

Ślepa ewolucja ryb jaskiniowych

Piotr Łapa¹

¹Towarzystwo Naukowe Branży Zoologicznej „Animalian”

Oceaniczne głębiny są niewątpliwie najmniej poznanymi zakątkami naszej planety, których niedostępność jest porównywalna z przestrzenią kosmiczną. Tajemniczość tego środowiska rozbudza wyobraźnię kolejnych pokoleń badaczy, penetrujących coraz głębsze obszary oceaniczne w poszukiwaniu przedstawicieli niezwyklej fauny żyjących w ekstremalnych warunkach środowiska. Na lądzie namiastką takich głębów są jaskinie z podziemnymi zbiornikami wody, w których poszukuje się i odnajduje organizmy żywe. Szczególnie interesujące są populacje ryb zamieszkujących właśnie takie podziemne akwenty wodne. Ryby jaskiniowe zostały odkryte stosunkowo niedawno i do dziś trwają intensywne badania ich ewolucji. Badania te nabierają coraz większego tempa wraz z rozwojem i upowszechnianiem się metod molekularnej analizy DNA. Obecnie znanych jest blisko osiemdziesiąt gatunków ryb jaskiniowych, z których najlepiej poznanym jest ślepiec jaskiniowy (*Astyanax fasciatus mexicanus* (de Filippi, 1853)). Ślepce jaskiniowe uważa się za jedno z najważniejszych gatunków modelowych we współczesnych badaniach ewolucyjnych.

Najbardziej znana ryba jaskiniowa, tj. wspomniany ślepiec jaskiniowy spotykana jest również w hodowli akwariowej. Gatunek ten odkryty został w roku 1936 przez amerykańskich ichtiologów, C.L. Hubbsa i W.T. Innesa w podziemnym strumieniu przepływającym przez Cueva Chica, w Meksyku. Odnalezione podczas tej naukowej wyprawy okazy ryb jaskiniowych, opisano jako nowy gatunek; *Anoptichthys jordani*. Odkrycie to było na tyle ciekawym znaleziskiem, że już w tym samym roku rozpoczęto hodowle ślepców jaskiniowych w Nowojorskim Akwariarium, a zapoczątkowane wtedy badania nad biologią tego gatunku trwają do dziś. Niezwykłą cechą ślepców jaskiniowych jest to, że młode osobniki rodzą się z normalnie wykształconymi ruchliwymi oczami jednak w czasie późniejszego rozwoju ryby, oczy rosną znacznie wolniej, a w konsekwencji zupełnie zanikają. Gałki oczne zapadając się w głąb ciała i pokrywane są skórą oraz tkanką podskórną. Dzięki

funkcjonowaniu pozostałych zmysłów m.in. linii nabocznej, węchu i dotyku, ryby te doskonale orientują się w otaczającym je środowisku pomimo całkowitej ślepoty.

Późniejsze badania pozwoliły stwierdzić, że mimo ogromnych różnic fenotypowych występujących pomiędzy rybami jaskiniowymi a rybami wód powierzchniowych, ślepe jaskiniowe są jedynie podziemną formą znanego już wcześniej gatunku *Astyanax fasciatus mexicanus* żyjącego w wodach nadziemnych tego regionu geograficznego. Od tego momentu rozpoczęły się intensywne badania genetyczne i ewolucyjne mające na celu wyjaśnienie mechanizmów prowadzących do wyewoluowania podziemnych form, które są typowym przykładem zjawiska nazwanego ewolucją regresywną. Ewolucja regresywna jest pojęciem opisującym procesy i cechy przystosowawcze, występujące m.in. u troglobiontycznych mieszkańców jaskiń. Przykładowo u ryb żyjących w środowisku o bardzo małej ilości światła lub też bytujących w strefie całkowitej ciemności, mogą wystąpić regresywne zmiany polegające przede wszystkim na: uwstecznieniu oczu wraz z utratą zdolności widzenia oraz zmniejszenie ilości barwników pigmentowych w skórze, prowadzące do całkowitego albinizmu.

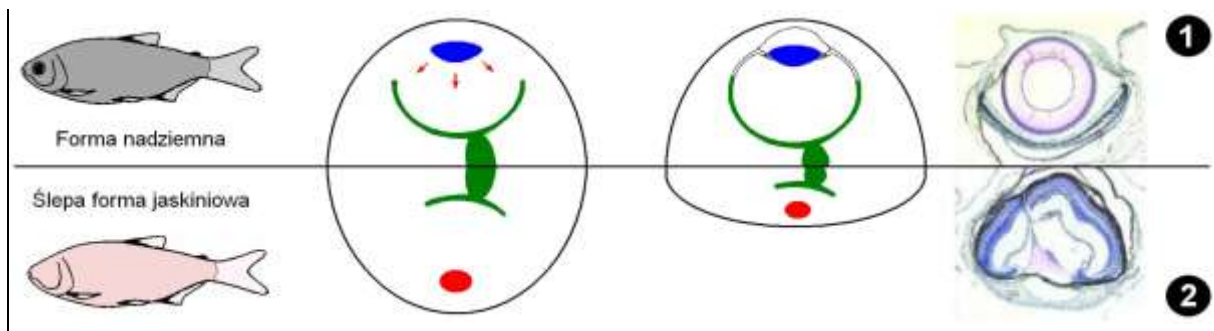
Środowisko jaskiń jest jednym z najtrudniejszych, w jakim mogą żyć organizmy wyższe, takie jak kręgowce w tym ryby. W jaskiniach powiązania troficzne są niezmiernie uproszczone, a cały ekosystem podziemny uzależniony jest od dopływu najczęściej wraz z wodą materii organicznej, pochodzącej ze środowisk powierzchniowych. W warunkach całkowitej ciemności nie może istnieć podstawowy poziom każdego ekosystemu, jakim są producenci fotosyntetyzujący, stąd też zewnętrzny dopływ materii organicznej do jaskiń jest warunkiem utrzymania się w nich zróżnicowanego gatunkowo życia.

