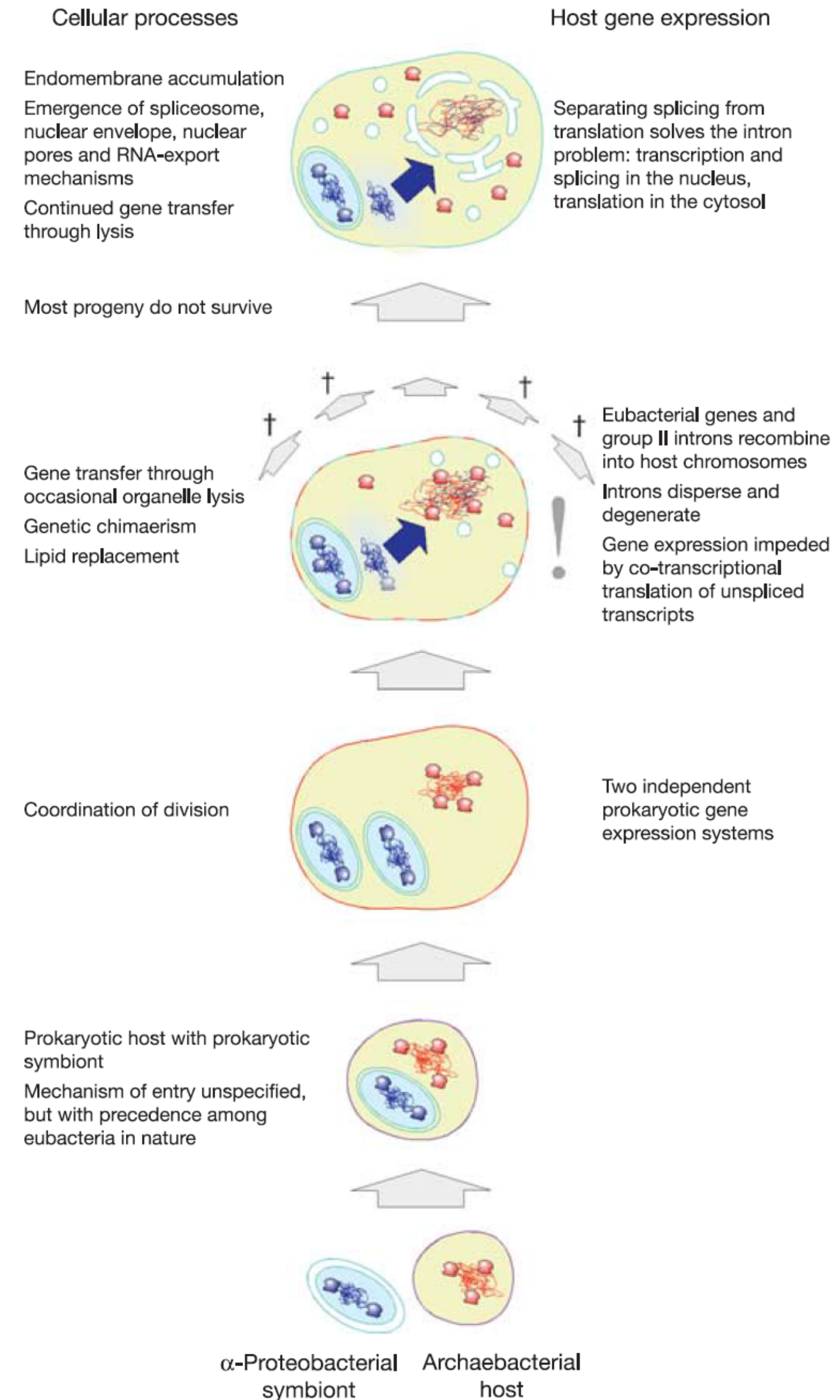


Początki ewolucji

Historia komórek eukariotycznych i ich symbiontów

Współczesny obraz eukariogenezy

- Symbioza gospodarza - archeona i symbionta - α -proteobakterii
- Powstanie jądra - ochrona przed inwazyjnymi intronami gr. II
- Stopniowa redukcja genomu symbionta



Jak mitochondria traciły swój genom

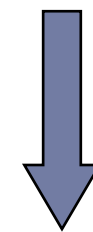
Wolno żyjące bakterie - 1800-4500 genów



Endopasożytnicze bakterie (*Rickettsia*) - 850 genów



Najbardziej złożone mitochondria
(*Reclinomonas*) - 100 genów



Mitochondria „współczesne” - 30-40 genów

Dlaczego mitochondria traciły geny?

- Zapadka Müllera
 - W nielicznych populacjach gromadzą się mutacje o niewielkiej szkodliwości
 - Może dojść do sytuacji, kiedy dryf będzie szybszy od doboru oczyszczającego i haplotyp o niższym dostosowaniu opanuje populację
 - Dojdzie do stopniowej akumulacji mutacji szkodliwych i degeneracji informacji genetycznej
- Rekombinacja odtworzy oryginalny genotyp z obciążonych różnymi mutacjami, ale nie w populacji aseksualnej



Losy genów organellarnych

- Ucieczka do jądra
 - Ucieczka DNA do jądra
 - Przeniesienie genów do jądra za pośrednictwem RNA i RT
- Zastąpienie funkcji przez gen pochodzący z genomu gospodarza (redundancja)
- Powstawanie nowych funkcji gospodarza – udomowienie symbionta
- Zastąpienie funkcji przez gen pochodzący z innej linii
 - polimeraza RNA, polimeraza DNA – pochodzenie fagowe

Zapadka Doolittle'a

- Wbudowanie genu symbionta do jądra
- Powstają dwie redundantne kopie
- Utrata kopii organellarnej - nieodwracalna
- Utrata kopii jądrowej - możliwy kolejny transfer

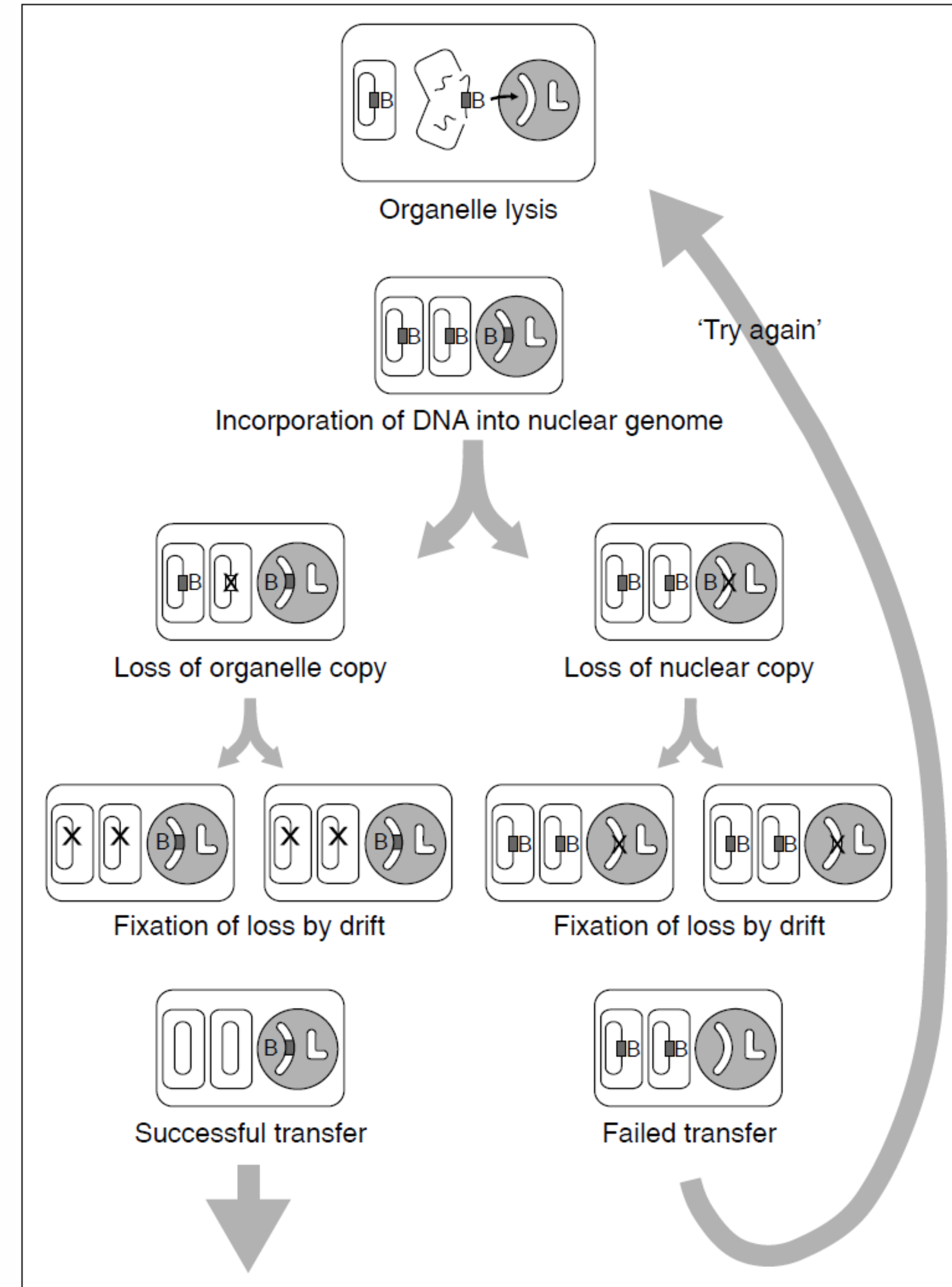


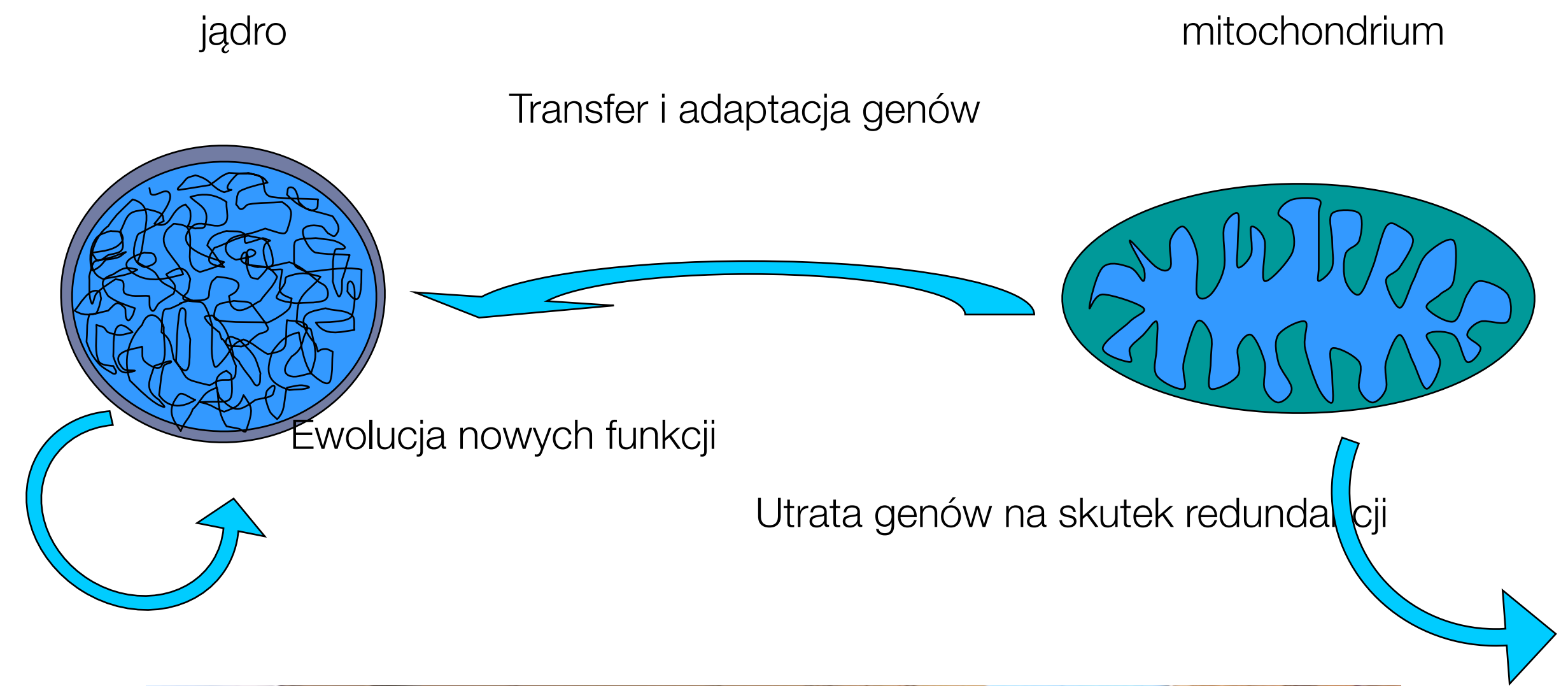
FIGURE 2. The ratchet mechanism by which mitochondrial genes become transferred to nuclear genomes. Not to be confused with Muller's ratchet, which was recently invoked by Lynch³⁰, to argue that mitochondrial genomes themselves will inevitably accumulate mildly deleterious mutations.

Skąd się bierze proteom mitochondriów?

- Proteom mitochondrium to ok. 600 (drożdże)-1500 (ssaki) białek
- Geny kodowane w mtDNA: 2-67, większość 12-20 białek
- Geny kodowane w genomie jądrowym
 - Pochodzenia eubakteryjnego (symbiont)
 - Pochodzenia archaebakteryjnego (gospodarz)
 - Pochodzenia wirusowego (fagowego) – polimeraza RNA i DNA
 - Nieustalonego pochodzenia

Współczesny genom mitochondrialny

- Proteom mitochondriów drożdży ~500-800 białek
- 8-9 kodowanych w mtDNA
- Ponad 150 genów w jądrze, których produkty są niezbędne do utrzymania i ekspresji mtDNA



Po co ciągle utrzymywać genom mitochondrialny?

- “Zamrożenie” przez niestandardowy kod genetyczny
- Wyjaśnienie mechanistyczne
- Wyjaśnienie regulacyjno-koordynacyjne
- Wyjaśnienie regulacyjno-ewolucyjne

Wyjaśnienie mechanistyczne

- Istnieją geny, które są kodowane w mtDNA u wszystkich znanych organizmów
 - CYTB, COX1, rRNA
- I takie, które są kodowane w mtDNA u ogromnej większości organizmów
 - ATP6,8,9; tRNA; ND1-6; COX2,3
- Kodowane białka lokalizują się w wewnętrznej błonie
- Próby rekodowania genu w jądrze niekiedy skuteczne (ATP8, maturaза bl4), niekiedy nie (CYTB, ND4)

Wyjaśnienie mechanistyczne

- W mtDNA są kodowane te białka, których import do mitochondrium byłby niemożliwy, mało wydajny lub kosztowny
 - wykazane doświadczalnie dla CYTB
- W mtDNA kodowane są te białka, których obecność poza wewnętrzną błoną mitochondrium byłaby niebezpieczna dla komórki

Wyjaśnienie regulacyjno-koordynacyjne

- W mtDNA kodowane są te geny, których ekspresja powinna być bezpośrednio koordynowana w organellum
 - Np. regulacja transkrypcji w mtDNA drożdży przez poziom ATP
- Koordynacja syntezy białek i składania kompleksów w wewnętrznej błonie mitochondrium – zapewnienie stechiometrii i organizacji kompleksów
 - fizyczny związek translacji z błoną wewnętrzną

Wyjaśnienie regulacyjno-ewolucyjne

- Większość organizmów wyższych utrzymuje w mtDNA podstawowy zestaw genów, kodujących białka wewnętrznej błony uczestniczące w oddychaniu
- U jednokomórkowców skład mtDNA jest bardziej zmienny, ale utrata z mtDNA całych kompleksów (np. cV u Apicomplexa) zachodzi głównie u organizmów pasożytniczych
- U wielokomórkowców wyewoluowały mechanizmy zapewniające dziedziczenie jednorodzicielskie
 - nie są homologiczne – powstawały w ewolucji wiele razy

Wyjaśnienie regulacyjno-ewolucyjne

- Utrzymywanie genów kodujących podstawowe białka kompleksów łańcucha oddechowego w wysoce zmiennym mtDNA ułatwia adaptację do zmiennych wymagań energetycznych środowiska
- Utrzymywanie sprzężenia tych wariantów poprzez dziedziczenie jednorodzicielskie umożliwia koewolucję i koordynację zmienności adaptacyjnej
- Utrata oddychania → utrata mtDNA (hydrogenosomy, mitosomy)

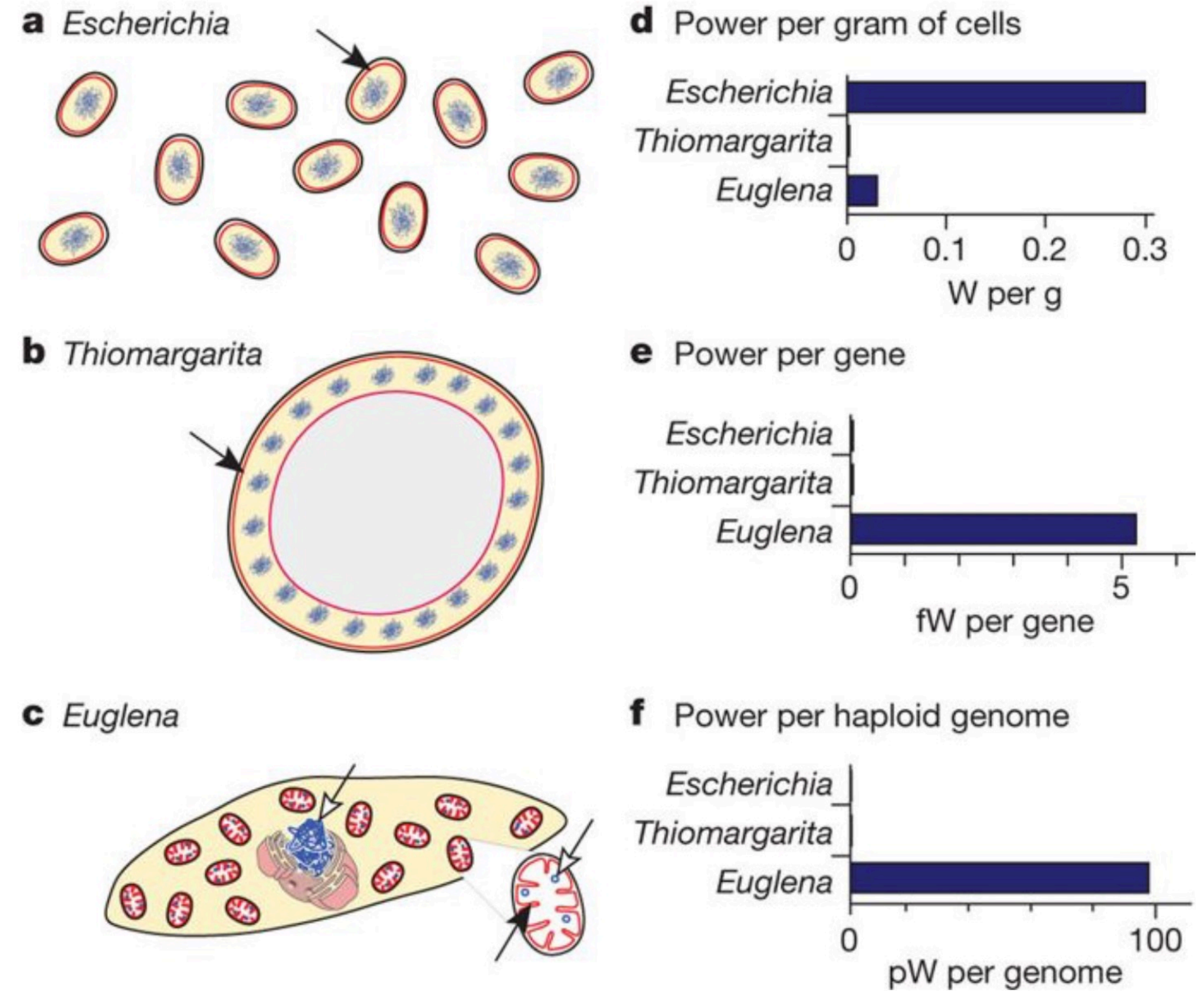
Eukarionty i złożoność

- prokarionty mają ogromne zróżnicowanie repertuaru genów i funkcji metabolicznych
- repertuar biochemiczny eukariontów jest mniej zmienny, ale wykazują wzrost złożoności
 - większe genomy
 - większa liczba genów
 - bardziej złożona regulacja, wielokomórkowość

Energetyka złożoności

- Budżet energetyczny komórki prokariotycznej: $\sim 0,5$ pW ($1 \text{ pW} = 10^{-12} \text{ W}$)
- Budżet energetyczny komórki eukariotycznej: ~ 2300 pW
- Udział w budżecie energetycznym:
 - replikacja: $\sim 2\%$
 - ekspresja genów i synteza białek: $\sim 75\%$
- Znacznie więcej energii/gen u eukariontów!!
- Jedyna droga zwiększania złożoności

Figure 2: The cellular power struggle.



