

Specjacja

Grzegorz Góralski

Materiały do wykładu w ramach kursu „Podstawy Biologii”.

Dokument jest konwertowany z prezentacji, stąd pewne niedociągnięcia estetyczno-edytorskie (np. powtarzające się nagłówki).

Spis treści

| | | |
|---|---|----|
| 1 | Kim jestem? | 2 |
| 2 | Czym jest gatunek? Czym jest specjacja? | 2 |
| 3 | Bariery rozrodcze | 3 |
| 4 | Tempo specjacji | 5 |
| 5 | Specjacja stopniowa a zmiany genetyczne | 6 |
| 6 | Krzyżówki międzygatunkowe | 7 |
| 7 | Poliploidyzacja | 9 |
| 8 | Poliploidyzacja w ewolucji roślin | 12 |
| 9 | Inne ciekawe przykłady specjacji | 13 |

1 Kim jestem?

Kim jestem?

dr hab. Grzegorz Góralski
Zakład Cytologii i Embriologii Roślin
Instytut Botaniki
Uniwersytet Jagielloński
ul. Gronostajowa 9 pok 2.14 (II piętro)
e-mail: g.goralski@uj.edu.pl
www: ggoralski.pl

Czym się zajmuję?

- Liczby chromosomów i poliploidyizacja u roślin
- Filogenetyka roślin
- Horyzontalny transfer genów
- Bioinformatyka

2 Czym jest gatunek? Czym jest specjacja?

Wybrane koncepcje gatunku

Termin **gatunek** jest różnie rozumiany. Poniżej znajdują się wybrane koncepcje:

- **Morfologiczna/typologiczna:** Gatunek wyróżniano na podstawie unikalnych cech wyglądu i budowy.
- **Biologiczna:** Gatunek to grupa organizmów zdolnych do rozmnażania się między sobą ale niezdolnych do krzyżowania się z osobnikami z innych takich grup (niemożność spłodzenia potomstwa i/lub nieplodne potomstwo). (Dobzhansky 1935)

Wybrane koncepcje gatunku

- **Ewolucyjna:** Gatunek to linia ewolucyjna (pochodząca od wspólnego przodka), która utrzymuje swoją odrębność od innych takich linii oraz ma swoje własne ewolucyjne tendencje i historię.
- **Filogenetyczna:** Gatunek to nieredukowalny (podstawowy) klasteryzacja organizmów, różny od innych takich grup, posiadający własny wzorzec przodków i potomków.
- **Ekologiczna:** Gatunek to linia (lub blisko spokrewnione linie) organizmów zajmująca niszę ekologiczną inną niż inne linie i ewoluująca oddzielnie od innych linii.

Koncepcja biologiczna

Koncepcja biologiczna jest obecnie najpowszechniej stosowana. Jest stosunkowo prosta i w wielu przypadkach łatwa w użyciu. Ma jednak pewne ograniczenia, np:

- Nie obejmuje organizmów rozmnażających się bezpłciowo
- Nie można ich zastosować do organizmów wymarłych i/lub żyjących w różnym czasie
- Sprawia trudności w przypadku grup organizmów o dużym rozprzestrzenieniu geograficznym - sąsiadujące populacje mogą się krzyżować, odległe nie (np. gatunki pierścieniowe)
- Nie zawsze istnieje praktyczna możliwość przetestowania możliwości krzyżowania się (np. rzadkie okazy)
- Czasem różne gatunki (wyróżnione w inny sposób, np. na podstawie dużych różnic w wyglądzie i budowie) jednak są zdolne do krzyżowania się i wydawania płodnego potomstwa (np. wiele roślin, wrony czarna i siwa)

Czym jest specjacja?

- **Specjacja** to proces powstawania nowych gatunków.
- Bazując na koncepcji biologicznej gatunku, specjację można sprowadzić do procesu powstania barier uniemożliwiających skuteczne krzyżowanie się grup organizmów, czyli inaczej barier uniemożliwiających przepływ genów między populacjami.

