

# Ewolucjonizm

Dr Anita Wiśniewska  
Katedra Fizjologii Roślin  
E-mail: [anita\\_wisniewska@sggw.pl](mailto:anita_wisniewska@sggw.pl)

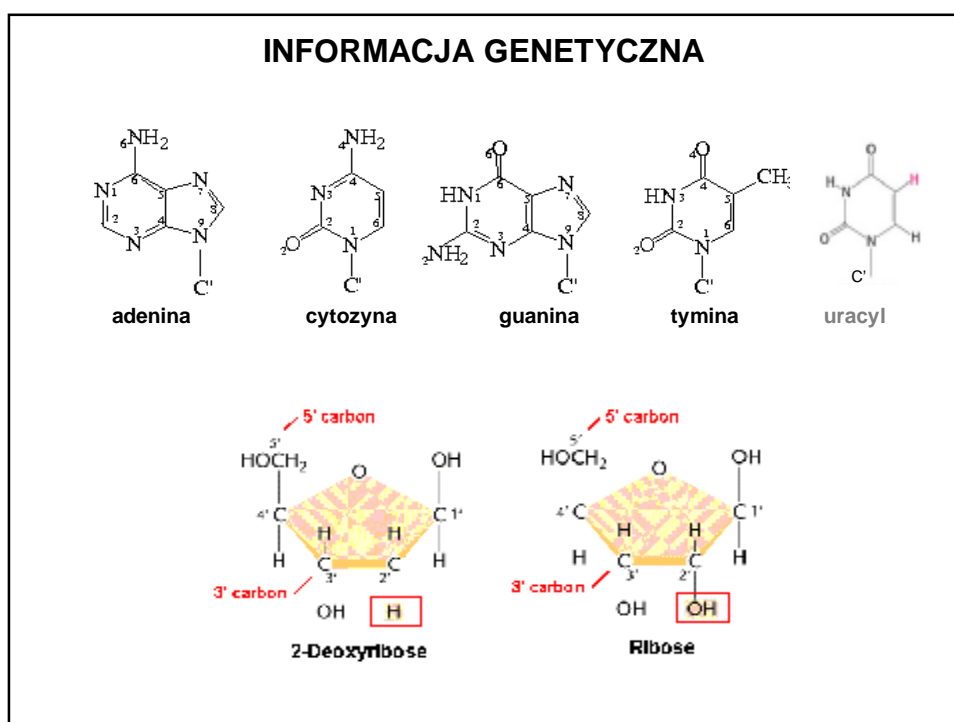
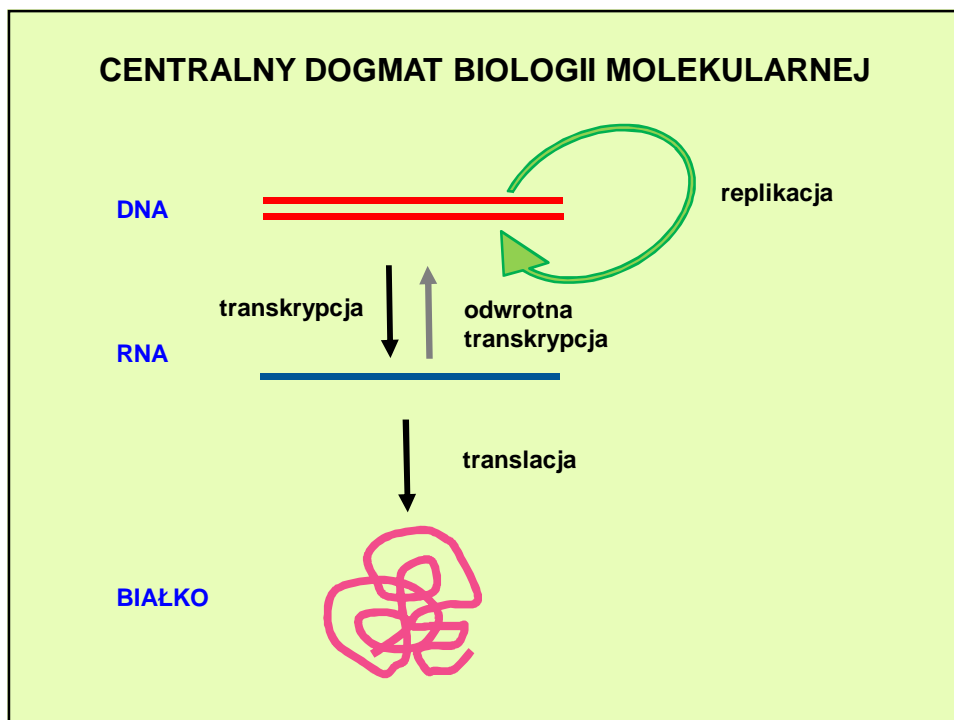
## Zalecana literatura:

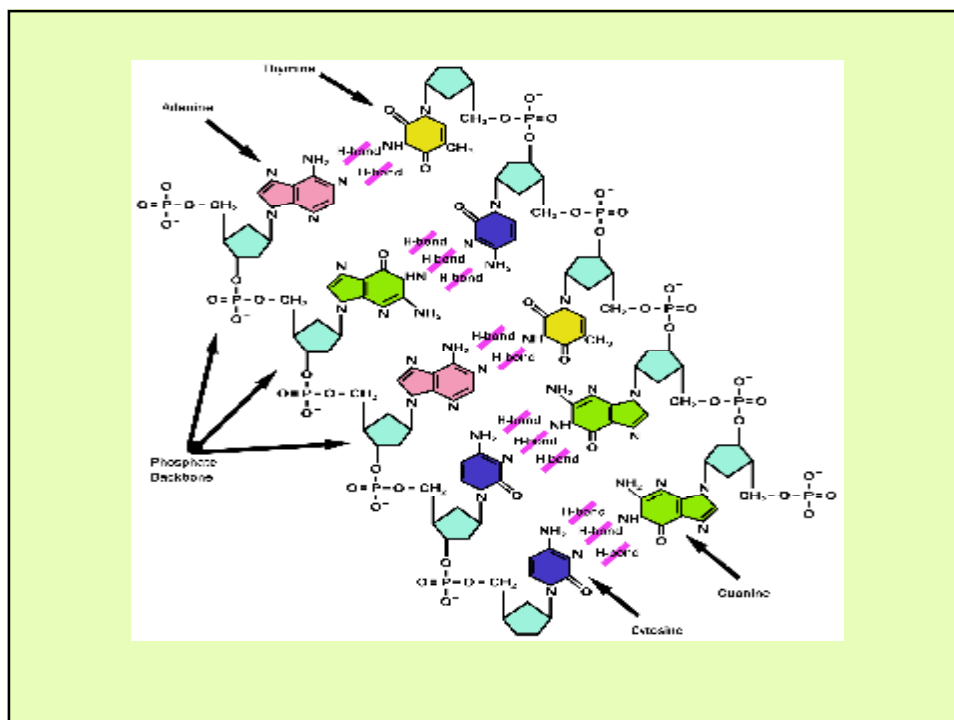
1. „Zarys mechanizmów ewolucji” Halina Krzanowska, Adam Łomnicki, Jan Rafiński, Henryk Szarski, Jacek M. Szymura, PWN 2002.
2. „Dzieje życia na Ziemi” Jerzy Dzik, PWN 2003.
3. „Tajemnice ewolucji molekularnej” Aleksandra Kubicz, PWN 1999.



