



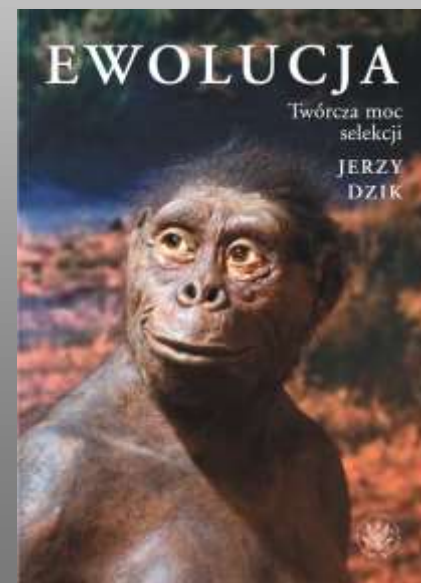
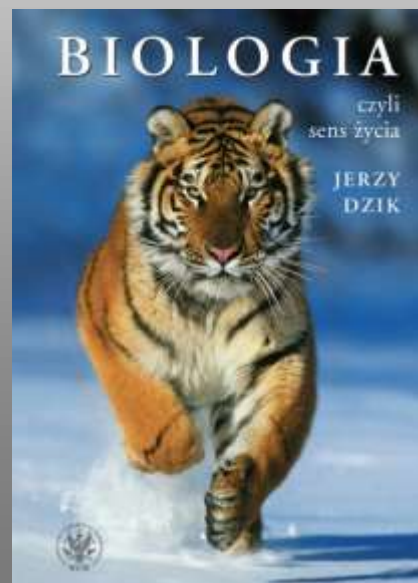
Ewolucja **5.**

PRZEPŁYW INFORMACJI GENETYCZNEJ

Jerzy Dzik

*Instytut Paleobiologii PAN
Instytut Biologii Ewolucyjnej UW*

2022



CENTRALNY DOGMAT

biologii molekularnej



Francis Crick (1916-2004)
1958 *central dogma*

- DNA → białko
- czyli, replikacja + transkrypcja + translacja
- nie ma fizycznej możliwości przekazania informacji fenotypowej do szlaku płciowego

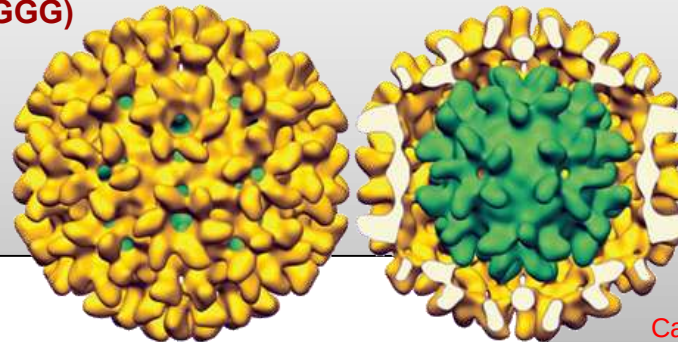
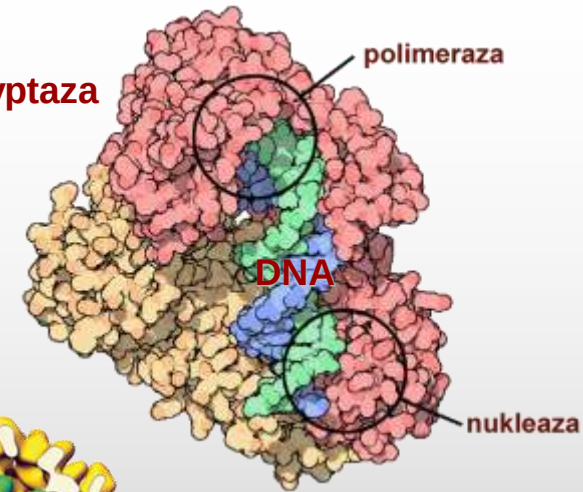
jest jednak możliwość częściowego odwrócenia przepływu genów

RETROWIRUSY

a odwrotna transkryptaza

odwrotną transkryptazą jest też telomeraza:
odnawia końcówki chromosomów po replikacji
(u kręgowców dodaje TTAGGG)

odwrotna transkryptaza



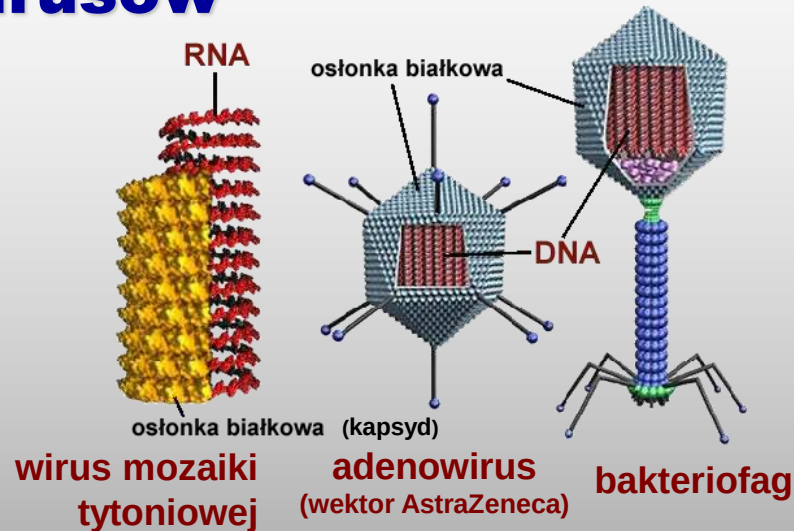
białkowa osłonka
retrowirusa

Cardone et al. (2009)

- RNA → DNA
- pozorne naruszenie centralnego dogmatu
- retrowirusy RNA infekują tylko eukarioty
- odwrotna transkryptaza powstała prawdopodobnie z telomerazy eukariota

