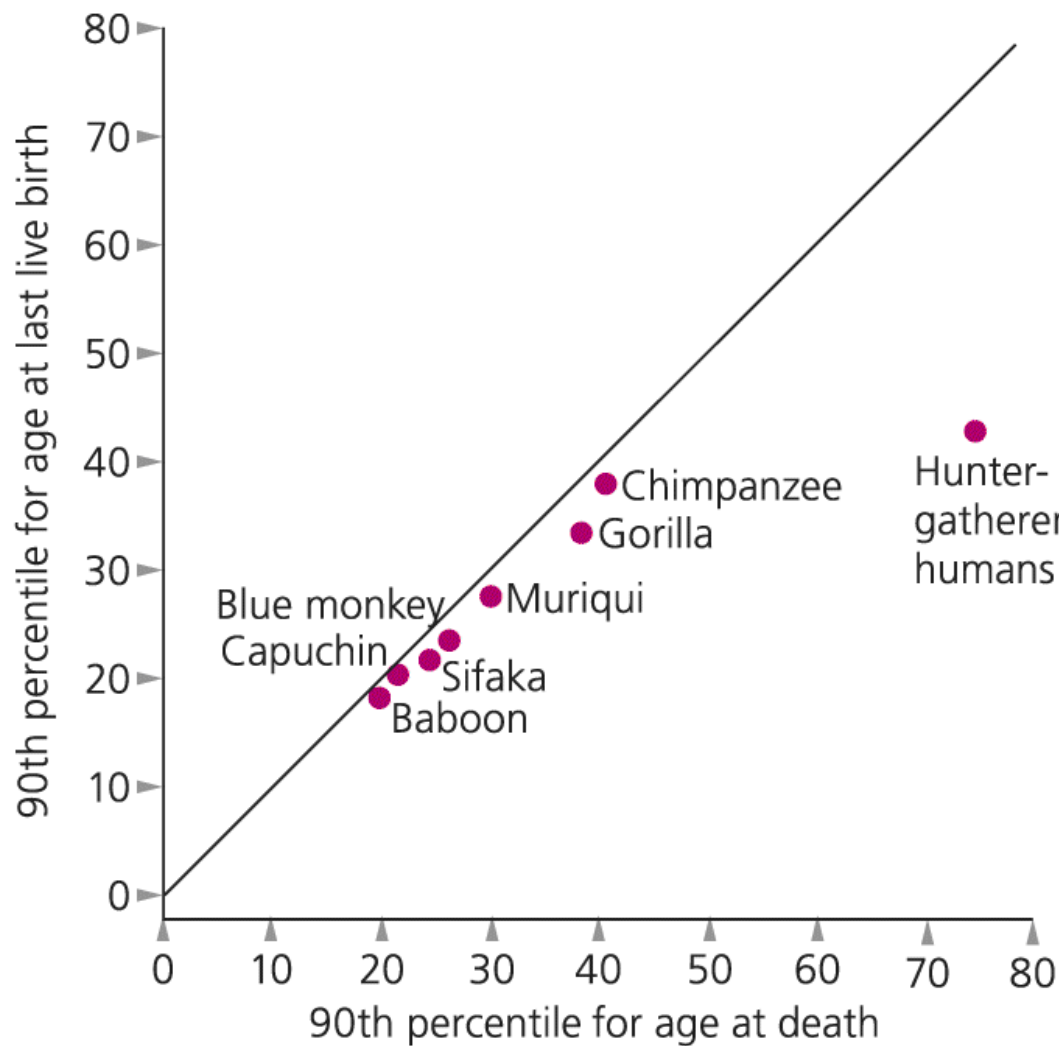
Thomas Kirkwood

Ο Kirkwood παρατήρησε πως ο οργανισμοί κάθε ηλικίας πρέπει να επιδιορθώνουν τα κύτταρά τους για να συνεχίσουν να ζουν, π.χ. να διορθώσουν λάθη της αντιγραφής του DNA, να αντικαταστήσουν ατελείς πρωτεΐνες, να παράγουν αντιοξειδωτικές προστατευτικές ενώσεις. Η διαδικασία αυτή απαιτεί ενέργεια και λειτουργεί **ανταγωνιστικά** προς την αναπαραγωγή.

90% των ποντικών πεθαίνουν την πρώτη χρονιά, άρα τα ποντίκια που επενδύουν στην επιδιόρθωση έχουν χαμηλή αρμοστικότητα, γιατί τα οφέλη της μακροζωίας θα φανούν μόνο στο 10% του πληθυσμού. Οπότε, η εξέλιξη οδηγεί τους οργανισμούς να έχουν λειτουργικούς μηχανισμούς επιδιόρθωσης μόνο όσο είναι αναπαραγωγικά ενεργοί.







Τα θηλυκά πρωτεύοντα δεν ζουν πολύ καιρό μετά τη γέννηση του τελευταίου απογόνου τους