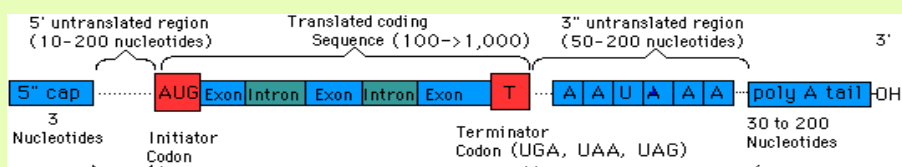
## Przypomnienie podstaw genetyki molekularnej



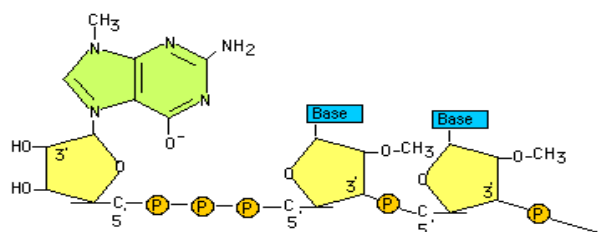


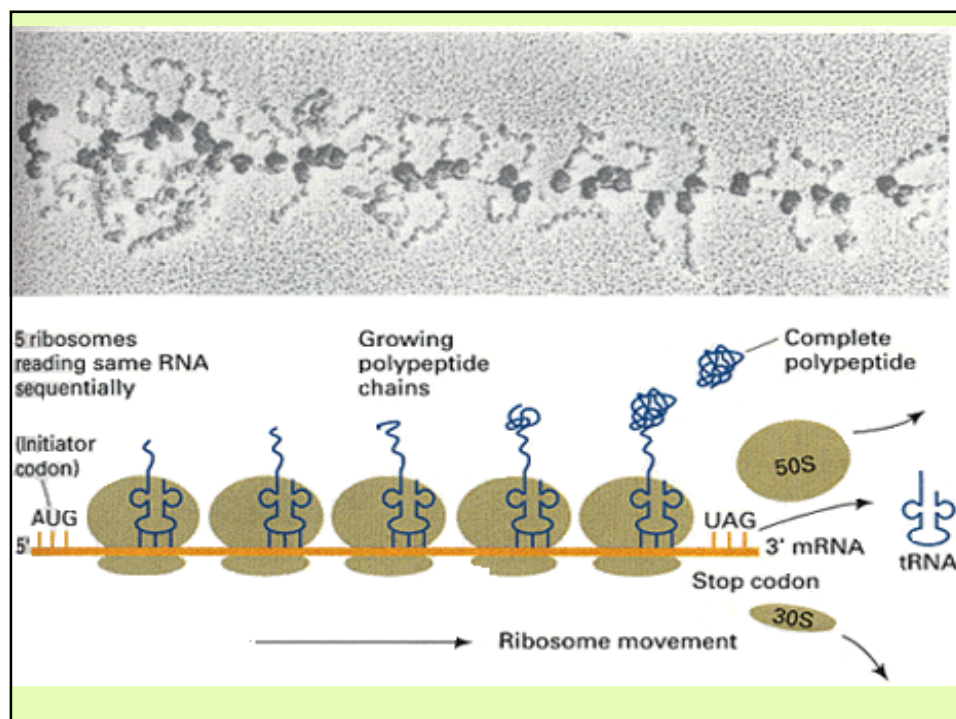
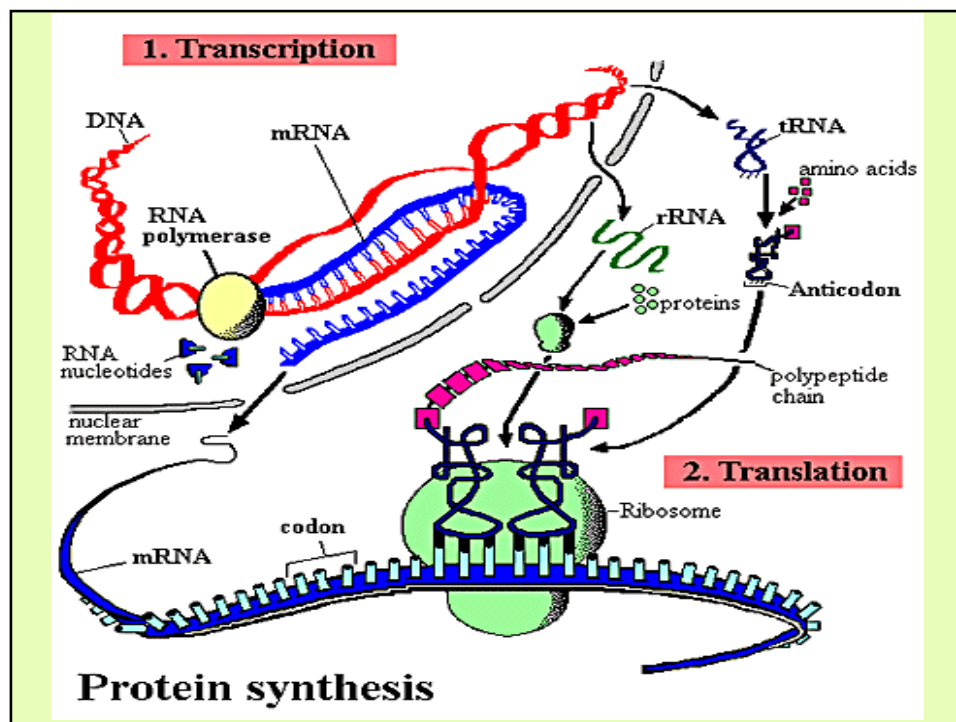


