

# Początki ewolucji

---

Od abiogenezy do komórek eukariotycznych

# Czym jest życie?

---

metabolizm

+

informacja  
(replikacja)

# Czym jest życie?

---

“Self-sustaining chemical system capable of Darwinian evolution”

Samopodtrzymujący się system chemiczny zdolny do ewolucji darwinowskiej

NASA, 1994

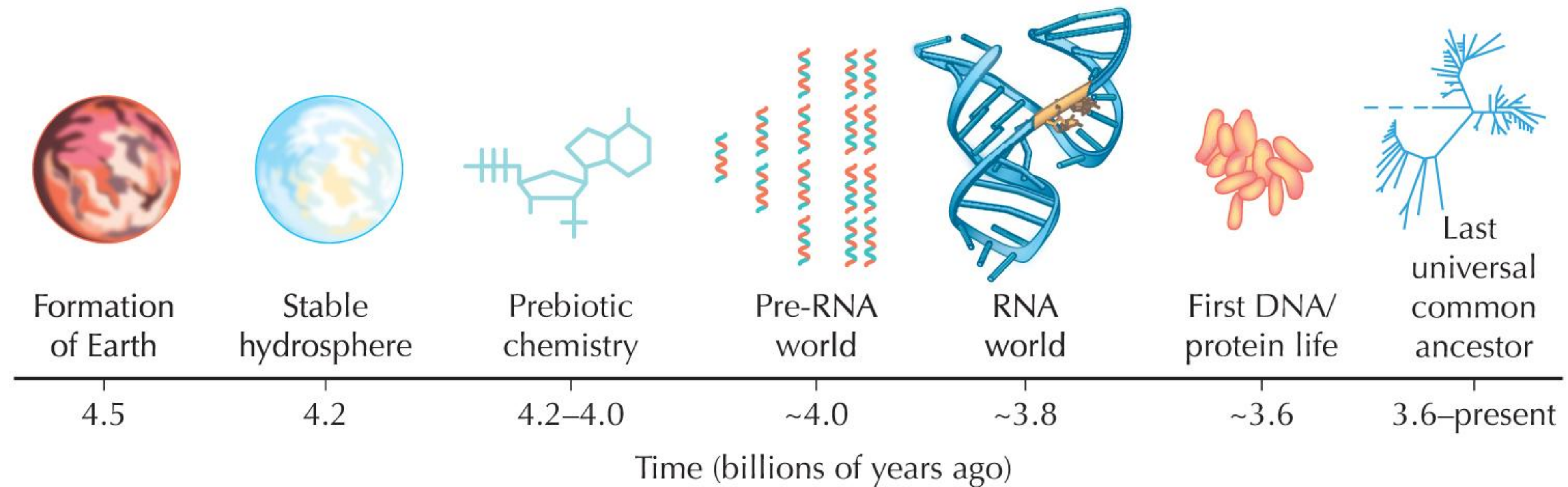
# (A)biogeneza

---

- Ewolucja jest właściwością organizmów żywych
  - Życie = ewolucja
- Powstanie życia z materii nieożywionej nie było zjawiskiem ewolucyjnym
  - trudności z wyjaśnieniem abiogenezy nie mogą być traktowane jako zarzut wobec teorii ewolucji
  - właściwe dziedziny:
    - fizyka (teoria złożoności, teoria samoorganizacji, termodynamika)
    - chemia
    - planetologia



# Czas i scena



**FIGURE 4.4.** Steps in the origin of life.

4.4, modified from Joyce G.F., *Nature* **418**: 214–221, © 2002 Macmillan, [www.nature.com](http://www.nature.com)

*Evolution* © 2007 Cold Spring Harbor Laboratory Press

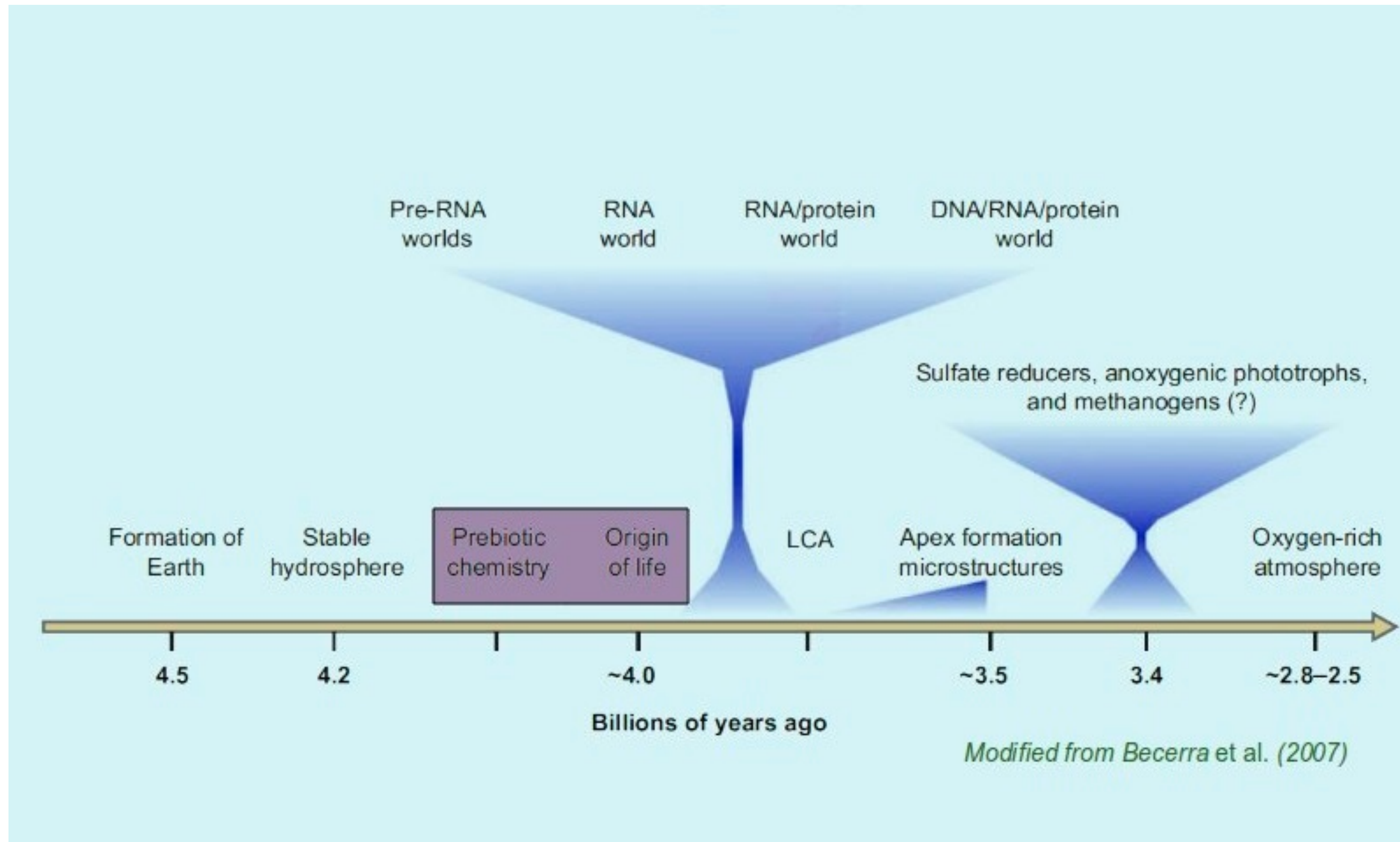
Istnieją też koncepcje umieszczające część z tych etapów poza Ziemią

# Kluczowe etapy

---

- Etap chemiczny - prebiotyczny: początek  $>4,2$  mld. lat temu
- Etap progenota - powstanie replikacji i podstawowych procesów biologicznych, początek ewolucji biologicznej: 4,2-3,8 mld. lat temu
- Etap komórkowy: od  $\sim 3,8$  mld lat temu (najstarsze ślady kopalne)
- LUCA:  $\sim 3,6$  mld. lat temu
- Eukarionty:  $\sim 2$  mld. lat temu

# Prehistoria życia





# Etap chemiczny

- Nie ma charakteru ewolucji biologicznej!
- Wiele eksperymentów odtwarzających pierwotną atmosferę i zachodzące w niej reakcje
  - atmosfera beztlenowa, bogata w azot, dwutlenek węgla, związki siarki
  - koncepcja “bulionu”
  - koncepcja hydrotermalna
- Związki organiczne znajdowane w materiale pozaziemskim (meteoryty, komety) pokazują możliwość abiotycznego powstawania niezbędnych związków

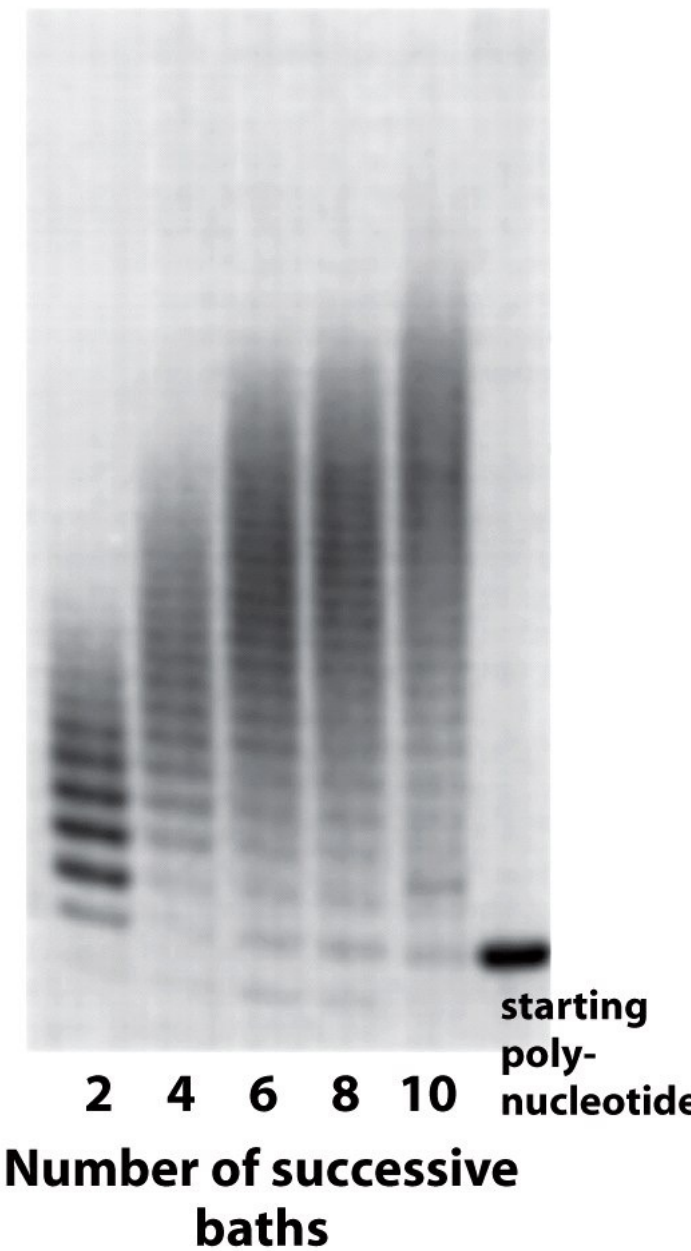


Figure 17-13 Evolutionary Analysis, 4/e  
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.

Ligacja polinukleotydów na katalizatorze glinokrzemianowym

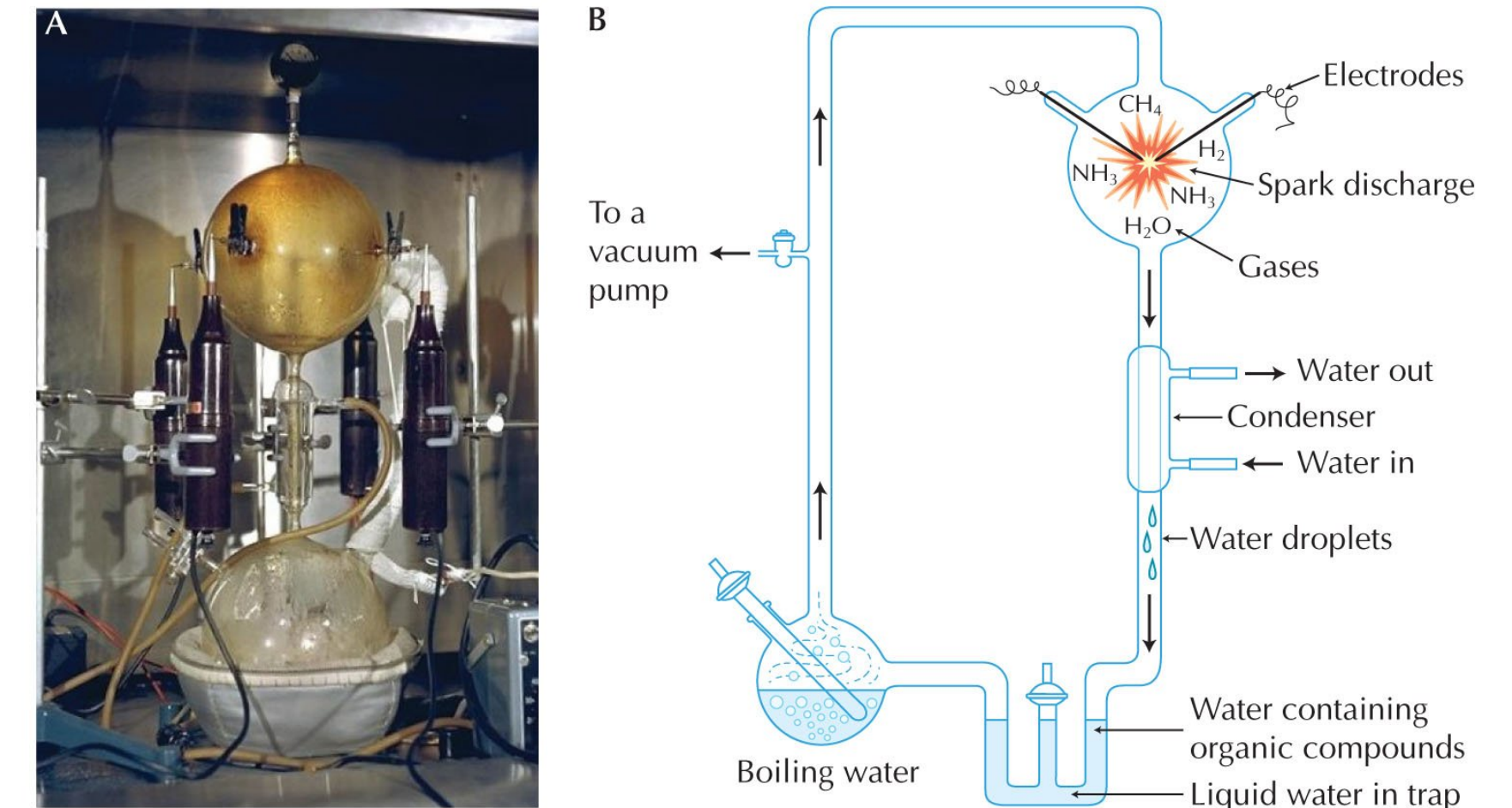
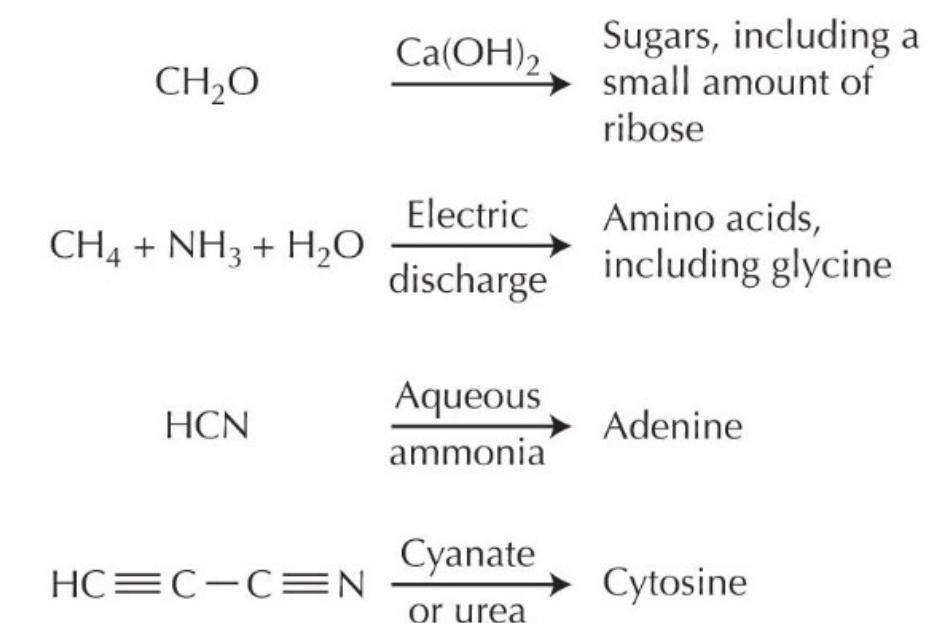


FIGURE 4.6. The apparatus used in the Miller–Urey experiments. (A) Recreation of the original apparatus. (B) Diagram of the apparatus.

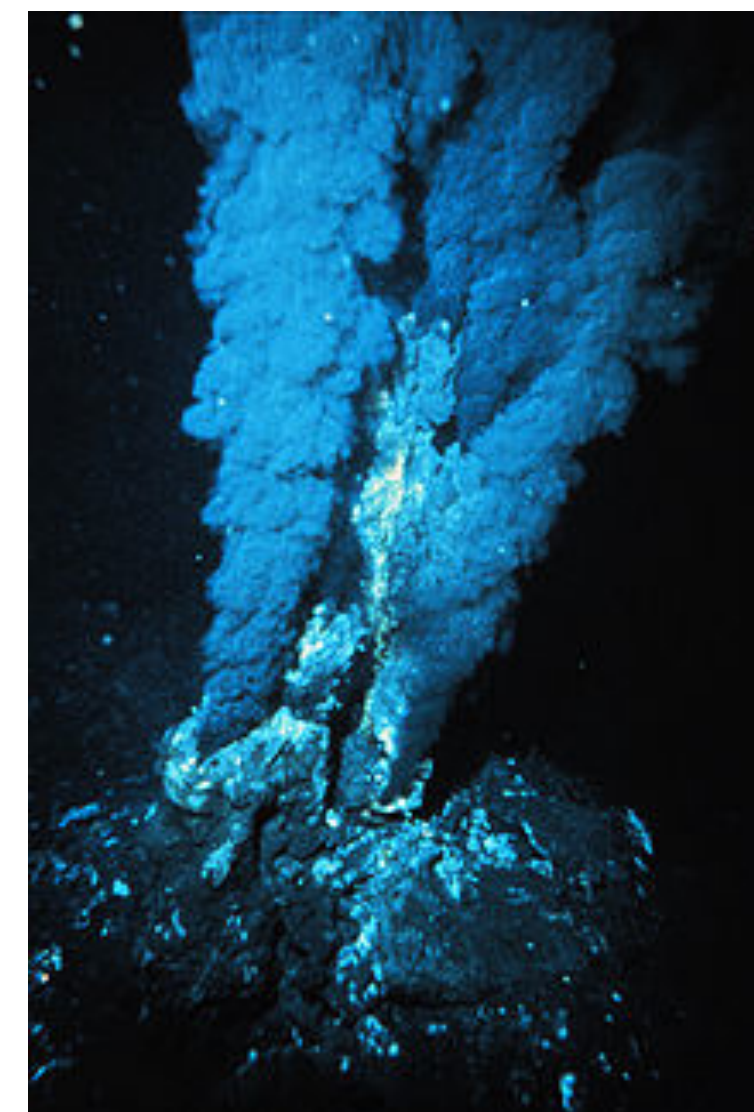
4.6A, photo courtesy of NASA

Evolution © 2007 Cold Spring Harbor Laboratory Press



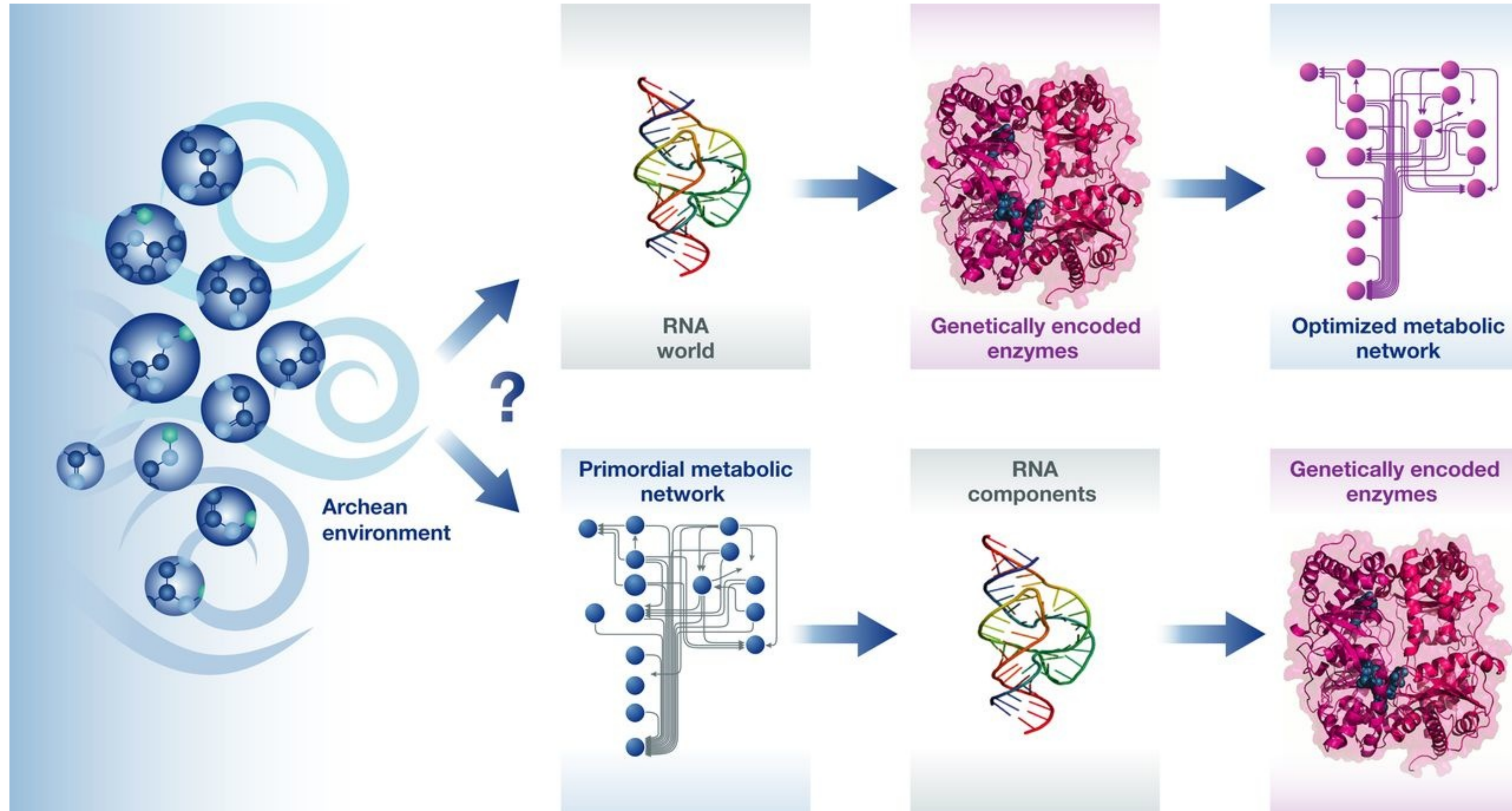
4.8, redrawn from Orgel L.E., *Trends Biochem. Sci.* 23: 491–495, © 1998 Elsevier

Evolution © 2007 Cold Spring Harbor Laboratory Press





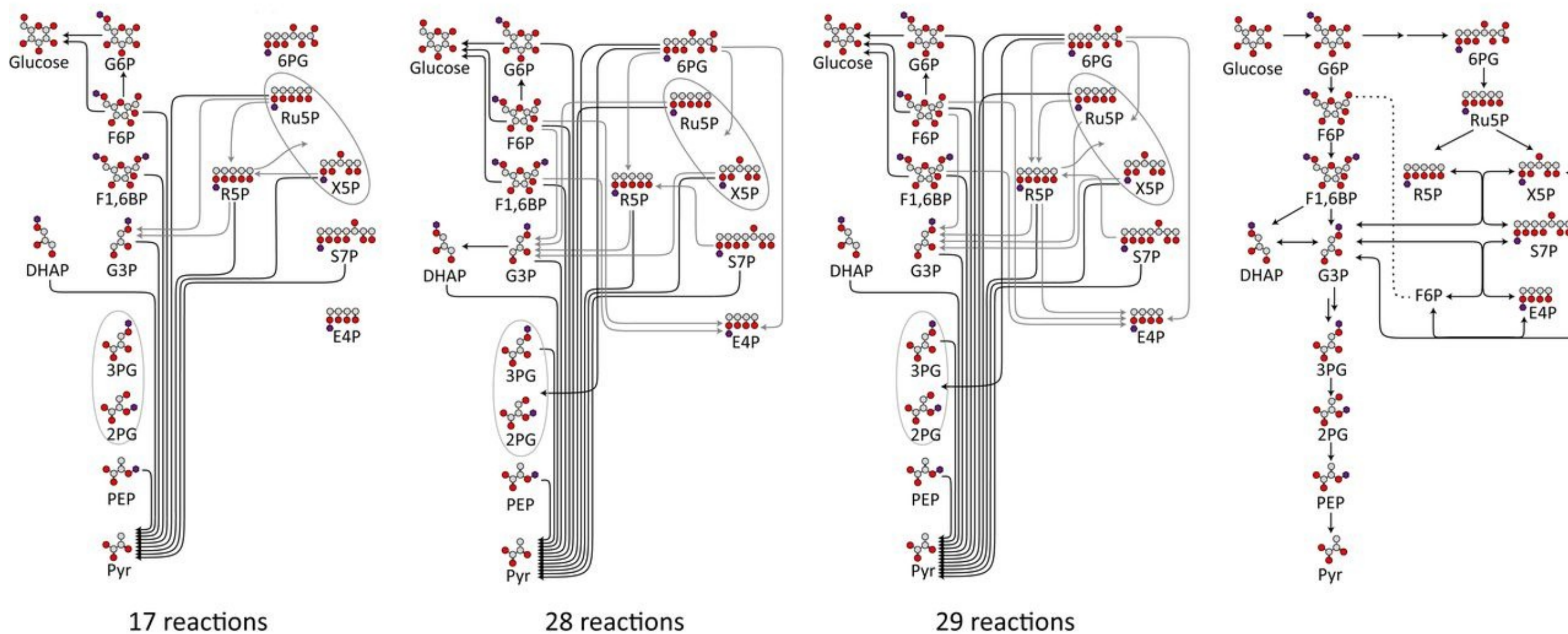
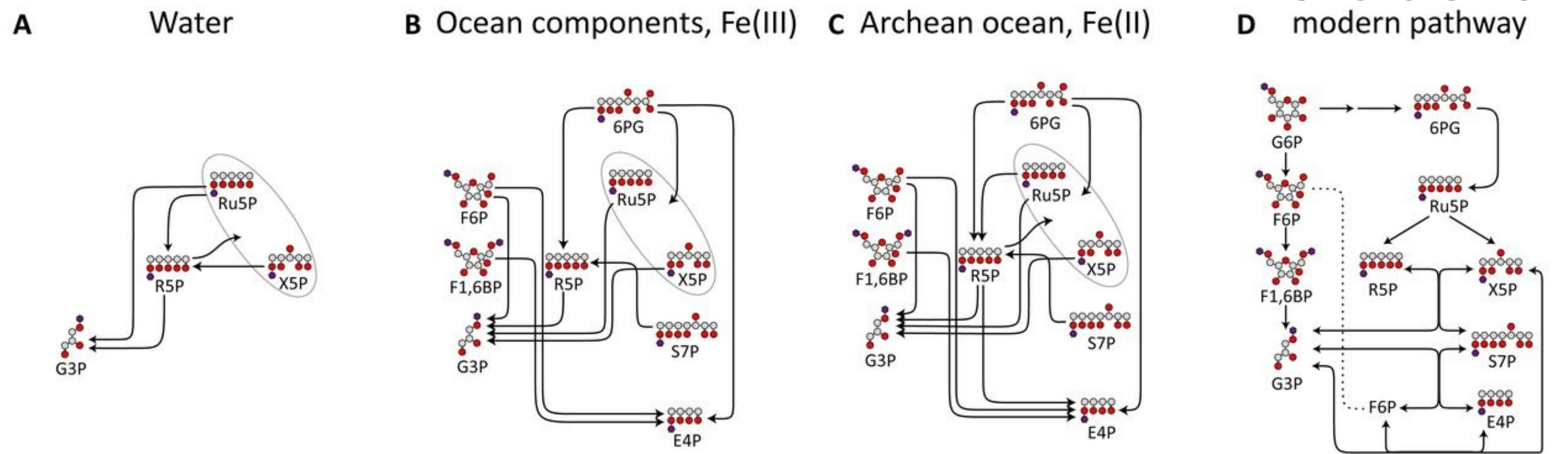
# Prebiotyczna biochemia?