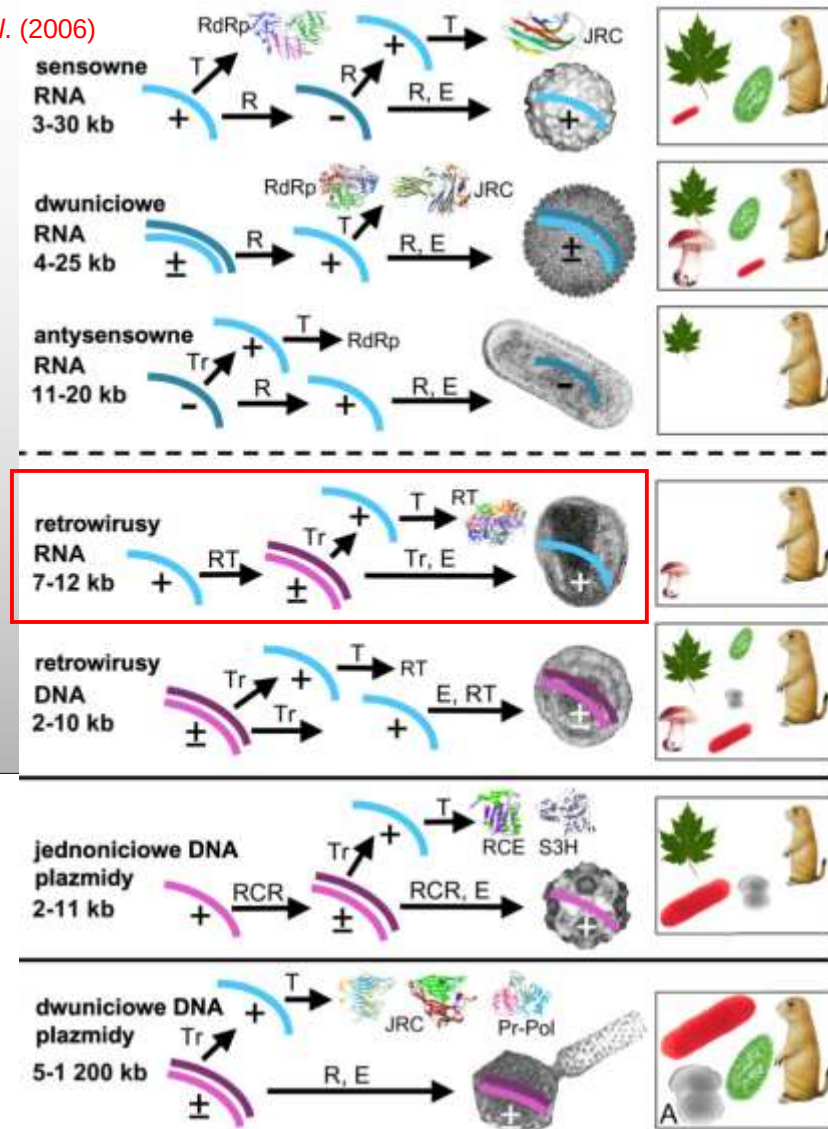
zatem retrowirusy są późne ewolucyjnie

POCHODZENIE wirusów



- polifiletycznie z plazmidów
- kapsyd umożliwia infekcję
- wielkie bakteriofagi morskich sinic mają dwuniciowy DNA

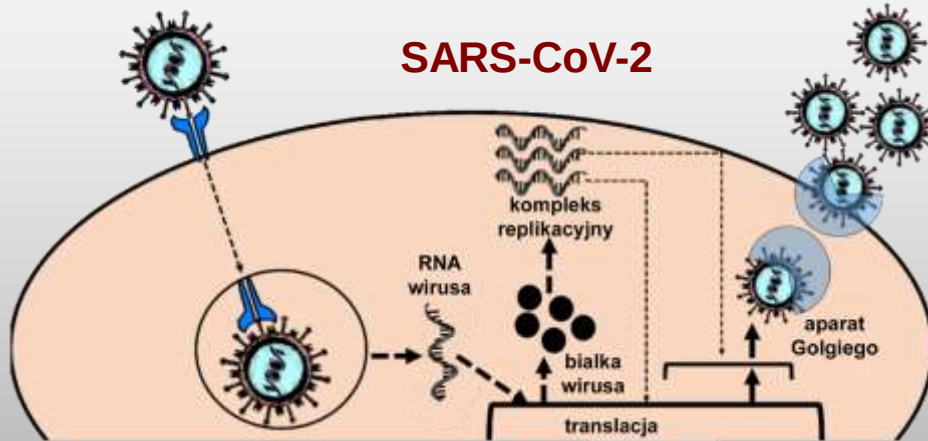
informacja genetyczna może też omijać DNA



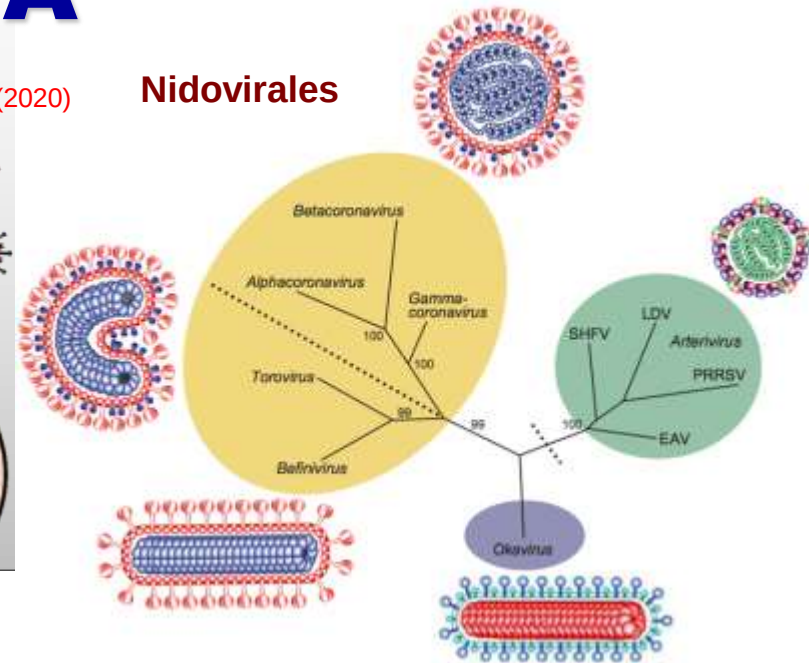
POKREWIEŃSTWA

koronawirusów

Wartecki & Rzymiski (2020)



Nidovirales



- **jednoniciowe wirusy RNA**
- **pochłaniane przez błonę komórkową zmyłoną powinowactwem białek korony do receptorów**
- **nowe wirusy montowane w cytoplazmie dzięki informacji w sensownym RNA wirusa**

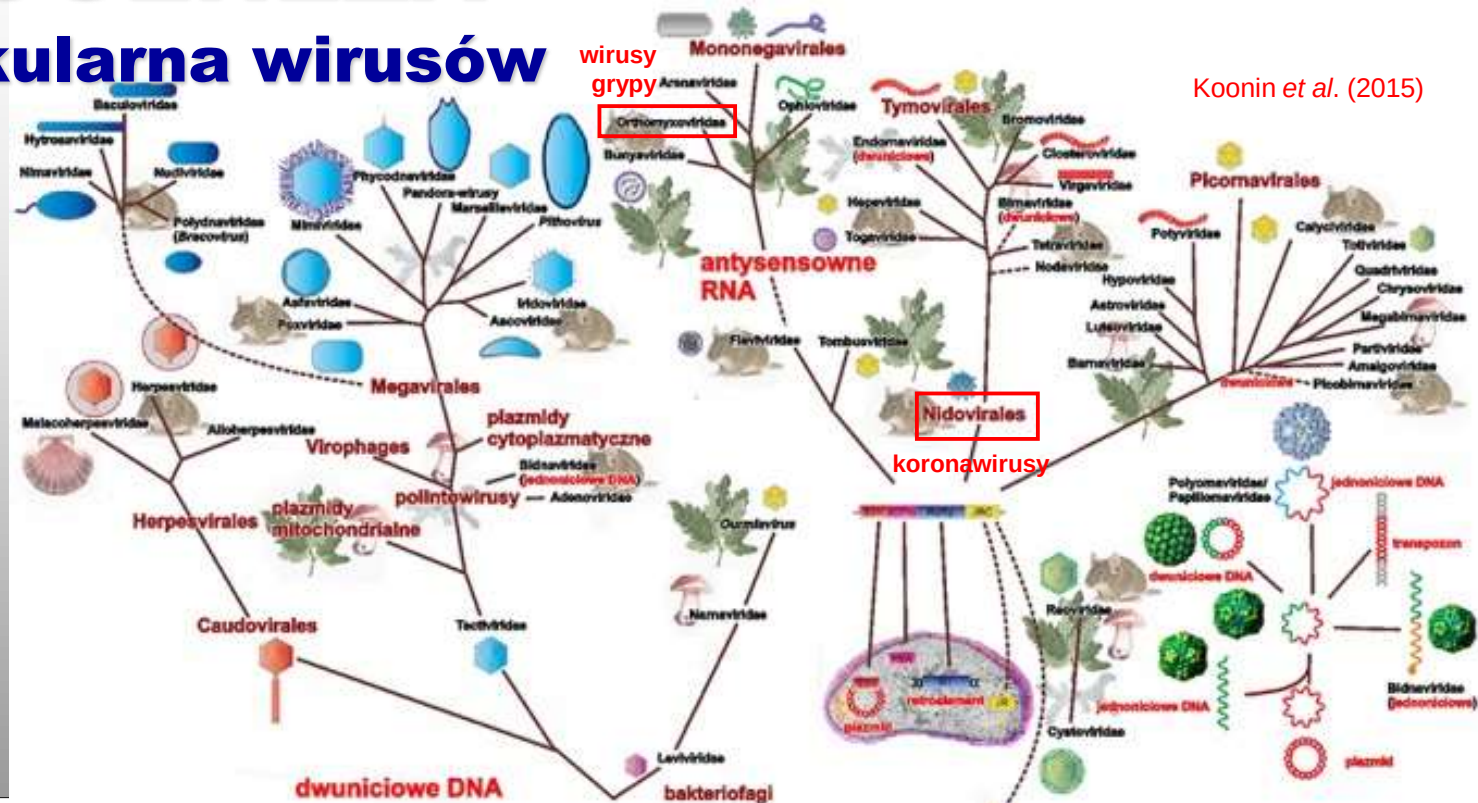
wirusy powstawały niezależnie w trakcie ewolucji różnych żywicieli

