

Powrót do przeszłości

część 1

Fot. 1. Zapewne tak wyglądały tereny naszego kraju gdy opuszczał go lodowiec

Joanna Stojak

Odtworzenie przeszłości i zrozumienie, jaki wpływ na organizmy żywe miały zmiany warunków klimatycznych panujących na Ziemi podczas ostatniego zlodowacenia (**por. ramka 1**), może pomóc w przewidywaniu odpowiedzi współczesnych populacji na zmiany zachodzące w przyrodzie. Jest to niezwykle ważne, zwłaszcza że żyjemy w czasach topniejących lodowców.

Odtwarzając historię

Odtwarzaniem historii ewolucyjnej różnych gatunków zajmuje się młoda nauka zwana filogeografią. Jej głównym celem jest poszukiwanie genetycznych wzorców geograficznego rozmieszczenia różnych linii genetycznych, wchodzących w skład gatunku, oraz analizowanie historycznych przyczyn jego powstania (identyfikacja odpowiedzialnych za to procesów ewolucyjnych). Filogeografia korzysta zatem z osiągnięć wielu innych dziedzin: genetyki, paleontologii, statystyki, geografii czy bioinformatyki.

Odnajdywane w wielu miejscach skamieniałości dostarczają ważnych informacji o rozmieszczeniu geograficznym gatunków i prze-

Ramka 1.

Ostatnie zlodowacenie (ang. *Last Glacial Maximum*, LGM)

W historii Ziemi można wyróżnić kilka okresów, w których występowały zlodowacenia (obszary pokryte lądolodem), zwane epokami lodowcowymi. Ostatnie zlodowacenie miało miejsce 23 000–18 000 lat temu.

Podczas zlodowacenia regularnie następują po sobie tzw. glacjały, czyli okresy, w których lądolód zajmował większe obszary, i interglacjały, podczas których lądolód cofał się (ale nie zanikał zupełnie). Prawdopodobnie współcześnie żyjemy w okresie interglacjalnym, a zatem w kolejnej epoce lodowcowej.

Regularne następowanie po sobie glacjałów i interglacjałów powoduje powstawanie moren czołowych, sandrów, wielkich pradolin i jezior morenowych (łatwe do zaobserwowania m.in. na Suwalszczyźnie). Całkowita regresja lądolodu odsłania inne polodowcowe utwory: ozy, kemy, moreny denne oraz jeziora rynnowe i wytopiskowe.

Główną przyczyną powstawania lądolodu są zmiany w nasłonecznieniu Ziemi, związane z periodycznymi zmianami parametrów orbity ziemskiej (jej kształtu, nachylenia i kierunku osi). Istotny wpływ na zlodowacenia przed okresem czwartorzędu mogły mieć zmiany w położeniu kontynentów, generujące zmiany w cyrkulacji wód oceanicznych.

biegu kolonizacji w zamierzonych czasach. Głównym sposobem pozwalającym na oszacowanie wieku znalezisk są metody datowania izotopowego (radiodatowanie) wymagające określenia zawartości izotopów promieniotwórczych w badanych próbach. **Izotopy to odmiany pierwiastka chemicznego posiadające te same właściwości chemiczne i liczbę atomową, ale różniące się liczbą neutronów, a co za tym idzie – masą**

atomową. Szeroko stosowana jest metoda radiowęglowa wykorzystująca węgiel, który w przyrodzie występuje najczęściej jako izotop ^{12}C (innymi izotopami węgla są ^{13}C i niestabilny ^{14}C). Ponieważ czasy rozkładu izotopów są znane, przykładowo czas połowicznego rozpadu dla węgla ^{14}C wynosi około 5700 lat, to mogą być one dla biologa, archeologa i geologa naturalnymi zegarami mierzącymi upływ czasu. W przypadku metody radiowęglowej



Fot. 2. Przedpole cofającego się lodowca

wej wystarczy określić proporcję w próbie ilości węgla ^{13}C do jego stabilnych izotopów ^{13}C i ^{12}C .

Niezwykle ważnym źródłem informacji o ewolucji są dane molekularne (tzw. markery molekularne), opisujące zmienność genetyczną organizmów. W filogeografii najczęściej wykorzystuje się mitochondrialną sekwencję kodującą cytochrom b (białko uczestniczące w oddychaniu komórkowym, część kompleksu III łańcucha oddechowego) oraz najszybciej ewoluującą w genomie mitochondrialnym (mtDNA) sekwencję pętli D (tzw. rejon kontrolny). Analiza tych sekwencji umożliwia wyodrębnienie linii filogenetycznych danego gatunku i tym samym rekonstrukcję kierunku postglacjalnej wędrówki z różnych refugium na tereny, z których lodowiec ustępował. Z kolei analiza jądrowych sekwencji mikrosatelitarnych (10–50 powtórzeń motywu o długości do 6 par zasad) dostarcza informacji o strukturze genetycznej populacji i wydarzeniach ewolucyjnych, których jest ona konsekwencją, np. adaptacja i wynikające z niej zmiany w morfologii/behawiorze, dryf genetyczny, efekt wąskiego gardła.