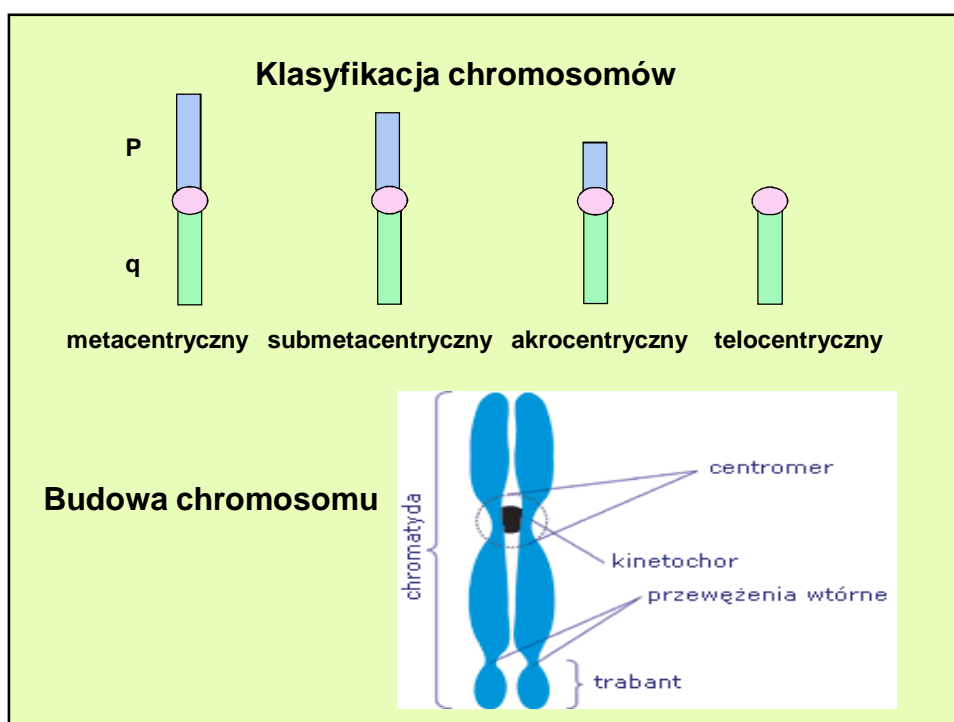
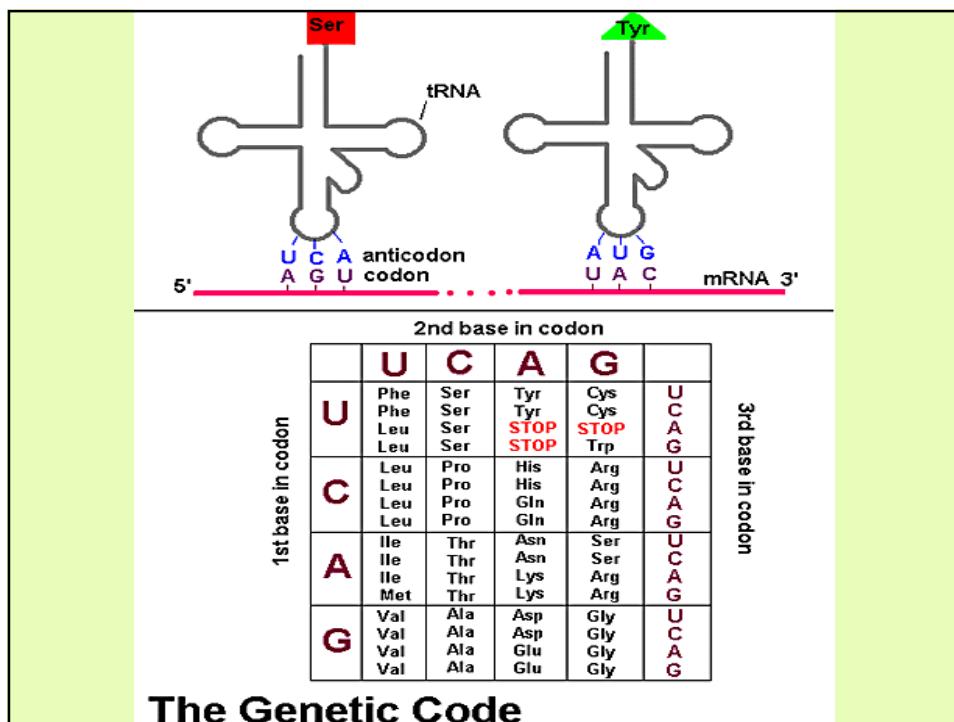
### Budowa mRNA

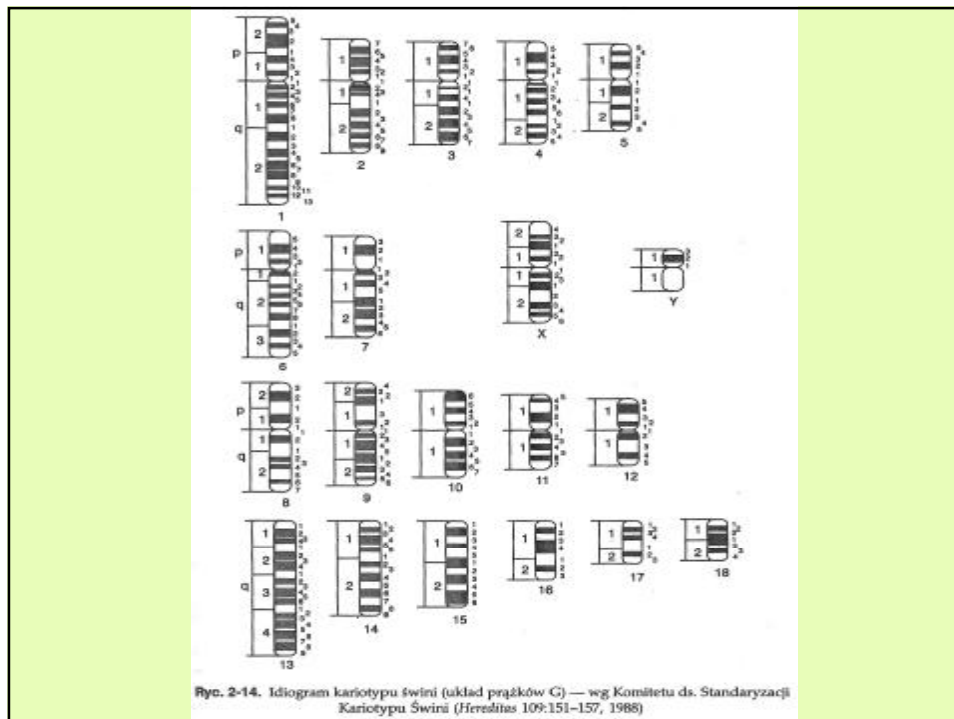


The 5' cap of a eukaryotic mRNA molecule









### Zmienność dziedziczna:

- \* Rekombinacje genetyczne
- \* Mutacje

**Mechanizmy zmienności** – procesy prowadzące do wytworzenia **różnic** w wyposażeniu genetycznym form rodzicielskich i potomstwa.

**Zmienność:**

- niedziedziczna (fluktuacyjna)
- dziedziczna

**Zmienność dziedziczna:**

- rekombinacyjna – nowe kombinacje alleli:
  - ▶ losowa segregacja chromosomów
  - ▶ crossing - over
  - ▶ losowe łączenie gamet
- mutacyjna – nowe allele

### Zmienność rekombinacyjna:

- ✓ Losowa segregacja chromosomów
- ✓ Crossing-over
- ✓ Losowe łączenie się gamet
- ü Stopień zmienności genetycznej zależy od ilości chromosomów oraz częstości zachodzenia crossing-over.
- ü Geny leżące w jednym chromosomie dostatecznie daleko od siebie wykazują zwykle niezależną segregację.
- ü Praktycznie więc każda gameta ma inny skład genetyczny i w potomstwie nie pojawiają się osobniki o identycznym składzie genetycznym.
- ü Genetyczna rekombinacja jest jednym z podstawowych procesów wytwarzającą różnorodność genotypów, stanowiących podstawę selekcji i procesów ewolucyjnych.
- ü Umożliwia to genetyczną adaptację osobników do zmiennych warunków środowiska.

