



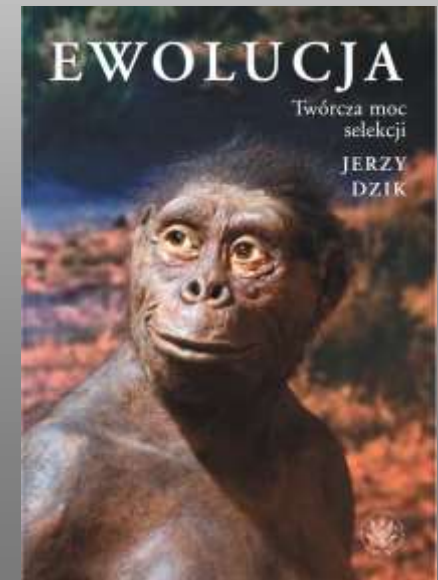
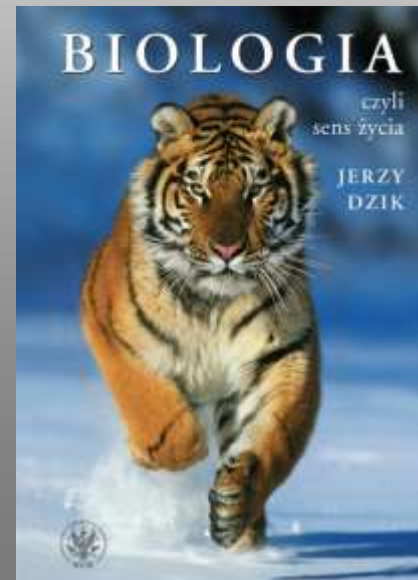
Ewolucja **6.**

TEMPO EWOLUCJI

Jerzy Dzik

*Instytut Paleobiologii PAN
Instytut Biologii Ewolucyjnej UW*

2022

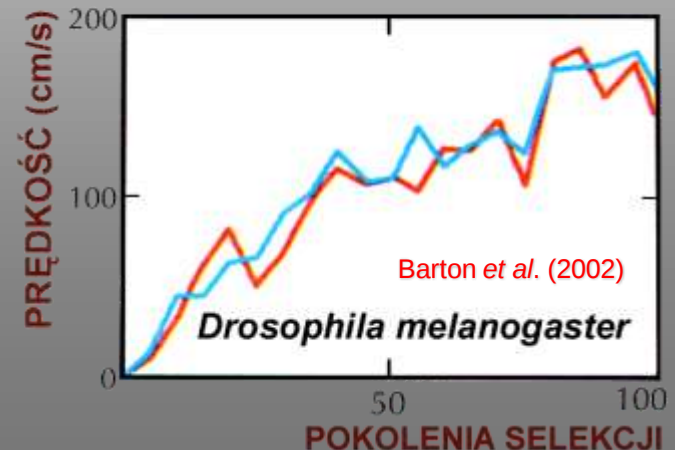
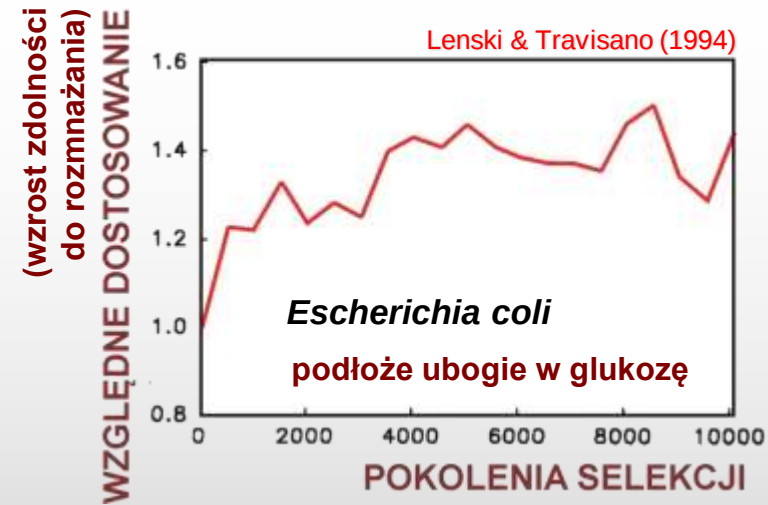


SELEKCJA eksperymentalna

na University of Illinois selekcja kukurydzy trwa od 1896 roku!

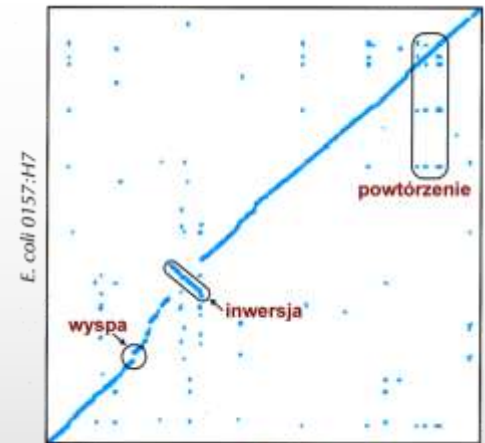
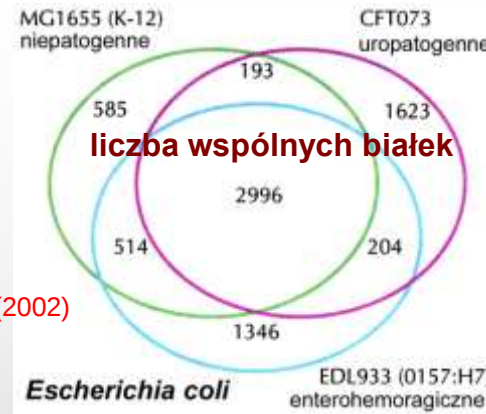
- skutki selekcji zależne od szczepu
- zwykle wygasają po jakimś czasie
- ale przemiany ciągłe, zarówno u płciowych jak i bezpłciowych

niejasny udział i sens mutagenezy



NATURA „mutacji”

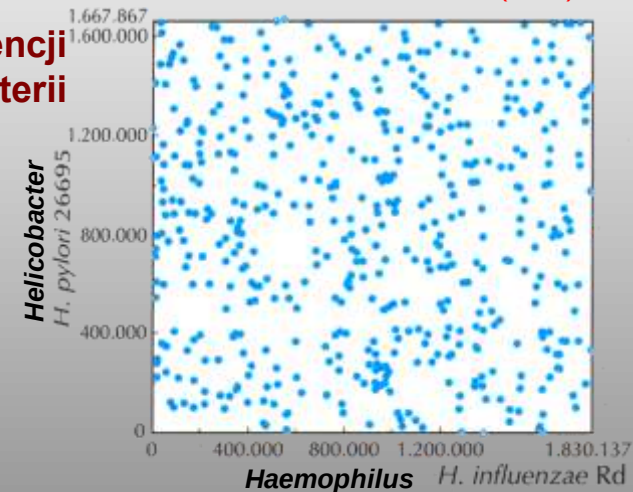
Welch et al. (2002)



E. coli K12

Barton et al. (2007)

**porównanie sekwencji
z genomów szczepów bakterii**



Casjens (1998)

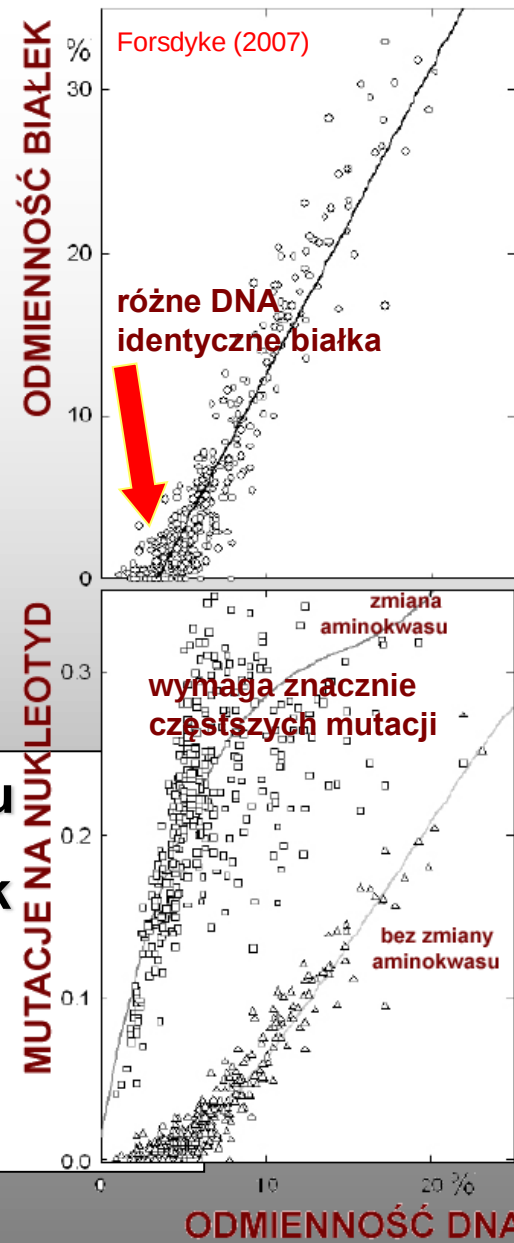
- źródłem różnorodności genetycznej są nie tylko zmiany nukleotydów
- ale też duplikacje, inwersje czy przesunięcia ramki odczytu

substytucje nukleotydów nie muszą mieć znaczenia biologicznego

EWOLUCJA

biologiczna i molekularna

Mus i Rattus
różnice sekwencji genów myszy i szczura



- substytucja nie musi dać zmiany aminokwasu
- do ewolucji biologicznej zmiana funkcji białek jest niezbędna, ale nie wystarczająca
- „ewolucja molekularna” nie ma sensu darwinowskiego – to tylko mutageneza

ewolucja biologiczna jest skutkiem selekcji

ZMIANA nacisku selekcyjnego

Jadera haematoloma
pluskwiak żerujący na owocach

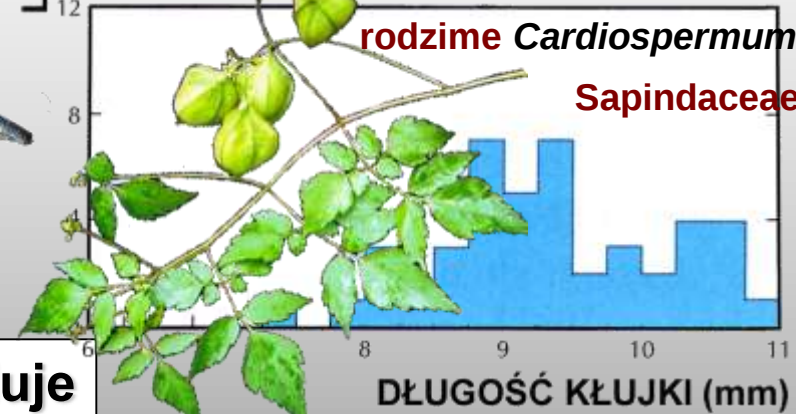


inwazyjna *Koelreuteria*

LICZBA OSOBNIKÓW

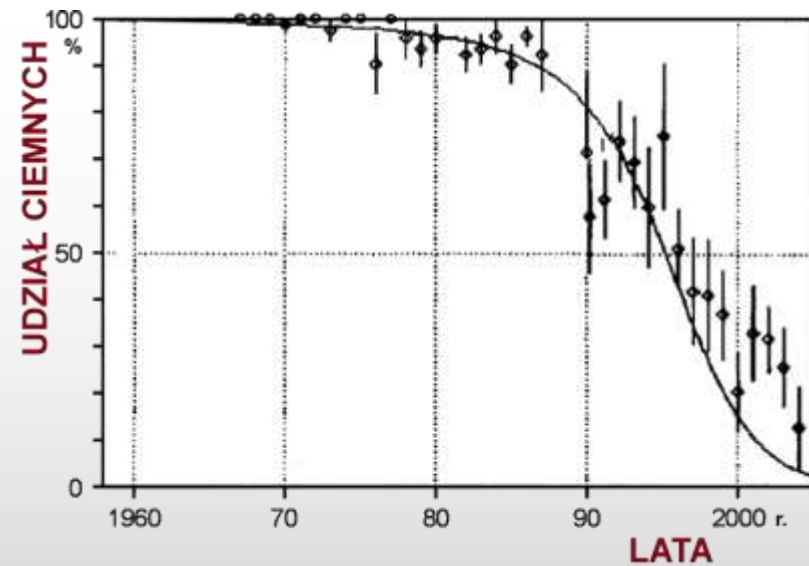


rodzime *Cardiospermum*
Sapindaceae



PRZYWRÓCENIE

nacisku selekcyjnego



ćma *Biston betularia*

Cook & Turner (2008)