Środowisko jaskiń dzieli się na trogal, czyli suche pustkowia w systemie podziemnych jaskiń oraz stygal tj. wody podziemne, które mogą być zamieszkane przez zespół organizmów określanych mianem stygobiontów, jakimi są m.in. ryby jaskiniowe. W środowisku takim spotyka się gatunki należące do różnych jaskiniowych grup ekologicznych. Są to m.in. troglokseny, czyli organizmy powierzchniowe żyjące na stałe poza jaskinią, ale penetrujące jaskinie i spędzające w nich okresowo część życia np. w celu schronienia, noclegu lub zimowiska. Kolejna grupa to troglofile, czyli gatunki zasiedlające jaskinie na stałe, ale spotykane również poza nimi w podobnych warunkach np. w szczelinach skalnych lub w glebie. Gatunki występujące wyłącznie w jaskiniach to troglobionty zwane też speleobiontami. W zależności od tego jak długo w skali ewolucyjnej troglobionty żyją w jaskiniach, dzieli się je na kolejne grupy. Subtroglobionty są gatunkami jaskiniowymi od niedawna będącymi troglobiontami, u których doszło już do izolacji genetycznej oraz daleko

idącej adaptacji do warunków podziemnego środowiska. Gatunki które w wyniku specjacji wyewoluowały z już istniejących troglobiontycznych populacji to neotroglobionty. Te z kolei w wyniku dalszej specjalizacji przekształcają się w paleotroglobionty.

Życie w ekstremalnych warunkach jaskiniowych znacznie odbiegających od środowiska powierzchniowych akwenów wodnych, wymusiło na rybach rozwój specyficznych cech przystosowawczych. Adaptacja do całkowicie odmiennych warunków środowiskowych była możliwa dzięki rozwojowi odmiennych cech anatomicznych i morfologicznych w stosunku do swoich nadziemnych protoplastów. Zmiany te polegają m.in. na znacznym rozbudowaniu i usprawnieniu systemu linii nabocznej, szczególnie przydatnej w ciemnych i krętych podwodnych korytarzach jaskiń. Jak już wspomniano w takich warunkach uwstecznieniu ulega aparat wzroku nieprzydatny w środowisku, do którego nie docierają promienie świetlne. Niektóre zwierzęta m.in. ryby jaskiniowe mogą jednak odbierać wrażenia świetlne za pomocą receptorów znajdujących się w ich skórze. Receptory te wrażliwe są na zmiany natężenia światła i dzięki czemu zwierzęta w razie niebezpieczeństwa mogą chronić się w ciemniejszych miejscach.

Prawdziwe poruszenie w świecie nauki wywołały pierwsze doniesienia naukowców dotyczące nowych informacji na temat ewolucji ślepców jaskiniowych. Ewolucja tych ryb fascynuje zarówno ewolucjonistów jak również ich przeciwników tj. kreacjonistów. Zdaniem kreacjonistów dobór naturalny jest zjawiskiem, któremu nadaje się zbyt dużą rolę jako siłę sprawczą ewolucji, gdyż organizmy posiadają pewną granicę tolerancji, w zakresie której mogą przystosowywać się do zmian środowiska. Według nich proces specjacji polega głównie, jeśli nie wyłącznie, na utracie istniejącej już wcześniej informacji. Dowodem na to miałyby być m.in. ryby jaskiniowe, u których w zależności od potrzeb rozwijały się, a później degenerowały struktury odpowiedzialne za narządy wzroku i procesy widzenia. Należy zwrócić uwagę na fakt, że w genomie tych ryb nadal istnieje kompletny zapis informacji genetycznej związanej z kształtowaniem się oka. Jedynie zaburzenia wywołane pojedynczymi mutacjami uniemożliwiają fenotypową ekspresję tego zapisu genetycznego. Nie nastąpił, więc w tym przypadku spadek ilości informacji genetycznej. Brak pewnych struktur anatomicznych, jakimi są np. soczewki, odgrywa istotną rolę w procesie formowania pozostałych struktur oka, co jest zgodne z obecną wiedzą na temat ewolucji, genetyki i epigenetyki. Choć fałszywe poglądy kreacjonistów nie mają nic wspólnego ze zdrowym rozsądkiem to warto wspomnieć, że ślepiec jaskiniowy stał się jednym z ważniejszych obiektów w tworzeniu kreacjonistycznych, pseudonaukowych teorii o ewolucji.



U przedstawicieli podziemnych populacji ślepców jaskiniowych wykształca się typowy zawiązek oka, jednak w kolejnych etapach rozwoju dochodzi do jego całkowitej degeneracji. Ciekawym zjawiskiem jest to, że rozwój jednego z elementów oka jakim jest soczewka jest kluczowy dla dalszego rozwoju całego oka. Dzięki przeprowadzonym eksperymentom chirurgicznym, wiadomo że przeszczepienie typowej soczewki pochodzącej od nadziemnej formy tego gatunku do oka ślepego osobnika, umożliwia rozwój oka do w pełni funkcjonującego narządu. Eksperymenty przy zastosowaniu transplantacji wskazują, że soczewka jest głównym czynnikiem regulującym rozwój pozostałych części oka (1) a jej brak powoduje degenerację pozostałych struktur tego narządu (2).

Fundamentalne znaczenie soczewki w rozwoju skomplikowanego narządu, jakim jest oko wyjaśnia, w jaki sposób zmiana tylko jednego genu pociągnąć może za sobą tak wiele rozległych zmian rozwojowych. Okazuje się bowiem, że na proces formowania oczu mają wpływ nie tylko czynniki genetyczne, lecz równie ważną funkcję pełnią mechanizmy epigenetyczne. Grecki termin *epigenesis* został wprowadzony przez Arystotelesa w celu zobrazowania teorii zgodnie z którą, rozwój osobniczy składa się z szeregu przyczynowych związków, zachodzących między różnymi częściami organizmu. W embriologii procesy epigenetyczne oznaczają różne, przyczynowo powiązane procesy, prowadzące w efekcie do powstania zmian rozwojowych, jakimi są m.in. indukcje embrionalne. Przykładem takich procesów jest stwierdzony u kręgowców wpływ pęcherzyka ocznego na wytworzenie się soczewki, która to następnie łącznie z istniejącym już kubkiem ocznym wpływa na powstanie rogówki.

U ślepców jaskiniowych oczy formują się na etapie embrionalnym jednak później zanikają i zarastają głęboko pod skórą i tłuszczem. Organy takie powstają najczęściej w wyniku tzw. kaskady genów, w której jedne geny kontrolują aktywność drugich. W przypadku tych ryb zahamowanie rozwoju oczu, następuje w momencie zablokowania genu nazwanego *pax6*. Gen ten może być blokowany przez inne geny zwane sygnałnymi,

z których dotychczas zlokalizowano dwa, tj. sonic hedgehog (*shh*) i tiggy winkle hedgehog (*twhh*). U ślepców jaskiniowych pochodzących z jaskiń, stwierdzono zwiększoną aktywność genu *shh* (gdy gen *shh* jest nieaktywny ryba wykształci tylko jedno duże oko pośrodku głowy). W sytuacji gdy rybom powierzchniowym wstrzyknięto dodatkowe ilości białka *sonic hedgehog* będącego produktem genu *shh*, ryby reagowały wykształceniem znacznie mniejszych siatkówek i szczątkowych soczewek. Natomiast w wyniku wstrzyknięcia rybom jaskiniowym substancji hamujących aktywność *sonic hedgehog* następował 30% wzrost wielkości soczewki w stosunku do ślepych rówieśników. Oznacza to, że w celu zapobieżenia formowania się oczu hamowaniu ulega gen *pax6*, który jest wyłączany poprzez nadaktywność genu *shh*.