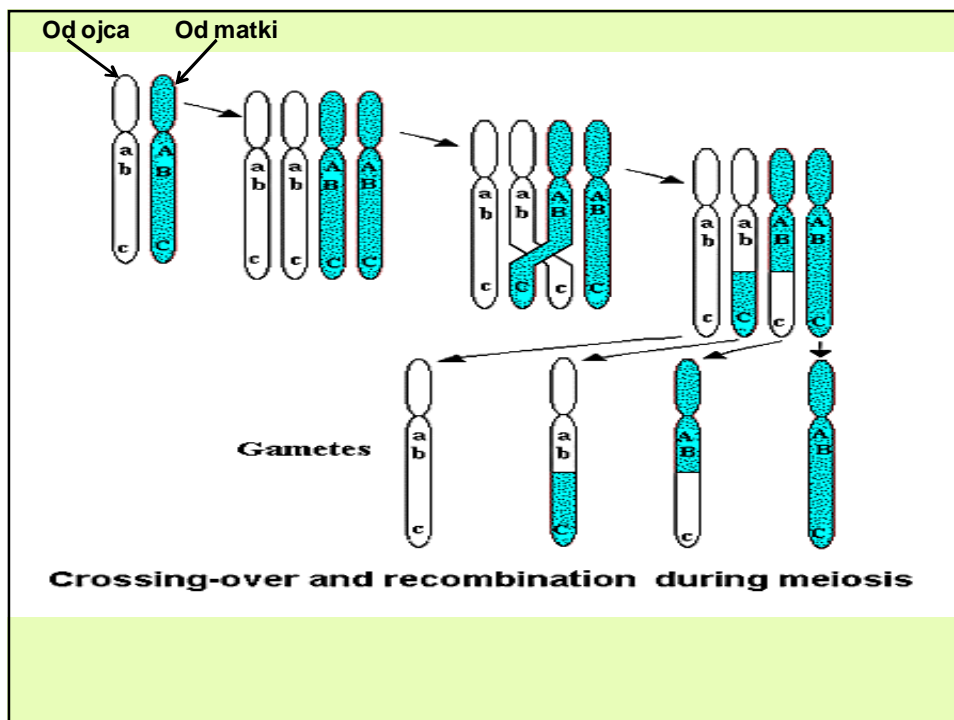
## PRZEBIEG MEJOZY I (podział redukcyjny)

### PROFAZA I

- ▶ **leptoten** = stadium długich nici
  - chromosomy przybierają kształt cienkich nici
- ▶ **zygoten** = stadium podwójnych nici
  - chromosomy homologiczne (jeden od ojca, drugi od matki) łączą się parami – koniugacja (*synapsis*).
  - Odcinki homologiczne stykają się ze sobą na całej długości
  - dwa koniugujące chromosomy to bivalent lub tetradą
  - kondensacja chromosomów
- ▶ **pachyten** = stadium grubych nici
  - bivalenty ulegają dalszej spiralizacji
  - pomiędzy wewnętrznymi chromatydami skoniugowanych chromosomów tworzą się węzły, zwane chiazmami, mającymi ułatwić wymianę materiału genetycznego, czyli **CROSSING-OVER** – wymiana odcinków chromatyd chromosomów homologicznych

M3





► **diploten**

- zaczyna się rozdzielanie chromosomów homologicznych
- każdy z biwalentów połączony jest tylko w miejscach chiazm i w centromerach

► **diakineza**

- dalsze silne skracanie i grubienie chromosomów
- chromatydy pozostają połączone w chiazmach, których liczba systematycznie maleje. Chiazmy przesuwają się ku końcom chromosomów (terminalizacja chiazm)
- tworzy się wrzeciono podziałowe
- zanika błona jądrowa

**METAFAZA I**

- ustawienie TETRAD w płaszczyźnie równikowej wrzeciona podziałowego

**ANAFAZA I**

- rozchodzenie się chromosomów homologicznych (nie chromatyd) do przeciwległych biegunów komórki

**TELOFAZA I**

albo następuje przejście do drugiego podziału mejotycznego, albo despiralizacja chromosomów i odtworzenie otoczki jądrowej, powstają dwa jądra potomne o zredukowanej o połowę liczbie chromosomów w stosunku do komórki rodzicielskiej (interkineza – przerwa pomiędzy podziałami mejotycznymi)

**PRZEBIEG MEJOZY II**  
(podział mitotyczny, ekwacyjny)

**PROFAZA II**

- zanika błona jądrowa i jąderko
- wytwarza się wrzeciono podziałowe
- kondensacja chromosomów,

**METAFAZA II**

- ustawienie chromosomów (zawierających 2 chromatyd) w płaszczyźnie równikowej komórki
- podział centromerów

**ANAFAZA II**

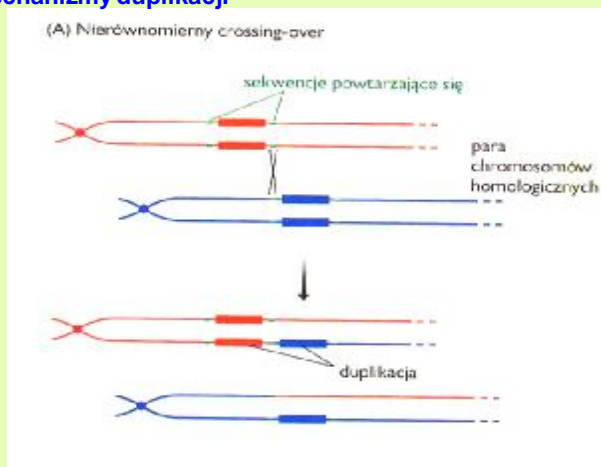
- oddzielenie chromatyd siostrzanych i ich wędrówka do przeciwnych biegunów komórki

**TELOFAZA II**

- powstają 4 jądra o haploidalnej liczbie chromosomów
- przekształcenie chromatyd w chromosomy potomne.
- tworzy się błona jądrowa i jąderko
- cytokineza

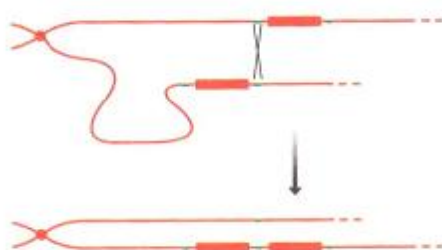
M5

### Mechanizmy duplikacji



**Nierównomierny crossing-over** może wystąpić, gdy podczas rekombinacji podobne sekwencje nukleotydowe znajdują się w nieidentycznych miejscach chromosomów homologicznych.

(B) Nierównomierna wymiana chromatyd



### Mechanizmy duplikacji

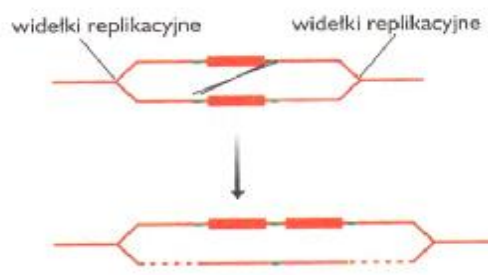
**Nierównomierna wymiana siostrzanych chromatyd** – podobnie jak przy nierównomiernym c/o, ale dotyczy pary chromatyd pojedynczego chromosomu.

