

**ΕΘΝΙΚΟ ΚΑΙ ΚΑΠΟΔΙΣΤΡΙΑΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ**  
**ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΓΕΩΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ**  
**ΤΟΜΕΑΣ ΙΣΤΟΡΙΚΗΣ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ-ΠΑΛΑΙΟΝΤΟΛΟΓΙΑΣ**

# **ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗ ΠΑΛΑΙΟΝΤΟΛΟΓΙΑ**

**ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ**

**ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗΣ ΑΛΛΑΓΗΣ**

**ΠΡΟΤΥΠΑ ΡΥΘΜΟΥ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗΣ ΑΛΛΑΓΗΣ**

**ΠΡΟΤΥΠΑ ΦΥΣΙΚΗΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ**

**Δρ Σωκράτης Ρουσιάκης**

**Επίκουρος Καθηγητής**

# ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ (SPECIATION)

## Η έννοια του είδους

Το είδος αποτελεί τη **σημαντικότερη** και **υποχρεωτική** κατηγορία ταξινόμησης.

Εντούτοις, η έννοια του είδους αποτελεί ένα από τα μεγαλύτερα προβλήματα των βιολόγων και παλαιοντολόγων και παραμένει μέχρι σήμερα άλυτο (“**The Species Problem**”).

Δεν υπάρχει ένας ορισμός του είδους αλλά πολλοί (“**Species Concepts**”) ανάλογα με τα κριτήρια που χρησιμοποιεί κάθε ταξινομολογός.

Οι δύο βασικότερες έννοιες του είδους είναι το **βιολογικό είδος** (“**Biological Species Concept**”) και το **εξελικτικό ή παλαιοντολογικό είδος** (“**Evolutionary Species Concept**”).

# ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ (SPECIATION)

## Η έννοια του βιολογικού είδους

**Βιολογικό είδος (Biological Species Concept, BSC):** Ένα είδος είναι διασταυρούμενες ή δυνητικά διασταυρούμενες ομάδες φυσικών πληθυσμών που είναι αναπαραγωγικά απομονωμένες από άλλες παρόμοιες ομάδες. (Ο ορισμός αυτός, που έχει ευρύτατη χρήση, διατυπώθηκε από τον Ernst Mayr το 1942)

### Παρατηρήσεις – Προβλήματα

Η λέξη «δυνητικά» υποδηλώνει ότι ακόμη και αν κάποια μέλη ενός πληθυσμού ζουν σε διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές από κάποια άλλα, άρα δεν είναι δυνατό να ζευγαρώσουν με αυτά, δεν πρέπει να εντάσσονται σε διαφορετικό είδος εφόσον αν έρθουν σε εγγύτητα αναμένεται να διασταυρωθούν. Η λέξη «φυσικός» επίσης έχει ιδιαίτερη σημασία γιατί μόνο στη φύση η ανταλλαγή γονιδίων μεταξύ ατόμων διαφορετικών πληθυσμών επηρεάζει την εξελικτική διαδικασία.

Αυτή η έννοια του είδους δεν έχει εφαρμογή σε αγενώς αναπαραγόμενους οργανισμούς. Επίσης δεν είναι εφαρμόσιμη στα απολιθώματα.

Επιπλέον, πολλά θέματα σχετικά με τον υβριδισμό δεν εξηγούνται επαρκώς από αυτόν τον ορισμό. Οι μηχανισμοί αναπαραγωγικής απομόνωσης εξελίσσονται σε μακρύ χρονικό διάστημα. Έτσι, για κάποιον χρόνο μετά την αρχική απόκλιση, κάποια τάξα που μέσω απομόνωσης έχουν γίνει μορφολογικά, οικολογικά και ηθολογικά διαφορετικά έτσι ώστε να μπορούσαν να θεωρηθούν διακριτά είδη, πρακτικά είναι δυνατό να διασταυρώνονται με αρχικούς πληθυσμούς και να υπάρχει ανταλλαγή γενετικού υλικού (υβριδισμός).

# ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ (SPECIATION)

## Η έννοια του εξελικτικού ή παλαιοντολογικού είδους

**Εξελικτικό είδος (Evolutionary Species Concept, ESC):** Ένα εξελικτικό είδος είναι μία γενεαλογική σειρά (μία προγονική-απογονική αλληλουχία πληθυσμών) που εξελίσσεται ανεξάρτητα από άλλες και έχει το δικό της μοναδικό εξελικτικό ρόλο και τις δικές της εξελικτικές τάσεις. (Ο ορισμός αυτός διατυπώθηκε από τον George Gaylord Simpson το 1961)

### Παρατηρήσεις - Προβλήματα

Ο ορισμός αυτός δίνει βαρύτητα στην παράμετρο του χρόνου η οποία είναι πολύ σημαντική για τον παλαιοντολόγο.

Ο καθορισμός του είδους βασίζεται κυρίως στη μορφολογία των οργανισμών (των απολιθωμάτων τους).

Σύμφωνα με τους πολλούς ταξινομους, ο ορισμός αυτός είναι ο ορισμός μιας φυλογενετικής γραμμής και όχι ο ορισμός ενός είδους.

# ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ (SPECIATION)

Ειδογένεση είναι ο μηχανισμός πολλαπλασιασμού των ειδών. Είναι δηλαδή η εξελικτική διαδικασία μέσω της οποίας από ένα είδος (**πατρικό είδος**) προκύπτουν καινούργια είδη (**θυγατρικά είδη** ή **επιγονικά είδη**). Απαραίτητη προϋπόθεση είναι η δημιουργία γενετικών αναπαραγωγικών φραγμών (δηλαδή μηχανισμών αναπαραγωγικής απομόνωσης) που εμποδίζουν την ανταλλαγή γονιδίων μεταξύ πληθυσμών.

## Μηχανισμοί ειδογένεσης

**A) Αλλοπάτρια ή γεωγραφική ειδογένεση (allopatric or geographic speciation)**

**B) Παραπάτρια ειδογένεση (parapatric speciation)**

**Γ) Συμπάτρια ειδογένεση (sympatric speciation)**

**Δ) Στιγμιαία ειδογένεση (instantaneous speciation)**

**Παρατηρήσεις:** Η ειδογένεση περιλαμβάνει στάδια που πραγματοποιούνται πολύ γρήγορα και μπορούμε να τα παρατηρήσουμε άμεσα, αλλά η συνολική διαδικασία είναι χρονικά πολύ μεγάλη για να είναι παρατηρήσιμη από τους επιστήμονες. Αντιθέτως, η ειδογένεση συνήθως είναι πολύ γρήγορη για να καταγραφεί πλήρως στο αρχείο των απολιθωμάτων.

Η αλλοπάτρια, η παραπάτρια και η συμπάτρια ειδογένεση αποτελούν ένα συνεχές. Διαφέρουν στο βαθμό που η αρχική μείωση ανταλλαγής γενετικού υλικού οφείλεται σε εξωγενείς (γεωγραφικούς) παράγοντες (αλλοπάτρια και παραπάτρια ειδογένεση) ή από αλλαγές στα βιολογικά χαρακτηριστικά των ίδιων των οργανισμών (συμπάτρια ειδογένεση).

# ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ (SPECIATION)

## A) Αλλοπάτρια ειδογένεση

Αλλοπάτρια ειδογένεση είναι η εξέλιξη γενετικών αναπαραγωγικών φραγμών μεταξύ πληθυσμών λόγω φυσικών γεωγραφικών εμποδίων, λίμνες, θάλασσα, ποτάμια, βουνά, ή και ακατάλληλα προς διαβίωση περιβάλλοντα.

Τέτοια φυσικά εμπόδια μειώνουν τη ροή γενετικού υλικού μεταξύ των πληθυσμών, έτσι ώστε αυτοί τελικά να διαφοροποιηθούν γενετικά σε σχέση με τον αρχικό πληθυσμό.

Συνήθως διακρίνονται δύο τύποι αλλοπάτριας ειδογένεσης:

**A1) Η διχοπάτρια ή βικαριανιστική ειδογένεση (dichopatric or vicariant speciation)**

**A2) Η περιπάτρια ειδογένεση (peripatric speciation)**

**Παρατήρηση:** Η αλλοπάτρια ειδογένεση είναι ευρύτερα αποδεκτό πως αποτελεί τον σημαντικότερο μηχανισμό ειδογένεσης, ειδικότερα στα ζώα.

# ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ (SPECIATION)

## A) Αλλοπάτρια ειδογένεση

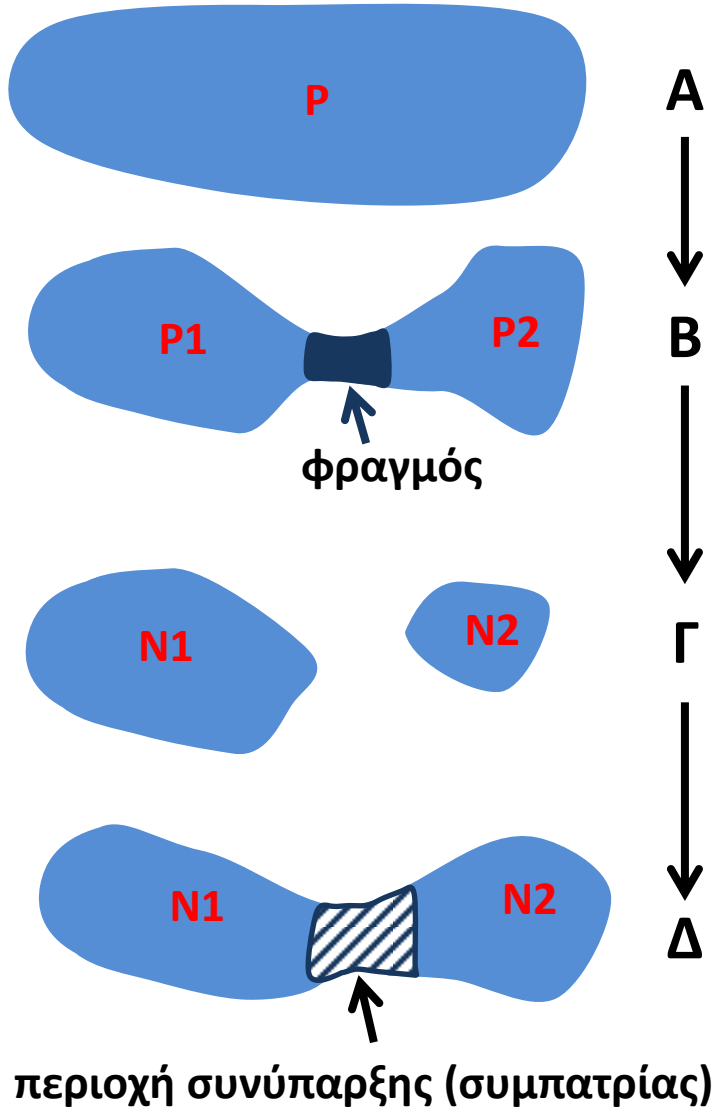
### A1) Διχοπάτρια ειδογένεση

Στη διχοπάτρια ειδογένεση η απομόνωση προκαλείται όταν αναπτύσσεται κάποιος γεωγραφικός φραγμός εντός των ορίων της αρχικής εξάπλωσης ενός πληθυσμού. Ένα νέο είδος μπορεί να εξελιχθεί από έναν πληθυσμό κάποιου αρχικού (πατρικού) είδους όταν, λόγω γεωγραφικών εμποδίων, απομονωθεί κάποιο τμήμα του έτσι ώστε να μην υπάρχει ανταλλαγή γενετικού υλικού με τον αρχικό πληθυσμό.

# ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ (SPECIATION)

## A) Αλλοπάτρια ειδογένεση

### A1) Διχοπάτρια ή βικαριανιστική ειδογένεση



**A:** Αρχικός πληθυσμός του είδους P (πατρικό είδος).

**B:** Δημιουργία γεωγραφικού φραγμού που διαιρεί τον αρχικό πληθυσμό σε δύο διακριτούς πληθυσμούς (P1-P2). Οι νέοι αυτοί πληθυσμοί προσαρμόζονται σε νέα περιβάλλοντα και αρχίζουν να αναπτύσσουν αναπαραγωγική απομόνωση.