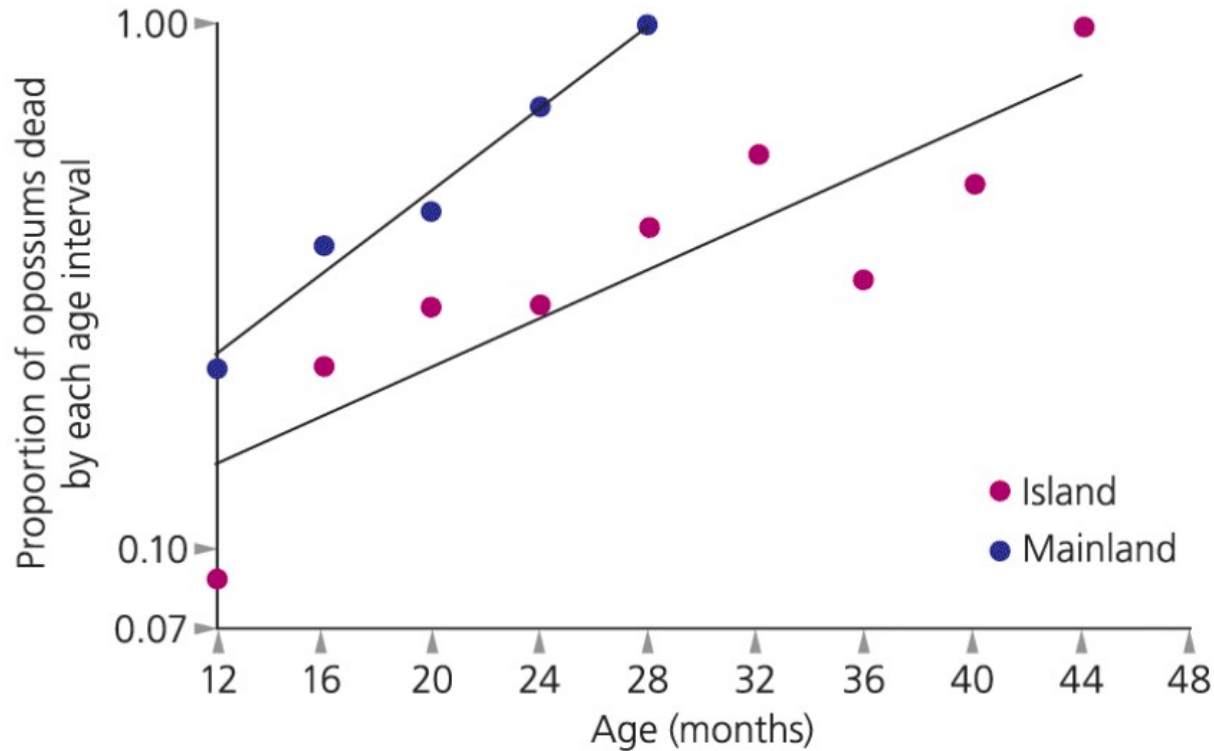
Οι άνθρωποι αποτελούν εξαίρεση

Data from Alberts et al. (2013)



## Comparison between Sapelo and mainland opossums

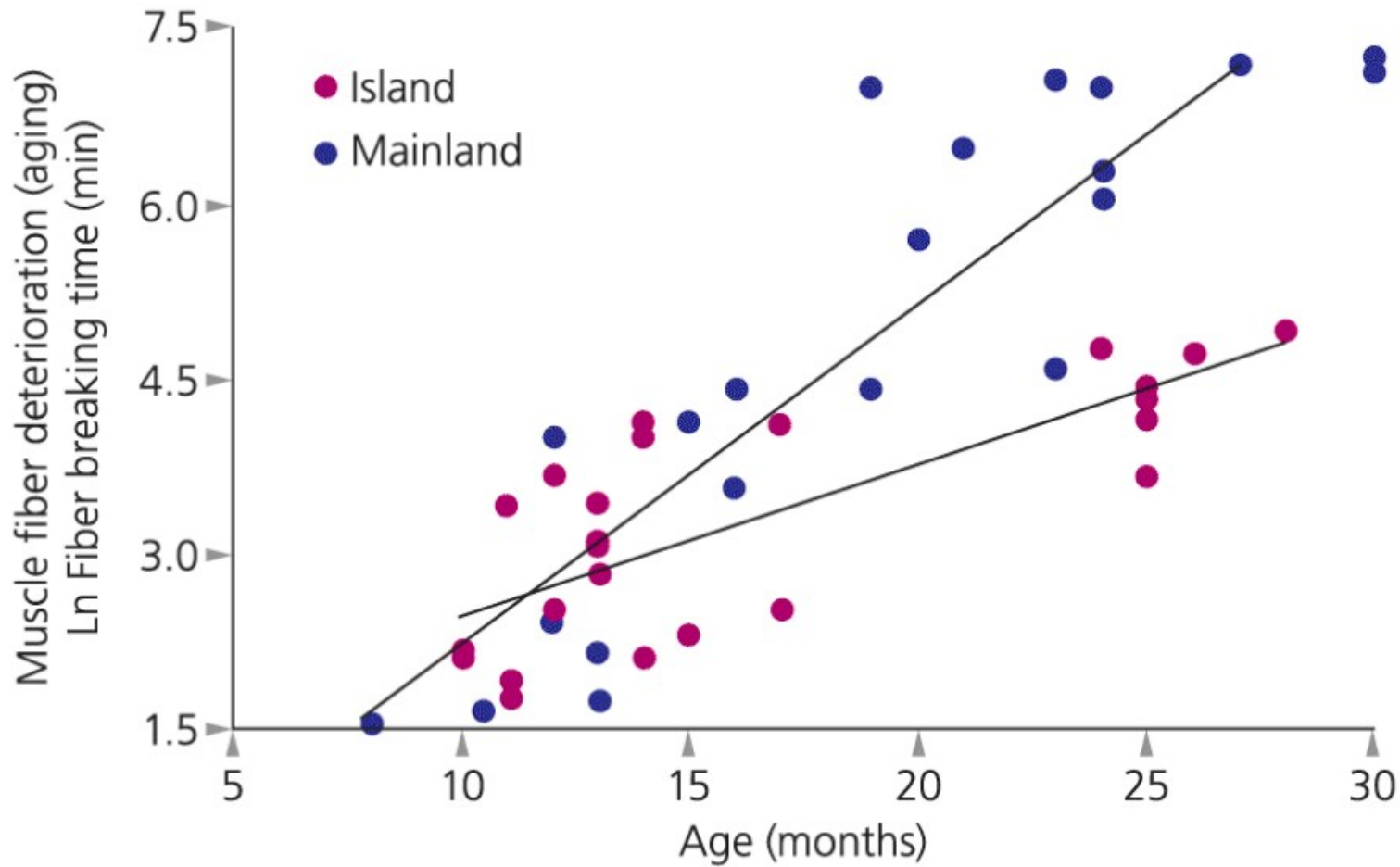
	Mainland	Island	P value
Longevity (mo)	20.0	24.5	0.002
Litter size (1st yr)	7.6	5.9	0.002



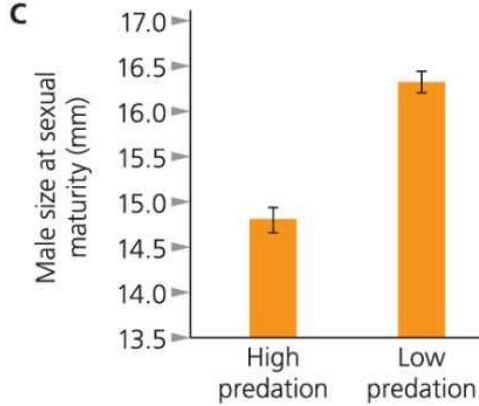
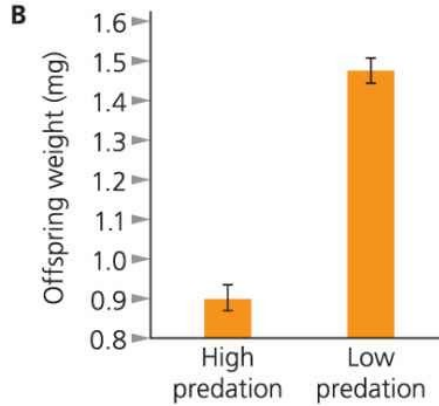
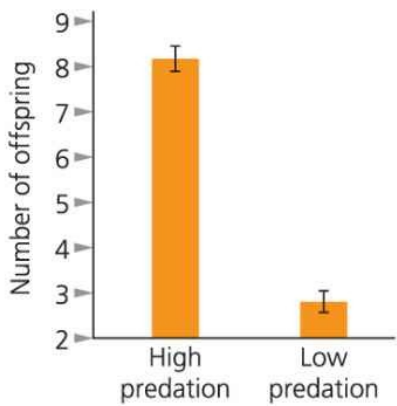
Τα οπόσουμ που ζουν στο νησί Sapelo δεν αντιμετωπίζουν θηρευτές, εδώ και πολλές γενιές