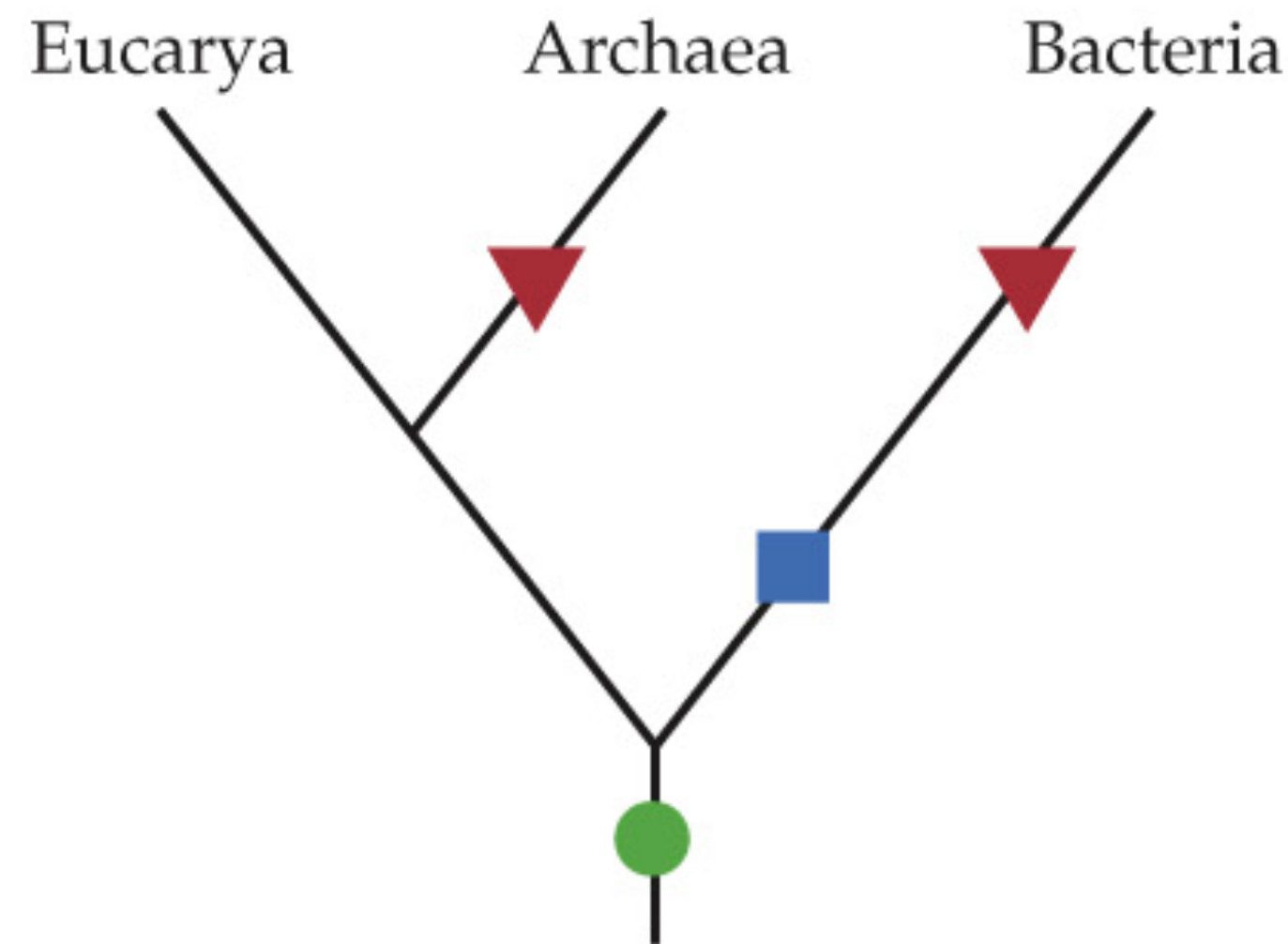
a-c, Schematic representations of a medium sized prokaryote (*Escherichia*), a very large prokaryote (*Thiomargarita*), and a medium-sized eukaryote (*Euglena*). Bioenergetic

The energetics of genome complexity

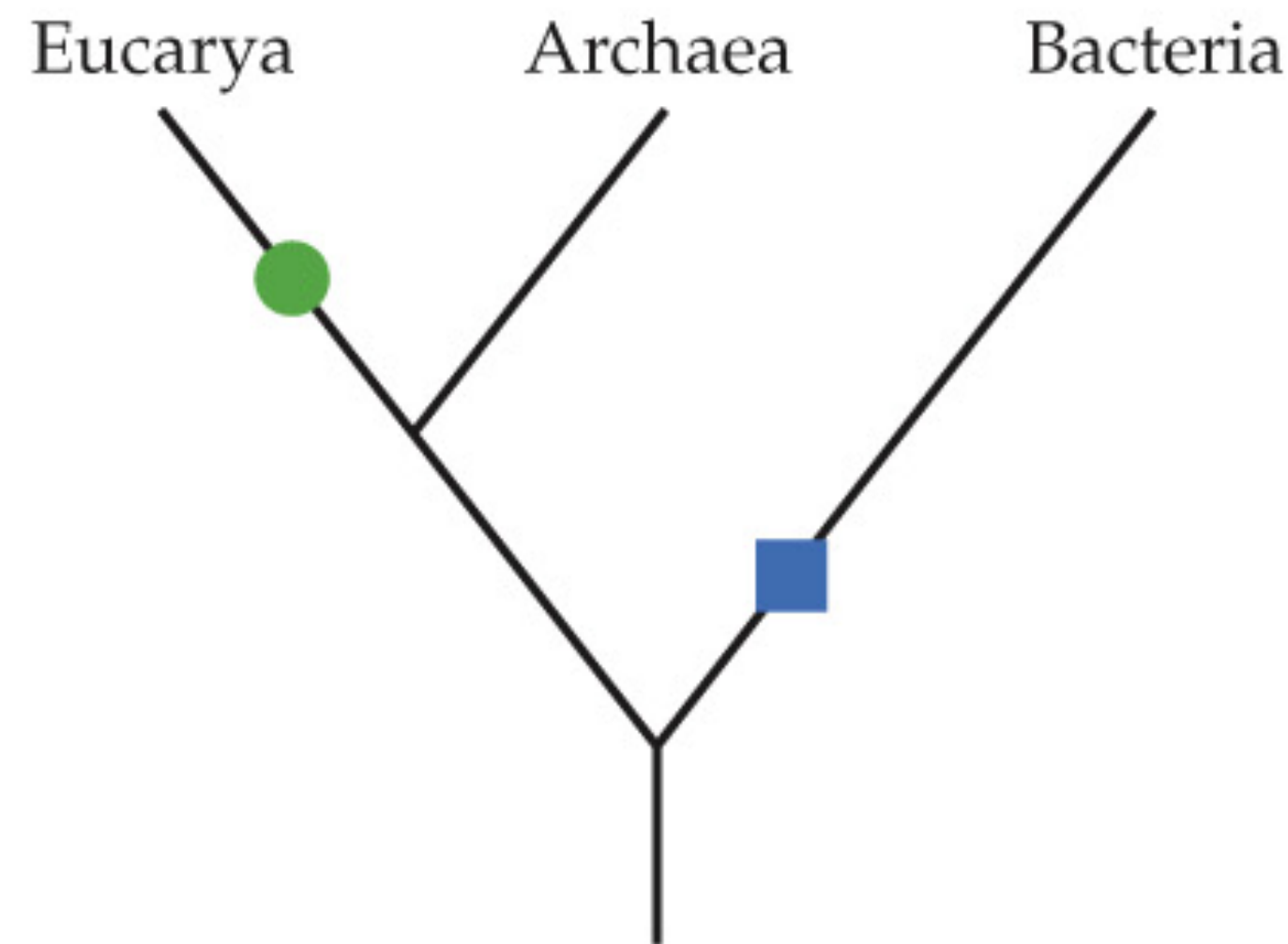
Ewolucja genów i białek

Hipotezy pochodzenia intronów typu jądrowego

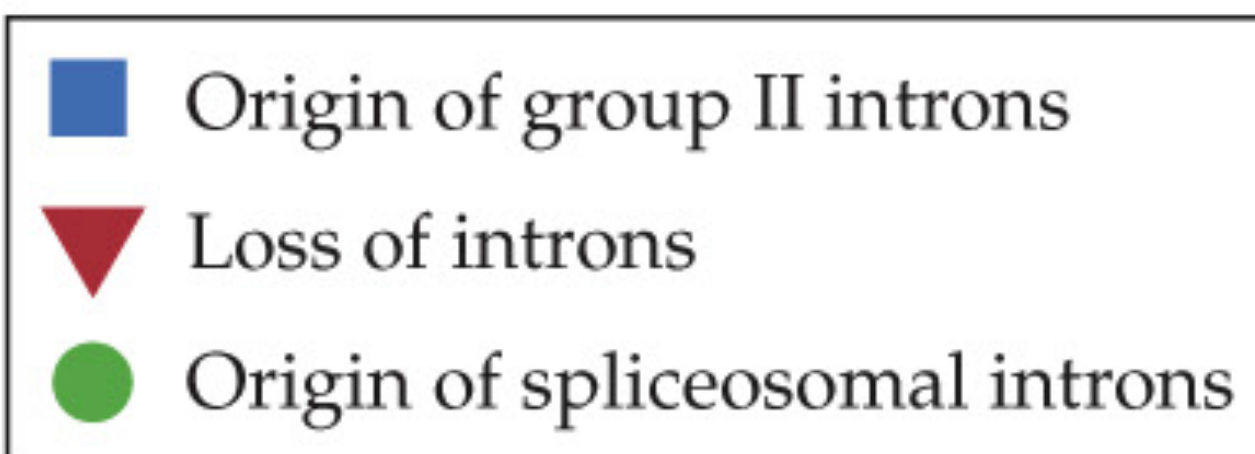
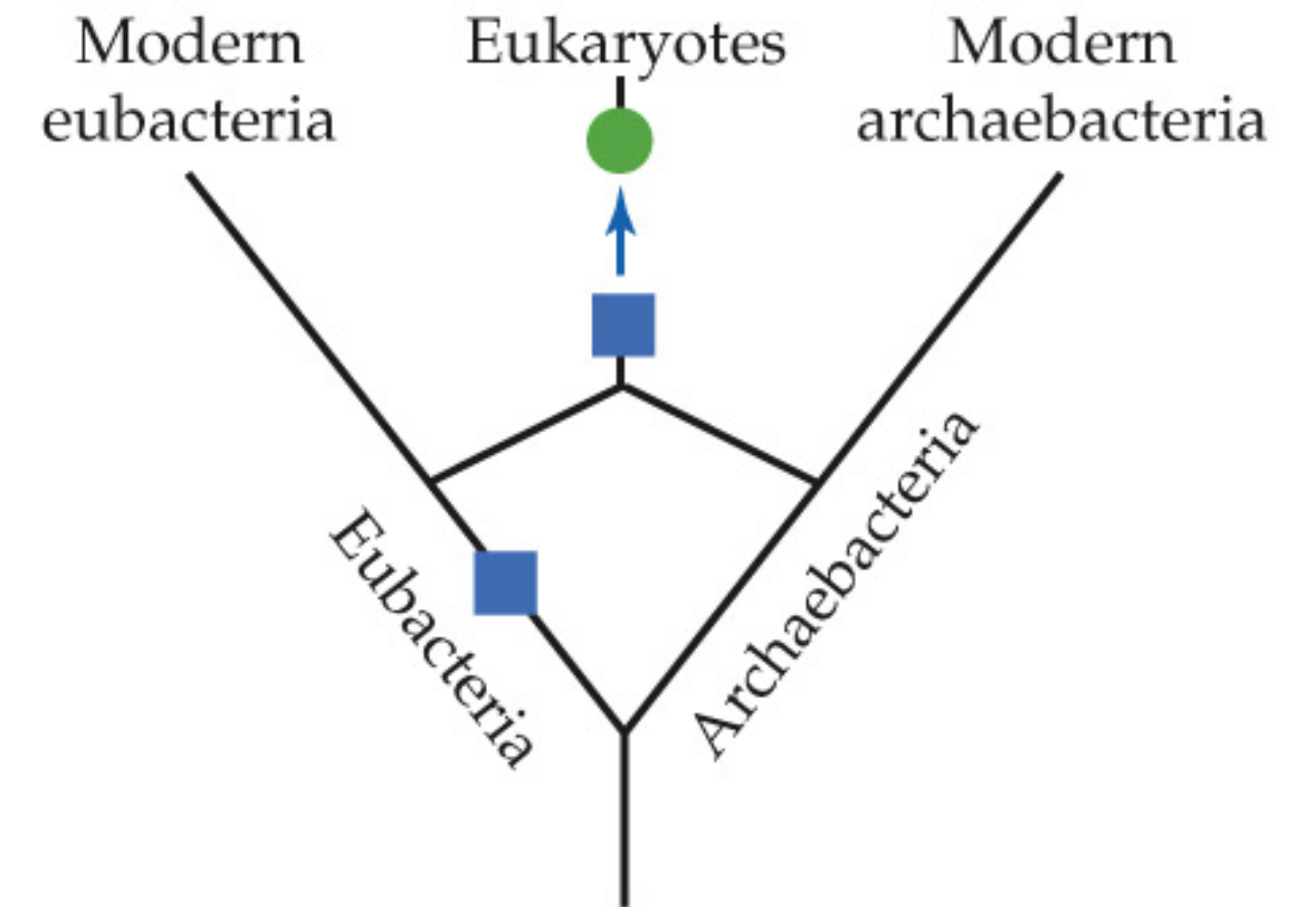
(a) Introns early



(b) Introns late



(c) Endosymbiosis

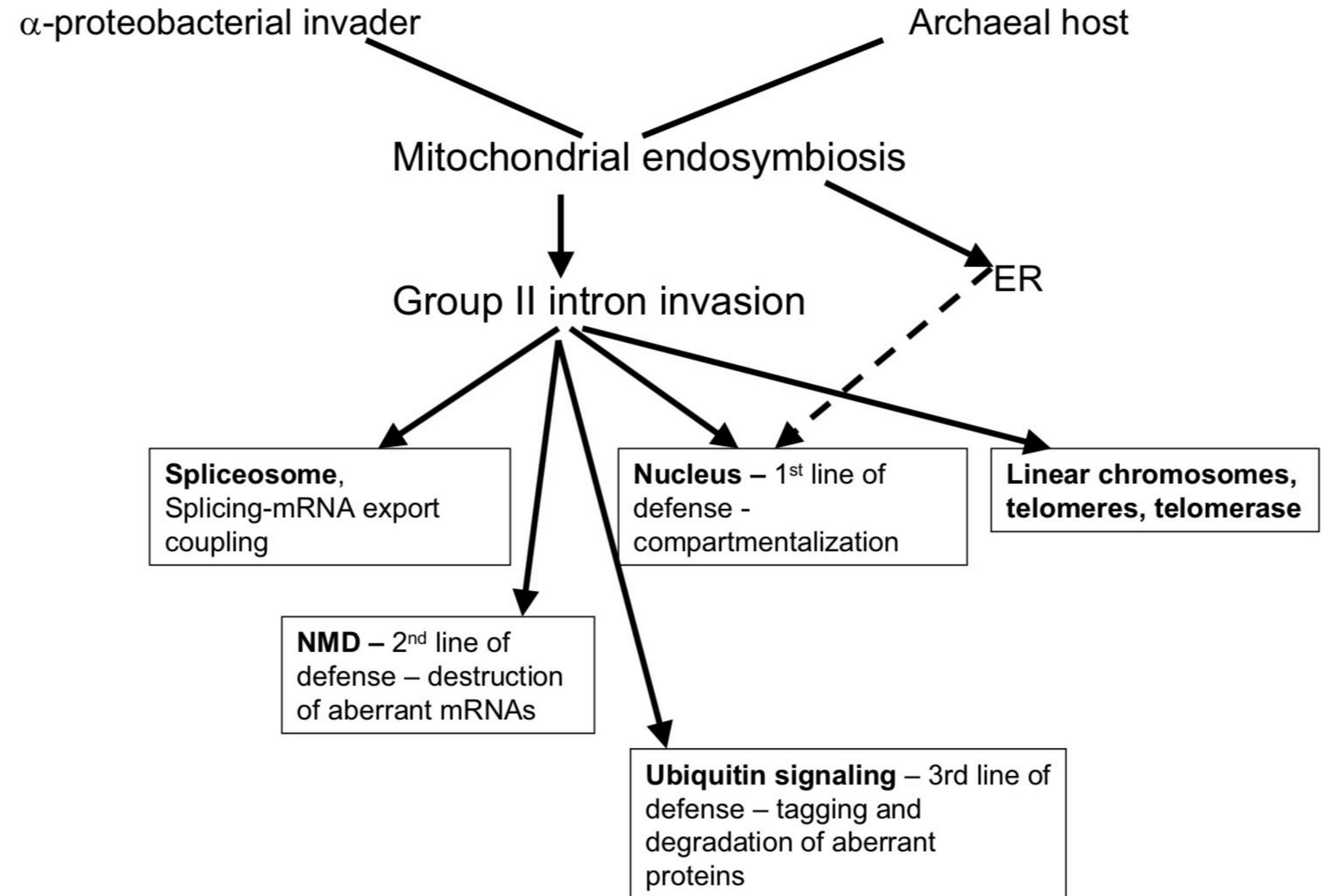


Hipotezy pochodzenia intronów

- Introny wcześnie - pierwotne geny: pojedyncze eksony
 - brak dowodów
- Introny późno - powstały u przodka eukariontów
 - brak hipotezy dotyczącej tego **jak** powstały
- Endosymbiotyczna - powstały z intronów typu II endosymbionta
 - obecnie najbardziej prawdopodobna

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?

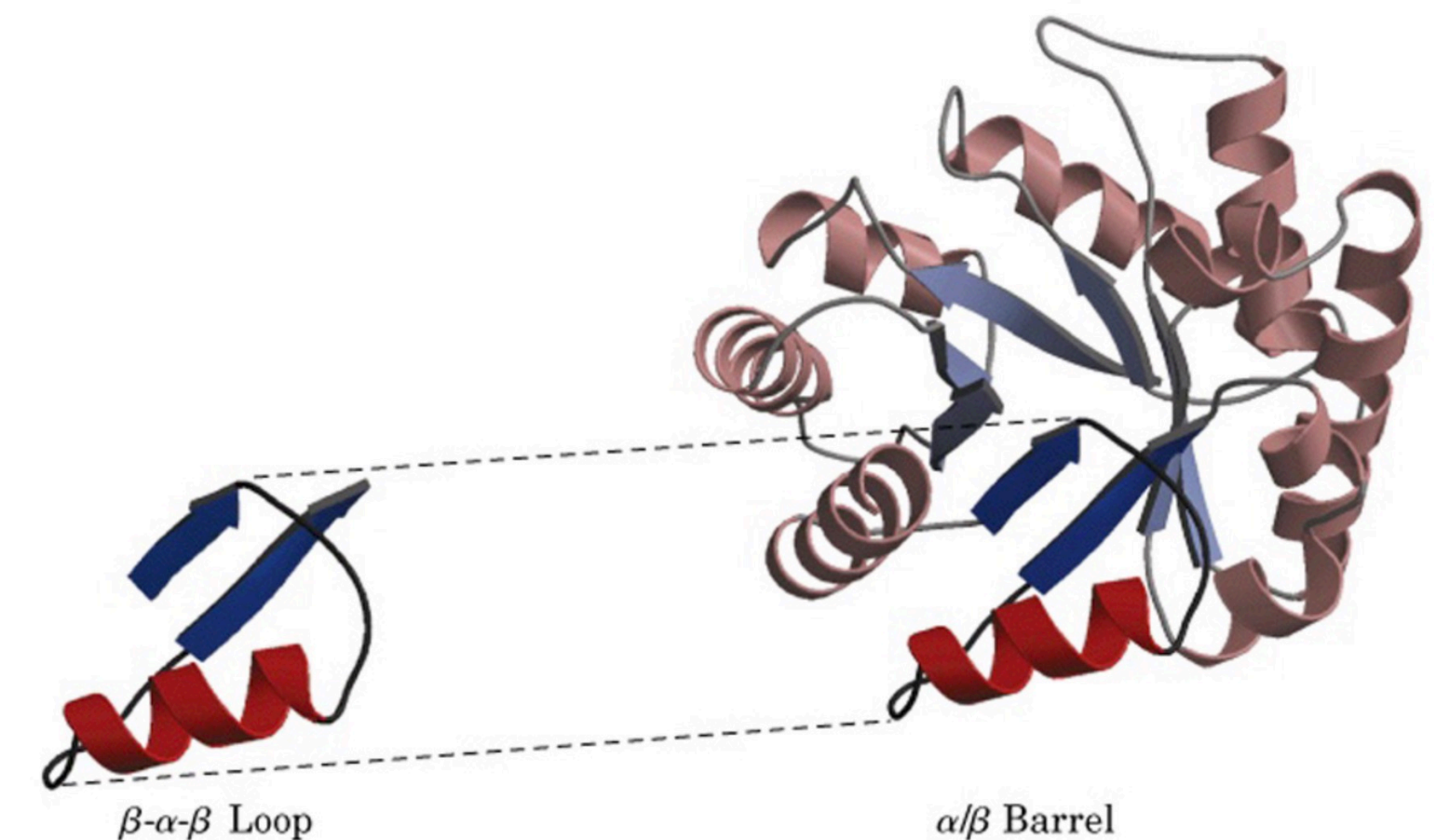
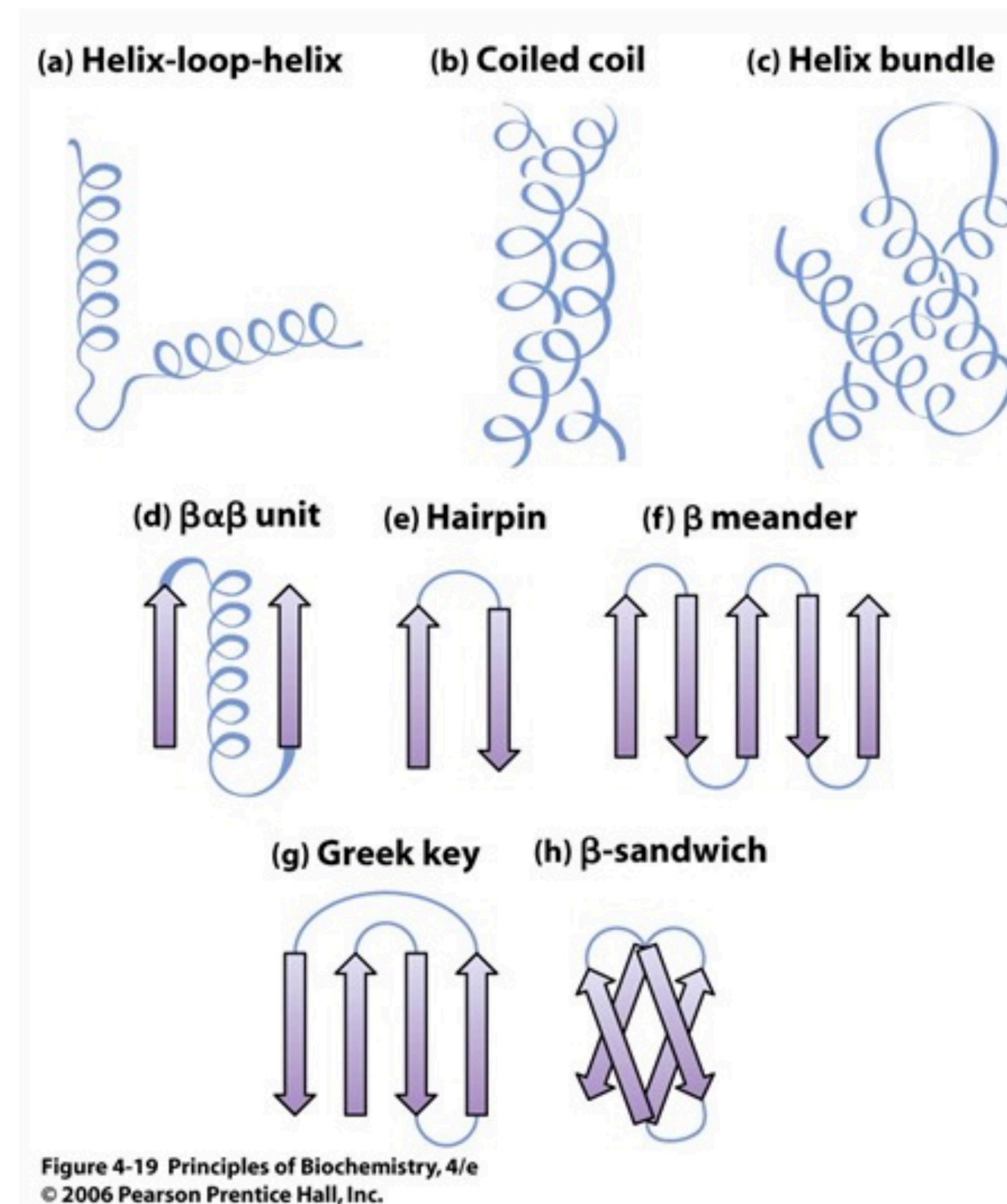
Eugene V Koonin*

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

Open Access

Hierarchia i kombinatoryka

- Budowa białek ma charakter hierarchiczny
 - fałdy/motywy
 - domeny
 - białka
 - kompleksy
- Ewolucja przez duplikacje i tasowanie domen



Duplikacje wewnątrzgenowe

- stosunkowo rzadkie u prokaryotów (~5% genów)
- u eukaryotów częstsze: ~18% genów (genom człowieka)
- związek z podziałem na eksony i introny

