

Evo-Devo

Rozwój a zmiany ewolucyjne

Katarzyna Szczepańska
Zakład Embriologii, Inst.
Zoologii UW

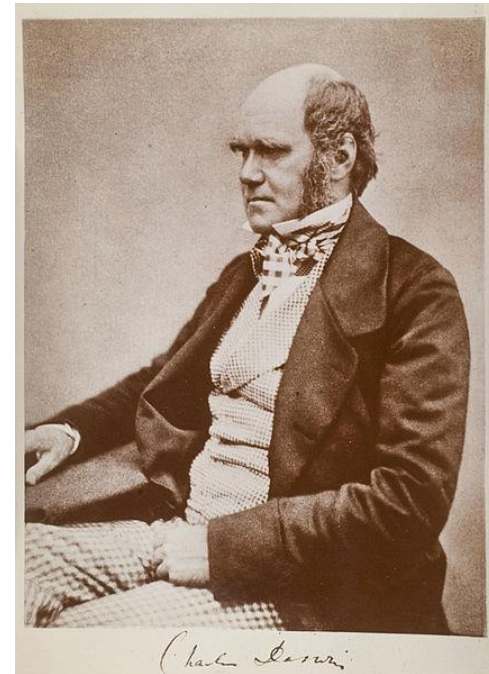
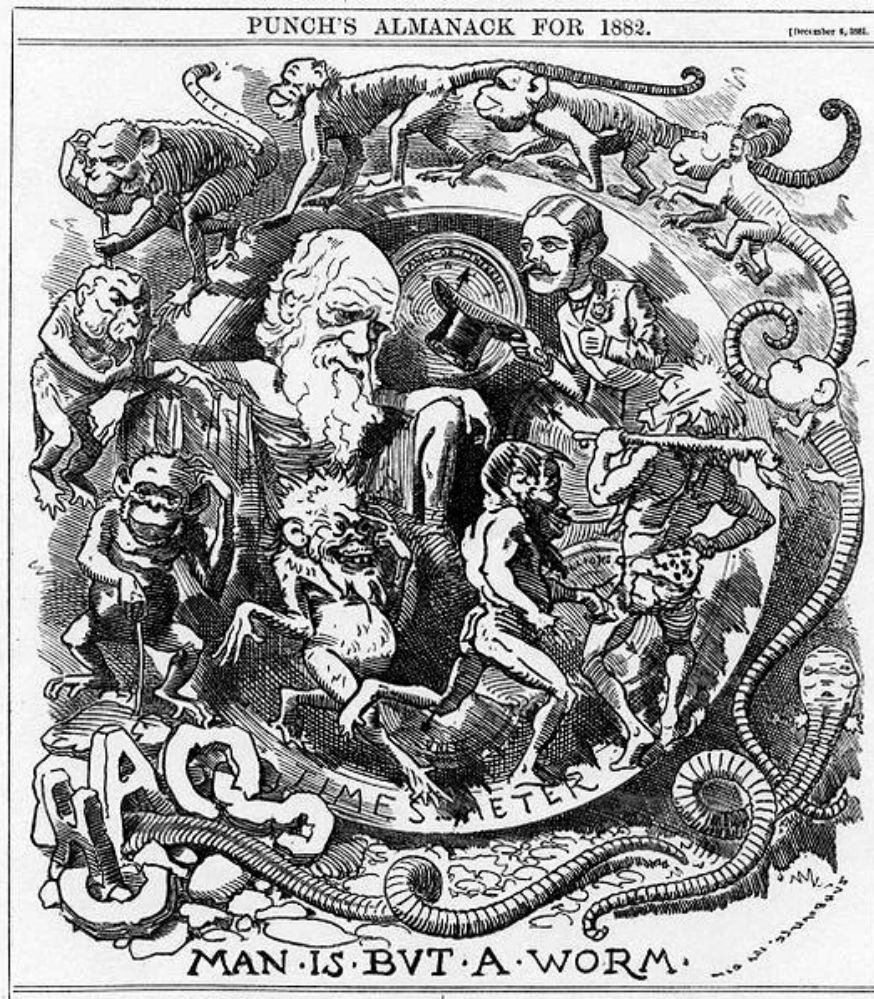
Ewolucyjna biologia rozwoju (Evo-Devo):

zajmuje się tym, jak zmiany w regulacji i przebiegu rozwoju osobniczego powodują powstawanie zmienności, na którą działa dobór naturalny.

**Klasyczna biologia ewolucyjna
zajmuje się tym, jak przeżywają
najlepiej przystosowani,**

**Evo-Devo stara się pokazać, skąd się
biorą ci najlepiej przystosowani.**

Karol Darwin: „Descent with modification”



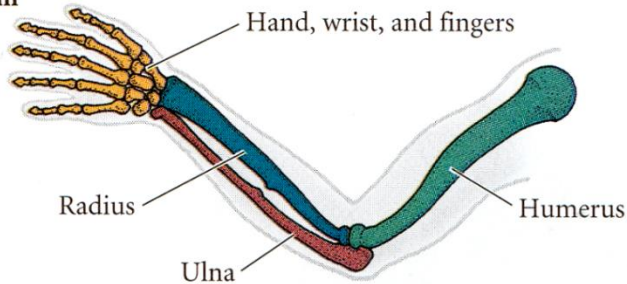
1809 - 1892

„Descent with modification”

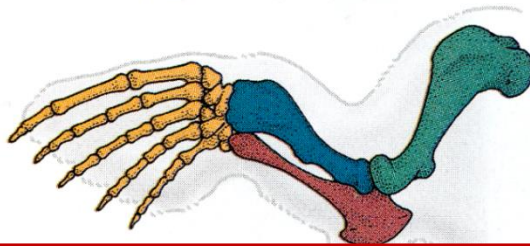
- gatunki zmieniają się z czasem, tworzą się nowe gatunki, ale mają wspólnego przodka.
- mechanizmem jest **dobór naturalny** - organizmy o cechach dziedzicznych sprzyjających przetrwaniu i reprodukcji będą miały tendencję do pozostawiania większej liczby potomstwa powodując, że cechy te będą się utrzymywać z pokolenia na pokolenie.
- dobór naturalny powoduje, że populacje z czasem coraz lepiej dostosowują się do swojego środowiska.

Narządy homologiczne powstałe na skutek adaptacji

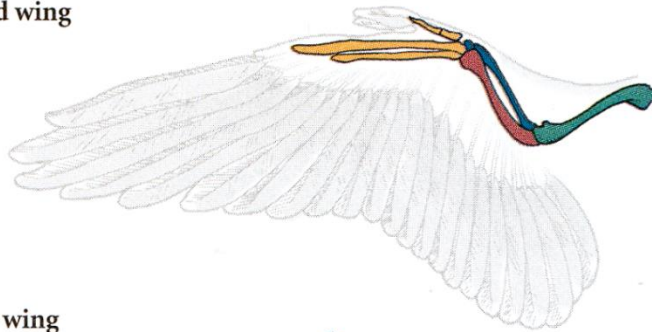
Human arm



Seal limb



Bird wing



Bat wing

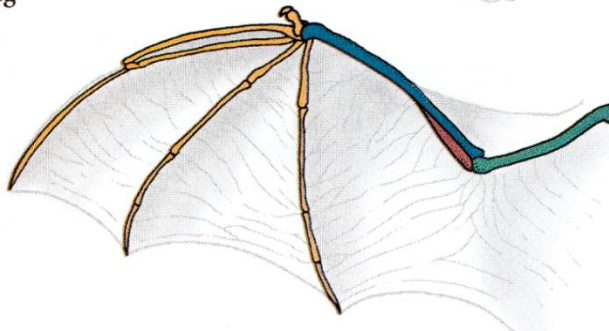


Figure 1.13

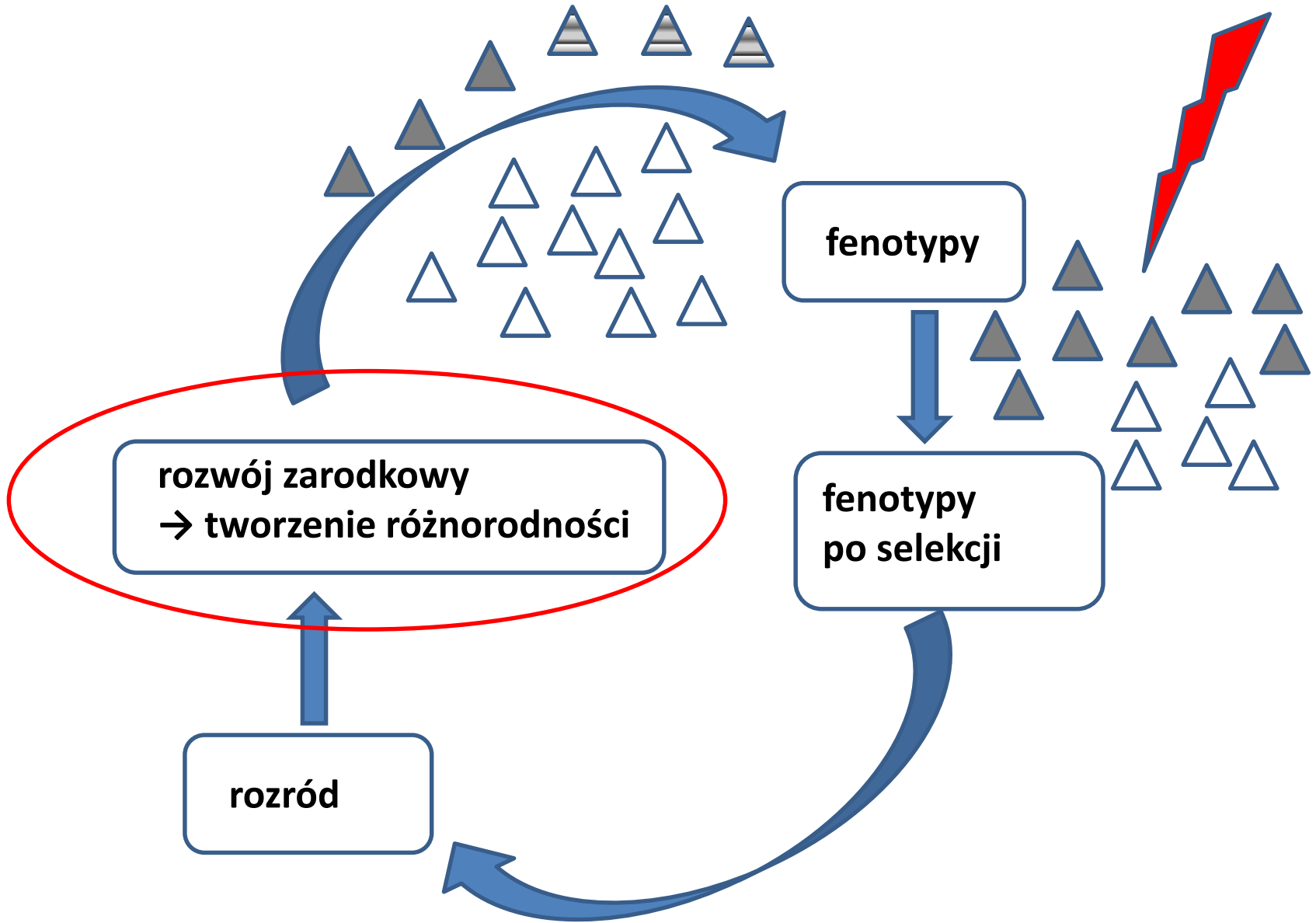
Homologies of structure among a human arm, a seal forelimb, a bird wing, and a bat wing; homologous supporting structures are shown in the same color. All four are homologous as forelimbs and were derived from a common tetrapod ancestor. The adaptations of bird and bat forelimbs to flight, however, evolved independently of each other, after the two lineages diverged from their common ancestor. Therefore, as wings they are not homologous, but analogous.

Skrzydła ptaka i nietoperza są analogami – wyewoluowały niezależnie od siebie

**Klasyczna biologia ewolucyjna
zajmuje się tym, jak przeżywają
najlepiej przystosowani,**

**Evo-Devo stara się pokazać, skąd się
biorą ci najlepiej przystosowani.**

**dobór
naturalny**



Dziedziczenie z modyfikacjami

Skąd się biorą modyfikacje ?

- kombinacje genów związane z przebiegiem mejozy (crossing-over, rozdział chromosomów homologicznych)
- kombinacja genów rodziców
- mutacje zachodzące w trakcie tworzenia gamet

Zmiany w rozwoju zarodkowym jako podstawa ewolucji

- Zmiany sekwencji enhancerów lub w genach kodujących czynniki transkrypcyjne
 - zmiana miejsca ekspresji genów
 - zmiana czasu ekspresji genu
 - zmiana intensywności ekspresji genu
 - wzbudzenie ekspresji innych genów
 - tworzenie nowego typu komórek
- Duplikacje genów – neofunkcjonalizacja
 - tworzenie rodziny genów

**Darwin: zmienność musi
wywodzić się ze zmian w
przebiegu rozwoju.**

**Jak może zajść zmiana bez
szkodliwego zaburzenia rozwoju
całego organizmu?**

Badania nad molekularnymi mechanizmami rozwoju wykazały, że duże zmiany morfologiczne są możliwe wskutek dwóch ogólnych zasad, według których zachodzi rozwój:

- modułowości**

- parsymonii molekularnej**

Modułowość

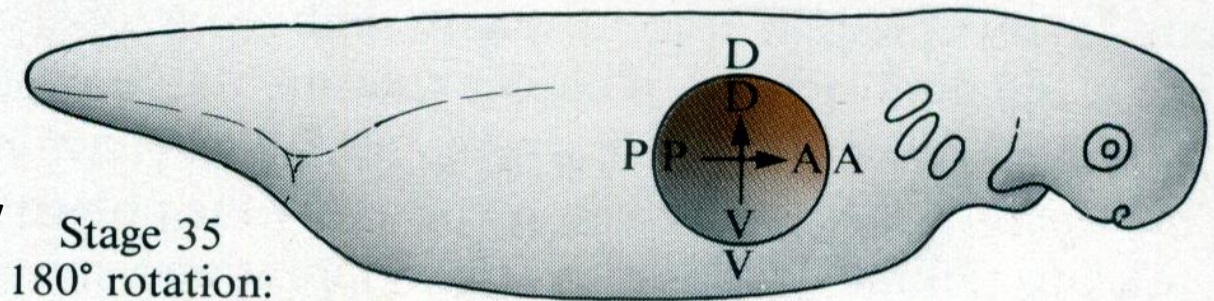
W rozwijającym się organizmie wyróżnić można osobne, do pewnego stopnia niezależne, ale oddziałujące ze sobą jednostki, moduły.

Mogą to być pola morfogenetyczne (oka, kończyny), linie komórkowe, parasegmenty owadów, zawiązki narządów kręgowców.