Pomimo tego, że skomplikowane układy optyczne wykształciły się wielokrotnie w ewolucyjnej historii życia, gen *pax6* u większości grup zwierząt pełni istotne funkcje związane ze wzrokiem. Zaburzenia skutkujące bezokimi mutantami u muszki owocowej (*Drosophila*), związane są z homologicznym genem podobnym do genu *pax6* kręgowców, u których to wywołuje brak tęczówki u ludzi i brak oczu u myszy. Gen ten ważny jest również w procesie widzenia głowonogów.

Zjawisko degeneracji oczu występuje we wszystkich zlokalizowanych populacjach ślepców jaskiniowych, jednak wątpliwości budził przebieg tego procesu, gdyż nie wszyscy zrozumieli podstawy mechanizmu ewolucyjnego, który doprowadził do redukcji oczu. U ślepców jaskiniowych oczy nie znikły z powodu bezpośredniego braku światła, gdyż w żaden sposób informacja o ciemności w środowisku nie mogła wpłynąć na geny odpowiedzialne za warunkowanie oczu. Ślepotą tych ryb nie jest spowodowana zanikaniem nieużywanego zmysłu wzroku, lecz jest wynikiem błędu w precyzyjnym mechanizmie genetycznej koordynacji rozwoju oczu. W innych warunkach błąd taki byłby w konsekwencji śmiertelny gdyż znacznie upośledzałby osobnika obciążonego ślepotą. Jednak w ciemnych korytarzach jaskiń ślepotą nie jest wadą upośledzającą, a wręcz przeciwnie może okazać się cechą korzystną. Niestety nazbyt często spotkać można się ze stwierdzeniem, jakoby ślepiec jaskiniowy utracił wzrok za sprawą celowego działania ewolucji, przystosowującej organizmy do aktualnych warunków otoczenia. Nie jest to jednak twierdzenie poprawne. Często trudno nam jako ludziom, przyzwyczajonym do celowego działania uzmysłwić sobie to, że ewolucja tak na prawdę jest bezcelowa. Przekonanie o celowości świata wywodzi się z głęboko zakorzenionej w naszej przeszłości, antropocentrycznej wizji świata, według której wszystko co otaczało człowieka istniało w jakimś celu. Dopatrywanie się celowości

w procesach ewolucyjnych zawsze jest nieuzasadnione i zniekształca obserwowaną rzeczywistość, co utrudnia prawidłową interpretację zaistniałych zjawisk. Mechanizmy ewolucji nigdy nie mogą przewidywać efektów swych działań. Pozbawiona świadomości i wyznaczonego celu ewolucja jest w pełni oportunistyczna, posuwając się wyłącznie w kierunku zwiększenia prawdopodobieństwa przekazywania genów kolejnym pokoleniom. Kierunek ten nadaje ewolucji m.in. dobór naturalny korzystający z istnienia bezkierunkowej a co za tym idzie nieprzystosowawczej zmienności. Bardzo trafnego porównania dokonał Richard Dawkins pisząc „Dobór naturalny to ślepy zegarmistrz – ślepy, bo nie patrzy w przód, nie planuje konsekwencji, nie ma celu”.

Zarówno wielu kreacjonistów jak i wszyscy ewolucjoniści zgodnie twierdzą, że prawie wszystkie mutacje są dla organizmu szkodliwe. Dowodzi to, że wszystkie zmiany genetyczne ujawniające się fenotypowo jako zmiany w funkcjonowaniu organizmu podlegają selekcji przez dobór naturalny. Dobór naturalny zapobiega rozprzestrzenianiu się mutacji szkodliwych w populacji, natomiast promuje zmiany pozytywne, umożliwiając ich rozprzestrzenianie się w populacji w kolejnych pokoleniach. Jednak w aktualnych warunkach środowiska, jedynie nieliczne mutacje okazują się przydatne, zwiększając szanse przeżycia organizmu i wydania większej ilości potomstwa. Trzecią grupę mutacji po negatywnych i pozytywnych, stanowią zmiany neutralne, które nie wywołują żadnych odchyłeń od typowego funkcjonowania organizmu, a co za tym idzie nie stają się one kryterium selekcji dla doboru naturalnego. Mutacje takie to w większości punktowe zmiany w zapisie genetycznym np. zamiana adeniny (A) na tyminę (T) co często nie pociąga za sobą żadnych zmian w strukturze aminokwasowej kodowanego białka docelowego. Jeśli jednak taka minimalna zmiana zapisu genetycznego spowoduje zmianę pojedynczego aminokwasu białka, to i tak będzie ona niewystarczająca do tego by wykształciło się np. kompletne oko u gatunku, który oczu nie posiada. Może ona jednak wystarczyć do takiej zmiany sekwencji aminokwasów makromolekuły białka, że stanie się ono wrażliwe na bombardowanie wiązką fotonów, co może być początkiem prostego układu detekcji światła.

Zmniejszenie ostrości widzenia →

Ostrość wzroku	Odległość w metrach	Zmniejszenie ostrości widzenia →							
0,1	50	E	E	E	E	E	E	E	E
0,2	25	F H	F H	F H	F H	F H	F H	F H	F H
0,3	16,5	E N T	E N T	E N T	E N T	E N T	E N T	E N T	E N T
0,4	12,5	T N H L	T N H L	T N H L	T N H L	T N H L	T N H L	T N H L	T N H L
0,5	10	L E F N H	L E F N H	L E F N H	L E F N H	L E F N H	L E F N H	L E F N H	L E F N H
0,6	8,3	Z L P O H F	Z L P O H F	Z L P O H F	Z L P O H F	Z L P O H F	Z L P O H F	Z L P O H F	Z L P O H F
0,7	7,1	H L A E Z T P T	H L A E Z T P T	H L A E Z T P T	H L A E Z T P T	H L A E Z T P T	H L A E Z T P T	H L A E Z T P T	H L A E Z T P T
0,8	6,2	N Z E P L P F H	N Z E P L P F H	N Z E P L P F H	N Z E P L P F H	N Z E P L P F H	N Z E P L P F H	N Z E P L P F H	N Z E P L P F H
0,9	5,5	F P Z H T L E Z	F P Z H T L E Z	F P Z H T L E Z	F P Z H T L E Z	F P Z H T L E Z	F P Z H T L E Z	F P Z H T L E Z	F P Z H T L E Z
1,0	5,0	P N P Z H T L E Z	P N P Z H T L E Z	P N P Z H T L E Z	P N P Z H T L E Z	P N P Z H T L E Z	P N P Z H T L E Z	P N P Z H T L E Z	P N P Z H T L E Z

Ewolucja wzroku była szeroko dyskutowanym zagadnieniem przez zwolenników i przeciwników ewolucjonizmu. Problem tych drugich polega na tym, że nie potrafią zrozumieć, że nie ma czegoś takiego jak 50% oka w sensie oka przekrojonego na połowę, a przez połowiczny wzrok rozumiemy 50% sprawność widzenia.

