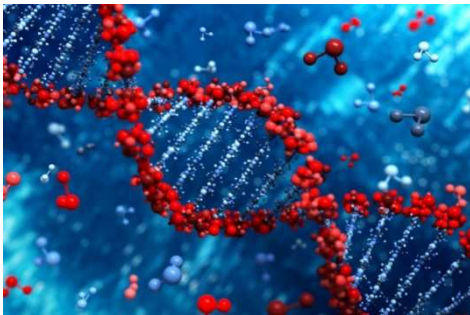


Происхождение и эволюция геномов



Туранов С.В.

ННЦМБ ДВО РАН

Лаб. Молекулярной систематики

Осень 2016

1. Многообразие геномов и их устройство.

2. Геномы органелл. Эукариогенез.

3. Эволюция геномов.

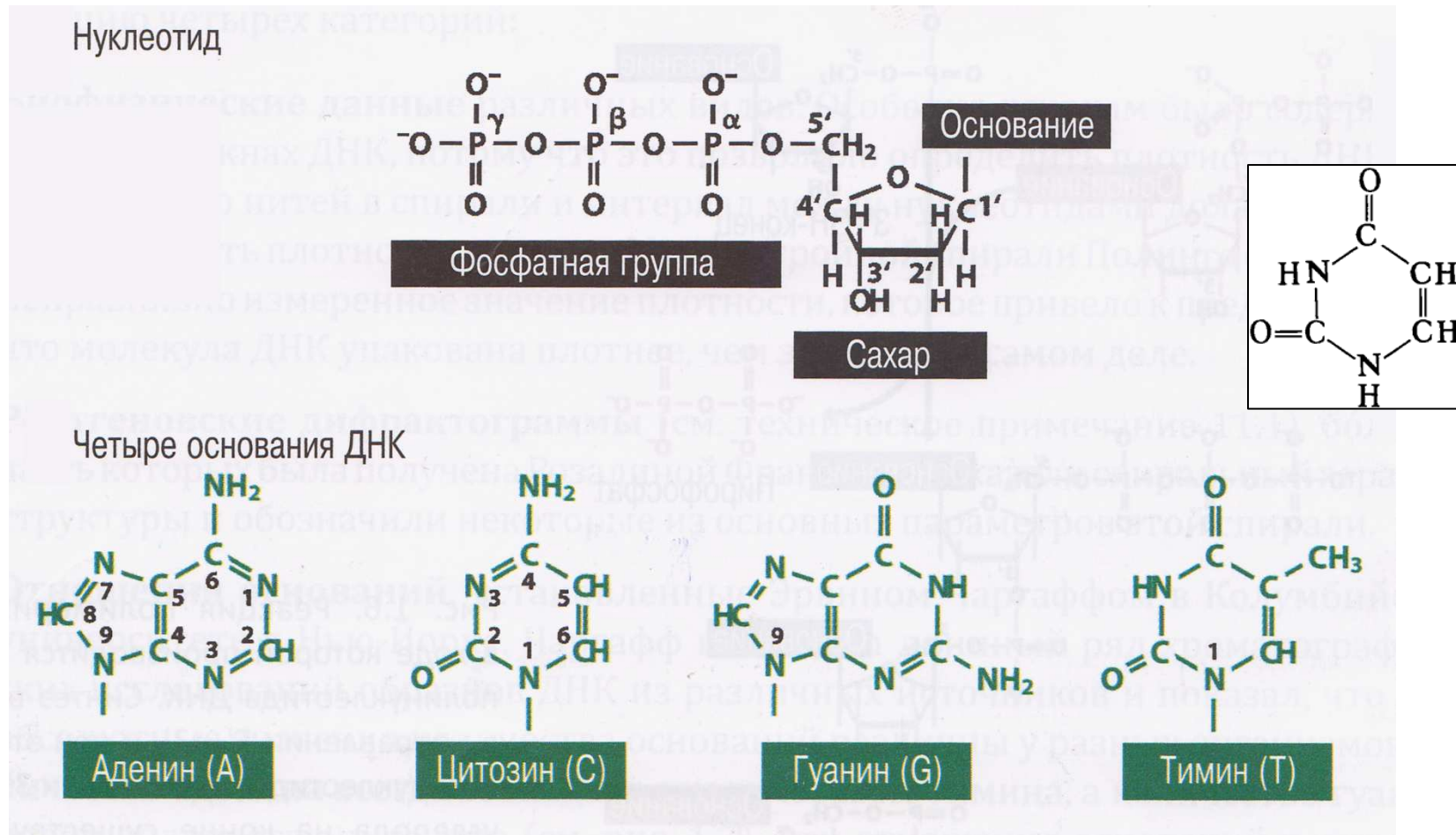
4. Происхождение геномов.

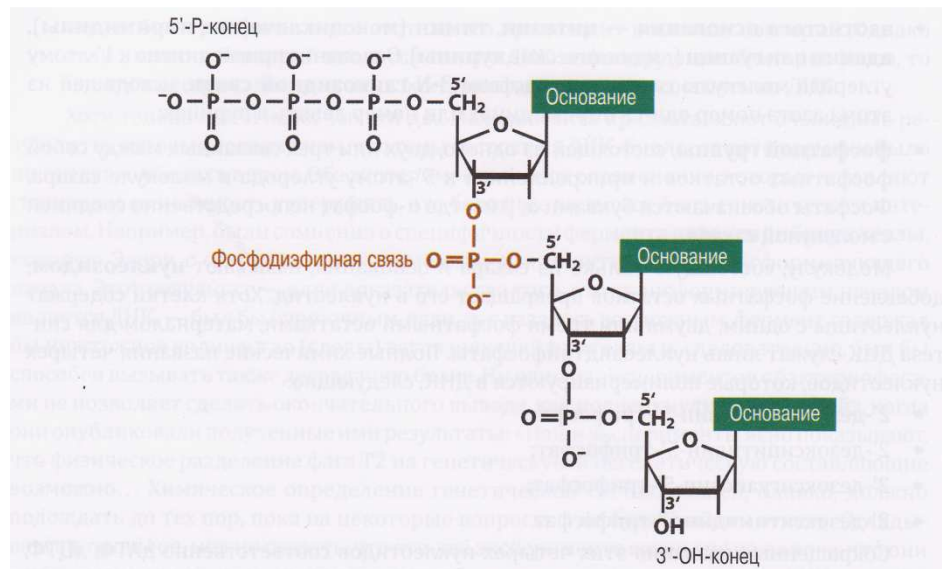
2. Многообразие геномов и их устройство

Геном – совокупность всей наследственной информации организма.

