



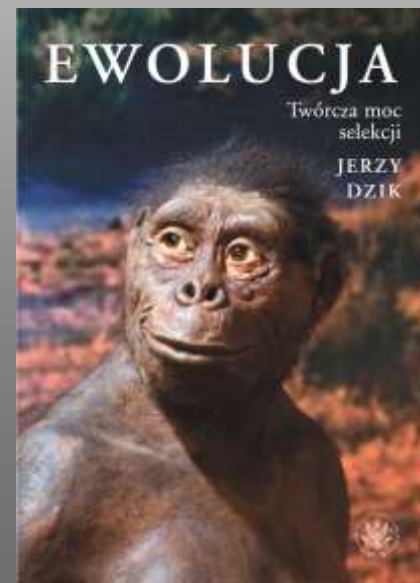
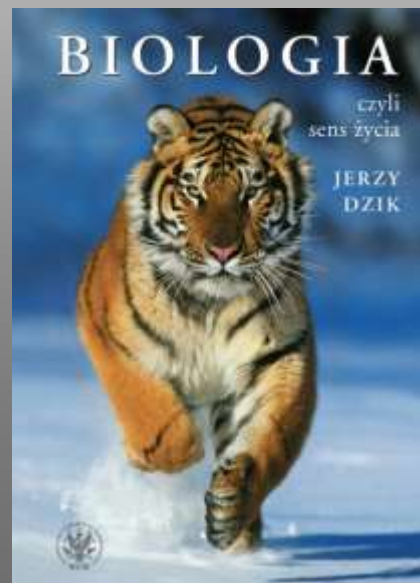
Ewolucja **14.**

OBIEKTY EWOLUCJI

Jerzy Dzik

*Instytut Paleobiologii PAN
Instytut Biologii Ewolucyjnej UW*

2022



PODMIOT

i przedmiot ewolucji

- organizm jest pasywnym **przedmiotem** procesów mutagenезy i selekcji ale
- jego wpływ na środowisko może zeń czynić **podmiot** ewolucji innych organizmów lub swojej
- środowisko selekcjonuje fenotypy, ale tylko zmiany genotypu mają sens ewolucyjny, więc
- mechanizmy dziedziczenia i morfogenezy są kluczami do zrozumienia istoty życia i ewolucji

co naprawdę jest przedmiotem doboru naturalnego?

NUKLEOTYD

przedmiotem ewolucji?

Motoo Kimura (1924-1994)
1968 neutralna teoria ewolucji molekularnej



- to treść zapisu dziedziczności jest skutkiem doboru (a nie pojedyncze litery nośnika)
- większość zapisu genetycznego nie zawiera treści
- bo kod jest zdegenerowany
- bo tylko część zduplikowanych sekwencji działa
- bo losowe zmiany sekwencji genów czy białek niekoniecznie wpływają na funkcję

ewolucja darwinowska dotyczy aspektów funkcjonalnych zapisu

GEN-CECHA-MEM

przedmiotami doboru?



William D. Hamilton (1936-2000)
1964 *kin selection*
(rozwinięcie idei J.B.S. Haldane'a)



C. Richard Dawkins (1941-)
1976 koncepcja samolubnego genu

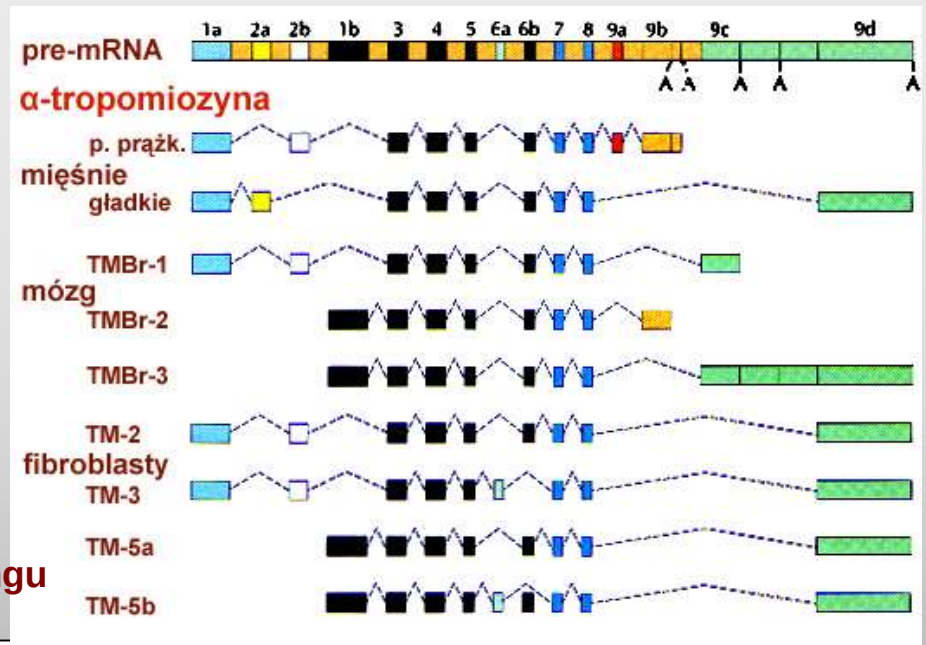
- 1930 Ronald A. Fisher: allel jednostką selekcji
- 1964 William Hamilton: wyłączny interes osobnika to upowszechnianie własnych genów (*kin selection*)
- 1976 Richard Dawkins: gen jedynym przedmiotem selekcji (*selfish gene*)
- to nazbyt uproszczone przedstawienie ewolucji

jako skutek niedzisiejszego pojmowania genetyki

GEN

cóż oznacza?

skutki alternatywnego splicingu



Breithart et al. (1987)

- gen to zbiór sekwencji dający efekt funkcjonalny?
- ta sama sekwencja DNA może zawierać wiele genów
- rozpoznawalnych dopiero jako mRNA
- a może nawet po rekombinacji i translacji
- istotna część DNA to nie geny

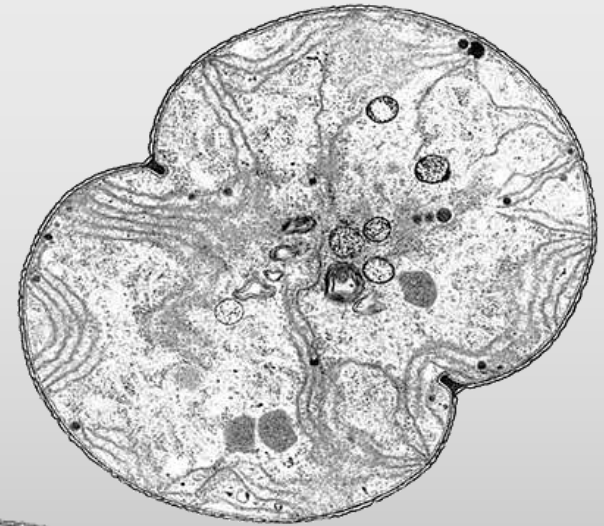
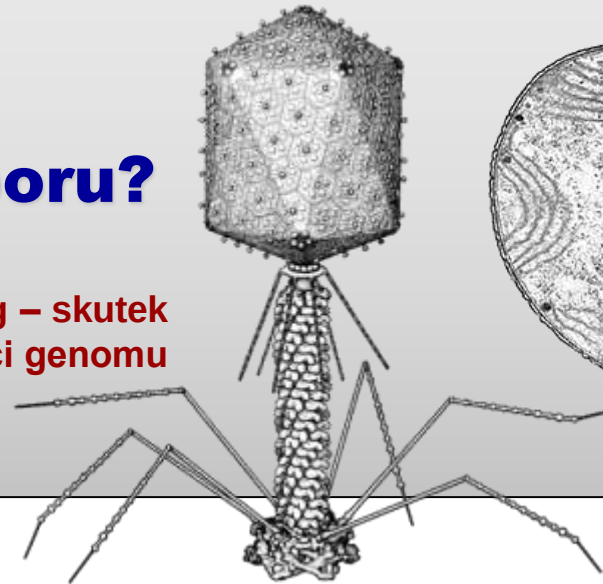
rzeczywistą wartość dla doboru ma całościowa ekspresja genomu