Sprawność widzenia rozpatruje się jako ostrość wzroku, która oznacza zdolność do rozróżniania dwóch punktów leżących blisko siebie. Z kontrolowaniem ostrości widzenia spotykamy się najczęściej w gabinecie okulistycznym. Badania ostrości widzenia polegają na odczytywaniu symboli ze specjalnych tablic zwanych tablicami Snellena, na których umieszczone są odpowiednie znaki, tzw. optotypy. Wielkość optotypów umieszczonych na tablicy jest tak dobrana, by w pełni sprawne oko pozwoliło na odczytanie ich z odległości 5m obserwatora od tablicy. Jeśli podczas badania możliwe jest prawidłowe odczytanie z odległości 5 metrów rząd optotypów oznaczonych liczbą 5, to ostrość wzroku wynosi wtedy 5/5, czyli 1,0 (100%) normy (pełna ostrość wzroku). Jeśli pacjent odczyta jedynie najgrubszą literę oznaczoną liczbą 50, to ostrość jego wzroku równa się 5/50 co można przedstawić ułamkiem dziesiętnym 0,1 co oznacza 10% ostrości wzroku.

Powyzsza ilustracja przedstawia tablice Snellena widzianą przez osoby o różnej ostrości wzroku. Ostrość poszczególnych tablic zmienia się średnio o 10%. Niewątpliwie osobnik o 100% ostrości wzroku lepiej radzi sobie w warunkach naturalnych od osobnika o 90% skuteczność wzroku. Z kolei ten ma większe szanse na odnalezienie pokarmu czy też uniknięcia wrogów niż osobnik o ostrości wzroku na poziomie 80%. Podążając w kierunku coraz mniejszej ostrości wzroku dochodzimy do osobników posiadających oczy umożliwiające widzenie o ostrości jedynie 10% która i tak pozwala na detekcje obiektów różnej wielkości oraz umożliwia zlokalizowanie przedmiotów poruszających się. Dzięki temu nawet taki słaby wzrok daje danym osobnikom przewagę nad całkowicie ślepyimi

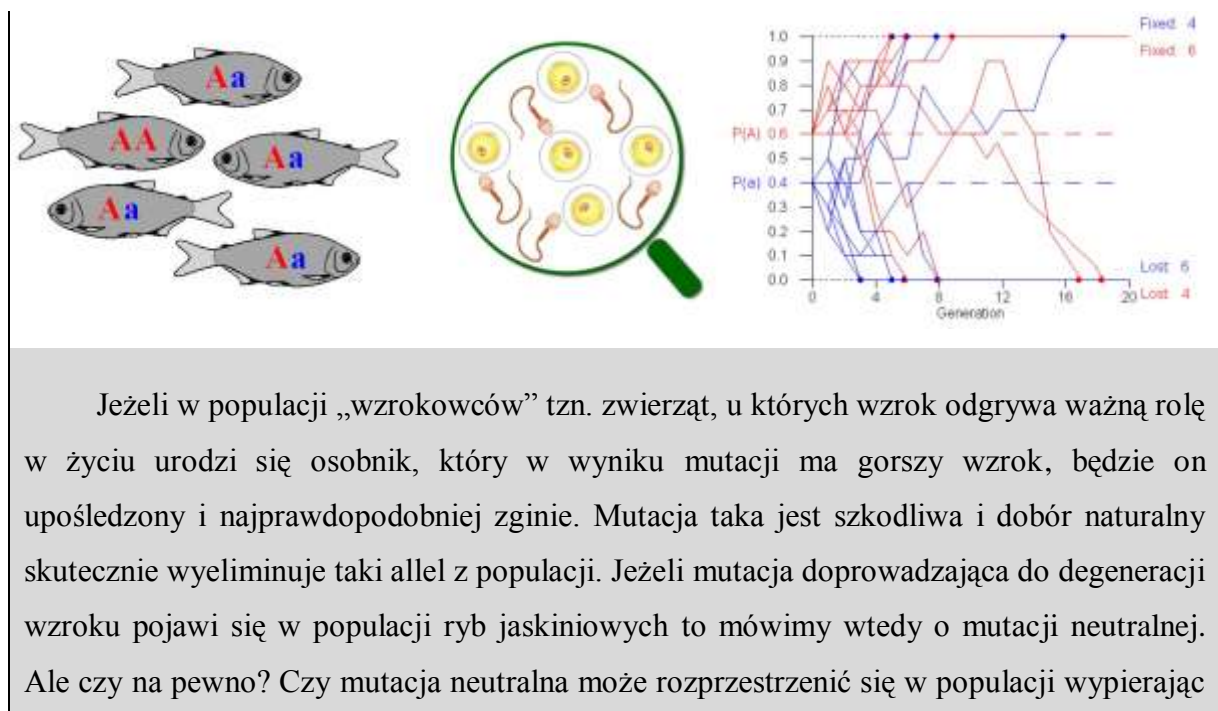
współplemiącami. Rozpatrując to zagadnienie jeszcze szczegółowiej można wykazać że nawet 1% skuteczność wzroku jest lepsza od ślepoty a 2% skuteczność daje przewagę nad osobnikami o 1% skuteczności aparatu wzroku, itd.