Ocena chronologiczna wydarzeń ewolucyjnych (i tym samym określenie momentu, w którym rozeszły się obserwowane linie

Ramka 2. Metody konstrukcji drzew filogenetycznych

Metody te można podzielić na dwie grupy opierające się na: grupowaniu sekwencji lub wyborze najbardziej prawdopodobnego drzewa filogenetycznego (według ustalonych kryteriów).

Najprostszą i najszybszą metodą jest metoda UPGMA (ang. *Unweighted Pair Group Method using arithmetic Averages*) wykorzystująca niezwykle prosty algorytm. Niestety, zakłada ona błędne, stałe tempo mutacji. Uzyskiwany jest zawsze tzw. kladogram ukorzeniony, czyli z odniesieniem do wspólnego przodka.

Metoda „najbliższego sąsiada” (ang. *Neighbor-Joining*, NJ) opiera się na założeniu, że ewolucja zawsze zachodzi najkrótszą z dostępnych dróg. A zatem poprawnym drzewem jest to, którego suma długości wszystkich gałęzi jest najmniejsza. Punktem wyjścia jest forma „gwiazdy” – gdy wszystkie analizowane sekwencje wychodzą z jednego węzła i gdy drzewo ma gałęzie o takiej samej długości. Dopiero kolejne porównania „sąsiadów” umożliwiają rozdzielenie „gwiazdy” i wyznaczenie długości gałęzi.

Metoda największego prawdopodobieństwa (ang. *maximum likelihood*, ML) rozpatruje wszystkie otrzymane drzewa jako alternatywne hipotezy, które wyjaśniają badane zależności ewolucyjne. Metoda ta stosuje matematyczne modele Markowa (ciągi zdarzeń, w których prawdopodobieństwo każdego zdarzenia zależy jedynie od wyniku poprzedniego). Celem ML jest odszukanie takiego drzewa, które w najbardziej prawdopodobny sposób wyjaśni obserwowane zróżnicowanie analizowanych sekwencji.

Wykorzystanie metody największej oszczędności (ang. *maximum parsimony*, MP) prowadzi do uzyskania drzewa, które obrazuje relacje między wszystkimi analizowanymi sekwencjami, tak aby do wyjaśnienia wyniku potrzebna była jak najmniejsza liczba zmian – mutacji. Metoda uwzględnia zmienne tempo ewolucji w zależności od typu mutacji.

Bayesowskie metody umożliwiają stworzenie zbioru drzew o zbliżonych wartościach prawdopodobieństwa, korzystając z algorytmu Monte Carlo dla modeli Markowa.



Fot. 3. Na początku nie było prawie nic

genetyczne) opiera się na metodzie zegara molekularnego. Zakłada ona, że mutacje w analizowanych fragmentach genomu mają neutralny charakter, a tempo ich zachodzenia jest względnie stałe. Kalibracji zegara molekularnego dokonywano na podstawie datowania skamieniałości przodków współczesnych organizmów o znanej sekwencji nukleotydowej, np. mtDNA. W ten sposób można było określić czas potrzebny na zróżnicowanie się sekwencji DNA badanych gatunków, a dokładniej – na utrwalenie się pojedynczej mutacji. Dziś jednak wiadomo, że ten sam fragment genomu u różnych organizmów może ewoluować z bardzo różną prędkością, co czyni zegar molekularny mało użytecznym.

W celach obrazowania wzajemnych relacji między liniami genetycznymi filogeografia wykorzystuje metodykę filogenetyczną. Filogenetyka zajmuje się budowaniem drzew filogenetycznych dla różnych gatunków, ale podobne metody można wykorzystać także do prezentacji zależności wewnątrzgatunkowych (por. ramka 2). Podstawą takiej prezentacji jest oszacowanie odległości ewolucyjnych dzielących analizowane grupy, tzw. dystansów genetycznych. Umożliwiają to liczne programy statystyczne poszukujące najlepszych modeli substytucji DNA z zastosowaniem specjalistycznych algorytmów.

Filogeograficzna rekonstrukcja przeszłości zakłada również poszukiwanie najmłodszego wspólnego przodka (ang. *most recent common ancestor*) z zastosowaniem metody koalescencji. Jest to niezwykle prosta (a zarazem jedna z najistotniejszych w filogeografii statystycznej) metoda polegająca na dosłownym cofaniu się w czasie, tak aby wszystkie obecne w danych loci allele złączyły się w jeden allel ancestralny – czyli po nitce do kłębka.