FILOGENEZA

molekularna wirusów

polifiletyczność wirusów

Koonin et al. (2015)



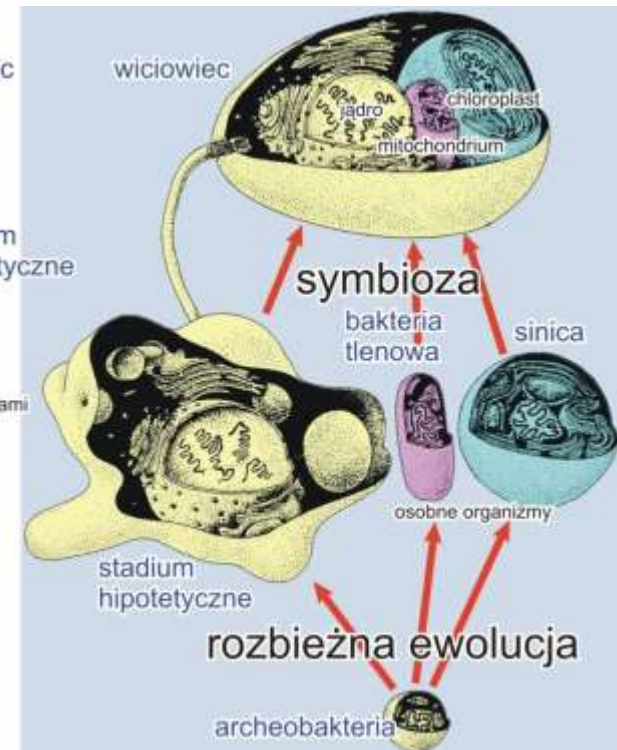
- bakteriofagi pierwotne – z nich część wirusów DNA eukariotów
- wirusy RNA pierwotnie na eukariotach

nie cała informacja dziedziczna eukariotów jest w jądrze komórkowym

DZIEDZICZENIE pozajądrowe



Konstantin S. Merezhkowski (1855-1921)
1909 symbiotyczna teoria pochodzenia
chloroplastów



alternatywne wyjaśnienia autonomii genetycznej

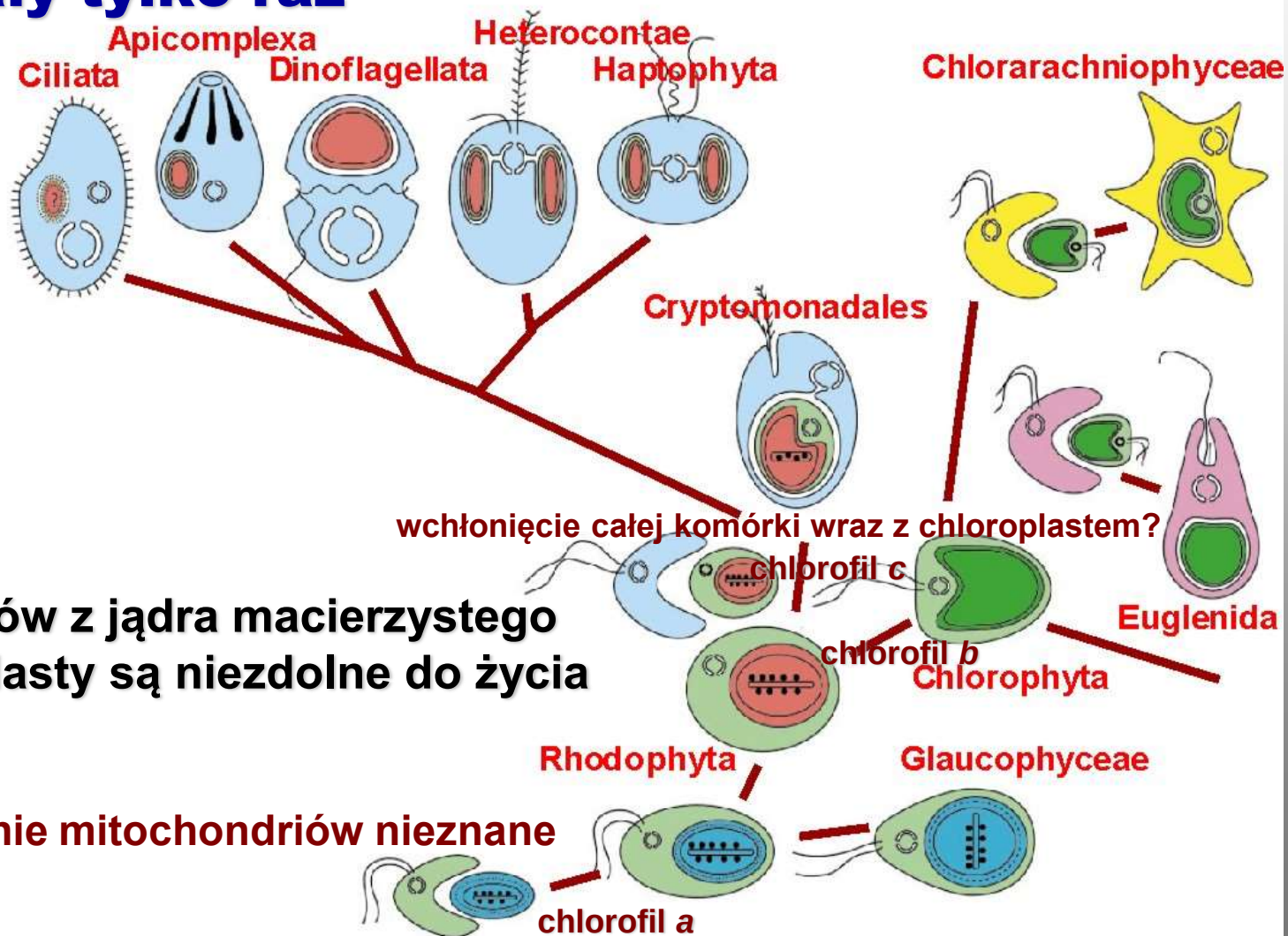
- chloroplasty (i mitochondria) mają koliste (bakteryjne) DNA
- ale liczne geny mitochondriów i chloroplastów są w jądrze
- mogły także powstać przez rozbieżną i nierównomierną ewolucję części genomu wewnątrz jednej komórki

dziś przenoszenie tych organelli między komórkami nie jest możliwe

CHLOROPLASTY

powstały tylko raz

Keeling (2004)