OSOBNIK

przedmiotem doboru?

bakteriofag – skutek
autonomizacji części genomu

Miller et al. (2003)



podział komórki sinicy

- wśród Prokaryota:
- selekcji podlegają wyodrębnione linie genealogiczne
- osobniki, ale i autonomiczne genetycznie organelle
- każda linia ma odrębną drogę ewolucji.
- u Eukariota płęć wprowadziła pulę genową populacji

wewnątrz populacji mogą działać rozbieżne naciski selekcyjne

POLIMORFY

i dobór płciowy



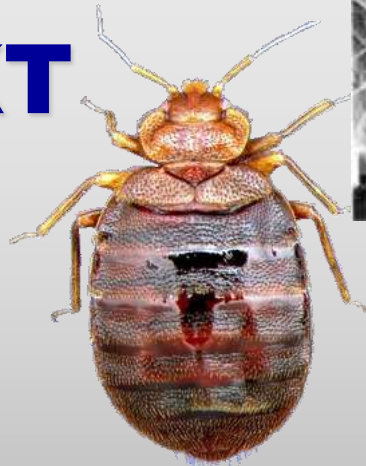
polimorfizm termitów

Zanetti (1979)

- warunkiem poli(dy)morfizmu jest genetyczna determinacja kast(płci) i zgrupowanie genów homeotycznych w permanentne zestawy
- selekcja może działać na każdy z nich z osobna
- cechy wyselekcjonowane w jednej płci mogą się uwidaczniać jako нефunkcjonalne rudymenty w drugiej
- jeśli część regulacji rozwoju jest wspólna

rozbieżność interesów polimorfów ujawnia się już na poziomie płci

KONFLIKT płci



Stutt & Siva-Jothy (2009)

pluskwa
Cimex

- wymiana genetyczna zwiększa szanse przetrwania genów samicy, ale nie jest do tego konieczna
- samiec zaś musi przekazać własne geny, by nie zostać bezpotomnie wymazanym z filogenezy
- dlatego jego zachowania płciowe bywają agresywne w stosunku do konkurentów, a nawet samic

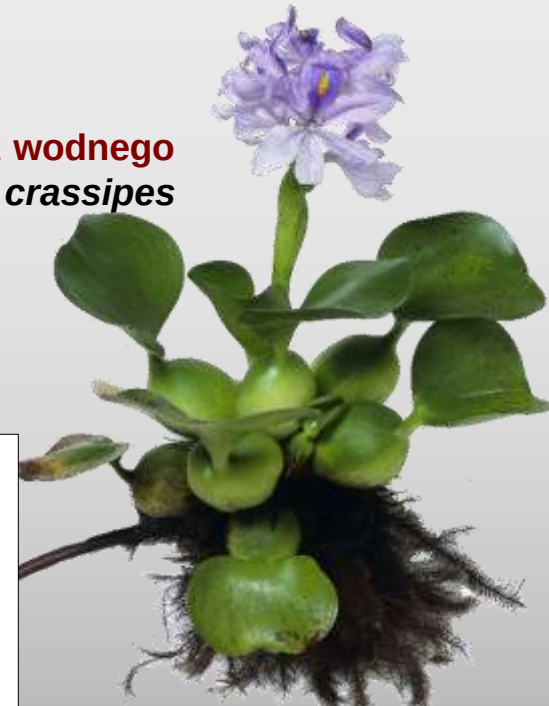
klonowanie z komórek somatycznych uwalnia od problemu płci

EWOLUCJA

klonów

- pączkowanie jest pochodną organogenezy i zdolności regeneracyjnych
- prowadzi do uformowania pełnego zestawu organów osobnego organizmu
- wymaga totipotencji komórek stolonu
- dobór działa na każdy z rametów osobno
- istotne dziedziczenie pozachromosowe

ramet hiacynta wodnego
Eichornia crassipes



skrajny oportunizm ekologiczny: rzęsa
Spirodela i *Wolffia*

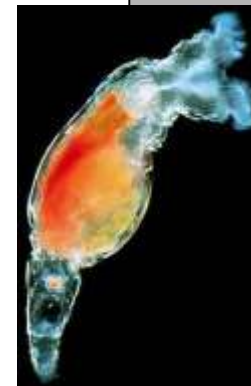
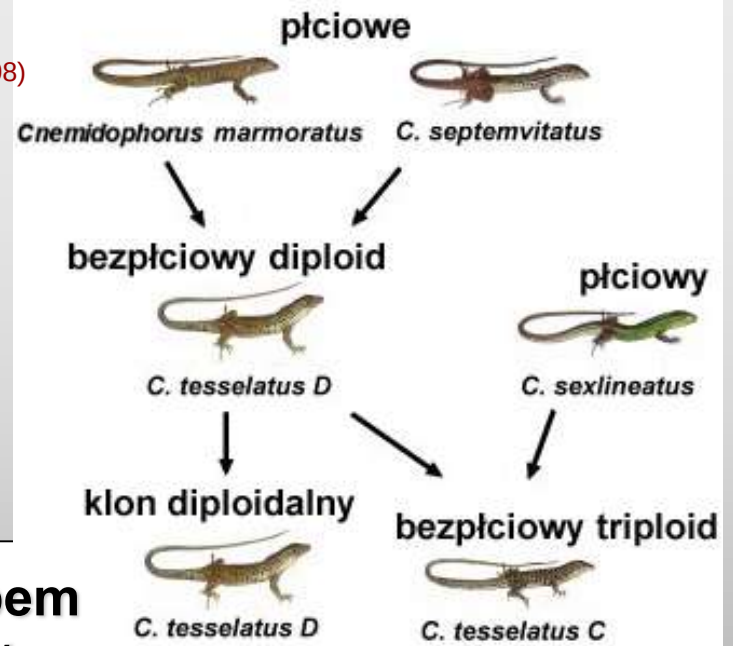
podobny efekt daje partenogeneza

PRZYWRÓCENIE pełnej osobności osobnika

partenogenetyczne
jaszczurki

- również partenogeneza jest sposobem oportunistycznego opanowania biotopu
- bez konieczności kontaktów ani procesów płciowych
- przy stałej dostępności zasobów daje znaczne oszczędności energii
- ale i ograniczenie zmienności