(a) Partial duplication



(b) Diploid-type duplication



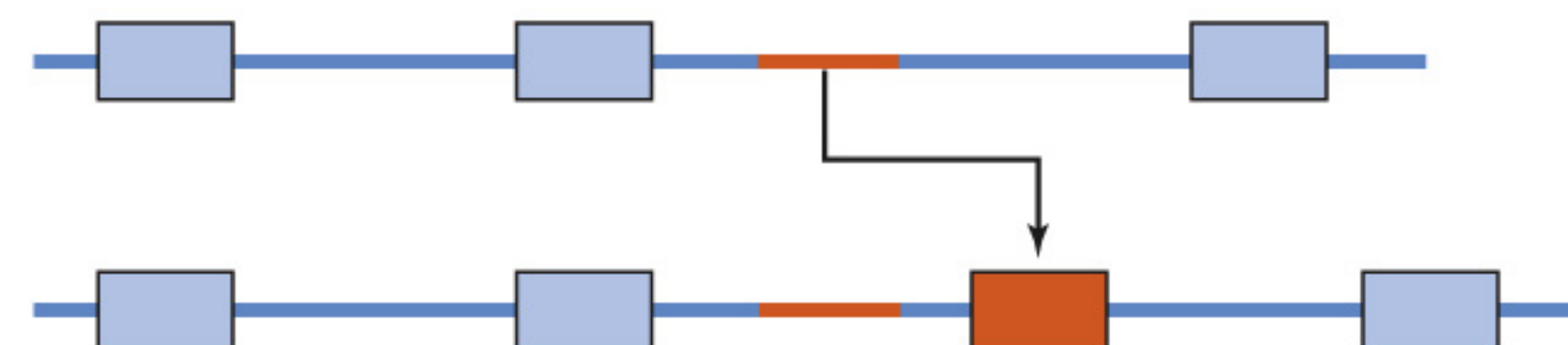
(a) Exon-to-exon



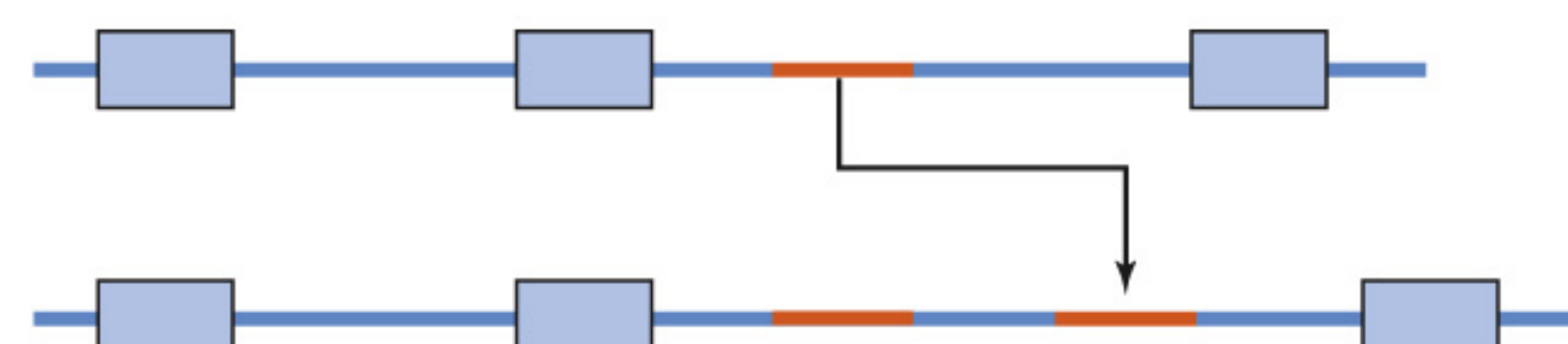
(b) Exon-to-intron



(c) Intron-to-exon

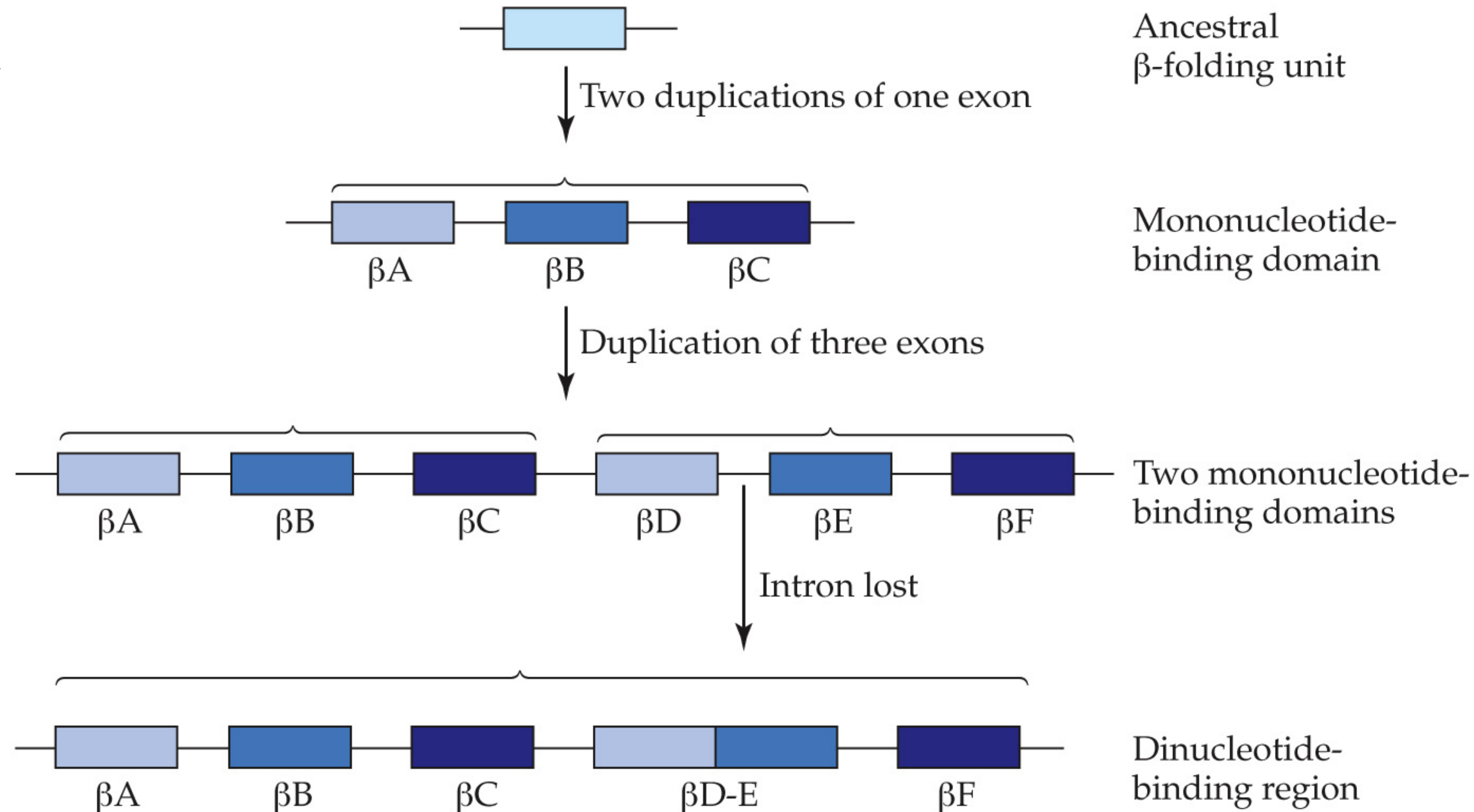


(d) Intron-to-intron



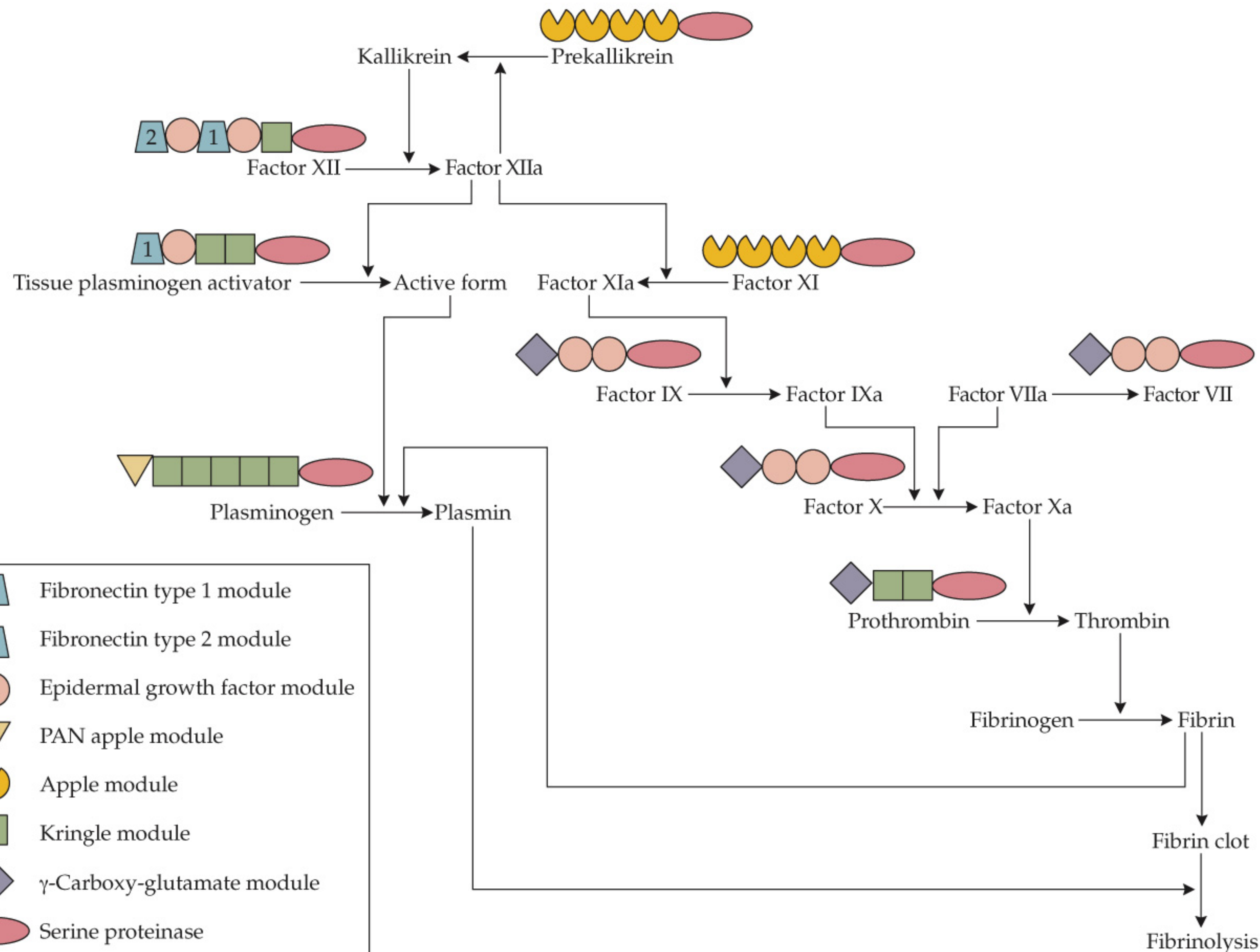
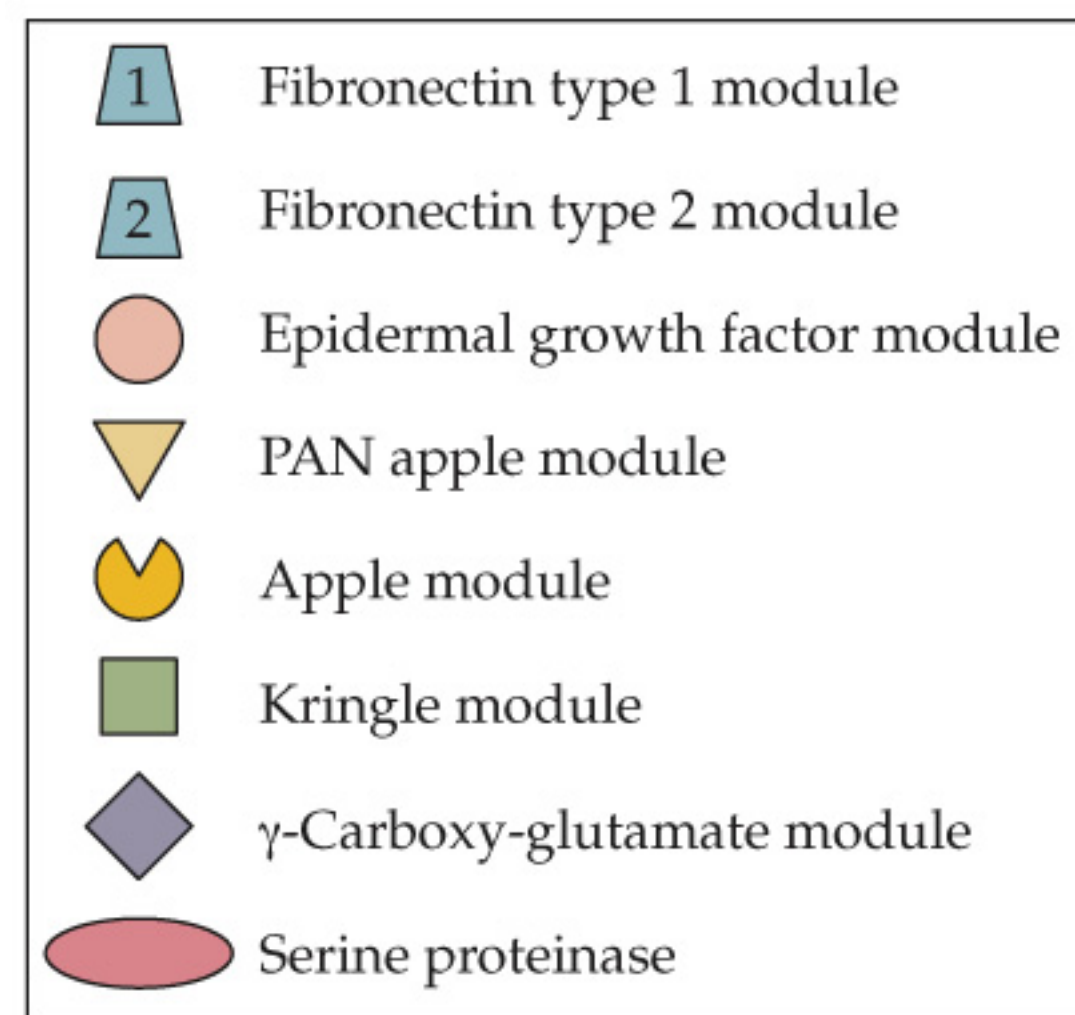
Przykład - domena wiążąca dinukleotydy

- W sekwencjach dehydrogenazy aldehydu 3-fosfoglicerynowego i dehydrogenazy alkoholowej
- Wiązanie NAD⁺/NADH
- neofunkcjonalizacja przez wewnętrzną duplikację

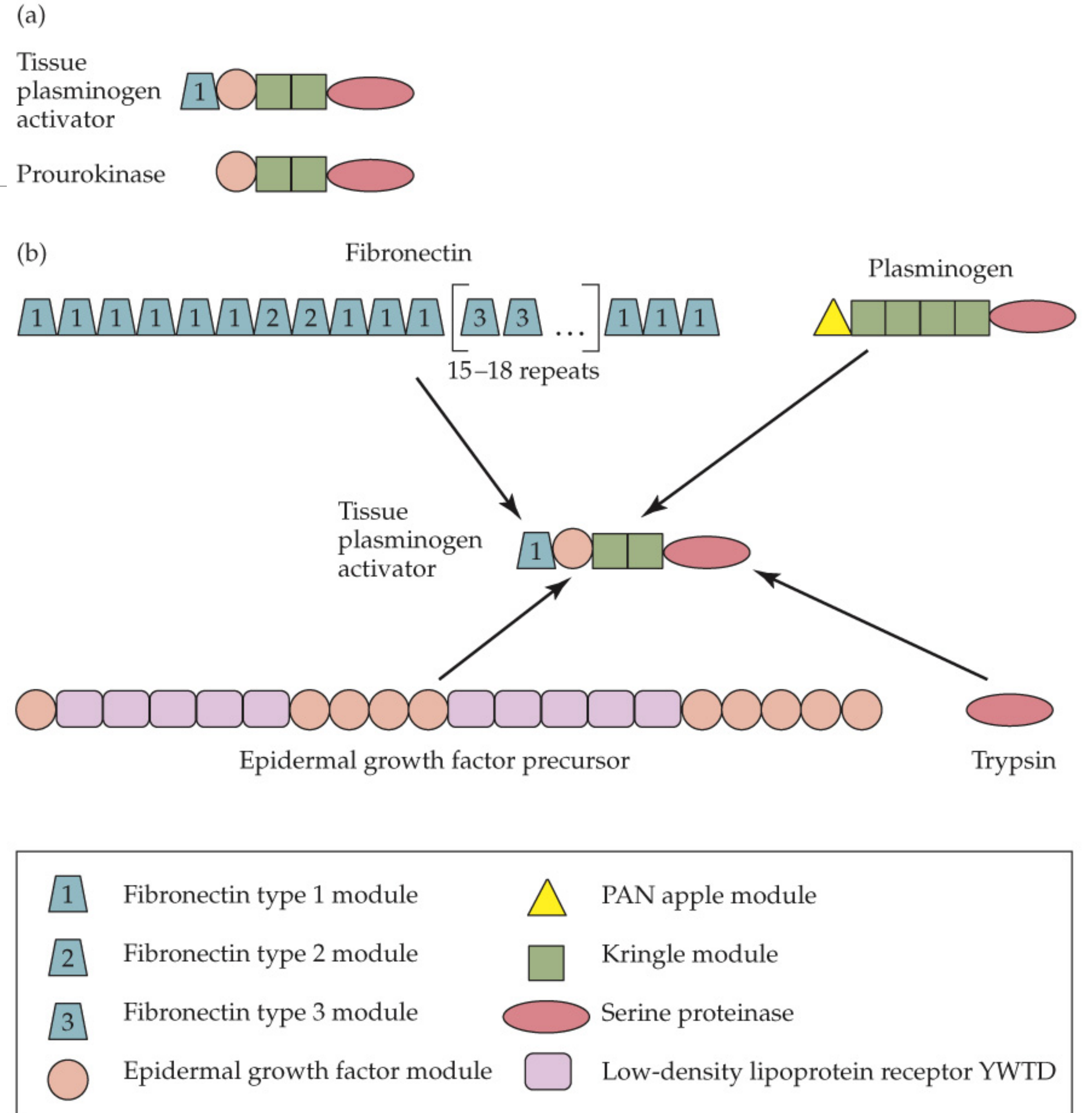


Tasowanie domen

- Różne białka mogą być zbudowane z różnych kombinacji podobnych domen
- Białka kombinatoryczne
- 20-40% białek (mniej u prokariontów, więcej u eukariontów)
- Przykład - czynniki krzepliwości krwi

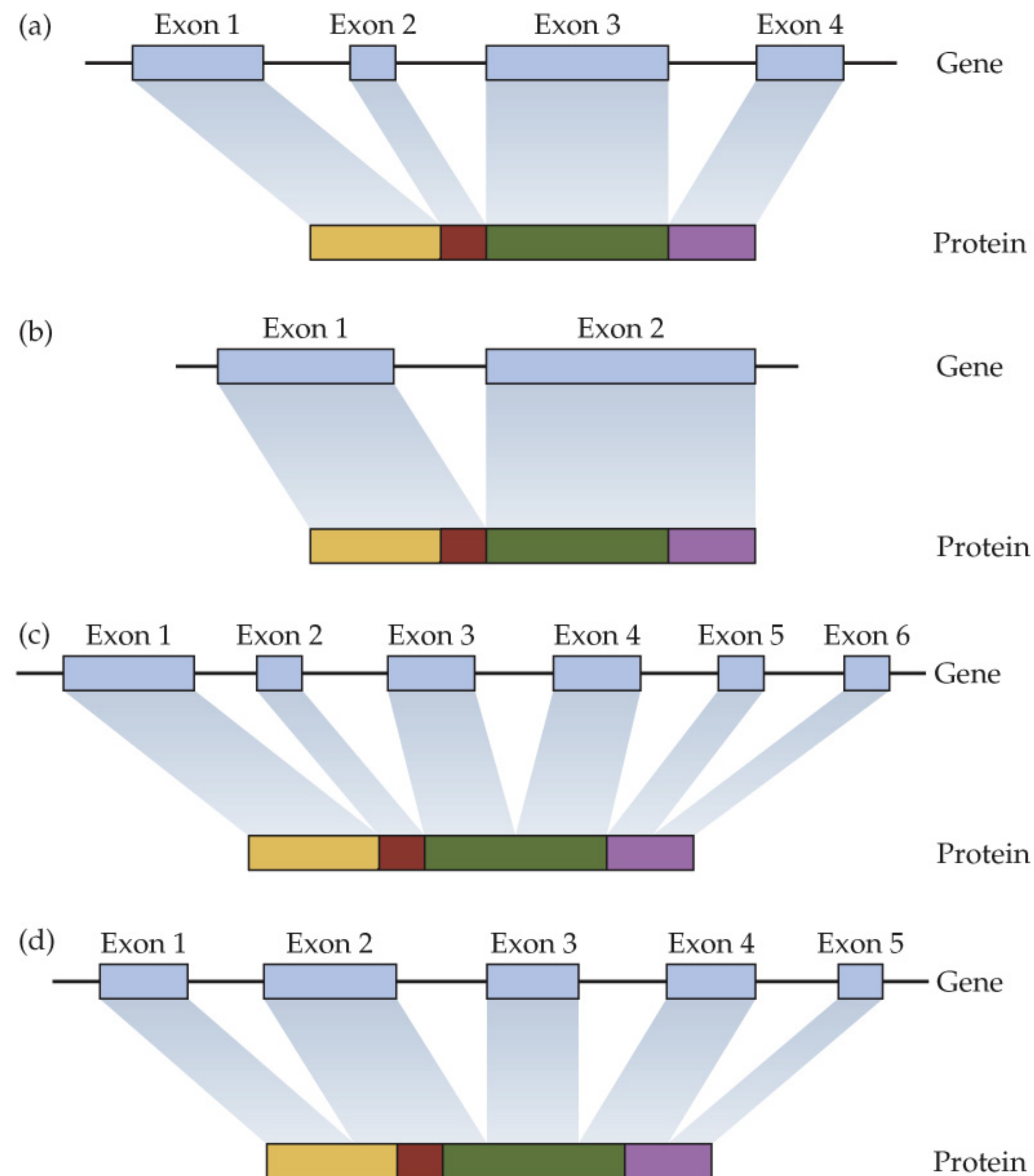


Tasowanie domen



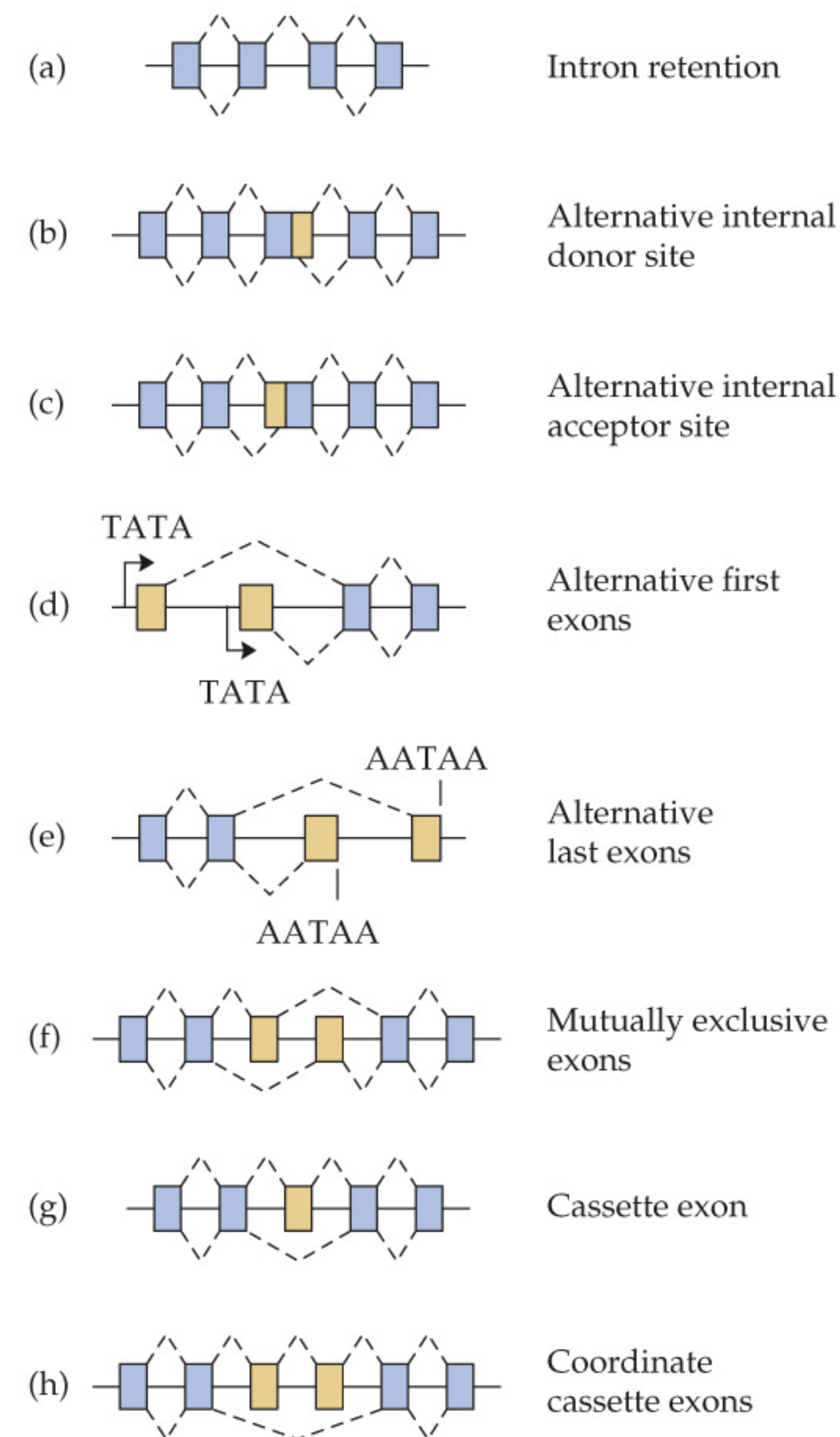
Domeny i eksony

- Hipoteza tasowania eksonów
- Czy granice domen białek odpowiadają granicom eksonów?
- Brak korelacji między granicami eksonów i domen (d) jest niekiedy obserwowany, ale stosunkowo rzadko
- Korelacja między granicami domen a eksonami (a-c) jest statystycznie istotna