# Prebiotyczna biochemia?

Cząsteczki niezbędne do syntezy RNA mogły powstać w pierwotnych sieciach metabolicznych



**Non-enzymatic glycolysis and pentose phosphate pathway-like reactions in a plausible Archean ocean**

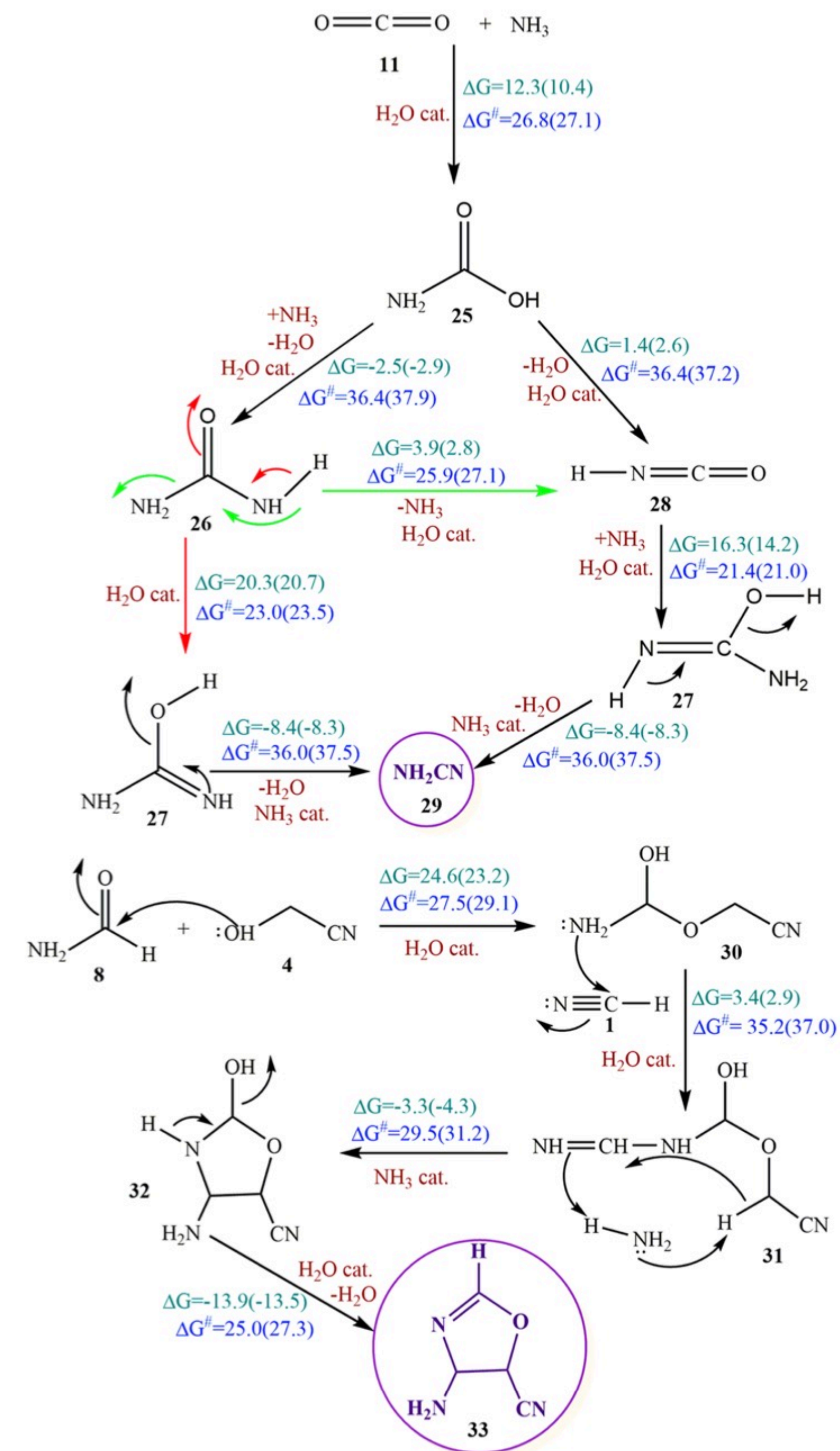
Markus A Keller, Alexandra V Turchyn, Markus Ralser

DOI: 10.1002/msb.20145228 | Published 25.04.2014



# Pierwotna chemia

- Prekursory nukleotydów i aminokwasów powstają z prostych związków: cyjanowodoru i wody



ACS  
central  
science

ACS AuthorChoice

Research Article

Cite This: *ACS Cent. Sci.* 2019, 5, 1532–1540

<http://pubs.acs.org/journal/acscii>

## Insights Into the Origin of Life: Did It Begin from HCN and $\text{H}_2\text{O}$ ?

Tamal Das,<sup>†,‡</sup> Siddharth Ghule,<sup>†,‡</sup> and Kumar Vanka<sup>\*,†,‡</sup>

<sup>†</sup>Physical and Materials Chemistry Division, CSIR-National Chemical Laboratory (CSIR-NCL), Dr. Homi Bhabha Road, Pashan, Pune 411008, India

<sup>‡</sup>Academy of Scientific and Innovative Research (AcSIR), Ghaziabad 201002, India

# Etap progenota

---

- **Powstanie informacji**

- kluczowe powstanie zdolności (samo)replikacji
- powiązanie genotypu z fenotypem – możliwość działania doboru
  - progenota

- **Powstanie metabolizmu**

- kluczowe powstanie samoorganizującej się sieci metabolicznej
- powielanie struktury nie na zasadzie replikacji matrycowej
- replikacja “wynaleziona” później



# Co było najpierw?

---

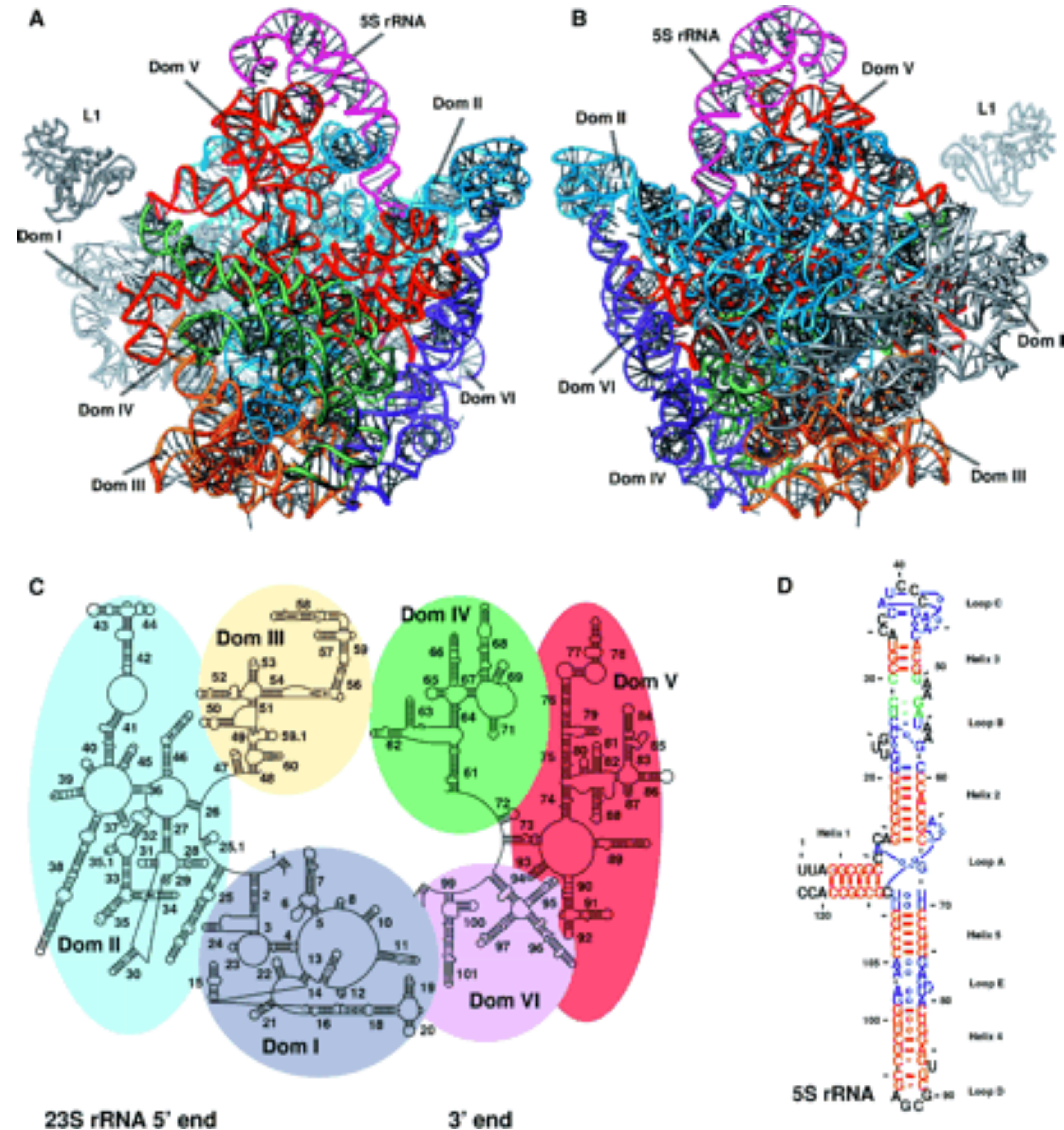
- Metabolizm (Oparin, Dyson)
  - Zależny od informacji genetycznej (kodowane enzymy)
- Replikacja (Eigen)
  - Zależna od metabolizmu (enzymy replikujące DNA)





# Świat RNA

- Odkrycie enzymatycznej aktywności RNA (**rybozomy**), 1982
- RNA przyjmuje różne struktury przestrzenne, jest bardziej od DNA reaktywny chemicznie
- Może zatem pełnić rolę zarówno nośnika informacji genetycznej (podlegać replikacji) jak i cząsteczki wyrażającej tę informację (enzymu)
- Można wyobrazić sobie życie oparte na RNA jako jedynej makrocząsteczce





# Rybozymy w naturze

- Cięcie i obróbka RNA
  - introny grupy I i II (autokatalityczne)
  - bakteryjna RNaza P
  - spliceosom
  - rybozymy wirusów roślinnych
- Synteza białek
  - aktywność peptydylotransferazy rybosomu
- Wiele innych aktywności uzyskanych w laboratorium

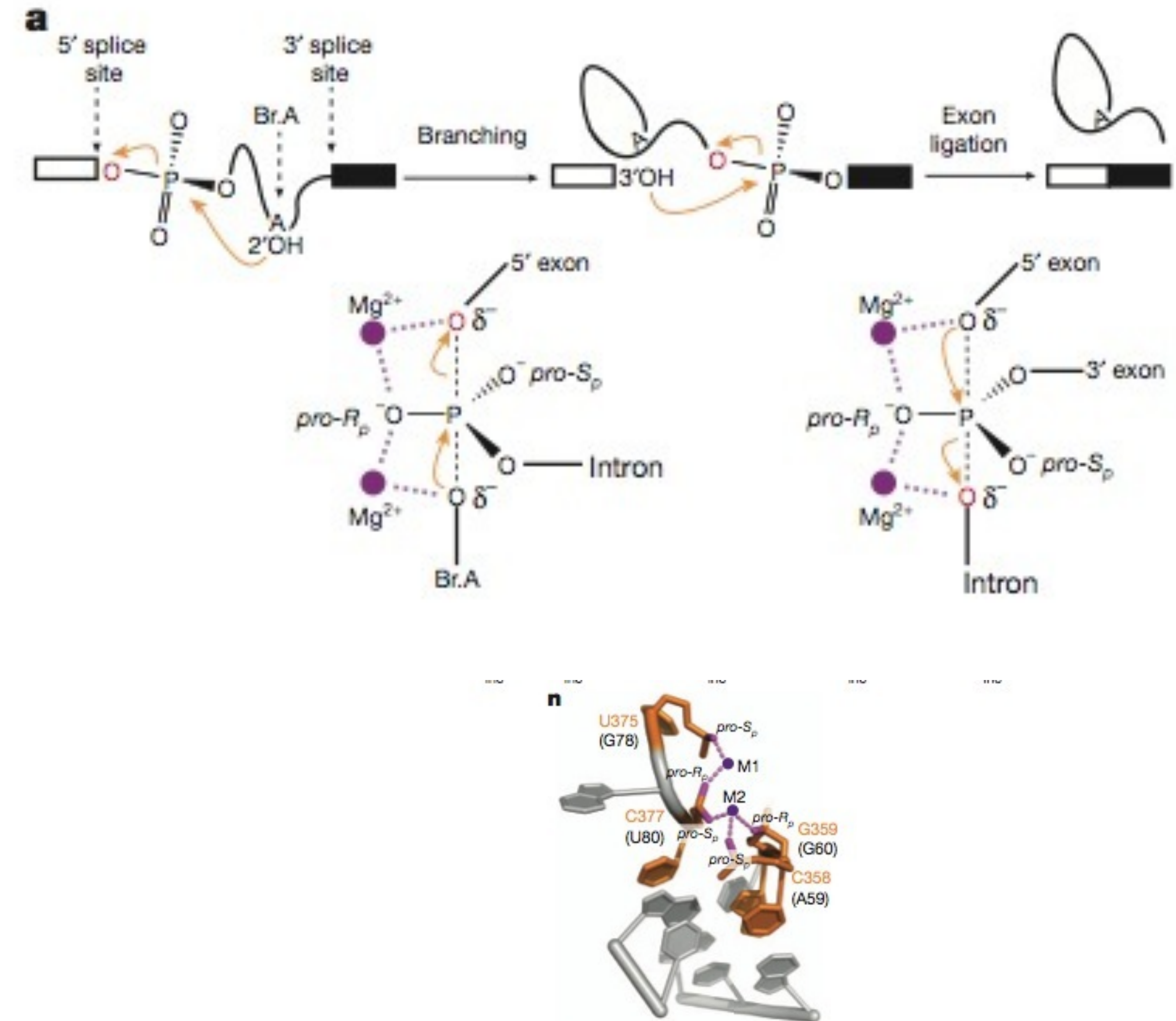


Figure 2 | U6 snRNA positions metals important for both steps of splicing.

doi:10.1038/nature12734

## RNA catalyses nuclear pre-mRNA splicing

Sebastian M. Fica<sup>1,2\*</sup>, Nicole Tuttle<sup>3\*</sup>, Thaddeus Novak<sup>4</sup>, Nan-Sheng Li<sup>4</sup>, Jun Lu<sup>3</sup>, Prakash Koodathingal<sup>2</sup>, Qing Dai<sup>3</sup>, Jonathan P. Staley<sup>2</sup> & Joseph A. Piccirilli<sup>3,4</sup>

# Rybozym zdolny do syntezy RNA

- Wyselekcjonowany w laboratorium
- Wciąż nie autonomiczna replikaza

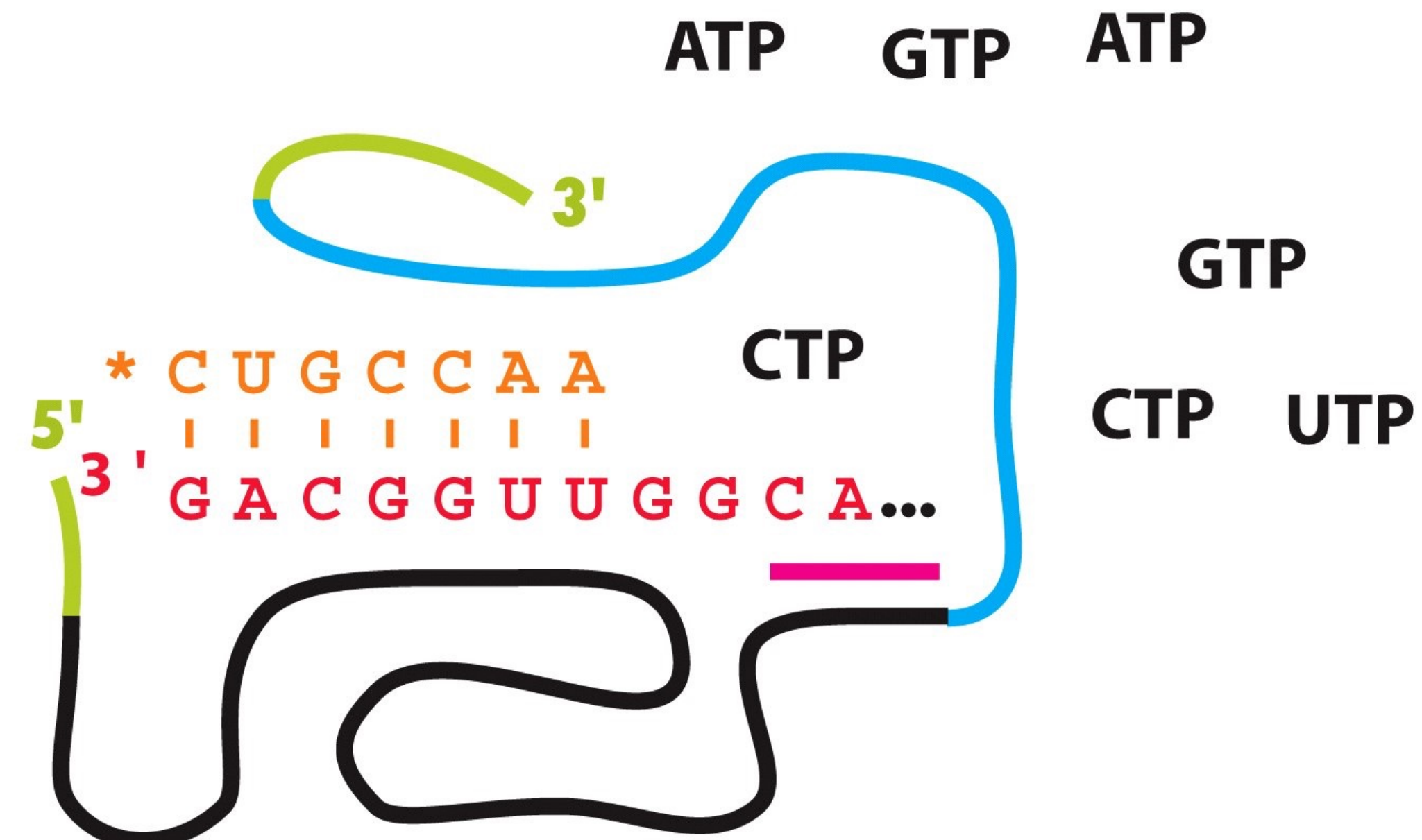


Figure 17-8a Evolutionary Analysis, 4/e  
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.



Figure 17-8b Evolutionary Analysis, 4/e  
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.

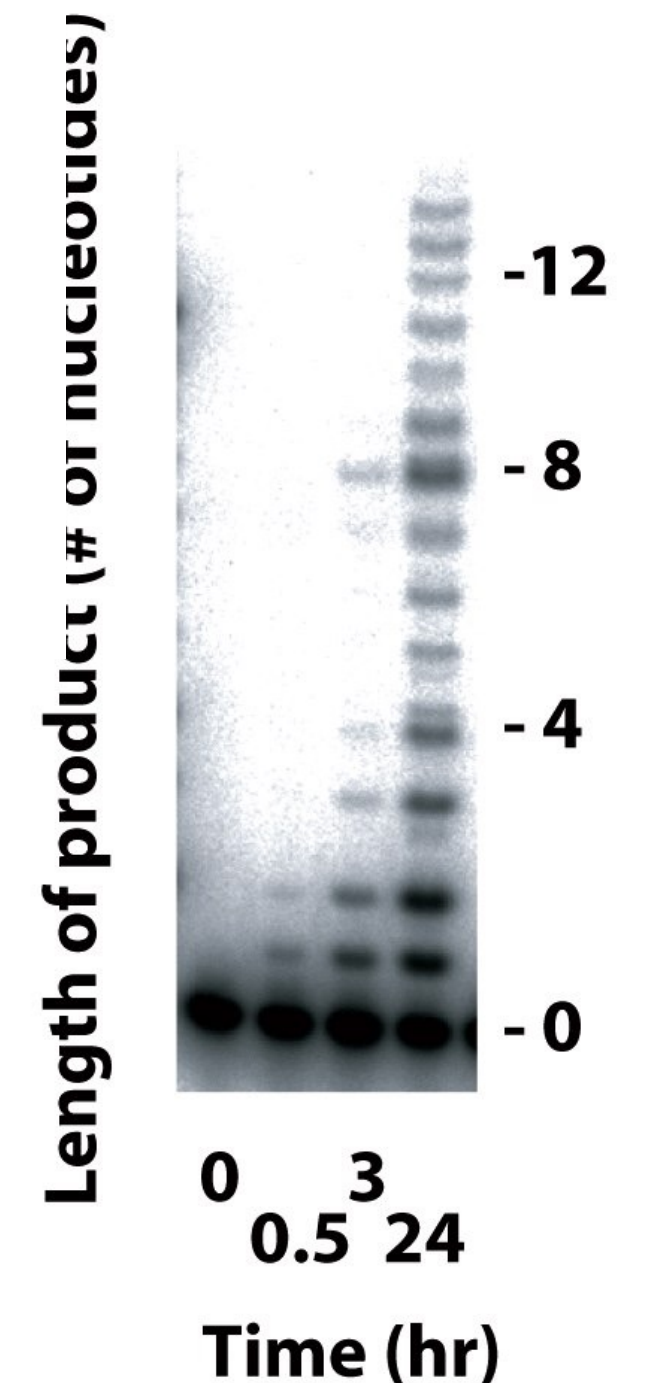


Figure 17-8c Evolutionary Analysis, 4/e  
© 2007 Pearson Prentice Hall, Inc.

# Czy zbadaliśmy wszystkie możliwe rybozymy?

---

Długość cząsteczki (nt)	Liczba możliwych kombinacji ( $4^M$ )
50	$1,3 \times 10^{30}$
100	$1,6 \times 10^{60}$
150	$2 \times 10^{90}$

Liczba atomów na Ziemi:  $10^{49}$ - $10^{50}$

Liczba atomów we Wszechświecie:  $10^{78}$ - $10^{82}$



# Polimeraza trójkowa

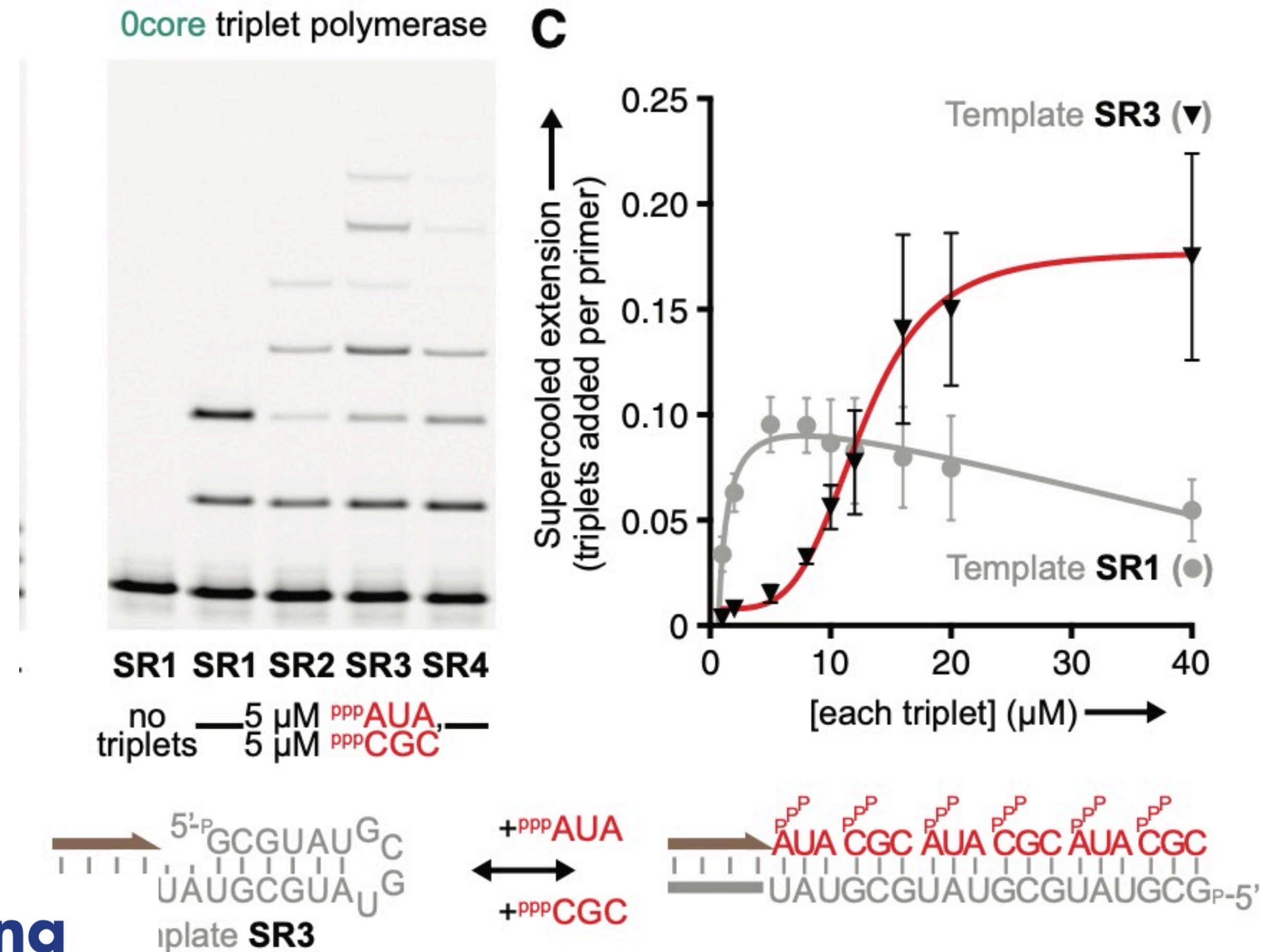
- Rybozym wykorzystujący jako substraty trinukleotydy
- Zdolny do autoreplikacji

## Ribozyme-catalysed RNA synthesis using triplet building blocks

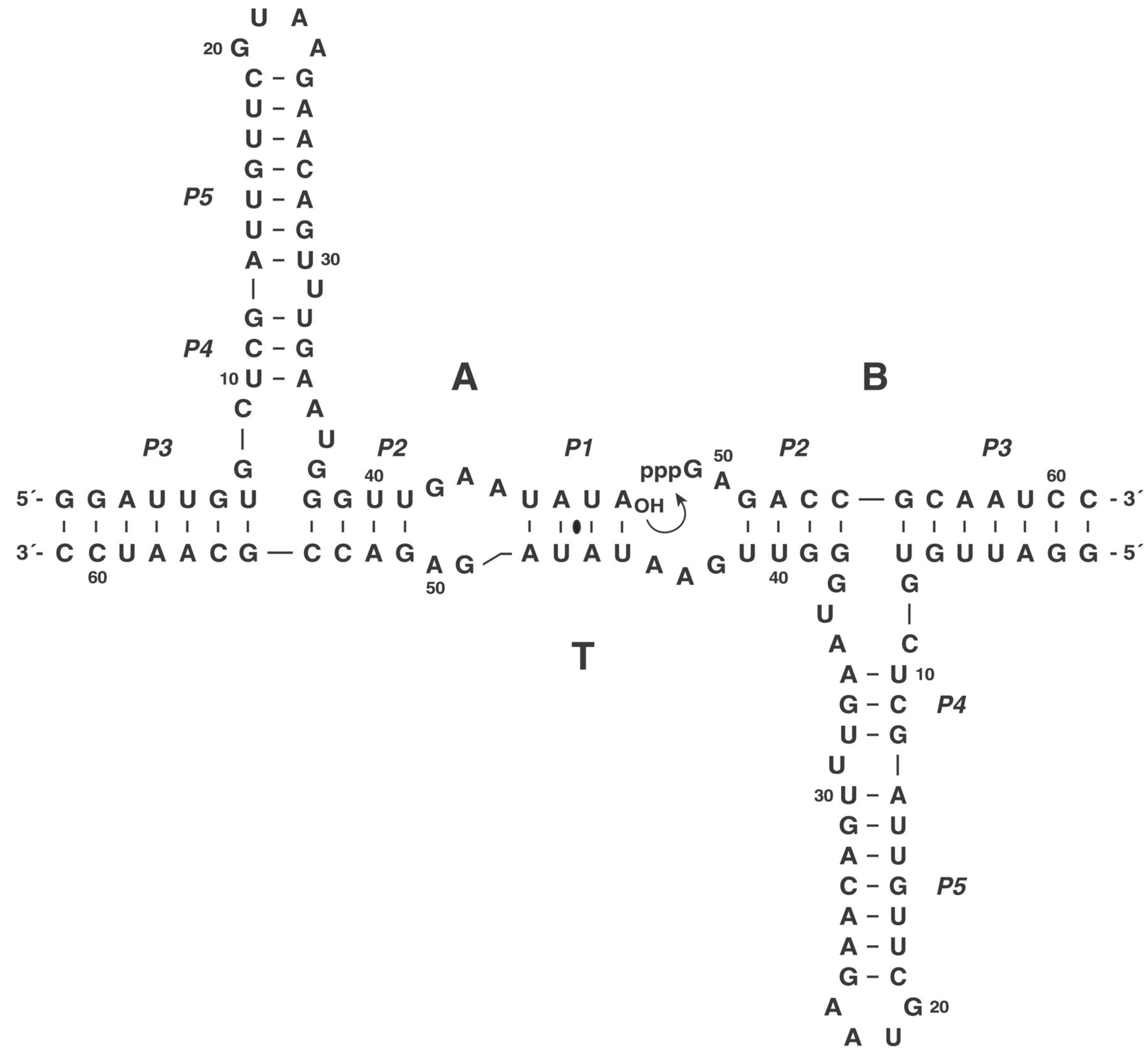
James Attwater, Aditya Raguram<sup>†</sup>, Alexey S Morgunov, Edoardo Gianni, Philipp Holliger\*

MRC Laboratory of Molecular Biology, Cambridge Biomedical Campus, Cambridge, United Kingdom

