

บทที่ 5

กระบวนการวิวัฒนาการและผลของการวิวัฒนาการ

(ชั่วโมงบรรยายที่ 11 - 12)

จุดประสงค์การเรียนรู้ นักศึกษาสามารถ

1. อธิบายกลไกของการคัดเลือกโดยธรรมชาติได้
2. ระบุชนิด และอธิบายผลลัพธ์ของการคัดเลือกโดยธรรมชาติได้
3. อธิบาย trade-off และยกตัวอย่างได้

การที่จะรู้ว่าลักษณะของพืช (Trait) ใดที่ถูกกำหนดโดยการคัดเลือกโดยธรรมชาติ (natural selection) เป็นเรื่องที่ซับซ้อน การคัดเลือกโดยธรรมชาติ เป็นกระบวนการหลัก แต่ทั้งนี้อาจมีกระบวนการอื่นที่ส่งผลในการที่พืชมีลักษณะนั้น ๆ เช่นกัน บางลักษณะเป็นลักษณะที่สืบทอดมาและคล้ายคลึงกันในกลุ่มชนิดพืชที่ใกล้เคียงกัน

วิวัฒนาการ (evolution)

1. วิวัฒนาการ คือ การเปลี่ยนแปลงความถี่ของยีนในประชากร (Allele frequency)
2. กลไก (mechanisms of change) ที่ทำให้เกิดเปลี่ยนแปลงของความถี่ยีน คือ
 - 2.1 การกลายพันธุ์ (mutation) การเปลี่ยนแปลงโดยยีนตำแหน่งใดตำแหน่งหนึ่งเปลี่ยนแปลงไป

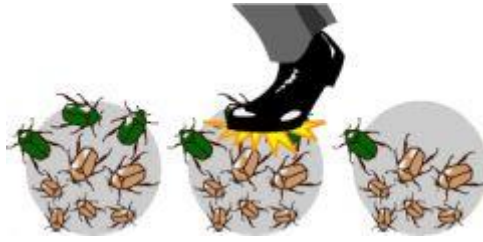


ภาพที่ 5.1 แสดงการเกิดกลายพันธุ์ รุ่นพ่อแม่เป็นสีเขียว อาจให้ลูกที่เหลืองเพราะการกลายพันธุ์

(ที่มา: University of California Museum of Paleontology

<http://evolution.berkeley.edu>)

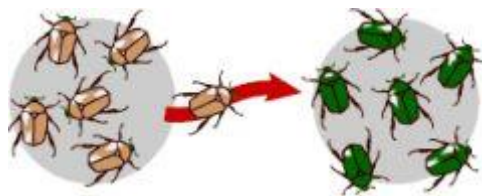
2.2 ความไม่แน่นอนทางพันธุกรรม (genetic drift) มีเหตุการณ์ที่ส่งผลต่อการหายไปของยีนบางลักษณะ เช่น ภัยธรรมชาติ โอกาสของความบังเอิญ เป็นต้น ส่งผลต่อความถี่ของยีนที่มีในประชากร และส่งผลต่อไปในรุ่นลูก ตัวอย่างหนึ่งของ genetic drift เช่น เกิดการสูญเสียประชากรแบบสุ่ม ทำให้ประชากรน้อยลงรวดเร็ว และความถี่ยีนเปลี่ยนแปลงไป การเกิดลักษณะนี้ เรียกว่า Bottleneck effect



ภาพที่ 5.2 แสดง genetic drift รุ่นพ่อแม่มีทั้งสีเขียวและเหลืองอาจมีเหตุการณ์ที่ทำให้ยีนสีเขียวหายไปจากประชากรอย่างกะทันหันทำให้เหลือประชากรที่มีสีเขียวน้อยเมื่อเทียบกับตัวที่มีสีเหลือง ดังนั้น ความถี่ยีนสีเหลืองในประชากรนี้เพิ่มขึ้น

(ที่มา: University of California Museum of Paleontology <http://evolution.berkeley.edu>)

2.3 การอพยพ (migration, gene flow) การอพยพเข้าหรือออกจากประชากรของ individuals



ภาพที่ 5.3 การอพยพเข้าของแมลงสีเหลืองมาในประชากรที่มีสีเขียว ทำให้มีความถี่ยีนสีเหลืองมากขึ้น

(ที่มา: University of California Museum of Paleontology <http://evolution.berkeley.edu>)

2.4 การคัดเลือกโดยธรรมชาติ (natural selection) ลักษณะใดลักษณะหนึ่งในประชากรมีอัตรา การอยู่รอดจากปัจจัยธรรมชาติ เช่น การถูกล่า การทนต่อสภาพแวดล้อมที่เลวร้าย เป็นต้น ก็จะสามารถ อยู่รอด และถ่ายทอดยีนต่อไปยังรุ่นลูกได้



ภาพที่ 5.4 แมลงสีเขียวมีโอกาสถูกกินได้ง่าย ทำให้หายไป และความถี่ของยีนสีเขียวจะลดลงในรุ่นต่อไป

(ที่มา: University of California Museum of Paleontology <http://evolution.berkeley.edu>)

การคัดเลือกโดยธรรมชาติ (natural selection)

การคัดเลือกโดยธรรมชาติเกิดขึ้นกับสิ่งมีชีวิตแต่ละตัว แต่ส่งผลถึงทั้งประชากร โดยการคัดเลือกโดยธรรมชาติจะเกิดขึ้นได้ ต้องมีองค์ประกอบดังนี้