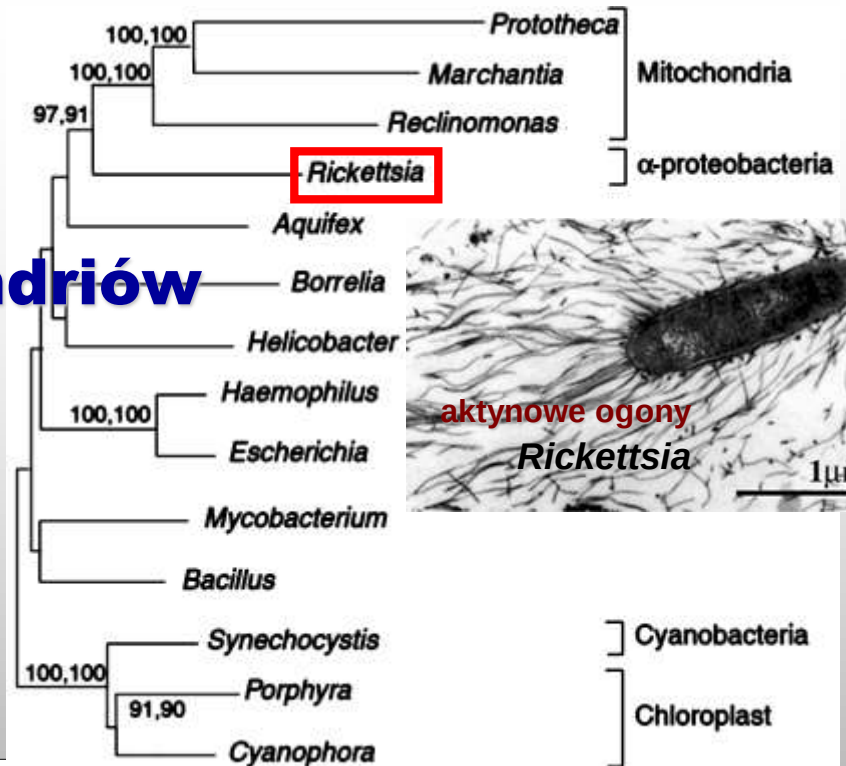
- bez genów z jądra macierzystego chloroplasty są niezdolne do życia

po pochodzenie mitochondriów nieznane

TAJEMNICA

pochożenia mitochondriów

pokrewieństwa molekularne
skrajnego pasożyta
wewnątrzkomórkowego
Rickettsia

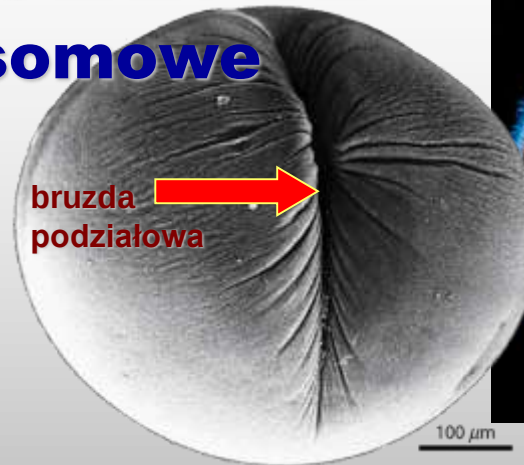


Andersson et al. (1998)

- u drożdży ponad 400 białek mitochondrialnych w jądrze
- α-proteobacteria *Rickettsia* ma 834 geny, w tym cyklu Krebsa
- metabolizuje tylko glicynę; pokrewna mitochondrium?
- ale enzymy cyklu Krebsa w beztlenowej *Bacteroides fragilis*

informacja dziedziczna nie jest zawarta wyłącznie w DNA

DZIEDZICZENIE pozachromosomowe



- błona komórkowa i cysterny wewnętrznych struktur błoniastych
- a także cytoszkielet
- przekazywane między pokoleniami
- u zwierząt i roślin jądro zanika

Warell et al. (2010)



pasożytnicza bakteria
Mycoplasma genitalium
przejmuje błonę od
eukariotycznego gospodarza

w przekazie między pokoleniami może uczestniczyć mRNA

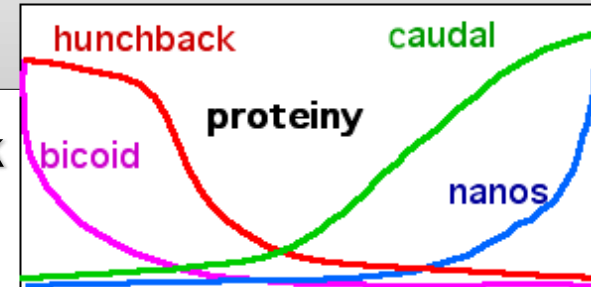
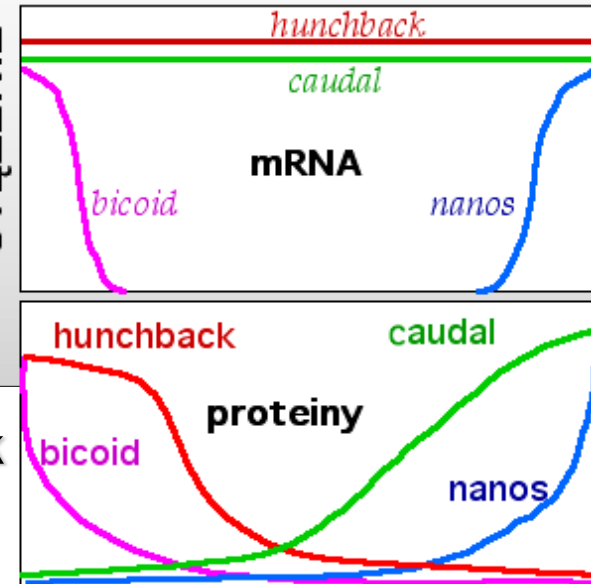
EFEKT matczyny