Attwater et al. eLife 2018;7:e35255. DOI: <https://doi.org/10.7554/eLife.35255>



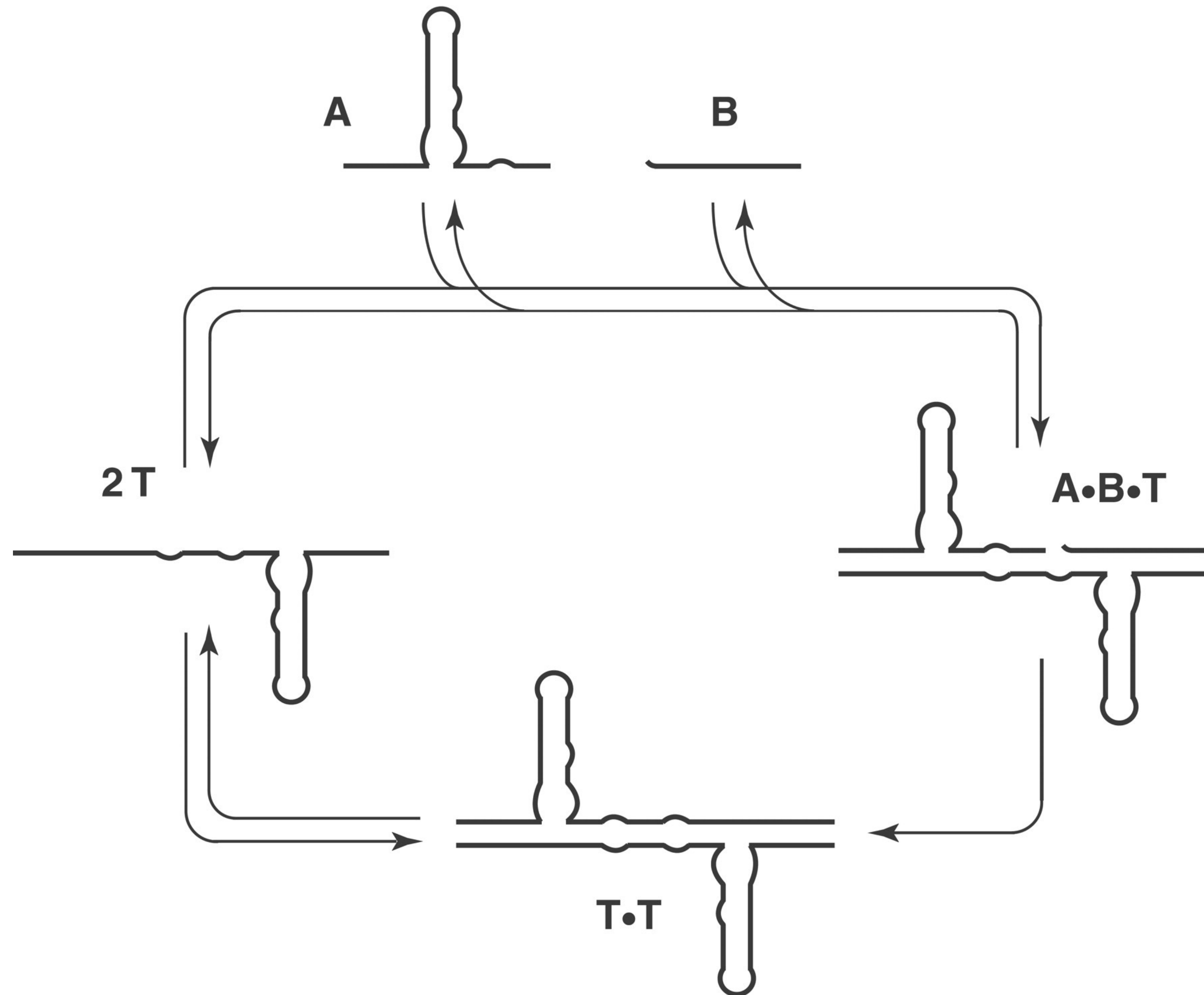
# Autokatalityczna ligaza RNA



©2002 by National Academy of Sciences

Paul N , Joyce G F PNAS  
2002;99:12733-12740

# Autokatalityczna ligaza RNA



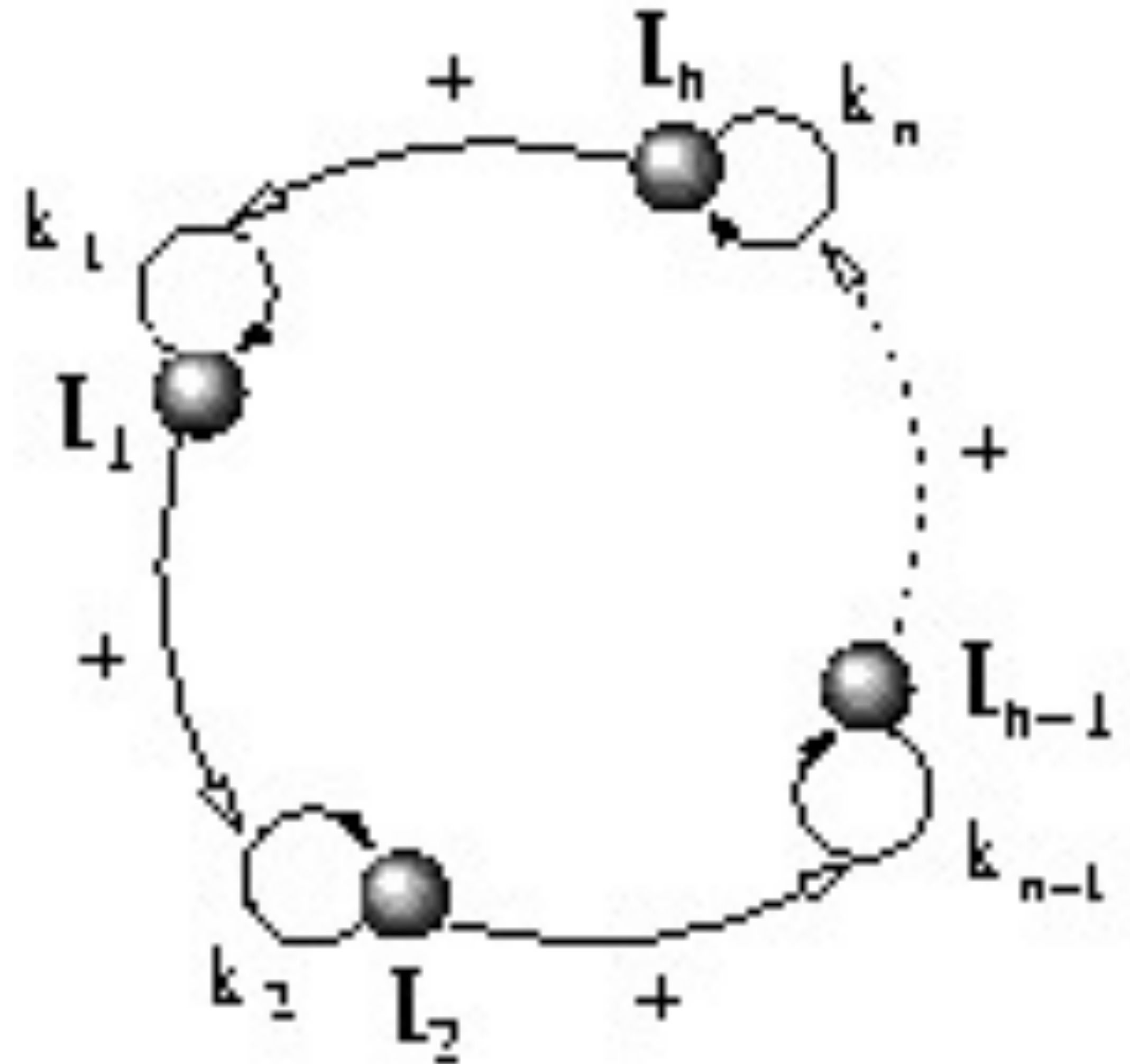
©2002 by National Academy of Sciences

Paul N , Joyce G F PNAS  
2002;99:12733-12740

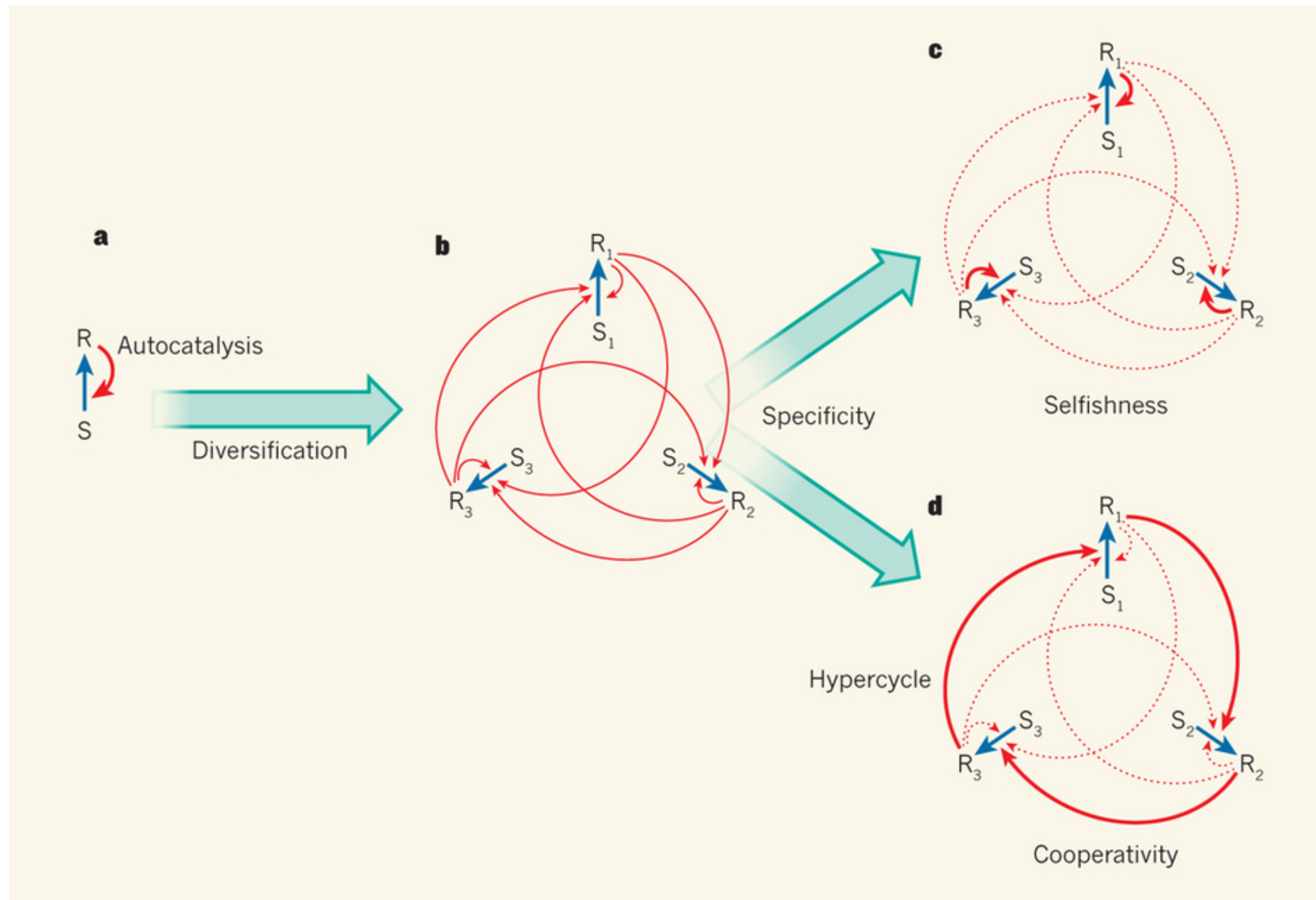


# Problemy świata RNA

- Ograniczona zdolność magazynowania informacji w pojedynczym replikatorze (ilość informacji możliwej do zakodowania jest odwrotnie proporcjonalna do częstości błędów replikacji – **granica Eigena**)
- Rozwiązanie – sieci współdziałających replikatorów (**hipercykle**)
- „Samolubne RNA” w sieci replikatorów
- rozwiązanie – wydzielenie hipercyklu błoną i specjalizacja



# Kooperacja czy samolubność



Kooperacja i samoorganizacja

---

ARTICLE

doi:10.1038/nature11549

---

---

# Spontaneous network formation among cooperative RNA replicators

Nilesh Vaidya<sup>1</sup>, Michael L. Manapat<sup>2</sup>, Irene A. Chen<sup>3†</sup>, Ramon Xulvi-Brunet<sup>3</sup>, Eric J. Hayden<sup>4</sup> & Niles Lehman<sup>1</sup>

Nature, 2012 Nov 1;491(7422):72-7

Samoorganizujące się sieci rybozymów (2012) - potwierdzone doświadczalnie

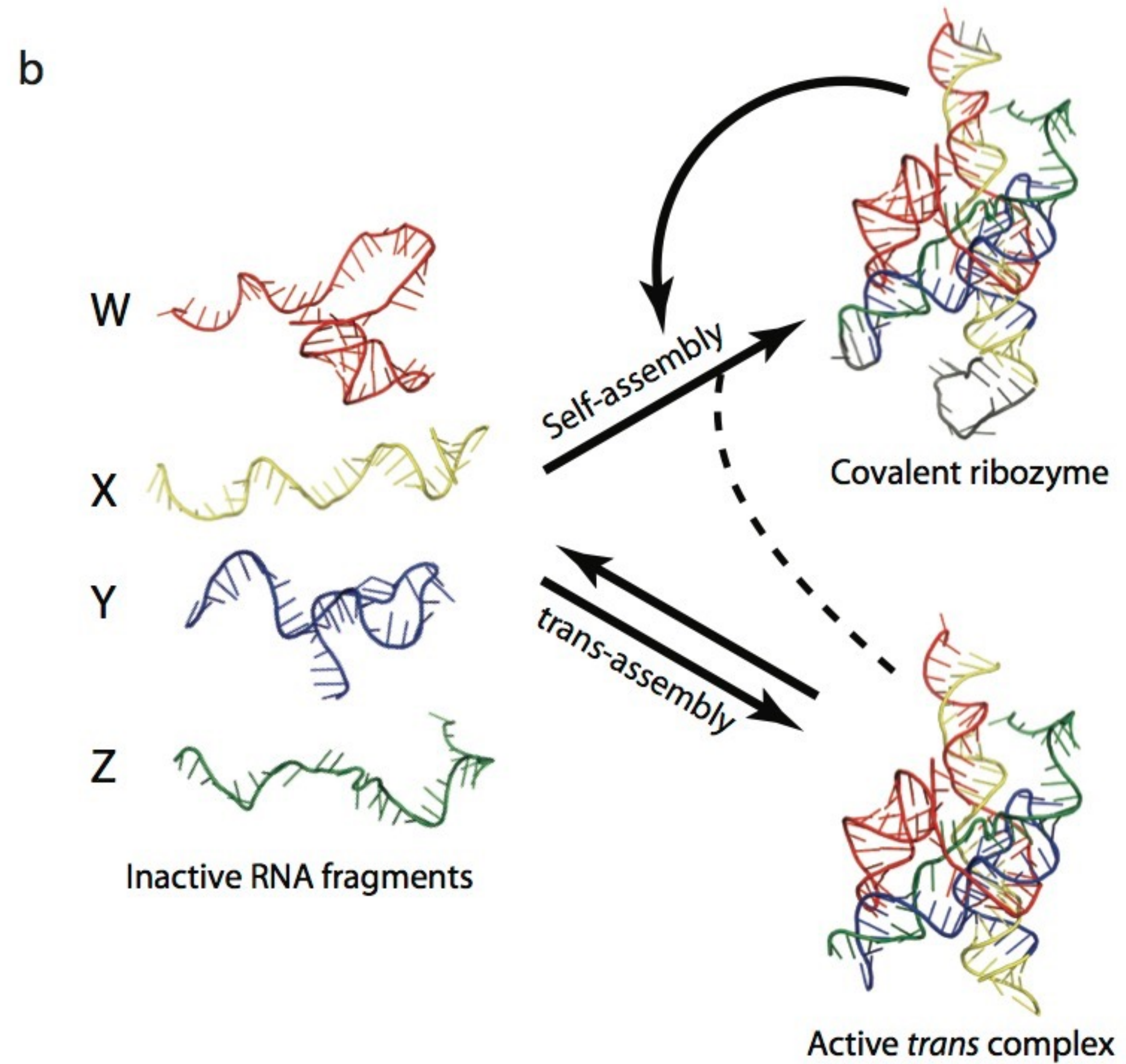
# Samorganizacja sieci RNA

---

- Rybozym pochodzący z intronu *Azoarcus* (Proteobacteria)
- Pofragmentowany ma zdolność do autokatalitycznej ligacji fragmentów
- Stworzono warianty o różnej sekwencji i podobnych właściwościach
- Na ich podstawie stworzono warianty zdolne do ligowania innych wariantów

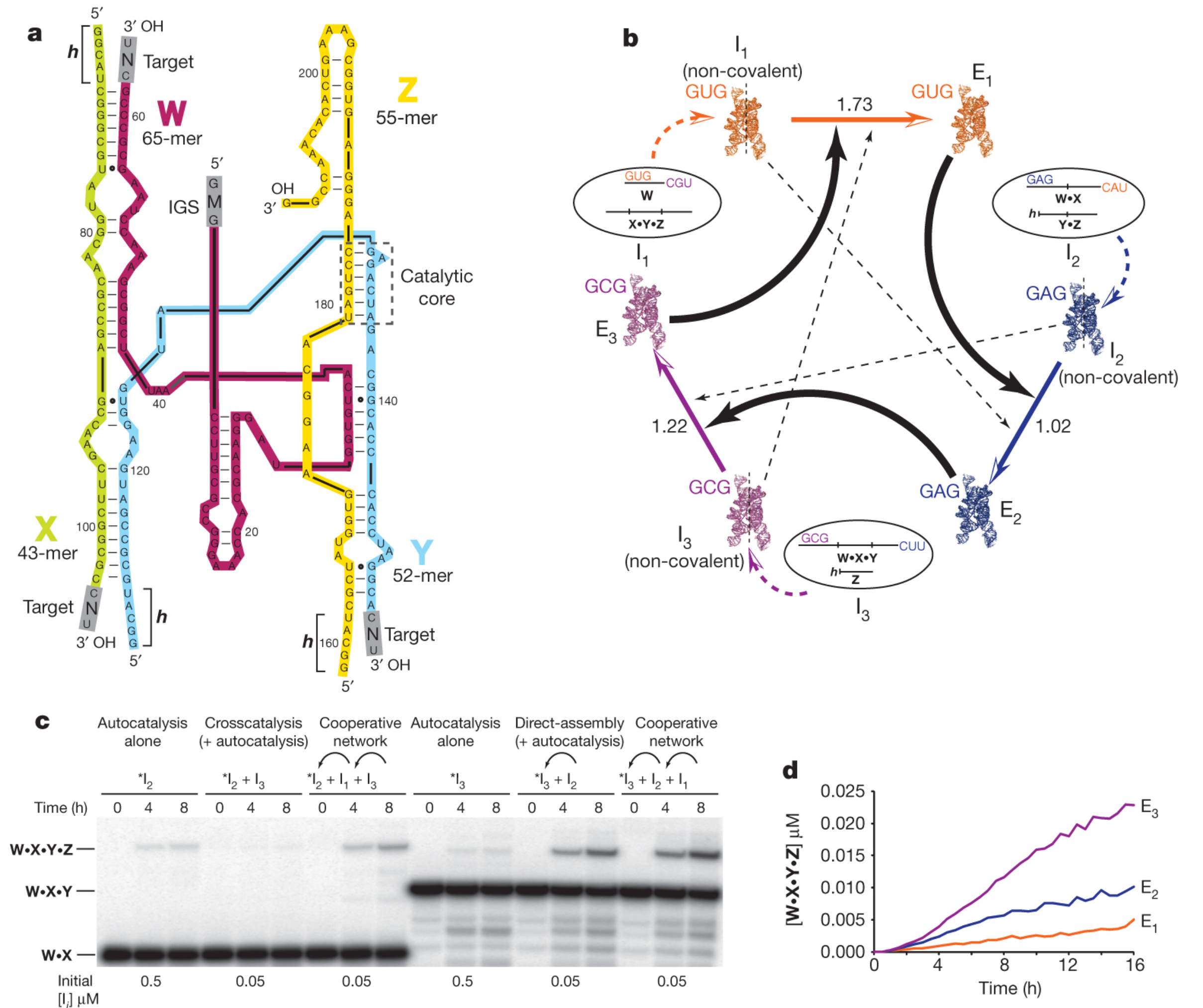


# Rybozym Azoarcus



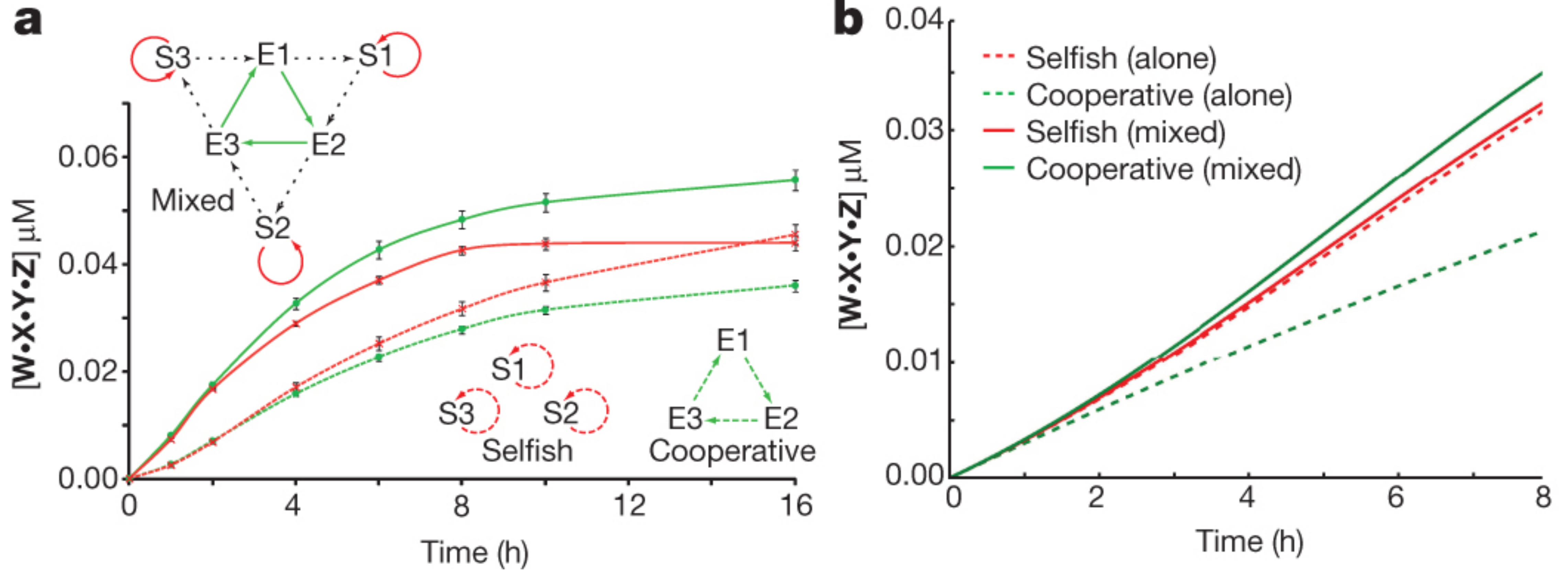
# Samorganizacja sieci RNA

- Rybozomy zdolne do katalizy ligacji innych wariantów tworzą cykle autokatalizy
- Cykl jest wydajniejszy od pojedynczych "samolubnych" rybozymów

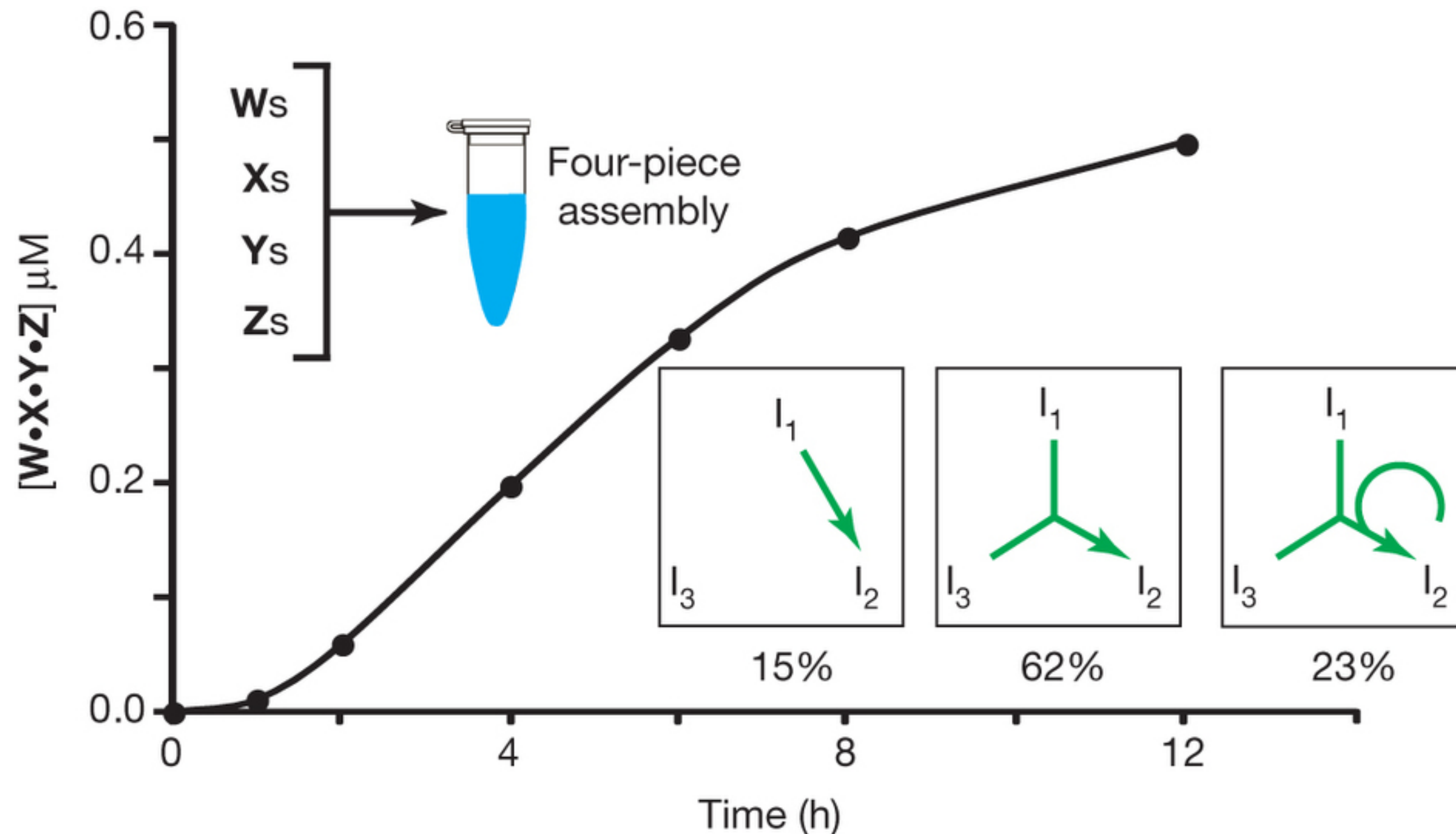




# Kooperacja jest skuteczniejsza



# Zwiększenie liczby fragmentów

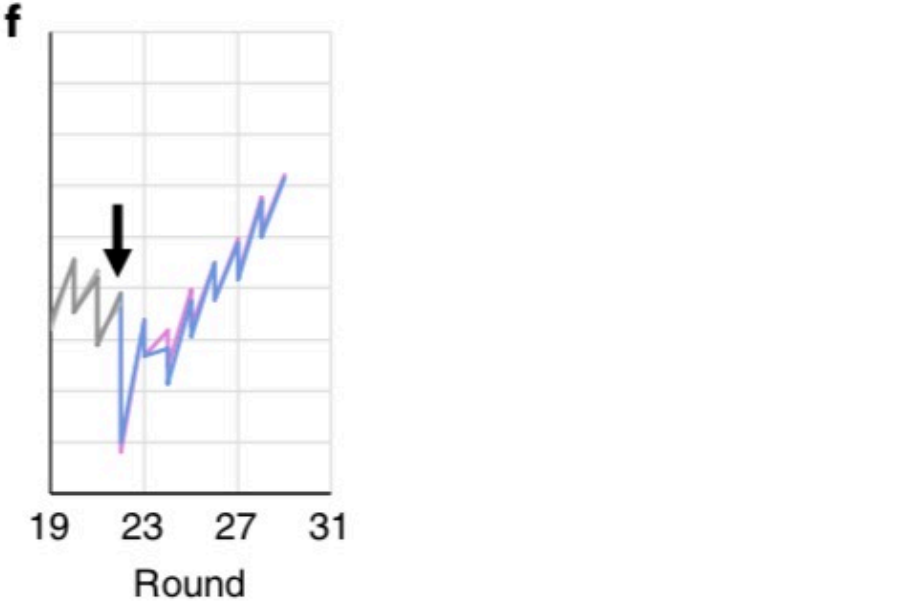
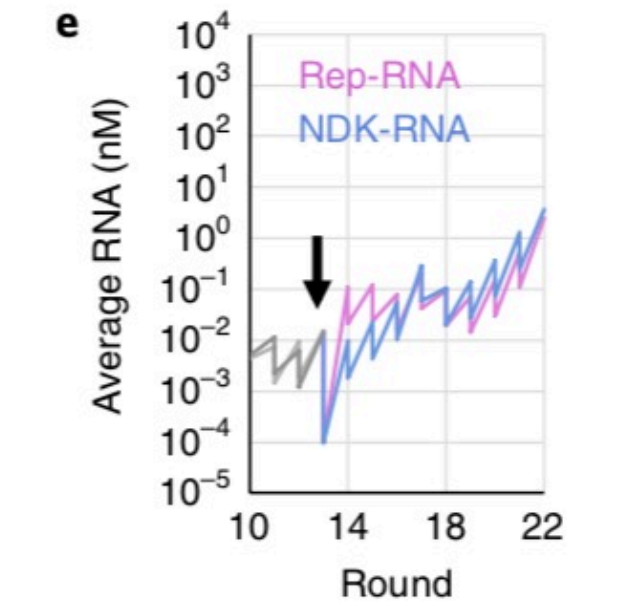
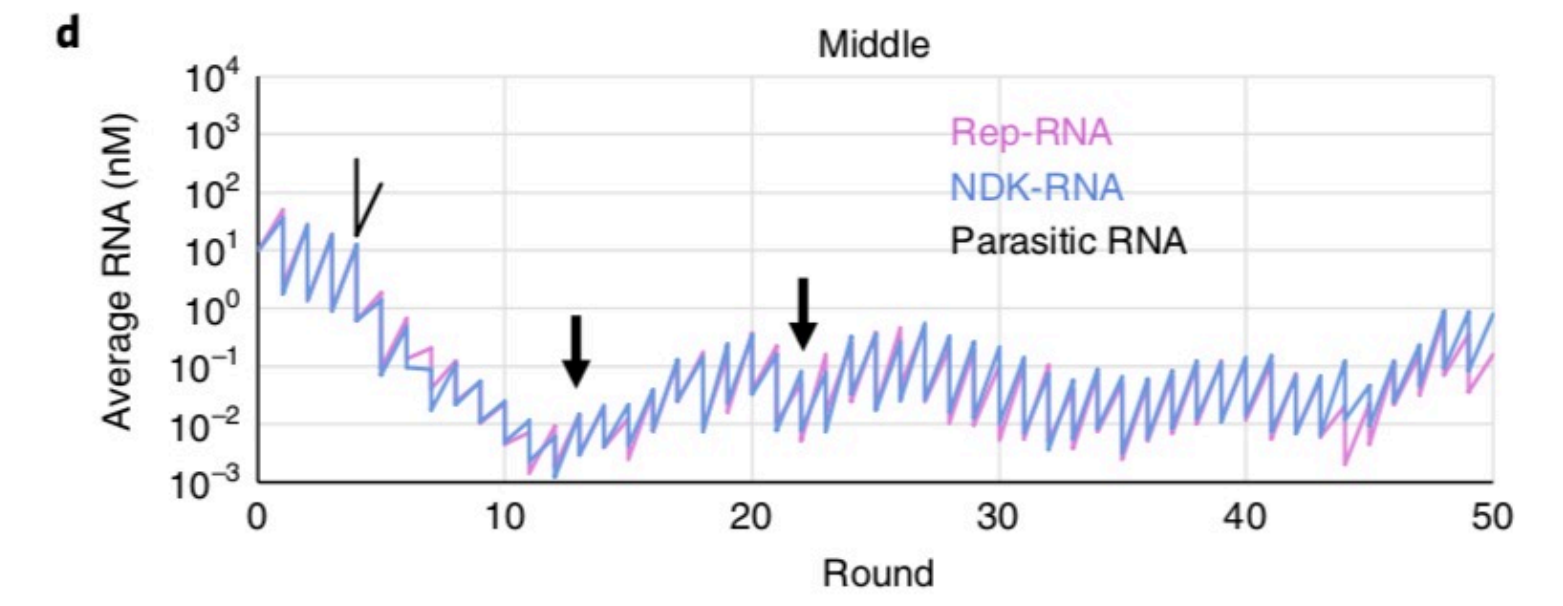
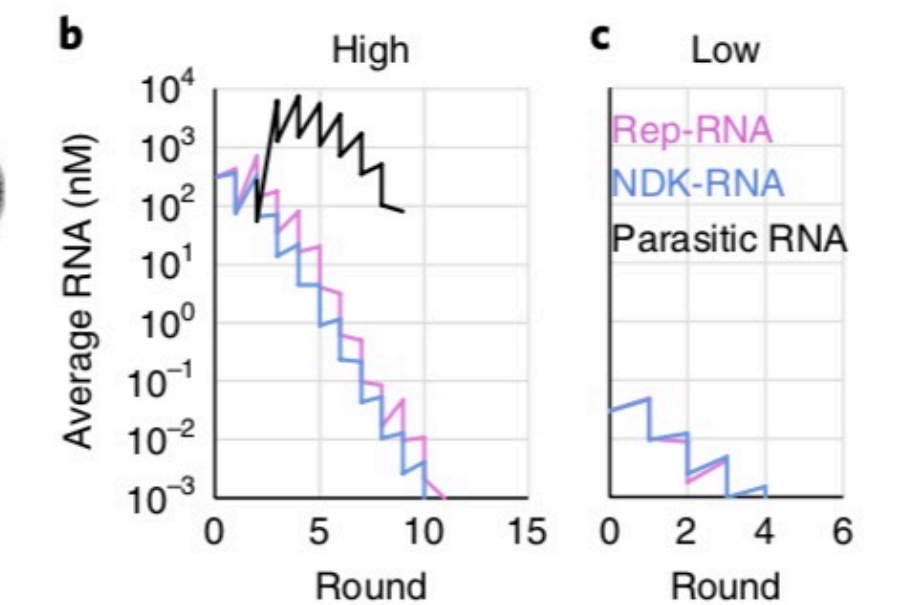
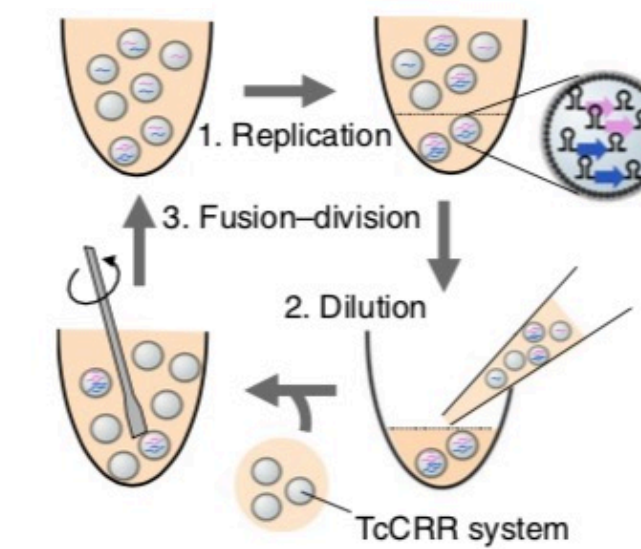
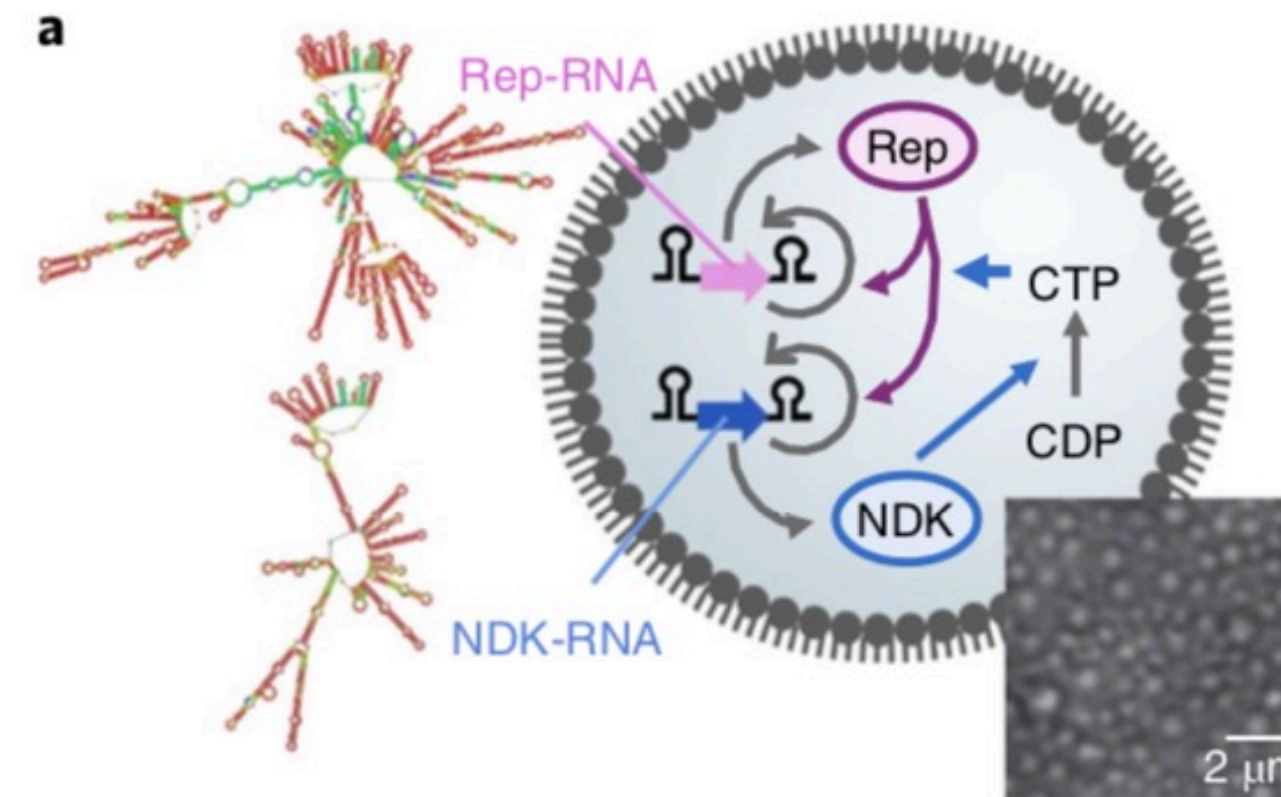