Cullum (2008)



bezpłciowe wrotki Bdelloidea



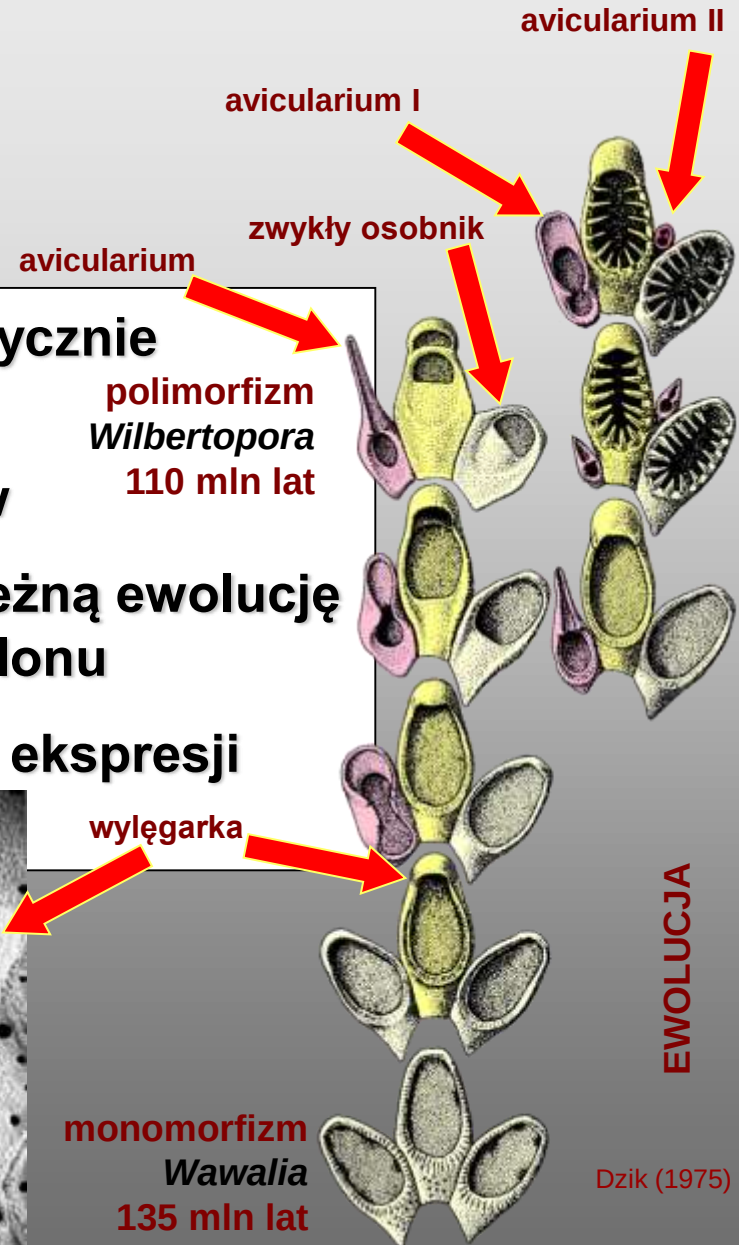
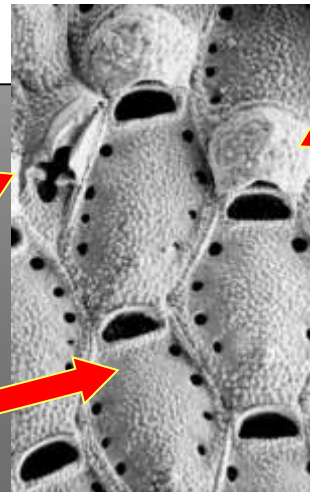
Fontaneto (2007)

ewolucja pączkowania może przywrócić polimorfizm

MECHANIZM ewolucji superorganizmu

- osobniki klonu są identyczne genetycznie
- odmienność anatomii oznacza ekspresję różnych zestawów genów
- duplikacja genowa umożliwia rozbieżną ewolucję ontogenezy osobników w obrębie klonu
- niezbędny mechanizm przełączania ekspresji genów homeotycznych

avicularium
polimorfizm *Manzonella*
dziś
zwykły osobnik



polimorfizm
Wilbertopora
110 mln lat

monomorfizm
Wawalia
135 mln lat

Dzik (1975)

INTEGRACJA superorganizmu

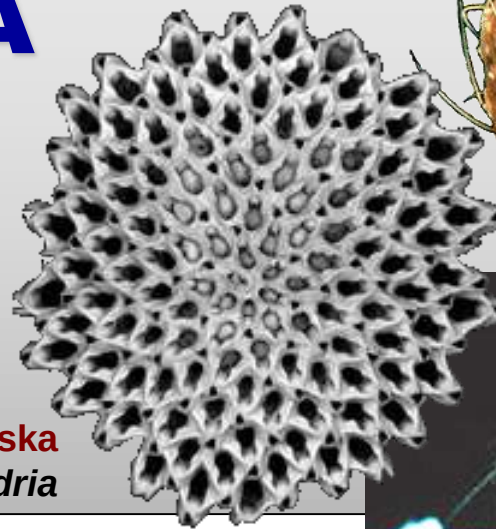
Selenaria
Cupuladriidae
Cheilostomata

Cook (2000)



Ruppert et al. (2005)

morska
Cupuladria



- pewne mszywioly mogą pęłzać
- inne kroczyć na wieczkach osobników

słódkowodna
Cristatella
Phylactolaemata



Okamura (2011)

to ponowna integracja osobno ewoluujących zespołów genów

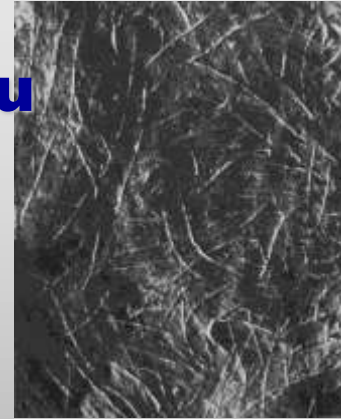
INTEGRACJA

behawioralna superorganizmu



Roman Kozłowski (1889-1977)
1949 dowód, że graptolity to pióroskrzelne

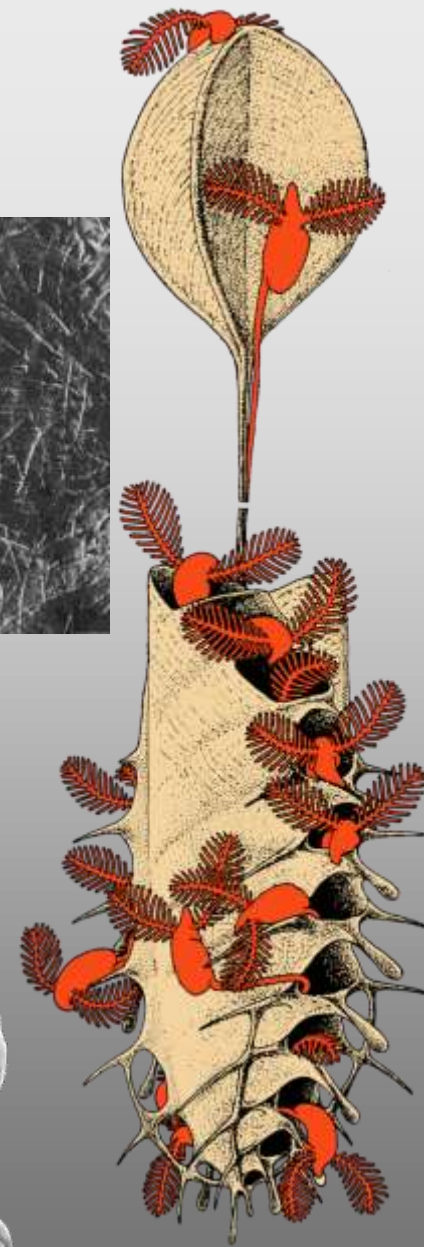
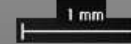
bandaże kolagenowe
Orthograptus
450 mln lat
Crowther & Rickards (1977)



