

Autoreferat rozprawy doktorskiej mgr. Łukasza Banasiaka

Datowanie filogenezy i analiza szlaków migracji baldaszkowatych z podrodziny Apioideae z wykorzystaniem rekonstrukcji ewolucji pyłku

Promotor:

prof. dr hab. Krzysztof Spalik – Zakład Systematyki i Geografii Roślin, Instytut Botaniki, Wydział Biologii, Uniwersytet Warszawski

Recenzenci:

prof. dr hab. Werner Ulrich – Katedra Ekologii i Biogeografii, Wydział Biologii i Ochrony Środowiska, Uniwersytet Mikołaja Kopernika

dr hab. Borys Wróbel – Laboratorium Systemów Ewolucyjnych, Instytut Biologii Molekularnej i Biotechnologii, Uniwersytet im. Adama Mickiewicza

Praca doktorska wykonana w Zakładzie Systematyki i Geografii Roślin, Instytut Botaniki, Wydział Biologii, Uniwersytet Warszawski

Wprowadzenie

Baldaszkowate z podrodziny Apioideae stanowią umiarkowanie liczną grupę roślin kwiatowych, obejmującą około 400 rodzajów i 2900 gatunków występujących głównie w strefie klimatów umiarkowanych półkuli północnej. Niewielką liczbę przedstawicieli można spotkać na półkuli południowej, a cała grupa wywodzi się najprawdopodobniej z Afryki Subsaharyjskiej, która jest centrum endemizmu protoapioidów, czyli bazalnych odgałęzień drzewa rodowego. Baldaszkowate głównego pnia Apioideae – określane jako euapioidy – powstały prawdopodobnie na półkuli północnej i tam są najsilniej zróżnicowane, jednak ich szczegółowe pochodzenie i migracje nie zostały nigdy odtworzone za pomocą metod formalnych.

W badaniach z zakresu biogeografii historycznej kluczowe znaczenie ma rekonstrukcja filogenezy opracowywanej grupy oraz oszacowanie czasów dywergencji, umożliwiając one bowiem rekonstrukcję ewolucji zasięgów oraz jej powiązanie z przemianami środowiska geograficznego. Obecnie, duża liczba dostępnych dla baldaszkowatych sekwencji znaczników molekularnych pozwala na zastosowanie w tych badaniach podejścia ilościowego w miejsce czysto jakościowego. Innymi słowy, umożliwia statystyczny opis zjawiska dyspersji zamiast prostej rekonstrukcji zdarzeń z przeszłości. Dodatkowo, jednorodna charakterystyka ekologiczna i morfologiczna podrodziny powoduje, że Apioideae można traktować jako grupę modelową, reprezentującą rośliny zielne strefy klimatów umiarkowanych, przywiązane do siedlisk otwartych.

Oszacowane czasy dywergencji poszczególnych linii filogenetycznych mają duży wpływ na interpretację wyników otrzymanych podczas analiz biogeograficznych, np. umożliwiają powiązanie okresów wzmożonej dyspersji