1. การแปรผันทางลักษณะที่แสดงออก (phenotypic variation) ของสิ่งมีชีวิตแต่ละตัวในประชากร
2. ลักษณะที่แสดงออกทำให้สิ่งมีชีวิตมีโอกาสอยู่รอด และออกลูกหลานได้ไม่เท่ากัน (fitness differences among phenotypes)
3. ลักษณะที่แสดงออกอยู่ในยีน และสามารถถ่ายทอดจากรุ่นหนึ่งไปสู่รุ่นหนึ่งได้ (heritability)

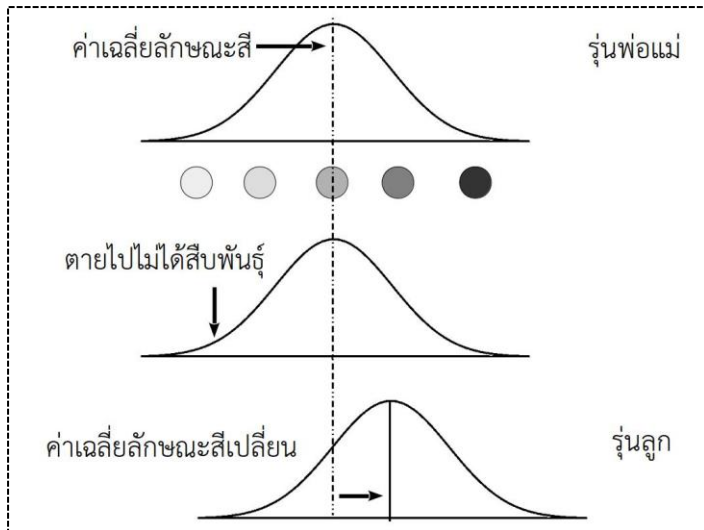
ความสัมพันธ์ของสิ่งมีชีวิตกับสิ่งแวดล้อมมีบทบาทต่อทั้ง 3 องค์ประกอบของการคัดเลือกโดยธรรมชาติ

ประเภทของการคัดเลือกโดยธรรมชาติ

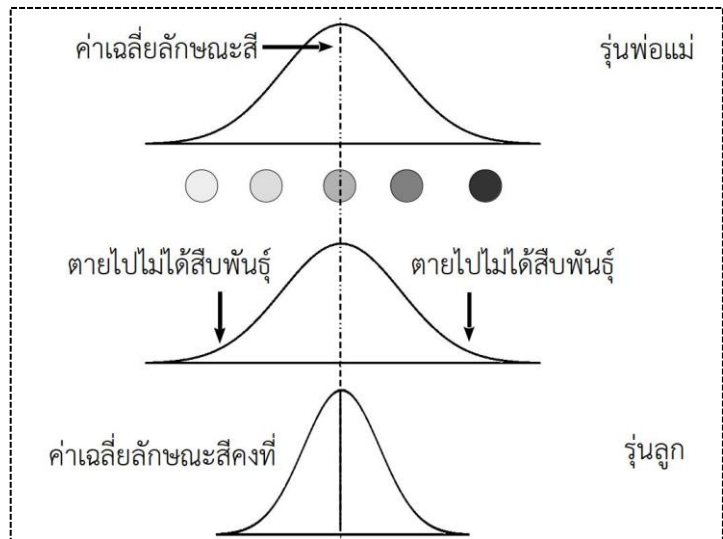
สามารถแบ่งออกตามความสัมพันธ์ระหว่างค่าของลักษณะที่แสดงออก (trait value) และโอกาสของการถ่ายทอดยีน (fitness) ได้ 3 ประเภท คือ

1. การคัดเลือกแบบมีทิศทาง (directional selection) ทำให้ค่าเฉลี่ยลักษณะเปลี่ยนแปลงในทางมากขึ้นหรือน้อยลง
2. การคัดเลือกแบบคงที่ (stabilizing selection) ค่าเฉลี่ยของลักษณะเท่าเดิมแต่ความกว้างของการกระจายของค่าลักษณะเปลี่ยนแปลงไป เช่น แคนดง
3. การคัดเลือกแบบแตกแยก (disruptive selection) ค่าเฉลี่ยอาจคงเดิม แต่รูปร่างการกระจายของค่าลักษณะ เปลี่ยนแปลงไป โดยมีค่าลักษณะที่เคยมีน้อยในประชามีเพิ่มขึ้น

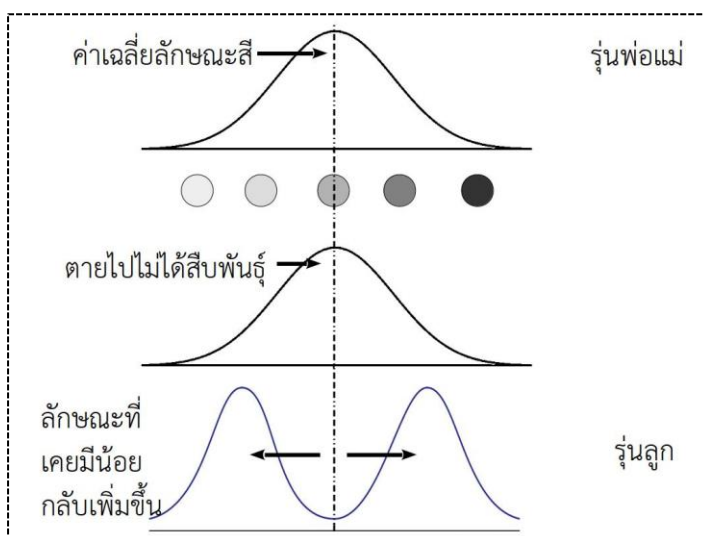
การแบ่งประเภทดังกล่าวแบ่งตามผลลัพธ์ของลักษณะที่เกิดขึ้นในรุ่นต่อไปสามารถอธิบายได้ดังภาพที่ 5.5- 5.7 (ภาพโดย พิมลรัตน์ เทียนสวัสดิ์)