**Γ:** Εδραίωση αναπαραγωγικής απομόνωσης. Οι πληθυσμοί P1 και P2 εξελίσσονται στα νέα είδη N1 και N2.

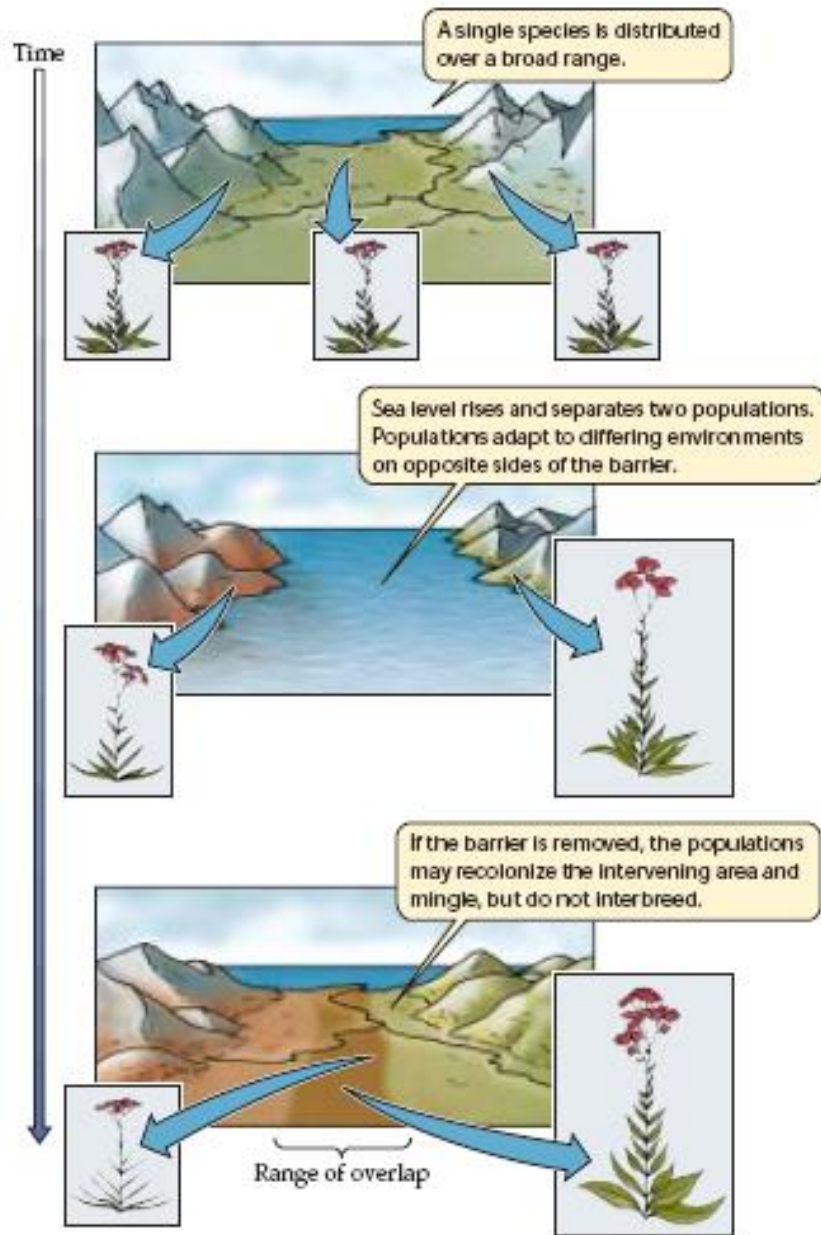
**Δ:** Αν ο φραγμός εκλείψει, τα νέα είδη N1 και N2 μπορεί να επανεπικοινωνήσουν την περιοχή αυτή (στην οποία θα είναι συμπάτρια) αλλά δεν διασταυρώνονται μεταξύ τους γιατί οι απομονωτικοί αναπαραγωγικοί μηχανισμοί που εξέλιξαν δεν το επιτρέπουν.

**P:** Αρχικός πληθυσμός του είδους P

**P1-P2:** Θυγατρικοί πληθυσμοί του είδους P (αρχόμενα είδη ή είδη εν τη γενέσει)

**N1-N2:** Νέα είδη





**24.4 Allopatric Speciation** Allopatric speciation may result when a population is divided into two separate populations by a physical barrier, such as rising sea levels.

# ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ (SPECIATION)

## A) Αλλοπάτρια ειδογένεση

### A2) Περιπάτρια ειδογένεση (το φαινόμενο του ιδρυτή)

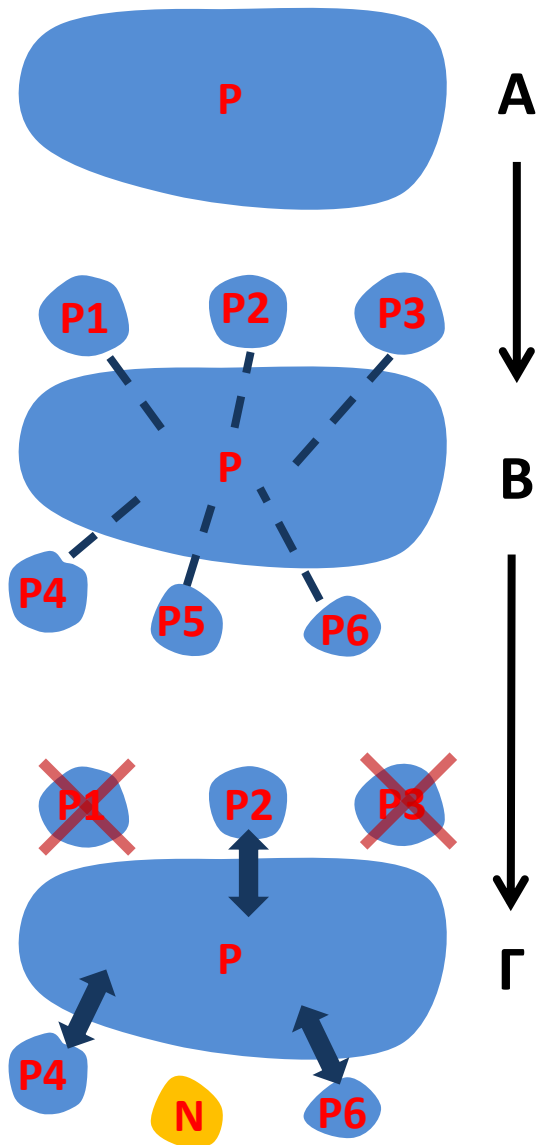
Στην περιπάτρια ειδογένεση η γενετική απομόνωση προκαλείται όταν από την περιφέρεια του κύριου πληθυσμού ενός είδους αποκόπτεται κάποιος μικρός πληθυσμός (**ιδρυτικός**). Αυτός ο ιδρυτικός πληθυσμός λόγω απομόνωσης μπορεί να εξελιχθεί ανεξάρτητα από τον αρχικό πληθυσμό και να αποτελέσει τελικά ένα νέο είδος.

**Σημασία:** Ο ιδρυτικός πληθυσμός είναι μικρός και γενετικά φτωχός, με γενετική δεξαμενή στατιστικά διαφορετική από του αρχικού πληθυσμού του είδους. Εκτίθεται στην αυξημένη επιλεκτική πίεση ενός νέου βιοτικού και αβιοτικού περιβάλλοντος. Επιπλέον, δυνητικά βρίσκεται στην ιδανική κατάσταση για εξελικτικές αποκλίσεις προς νέες οικοθέσεις, προσαρμοστικές ζώνες και πόρους. Ταυτοχρόνως είναι εξαιρετικά ευάλωτος στην εξαφάνιση. Για να εξελιχθεί ένα νέο είδος η απομόνωση οφείλει να είναι πλήρης.

# ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ (SPECIATION)

## A) Αλλοπάτρια ειδογένεση

### A1) Περιπάτρια ειδογένεση (το φαινόμενο του ιδρυτή)



A: Αρχικός πληθυσμός του είδους P (πατρικό είδος).

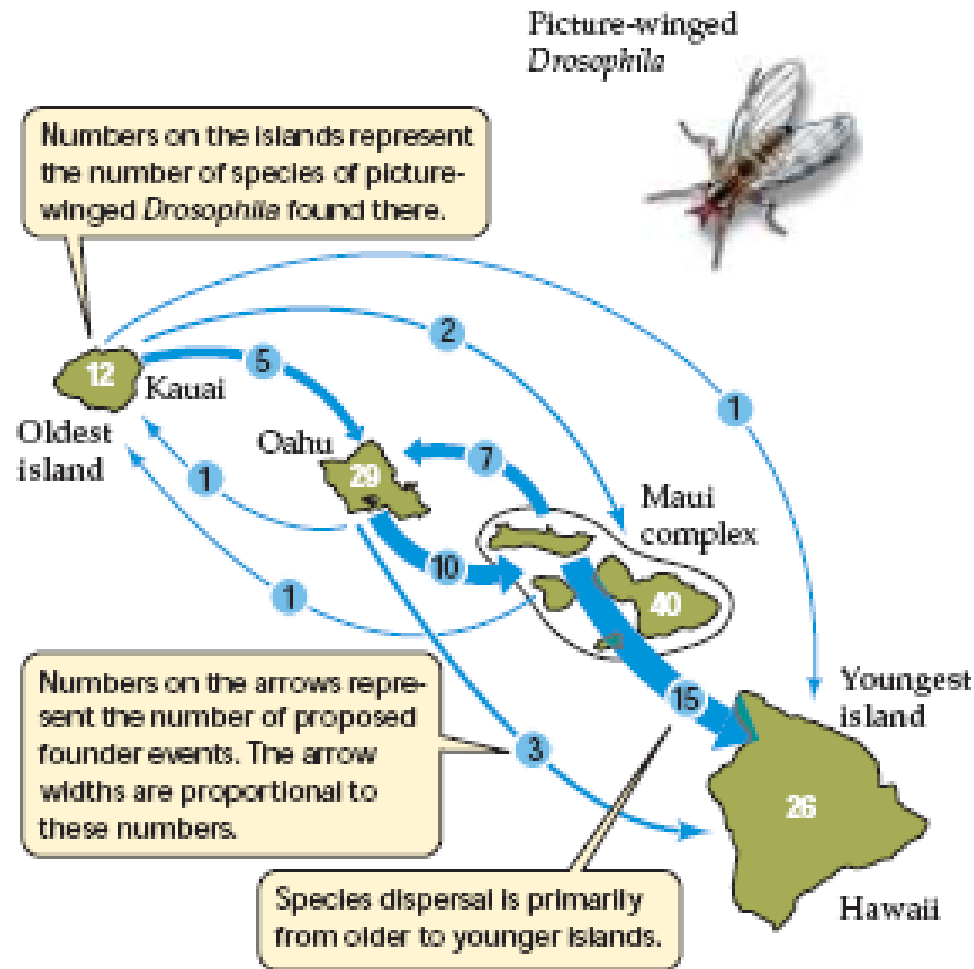
B: Αποκοπή ιδρυτικών πληθυσμών (P1-P6) από τον αρχικό πληθυσμό P (κάθε ένας από τους πληθυσμούς αυτούς αποτελούν «**αρχόμενα είδη**» ή «**εν τη γενέσει είδη**»).

Γ: Κάποιοι από τους ιδρυτικούς πληθυσμούς εξαφανίζονται (**X**), κάποιοι συγχωνεύονται με τον αρχικό πληθυσμό P (**↔**), αλλά ένας πληθυσμός (ο P5) αποκτά πλήρη αναπαραγωγική απομόνωση από τον αρχικό πληθυσμό P και εξελίσσεται στο νέο είδος «N».