Zmienność genetyczna kontra mapa świata

Rozwój nauki pozwala na analizę procesów ewolucyjnych na wielu poziomach, także tych, które jeszcze kilkadziesiąt lat temu byłyby dla badaczy nieosiągalne. Bioinformatyka i inne nauki komputerowe umożliwiają uwzględnienie w analizach filogeograficznych również preferencji ekologicznych gatunku czy danych środowiskowych, np. topografia, wilgotność, rodzaj gleby, tempe-

Ramka 3.

Wyjaśnienie pojęć stosowanych w artykule

Refugium glacialne – teren, na którym gatunki przetrwały niesprzyjające warunki środowiskowe i z którego rekolonizowały obszary uwolnione od lądolodu.

Dryf genetyczny – proces ewolucyjny polegający na zmianie częstości występowania danego allelu w populacji. Proces ten nie wynika z mutacji, migracji czy doboru naturalnego, będąc zależnym od efektywnej wielkości populacji. Oznacza to, że im mniejsza jest populacja, tym szybciej dany allel zostanie wyeliminowany lub zdominuje jej pulę genetyczną. W ten sposób jest przyczyną zmniejszania różnorodności populacji.

Efekt założyciela – szczególny przypadek dryfu genetycznego wywołany migracją niewielkiej liczby osobników na izolowany obszar, np. wyspę. Populacja taka charakteryzuje się odmienną, ubogą pulą genetyczną w porównaniu z populacją wyjściową.

Efekt wąskiego gardła – neutralny proces ewolucji spowodowany katastrofą, np. chorobą. Wynikiem tego jest zmniejszona liczebność i różnorodność populacji oraz zmiana w częstotliwości alleli.

Struktura filogeograficzna – zróżnicowanie genetyczne populacji tego samego gatunku na obszarze jego występowania.

ratura. Zastosowanie w filogeografii dwóch systemów: informacji geograficznej (ang. *geographic information system*, GIS) i globalnego pozycjonowania (ang. *global positioning system*, GPS), umożliwia przypisanie danym genetycznym ich pozycji na mapie, co jest jednoznaczne z opisaniem ich ekologii oraz wzorca rozmieszczenia przestrzennego poszczególnych linii ewolucyjnych.

Ciekawą propozycją wykorzystania systemu GIS jest filogeografia porównawcza. Jej głównym założeniem jest porównywanie wzorców zróżnicowania genetycznego między gatunkami o podobnym rozmieszczeniu geograficznym. Zakłada on, że w przypadku zaistnienia wspólnych dla tych gatunków zmian klimatycznych ich reakcja na nie będzie zbliżona.

Jedną z metod stosowanych w filogeografii porównawczej jest metoda modelowania niszy ekologicznej. Polega ona na symulacji kreującej panujące w przeszłości warunki środowiska i porównanie ich z obecnymi, w których występuje analizowany gatunek. Prowadzi to do prawdopodobnego

oszacowania obszarów, które mógł on zamieszkiwać w przeszłości.

Moc statystyki?

Wprowadzenie do filogeografii metod statystycznych znacznie podniosło rangę prezentowanych przez nią hipotez. Stosowanie skomplikowanych algorytmów i obliczeń matematycznych pozwoliło na jednoczesne testowanie coraz większej liczby nieskorelowanych ze sobą czynników środowiskowych, genetycznych, geograficznych czy behawioralnych, kształtujących przebieg skomplikowanych, wielowymiarowych procesów ewolucyjnych. Testowanie alternatywnych hipotez pozwala na stworzenie kilku prawdopodobnych scenariuszy, najbliższych obserwowanemu współcześnie wynikowi (struktury filogeograficznej gatunku).

Opisanie współczesnego wzorca rozmieszczenia przestrzennego linii filogeograficznych gatunku i porównanie jego preferencji ekologicznych z występującymi w przeszłości zmianami klimatycznymi pozwoli na odnalezienie prawdopodobnych refugium i stworzenie scenariusza post-

glacialnej wędrówki na obecnie zamieszkiwane tereny.

Filogeografia statystyczna dysponuje również narzędziami umożliwiającymi prognozowanie przyszłości gatunków pokrewnych współistniejących ze sobą w strefach hybrydyzacji, przewidując ich ewentualną izolację lub integrację! Nic dziwnego zatem, że filogeografia dostarczyła już wielu rzetelnych odpowiedzi na pytania nurtujące biologów ewolucyjnych i klimatologów, gromadząc coraz pełniejszą wiedzę o historii gatunków roślin i zwierząt z całego świata.

Jak filogeografia uporała się z ogromem informacji, a zarazem ich brakiem? I jak naprawdę wyglądała postglacialna historia Europy?

Na te pytania odpowiemy w następnym artykule.

mgr Joanna Stojak

Instytut Biologii Ssaków PAN w Białowieży

Piśmiennictwo:

■ *Avice J.C., Markery molekularne, historia naturalna i ewolucja, Wydawnictwa UW, Warszawa 2004.*



Fot. 4. Później pojawiły się porosty, trawy i ptaki