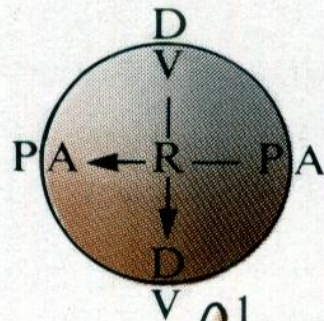
Modułowość anatomiczna – pole kończyny

Związek kończyny jest odpowiednio spolaryzowany na skutek ekspresji odpowiednich czynników transkrypcyjnych

Eksperymentalne zmiany położenia w osiach A,P lub D,V powodują odwrócenie kończyny

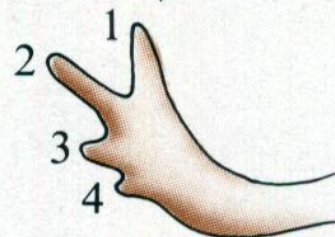
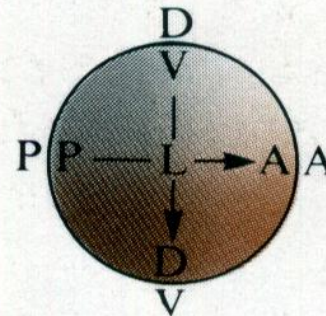


(A-P, D-V)
of right disk
in situ



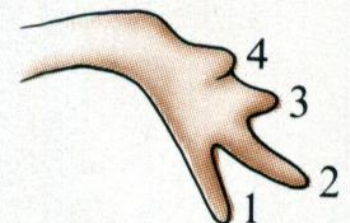
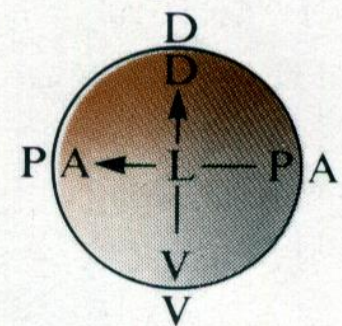
Upside-down
right limb

(D-V)
of left disk
to right side



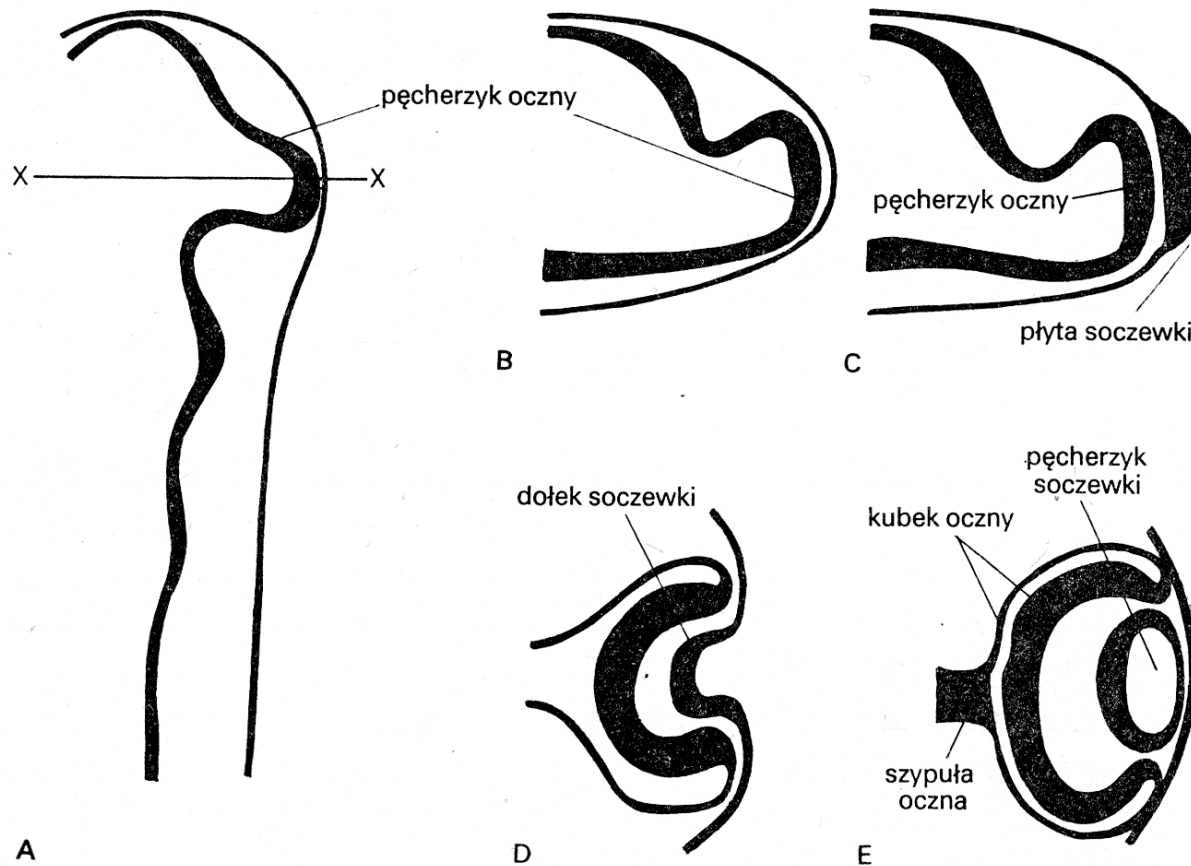
Upside-down
left limb

(A-P)
of left disk
to right side



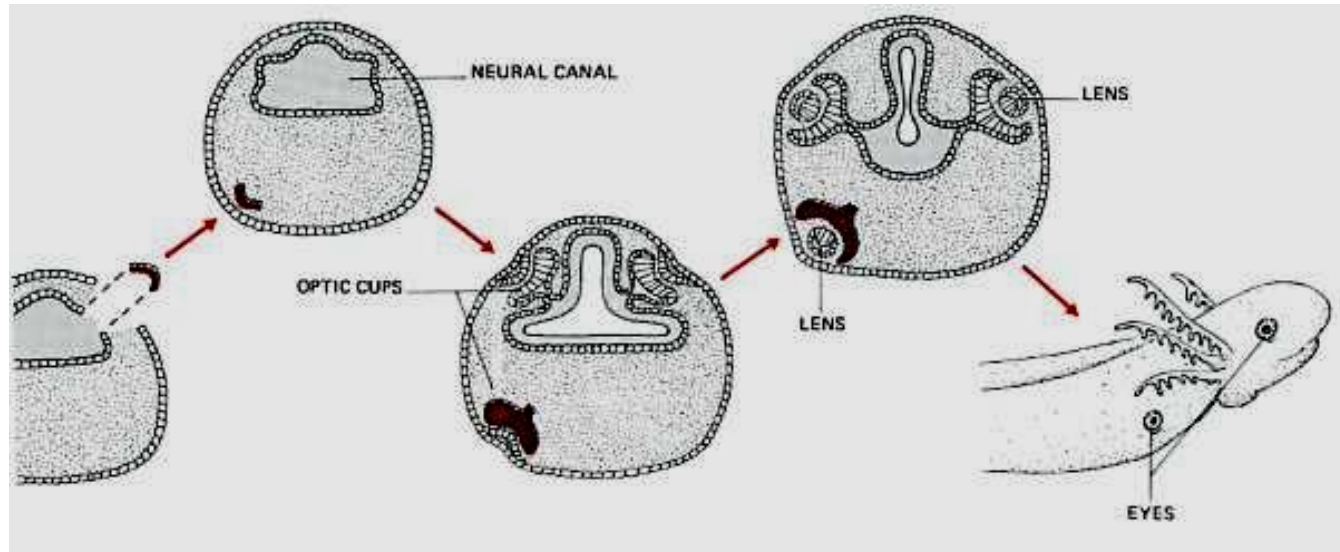
Backward-facing
left limb

Modułowość anatomiczna – zawiązek oka



Ryc. 15.5. Rozwój kubka ocznego, soczewki i siatkówki. (A) Widok zarodka od strony grzbietowej w stadium, gdy pęcherzyk oczny nawiązuje kontakt z ektodermą okrywową. (B) To samo stadium co A, przekrój poprzeczny na poziomie X-X. (C) Przekrój poprzeczny na tym samym poziomie co B, po indukcji płyty soczewki przez szczyt pęcherzyka ocznego. (D) Inwaginacja pęcherzyka ocznego i płyty soczewki. (E) Oddzielenie pęcherzyka soczewki od ektodermi okrywowej. Ektoderma zamyka się nad soczewką, tworząc presumptywną rogówkę (wg A. J. Coulombre, 1965)

Modułowość anatomiczna – zawiązek oka



Eksperyment – przeszczep zawiązka oka
→ powstaje nowe oko w organizmie biorcy

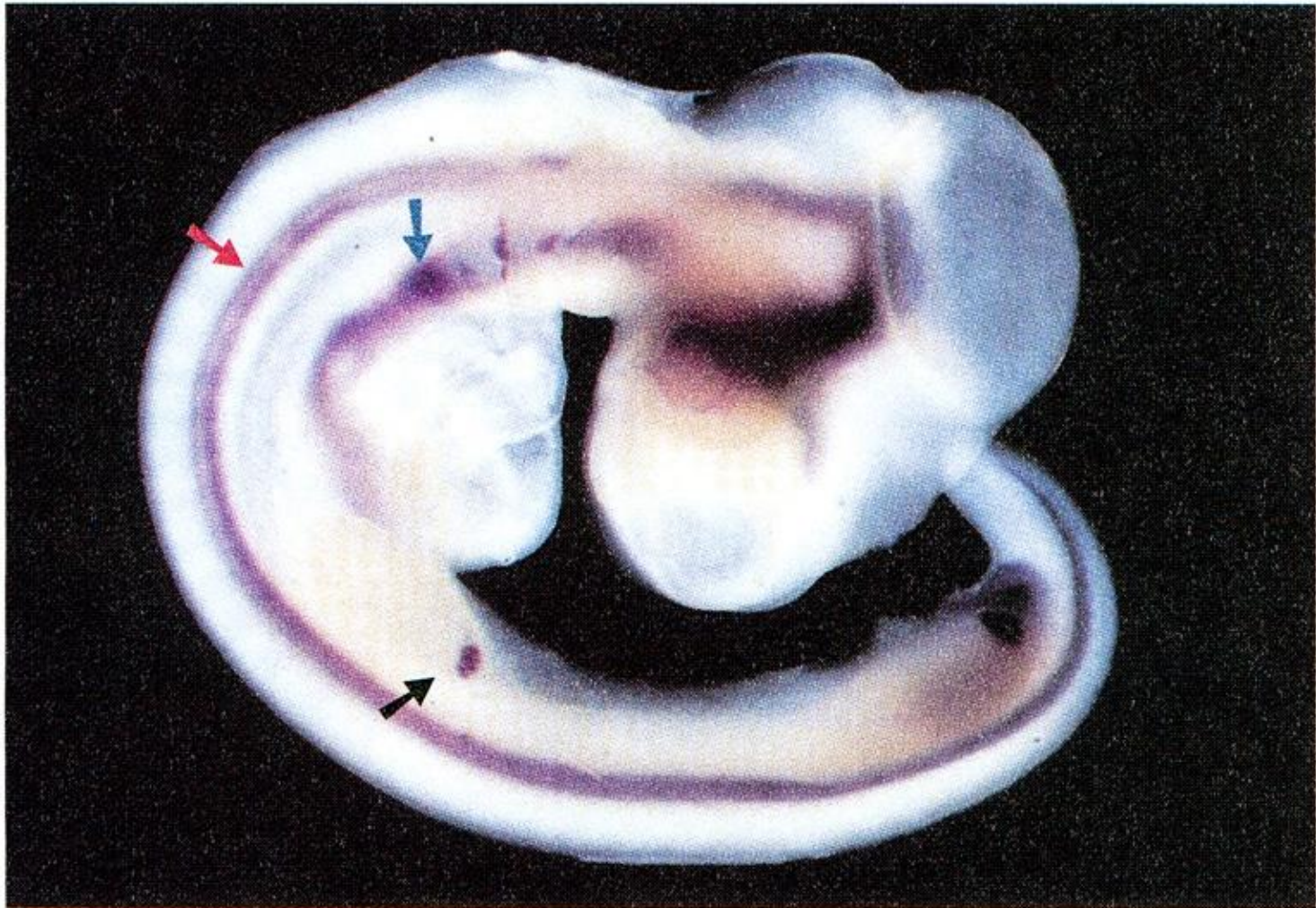
Modułowość molekularna

Rejony regulatorowe w chromosomach mają charakter modułowy.

Pozwala to na:

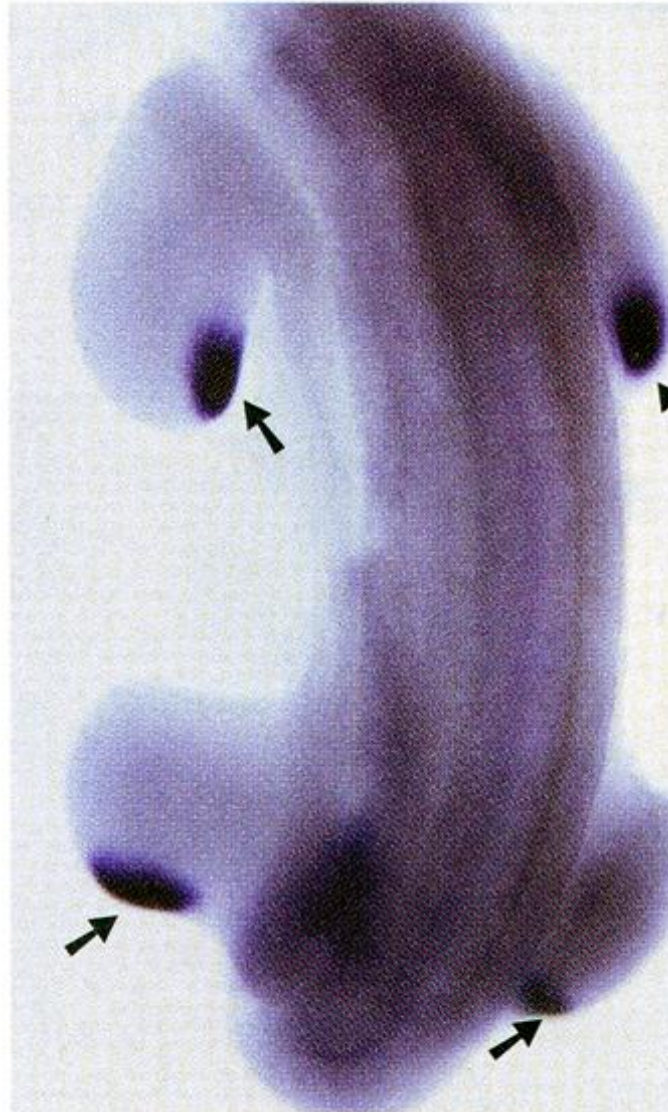
- skoordynowaną ekspresję kilku genów w danym rejonie**
- a także na to by dany gen ulegał specyficznej ekspresji w jednym lub w kilku rejonach .**