- „budowie” pióroskrzelnych, os, pszczoł czy termitów ewoluują
- na poziomie genetyki behawioru

Cephalodiscus
dzisiejszy

Mierzejewski & Kulicki (2003)



Glossograptus
480 mln lat

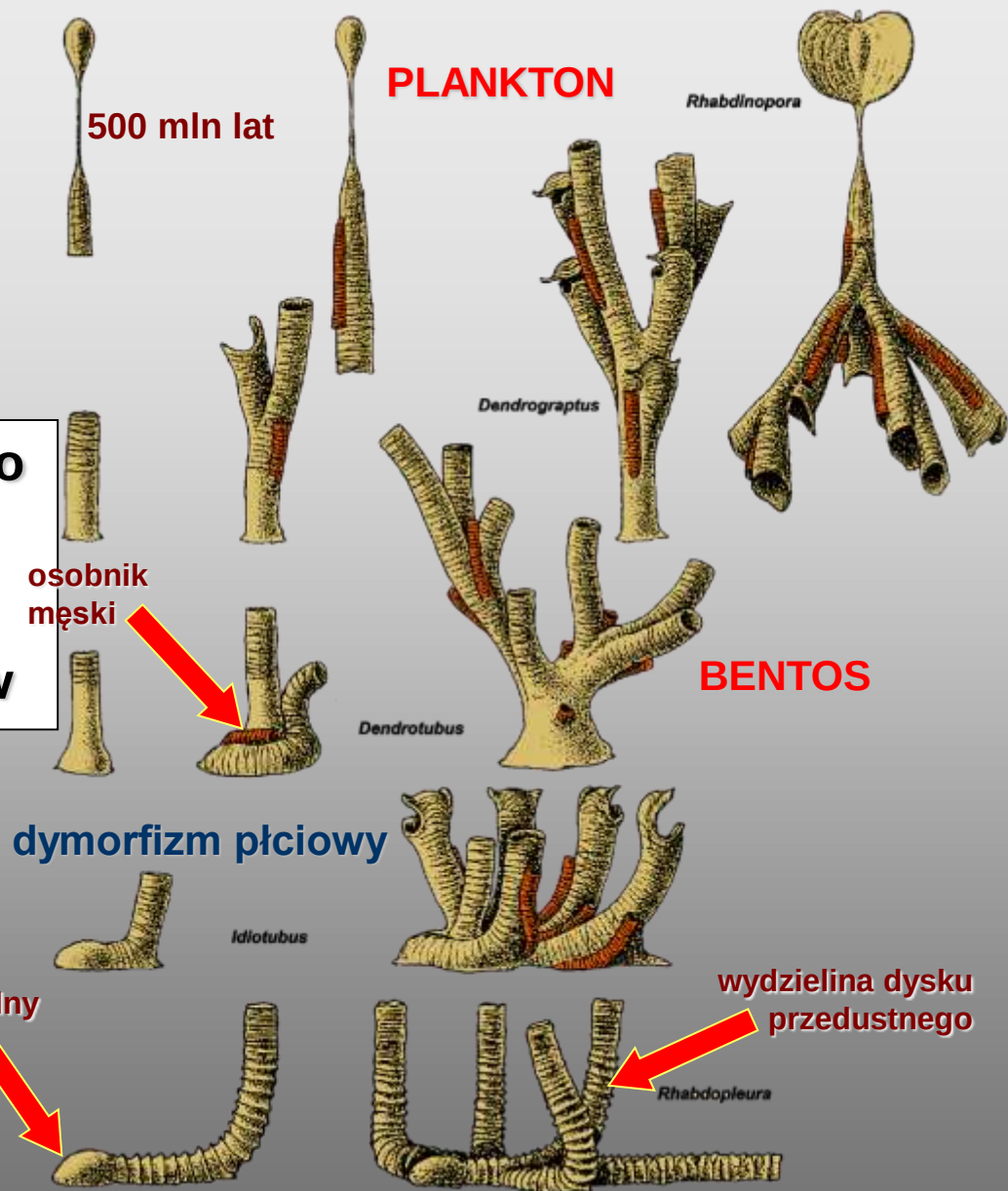
środowisko określa kierunek ewolucji

PŁEĆ w superorganizmie

- w toni oceanicznej trudno o kontakt płciowy
- wraz z przejściem do planktonu utrata samców



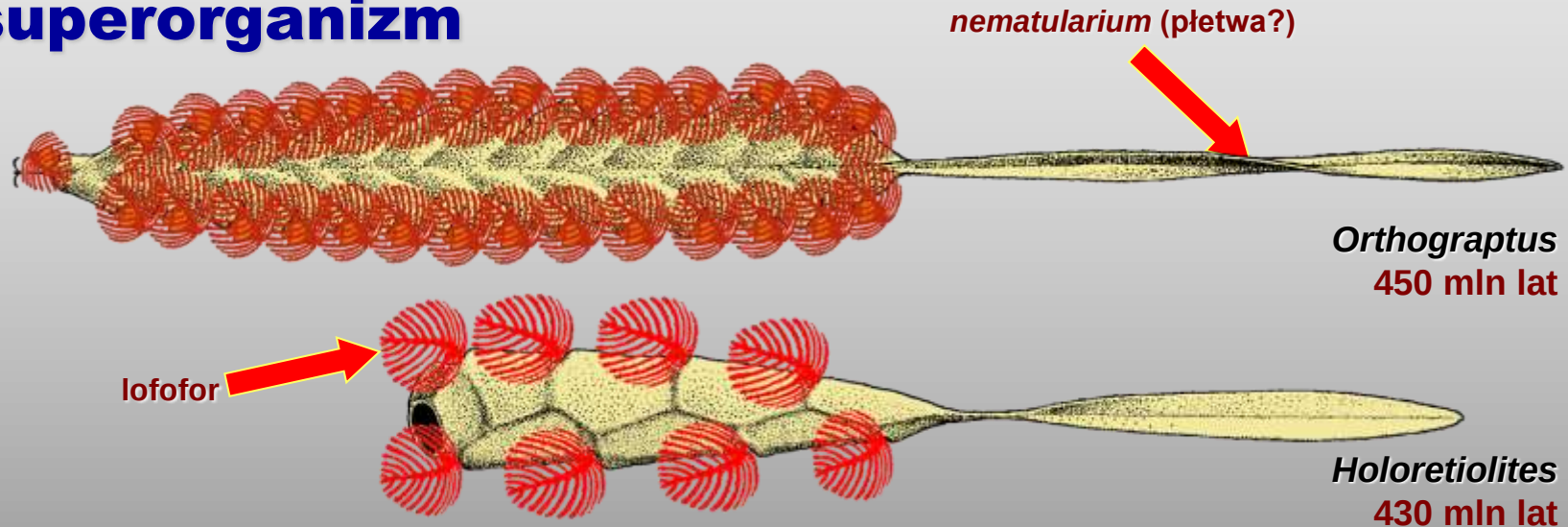
Mierzejewski & Kulicki (2003)