Alternatywne składanie

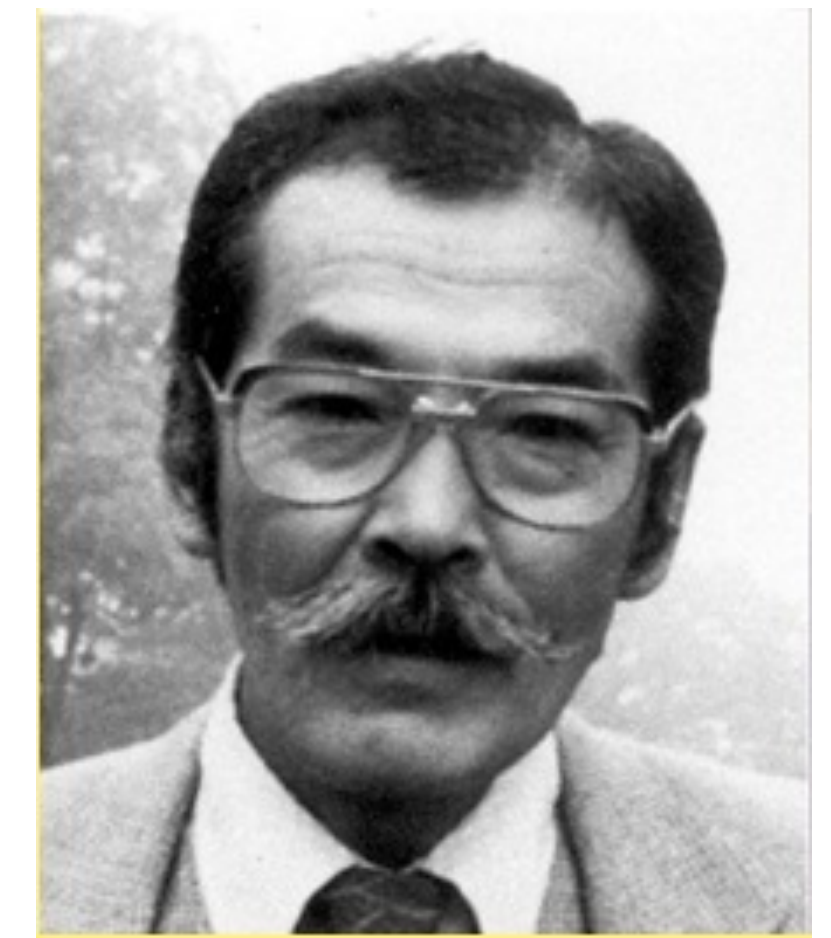
- Alternatywne składanie generuje różne transkrypty i różne białka z tego samego genu
- Często w rozwoju, formy specyficzne tkankowo, itp.
- Alternatywne składanie jest obok duplikacji drugą drogą zwiększania repertuaru białek
- geny nie posiadające paralogów (singletony) w genomie człowieka częściej podlegają alternatywnemu składaniu, im liczniejsza rodzina, tym rzadsze alternatywne składanie



Ewolucja genomów

Duplikacja jako źródło nowych genów

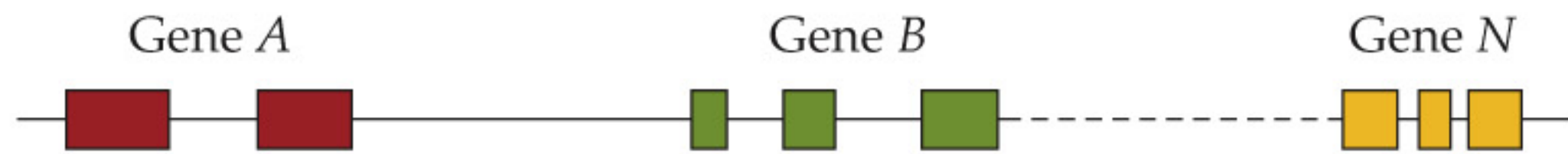
- Mutacje + dobór mogą zmienić funkcję genu/białka, ale wiąże się to z utratą wcześniejszej funkcji
- Hipoteza Ohno (1970) - duplikacje są jedynym sposobem powstawania nowych funkcji
 - znane są odstępstwa, dosyć rzadkie
- Powstają **rodziny genów**



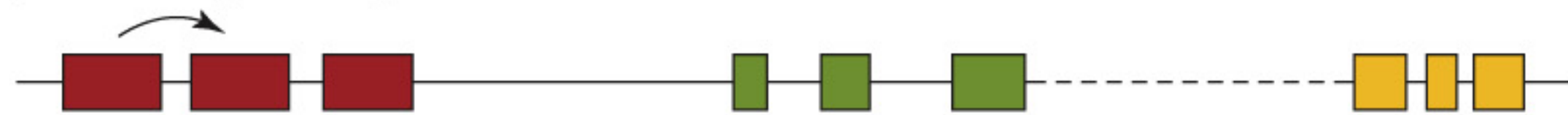
Susumu Ohno
1928 - 2000

Typy duplikacji

(a) Original chromosome



(b) Partial gene duplication



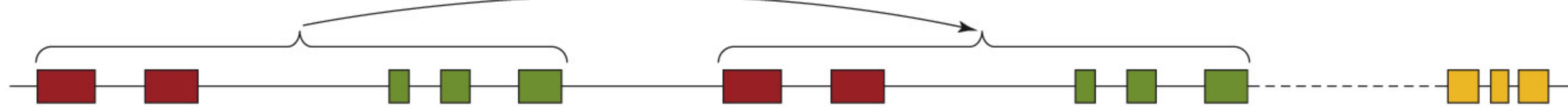
częściowa duplikacja genowa

(c) Gene duplication



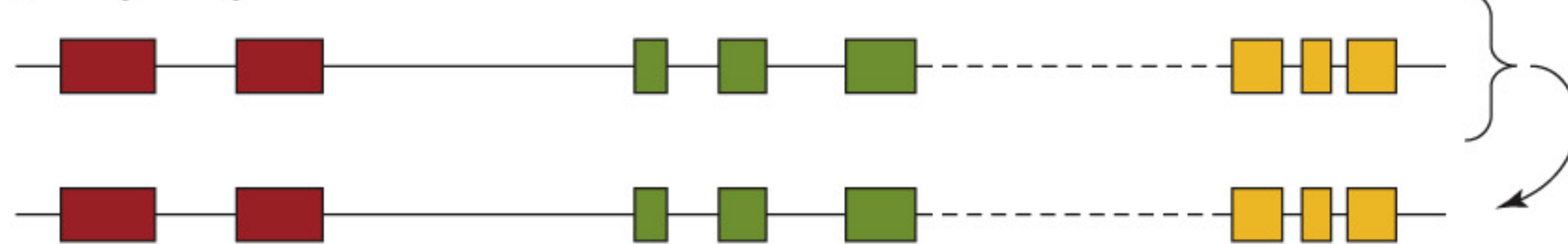
duplikacja genowa

(d) Segmental duplication



duplikacja segmentu

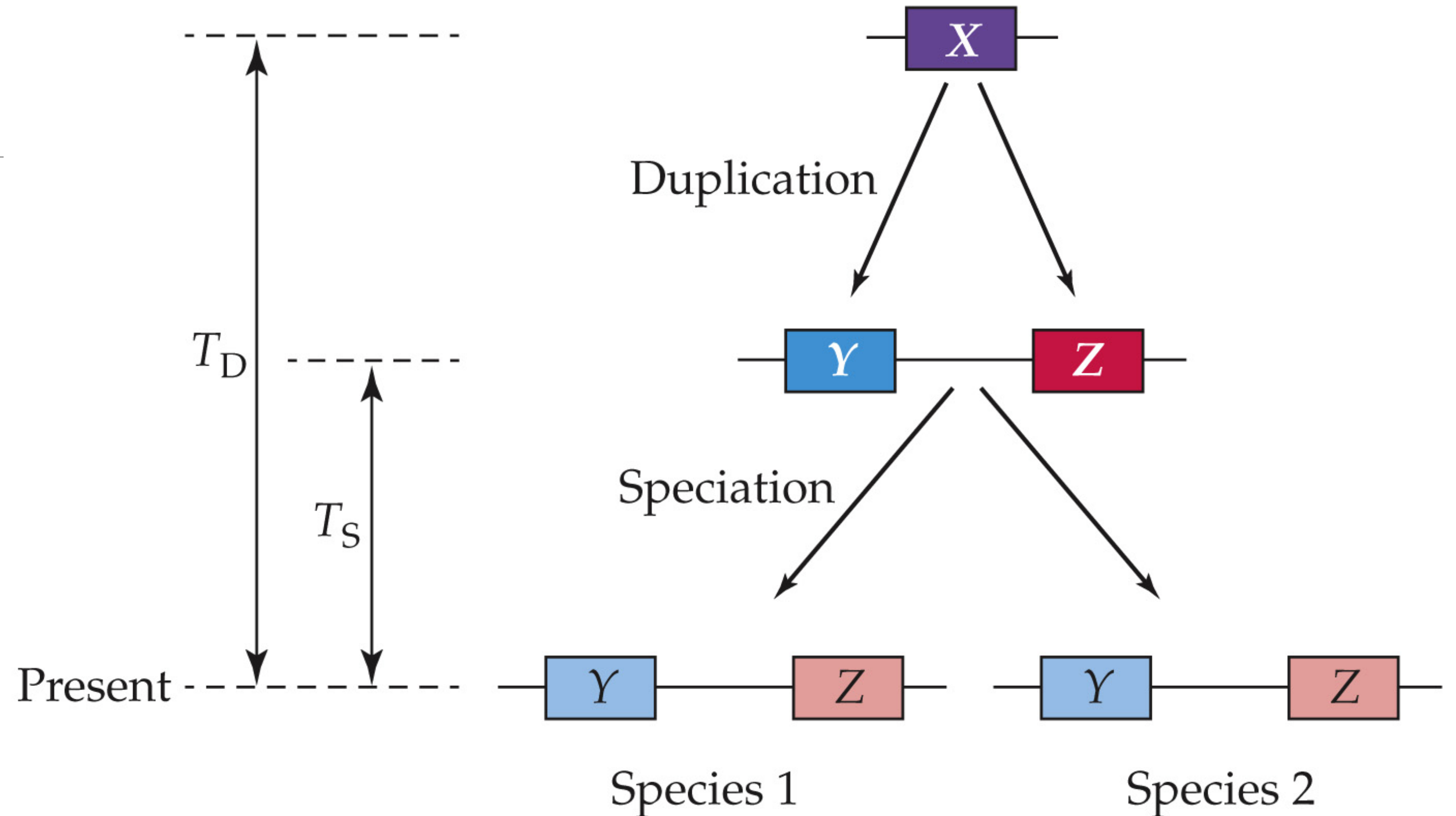
(e) Polysomy



polisomia lub duplikacja genomu

Paralogi i ortologi

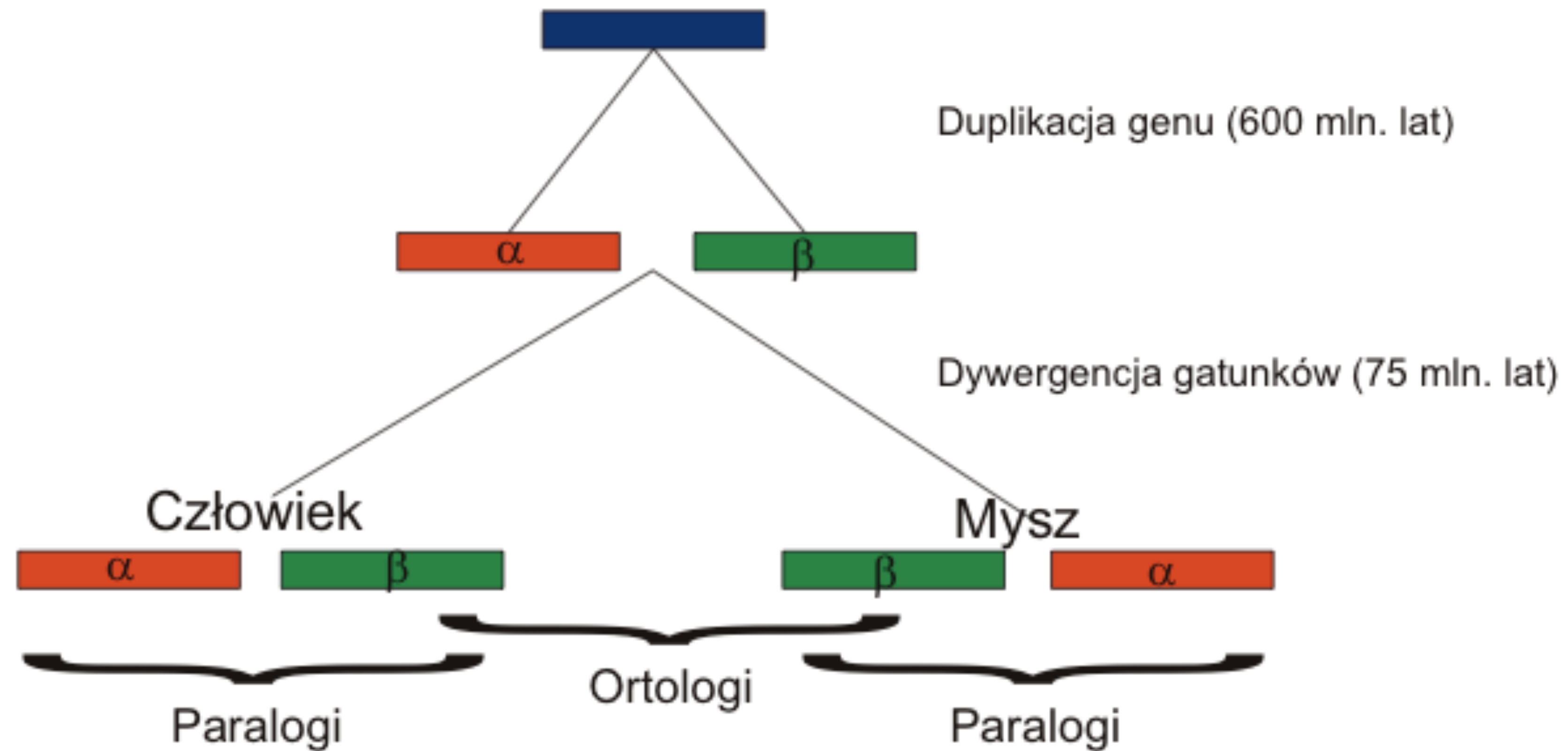
- Homologia genów: podobieństwo wynikające ze wspólnego pochodzenia
- Paralogia: homologia przez duplikację
 - np. α -globina i β -globina człowieka
- Ortologia: homologia przez specjację
 - np. α -globina człowieka i α -globina myszy



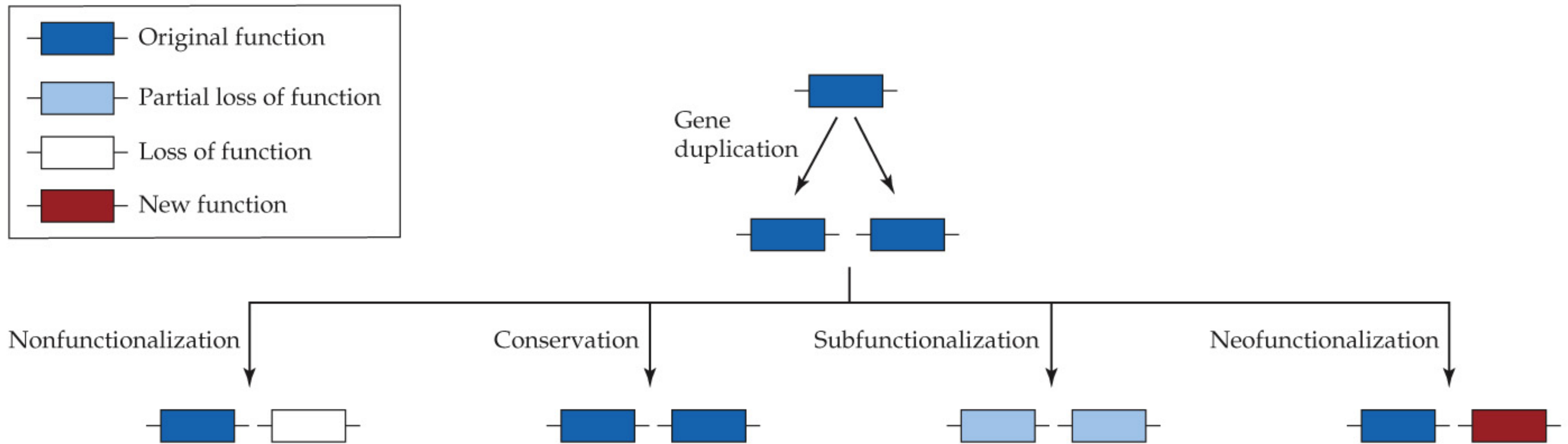
MOLECULAR AND GENOME EVOLUTION 1e, Figure 7.3
© 2016 Sinauer Associates, Inc.

