

JAN KOZŁOWSKI

*Instytut Nauk o Środowisku Uniwersytetu Jagiellońskiego
Gronostajowa 7, 30-387 Kraków
jan.kozlowski@uj.edu.pl*

EWOLUCJA STRATEGII ŻYCIOWYCH

Walka o byt jest nieuniknionym następstwem dążenia wszystkich żywych istot do szybkiego pomnażania swej liczby. Wszelkie organizmy wytwarzające w ciągu życia kilka jaj lub nasion muszą w jakimś jego okresie, w jakiejś porze lub w jakimś szczególnym roku zginąć, w przeciwnym razie liczebność ich na skutek prawa postępu geometrycznego wzrosłaby w tak ogromnym stopniu, że żadna kraina nie byłaby w stanie ich wyżywić. Dlatego też, ponieważ rodzi się zawsze więcej osobników, niż może przeżyć, w każdym przypadku musi występować walka o byt albo między osobnikami tego samego gatunku, albo między osobnikami rozmaitych gatunków, czy też wreszcie walka z fizycznymi warunkami życia. Jest to teoria Malthusa, zastosowana ze spotęgowaną siłą do całego królestwa zwierzęcego i roślinnego; nie może tu bowiem być mowy ani o sztucznym zwiększaniu ilości pożywienia, ani o roztroprnym wstrzymywaniu się od małżeństw. Choćby więc obecnie z mniejszą lub większą szybkością zwiększała się liczebność pewnych gatunków, nie mogą tego jednak czynić wszystkie, gdyż świat nie byłby w stanie ich pomieścić. Karol Darwin, „O powstawaniu gatunków”, str. 61-62, WUW 2009.

Darwin nie posługiwał się matematyką, ale zacytowany powyżej fragment jego dzieła wyraźnie wskazuje, że głęboko zrozumiał dzieło Thomasa Malthusa z 1798 r. (Darwin znał prawdopodobnie drugie, rozszerzone wydanie z 1803 r.), mówiące o zagrożeniach wynikających z geometrycznego przyrostu ludzkości, który musi doprowadzić do wyczerpania zasobów. Przeniósł to rozumowanie na świat innych organizmów w następującym sensie. Poszczególne gatunki, choć nie są wieczne, trwają dostatecznie długo, by przy ich znacznym potencjale rozrodczym zabrakło miejsca na Ziemi dla wszystkich

ich przedstawicieli. Wiele osobników umiera zatem bezpotomnie, a przy występowaniu zmienności (patrz artykuł JERZMANOWSKIEGO w tym zeszycie KOSMOSU) rozkład różnych cech w populacji musi się zmieniać w sposób nieunikniony, gdyż jest niewyobrażalne, by przynajmniej część z nich nie wpływała na rozrodczość i śmiertelność przy danych warunkach fizycznych, a także przy wynikającej z zagęszczenia konkurencji wewnątrz- i międzygatunkowej.

W zacytowanym fragmencie istotne są jeszcze co najmniej dwie inne myśli. Po pierwsze, niektóre gatunki w pewnych miej-

scach mogą wzrastać w liczbę, tyle że nie może to trwać zbyt długo. Po drugie, giniecie nadmiaru wyprodukowanego potomstwa nie musi odbywać się zawsze i wszędzie z jednakową intensywnością. Wystarczy, by ten nadmiar ginął w jakimś okresie roku, albo tylko co kilka lat. Dziś wiemy dostatecznie wiele o mechanizmach regulacji liczebności, by migrację, zwłaszcza osobników młodych w sytuacji przegęszczenia, uznać za najpotężniejszy i najczęstszy z nich. Młode osobniki, które nie znalazły swego miejsca tam gdzie się urodziły, migrują i ich śmierci nie odnotowujemy. Właśnie ten mechanizm, którego ewolucję wyjaśnił ŁOMNICKI (1988) w swej książce, powoduje, że gdybyśmy zbadali śmiertelność i rozrodczość wielu gatunków w wielu miejscach, wyliczenia wskazywałyby

na nieuchronność wzrostu populacji, zgodnie z przewidywaniami Malthusa, natomiast przeciętne zagęszczenie organizmów w rzeczywistości nie zmieniałoby się. Ten rozróżnienie pomiędzy oczekiwanym geometrycznym wzrostem zagęszczenia i obserwowanym brakiem wzrostu jest właśnie siłą napędową ewolucji każdej cechy, a zwłaszcza cech związanych z tzw. historiami życiowymi, zwanymi też strategiami życiowymi. Cechy takie to między innymi charakter rozmnażania – raz w ciągu życia, co rok, wiele razy w ciągu roku, w sposób ciągły po osiągnięciu dojrzałości, a także tempo starzenia, wiek i rozmiar przy dojrzewaniu, intensywność rośnięcia (lub jego brak) po dojrzewaniu, produkowanie małej liczby dużych jaj lub dużej liczby małych jaj, itp.