ubocznym skutkiem filtracji aktywne pływanie

AKTYWNIIE PŁYWAJĄCY

superorganizm



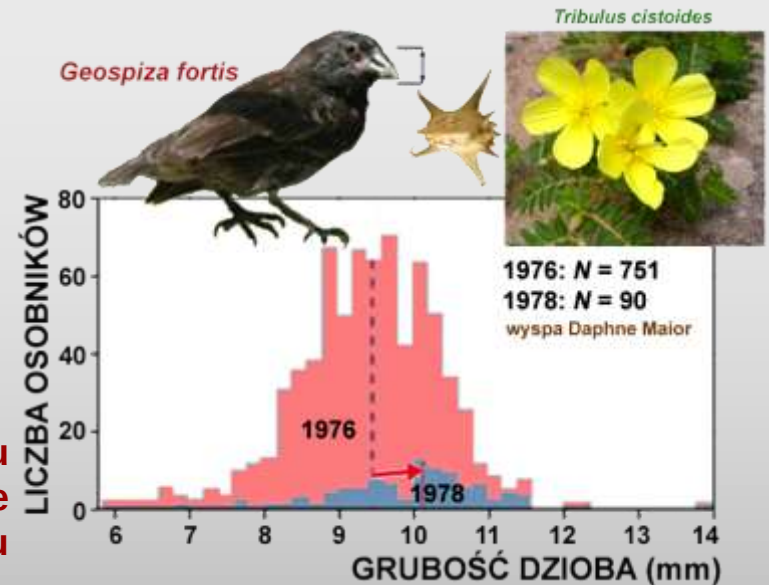
- przy małych rozmiarach lepkość wody dominuje nad bezwładnością wymuszając ruch i rotację kolonii
- nacisk selekcyjny na wspólne „superorgany” oraz terminalizację wzrostu klonalnej kolonii

osobniki typowych populacji są dalece mniej zintegrowane

POPULACJA

polem działania doboru

zmiana kierunku nacisku
selekcyjnego przez ograniczenie
zasobów i różnorodności pokarmu



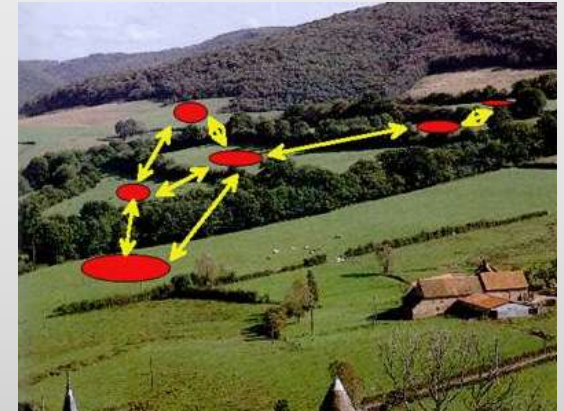
Grant & Grant (1993)

- w populacji panmiktycznej poszczególne linie genealogiczne wymieniają informację genetyczną
- skutki selekcji lub zwiększonej rozrodczości osobnika rozprzestrzeniają się więc na całą populację
- ale pewna część genomu podlega selekcji jako całość
- podobnie jak zintegrowane grupy osobników

panmiksja jest w różnym stopniu ograniczona przestrzenne

SELEKCJA

populacji gatunku



metapopulacja

- część areału jest zwykle niezasiedlona
- tylko czasami między populacjami przepływa informacja genetyczna
- dopiero wtedy skutki selekcji w jednej populacji zaznaczają się i w pozostałych

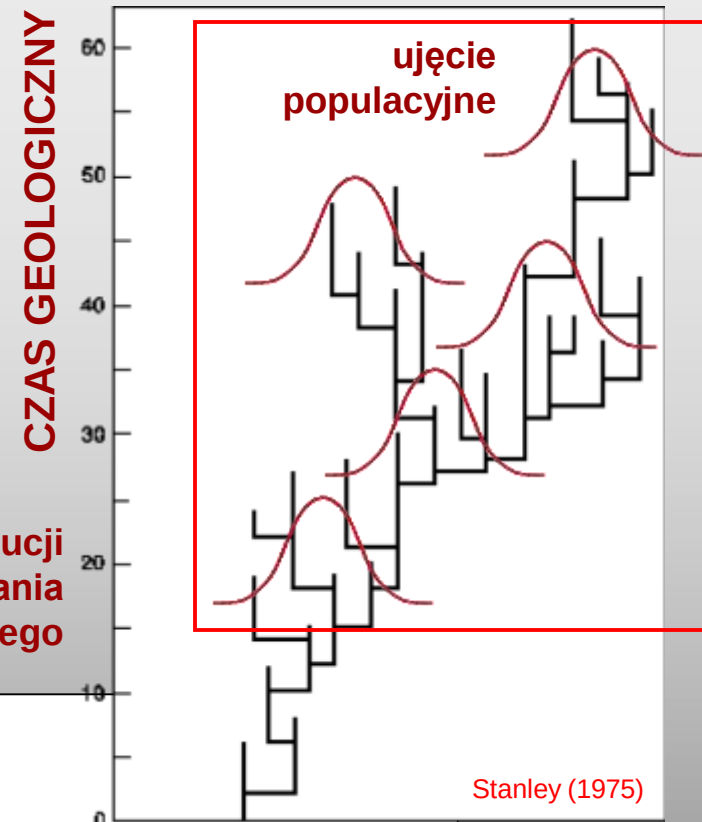
istnienie metapopulacji ułatwia przetrwanie gatunku

GATUNEK

przedmiotem doboru?

zdeformowany obraz ewolucji
wynikający z zastosowania
wertykalnej koncepcji gatunku paleontologicznego