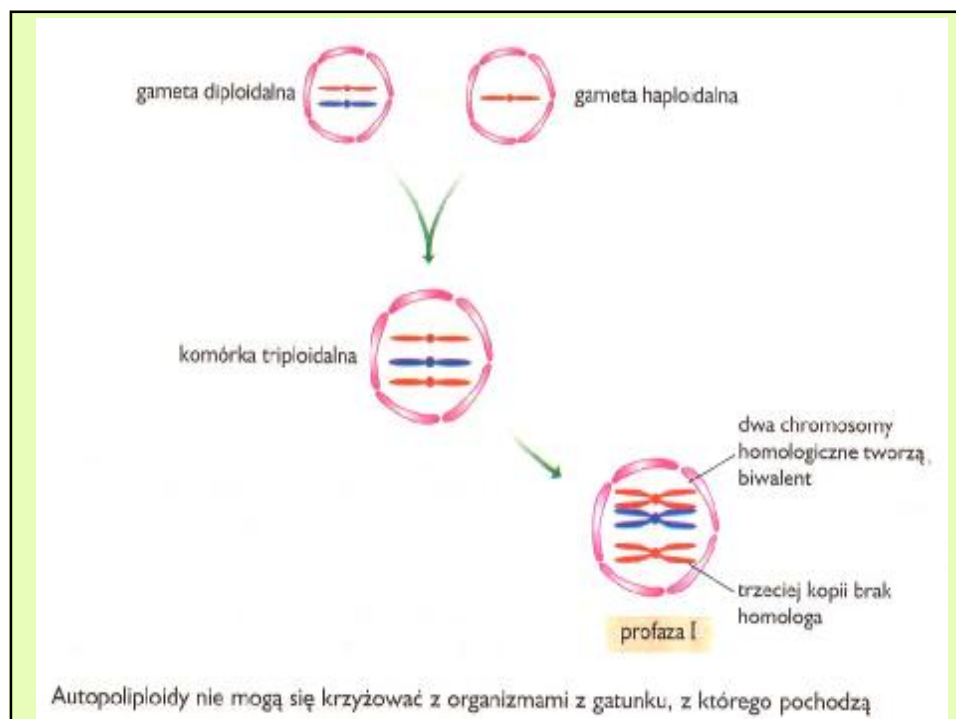
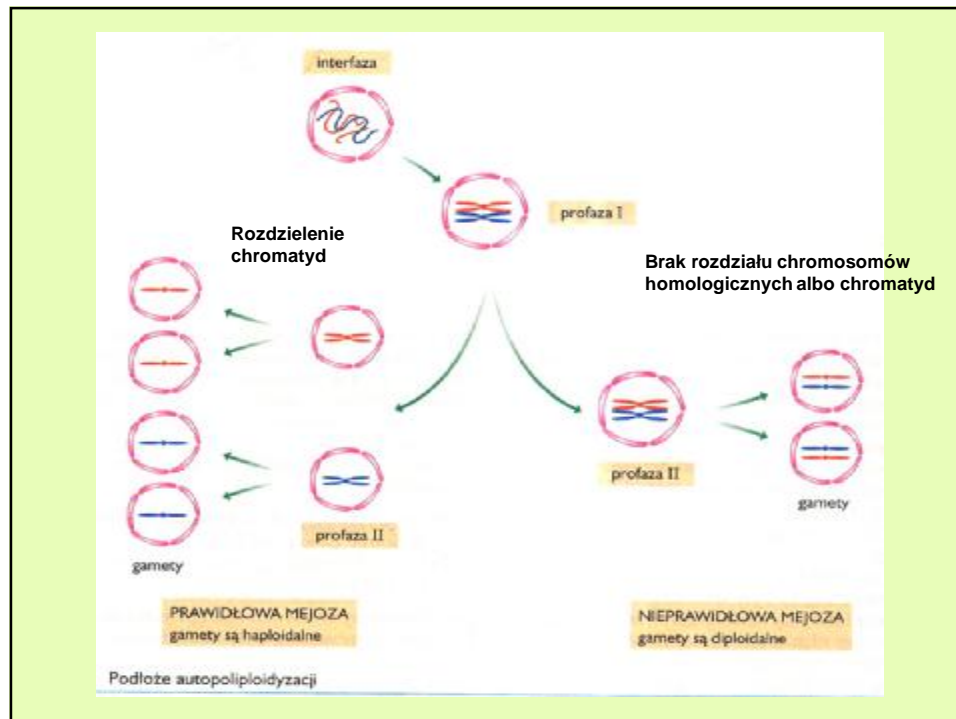
### Amplifikacja DNA u bakterii.

U bakterii i innych organizmów haploidalnych duplikacja może się pojawić w wyniku nierównomiernej rekombinacji pomiędzy dwoma potomnymi cząsteczkami DNA.

**Poślizg replikacyjny** może powodować duplikację stosunkowo krótkich genów lub sekwencji jak np. powtórzenia mikrosatelitarne.

(C) Podczas replikacji DNA





## MUTAGENEZA

Mutacja – zmiana dziedziczna powstająca nagle, skokowo  
wskutek:

- zmiany genu w nowy allel (mutacja genowa; punktowa),
- zmiany struktury chromosomu (mutacja chromosomowa strukturalna),
- zmiany ilości chromosomów (mutacja liczby chromosomów)

### Mutacje spontaniczne (samorzutne)

- powstają w normalnych warunkach bytowania organizmu
- mogą powstawać w komórkach somatycznych i płciowych
- przyczyną jest błędne wstawianie nukleotydów podczas replikacji DNA

### Mutacje indukowane – za pomocą czynników mutagenicznych:

#### 1) **Fizyczne:**

- promieniowanie jonizujące,  
\*\*\* modyfikacje zasad azotowych lub ich rozpad,  
pękanie wiązań fosfodiesterowych, fragmentacja chromosomów
- promieniowanie nadfioletowe  
\*\*\* powstawanie dimerów C-C, C-T, T-T

#### 2) **Chemiczne:**

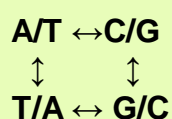
- Ø kwas azotawy  $\text{HNO}_2$
- Ø hydroksylamina (HA)  $\text{NH}_2\text{OH}$
- Ø związki alkilujące: sulfonian dwuetylowy (EES),  
sulfonian etylometylowy (EMS), iperyt azotowy
- Ø analogi zasad: 5-bromouracyl (analog T),  
2-aminopuryna (analog A)
- Ø barwniki akrydynowe: proflawina, oranż akrydynowy,  
akryflawina

**Mutacje genowe (punktowe)** – zmiana sekwencji nukleotydowej genu:

1) tranzycja (puryna na purynę, pirymidyna na pirymidynę)



2) transwersja (puryna na pirymidynę i odwrotnie)



3) delecja

4) insercja (addycja)

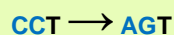
**Mutacje w obrębie określonego KODONU:**

- **SYNONIMICZNA** – zamiana danego kodonu na kodon synonimowy,

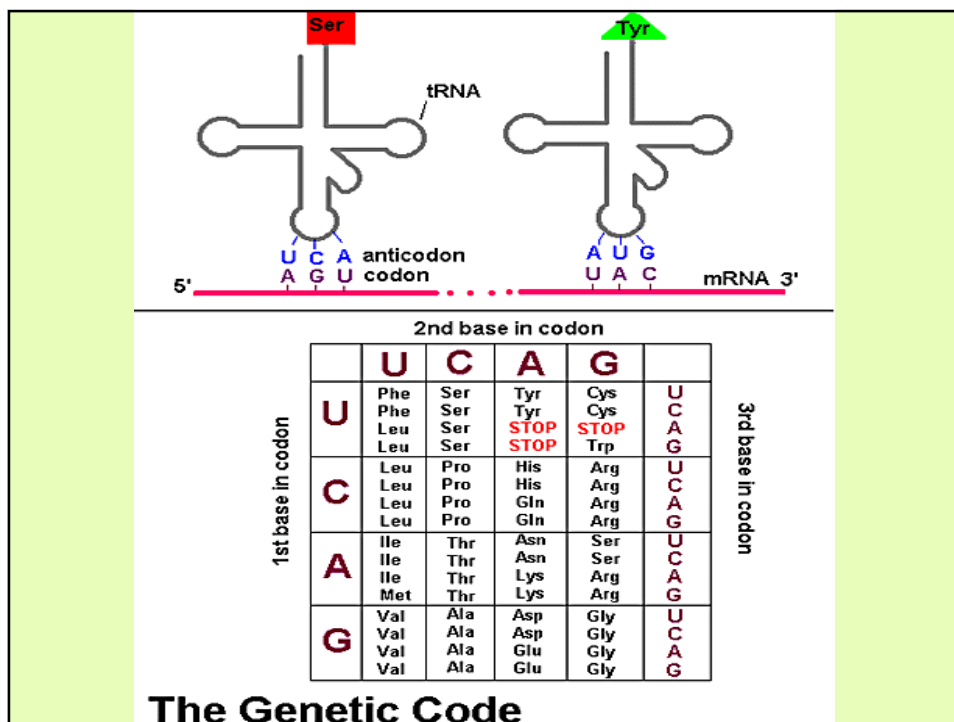
- **ZMIANY SENSU** – substytucja aminokwasu, gdy po mutacji powstanie kodon oznaczający inny aminokwas