Tworzą się sieci, których większość wymaga kooperacji.  
Złożoność w ewolucji *in vitro* przyrasta.



# Ewolucja kooperacji

- Ewolucja kooperacji potwierdzona eksperymentalnie
- 2 RNA kodujące enzymy: replikaza i kinaza CDP
- Na skalę “populacyjną” wymaga enkapsulacji w pęcherzykach błonowych
- Zależy od liczby kopii RNA
  - za dużo kopii - wygrywają pasożytnicze RNA (B)
  - za mało kopii - replikacja się nie utrzymuje



nature ecology & evolution ARTICLES  
<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0650-z>

## Sustainable replication and coevolution of cooperative RNAs in an artificial cell-like system

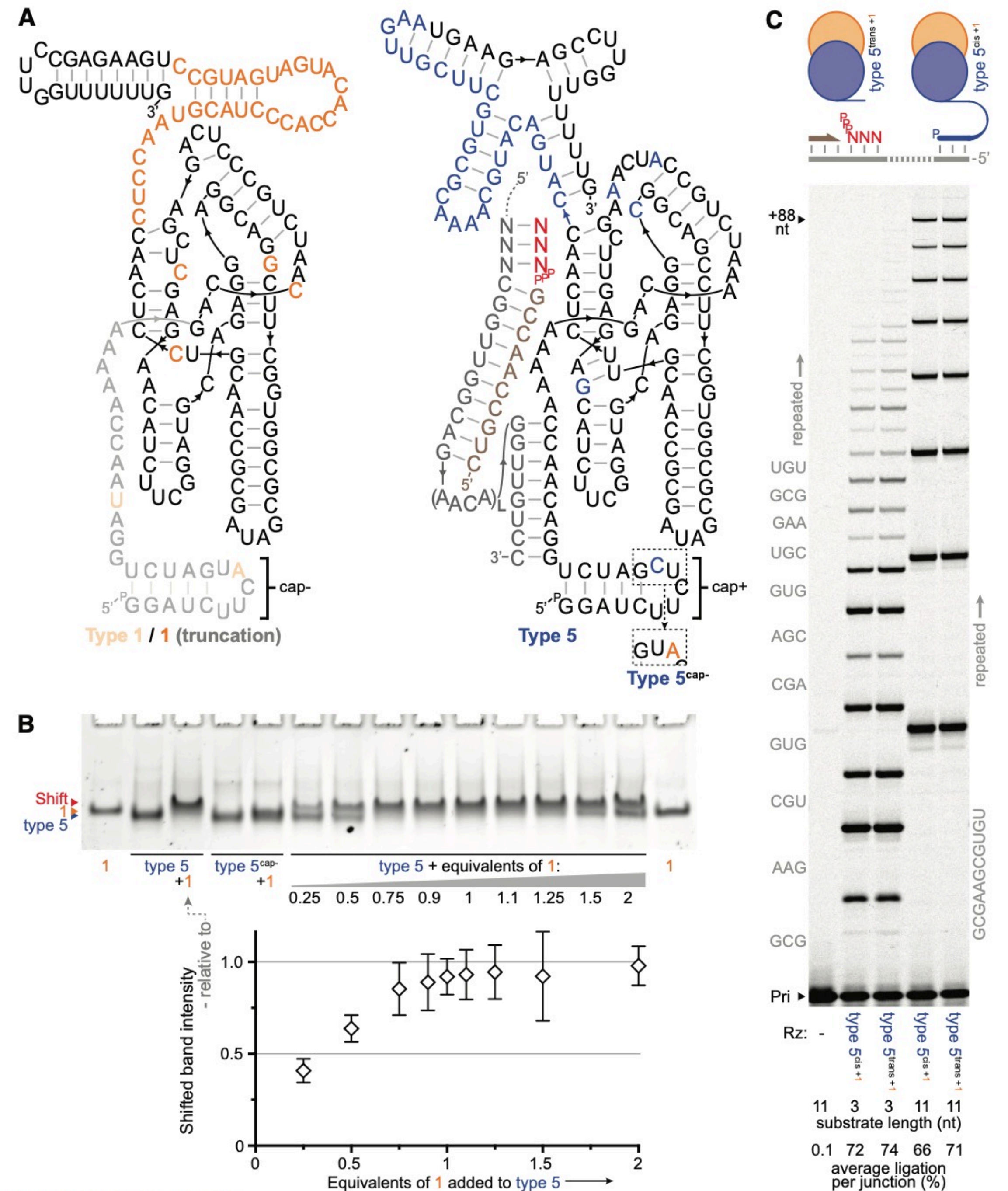
Ryo Mizuuchi<sup>1</sup> and Norikazu Ichihashi<sup>1,2\*</sup>

Published online: 27 August 2018



# Kooperacja polimerazy trójkowej

- Heterodimer uzyskuje przewagę

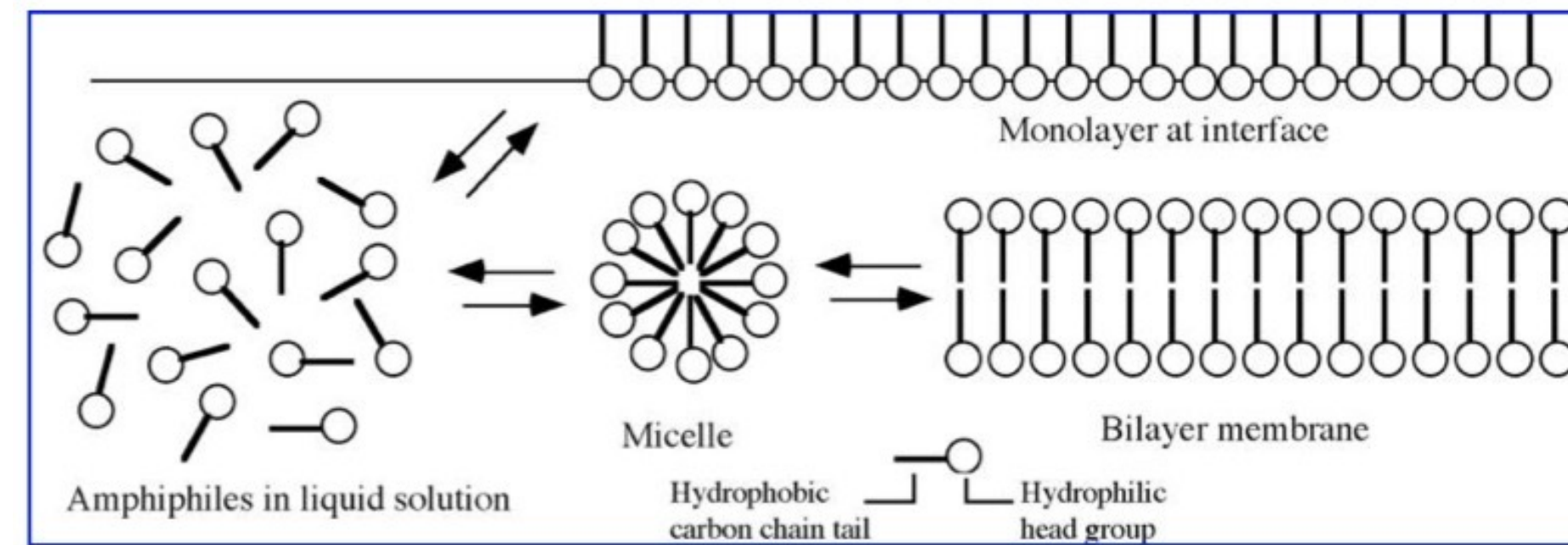




# Powstanie błon – pierwsze prakomórki

---

- Samoorganizacja lipidów amfipatycznych w struktury mogące otaczać prakomórki

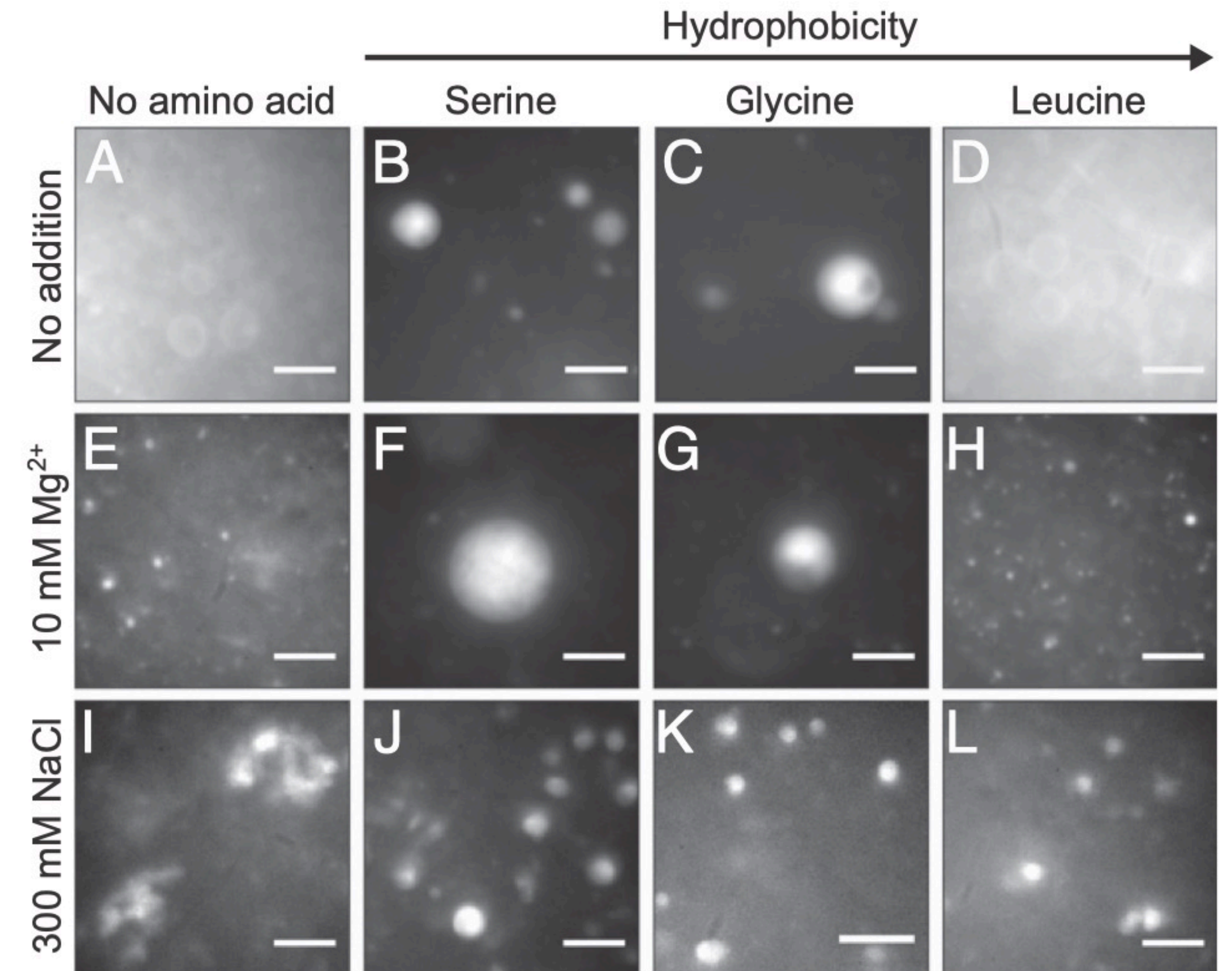


- Takie lipidy mogły powstawać w warunkach prebiotycznych, a nawet w kosmosie
- Wyodrębnienie prakomórek błoną nastąpiło wcześnie w ewolucji



# Problem prakomórek

- Ryzbozomy wymagają dużych stężeń  $Mg^{2+}$
- Duże stężenia  $Mg^{2+}$  obniżają stabilność błon lipidowych
- Rozwiązanie (2019): obecność aminokwasów stabilizuje pęcherzyki błonowe

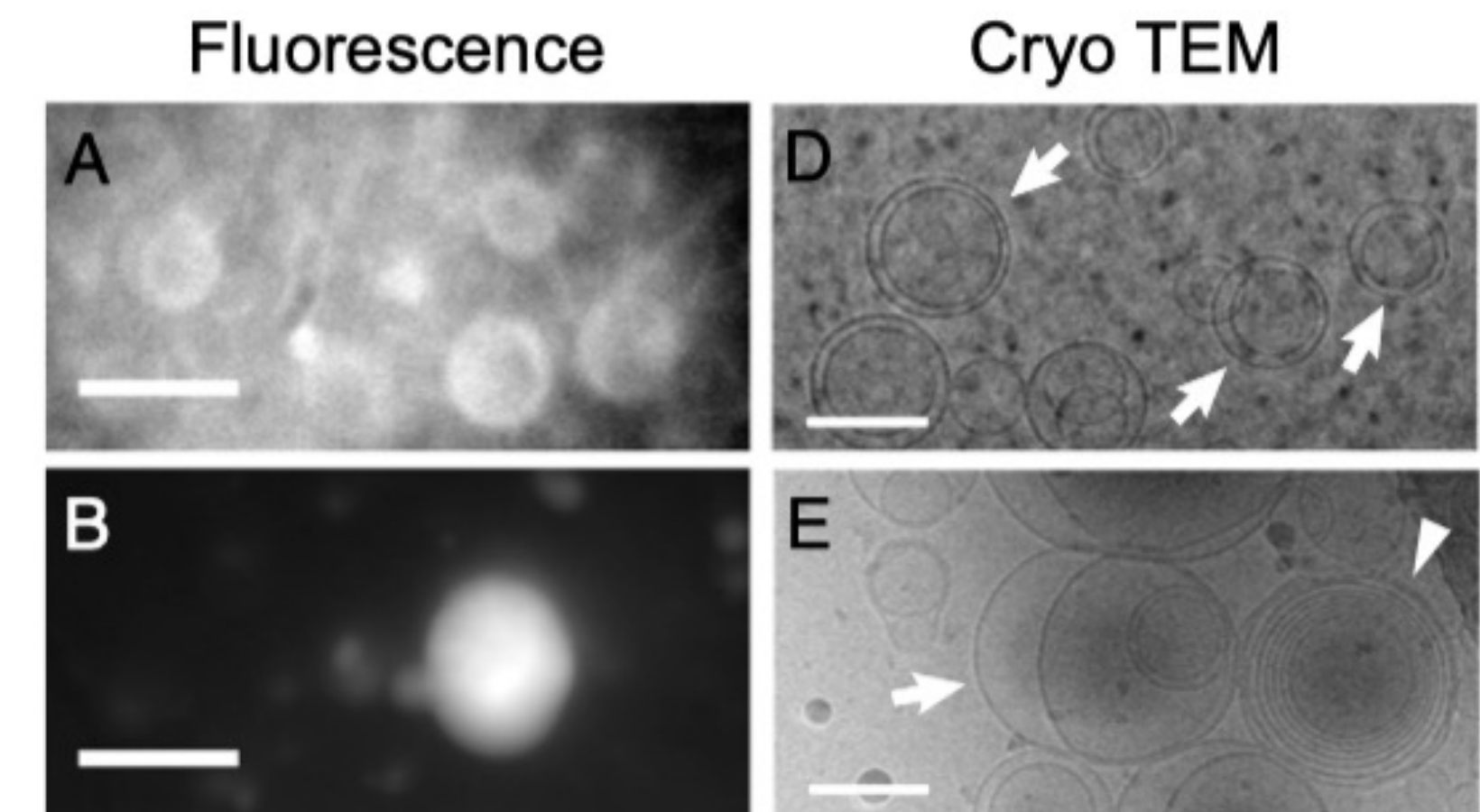


## Prebiotic amino acids bind to and stabilize prebiotic fatty acid membranes

Caitlin E. Cornell<sup>a</sup>, Roy A. Black<sup>a,b,1</sup>, Mengjun Xue<sup>a</sup>, Helen E. Litz<sup>a</sup>, Andrew Ramsay<sup>a</sup>, Moshe Gordon<sup>a</sup>, Alexander Mileant<sup>c,d</sup>, Zachary R. Cohen<sup>a</sup>, James A. Williams<sup>c</sup>, Kelly K. Lee<sup>c</sup>, Gary P. Drobny<sup>a</sup>, and Sarah L. Keller<sup>a,1</sup>

<sup>a</sup>Department of Chemistry, University of Washington, Seattle, WA 98195; <sup>b</sup>Department of Bioengineering, University of Washington, Seattle, WA 98195; <sup>c</sup>Department of Medicinal Chemistry, University of Washington, Seattle, WA 98195; and <sup>d</sup>Biological Structure, Physics, and Design Graduate Program, University of Washington, Seattle, WA 98195

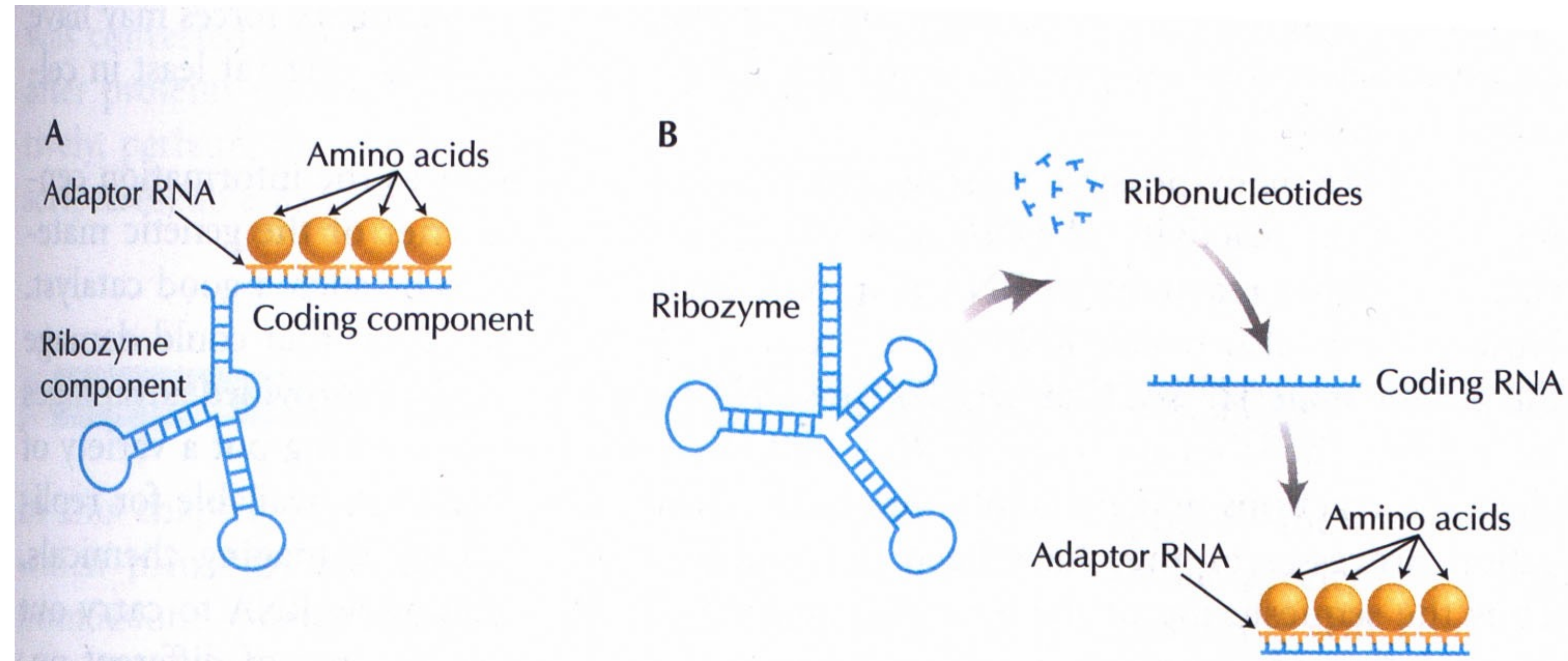
Edited by David A. Weitz, Harvard University, Cambridge, MA, and approved July 15, 2019 (received for review January 8, 2019)





# Od świata RNA do świata RNP

- Oddziaływania RNA – aminokwasy (prae-tRNA)
- rybozomy syntetyzujące
- uniwersalny rybosom pojawił się później



# Aminoacylacja RNA przez prosty rybozym

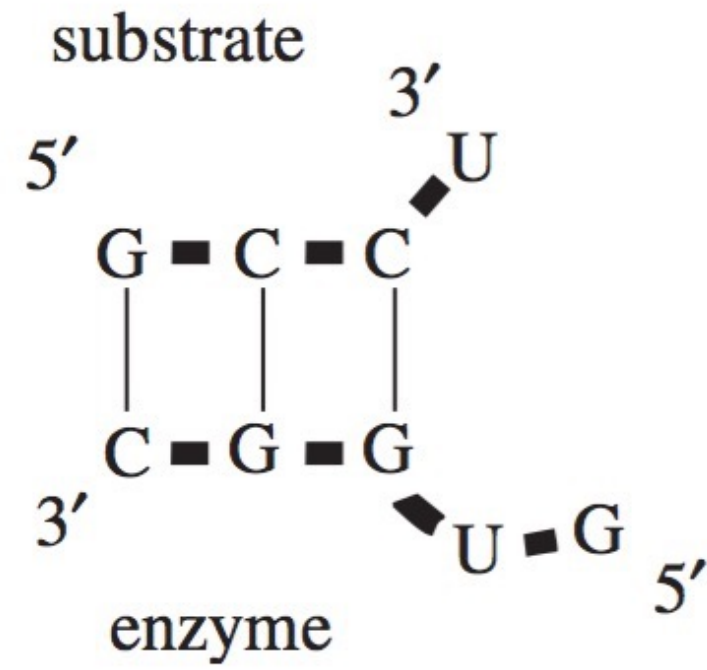
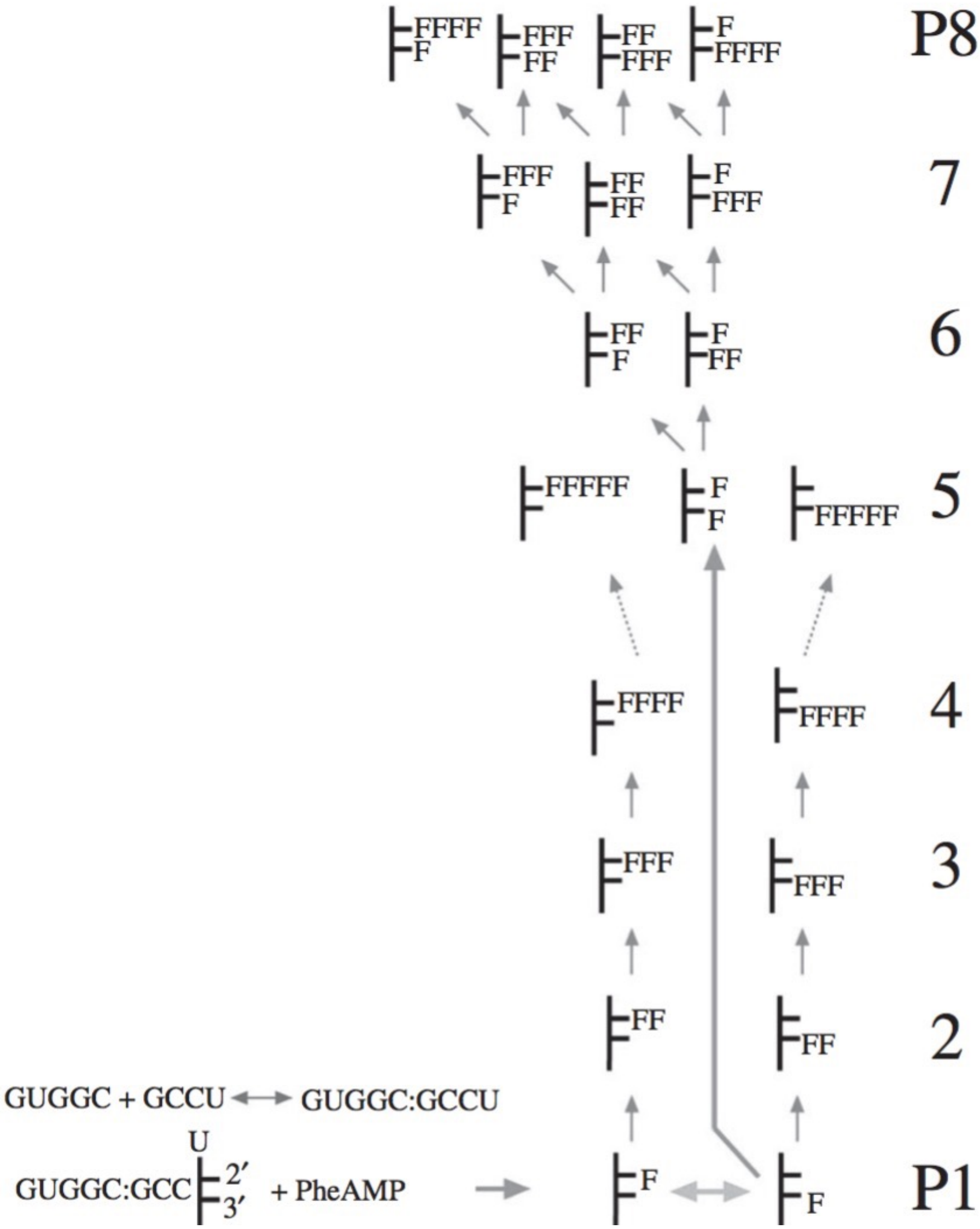
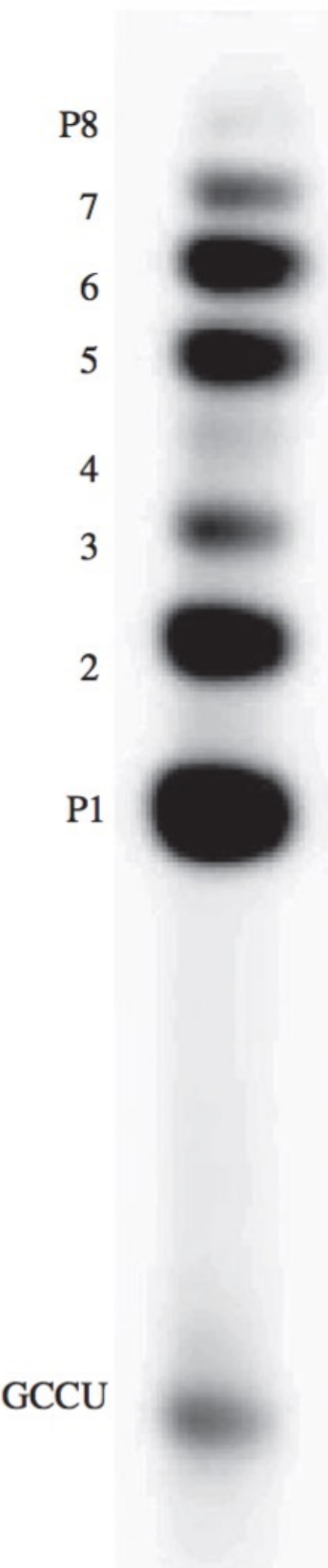


Figure 5. The minimal GCCU/GUGGC ribozyme system [10].