Y i Z: paralogi
Y1 i Y2: ortologi

Ewolucja globin - paralogi i ortologi



Losy genów po duplikacji



Losy genów po duplikacji

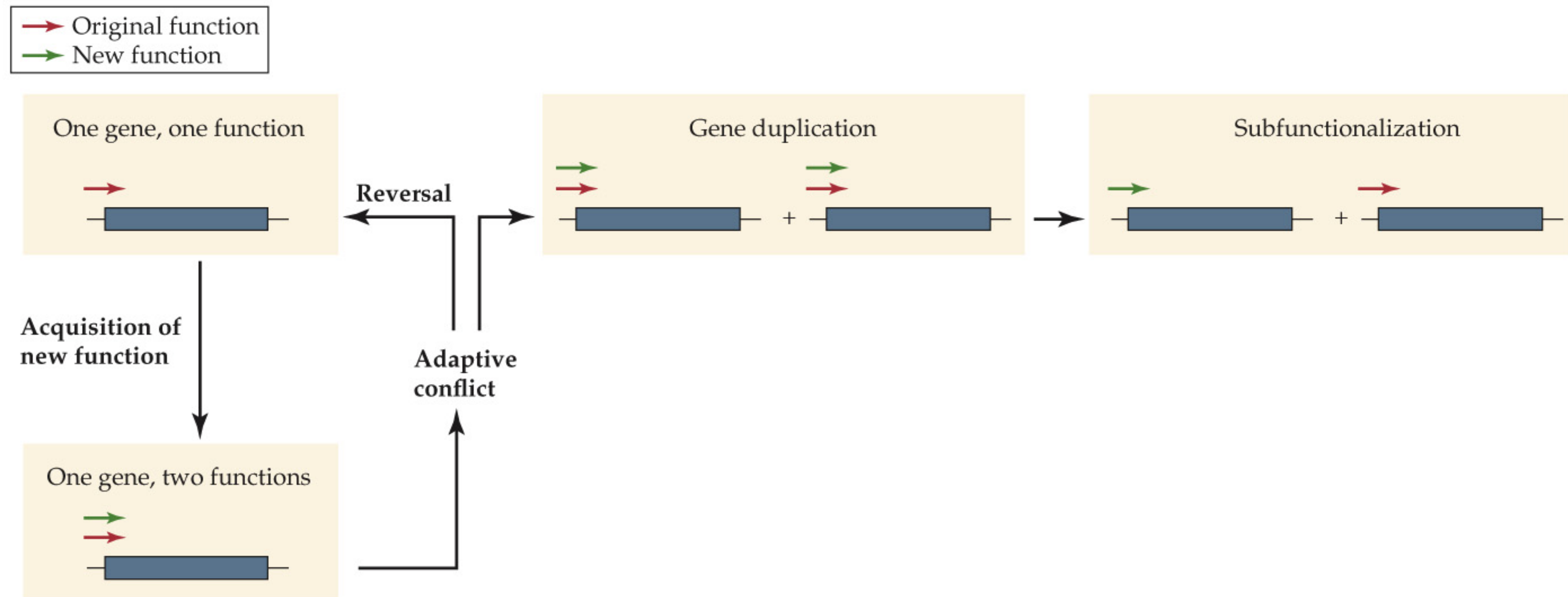
- utrata genu - powstanie pseudogenu
- utrzymanie funkcji - amplifikacja, powstanie rodzin wielokopiowych (np. rRNA)
- subfunkcjonalizacja - podział funkcji wielofunkcyjnego genu-przodka, specjalizacja
- neofunkcjonalizacja - ewolucja nowej funkcji jednej z kopii

Tempo duplikacji i sub/neofunkcjonalizacji

- U eukariontów ~ 1 utrwalona nowa kopia/gen/100 milionów lat (Lynch & Connery, 2000)
- Neofunkcjonalizacja odpowiada za utrzymanie ~10% paralogów
 - 10% u naczelnych (Han et al. 2009)
 - 6% u *Xenopus* po tetraploidyzacji (Chain & Evans 2006)
 - 13% u kukurydzy po duplikacji genomu (Hughes i ws. 2014) - neofunkcjonalizacja regulacyjna (różna ekspresja w różnych organach)

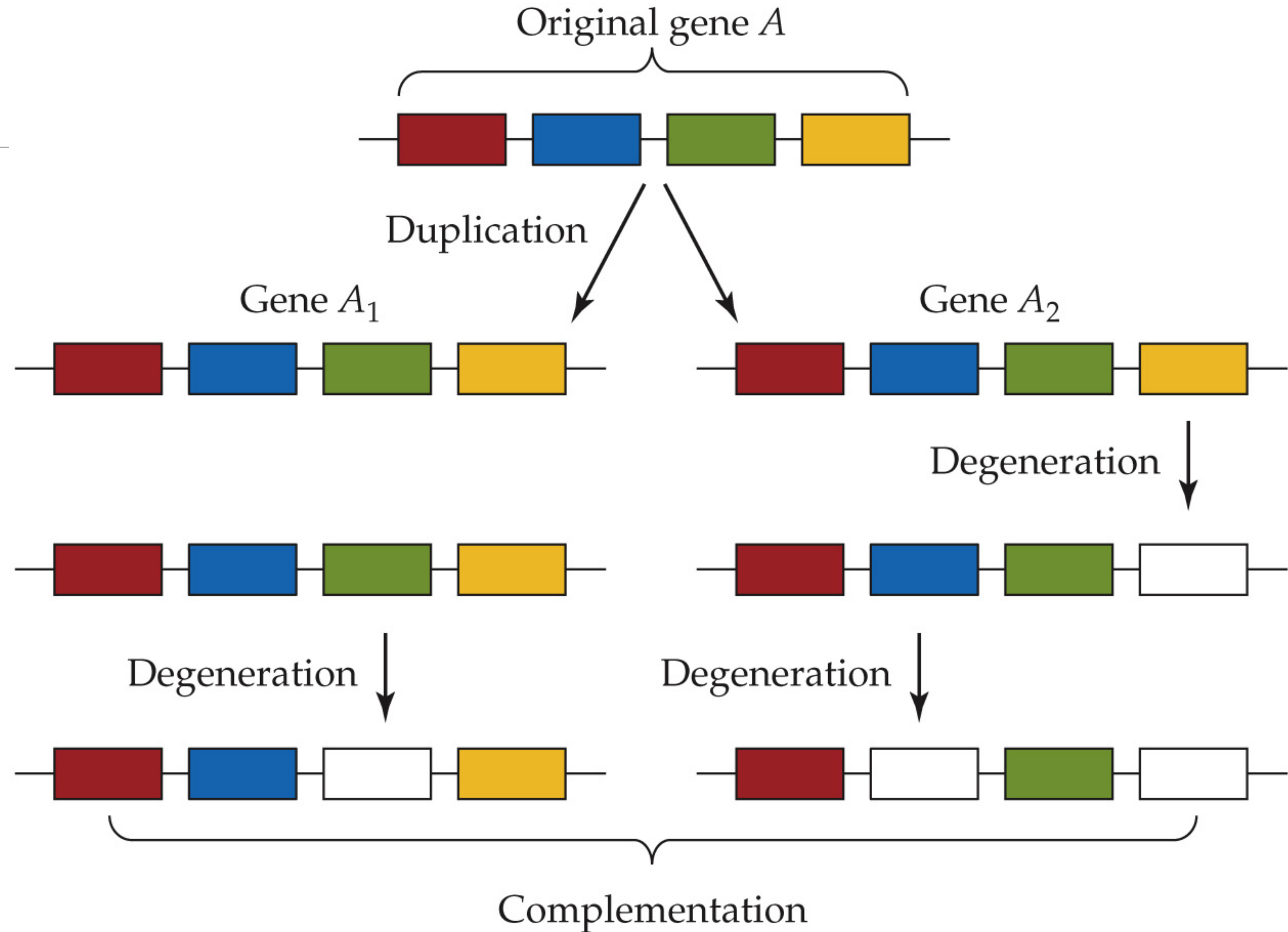
Subfunkcjonalizacja

- Konflikt adaptacyjny - trudność optymalizacji obu funkcji



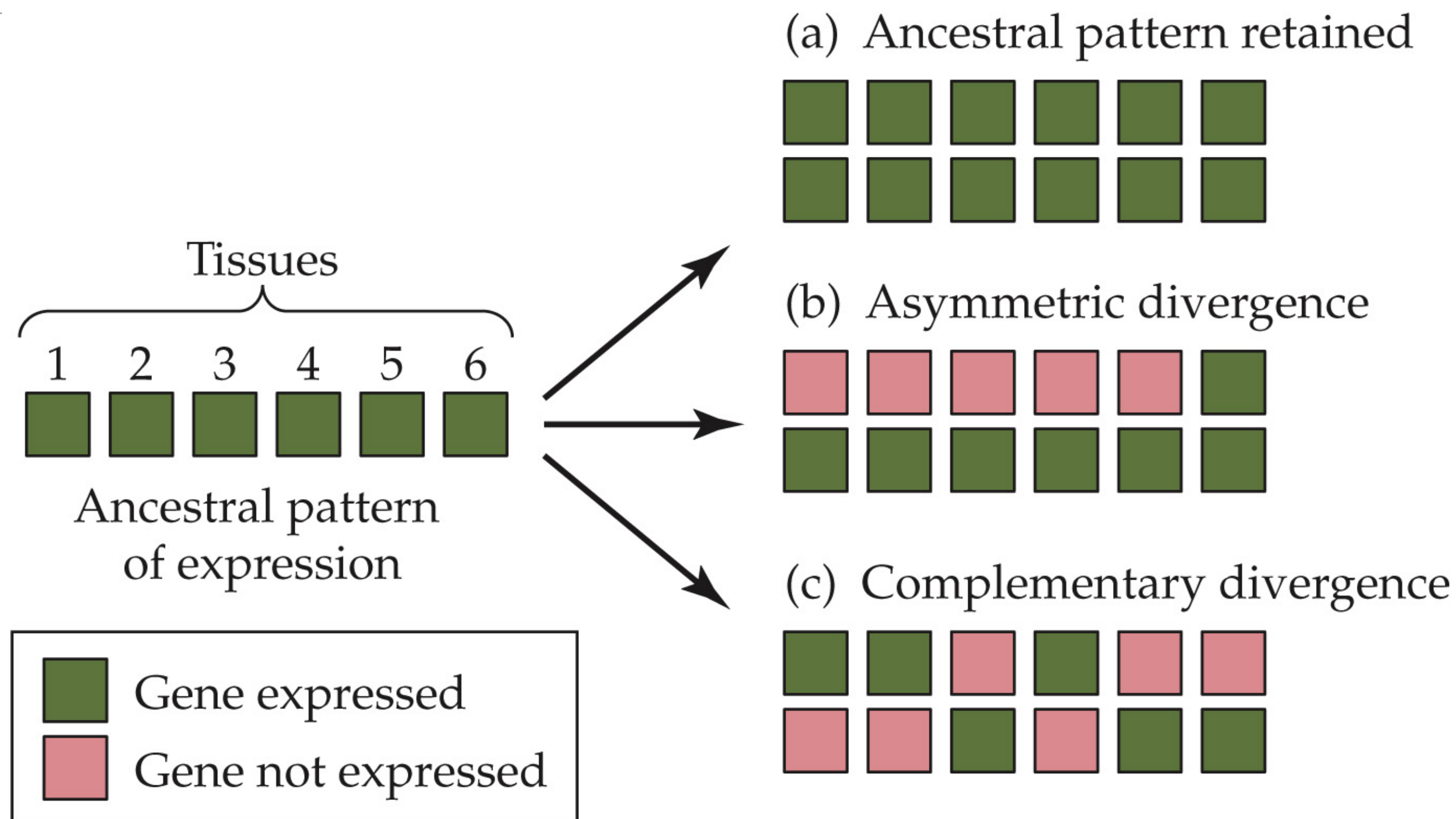
Duplikacja i degeneracja

- Obie kopie niezbędne do utrzymania oryginalnej funkcji
- Przykład *RNR2* (*S. kluyveri*) → *RNR2*
RNR4 (*S. cerevisiae*)



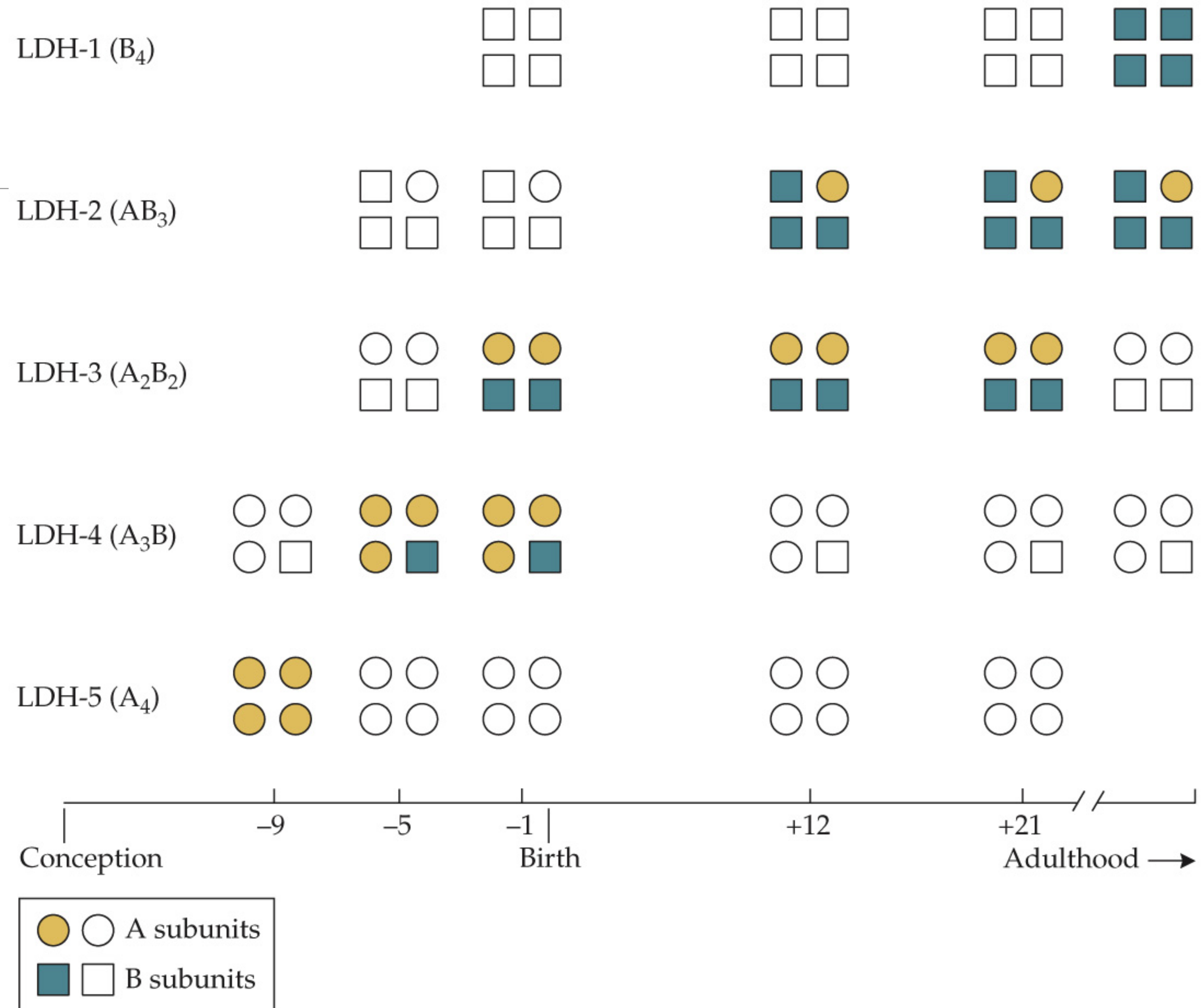
Zmiana wzoru ekspresji

- Po duplikacji u organizmów wielokomórkowych bardzo często ewoluuje zmiana wzoru ekspresji paralogów
- Najczęściej obserwowany wariant (b) - asymetryczny
- ~70% u *Arabidopsis*, wariant (c) - 10%

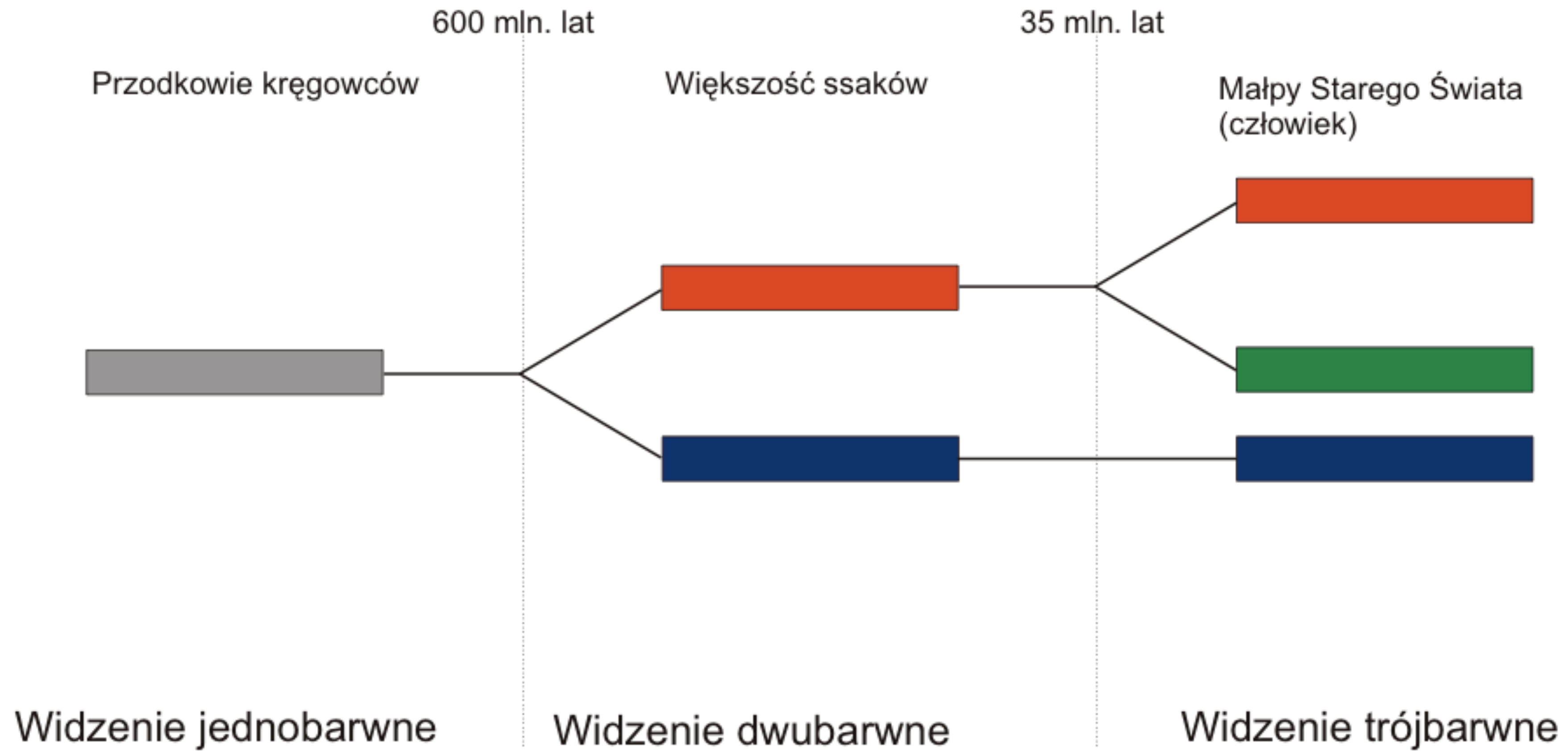


Zwiększenie repertuaru rozwojowego

- Subfunkcjonalizacja paralogów prowadzi do powstania form specyficznych rozwojowo i tkankowo