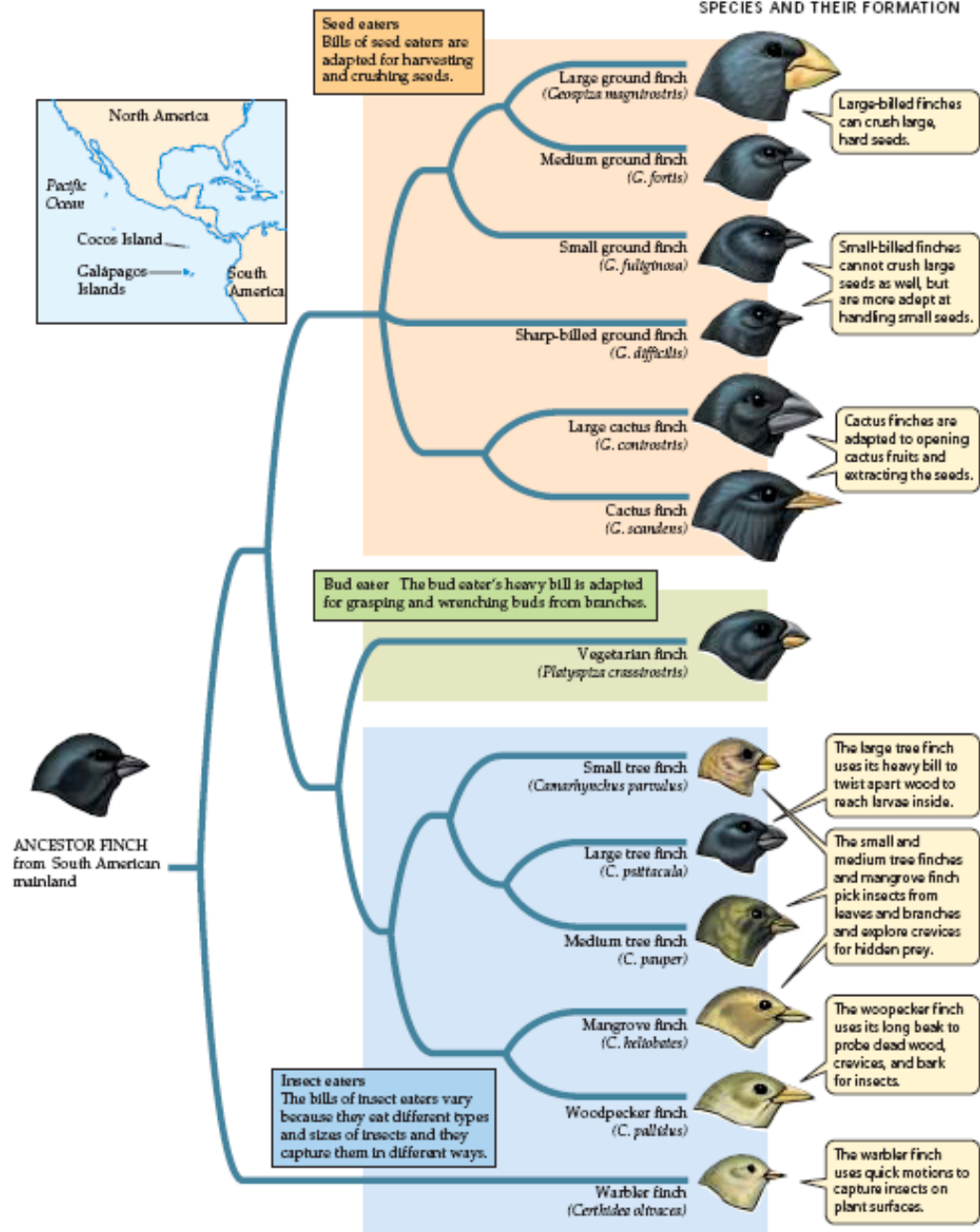
**P:** Αρχικός πληθυσμός του είδους P

**P1-P6:** Ιδρυτικοί πληθυσμοί του είδους P  
(αρχόμενα είδη ή είδη εν τη γενέσει)

**N:** Νέο είδος



**24.5 Founder Events Lead to Allopatric Speciation** The large number of species of picture-winged *Drosophila* in the Hawaiian Islands is the result of founder events: new populations founded by individuals dispersing among the islands. The islands, which were formed in sequence as Earth's crust moved over a volcanic "hot spot," vary in age.



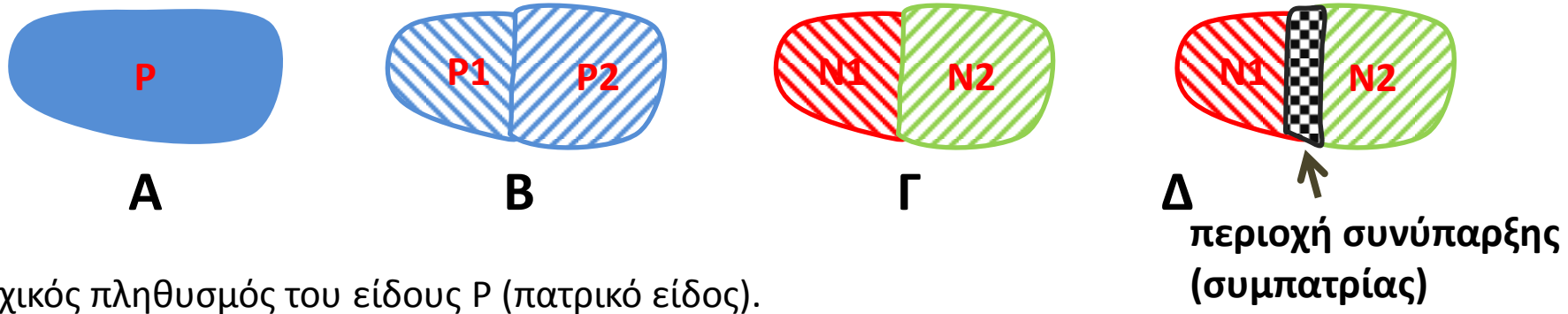
24.6 Allopatric Speciation among Darwin's Finches The descendants of the ancestral finch that colonized the Galápagos archipelago several million years ago evolved into 14 different species whose

members are variously adapted to feed on seeds, buds, and insects. (The fourteenth species, not pictured here, lives in Cocos Island, farther north in the Pacific Ocean.)

# ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ (SPECIATION)

## B) Παραπάτρια ειδογένεση

Στην παραπάτρια ειδογένεση γειτονικοί πληθυσμοί, μεταξύ των οποίων υπάρχει μέτρια ροή γενετικού υλικού, αποκλίνουν και τελικά αποκτούν γενετική αναπαραγωγική απομόνωση. Οι πληθυσμοί αυτοί μπορούν να εξελιχθούν σε νέα είδη αν υπάρχει ισχυρή επιλογή ως προς ένα ή περισσότερα γονίδια που ελέγχουν κάποια μορφή αναπαραγωγικής απομόνωσης. Η παραπάτρια ειδογένεση γίνεται αποδεκτή από όλους σχεδόν τους εξελικτικούς βιολόγους, όμως κυρίως ως θεωρητικό μοντέλο (δεν υπάρχουν ενδείξεις ότι συμβαίνει). Ειδικότερα στα ζώα θεωρείται μικρής σημασίας σε σχέση με την αλλοπάτρια.



**A:** Αρχικός πληθυσμός του είδους P (πατρικό είδος).

**B:** Τοπικοί παραπάτριτοι πληθυσμοί (P1-P2) του είδους ή **δήμοι (demes)**. Εντός του κάθε δήμου τα άτομα τείνουν να διασταυρωθούν με άτομα του δικού τους δήμου και όχι του γειτονικού, και υφίστανται τις ίδιες εξελικτικές πιέσεις.

**Γ:** Εδραιώνεται γενετική αναπαραγωγική απομόνωση για κάθε δήμο. Έτσι ώστε παύει να υπάρχει ροή γενετικού υλικού μεταξύ των δύο δήμων, και τελικώς από τον αρχικό πληθυσμό P εξελίσσονται δύο διαφορετικά είδη N1-N2.

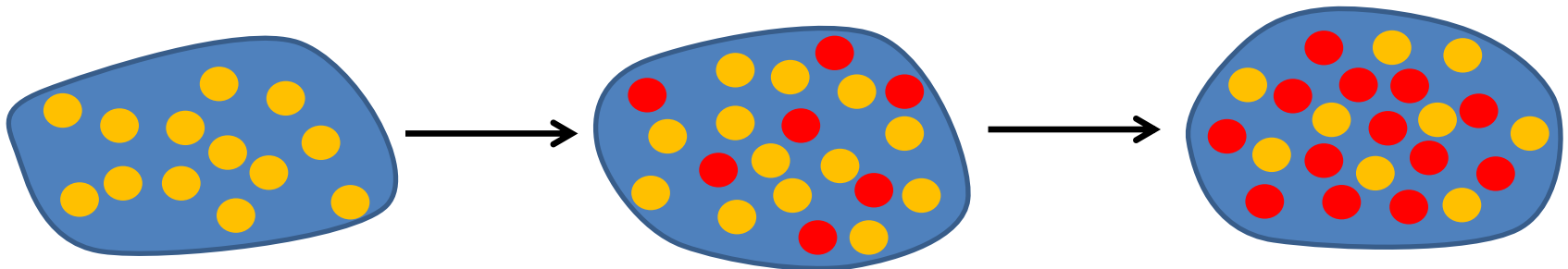
**Δ:** Τελικώς, τα δύο νέα είδη (N1-N2) μπορεί να εμφανίζονται συμπάτρια σε κάποια γεωγραφική περιοχή. Εν τούτοις επειδή έχει εξελιχθεί αναπαραγωγική απομόνωση δεν διασταυρώνονται.

# ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ (SPECIATION)

## Γ) Συμπάτρια ειδογένεση

Συμπάτρια ειδογένεση είναι η εξέλιξη αναπαραγωγικών φραγμών εντός ενός πληθυσμού. Οι φραγμοί αυτοί όμως σε αντίθεση με άλλους μηχανισμούς ειδογένεσης είναι βιολογικού χαρακτήρα, δεν υπάρχει τοπικός διαχωρισμός του αρχικού πληθυσμού λόγω γεωγραφικών αιτίων ούτε γεωγραφική απομόνωση. Σύμφωνα με τα θεωρητικά μοντέλα, συμπάτρια ειδογένεση προκύπτει όταν κάποιοι γενότυποι είναι καλύτερα προσαρμοσμένοι σε κάποια μικροπεριβάλλοντα (διασπαστική επιλογή).

Η συμπάτρια ειδογένεση έχει αμφισβητηθεί έντονα ως μηχανισμός ειδογένεσης. Θεωρείται σπάνιος μηχανισμός ειδογένεσης, ειδικότερα για τα ζώα. Εντούτοις συμπάτρια ειδογένεση έχει διαπιστωθεί σε ορισμένα παρασιτικά έντομα, κάποιες νυχτερίδες, ενώ έχει επιπλέον προταθεί ως μηχανισμός ειδογένεσης για τους ιχθύες γλυκών υδάτων που ζουν σε λίμνες της Αφρικής.



# ΕΙΔΟΓΕΝΕΣΗ (SPECIATION)

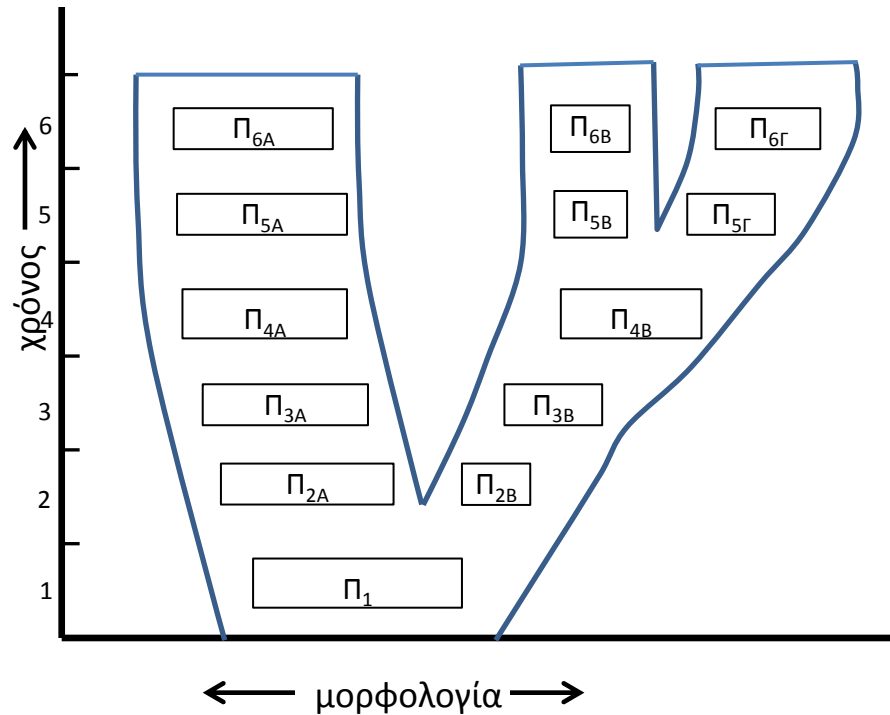
## Δ) Στιγμαιαία ειδογένεση

Στιγμαιαία ειδογένεση είναι η ειδογένεση όπου από έναν πληθυσμό προκύπτει κάποιο άτομο το οποίο αυτομάτως είναι αναπαραγωγικά απομονωμένο από τα άτομα του πατρικού είδους.



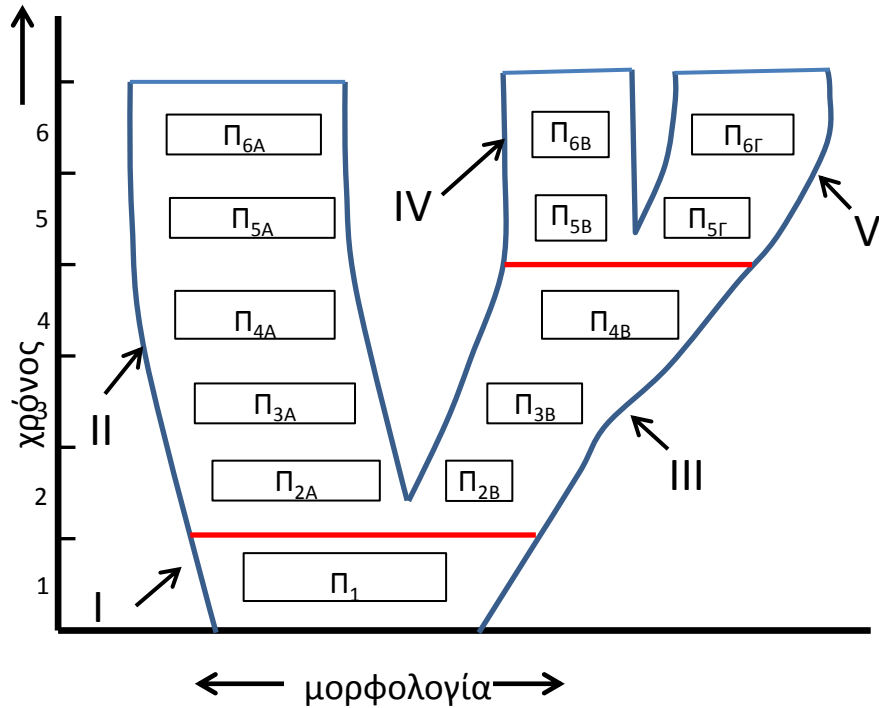
# ΑΣΚΗΣΗ: ΤΟ ΕΙΔΟΣ ΣΤΗΝ ΠΑΛΑΙΟΝΤΟΛΟΓΙΑ

Έχει πραγματοποιηθεί δειγματοληψία σε 6 διαδοχικά χρονικά διαστήματα σε μια ιζηματογενή ακολουθία.