## The meaning of a minuscule ribozyme

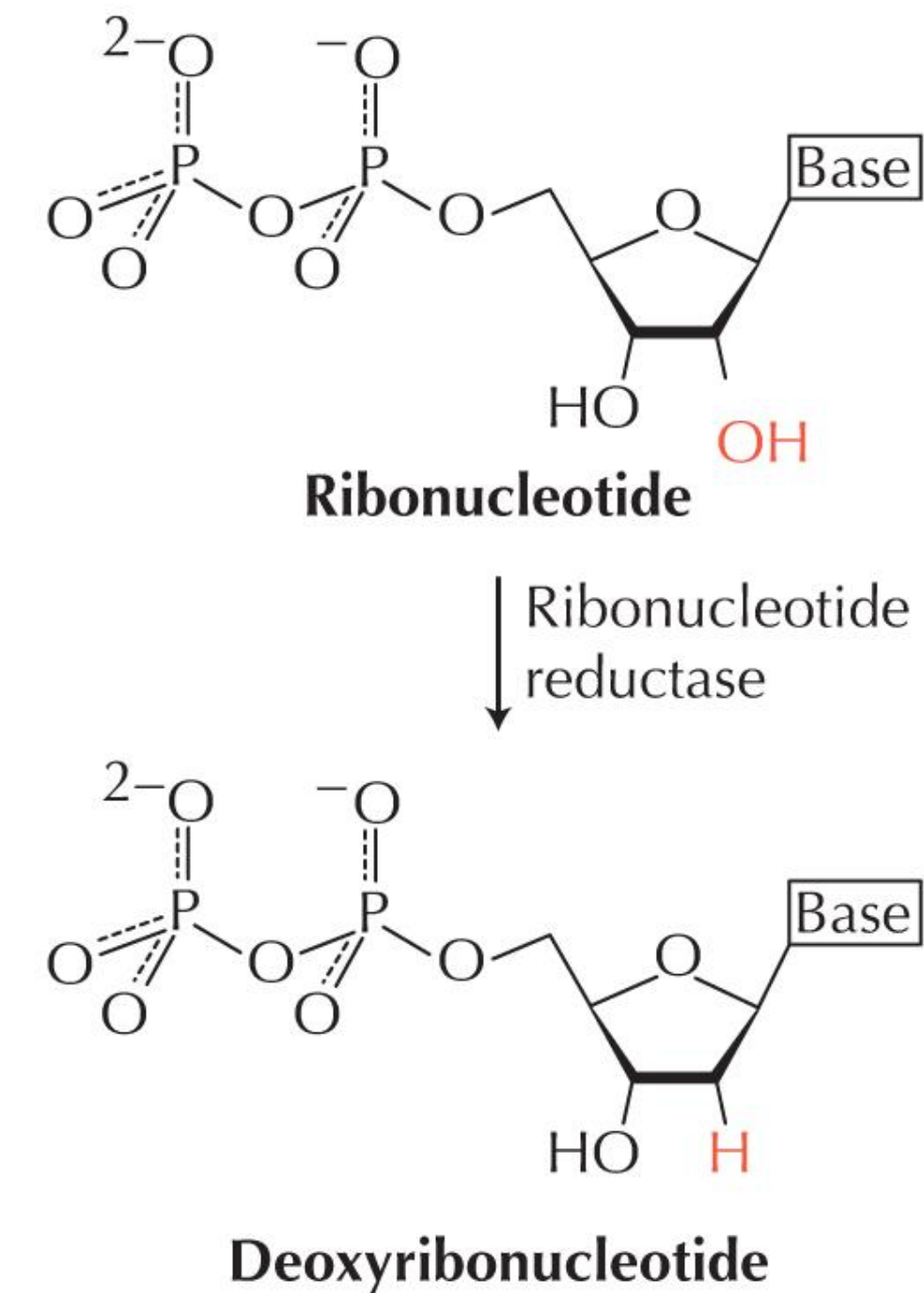
Michael Yarus

*Phil. Trans. R. Soc. B* 2011 **366**, doi: 10.1098/rstb.2011.0139



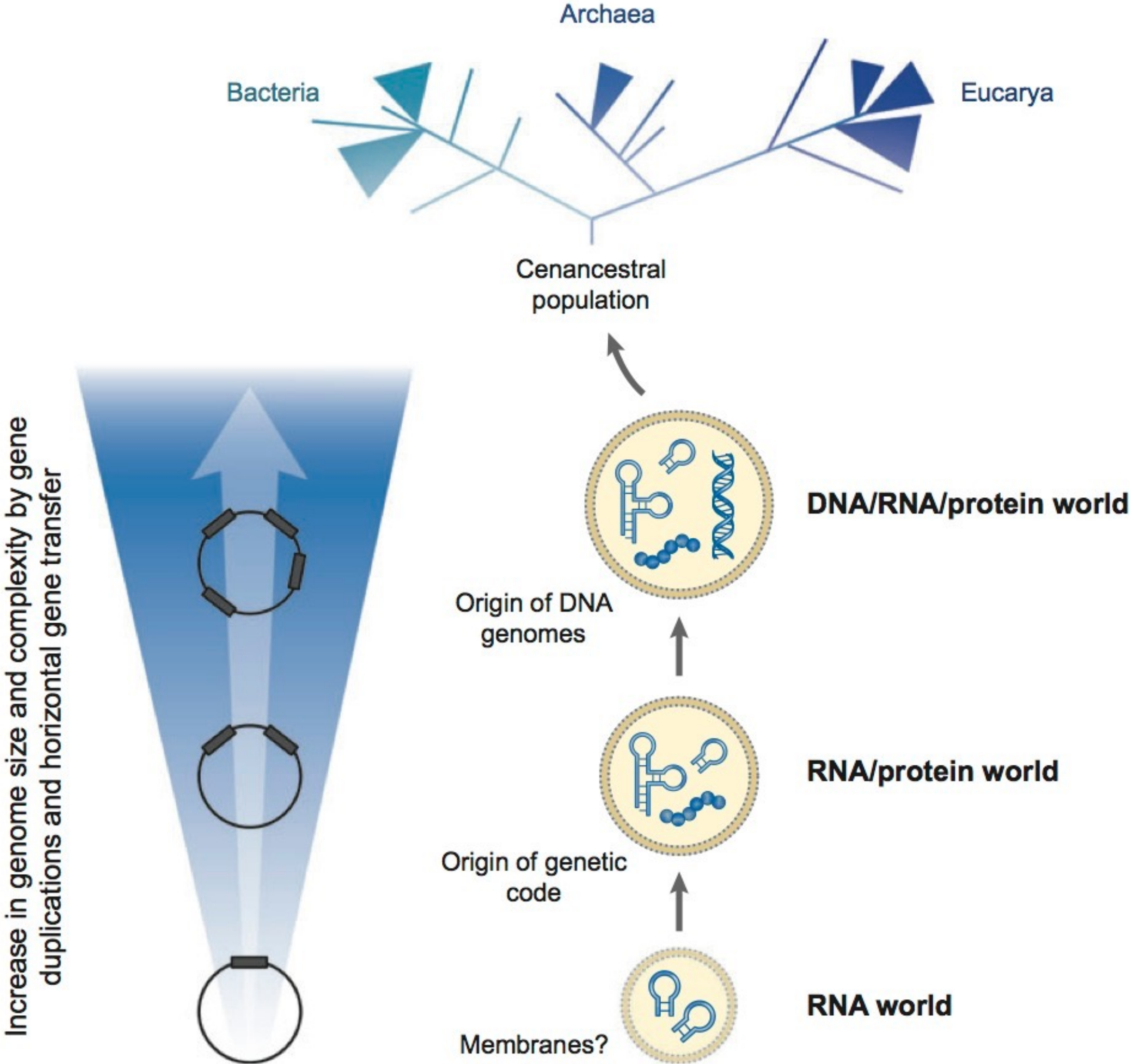
# Powstanie DNA

- Reduktaza rybonukleotydów
- Enzym obecny we wszystkich gałęziach drzewa życia – bardzo stary



**FIGURE 4.15.** Ribonucleotide reductase. In modern organisms, deoxyribonucleotides are synthesized from ribonucleotides using the enzyme ribonucleotide reductase. This is consistent with deoxyribonucleotide synthesis being a more recent invention than ribonucleotide synthesis.

# Podsumowanie





# Hipotezy alternatywne

---

- Przesunięcie niektórych etapów prehistorii życia poza Ziemię
  - kosmiczne pochodzenie prostych cząsteczek organicznych
  - kosmiczne pochodzenie życia - panspermia

# Panspermia

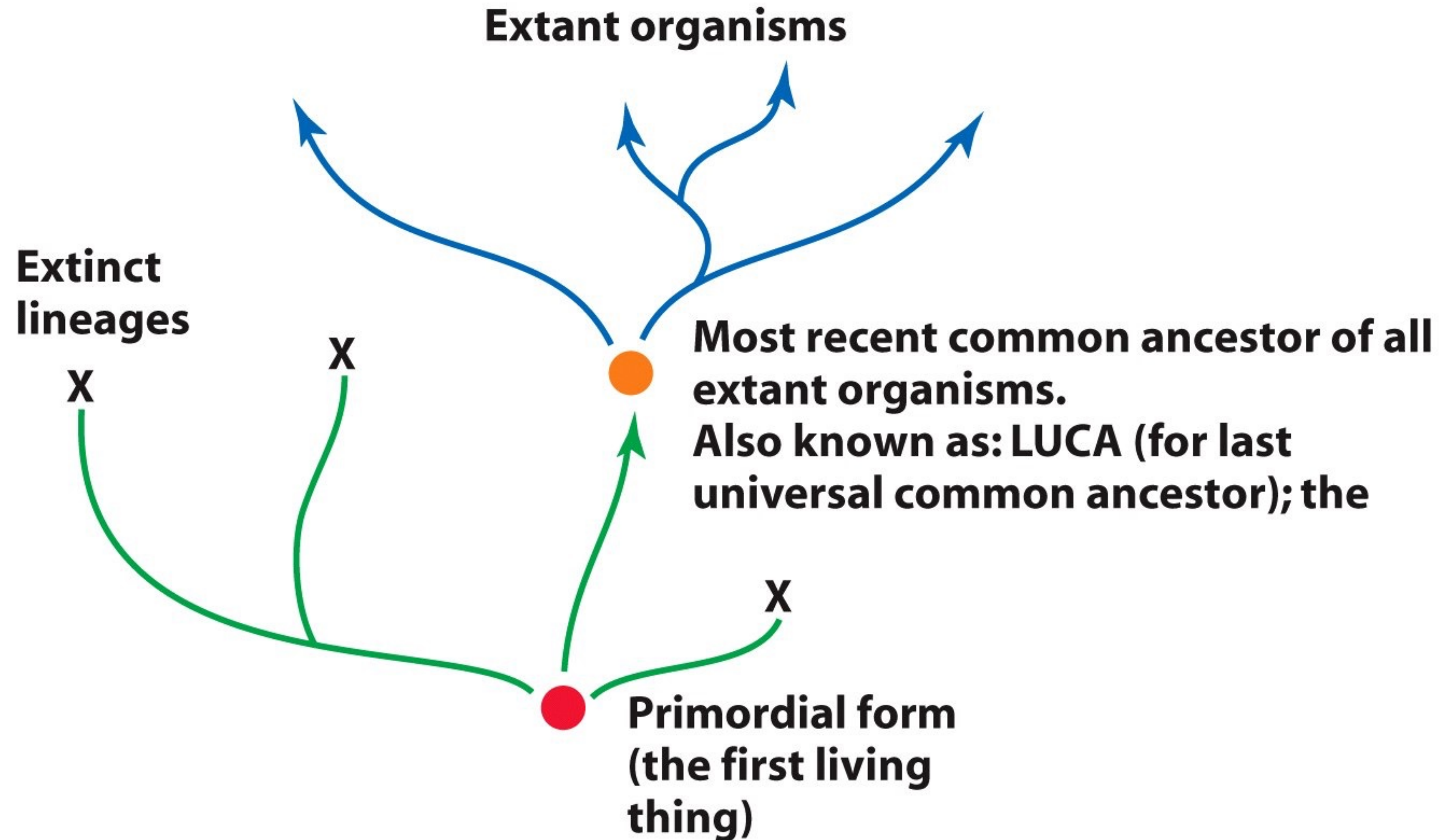
---

- Pierwsze cząsteczki biologiczne, a nawet organizmy nie powstały na Ziemi
- Cząsteczki organiczne, aminokwasy w materiale kosmicznym
- Problem ustalenia warunków początkowych
  - Jeżeli nie wiemy, gdzie powstawało życie, nie mamy możliwości formułowania hipotez
- “Panspermia ukierunowana” – życie celowo “zasiane” na Ziemi przez inną cywilizację (Orgel & Crick, 1973)





# LUCA



# Jaki był LUCA?

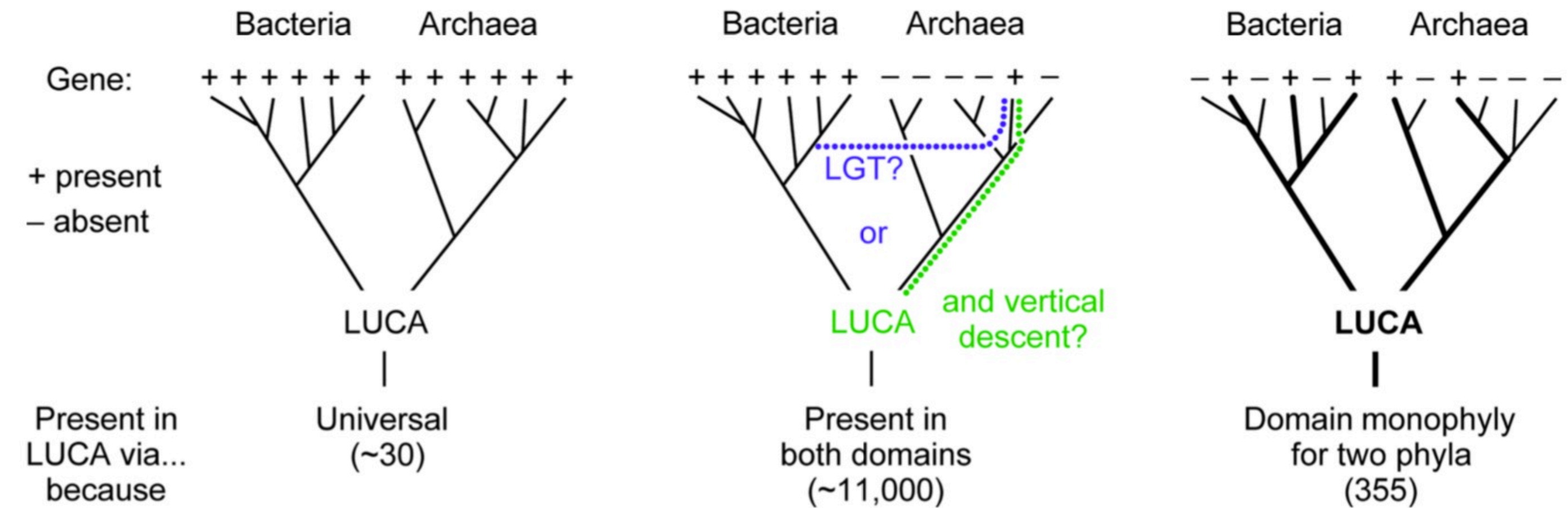
---

- Na podstawie zestawu genów obecnych we wszystkich gałęziach drzewa życia
  - problem – horyzontalny transfer genów (przeszacowanie zestawu genów pierwotnych)
- Organizm o budowie komórkowej zbliżony do współczesnych prokariotów
- Poprzedzał rozejście się linii Bacteria, Archaea i Eukarya



# Rekonstrukcja genomu LUCA

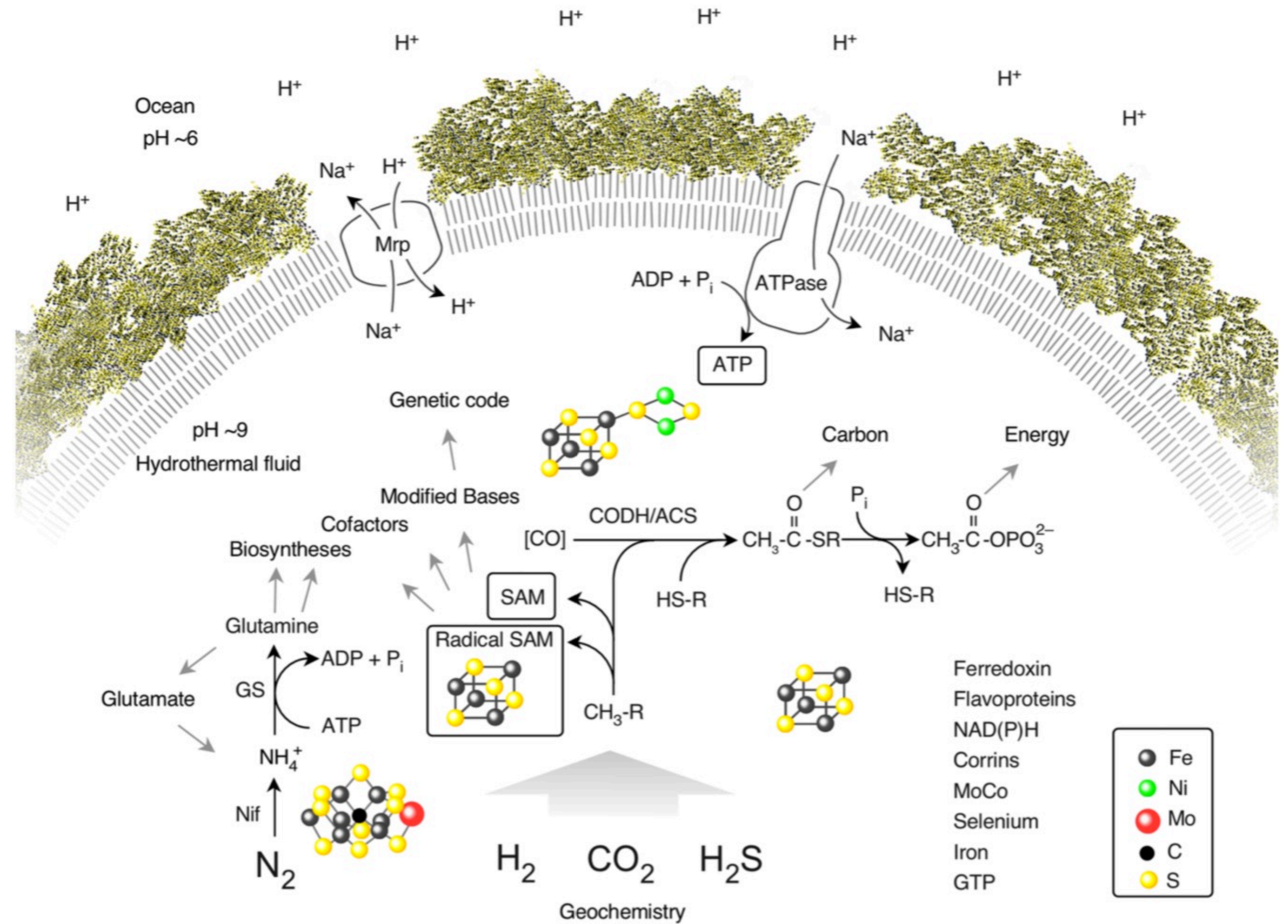
- Geny obecne we wszystkich liniach Bacteria i Archaea - ok. 30
- Geny obecne w obu domenach: ~11 000, ale niewykluczony transfer horyzontalny
- Geny obecne w co najmniej 2 liniach każdej z domen i monofiletyczne w obu domenach: 355



**Citation:** Weiss MC, Preiner M, Xavier JC, Zimorski V, Martin WF (2018) The last universal common ancestor between ancient Earth chemistry and the onset of genetics. PLoS Genet 14(8): e1007518. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007518>



# Fizjologia LUCA



**Fig 3. The physiology of LUCA.** Summary of the main interactions of LUCA with its environment, reprinted with permission from [78] (supporting trees in [S1 Appendix](#)). Components listed at the lower right are present in LUCA. The figure does not make a statement regarding the source of CO in primordial metabolism, symbolized by [CO]. LUCA indisputably possessed genes because it had a genetic code. Transition metal clusters are symbolized. CH<sub>3</sub>-R, methyl groups; CODH/ACS, carbon monoxide dehydrogenase/acetyl-CoA synthase; GS, glutamine synthetase; HS-R, organic thiols; LUCA, last universal common ancestor; Mrp, MrP type Na<sup>+</sup>/H<sup>+</sup> antiporter; Nif, nitrogenase; SAM, S-adenosyl methionine.



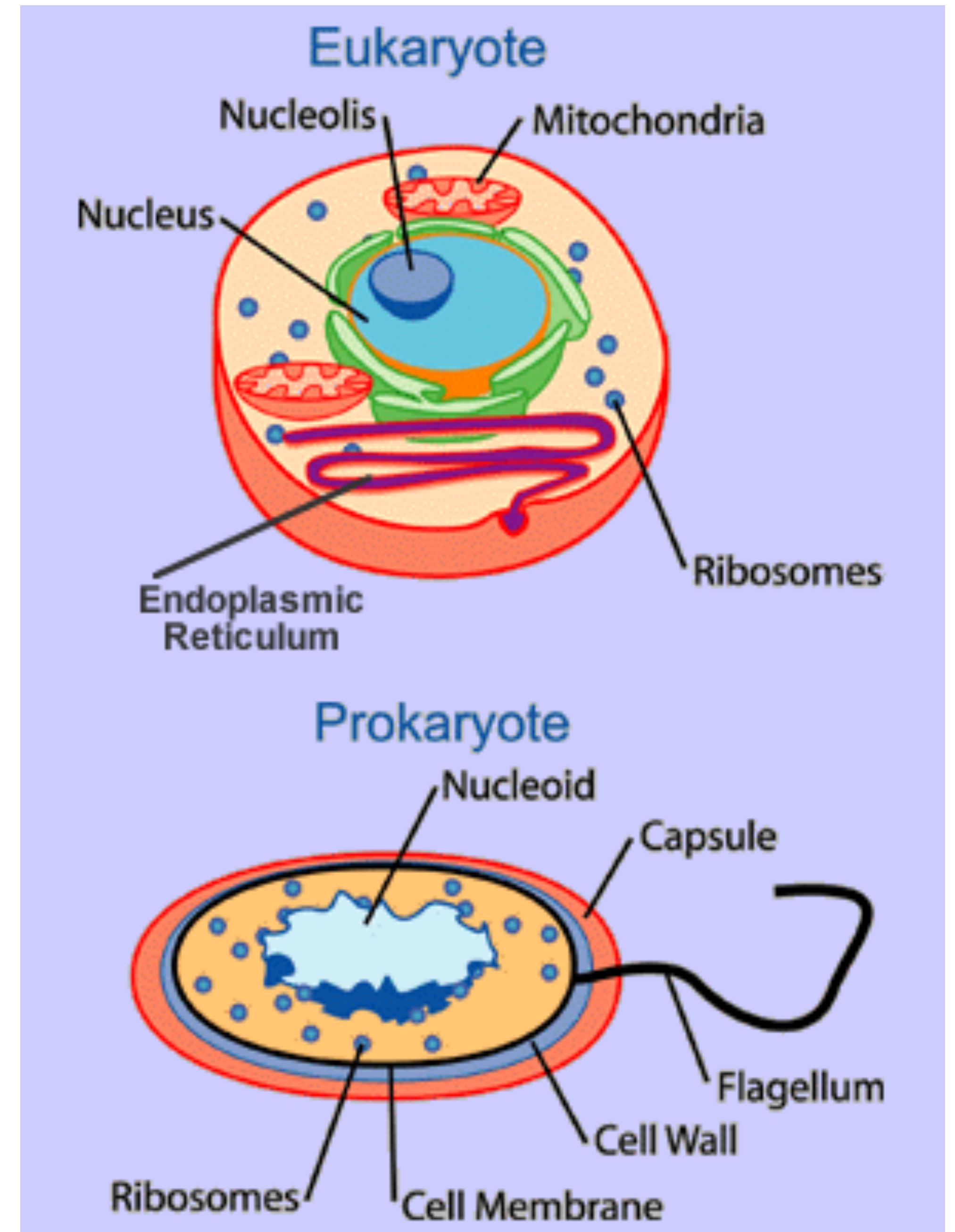
# Co potrafił LUCA

---

- transkrypcja, translacja (kod odpowiadający współczesnemu)
- chemoautotrof, metabolizm energetyczny oparty na ATP
- synteza długich łańcuchów DNA
- białka błonowe
- ok. 600 genów
- Ale nie wszyscy się zgadzają:
  - prosty, niewiele genów, bez współczesnego systemu replikacji genomu, genom RNA (Koonin 2003)

# Od LUCA do trzech domen

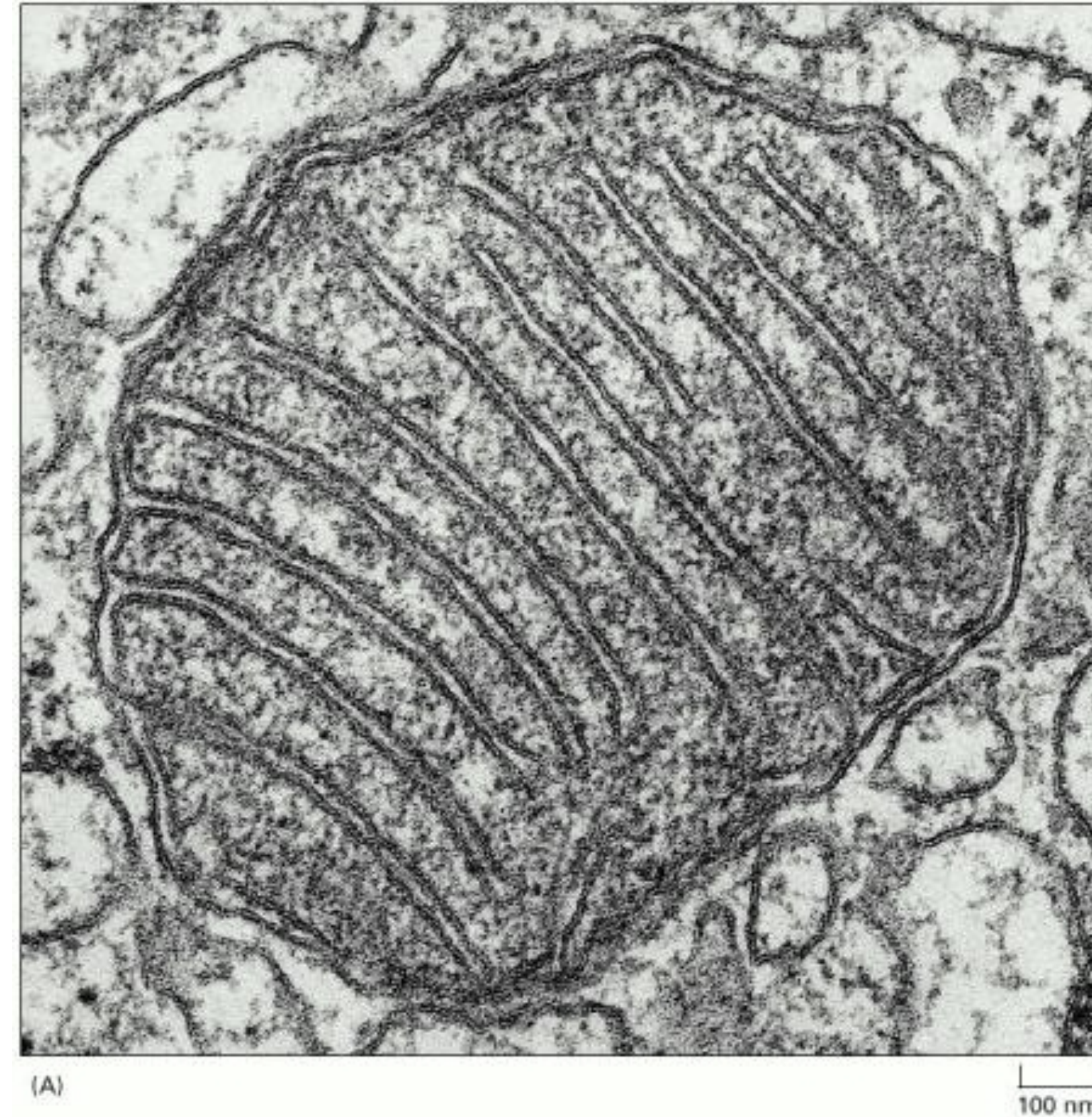
- Komórki eukariotyczne prezentują wyższy poziom złożoności
- Komórki eukariotyczne są znacznie większe:
  - 0.1–5.0  $\mu\text{m}$  vs. 10–100  $\mu\text{m}$ ,
  - co daje  $\sim 1000$  x różnicę objętości