MIARA DOSTOSOWANIA

Jeśli jakaś wartość dowolnej cechy, na przykład ciemna barwa cmy na terenach zanieczyszczonych pozbawionych porostów, ma wyższe dostosowanie niż wartość alternatywna, na przykład barwa jasna, to w kolejnych pokoleniach będzie ona coraz częściej występowała. Można to wykazać metodami klasycznej genetyki populacji (patrz artykuł Łomnickiego „Dobór naturalny” w tym zeszycie KOSMOSU). Czy można użyć tych samych metod szukając odpowiedzi na pytanie, czy wyższe dostosowanie mają osobniki dojrzewające w trzecim, a nie czwartym lub drugim roku życia? Odpowiedź jest w zasadzie negatywna. Jak pisze Łomnicki, klasyczna genetyka populacji sprawdza się tam, gdzie nosiciele porównywanych cech nie różnią się czasem trwania pokolenia. Badając ewolucję cech historii życia natrafiamy zatem na pierwszą trudność: z dużym prawdopodobieństwem prawidłowo zdefiniowany czas trwania pokolenia będzie krótszy u organizmów dojrzewających wcześniej. Druga trudność wynika stąd, że stan populacji – to czy zagęszczenie rośnie, maleje lub nie zmienia się – jest sam w sobie czynnikiem selekcyjnym, na który wrażliwe są przynajmniej niektóre cechy historii życia. Wyobraźmy sobie, że populacja liczy 1000 osobników rozmnażających się partenogenetycznie tylko raz w życiu, a po 6 latach liczy 4000 osobników. Wszystkie osobniki rozmnażają się w trzecim roku i każdy daje średnio 10 potomków. Gdyby wszystkie osobniki potomne przeżywały, to populacja wzrosłaby

nie czterokrotnie, lecz stukrotnie po 6 latach (10 potomków przypadających na jednego osobnika w pierwszym pokoleniu, $10 \times 10 = 100$ w drugim). Zatem średnio w każdym pokoleniu przeżywa tylko 20% osobników ($10 \times 0,2 = 2$ w pierwszym pokoleniu i $2 \times 10 \times 0,2 = 4$ w drugim; zauważmy, że współczynnik reprodukcji netto, czyli liczba potomków danego osobnika mnożona przez prawdopodobieństwo dożycia do dojrzałości wynosi $R = 10 \times 0,2 = 2$). Przypuśćmy, że pojawił się mutant rozmnażający się dopiero po 6 latach i dzięki większym rozmiarom wydający na świat 40 potomków, przeżywający z prawdopodobieństwem również 0,2 pierwsze trzy lata i z większym prawdopodobieństwem 0,4 (z powodu większych rozmiarów) kolejne trzy lata. Zatem prawdopodobieństwo przeżycia sześciu lat przez potomstwo tego mutantu wynosi $0,2 \times 0,4 = 0,08$. Po sześciu latach pozostanie zatem z jednego zmutowanego osobnika $R = 40 \times 0,08 = 3,2$ osobników potomnych. Jest oczywiste, że mutant ten, jako mający gorsze dostosowanie, nie rozprzestrzeni się w populacji pomimo wyższego R , gdyż osobniki rozmnażające się po trzech latach pozostawią po sobie w tym samym czasie 4 osobniki potomne, jak wyliczono wyżej. Przypuśćmy jednak, że z jakiegoś powodu prawdopodobieństwo przeżycia spadło do 0,1 w przypadku genotypu dojrzewającego po trzech latach. Populacja jest stabilna, gdyż z jednego osobnika powstanie $10 \times 0,1 = 1$ osobnik potomny w pierwszym pokole-

niu, czyli po trzech latach, i podobnie $1 \times 10 \times 0,1 = 1$ osobnik po sześciu latach. Jeśli mutant rozmnażający się po sześciu latach będzie pierwsze trzy lata przeżywał również z obniżonym do połowy prawdopodobieństwem, pozostawi po sobie $40 \times 0,1 \times 0,4 = 1,6$ potomków. Zatem mutant, który nie mógł rozprzestrzeniać się w rosnącej populacji, może uczynić to w populacji stabilnej. Jeśli populacja jest stabilna, dobór naturalny będzie zawsze preferował genotypy o najwyższym R , mierzącym przeciętną liczbę córek przypadających na jedną matkę; nie jest przy tym istotna długość trwania pokolenia. Ponieważ większość populacji organizmów na świecie jest mniej więcej w stanie równowagi, pozwala to zrozumieć, dlaczego tak częste jest w przyrodzie stosunkowo późne dojrzewanie, a świat nie jest wypełniony organizmami o rozmiarach i długości cyklu życiowego takich jak na przykład u wrotków. W stabilnych populacjach $R = 1$, możemy więc powiedzieć, że najlepiej dostosowany genotyp ma $R = 1$, a wszystkie inne $R < 1$. Inaczej jest w populacjach rosnących: jak widzieliśmy w analizowanym przykładzie, dobór będzie popierał wczesne dojrzewanie, a najlepszy genotyp bynajmniej nie musi charakteryzować się najwyższym współczynnikiem reprodukcji netto R . Gdyby liczebność populacji malała, dobór popierałby opóźnione dojrzewanie. Z dotychczasowych rozważań wynika ważny wniosek: współczynnik reprodukcji netto R może być stosowany do wyliczania dostosowania, jak to przedstawił Łomnicki w artykule *Dobór naturalny* w tym zeszycie KOSMOSU, tylko wtedy, jeśli populacja jest stabilna lub porównywane genotypy nie różnią się czasem trwania pokolenia. Wnioski te dotyczą oczywiście nie tylko gatunków rozmnażających się raz w życiu, jak zakładano dla prostoty w analizowanym przykładzie.

