



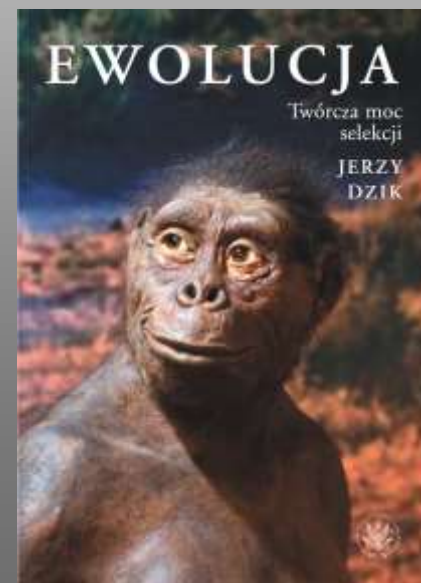
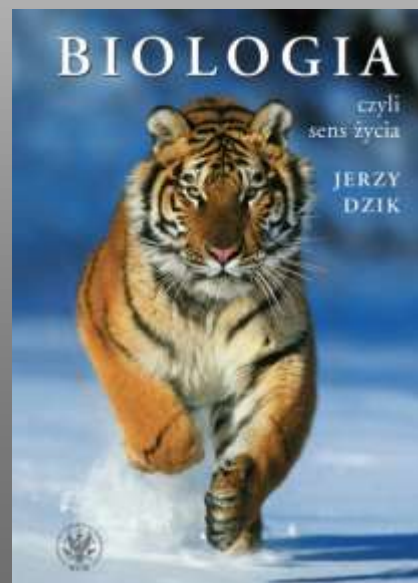
Ewolucja **9.**

EWOLUCYJNA BIOLOGIA ROZWOJU

Jerzy Dzik

*Instytut Paleobiologii PAN
Instytut Biologii Ewolucyjnej UW*

2022



RÓŻNICOWANIE

genetycznego klonu

- komórki powstałe z podziału zygoty mają identyczne DNA
- nie są jednak identyczne morfologicznie czy fizjologicznie
- bo wykorzystują różne części zapisu genetycznego

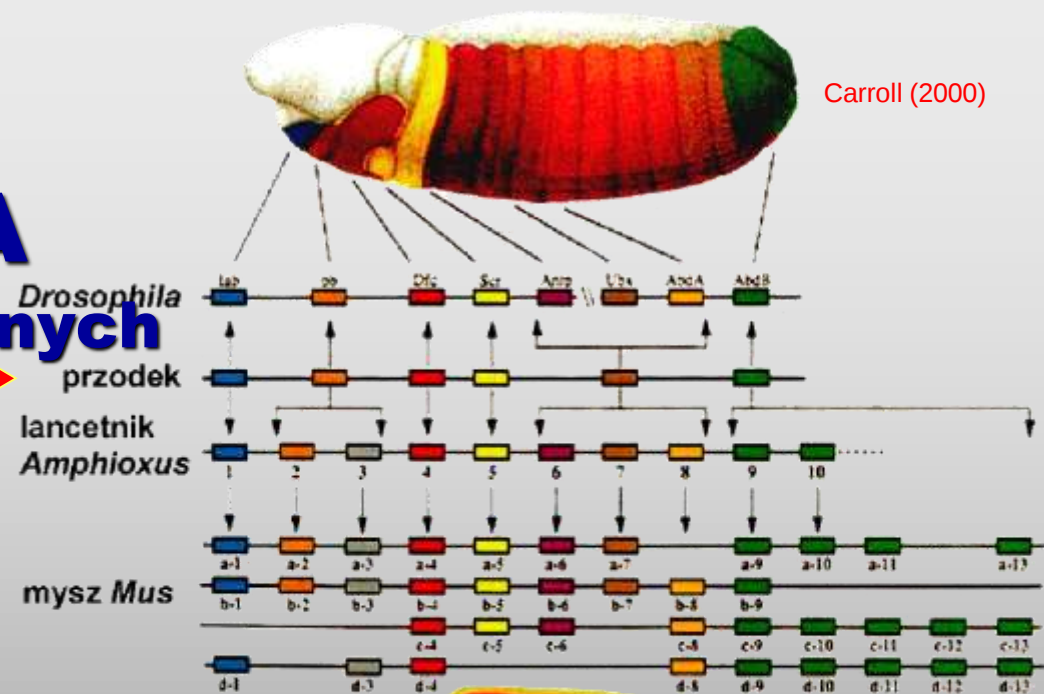
to wynik duplikacji i rozbieżnej ewolucji genów regulacyjnych

HOMOLOGIA genów homeotycznych



Walter J. Gehring (1939-2014)

geny segmentalne *Hom/hox*



Carroll (2000)

- 1983 W.J. Gehring: segmentalne geny homeotyczne muchy i myszy są sobie homologiczne
- kolinearne czasowo i dlatego też przestrzennie
- mysz ma cztery serie paralogiczne – skutek licznych duplikacji genów i odcinków chromosomów

jak daleko do wspólnego przodka zwierzętom modelowym?

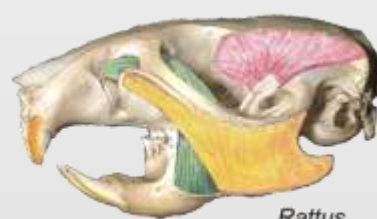
MYSZ

modelem człowieka

mysz *Mus musculus* Linné, 1758
Rodentia (Glires)



masseter lateralis Cavia
masseter superficialis

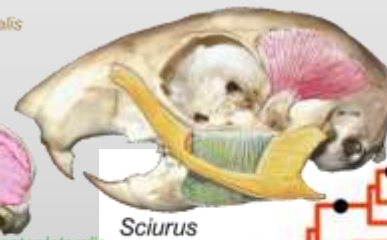


Rattus



Aplodontia

Druzinsky (2010)



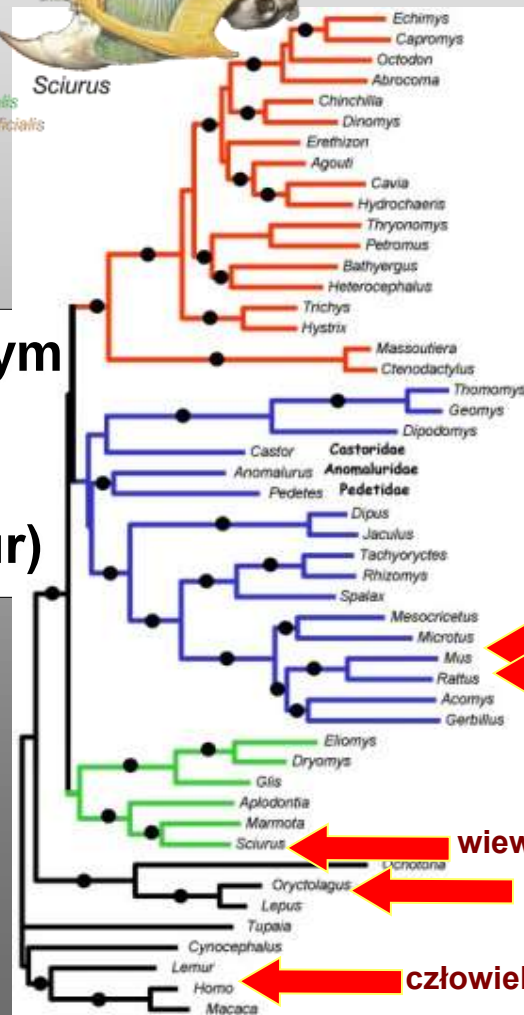
Sciurus

- gryzonie filogenetycznie bliskie naczelnym
- ale wśród nich mysz zaawansowana
- mimo pierwotnego uzębienia (jak i szczur)

podobieństwo molekularne
niekoniecznie powiązane z morfologicznym

świnka morska bliższa człowiekowi fizjologią

Blanga-Kanfi et al. (2009)



ŚWINKA MORSKA

zastosowania



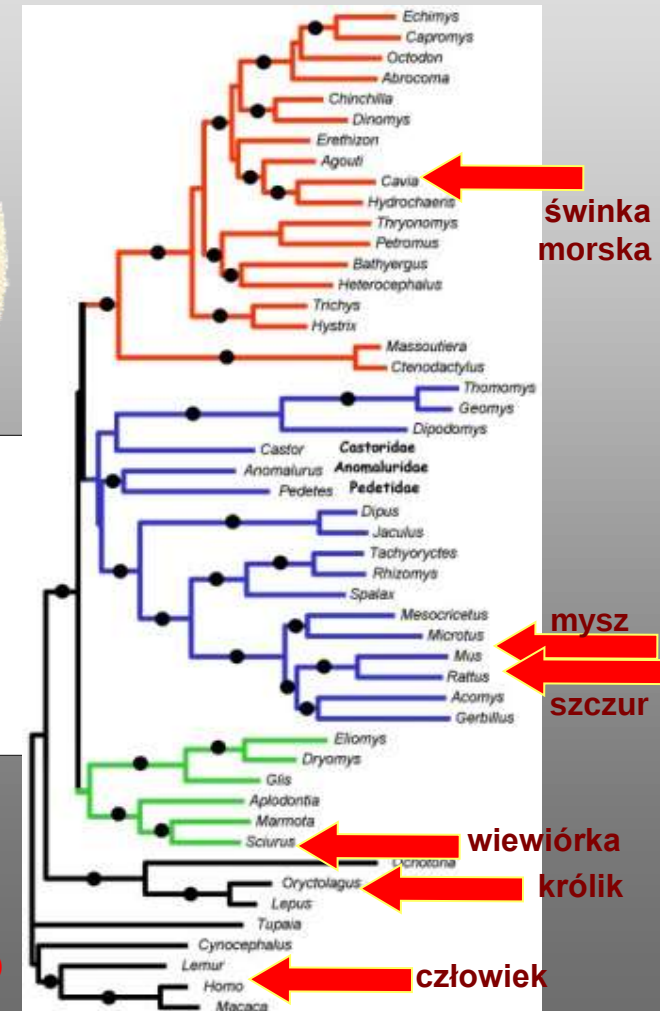
świnka morska

Cavia porcellus Linné, 1758
Rodentia (Glires)

- należy do osobnej gałęzi gryzoni południowoamerykańskich
- udomowiona przez Inków dla mięsa; łatwa w hodowli (niegdyś na statkach)

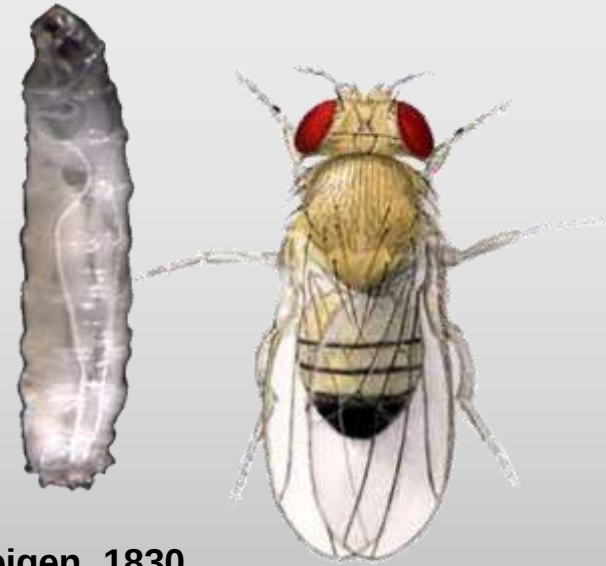
oportunistyczna ekologia owadów korzystna