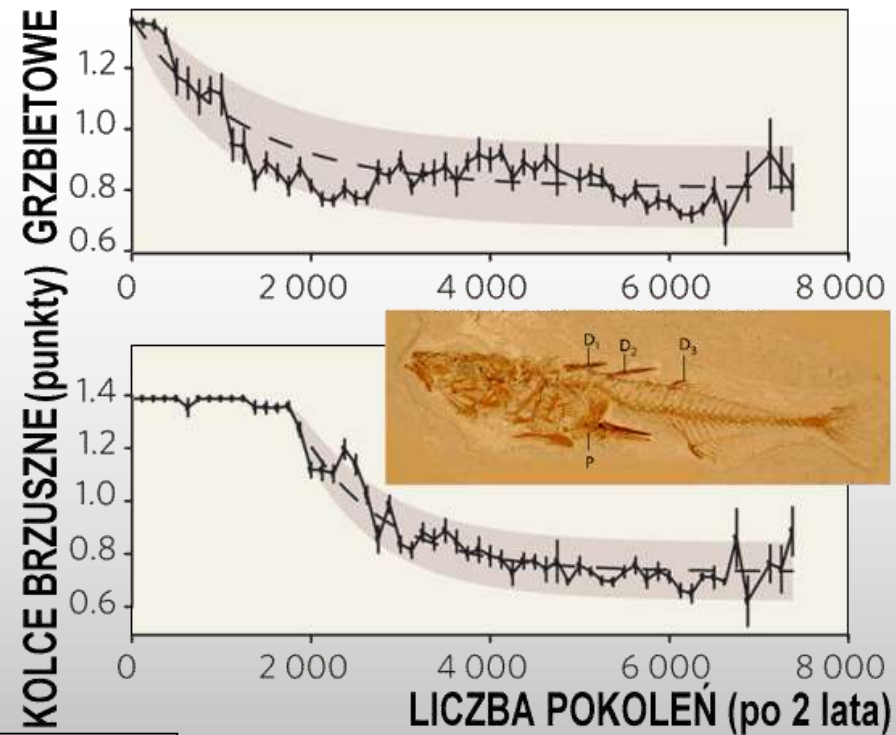
- w epoce uprzemysłowienia Anglii wzrost frekwencji formy ciemnej
- dziś powrót formy jasnej



to tylko zmiana frekwencji alleli

UWOLNIENIE od selekcji

- eksperymentalne rezultaty selekcji są widoczne w czasie ekologicznym
- szybki efekt w zapisie kopalnym dał co najwyżej zanik nacisku selekcji



Gasterosteus
inwazja zbiornika bez drapieżników
plejstocen 21,5 tys lat

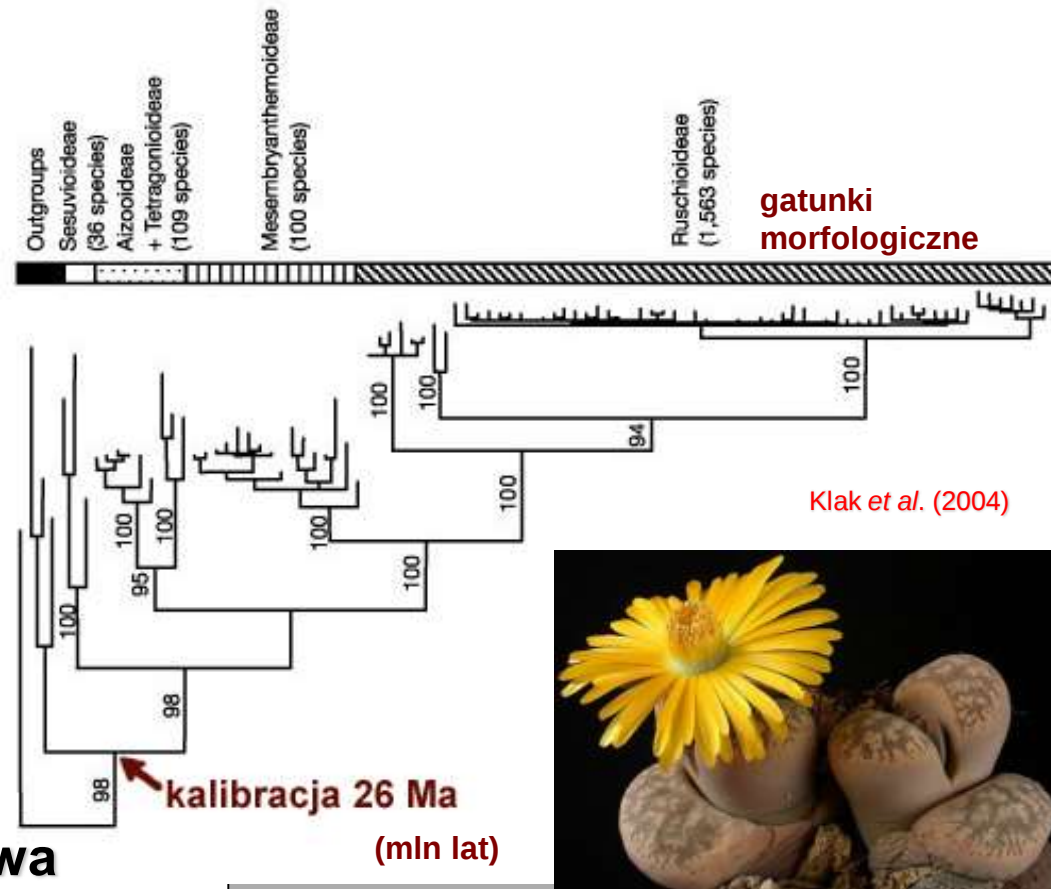
Hunt *et al.* (2007)

ale tempo rzeczywistej ewolucji jest rzadko szybkie

SZYBKĄ specjacja roślin

Aizoaceae
pustynia Kalahari

- jeśli zegar molekularny tykał równomiernie i kalibracja jest prawidłowa
- to dowód na szybką specjację w ekstremalnych środowiskach



Lithops
Ruschioideae

także złożone zachowania rozrodcze sprzyjają specjacji

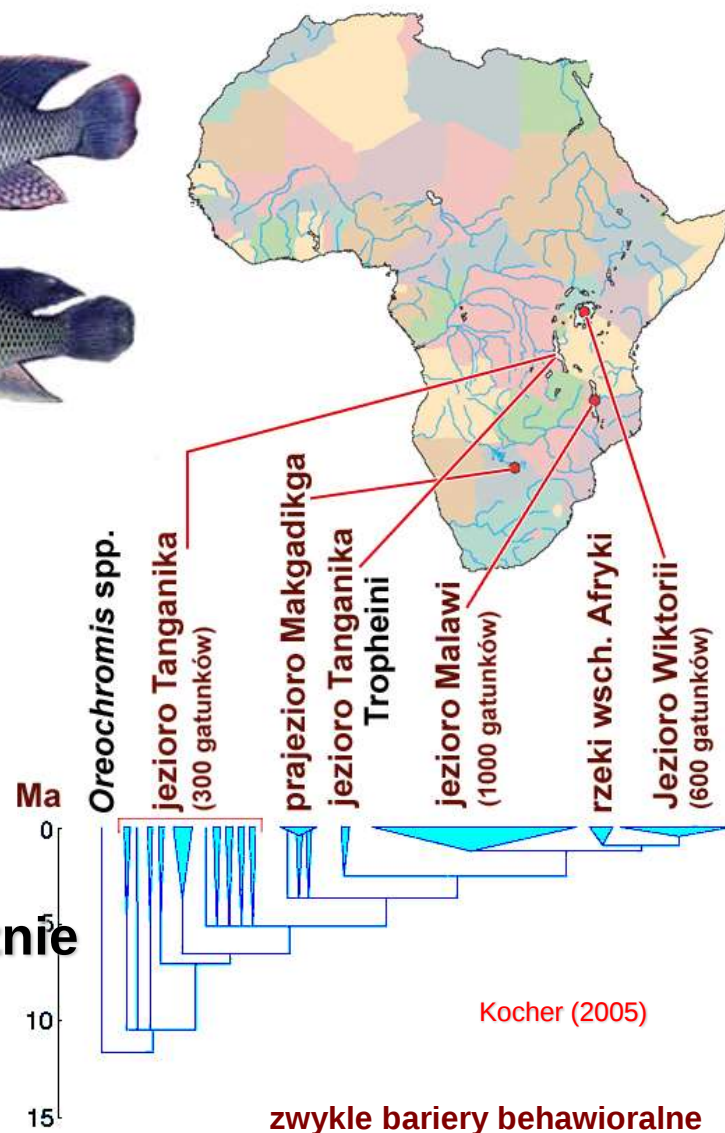
SZYBKĄ specjacja ryb



Cichlidae
jezier południowej Afryki

dane molekularne datują specjację
w Jeziorze Wiktorii na ~100 tys. lat

- wyraźny dymorfizm płciowy; jaja chronione w pysku
- zmiana behawioru izoluje genetycznie
- intensywna ewolucja w stabilnych jeziorach, *stasis* w rzekach

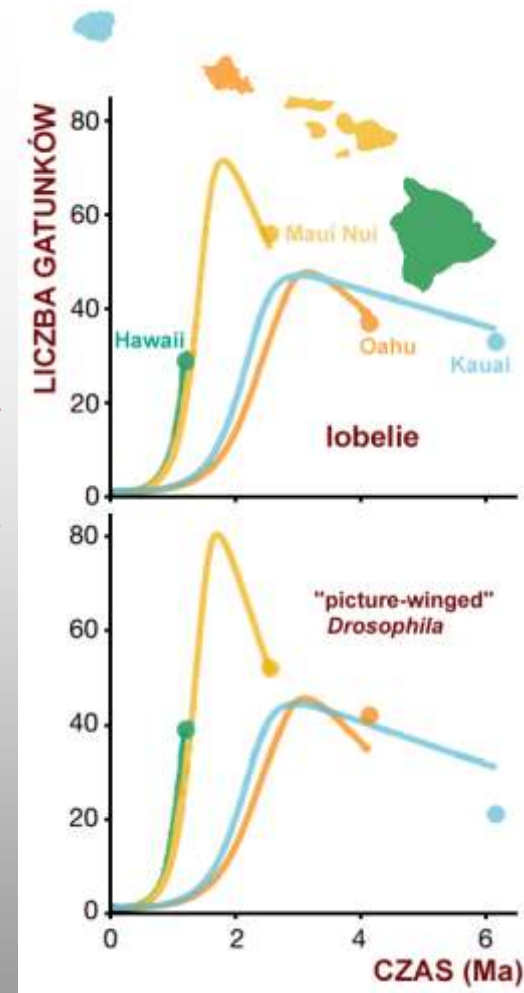


sumaryczny rezultat zmian jest oznaką intensywności ewolucji

SPECJACJA a tempo ewolucji

hipotetyczna specjacja na
kolejno powstających
wulkanicznych wyspach
Hawajów

- specjacja to rozbieżna ewolucja izolowanych populacji
- jest funkcją czasu i powierzchni
- ale niekoniecznie tempa ewolucji



Lim & Marshall (2017)

badanie tempa ewolucji (nie specjacji) wymaga określenia jego miary

MIARY

tempa ewolucji

John B.S. Haldane (1892-1964)



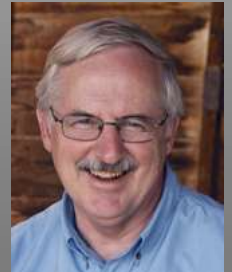
Haldane (1949): darwin – różnica $\ln$ liniowej cechy na jednostkę czasu (Ma)