3 Bariery rozrodcze

Bariery rozrodcze - rodzaje

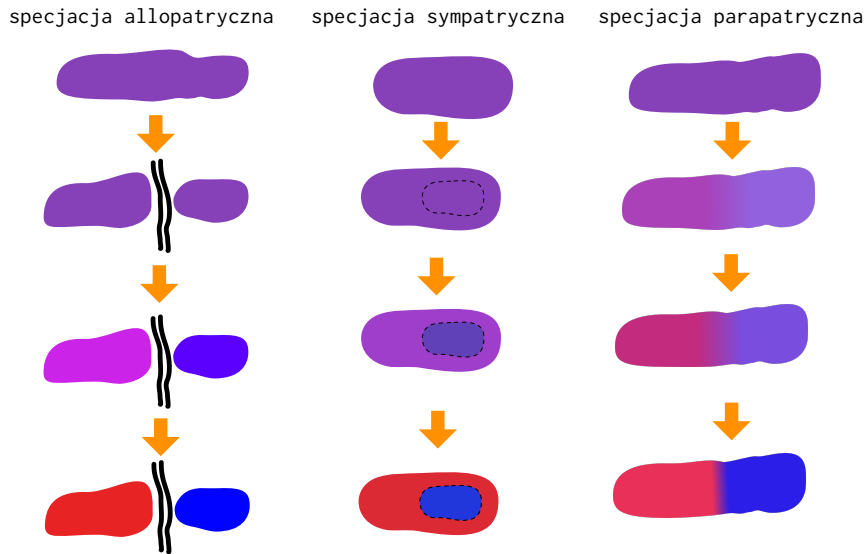
Klasyfikacja barier rozrodczych:

- **Bariery prezygotyczne** - niedopuszczające do powstania zygoty
 - Potencjalni rodzice nie mogą się spotkać/skrzyżować
 - * Izolacja czasowa (np. osobniki uzyskują dojrzałość lub rozmnażają się w różnym czasie)
 - * Różne siedliska (żyją lub żerują w innych miejscach)
 - Potencjalni rodzice spotykają się, ale nie dochodzi do krzyżowania (zachowanie, nieatrakcyjność)
 - Różni zapylacze (w przypadku roślin)
 - Dochodzi do kopulacji (zapylenia) ale nie dochodzi do transportu męskich gamet albo nie powstaje zygota
- **Bariery postzygotyczne** - działające po powstaniu zygoty
 - Zygota nie jest żywotna
 - Hybrydy (w pierwszym lub kolejnych pokoleniach) nie przeżywają lub mają zredukowaną żywotność
 - Hybrydy (w pierwszym lub kolejnych pokoleniach) są nieplodne lub mają zredukowaną płodność

Jak powstają nowe gatunki?

- Nowy gatunek powstaje dzięki powstaniu barier rozrodczych pomiędzy dwoma częściami (populacjami) gatunku wyjściowego
- Podział specjacji ze względu na rozmieszczenie geograficzne:
 - **Specjacja allopatryczna** - gatunek zostaje podzielony na odseparowane geograficznie populacje, które z czasem stają się odrębnymi gatunkami
 - **Specjacja sympatryczna** - nowy gatunek powstaje w obrębie jednej populacji
 - **Specjacja parapatryczna** - bariera rozrodcza powstaje pomiędzy populacjami częściowo oddzielonymi od siebie, pomiędzy którymi początkowo dochodzi do przepływu genów (np. gatunki „rozciągnięte” geograficznie)

Rodzaje specjacji



Rodzaje specjacji

Gatunki pierścieniowe

Gatunek pierścieniowy to termin opisujący sytuację, gdy szereg populacji gatunku jest rozciągnięty wokół przeszkody uniemożliwiającej migrację osobników a co za tym idzie ich krzyżowanie.

- Powstawanie gatunku pierścieniowego:
 - Gatunek występuje w miejscu sąsiadującym z przeszkodą.
 - Z czasem rozprzestrzenia się wokół przeszkody aż po jej okrążeniu dochodzi do zamknięcia „pierścienia”.
 - Sąsiadujące populacje są podobne do siebie genetycznie i zdolne do krzyżowania się między sobą ale różnice między nimi rosną wraz z odległością (niekoniecznie w rozumieniu dosłownym).
 - Kiedy pierścień zamyka się, dochodzi do spotkania populacji, które różnią się znacznie od siebie.
 - W takim przypadku może się okazać, że różnice są na tyle duże, że istnieje między nimi bariera rozrodcza.