- gatunki są rzadko panmiktyczne
- znaczna część (meta)populacji gatunku efemeryczna
- ich losy nie mają wpływu na przebieg ewolucji
- idea selekcji gatunków wynikła z nieporozumienia – wertykalnego definiowania gatunku paleontologicznego



dobór może wpływać i na współdziałanie osobników różnych gatunków

KOEWOŁUCJA

układów symbiotycznych



Dunn (1980)

ukwiał *Stylobates* +
rak pustelnik

- współwystępujące gatunki zwykle konkurują
- częste są jednak stałe związki dające korzyści przynajmniej jednemu z nich
- 1973 John Maynard Smith & G.R. Price: *evolutionarily stable strategy* z teorii gier (równowagi Nasha)
- koewolucja skutkiem związków międzygatunkowych

koewolucja może być "wyścigiem zbrojeń" albo współdoskonaleniem

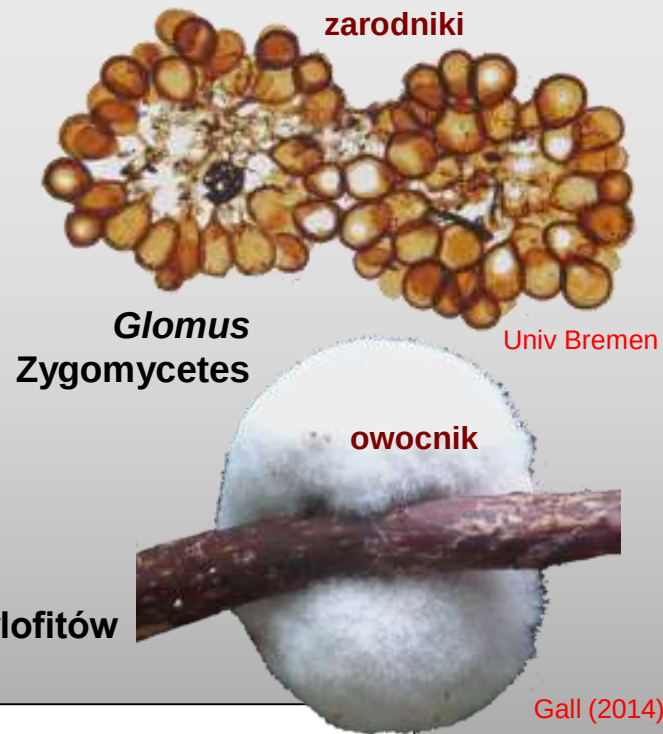
MIKORYZA

od wyjścia na ląd



Steur (2017)

Glomites
mycorrhiza psylofitów
410 mln lat



- grzyby przyspieszają rozkład detrytusu roślinnego
- korzystają z cukrów wytwarzanych przez roślinę
- a ta zwiększa powierzchnię kontaktu z glebą poprzez mycelium oraz dostęp do wody i jonów fosforanowych

bakterie wspomagają rośliny naczyniowe w pozyskiwaniu azotu

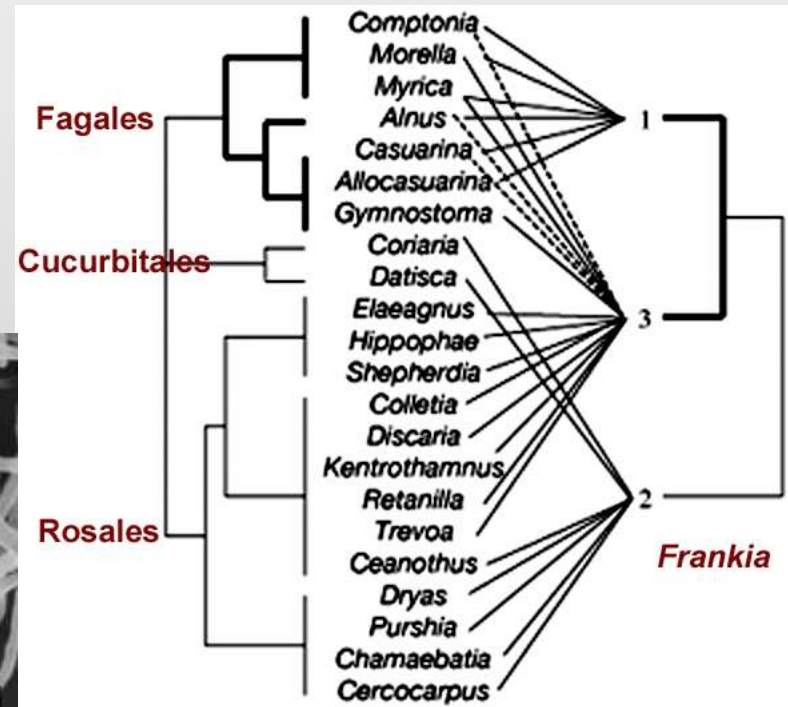
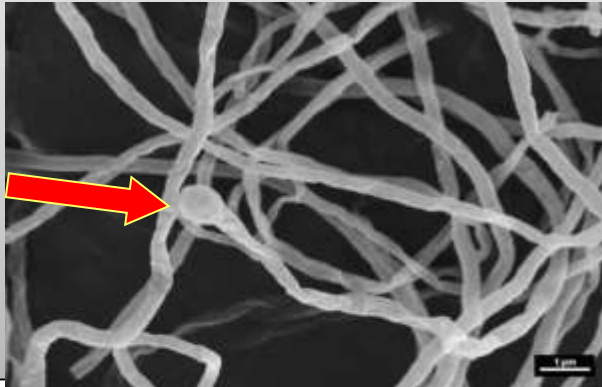
Clawson et al. (2003)

BRODAWKI korzeniowe

Rehan et al. (2014)

pęcherzyk z
nitrogenazą

Frankia
Actinomycetes



- bakterie mają zdolność wiązania azotu atmosferycznego
- ale tylko w środowisku beztlenowym – brodawki
- gramdodatnie *Rhizobium* z motylkowymi, aktinomycety *Frankia* z *Alnus* i *Casuarina*

Sinorhizobium
Corynebacteriales
z lucerny *Medicago*



Margolin (2001)



brodawki
korzeniowe olchy
Alnus + *Frankia*

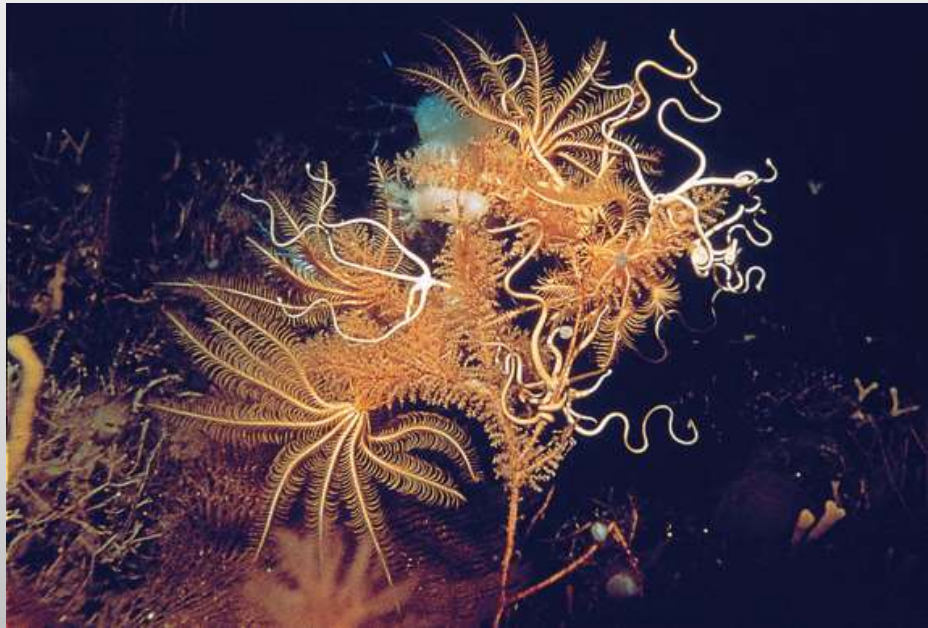
jak daleko sięga analogia superorganizmu?

BIOCENOZA

przedmiotem doboru?