Gingerich (1993): haldane – zmiana wartości cechy w stosunku do zmienności (określonej przez odchylenie standardowe od średniej) i na pokolenie

- wybór cech ograniczony przez dostępność danych i mierzalność – zwykle są biologicznie nieistotne
- praktycznie każda cecha mierzona w inny sposób

wartość poznawcza tych miar wątpliwa

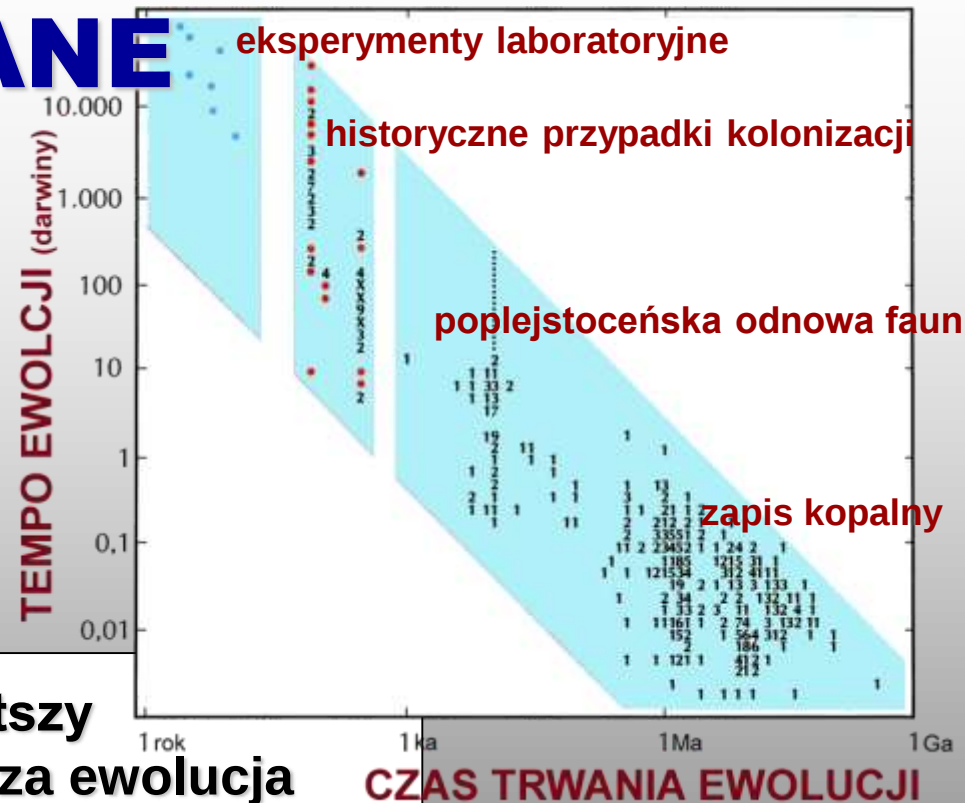
Philip D. Gingerich (1938-)
1976 termin „stratofenetyka”



NIEOCZEKIWANE tempo ewolucji

Gingerich (1993)

rezultat dobierania przemian o zakresie dogodnym do obserwacji?



- 1993 P.D. Gingerich: im krótszy czas obserwacji, tym szybsza ewolucja
- 2001 J.S. Levinton: *Paradoks Haldane'a* – ewolucja w zapisie kopalnym zbyt powolna

to jak dotrzeć do obiektywnej prawdy o ewolucji?

EWOLUCJA

w czasie rzeczywistym



Haplophrentis
kambr 500 Ma

Hyolitha

ordowiku i syluru Europy
480-400 Ma

- **stratygraficzne następstwo znalezisk** w przestrzeni geograficznej
- **daje wgląd w rzeczywisty przebieg ewolucji**

Holm (1893)

przemiany można niekiedy opisać i prześledzić ilościowo

Brinkmann (1929)
z Dzik & Trammer (1980)

METODA stratofenetyki

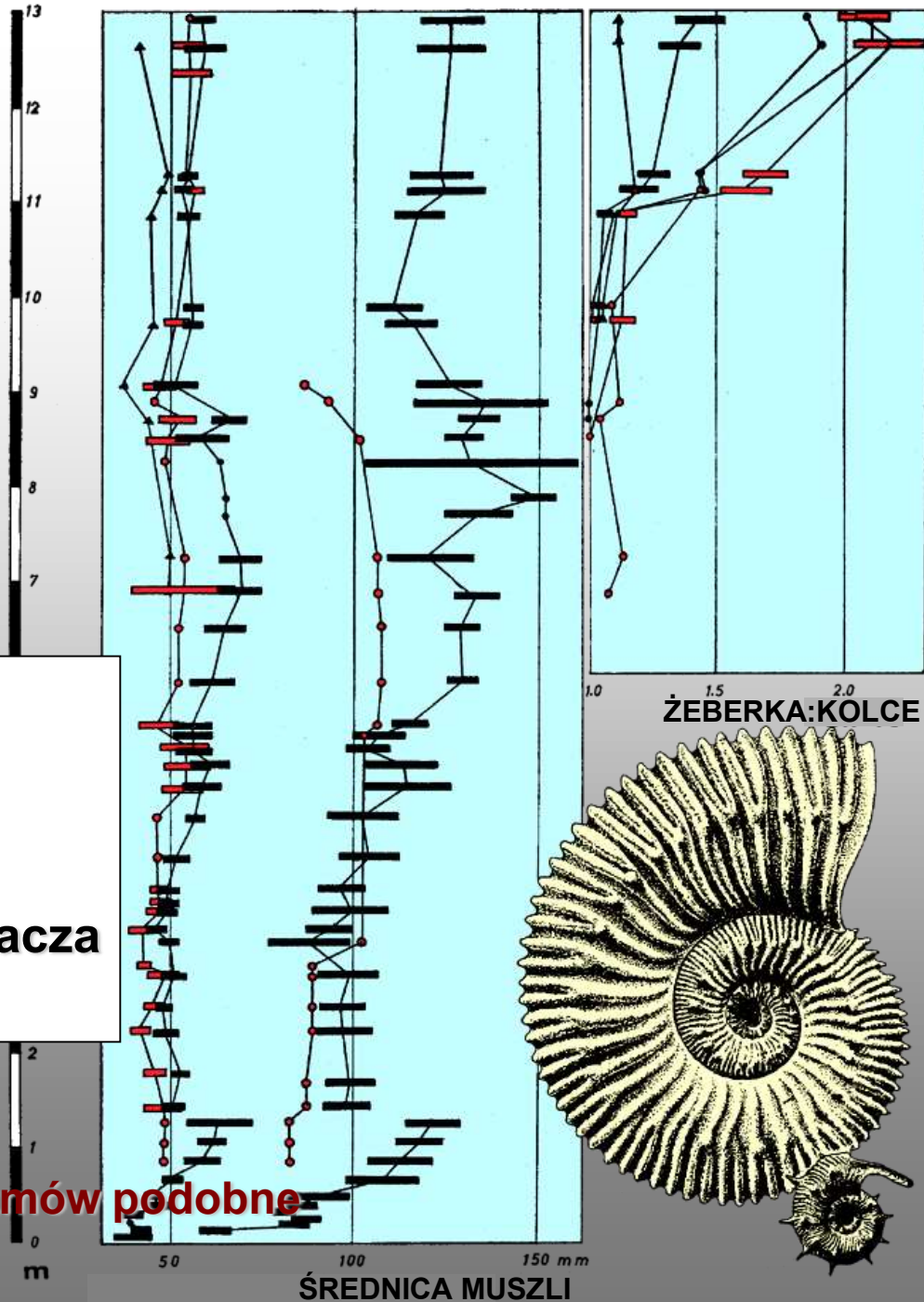


Kosmoceras
jura Peterborough
160 Ma

Roland Brinkmann (1898-1995)
1929 ilościowy opis ewolucji

- stratygraficznie gęste opróbkowanie
- biometryczny opis próbek
- podobieństwo próbek oznacza związek genetyczny

tempo ewolucji innych organizmów podobne



TEMPO

ewolucji pierwotniaków

Guex et al. (2012)

Ma

cenoman

95

rozrost *capsula centralis*

radiolarie

Spumellaria

Higumastra

kreda 95-110 Ma

alb

110

H. quadra

Higumastra

- przemiany komórek radiolarii są do prześledzenia przez miliony lat
- często wykazują stabilne ukierunkowanie

choć nie stwierdzono u radiolarii procesów płciowych

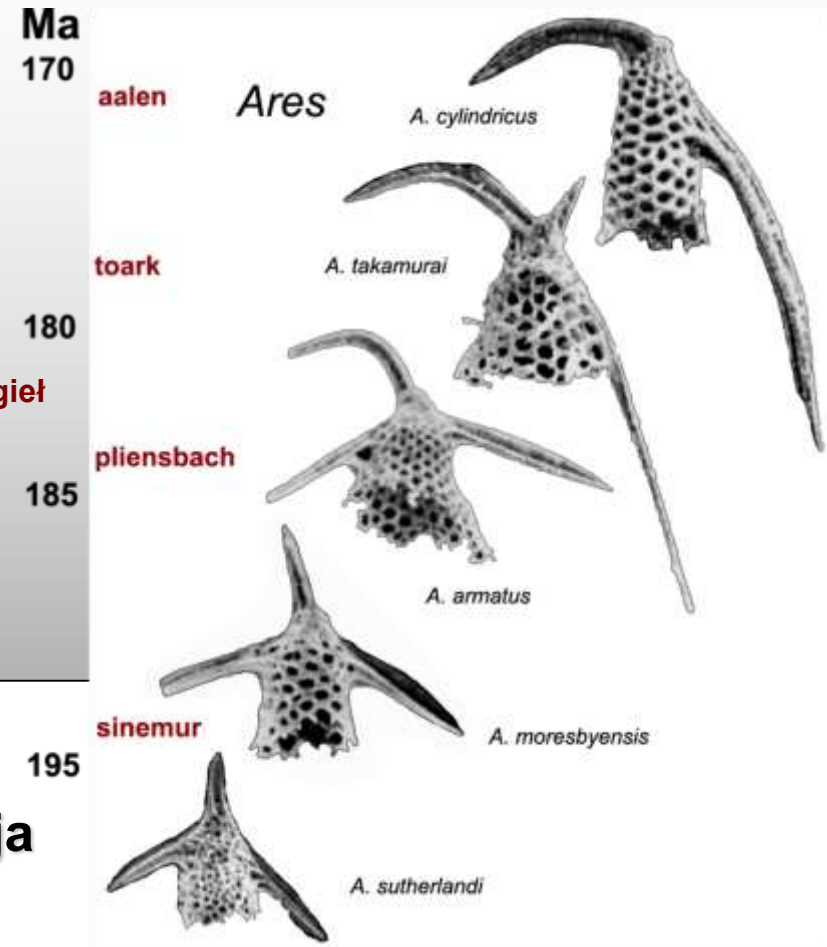
EWOLUCJA nie potrzebuje płci

bardzo powolny rozrost radialnych igieł

radiolarie
Nasellaria
Ares

jura 170-195 Ma

- skoro radiolarie nie mają płci
- nie stosuje się do nich koncepcja gatunku biologicznego



czy płęć i wielokomórkowość wpływają na tempo ewolucji?