Przykład gatunku pierścieniowego: *Seicercus trochiloides*

Przykładem gatunku pierścieniowego jest wójcik (*Seicercus trochiloides*)

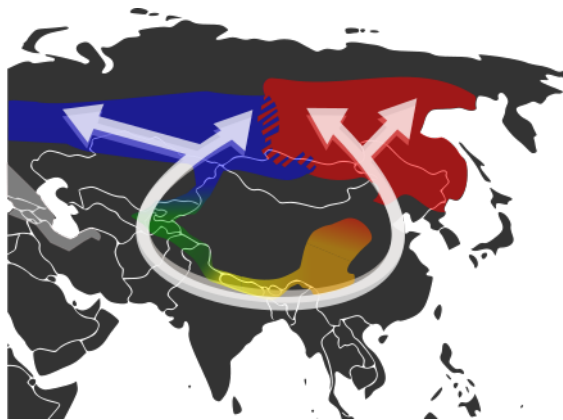


Wójcik (*Seicercus trochiloides*), źródło: *Wikipedia commons*

Przykład gatunku pierścieniowego: *Seicercus trochiloides*

- Badania genetyczne wskazują, że *S. trochiloides* pochodzi z południowej Azji, prawdopodobnie z Himalajów.
- Z czasem rozprzestrzenił się wokół obszaru Wyżyny Tybetańskiej, Takla Makan, Pustyni Gobi, zajmując tereny położone coraz bardziej na północ, w końcu rozprzestrzeniając się w północnej Azji i Europie.
- Sąsiednie populacje różnią się nieznacznie, ale różnice narastają wraz z odległością.
- Na północy, na Syberii spotkały się populacje, które znacznie się od siebie różniły m. in. pod względem ubarwienia, genetycznym a także śpiewu samców, który przestał być atrakcyjny dla samic z obcej populacji.
- Obie populacje nie krzyżują się ze sobą.

Przykład gatunku pierścieniowego: *Seicercus trochiloides*



Rozprzestrzenianie się *S. trochiloides*, źródło: *Wikimedia commons* zmodyfikowane

4 Tempo specjacji

Tempo specjacji

Termin **tempo specjacji** można rozumieć na różne sposoby:

- **Czas do specjacji (czas tranzycji)** (ang. *time for speciation*, **TSF**) - czas potrzebny do wykształcenia się bariery rozrodczej, licząc od początku tego procesu
- **Interwał specjacji biologicznej** (ang. *biological speciation interval*, **BSI**) - średni czas między wykształceniem się gatunku a powstaniem z niego kolejnego, nowego gatunku

Tempo specjacji

- Specjacja, pod względem tempa może przebiegać:
 - **Stopniowo**: poprzez stopniowe gromadzenie się różnic pomiędzy populacjami, aż do chwili, kiedy powstaje między nimi bariera rozrodcza.
 - **Skokowo**: w ciągu jednego pokolenia poprzez pojedynczą zmianę genetyczną:
 - * powstanie w wyniku mutacji rozmnażającej się bezpłciowo linii (klonu)
 - * **poliploidyzację** - zwielokrotnienie liczby genomów, często połączoną z krzyżowaniem między gatunkami
 - * **specjacje rekombinacyjną (mieszańcową)** - powstanie mieszańców o ploidalności odpowiadającej gatunkowi rodzicielskiemu

5 Specjacja stopniowa a zmiany genetyczne

Specjacja stopniowa - podłoże genetyczne

- Jeśli specjację możemy sprowadzić do wykształcenia się barier rozrodczych, to pod względem genetycznym można ją sprowadzić do nagromadzenia się różnic genetycznych, prowadzących do powstania tych barier.
- Wynika z tego istotna trudność dla badań genetycznych: często wykorzystuje się w nich krzyżowanie a z definicji, osobniki różnych gatunków nie są do tego zdolne
- Bariery rozrodcze często można przełamać w sztucznych warunkach - w laboratorium otrzymuje się hybrydy gatunków niekrzyżujących się w naturze