Τα νησιωτικά ζώα ζουν περισσότερο και γεννούν λιγότερα μικρά ανά γέννα

Αποτέλεσμα του πλειοτροπικού ανταγωνισμού: η πίεση της επιλογής για γονιμότητα σε μικρές ηλικίες είναι πιο ισχυρή στην στεριά

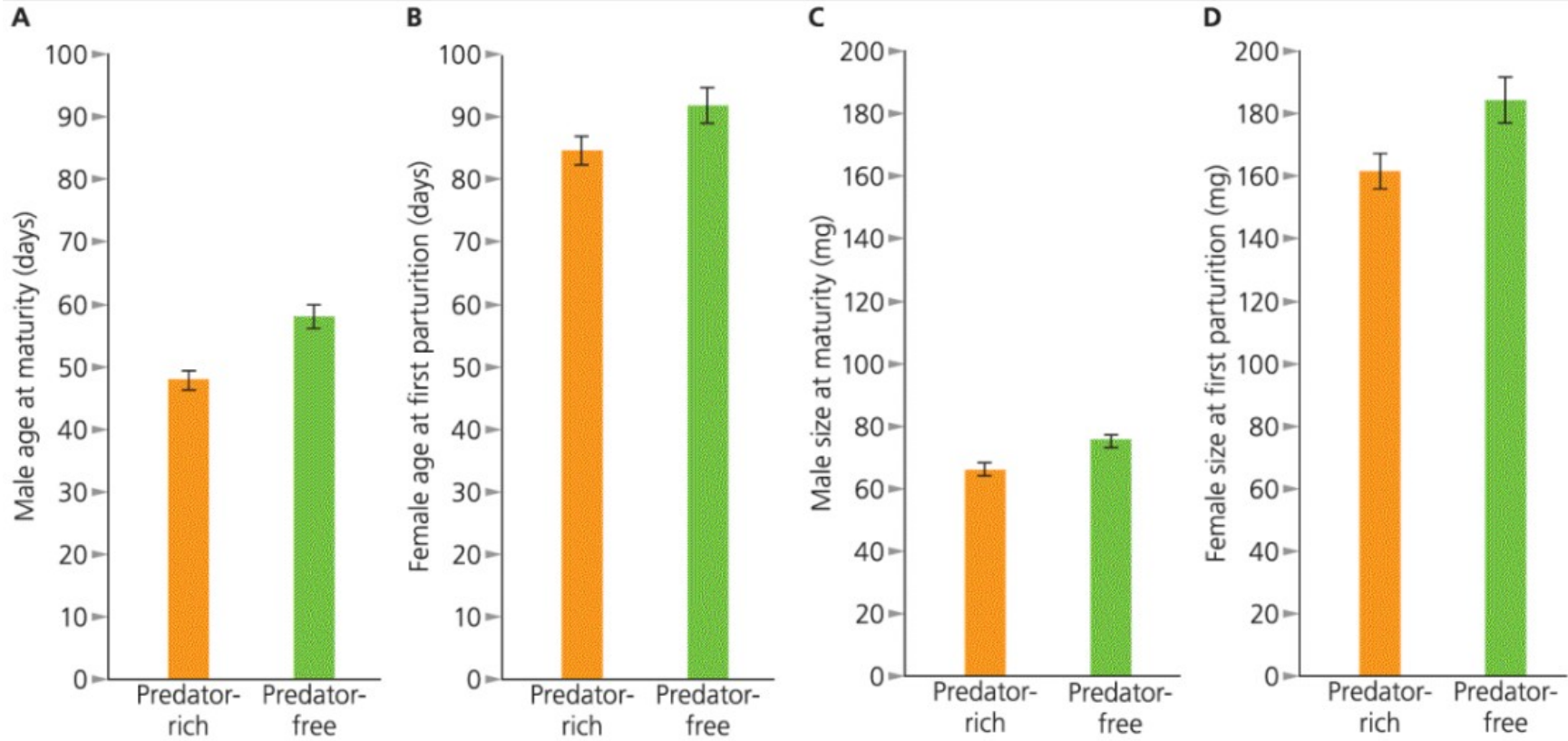


Τα ζώα που ζουν στην στεριά γερνούν πιο γρήγορα από ότι αυτά στο νησί



Τα ψάρια guppy που αντιμετώπισαν λίγους θηρευτές παράγαγαν λιγότερους **(A)** και μεγαλύτερους απογόνους **(B)** από τα guppy που απειλούνται από πολλά αρπακτικά. Τα guppies που είχαν λιγότερους θηρευτές έφτασαν σε μεγαλύτερα μεγέθη κατά την αναπαραγωγική ηλικία **(C)**.