Blanga-Kanfi et al. (2009)



MUSZKA OWOCOWA

niezastąpiona

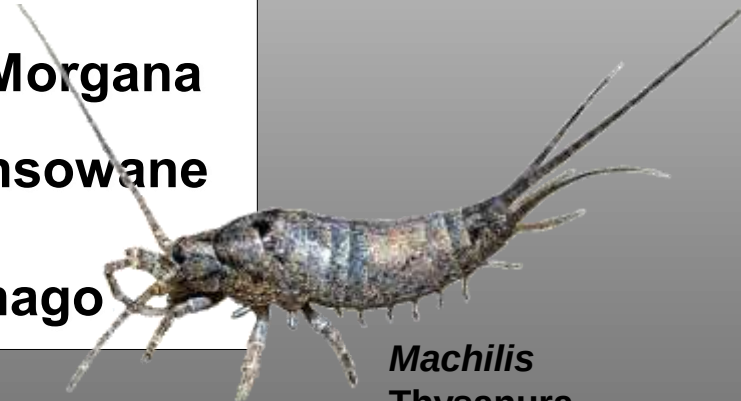


muszka owocowa *Drosophila (Sophophora) melanogaster* Meigen, 1830

Diptera

gatunek typowy rodzaju: *D. funebris* Fabricius, 1787

- krótki cykl życiowy, łatwa hodowla
- gatunek modelowy od czasów T.H. Morgana
- ale muchówki są najbardziej zaawansowane wśród owadów – beznoga larwa anatomicznie nieporównywalna z imago



Machilis
Thysanura

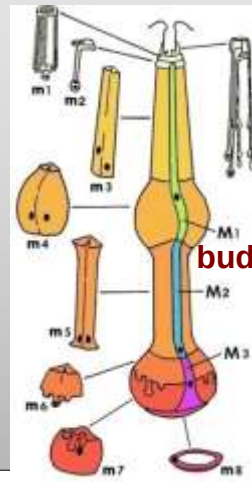
są bezkręgowce jeszcze łatwiejsze do hodowli i badań

CAENORHABDITIS

najpierwotniejsza?

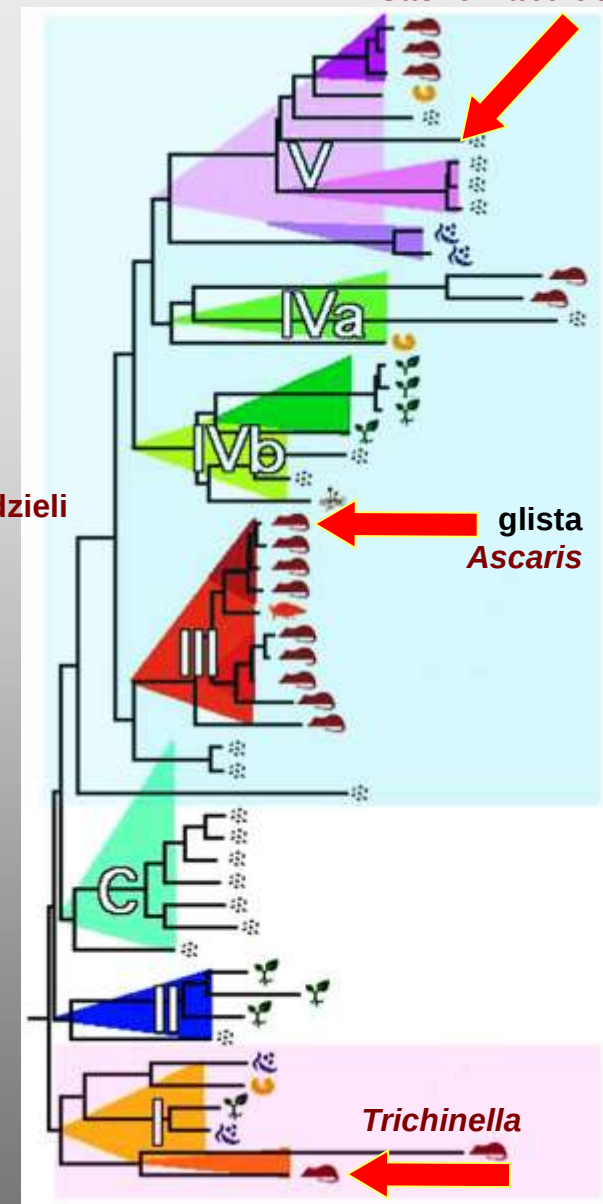


Caenorhabditis elegans Maupas, 1900
Nematoda Rhabditida



budowa gardzieli

- bakteriożerna, łatwa w hodowli
- tylko 1031 (959 u hermafrodyty) komórek somatycznych
- od pierwszego podziału los każdej komórki zdeterminowany



mimo prostoty to jeden z najbardziej zaawansowanych obleńców

ŻYWA SKAMIENTAŁOŚĆ wśród obleńców

- morskie ryjące drapieżniki
- anatomia niezmienną od kambru
- literalnie wtórouste
- erytrocyty i amebocyty w hemolimfie

Priapulus caudatus Lamarck, 1816
Priapula

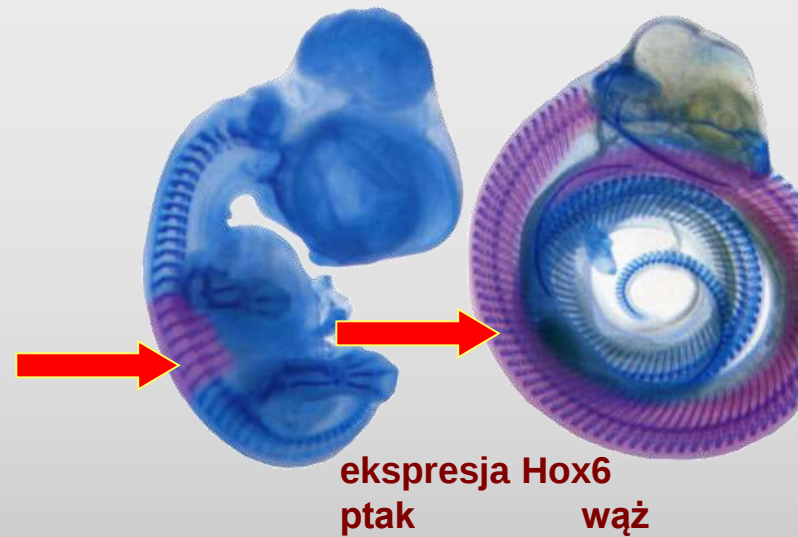


przed kambrem utraciły ekspresję genów segmentalnych?

Malakhov (2004)

EKSPRESJA

genów homeotycznych



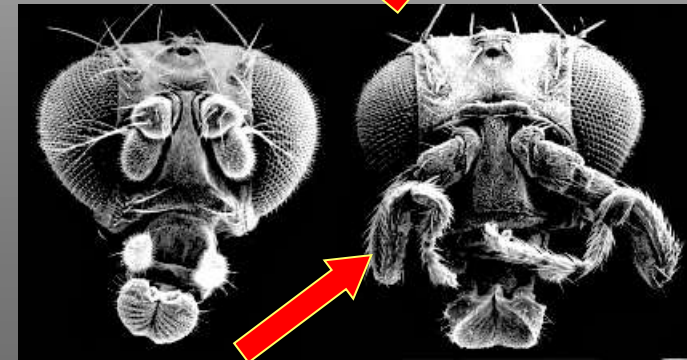
- regulacja rozwoju anatomii polega na wywołaniu ekspresji genów w określonym regionie zarodka
- geny te nadają grupom komórek właściwe cechy

Halder et al. (1995)

mutacja genu *Eyeless*
(oko zamiast anteny)
Drosophila

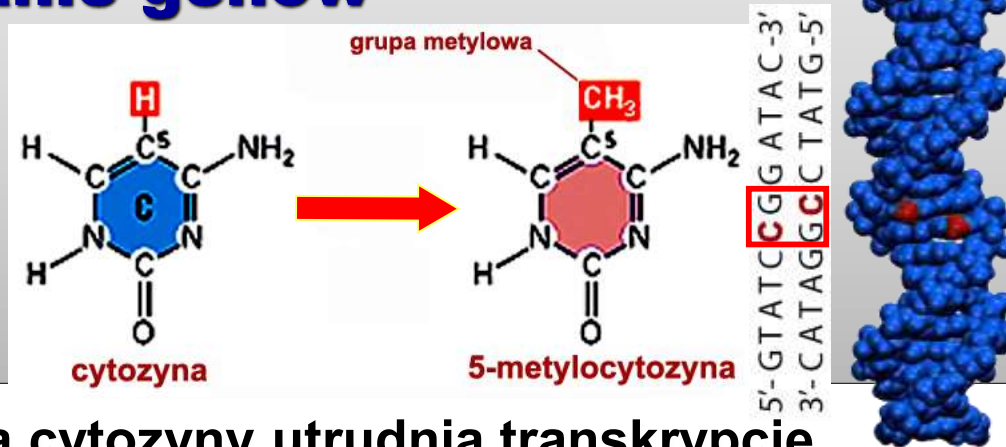
mutacja genu *Antennapedia*
(odnóże zamiast anteny)

innym sposobem regulacji metylacja DNA



EPIGENETYCZNE

wyciszanie genów



- metylacja cytozyny utrudnia transkrypcję
- u ssaków 60-90% CpG metylowane; ale *Caenorhabditis* i drożdże nie wykazują metylacji
- małowzrostkowe siRNA ucisza mRNA
- są też białka niszczące mRNA poprzez małe RNA

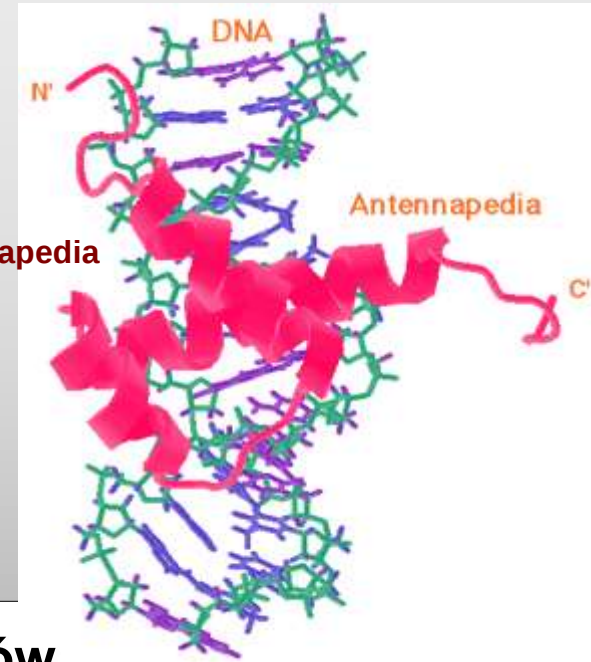


regulacja przez homeodomeny bardziej uniwersalna od metylacji

MECHANIZM regulacji rozwoju

domena homeobox Antennapedia
na spirali DNA

domena homeobox – 60 aminokwasów
domena MADSbox – 57 aminokwasów
domena T-box – 180-200 aminokwasów