ภาพที่ 5.5 การคัดเลือกแบบมีทิศทาง Directional selection



ภาพที่ 5.6 การคัดเลือกแบบคงที่ Stabilizing selection



ภาพที่ 5.7 การคัดเลือกแบบแตกแยก Disruptive selection

Correlation selection

นอกจากนั้นแล้วหากเป็นการคัดเลือกของลักษณะที่สัมพันธ์กัน การคัดเลือกที่เกิดขึ้นกับลักษณะหนึ่งก็จะมีผลเกี่ยวข้องกับลักษณะอีกลักษณะหนึ่งด้วย เรียกการคัดเลือกลักษณะนี้ว่า การคัดเลือกที่สัมพันธ์กัน (correlation selection) ตัวอย่างเช่น

การคัดเลือกแบบคงที่ของ water use efficiency กับ การคัดเลือกแบบมีทิศทางของลักษณะใบที่เล็กลง ใน *Cakile edentula* var. *lacustris* (Brassicaceae) (ภาพที่ 5.8) การศึกษานี้ทดลองปลูกพืชในพื้นที่ 2 ลักษณะ คือ พื้นที่แห้งแล้ง และพื้นที่ที่มีน้ำเพียงพอ จากนั้นวัดค่าลักษณะของ ขนาดใบ และวัดปริมาณน้ำที่สูญเสียไปต่อคาร์บอนที่ได้จากการสังเคราะห์แสง (บ่งบอก water use efficiency) การศึกษาพบว่า การคัดเลือกลักษณะของขนาดใบกับ water use efficiency เป็นการคัดเลือกที่สัมพันธ์กันในเชิงบวก และเป็นลักษณะการปรับตัวของพืช ในแหล่งที่อยู่อาศัยที่แห้งแล้ง ลักษณะใบที่เหมาะสม (optimum leaf size) มีขนาดใหญ่กว่าพืชที่มี water use efficiency สูง แต่ในพื้นที่ที่มีน้ำเพียงพอ ไม่มี การคัดเลือกของขนาดใบและ water use efficiency



ภาพที่ 5.8 *Cakile edentula*

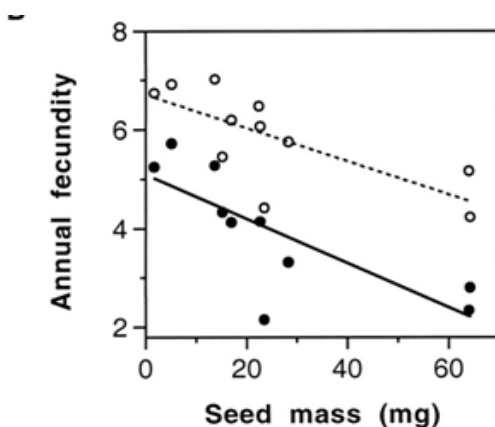
แนวความคิดเรื่อง Trade-off

ลักษณะต่าง ๆ และความสามารถในการเจริญเติบโตของพืช ถูกจำกัดด้วยปริมาณทรัพยากรที่พืชนำไปใช้ได้ แนวคิดของ trade-off แสดงให้เห็นว่า สิ่งมีชีวิตไม่สามารถมีลักษณะที่ดีที่สุดในทุกกรณี หรือ ภาษาไทยเรียกได้ว่า ได้อย่างเสียอย่าง

ตัวอย่าง Trade-off ที่สำคัญในพืช เช่น

1. ขนาดเมล็ด และจำนวนเมล็ดที่ต้นพืชสามารถผลิตได้ (Seed size vs seed number trade-off) พืชที่ผลิตเมล็ดขนาดเล็ก มักผลิตจำนวนมาก ตรงข้ามกับ พืชที่ผลิตเมล็ดขนาดใหญ่ มักผลิตจำนวนน้อย (ภาพที่ 5.9)

2. การผลิตจำนวนเมล็ดมากกับความสามารถในการทนต่อสภาพแวดล้อม (Tolerance-fecundity trade-off) (Muller-Landau 2010) เกี่ยวข้องกับเรื่องเมล็ดเช่นกัน ต้นกล้าที่เล็กจากเมล็ดที่มีขนาดเล็กไม่ทนต่อสภาพแวดล้อมที่เลวร้าย (stress environments) แต่เมล็ดเล็กสามารถถูกแพร่กระจายไปได้ง่ายกว่า ในพื้นที่ที่สภาพแวดล้อมไม่เลวร้าย เมล็ดเล็กมีโอกาสรอดได้ดี แต่ในที่ที่สภาพแวดล้อมที่เลวร้ายเมล็ดใหญ่รอดได้ดีกว่า



ภาพที่ 5.9 Trade-off ระหว่างขนาดกับจำนวนเมล็ดในจิ้งนัส *Macaranga* บนเกาะบอร์เนียว (ที่มา: Davies and Ashton 1999)

ความเข้าใจที่คลาดเคลื่อนเกี่ยวกับวิวัฒนาการ

บางครั้งคำว่า วิวัฒนาการ ทำให้เกิดความเข้าใจไปว่า ทำให้เกิดสิ่งที่ก้าวหน้าขึ้นเรื่อย ๆ (progressive) เป็นเหมือนบันไดที่ทำให้เกิดความก้าวหน้าในลักษณะสิ่งมีชีวิต (advance) แต่ในความเป็นจริงแล้ว ผลของวิวัฒนาการอยู่ในรูปของต้นไม้ phylogenetic tree มนุษย์เราเป็นเหมือนใบไม้หนึ่งของต้นไม้

วิวัฒนาการของพืช

เราศึกษาวิวัฒนาการได้อย่างไร

1. การศึกษาจากหลักฐานฟอสซิล (fossil)