# Po co nam mitochondria

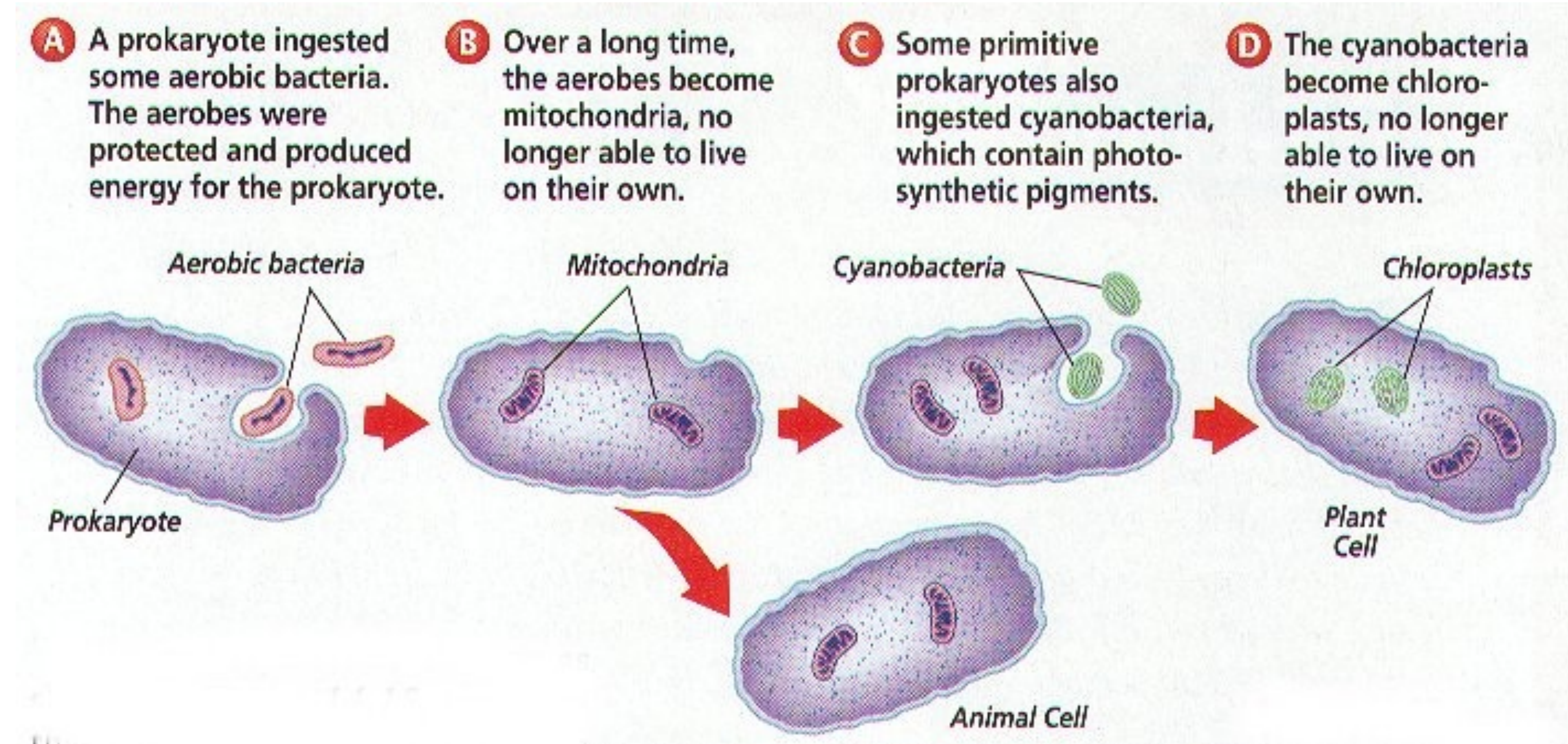
- Systemy wytwarzające energię znajdują się na powierzchni błony
- Przy zwiększaniu rozmiarów powierzchnia wzrasta wolniej niż objętość
- Wydajna produkcja energii w większych komórkach wymaga dodatkowej powierzchni błon
- Mitochondria dały zasoby energii dla zwiększenia złożoności u Eukaryota





# Endosymbioza

- Mitochondria i chloroplasty mają pochodzenie endosymbiotyczne od Bacteria
- mitochondria: monofiletyczne, spokrewnione z  $\alpha$ -Proteobacteria
- chloroplasty - polifiletyczne, symbiozy pierwotne i wtórne, spokrewnione z Cyanobacteria



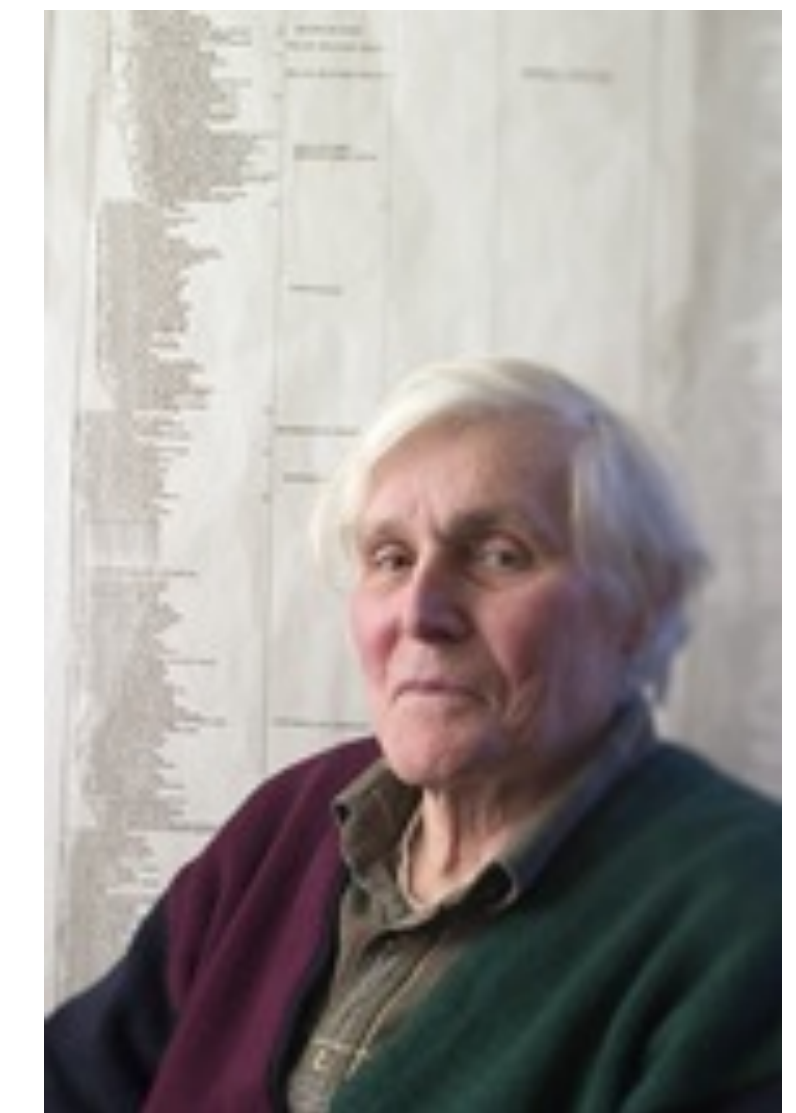
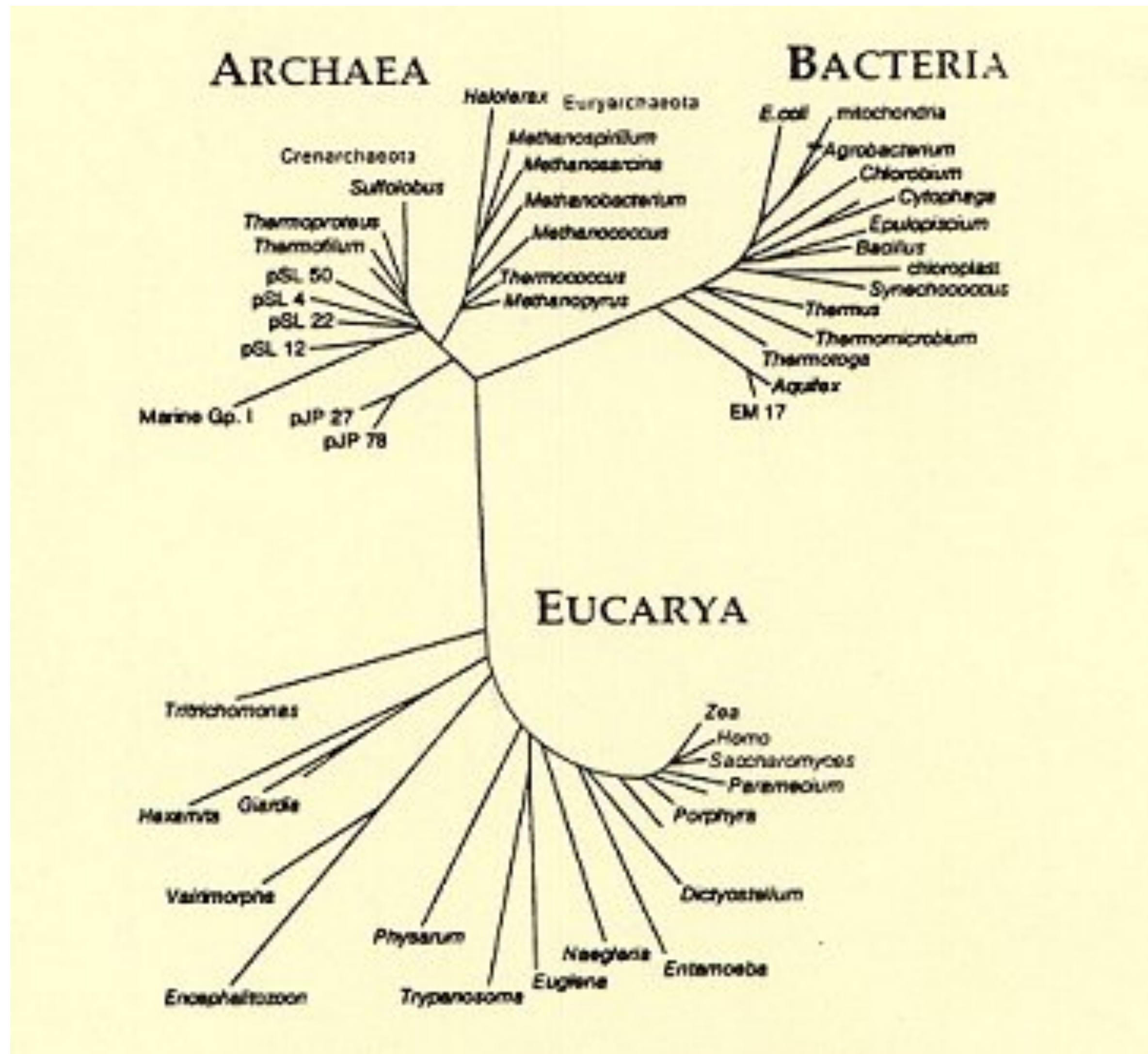
Konstanty Miereżkowski (1855-1921)



Lynn Margulis (1938-2011)

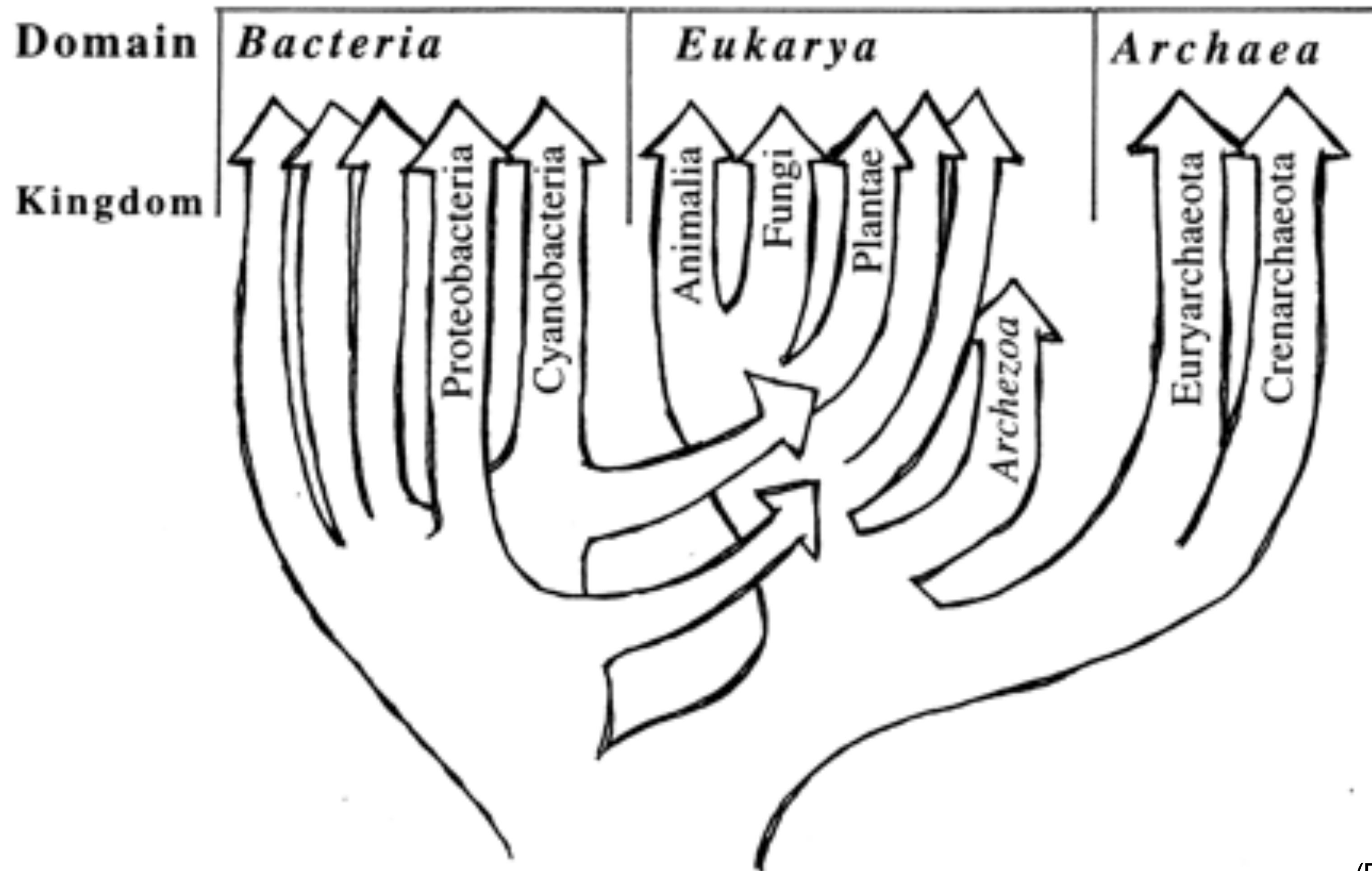


# Prokaryota – nie są jedną grupą



Carl Woese (1928 - 2012)

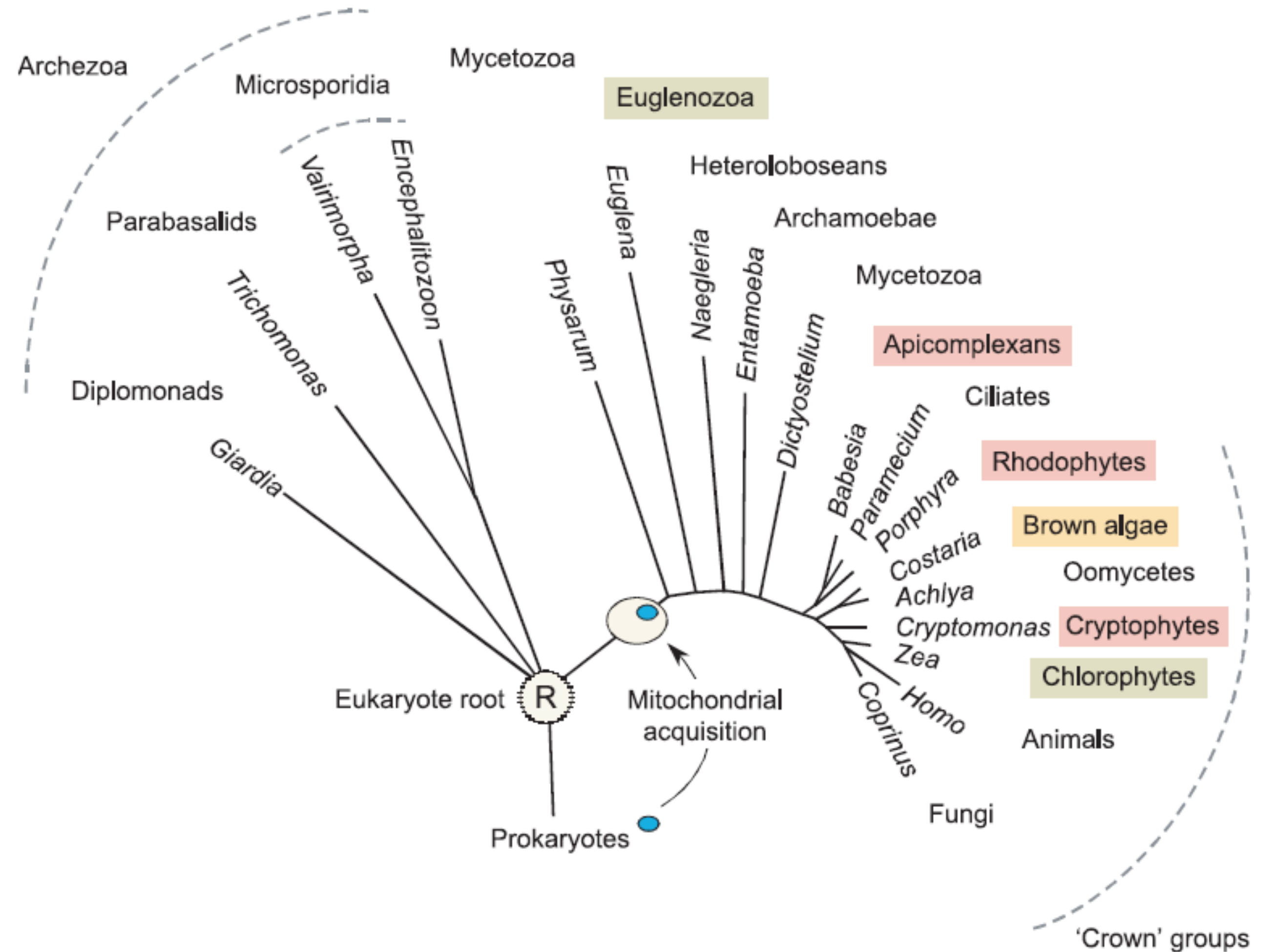
# Drzewo życia - wersja (bardzo) uproszczona





# Hipoteza Archezoa

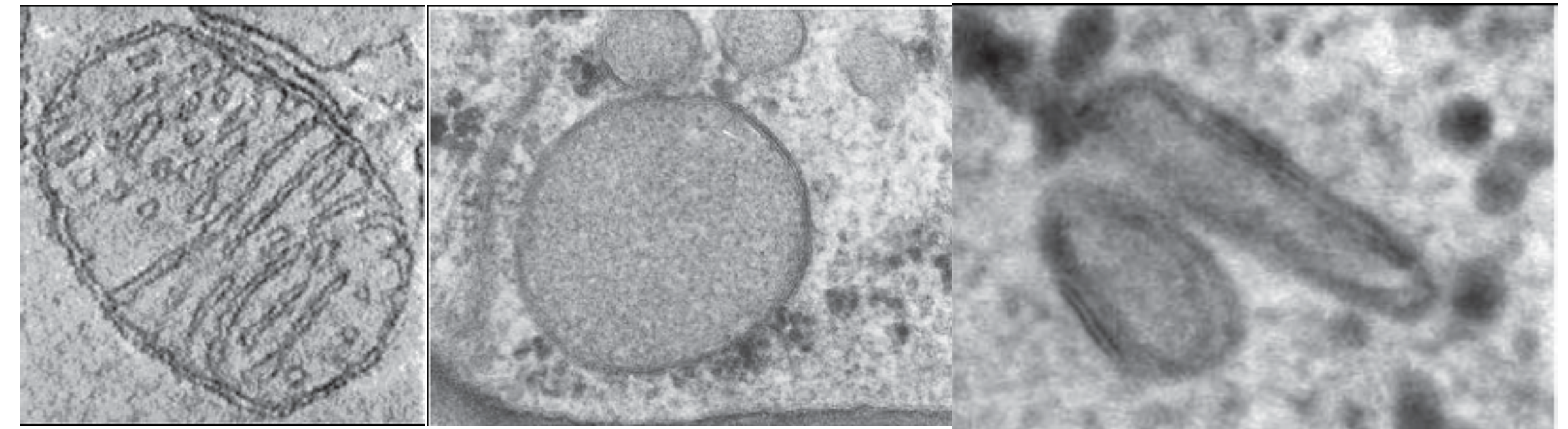
- Lata 90.
- Gospodarzem endosymbiozy była komórka typu eukariotycznego (z jądrem), pozbawiona mitochondriów
- Jądro powstało wcześniej niż mitochondria
- Współczesne eukarionty pozbawione mitochondriów - Archezoa- są jej potomkami





# Koniec hipotezy “Archezoa”

- Wszystkie współczesne Eukaryota, nawet pozbawione mitochondriów:
  - posiadają geny pochodzące od symbionta
  - posiadają zredukowane organella pochodzące od mitochondriów (z jednym znanym wyjątkiem)
  - jeżeli oddychają tlenowo, to mają DNA w mitochondriach
- Wspólna krytyczna funkcja pochodzenia endosymbiotycznego - synteza grup FeS

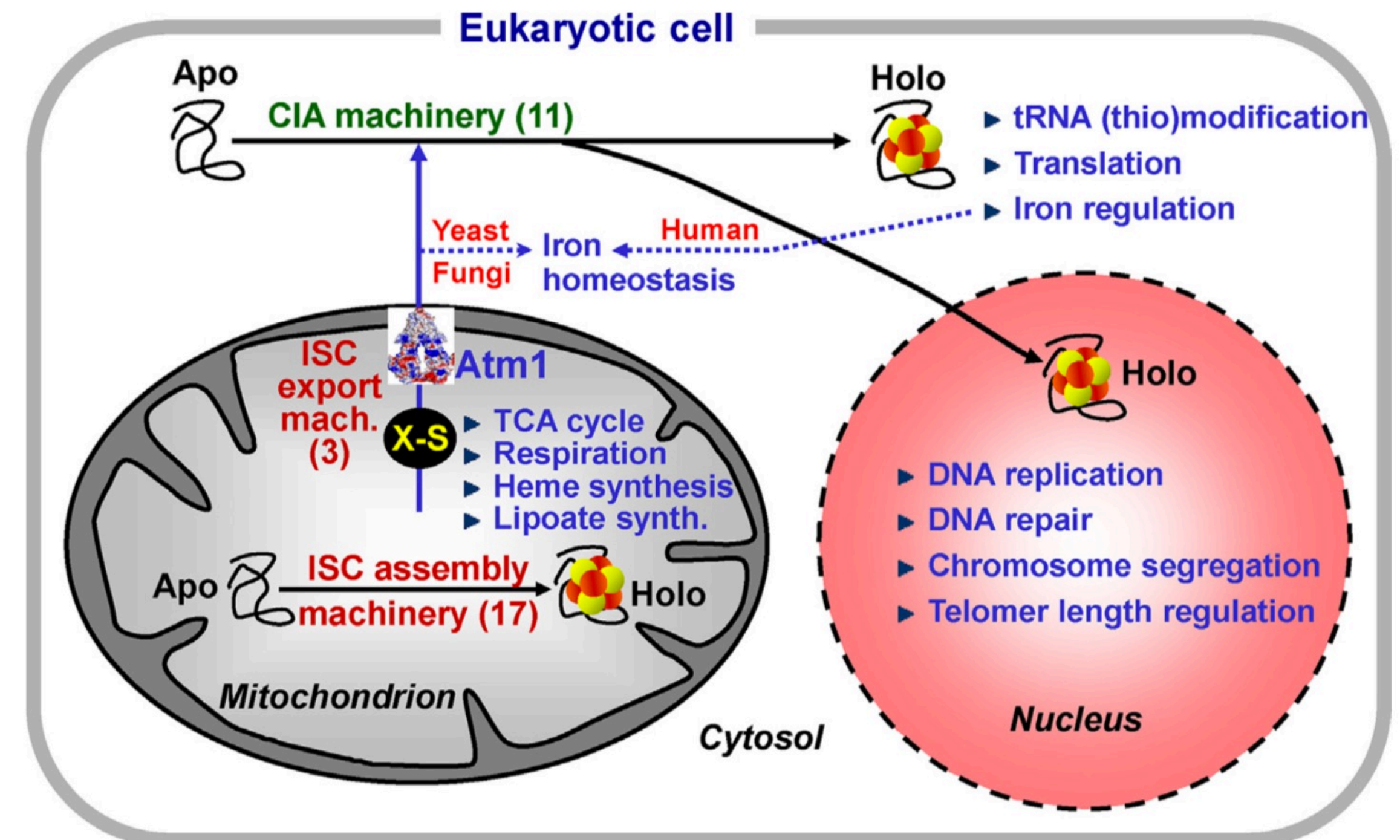


mitochondrion

hydrogenosom

mitosom

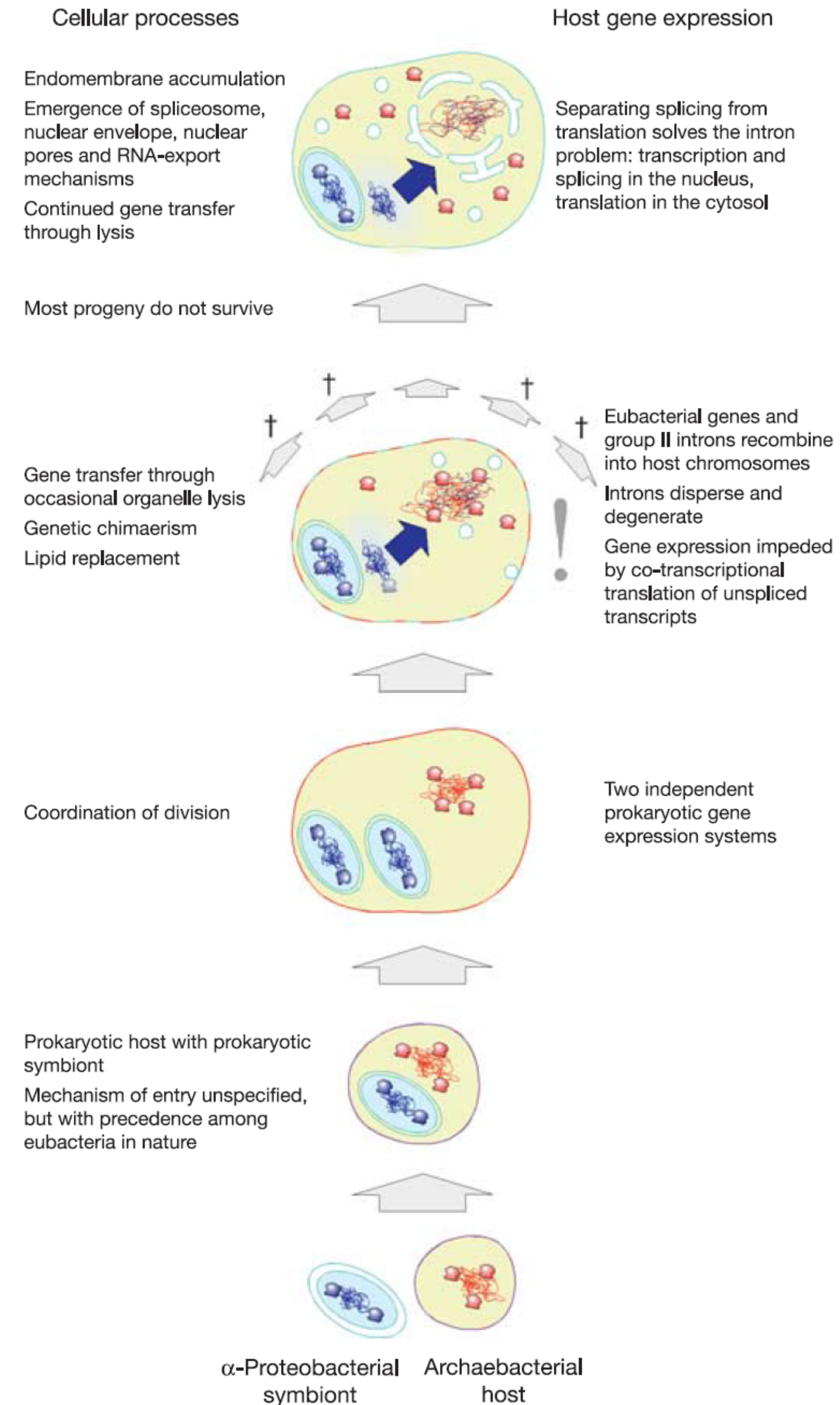
R. Lill et al. / European Journal of Cell Biology 94 (2015) 280–291





# Współczesny obraz eukariogenezy

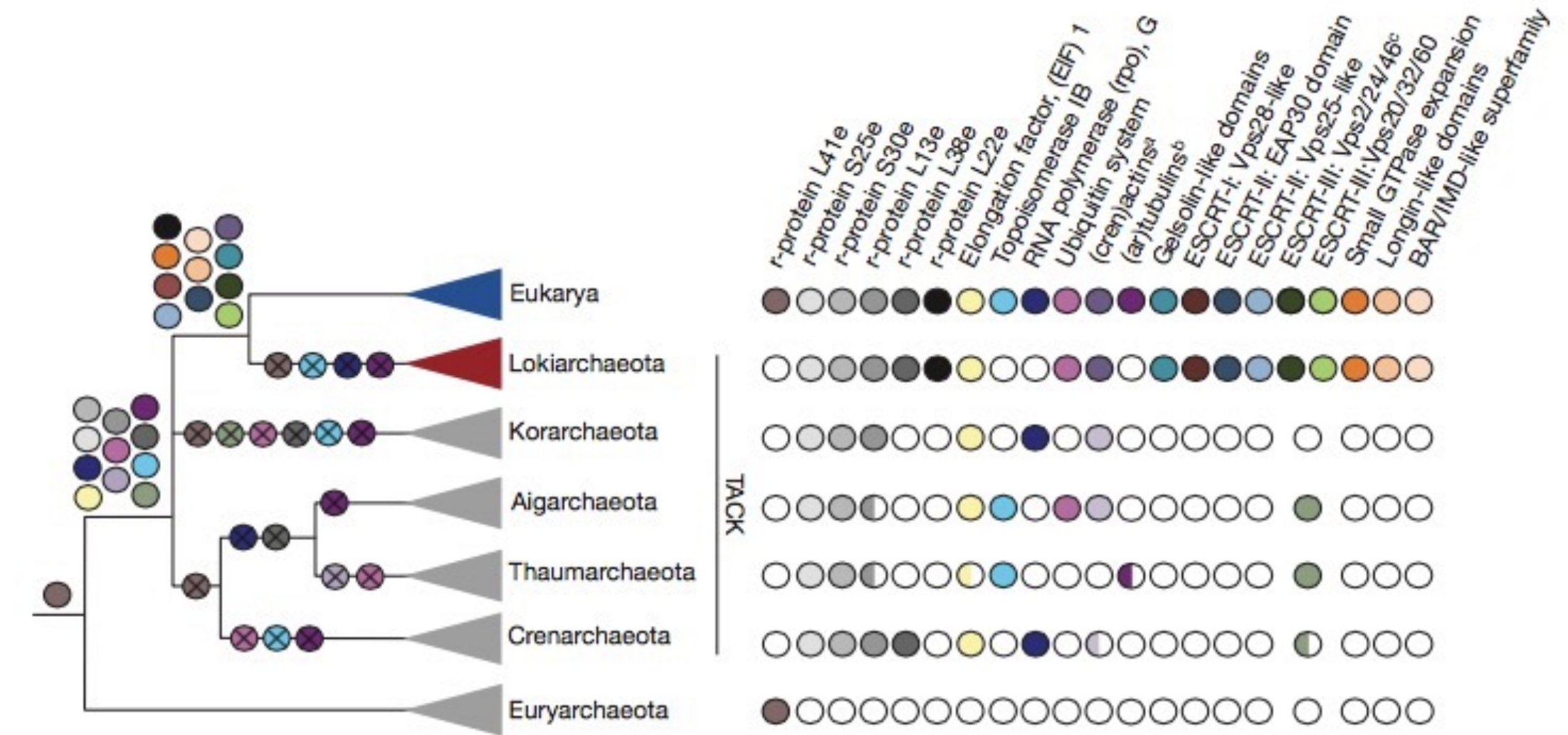
- Nie było etapu Archezoa - eukarionta pierwotnie pozbawionego mitochondrium
- Symbioza gospodarza - Archeona i symbionta -  $\alpha$ -Proteobakterii
- Struktury komórki eukariotycznej powstały później
- Problemem tej teorii długo była kwestia pochodzenia typowo eukariotycznych funkcji - cytoszkieletu, pęcherzyków błonowych, jądra itp. i identyfikacja gospodarza





# Gospodarz endosymbiozy był archeonem

- Lokiarcheota - monofiletyczna grupa Archaea, odkryta w badaniach metagenomicznych (2015 r.)
- Najbliżej (wtedy) spokrewniona z Eukaryota
- Posiada geny kodujące białka umożliwiające tworzenie złożonych struktur błonowych
- Tak mógł wyglądać gospodarz endosymbiozy, która dała początek Eukaryota
- W 2017 opisano więcej typów Archaea z tej gałęzi



## ARTICLE

doi:10.1038/nature14447

### Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes

Anja Spang<sup>1\*</sup>, Jimmy H. Saw<sup>1\*</sup>, Steffen L. Jørgensen<sup>2\*</sup>, Katarzyna Zaremba-Niedzwiedzka<sup>1\*</sup>, Joran Martijn<sup>1</sup>, Anders E. Lind<sup>1</sup>, Roel van Eijk<sup>†</sup>, Christa Schleper<sup>2,3</sup>, Lionel Guy<sup>1,2</sup> & Thijs J. G. Ettema<sup>1</sup>

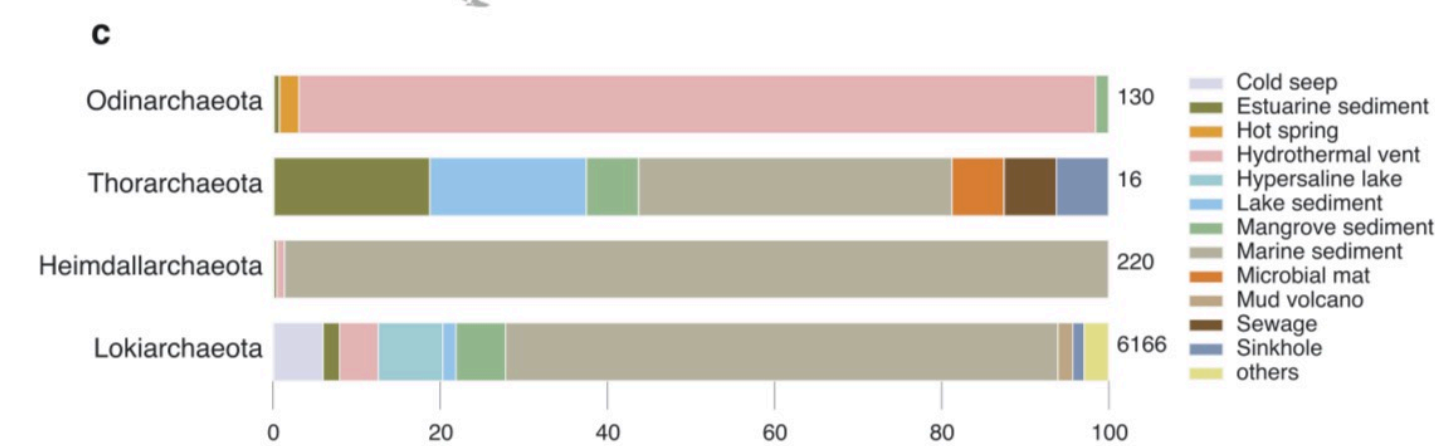
©2015 Macmillan Publishers Limited. All rights reserved



### Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity

Katarzyna Zaremba-Niedzwiedzka<sup>1\*</sup>, Eva F. Caceres<sup>1\*</sup>, Jimmy H. Saw<sup>1\*</sup>, Disa Bäckström<sup>1</sup>, Lina Juzokaite<sup>1</sup>, Emmelien Vancaester<sup>†</sup>, Kiley W. Seitz<sup>2</sup>, Karthik Anantharaman<sup>3</sup>, Piotr Starnawski<sup>4</sup>, Kasper U. Kjeldsen<sup>5</sup>, Matthew B. Stott<sup>5</sup>, Takuro Nunoura<sup>6</sup>, Jillian F. Banfield<sup>3</sup>, Andreas Schramm<sup>4</sup>, Brett J. Baker<sup>2</sup>, Anja Spang<sup>1</sup> & Thijs J. G. Ettema<sup>1</sup>

© 2017 Macmillan Publishers Limited, part of Springer Nature. All rights reserved.