- **NONSENSOWNA** – gdy kodon sensowny zostanie zamieniony na nonsensowny (w środku sekwencji powstanie sygnał terminacji translacji)

Prawdopodobieństwo wymiany 2 zasad w 1 kodonie w wyniku pojedynczej mutacji jest znikome



- **ZMIANY FAZY ODCZYTU** – wypadnięcie lub wstawienie nukleotydu/ów (ale nie w liczbie 3 lub wielokrotności 3)



### Odstępstwa od uniwersalności kodu genetycznego

Kodon	Kod uniwersalny	Znaczenie alternatywne	Organellum lub organizm
UGA	stop	tryptofan	Mitochondria ssaków/drożdżowe/ <i>Neurospora</i> i <i>Aspergillus</i>
UAA UAG	stop	kwas glutaminowy	Niektóre pierwotniaki
AGA AGG	arginina	stop, seryna	Mitochondria niektórych zwierząt
AUA	izoleucyna	metionina	Mitochondria ssaków/drożdżowe
CUN	leucyna	treonina	Mitochondria drożdżowe
CGG	arginina	tryptofan	Mitochondria roślinne
AUU GUG UUG	izoleucyna walina leucyna	start	Niektóre prokariota

Węgleński 1996, Turner et al. 2005

## Wpływ mutacji

- 18 z 20 aminokwasów jest kodowanych przez więcej niż 1 kodon – kodony synonimiczne. Zazwyczaj różnią się one w trzeciej pozycji kodonu.
- Obecność kodonów synonimicznych powoduje, że efekty pojawienia się mutacji są zminimalizowane.
- Tranzycje lub transwersje w trzeciej pozycji kodonu zazwyczaj nie zmieniają sensu kodu.
- Mutacje w pierwszej i drugiej pozycji kodonu często powodują zamianę na aminokwas podobny chemicznie.

**§ Powstające w wyniku mutacji nowe allele bardzo często są letalne lub subletalne, obniżające żywotność lub zdolności rozrodcze, w stanie homozygotycznym, a nawet heterozygotycznym.**

**§ Zestaw genów osobników każdej naturalnej populacji jest wynikiem selekcji w długim okresie ewolucyjnej historii danego gatunku.**

**§ W ewolucji te same mutacje powstawały wielokrotnie i były odrzucane poprzez selekcję negatywną, jako ujemne dla danego osobnika.**

**§ Zestaw genów każdego osobnika nie jest więc przypadkowym zbiorem, ale wysoce wyselekcjonowanym zespołem genów, które na drodze współdziałania nadają osobnikowi optymalne w danych warunkach właściwości adaptacyjne.**



**Mutacje chromosomowe strukturalne:**

- 1) Deficjencja
- 2) Translokacja
- 3) Duplikacja
- 4) Inwersja

**Przyczyna:**

- < Zaburzenia mechaniczne podczas mejozy lub mitozy  
np. „zapląkanie” się chromosomów
- < Deficyt jonów  $\text{Ca}^{2+}$  i  $\text{Mg}^{2+}$  (u szeregu roślin)
- < Promieniowanie jonizujące, związki alkilujące  
(diepoksybutan, mitomycyna C, pochodne iperytu, etylenoiminy)

**Mutacje chromosomowe liczbowe:**

- 1) Aneuploidy - pojedyncze chromosomy:
  - ✓ monosomiki
  - ✓ trisomiki
- 2) Euploidy - cały zespół chromosomów  
(naturalne lub sztucznie otrzymane):
  - ✓ monoploidy
  - ✓ poliploidy:
    - § autopoliploidy
    - § allopoliploidy (amfidiploidy)

### Mechanizmy ewolucji roślinnych genomów

1. Duplikacja genomu.
2. Nierównomierny *crossing over* – zarówno homologiczne jak i nieuprawnione rekombinacje pojawiały się równocześnie z duplikacjami tandemowymi genów i rozproszoną utratą genów z duplikowanych segmentów.
3. Transpozycja – geny są znajdowane w różnych genomowych położeniach oraz obserwuje się ekspansję rodzin genów.
4. Rearanżacje – przypisuje się rolę w stabilizacji poliploidalności i specjacji.

### pszenica zwyczajna (*Triticum aestivum*)

genom AABBDD

$2n=6x=42$

alloheksaploid

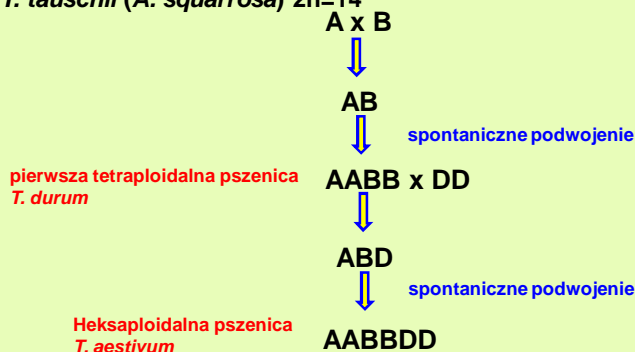
A - z diploidalnej prymitywnej pszenicy *T. monococcum* (pszenica jednoziarnowa) lub *T. boeoticum*

$2n=14$  (AA)

B - z chwastu *Aegilops speltoides*

$2n=14$  (BB - genom tenostał wtórnie zmodyfikowany w pszenicy)

D - z *T. tauschii* (*A. squarrosa*)  $2n=14$



### Ziemniak jadalny

Do tej pory uważany za autotetraploida.

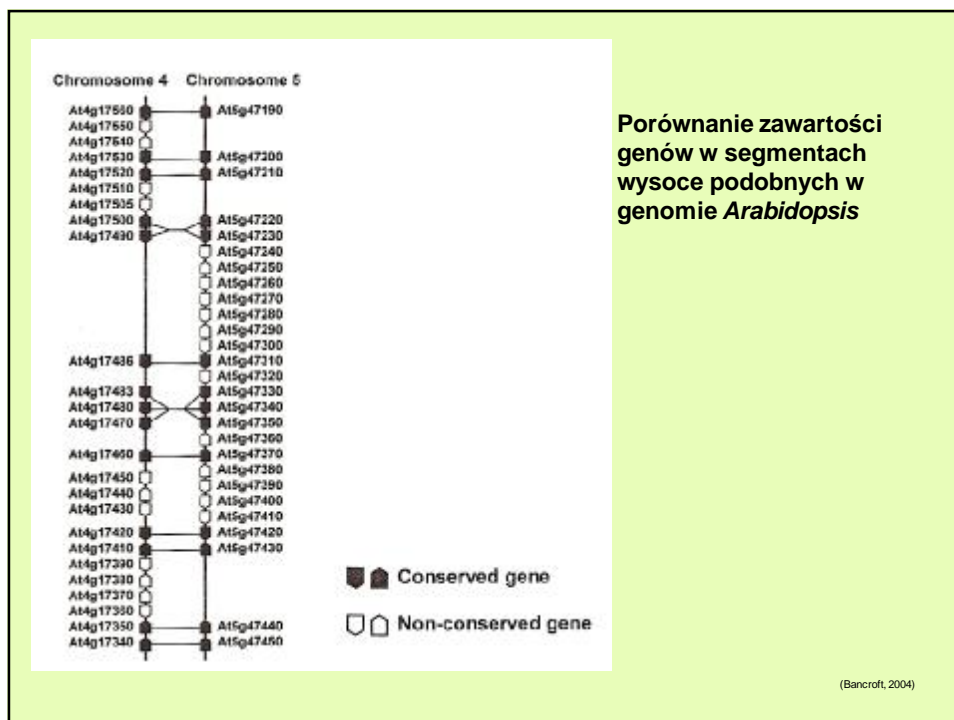
Okazuje się, że jest to mieszaniec międzygatunkowy powstały z:

*S. stentomum* x *S. sparispilum*.

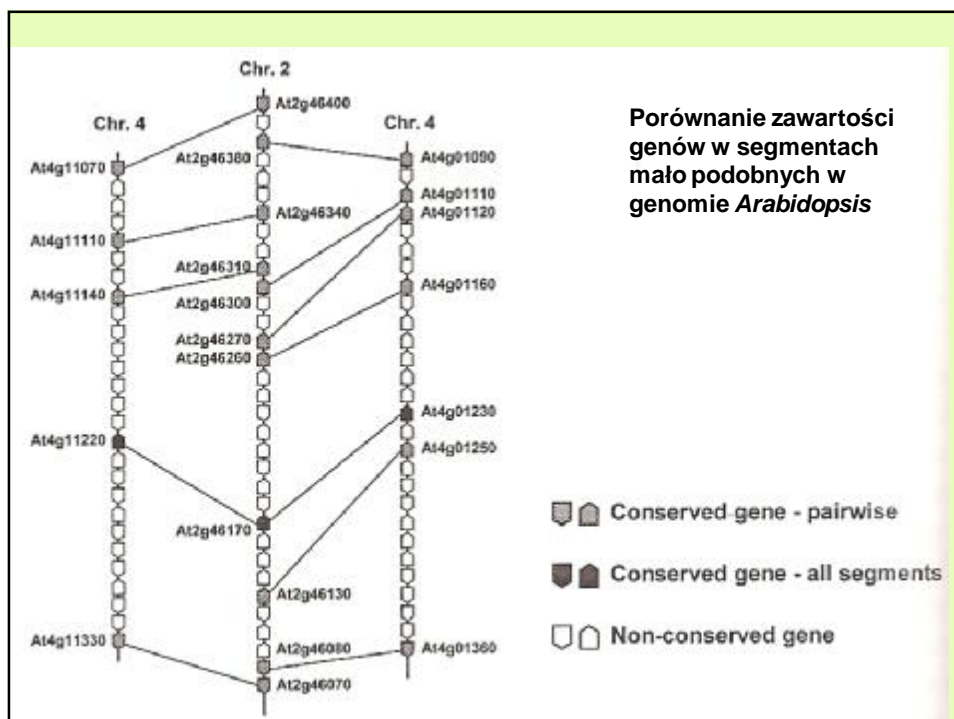
Są to gatunki bardzo blisko ze sobą spokrewnione

### Organizacja genomu u *Arabidopsis*

- § 60% genomu stanowią zduplikowane bloki,
- § duplikacje te zaszły około 65 mln lat temu,
- § zduplikowane bloki zostały zidentyfikowane dzięki charakterystycznemu ułożeniu („mozaice”) genów konserwowanych i nie konserwowanych.
- § Obecność 4 spokrewnionych segmentów genomu (różniących się zawartością genów) świadczy o dwóch zdarzeniach teraploidyzacji u przodka *Arabidopsis* (jeden 65 mln lat temu, a drugi powyżej 100 lat temu).

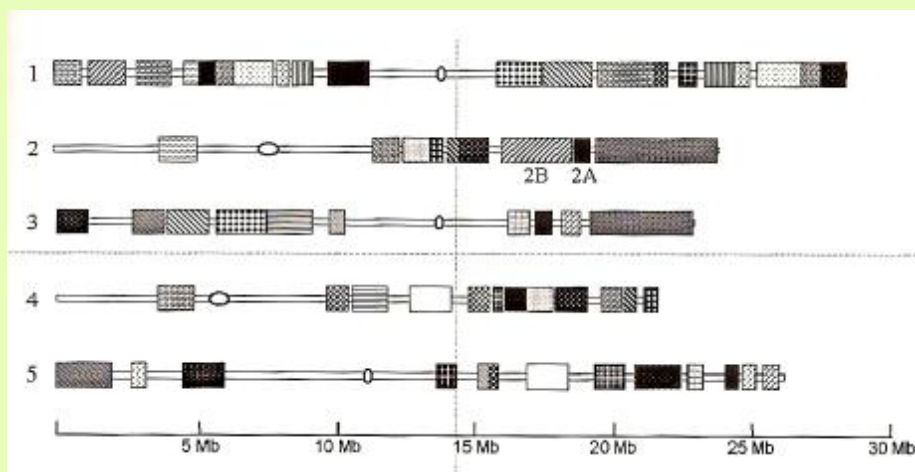


Porównanie zawartości genów w segmentach wysoce podobnych w genomie *Arabidopsis*