Specjacja stopniowa - podłoże genetyczne

Pod względem specjacji interesujące są dwa rodzaje zmian genetycznych:

- prowadzące do adaptacji specyficznych dla gatunków
- prowadzące do powstania barier rozrodczych

Przykład 1: *Mimulus lewisii* i *Mimulus cardinalis*

Przykładem mogą być dwa gatunki kroplika: *Mimulus lewisii* oraz *M. cardinalis*



(a) *Mimulus lewisii*



(b) *Mimulus cardinalis*

źródło: Wikipedia Commons - a) Walter Siegmund b) BioTrek, Cal Poly Pomona, Southern California.

Przykład 1: *Mimulus lewisii* i *Mimulus cardinalis*

- Obszar występowania obu gatunków częściowo się pokrywa ale w warunkach naturalnych rzadko krzyżują się
- Można jednak stosunkowo łatwo otrzymać hybrydy w warunkach laboratoryjnych poprzez sztuczne zapylanie
- Wynika z tego, że oba gatunki oddziela raczej bariera prezygotyczna
- *M. lewisii* jest zapylany przez pszczoły a *M. cardinalis* przez kolibry
- Badania pokazały, że różnice genetyczne między gatunkami dotyczą wielu cech kwiatów, które mają wpływ na wabienie konkretnych zapylaczy
- Przykładem jest gen *yup* odpowiedzialny za produkcję barwnika karotenowego
- Prawdopodobnie specjacja została zapoczątkowana przez mutację, która zmieniła gatunek zapylacza z pszczoł na kolibry a następnie dobór promował kumulację kolejnych mutacji lepiej przystosowujących *M. cardinalis* do wabienia/zapylania przez kolibry

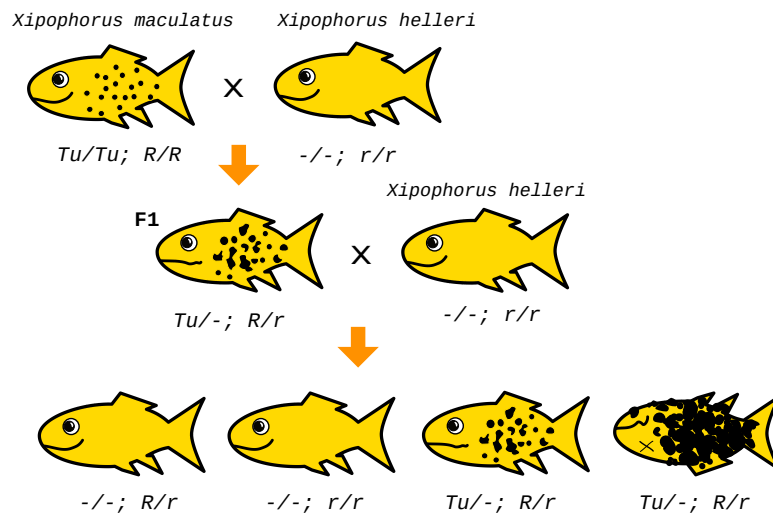
Przykład 2: *Xiphophorus maculatus* i *X. helleri*

- Przykładem izolacji postzygotycznej są ryby zmienniak plamisty, zwany też platką (*Xiphophorus maculatus*) oraz mieczyk hellera (*X. helleri*)
- Platki posiadają zmienną liczbę komórek z pigmentem, mieczyki nie.
- Hybrydy obu gatunków w pokoleniu F1 wykazują powiększone barwne plamki
- Po skrzyżowaniu hybryd F1 z *X. helleri* połowa osobników nie wykazuje pigmentacji a połowa plamki od takich, które występują w pokoleniu F1 aż do śmiertelnego czerniaka złośliwego

Przykład 2: *Xiphophorus maculatus* i *X. helleri*

- *X. maculatus* posiada allele *Tu* powiązany z płcią odpowiadający za pigmentację komórek, jest także homozygotą pod względem supresorowego allelu *R* leżącego na chromosomie autosomalnym (*Tu/Tu; R/R*)
- Po skrzyżowaniu z *X. helleri* o genotypie *-/-; r/r* powstaje hybryda F1: *Tu/-; R/r* z łagodnym czerniakiem.
- Po skrzyżowaniu F1 z *X. helleri* (*-/-; r/r*) powstają genotypy:
 - *-/-; R/r* oraz *-/-; r/r* - bez plamek
 - *Tu/-; R/r* - łagodny czerniak
 - *Tu/-; r/r* - czerniak złośliwy