Ekspresja genu *sonic hedgehog* w zarodkach kręgowców



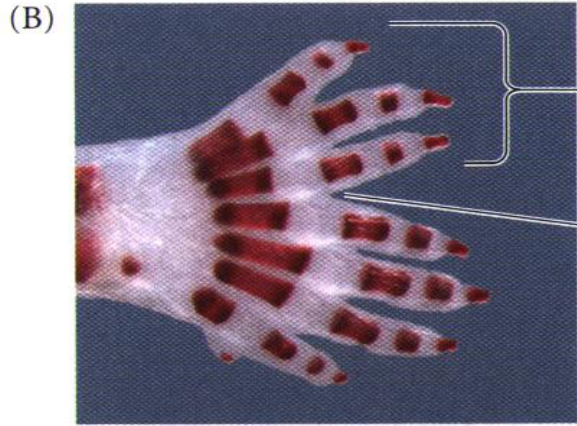
3 dniowy zarodek kury

Ekspresja genu *sonic hedgehog* w zawiązku kończyn

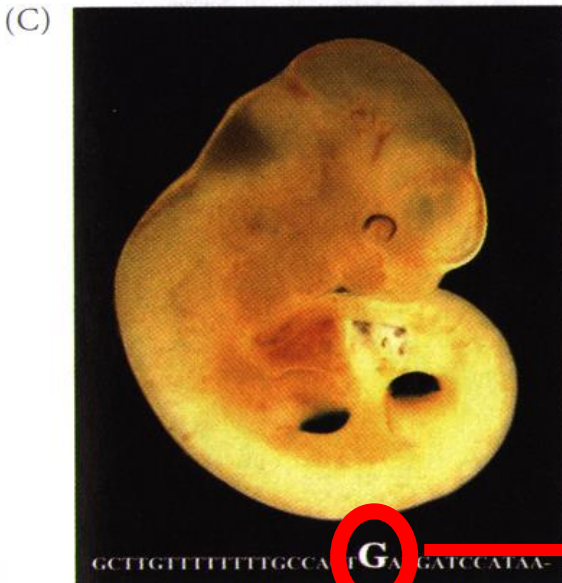


Zmiana ekspresji genu sonic hedgehog na skutek mutacji w enhancerze powoduje powstanie dodatkowych palców

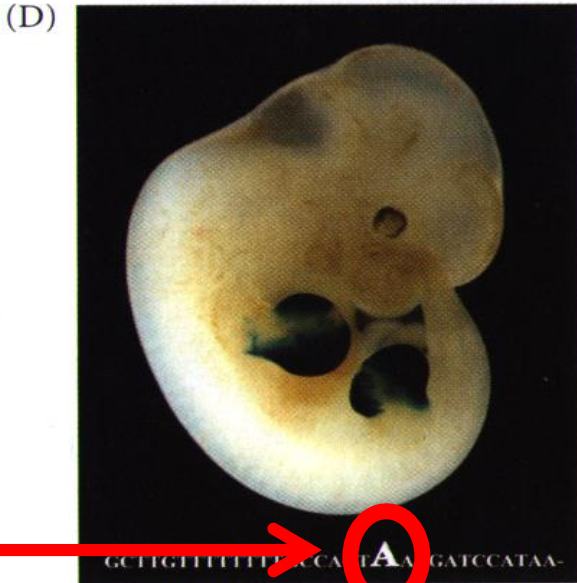
Thumb region



liczba palców jest
zdeteminowana
odpowiednim
stężeniem sonic
hedgehog



Wild type



Hx mutant

mutacja w enhancerze
(G→C) zwiększyła stężenie
sonic hedgehog = większa
liczba palców

Modułowość molekularna

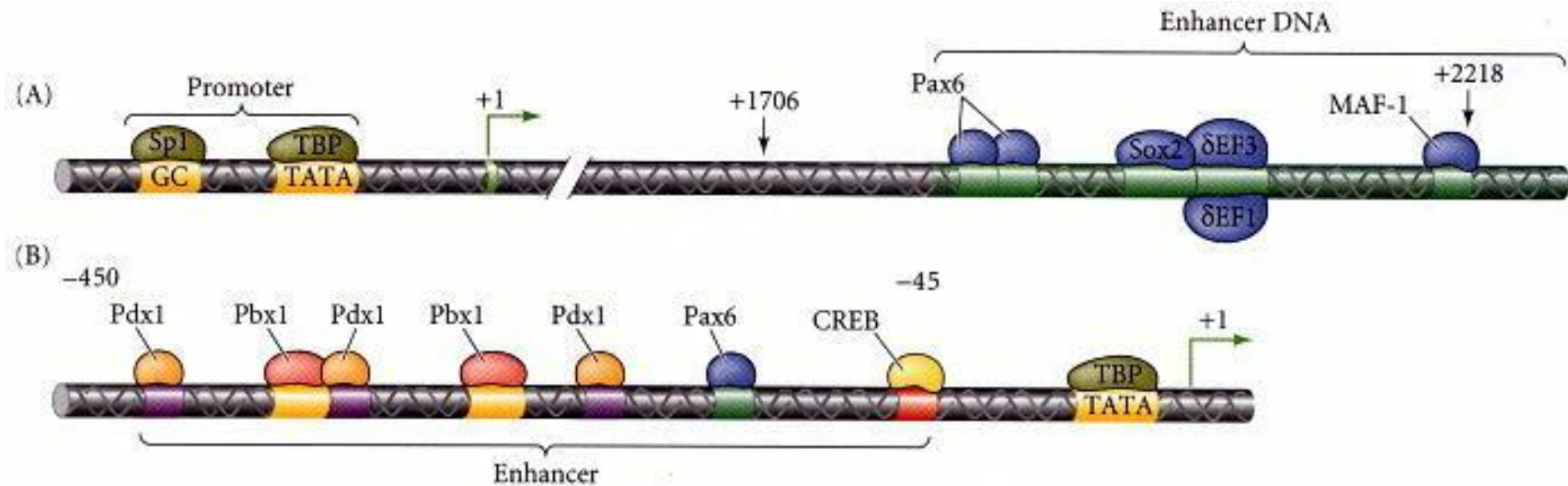
- kilka enhancerów dla jednego genu
- kilka miejsc wiążących czynniki transkrypcyjne w jednym enhancerze



- jednoczesna aktywacja kilku genów
- gen aktywowany w kilku miejscach

Modułowość enhancerów – przykłady

Pax6 reguluje ekspresję dwóch genów



Modular transcriptional regulatory regions using Pax6 as an activator.

(A) Promoter and enhancer of the chick lens $\delta 1$ crystallin gene. Pax6 interacts with Sox2 and Maf to activate this gene.

(B) Enhancer of the rat somatostatin gene. Pax6 activates this gene by cooperating with the Pdx1 transcription factor. (A after [Cvekl and Piatigorsky 1996](#); B after [Andersen et al. 1999](#).)

**Mutacje w enhancerach mogą spowodować zmiany ekspresji genów w różnych miejscach
→ zmiany morfologiczne lub/i fizjologiczne**

Modułowość rejonów regulatorowych genów wydaje się być kluczowa dla pojawiania się zmienności fenotypowej, która podlega selekcji.

Modułowość molekularna

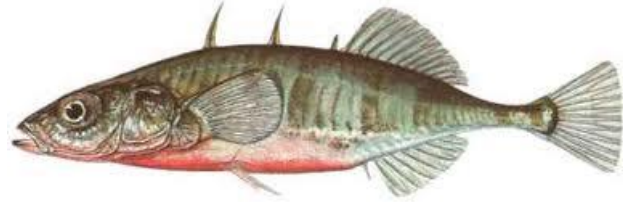
- kilka enhancerów dla jednego genu
- kilka miejsc wiążących czynniki transkrypcyjne w jednym enhancerze



- jednoczesna aktywacja kilku genów
- gen aktywowany w kilku miejscach

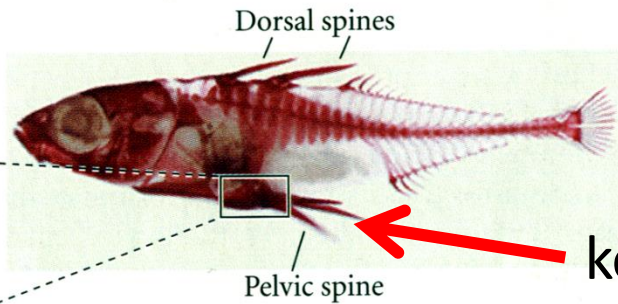
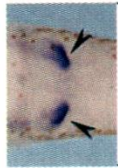
Modułowość enhancerów - przykłady

Różnice morfologiczne między formą morską a słodkowodną ciernika *Gasterosteus aculeatus*



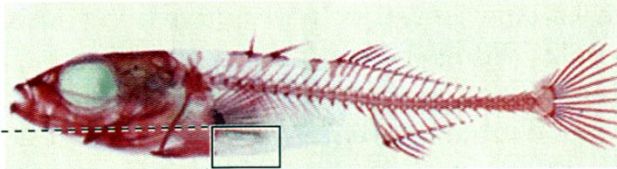
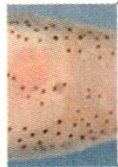
(A) Marine

Pitx1 expression
(ventral view)

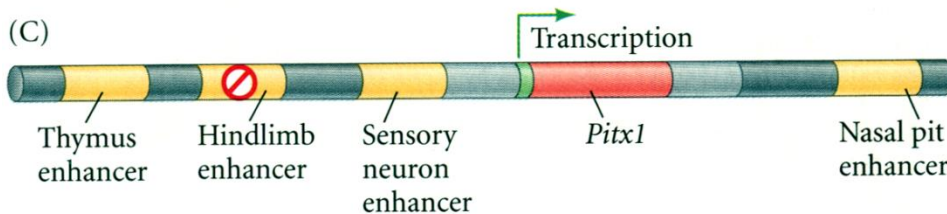


kolce odbytowe

(B) Freshwater



(C)



brak ekspresji Pitx1 u ryb słodkowodnych wynika z mutacji w enhancerze

Modułowość molekularna

- kilka enhancerów dla jednego genu
- kilka miejsc wiążących czynniki transkrypcyjne w jednym enhancerze




- jednoczesna aktywacja kilku genów
- gen aktywowany w kilku miejscach

Modułowość molekularna- przykłady

Oporność na malarię powodowaną przez *Plasmodium vivax* (zarodziec ruchliwy)

- Plasmodium używa receptorów dla IL-8 (glikoproteiny Duff'ego) do inwazji erytrocytów
- receptor ten występuje na neuronach Purkinje'go, żyłach i erytrocytach
- niektóre populacje ludzi nie mają receptora dla IL-8 na erytrocytach są i są odporni na zakażenia Plasmodium
- spowodowane to jest mutacją (substytucją w pozycji 36 C→G) enhancera wiążącego czynnik GATA obecny w erytrocytach
- mutacja ta blokuje jeden enhancer, ale nie zaburza funkcji innych, odpowiedzialnych za ekspresję receptora w innych komórkach.

 © 1995 Nature Publishing Group <http://www.nature.com/naturegenetics>

Disruption of a GATA motif in the *Duffy* gene promoter abolishes erythroid gene expression in Duffy-negative individuals

Christophe Tournamille, Yves Colin, Jean Pierre Cartron & Caroline Le Van Kim

The mRNA for the Duffy blood group antigen, the erythrocyte receptor for the *Plasmodium vivax* malaria parasite, has recently been cloned and shown to encode a widely expressed chemokine receptor. Here, we show that the Duffy antigen/chemokine receptor gene (*DARC*) is composed of a single exon and that most Duffy-negative blacks carry a silent *FY*B* allele with a single T to C substitution at nucleotide -46. This mutation impairs the promoter activity in erythroid cells by disrupting a binding site for the GATA1 erythroid transcription factor. With the recent characterization of the *FY*A* and *FY*B* alleles, these findings provide the molecular basis of the Duffy blood group system and an explanation for the erythroid-specific repression of the *DARC* gene in Duffy-negative individuals.

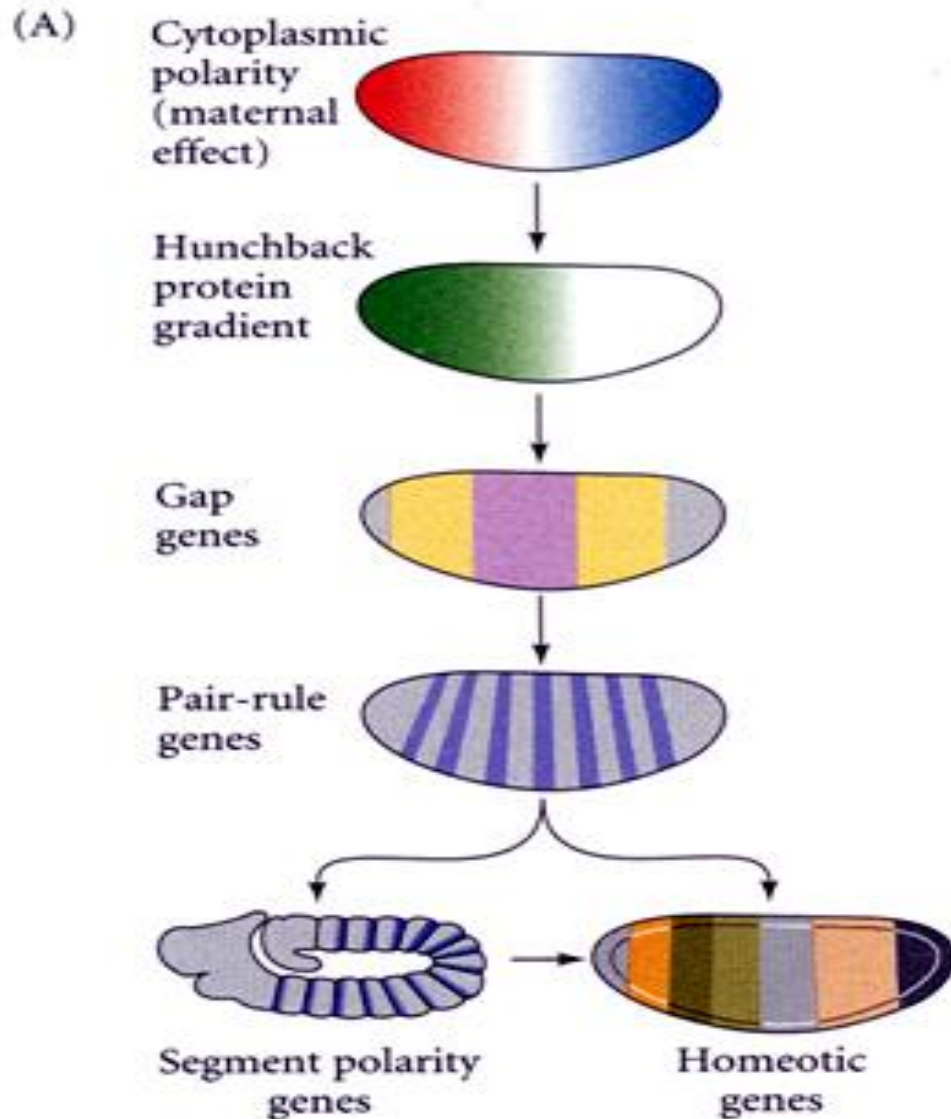
Modułowość molekularna

- kilka enhancerów dla jednego genu
- kilka miejsc wiążących czynniki transkrypcyjne w jednym enhancerze