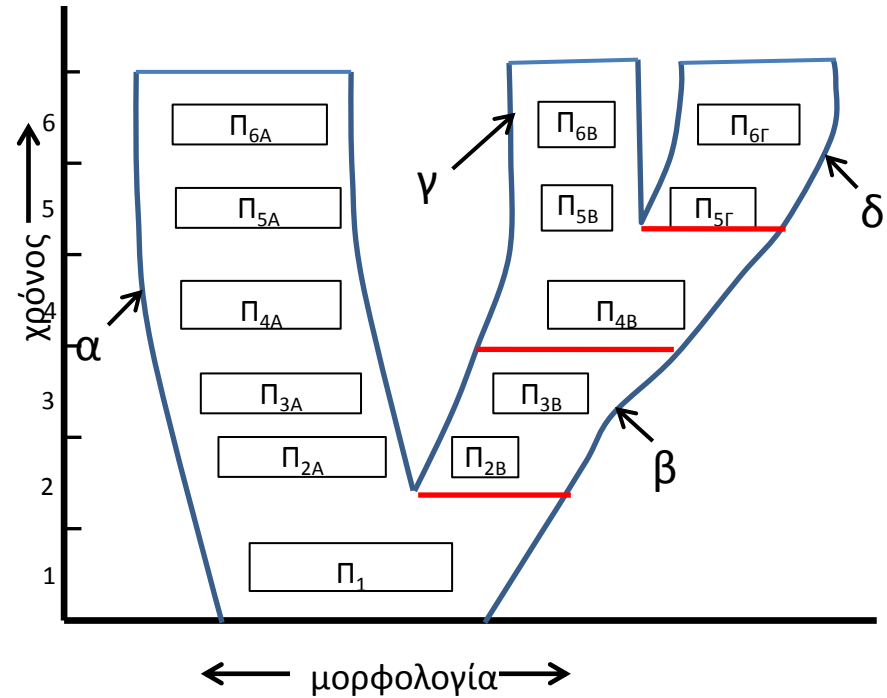


Τα απολιθώματα από το πρώτο χρονικό διάστημα έχουν την ίδια μορφολογία και θεωρούμε ότι ανήκουν σε πληθυσμό του ίδιου είδους,  $\Pi_1$ . Σε καθένα από τα ακόλουθα διαστήματα 2-4, τα απολιθώματα ομαδοποιούνται μορφολογικά σε δύο κατηγορίες αρκετά διαφορετικές ώστε να θεωρήσουμε ότι αντιπροσωπεύουν δύο διαφορετικές εξελικτικές γραμμές,  $\Pi_{2A}$ – $\Pi_{3A}$ – $\Pi_{4A}$  και  $\Pi_{2B}$ – $\Pi_{3B}$ – $\Pi_{4B}$ . Η πρώτη γραμμή συνεχίζεται και στα διαστήματα 5 και 6 (με τους πληθυσμούς  $\Pi_{5A}$  και  $\Pi_{6A}$ ). Η δεύτερη όμως δείχνει και έναν επιπλέον διαχωρισμό, στις ομάδες  $\Pi_{5B}$ – $\Pi_{6B}$  και  $\Pi_{5\Gamma}$ – $\Pi_{6\Gamma}$ . Επειδή οι διακριτοί πληθυσμοί σε κάθε χρονικό διάστημα συνυπάρχουν χωρίς ενδιάμεσες μορφές θεωρούμε ότι εκπροσωπούν διακριτά είδη. Για τη διάκριση σε προγονικά και απογονικά είδη χρησιμοποιείστε δύο κριτήρια. **A)** Με κριτήριο **τα σημεία διακλάδωσης για τον διαχωρισμό μεταξύ προγονικών και απογονικών ειδών**, και **B)** με κριτήριο **το επίπεδο της μορφολογικής αλλαγής**.

# ΑΣΚΗΣΗ: ΤΟ ΕΙΔΟΣ ΣΤΗΝ ΠΑΛΑΙΟΝΤΟΛΟΓΙΑ



Διάκριση ειδών με βάση τα σημεία διακλάδωσης



Διάκριση ειδών με βάση το επίπεδο της μορφολογικής αλλαγής

# ΑΣΚΗΣΗ: ΤΟ ΕΙΔΟΣ ΣΤΗΝ ΠΑΛΑΙΟΝΤΟΛΟΓΙΑ

## Ερμηνεία με βάση τα σημεία διακλάδωσης

Με βάση αυτό το κριτήριο θα μπορούσαμε να διακρίνουμε 5 είδη, τα είδη I-V. Σε αυτήν την περίπτωση ο πληθυσμός Π1 αντιστοιχεί στο είδος I, οι πληθυσμοί Π2Α έως Π6Α στο είδος II, οι Π2Β έως Π4Β στο είδος III, οι Π5Β έως Π6Β στο είδος IV, και οι πληθυσμοί Π5Γ έως Π6Γ στο είδος V. Αυτή η ερμηνεία ανταποκρίνεται στην έννοια του εξελικτικού είδους, γιατί κάθε είδος έτσι όπως αναγνωρίζεται εδώ αντιπροσωπεύει μια εξελικτική γραμμή με κοινή εξελικτική ιστορία στην πάροδο του χρόνου. Τα όρια προγονικού/απογονικού είδους επισημαίνονται κάθε φορά που κάποιος πληθυσμός αποκλίνει δίνοντας διακριτές γενεαλογικές γραμμές με διακριτή ιστορία.

## Ερμηνεία με βάση το επίπεδο μορφολογικής αλλαγής

Με βάση αυτό το κριτήριο οι πληθυσμοί Π2Α-Π6Α αλλάζουν λίγο με το χρόνο από την αρχική κατάσταση του Π1, και έτσι οι Π1-Π6Α μπορούν να θεωρηθούν το ίδιο είδος το α. Ο πληθυσμός Π2Β καθορίζει ένα διακριτό είδος, το β (σαφώς διακριτό μορφολογικά από τον σύγχρονο πληθυσμό Π2Α). Η αλλαγή από το Π2Β στο Π4Β είναι τόσο μεγάλη ώστε δεν υπάρχει αλληλοεπικάλυψη ανάμεσα στους δύο πληθυσμούς. Αν αυτοί οι πληθυσμοί βρίσκονταν στο ίδιο στρώμα (ήταν σύγχρονοι) θα τείναμε να τους θεωρήσουμε ξεχωριστά είδη. Έτσι κάπου μεταξύ Π2Β και Π4Β πρέπει να τοποθετηθεί ένα όριο (είτε πάνω είτε κάτω από το Π3Β) που να διακρίνει τα είδη β και γ. Τέτοιες διακρίσεις εντός μιας γενεαλογικής γραμμής αποκαλούνται **χρονοείδη**, και προϋποθέτουν ότι κάθε επακόλουθο είδος ακολουθεί τον τερματισμό, **ψευδοεξαφάνιση**, του προηγούμενου. Έτσι το χρονοείδος γ απεικονίζεται εδώ να αρχίζει μεταξύ των χρόνων 3 και 4, προϋποθέτοντας ότι το χρονοείδος β ψευδοεξαφανίζεται σε αυτό τον χρόνο. Οι πληθυσμοί Π5Β και Π6Β παρουσιάζουν επικάλυψη με τον Π4β, έτσι μπορούν επίσης να ενταχθούν στο είδος Γ (ανάλογη περίπτωση με την ένωση των Π2Α και Π1 στο είδος α). Ο πληθυσμός Π5Γ σηματοδοτεί ένα άλλο είδος το δ.

# ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗΣ ΑΛΛΑΓΗΣ

Όπως έχουμε αναφέρει, εξέλιξη είναι η αλλαγή μέσω τροποποίησης, η καταγωγή με τροποποιήσεις. Η εξέλιξη είναι υπεύθυνη για τις ομοιότητες που βλέπουμε στα έμβια όντα αλλά και για τις διαφορές, την αξιοθαύμαστη ποικιλία της ζωής. Θεμελιώδης στη διαδικασία της εξέλιξης είναι η γενετική ποικιλότητα πάνω στην οποία επιδρούν διάφοροι εξελικτικοί παράγοντες.

Επίσης, έχουμε αναφέρει ότι εξέλιξη συμβαίνει μόνο όταν υπάρχει αλλαγή στα γενετικά χαρακτηριστικά ενός πληθυσμού με την πάροδο του χρόνου, και ότι αλλαγές στους πληθυσμούς που θεωρούνται εξελικτικές είναι αυτές που είναι κληρονομήσιμες, δηλαδή αυτές που περνάνε από τη μία γενεά στην άλλη.

## Καταγωγή με τροποποιήσεις (descent with modification)

### Παράδειγμα 1

Έστω ότι σε μια περιοχή με σκαθάρια παρατηρείται ξηρασία για δύο χρόνια άρα τα διαθέσιμα για τροφή φυτά είναι λίγα. Όλα τα σκαθάρια έχουν τις ίδιες πιθανότητες επιβίωσης και αναπαραγωγής. Λόγω έλλειψης τροφής όμως τα σκαθάρια είναι μικρότερου μεγέθους από εκείνα των προηγούμενων γενεών.

### Παράδειγμα 2

Τα περισσότερα σκαθάρια (π.χ. 90%) είναι ανοικτού πράσινου χρώματος και λίγα (π.χ. 10%) καφέ χρώματος. Λίγες γενεές αργότερα τα καφέ σκαθάρια είναι πιο κοινά (π.χ. 70%) σε σχέση με τα πράσινου χρώματος.

Ποια από τις δύο αλλαγές (σωματικό μέγεθος ή αλλαγή στο χρώμα) ταιριάζει στην έννοια καταγωγή με μετατροπές δηλαδή αλλαγή στα γενετικά χαρακτηριστικά με την πάροδο του χρόνου;

- 1) Η διαφορά στο μέγεθος οφείλεται σε περιβαλλοντική επίδραση (έλλειψη τροφής), δεν προήρθε από γενετικές αλλαγές. Άρα δεν αποτελεί εξέλιξη. Αν η διαθέσιμη τροφή αυξηθεί το μέγεθος θα επανέλθει στο φυσιολογικό.
- 2) Οι αλλαγές στο χρώμα αποτελούν εξέλιξη. Οι μεταγενέστερες γενεές είναι γενετικά διαφορετικές από τις πρώτες. Πιθανόν το καφέ χρώμα να έγινε για κάποιο λόγο (π.χ. καλύτερο καμουφλάζ).

# ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗΣ ΑΛΛΑΓΗΣ

Οι κυριότεροι μηχανισμοί εξελικτικής αλλαγής είναι οι ακόλουθοι:

**Μεταλλαγή (mutation)**

**Γονιδιακή ροή (gene flow) ή μετανάστευση (migration)**

**Γενετική παρέκκλιση (genetic drift)**

**Φυσική επιλογή**

# ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗΣ ΑΛΛΑΓΗΣ

## Μεταλλαγή και μεταλλάξεις

Αν και η κληρονομικότητα είναι μια συντηρητική δύναμη που παρέχει σταθερότητα στα βιολογικά συστήματα, ο μοριακός μηχανισμός της κληρονομικότητας δεν είναι τέλειος. Έτσι συχνά συμβαίνουν λάθη στην αντιγραφή του DNA που παράγουν διαφορετικές (τροποποιημένες) αλληλουχίες DNA οι οποίες μεταβιβάζονται από γενεά σε γενεά. Αυτό το φαινόμενο της αλλαγής αποκαλείται **μεταλλαγή (mutation)** και έχει ιδιαίτερη σημασία για την εξέλιξη γιατί **είναι σημαντική πηγή γενετικής ποικιλότητας**.

Η μεταλλαγή δηλαδή προκαλεί αλλαγές στο DNA που επιδρούν στη φυσιολογία ενός οργανισμού, στο πως φαίνεται ένας οργανισμός, πως συμπεριφέρεται, κλπ., δημιουργεί δηλαδή ένα νέο φαινοτυπικό «προϊόν». Ένα συγκεκριμένο φαινοτυπικό αποτέλεσμα της μεταλλαγής ονομάζεται **μετάλλαξη (mutant)**.

# ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗΣ ΑΛΛΑΓΗΣ

## Μεταλλαγή και μεταλλάξεις

Οι μεταλλάξεις μπορεί να είναι ουδέτερες, ωφέλιμες ή επικίνδυνες, ανάλογα αν αυξάνουν ή μειώνουν την αρμοστικότητα ενός οργανισμού ή δεν την επηρεάζουν καθόλου.