Przykład 2: *Xiphophorus maculatus* i *X. helleri*



Krzyżowanie *Xiphophorus maculatus* i *X. helleri*

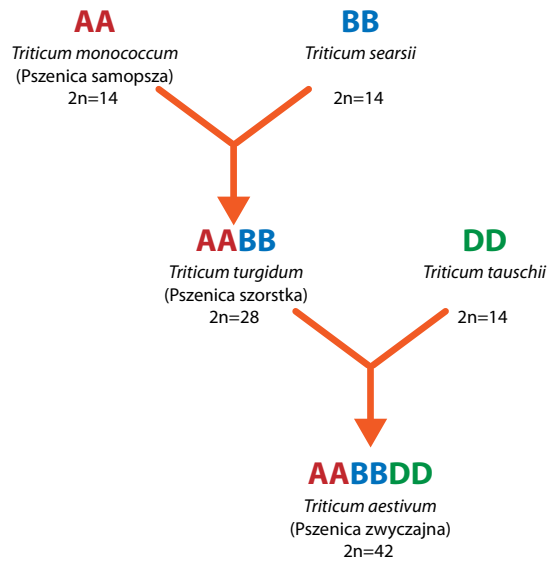
6 Krzyżówki międzygatunkowe

Krzyżówki, które odniosły sukces

- Jeżeli krzyżówka powstanie i przeżyje wtedy:
 - Krzyżówka może być bardziej żywotna niż gatunki rodzicielskie, wtedy hybryda może je wyprzeć
 - Krzyżówki mogą kolonizować nowe środowiska/nisze
 - Poliploidyzacja może przywrócić płodność → allopolyploidy
 - Krzyżówki mogą utworzyć nowy gatunek i nową linię ewolucyjną
 - Krzyżówki mogą być użyteczne w rolnictwie/ogrodnictwie

Przykład: pszenica zwyczajna (*Triticum aestivum*)

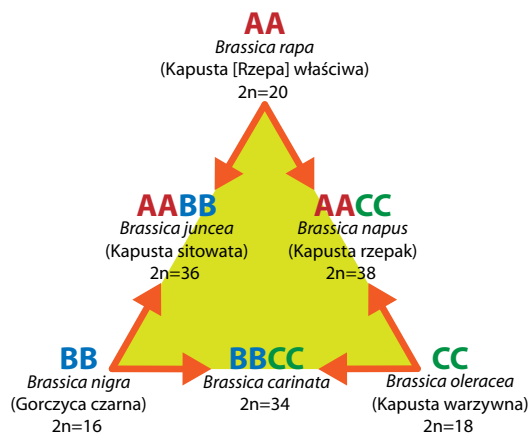
Przykładem jest pszenica zwyczajna (*Triticum aestivum*)



Pochodzenie pszenicy *Triticum aestivum*

Przykład: trójkąt *Brassica*

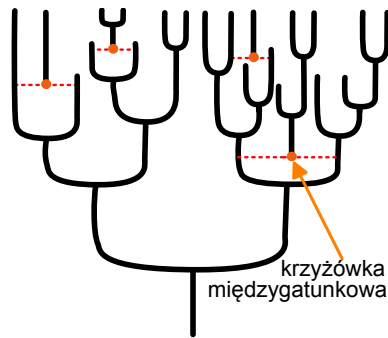
Innym przykładem jest tzw. „trójkąt *Brassica*”



Trójkąt *Brassica*

Ewolucja retikularna

Biorąc pod uwagę krzyżówki międzygatunkowe (zwłaszcza u roślin) można mówić o ewolucji retikularnej:



Ewolucja retikularna

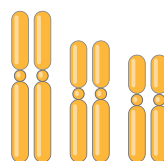
7 Poliploidyzacja

Czym jest poliploidyzacja i u jakich organizmów występuje?