- krótkie helisy białkowych domen czynników transkrypcyjnych służą do połączenia z DNA
- blokując wytwarzanie mRNA
- sekwencje domen są homologiczne między roślinami i zwierzętami
- odziedziczone zostały zatem po pierwotniakach

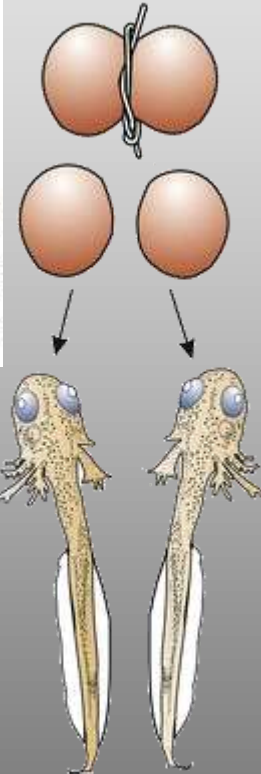
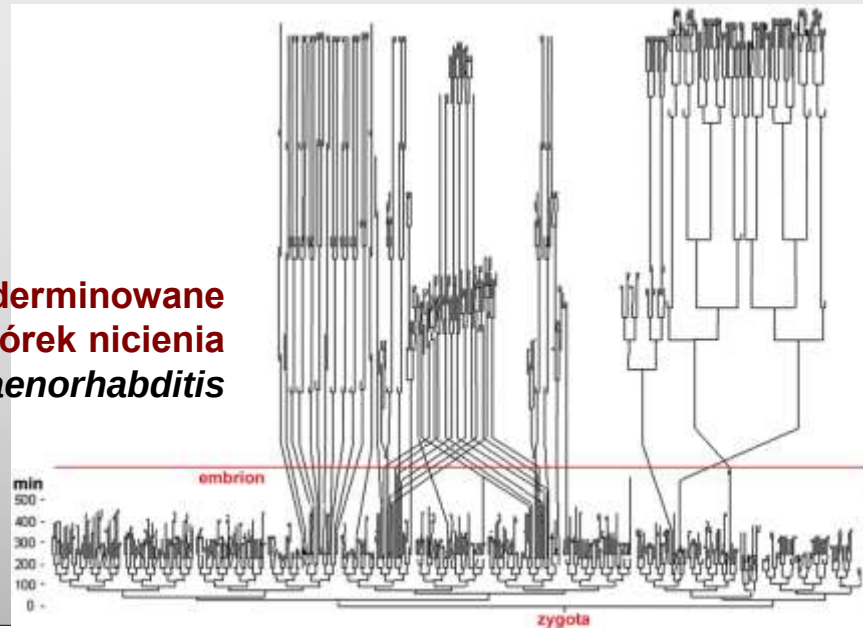
przebieg wyciszania jest swoisty dla różnych zwierząt

RÓŻNICE wyciszania



Andrzej K. Tarkowski
(1933-2016)
1959 chimery myszy

ściśle zderminowane
losy komórek nicienia
Caenorhabditis



totipotentny
dwukomórkowy embrion
żaby

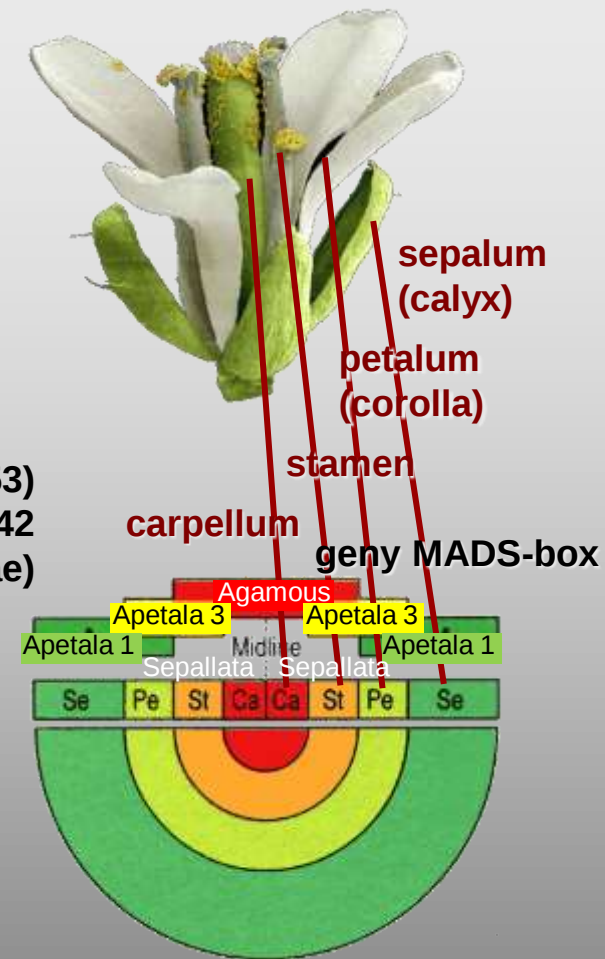
- regulacja nie jest sztywnym mechanizmem
- początkowo każda komórka embrionu może pójść dowolną z odziedziczonych dróg rozwoju
- wyłączanie kolejnych partii zapisu ogranicza wybór
- specjalizacja staje się nieodwracalna

w świecie roślin determinacja rozwoju mniej rygorystyczna

REGULACJA morfogenezy kwiatu

rzodkiewnik *Arabidopsis thaliana* (Linnaeus, 1753)
Heynhold in Holl & Heynhold, 1842
Cruciferae (=Brassicaceae)

- kwiat rzodkiewnika *Arabidopsis* jest bardzo zaawansowany ewolucyjnie
- w morfogenezie elementów kwiatu nakładanie się stref ekspresji genów



Theißen & Saedler (2001)

dlaczego płatki i pylniki nie są kontrolowane przez osobne geny?

WTÓRNA korona okwiatu

Rosa
Rosaceae



Compositae

Campanulaceae

Rosaceae

petala

sepala

Acsmithia
Cunoniaceae

tepala

Helleborus
Ranunculaceae

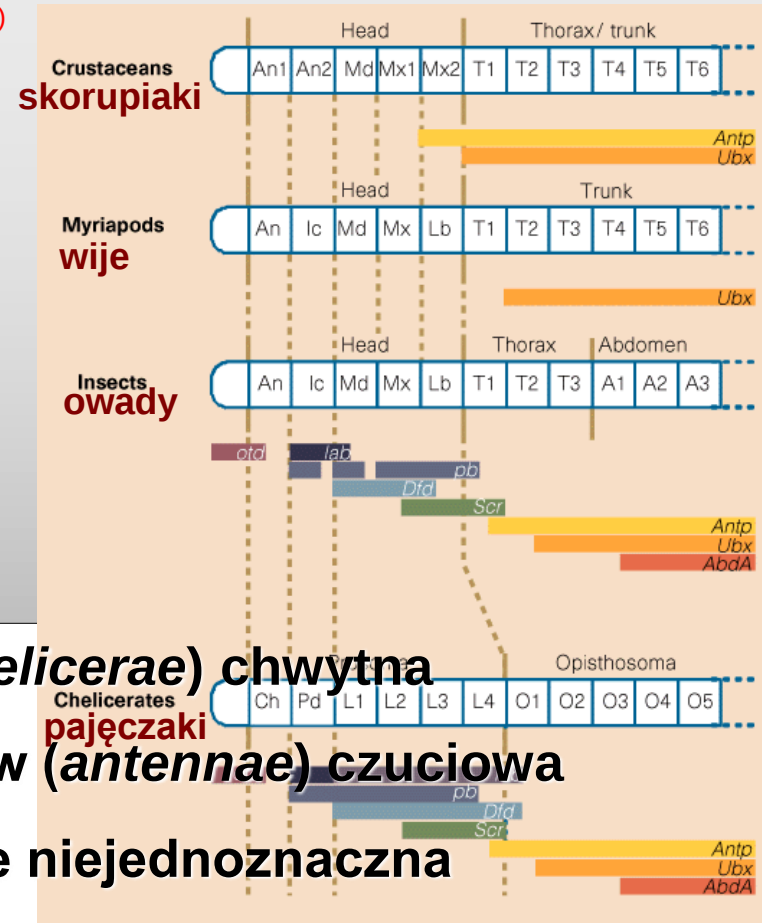


- dwa owocolistki i czterokrotny okwiat krzyżowych są wynikiem redukcji kwiatu pięciokrotnego
- działki kielicha homologiczne pierwotnym płatkom
- płatki korony potomków pra-róży to dawne pylniki
- kwiatowe miały w ewolucji stadia wiatropylności

podobieństwa ekspresji pomagają rozpoznać homologię

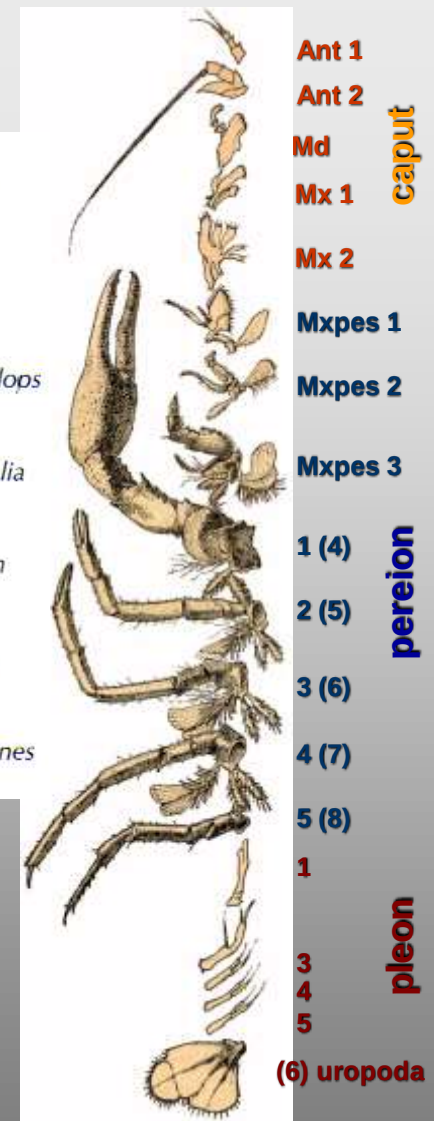
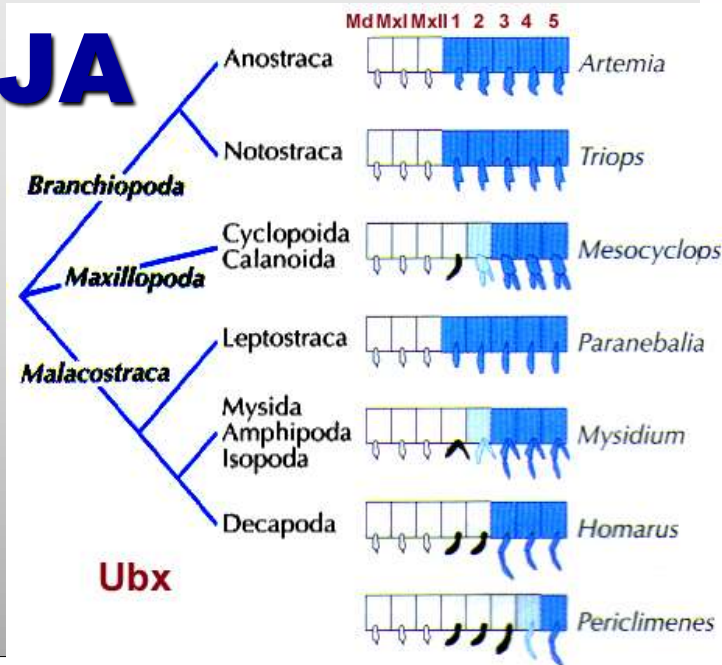
MOLEKULARNA identyfikacja homologii