EWOLUCJA pierwotnych roślin

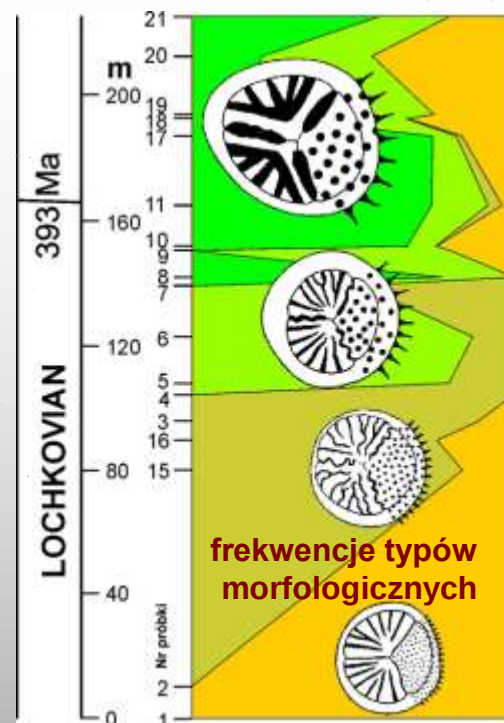
- zapis palynologiczny (sporowo-pyłkowy)
niewykorzystany przez badaczy ewolucji
- ale nieliczne dane wykazują, że tempo
ewolucji spor meiotycznych było powolne



psylofit
Eophyllophyton
dewon 380 Ma

Hao & Beck (1993)

Breuer et al. (2005)



spory psylofitów
z dewonu Belgii
390-385 Ma

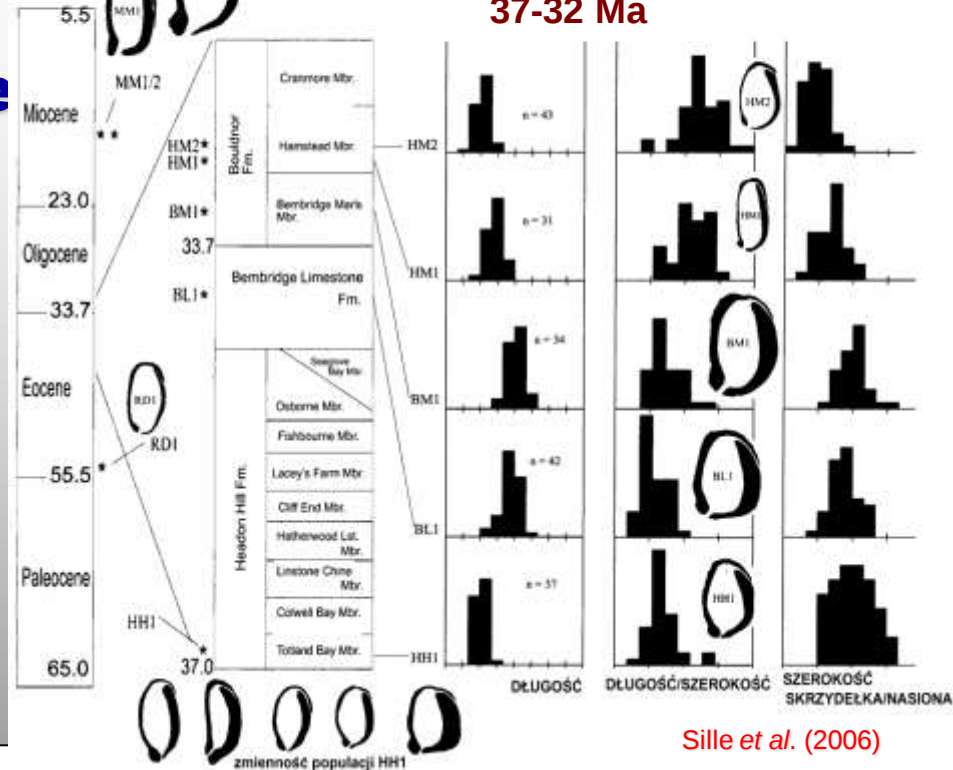
zaawansowana anatomia nie oznacza przyśpieszonej ewolucji

KWIATOWE ewoluowały podobnie



nasiona osoki *Stratiotes*
z eocenu Hampshire

37-32 Ma



Sillescu et al. (2006)

- bardzo rzadko zapis jest dostatecznie kompletny
- jeśli jest, to zauważalne zmiany mierzone w milionach lat

bardzo powolna była też ewolucja morfologii zwierząt

EWOLUCJA ślimaków w morzu

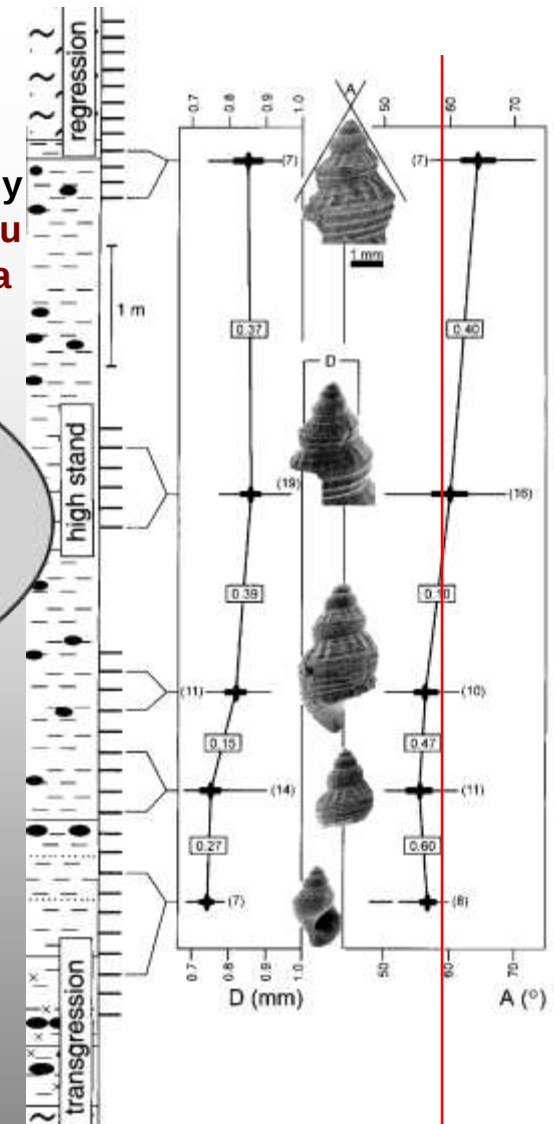


Westermann *et al.* (2010)

złoża
wczesnokredowego węgla

- ślimaki morskie ewoluują jeszcze wolniej od ślimaków dawnych jezior
- ale zmiany środowiska i migracje utrudniają śledzenie ewolucji

rissoidy
z kredy Wąwału
135-133 Ma



Kaim (2003)

ewolucja zwierząt to przede wszystkim przemiany ontogenezy

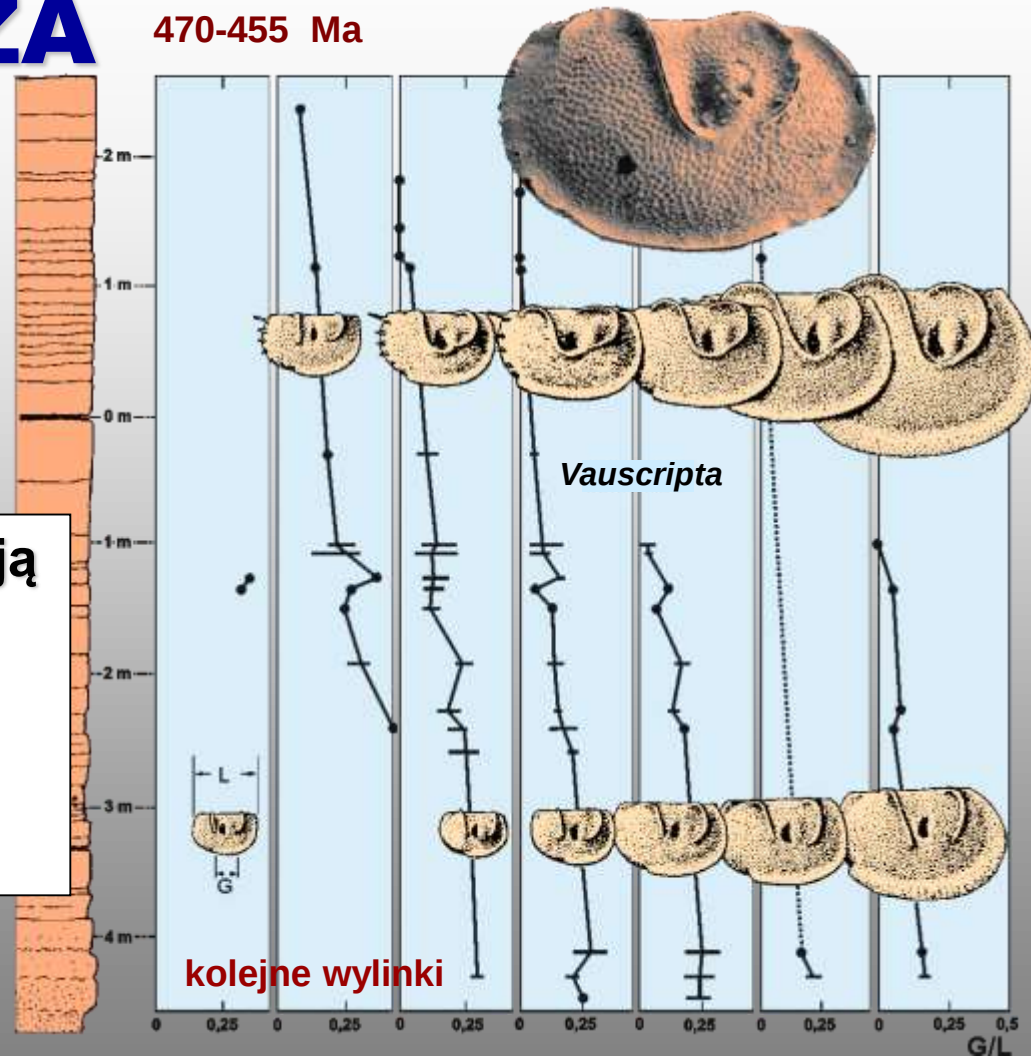
ONTOGENEZA

zmienia się powoli

małżoraczki
z ordowiku Mójczy

470-455 Ma

- heterochronia z ekspansją nowych cech na wcześniejsze stadia
- zmiany rozciągłe na dziesiątki milionów lat



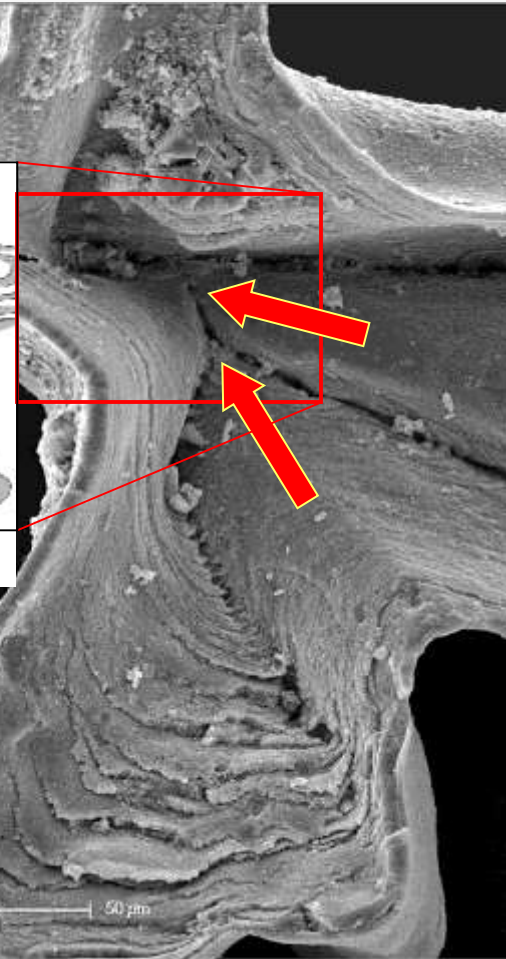
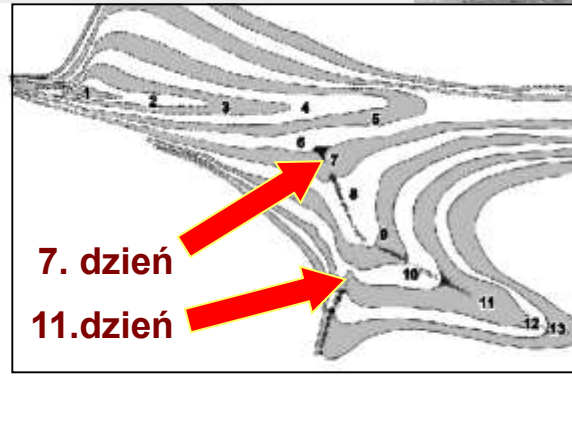
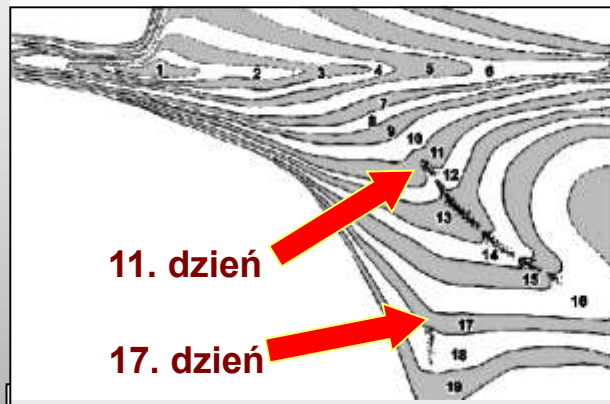
ontogenezę da się kalibrować nie tylko wynikami