Czy istnieje zatem uniwersalna miara dostosowania? W literaturze pokutuje błędne przekonanie, że jest nią tzw. parametr maltuzjański r , zwany też wewnętrznym tempem przyrostu naturalnego. Definiuje się go następująco. Przypuśćmy, że znamy dla poszczególnych klas wieku x płodność f_x (ściślej liczbę produkowanych córek, jeśli gatunek rozmnaża się płciowo) oraz prawdopodobieństwo dożycia do tych klas wieku l_x . Wartości te wstawiamy do wzoru zwanego równaniem Eulera-Lotka:

$$1 = \sum_{x=1}^{\omega} l_x f_x e^{-rx},$$

gdzie ω oznacza wiek maksymalny. Następnie szukamy takiego r , by równanie było spełnione. Gdyby parametry l_x i f_x nie zmieniały się w czasie, populacja rosłaby w sposób nieograniczony w tempie r , przy czym trzeba pamiętać, że parametr ten liczony jest na jednostkę czasu, nie na pokolenie jak w przypadku R . Jednak, jak zauważył Darwin, na dłuższą metę jest to niemożliwe. Dlatego r nie może być uniwersalną miarą dostosowania, choć można wyobrazić sobie sytuację, gdy jest poprawną miarą dostosowania. Gdybyśmy mieli populację rosnącą w sposób nieograniczony po skolonizowaniu nowego środowiska, zużywające zasoby i produkujące formy przetrwalnikowe zdolne do kolonizacji nowych zasobów, r byłoby dobrą miarą dostosowania pod warunkiem, że prawdopodobieństwo przetrwania i skolonizowania nowych miejsc zasobnych w pokarm albo nie zależałoby od r , albo było z nim dodatnio skorelowane. Gdyby jednak genotypy szybko namnażające się gorzej się rozprzestrzeniały po wyczerpaniu zasobów, r nie mogłoby być stosowane jako miara dostosowania. W laboratoriach, jeśli losowo przenosimy bakterie lub drożdże na nową pożywkę przy stosunkowo niskich zagęszczeniach, gdy nie ma jeszcze silnej konkurencji, mamy do czynienia z doбором maksymalizującym r . Być może po wielkich wymieraniach (patrz artykuł RACKIEGO w tym zeszycie KOSMOSU), przez pewien czas działał właśnie dobór maksymalizujący r , co tłumaczyłoby, dlaczego przeważały wtedy gatunki o niewielkich rozmiarach, zapewne stosunkowo szybko dojrzewające.

Nieporozumienie dotyczące uniwersalności r jako miary dostosowania wynika z banalnego faktu: podobieństwa równania Eulera-Lotka do wzoru, opisującego tzw. wartość reprodukcyjną V_0 nowo urodzonego osobnika (KAWECKI i STEARNS 1993):

$$V_0 = \sum_{x=1}^{\omega} l_x f_x e^{-r_p x}.$$

Prawe strony obu równań wyglądają niemal identycznie, a jeśli użyć symbolu r zamiast r_p , co często się czyni, wręcz identycznie. Jednak r_p nie jest parametrem maltuzjańskim rozpatrywanego genotypu, jak czasem mylnie się interpretuje, lecz rzeczywistym tempem wzrostu populacji, podlegającej regulacji liczebności poprzez różnorodne mechanizmy zależne od zagęszczenia. Jeśli zatem mamy populację w stanie równowagi złożoną z jednego genotypu i pytamy o moż-

liwość rozprzestrzeniania się w niej innego genotypu¹, wyliczając jego wartość reprodukcyjną wstawiamy do równania $r_p = 0$, co oznacza, że liczebność populacji utrzymuje się na stałym poziomie, a nie r charakteryzujące genotyp dokonujący inwazji. Podobnie będzie, jeśli z parametrów demograficznych l_x i f_x wynika, że populacja powinna rosnać ($r > 0$), a jednak utrzymuje się ona na stałym poziomie ($r_p = 0$) dzięki zależnej od zagęszczenia migracji młodych osobników. W tym drugim przypadku problem zniknąłby, gdyby opuszczanie przez osobniki miejsca urodzenia traktować jako śmiertelność.