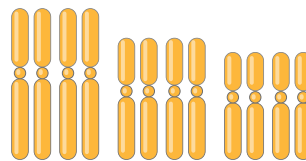
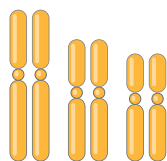
- **Poliploidyzacja** to zwiększenie liczby chromosomów o jeden lub więcej kompletnych genomów, np. $2n = 24 \rightarrow 48$
- Uważa się że mogły zajść przynajmniej dwa przypadki zwiększenia liczby genomów u przodków kręgowców.
- U ptaków i ssaków znane są nieliczne przypadki poliploidów. Przykład: tetraploidalny ssak wiskaczoszczur czerwonawy *Tympanoctomys barrerae*
- U ryb, gadów, płazów i bezkręgowców jest to zjawisko znacznie częstsze w sumie znanych jest ok. 200 przypadków.
- Spotyka się także triploidalne pstrągi, które są efektem krzyżówek międzygatunkowych. Są one bezpłodne ale większe niż diploidalne, cieszą się więc sympatią wędkarzy.
- U roślin, zwłaszcza okrytonasiennych jest to zjawisko dużo częstsze.

Ploidalność

| | | |
|-----------------|----------------------------------|------------------|
| | organizm diploidalny | |
| gdzie: | gameta, spora, gametofit | zygota, sporofit |
| symbole: | $n = x$ | $2n = 2x$ |
| terminy: | haploid[alny], (monoploid[alny]) | diploid[alny] |



| | | |
|-----------------|--------------------------------|------------------|
| | organizm tetraploidalny | |
| gdzie: | gameta, spora, gametofit | zygota, sporofit |
| symbole: | $n = 2x$ | $2n = 4x$ |
| terminy: | haploid[alny], (diploid[alny]) | tetraploid[alny] |



Podstawowe terminy

Poziomy ploidalności

- Grecki prefiks liczbowy + „ploidalność” („ploid”):
 - 1x – monoploidalność (monoploid)
 - 2x – diploidalność (diploid)
 - 3x – triploidalność (triploid)
 - 4x – tetraploidalność (tetraploid)
 - 5x – pentaploidalność (pentaploid)
 - 6x – heksaploidalność (heksaploid)
 - itd....

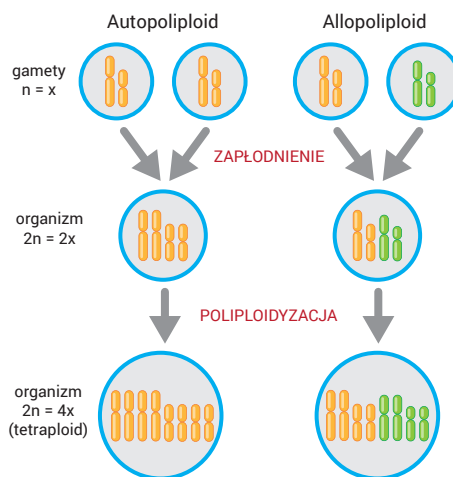
Typy poliploidów

- Podstawowe typy poliploidów to:
 - **Autopoliploidy** - więcej niż dwa takie same genomy: np. AAAA
 - **Allpoliploidy** - więcej niż dwa ale różne genomy: np. AABB
 - **Autoallopoliploidy** - pośrednie: np. AABB^{BB}
- Pod względem czasu powstania można też wyróżnić:
 - **Neopoliploidy** - poliploidy powstały stosunkowo niedawno, zwykle istnieją diploidalni przodkowie
 - **Paleopoliploidy** - poliploidy, które przeszły poliploidyzację bardzo dawno temu. Poliploidalność może być słabo widoczna. Mogły ulec wtórnej diploidytacji
 - **Mezopoliploidy** - formy pośrednie

Powstawanie poliploidów

Poliploidy mogą powstać na wiele sposobów. Na przykład:

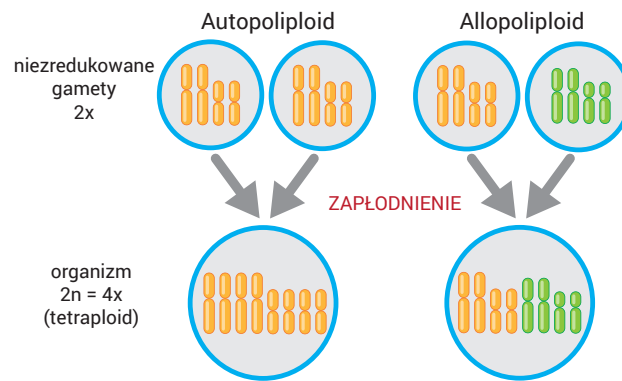
- Poliploidyzacja po zapłodnieniu (tetraploid):



Powstawanie tetraploidów po zapłodnieniu

Powstawanie poliploidów

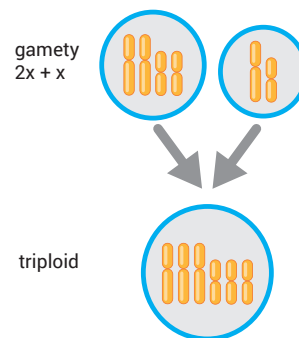
- Połączenie niezredukowanych gamet (tetraploid):



Powstawanie tetraploidów z niezredukowanych gamet

Powstawanie poliploidów

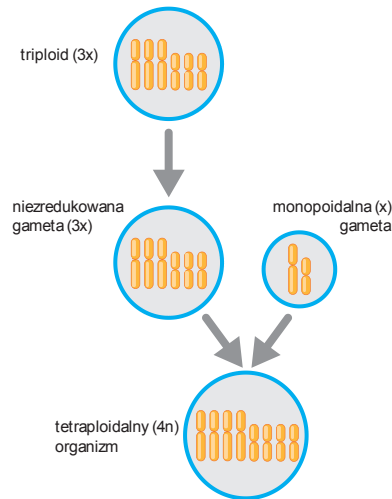
- Połączenie niezredukowanej i zredukowanej gamety (triploid):



Powstawanie triploidów

Powstawanie poliploidów

- Pochodzenie tetraploidów z triploidów:



Powstawanie tetraploidów z triploidów

8 Poliploidyzacja w ewolucji roślin

Udział poliploidów w świecie roślin

- Wg. klasycznych metod szacuje się, że poliploidy stanowią u okrytonasiennych ok. 30–80%
- Są one też częste u paprotników. W tej grupie notuje się najwyższą liczbę chromosomów: $2n > 1000$ (do 1440) *Ophioglossum reticulatum*
- U szpilkowych są rzadkością
- Różne metody dają różne wyniki

Problemy...

Niektóre problemy związane z szacowaniem udziału poliploidów we florze:

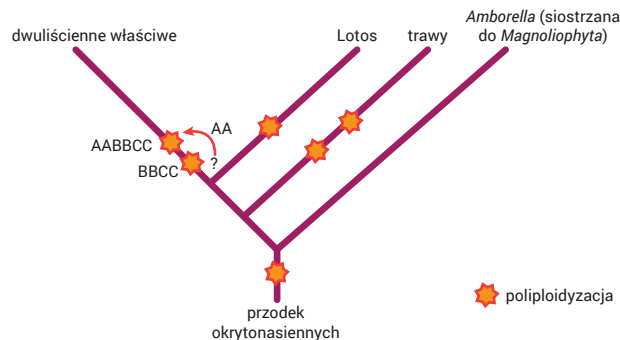
- Podczas ewolucji ploiploidy mogą tracić DNA i chromosomy
- Po pewnym czasie mogą być trudne do odróżnienia pod względem liczby chromosomów i ilości DNA od diploidów (wtórna diploidyzacja)
- Dane molekularne potwierdzają, że nawet rośliny o małych genomach (np. *Arabidopsis thaliana* czy *Utricularia gibba*) mogły przejść kilkakrotnie epizody poliploidyzacji w swojej historii

Poliploidyzacja a dane molekularne

- Dane molekularne wskazują, że w zasadzie wszystkie okrytonasienne przeszły w swojej historii epizody poliploidyzacji.
- Niektórzy autorzy w związku z tym uważają, że zamiast pytać: „jaka część okrytonasiennych to poliploidy?” należałoby raczej postawić pytanie: „jaką liczbę poliploidyzacji przeszła dana linia ewolucyjna?”
- Tak więc badania na podstawie liczb chromosomów pozwalają raczej opisać frekwencje niedawnych poliploidów niż rzeczywisty, całkowity udział roślin, które kiedykolwiek przeszły epizod poliploidyzacji.