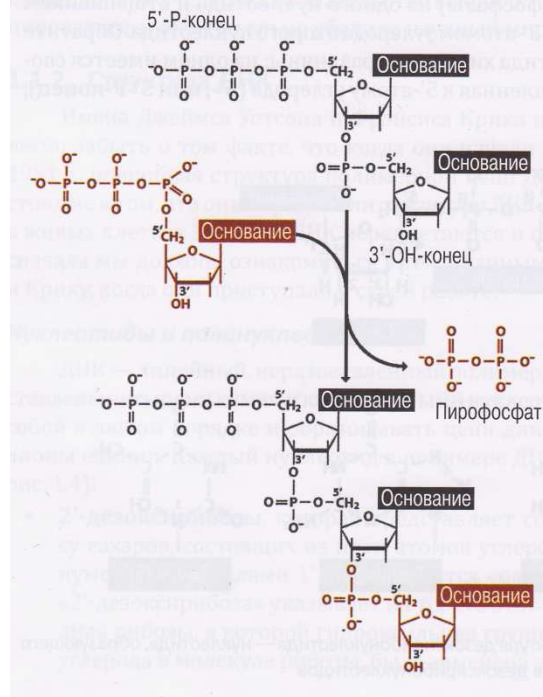
Геном (с утилитарной точки зрения) – совокупность молекулярно-генетических (МГМ) маркеров различной функциональности.

Структурные единицы генома – нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК).



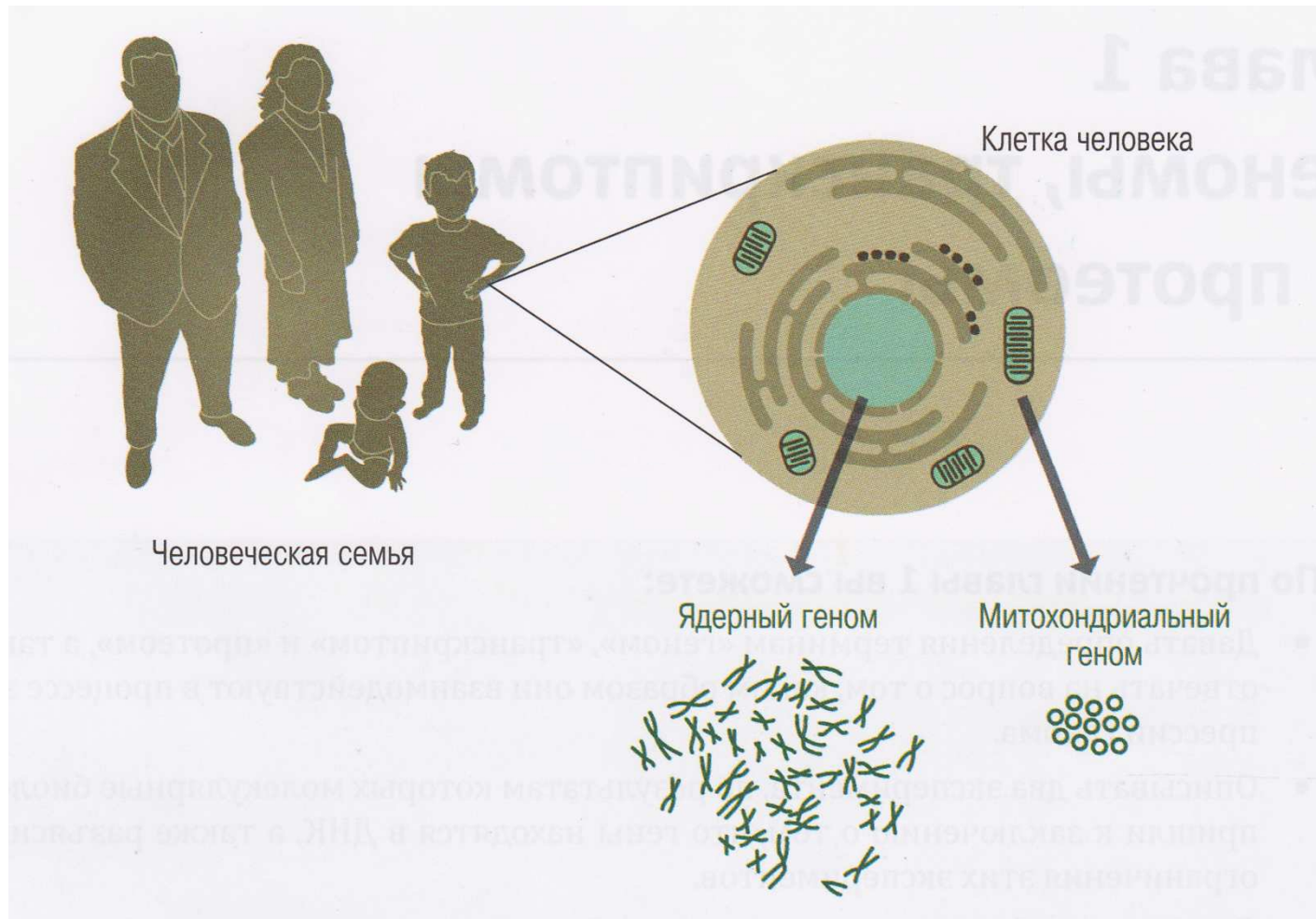


Короткий полинуклеотид ДНК, показывающий структуру фосфодиэфирной связи. Обратите внимание, что два конца полинуклеотида химически различны



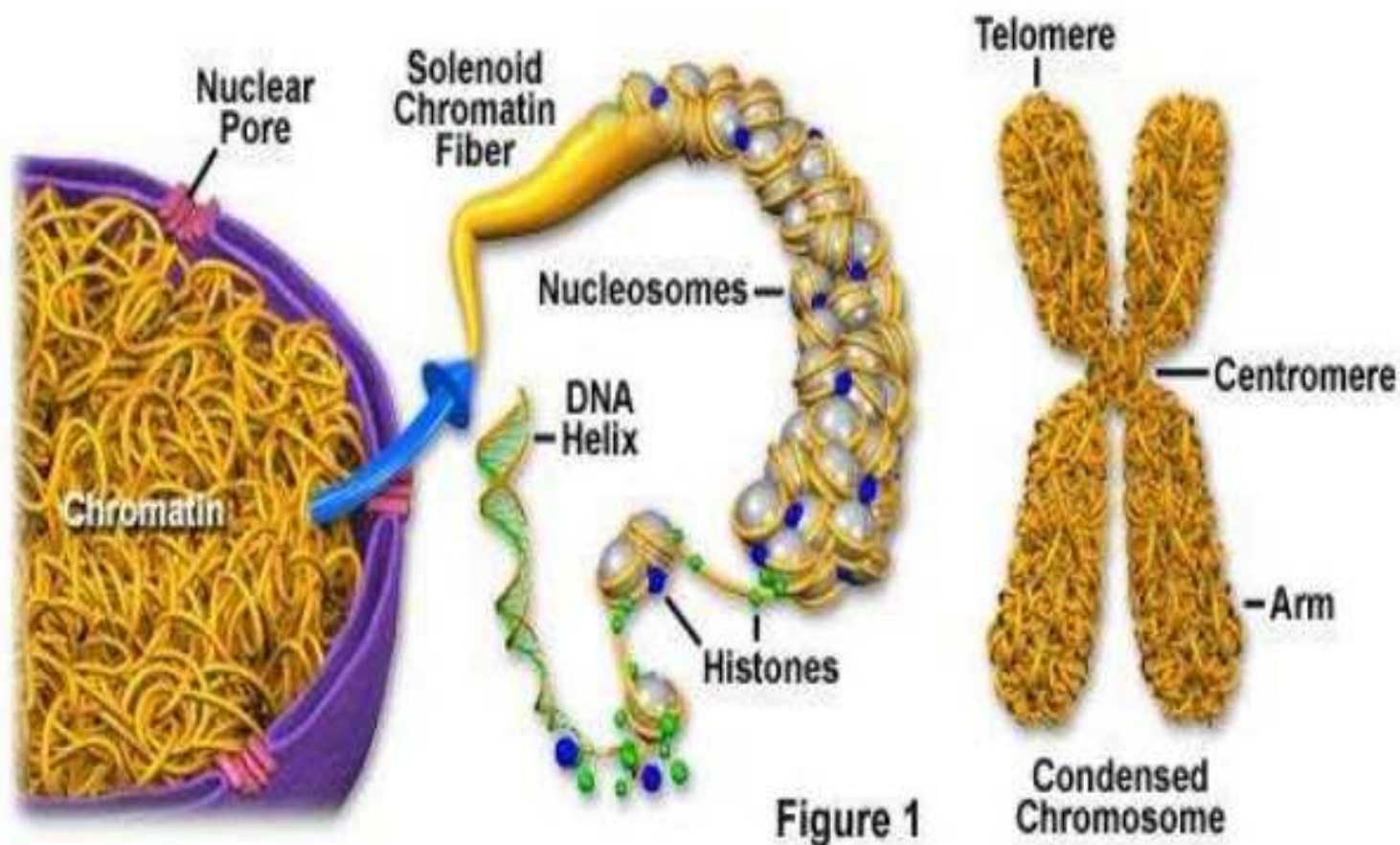
Реакция полимеризации, в ходе которой производится синтез полинуклеотида ДНК. Синтез ведется в направлении 5'→3', и при этом новый нуклеотид добавляется к 3'-атому углерода на конце существующего полинуклеотида. β- и γ-фосфаты присоединяемого нуклеотида удаляются в виде молекулы пирофосфата