- jednoczesna aktywacja kilku genów
- gen aktywowany w kilku miejscach

Zróżnicowanie przednio-tylne zarodka *Drosophila* – kaskada ekspresji czynników transkrypcyjnych

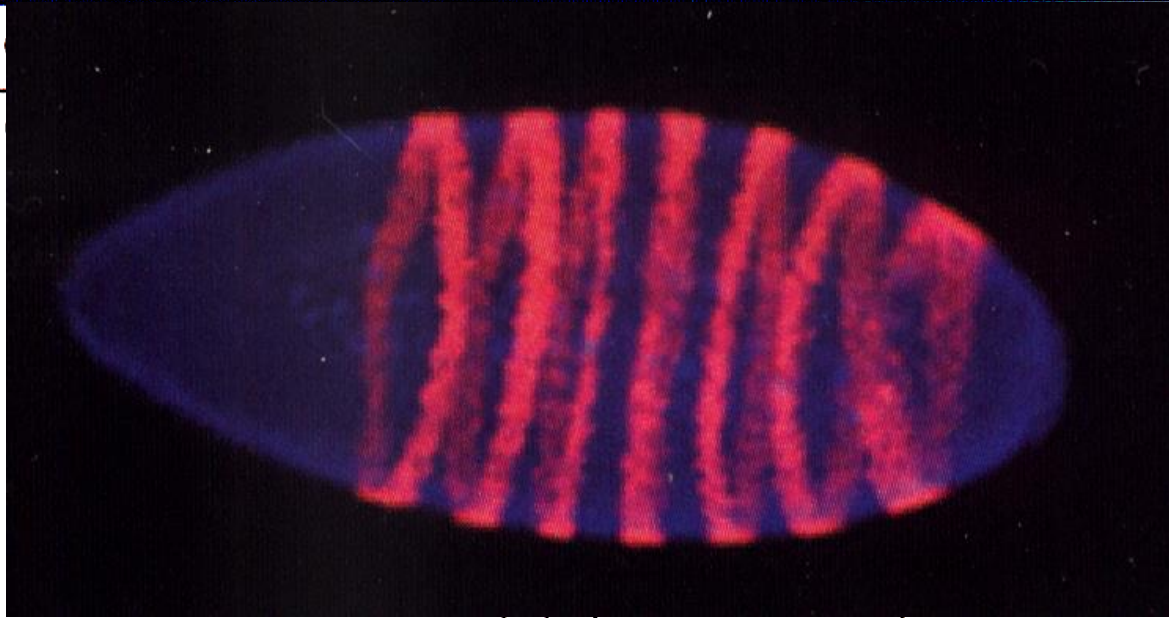


w stadium blastodermy uaktywniają się geny wyznaczające pozycję i organizację przyszłych segmentów ciała

Geny te kodują czynniki transkrypcyjne, które łączą się ze specyficznymi sekwencjami DNA w kontrolowanych przez siebie genach uruchamiają ich transkrypcję.

Geny kontrolujące rozwój zarodka wzdłuż osi przednio-tylnej występują w 5 grupach, tworzących hierarchiczny układ regulacyjny

Table 9.2 Major genes affecting segmentation pattern in *Drosophila*



Pair-rule genes
Primary

ems
orthodenticle (otd)
hairy (h)
even-skipped (eve)
runt (run)

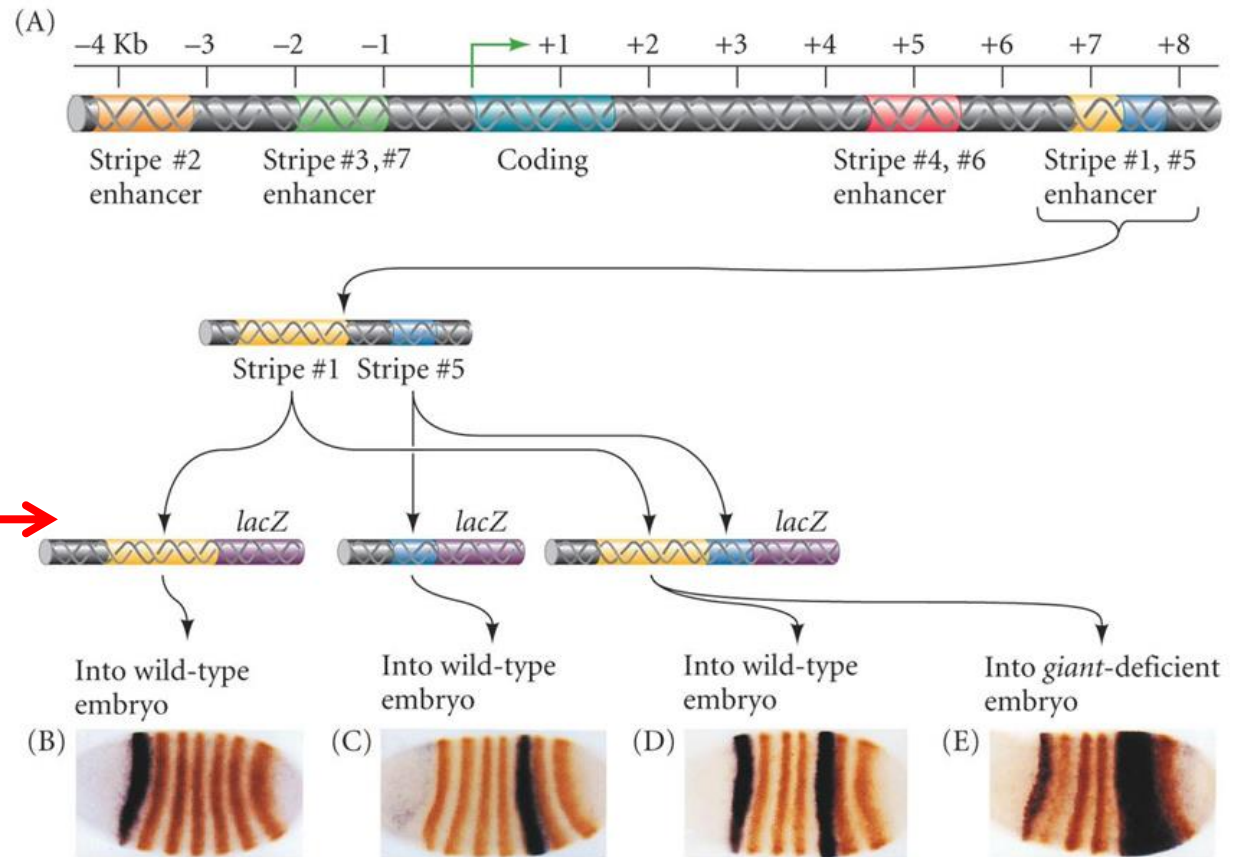
genes
ary

fushi tarazu (ftz)
odd-paired (opa)
odd-skipped (odd)
sloppy-paired (slp)
paired (prd)

genes

engrailed (en)
wingless (wg)
cubitus interruptus^D
(ci^D)
hedgehog (hh)
fused (fu)
armadillo (arm)
patched (ptc)
gooseberry (gsb)
pangolin (pan)

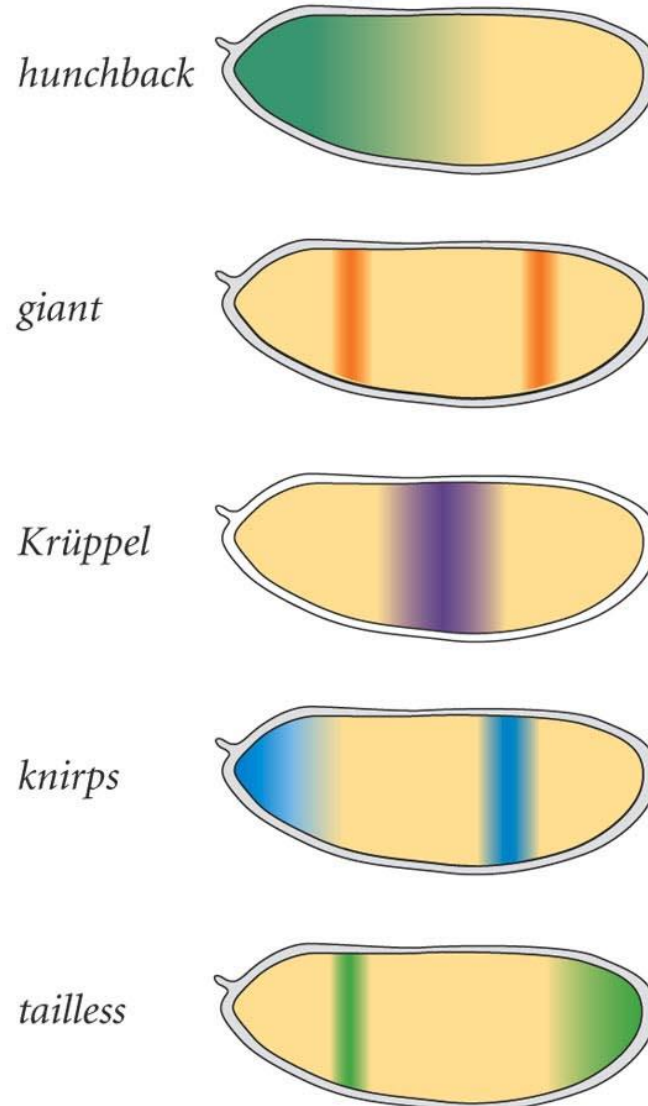
Enhancers dla genu *even-skipped* są aktywowane przez odpowiednie stężenie czynników transkrypcyjnych GAP rozłożonych gradientowo w osi przednio-tylnej



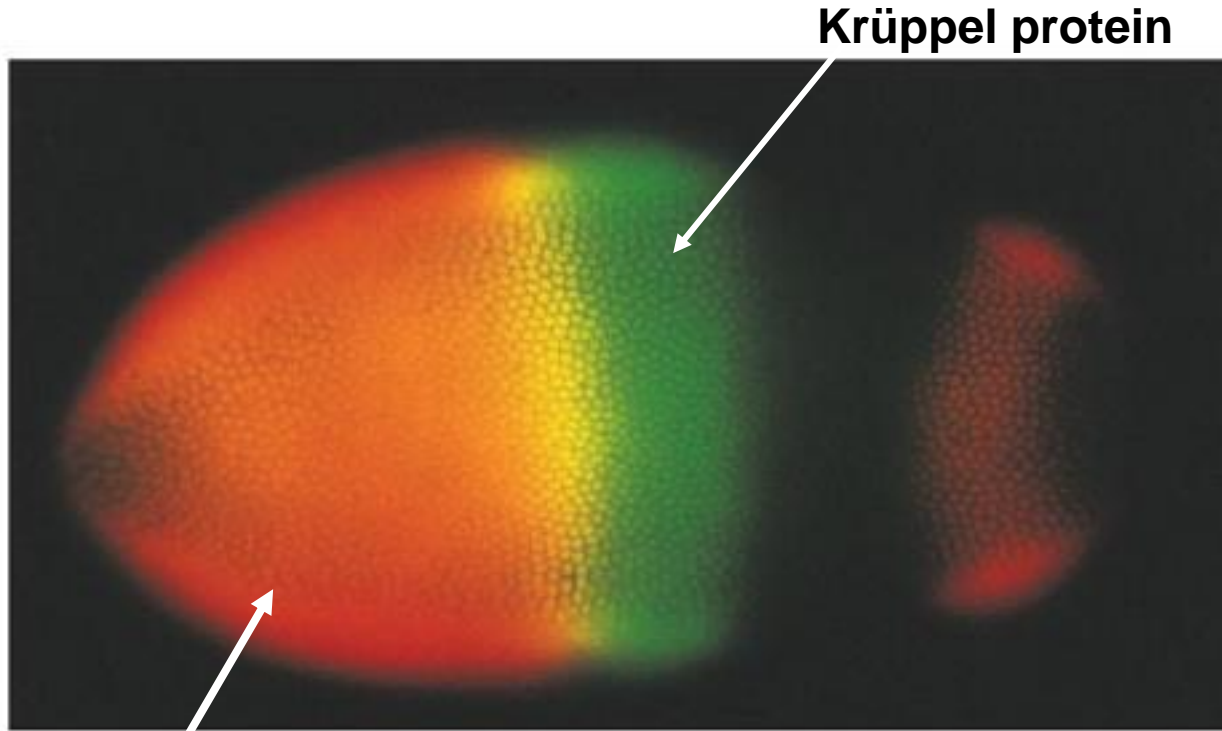
even-skipped
D. melanogaster

Ekspresja genow GAP w osi przednio-tylnej zarodka *Drosophila melanogaster*

(A) Expression of the gap genes



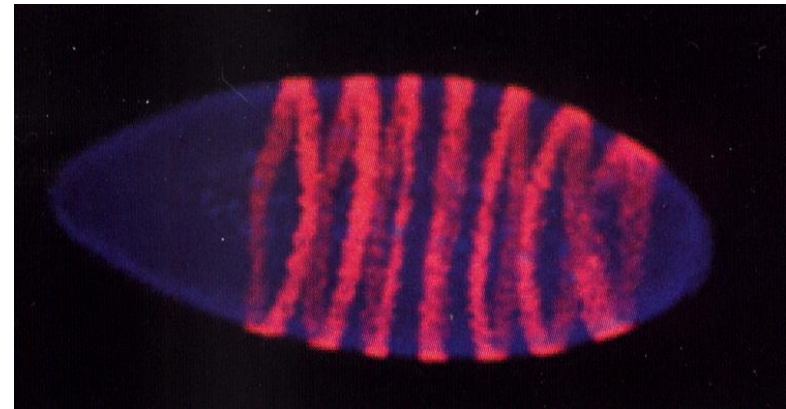
Ekspresja genów GAP w osi przednio-tylnej zarodka *Drosophila melanogaster*