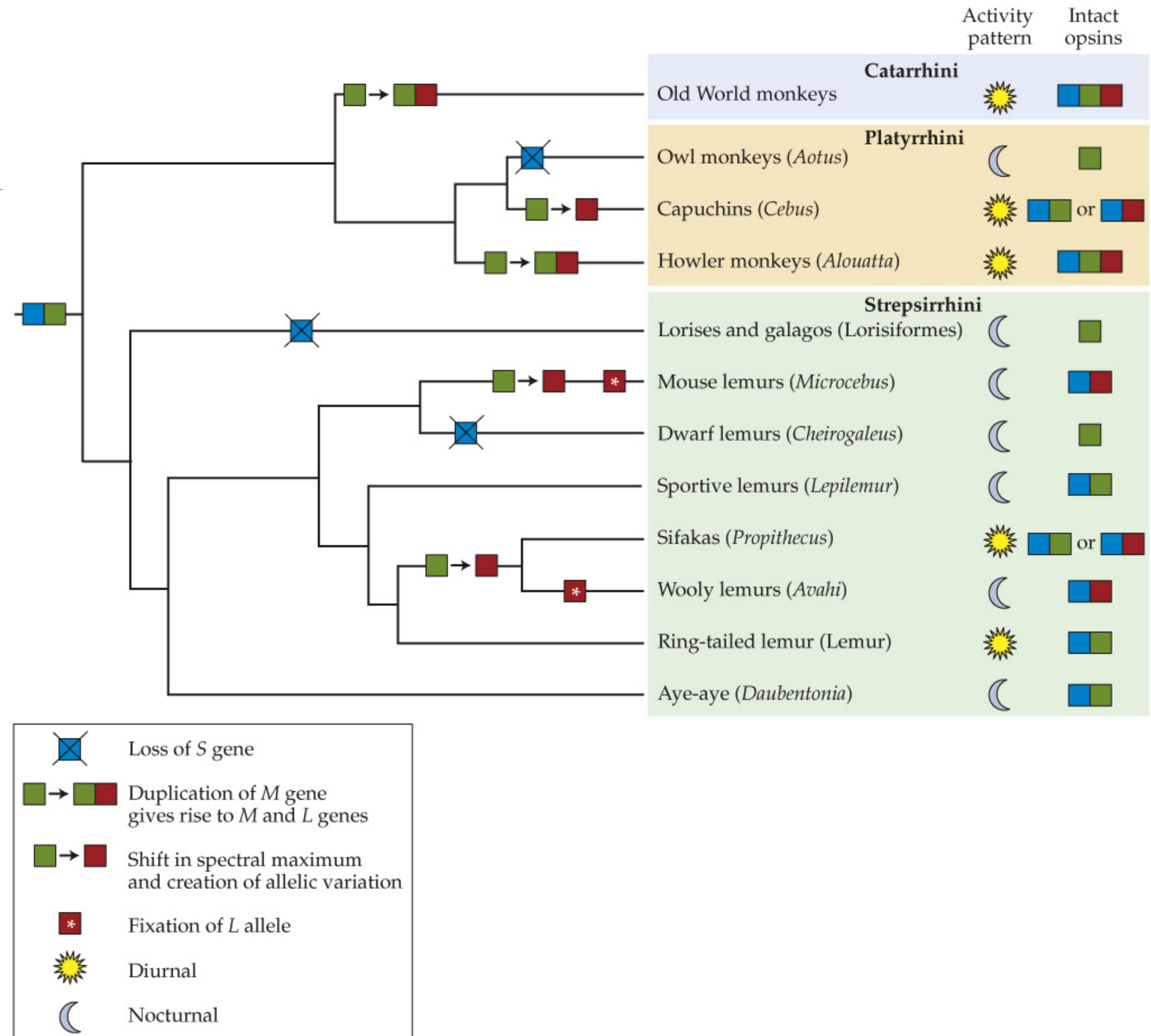


Ewolucja genów opsyn

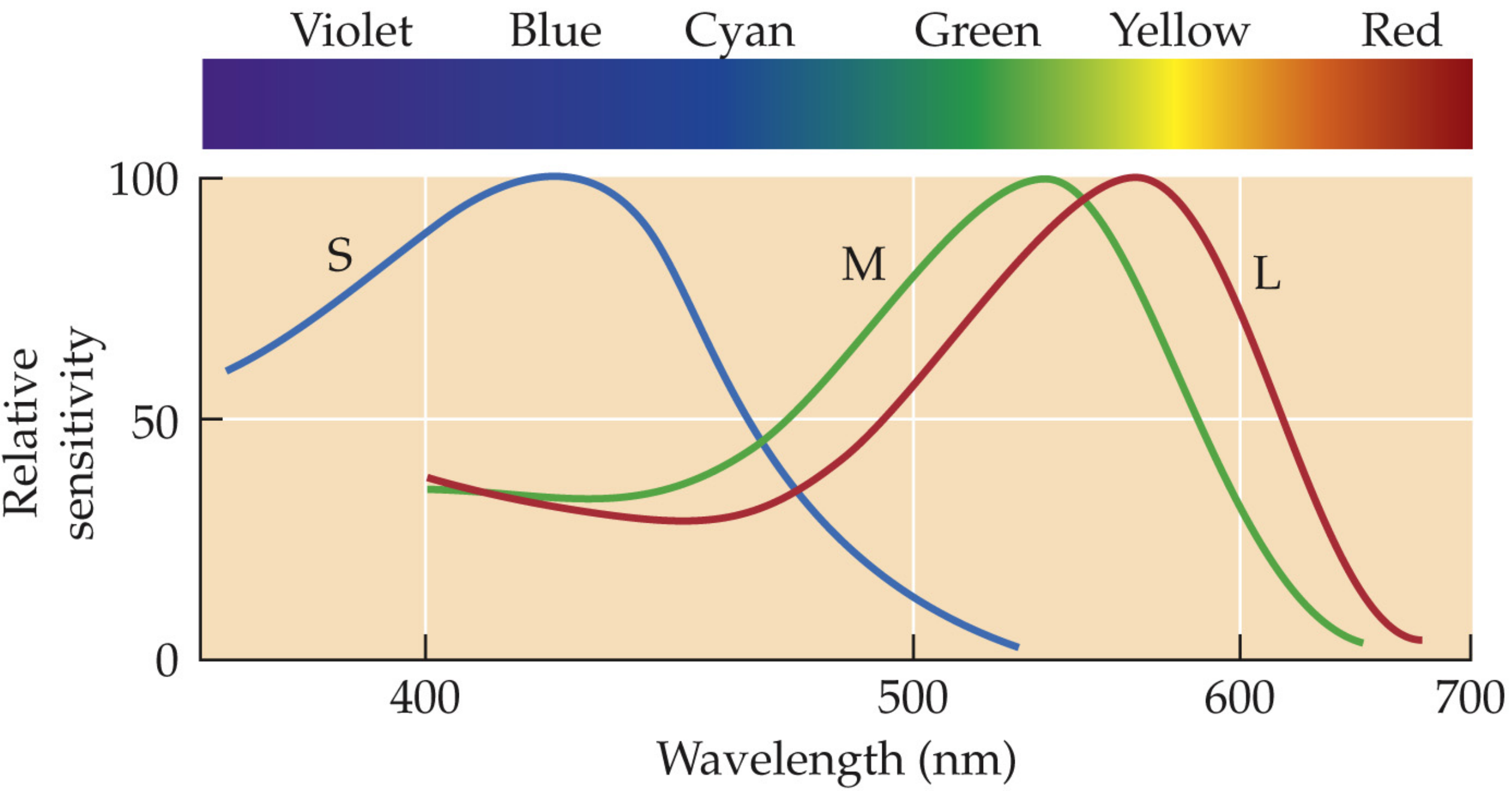


Skomplikowana historia widzenia barwnego

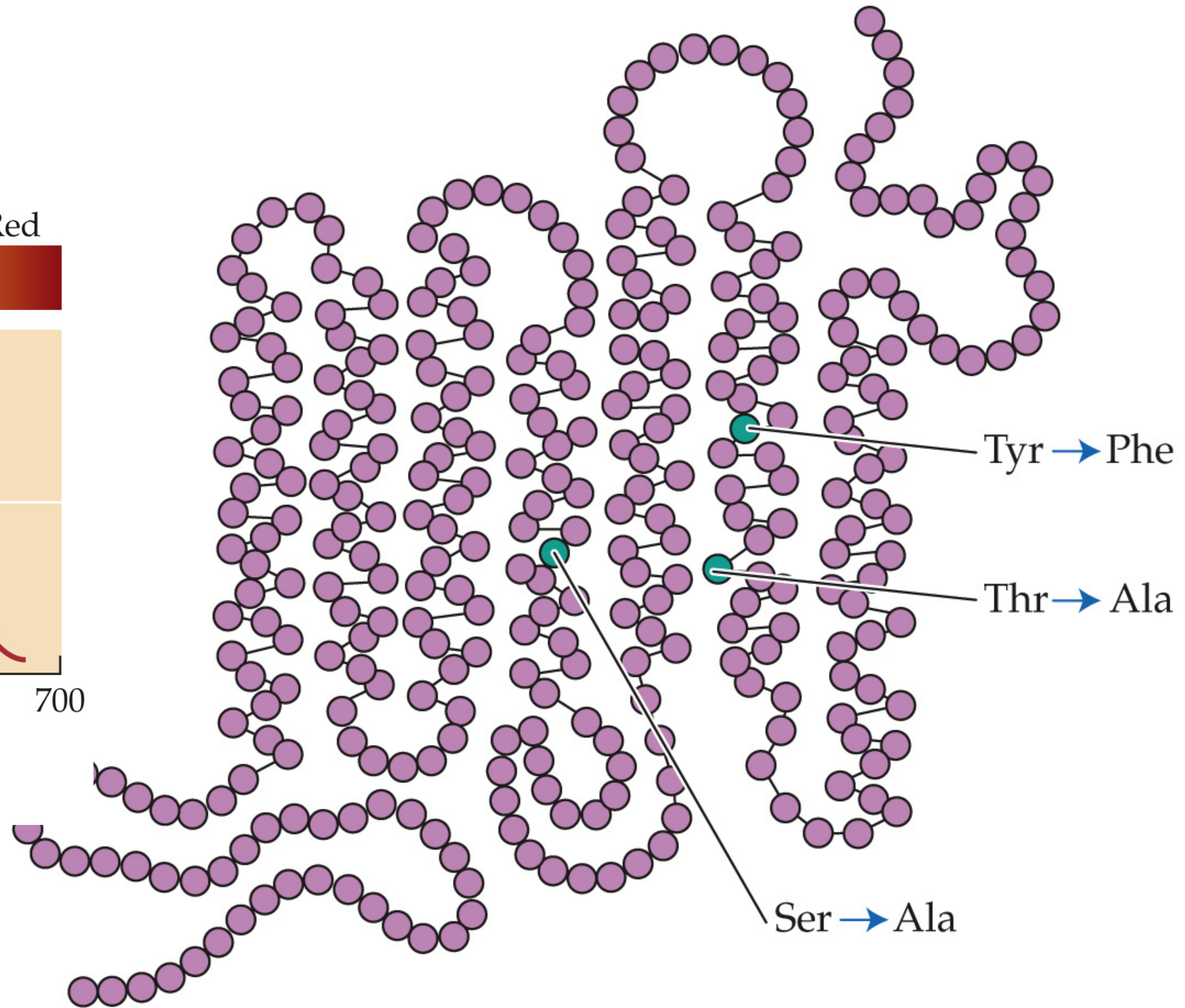
- Opsyna S - niebieski - autosomalna
- Opsyna M - zielony - chromosom X
- Opsyna L - czerwony - chromosom X



Od zielonego do czerwonego

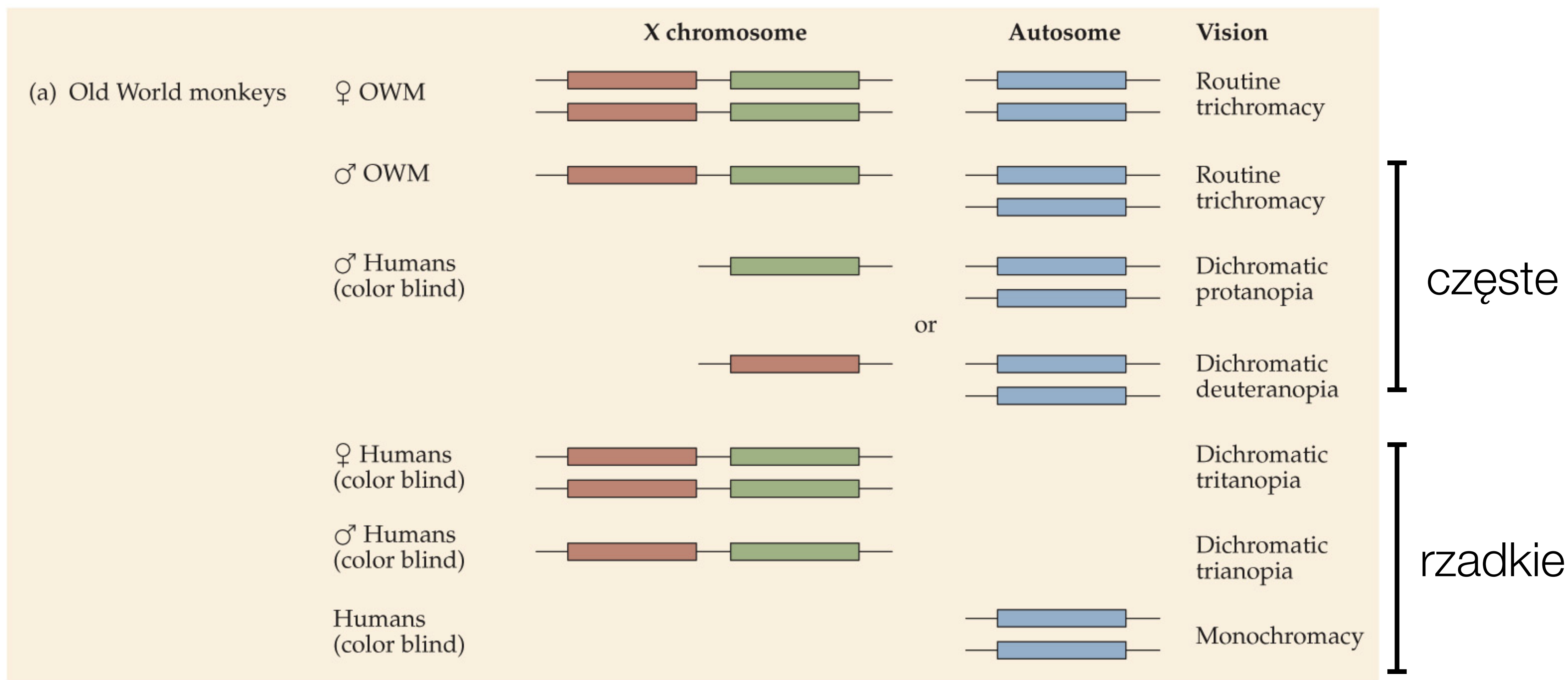


MOLECULAR AND GENOME EVOLUTION 1e, Figure 7.33
© 2016 Sinauer Associates, Inc.



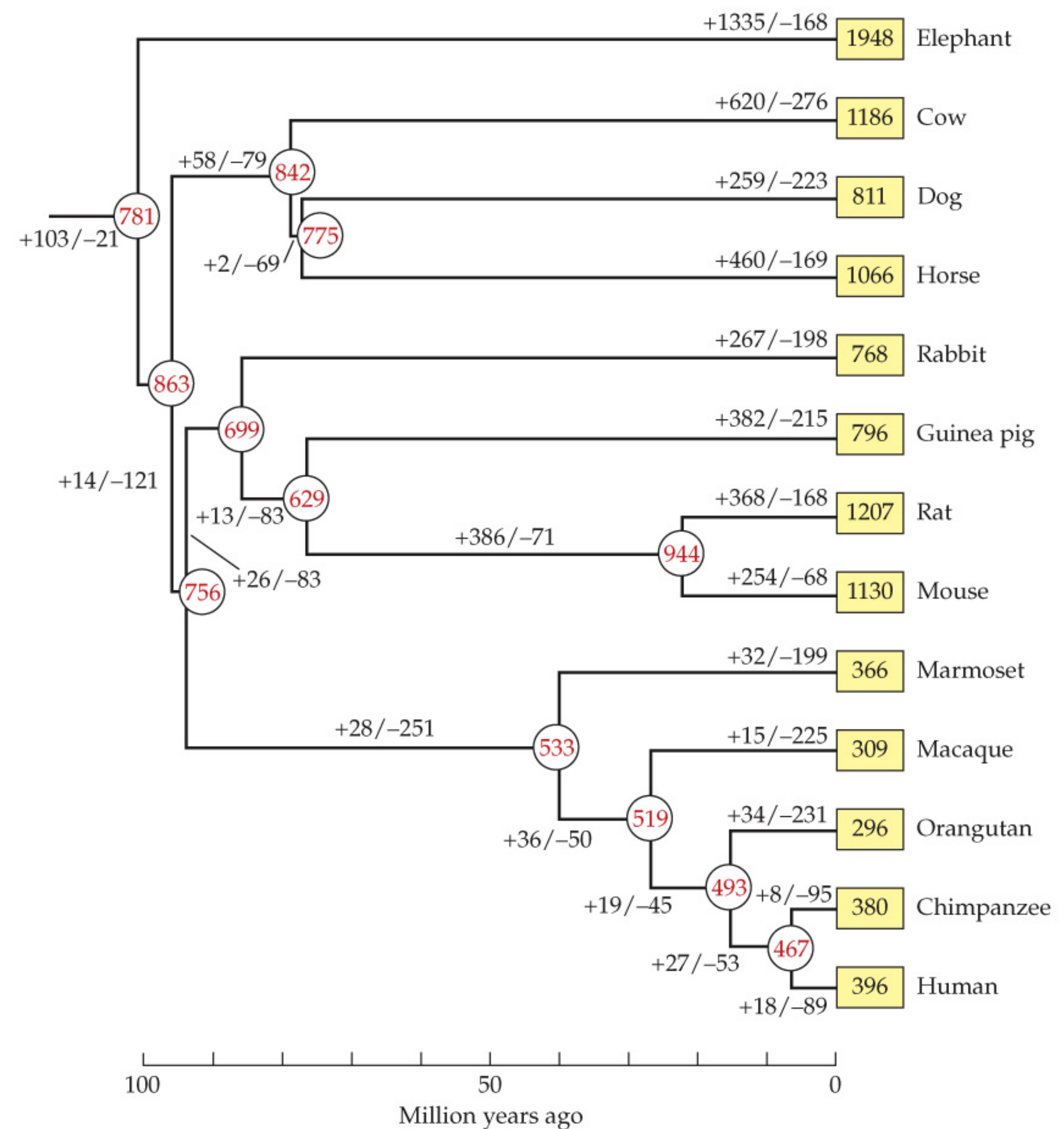
MOLECULAR AND GENOME EVOLUTION 1e, Figure 7.34
© 2016 Sinauer Associates, Inc.

Genetyczne zaburzenia widzenia barw



Narodziny i śmierć genów - receptory węchowe

- Wyjątkowo duże tempo duplikacji i pseudogenizacji



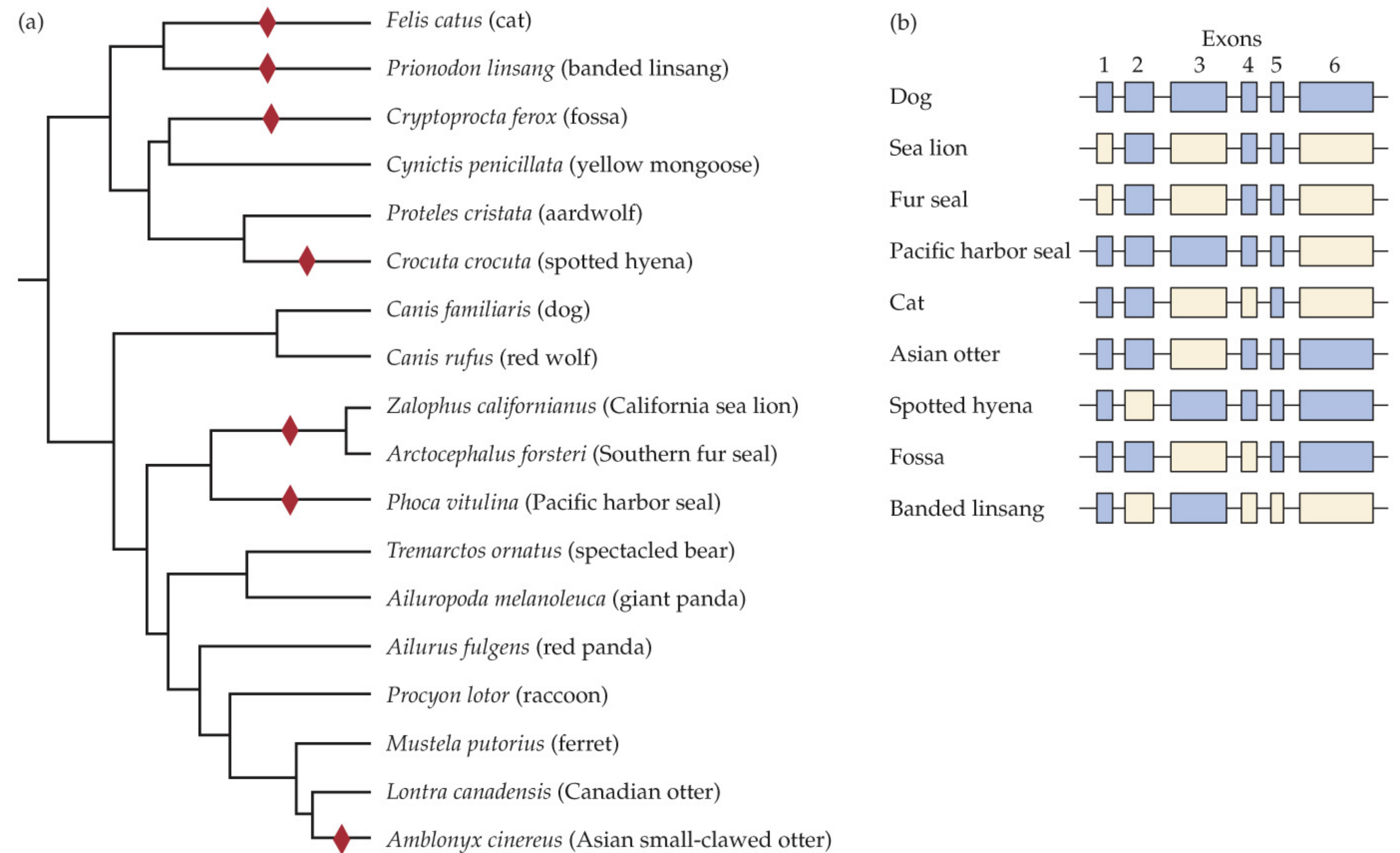
MOLECULAR AND GENOME EVOLUTION 1e, Figure 7.32

Utrata genów i funkcji

- Utrata (pseudogenizacja) genu nie posiadającego paralogów
- Scenariusz neutralny: dobór oczyszczający nie chroni przed utratą, jeżeli jej wpływ na dostosowanie jest nieznaczny
- Scenariusz selekcyjny: utrata funkcji zwiększa dostosowanie

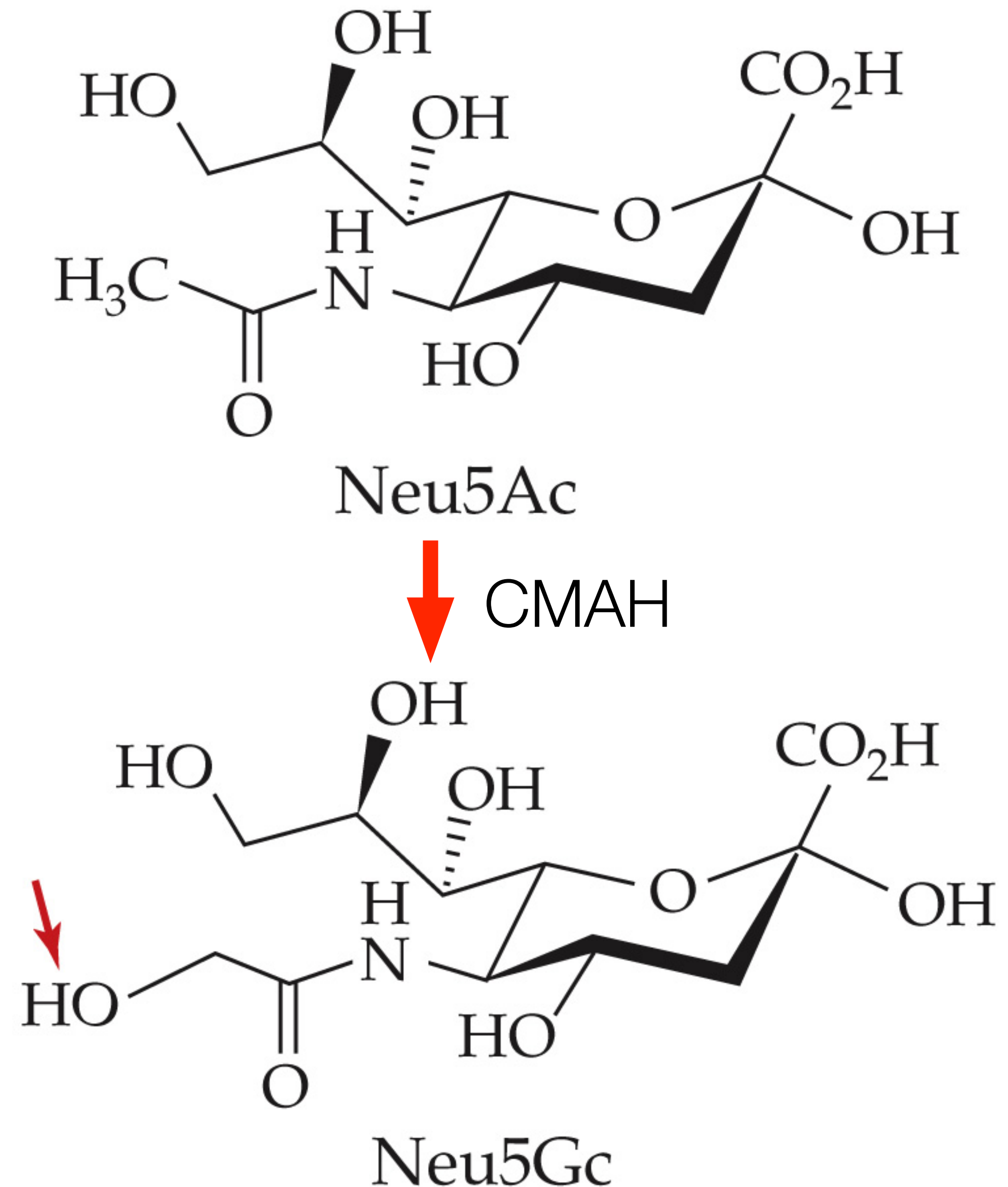
Scenariusz neutralny (dlaczego koty nie lubią słodczy)

- Utrata receptora Tas1r2 u niektórych Carnivora
- Skorelowana z bezwzględną mięsożernością
- Paralogeniczne receptory smaku:
 - Tas1r1 - umami
 - Tas1r2 - słodki
 - Tas1r3 - umami + słodki



Scenariusz selekcyjny - enzym CMAH

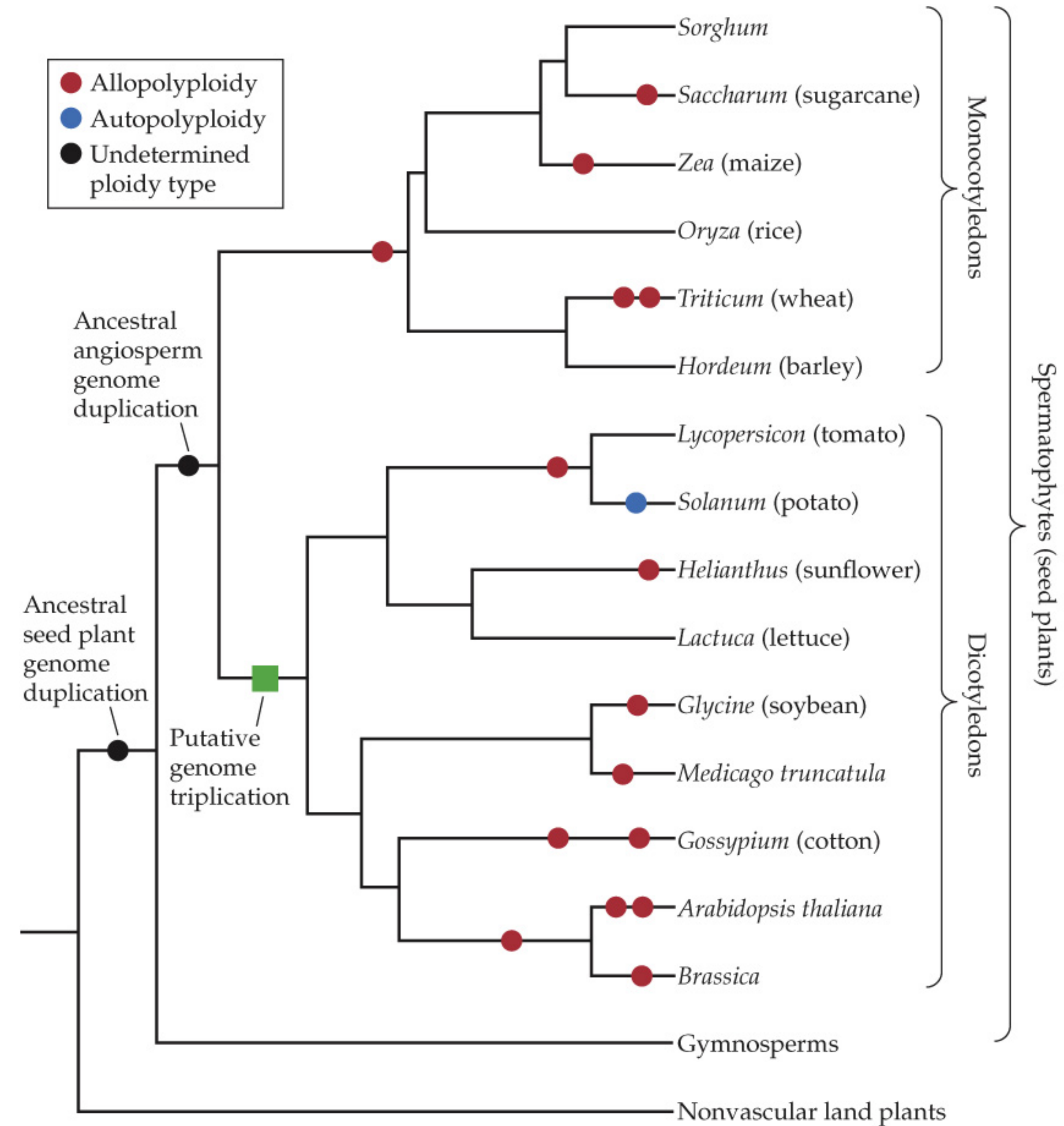
- Dwa główne kwasy sialowe u zwierząt: Neu5Ac i Neu5Gc
- Na powierzchni komórek, interakcje z patogenami
- U człowieka gen CMAH jest pseudogenem, niezdolny do syntezy Neu5Gc, Neu5Ac jedynym endogennym kwasem sialowym
- Mutacja ~2,3 mln. lat temu
- Oporność na *Plasmodium reichenowi* (główny patogen malarii u innych człokształtnych)
 - *P. falciparum* rozpoznaje Neu5Ac!
- Neu5Gc w pokarmie - choroby autoimmunologiczne?