- pierwsza para odnóży pajaków (*chelicerae*) chwytne
- skorupiaków (*antennulae*) i owadów (*antennae*) czuciowa
- lokalizacja zawiązków podobna, ale niejednoznaczna
- zasięgi ekspresji segmentalnych genów homeotycznych dowodem homologii czyli wspólnoty pochodzenia



ewolucyjne rozdzielenie funkcji przez zmianę ekspresji genów

REGULACJA morfogenezy



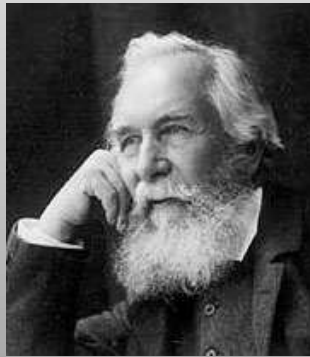
- cefalizacja skorupiaków przekracza granice tagmy głowowej
- regulacja polega na kombinowaniu genów w zestawy (*bricolage*)

Barton et al. (2007)

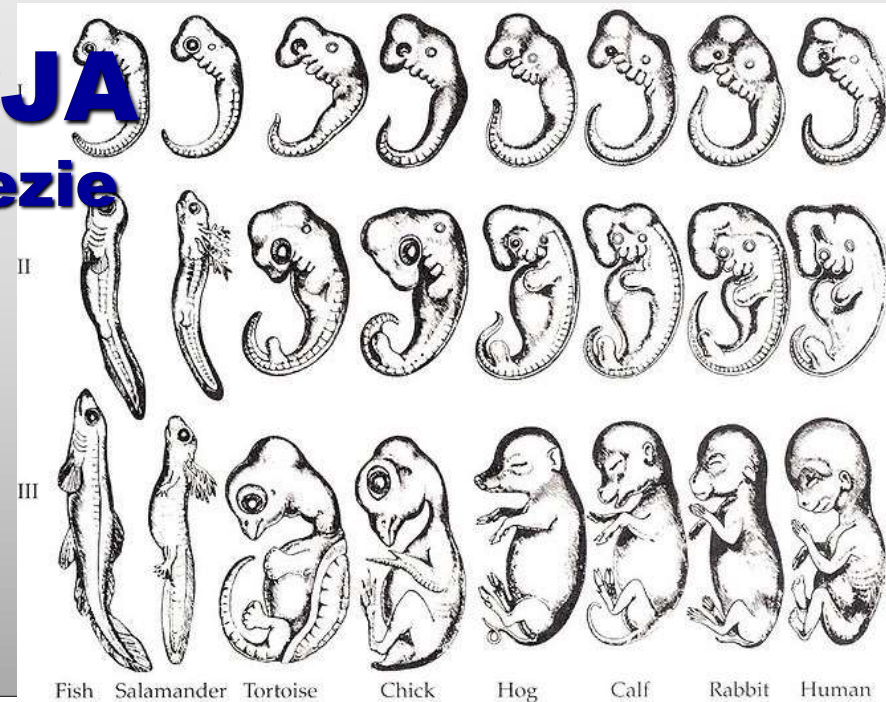
stadia młodociane zwykle bardziej konserwatywne ewolucyjnie

REKAPITULACJA

filogenezy w ontogenezie



Ernst Haeckel (1834-1919)
"prawo" biogenetyczne



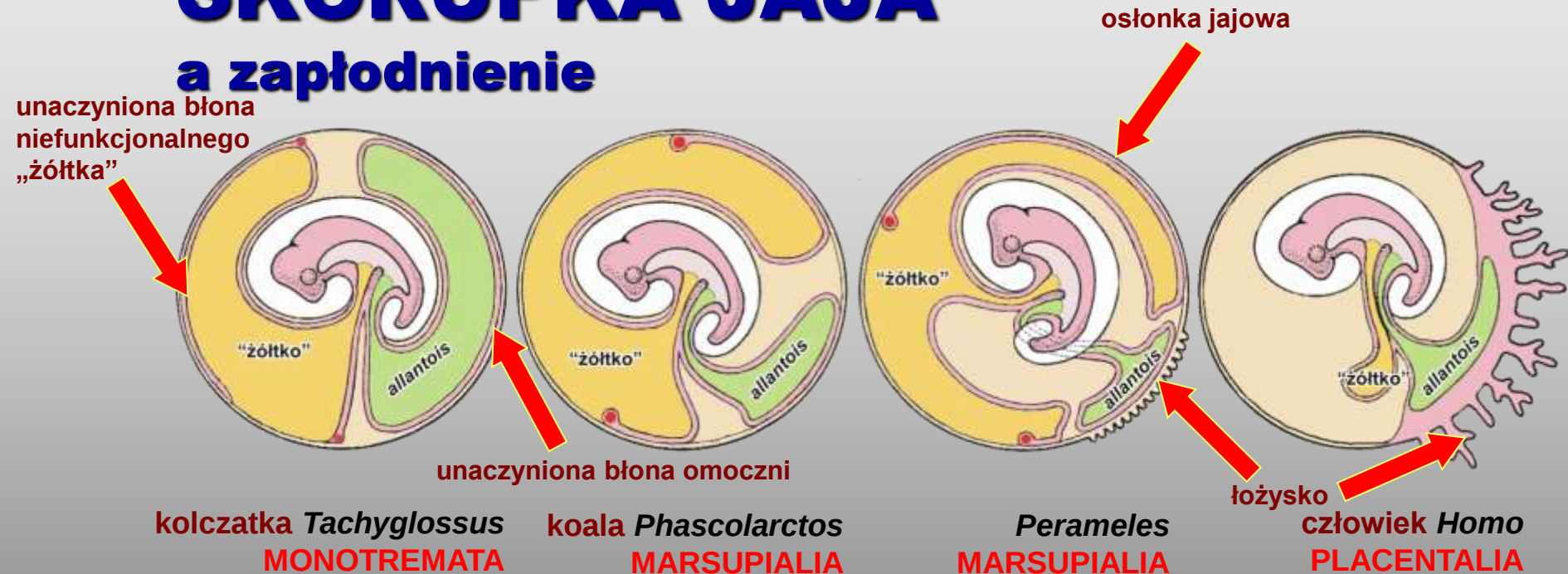
Haeckel (1867)

- wczesne stadia rozwojowe generalnie bardziej podobne do przodków
- przebieg ontogenezy odtwarza więc często w zarysie przebieg ewolucji

może się jednak zmieniać funkcja struktur zarodkowych

SKORUPKA JAJA

a zapłodnienie

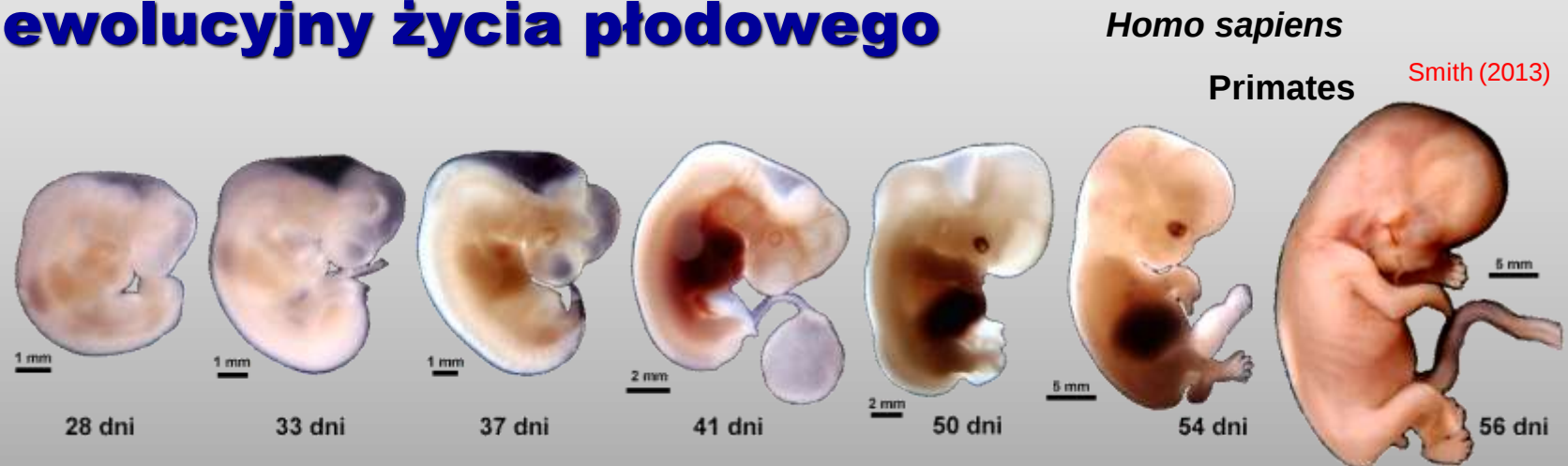


- gady, ptaki i stekowce nie znoszą jaj, lecz embriony
- embriony stekowców i torbaczy odżywiane są w jajowodach
- łożyskowce cechuje długa ciąża

przejawy wspólnoty pochodzenia zanikają w ontogenezie

SENS

ewolucyjny życia płodowego



- rozwój zarodkowy organizmów wielokomórkowych powtarza proces wzrostu złożoności w ewolucji
- od jednokomórkowej zygoty przez kolonię niezróżnicowanych komórek po anatomię swoistą dla gatunku

kiedy ludzki płód nabiera swoistości gatunkowej?

SWOISTOŚĆ ludzkiego płodu



embrion delfina
Stenella



Homo 32 dni



Felis 32 dni



44 dni
Macaca 44 dni



49 dni
Homo 49 dni

Schultz (1969)

- wczesne stadia rozwoju człowieka są anatomicznie nieodróżnialne od odpowiednich stadiów innych zwierząt
- stopniowo tracimy podobieństwo do ryb, gadów i ssaków
- między 4 a 5 tygodniem życia człowiek ma mały ogon

dlaczego wczesne stadia ewoluują wolniej od późniejszych?