Wartość reprodukcyjna przy urodzeniu jest dobrą miarą dostosowania, choć pewnie można by wymyślić złośliwy przypadek, gdy i ona się nie sprawdza. Warto zatem poświęcić jej trochę uwagi. Zauważmy, że potomstwo danego osobnika rodzone będzie w różnym wieku. Czy będzie miało ono taki sam wpływ na dostosowanie bez względu na wiek matki? Odpowiedź jest twierdząca, jeśli liczebność populacji się nie zmienia: każdy osobnik potomny będzie wtedy stanowić taki

sam udział w całej populacji. Jeśli populacja będzie rosła, wartość potomstwa ulegać będzie dewaluacji: im później rodzony potomek, tym mniejszą będzie stanowić frakcję całej populacji. Odwrotnie będzie, jeśli populacja będzie się kurczyć: im później rodzony potomek, tym większą będzie stanowić frakcję całej populacji. Wynika to stąd, że zmianę liczebności populacji można wyrazić wzorem

$$N_x = N_0 e^{r_p x}$$

w którym N_0 oznacza liczebność początkową, a N_x liczebność po czasie x . Wyrażenie $e^{-r_p x}$ we wzorze na V_0 opisuje, ile razy wzrośnie lub zmaleje populacja, a zatem przelicza wartość przyszłych potomków na ich wartość w dniu urodzenia matki². Dzięki temu możemy porównywać strategie różniące się wiekiem dojrzewania i generalnie średnim czasem trwania pokolenia. Zauważmy jeszcze, że dla stabilnych populacji, gdy $r_p = 0$, $e^{-r_p x} = 1$, a zatem wartość reprodukcyjna przy urodzeniu staje się po prostu współczynnikiem reprodukcji netto R .

EWOLUCJA CECH HISTORII ŻYCIA

Rzut oka na wzór definiujący wartość reprodukcyjną przy urodzeniu uzasadnia podany wcześniej na wiarę wniosek, że w rosących populacjach ($r_p > 0$) dobór naturalny popierać będzie wczesne dojrzewanie, kosztem małych rozmiarów i szybkiego starzenia, a w populacjach kurczących opóźnione dojrzewanie. Jak będzie natomiast w populacjach niezmiennych średniej liczebności, co jest przecież przypadkiem najczęstszym? Sytuacja jest na tyle skomplikowana, że wymaga modelowania matematycznego (patrz np. KOZŁOWSKI 2006). Można tutaj podać jedynie kilka ogólnych zasad. Po pierwsze, ogromną rolę odgrywać będzie śmiertelność powodowana przez czynniki zewnętrzne, takie jak drapieżniki, katastrofy, załamania pogody. Zyskiem z odraczania dojrzewania jest zwykle możliwość osiągnięcia większych rozmiarów ciała, co owocuje albo zwiększoną płodnością, albo lepszym przeżywaniem organizmu lub jego

potomstwa. Zasoby przeznaczone na wzrost mogą być zatem traktowane jako inwestycja w przyszłą reprodukcję. Alternatywnie mogą być one użyte bezpośrednio na reprodukcję lub na utrzymywanie somy w dobrym stanie, umożliwiającym opóźnione starzenie, a więc długo trwającą aktywność rozrodczą. To, jak długo inwestycja we wzrost jest opłacalna, zależy od ryzyka śmierci: jeśli jest ono wysokie, lepiej nie czekać zbyt długo z rozrodem i zadowolić się niewielkim jego tempem wynikającym z małych rozmiarów. Podobnie jest z inwestycjami w naprawy uszkodzonych tkanek, komórek i ich elementów: jeśli ryzyko śmierci z powodu czynników zewnętrznych, niezależnych od stanu osobnika, jest wysokie, intensywne inwestowanie w dobry stan somy nie zostanie spłacone poprzez długi okres rozrodu. Jeśli wpada się w paszczę lwa w wieku 30 lat, nie ma większego znaczenia, czy objawy starzenia wystąpiłyby już po

¹Rozważając, czy mutant lub migrant może dokonać inwazji do jednorodnej pod względem jakiejś strategii populacji posługujemy się w gruncie rzeczy pojęciem znanym pod nazwą ESS (ewolucyjnie stabilna strategia). Została ona zdefiniowana w artykule ARGASIŃSKIEGO w tym zeszycie KOSMOSU).

²Podobnie dzieje się, gdy wyliczane są nasze emerytury. Zarobki z przeszłości muszą być przeliczone na aktualną wartość, uwzględniając występującą w przeszłości inflację.

pięćdziesiątce, czy dopiero po sześćdziesiątce. Nic też dziwnego, że dawniej, gdy życie było znacznie bardziej niebezpieczne, ludzie wcześniej przystępowali do rozrodu i ciężkiej pracy dla utrzymania rodziny, co skracało okres wzrostu i powodowało mniejsze rozmiary ciała, a także wcześniejsze starzenie. Zmiany, które nastąpiły w wyniku przemian cywilizacyjnych, są najprawdopodobniej w niewielkim stopniu uwarunkowane genetycznie, a w większym wynikają z utrwalonej przez dobór prawidłowej reakcji społecznej i fizjologicznej na zmiany warunków życia.