ฟอสซิลเป็นแหล่งตัวอย่างสำคัญการศึกษาวิวัฒนาการ ชิ้นส่วนของพืชถูกทับถมไว้ในชั้นหิน หากสามารถระบุอายุของหินนั้นได้ ก็จะเป็นตัวบ่งชี้ได้ว่าชิ้นส่วนพืชนั้นมีอายุเท่าใด และโยงไปสู่การศึกษา ลักษณะของชิ้นส่วนนั้น

ชิ้นส่วนพืชที่เก่าแก่ที่สุดที่พบคือ สปอร์ในหินที่มาจากช่วงกลางของยุค Ordovician ประมาณ 475 ล้านปีที่ผ่านมามีหินนี้ขุดพบในประเทศโอมาน จากการศึกษาโครงสร้าง (ultrastructure) คาดว่า

สัมพันธ์กับ liverwort หลักฐานนี้ยืนยันว่า กลุ่มสิ่งมีชีวิตที่สร้าง spore จำนวนมากใน sporangia พวก liverwort เป็นพืชกลุ่มต้นของสายวิวัฒนาการพืชบก (ภาพที่ 1)

ลักษณะการปรับตัวสำคัญของพืชบกในยุคเริ่ม คือ

1. มีสารเคลือบ (waxy coat) รักษาความชื้น

2. มีปากใบ (stomata) ควบคุมการแลกเปลี่ยนก๊าซ และการสูญเสียน้ำ

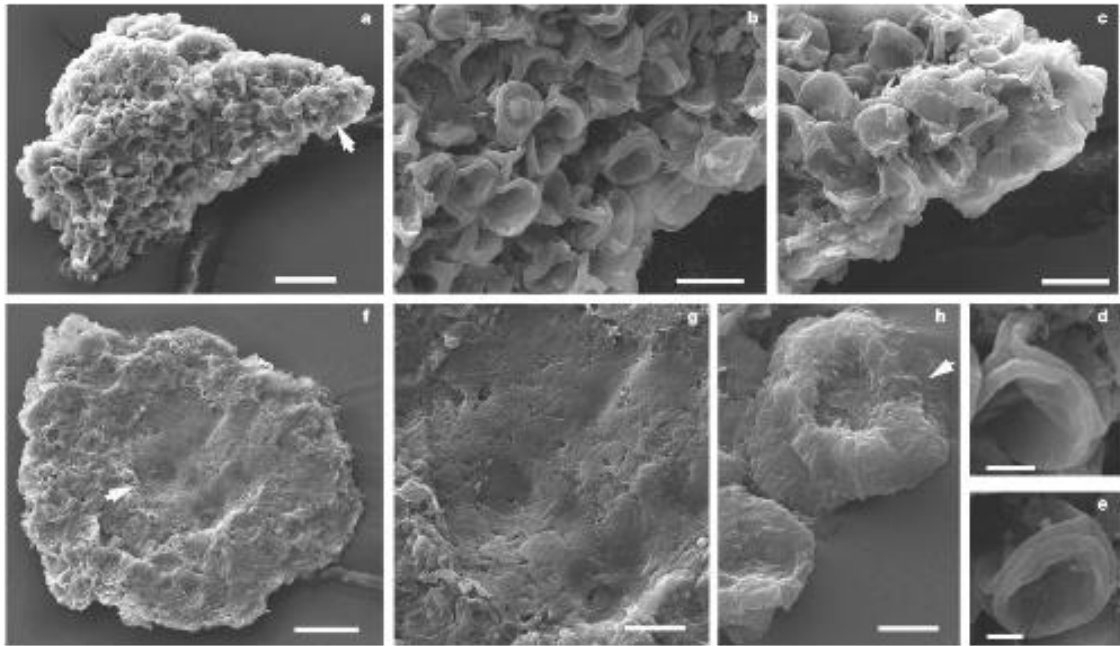
2. การใช้ลำดับ DNA และ RNA

การศึกษาลำดับยีน มีทั้งการทำใน ribosome และ chloroplast ของพืช ในปี ค.ศ. 1995 จากการเทียบลำดับยีน (gene sequence) ของ 18S ribosomal RNA ของสาหร่ายสีเขียวหลายชนิด (Charophyceae) และ bryophyte แล้วนำมาหาความสัมพันธ์ สร้าง phylogenetic tree พบว่า สาหร่ายสีเขียวอยู่ในกิ่ง Order Charales (Family Charophyceae) หรือชื่อสามัญว่า stoneworts (ภาพที่ 5.10) แยกออกมาก่อนสาหร่ายสีเขียว Order อื่น ถือได้ว่าเป็น จุดเชื่อมทางวิวัฒนาการของ สาหร่ายกับพืชบก



ภาพที่ 5.10 *Chara globularis* (Order Charales)

(ที่มา: <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/c/cf/CharaFragilis.jpg/1200px-CharaFragilis.jpg>)



ภาพที่ 5.11 a. Sporangium b. ภาพขยายของ spore c. ภาพขยายของ sporangium a. d., e. ภาพขยายแสดง spore tetrads 1 spore f. ตัวอย่างของ sporangium ที่เกือบสมบูรณ์ g. ภาพขยายของ f. แสดงส่วนห่อหุ้ม sporangium h. ส่วนถุงที่ห่อหุ้ม tetrad. Scale ในแต่ละภาพ a. 50 ไมครอน b., c. 20 ไมครอน d., e. 5 ไมครอน f. 75 ไมครอน g. 30 ไมครอน h. 10 ไมครอน

(ที่มา: Wellman et al. 2013)