Olempska (1989)

PRZYROSTY

dzienne szkieletu

element P₁ konodonta *Complexodus*
ordowik 465 mln lat Mójcza k. Kielc



- **dzienne przyrosty emalii zębów**
- **mają analogię w histologii szkieletu organizmów z ery paleozoicznej**

ewolucja polega na przemianach ontogenezy

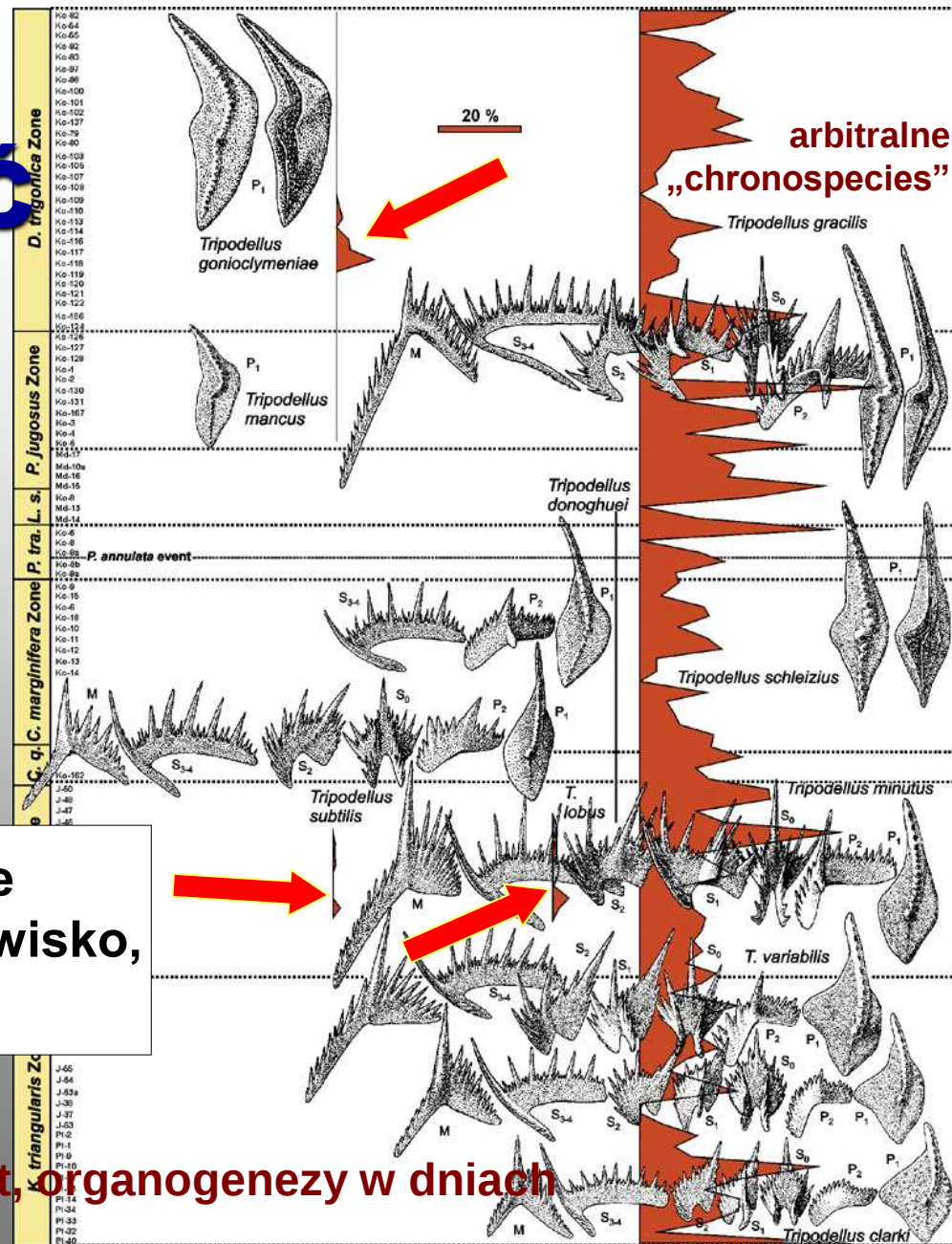
Dzik (2015)

NIECIĄGŁOŚĆ zapisu kopalnego

konodonty *Tripodellus*
Góry Świętokrzyskie
375-365 mln lat

- nieliczne ciągi ewolucyjne
na tyle nieczułe na środowisko,
by zapisać ewolucję

zapis ewolucji w milionach lat, organogenezy w dniach



KALIBRACJA zmian w dniach

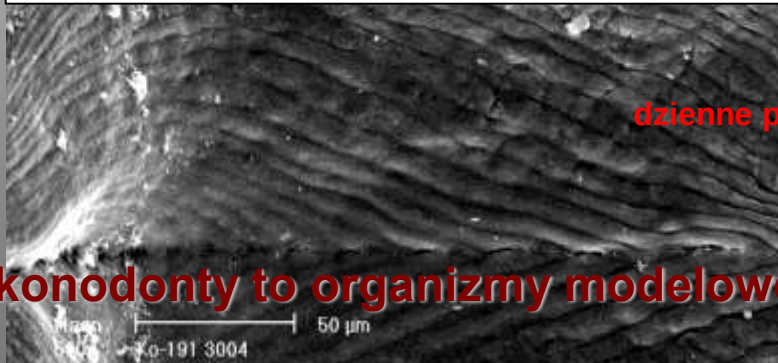
konodonty
z dewonu Kowali
365-360 Ma

zestaw zębów aparatu gębowego

Tripodellus gracilis



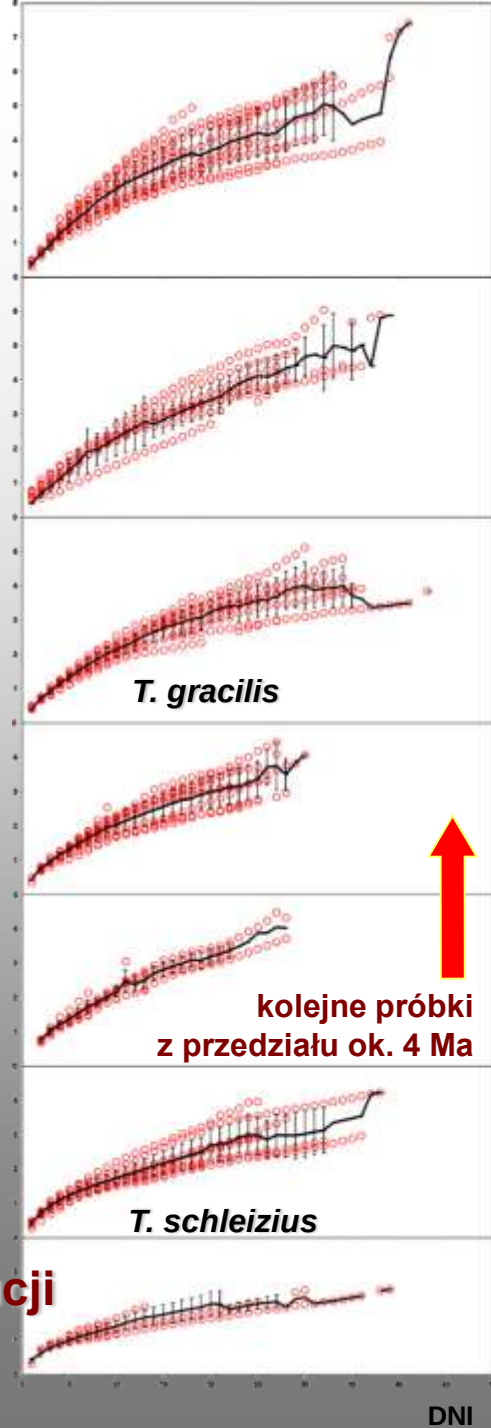
rytmiczność wzrostu szkieletu
umożliwia kalibrowanie przemian
rozwoju osobniczego w dniach



dzienne przyrosty emalii

konodonty to organizmy modelowe do badań ewolucji

PRZYRÓST

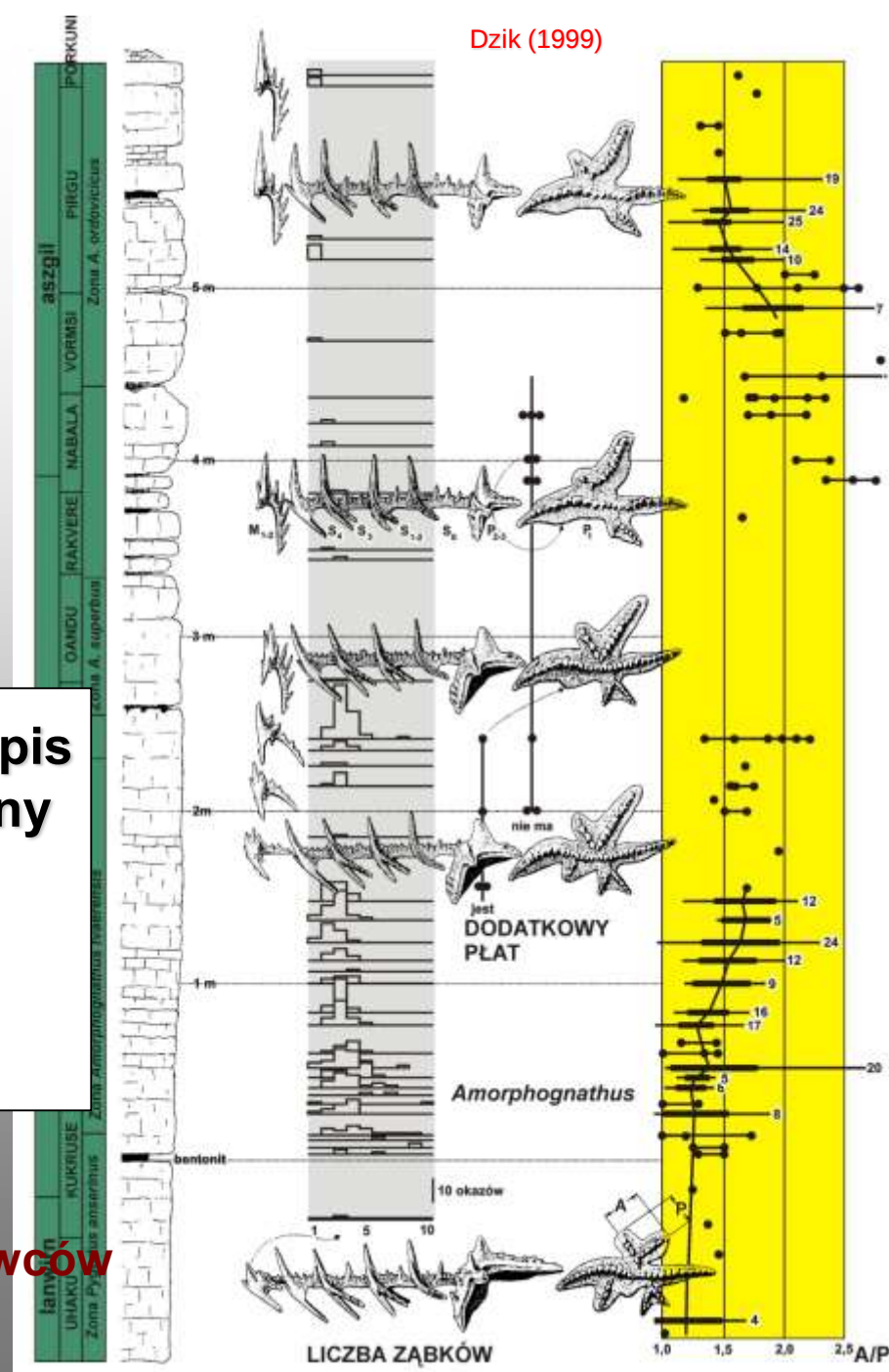


EWOLUCJA w toni oceanu

konodonty z
ordowiku Mójczy
475-450 Ma

- w wysokich szerokościach zapis ewolucji szczególnie kompletny
- przemiany rozpoznawalne na ogromnych obszarach
- niezwykle powolne