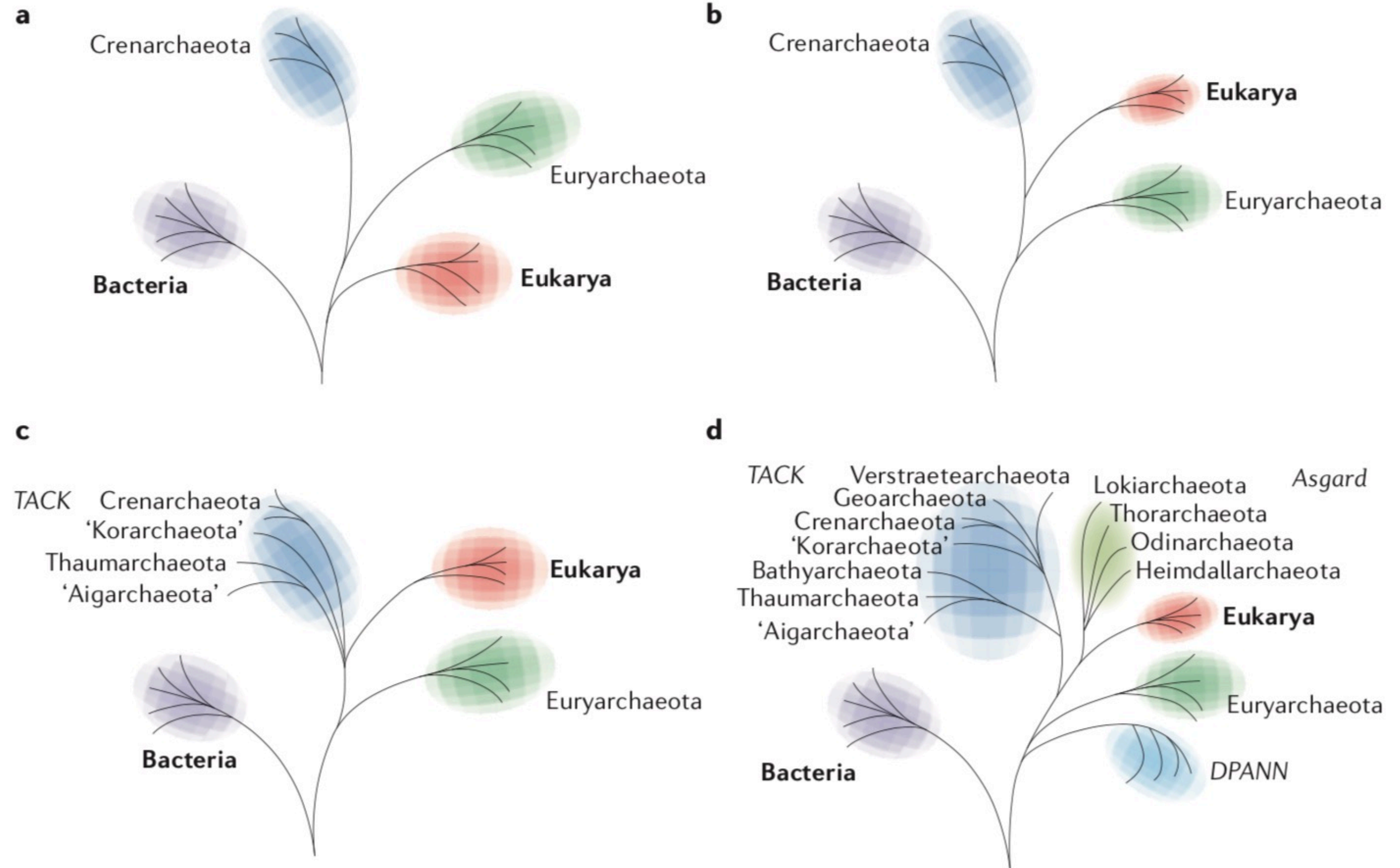


# Archaea i początki eukariontów

- **a** - drzewo Woese (1977) z modyfikacjami: 3 domeny
- **b** - dwie domeny
- **c, d** - po odkryciu nowych grup Archaea dzięki metagenomice

TACK - **T**haumarchaeota, **A**igarchaeota, **C**renarchaeota, **K**orarchaeota

DPANN - **D**iapherotrites, **P**arvarchaeota, **A**enigmarchaeota, **N**anoarchaeota, **N**anohaloarchaeota



## Archaea and the origin of eukaryotes

Laura Eme, Anja Spang, Jonathan Lombard, Courtney W. Stairs and Thijs J. G. Ettema



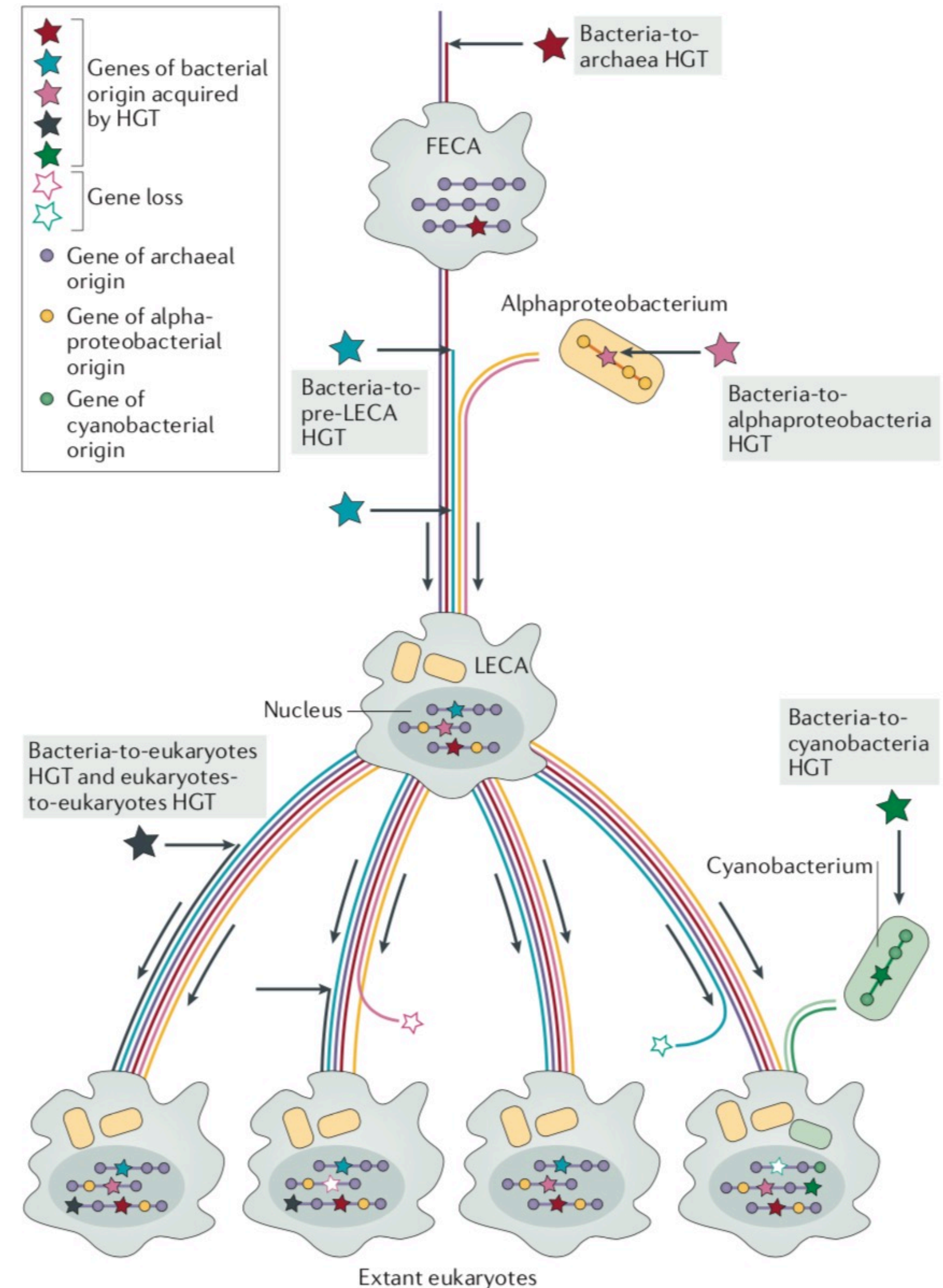
# Powstanie eukariontów

- Geny symbionta nie są jedynymi genami Bacteria nabytymi przez gospodarza
- Białka mitochondrialne stanowią monofiletyczną grupę, co sugeruje, że zostały nabyte po wcześniejszych transferach

FECA - First Eukaryotic Common Ancestor  
 LECA - Last Eukaryotic Common Ancestor

## Archaea and the origin of eukaryotes

Laura Eme, Anja Spang, Jonathan Lombard, Courtney W. Stairs and Thijs J. G. Ettema





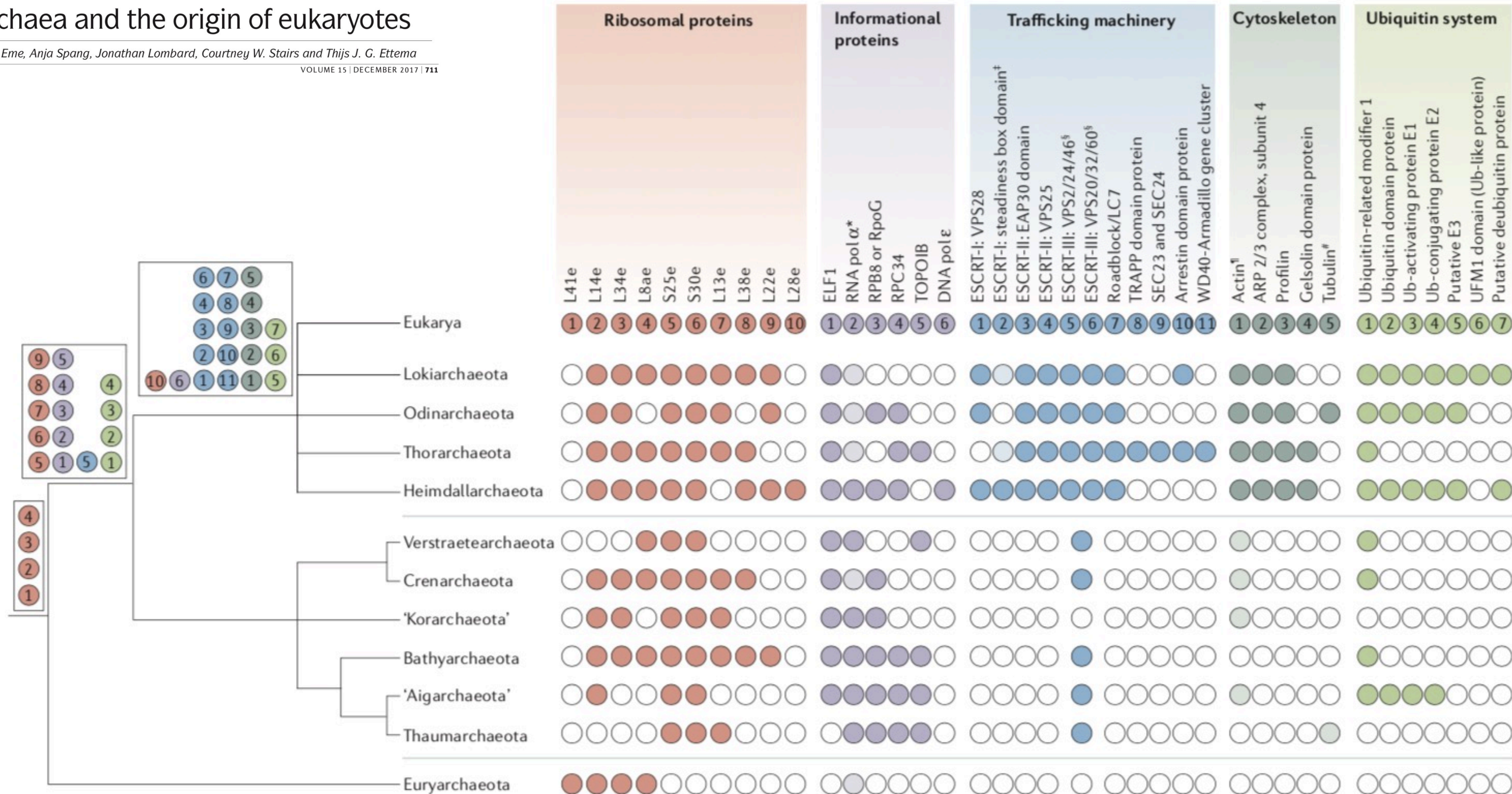
# Pochodzenie typowo eukariotycznych funkcji u FECA

## Archaea and the origin of eukaryotes

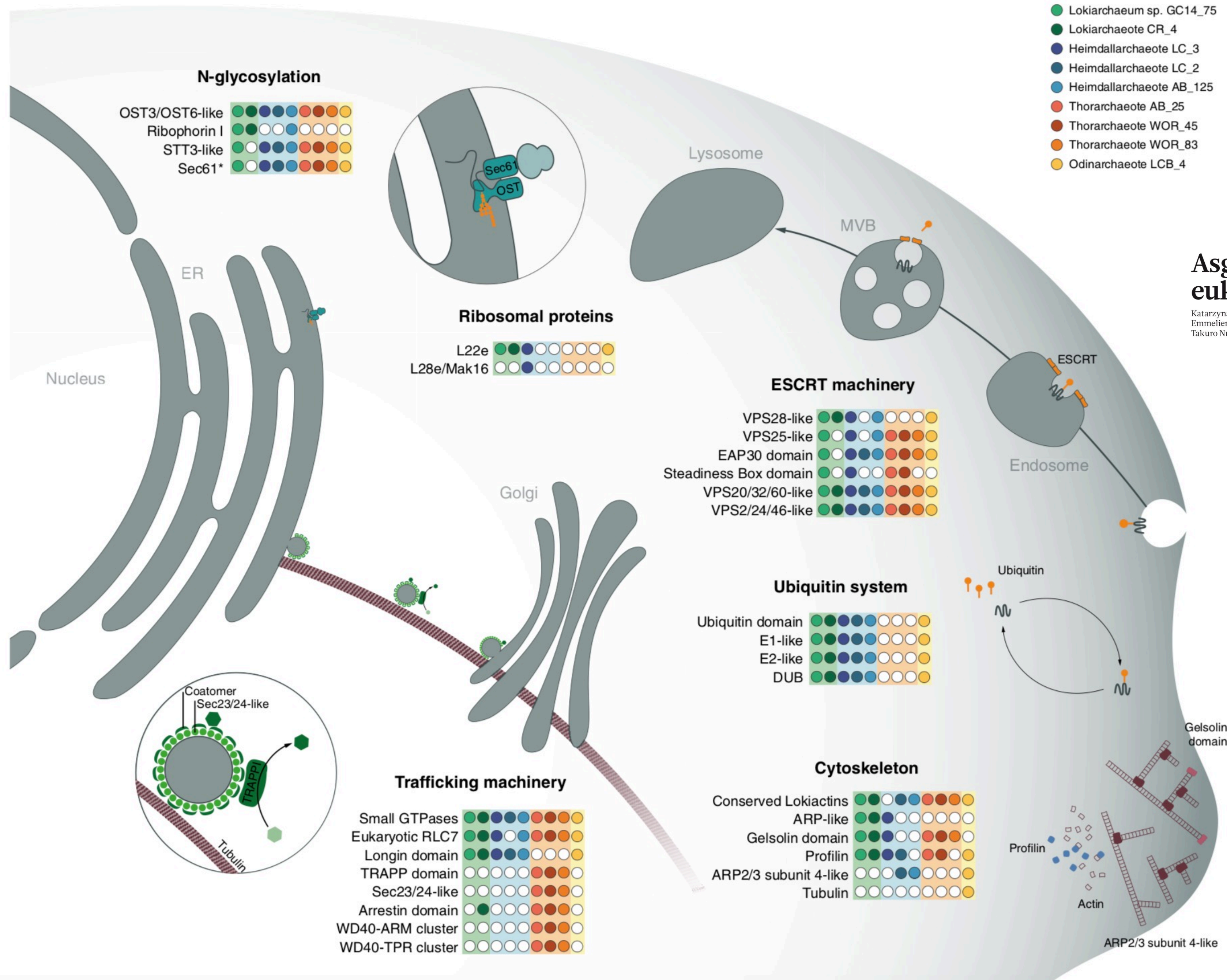
Laura Eme, Anja Spang, Jonathan Lombard, Courtney W. Stairs and Thijs J. G. Ettema

NATURE REVIEWS | MICROBIOLOGY

VOLUME 15 | DECEMBER 2017 | 711







## Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity

Katarzyna Zaremba-Niedzwiedzka<sup>1\*</sup>, Eva F. Caceres<sup>1\*</sup>, Jimmy H. Saw<sup>1\*</sup>, Disa Bäckström<sup>1</sup>, Lina Juzokaite<sup>1</sup>, Emmelien Vancaester<sup>1†</sup>, Kiley W. Seitz<sup>2</sup>, Karthik Anantharaman<sup>1</sup>, Piotr Starnawski<sup>1</sup>, Kasper U. Kjeldsen<sup>4</sup>, Matthew B. Stott<sup>5</sup>, Takuro Nunoura<sup>6</sup>, Jillian F. Banfield<sup>3</sup>, Andreas Schramm<sup>4</sup>, Brett J. Baker<sup>2</sup>, Anja Spang<sup>1</sup> & Thijs J. G. Ettema<sup>1</sup>

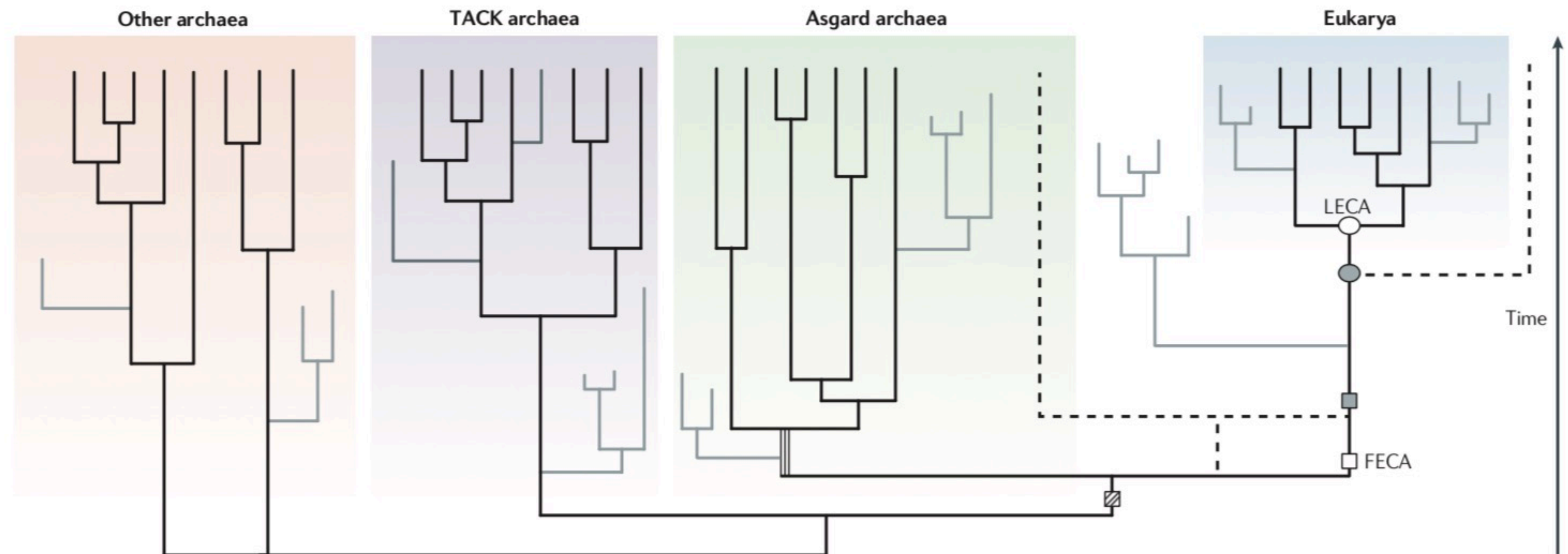
© 2017 Macmillan Publishers Limited, part of Springer Nature. All rights reserved.

Extended Data Figure 8 | Eukaryotic signatures in Asgard archaea. archaeal ancestor of eukaryotes already contained many key components



## Gospodarz symbiozy

- FECA był najbliższym krewnym współczesnych Archaea z grupy Asgard
- Chyba, że znajdziemy jeszcze bliższą grupę



# Pochodzenie jądra i eukariotycznego typu ekspresji genów

- Prokaryoty - translacja sprzężona z transkrypcją w czasie i przestrzeni
- Eukaryoty - transkrypcja i translacja rozdzielone
  - jądro - transkrypcja i obróbka RNA
  - eksport mRNA z jądra po obróbce i kontroli jakości (*RNA surveillance*)
  - translacja - cytoplazma

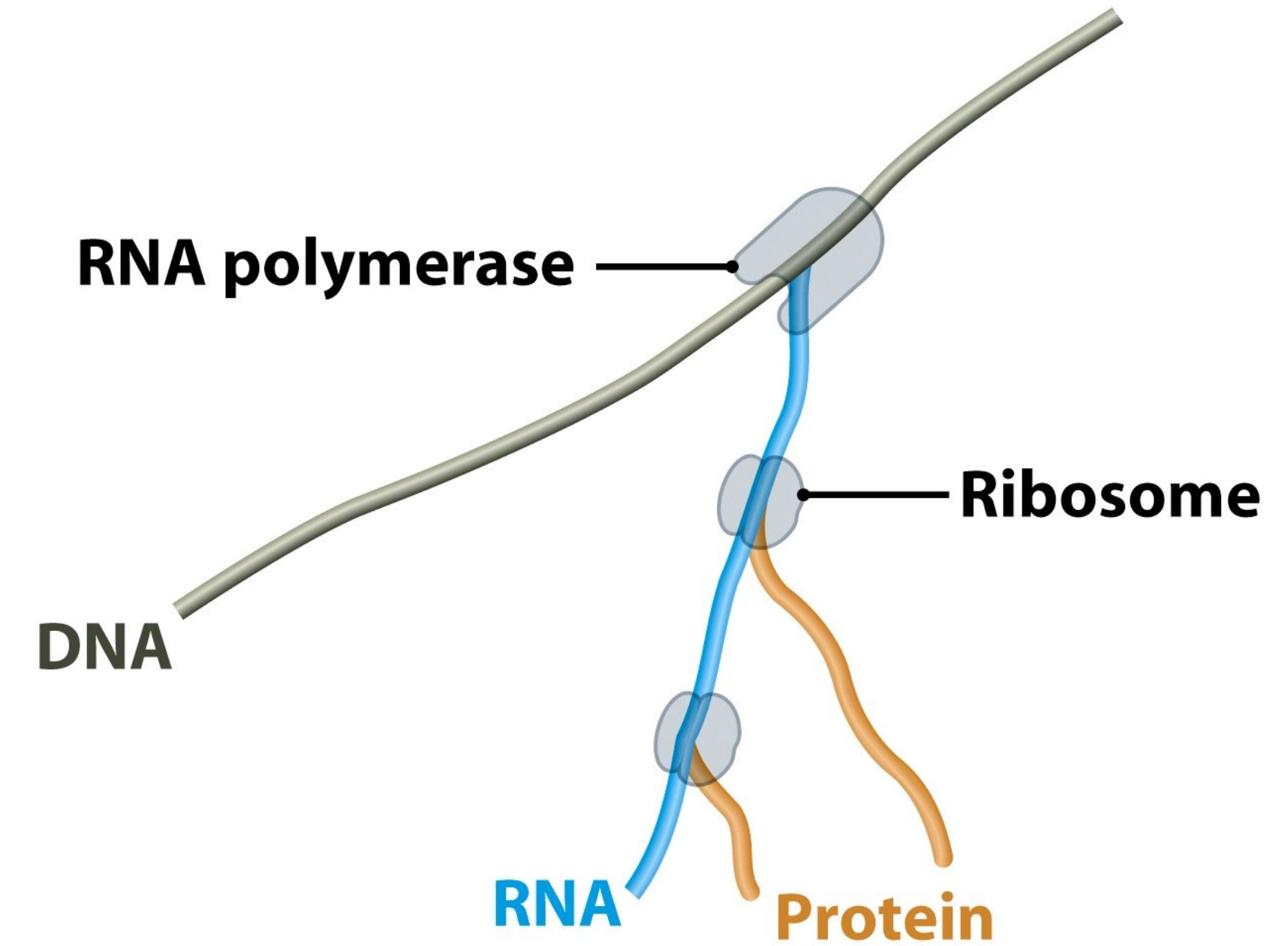
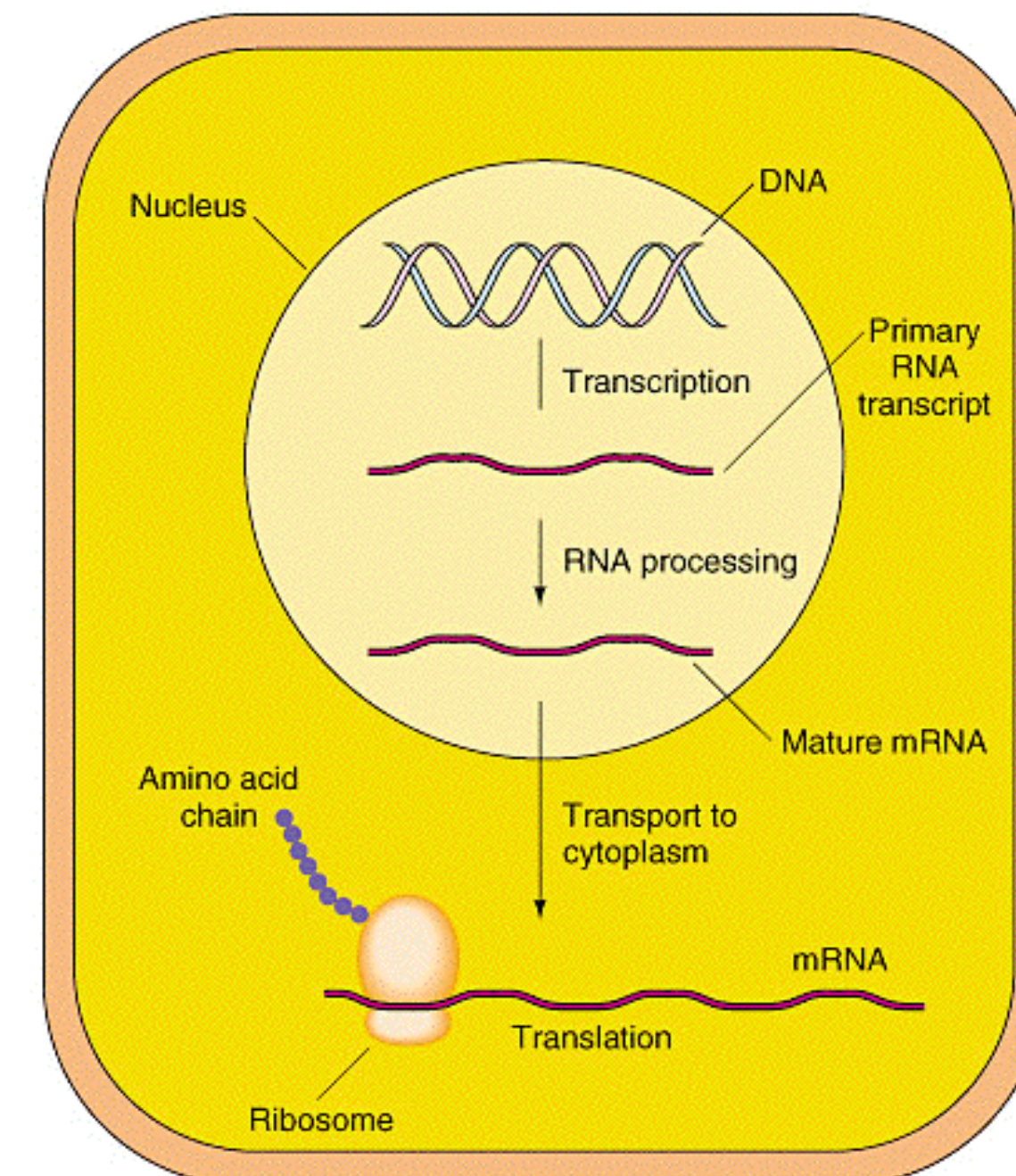