- replikacja DNA (szybkie podziały komórek embrionu) uniemożliwia transkrypcję
- mRNA matczyne – odziedziczone po jaj
- białkowe czynniki określające położenie osi zarodka są z poprzedniego pokolenia

bicoid
przyszła
głowa



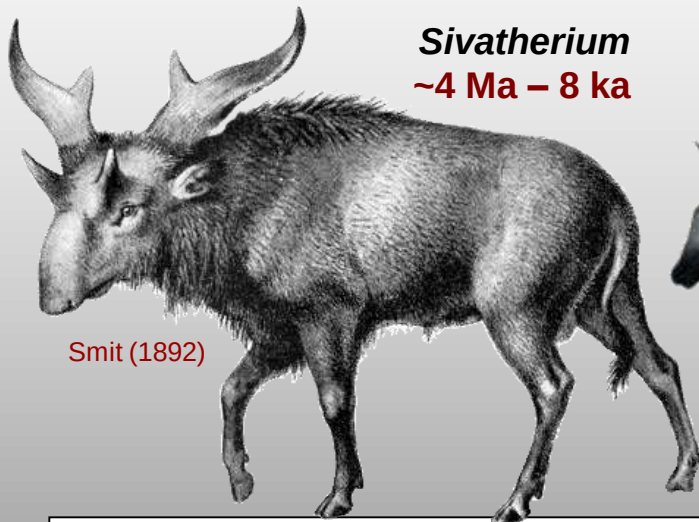
STĘŻENIE



stężenie matczynego mRNA
i kodowanych przezeń białek
w zarodku *Drosophila*

trwałe dziedziczenie pozachromosomowe nie dotyczy cech nabytych

DZIEDZICZENIE cech nabytych



- nie ma sposobu, by udoskonalenia w trakcie życia osobnika przekazać następnym pokoleniom
- eliminowane są jedynie osobniki mniej dostosowane



informacja genetyczna przepływa nie tylko między pokoleniami

Trofim D. Lysenko (1898-1976)

TEORIA EWOLUCJI

niezbędne rozszerzenia

August Weismann (1834-1914)
1890 wyjaśnił sens mejozy



- teoria Darwina nie wyjaśnia istnienia gatunków
- a ewolucja biologiczna nie wymaga horyzontalnego przepływu informacji genetycznej
- to teoria płci wyjaśnia pochodzenie gatunków
- ale odnosi się tylko do części świata żywego

Karl E. von Baer (1792-1876)
1826 odkrycie ssaczego jaja

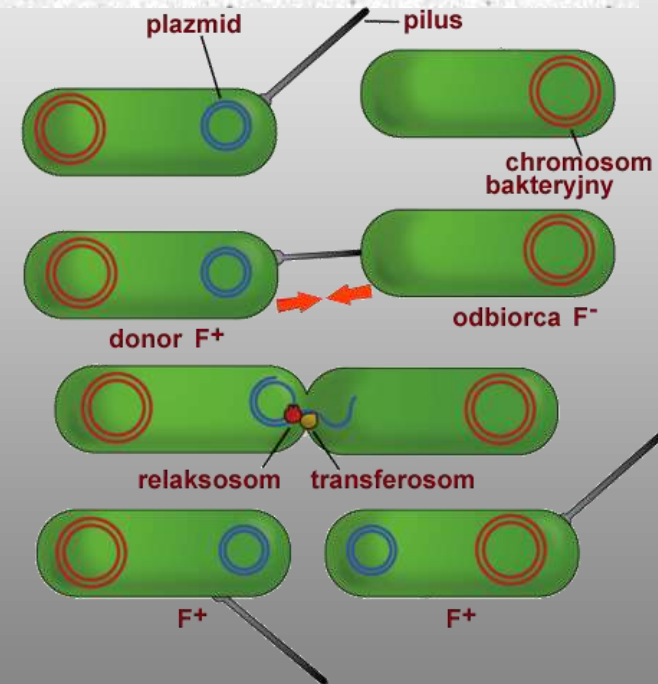
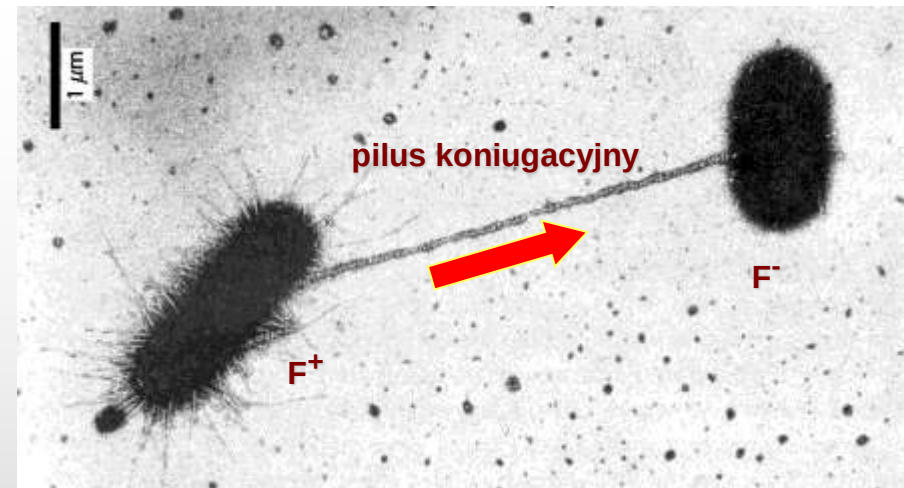


czy bakterii też dotyczy problem zjawiska płci i gatunku?

PILI a plazmidy

niektóre plazmidy wytwarzają toksyny blokowane przez nietrwały czynnik, również zakodowany w plazmidzie

- pili koniugacyjne służą do penetrowania innych bakterii
- są indukowane przez inwazyjne plazmidy (ma je 1/3 bakterii)
- to infekcja a nie proces płciowy



podobnie jak płeć, prowadzi do horyzontalnego przepływu genów

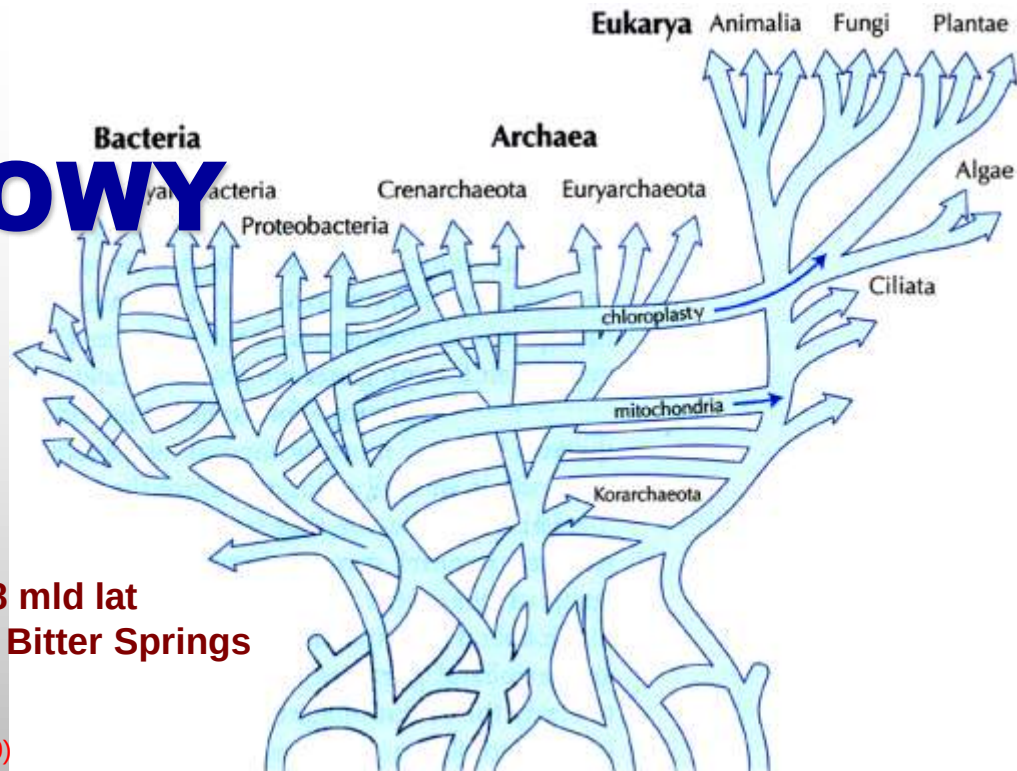
KRZAK RODOWY

zamiast drzewa



sinice 0,8 mld lat
formacja Bitter Springs
Australia

Schopf (1980)