taka też ewolucja lądowych kręgowców

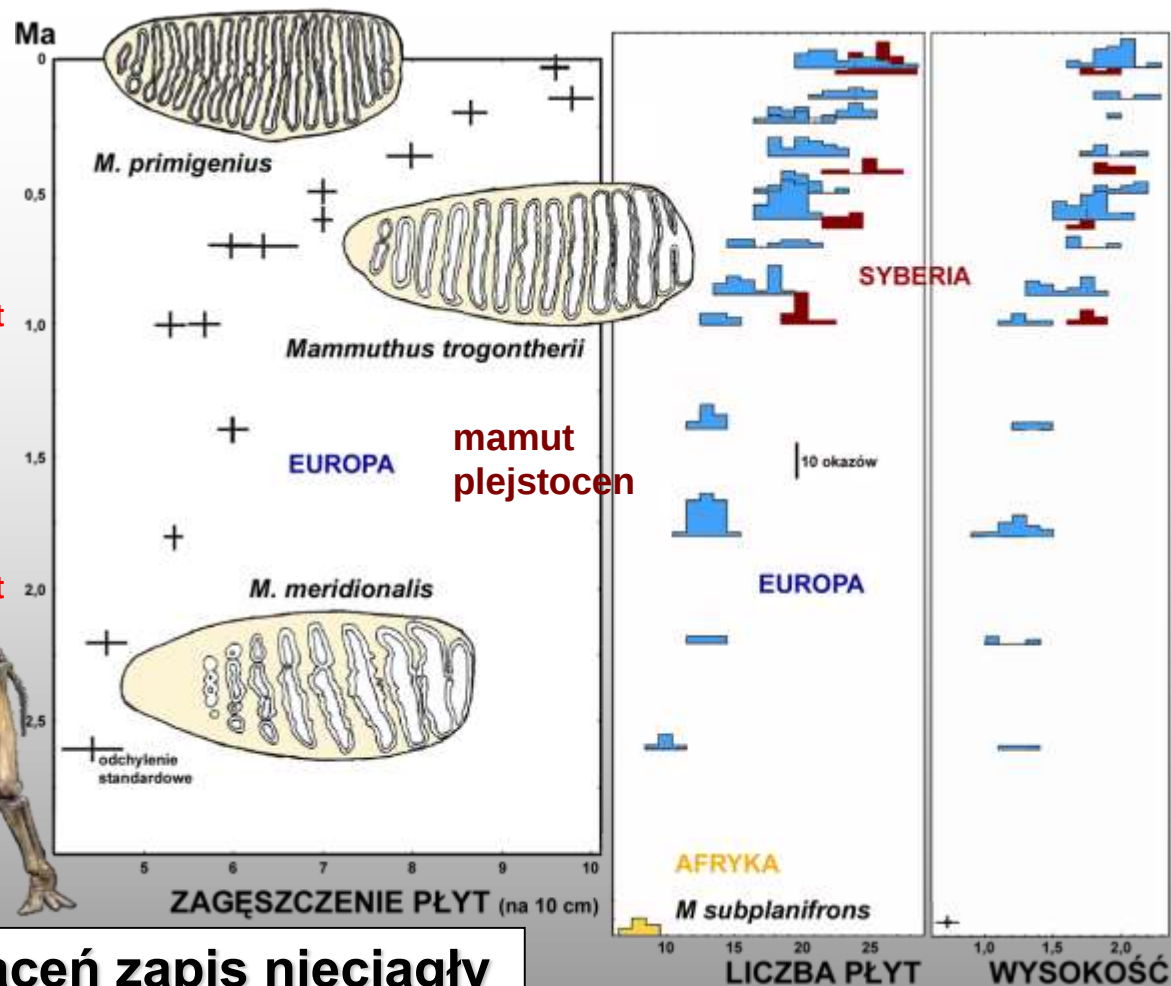
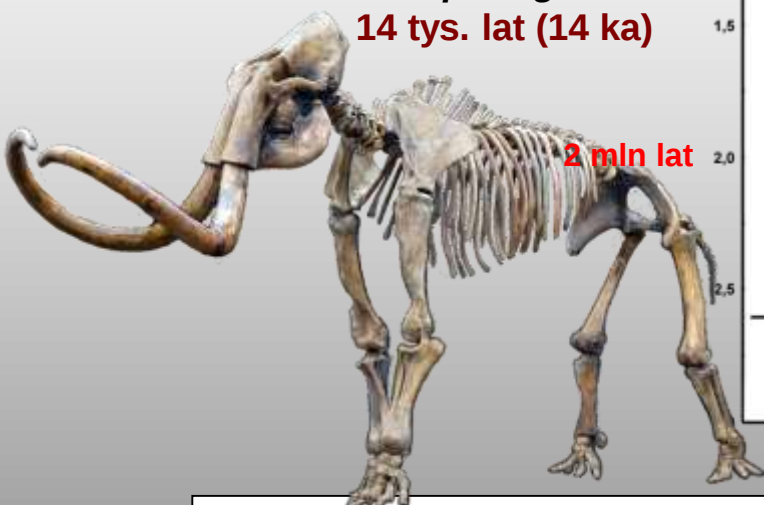


WIELKIE ssaki

1 mln lat

Mammuthus primigenius
14 tys. lat (14 ka)

2 mln lat



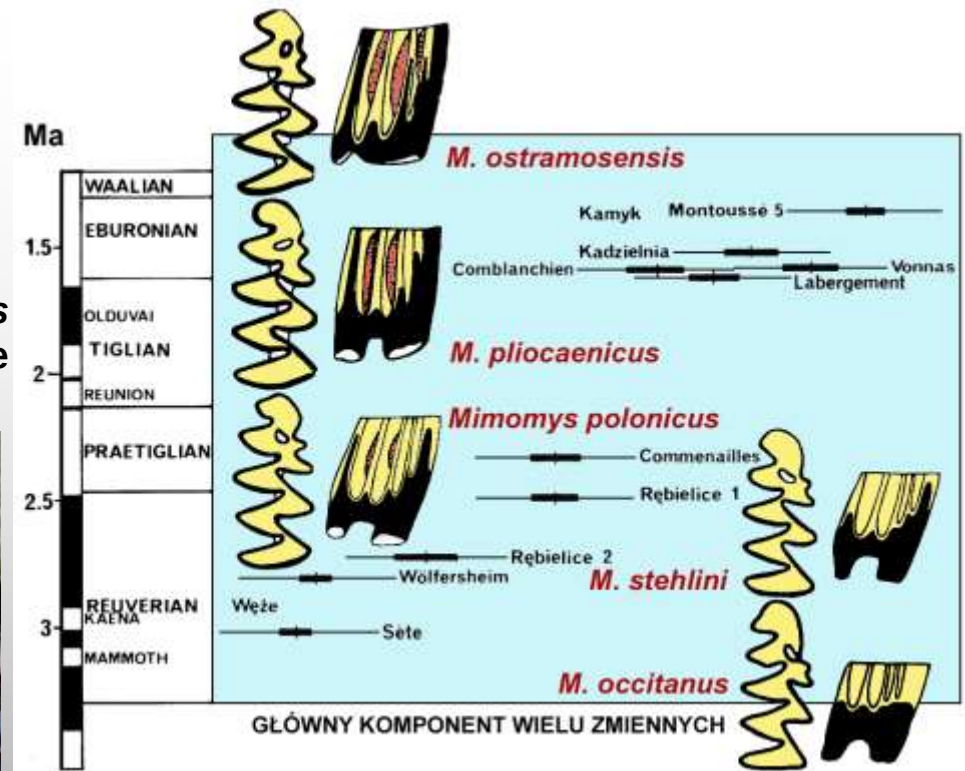
Lister & Sher (2001)

- z powodu złodowaceń zapis nieciągły w poszczególnych miejscach
- ale proces przemian anatomii ciągły

może o tempie ewolucji decyduje długość pokolenia?

DROBNE ssaki

Mimomys
Arvicolidae



Chalin & Laurin (1986)

- trawożerne oportunistyczne gryzonie
- wysoka produktywność – dużo skamieniałych zębów
- to dlatego dogodne do biostratygrafii

człowiek też ewoluował powoli

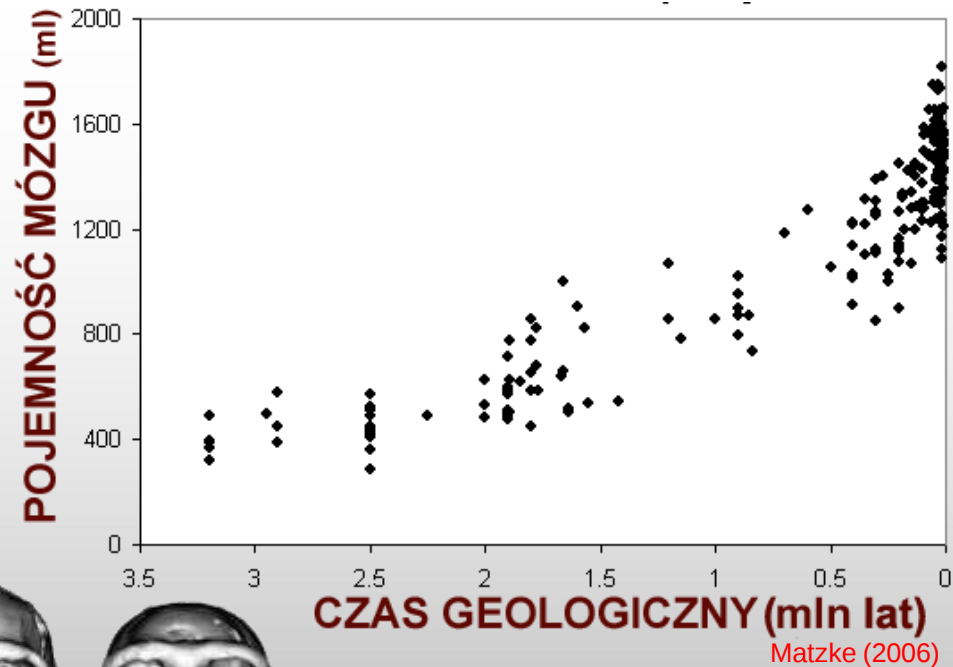
SPECJACJA

niekonieczna

seria czaszek z Dmanisi 1,8 mln lat



Lordkipanidze *et al.* (2013)



- zmiany wielkości mózgu zauważalne w skali milionów lat
- iluzja szybkiej ewolucji przez ignorowanie zmienności

dlaczego ewolucja jest powolna i co reguluje jej tempo?