W przyrodzie powszechnie obserwuje się dodatnią korelację między średnią długością życia, wynikającą przede wszystkim z zewnętrznych czynników śmiertelności, i fizjologiczną długością życia. Ptaki i nietoperze, dzięki zdolności lotu, rzadziej padają ofiarą drapieżników niż ssaki, i ich fizjologiczna długość życia jest kilkakrotnie większa niż ssaków porównywalnej wielkości. Opisany powyżej mechanizm doskonale tę zależność wyjaśnia. Istnieje też ujemna korelacja między tempem śmiertelności i wiekiem dojrzewania, przewidywana przez modele matematyczne. Wynika ona stąd, że ten sam wzrost płodności, wynikający z odroczenia dojrzewania i zwiększenia przez to płodności poprzez większe rozmiary, ma tym mniejszą wartość, im większym ryzykiem śmierci jest to odroczenie obarczone. Występowanie ogromnie zróżnicowanych rozmiarów ciała można tylko częściowo wyjaśnić różnicami w wieku dojrzewania. Dodatkowym czynnikiem różnicującym jest tempo produkcji, będące różnicą między tempem zdobywania zasobów i tempem ich zużywania na koszty utrzymania. Tempo produkcji przekłada się z kolei na tempo wzrostu lub tempo inwestowania zasobów w potomstwo. W skład kosztów utrzymania wchodzi wydatki na podstawowe funkcje organizmu, ale także omawiane wcześniej naprawy, których intensywność jest kształtowana przez dobór zależnie od śmiertelności zewnętrznej.

Ogromną rolę w kształtowaniu cech historii życia odgrywa sezonowość. Organizmy radzą sobie z występowaniem okresów niesprzyjających, gdy pokarmu jest mało, temperatura jest zbyt niska, albo jest zbyt sucho, na kilka sposobów. Jednym z nich jest jednoroczny styl życia: przed nadejściem niekorzystnego okresu produkowane są diaspory zdolne do przetrwania. Przykładem mogą być rośliny jednoroczne. Dobór naturalny dopasowuje odpowiedni czas produkowania

takich diaspor. Wariantem takiego rozwiązania jest występowanie kilku pokoleń w ciągu korzystnego okresu, przy czym ostatnie produkuje przetrwalnikowe diaspory. Przykładem mogą być rozwielitki czy mszyce. Wiele gatunków przeczekuje niekorzystny okres i rozpoczyna lub zwiększa aktywność po powrocie korzystnych warunków. Modele matematyczne pokazują, że optymalne jest wtedy kontynuowanie wzrostu także w latach po osiągnięciu dojrzałości. Taki charakter wzrostu występuje między innymi u ryb, płazów, gadów, wielu mięczaków, niektórych stawonogów. Od śmiertelności, zwłaszcza w okresie niekorzystnym, zależy rozmiar, przy którym następuje rozmnażanie, a także asymptotyczny rozmiar, do którego organizmy danego gatunku się zbliżają swoim wzrostem przez całe życie. Jeśli prawdopodobieństwo przeżycia niekorzystnego okresu jest niskie, dojrzewanie następuje wcześniej przy niewielkich rozmiarach, a większość wzrostu jest realizowana po dojrzewaniu (KOZŁOWSKI i TERIOKHIN 1999). Taki charakter wzrostu obserwujemy na przykład u wielu małży. Natomiast przy wysokim prawdopodobieństwie przeżycia niekorzystnego okresu, na przykład zimy, prawie cały wzrost jest realizowany przed dojrzewaniem, a potem już niewiele organizm przyrasta z roku na rok. Tak bywa zwykle w przypadku żółwi. Ptaki i ssaki żyją długo, ptaki nie rosną jednak nigdy po dojrzewaniu, a ssaki tylko wyjątkowo i niewiele. Wprawdzie zgodnie z modelami matematycznymi powinny rosnać, ale najprawdopodobniej występują tu tzw. ograniczenia konstrukcyjne (ang. design constraints), wynikające zapewne ze stałocieplności i skomplikowanej budowy mózgu, a w przypadku ptaków także zdolności do lotu. Co ciekawe, jest prawie regułą, że ptaki uzyskują zdolność do lotu prawie zawsze dopiero po osiągnięciu dorosłych rozmiarów, co następuje bardzo szybko, zwłaszcza u gniazdowników, ale okres niezbędny do osiągnięcia dojrzałości jest silnie skorelowany z rozmiarami ciała. Można przypuszczać, że w długim okresie pomiędzy uzyskaniem zdolności do lotu i przystąpieniem do rozrodu rozwija się mózg i zbierane jest doświadczenie niezbędne do odbicia skutecznych lęgów. U większości ssaków, ponieważ ich fizjologia nie jest poddana surowym rygorom związanym z lotem, powiększanie rozmiarów i zdobywanie doświadczenia może odbywać się równocześnie.