Figure 12-10 Genomes 3 (© Garland Science 2007)





# Introny

- Geny wszystkich eukariontów zawierają introny
- liczba i gęstość są różne
- Wszystkie eukarionty mają spliceosom (Collins L, Penny D. Complex spliceosomal organization ancestral to extant eukaryotes. Mol Biol Evol. 2005, 22: 1053-66)
- Introny eukariotyczne pochodzą od intronów grupy II

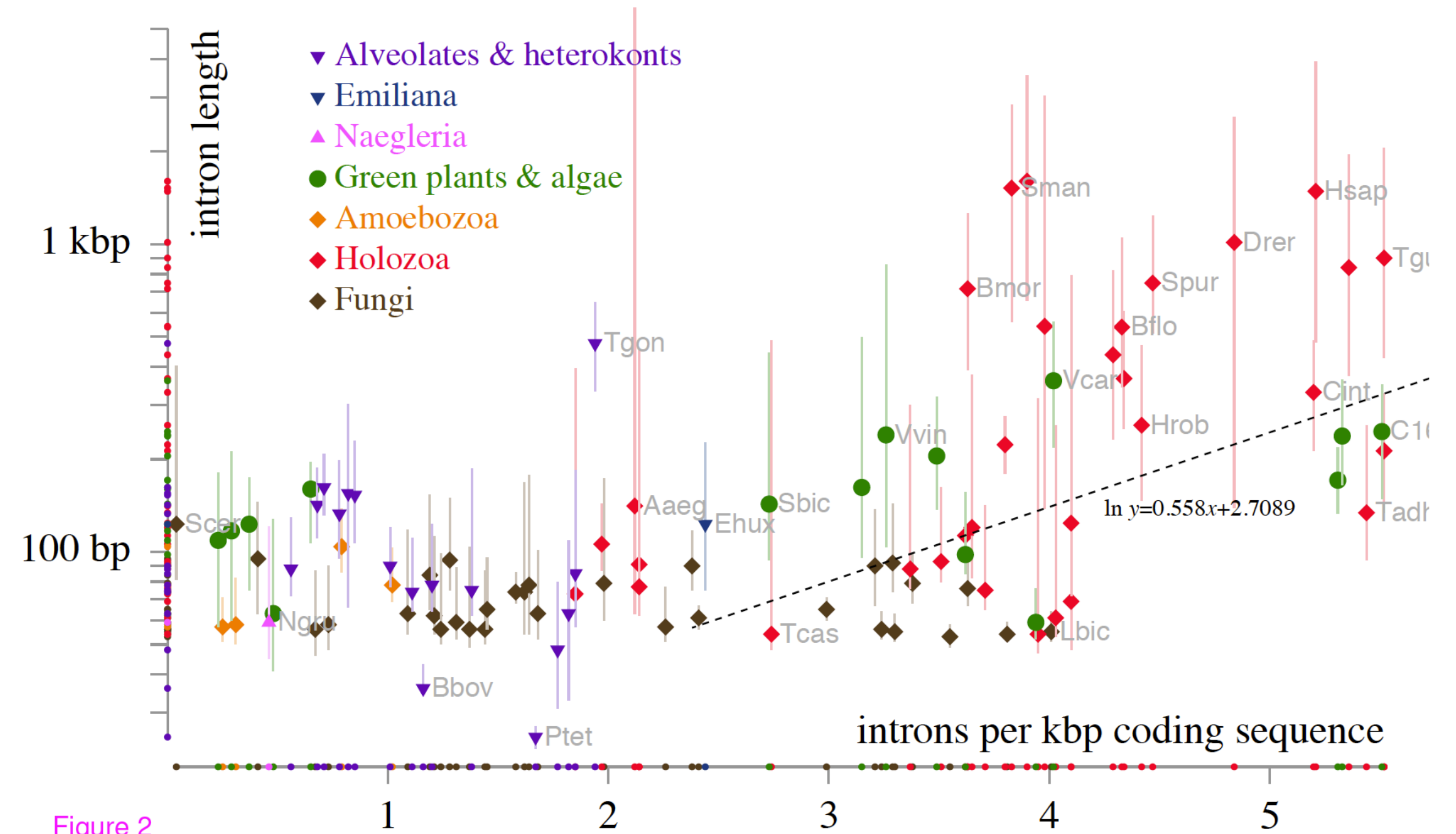
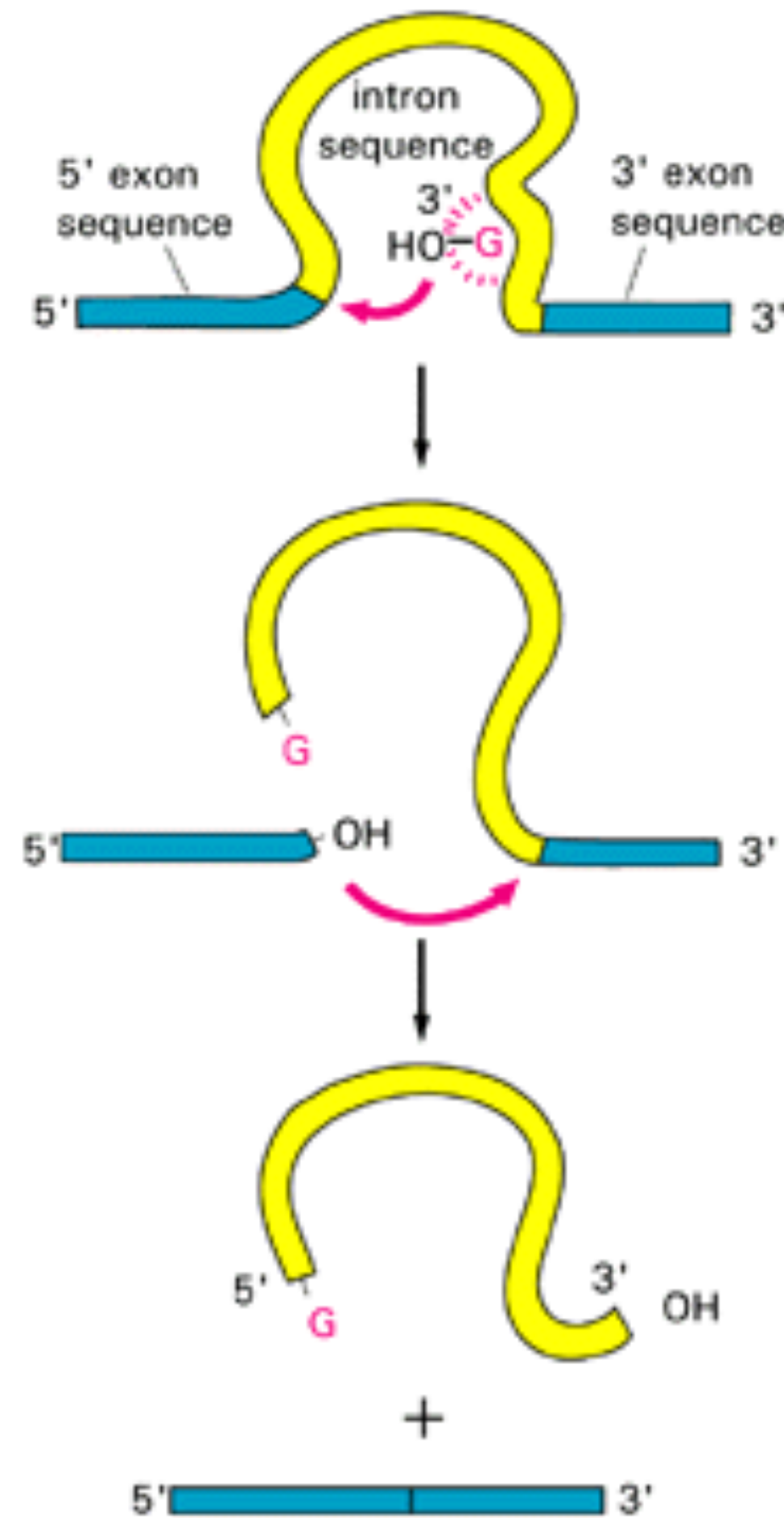


Figure 2

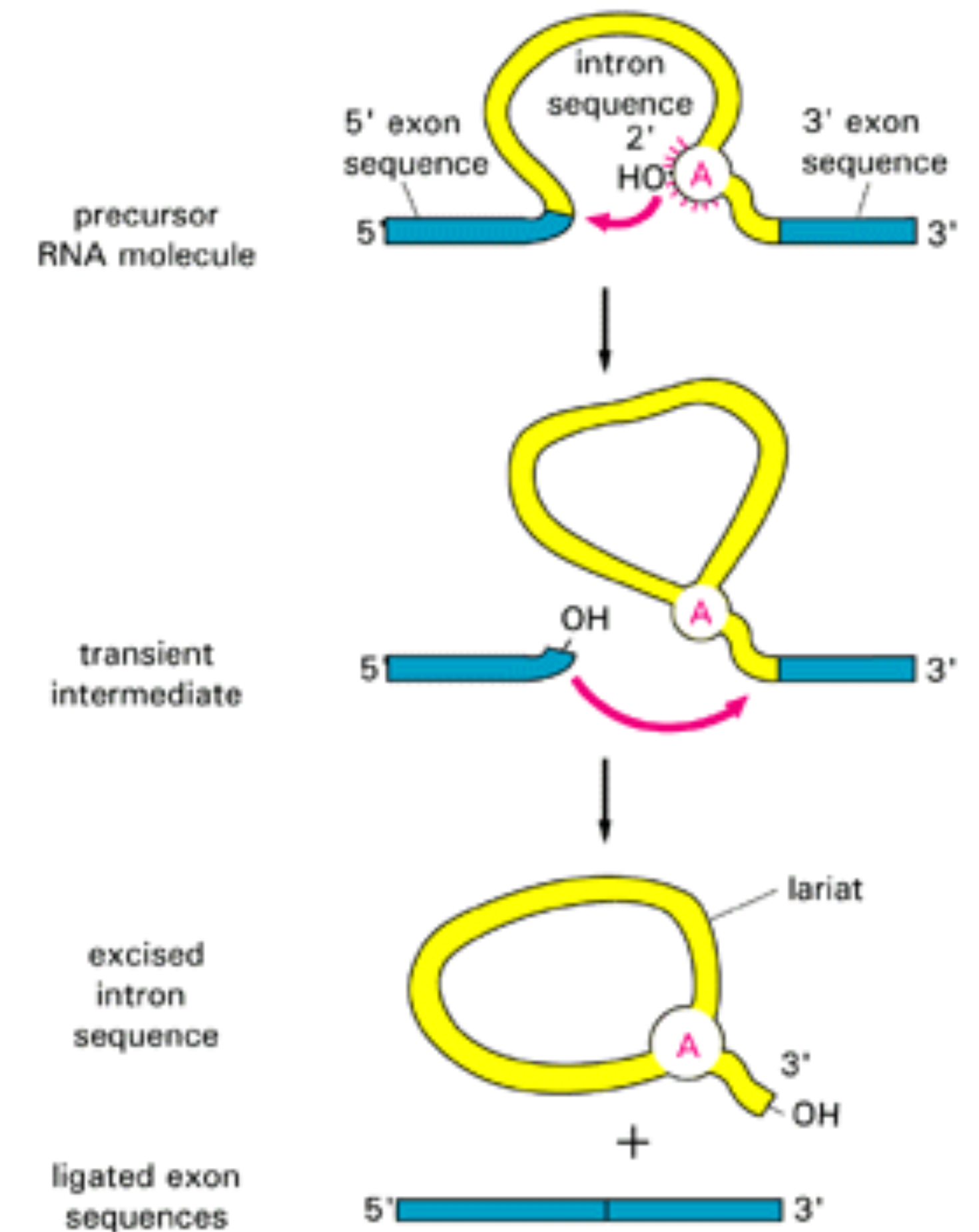
# Introny prokariotyczne

- Powszechne, ale rzadkie
  - grupa I - wszystkie domeny
  - grupa II - zasadniczo tylko Bacteria
- Przeważnie w genach kodujących funkcjonalne RNA, nie mRNA
- Inny mechanizm - przeważnie autokatalityczne
  - introny są rybozymami zdolnymi do samowycinania
  - ruchome elementy genetyczne: transpozycja i retrotranspozycja (grupa II)
- Introny typu prokariotycznego obecne w genomach organellarnych wielu grup

Group I self-splicing intron sequences



Group II self-splicing intron sequences





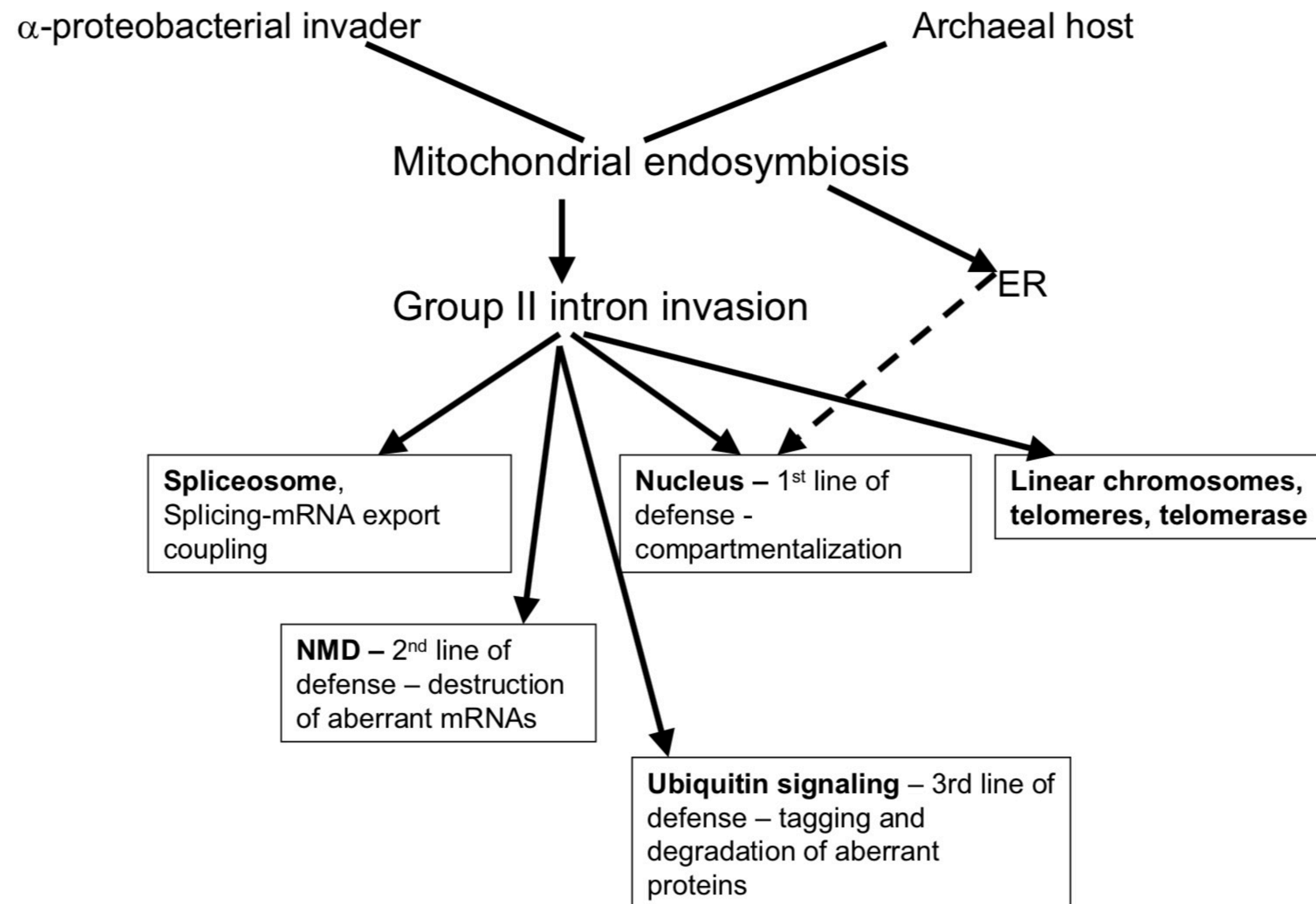
# Pochodzenie intronów - hipotezy

---

- Introny wcześnie (*introns early*)
  - Introny (typu eukariotycznego) były powszechne, bakterie utraciły większość jako adaptację do szybkich podziałów
  - Hipoteza tasowania eksonów (*exon shuffling*) - eksony odpowiadają podstawowym domenom białek, introny ułatwiają kombinatoryczną ewolucję nowych białek
- Introny późno (*introns late*)
  - Introny powstały po powstaniu głównych gałęzi drzewa życia, rozprzestrzeniają się w HGT

# Introny a jądro

- Hipoteza - jądro powstało jako system obrony przed inwazją intronów od symbionta mitochondrialnego
- Ekspansja intronów grupy II symbionta (gospodarz nie miał systemów kontroli)
- Składanie (splicing) jest wolniejsze od translacji
- Rozdzielenie translacji od składania - obrona przed zaburzeniem translacji przez sekwencje intronowe
- Introny istniały od początku, ale po powstaniu eukariontów gwałtownie się rozprzestrzeniły



Hypothesis

**The origin of introns and their role in eukaryogenesis: a compromise solution to the introns-early versus introns-late debate?**

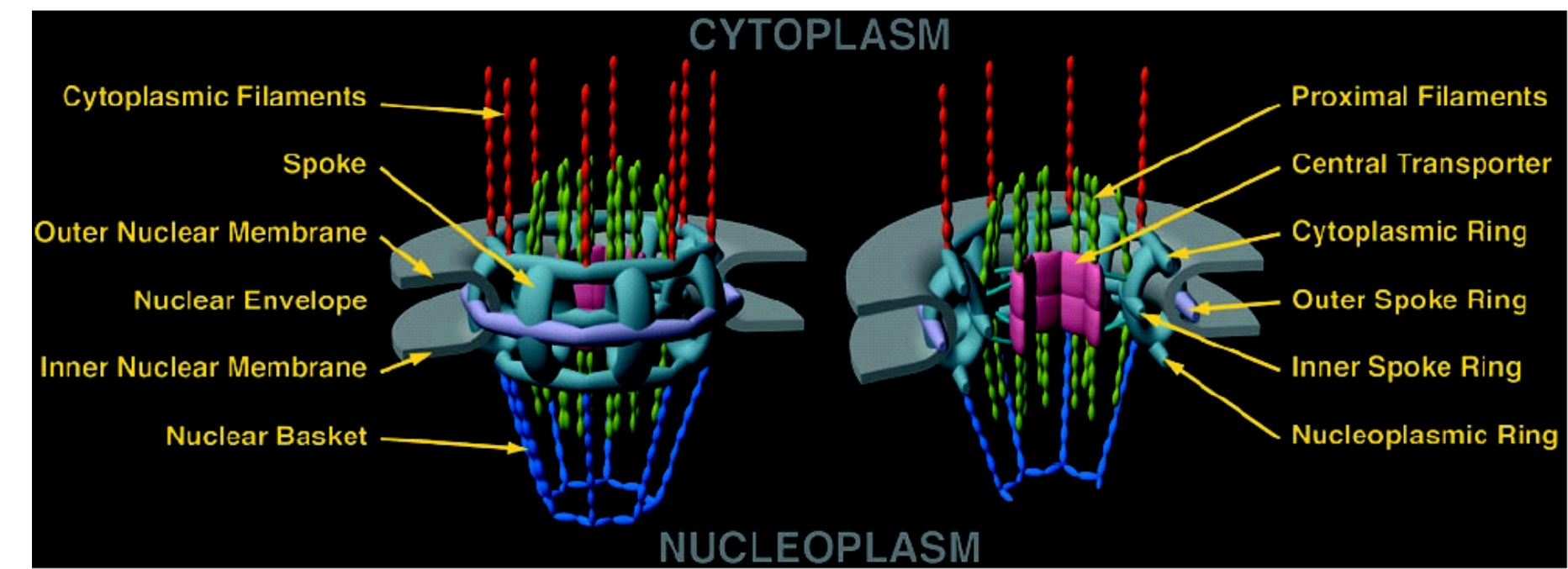
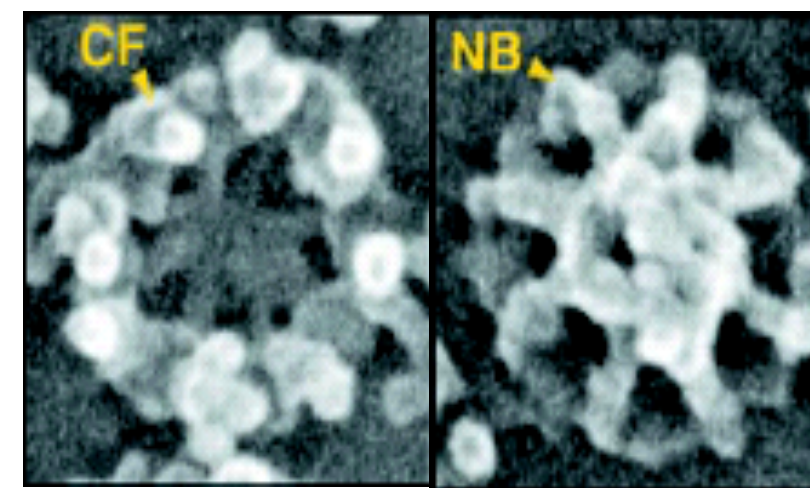
Eugene V Koonin\*

*Biology Direct* 2006, 1:22 doi:10.1186/1745-6150-1-22

Open Access



# Najpierw mitochondria, potem jądro?



The Nuclear Pore Complex as a Transport Machine\*

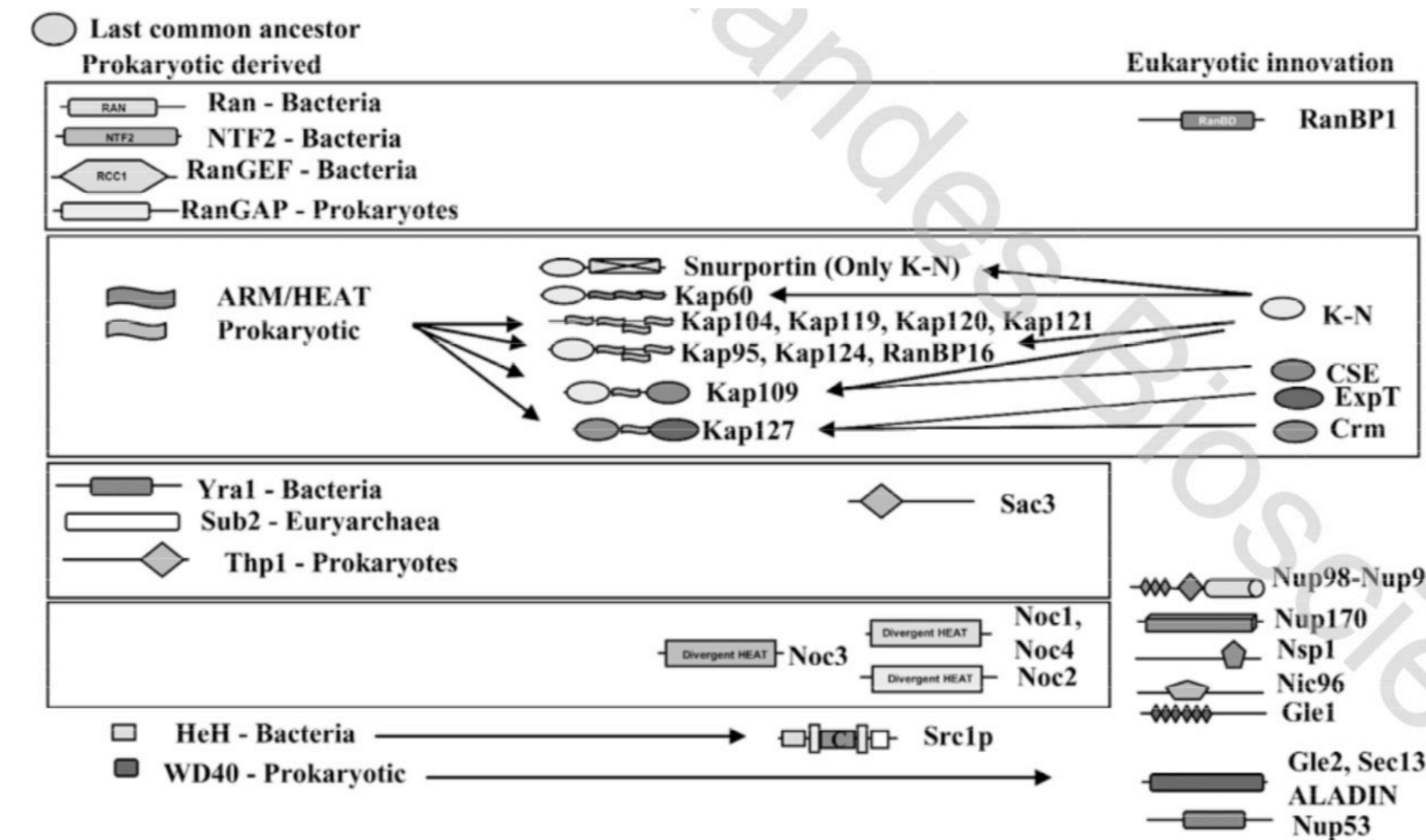
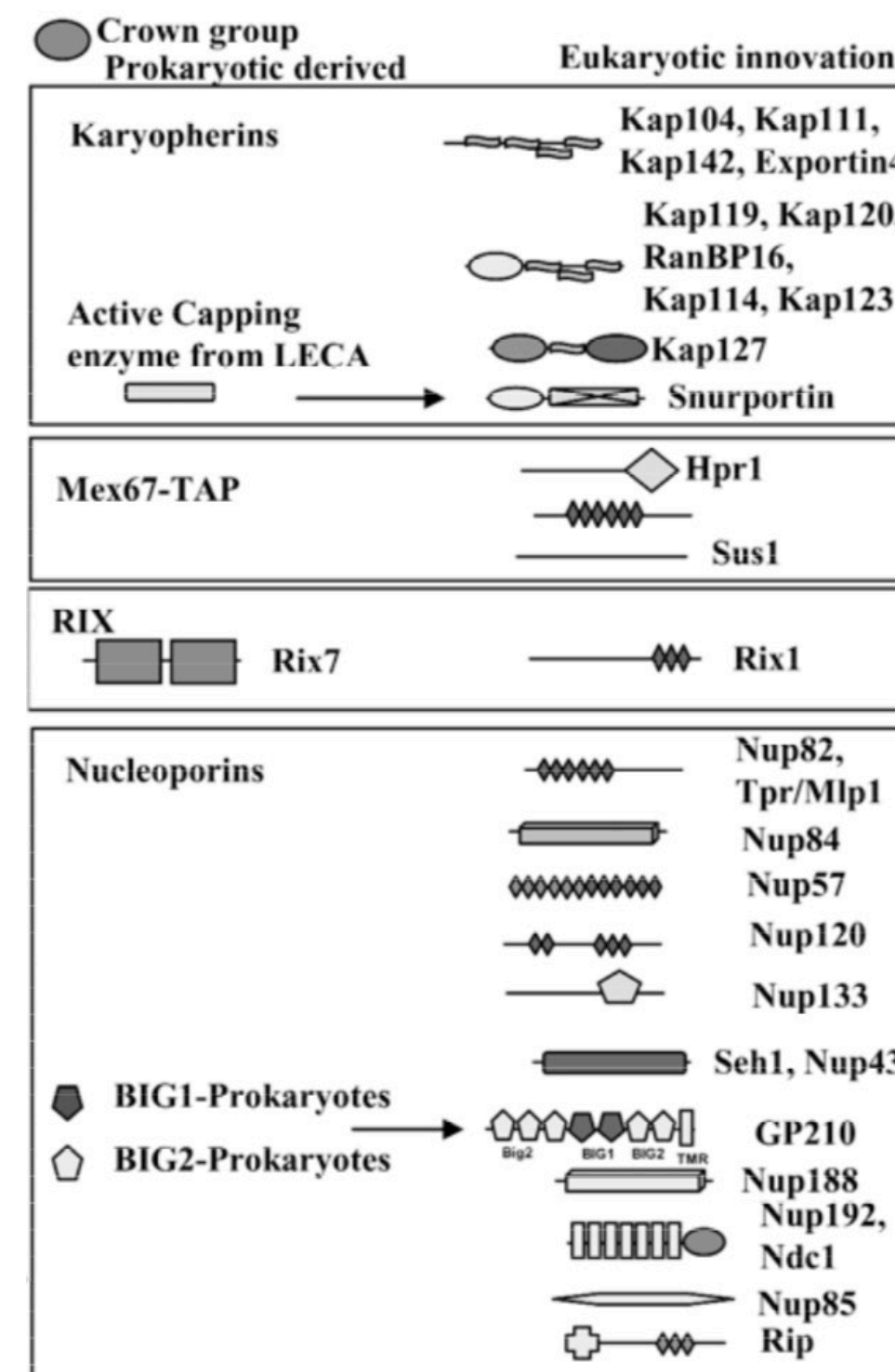
Published, JBC Papers in Press, April 5, 2001, DOI 10.1074/jbc.R100015200

Michael P. Rout<sup>‡</sup> and John D. Aitchison<sup>§¶</sup>

- Czy w strukturze jądra są białka kodowane przez geny pochodzące od endosymbionta?

• Tak:

- Elementy kompleksu poru jądrowego:



To cite this article: Berend Mans, Vivek Anantharaman, L. Aravind & Eugene V. Koonin (2004) Comparative Genomics, Evolution and Origins of the Nuclear Envelope and Nuclear Pore Complex, Cell Cycle, 3:12, 1625-1650, DOI: 10.4161/cc.3.12.1316



# Współczesny obraz eukariogenezy

- Symbioza gospodarza - Archeona i symbionta -  $\alpha$ -Proteobakterii
- Powstanie jądra - ochrona przed inwazyjnymi intronami gr. II
- Stopniowa redukcja genomu symbionta