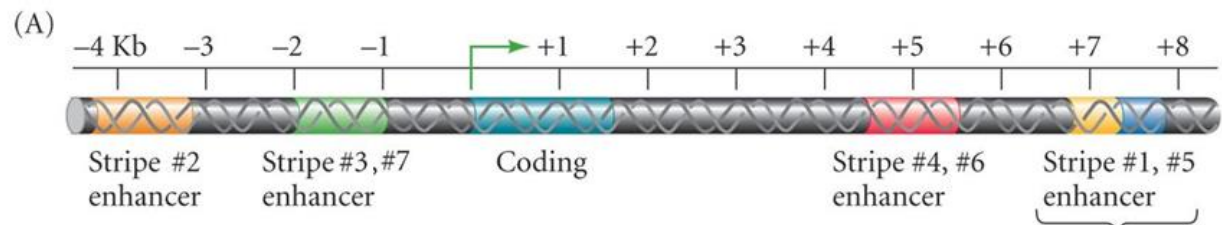
Hunchback protein

Krüppel protein

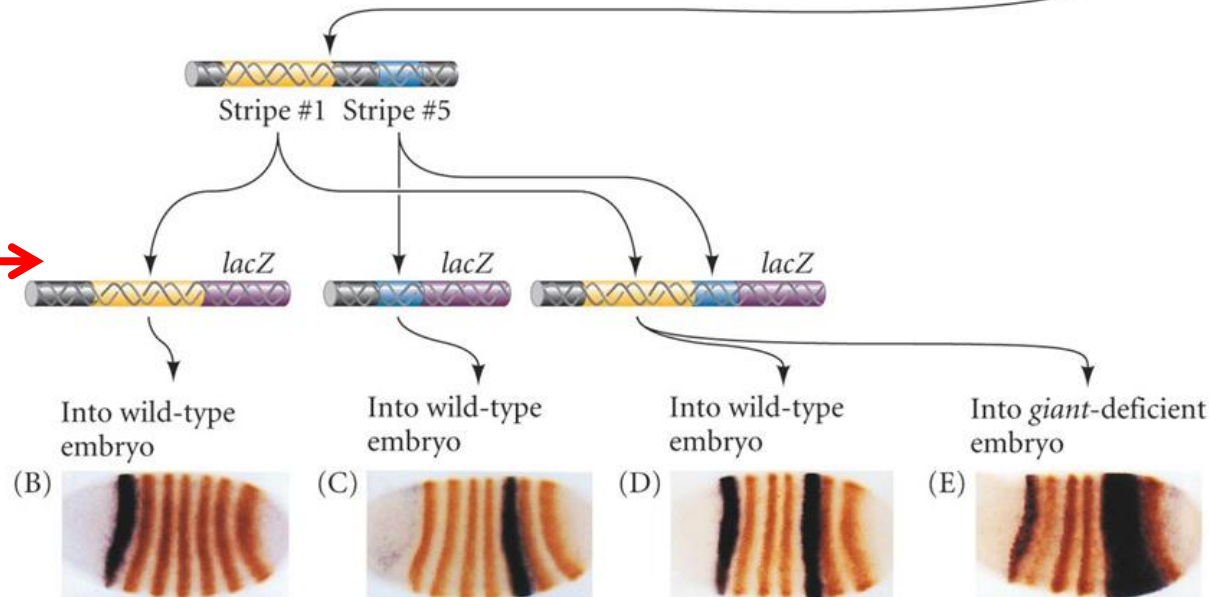
Dla każdego pasa ekspresji even-skipped istnieje odpowiedni enhancer aktywowany przez białka GAP



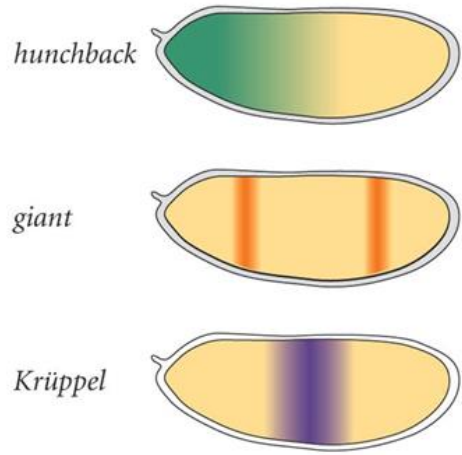
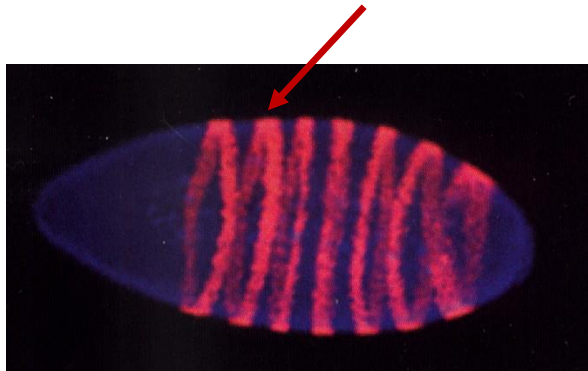
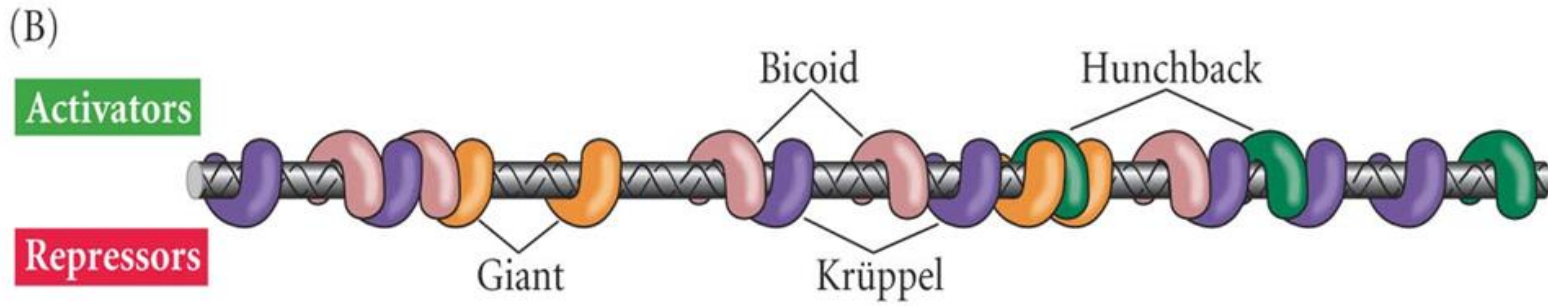
mutacje w danym enhancerze dają efekt tylko w jednym miejscu.



even-skipped
D. melanogaster



Model aktywacji i inhibicji enhancera dla prążka 2 genu *even-skipped*



Każdy enhancer w osi przednio-tylnej jest aktywowany i inhibowany przez inne stężenia czynników transkrypcyjnych w zależności od pozycji

Dwie ogólne zasady, według których zachodzi rozwój:

- modułowość

- parsymonia molekularna

Parsymonia, reguła parsymonii, metody parsymonii
(łac. *parsimonia*, od *parsus*, imiestów słowa *parcere* =
oszczędzać)

**koncepcja wskazująca najbardziej prosty, oszczędny i
ekonomiczny przebieg wydarzeń jako najbardziej
prawdopodobny.**



WIKIPEDIA
Wolna encyklopedia

Parsymonia molekularna – „mały zestaw narzędzi”

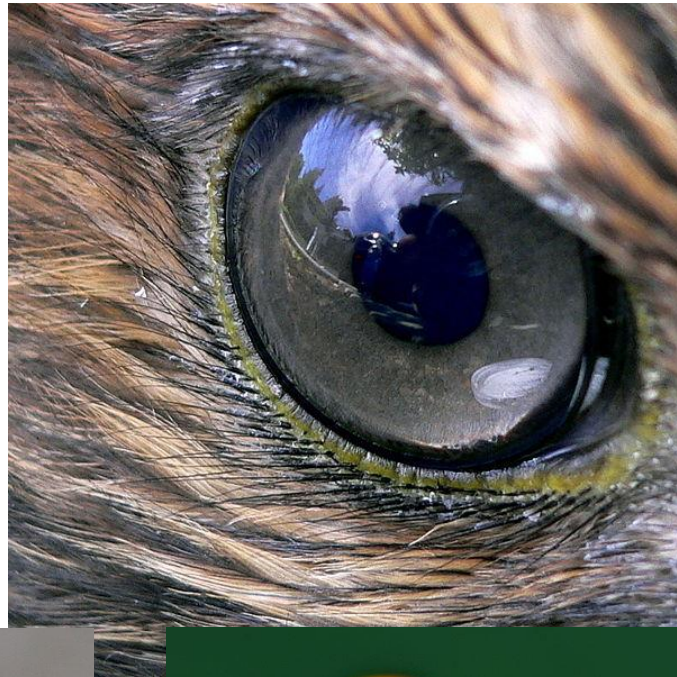
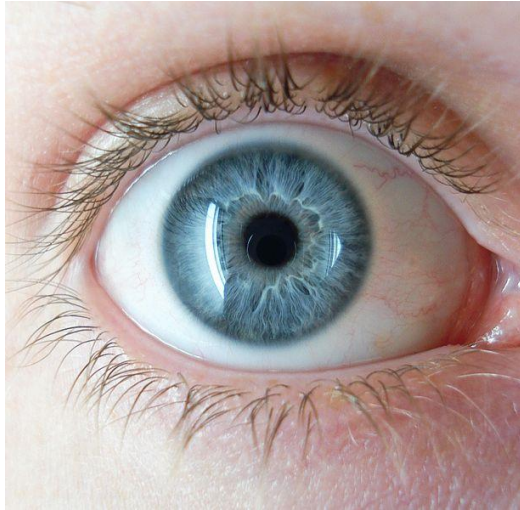
Przebieg rozwoju pomiędzy różnymi grupami systematycznymi różni się dramatycznie, jednakże na poziomie molekularnym wszystkie organizmy wykorzystują ten sam i względnie nieliczny zestaw czynników:

- czynniki transkrypcyjne,
 - miRNA
- czynniki parakrynowe,
 - białka adhezyjne,
- szlaki przekazywania sygnału

Występują u wszystkich zwierząt:

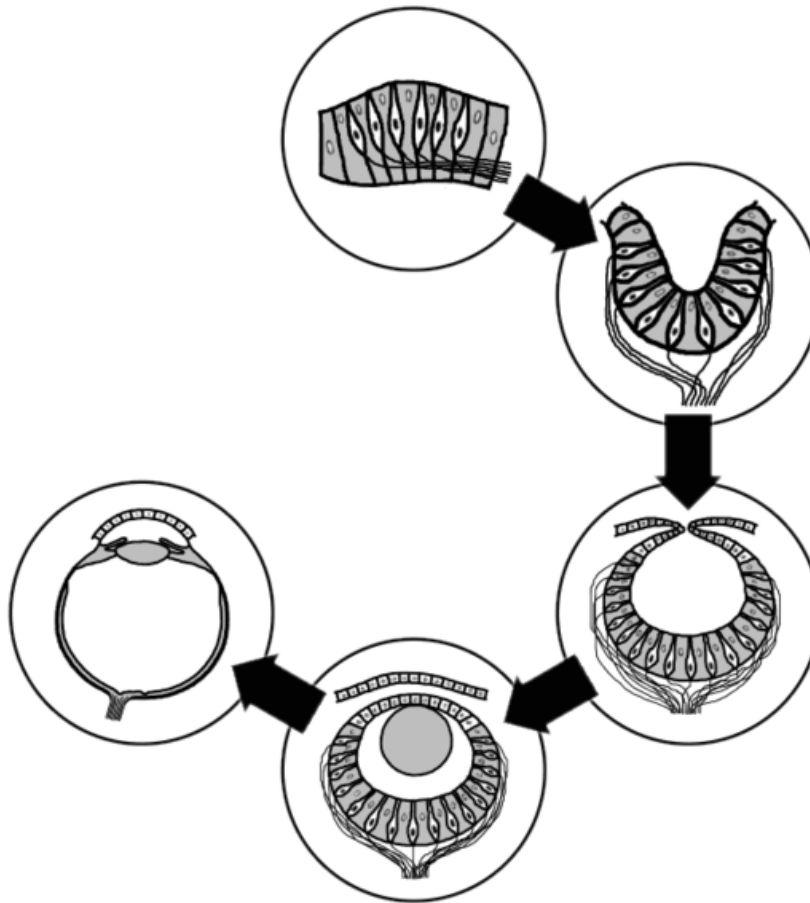
- czynniki transkrypcyjne - BMP (ustalanie osi grzbietowo-brzusznej),
 - Hox (ustalanie si przednio-tylnej)
 - Pax6 (regulacja rozwoju komórek światłoczułych)
- mikroRNA - 124 – w układzie nerwowym
- mikroRNA - 12 – w jelicie

Oczy jako narządy homologiczne – rola czynnika Pax6



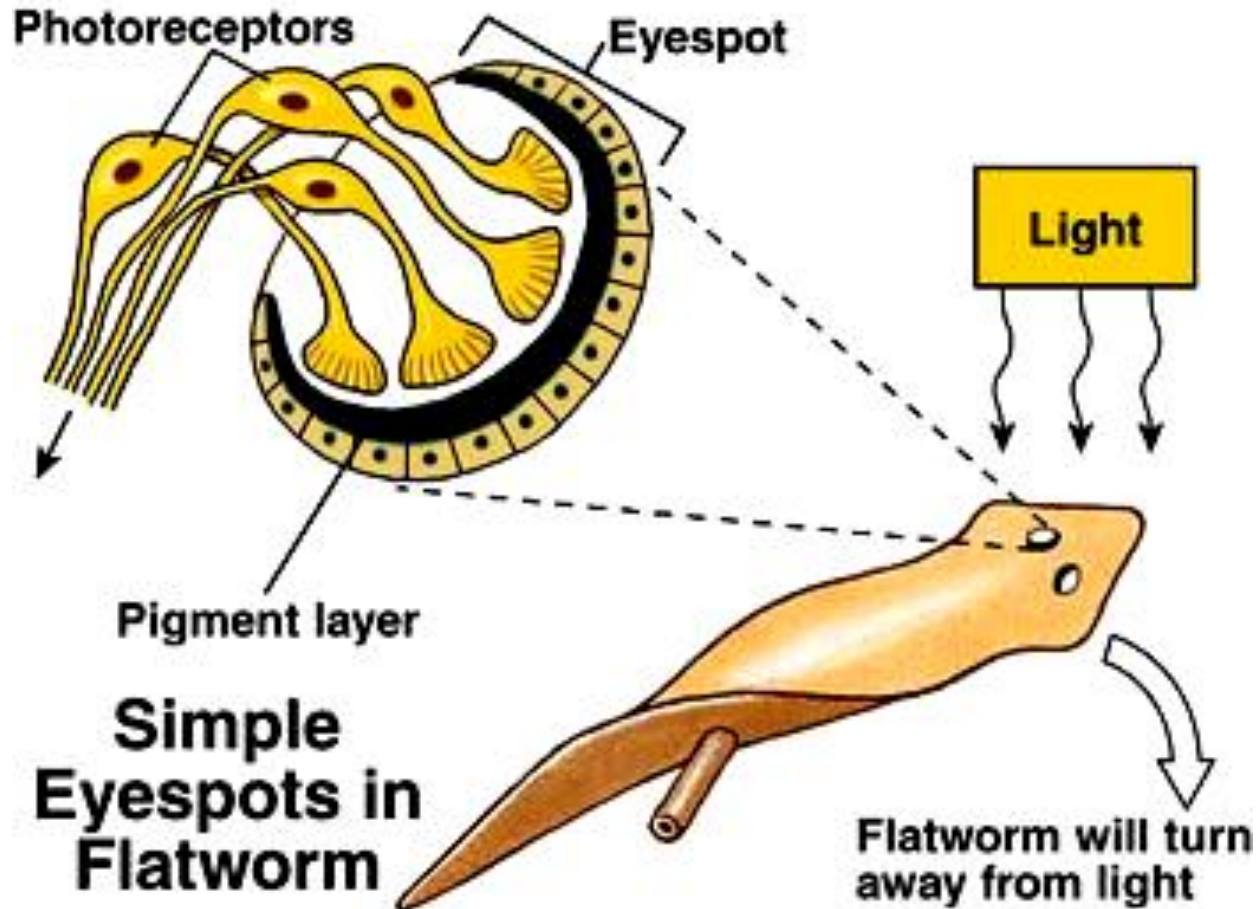
Ewolucja oka:

- komórki światłoczułe → odbiór sygnału świetlnego
- pigment → kierunek padania światła
- soczewka → widzenie obrazu

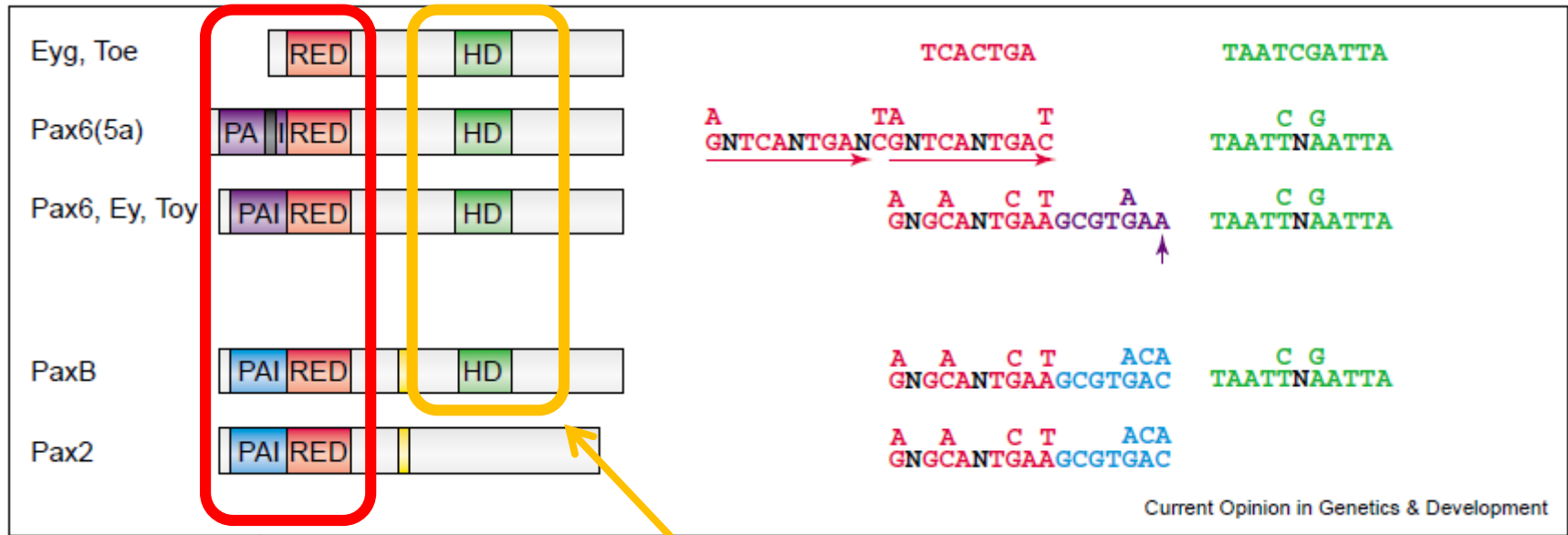


Posiadanie komórek światłoczułych → odbiór sygnału świetlnego
Powstanie komórek pigmentowych → kierunek padania światła
= (lokalizacja drapieżnika lub ofiary)

cecha korzystna, utrwalana ewolucyjnie



Czynnik transkrypcyjny Pax6 – rola w powstawaniu oka



Current Opinion in Genetics & Development

regulacja syntezy
ciemnego pigmentu

regulacja syntezy białek
światłoczułych - opsyn

Current Opinion in Genetics & Development 2005, 15:430-438



Rola genu Pax6 w ewolucji oka

Istotne ewolucyjnie:
2 domeny w jednym czynniku transkrypcyjnym, regulujące powstanie 2 podstawowych komórek oka – fotoreceptora i k. pigmentowej

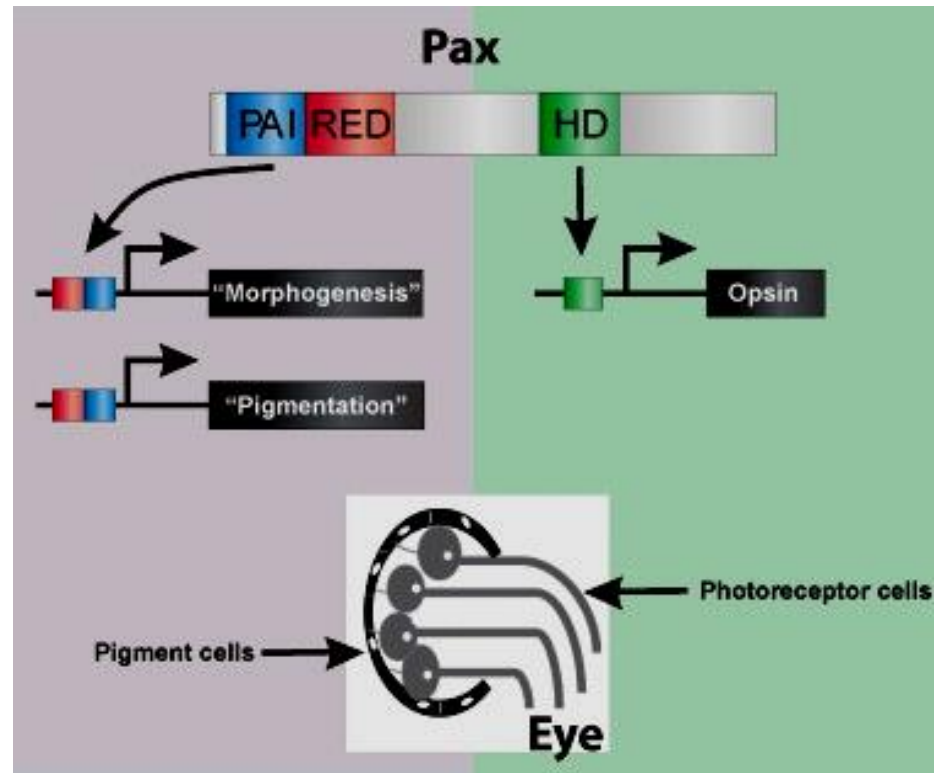
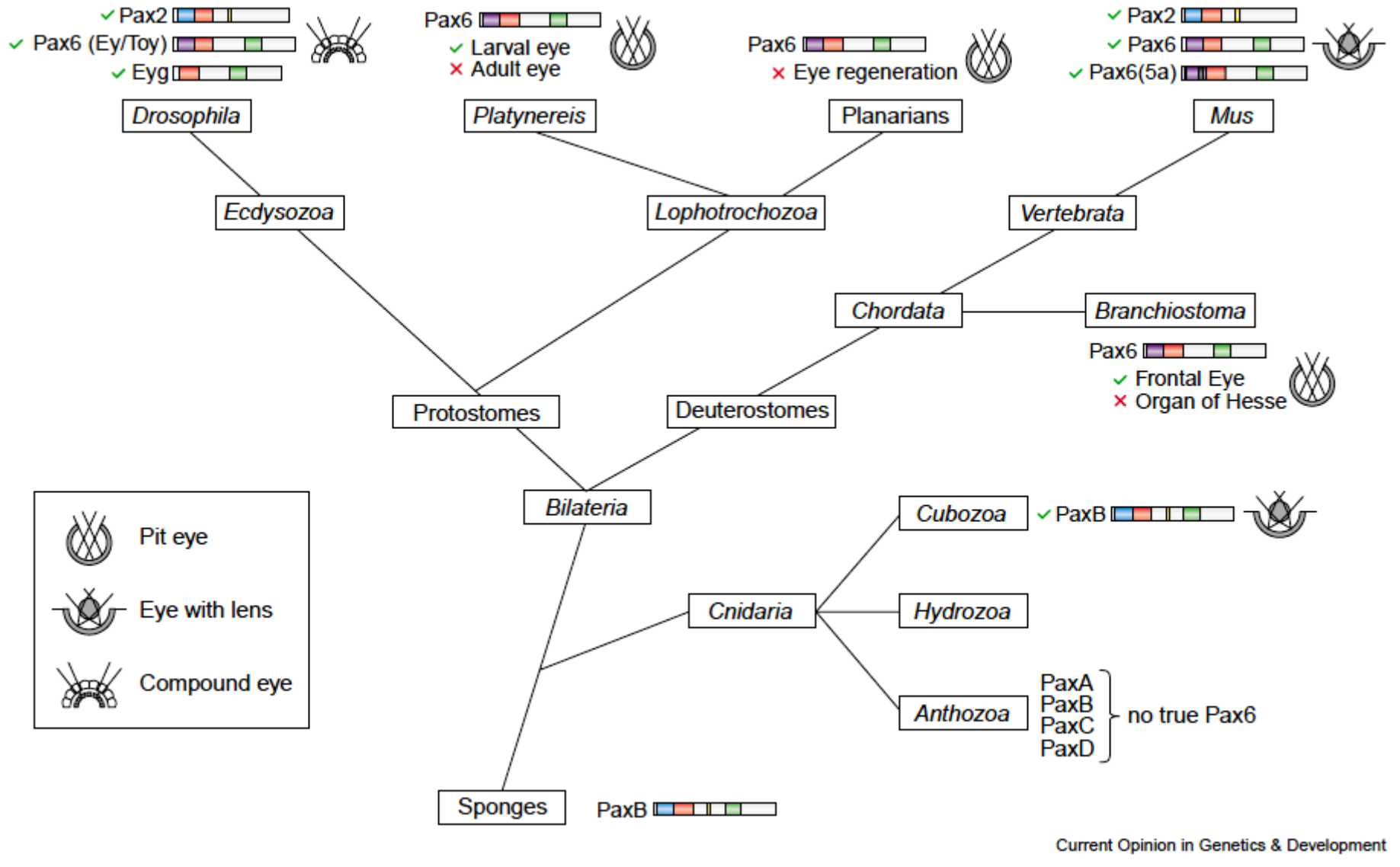
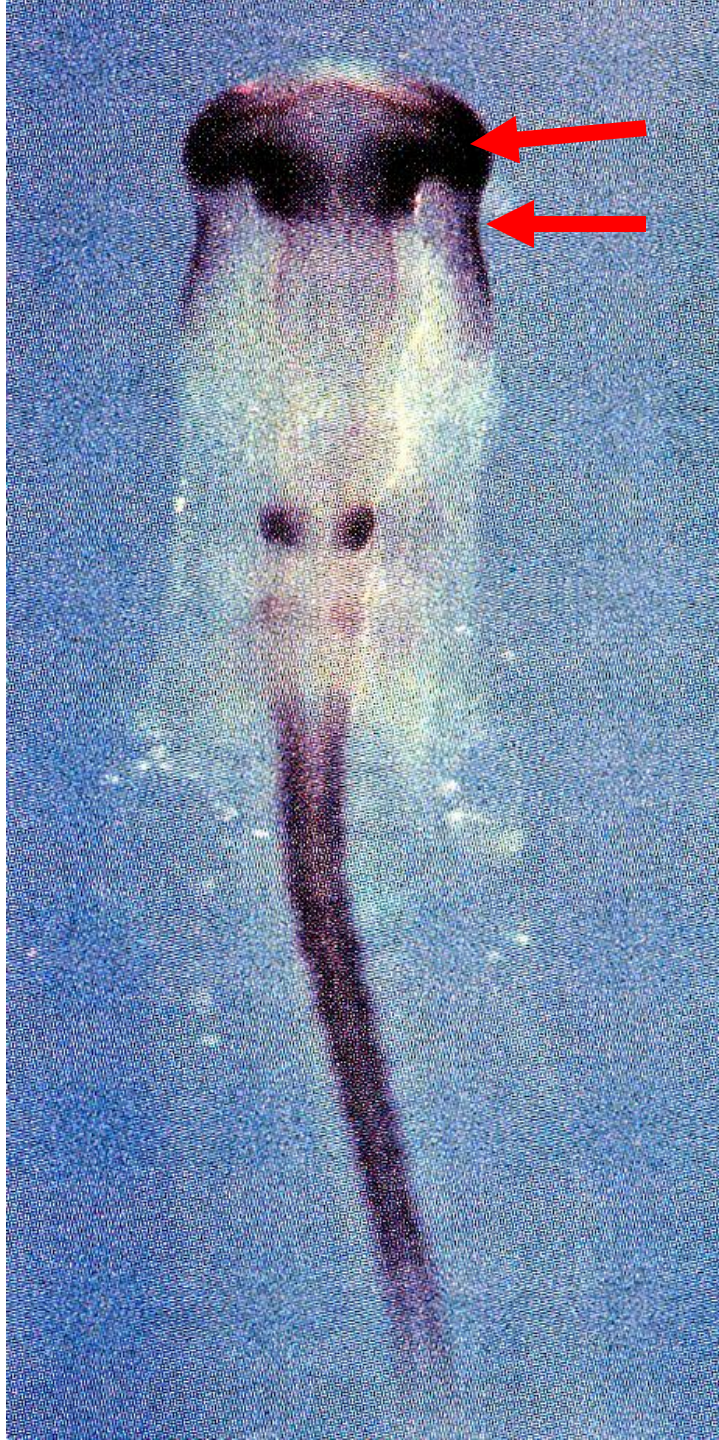
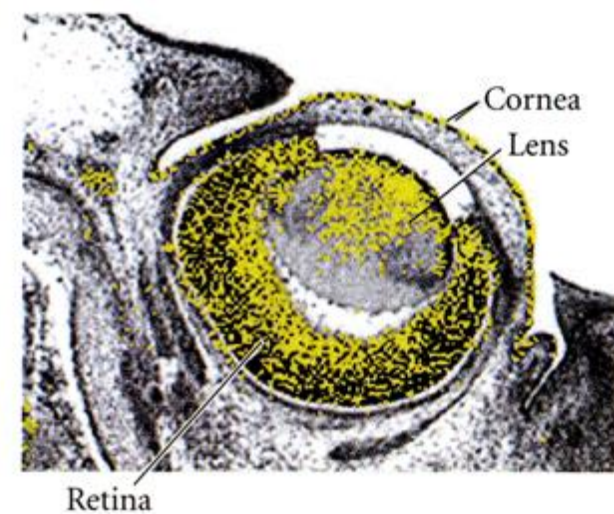
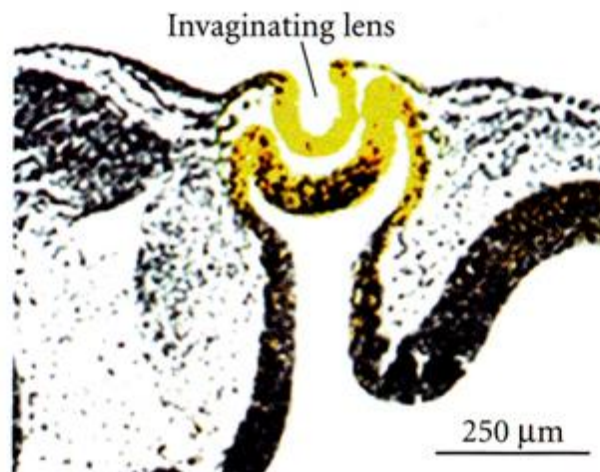
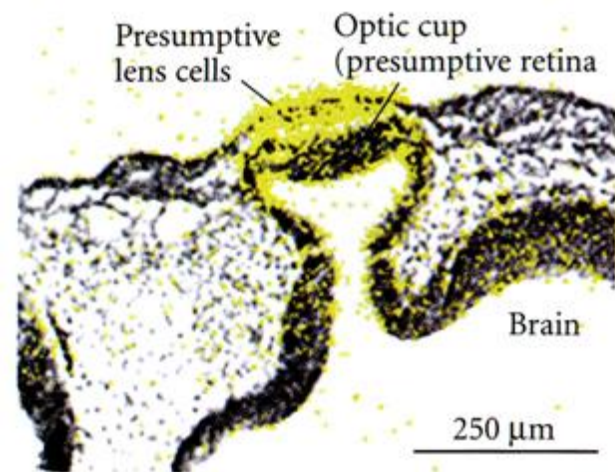