U roślin wieloletnich sytuacja jest bardziej złożona. Trwałe rośliny zielne tracą czę-

ści nadziemne i część lub wszystkie korzenie, a zimą są reprezentowane jedynie przez podziemne organy zapasowe, takie jak cebulki, bulwy, kłącza itp. Jak wykazali niezależnie PUGLIESE (1988) oraz IWASA i COHEN (1989) z pomocą modeli matematycznych, optymalną strategią takich roślin jest powiększanie rozmiarów do osiągnięcia dojrzałości, a następnie dorastanie w kolejnych latach jedynie do rozmiarów osiągniętych w poprzednim roku. Wydaje się, że większość, choć chyba nie wszystkie trwałe rośliny zielne mają taką właśnie strategię. Inaczej jest z drzewami i krzewami, które rosną oczywiście w kolejnych latach po osiągnięciu dojrzałości, chociaż wytwarzanie kwiatów i owoców zmniejsza tempo wzrostu poprzez drenaż zasobów. PUGLIESE i KOZŁOWSKI (1990) pokazali, że taka strategia jest optymalna, jeśli roślina posiada trwałe części nadziemne, takie jak pień czy gałęzie. Odrębnym zagadnieniem, tylko częściowo zgłębnionym od strony teoretycznej, jest podział zasobów pomiędzy rozród genetywny i wegetatywny, jeśli taki występuje. Rośliny takie, np. trawy, rosną zwykle w zwartych płatach i siewki nie mają praktycznie żadnych szans w konkurencji z nowymi rametami powstałymi wegetatywnie. U tego typu roślin nasiona służą głównie do kolonizacji nowych terenów, zakładania nowych płatów. Jak wykazał OLEJNICZAK (2001, 2003), podział zasobów pomiędzy rozród wegeta-

tywny i płciowy zależny jest od zagęszczenia roślin w danym płacie, prawdopodobieństwa zniszczenia płatu i prawdopodobieństwa znalezienia przez nasiona nowego nieskolonizowanego jeszcze miejsca.

Pewną zagadką są organizmy semelparyczne, czyli rozmnażające się tylko raz w życiu. Strategia taka jest dość rzadka u zwierząt. Jako przykład może służyć łosoś, węgorz, niektóre głowonogi, a nawet samce niektórych torbaczy, na przykład australijskiego *Antechinus stuartii*. Wiele roślin rozmnaża się tylko raz w ciągu życia, a potem obumiera. Klasykami przykładami są bambus, agawa lub lobelia, ale strategia ta jest reprezentowana też przez tzw. gatunki dwuletnie (w wolnej przyrodzie okres poprzedzający rozród jest często zmienny i dłuższy niż dwa lata). W przypadku niektórych zwierząt, takich jak łosoś czy węgorz, łatwo wyobrazić sobie działanie doboru prowadzące do semelparyczności. Ryby te odbywają bardzo dalekie wędrówki, kosztowne energetycznie i niebezpieczne. Większy wzrost dostosowania daje wtedy zużycie części tkanek własnego organizmu na dodatkową produkcję jaj, niż ryzykowna wędrówka powrotna na żerowiska i znów na tereny łęgowe w celu odbycia następnego lęgu. Siły selekcyjne prowadzące do ewolucji semelparyczności wśród roślin nie zostały dotąd zadawalająco wyjaśnione.

STARZENIE JAKO PROBLEM EWOLUCYJNY

Zdecydowana większość organizmów prędzej czy później starzeje się, co objawia się zwiększoną śmiertelnością, często połączoną ze spadkiem intensywności rozrodu. Starzenie jest zwykle zjawiskiem fizjologicznie niespecyficznym, wykazującym dużą zmienność nawet w obrębie tych samych populacji. Pojawiające się co jakiś czas informacje o odkryciu genu długowieczności i poszukiwanie genów nieśmiertelności to zabiegi reklamowe mające niewiele wspólnego z solidną nauką. Bez wątplenia warto jednak spojrzeć na problem starzenia z perspektywy ewolucyjnej. Powróćmy do pojęcia wartości reprodukcyjnej. Omówiona została wcześniej wartość reprodukcyjna przy urodzeniu, ale może być ona wyliczona dla dowolnego wieku t , zgodnie z wzorem:

$$V_t = \sum_{x=t}^{\omega} \frac{l_x}{l_t} f_x e^{-r_p(x-t)}$$

Zauważmy, że sumowanie zaczyna się teraz od wieku t , prawdopodobieństwo dożycia do danego wieku jest dzielone przez prawdopodobieństwo dożycia do wieku t (gdyż rozpatrujemy osobniki, które do tego wieku dożyły), a w potęgze podstawy logarytmów naturalnych od danego wieku x jest odejmowany wiek t , którym jesteśmy zainteresowani. Interpretacja jest następująca: jeśli osobnik miał szczęście dożyć do wieku t , jaka jest oczekiwana liczba potomstwa do końca życia, dyskontowana do wartości takiej, jaką ma potomstwo rodzone w chwili t ? Wartość reprodukcyjna zmienia się z wiekiem w następujący sposób. Najpierw rośnie, aż do osiągnięcia dojrzałości, gdyż stopniowo skraca się okres, w którym potomstwo nie jest rodzone, a organizm podlega śmiertelności. Inaczej mówiąc, z wiekiem zwiększa się prawdopodobieństwo dożycia do dojrzałości. Od osiągnięcia dojrzałości wartość reproduk-