Doolittle (2005)

- horyzontalny przepływ informacji genetycznej u prokariotów uważany jest za istotny czynnik
- ale przez miliardy lat nie doprowadził nawet do zamazania pokrewieństw rodzin sinic

zjawisko płci pogłębiło izolację gałęzi drzewa

TEORIA PŁCI

sens funkcjonalny



Gregor J. Mendel (1822-1884)



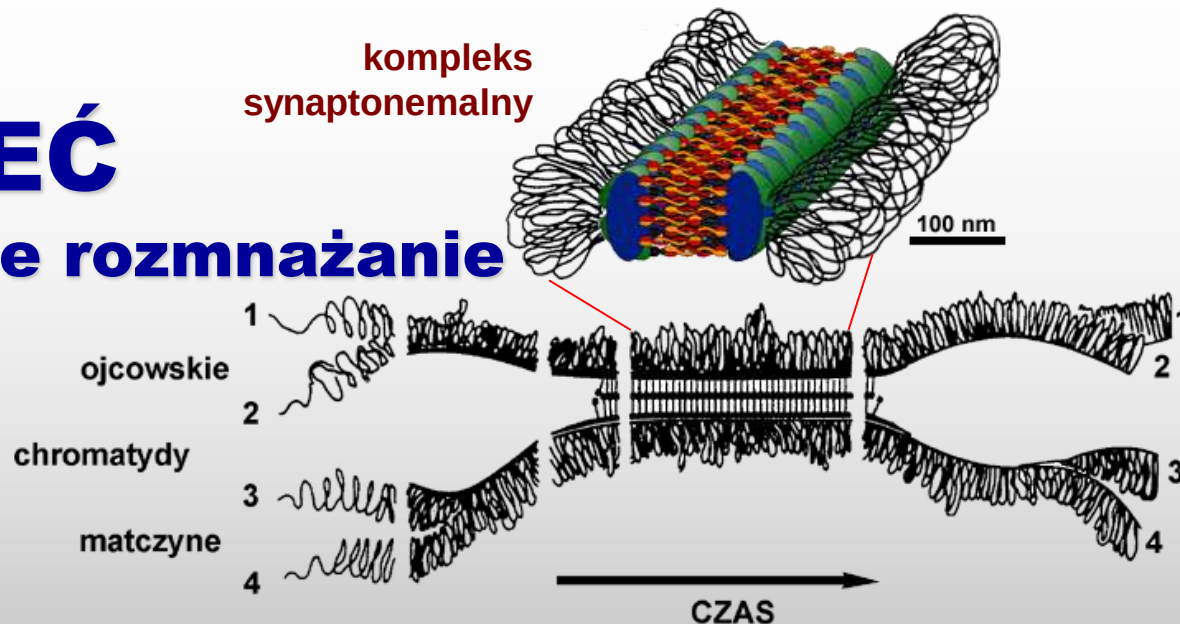
Thomas H. Morgan
(1866-1945)

- **horyzontalny przepływ i rekombinacja informacji genetycznej**
- **zwiększa różnorodność w obrębie genomu**
- **zwiększa szanse przetrwania w niestabilnym i nieprzewidywalnym środowisku**
- **procesy płciowe indukowane nierzadko przez ograniczenia pokarmowe lub stres**

procesy płciowe są kosztowne i nie mają związku z rozmnażaniem

PŁEĆ

to nie rozmnażanie



koniugacja orzęska
Blepharisma
wymiana haploidalnych
micronuclei po mejozie

- do rekombinacji wykorzystywane są enzymy, które u bakterii naprawiają defekty w DNA
- rekombinacja informacji genetycznej dodatkowo zwiększa różnorodność wewnątrz genomu

Thomas H. Morgan (1866-1945)
1911 odkrycie *crossing over*

ubocznym skutkiem płci jest upodobnienie osobników

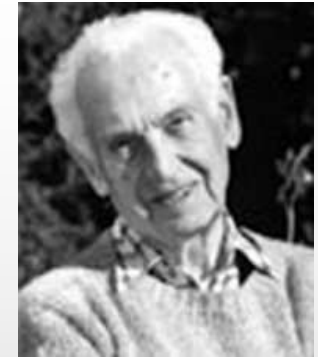


TEORIA GATUNKU

koncepcja



Theodosius Dobzhansky
(1900-1970)



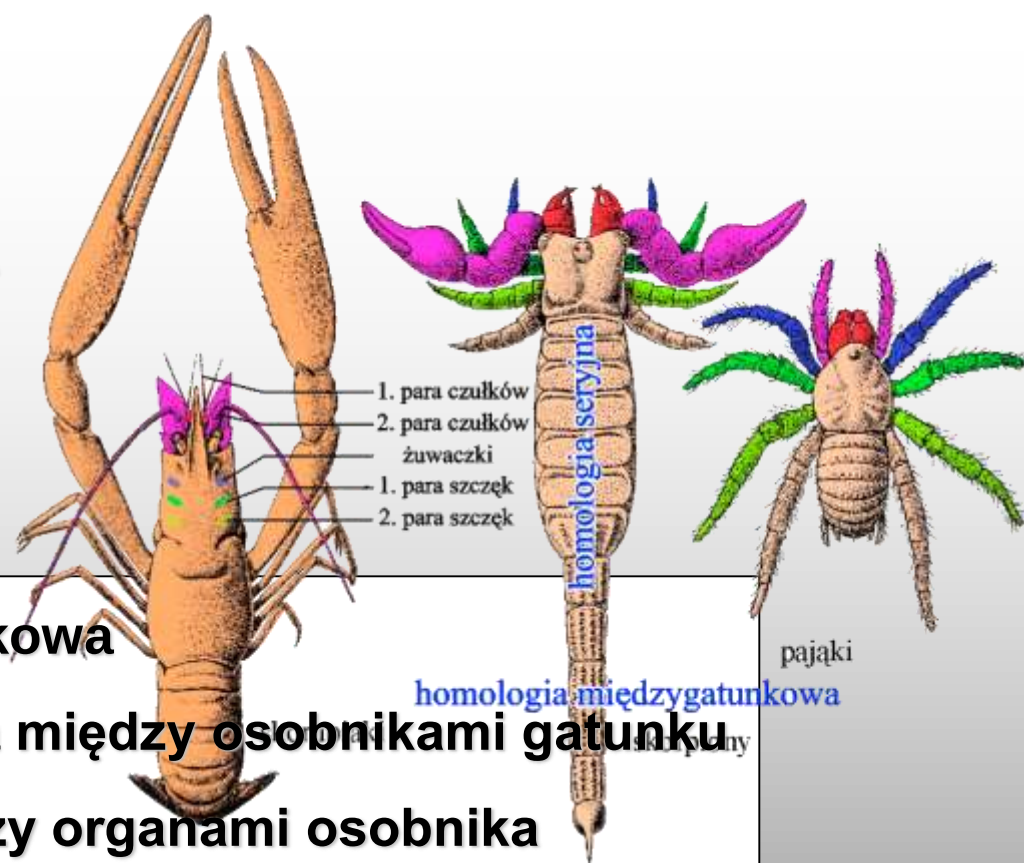
Ernst Mayr (1904-2004)