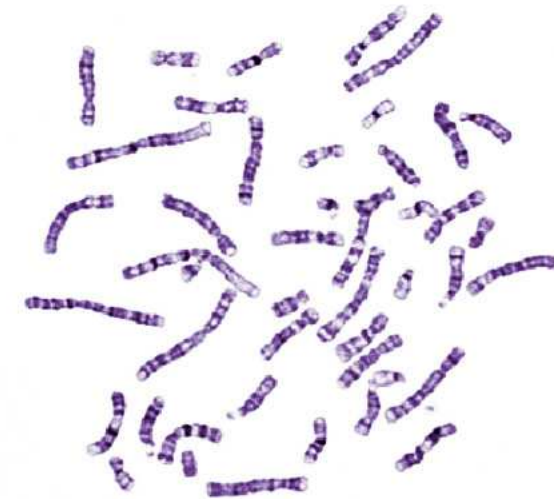
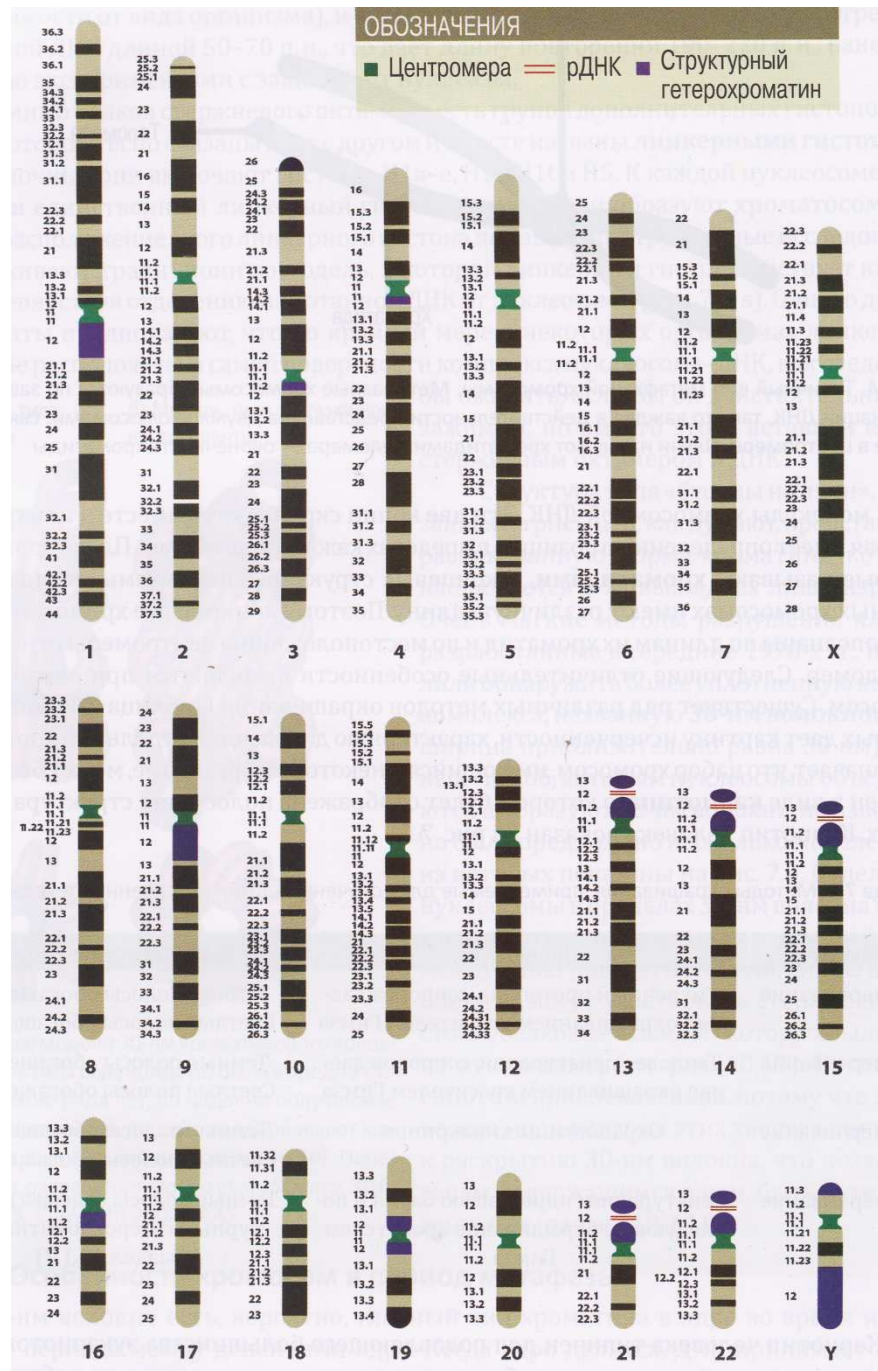
Геномы эукариот



Организация ядерного генома

Chromatin and Condensed Chromosome Structure





Кариотип человека. Представлена G-исчерченность (темные полосы обогащены АТ-основаниями, светлые – GC, краситель Гимза). Структурный гетерохроматин – сильно компактный хроматин, содержащий мало или вообще никаких генов.