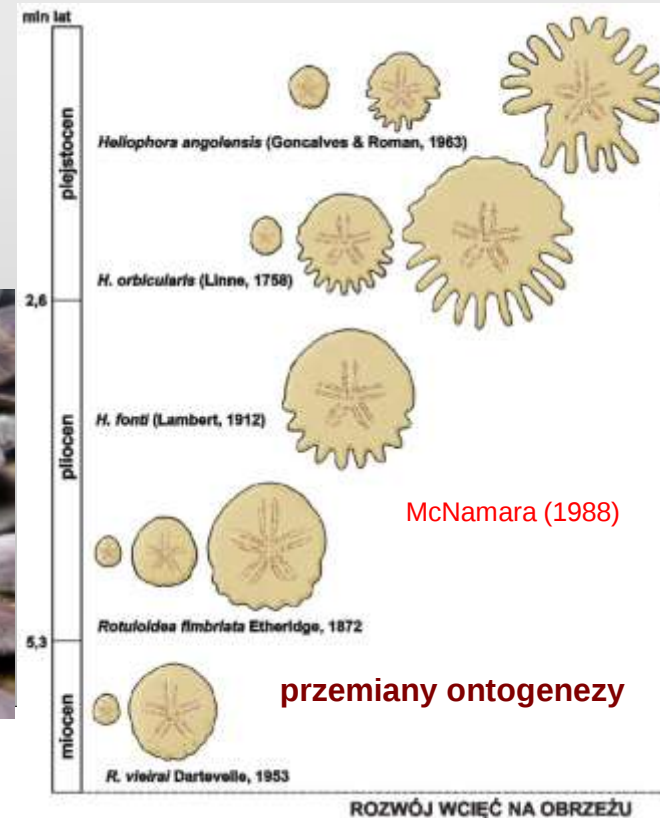
WZBOGACANIE ontogenezy od końca

jeżowce "sand dollars"
Scutellina
(Clypeasterida)



- nowe cechy zwykle pojawiają się w stadiach dojrzałych
- i stopniowe ekspandują ku wczesnym

peramorfoza – ewolucyjna modyfikacja ontogenezy poczynając od jej końca



McNamara (1988)

przemiany ontogenezy

balast magnetytowy
(zdjęcia rentgenowskie)



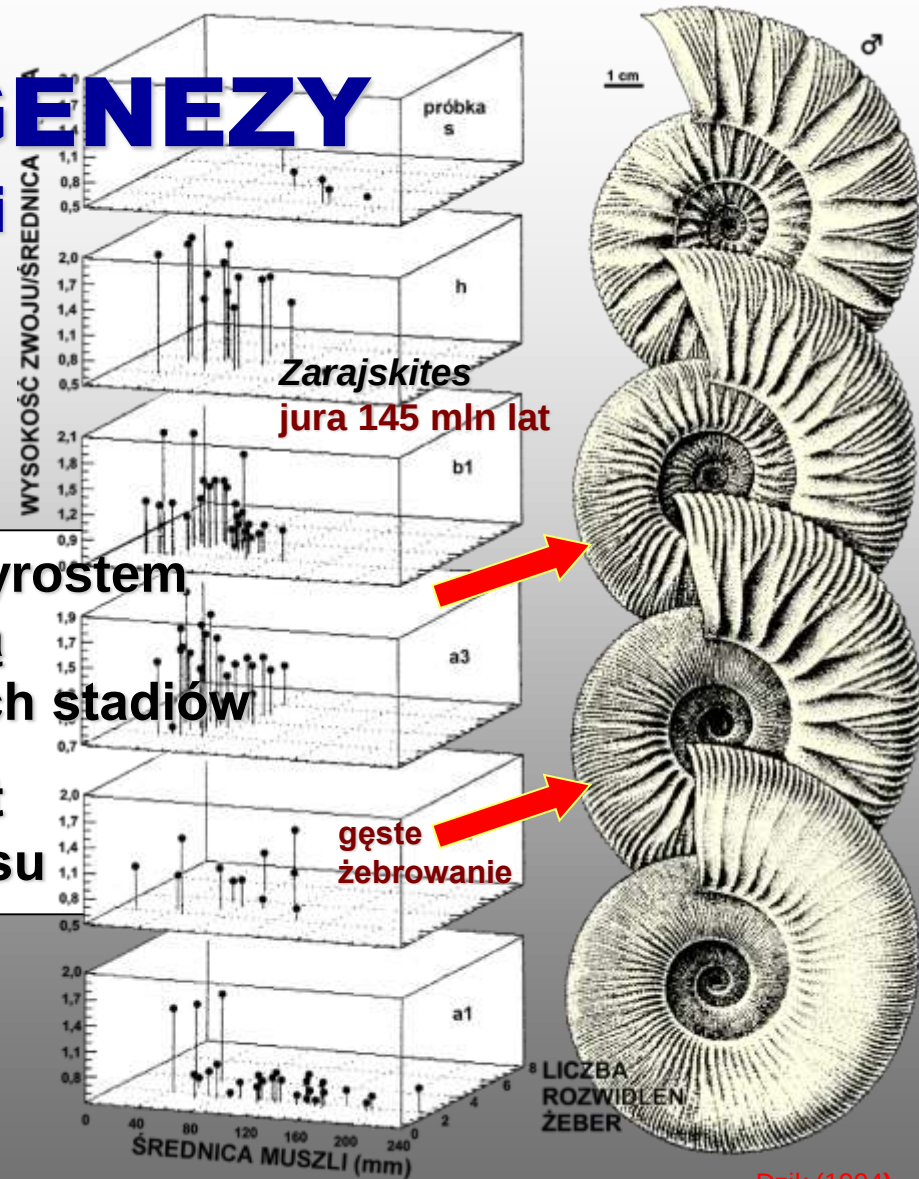
Seilacher (1979)

w szkieletach przyrastających brzeźnie jest zapis ontogenezy

ZAPIS ONTOGENEZY w przyrostach muszli

- szkielety z akrecyjnym przyrostem pozostawiają nienaruszoną informację z wcześniejszych stadiów
- głównym utrudnieniem jest zmienność osobnicza zapisu

zapis bywa czytelny co do dnia

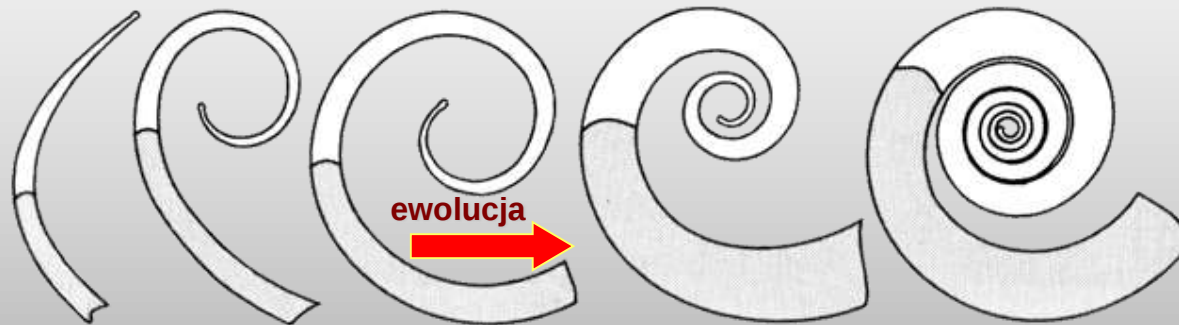


Dzik (1994)

PRZEKSZTAŁCENIA

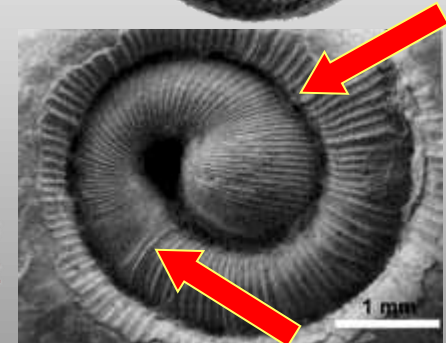
głębokiej ontogenezy

Palaeogoniatis
dewon 380 mln lat



- przodek miał prostą muszlę
- ewolucja do ciasnego zwinięcia objęła stadia polarwalne
- i z opóźnieniem sięgnęła do larwy

Mimagoniatis
dewon 380 mln lat
Klofak et al. (2007)



jednak kierunek zmian bywa przeciwny

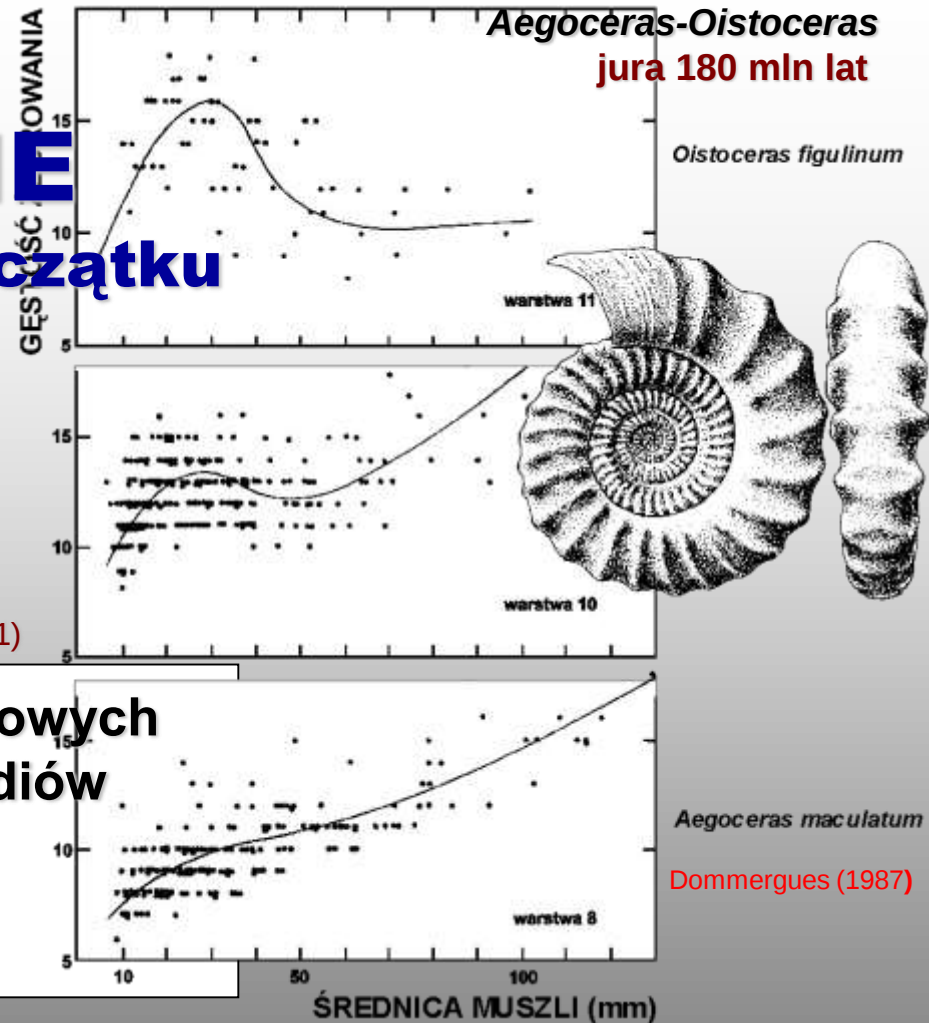


WZBOGACANIE ontogenezy od jej początku



Otto H. Schindewolf (1896-1971)