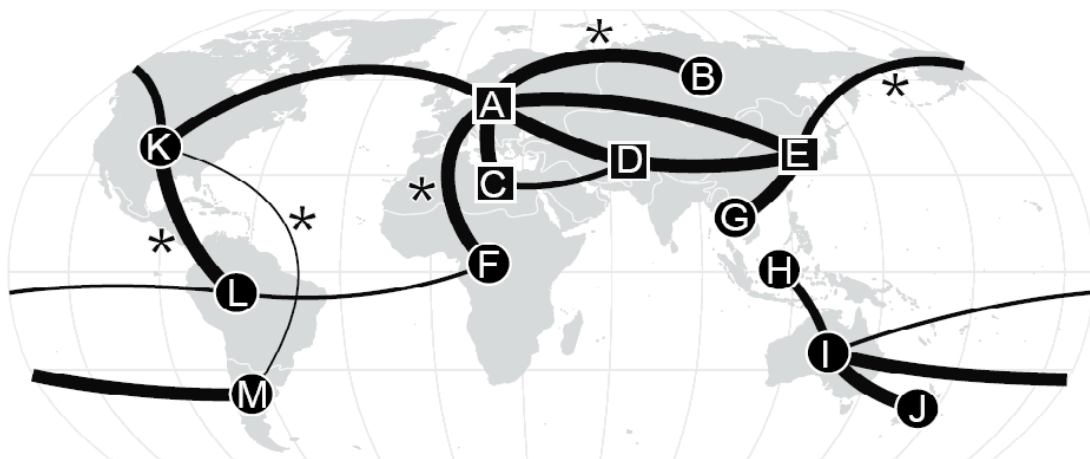
z występowaniem pomostów lądowych. Niestety, kalibracja filogenezy baldaszkowatych sprawia poważne problemy. Nieznane są żadne makroskamieniałości baldaszkowatych z trzeciorzędu, a liczba kopalnych ziaren pyłku (palinomorf) przypisywana tej rodzinie jest niewielka. Ponadto, identyfikacja tych skamieniałości odbywała się dotychczas bez użycia metod formalnych, a jedynie na podstawie doświadczenia i intuicji badacza, co często bywa zawodne. Aby w formalny sposób przypisać palinomorfy określonym węzłom drzewa rodowego, należy przeprowadzić rekonstrukcję ewolucji cech pyłku z wykorzystaniem filogenezy molekularnej.

Rozprawa składa się z dwu części. Celem pierwszej była analiza wzorca czasowo-przestrzennego migracji euapioidów. Druga część jest poświęcona weryfikacji czasów dywergencji uzyskanych podczas analiz biogeograficznych oraz kalibracji filogenezy rodziny baldaszkowatych z wykorzystaniem analizy ewolucji pyłku.

Kalibracja filogenezy na podstawie sekwencji nrDNA ITS oraz oszacowanie ścieżek migracji euapioidów

W pierwszej części pracy zastosowano podejście bayesowskie umożliwiające jednocześnie szacowanie i kalibrację filogenezy oraz przeprowadzenie rekonstrukcji biogeograficznej. Przyjęto dyskretny model filogeograficzny Markowa z rozszerzeniem BSSVS. Filogeneza została oszacowana na podstawie 1194 sekwencji nrDNA ITS i skalibrowana za pomocą trzech ziaren pyłku pochodzących z trzeciorzędu. Dla każdego istotnego szlaku zidentyfikowanego na podstawie testu BF, zostały określone rozkład czasowy dyspersji i jej asymetria.

Wyniki badań sugerują, że euapioidy powstały w eocenie, około 44,5 mln lat temu (95% HPD: 39,11-51,55), na terenie Azji Wschodniej, skąd następnie rozprzestrzeniły się na całą Eurazję. Szczyt migracji do Nowego Świata przypadł w miocenie, a stosunkowo najpóźniej, w pliocenie i plejstocenie, została skolonizowana półkula południowa. Spośród siedemnastu istotnych statystycznie ścieżek migracyjnych (ryc. 1), pięć stanowiło długodystansowe szlaki transoceaniczne: (1) zachodnia Eurazja – Nearktyka; (2) obszar wschodnioazjatycki – Nearktyka; (3) państwo neotropikalne – Australia, (4) Neantarktyka – Australia i (5) państwo neotropikalne – Afryka Subsaharyjska. Zrekonstruowano 334 przypadki dyspersji (95% HPD: 309-358). Większość z nich miała miejsce pomiędzy głównymi centrami różnicowania się euapioidów: zachodnią Europą oraz obszarami śródziemnomorskim, irano-turańskim i wschodnioazjatyckim. Wymiana florystyczna między tymi obszarami była ogólnie symetryczna i ciągła w czasie. Istotną statystycznie asymetrię dyspersji stwierdzono dla następujących szlaków: obszar wschodnioazjatycki – Nearktyka, Nearktyka – państwo neotropikalne, Nearktyka – Neantarktyka, zachodnia Eurazja – Afryka Subsaharyjska i zachodnia Eurazja – Syberia. Zaobserwowany wzorzec migracji – intensywnej i symetrycznej w obrębie jednej strefy klimatycznej oraz umiarkowanej i jednokierunkowej pomiędzy różnymi strefami klimatycznymi oraz wzdłuż długodystansowych szlaków transoceanicznych – wskazuje, że zarówno dostępność siedlisk, jak i bariery geograficzne odegrały istotną rolę w kształtowaniu współczesnego rozmieszczenia euapioidów.