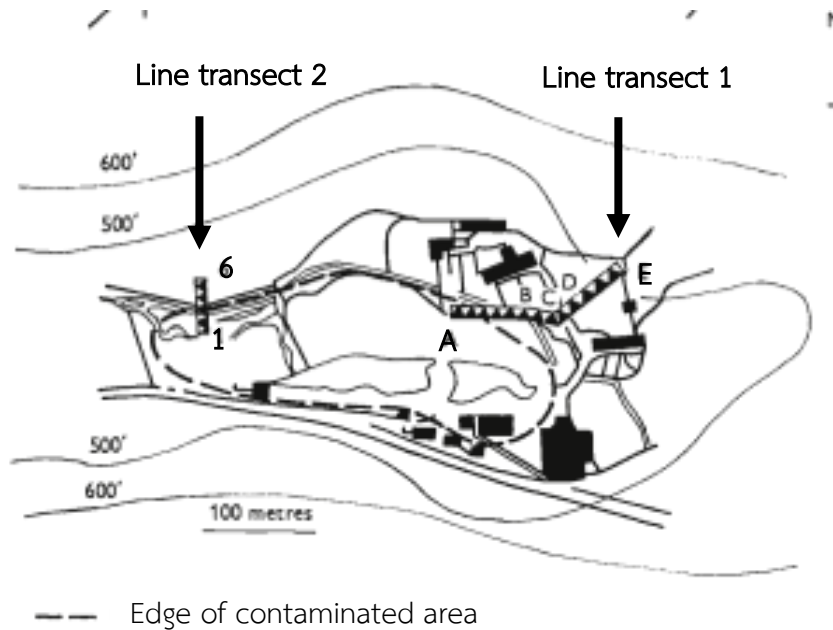
รูปแบบผลลัพธ์ของการคัดเลือกโดยธรรมชาติ (patterns of natural selection)

การคัดเลือกโดยธรรมชาติสามารถให้ผลลัพธ์ใน 3 รูปแบบ คือ

1. สิ่งมีชีวิต (individual) มีความจำเพาะที่ทำให้เจริญเติบโตและอยู่รอด ได้ดี ในสภาพแวดล้อมที่ต่างกัน เช่น ลักษณะที่แสดงออกหนึ่ง phenotype สามารถอยู่รอดได้ดีในพื้นที่ที่แห้งแล้ง ขณะเดียวกัน phenotype อื่น ๆ อยู่รอดได้ดีในที่ชุ่มน้ำ เป็นต้น
2. สิ่งมีชีวิต (individual) มีความยืดหยุ่นในด้านลักษณะที่แสดงออก (phenotypic plasticity) มีลักษณะที่ต่างกันในสภาพแวดล้อมที่ต่างกัน
3. สิ่งมีชีวิต (individual) มีลักษณะกลาง ๆ (intermediate phenotype) ที่ทำให้เจริญเติบโตและอยู่รอดได้ดีในทุกสภาพแวดล้อม (Jack-of-all-trades strategy)

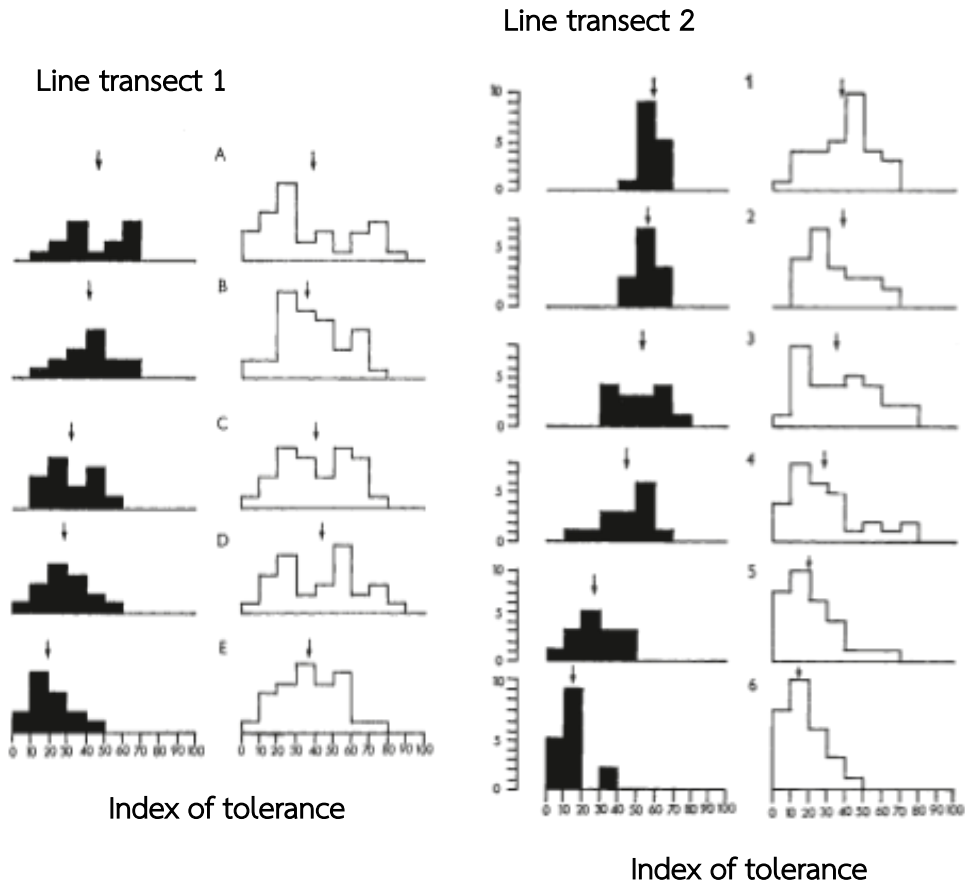
ตัวอย่างวิวัฒนาการในพืช: การทนโลหะหนักในพืช

