

Ewolucja sekwencji rozwojowych u wybranych grup zauropsydów (Sauropsida) – Lepidosauria i Neoaves

Tomasz Skawiński

Streszczenie

Powiązania pomiędzy ontogenezą a filogenezą należą do fundamentalnych założeń biologii ewolucyjnej, a w szczególności ewolucyjnej biologii rozwoju. Badania poświęcone rozwojowi osobniczemu mogą przynieść wiele informacji dotyczących historii ewolucyjnej (np. kwestia homologii poszczególnych struktur anatomicznych), które byłyby niemożliwe do uzyskania w porównawczych badaniach molekularnych lub morfologicznych form dorosłych. Najpowszechniejszym zjawiskiem, poprzez które modyfikacje ontogenezy oddziałują na ewolucję, jest heterochronia, czyli zmiana w czasie lub tempie zachodzenia danego procesu rozwojowego.

Zauropsydy, grupa obejmująca gady i ptaki, są doskonałym modelem do badań nad różnymi aspektami heterochronii. Ogólny obraz filogenezy tego kladu jest względnie dobrze ustalony, jednak pokrewieństwa w obrębie niektórych grup pozostają tematem sporów. Przykładem takiej grupy są lepidozaurowe (Lepidosauria), czyli takson obejmujący gady łuskonośne (Squamata) i ryjogłowe (Rhynchocephalia). Relacje genealogiczne wśród łuskonośnych są kwestią kontrowersyjną ze względu na występowanie istotnego konfliktu pomiędzy hipotezami filogenetycznymi opartymi na danych morfologicznych i molekularnych. Do rozwikłania tego konfliktu rzadko wykorzystywano innego rodzaju zestawu danych. Z tego powodu sprawdziłem potencjalną obecność sygnału filogenetycznego w sekwencji, w jakiej rozwija się 20 cech morfologicznych podczas tzw. okresu filotypowego u 29 gatunków lepidozaurów. Dane te, zbadane przy wykorzystaniu metody parowania zdarzeń (event-pairing) oraz analizy ciągłej (continuous analysis), wskazują na brak sygnału filogenetycznego w analizowanych danych, a w konsekwencji na brak ich użyteczności w rekonstrukcjach filogenezy lepidozaurów. Porównania przy wykorzystaniu testu Templetona dowodzą, że użyty zestaw danych jest równie zgodny z morfologiczną, jak i molekularną filogenezą łuskonośnych.

Słabo zbadany pozostaje wpływ różnych czynników ekologiczno-rozwojowych, jak np. jajolubność czy utrata kończyn, na stopień zaawansowania rozwoju szkieletu w momencie przyjścia na świat. Dotychczasowe dane i porównania międzygatunkowe wskazują, że łuskonośne rodzaje żywe potomstwo cechują się stosunkowo słabiej skostniałym szkieletem niż pokrewne im gatunki składające jaja. Taki stan wydaje się uzasadniony, ponieważ dobrze rozwinięty noworodek o mocno skostniałym szkielecie powodowałby trudniejsze porody, co

negatywnie wpływałoby na przeżywalność zarówno jego, jak i matki. Presji takiej nie podlegają natomiast gatunki jajorodne. Wniosek ten ma jednak charakter wstępny, ponieważ perinatalny rozwój szkieletu zbadano u niewielu gatunków żyworodnych łuskonośnych. W celu uzupełnienia tej luki opisałem stan skostnienia u noworodków padalców zwyczajnych (*Anguis fragilis*) – gatunku żyworodnej, beznogiej jaszczurki z kladu Anguimorpha, oprócz padalców obejmującego m.in. również warany i helodermy. Wkrótce po narodzinach czaszka jest stosunkowo słabo skostniała, a jedynym obecnym zrostem kości mózgowcowej jest zlanie się kości bocznopotylicznych i zausznych, zachodzące jeszcze podczas rozwoju zarodkowego. Kręgosłup był natomiast dobrze rozwinięty – szwy pomiędzy trzonem a łukami nerwowymi, jak również pomiędzy samymi łukami nerwowymi były zamknięte we wszystkich kręgach poza dźwigaczem, ponadto wykształcone były wyrostki kolczyste. Tak zaawansowany stan rozwoju kręgosłupa stwierdzono dotąd jedynie u jajorodnej amfisybony *Bipes biporus*, która ma dobrze wykształcone kończyny przednie, lecz utraciła tylne. Może to sugerować, że różne strategie rozwojowo-ewolucyjne wpływają w odmienny sposób na różne części układu kostnego. U gatunków beznogich kręgosłup musi być dobrze rozwinięty, ponieważ jest to część szkieletu odgrywająca najważniejszą rolę w poruszaniu się. Czaszka natomiast może być stosunkowo słabiej skostniała, gdyż zaawansowany stan skostnienia nie jest konieczny do pobierania pokarmu. Badania na większej liczbie gatunków są jednak niezbędne do potwierdzenia tego wniosku.