Zagadnienia ewolucji oczu były szczególnie trudne do interpretacji w początkach tworzenia i rozwoju teorii ewolucji, a sam Karol Darwin borykał się z wyjaśnieniem mechanizmu ewolucyjnego prowadzącego do wykształcenia zmysłu wzroku. Darwin miotany niepewnością oraz pod wpływem wątpliwości wyrażanych przez najbliższą mu osobę, jaką była jego żona napisał; „*Przypuszczenie, że oko ze wszystkimi niezrównanymi jego urządzeniami dla nastawiania ogniskowej na rozmaite odległości, dla dopuszczania rozmaitych ilości światła oraz dla poprawienia sferycznej i chromatycznej aberracji mogło zostać utworzone drogą naturalnego doboru, wydaje się – zgadzam się na to otwarcie – w najwyższym stopniu niedorzeczne*”. Darwin zdawał sobie sprawę, że ewolucja oka jest kluczowym sprawdzianem dla uniwersalności jego teorii. Po długotrwałych przemyśleniach ostrożnie sugerował, że ewolucja oka z prostej niedoskonałej struktury mogła jednak odbywać się za pośrednictwem drobnymi udoskonaleniami. Dziś szacuje się, że oczy wyewoluowały co najmniej czterdzieści, a być może nawet sześćdziesiąt razy niezależnie w wielu grupach królestwa zwierząt. Co więcej, trzy razy niezależnie od siebie u ryb wyewoluowało coś, co można nazwać „czworoocznością”. Gatunkiem wyposażonym w dodatkowe oczy jest np. *Bathylchnops exilis* Cohen, 1958 u którego oprócz typowego oka „patrzącego” w normalnym kierunku powstały dodatkowe oczy „patrzące” prosto w dół. W okresie zarodkowym obie pary oczu rozwijają się zupełnie niezależnie, co może być dowodem, że ryby te „wynały” oczy dwukrotnie.

Po uświadomieniu sobie stopniowej ewolucji oczu rodzi się pytanie czy proces ich uwstecznienia również następuje w sposób stopniowy wraz z nagromadzeniem się upośledzających mutacji. Oba wspomniane procesy tj. powstawanie i zanikanie oczu, według klasycznego modelu ewolucyjnego zachodzą stopniowo drobnymi krokami, pod wpływem stale działającego doboru naturalnego. Według Darwina zanik oczu u gatunków jaskiniowych, musiał być spowodowany stopniowym zanikaniem wskutek ich nie używania przy selekcyjnym współdziałaniu doboru naturalnego. Jednak do zablokowania rozwoju oczu u ryb jaskiniowych wystarczy nawet pojedyncza mutacja w genie odpowiedzialnym za któryś z podstawowych etapów formowania tego narządu. Okazało się, że wbrew spekulacjom Darwina nieobecność oczu u ryb jaskiniowych, nie jest wynikiem jakiegoś stopniowego procesu degeneracyjnego, ale raczej bezpośredniego dodatniego doboru w kierunku

pojedynczych mutacji wpływających na podstawowe etapy rozwoju struktur anatomicznych w czaszce. Fakt ten zaskoczyłby również samego Darwina, który dopuszczał, choć niechętnie możliwość, że utrata wzroku przez ryby jaskiniowe mogłaby być wyjątkiem od reguły działania doboru naturalnego. Pomimo tego, że utrata oczu, przez ślepece jaskiniowe była procesem praktycznie skokowym, to obecnie w zapisie genetycznym odpowiedzialnym za proces widzenia mogą pojawiać się i kumulować się mutacje, które u ślepych ryb nie mają już możliwości ujawnienia. Okazuje się, że ryby jaskiniowe są doskonałym przykładem ewolucji regresywnej, co jednak nie oznacza cofania się ewolucji, a wręcz przeciwnie świadczy o redukcji pewnych struktur organizmu w trakcie procesów przystosowawczych do nowych radykalnie odmiennych od dotychczasowych warunków środowiska.

Niewątpliwie mutacja upośledzająca wzrok jest szkodliwa dla ryb żyjących w wodach powierzchniowych, jednak w przypadku osobników żyjących w kompletnych ciemnościach, które nie korzystają ze zmysłu wzroku, mutacja taka jest całkowicie neutralna lub może być nawet pozytywna. Pozytywnym skutkiem utraty oczu w jaskiniach jest m.in. zapobieżenie zbędnym nakładom metabolicznym na rozwój i funkcjonowanie nie wykorzystywanych oczu oraz zapobieganie uszkodzeniom tego wrażliwego organu poprzez ukrycie go pod warstwą skóry i tłuszczu. Pomimo tego, że oszczędność nakładów metabolicznych wydaje się zaniedbywalnie mała to pamiętać należy, że według szacunków w przeliczeniu na jeden gram tkanki siatkówki zużywają tlen blisko 100-krotnie intensywniej niż inne tkanki.



alternatywne allele? Odpowiedź brzmi – nie. Zagadnienie ewolucji ślepych ryb jaskiniowych jest mylnie rozumiane przez kreacjonistów, ale również wśród zwolenników teorii ewolucji pojawiają się kłopoty z prawidłową interpretacją tych informacji. Do zrozumienia jak mutacje neutralne rozprzestrzeniają się w populacji, niezbędne jest poznanie zagadnienia dryfu genetycznego.

Dryf genetyczny opisuje zmiany frekwencji genów niewynikające z doboru, mutacji lub migracji, ale z czystego przypadku. Takie zjawiska przypadkowe ujawniają się z tym większym stopniem im populacja jest mniejsza. By uzmysłować sobie, czym jest dryf genetyczny, można przeprowadzić odpowiedni eksperyment myślowy lub rzeczywisty w akwarium. Załóżmy, że w akwarium posiadamy 5 ślepców jaskiniowych i pod uwagę bierzemy jeden z loci oznaczony np. jako locus A z alternatywnymi allelami A względnie *a*. Zakładamy, że wśród tych 5 osobników 4 to heterozygoty o genotypie *Aa* a pozostały jeden osobnik to homozygota o genotypie *AA*. Wówczas pod względem genetycznym mamy 5 par alleli tj. 10 alleli z tym, że 4 allele to wariant *a* natomiast pozostałe 6 to allel *A*. Frekwencja allelu *a* wynosi 0,4 (4 allele z 10) natomiast allelu *A* to 0,6 (6 alleli z 10). Jeśli w okresie rozrodczym każdy z tych pięciu osobników wyprodukuje gamety to w naszym niewielkim zbiorniku znajdzie się tysiące jaj i plemników będących nosicielami allelu *A* albo *a*. Jeśli nie działają jakieś zewnętrzne czynniki to wśród wszystkich gamet, ilość tych z allelem *a* jest nadal równa 40% (0,4), zaś gamety z allelem *A* stanowią nadal 60% (0,6). W tym momencie wyławiamy rodziców i czekamy na wylęg kolejnego pokolenia.