การศึกษาโดย Bradshaw และคณะ (1960s) ในพื้นที่เหมืองทองแดงและสังกะสีเก่า ในประเทศอังกฤษ พืชที่ศึกษา เป็นหญ้าชนิดหนึ่ง คือ *Agrostis tenuis* มีการวาง line transect ผ่านส่วนเหมืองและนอกส่วนเหมือง (ภาพที่ 5.12) จากนั้นเก็บข้อมูลทางพันธุกรรมของพืช คือ ความสามารถของพืชและเมล็ดในการทนต่อโลหะหนัก (index of tolerance) โดยการวัดการเจริญของรากของพืชและเมล็ดที่เก็บมาปลูกในดินที่ปนเปื้อนโลหะหนัก (McNeily 1966; McNeily and Bradshaw 1967).



ภาพที่ 5.12 พื้นที่ศึกษาของเหมืองในงานของ McNeilly แสดง line transect 1 (ตัวอักษร A-E) และ 2 (ตัวเลข 1-6) เรียกเขตที่มีการปนเปื้อนจากมากไปน้อยในแต่ละ line transect คือ $A > E$ และ $1 > 6$ (ที่มา: McNeilly 1968)

จากการศึกษาพบว่า พืชที่อยู่ในเขตที่ปนเปื้อนโลหะหนัก มีความสามารถในการทนโลหะหนักสูงขึ้น เทียบกับพืชที่อยู่ในพื้นที่ที่ไม่มีการปนเปื้อนโลหะหนัก (ภาพที่ 5.13)



ภาพที่ 5.13 ผลการทดลอง แสดง histogram ของการทนต่อโลหะหนัก การเจริญของรากของพืช (สีดำ) และเมล็ด (สีขาว) จาก 2 line transects (ภาพที่ 5.12) ลูกศรแสดงค่าเฉลี่ยลักษณะการทนต่อโลหะหนัก (ที่มา: McNeilly 1968)

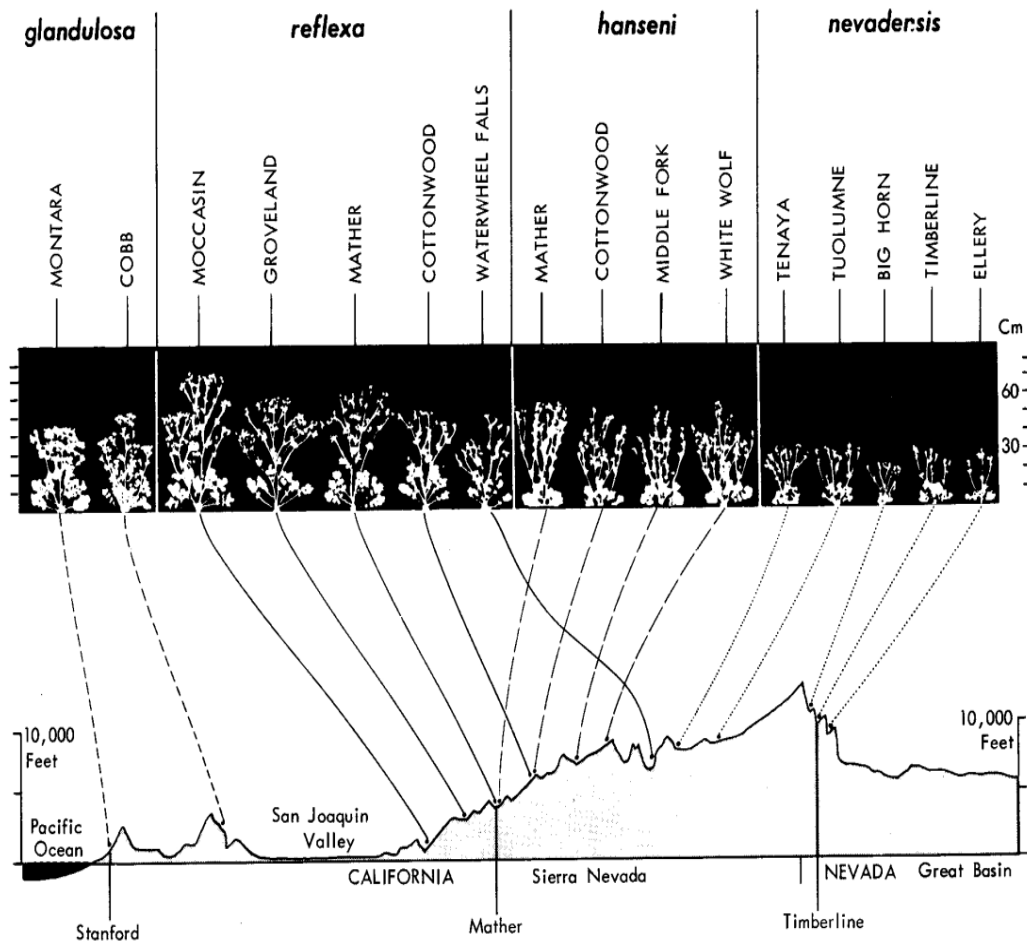
Phenotypic plasticity

ลักษณะที่แสดงออกต่างกันถ้าพืชไปอยู่คนละที่ มีการศึกษาใน *Potentilla glandulosa* (ภาพที่ 5.14) โดยภาพที่ 5.15 แสดงความสูงของพืช *Potentilla glandulosa* ที่วัดจากประชากรที่เจริญอยู่ที่มีความสูงระดับต่าง ๆ ของเทือกเขา Sierra Nevada (1940) พืชที่มาจากแต่ละที่จัดเป็น subspecies ความแตกต่างของลักษณะพืชใน *Potentilla glandulosa* ถือเป็น phenotypic plasticity