Kolejnym czynnikiem mogącym wpływać na stan rozwoju szkieletu w momencie przyjścia na świat jest występująca u ptaków kwestia gniazdownictwa lub zagniazdownictwa. Zagniazdowniki są zdolne do poruszania się (w skrajnych przypadkach nawet do lotu) zaraz po wykluciu, więc kłują się mając już względnie dobrze rozwinięty szkielet. Natomiast u gniazdowników, które dopiero dużo później nabywają zdolności lokomotorycznych, występuje pod tym względem duża zmienność. Opisałem i porównałem postnatalny rozwój szkieletu u dwóch odlegle spokrewnionych ze sobą gatunków ptaków – mewy śmieszki (*Chroicocephalus ridibundus*), półzagniazdownika należącego do siewkowców (Charadriiformes), oraz trzcinniczka (*Acrocephalus scirpaceus*), gniazdownika należącego do wróblowych (Passeriformes). W momencie wyklucia stan skostnienia szkieletu był bardzo podobny u obu gatunków, natomiast u śmieszki stosunkowo szybciej dochodziło do zrośnięcia się kości w kończynie tylnej, co prawdopodobnie wiąże się z wcześniejszym nabyciem zdolności chodzenia. Co interesujące, kości kostki śmieszki zrastają się w sekwencji, której dotąd nie stwierdzono u ptaków neognatycznych, występującej natomiast u paleognatycznych i prawdopodobnie nieptasich dinozaurów.

23. 11. 2021 r.

Tomasz Skawiński

Evolution of developmental sequences in selected sauropsid (Sauropsida) groups – Lepidosauria and Neoaves

Tomasz Skawiński

Summary

The connections between ontogeny and phylogeny are one of the most fundamental assumptions in evolutionary biology, especially evolutionary developmental biology. Studies concerning ontogenetic development have the potential to unravel much crucial information about evolutionary history (such as homology between certain anatomical features) which would be impossible to achieve based on comparative studies of adult individuals. Heterochrony, the change in time or rate of a given developmental process, is the most common phenomenon through which ontogeny acts on evolution.

Sauropsids, a group containing reptiles and birds, is an excellent model to study many aspects of heterochrony. The higher-level phylogeny of this clade is well established but the relationships within some groups remain contentious. One of such groups is the lepidosaurs (Lepidosauria) which contain the squamates (Squamata) and rhynchocephalians (Rhynchocephalia). Genealogical relations within squamates are a controversial matter because of a significant conflict between phylogenetic hypotheses based on morphological and molecular data. Other types of data were rarely used in attempts to solve this problem. Because of the paucity of such data, I tested the potential presence of a phylogenetic signal in the sequence in which 20 morphological characters appear during the phylotypic period in 29 species of lepidosaurs. The analysed data, studied using the event-pairing method and continuous analysis, suggest that they lack the phylogenetic signal and therefore are not useful in phylogenetic analyses of lepidosaurs. Comparisons using Templeton's test indicate that the analysed sequences are equally consistent with either the morphological and molecular phylogeny of squamates.

The effect of many ecological and developmental factors such as ovi- or viviparity or limb loss on the degree of development of the perinatal skeleton is poorly studied. Currently available data and comparative analyses suggest that live-bearing squamates tend to have more poorly ossified skeleton than the related egg-laying species. A large neonate with a well-developed skeleton would undoubtedly cause more difficult parturitions which would have a detrimental effect on the survival of both the neonate and the mother. Egg-laying species are freed from this selective pressure. However, this conclusion remains tentative because the perinatal development of the skeleton has been studied in only a few species of squamates. To fill part of this

gap, I studied the degree of skeletal development in neonatal common slow worms (*Anguis fragilis*), viviparous, limbless anguimorph lizards. Soon after birth, the skull is relatively poorly ossified. The only bone fusion present in the braincase is between the exoccipitals and opisthotics which takes place well before birth. On the other hand, the vertebral column is well developed; the sutures between the centra and neural arches and between both neural arches are closed and the spinal processes are already ossified. Such an advanced state of development has been hitherto reported only in the egg-laying amphisbaenian *Bipes biporus* which has robust forelimbs but lacks hindlimbs. This may suggest that different eco-evolutionary strategies may act differently on different parts of the skeletal system. In limbless species, the vertebral column must be well developed because this part of the skeleton is the most important in locomotion. On the other hand, the skull does not need to be well ossified because strong ossification is not necessary for feeding. However, studies on a larger number of species are necessary to confirm this conclusion.

Another factor that may affect the degree of skeletal development at the time of hatching is the precociality or altriciality, present in birds. Precocial birds are able to move (in extreme cases, even to fly) soon after hatching, so they hatch with a well-developed skeleton. Altricial birds acquire the locomotor abilities relatively much later in life and there is a great interspecies variability in the degree of neonatal skeletal development. I described and compared the postnatal development of the skeleton in two distantly related birds, the black-headed gull (*Chroicocephalus ridibundus*), a semiprecocial species which belongs to the Charadriiformes, and the Eurasian reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*), an altricial species which belongs to the Passeriformes. At the time of hatching, the degree of the ossification of the skeleton is very similar in these two species. However, in the gull, the hindlimb bones fuse earlier which is probably related to faster acquisition of the ability to walk. Interestingly, the ankle bones in the gull fuse in the sequence which has not been reported in other neognathous birds but is present in palaeognaths and presumably in non-avian dinosaurs.

23.11.2021 r.

Tomasz Skawinski