Ponieważ w naszym zbiorniku może przeżyć jedynie 5 ryb zatem spośród tysięcy obecnych tam gamet jedynie 10 z nich tj. 5 jaj i 5 plemników połączy się w procesie kariogamii w zygoty rozwijające się w osobniki dorosłe. Jednak nie jesteśmy w stanie przewidzieć które z alleli i w jakich proporcjach znajdą się w nowych zygotach. Najbardziej prawdopodobna wydaje się sytuacja gdy zgodnie z frekwencją wśród 10 gamet 4 będą niosły allel *a* zaś 6 allel *A*. Jednak przy tak ogromnej liczbie możliwych zapłodnień może zdarzyć się, że wśród tych 10 wystąpi przewaga allelu *a* gdyż znajdzie się np. w 7 gametach natomiast dla allelu *A* zostaną jedynie 3 gamety. Możliwe jest również choć z mniejszym prawdopodobieństwem, że wszystkie 10 gamet będzie niosło w sobie allel *a* lub też wszystkie one wyposażone będą w alternatywny allel *A*. To ile będzie poszczególnych alleli wśród wybranych gamet zależy od przypadku. Na pytanie jak zmieni się frekwencja a poszczególnych genów w kolejnych pokoleniach nie można odpowiedzieć i nie potrafimy tych zmian dokładnie przewidzieć ale możemy je analizować. Można, co prawda

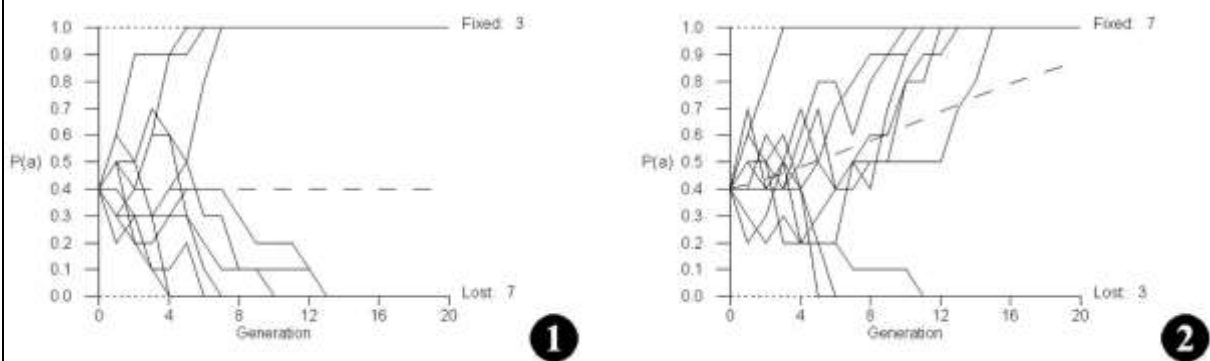
przewidzieć wielkość wywołanych dryfem zmian, lecz nie można już przewidzieć kierunku tych zmian. Losowe zapłodnienia w konsekwencji prowadzić mogą do utrwalenia jednego z alleli w populacji, czyli osiągnięcia przez allel częstości granicznej. W momencie osiągnięcia przez jakiś pojedynczy allel częstości równej 1, mówi się, że został on w populacji utrwalony (ang. fixed), natomiast osiągnięcie częstości 0 oznacza, że został on utracony (ang. lost). Prawdopodobieństwo, że jeden z alleli utrwali się w populacji tzn. wyprze z niej alternatywną wersję jest równe jego początkowej frekwencji tzn. allel a z prawdopodobieństwem na poziomie 40% w przyszłości będzie obecny we wszystkich gametach populacji, natomiast jego alternatywny allel A ma tych szans 60% gdyż od samego początku było go więcej.

Załóżmy teraz, że w nowo wyodrębnionej populacji jaskiniowej złożonej z 1000 osobników doszło do pojedynczej mutacji wywołującej efekt degeneracji oczu. Frekwencja genu „bezoczności” wynosi wtedy 0,0005 a więc prawdopodobieństwo że wszystkie osobniki tej populacji będą kiedyś bezokie wynosi właśnie 0,0005. Innymi słowy na 2000 nowo powstałych populacji jaskiniowych w jednej utrwaliliby się cecha bezoczności na tyle, że występowałaby ona u wszystkich osobników. Jednak dzięki licznym wyprawom speleologicznym wiadomo, że wszystkie populacje ślepców jaskiniowych są „bezokie”. Oznacza to, że mutacja wywołująca degenerację oczu nie jest neutralna, gdyż jest ona cechą poddającą się siłom zmieniającym w sposób kierunkowy frekwencje genów czyli doborowi naturalnemu.

Okazuje się więc, że utrata oczu przez te ryby jest cechą ewolucyjnie pozytywną. Wyjaśnieniem niewątpliwie korzystnego wpływu tej mutacji, jest całkowite uniemożliwienie rozwoju oka, zapobiegając trwonieniu zasobów organizmu na procesy, które są zupełnie niepotrzebne. Jednak w przypadku ślepców meksykańskich presja selekcyjna dodatkowo wzmocniona została plejotropią genów, które odpowiadają za wykształcenie wielu elementów głowy ryby. W przypadku ryb jaskiniowych naukowcy podejrzewają, że te same geny, które odpowiedzialne są za degenerację oczu pośrednio wpływają na zmiany szczęki i powstanie zwiększonej liczby zębów oraz zwiększenie liczebności kubków smakowych.

Już stosunkowo niewielka przewaga selekcyjna ślepych osobników nad widzącymi w postaci dostosowania (ang. fitness), pozwala na pozostawienie po sobie większej liczby kopii genów „ślepoty” oraz znacznie zwiększy prawdopodobieństwo rozprzestrzeniania się genu „bezoczności”. Powracając do przykładu z pięcioma rybami w małym akwarium

można porównać jak zmieni się prawdopodobieństwo osiągnięcia przez pojedynczy allel wartości granicznej, w zależności od współdziałania lub nie selekcji pod kątem tego genu. W omawianej powyżej sytuacji przy całkowitej neutralności mutacji w loci A bardziej prawdopodobne było utrwalenie się allelu A (60%) niż allelu *a* (40%). Poniższa ilustracja 1 ukazuje hipotetyczną sytuację, w której na 10 populacji w przypadku 7 doszło do utraty allelu *a* natomiast w pozostałych 3 populacjach doszło do utrwalenia tego allelu. Jeżeli jednak dostosowanie genotypu *aa* będzie wyższe niż w przypadku pozostałych genotypów to właśnie utrwalenie allelu *a* jest bardziej prawdopodobne. Sytuację taką przedstawia poniżej ilustracja 2 w której w modelu symulacyjnym uwzględnione jedynie 20% wzrost przystosowania genotypu *aa* w stosunku do pozostałych osobników. Ilustracja 2 ukazuje hipotetyczną sytuację, w której na 10 populacji w przypadku jedynie 3 doszło do utraty „preferowanego” przez dobór allelu *a* natomiast w pozostałych 7 populacjach doszło do utrwalenia tego allelu