Οι μεταλλάξεις δεν προκύπτουν ως απάντηση σε αλλαγές του περιβάλλοντος έτσι ώστε να βελτιώνουν την αρμοστικότητα ενός οργανισμού. Οι μεταλλάξεις δηλαδή είναι τυχαίες. Το αν συμβεί ή όχι μια συγκεκριμένη μετάλλαξη δεν έχει καμία σχέση με το πόσο χρήσιμη μπορεί να είναι.

# ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗΣ ΑΛΛΑΓΗΣ

## Γονιδιακή ροή ή μετανάστευση

**Γονιδιακή ροή (gene flow) ή μετανάστευση (migration)** είναι η εισαγωγή στη γενετική δεξαμενή ενός πληθυσμού γονιδίων από έναν ή περισσότερους άλλους πληθυσμούς. Η γονιδιακή ροή **αποτελεί σημαντική πηγή γενετικής ποικιλότητας**.

Η γονιδιακή ροή ποικίλει ανάλογα με τον οργανισμό. Τα γονίδια μπορεί να μεταφέρονται με την μετακίνηση ατόμων (π.χ. μετανάστευση), ή με μετακίνηση γαμετών (π.χ. γύρη).

Επίσης η μεγάλη οικολογική διασπορά δεν σημαίνει και μεγάλη γονιδιακή ροή δηλαδή μεγάλη γενετική διασπορά. Πολλά είδη εντόμων θερμών περιοχών για παράδειγμα εισβάλλουν κάθε καλοκαίρι σε περιοχές με ψυχρότερα κλίματα. Αυτοί οι πληθυσμοί όμως καταστρέφονται με την εισβολή του χειμώνα. Έχουμε δηλαδή μεγάλη οικολογική διασπορά αλλά μηδαμινή γενετική.

Στα φυτά η διασπορά γίνεται κυρίως με τη γύρη (μεταφέρεται με τον άνεμο) και τους σπόρους (με τα έντομα). Σε έρευνες διαπιστώθηκε ότι στο καλαμπόκι (μεταφορά γύρης) η συχνότητα του επικρατούς φαινότυπου μειώνεται εκθετικά σε σχέση με την απόσταση από την πηγή της γύρης (1% σε απόσταση 15-18 m). Στο ραπανάκι που η μεταφορά γίνεται από τα έντομα επίσης παρατηρείται μείωση αλλά ένα ποσοστό της γύρης μπορεί να μεταφερθεί σε μεγάλες αποστάσεις αυξάνοντας τη γονιδιακή ροή.



# ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗΣ ΑΛΛΑΓΗΣ

## Γονιδιακή ροή ή μετανάστευση

Η γονιδιακή ροή έχει σημαντικές επιδράσεις στην εξέλιξη:

Μπορεί να εισάγει ή να επανεισάγει γονίδια σε κάποιον πληθυσμό αυξάνοντας έτσι τη γενετική του ποικιλότητα.

Ένα γονίδιο έναντι του οποίου δρα η φυσική επιλογή μπορεί να επανέρχεται μέσω γονιδιακής ροής από κάποιον άλλον πληθυσμό όπου αυτό το γονίδιο υπάρχει σε υψηλή συχνότητα (ως ουδέτερο ή και επιλεκτικά ανώτερο).

Το αποτέλεσμα ανταγωνισμού μεταξύ επιλογής και γονιδιακής ροής ποικίλει.

Η γονιδιακή ροή μπορεί να κάνει απόμακρους πληθυσμούς να μοιάζουν. Αυτό ελαττώνει τις δυνατότητες ειδογένεσης.

# ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗΣ ΑΛΛΑΓΗΣ

## Γενετική παρέκκλιση

Η γονιδιακή αφορά στις τυχαίες αλλαγές στη συχνότητα κάποιων αλληλομόρφων εντός ενός πληθυσμού.

Η γενετική παρέκκλιση επιδρά στη γονιδιακή σύσταση ενός πληθυσμού, αλλά σε αντίθεση με τη φυσική επιλογή λειτουργεί με τυχαίες διεργασίες.

Δεν λειτουργεί προσφέροντας προσαρμογές στα εναπομείναντα άτομα του πληθυσμού.

Σε κάθε γενεά μερικά άτομα τελείως τυχαία μπορεί να αφήνουν λίγο περισσότερους απογόνους από κάποια άλλα. Τα γονίδια αυτών των ατόμων θα εμφανίζονται στις επόμενες γενεές με μεγαλύτερη συχνότητα.

Η γενετική παρέκκλιση:

Μειώνει τη γενετική ποικιλία των πληθυσμών.

Δρα ταχύτερα και δραστικότερα σε μικρότερους πληθυσμούς.

Συνεισφέρει στην ειδογένεση.

# ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗΣ ΑΛΛΑΓΗΣ

## Γενετική παρέκκλιση

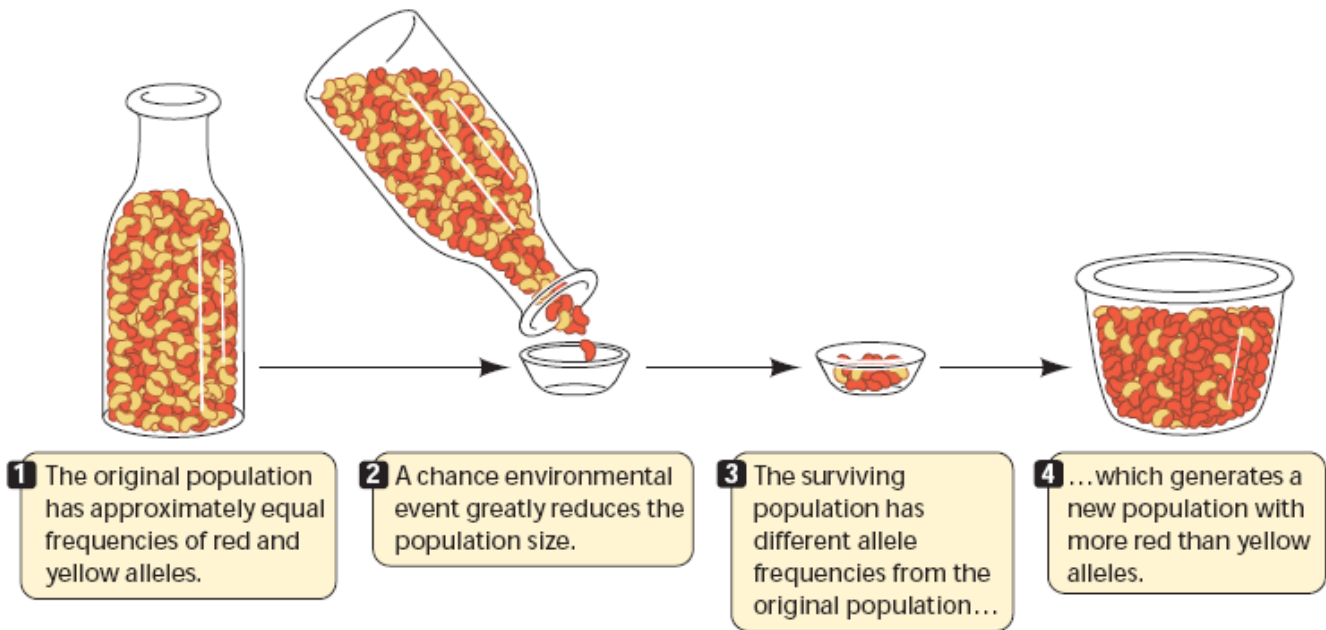
### Στενωποί και Επίδραση του Ιδρυτή

**Στενωποί (genetic bottleneck)** συμβαίνουν όταν το μέγεθος ενός πληθυσμού μειώνεται δραστικά για κάποιο λόγο. Η μείωση της γενετικής ποικιλίας που προκαλείται μπορεί να οδηγήσει ακόμη και σε εξαφάνιση του πληθυσμού επειδή ο νέος μικρός πληθυσμός δεν μπορεί να ανταπεξέρθει σε τυχόν αλλαγές (π.χ. κλιματικές).

Οι θαλάσσιοι ελέφαντες του Β. Ημισφαιρίου για παράδειγμα μειώθηκαν λόγω κυνηγιού από τον άνθρωπο σε περίπου 20 άτομα γύρω στο 1890. Σήμερα επιζούν περίπου 30.000 άτομα. Εντούτοις ο πληθυσμός αυτός έχει μηδαμινή γενετική ποικιλότητα συγκρινόμενος με πληθυσμούς άλλων περιοχών.

**Επίδραση του ιδρυτή (founder effect)** Συμβαίνει επειδή το μικρό μέγεθος ενός αποικιακού ή ιδρυτικού πληθυσμού επιδρά στη γενετική ποικιλότητα του πληθυσμού. Ένας τέτοιος ιδρυτικός πληθυσμός δεν μπορεί ποτέ να έχει παρά μόνο ένα κλάσμα της γενετικής ποικιλότητας του αρχικού πληθυσμού.

Για παράδειγμα ο πληθυσμός των Afrikaner Ολλανδών αποίκων της Ν. Αφρικής κατάγεται από μερικά άτομα. Σήμερα οι Afrikaner έχουν μεγάλη συχνότητα του γονιδίου που προκαλεί τη νόσο Huntington απλώς γιατί έτυχε να το φέρουν και οι πρώτοι άποικοι σε υψηλό ποσοστό.



**23.8 A Population Bottleneck**  
Population bottlenecks occur when only a few individuals survive a random event, resulting in a shift in allele frequencies within the population.

# ΡΥΘΜΟΣ ΕΞΕΛΙΞΗΣ

Γενικά υπάρχουν τρία πρότυπα ρυθμού ειδογένεσης.

Η **φυλετική βαθμιαία αλλαγή (phyletic gradualism)** που είναι το παλαιότερο παραδοσιακό πρότυπο,

η **διαλείπουσα ή εστιγμένη ισορροπία (punctuated equilibrium)**,

και η **διαλείπουσα βαθμιαία αλλαγή (punctuated gradualism)**

# ΡΥΘΜΟΣ ΕΞΕΛΙΞΗΣ

## Φυλετική βαθμιαία αλλαγή

Σύμφωνα με αυτό το πρότυπο ένα θυγατρικό είδος προκύπτει από μια σειρά μικρών, βαθμιαίων μεταβολών του πατρικού είδους.

- 1) Τα νέα είδη συνήθως προκύπτουν από βαθμιαίες μεταβολές ενός πατρικού πληθυσμού.
- 2) Ο ρυθμός ειδογένεσης είναι σταθερός και χαμηλός.
- 3) Η μεταβολή περιλαμβάνει ολόκληρο ή το μεγαλύτερο τμήμα του πατρικού πληθυσμού.
- 4) Η μεταβολή συμβαίνει σε ολόκληρη ή το μεγαλύτερο τμήμα της γεωγραφικής διασποράς του πατρικού είδους.

## Διαλείπουσα ισορροπία

Σύμφωνα με αυτό το πρότυπο οι ταχείες ειδογενέσεις είναι πολύ σημαντικότερες ως τρόπος εξελικτικής αλλαγής. Βασίζεται στην υπόθεση ότι τα κενά που συχνά παρατηρούνται στο αρχείο των απολιθωμάτων οφείλονται σε ταχεία συμβάντα ειδογένεσης σε μικρούς πληθυσμούς μέσω αλλοπάτριας ειδογένεσης. Σε τέτοιους πληθυσμούς η εξέλιξη θα φαινόταν ως στιγμιαία (σε γεωλογική κλίμακα χρόνου). Ένα είδος που προκύπτει από κάποιον μικρό πληθυσμό και επικρατεί (συνήθως εις βάρος του πατρικού είδους) θα εμφανίζεται ως να έχει προκύψει ξαφνικά στο αρχείο απολιθωμάτων. Καινοτομία του προτύπου είναι ότι η εξελικτική αλλαγή είναι ταχεία και επικεντρώνεται στο συμβάν ειδογένεσης ενώ πριν ή μετά το συμβάν αυτό η αλλαγή είναι μηδαμινή.

- 1) Τα νέα είδη προκύπτουν από διαχωρισμό προηγούμενων γενεαλογικών γραμμών.
- 2) Τα νέα είδη εξελίσσονται ταχύτατα.
- 3) Το νέο είδος προκύπτει από ένα μικρό κομμάτι του προγονικού είδους.
- 4) Το νέο είδος προέρχεται από ένα πολύ μικρό, απομονωμένο, τμήμα της γεωγραφικής εξάπλωσης του πατρικού είδους.
- 5) Τα είδη δεν αλλάζουν πολύ στη διάρκεια της ιστορίας τους.