Karl Möbius (1825-1908)
1870 koncepcja biocenozy
jako zintegrowanego
zespołu organizmów



złożona biocenoza morska

- **zestaw współwystępujących form żywych jest w znacznej części przypadkowy**
- **tylko część jest ściśle powiązana ze sobą w symbiozie lub pasożytnictwie**

integracja zespołu jest zbyt niska, by go porównywać z organizmem

EWOLUCJA ekosystemów



Arthur G. Tansley (1871-1955)
1935 koncepcja ekosystemu
(organizmy ze środowiskiem)



- **system otwarty o zwykle niewielkiej integracji**
- **trudno znaleźć dowody związków międzygatunkowych (teoria neutralna ekosystemu)**
- **jednak powszechność symbiozy sugeruje istotny udział również powiązań mniej jednoznacznych**

ekosystem nie pretenduje do analogii z organizmem

EKOSYSTEM

najwyższej rangi



Władimir I. Wiernadski (1863-1945)
geochemiczne ujęcie biosfery



- biosfera nie jest ewoluującym organizmem – "konceptcja Gai" jest metafizyczna ale rzeczywiście
- przez 3 mld lat warunki na Ziemi prawie niezmiennie: $>0^{\circ}\text{C}, <100^{\circ}\text{C}$
- życie (biologiczne) wychyla biosferę z równowagi

to życie stworzyło dzisiejsze fizykochemiczne uwarunkowania

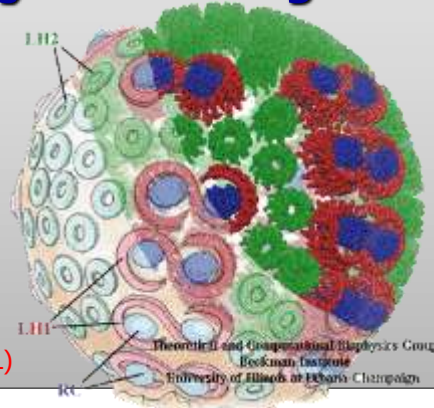


James E. Lovelock (1919-)
1960 konceptcja Gai

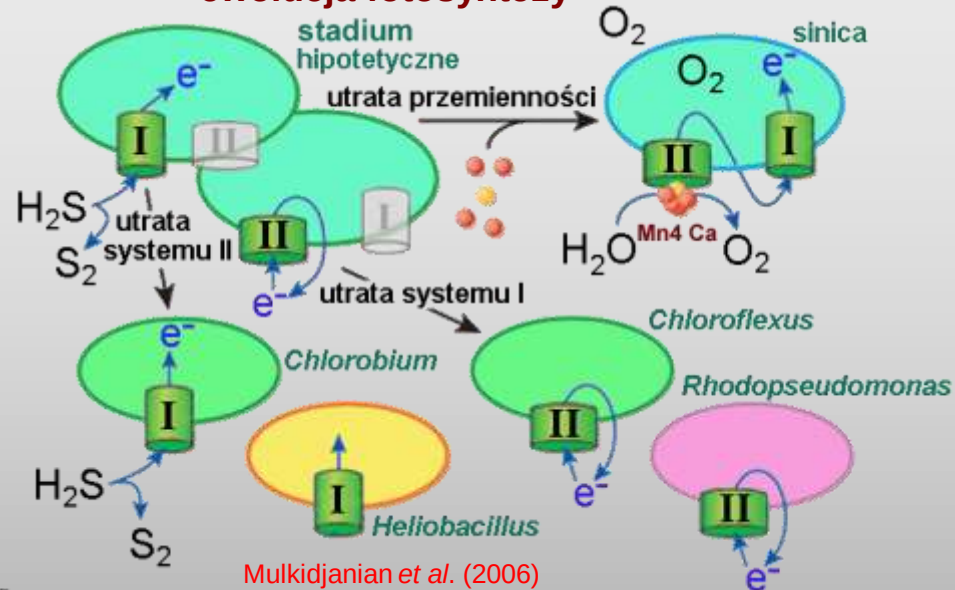
SWOISTOŚĆ ziemskiej biosfery

pęcherzyk chromatoforu
bakterii purpurowej

Strümpfer *et al.* (2011)



ewolucja fotosyntezy



- pierwotnie chemoautotrofia podstawą beztlenowego życia
- fotosynteza na bazie bakteriochlorofilu wciąż wymagała deficytowego siarkowodoru jako źródła elektronów
- wynalazek kompleksu manganowego umożliwił ekspansję życia poprzez wykorzystanie nielimitowanej wody

toksyczny tlen zagroził wczesnym ekosystemom

SINICE

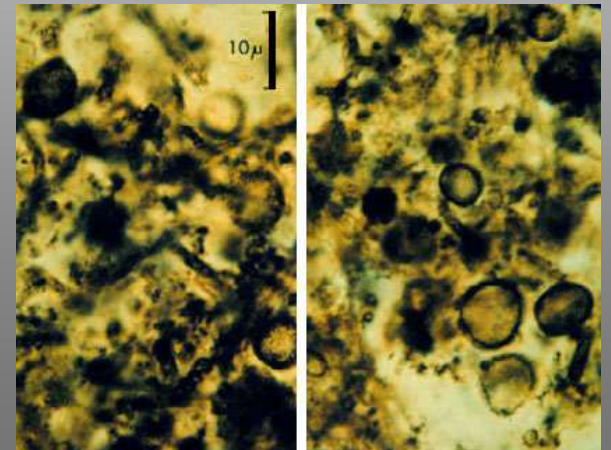
zmieniły świat

stromatolity
560 mln lat
Syberia



- od 2,5 mld lat tlen zatruwa Ziemię
- najpierw utleniał minerały w oceanie
- później wniknął do atmosfery i na lądy
- zdolność do jego unieczynnienia i wykorzystania dała sukces eukariotom