Duplikacje chromosomów i genomów

- polisomia - duplikacja pojedynczych chromosomów
 - u zwierząt zwykle letalna, u roślin niekiedy tolerowana
- poliploidia
 - autopoliploidia - duplikacja genomu, stosunkowo rzadka
 - allopoliploidia - połączenie genomów podobnych, lecz różnych gatunków
 - częsta, zwłaszcza u roślin
 - nieparzysta ploidia - niezdolność do mejozy (np. udomowione banany i inne odmiany owoców bez pestek)

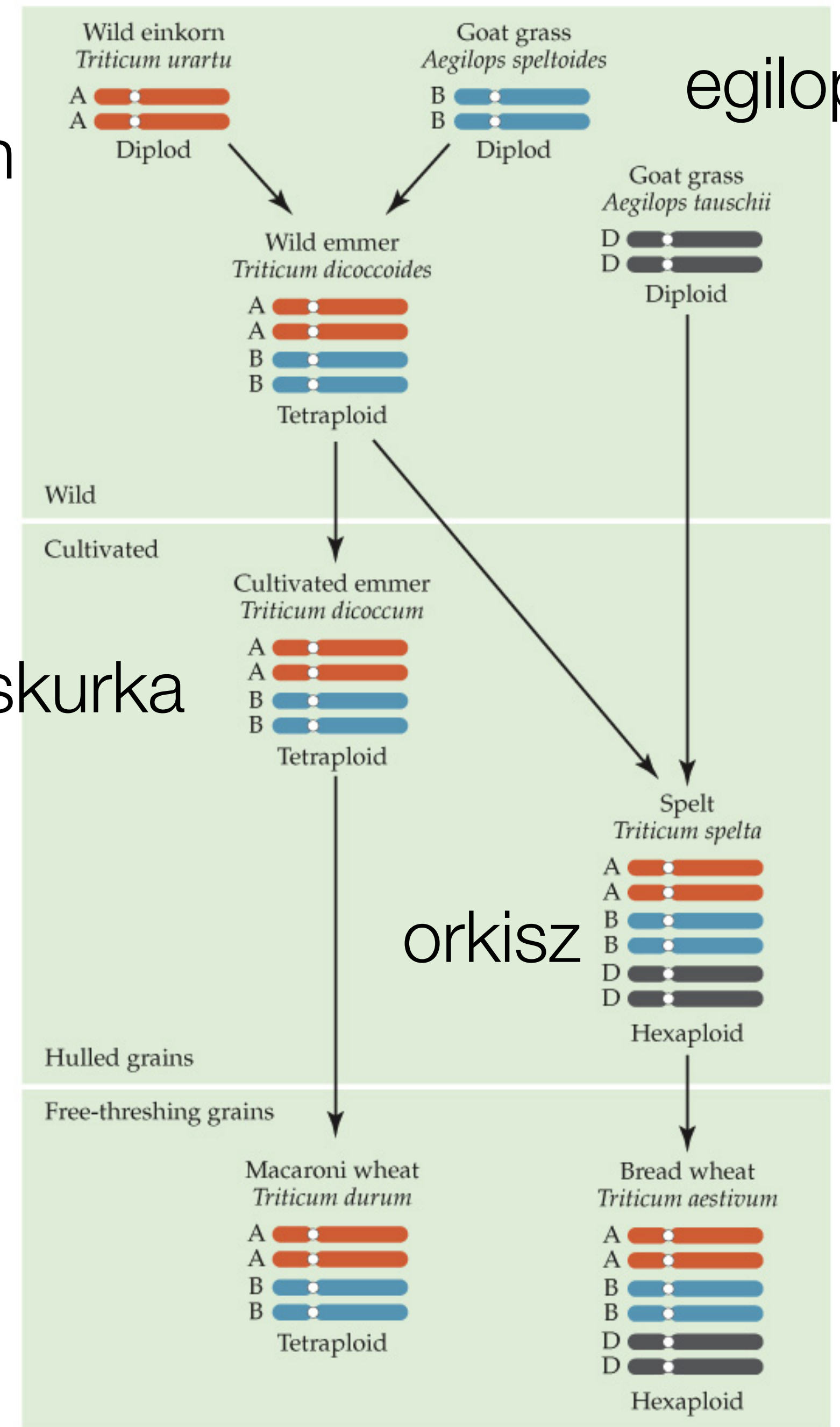
Poliploidia w ewolucji roślin



MOLECULAR AND GENOME EVOLUTION 1e, Figure 7.37
© 2016 Sinauer Associates, Inc.

Historia pszenicy

samopsza, einkorn

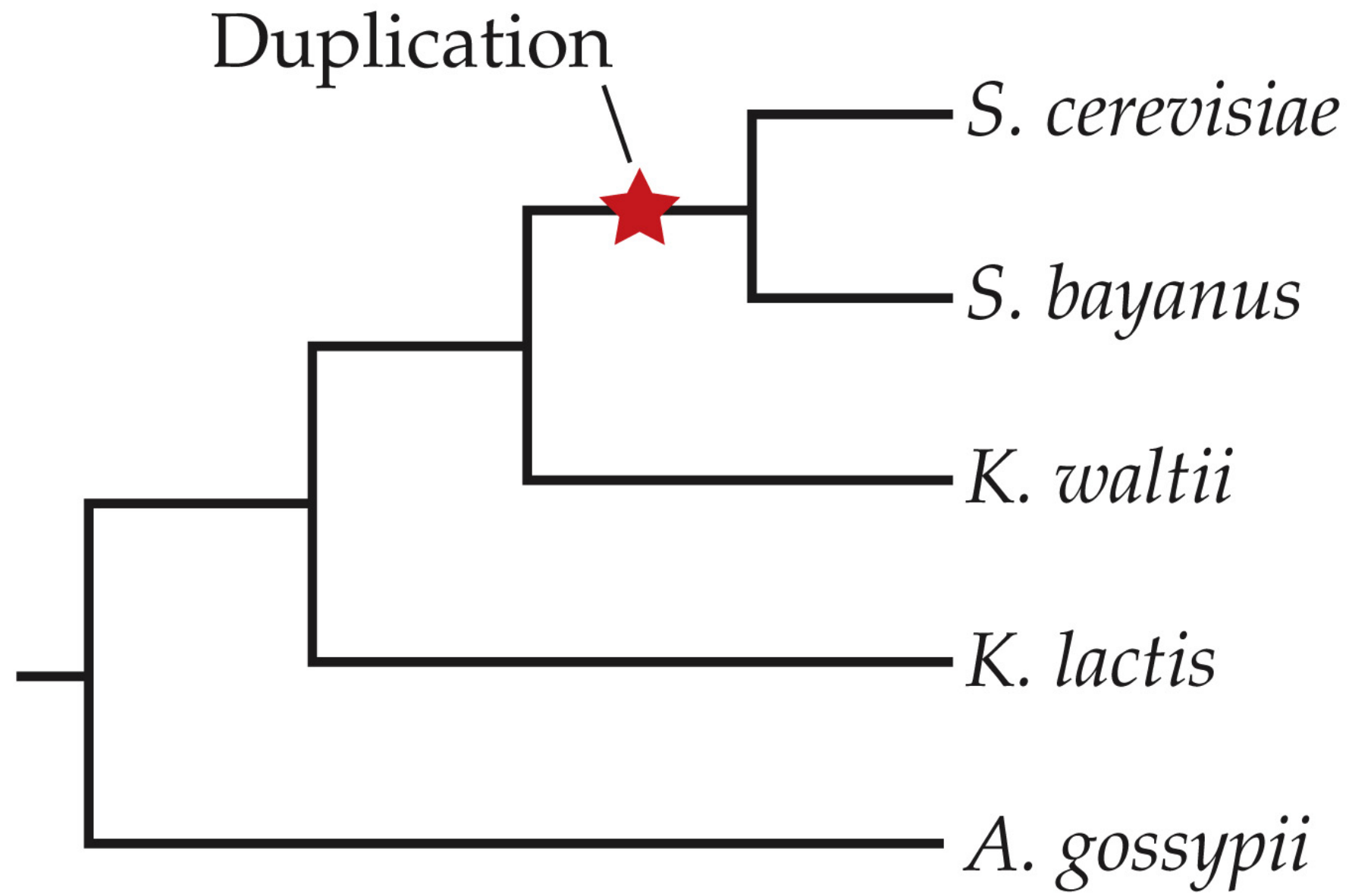


egilops

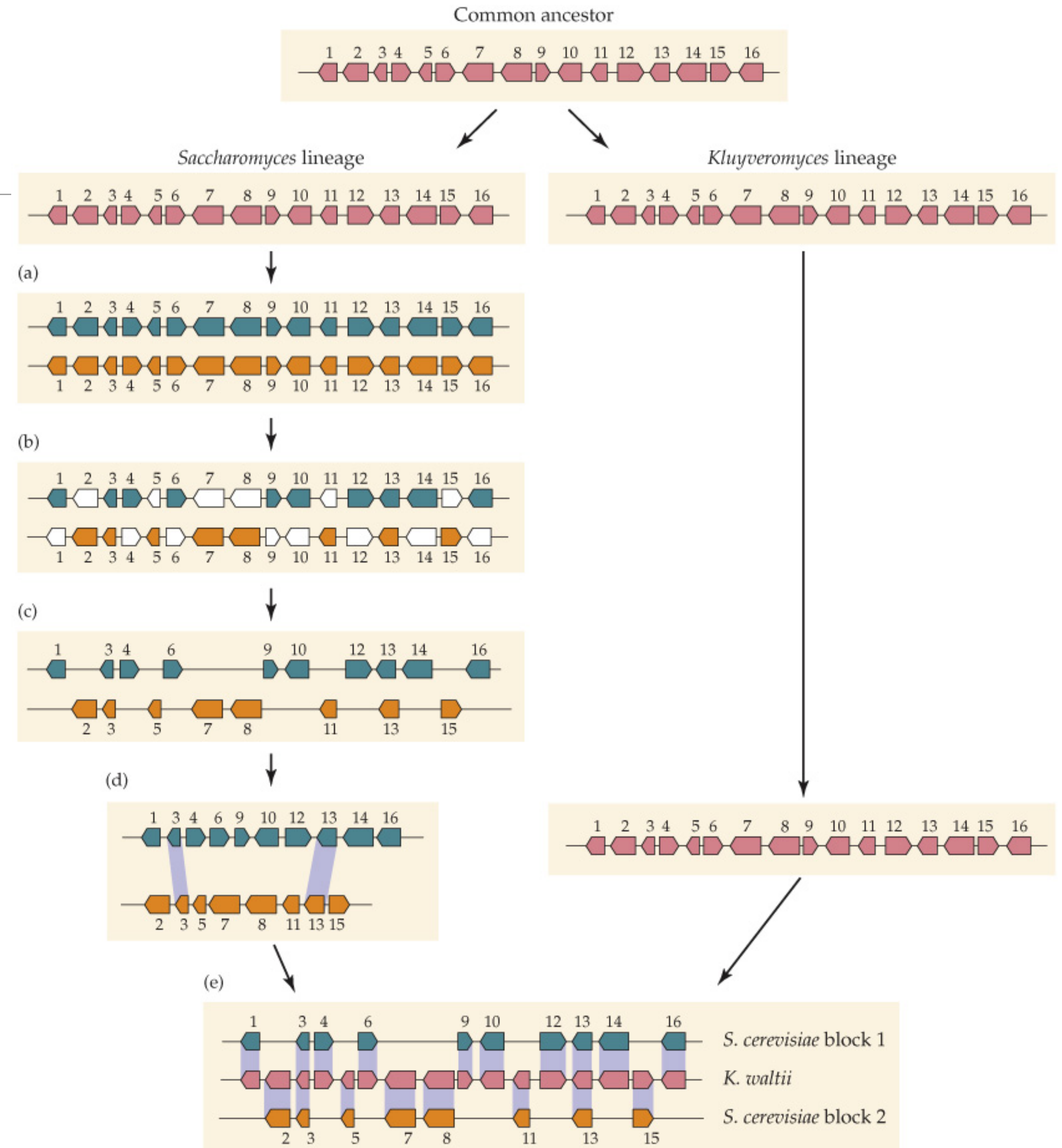
płaskurka

orkisz

Duplikacja genomu w historii drożdży

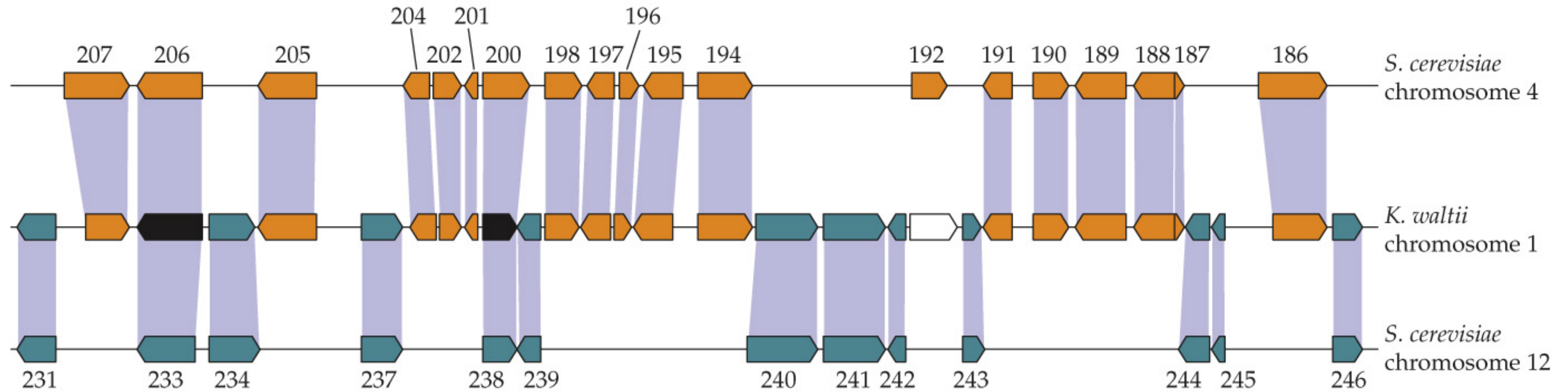


MOLECULAR AND GENOME EVOLUTION 1e, Figure 7.43
© 2016 Sinauer Associates, Inc.



MOLECULAR AND GENOME EVOLUTION 1e, Figure 7.44
© 2016 Sinauer Associates, Inc.

Ślady duplikacji u drożdży

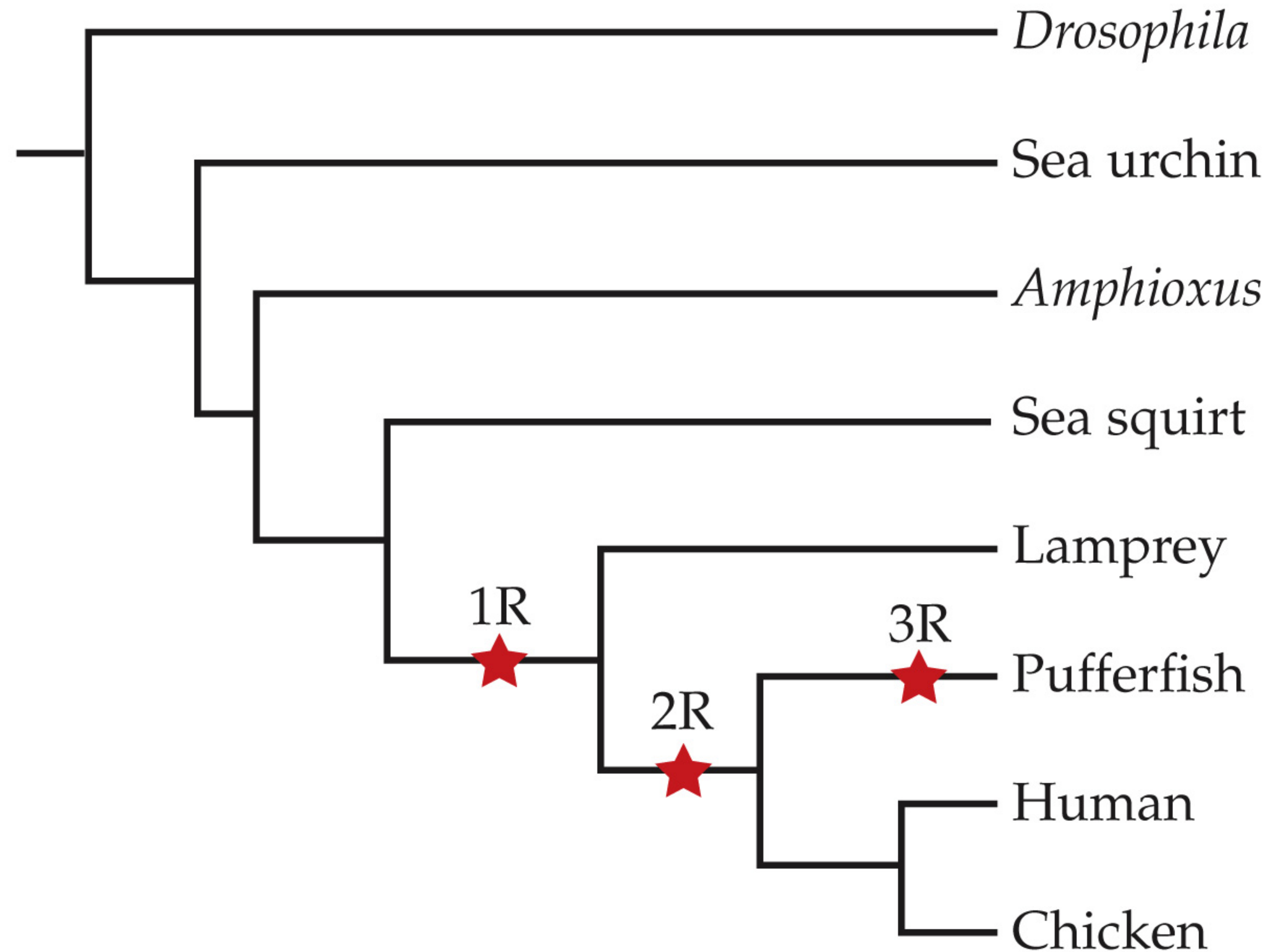


MOLECULAR AND GENOME EVOLUTION 1e, Figure 7.45

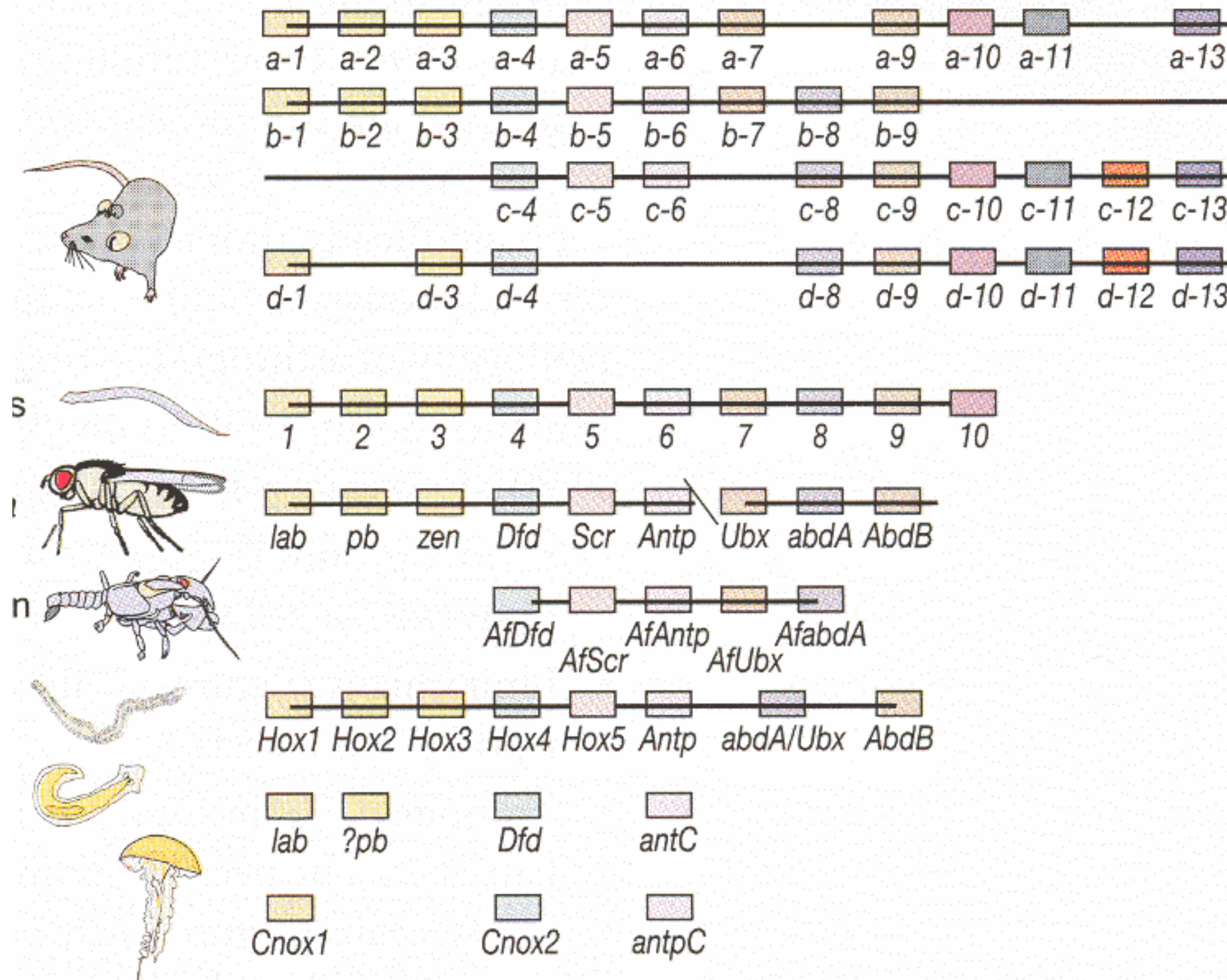
© 2016 Sinauer Associates, Inc.