- zdarza się wprowadzanie nowych cech od początkowych stadiów
- najlepiej udokumentowane w ewolucji głowonogów



progeneza – ekspansja cech młodocianych na późne stadia

proterogeneza – wprowadzanie innowacji od wczesnych stadiów ontogenezy

oznacza to odmienny nacisk selekcyjny na wczesne stadia

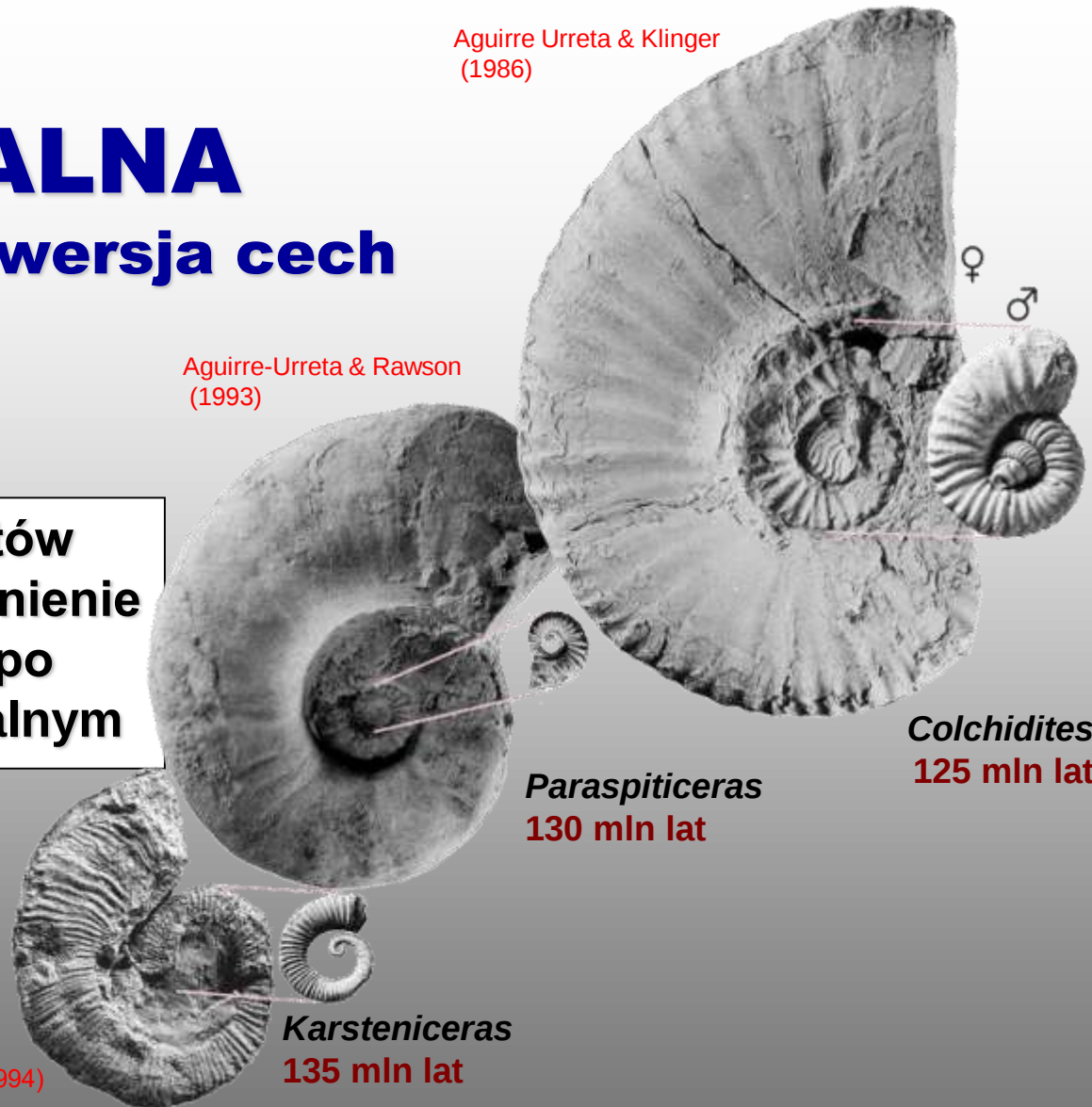
POLARWALNA

ekspansja i rewersja cech

Aguirre Urreta & Klinger
(1986)

Aguirre-Urreta & Rawson
(1993)

■ w ewolucji amonitów
kredowych rozluźnienie
spiralii muszli tuż po
stadium embrionalnym



Vašíček & Wiedmann (1994)

złożona geometria rozszerzała się niekiedy na całą ontogenezę

REWERSJE w ewolucji ontogenezy

- nierzadki powrót muszli polarwalnej do morfologii przedamonitowej
- ale muszla embrionalna pozostaje ciasnospiralna

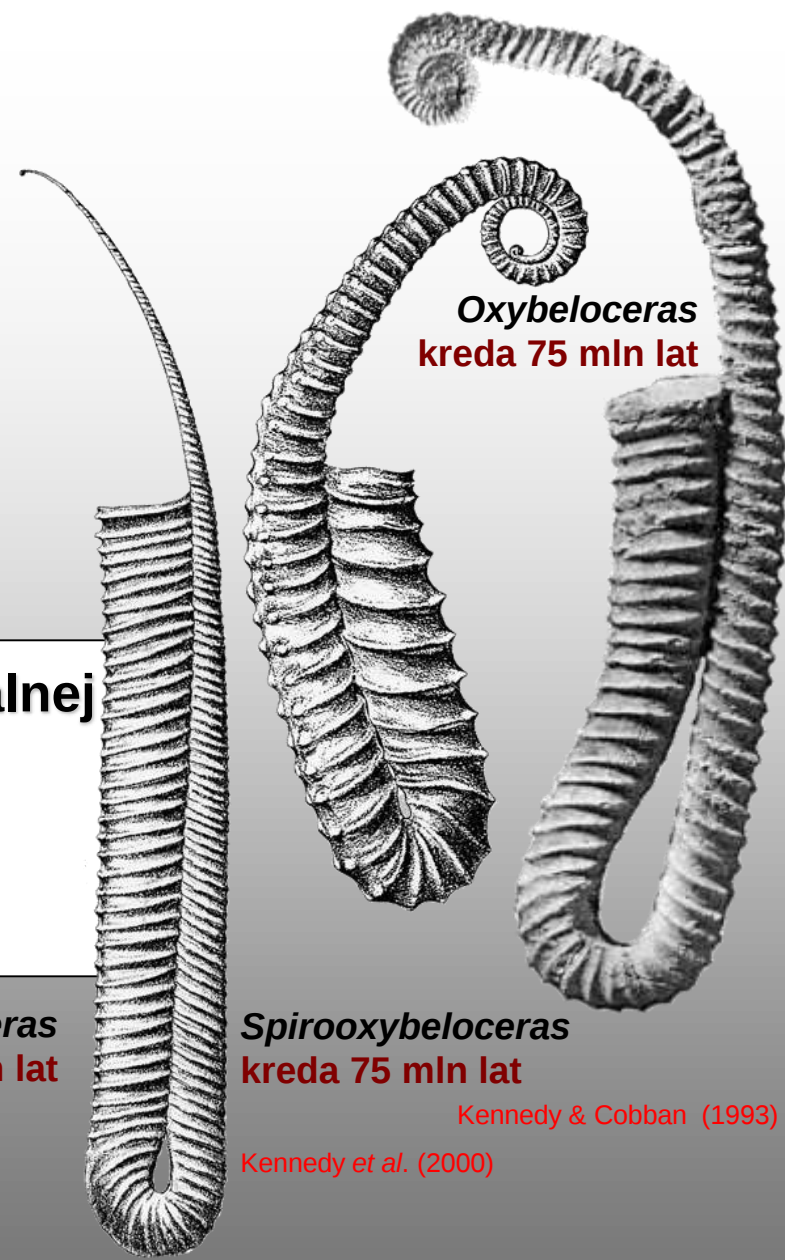
Neancyloceras
kreda 75 mln lat

Spirooxybeloceras
kreda 75 mln lat

Kennedy & Cobban (1993)

Kennedy *et al.* (2000)

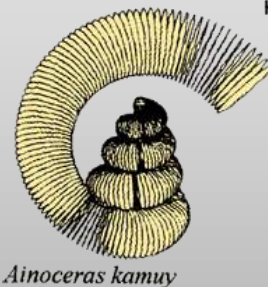
intensywna ewolucja typowa dla swobodnie żyjących larw