- **skutek ograniczeń w horyzontalnym przepływie informacji genetycznej organizmów płciowych**
- **gatunek biologiczny to izolowany genetycznie zespół populacji mogących się krzyżować ze sobą**
- **podgatunki potencjalnie mogą się krzyżować, ale oddziela je bariera geograficzna**
- **specjacja jest skutkiem, a nie przyczyną ewolucji**

specjacja oznacza rozbieżną ewolucję fizjologii, anatomii i behawioru

HOMOLOGIA

sens ewolucyjny



- homologia międzygatunkowa
 - homologia polimorficzna między osobnikami gatunku
 - homologia seryjna między organami osobnika
 - homologia ontogenetyczna między stadiami rozwoju
-
- Leigh Van Valen: korespondencja między strukturami czy procesami, która wynika z ciągłości przekazu informacji określającej ich naturę

homologia wynika z hipotez o ewolucji, nie jest od nich niezależna

FILOGENETYKA

metody wnioskowania

podstawowe techniki i ich założenia

- fenetyka – analiza zgodności cech (*neighbour joining*)
 - założenie niejednorodnego tempa ewolucji gatunków i przetrwania do dziś pierwotnych anatomii
-
- kladystyka – analiza rozprzestrzenienia cech (*maximum parsimony*)
 - założenie niejednorodnego tempa ewolucji cech

fenogramy i kladogramy mogą przedstawiać boski plan Natury

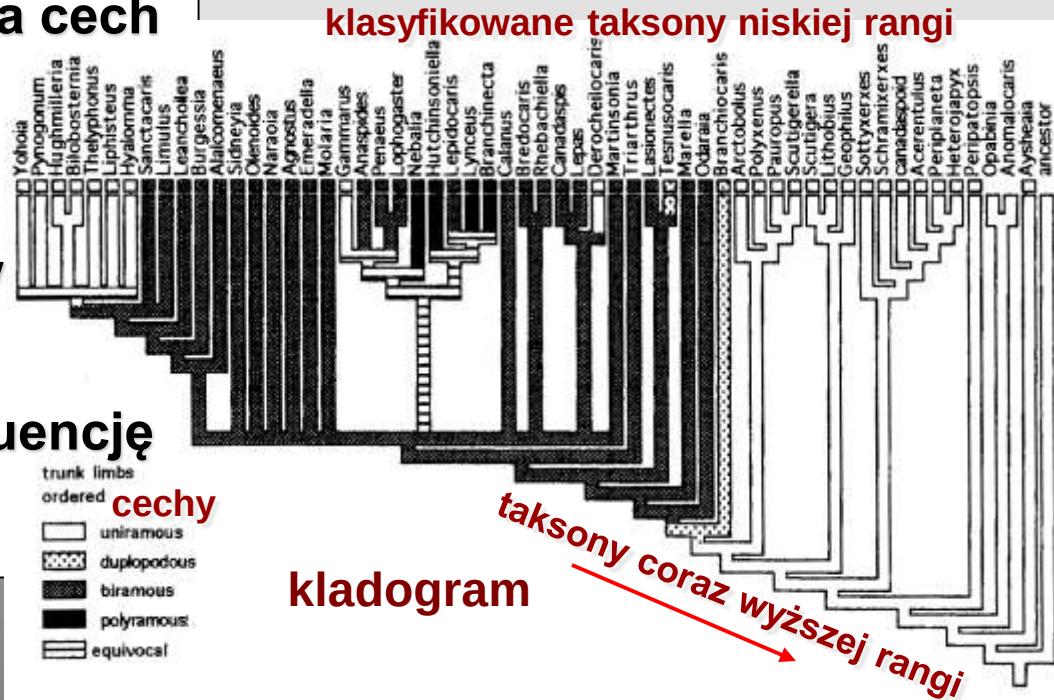
ANALIZA KLADYSTYCZNA

cech morfologicznych



Willi Hennig (1913-1976)

- hierarchia zagnieżdżenia cech
- zwykle założenie równej wartości cech
- podobieństwo do drzew molekularnych
- testowanie przez kongruencję
- ewolucja niekonieczna



użycie parsymonii nie jest testowaniem; kongruencja daje weryfikację

KLADYSTYKA KOMPUTEROWA

filozofia obiektywnej ziarnistości taksonów

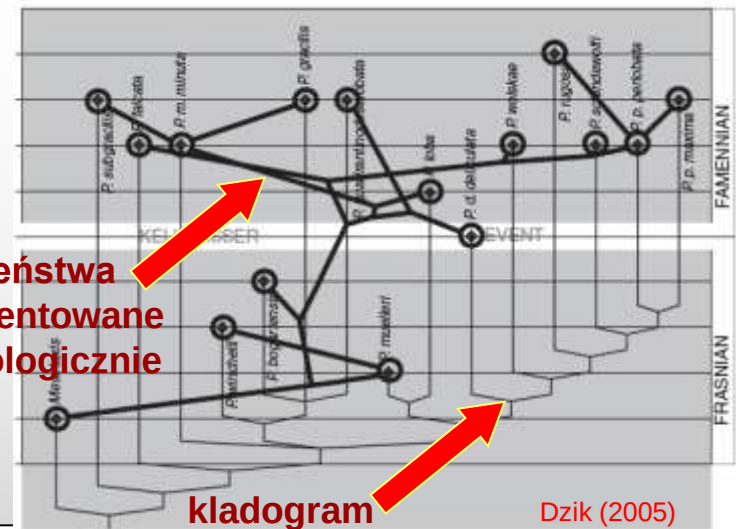
założenia sprzeczne z empirią

- ewolucja jest wyłącznie wynikiem specjacji
- gatunki powstają skokowo
- ewolucja jest zawsze dywergentna (klady siostrzane)
- rewersje i paralelizmy są mało prawdopodobne
- ścisły związek odmienności z dawnością dywergencji

kopalny zapis ewolucji jest z reguły sprzeczny z kladogramami

TESTOWANIE kladogramów

pokrewieństwa
udokumentowane
paleontologicznie



- parsymonia uznana za równoznaczność testowania
- ale testowanie (falsyfikacja) wymaga konfrontacji wydedukowanych skutków procesu (czyli ewolucji) ze stanem rzeczywistym
- trzeba się więc odwołać do paleontologii