cyjna maleje, gdyż coraz większą część całościowego potencjału rozrodczego osobnik ma za sobą, a coraz mniejszą przed sobą. Należy oczywiście pamiętać, że zajmujemy się wartościami oczekiwanymi, czyli przeciętnymi, a nie konkretnymi osobnikami. Z takiego przebiegu wartości reprodukcyjnej wynikają ważne wnioski dla siły doboru, eliminującego niekorzystne mutacje: będzie on działał najsilniej na mutacje objawiające się przed dojrzewaniem, a następnie będzie słabnął w miarę jak spada wartość reprodukcyjna. Zatem jak stwierdził MEDAWAR (1952), genotypy będą słabo obciążone mutacjami, których skutki pojawiają się wcześniej w życiu, zwłaszcza przed dojrzewaniem, a silnie mutacjami, których skutki pojawiają się późno w życiu, gdy wartość reprodukcyjna jest niska lub nawet równa zeru. Tak więc starzenie wynikające z akumulacji niekorzystnych mutacji o późnym efekcie fenotypowym jest nieuniknione, a ponieważ spadek wartości reprodukcyjnej, a zatem i siły doboru, jest tym szybszy im większa jest śmiertelność z przyczyn niezależnych od stanu osobnika, objawy starzenia będą pojawiać się wcześniej w populacjach o wysokiej śmiertelności. Z kolei WILLIAMS (1957) zauważył, że wiele genów wykazuje efekty plejotropowe, czyli pojedynczy gen wpływa na wiele cech. Niekiedy może być to plejotropia antagonistyczna tego typu, że gen(y) działa(ją) korzystnie w młodym wieku, a niekorzystnie w starszym. Ponieważ gen taki nie będzie eliminowany ze względu na większą siłę doboru w młodości, jego negatywne efekty w starszym wieku są nieuniknione. Jako przykład podaje Williams budowę mózgu ssaków, co jest oczywiście cechą powodowaną przez wiele genów. Mózg ssaków słabo regeneruje – zyskiem w młodości jest sprawność funkcjonowania i uczenia się, problemem na starość ograniczone naprawy, gdy część neuronów obumiera.

Oba przedstawione mechanizmy powodujące nieuniknione starzenie wzajemnie się nie wykluczają. Nie jest z nimi też sprzeczny przedstawiony wcześniej w tym artykule mechanizm, zaproponowany przez KIRKWOODA (1990) pod nazwą "soma jednorazowego użytku" (ang. disposable soma theory). Według tej koncepcji tempo starzenia zależy od ilości zasobów przeznaczonych na naprawy śmiertelnej somy, obsługującej docelowo produkcję komórek rozrodczych, potencjalnie nieśmiertelnych.

Jak już wspomniano, dobór będzie popierał poziom napraw tym intensywniejszy, im mniejsza jest śmiertelność powodowana przez czynniki zewnętrzne. Mechanizm ten wydaje się być istotniejszy od zaproponowanych przez Medawara i Williama, ale problem wymaga dalszych badań. Od strony teoretycznej zajmował się nim CICHON (1997).

Śmierć nie jest zatem zaprogramowana w genach, z wyjątkiem organizmów rozmnażających się raz w życiu, czyli semelparycznych, lecz wynika z nagromadzenia niekorzystnych zmian. Śmierć ze starości to zjawisko niespecyficzne, ostateczna przyczyna może być odmienna u różnych osobników i gatunków, różne ważne organy mogą okazać się niewydolne.

Jak dotąd znaleziono tylko jeden sposób na przedłużenie życia wielu gatunków, prawdopodobnie także człowieka: ograniczona ilość przyjmowanych kalorii. Niedostatek pokarmu wydaje się być sygnałem, że może być opłacalne odroczenie dojrzewania lub rozrodu połączone ze zwiększonym inwestowaniem w utrzymanie somy w dobrym stanie i czekanie na lepsze czasy. Ewolucję takiej strategii wyjaśnił ŁOMNICKI (1988). Wydaje się, że wiele genów warunkujących dłuższe życie u zwierząt doświadczalnych ma podobne działanie: powoduje niższe spożycie pokarmu z powodu wcześniejszych sygnałów pochodzących od różnych komórek o zaspokojeniu głodu. Taka niższa konsumpcja, poniżej wartości maksymalizujących dostosowanie, odbijać się musi na zmniejszonym rozrodzie, a zatem nie będzie rozprzestrzeniać się w naturalnych populacjach, podobnie jak nie będzie rozprzestrzeniać się przeinwestowywanie w naprawy tkanek, komórek, czy ich elementów. W przypadku człowieka, u którego w znacznej mierze dobór naturalny został zastąpiony kulturowym, a w większości społeczeństw osłabła presja na maksymalizowanie indywidualnego dostosowania, jest wyobrażalne przedłużanie życia poprzez odpowiednią dietę, manipulowanie uczuciem sytości, czy nawet manipulacje genetyczne prowadzące do intensyfikacji napraw. Wydłużenie przeciętnego życia, które już się dokonało w bogatych społeczeństwach ludzkich, zawdzięczamy przede wszystkim zwiększonym inwestycjom w naprawy, dokonywane nie przez organizm, ale przez służbę zdrowia.