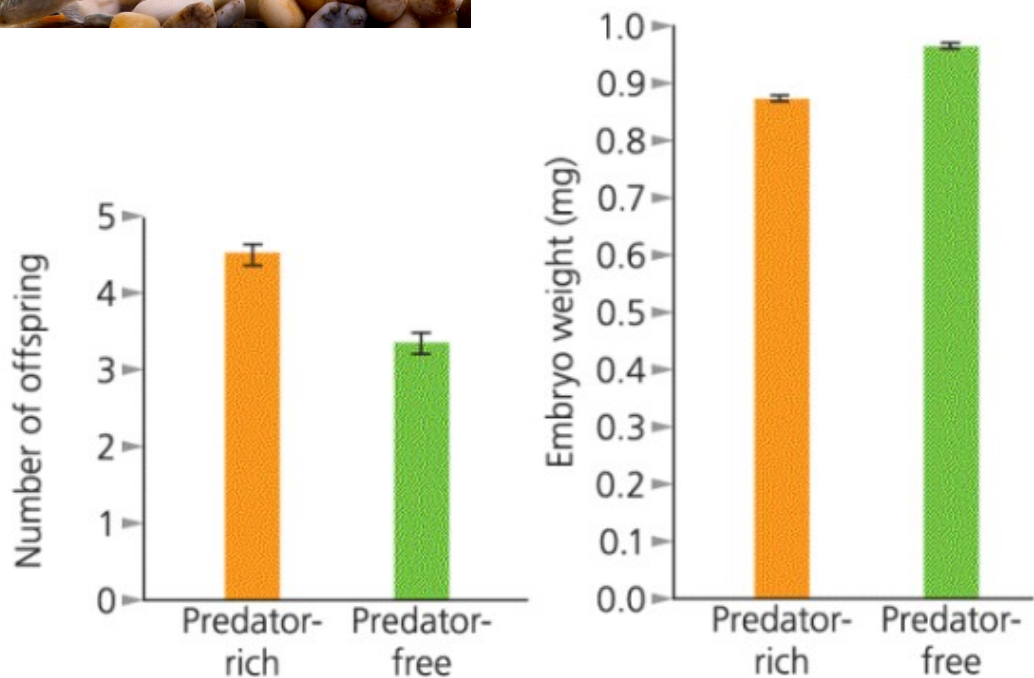


- Guppies from predator-rich streams
- Guppies moved to predator-free stream for 11 years





- Guppies from predator-rich streams
- Guppies moved to predator-free stream for 11 years



# Γονική φροντίδα



- Ένα από τα πιο σημαντικά χαρακτηριστικά της ζωής είναι η προσπάθεια που κάνουν οι γονείς για την ανατροφή των απογόνων τους
  - Υπάρχει όμως κόστος για τον γονέα: υψηλή δαπάνη ενέργειας, γέννηση λιγότερων απογόνων, λιγότερες ευκαιρίες αναπαραγωγής
- Αντισταθμίσεις: πότε συμφέρει η γονική φροντίδα;
  - Η γονική φροντίδα συμφέρει όταν η αύξηση της αρμοστικότητας του γονέα εξαιτίας της καλύτερης επιβίωσης του απογόνου ξεπερνά τη μείωση της αρμοστικότητας εξαιτίας του κόστους της φροντίδας
- Συνήθως το θηλυκό θα επενδύσει περισσότερο στη γονική φροντίδα, καθώς παράγει λιγότερους γαμέτες

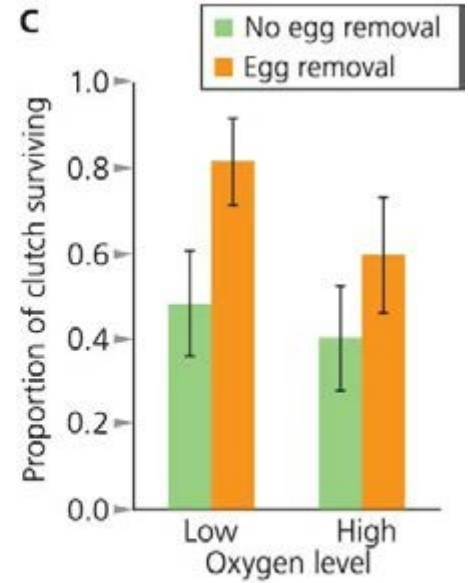
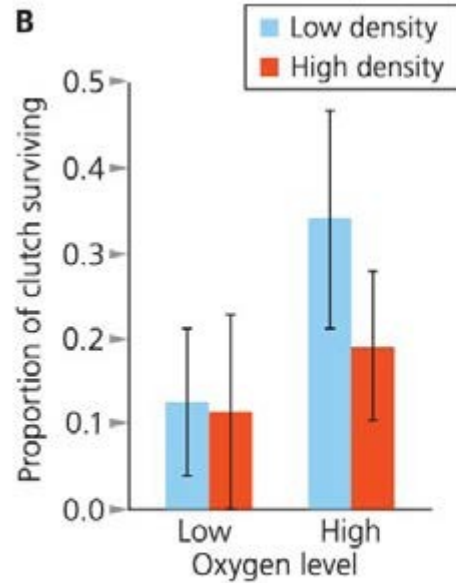
# Μείωση του ρίσκου της φροντίδας

- Η εξέλιξη δείχνει ότι η φυσική επιλογή θα ευνοήσει προσαρμογές που μειώνουν το κόστος και το ρίσκο της γονικής φροντίδας
  - Ρύθμιση του αριθμού των απογόνων
  - Ρύθμιση της αναλογίας των φύλων στους απογόνους
- Πχ, οι αποβολές στον άνθρωπο
  - 90% των εμβρύων με χρωμοσωμικές ασθένειες δεν γεννιούνται
  - 93% των εμβρύων με φυσιολογικά χρωμοσώματα ολοκληρώνουν την κύηση
- Δεν πρόκειται μόνο για αδυναμία του εμβρύου να αναπτυχθεί αλλά και για “φιλτράρισμα” των εμβρύων από το σώμα της γυναίκας
  - Προσαρμοστικά, οι αποβολές δεν αφήνουν τη γυναίκα να σπαταλά ενέργεια σε έναν απόγονο που δεν θα επιβιώσει έτσι και αλλιώς...





## *Pomatoschistus minutus*



Zimmer/Emlen, *Evolution: Making Sense of Life*, 3e, © 2020 W. H. Freeman and Company  
A: Cigdem Sean Cooper / Shutterstock.com

Τα αρσενικά **sand gobies** (A) προσαρμόζουν τον αριθμό των απογόνων τους τρώγοντας αυγά. Όταν η πυκνότητα των αυγών είναι μεγάλη, ή τα επίπεδα οξυγόνου χαμηλά, τότε μειώνουν τον αριθμό των αυγών που προσέχουν (B). Αυτές οι “ρυθμίσεις” αυξάνουν την αναλογία των απογόνων που επιβιώνουν (C). (Data from Klug et al. 2006)