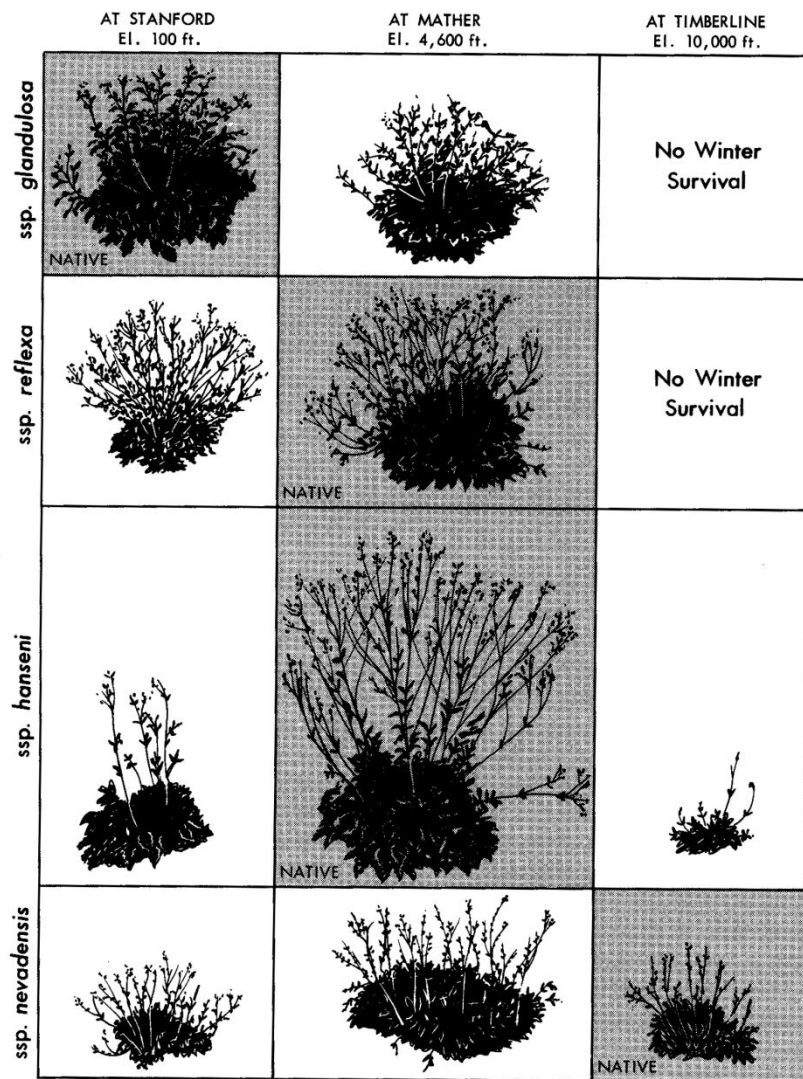


ภาพที่ 5.14 *Potentilla glandulosa*

(ที่มา: <http://science.halleyhosting.com/nature/gorge/5petal/rose/potentilla/glandulosa/nevadensis/nevadensis3e.jpg>)



ภาพที่ 5.15 ลักษณะความสูงของพืช *Potentilla glandulosa* ที่เก็บจากพื้นที่ที่สูงต่างกัน และแสดง Stanford, Mather, Timberline ซึ่งเป็นพื้นที่ที่นำพืชมาปลูกในเรือนเพาะชำ (จากการศึกษาโดย Jens Clausen, David D. Keck, William M. Hiesey (1940))
(ที่มา: <http://sites.biology.duke.edu/rausher/Lec1Ckh1.JPG>)



ภาพที่ 5.16 ผลการศึกษาเมื่อนำพืช *Potentilla glandulosa* จากแหล่งที่อยู่ต่าง ๆ (subspecies)

มาปลูกในเรือนเพาะชำ 3 แห่ง (คอลัมน์) สีเทาแสดงว่าพืชนั้นเป็นพืชท้องถิ่น (จาก

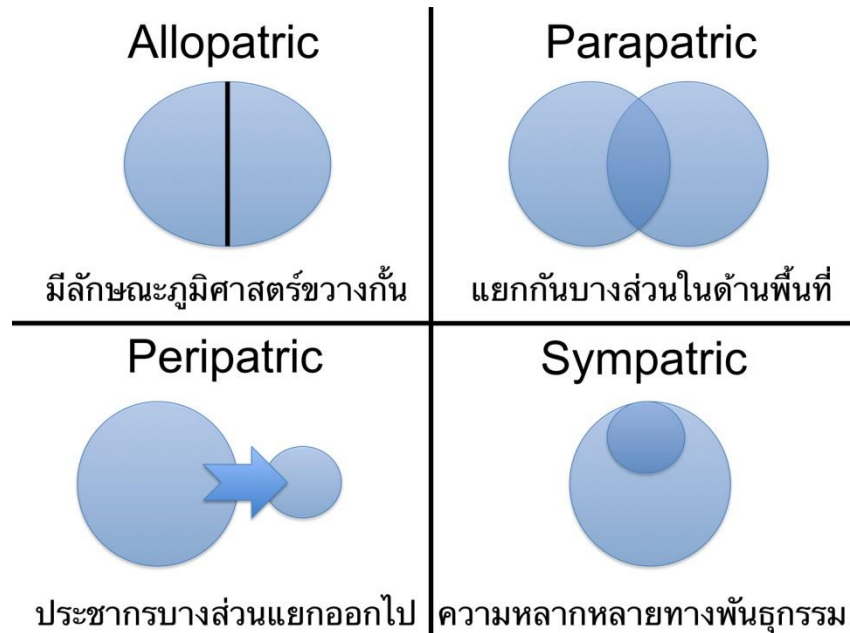
การศึกษา โดย Jens Clausen, David D. Keck, William M. Hiesey (1940))