2. Геномы органелл и эукариогенез

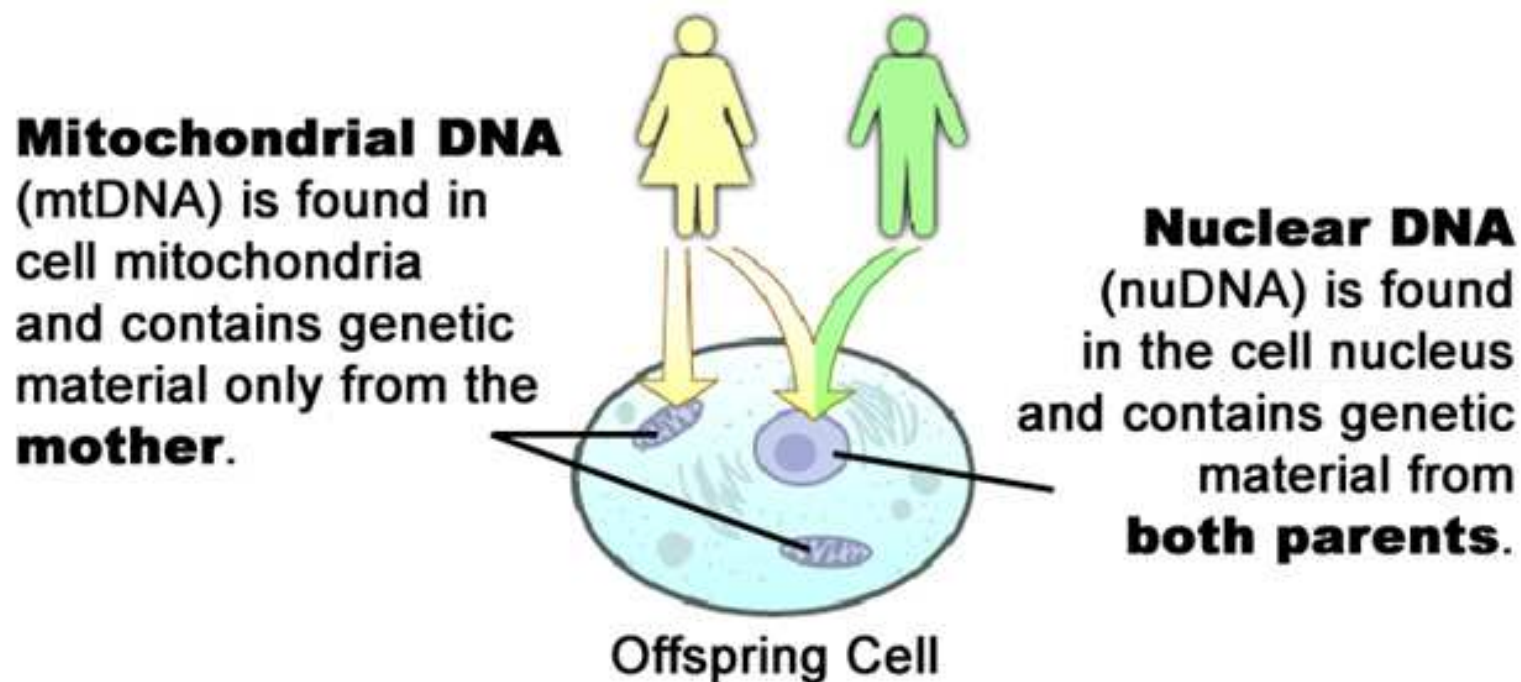
Нехромосомная (цитоплазматическая) наследственность

Цитоплазматическое (или нехромосомное) наследование было открыто в 1909 г. немецкими генетиками Карлом Корренсом (1864–1933) и Эрвином Бауром (1875–1933). Э. Баур первым указал на хлоропласты как на генетические детерминанты изучавшегося им признака пестролистности растений. Генетическая роль митохондрий была открыта в 1949 г. французским генетиком Борисом Эфрусси (1901–1979).



Карл Корренс

Наследование митохондриального генома



Но есть исключения...

Организация митохондриального генома



До 10000 копий в каждой клетке. Компактная структура. Не содержит интронов (у позвоночных).

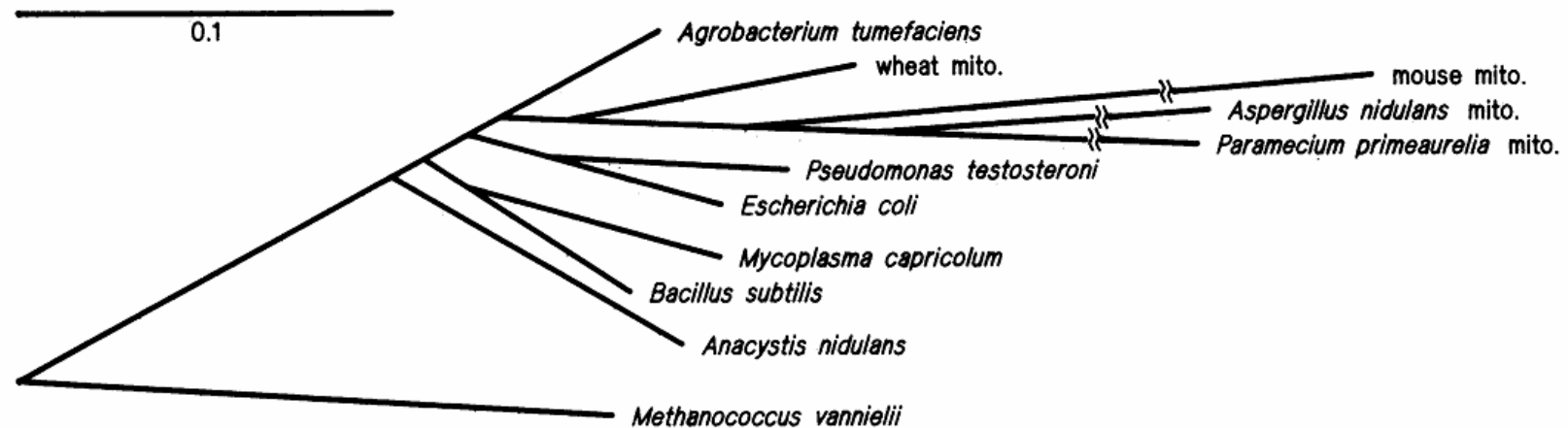
З.ы.: Протяженность ядерного генома ~ 3,1 млрд п.н.

Эндосимбиотическое происхождение митохондрий

Гипотеза о симбиогенном происхождении эукариотической клетки была выдвинута русским ученым К.С. Мережковским, им же был предложен термин «**симбиогенез**».