# Αναλογία των φύλων στους απογόνους

- Η αναλογία των φύλων σε έναν πληθυσμό τείνει προς το 1:1 εξελικτικά
  - Κάτω από συγκεκριμένες συνθήκες, κάποιοι οργανισμοί αλλοιώνουν αυτήν την αναλογία
- Σε ένα πολύγυνο αναπαραγωγικό σύστημα, τα πιο ισχυρά αρσενικά αναπαράγονται με τα περισσότερα θηλυκά
  - Ένα θηλυκό που είναι σε καλή κατάσταση υγείας μπορεί να έχει περισσότερους γιούς και κόρες
    - Οι αρσενικοί απόγονοι που είναι σε καλή κατάσταση θα έχουν θετική επίδραση στην αρμοστικότητα της μητέρας τους, αφού έχουν καλές πιθανότητες να διασταυρωθούν με πολλά θηλυκά
  - Ένα θηλυκό σε κακή κατάσταση υγείας έχει συμφέρον να έχει κόρες, επειδή τα θηλυκά θα αναπαραχθούν σχεδόν σίγουρα
    - Μπορεί ένα θηλυκό να καθορίσει το φύλο των απογόνων του ανάλογα με τις συνθήκες;





Το πτηνό *Acrocephalus sechellensis* μπορεί και καθορίζει το φύλο του απογόνου που θα βγει από το αβγό. Τα αρσενικά μικρά φεύγουν γρήγορα από τη φωλιά, ενώ τα θηλυκά μικρά μένουν στη φωλιά και βοηθούν με το κλώσημα των αυγών.

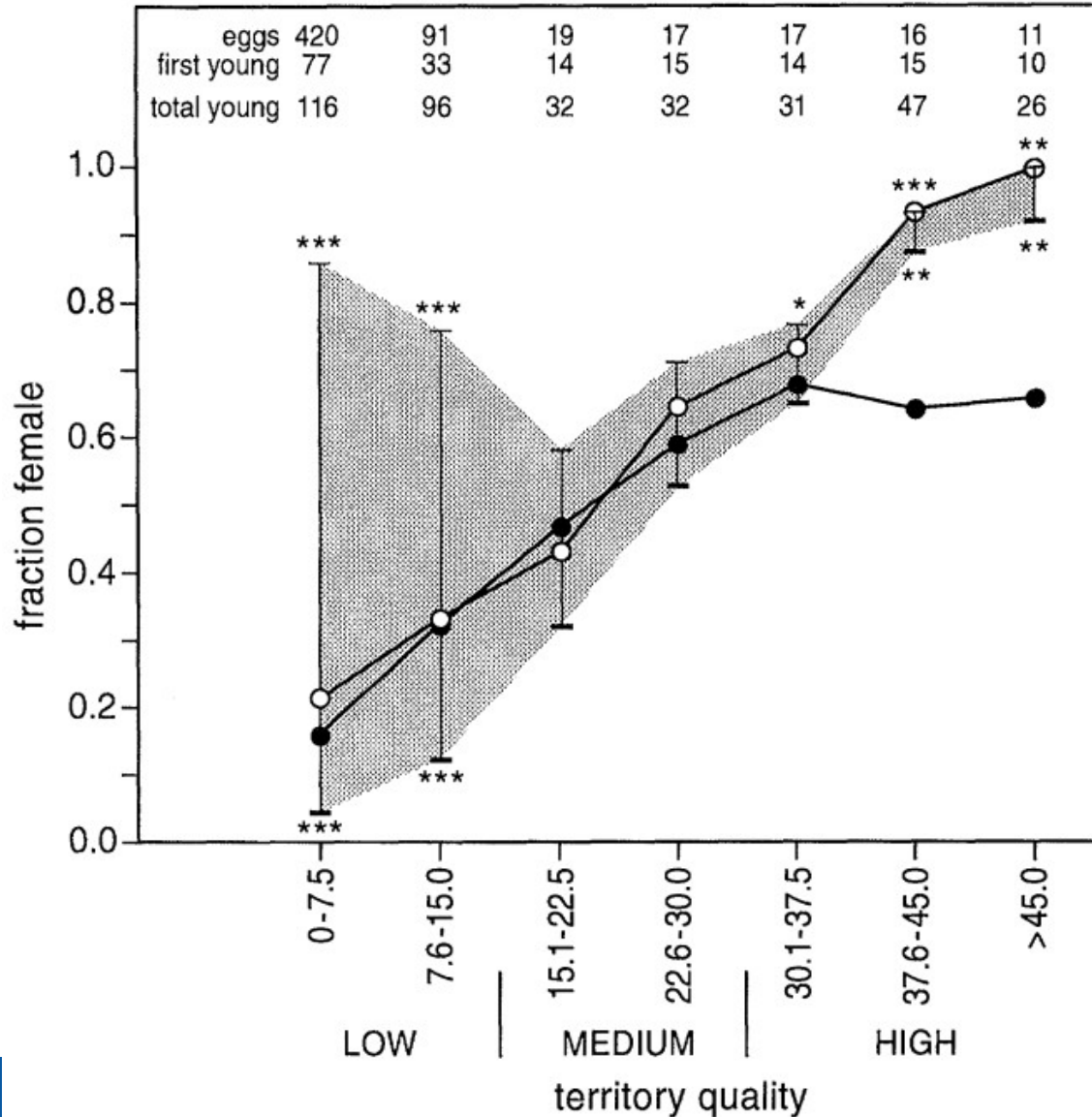
Ο Jan Komdeur και οι συνεργάτες του διαπίστωσαν ότι η αναλογία του φύλου των απογόνων καθορίζονταν από τη μητέρα, ανάλογα με τις συνθήκες του περιβάλλοντος.



Σε περιοχές φτωχές σε πόρους, εκκολάπτονταν κυρίως αρσενικά, ενώ σε περιοχές πλούσιες σε πόρους, θηλυκά μικρά.



Αυτό συνέβαινε κυρίως όταν δεν υπήρχε άλλος θηλυκός απόγονος στη φωλιά.





Howard Chew / iStock / Getty Images

Σε πολλά είδη ψαριών κοραλλιογενών υφάλων, τα άτομα αλλάζουν φύλο κατά τη διάρκεια της ζωής τους

Στο *Labroides dimidiatus*, τα μεγάλα αρσενικά παλεύουν για να προστατεύσουν τα χαρέμια των θηλυκών και μονοπωλούν τα ζευγαρώματα μέσα στο χαρέμι τους

Τα ψάρια αυτά ξεκινούν σαν **θηλυκά**, και αναπαράγονται όσο είναι νεαρά και μικρόσωμα.

Μόνο όταν ένα άτομο γίνει το μεγαλύτερο στην ομάδα του, θα αλλάξει από θηλυκό σε **αρσενικό** - δηλαδή, όταν τα οφέλη του να είναι αρσενικό υπερβούν αυτά του να είναι θηλυκό. Όταν αυτό το αρσενικό πεθάνει, το επόμενο μεγαλύτερο (θηλυκό) άτομο θα αλλάξει για να γίνει το νέο αρσενικό (Robertson 1972).