Poliploidyzacja w ewolucji okrytonasiennych

Kilka znanych przypadków poliploidyzacji w historii roślin okrytonasiennych, połączonych czasem z łączeniem różnych genomów.



Wybrane epizody poliploidyzacji w ewolucji okrytonasiennych

Poliploidyzacja w ewolucji okrytonasiennych

- Okazuje się, że wśród wielu przodków dzisiaj żyjących okrytonasiennych znajduje się ślady paleopoliploidyzacji, która wydarzyła się ok. 65 milionów lat temu,
- Wtedy nastąpiło masowe wymieranie kończące kredę, obejmujące także ok. 60% gatunków roślin.
- Stąd przypuszczenie, że poliploidyzacja mogła pomóc niektórym gatunkom w przetrwaniu i zaadoptowaniu się do nowych warunków.

9 Inne ciekawe przykłady specjacji

Komary (*Culex pipiens*) w londyńskim metrze

- Forma komara, nazwana *molestus* stała się szczególnie liczna w czasie II wojny światowej, kiedy wielu ludzi chroniło się w tunelach metra przed bombardowaniami.
- Później żywiły się m. in. pijąc krew robotników technicznych metra.
- Forma ta wykształciła szereg przystosowań korzystnych w specyficznych warunkach panujących w tunelach (w miarę stabilna temperatura także w zimie, niewiele miejsca do rozwoju larw itd.).
- *Molestus* jest zewnętrznie nieodróżnialny od komarów żyjących na powierzchni ale są różnice ekologiczne i behawioralne.
- Populacje *molestus* mogą się krzyżować między sobą ale formy z metra nie krzyżują się z formami powierzchniowymi. Dlatego niektórzy traktują je jako oddzielne gatunki: *C. pipiens* i *C. molestus*
- Podobne zróżnicowanie form występuje w metrach innych miast Europy, także w rejonie Śródziemnomorskim. Okazuje się, że bariera rozrodcza jest słabsza na południu.

Myszy na wyspie Madera

- Madera (*Madeira*) jest niewielką wyspą na Oceanie Atlantyckim. Występują na nim strome góry przecinane dolinami zamieszkałymi przez ludzi i towarzyszące im zwierzęta.
- W XV wieku prawdopodobnie zostały tam zawleczone przez osadników portugalskich myszy domowe (*Mus musculus domesticus*).
- Od tego czasu utworzyły szereg odizolowanych od siebie populacji różniących się między sobą w różnym stopniu, także liczbą chromosomów.
- Znalaziono sześć odmian o zmniejszonej liczbie chromosomów, dzięki fuzjom Robertsonowskim (łączenie się chromosomów), które różnią się od siebie i od innych znanych form.

- Hybrydy pomiędzy formami różniącymi się liczbami chromosomów są sterylne.
- Jest to także przykład wpływu dryfu genetycznego na specjację.

***Drosophila melanogaster*: przykład specjacji w laboratorium**

Doświadczenie przeprowadzone nad *Drosophila melanogaster* (William R. Rice i George W. Salt)

- Hodowano muszki w labiryncie w którym miały znaleźć pożywienie, do którego kierowały ich trzy zestawy czynników: góra-dół (geotaksja), światło-ciemność (fototaksja) oraz alkohol etylowy-aldehyd octowy (chemotaksja)
- Pojawiły się populacje o różnych preferencjach, do dalszych doświadczeń wybrano jedną, która preferowała zestaw góra + ciemność + aldehyd octowy i drugą która wolała dół + światło + etanol
- Następnie obie populacje odizolowano i hodowano usuwając samice, które zmieniały upodobania. Po 25 pokoleniach pojawiła się bariera rozrodcza.
- Podobny wynik uzyskano, gdy nie usuwano samic-indywidualistek.

Materiały dostępne pod adresem: ggoralski.pl