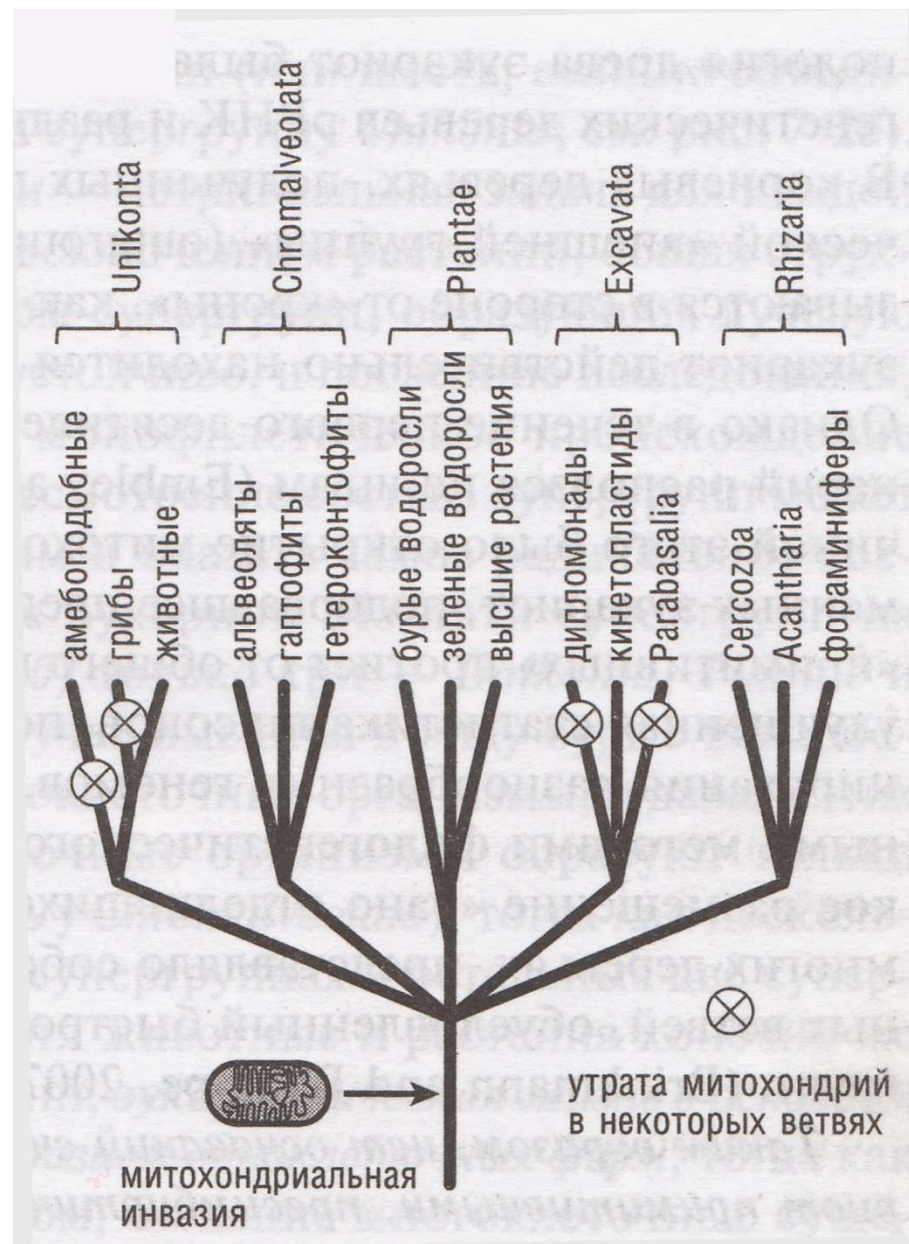


Подтверждение из молекулярной филогенетики



Флогенетическое древо на основе анализа последовательностей 16S рРНК
(из Yang et al., 1985).

Эукариогенез



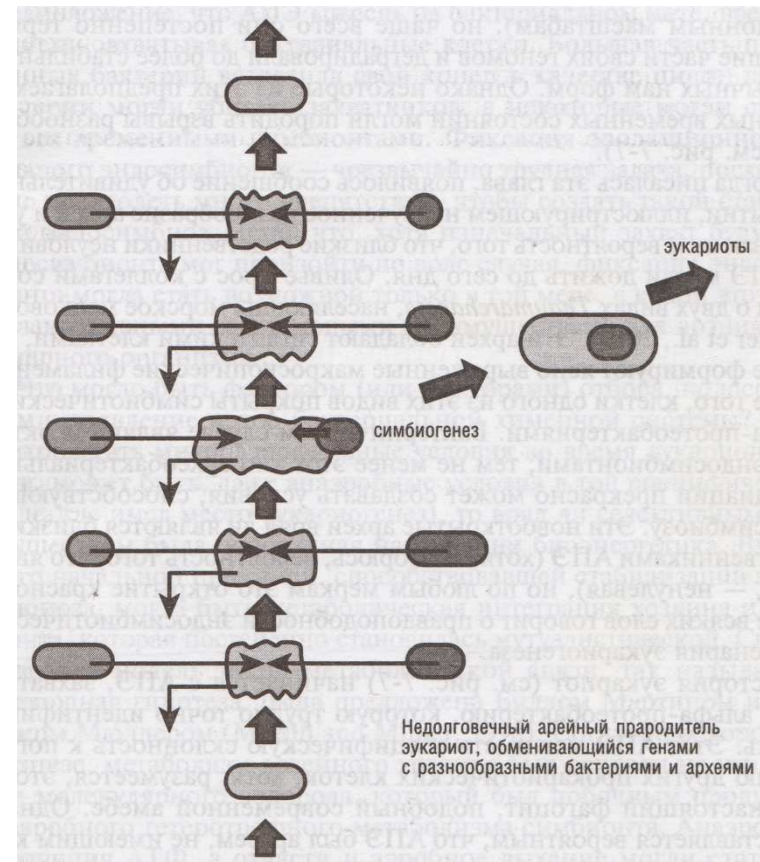
Политомия:)

Уникальные характеристики эукариот

1. Эукариоты монофилетичны – т.е. эукариогенез – уникальное эволюционное событие, никогда не возникал повторно.
2. Многоклеточные эукариоты (животные, грибы, растения) – лишь небольшое (малочисленное) побочное ответвление в трех ветвях эукариот, образованных протистами. *Вы всё ещё горды собой, эукариоты?*
3. Митохондрии или митохондриеподобные органеллы (анаэробные протисты утратили часть функций, но не утратили структуру) есть у всех эукариот.
4. Главный тренд эволюции генов эукариот – дупликации и редкость ГПГ (горизонтального переноса генов), в то время как основной тренд эволюции у прокариот – ГПГ.

Эукариогенез посредством эндосимбиоза

Эукариогенез был инициирован эндосимбиозом альфа-протеобактерий, а система внутренних мембран, включая **ядро**, развилась как защита против инвазий специфических **интронов** и, *может быть*, вообще **бактериальной ДНК** (Е.В. Кунин, 2014).



3. Эволюция геномов

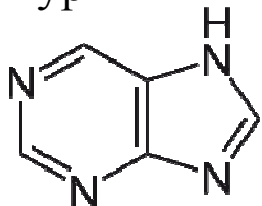
Геномы – это **репликаторы** с неограниченной наследуемостью. В нуклеиновых кислотах замена одного нуклеотида на другой влияет только на передаваемую информацию, а не на физические или химические свойства носителя информации.

Необходимым условием эволюции является **достаточно низкий** (а не высокий) **уровень ошибок репликации**.