Ryc. 1. Graf przedstawiający istotne szlaki migracyjne wsparte wynikiem testu $BF > 3$. Grubość linii wskazuje, jak mocno wsparta jest dana ścieżka. Kwadraty oznaczają obszary znajdujące się w 95% bayesowskim przedziale ufności dla rekonstrukcji pochodzenia przodka euapioidów. Gwiazdki oznaczają szlaki z istotnie asymetryczną wymianą florystyczną.

Kalibracja filogenezy na podstawie sekwencji intronu *rps16* z wykorzystaniem analizy ewolucji pyłku

W drugiej części pracy zrekonstruowano stany ancestralne 29 cech morfologicznych pyłku w oparciu o filogenezę 59 współczesnych przedstawicieli rodziny i dwu gatunków należących do grupy zewnętrznej – araliowatych. Następnie dokonano przeglądu palinomorf wstępnie zidentyfikowanych jako baldaszkowate. Siedem najlepiej zachowanych ziaren pyłku, dla których możliwe było określenie od 11 do 19 cech, zostało porównanych z rekonstrukcją stanów ancestralnych w celu wyznaczenia punktów kalibracyjnych. Zrekonstruowano 319 zmian morfologii pyłku, przy współczynniku homoplazji $RI = 0,506$. Stwierdzono, że pyłek wczesnie odgałęziających się linii baldaszkowatych cechuje wiele cech plezjomorficznych wspólnych z araliowatymi, co utrudnia jego identyfikację. Natomiast pyłek przedstawicieli korony baldaszkowatych ma cały zestaw cech ewolucyjnie nowych, jak na przykład wydłużoną oś biegunową w stosunku do wymiaru równikowego i ektoapertury, przewężenie w środkowej części komórki, czy pofalowane *tectum*. Na podstawie kryterium największej parsymonii, zostały zidentyfikowane cztery punkty kalibracyjne, które zostały następnie użyte do kalibracji filogenezy baldaszkowatych, oszacowanej na podstawie 654 sekwencji intronu chloroplastowego genu *rps16*. Oszacowany czas dywergencji baldaszkowatych i araliowatych przypada na późną kredę, 69,8 mln lat temu (95% HPD: 55,4-84,7), a ostatni wspólny przodek baldaszkowatych żył 64,8 mln lat temu (95% HPD: 55,4-84,7), czyli na granicy kredy i trzeciorzędu (ryc. 2). Oszacowanie wieku ostatniego wspólnego przodka euapioidów uzyskane w tej analizie różniło się zaledwie o 1,8 mln lat od otrzymanego poprzednio i wyniosło 42,7 mln lat temu (95% HPD: 38,4-48,3), a czasy dywergencji poszczególnych linii w obrębie euapioidów były generalnie spójne z tymi uzyskanymi podczas analiz na podstawie sekwencji nrDNA ITS.



Ryc. 2. Uproszczony chronogram uzyskany w wyniku analizy bayesowskiej sekwencji intronu chloroplastowego genu *rps16* dla 652 przedstawicieli baldaszkowatych oraz dwu przedstawicieli grupy zewnętrznej – araliowatych. Jako punktów kalibracyjnych użyto czterech kopalnych ziaren pyłku, zidentyfikowanych za pomocą metod formalnych. Kolorem szarym zaznaczone są gałęzie i klady których wsparcie *a posteriori* wynosi poniżej 0,95.