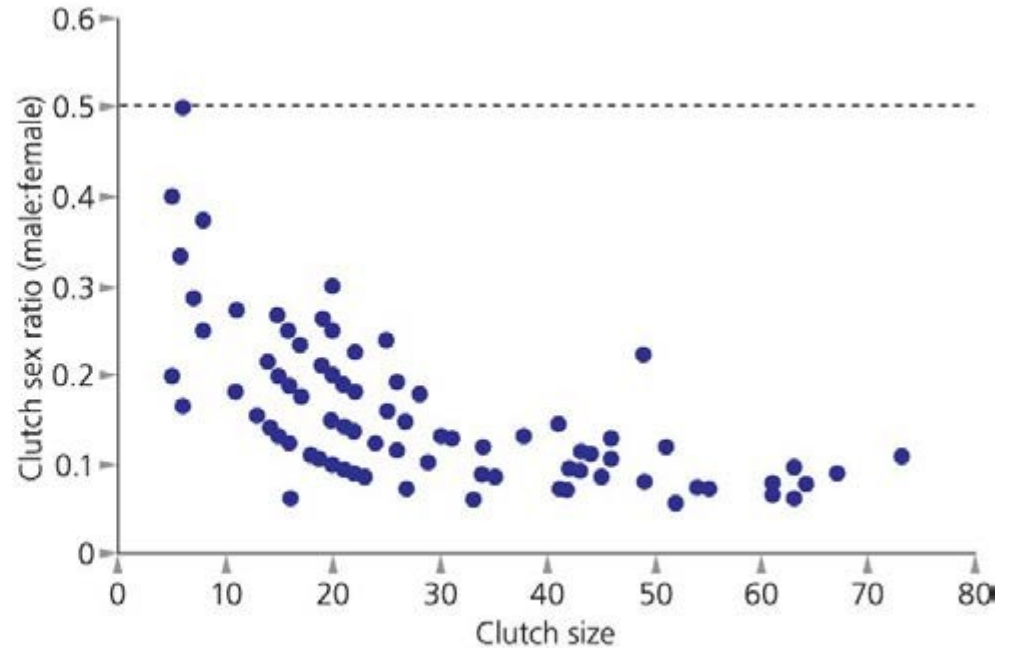


Σε κάποια κοινωνικά έντομα, τα μη γονιμοποιημένα ωάρια γίνονται απλοειδή αρσενικά και τα γονιμοποιημένα διπλοειδή θηλυκά, οπότε επιλέγοντας οι θηλυκές αν θα γονιμοποιήσουν ή όχι τα ωάρια τους καθορίζουν το φύλο του απογόνου. (B) Στη σφήκα *Liporrrhopalum tentacularis*, τα αρσενικά είναι πάντα λίγα, ακόμα και όταν τα θηλυκά είναι πάρα πολλά.

A



B



Zimmer/Emlen, *Evolution: Making Sense of Life*, 3e, © 2020 W. H. Freeman and Company

A: Robert F. Sisson / Getty Images

# Συγκρούσεις μεταξύ γονέων



Στο πτηνό *Remiz pendulinus* και οι δυο γονείς φροντίζουν τα αυγά στη φωλιά, αλλά ο αρσενικός προσπαθεί να φύγει από τη φωλιά μόλις εξασφαλιστεί η γέννα.

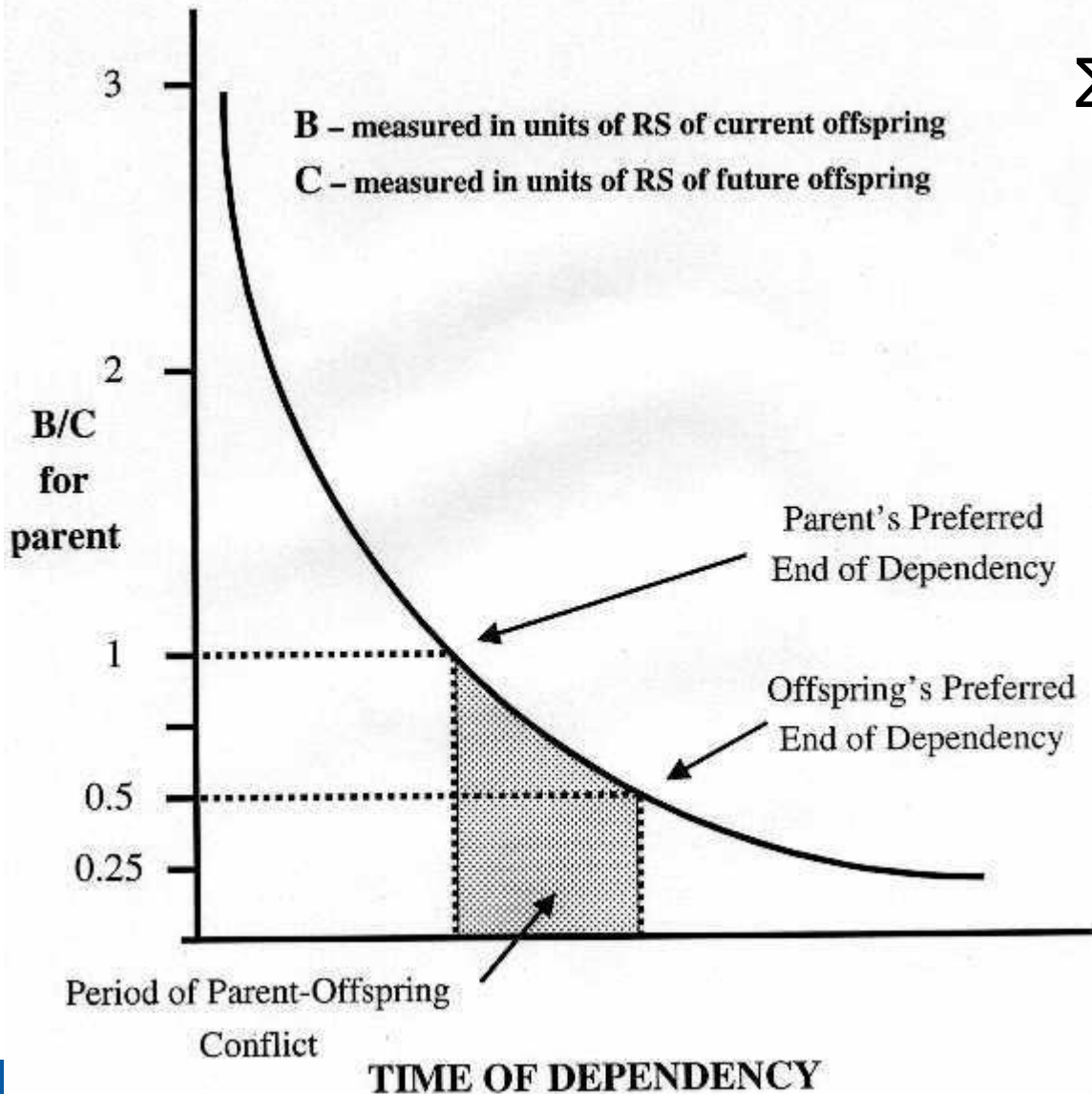
Η θηλυκιά κρύβει τα αυγά της και δεν αφήνει τον αρσενικό να μπει στην φωλιά για να μην διαπιστώσει ότι έχει ολοκληρωθεί η γέννα