Fig. 3 Bipartite model of eye evolution. Bipartite nature of Pax transcription factor consisting of PD and HD DNA-binding domains is mirrored by the bipartite character of an eye assembled from a photoreceptor cell and a pigment cell.



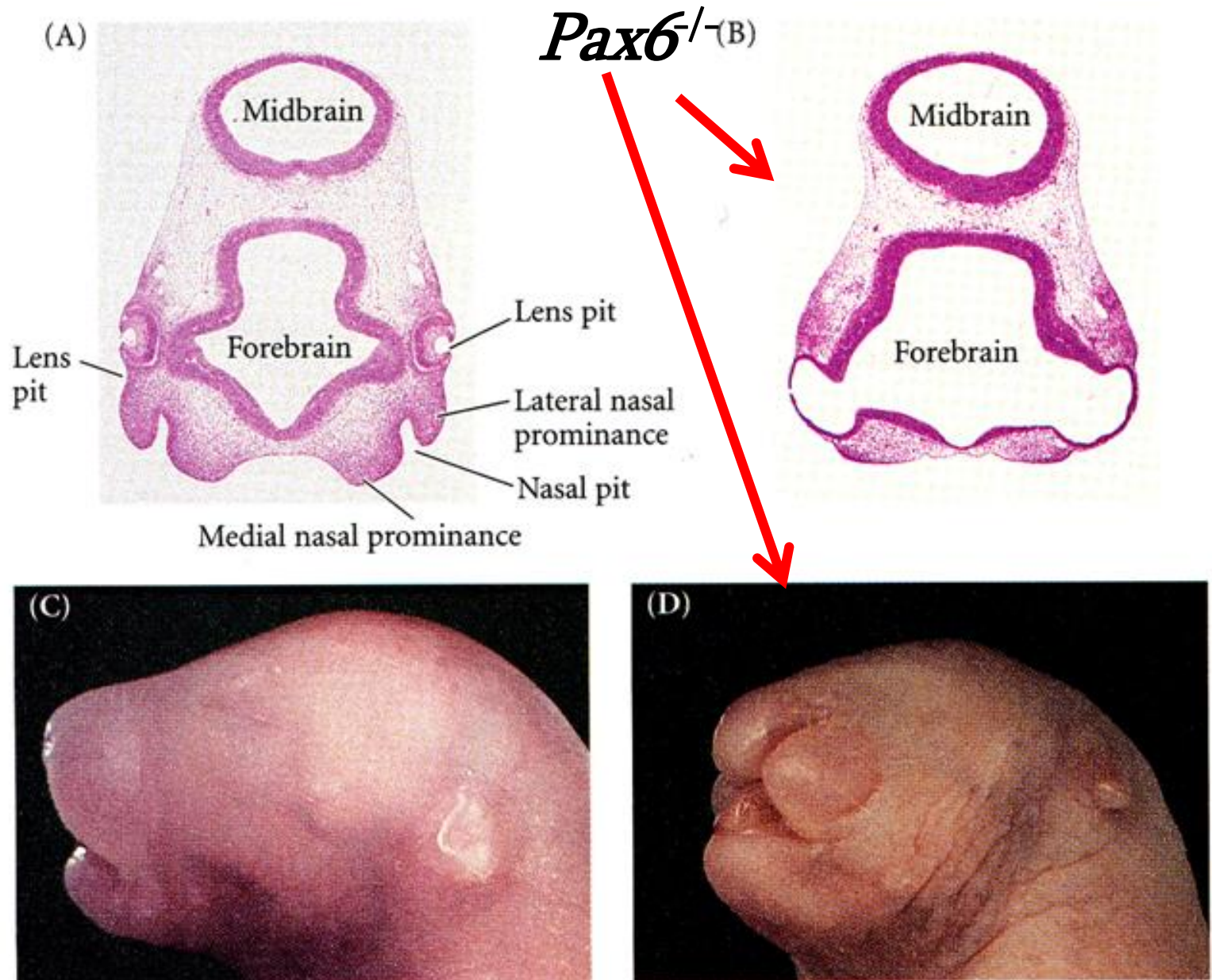


**Ekspresja genu *Pax6*
we wczesnym zarodku
kury**


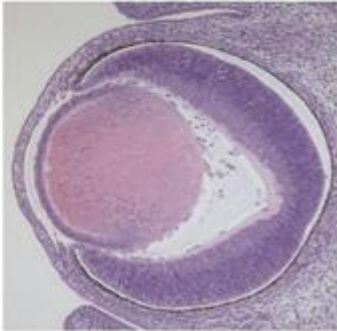
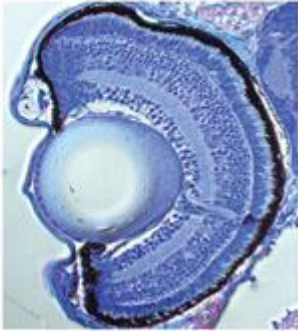

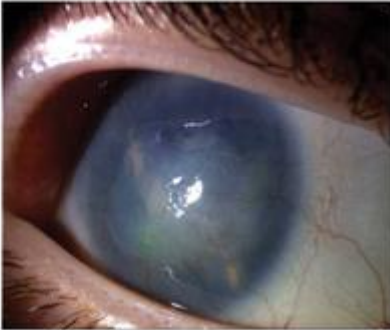
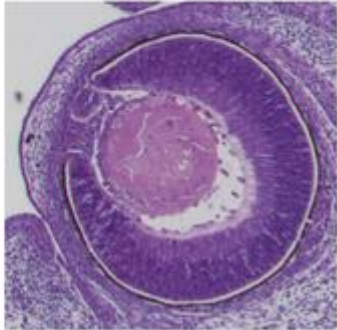
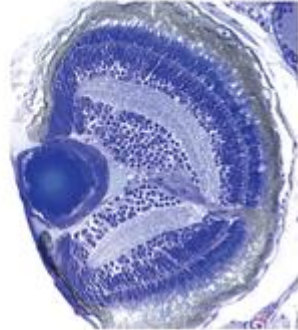
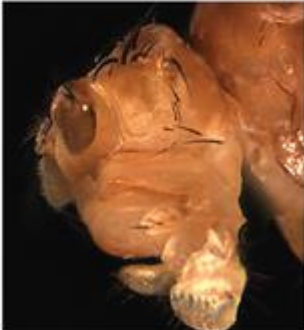


Ekspresja Pax6 w rozwoju oka myszy

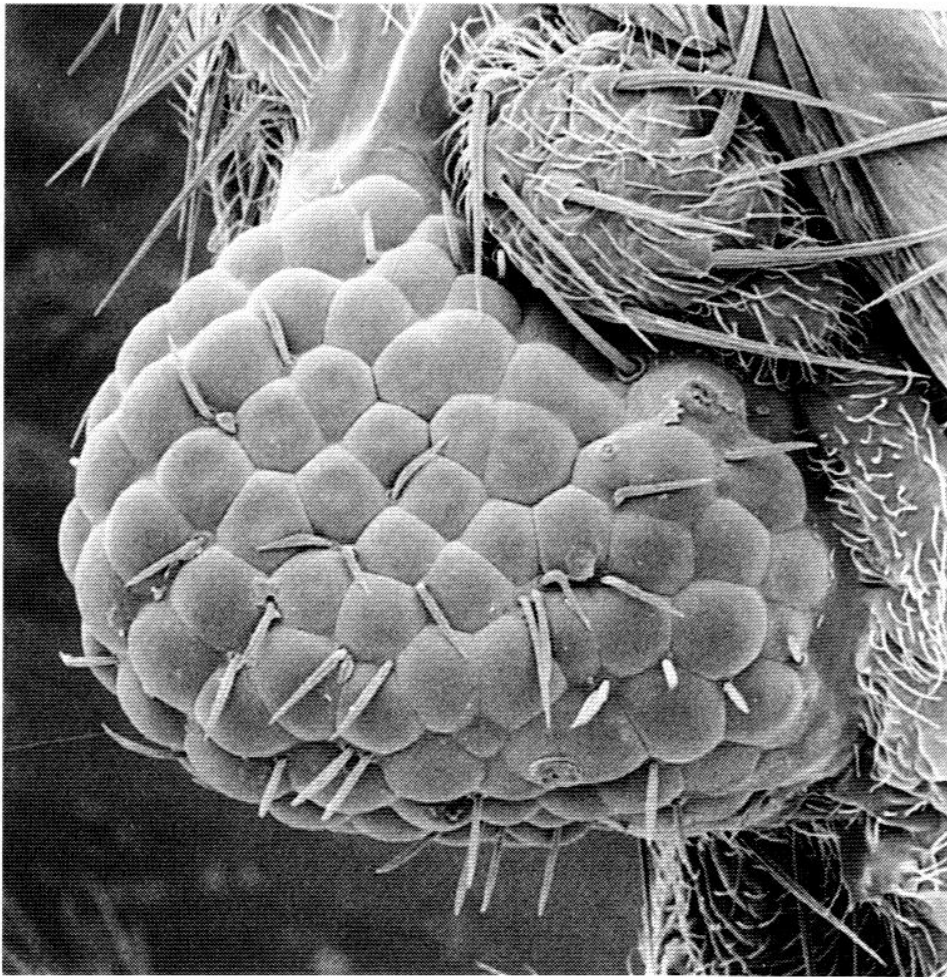
Konsekwencje mutacji w genie Pax6 u ssaków



Konsekwencje mutacji w genie Pax6 u różnych zwierząt

	Human	Mouse	Zebrafish	<i>Drosophila</i>
WT				
mut				
	<i>PAX6</i> ^{+/-}	<i>Pax6</i> ^{+/-}	<i>pax6b</i> ^{+/-}	<i>ey</i> ^{+/-}
EQs	cornea opaque iris absent retina degenerate lens opaque aqueous humor of eyeball increased pressure	eye decreased size lens fused_to cornea iris morphology anterior chamber absent	eye decreased size lens decreased size retina malformed	eye absent

Od parzydełkowców do naczelnych!



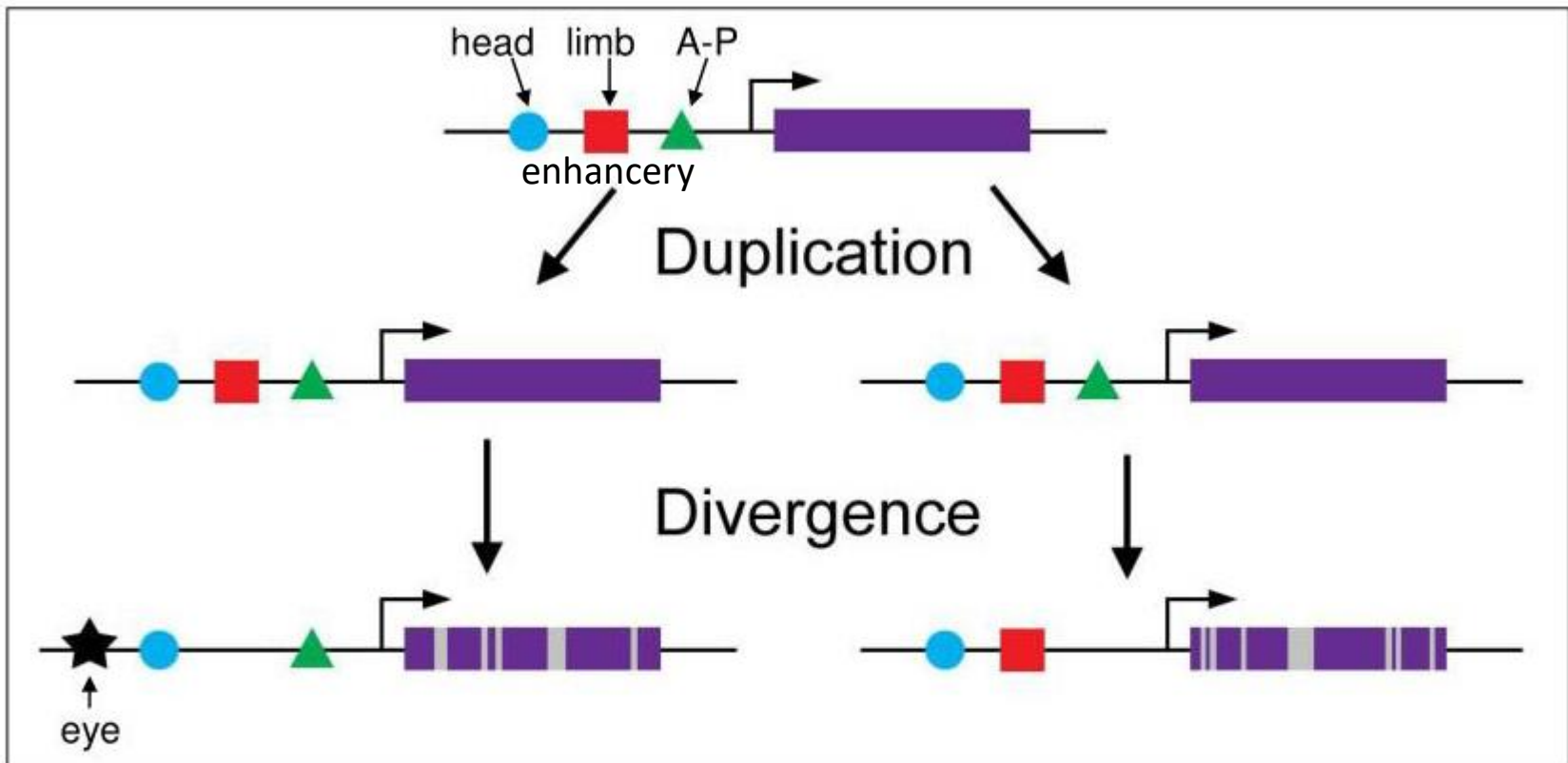
**Ekspresja mysiego cDNA dla
Pax6 w odnożu *Drosophili* →
powstanie oka owadziego!**

FIGURE 19.2 The *Pax6* gene for eye development is an example of a gene ancestral to both protostomes and deuterostomes. The micrograph shows ommatidia emerging in the leg of a fruit fly (a protostome) in which mouse (deuterostome) *Pax6* cDNA was expressed in the leg disc. (From Halder et al. 1995, courtesy of W. J. Gehring and G. Halder.)