Magyar et al. (1999)

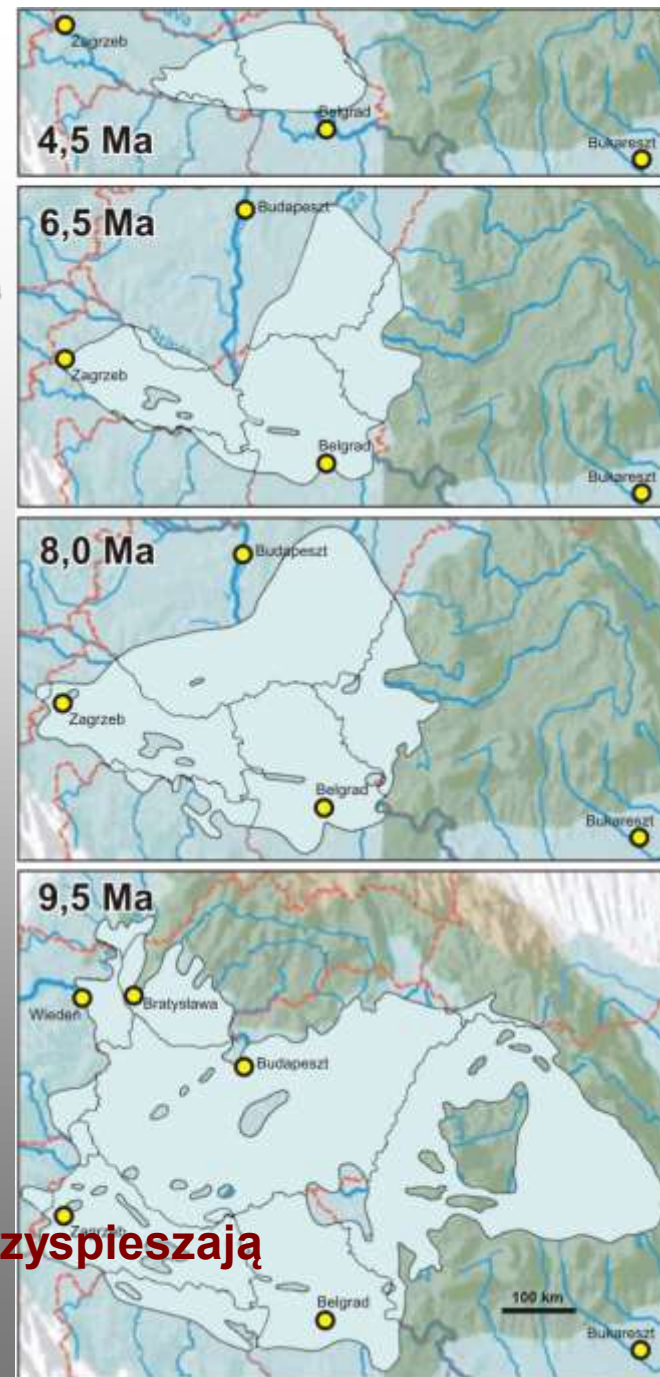
EWOLUCJA w starożytnych jeziorach

żyworódki z pliocenu
jeziora pannońskiego

Posilović & Bajraktajević (2010)

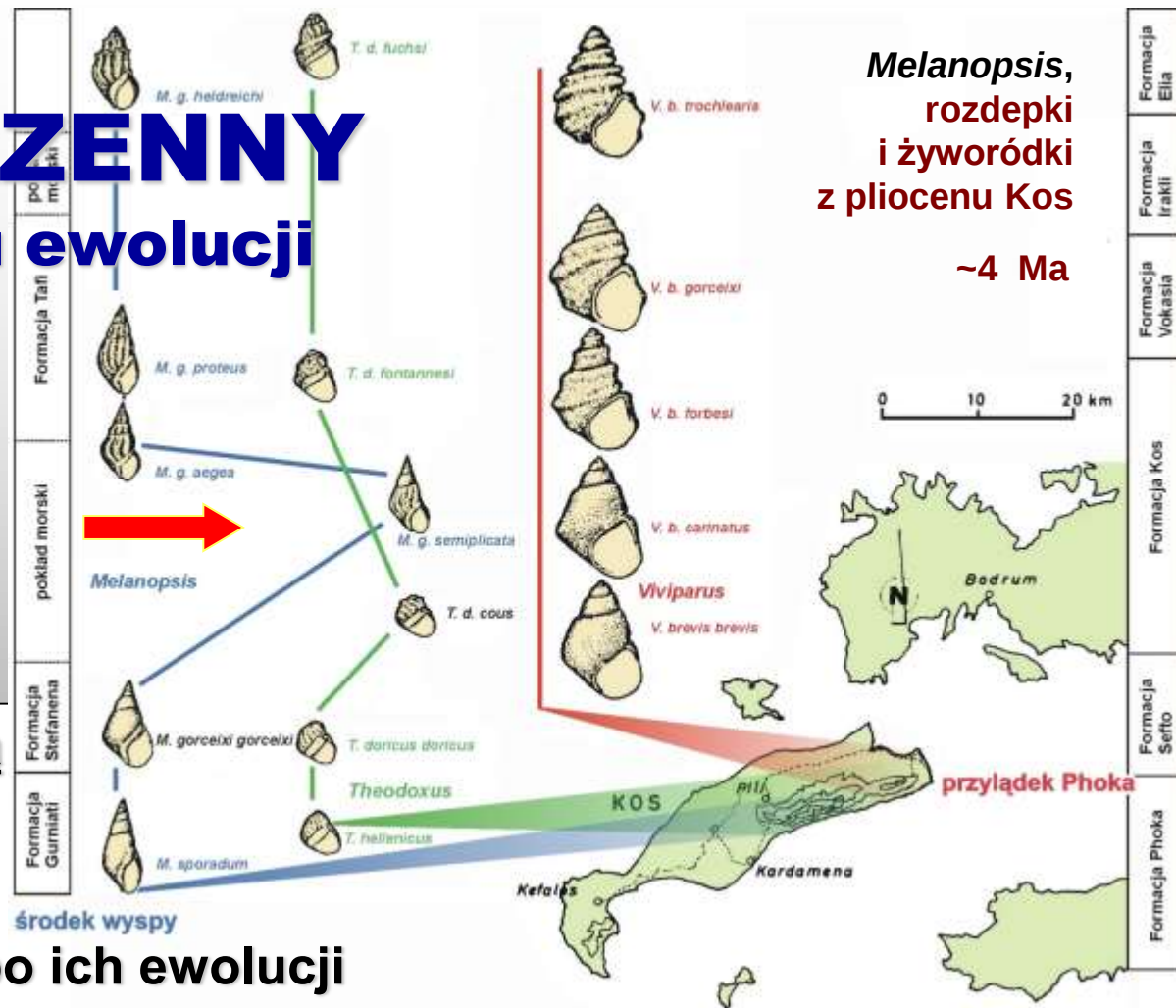
- tempo ewolucji jest najwyższe w stabilnym środowisku
- istotne zmiany na setki tysięcy lat
- gdzie indziej te same linie ewoluują powoli

zmiany środowiska blokują ewolucję a nie przyspieszają



PRZESTRZENNY wymiar zapisu ewolucji

- populacje migrują wraz z biotopem
- środowisko nie wpływało na tempo ich ewolucji



Böger et al. (1979)

czy da się wskazać początek i koniec gatunku?

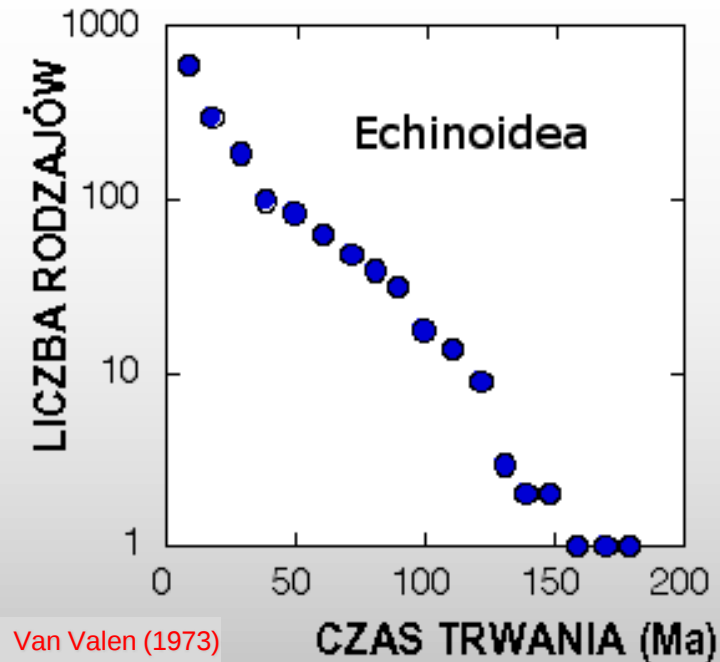
PARADYGMAT

zasięgu gatunku



George G. Simpson (1902-1984)
twórca paleobiologii ilościowej

- założenie: ewolucja = specjacja
- Simpson (1952) średni czas trwania gatunku (chronospecies) 0,5-5,0 Ma
- reguła Van Valena (1973):
w ekologicznie jednorodnej grupie
tempo wymierania jest losowe



ale określenie granic gatunku zależy od przypadku lub decyzji badaczy

CHRONOSPECIES

jest arbitralny

modyfikacje igieł

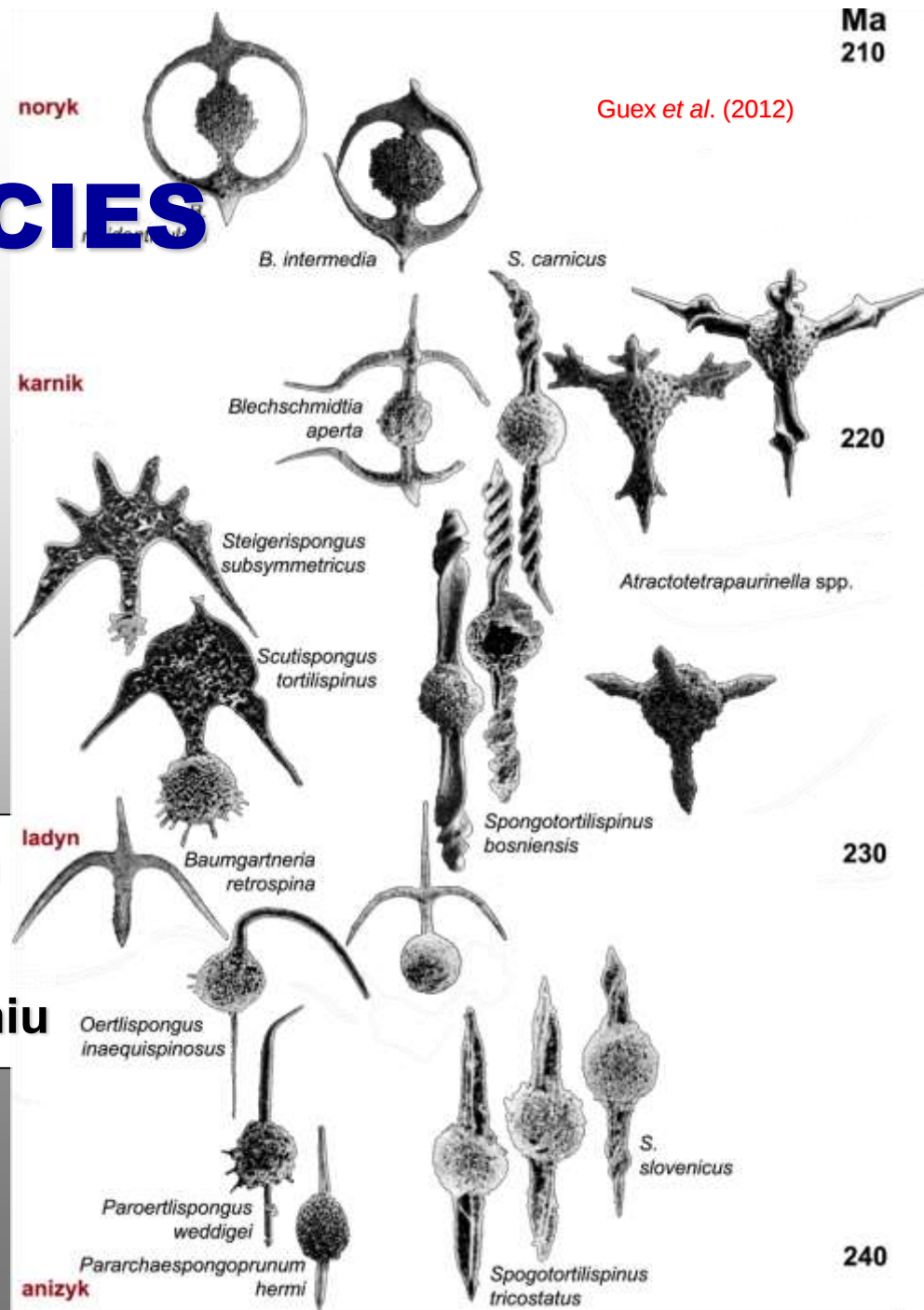
radiolarie

Spumellaria

trias 210-240 Ma

- nie ma żadnego standardu taksonów bezpłciowych
- pełna swoboda w nazywaniu

jak zatem określić ich zasięgi?