	<b>Φυλετική βαθμιαία αλλαγή</b>	<b>Διαλείπουσα ισορροπία</b>
Ρυθμός φαινοτυπικής αλλαγής	Γενικά χαμηλός. Ο ρυθμός δεν αυξάνεται.	Ο ρυθμός φαινοτυπικής αλλαγής είναι υψηλός κατά την ειδογένεση. Στα διαστήματα μεταξύ ειδογένεσης είναι χαμηλός έως μηδαμινός.
Κατεύθυνση φαινοτυπικής αλλαγής εντός του είδους	Δεν υπάρχει κατεύθυνση.	Κυμαίνεται γύρω από έναν μέσο.
Μέγεθος είδους για ειδογένεση	Μικρό ή μεγάλο.	Μόνο σε μικρούς απομονωμένους πληθυσμούς.
Είναι η ειδογένεση σχετική μόνο με το χρόνο;	Ναι. Επιταχύνεται από περιβαλλοντικές αλλαγές αλλά δεν τις απαιτεί.	Όχι. Απαιτεί περιβαλλοντική αλλαγή.
Πως προκύπτουν νέα είδη	Μέσω φυλετικής διαφοροποίησης ή αλλοπάτριας ειδογένεσης σε μεγάλους ή μικρούς πληθυσμούς.	Συνήθως μόνο μέσω αλλοπάτριας ειδογένεσης σε μικρούς, απομονωμένους πληθυσμούς.
Σημασία για τα είδη	Τα είδη είναι αυθαίρετες υποδιαιρέσεις μιας συνεχώς εξελισσόμενης γενεαλογικής γραμμής	Τα είδη είναι πραγματικές, διακριτές οντότητες με αρχή και τέλος

## **Διαφορές φυλετικής βαθμιαίας αλλαγής και διαλείπουσας ισορροπίας**

# ΡΥΘΜΟΣ ΕΞΕΛΙΞΗΣ

## Σημασία των προτύπων

Σύμφωνα με το πρότυπο της φυλετικής βαθμιαίας αλλαγής ένας παλαιοντολόγος μπορεί να ερμηνεύσει τη μορφολογική ασυνέχεια μιας γενεαλογικής γραμμής που παρατηρείται στο αρχείο απολιθωμάτων ως απλώς ένα κενό στο αρχείο, και ίσως να χρησιμοποιήσει τις ασυνέχειες αυτές για να διαχωρίσει είδη.

Σύμφωνα με το πρότυπο της διαλείπουσας εξέλιξης θα θεωρούσε τα ίδια δεδομένα ως φυσιολογική αντανάκλαση της εξελικτικής διαδικασίας. Μεγάλες χρονικές περίοδοι όπου παρατηρείται μορφολογική στάση που διακόπτονται από συμβάντα σύντομης ταχέας ειδογένεσης.

Αυτά λοιπόν που για τον ένα είναι έλλειψη δεδομένων για τον άλλον είναι κρίσιμο εξελικτικό συμβάν.

Σήμερα, οι περισσότεροι εξελικτικοί βιολόγοι θεωρούν ότι τα δύο πρότυπα είναι τα δύο άκρα του ίδιου συνεχούς πιθανοτήτων, με ορισμένες γενεαλογικές γραμμές να φαίνεται πως έχουν ακολουθήσει το ένα πρότυπο ενώ κάποιες άλλες το άλλο πρότυπο.

Παράδειγμα διαλείπουσας ισορροπίας θεωρείται ότι αποτελεί η εξέλιξη των βρυοζώων που θεωρούνται «ζωντανά απολιθώματα» γιατί δεν έχουν αλλάξει παρά ελάχιστα από την εμφάνισή τους μέχρι σήμερα.

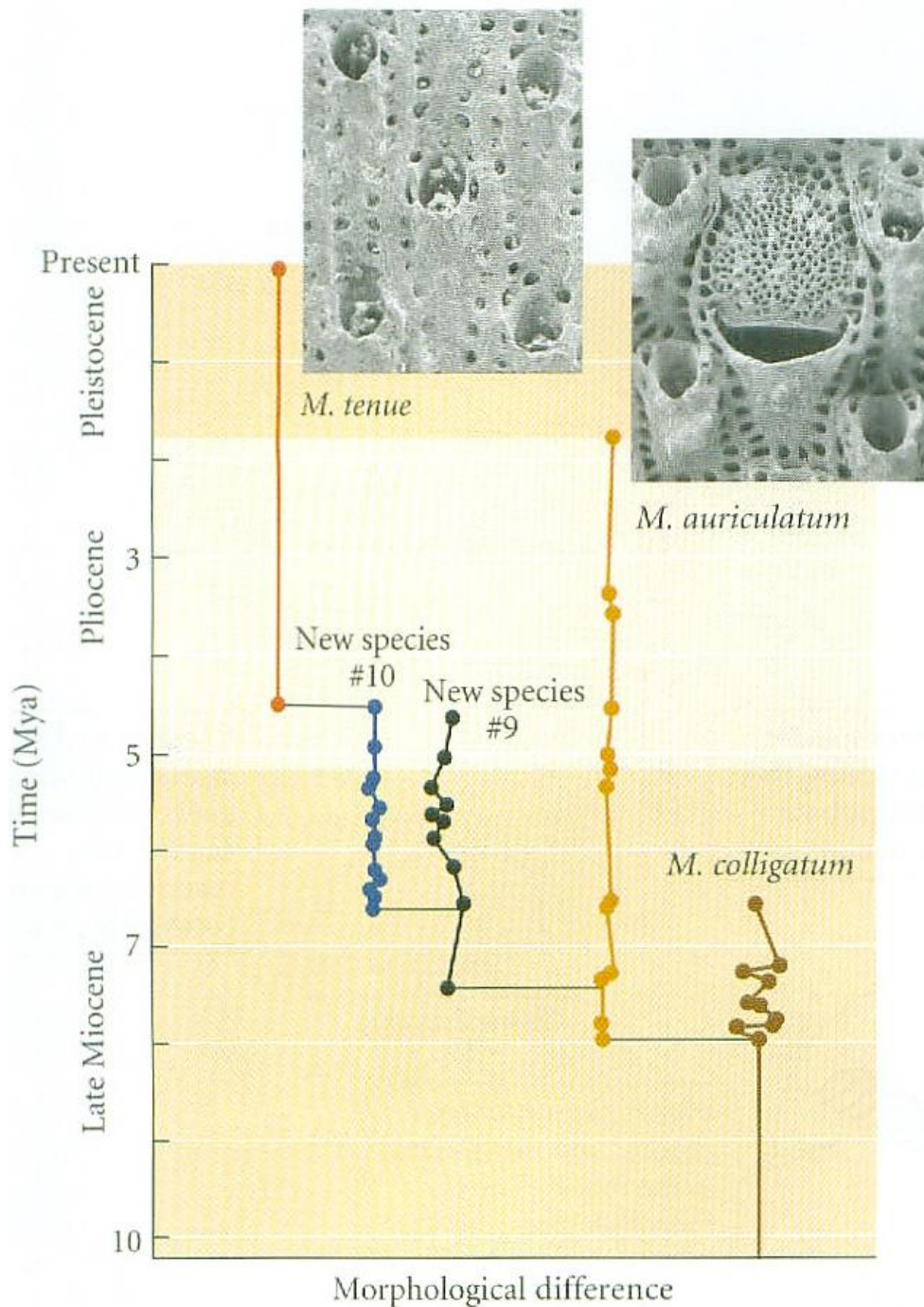
Η βαθμιαία αλλαγή φαίνεται πως χαρακτηρίζει την προοδευτική αλλαγή που έχει διαπιστωθεί στην εξέλιξη ορισμένων πλαγκτονικών τρηματοφόρων.



# ΡΥΘΜΟΣ ΕΞΕΛΙΞΗΣ

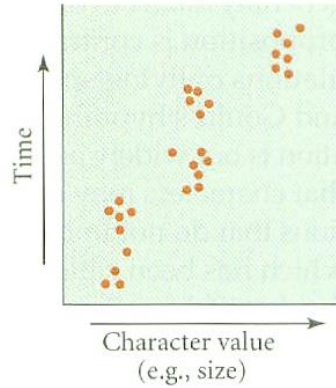
Σήμερα η θεωρία της διαλείπουσας ισορροπίας δεν γίνεται αποδεκτή παρά με επιφυλάξεις. Οι ερευνητές που πρότειναν τη θεωρία αυτή διατύπωσαν την άποψη ότι μορφολογικές αλλαγές εκτός ειδογένεσης δεν είναι δυνατές. Δηλαδή για αυτούς η εξελικτική αλλαγή προϋποθέτει και ειδογένεση.

Παρατηρήσεις όμως που έχουν πραγματοποιηθεί σε πληθυσμούς ειδών που ζουν σήμερα δείχνουν ότι εξελικτικές αλλαγές μπορεί να γίνονται και χωρίς συμβάντα ειδογένεσης. Οι χαρακτήρες σε έναν πληθυσμό μπορεί να εξελίσσονται μεταξύ διαστημάτων στάσης χωρίς απαραίτητα να παρατηρείται ειδογένεση. Το πρότυπο αυτό αποκαλείται **διαλείπουσα βαθμιαία αλλαγή (punctuated gradualism)**.



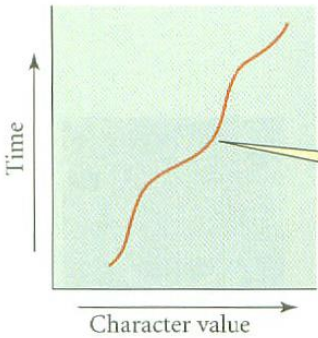
Η φυλογένεση και χρονική κατανομή των εξώπρωκτων βρυοζών (*Metrarabdotos*) θεωρείται παράδειγμα διαλείπουσας ισορροπίας.

(A) Hypothetical data



### Φυλετική βαθμιαία αλλαγή

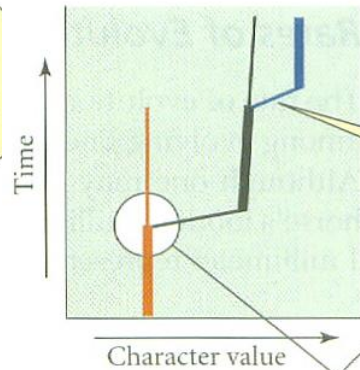
(B) Phyletic gradualism



In the traditional model, evolutionary change is gradual and not necessarily associated with speciation.

### Διαλείπουσα ισορροπία

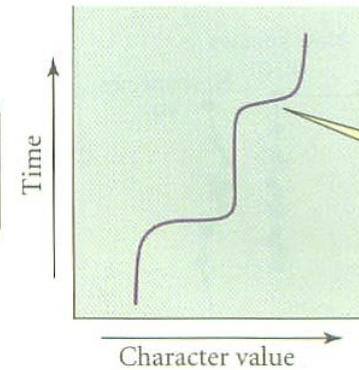
(C) Punctuated equilibrium



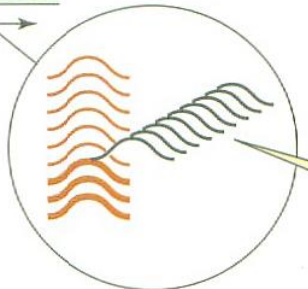
A daughter species diverges rapidly, then continues without further change.

### Διαλείπουσα βαθμιαία αλλαγή

(D) Punctuated gradualism



A lineage evolves in rapid spurts from one equilibrium to another, but speciation does not necessarily occur.



Even rapid evolution is gradual, involving shifts in the mean value of a morphological character.

Τρία μοντέλα του ρυθμού εξέλιξης, όπως προκύπτουν από υποθετικά δεδομένα του αρχείου απολιθωμάτων.

# ΠΡΟΤΥΠΑ ΚΑΙ ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ ΤΗΣ ΦΥΣΙΚΗΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ

Η φυσική επιλογή δρα όπου υπάρχουν φαινοτυπικές διαφορές μεταξύ των ατόμων οι οποίες όμως έχουν γενετική βάση και σχετίζονται με διαφορές στη βιωσιμότητα και γονιμότητα. Τα πρότυπα δράσης της φυσικής επιλογής συσχετίζουν την κατανομή (συχνότητα) των φαινοτύπων σε έναν πληθυσμό με την αρμοστικότητα. Τα βασικά πρότυπα δράσης της φυσικής επιλογής είναι τρία.