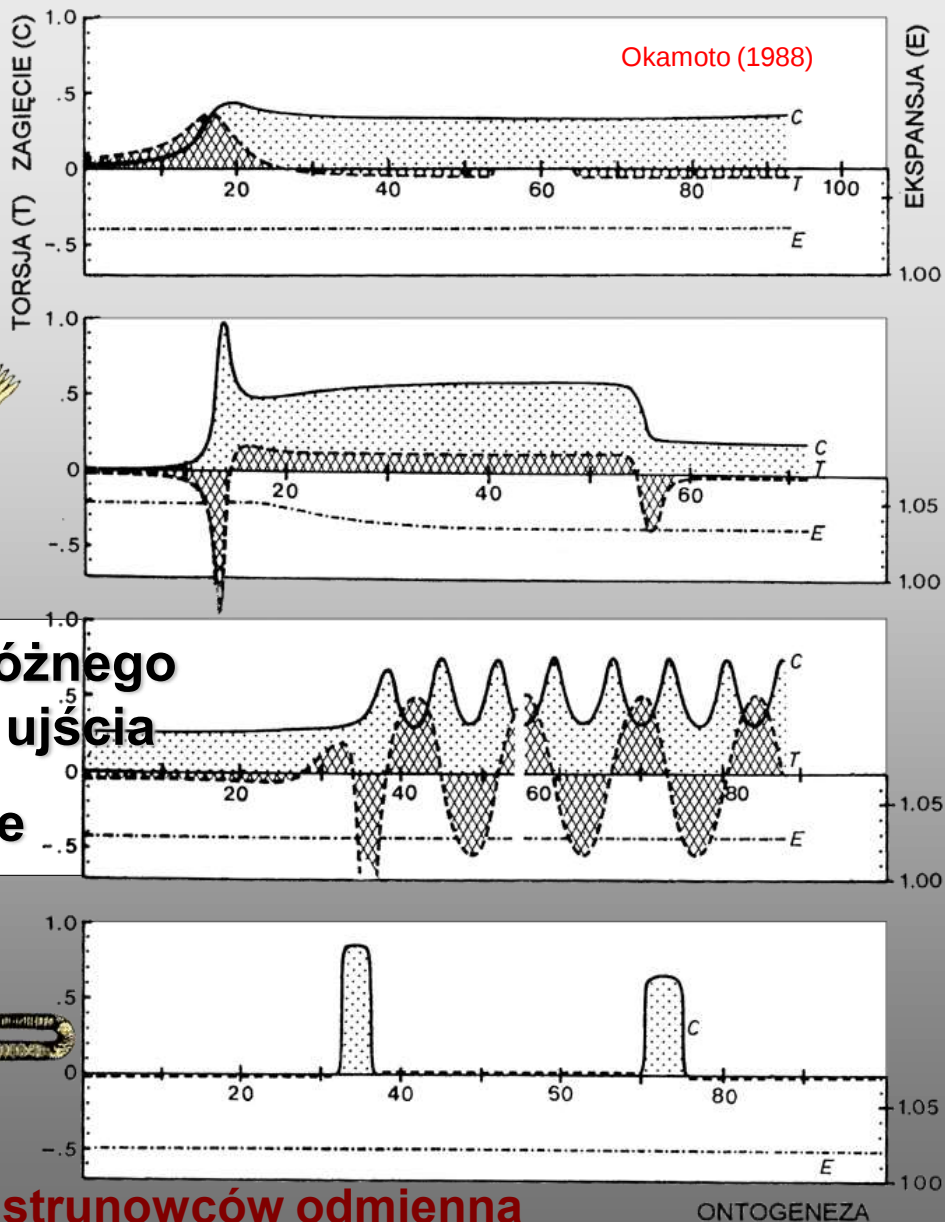
REGULACJA geometrii muszli



amonyty
kreda 70-90 mln lat



- sposób zwinięcia wynika z różnego tempa przyrostu na obrzeżu ujścia
- co zmienia się w ontogenezie



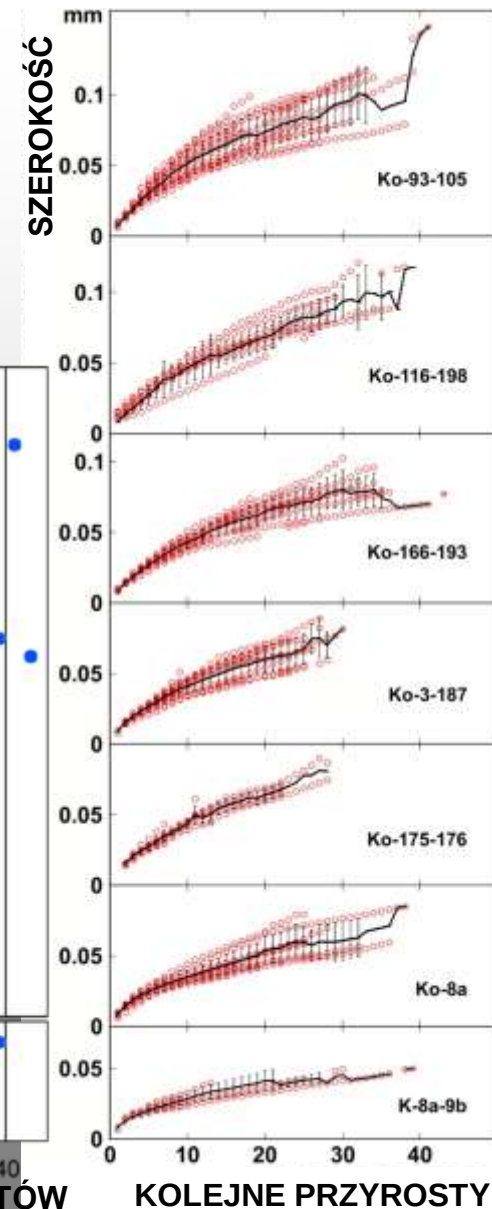
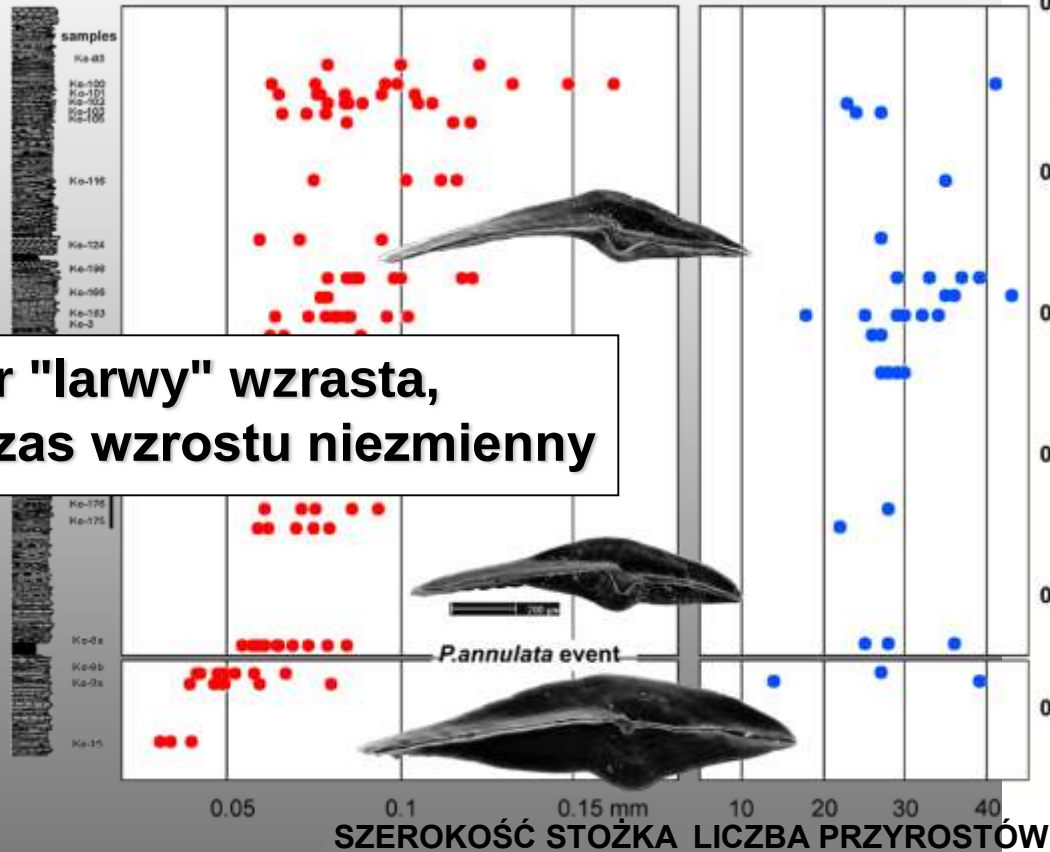
regulacja morfogenezy szkieletu strunowców odmienna

konodont *Tripodellus*
dewon 365 mln lat

EWOLUCJA LARWY

drogą zmian tempa wzrostu

■ rozmiar "larwy" wzrasta,
choć czas wzrostu niezmienny



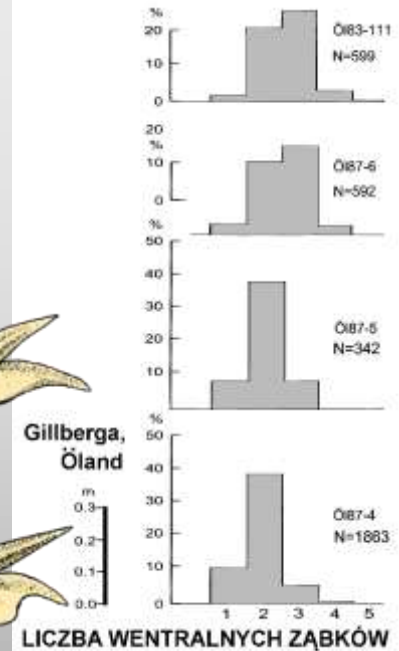
może to spowodować zanik lub pojawienie się nowych struktur Dzik (2008)

ROZMIAR

a pole morfogenetyczne

konodont *Microzarkodina*
ordowik 460 mln lat

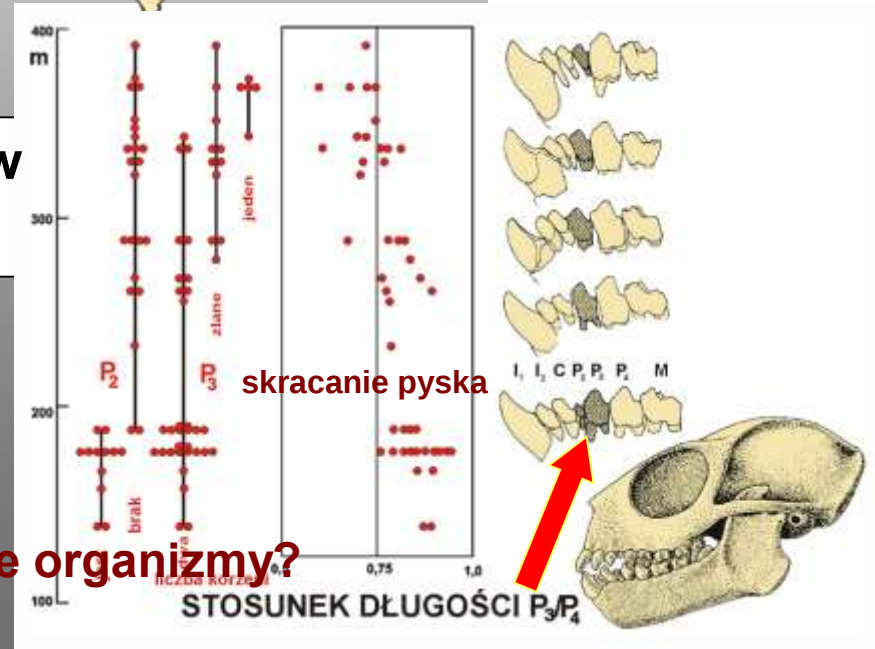
Löfgren & Tolmachova (2008)