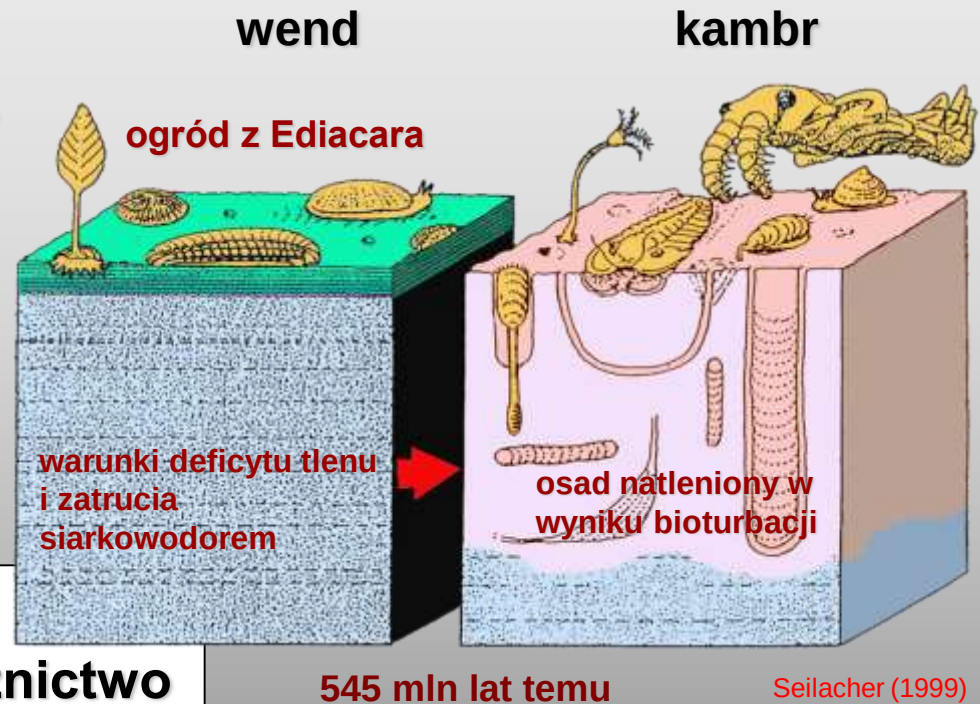
zwierzęta zniszczyły maty sinicowe



komórki prokariotyczne
Gunflint, Kanada, 1,9 mld lat

REWOLUCJA agronomiczna

- penetracja mułu najpierw wymuszona przez drapieżnictwo
- później muł źródłem pokarmu
- bioturbacja wyeliminowała maty mikrobialne i natleniła muł



wtórnie mikroskopijne wielokomórkowce wniknęły też do toni wodnej

PRZEJRZYSTOŚĆ oceanu

larwa nauplius
kambryjskiego skorupiaka
Hoening-smoenicaris
510 mln lat



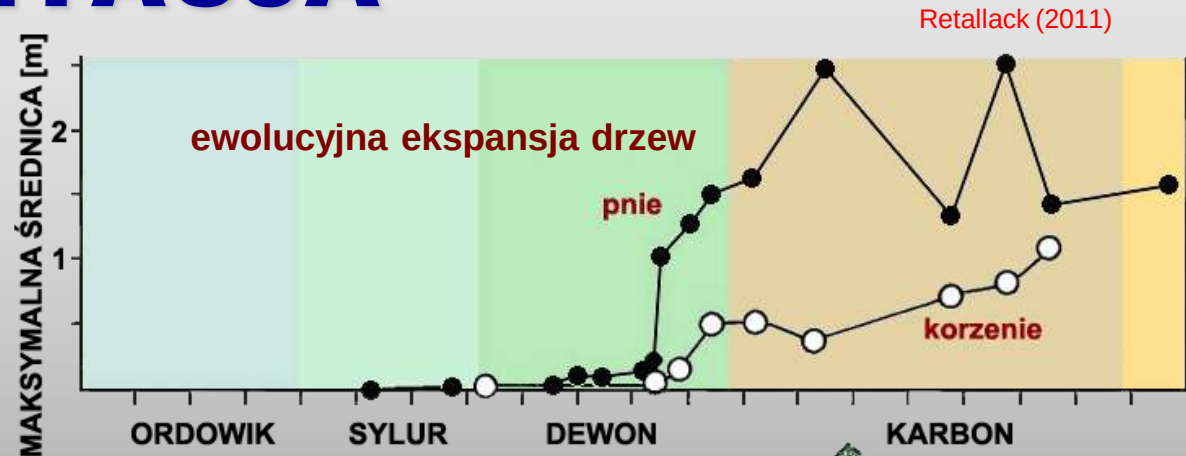
Haug *et al.* (2010)

- mikroskopijne cząstki minerałów ilastych bardzo powoli sedymentują
- przyśpieszają to filtratory zlepiając je w pellety odchodów
- radykalnie pogłębiło to strefę fotyczną

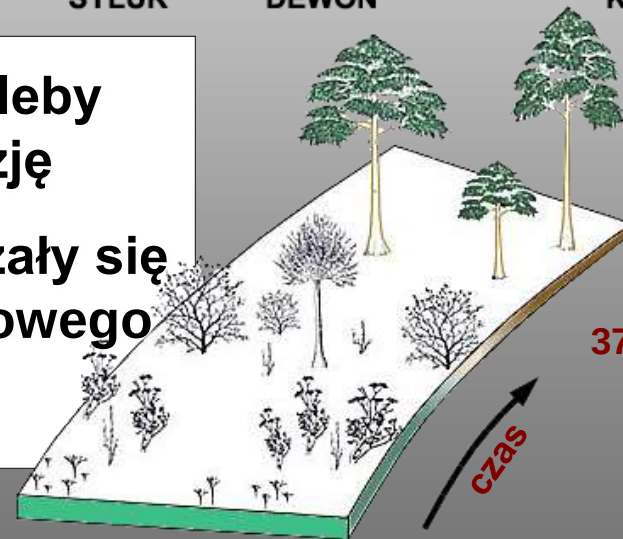
rośliny zmieniły lądy stając się globalnym czynnikiem ewolucji

SEDYMENTACJA

a lasy



- pokrywa leśna i stabilizacja gleby przez korzenie ogranicza erozję
- od późnego dewonu zmniejszały się dostawy osadu grubookruchowego
- zmieniając morskie dno



370 mln lat temu

nie da się zrozumieć obecnego stanu biosfery nie znając jej historii

GEOLOGIA

biosfery

w erze dinozaurów
94 mln lat temu



przed ekspansją życia na lądy
490 mln lat temu

- w historii Ziemi zmieniał się układ oraz położenie mórz i lądów
- skład żywej części ekosystemu (biocenozy) wynika z jego historii
- biogeografia jest w istocie działem geologii



bioróżnorodność odzwierciedla złożoność ekosystemów

ILUZJA

ilościowej ścisłości



- liczba gatunków jest miarą złożoności ekosystemu
- a nie intensywności ewolucji
- nie ma standardu zakresu dla wyższych taksonów
- nie ma szans na obiektywne oszacowanie pełnej liczebności gatunków w dawnych epokach

dziś to opis kompletności zapisu geologicznego, a nie przemian biosfery

PRZYCZYNA bioróżnorodności



Silesaurus 230 mln lat
u korzeni dinozaurów unicestwionych przed 65 mln lat

- pewien stopień genetycznej autonomii umożliwia osobność ewolucji (osobnika, organelli, czy organu)
- jednak przedmiotem ewolucji są organizmy, których nie można oddzielić od ich zmiennego środowiska
- mimo losowych katastrof środowiskowych, złożoność i różnorodność świata żywego stale wzrasta

dlaczego w niektórych liniach ewolucja gna, w innych stagnuje?

UWARUNKOWANIA

ewoluowalności

- **przedmiotem ewolucji przez dobór jest dziedziczona umiejętność wykorzystania zasobów**
- **skuteczność i tempo adaptacji zależy od podaży różnorodności genetycznej**
- **przemiany organizmów przekształcają środowisko zmieniając kierunek nacisku selekcyjnego, więc**
- **ewolucja może być i podmiotem dla samej siebie**

EGZAMIN

z ewolucji

- egzamin 22 czerwca 2022 roku
- poprawkowy 31 sierpnia 2022 roku
- od godz. 12.00; pisemny w sali 9B
- jedno- dwuzdaniowe odpowiedzi na 20 pytań typu:
- *Co różni przyrodoznawstwo od tradycyjnej wiedzy?*
- *Jak powstają gatunki?*
- *W jaki sposób ewolucja lasu wpłynęła na naturę zapisu kopalnego w oceanach?*