# Συγκρούσεις ανάμεσα σε γονείς και απογόνους

Πόση επένδυση φροντίδας είναι η βέλτιστη;

Κάποια στιγμή οι γονείς πρέπει να σταματήσουν να επενδύουν στα παιδιά τους, προκειμένου να επενδύσουν σε μελλοντικούς απογόνους.

Από την άλλη για τους απογόνους είναι πλεονεκτικό να παρατείνουν όσο γίνεται την περίοδο φροντίδας από τους γονείς.





# Συνεξέλιξη

- Η μακροχρόνια εξελικτική «στοίχιση» μιας ομάδας οργανισμών με μία άλλη (Raven & Johnson)
  - Μια αμφίδρομη διαδικασία όπου κάποια χαρακτηριστικά ενός οργανισμού ελίσσονται ανταποκρινόμενα σε συγκεκριμένα χαρακτηριστικά ενός άλλου οργανισμού (Moore et al.)
- Για να συμβεί η συνεξέλιξη πρέπει:
  - Τα χαρακτηριστικά και στους δύο οργανισμούς να είναι κληρονομικά
  - Η ποικιλότητα των χαρακτηριστικών να είναι σε σταθερό πρότυπο (tandem)
  - Τα χαρακτηριστικά και η ποικιλομορφία τους να σχετίζονται για τους δύο οργανισμούς

# Γονιδιακή συνεξέλιξη

Τα φυτά yucca και οι πεταλούδες είναι αμοιβαία απαραίτητοι οργανισμοί, ο ένας στον άλλον.

Τα φυτά yucca επικονιάζονται αποκλειστικά από τη συγκεκριμένη πεταλούδα

Η πεταλούδα χρειάζεται τον καρπό του συγκεκριμένου φυτού για να τραφούν οι κάμπιες της



# Εξειδικευμένη συνεξέλιξη

Η πεταλούδα μονάρχη είναι τοξική για τα πουλιά και έτσι προστατεύεται από τη θήρευση

Η πεταλούδα Viceroy δεν είναι τοξική από τους θηρευτές, αλλά «μιμείται» το χρωματισμό της πεταλούδας μονάρχη και έτσι αποφεύγει και αυτή τη θήρευση



# Συνεξέλιξη στην έρημο

Το παράσιτο *Tristerix aphyllus* ζει πάνω στους κάκτους της ερήμου στη Χιλή

Για να αποφύγουν τον παρασιτισμό, οι κάκτοι αναπτύσσουν πολύ μεγάλα αγκάθια

Το παρασιτικό φυτό *Tristerix aphyllus* αναπτύσσει αντίστοιχα πολύ μακρὰ στελέχη για να μπορεί να έχει πρόσβαση στον κάκτο





# Συνεξέλιξη σε αλληλουχία

J2858

Τα φυτά του γένους *Eriogonum* έχουν μεγάλη ποικιλομορφία σε είδη

Οι πεταλούδες του γένους *Eurhilotes* χωρίζονται σε πολλά είδη που τρέφονται από συγκεκριμένα είδη *Eriogonum* αποκλειστικά

Οι πεταλούδες εξαρτώνται απόλυτα από τα φυτά αλλά όχι το αντίστροφο



© 2011 Tom Edell

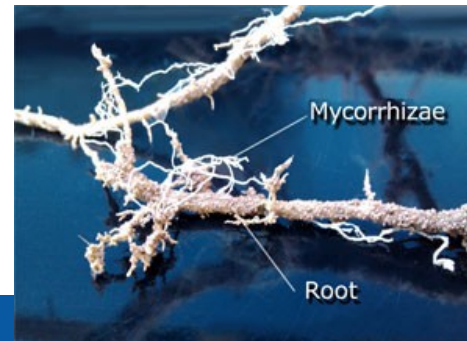
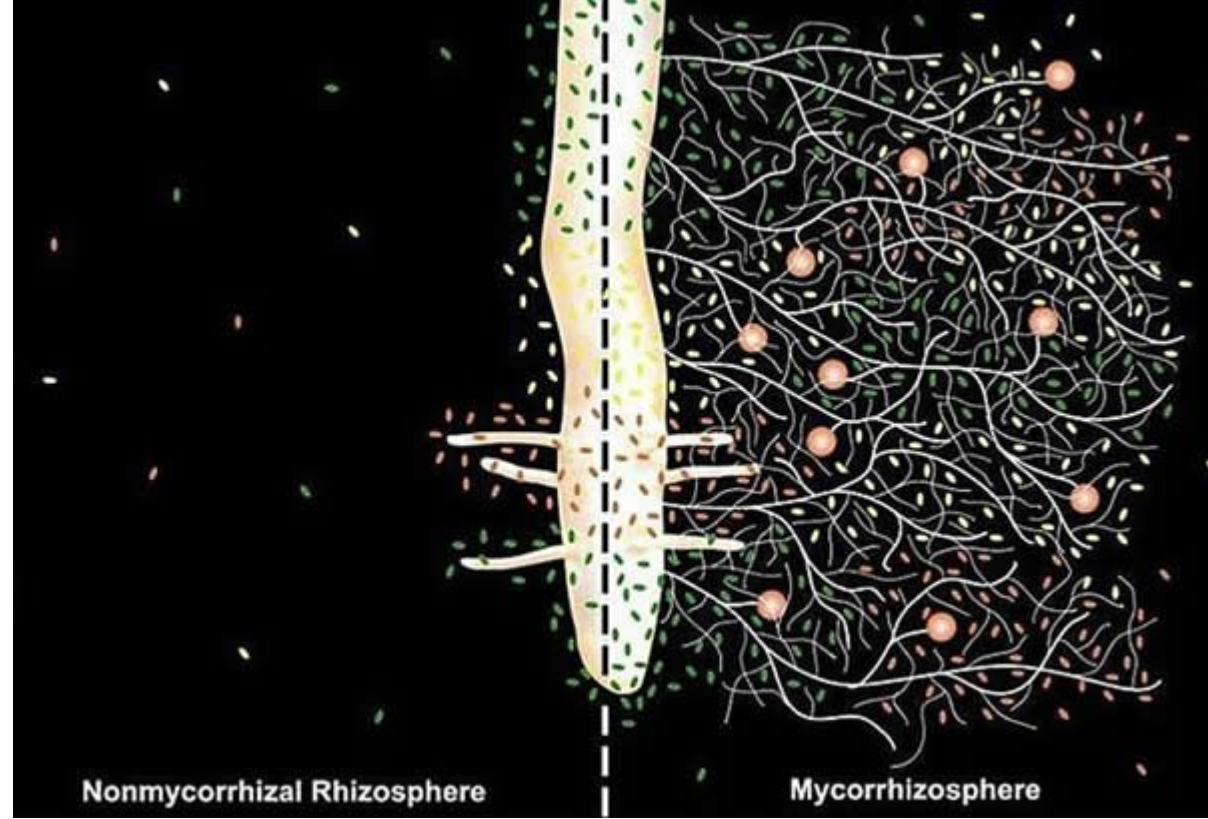
# Συμβίωση