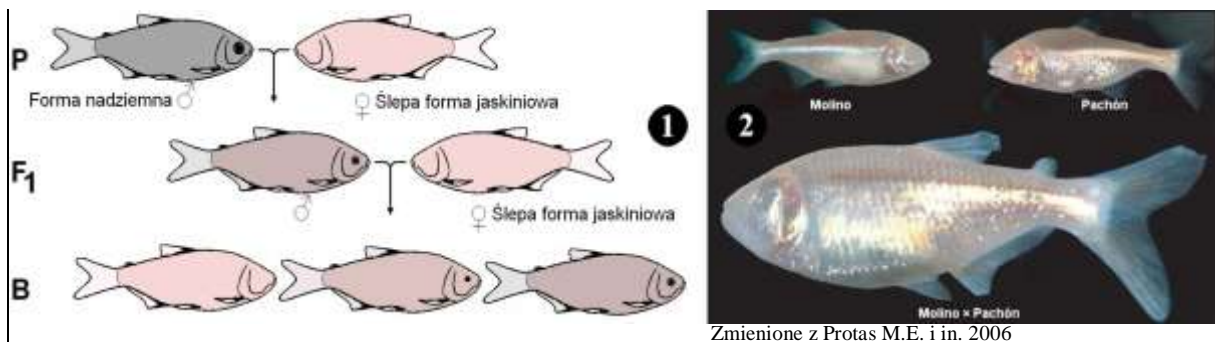


W przeciwieństwie do zanikających oczu, pozostałe narządy zmysłów ryb jaskiniowych tj. linia naboczna oraz zmysły chemiczne węchu i smaku funkcjonują znacznie sprawniej gdyż w ciemnościach są niezbędne do orientacji w przestrzeni oraz do lokalizacji pokarmu i innych osobników. Szczególnie rozbudowane są struktury chemicznego narządu zmysłu w postaci większych nozdrzy oraz zwiększonej ilości receptorów chemicznych. Równoczesnym zmianom ulega aparat gębowy i ilość zębów oraz sposób pobierania pokarmu przez te ryby.

Badania genetyczne mające na celu oszacowanie relacji filogenetycznych między podziemnymi i nadziemnymi populacjami ślepeca meksykańskiego dotyczyły wielu sekwencji, mikrosatelitarnych oraz genów funkcjonalnych m.in. genu warunkującego cytochrom *b* mającego swój locus w mitochondrialnym DNA (mtDNA). Analiza sekwencji mikrosatelitarnych u populacji jaskiniowych wykazała ich niezmiernie niską zmienność

genetyczną, co jest najprawdopodobniej efektem tzw. zjawiska wąskiego gardła. Zjawisko to polega na rozwoju licznej populacji danego gatunku z nielicznej grupy założycielskiej. Dalsze dokładne badania genetyczne pozwoliły odtworzyć niezmiernie ciekawą historię podziemnych populacji ślepców jaskiniowych. Najmniej skomplikowane teoretyczne modele wskazywały, że populacje jaskiniowe pochodzą od wspólnej pierwotnej populacji nadziemnej, z której część osobników wyemigrowała zmieniając środowisko życia na podziemne. Ta nowo powstała populacja jaskiniowa mogła rozprzestrzenić się w zawiłych podziemnych systemach korytarzy, dając początek wszystkim znanym obecnie populacjom ślepców jaskiniowych. Natomiast inny model proponował, iż populacje podziemne powstawały z populacji nadziemnych kilkakrotnie, niezależnie w różnych jaskiniach. Najnowsze badania wskazują na jeszcze bardziej złożoną historię ślepców jaskiniowych. Przykładowo jedna z jaskiniowych populacji tej ryby, wyewoluowała stosunkowo niedawno i po pewnym czasie napotkała w zasiedlonych przez siebie jaskiniach na ewolucyjnie znacznie starszą populację. W efekcie doszło do skrzyżowania się obu grup tj. młodszej ze starszą i powstania nowej jednolitej populacji. Takie kolejne zasiedlenia jaskiń przez nowe linie ślepców jaskiniowych, miały wielokrotnie miejsce w różnych jaskiniach, w których bytują przedstawiciele tego gatunku. W efekcie populacje podziemne ślepców jaskiniowych są bardzo dynamiczne pod względem procesów populacyjnych i ewolucyjnych. Pomimo wieloletnich intensywnych badań nad ślepcami jaskiniowymi, wciąż odkrywane są nowe podziemne populacje o szerokim wachlarzu cech fenotypowych. Przykładowo odnaleziono populacje charakteryzujące się niesymetryczną degeneracją oczu, tzn. jedna z gałek ocznych ma prawie typową wielkość, podczas gdy druga ulega degeneracji. Współwystępujące u ślepców cechy, jakimi są degeneracja oczu i utrata pigmentacji nie mają charakteru reguły gdyż odnaleziono również ryby pigmentowane, ale bez oczu oraz bezpigmentowe lecz z normalnymi oczami. Zmiany w obrębie oczu mają często odmienny charakter u różnych populacji podziemnych. Niektóre z nich cechuje zmniejszenie wielkości soczewki, natomiast u innych występuje jej całkowity brak. W przypadku budowy siatkówki oka modyfikacje polegają, bądź to jedynie na zmianach w funkcjonowaniu fotoreceptorów, bądź na zmianach degeneracyjnych, aż do jej zupełnego braku.

Ciekawostką jest, że potomstwo powstałe w wyniku kojarzenia rodziców pochodzących z różnych ślepych jaskiniowych populacji, może w znacznym stopniu odzyskać wielkość i kształt typowych oczu, co wskazuje, że różne populacje wykształciły odmienne mechanizmy degradacji oczu. Dotychczas udało się zlokalizować, co najmniej trzy loci odpowiadające za możliwość degeneracji gałki ocznej ślepców jaskiniowych.



Ta ciekawa ryba utrzymywana w domowych akwariach w naturze zamieszkuje zróżnicowane środowiska wodne Ameryki Środkowej i południowe obszary Ameryki Północnej. Większość populacji tego gatunku zamieszkuje wody powierzchniowe, jednak znane są również populacje zamieszkujące akwenty podziemne w jaskiniach są to m.in. populacje Molino i Pachón. Odmienne warunki życia w tak odmiennych środowiskach pociągają za sobą znaczne różnice fenotypowe wśród przedstawicieli tego gatunku. Ryby pochodzące z populacji zamieszkujących głębie jaskiń, utraciły pigmentację ciała oraz oczy nie przydatne w ciągłych ciemnościach.