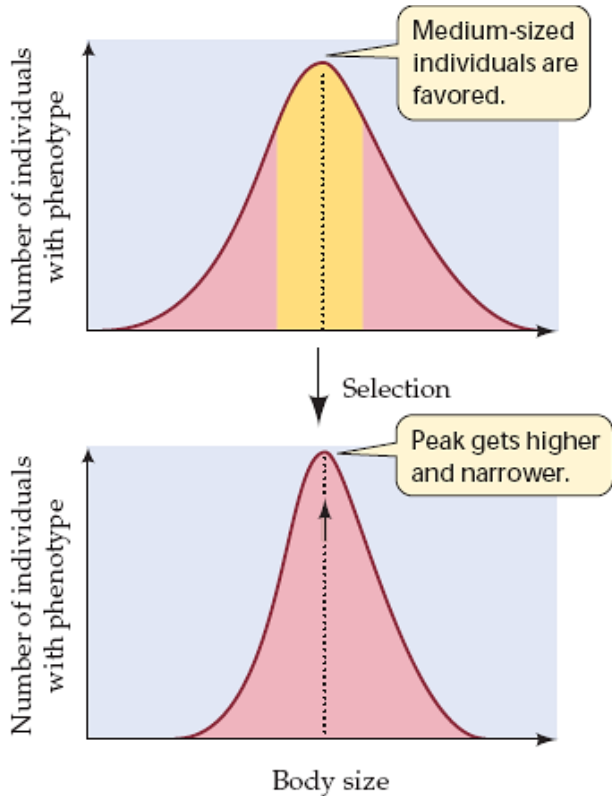
**1) Η σταθεροποιούσα επιλογή (stabilizing selection)**

**2) Η κατευθύνουσα επιλογή (directional selection)**

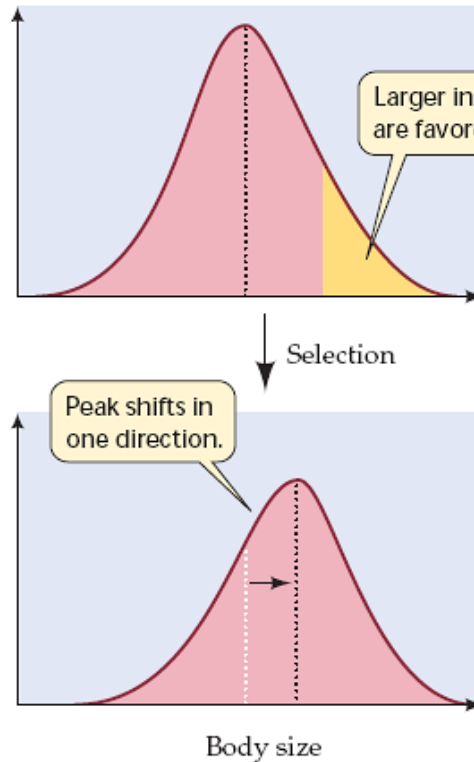
**3) Η διαφοροποιούσα ή διασπαστική επιλογή (diversifying ή disruptive selection)**

Επιπλέον, υπάρχουν και άλλα πρότυπα επιλογής. Για παράδειγμα είναι δυνατό η αρμοστικότητα ενός φαινοτύπου να εξαρτάται από τη σχετική του συχνότητα εντός του πληθυσμού. Πρόκειται για τη **συχνοεξαρτώμενη επιλογή (frequency dependent selection)**. Έχει ιδιαίτερη σημασία γιατί αφορά περιπτώσεις όπου ο φαινότυπος παραμένει ίδιος αλλά μεταβάλλεται η αρμοστικότητά του.

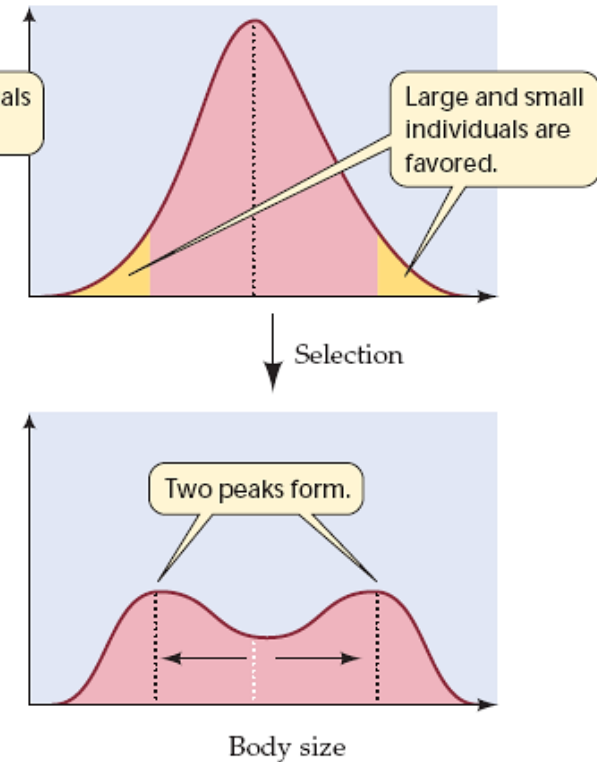
**Σταθεροποιούσα επιλογή**  
 Μειώνει την ποικιλότητα αλλά  
 δεν αλλάζει τη μέση τιμή



**Κατευθύνουσα επιλογή**  
 Αλλάζει τη μέση τιμή  
 του χαρακτήρα



**Διαφοροποιούσα επιλογή**  
 Ευνοεί τις ακραίες τιμές και παράγει  
 δύο προσαρμοστικές κορυφές  
 τιμών του χαρακτήρα



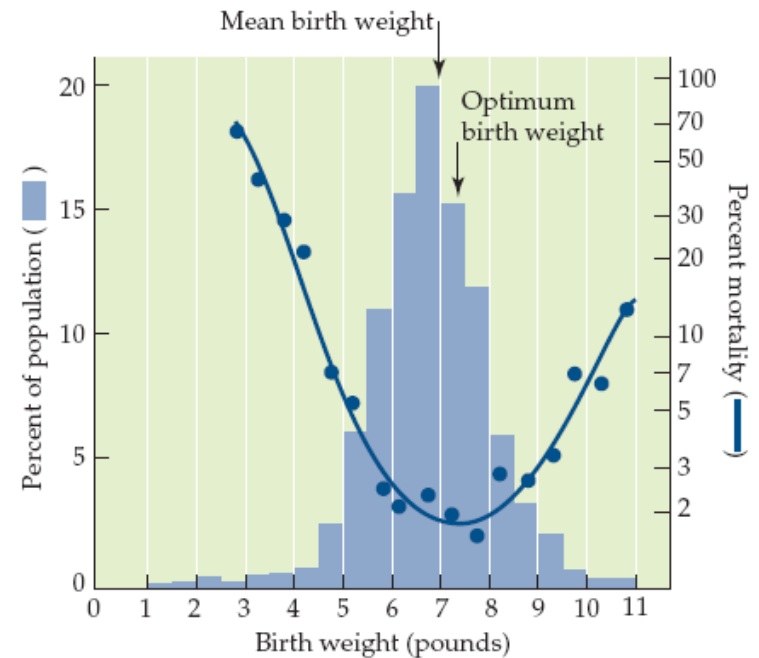
**23.12 Natural Selection Can Operate on Quantitative Variation in Several Ways** Each curve plots the distribution of body size in a population before selection (top) and after selection (bottom). Natural selection, by favoring the phenotype shown in yellow in the top graphs, changes the shape and position of the original curve (bottom graphs).

# ΠΡΟΤΥΠΑ ΚΑΙ ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ ΤΗΣ ΦΥΣΙΚΗΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ

## Σταθεροποιούσα επιλογή

Διατηρεί τις μέσες τιμές των χαρακτηριστικών ενός πληθυσμού (τον μέσο φαινότυπο). Για παράδειγμα, αν τα μικρότερα και μεγαλύτερα άτομα ενός πληθυσμού δίνουν λιγότερους απογόνους στην επόμενη γενεά συγκριτικά με τα άτομα μέσου ύψους τότε λειτουργεί η σταθεροποιούσα επιλογή. Τυπικό παράδειγμα αποτελεί το μέγεθος των νεογνών του ανθρώπου. Το πολύ μεγάλο και το πολύ μικρό μέγεθος του εμβρύου, και από κει και πέρα του νεογνού, δεν ευνοούνται από τη φυσική επιλογή γιατί έχουν σχετικά μικρό ποσοστό επιβιωσιμότητας. Έτσι τα γονίδια που προκαλούν τις ακραίες τιμές μεγέθους ολοένα και περιορίζονται όσον αφορά στη συχνότητά τους στον πληθυσμό. Αυτού του είδους η επιλογή έχει αντίκτυπο και στο μέγεθος των ενήλικων ατόμων.

Η σταθεροποιούσα επιλογή μειώνει την ποικιλότητα αλλά δεν επηρεάζει τη μέση τιμή.



**23.13 Human Birth Weight Is Influenced by Stabilizing Selection** Babies that weigh more or less than average are more likely to die soon after birth than babies with weights close to the population mean.

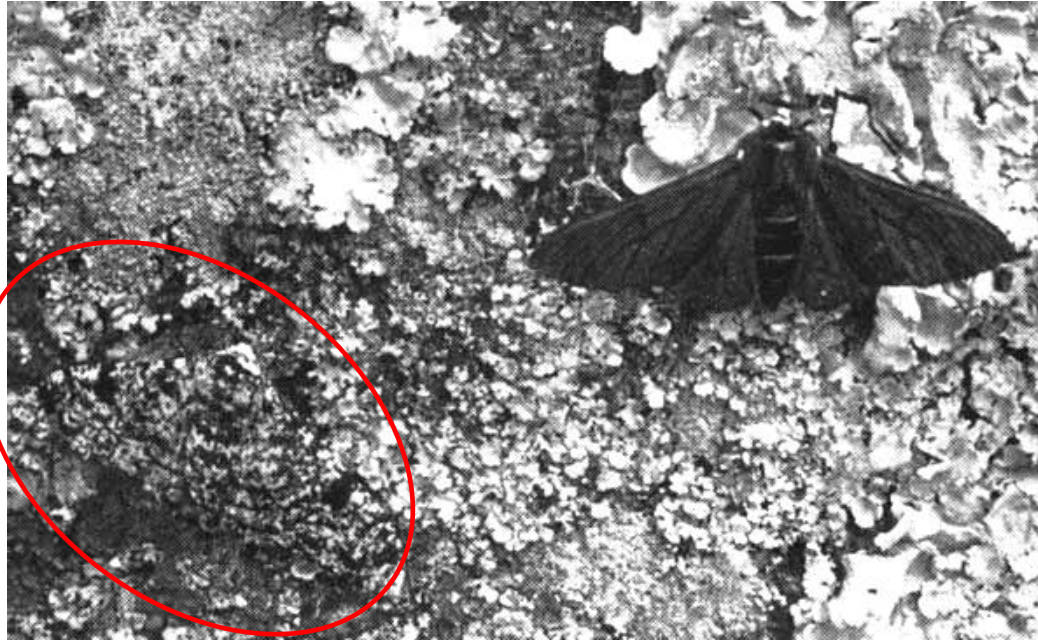
# ΠΡΟΤΥΠΑ ΚΑΙ ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ ΤΗΣ ΦΥΣΙΚΗΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ

## Κατευθύνουσα επιλογή

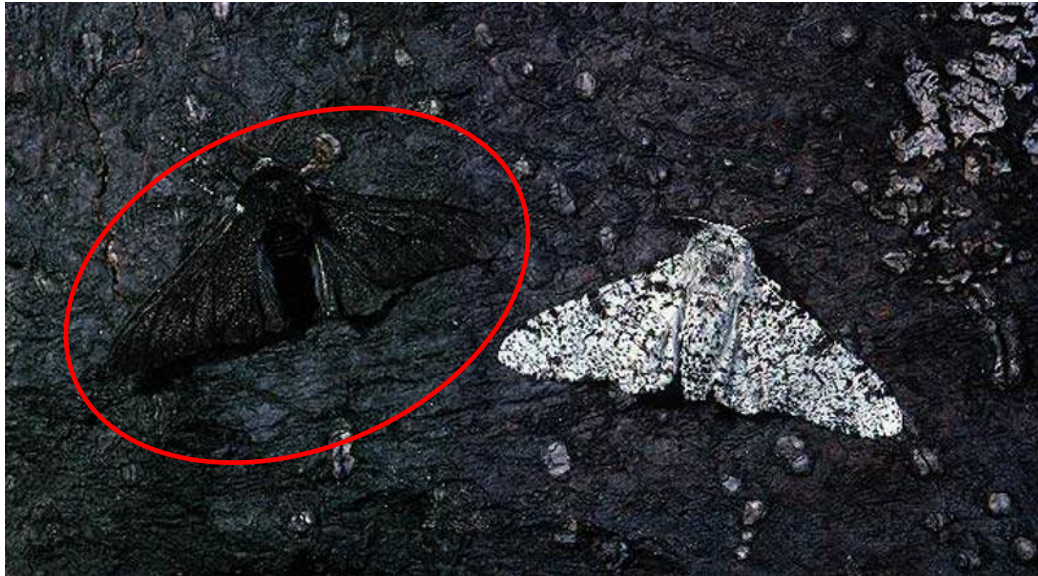
Αν τα άτομα στο ένα άκρο της κατανομής ενός πληθυσμού αφήνουν περισσότερους απογόνους τότε η μέση τιμή του χαρακτήρα τείνουν προς αυτό το άκρο. Αυτού του τύπου η επιλογή αλλάζει τα χαρακτηριστικά ενός πληθυσμού ευνοώντας άτομα που βρίσκονται προς ένα από τα δύο άκρα της κατανομής.