Η **μυκόριζα** αποτελεί ειδικό συμβιωτικό πρότυπο ανάμεσα σε ρίζες φυτών και μύκητες, πολύ σημαντικό στοιχείο για την οικολογία και τη χημεία του εδάφους

Οι μύκητες αποικούν τα ριζικά κύτταρα (είτε μέσα σε αυτά ή ανάμεσα από αυτά)

Ο μύκητας αποκτά πρόσβαση σε υδατάνθρακες και το φυτό εκμεταλλεύεται το άζωτο που δεσμεύει ο μύκητας

Η σχέση δεν είναι πάντα επωφελής και για τα δύο μέρη





# Συμβίωση κοραλλιών και φυκών *Symbiodinium*

Εδώ και 200 εκ. χρόνια, τα κοράλλια παρέχουν καταφύγιο και CO<sub>2</sub> στα φύκη, ενώ εκείνα δίνουν τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης για τροφή στα κοράλλια

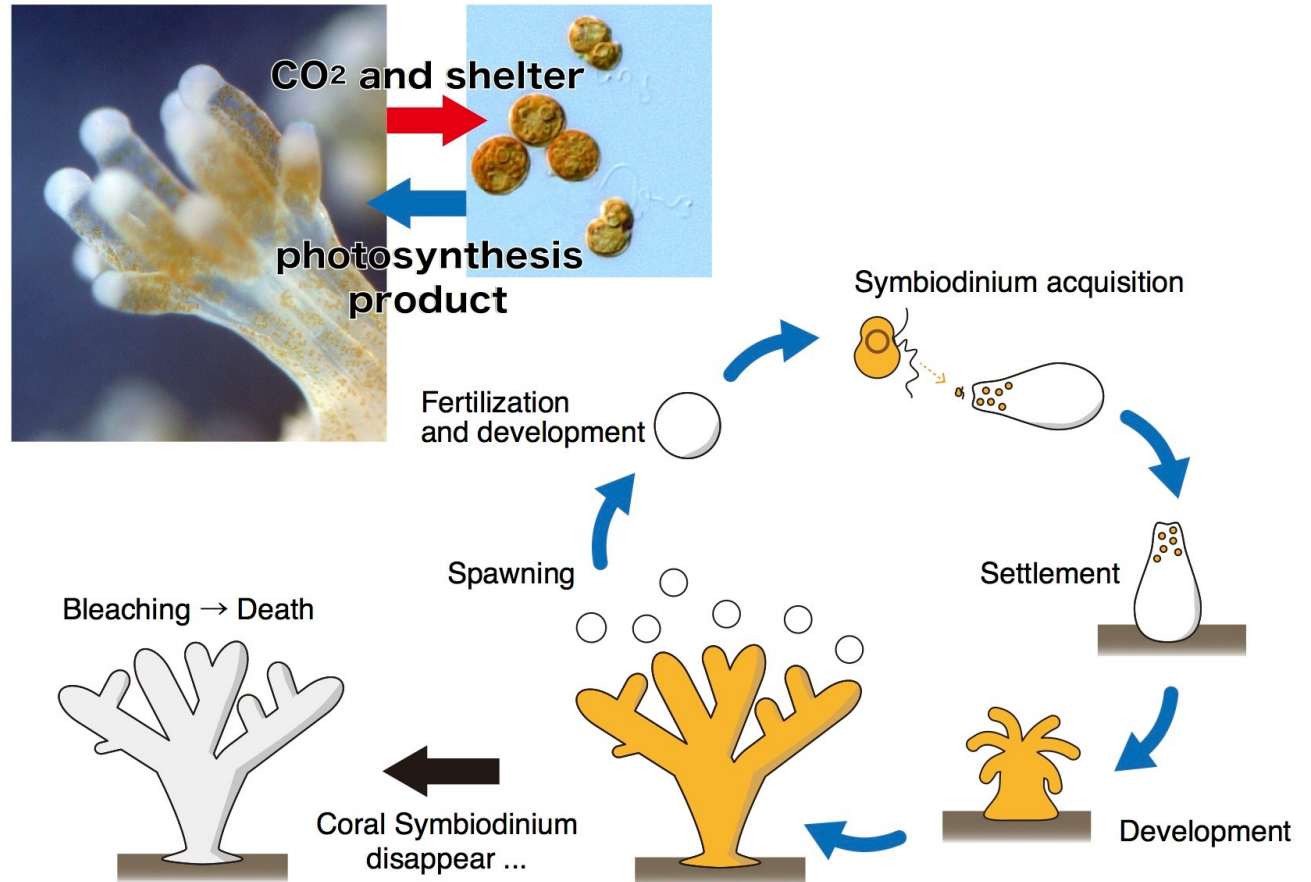


Figure 2. A symbiotic relationship between corals and Symbiodinium

**Thank you**