(ที่มา: <http://sites.biology.duke.edu/rausher/lec1ex2.htm>)

ลักษณะของพืชเป็นผลมาจากลักษณะทางพันธุกรรม และสภาพแวดล้อมที่พืชอาศัยอยู่ อิทธิพลของพันธุกรรมสามารถเปรียบเทียบลักษณะของพืชแต่ละคอลัมน์ เพราะสิ่งแวดล้อมถูกกำหนดให้เหมือนกัน ส่วนอิทธิพลของสิ่งแวดล้อม สามารถดูได้จากเปรียบเทียบลักษณะของพืชแต่ละแถว เพราะมาจากพันธุกรรมเดียวกัน

การเกิดสปีชีส์ใหม่ (speciation)

การเกิดสิ่งมีชีวิตชนิดใหม่ เริ่มต้นด้วยการที่ gene flow ถูกขัดขวาง สามารถเกิดผ่านกระบวนการได้หลายรูปแบบ คือ allopatric, peripatric, parapatric และ sympatric (ภาพที่ 5.17)



ภาพที่ 5.17 รูปแบบการเกิดสิ่งมีชีวิตชนิดใหม่

(ภาพโดย พิมลรัตน์ เทียนสวัสดิ์)

ลักษณะพิเศษอื่นในพืชที่เอื้อต่อการเกิดสปีชีส์ใหม่

1. โพลีพลอยดี (polyploidy)

สำหรับพืชบางชนิด ลักษณะพิเศษที่ทำให้ gene flow ถูกขัดขวาง คือ การที่มีชุดโครโมโซมเพิ่มขึ้นทั้งชุด เช่น ใน *Atriplex canescens* (Amaranthaceae) ที่สามารถพบพืชที่มีโครโมโซม 2 ชุด ($2n$) ไปจนถึง $20n$




2. การผสมข้ามพันธุ์ (hybridization)

พบในพืชมากกว่าในสัตว์ ทำให้ได้ลูกผสมที่มีพันธุกรรมต่างออกไป ถ้าลูกผสมมีโครโมโซม 2 ชุด ก็มีโอกาที่จะไม่เป็นหมัน ตัวอย่างเช่น พืชพวกส้ม *Citrus* spp. ที่มาจากลูกผสมของ 4 ชนิดดั้งเดิม คือ ส้มโอ (*Citrus maxima*) ชิตรอน หรือ มะงั่ว (*Citrus medica* L.) ส้มแป้น หรือ ส้มแมนดาริน (*Citrus reticulata* Blanco) และ ส้มพาเพดา *Citrus* subgenus *Papeda* ลูกผสม เช่น เกรฟฟรุต *Citrus x paradisi* (*C. maxima* x *C. x sinensis*) เป็นต้น

คำถามท้ายบท

1. ผลลัพธ์ของการคัดเลือกโดยธรรมชาติมีกี่ประเภท อะไรบ้าง
2. จากภาพที่ 5.13 นักศึกษาอธิบายกลไกการเกิดการคัดเลือกโดยธรรมชาติได้อย่างไร นักศึกษาสามารถใช้ผลจากกราฟมาประกอบ
3. นักศึกษาสามารถยกตัวอย่าง trade-off ในพืช แบบอื่น ๆ ได้หรือไม่ อะไรบ้าง
4. นักศึกษาคิดว่าการเกิดสปีชีส์ใหม่ในพืชเหมือน หรือต่างจากการเกิดสปีชีส์ใหม่ในสัตว์อย่างไร

วิดีโอ หรือเอกสารข้อมูลเพื่อศึกษาเพิ่มเติม

เรื่อง	URL	QR Code
Understanding Evolution	https://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/evo_01	
Plant evolution (VDO)	https://www.youtube.com/watch?v=lQHo7nlqjsg	
Travel deep inside a leaf (VDO)	https://www.youtube.com/watch?v=pwymX2LxnQs	

บรรณานุกรมท้ายบท

- Clausen, J., Keck, D. D., Hiesey, W. M. 1940. Experimental Studies on the Nature of Species. I. Effect of Varied Environments on Western North American Plants.
- Davies, S., Ashton, P. 1999. Phenology and Fecundity in 11 Sympatric Pioneer Species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. American Journal of Botany 86(12):1786-95.
- Dudley, S. A. 1996. Differing selection on plant physiological traits in response to environmental water availability: A test of adaptive hypotheses. Evolution 50:92-102.
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M., and Fox, G. A. 2006. The ecology of plants, 2nd edn. Sinauer Associates Inc. Sunderland, MA. 574 pp.

- Kranz, H.D., Mikš, D., Siegler, M. Capesius, I., Sensen, C. W., and Huss, V. A. R. 1995. The origin of land plants: Phylogenetic relationships among charophytes, bryophytes, and vascular plants inferred from complete small-subunit ribosomal RNA gene sequences *Journal of Molecular Evolution* 41: 74. doi:10.1007/BF00174043.
- McNeilly, T. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. III *Agrostis tenuis* on a small copper mine. *Heredity* 23:99-108.
- McNeilly, T., and Antonovics, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow. *Heredity* 23: 205-218.
- Muller-Landau, H. C. 2010. The tolerance–fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107 (9): 4242–4247.
- University of California Museum of Paleontology. Understanding Evolution <http://evolution.berkeley.edu>.
- Wellman, C. H., Osterloff, P. L.; Mohiuddin, U. 2003. Fragments of the earliest land plants. *Nature*. 425 (6955): 282–285.