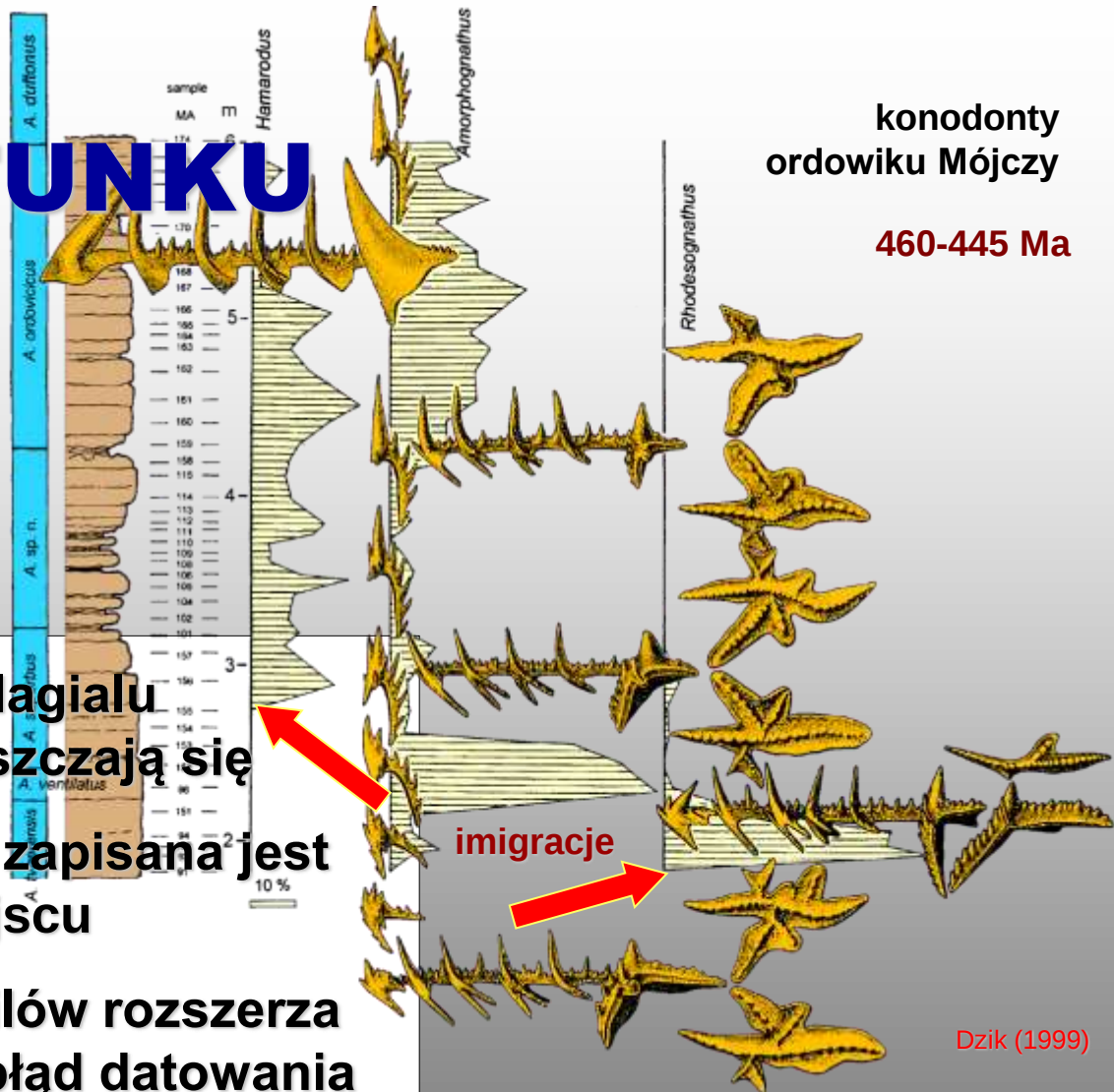


SENS GATUNKU w paleontologii

konodonty
ordowiku Mójczy

460-445 Ma

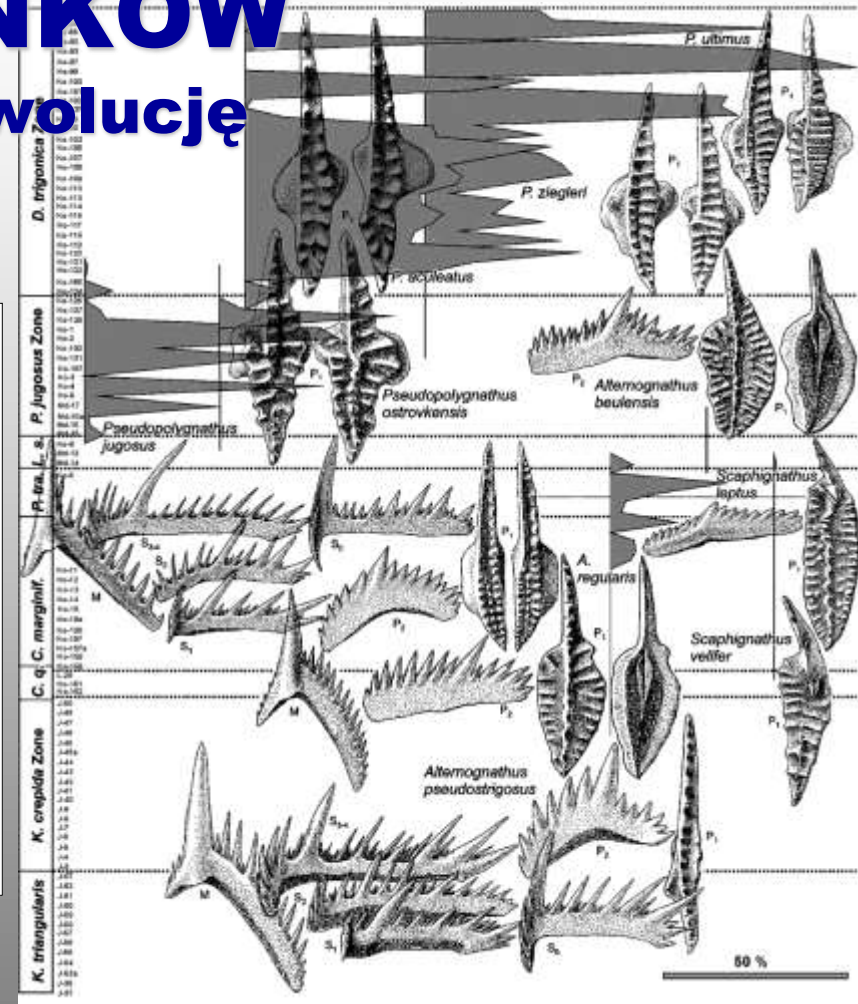
- arealy gatunków pelagialu
morskiego przemieszczają się
- nikła część zasięgu zapisana jest
w jakimkolwiek miejscu
- kombinowanie profili rozszerza
zapis ale zwiększa błąd datowania



gatunek (chronospecies) nie ma obiektywnego zasięgu czasowego

ZASIĘGI GATUNKÓW opisują migracje, nie ewolucję

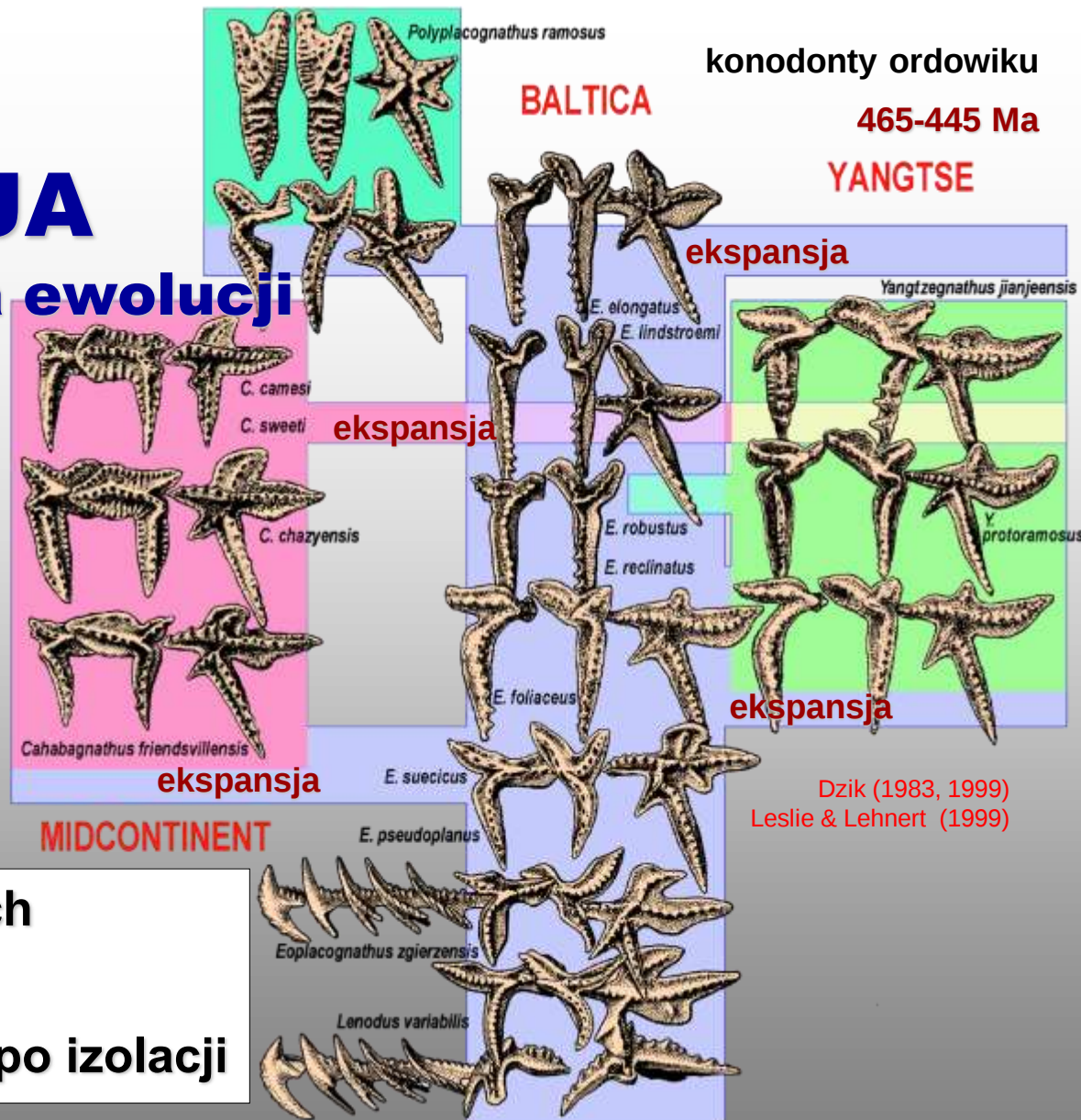
- konodonty w dewonie Polski: 101 imigracji, tylko 31 przypadków ewolucji na miejscu – około połowy (46%) sumarycznej długości ciągów
- następstwo gatunków bywa regulowane cyklicznością astronomiczną Milankovića



badanie zasięgów rzadko przybliżyło do ustalenia czasu specjacji Dzik (2006)

SPECJACJA

nie przyspiesza ewolucji



- ekspansje w epokach wyrównania klimatu
- rozbieżna ewolucja po izolacji

specjacja allopatryczna jest naturalnym skutkiem ewolucji

PARADOKS HALDANE'A

ma implikacje

- **nie da się badać ewolucji w laboratorium**
- **prawdziwą ewolucję widać tylko w skałach**
- **nie można jej zrozumieć bez biologii**
- **ale biologia do tego nie wystarcza**