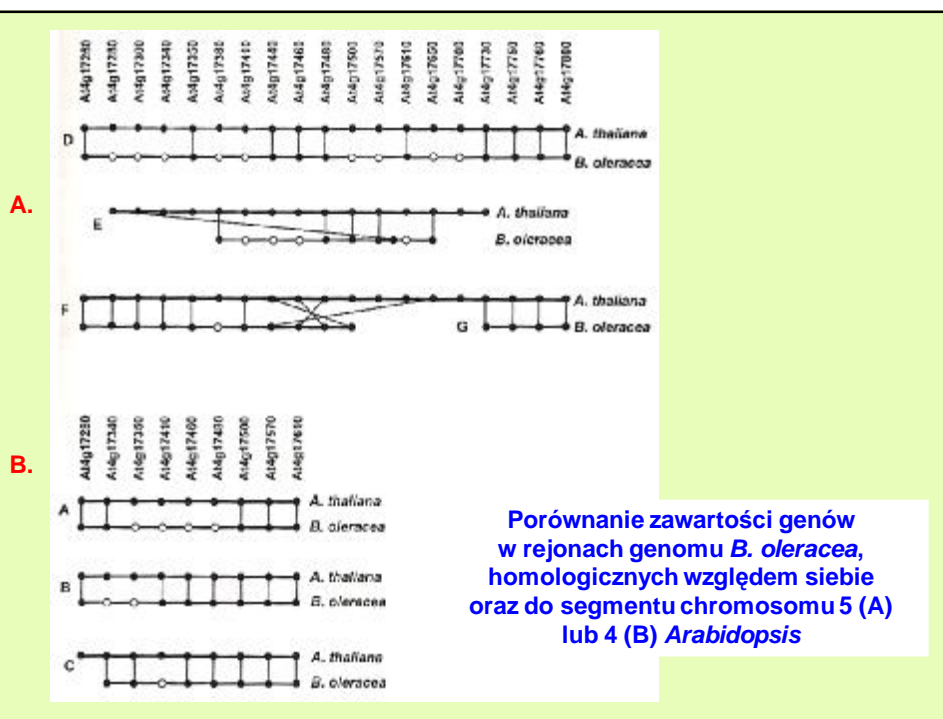


Porównanie zawartości genów w segmentach mało podobnych w genomie *Arabidopsis*

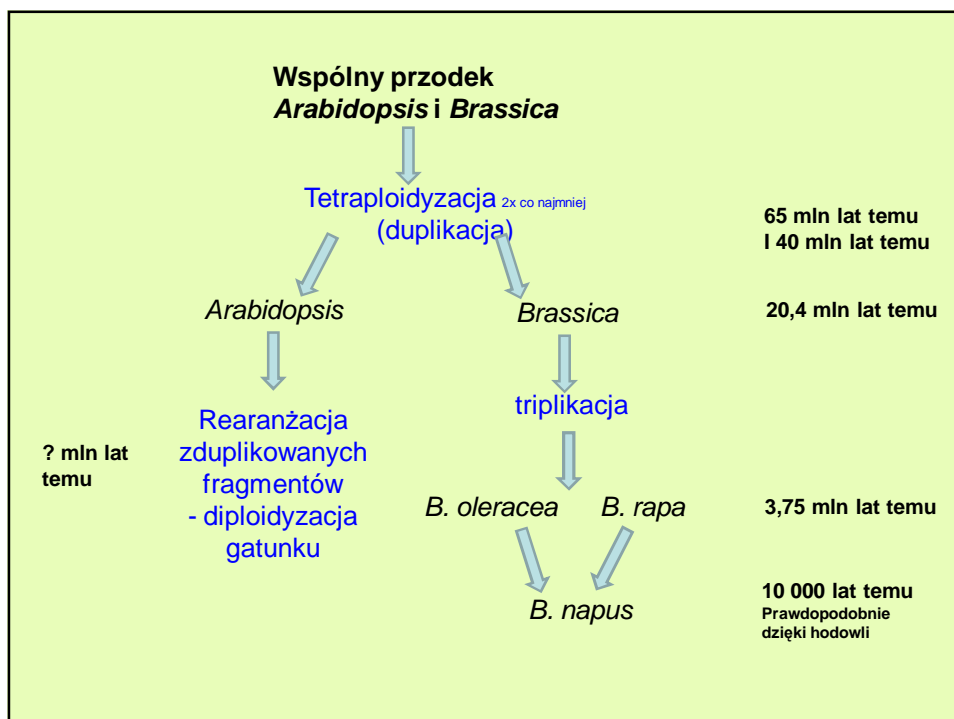
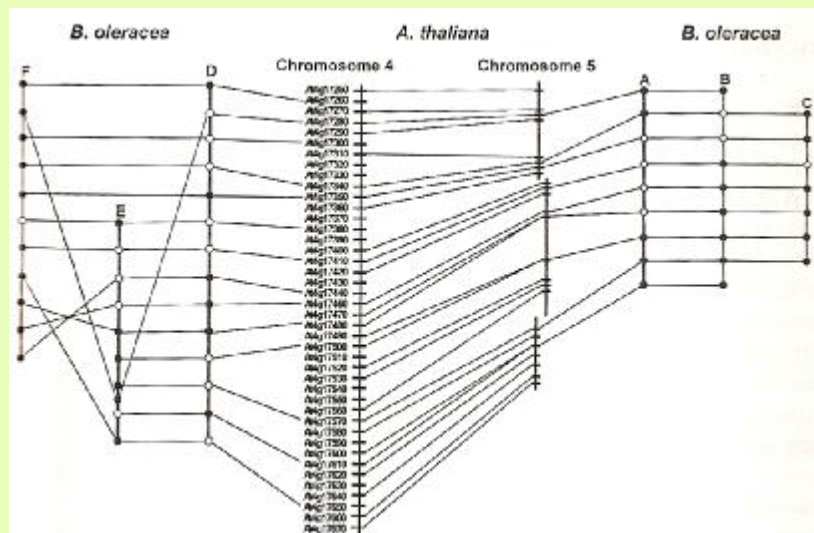
### Lokalizacja zduplikowanych segmentów w genomie *Arabidopsis*.



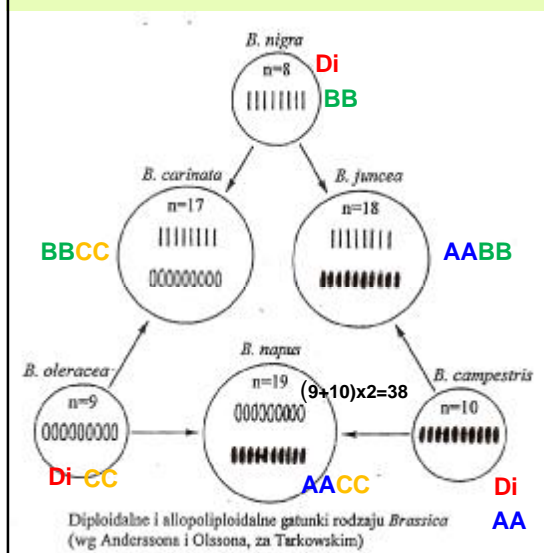
AGI 2000, Blanc 2000, Ziolkowski 2004, zmodyfikowane



**Powiązanie pomiędzy paralogicznymi segmentami z genomu *B. oleracea* z segmentami z *Arabidopsis***



**SERIA POLIPLOIDALNA** – zmiana liczby chromosomowej polega tu na zmniejszeniu lub zwiększeniu haploidalnego zespołu o 1 chromosom. Prawdopodobnie jest to następstwem duplikacji lub utraty centromeru w połączeniu z wielokrotnymi translokacjami



W obrębie *Brassica* występuje rzadko spotykana zdolność swobodnego krzyżowania się gatunków. W naturze powstały spontanicznie formy allotetraploidalne.



Rys. 41. Zależność wzrostu tymotki łąkowej (*Phleum pratense*) od stopnia ploidalności; od lewej ku prawej formy 3x, 4x, 5x, 6x, 7x, 8x, 9x, 10x, 11x, 12x i 13x. Podstawowa liczba chromosomów  $x = 7$

Poliploidalność często powoduje zwiększenie wegetatywnych części roślin i większy wigor, ale nie zawsze.

Dla każdej grupy roślin istnieje optymalny poziom ploidalności, którego przekroczenie powoduje spadek wigoru i żywotności.

- Poliploidalność to źródło zmienności typowe dla roślin, nie występujące u zwierząt.
- Autopoliploidy – identyczne strukturalnie genomy, rekombinacja jest możliwa.
- Allopoliploidy – genomy odmienne, rekombinacja jest możliwa tylko pomiędzy chromosomami homologicznymi, np. allotetraploid – jest funkcjonalnie diploidalny.

### Poliploidalność może niekiedy stanowić cechę ewolucyjnie korzystną

1. Rozszerzenie możliwości rekombinacji, ograniczonych na poziomie diploidalnym.
2. Umożliwienie zmiany systemu kojarzenia w kierunku wsobności.
3. Utrwalenie allopoloidalnych form powstałych w wyniku krzyżowania międzygatunkowego.
4. Stworzenie możliwości długotrwałego różnicowania się allopoliploidów, które funkcjonalnie zachowują się jak diploidy, poprzez adaptacyjne przystosowanie zduplikowanych *loci*.