Τυπικό παράδειγμα αποτελεί η ανθεκτικότητα των εντόμων στο DDT (πρωτοδιαπιστώθηκε το 1974). Λόγω μεταλλάξεων σε συγκεκριμένα γονίδια πολλά έντομα «απόκτησαν» ανθεκτικότητα στο εντομοκτόνο και λόγω υψηλότερης επιβιωσιμότητας επικράτησαν στατιστικά στον πληθυσμό. Υπό φυσιολογικές συνθήκες, χωρίς εντομοκτόνο, οι μεταλλάξεις αυτές δεν εκφράζονταν και δεν επικρατούσαν στον πληθυσμό γιατί δεν προσέφεραν υψηλότερη επιβιωσιμότητα απ' ό,τι στα έντομα χωρίς τις μεταλλάξεις.

Ένα άλλο κλασικό παράδειγμα κατευθύνουσας επιλογής σχετίζεται με τον αποκαλούμενο **βιομηχανικό μελανισμό (industrial melanism)** που έχει διαπιστωθεί σε περισσότερα από 100 λεπιδόπτερα έντομα. Διαπιστώθηκε πρώτα στην Αγγλία στο λεπιδόπτερο *Biston betularia*. Αυτό κάθεται σε κορμούς δέντρων και συναντάται σε δύο μορφές, μια ανοιχτόχρωμη και μία σχεδόν μαύρη. Η ανοιχτόχρωμη επικρατεί από πλευράς συχνότητας σε περιοχές χωρίς ιδιαίτερη βιομηχανική δραστηριότητα, η σκουρόχρωμη σε περιοχές με έντονη βιομηχανική δραστηριότητα. Η εξήγηση είναι απλή. Στις βιομηχανικές περιοχές οι κορμοί καλύπτονται με σκουρόχρωμους λειχήνες λόγω της αιθάλης των εργοστασίων. Έτσι τα ανοιχτόχρωμα έντομα γίνονται πιο ορατά από τα πουλιά και έχουν μικρή επιβιωσιμότητα. Το αντίθετο συμβαίνει σε περιοχές χωρίς βιομηχανική ρύπανση.



Οι δύο μορφές της *Biston betularia* πάνω σε έναν κορμό σε περιοχή χωρίς βιομηχανική ρύπανση.



Οι δύο μορφές της *Biston betularia* πάνω σε έναν κορμό σε περιοχή με βιομηχανική ρύπανση.



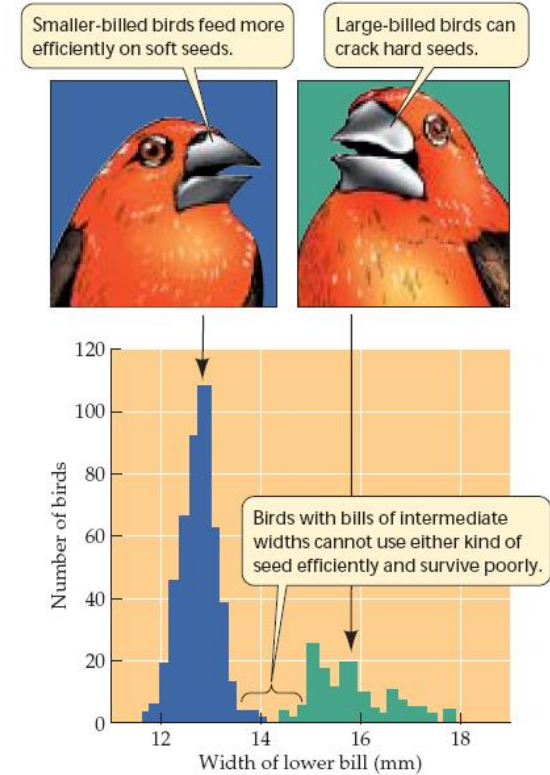
# ΠΡΟΤΥΠΑ ΚΑΙ ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ ΤΗΣ ΦΥΣΙΚΗΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ

## Διαφοροποιούσα επιλογή

Η διαφοροποιούσα επιλογή αλλάζει τα χαρακτηριστικά ενός πληθυσμού ευνοώντας άτομα που βρίσκονται στα άκρα της μέσης τιμής.

Ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα αφορά σε φυτά που είναι κοντά σε μεταλλεία στη Μ. Βρετανία. Λόγω των μεταλλείων το χώμα είναι πλούσιο σε βαρέα μέταλλα (π.χ. μόλυβδος, χαλκός). Οι περιοχές που μελετήθηκαν δεν είχαν ίδια μόλυνση. Υπήρχαν μολυσμένες περιοχές αλλά και υγιείς νησίδες. Κάποια φυτά προσαρμόσθηκαν στο μολυσμένο χώμα. Έτσι είχαμε τελικά δύο ποικιλίες του ίδιου είδους που ζούσαν δίπλα-δίπλα, ενώ απουσίαζαν υβρίδια των δύο ποικιλιών που τα περιμέναμε λόγω γειτνίασης και ευκολίας διασταυρώσεων.

Άλλο παράδειγμα είναι η κατανομή μεγέθους ράμφους που παρουσιάζουν οι σπίνοι *Pyrenestes ostrinus* της Δ. Αφρικής. Οι σπίνοι με το μεγάλο μέγεθος ράμφους τρέφονται με σπόρους ενός είδους φυτού. Οι σπίνοι με το μικρό μέγεθος ράμφους μπορούν να τραφούν με τους σπόρους αυτού του είδους αλλά δυσκολότερα, έτσι προτιμούν στους μαλακότερους σπόρους ενός άλλου φυτικού είδους.



**23.15 Disruptive Selection Results in a Bimodal Distribution**  
The bimodal distribution of bill sizes in the black-bellied seedcracker of West Africa is a result of disruptive selection, which favors individuals with larger and smaller bill sizes over individuals with intermediate-sized bills.

# ΠΡΟΤΥΠΑ ΚΑΙ ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ ΤΗΣ ΦΥΣΙΚΗΣ ΕΠΙΛΟΓΗΣ

## Συχνοεξαρτώμενη επιλογή

Σε αυτήν την περίπτωση οι ίδιοι οι οργανισμοί διαμορφώνουν το περιβάλλον στο οποίο δρα η φυσική επιλογή.

Παράδειγμα είναι τα σαλιγκάρια *Ceræa nemoralis* της Μ. Βρετανίας. Αυτά τα σαλιγκάρια απαντούν σε καφέ και κίτρινο κέλυφος και είναι συνηθισμένη τροφή πουλιών της ίδιας περιοχής. Όταν για οποιαδήποτε λόγω αυξάνεται ο αριθμός κάποιων σαλιγκαριών, πχ. το καφέ, τα πουλιά τρώνε συχνότερα τα καφέ γιατί είναι συχνότερα. Έτσι όμως μειώνεται ο σχετικός αριθμός των καφέ σαλιγκαριών και αρχίζει να αυξάνεται ο αριθμός των κίτρινων. Με τη σειρά τους τα κίτρινα σαλιγκάρια θα αποτελέσουν προτιμητέο θήραμα των πουλιών, ο σχετικός αριθμός τους θα αρχίσει να μειώνεται, κλπ.

# Γ Λ Ω Σ Σ Α Ρ Ι Ο Σ Χ Ε Τ Ι Κ Α Μ Ε Τ Α Ε Ι Δ Η Κ Α Ι Τ Η Ν Ε Ι Δ Ο Γ Ε Ν Ε Σ Η

**Αλλοπάτριοι (Allopatric):** Πληθυσμοί ή είδη που έχουν διαφορετική γεωγραφική εξάπλωση χωρίς να υπάρχει επικάλυψη. (Βλ. παραπάτριοι, συμπάτριοι)

**Γενότυπος (Genotype):** Το σύνολο των γονιδίων ενός ατόμου. (Βλ. φαινότυπος)

**Δήμος (Deme):** Ένας τοπικός πληθυσμός ενός είδους, συνήθως μικρός παμμικτικός πληθυσμός.

**Παραπάτριοι (Parapatric):** Πληθυσμοί ή είδη που οι γεωγραφικές τους κατανομές συνορεύουν αλλά δεν επικαλύπτονται. (Βλ. αλλοπάτριοι, συμπάτριοι)

**Περιπάτριοι (Peripatric):** Πληθυσμοί ενός είδους που βρίσκονται στην περιφέρεια της γεωγραφικής κατανομής του είδους.

**Πληθυσμός (Population):** Σύνολο ατόμων ενός είδους που καταλαμβάνει συγκεκριμένη γεωγραφική περιοχή και στην οποία παρατηρείται αναπαραγωγική συνέχεια. Οι αλληλεπιδράσεις (αναπαραγωγή, ανταγωνισμός, κ.λ.π.) μεταξύ των ατόμων αυτής της ομάδας (του πληθυσμού) είναι πιο έντονες απ' ό,τι με άτομα του ίδιου είδους αλλά διαφορετικών πληθυσμών.

**Συμπάτριοι (Sympatric):** Πληθυσμοί ή είδη που οι γεωγραφικές τους εξαπλώσεις επικαλύπτονται. (Βλ. αλλοπάτριοι, παραπάτριοι)

**Φαινόμενο του ιδρυτή (Founder effect):** Η αρχή σύμφωνα με την οποία οι ιδρυτές ενός νέου πληθυσμού φέρουν μικρό μόνο τμήμα της γενετικής ποικιλότητας του πληθυσμού από τον οποίον προήρθαν.

**Φαινότυπος (Phenotype):** Οι μορφολογικές, φυσιολογικές, βιοχημικές, ηθολογικές, και άλλες ιδιότητες ενός οργανισμού έτσι όπως εκφράζονται σε ένα αναπτυσσόμενο ή ανεπτυγμένο άτομο. Ο φαινότυπος αποτελεί συνισταμένη της αλληλεπίδρασης μεταξύ γενότυπου και περιβάλλοντος. (Βλ. γενότυπος)

# Ερωτήματα

- 1) Ποιοι είναι οι βασικότεροι μηχανισμοί ειδογένεσης;
- 2) Ποια από τις ακόλουθες περιγραφές ταιριάζει καλύτερα με την περιπάτρια ειδογένεση;
  - α) Γειτονικοί πληθυσμοί μεταξύ των οποίων υπάρχει μέτρια ροή γενετικού υλικού αποκλίνουν και τελικά αποκτούν γενετική απομόνωση.
  - β) Από την περιφέρεια ενός αρχικού πληθυσμού αποκόπτεται ένα μικρό τμήμα που λόγω απομόνωσης με την πάροδο του χρόνου εξελίσσεται σε ένα νέο είδος.
- 3) Η κοιλάδα που υπάρχει μεταξύ δύο ορέων κατακλύζεται από τη θάλασσα. Το είδος που πριν καταλάμβανε ολόκληρη την περιοχή (την κοιλάδα και τα δύο όρη) διαχωρίζεται σε δύο πληθυσμούς που τελικά εξελίσσονται σε δύο διαφορετικά είδη. Αυτή η περιγραφή ταιριάζει καλύτερα με την περιπάτρια, τη διχοπάτρια ή την παραπάτρια ειδογένεση;
- 4) Ποιοι πληθυσμοί αποκαλούνται αλλοπάτριοι και ποιοι παραπάτριοι;
- 5) Ποιοι είναι (ονομαστικά) οι μηχανισμοί εξελικτικής αλλαγής;
- 6) Ποια είναι τα πρότυπα του ρυθμού της εξελικτικής αλλαγής (ονομαστικά).
- 7) Επεξηγήστε το πρότυπο της φυλετικής βαθμιαίας αλλαγής.
- 8) Επεξηγήστε το πρότυπο της διαλείπουσας ή εστιγμένης ισορροπίας.
- 9) Ποια από τις παρακάτω διατυπώσεις ταιριάζει με το πρότυπο της διαλείπουσας ισορροπίας;
  - α) Ο ρυθμός φαινοτυπικής αλλαγής είναι γενικά χαμηλός και σταθερός.
  - β) Ο ρυθμός φαινοτυπικής αλλαγής είναι υψηλός κατά την ειδογένεση, με εξάρσεις αλλαγής.

# Ερωτήματα

- 10)** Ποιο από τα πρότυπα της φυσικής επιλογής ταιριάζει καλύτερα με την τάση διατήρησης των μέσων τιμών των χαρακτηριστικών ενός πληθυσμού (του φαινότυπου);
- α) η σταθεροποιούσα επιλογή
  - β) η κατευθύνουσα επιλογή
  - γ) η διαφοροποιούσα επιλογή
- 11)** Τι είναι η κατευθύνουσα επιλογή; Αναφέρατε παράδειγμα.
- 12)** Τι είναι οι στενωποί; Αναφέρατε παράδειγμα.
- 13)** Τι είναι το φαινόμενο του ιδρυτή. Αναφέρατε παράδειγμα.
- 14)** Με ποιον μηχανισμό ειδογένεσης σχετίζεται περισσότερο το φαινόμενο του ιδρυτή;
- 15)** Συμπληρώστε τα παρακάτω σχήματα γεωγραφικής κατανομής πληθυσμών με τους όρους που ταιριάζουν (π.χ. αλλοπάτριοι, παραπάτριοι, συμπάτριοι).