Pomimo znacznych różnic pomiędzy obiema formami ślepeca jaskiniowego, ryby te należą wciąż do tego samego gatunku i mogą swobodnie się krzyżować, jeśli tylko napotkają na siebie. Możliwość tą wykorzystuje się w badaniach nad genetyką tych ryb stosując krzyżowanie wsteczne, w celu poszukiwania genów odpowiedzialnych za poszczególne cechy fenotypowe.

Kojarzenia takie wykonuje się powszechnie w warunkach akwariowych np. w celu lokalizacji genów odpowiedzialnych za proces formowania tak skomplikowanych organów jakimi są oczy. Mieszańce formy ślepej i powierzchniowej to jednolite fenotypowo potomstwo o ubarwieniu pośrednim i małymi oczami. Pokolenie powstałe w wyniku krzyżowania wstecznego wykazuje znaczne zróżnicowanie tak jeśli chodzi o ubarwienie ciała jak i wielkość oczu od ich zupełnego braku do wielkości charakterystycznej dla pokolenia F₁. Oznacza to, że te dwie cechy tj. natężenie pigmentacji i rozwój oczu segregują niezależnie od siebie i odpowiada za nie więcej niż jedno loci i są to tzw. cechy poligenetyczne.

Charakterystyczny dla populacji jaskiniowych brak pigmentacji może mieć teoretycznie trzy podstawowe źródła. Różne populacje jaskiniowe mogą charakteryzować się tą samą mutacją w tym samym genie, mogą też wykazywać różne mutacje w tym samym genie lub też za albinizm odpowiadać mogą mutacje różnych genów zaangażowanych w proces

melanogenezy. Badania nad depigmentacją ciała wykazały istnienie w populacjach ślepeca jaskiniowego wszystkich tych sytuacji, co oznacza, że albinizm wyewoluował niezależnie u różnych populacji podziemnych. Jest to kolejny po badaniach degeneracji oczu dowód na złożoną i ciekawą historię ewolucji tych ryb. Niektórzy hodowcy donoszą o dalszym przebiegu ewolucji ubarwienia u ślepców jaskiniowych, gdyż po wieloletniej hodowli kolejnych pokoleń w akwariach, zauważono powolną zmianę barwy ciała z cielistej na srebrzysto-żółtą.

Kolejnym genem, który jest obecnie intensywnie badany u ślepców meksykańskich jest gen oznaczony skrótem *Oca2*. Chociaż dokładna funkcja tego genu nie jest jeszcze poznana, to wiadomo, że mutacje w tym genie odpowiedzialne są m.in. za jeden z typów albinizmu u człowieka, myszy i ryżówki azjatyckiej. Pomiedzy populacjami jaskiniowymi i ich nadziemnymi protoplastami wykazano liczne różnice w sekwencji genu *Oca2*. Na podstawie wyników uzyskanych z analiz sekwencji nukleotydowej tego genu stwierdzono, że nawet w tej samej jaskini bytują osobniki cechujące się odmiennymi wariantami uszkodzenia tego genu. Jest to kolejny dowód na niezależne mutacje w tym samym genie, prowadzące w efekcie do tego samego fenotypu i analogicznej ewolucji w różnych populacjach.

Ślepiec jaskiniowy to niezmiernie ciekawa ryba, która kolorystyką nie może konkurować z większością gatunków ryb powszechnie hodowanych w akwariach, jednak przykuwa uwagę ciekawą budową oraz swoją wyjątkowością. Ze względu na niepowtarzalny charakter zmian ewolucyjnych i genetycznych w obrębie tego gatunku, ryby te są niezwykle intensywnie badane przy zastosowaniu najnowocześniejszych technik analitycznych. Badania nad utratą wzroku i pigmentacji stawiają ten gatunek wśród innych organizmów modelowych w badaniach nad zaburzeniami wzroku i pigmentacji u ludzi. Przykładem tego są badania nad barwnikami wzrokowymi. Dzięki analizom molekularnym wyizolowano geny warunkujące czerwone i zielone barwniki wzrokowe. Uzyskane wyniki badań wskazują na fakt, że zarówno człowiek jak i ślepiec meksykański mają tylko jeden gen warunkujący czerwony barwnik oraz wiele odcinków DNA warunkujących powstawanie zielonego barwnika wzrokowego. Porównanie sekwencji nukleotydowej genów warunkujących pigmenty wzrokowe u ludzi i ryb, pozwoliło stwierdzić jakie zmiany w kolejności nukleotydowej są powodem zmian struktury aminokwasowej białek, co w konsekwencji prowadzi do wrażliwość na inną długość fali świetlnej. Wiadomo m.in., że czerwony pigment wzrokowy rozwinął się dzięki mutacjom genu warunkującego zielony barwnik wzrokowy. Mutacje te doprowadziły do zmiany w kolejności aminokwasów jedynie w kilku kluczowych pozycjach

białek barwnikowych. Choć różnice między zielonym a czerwonym barwnikiem wzrokowym są identyczne u człowieka jak i u ryb, to proces ten przebiegał całkowicie niezależnie.

Literatura:

1. Darwin K.: 1959. Działa wybrane, t. II. O powstaniu gatunków. Przełożył Szymon Dickstein i Józef Nusbaum. PWRiL, Warszawa.
2. Dawkins R.: 1994. Ślepy zegarmistrz. Czyli jak ewolucja dowodzi, że świat nie został zaplanowany. PIW.
3. Jeffrey W.R., Martasian D.P.: 1998. Evolution of eye regression in the cavefish *Astyanax*: apoptosis and the Pax-6 gene. *American Zoologist* 38: 685-696.
4. Jeffrey W.R.: 2001. Cavefish as a Model System in Evolutionary Developmental Biology *Developmental Biology* 231, 1–12
5. Genetic analysis of cavefish reveals molecular convergence in the evolution of albinism. *Nature Genetics* 38: 107-111.
6. Strecker U., Bernatchez L., Wilkens H.: 2003. Genetic divergence between cave and surface populations of *Astyanax* in Mexico (Characidae, Teleostei). *Molecular Ecology*, 12: 699-710.
7. Yokoyama R., Yokoyama S.: 1990. Convergent evolution of the red- and green-like visual pigment genes in fish, *Astyanax fasciatus*, and human. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol. 87, December, pp. 9315-9318.
8. Wilkins H.: 1988. Evolution and genetics of *Astyanax fasciatus*. *Evolutionary Biology* 23:271-367.