■ ewolucyjne zmiany rozmiarów
tworzą lub eliminują *Anlagen*

małpiatka *Tetonus*
eocen 40 mln lat

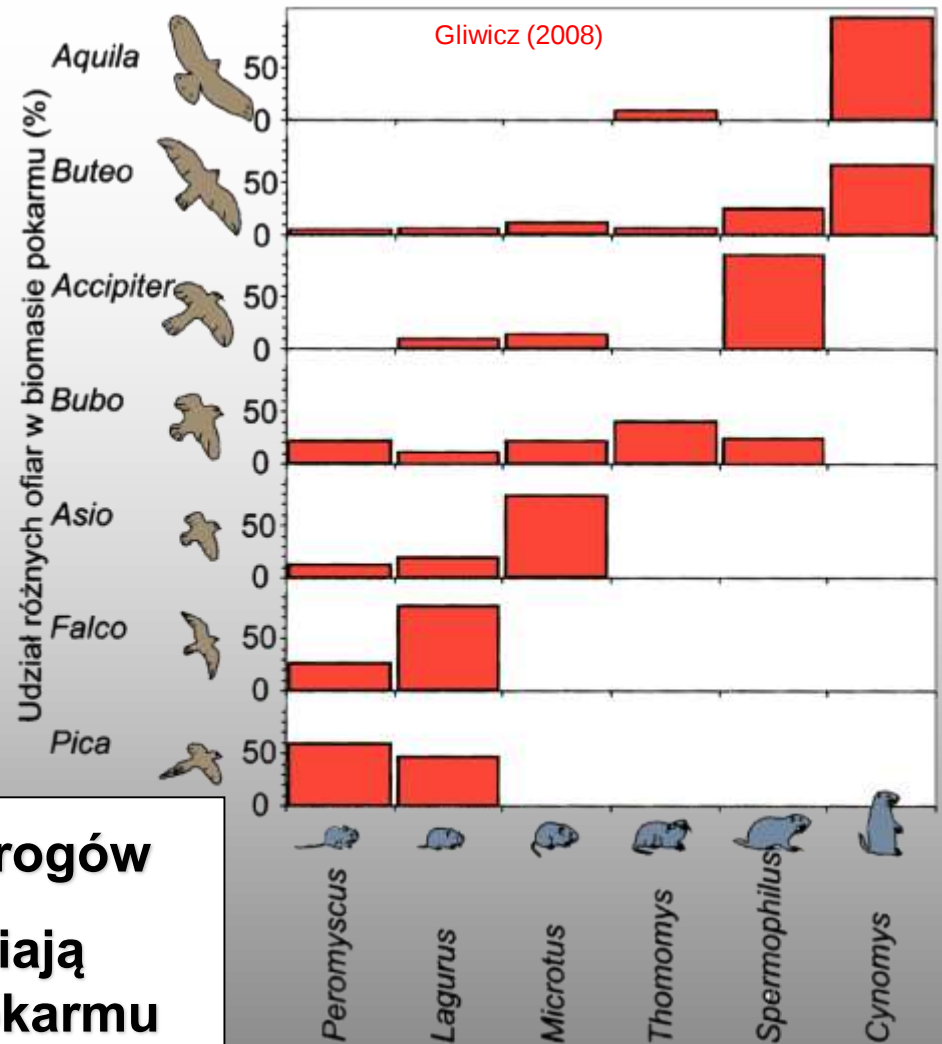
Rose & Bown (1986)



a dlaczego zmieniają rozmiary całe organizmy?

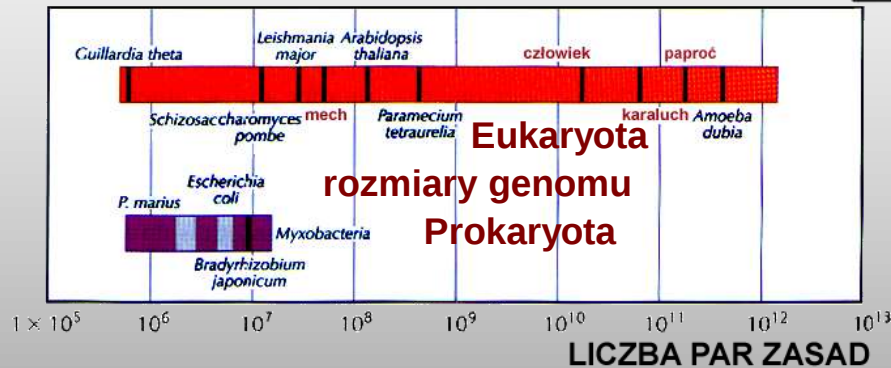
UCIECZKA w rozmiar

- małe ofiary mają więcej wrogów
- ale duże rozmiary uzależniają od stabilnego dopływu pokarmu
- rozwój wymaga złożonej regulacji



rozmiar organizmu miewa związek z wielkością komórek

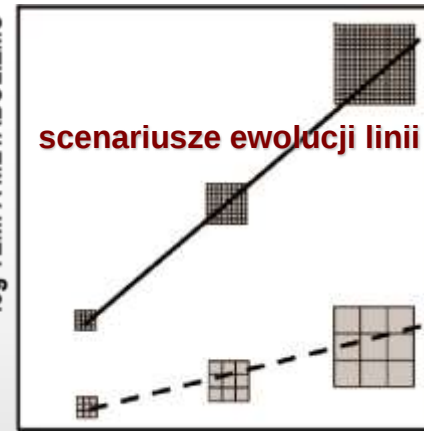
METABOLIZM a wielkość genomu



- więcej DNA to większe rozmiary komórki i organizmu
- ale niższy metabolizm
- związek swoisty dla taksonu

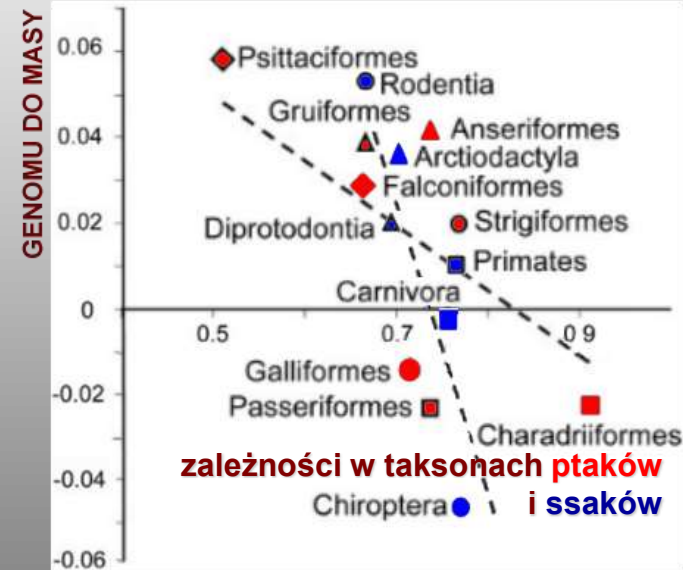
log TEMPA METABOLIZMU

scenariusze ewolucji linii



Kozłowski et al. (2008)

log MASY CIAŁA



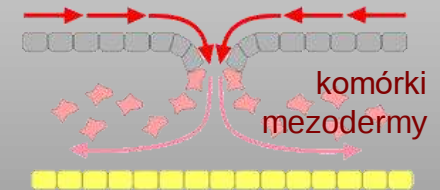
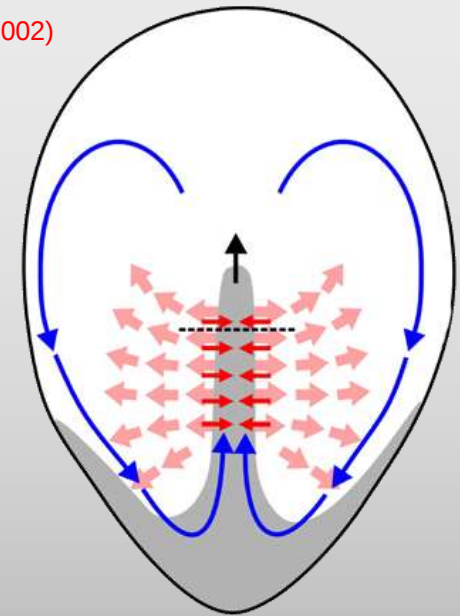
ALLOMETRIA METABOLIZMU DO MASY CIAŁA
(współczynnik nachylenia regresji)

zróżnicowanie komórek może się objawiać w ich behawiorze

AUTONOMIA komórek

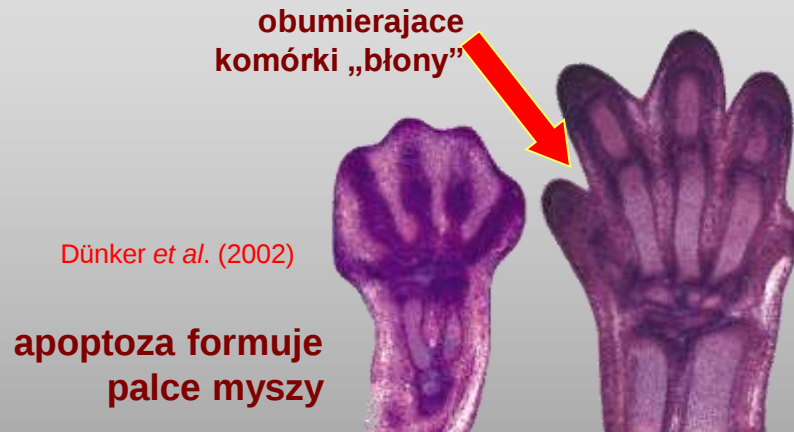
- pojedyncze komórki miewają właściwości autonomicznego jednokomórkowca
- wędrują ku wzrastającemu stężeniu sygnału chemicznego
- lub kierują tam wypustki (np. neurony)

migracja komórek
w zarodku ptaka

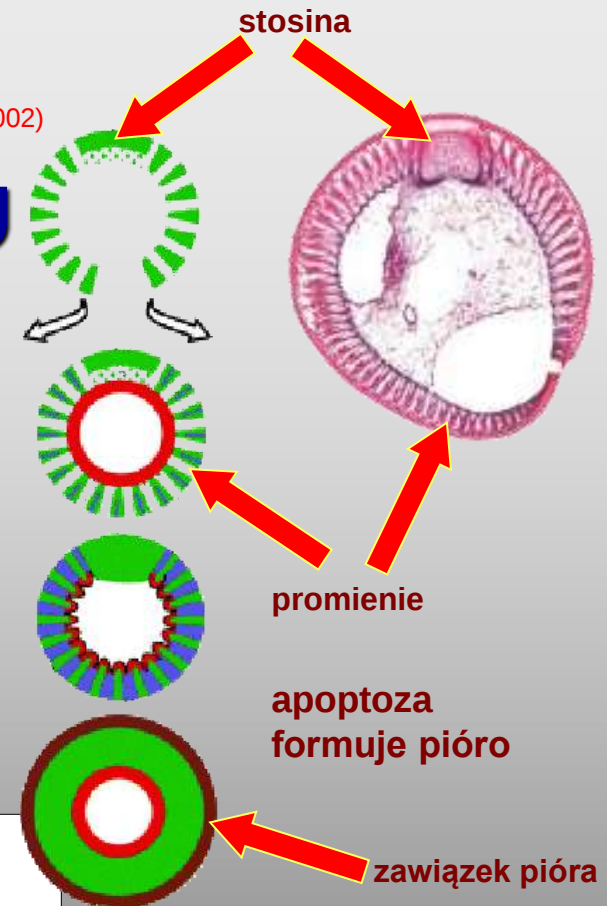


mechanizm rozwoju może polegać na ich kontrolowanej śmierci

REGULACJA ROZWOJU przez apoptozę



Yu et al. (2002)



Widelitz et al. (2007)

- kontrolowane obumieranie komórek jest sposobem formowania złożonych struktur
- umożliwia usunięcie produktów rozpadu zabezpieczając je przed bakteriami

regulacja rozwoju ma organizację hierarchiczną

EWOLUCJA

to modyfikacje rozwoju

- **rozwój jest realizacją zapisu informacji w genach**
- **który był rozbudowywany zwykle od końca**
- **ale każde stadium ontogenezy ma swoją funkcję**
- **i może osobno podlegać doborowi**
- **jeśli rozdzielona jest genetyczna kontrola stadiów**