ZAKOŃCZENIE

Warto zwrócić uwagę, że ewolucja strategii życiowych jest aktualnie badana przy pomocy bardzo niedoskonałych narzędzi matematycznych. Ponieważ, jak argumentowano wcześniej, genetyka populacji w tym przypadku zawodzi, stosuje się najczęściej metody optymalizacyjne. Pozwalają one wyjaśniać przyczyny ogromnej różnorodności cech historii życiowych występującej w przyrodzie, ale nie nadają się do śledzenia dynamiki procesów ewolucyjnych. Potrzebne są zatem nowe narzędzia matematyczne. Pewną nadzieję można pokładać w rozwoju tzw. teorii dużych gier, stosującej dynamikę replikatorową (patrz artykuł ARGASIŃSKIEGO w

tym zeszycie KOSMOSU). Gdy czyta się dzieło Darwina, odnosi się właśnie wrażenie, że postrzegał on przyrodę jako wielką i skomplikowaną grę. „...Patrzmy na radosne oblicze przyrody, widzimy często nadmiar pożywienia, nie widzimy zaś albo zapominamy, że ptaki, których miły śpiew słyszymy dookoła, żywią się owadami lub nasionami, a więc stale niszczą życie; zapominamy również, jak wiele spośród tych śpiewaków, spośród ich jaj i piskląt staje się łupem drapieżnego ptactwa i innych zwierząt; nie zawsze pamiętamy, że chociaż obecnie pokarm może występować w nadmiernej obfитоści, nie jest tak o każdej porze roku i we wszystkich latach.”³

EVOLUTION OF LIFE HISTORY STRATEGIES

Summary

Classic methods of population genetics can be applied for traits not affecting generation length. However, important components of life histories, such as age and size at maturation, schedule of growth and reproduction in years following reproduction, or aging, usually change generation length. To study the evolution of such traits optimization methods are applied at present, and the results are sensitive to the fitness measure. There is common but false belief that the Malthusian parameter r (the solution of Euler-Lotka equation), measuring population growth rate, is a universal measure of fitness. This cannot be the case, because populations cannot grow without limits, as it was rightly pointed out by Darwin. Just the difference between the potential for growth and lack of growth in reality defines the strength of natural selection, able to produce all adaptations, including life history traits. Because most populations are on average around their equilibrium size in their evolutionary history, such values of life

history traits should be selected for, for which $r = 0$ (net reproductive rate $R = 1$), whereas all other values lead to $r < 0$ ($R < 1$). In other words, the most fit strategy gives $r = 0$, and the population cannot be invaded by a mutant or migrant representing other strategies.

In growing populations the increase of population density is a selective pressure toward early maturation at a small body size. In stable populations delayed maturation can evolve, and long period of growth may lead to large or even huge body size. Optimal age and size at maturity depends on mortality, and in seasonal environments mortality shapes also the schedule of resource allocation to growth and reproduction in the years following maturation. Mortality sources can be divided into external, i.e., independent of organism's state (predation, catastrophes) and internal, dependent on aging. Low external mortality selects for delayed maturation, large body size and slow aging.

LITERATURA

- CICHON M., 1997. *Evolution of longevity through optimal resource allocation*. Proc. Royal Soc. London B 264, 1383–1388.
- IWASA Y., COHEN D., 1989. *Optimal growth schedule of a perennial plant*. Am. Nat. 133, 480–505.
- KAWECKI T., STEARNS S. C., 1993. *The evolution of life histories in spatially heterogeneous environments: optimal reaction norms revisited*. Evol. Ecol. 7, 155–174.
- KIRKWOOD T. B. L., 1990. *The disposable soma theory of ageing*. [W:] *Genetic effects on ageing*. Harrison D. E. (red). Caldwell, NJ, Telford, 9–19
- KOZŁOWSKI J., 2006. *Why life histories are diverse*. Pol. J. Ecol. 54, 585–605.
- KOZŁOWSKI J., Teriokhin A. T., 1999. *Energy Allocation between Growth and Reproduction: The Pontryagin Maximum Principle Solution for the Case of Age- and Season-Dependent Mortality*. Evol. Ecol. Res. 1, 423–441.
- ŁOMNICKI A., 1988. *Population ecology of individuals*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- MEDAWAR P. B., 1952. *An unsolved problem in biology*. Lewis, London.
- OLEJNICZAK P., 2001. *Evolutionarily stable allocation to vegetative and sexual reproduction in plants*. Oikos 95, 156–160.

³Karol Darwin, *O powstawaniu gatunków*, str. 61 wydania WUW z 2009 r.

- OLEJNICZAK P., 2003. *Optimal allocation to vegetative and sexual reproduction in plants: the effect of ramet density*. *Evol. Ecol.* 17, 265-275.
- PUGLIESE A., 1988. *Optimal resource allocation in perennial plants: a continuous-time model*. *Theor. Pop. Biol.* 34, 215-247.
- PUGLIESE A., KOZŁOWSKI J., 1990. *Optimal patterns of growth and reproduction for perennial plants with persisting or not persisting vegetative parts*. *Evol. Ecol.* 4, 75-89.
- WILLIAMS G. C., 1957. *Pleiotropy, natural selection and the evolution of senescence*. *Evolution* 11, 398-411.