w kladystyce systematyka jest ścisłym odwzorowaniem kladogramu

FILOZOFIE

systematyki biologicznej

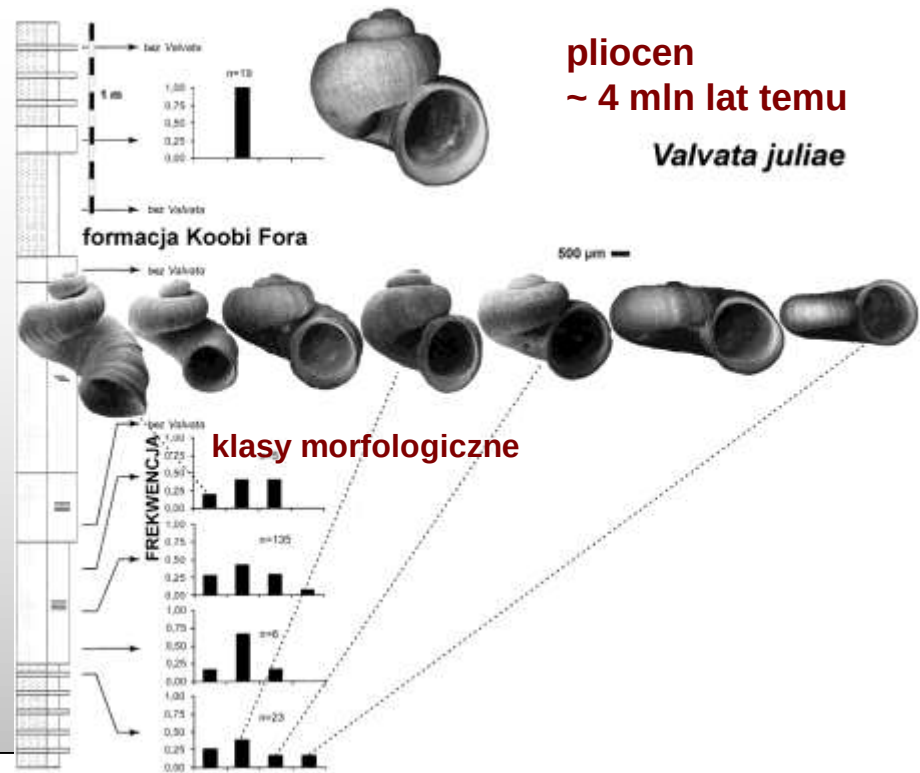
- **system naturalny**: odzwierciedlenie immanentnego porządku w świecie żywym
- **kladystyka**: klasyfikacja jest ścisłym odzwierciedleniem struktury kladogramu
- **systematyka ewolucyjna**: klasyfikacja jest niesprzeczna z przebiegiem ewolucji, konserwatywna i pragmatyczna

elementarnym obiektem klasyfikacji jest gatunek (biologiczny)

ZMIENNOŚĆ wewnątrzgatunkowa

mniejszy nacisk selekcji –
zwiększona zmienność muszelek

- skutkiem krzyżowania (panmiksji) jest gaussowski rozkład zmienności
- ograniczanej przez nacisk selekcyjny
- zmienny i swoisty dla środowiska



Scholz & Glaubrecht (2010)

w praktyce zakłada się ścisły związek genetyki z morfologią

NIEBIOLOGICZNE

konceptje gatunku

- **gatunek morfologiczny**: niesprzeczny z biologicznym jeśli morfologia ściśle odzwierciedla ekspresję genów
- **gatunek genetyczny**: swoistość zróżnicowania DNA w populacji proporcjonalne do czasu trwania jej izolacji
- **gatunek kladystyczny**: kryteria identyczne na wszystkich poziomach hierarchii systematycznej

umożliwia to czysto numeryczne podejście do danych

PHYLOCODE

nomenklatura kladystyczna



jeśli kladogram miałby być drzewem rodowym
wykluczenie jednostek parafiletycznych oznacza
wpływ zdarzeń późniejszych na wcześniejsze!

- nie ma tradycyjnych rang taksonów ani **diagnoz**
- **definicje** taksonów bazują na wskazaniu najniższego rozwidlenia ich kladogramu
- *Phylocode*'owi ma towarzyszyć oficjalny rejestr



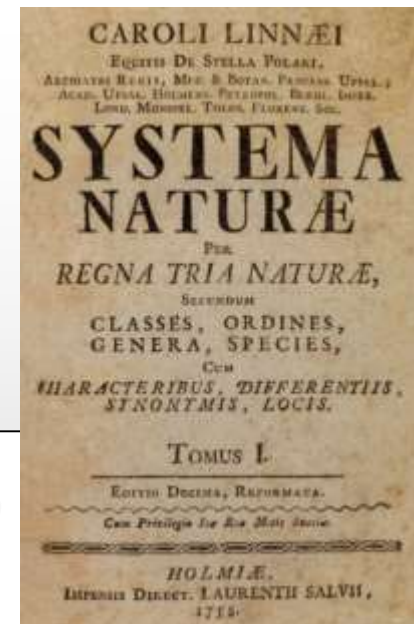
Kevin de Queiroz (1956-)

oznacza porzucenie postulatu stabilności i praktyczności systematyki

Systema Naturae
wydanie z 1758 roku

NOMENKLATURA

taksonomii linneuszowskiej



- hierarchia taksonów: Regnum, Phylum (Divisio), Classis, Ordo, Familia, Genus, Species
- taksony muszą być monofiletyczne (= parafiletyczne)
- tylko binomen *Rodzaj gatunek* wyodrębniany krojem pisma; nazwy rodzin tworzy się od typowego rodzaju
- priorytet: obowiązuje pierwsza poprawna nazwa po 1758 roku (do rang od gatunku do rodziny)
- nazwa rodzajowa nie może się powtórzyć w obrębie królestwa, gatunkowa w tym samym rodzaju

tradycyjna odmiennność zasad nomenklatury królestw

NOMENKLATURA

zoologiczna

- ***International Code of Zoological Nomenclature (Fourth Edition) 2000 rok***
- **wyklucza parataksonomię**
- **taksony oparte o ślady aktywności życiowej nie konkurują o priorytet z normalnymi**
- **każdy gatunek ma typ opisowy; rodzaj gatunek typowy; rodzina rodzaj, od którego ma nazwę**

generalnie botanicy są bardziej konserwatywni od zoologów

NOMENKLATURA

botaniczna

- ***International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code)* przyjęty przez 17 Międzynarodowy Kongres Botaniczny w 2005 roku**
- **ewoluuje konwergentnie ku zoologicznemu ale**
- **dopuszcza parataksonomiczne *morphotaxa* i osobne nazwy dla stadiów rozwojowych (grzybów)**
- **nowy takson wymaga diagnozy po łacinie, choć kopalne mogą być po angielsku**

są też próby zobiektywizowanie wydzieleni organizmów bezpłciowych

NOMENKLATURA

mikrobiologiczna

100 tys. „gatunków” bakterii w 1 g gleby
choć przy takim kryterium wszystkie *Primates* w jednym gatunku
alternatywa – homologia 97% 16S rRNA

Staley (2006)

- ***International Code of Nomenclature of Prokaryotes***
2019 rok; ok. 30 000 nazwanych „gatunków”
- jest uproszczoną wersją kodeksu botanicznego
- nakazuje wskazanie typowego szczepu
- 70% hybrydyzacji DNA jako kryterium gatunku
- ***Candidatus*** dla nie dających się hodować

raczej bez szans na ścisłość

NATURA

bioróżnorodności

- ewolucyjne znaczenie horyzontalnego transferu genów i symbiozy jest ograniczone
- gdyby nie płęć, osobny genetycznie byłby każdy osobnik
- pojęcie obiektywnego gatunku odnosi się tylko do organizmów płciowych
- nomenklatura taksonomiczna jest konwencją; powinna być niesprzeczna z rzeczywistością