Элементарные события эволюции гена и генома

Тип эволюционного события	Ген	Геном
Замена	Замена нуклеотида (<i>точечная мутация</i>), один из ключевых процессов	Замена гена неортологом или ксенологом, важна, но относительно редко встречается
Делеция / потеря	Малые делеции почти столь же часты, как и замены; большие делеции встречаются реже, обратно пропорционально величине	Потеря гена путем делеции или инактивации широко распространена во многих эволюционных линиях
Вставка	Небольшие вставки обычны, хотя и менее часты, чем делеции	Приобретение генов посредством ГПГ — один из важнейших путей эволюции генома; вставки другого происхождения много более редки
Рекомбинация / ГПГ	Внутригенная рекомбинация сравнительно редка, за исключением гомологической рекомбинации в близкородственных генах	Важнейший путь эволюции генома, доминирующий у прокариот
Дупликация	Дупликация небольших участков обычна; большие дупликации встречаются реже, обратно пропорционально	Важнейший путь эволюции генома, доминирующий у эукариот

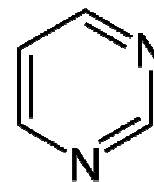
Пурины



Транзиции

A → G G → A

C → T T → C



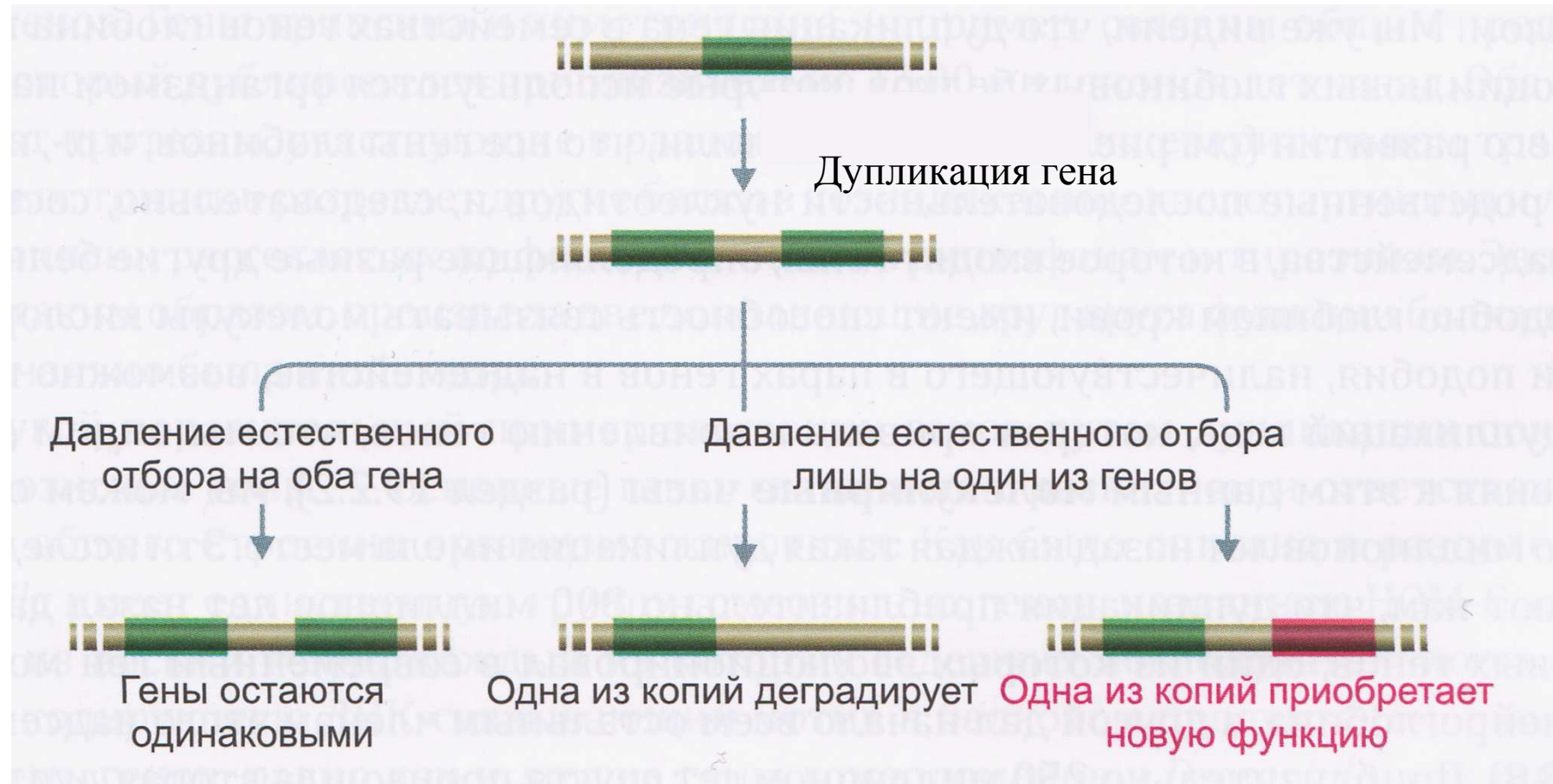
Пиримидины

Трансверсии

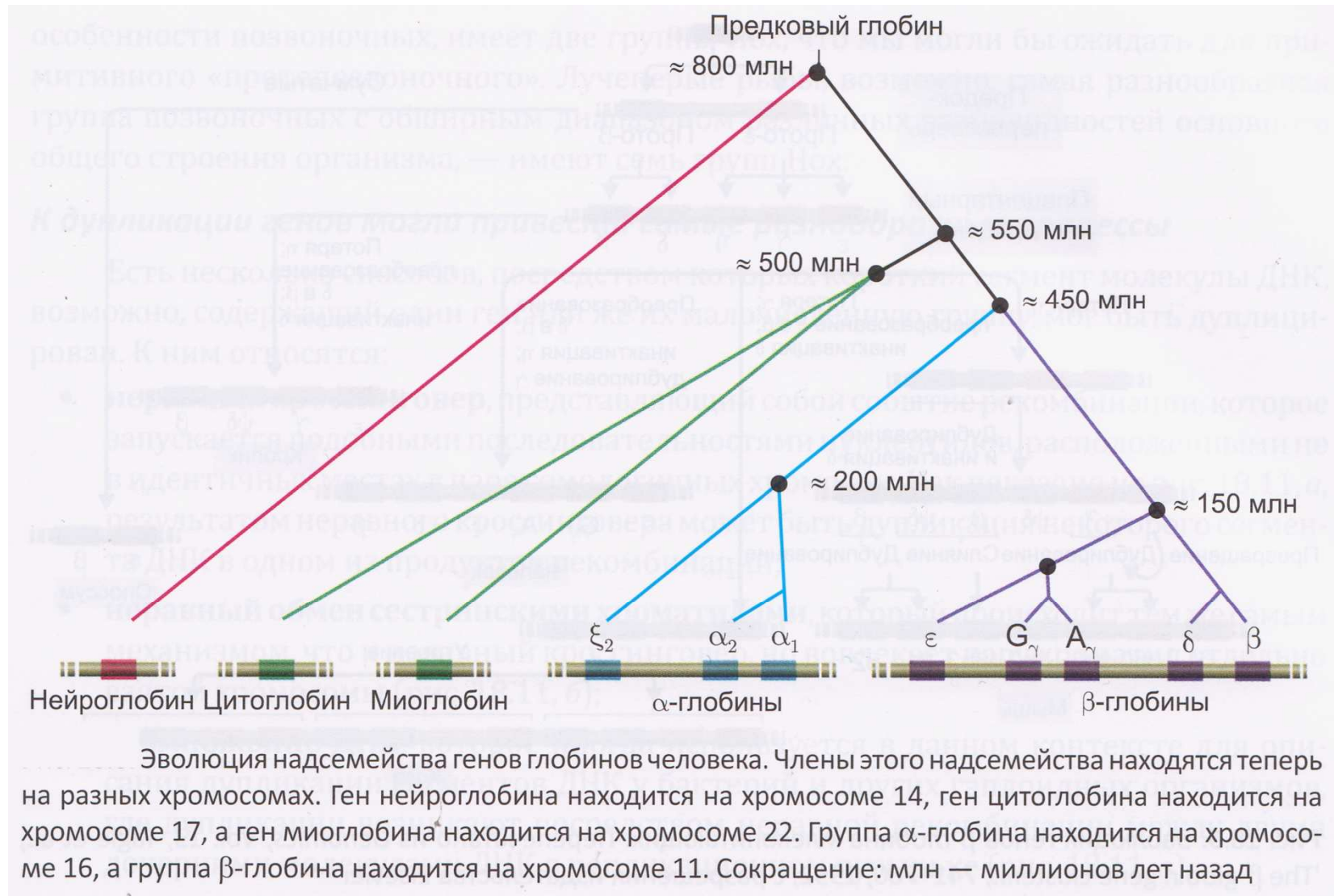
A → C C → A

G → T T → G

Дупликации



Происхождение семейства глобинов путём дупликаций



В молекулярной филогенетике полезны ортологи

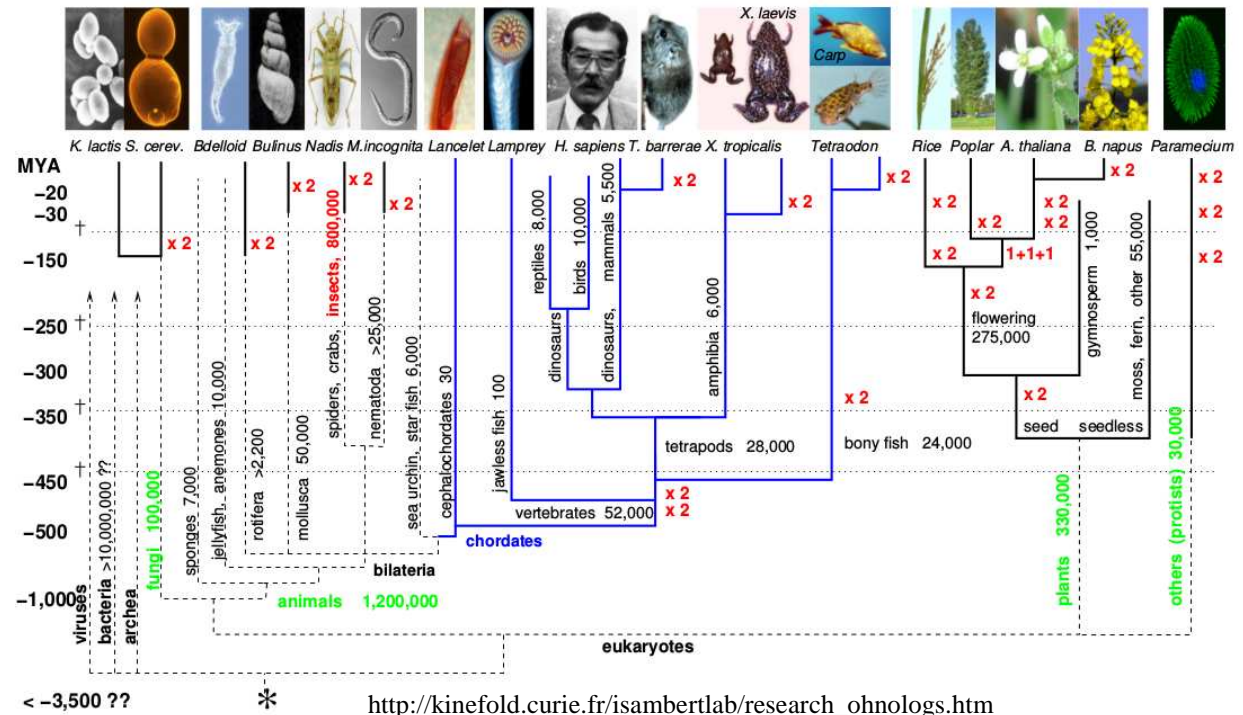
Классификация гомологичных связей генов: ортологи, паралоги и методы их определения

Эволюционные связи генов:

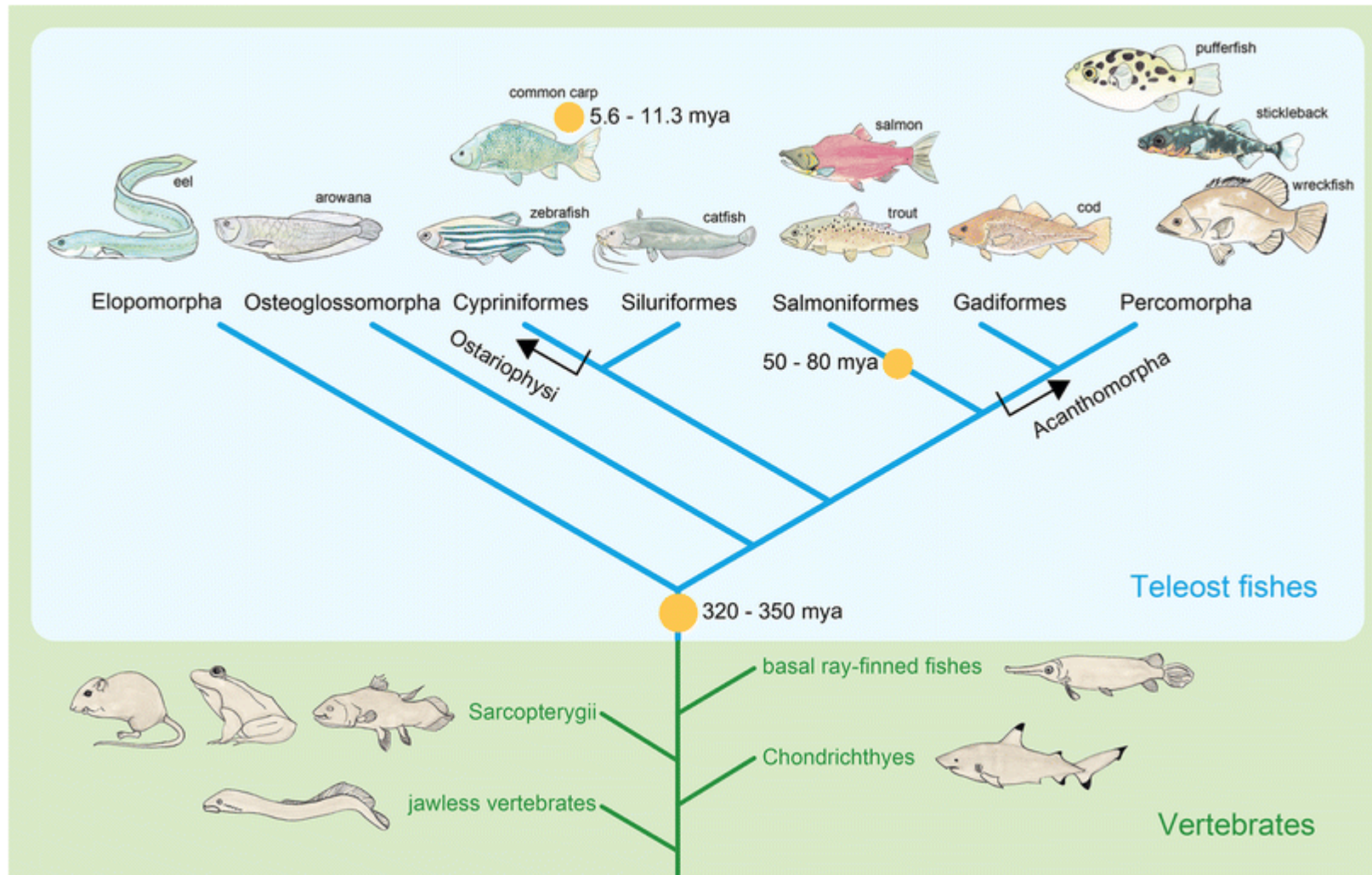
- Гомология: гены, имеющие общее происхождение.
- Ортология: гомологичные гены, эволюционировавшие путем видообразования.
- Паралогия: гомологичные гены, эволюционировавшие путем дупликации.
- Ксенология: гомологичные гены, имитирующие ортологи, но образовавшиеся в результате горизонтального переноса гена из другой ветви.
- Паралогия, внутренняя и внешняя: паралогичные гены, возникшие в результате видоспецифической дупликации после (внутренняя) или до (внешняя) определенного события видообразования.