Hipoteza 2R

- Dwie duplikacje genomu w ewolucji strunowców
- Dodatkowa duplikacja u ryb



Geny HOX – regulatory rozwoju

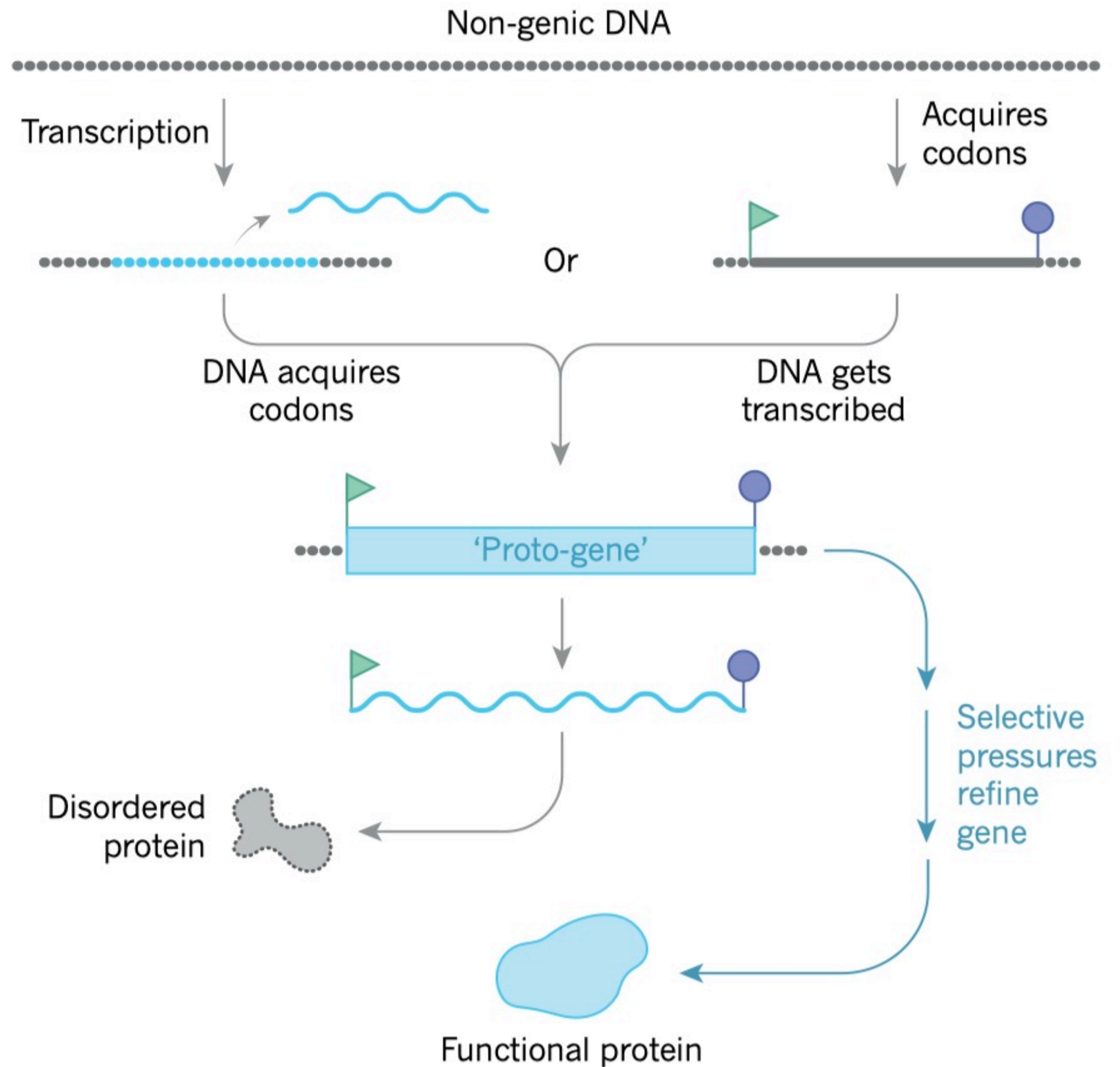


kręgowce

lancetnik

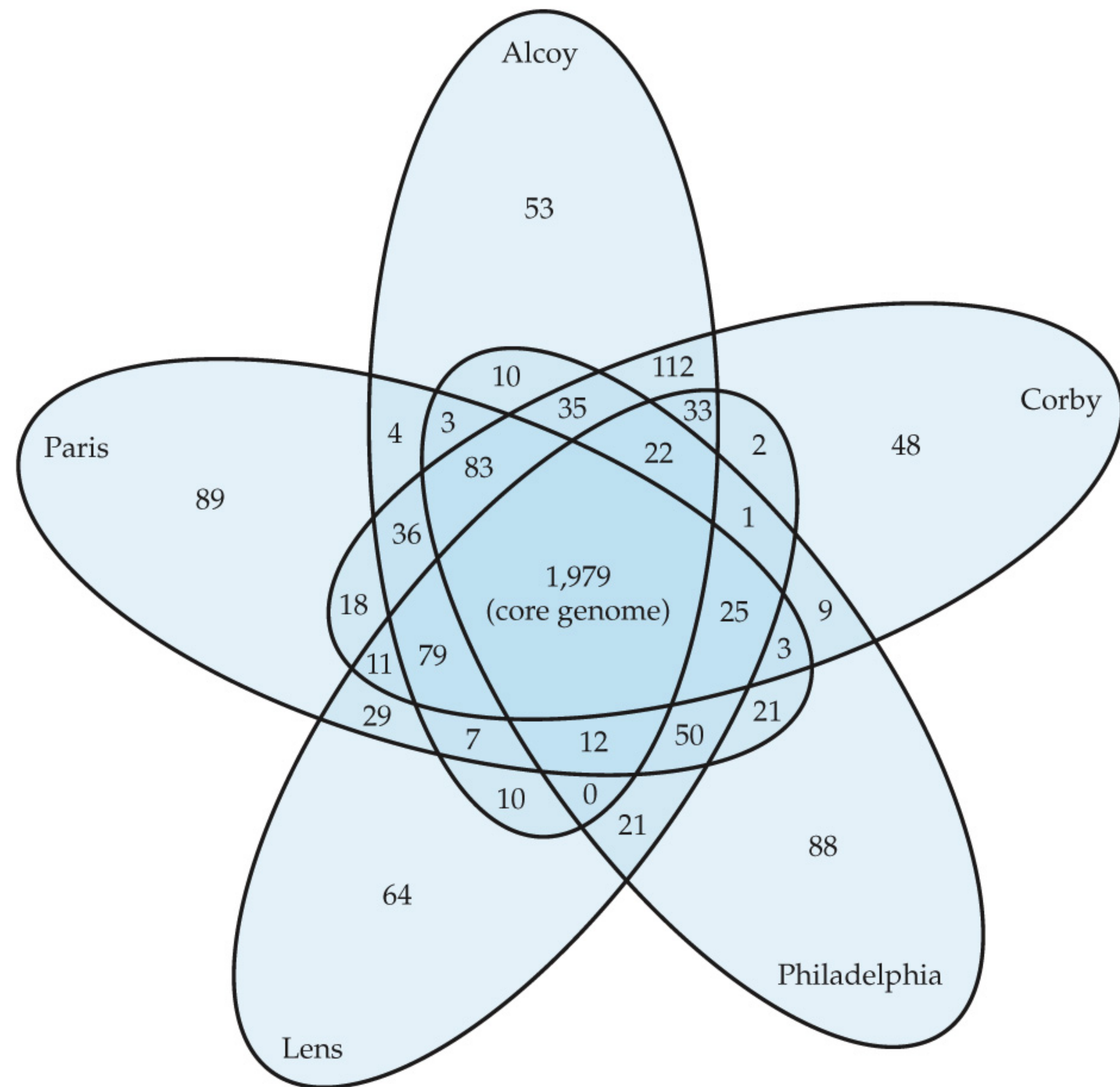
Geny *de novo*

- Powstawanie genów *de novo* z obszarów niekodujących wykazano w wielu liniach ewolucyjnych
- Wiarygodne wyniki dla blisko spokrewnionych genomów (dla dalszych trudno odróżnić gen nowy od takiego, który utracił podobieństwo do homologów)
- Różne oszacowania, do 10% genów
- U ryżu (*Oryza sp.*) 175 genów na 3,5 mln lat (Zhang et al. 2019). Przez duplikacje w tym samym czasie ~1400 genów.



Genomy prokariotyczne

- Duża rola poziomego transferu genów (HGT) w ewolucji
- Ogromna zmienność repertuaru genów
- Nawet w obrębie szczepów jednego gatunku: genom i pangenom
- Opcjonalne elementy genetyczne (plazmidy, chromidy)

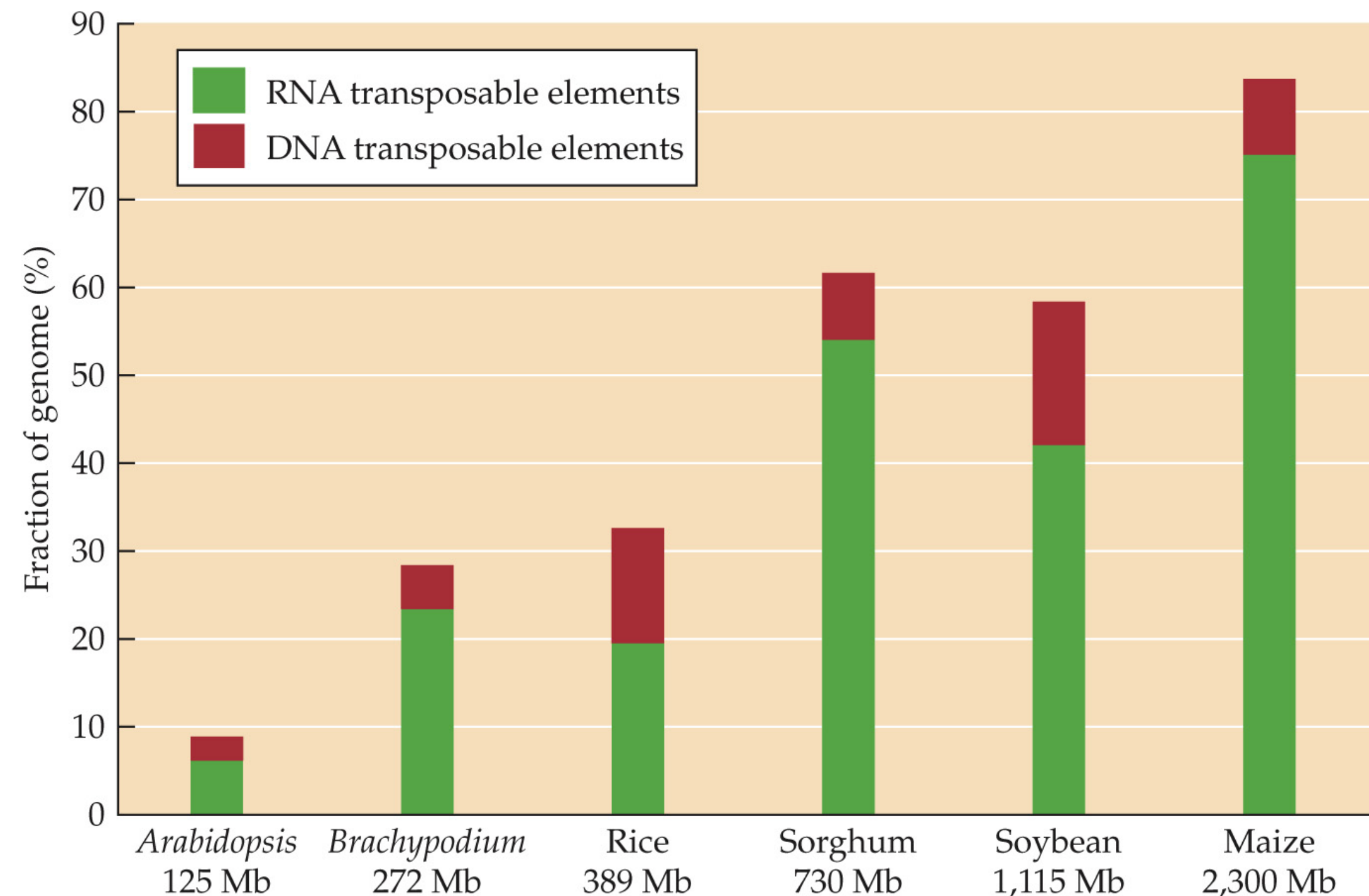


Genomy eukariotyczne - paradoksy

- Paradoks wartości C
 - brak korelacji między złożonością organizmu a wielkością genomu
- Paradoks wartości G
 - brak korelacji między złożonością organizmu a liczbą genów

Paradoks wartości C

- Bardzo duża zmienność w obrębie Eukaryota
- Najbardziej prawdopodobne wyjaśnienie - neutralistyczne, elementy repetytywne



Range of C values in a sample of monophyletic eukaryotic higher taxa*

Taxon	Genome size range (Kb)	Ratio (highest/lowest)
Dinophyceae (dinoflagellates)	1,470,000–220,000,000	150
Fungi (fungi)	2,220–893,000	402
Metazoa (animals)	19,600–130,000,000	6,642
Porifera (sponges)	39,200–1,760,000	45
Cnidaria (cnidarians)	225,000–1,810,000	8
Rotifera (rotifers)	245,000–1,200,000	5
Tardigrada (water bears)	78,400–804,000	10
Nematoda (roundworms)	19,600–2,450,000	125
Platyhelminthes (flatworms)	58,000–20,100,000	342
Annelida (annelid worms)	58,800–7,490,000	127
Mollusca (mollusks)	421,000–7,690,000	18
Crustacea (crustaceans)	137,000–63,300,000	462
Chelicerata (chelicerates)	78,400–7,350,000	94
Hexapoda (insects)	88,200–16,600,000	188
Myriapoda (myriapods)	274,000–2,100,000	8
Echinodermata (echinoderms)	529,000–4,310,000	8
Bryozoa (bryozoans)	196,000–1,570,000	8
Onychophora (velvet worms)	4,340,000–19,500,000	4
Gastrotricha (gastrotrichs)	49,000–617,000	13
Cyclostomata (jawless fishes)	1,260,000–4,500,000	4
Chondrichthyes (cartilaginous fishes)	1,480,000–16,700,000	11
Osteichthyes (bony fishes)	343,000–130,000,000	380
Amphibia (amphibians)	931,000–118,000,000	127
Crocodylia (crocodiles)	2,440,000–3,380,000	1
Squamata (squamates)	1,030,000–3,850,000	4
Testudines (turtles)	1,750,000–5,330,000	3
Aves (birds)	891,000–2,120,000	2
Mammalia (mammals)	1,600,000–8,230,000	5
Viridiplantae (green plants)	9,800–149,000,000	15,204
Pteridophyta (pteridophytes)	88,200–71,200,000	807
Bryophyta (mosses)	167,000–7,810,000	47
Spermatophyta (seed plants)	63,400–149,000,000	2,350
Eukaryota (all eukaryotes)	373–149,000,000	399,000

Source: Data from www.genomesize.com, <http://data.kew.org/cvalues>, www.zbi.ee/fungal-genomesize, LaJeunesse et al. (2005), Hackett and Bhattacharya (2006), and Bennett and Leitch (2011).

*Only monophyletic taxa that contain multicellular organisms were included.

MOLECULAR AND GENOME EVOLUTION 1e, Table 11.2

© 2016 Sinauer Associates, Inc.

Paradoks wartości G

- Brak związku między liczbą genów a złożonością organizmu
- Tylko słaba (i nieliniowa) korelacja między liczbą genów a wielkością genomu
- Wyjaśnienia
 - alternatywne składanie
 - redundancja

TABLE 11.5

Number of protein-coding genes in some eukaryotic species

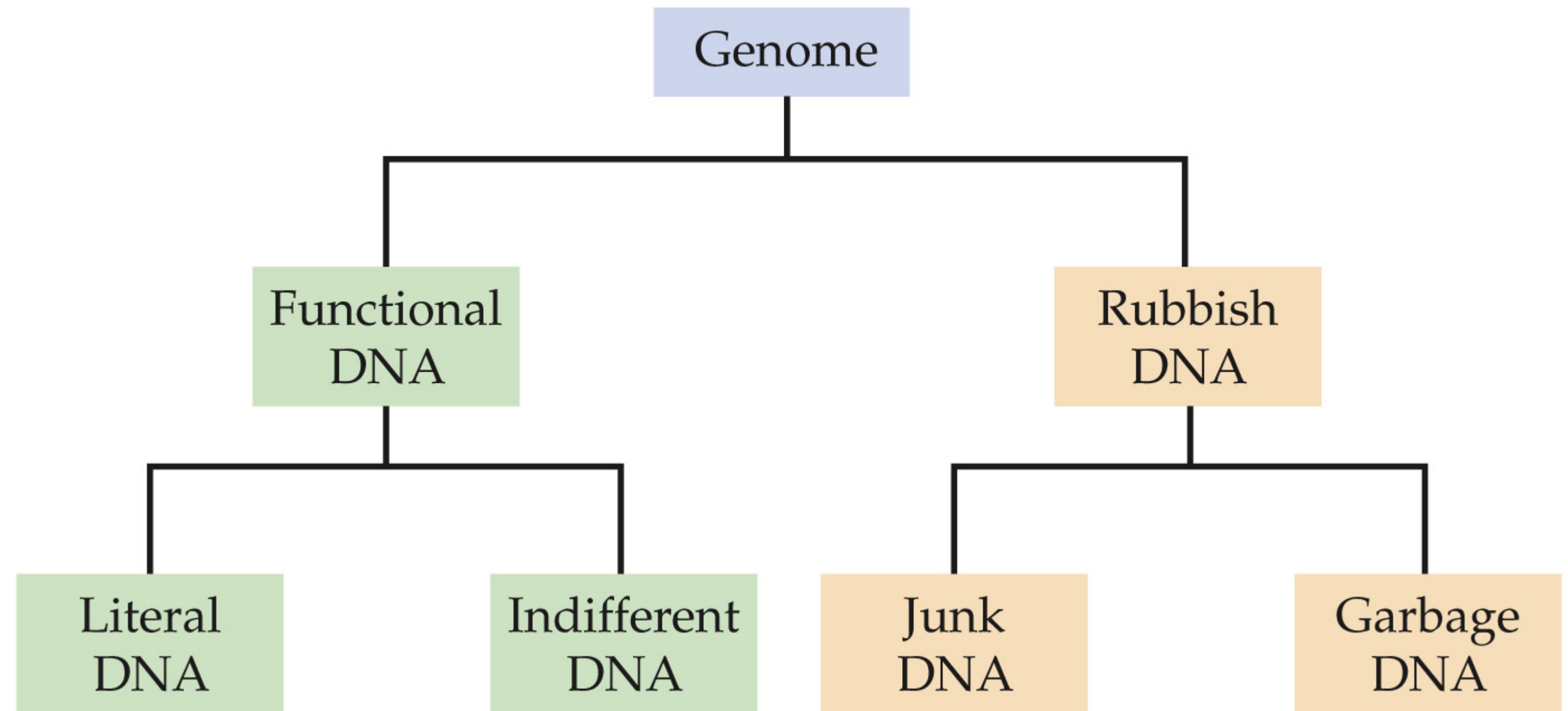
Species ^a	Gene number	Species ^a	Gene number
* <i>Cyanidioschyzon merolae</i> (red alga)	5,009	* <i>Bigeloviella natans</i> (chlorarachniophyte alga)	21,706
* <i>Plasmodium falciparum</i> (malaria parasite)	5,429	<i>Mus musculus</i> (mouse)	22,606
* <i>Saccharomyces cerevisiae</i> (yeast)	6,692	<i>Poecilia formosa</i> (Amazon molly)	23,615
* <i>Ostreococcus lucimarinus</i> (green alga)	7,603	<i>Hordeum vulgare</i> (barley)	24,287
* <i>Entamoeba histolytica</i> (parasitic amoeba)	8,283	* <i>Tetrahymena thermophila</i> (ciliate)	24,725
<i>Apis mellifera</i> (honeybee)	10,157	* <i>Guillardia theta</i> (cryptomonad alga)	24,945
<i>Petromyzon marinus</i> (lamprey)	10,415	<i>Danio rerio</i> (zebrafish)	26,459
<i>Ciona savignyi</i> (sea squirt)	11,616	<i>Amborella trichopoda</i> (plant)	27,313
* <i>Dictyostelium discoideum</i> (slime mold)	13,212	<i>Arabidopsis thaliana</i> (mustard weed)	27,416
<i>Drosophila melanogaster</i> (fruit fly)	13,937	<i>Theobroma cacao</i> (cacao)	29,188
<i>Gallus gallus</i> (chicken)	15,508	<i>Vitis vinifera</i> (grape)	29,971
<i>Ciona intestinalis</i> (sea squirt)	16,671	<i>Physcomitrella patens</i> (moss)	32,273
* <i>Phytophthora infestans</i> (potato blight)	17,785	<i>Solanum lycopersicum</i> (tomato)	34,675
<i>Xenopus tropicalis</i> (western clawed frog)	18,442	<i>Oryza sativa</i> (rice)	35,679
<i>Takifugu rubripes</i> (fugu)	18,523	<i>Solanum tuberosum</i> (potato)	39,021
<i>Pan troglodytes</i> (chimpanzee)	18,759	<i>Populus trichocarpa</i> (poplar)	41,377
<i>Latimeria chalumnae</i> (coelacanth)	19,569	<i>Manihot esculenta</i> (cassava)	30,666
<i>Tetraodon nigroviridis</i> (pufferfish)	19,602	<i>Selaginella moellendorffii</i> (lycophyte)	34,799
<i>Canis familiaris</i> (dog)	19,856	* <i>Emiliana huxleyi</i> (haplophyte)	38,544
<i>Bos taurus</i> (cow)	19,994	<i>Zea mays</i> (maize)	39,469
<i>Caenorhabditis elegans</i> (nematode)	20,447	<i>Brassica rapa</i> (rape)	41,018
<i>Monodelphis domestica</i> (opossum)	21,327	<i>Pinus taeda</i> (loblolly pine)	50,172
<i>Homo sapiens</i> (human)	20,364	<i>Malus × domestica</i> (hybrid apple)	57,386
<i>Oreochromis niloticus</i> (tilapia)	21,437	* <i>Trichomonas vaginalis</i> (flagellated protist)	60,815
<i>Ornithorhynchus anatinus</i> (platypus)	21,698	<i>Triticum aestivum</i> (bread wheat)	99,504

Source: Data from www.ensembl.org, fungi.ensembl.org, protists.ensembl.org, plants.ensembl.org, and www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/browse.

^aOrganisms marked with an asterisk (*) are unicellular.

Elementy genomu - klasyfikacja ewolucyjna

- *Literal DNA* - selekcji podlega sekwencja nukleotydowa
- *Indifferent DNA* - fragmenty potrzebne, ale sekwencja nieistotna (np. strukturalne)
- *Junk DNA* - neutralne
- *Garbage DNA* - niekorzystne, ale utrzymują się mimo kontrselekcji, samolubne geny



MOLECULAR AND GENOME EVOLUTION 1e, Figure 11.1
© 2016 Sinauer Associates, Inc.

Egzamin

- 29.01.2020 o 14:00