Полногеномная дупликация (полиплоидизация)

1. Дупликация генома – явление, специфическое для эукариот.
2. Механизм широко применяется в сельском хозяйстве и аквакультуре (триплоидные свекла, арбуз, устрицы, форель, тилапия и т.д.)
3. С дупликацией связано появление позвоночных, а также развитие у них сложного мозга, механизма приобретённого иммунитета, а также обоняния.

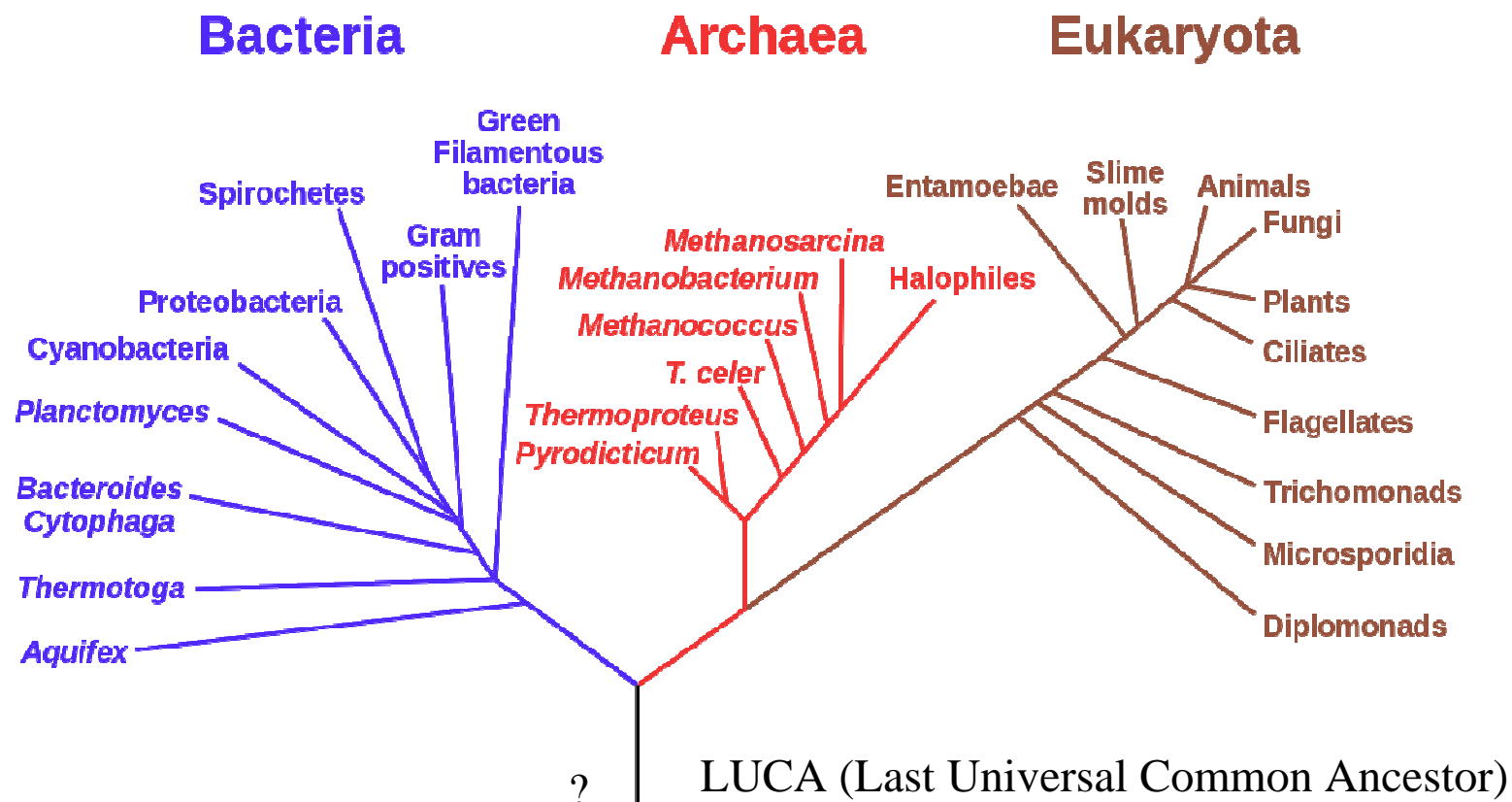


Полногеномная дупликация у рыб



4. Происхождение геномов (биологических репликаторов)

Phylogenetic Tree of Life



Противоречия

1. LUCA, скорее всего, вирус, но все современные вирусы не могут размножаться вне клетки.

2. Для появления репликатора с минимальным набором кодируемых функций самовоспроизведения необходим репликатор с не менее сложной структурой:

- Две рРНК, с общим размером не менее 1000 нуклеотидов.
- Примерно 10 примитивных адаптеров по 30 нуклеотидов каждый, в целом около 300 нуклеотидов.
- По меньшей мере одна РНК, кодирующая репликазу, размером примерно 500 нуклеотидов. В принятой модели, n — 1800.

«...вероятность случайного зарождения системы трансляция—репликация в единственной Н-области будет $P < 10^{-1018}$ » (Е.В. Кунин, 2014)

Научный выход (фальсифицируемые доводы): физика

Мир многих миров (МММ) и антропный принцип.

МММ увеличивает возможное пространство действий.

Антропный принцип сокращает свойства наблюдаемой вселенной до такой, в которой может возникнуть **наблюдатель**.

Ненаучный выход (нефальсифицируемые доводы): разумный создатель

Литература

1. Браун Т.А. Геномы / Пер.с англ. — М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2011. — 944 с.
2. Кунин Е.В. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции / Пер. с англ. — М.: ЗАО Издательство Центрполиграф, 2014. — 527 с.
3. Saitou N. Introduction to Evolutionary Genomics: Introduction to Evolutionary Genomics Series: Computational Biology. Springer. 2014. 461 pp.