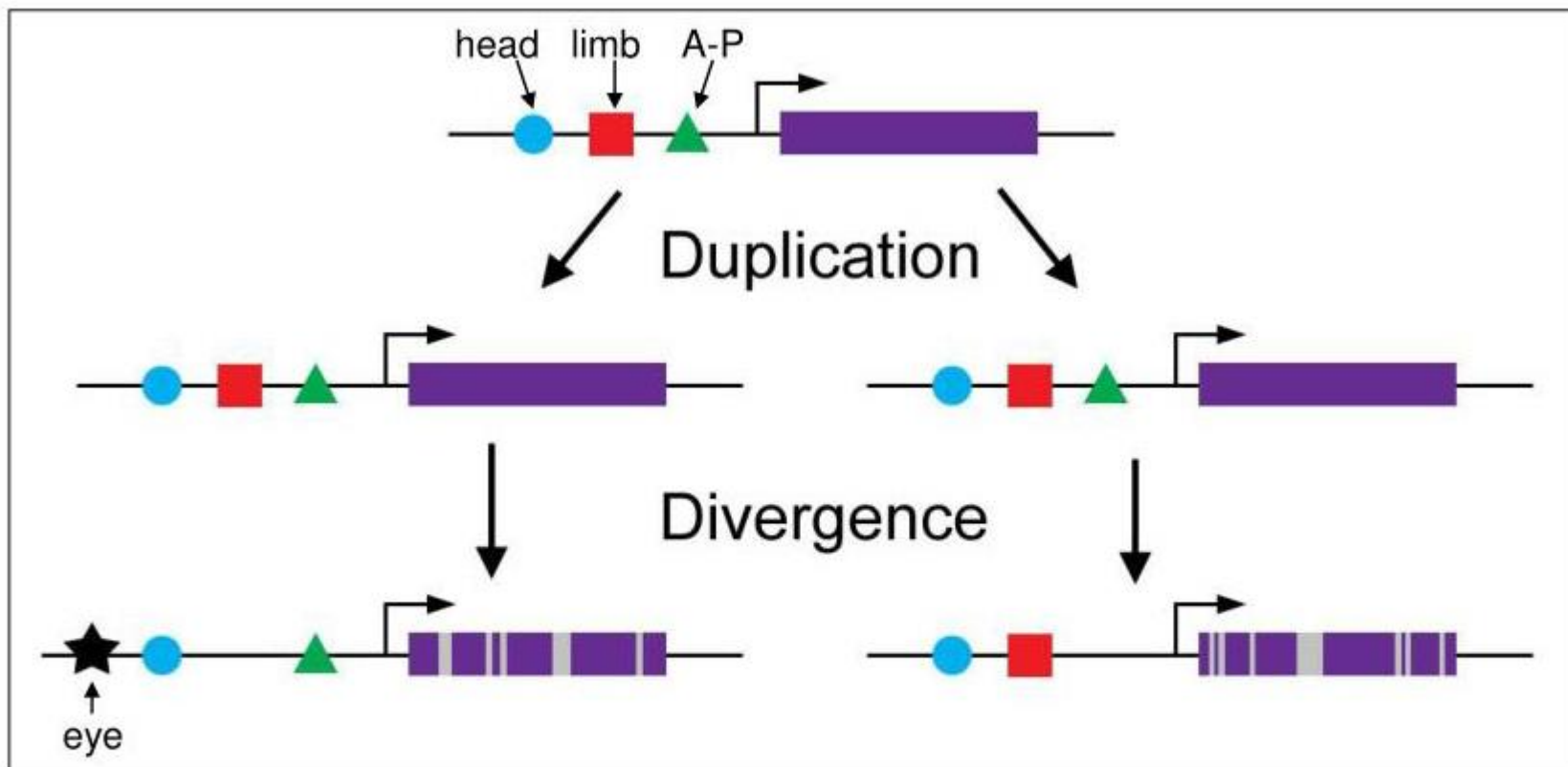
Duplikacja i dywergencja genów

Rodziny genów

Duplikacja i dywergencja jest przyczyną powstania rodzin genów homologicznych (pochodzących od wspólnego przodka). Uważa się, że jest to fundamentalne zjawisko ewolucyjne. Geny takie nazywa się paralogicznymi .



Istotną konsekwencją zduplikowania genu jest możliwość zróżnicowania jego ekspresji, gdyż oryginalna kopia zachowuje swoją funkcję, a kopia zwolniona jest spod presji selekcyjnej i może odejść od początkowego wzoru ekspresji - neofunkcjonalizacja.



Geny homeotyczne

Hom C/Hox



Jako przykład duplikacji i dywergencji genów

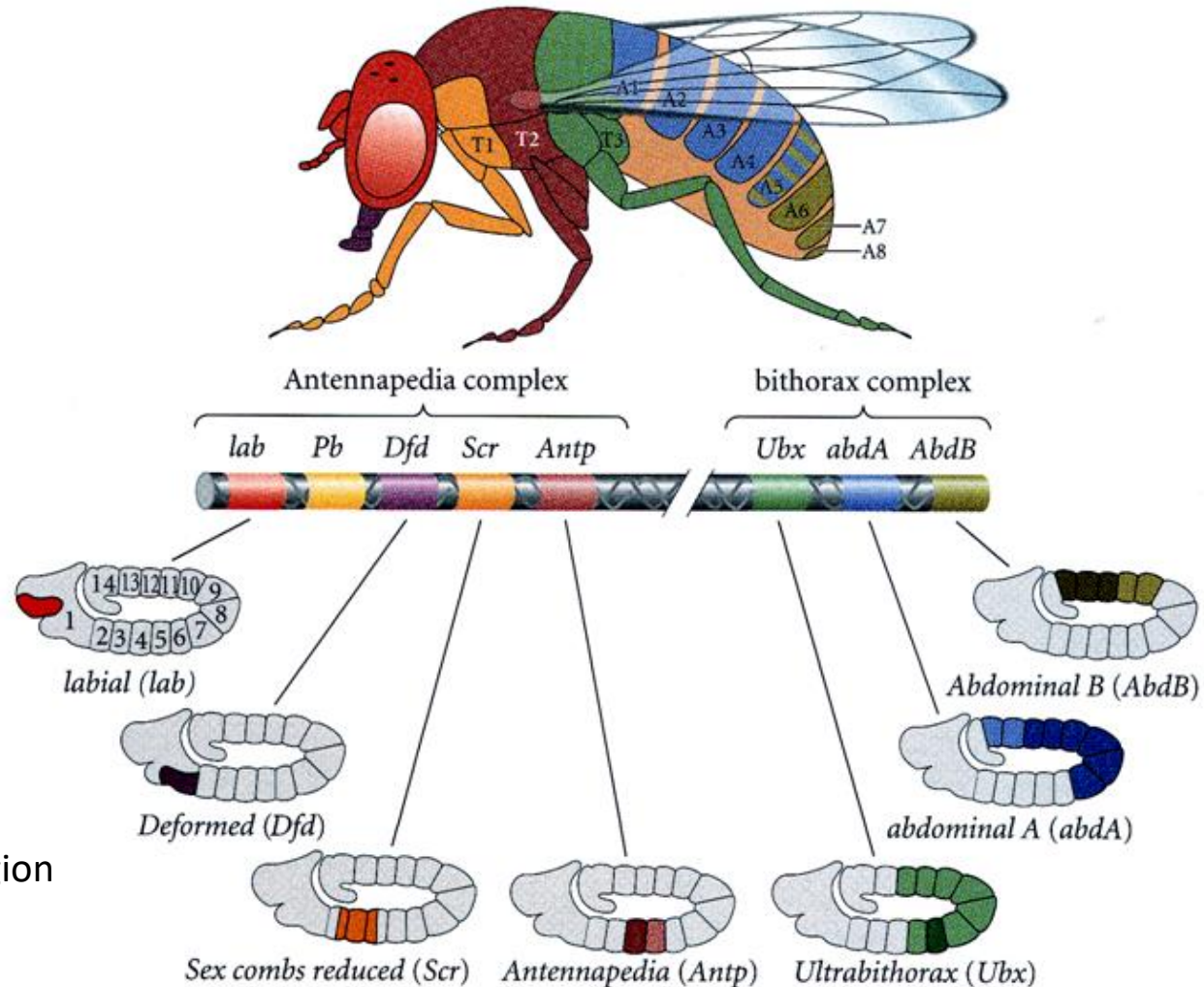
Geny Homeotyczne (Hom-C) u *Drosophila melanogaster*

- decydują o prawidłowym typie zróżnicowania każdego segmentu zgodnie z jego pozycją wzdłuż osi przednio-tylnej

- geny homeotyczne występują w trzecim chromosomie w dwóch kompleksach

- **Antennapedia (ANT-C)** wyznacza różnice między segmentem głowowym a trzema segmentami tułowia
- **bithorax (BX-C)** różnice między segmentami tułowia a odwłoka

- zawierają homeobox – 180 pz region kodujący domenę białka tzw. homeodomenę odpowiedzialną za wiązanie z DNA



Mutanty homeotyczne = duże zmiany fenotypowe

- błędna informacja pozycyjna powodująca, że jeden segment jest zastąpiony przez inny

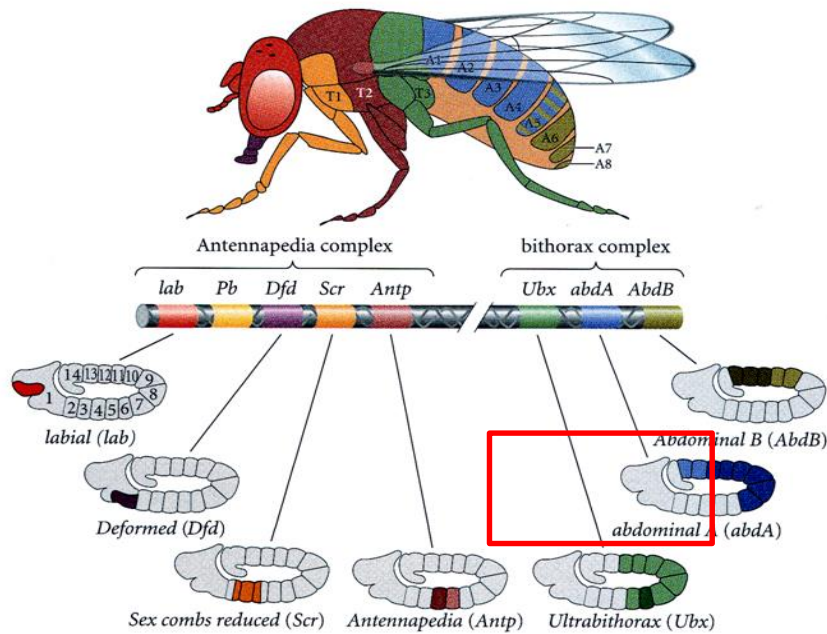
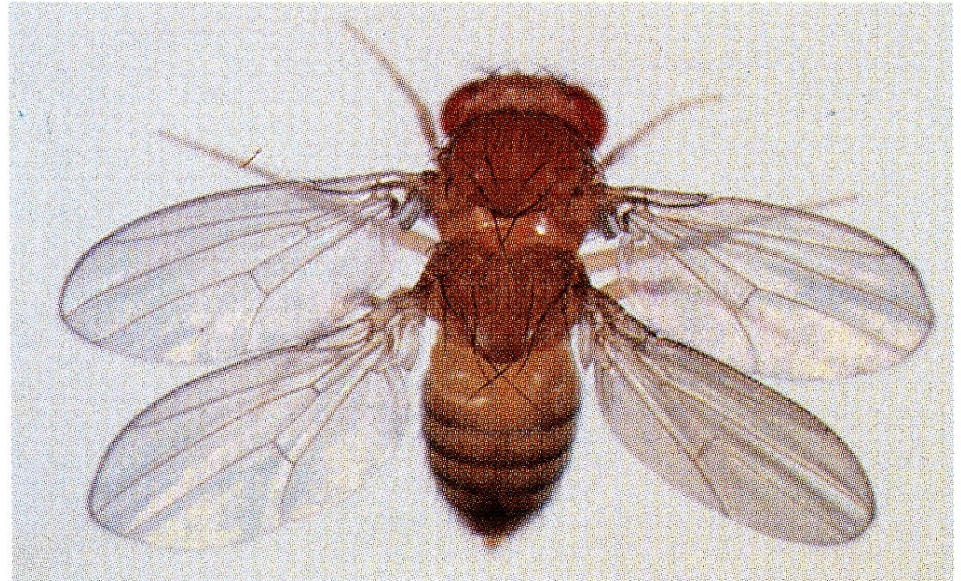
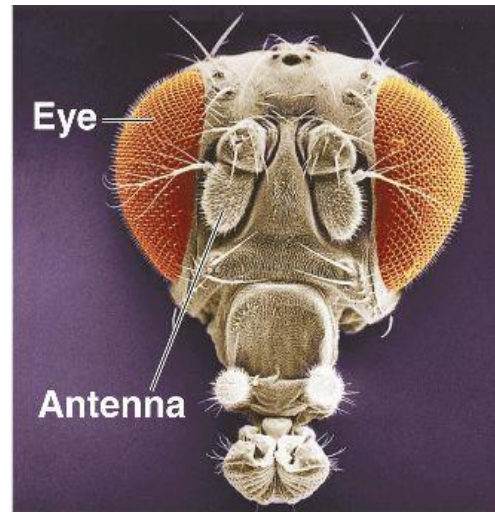
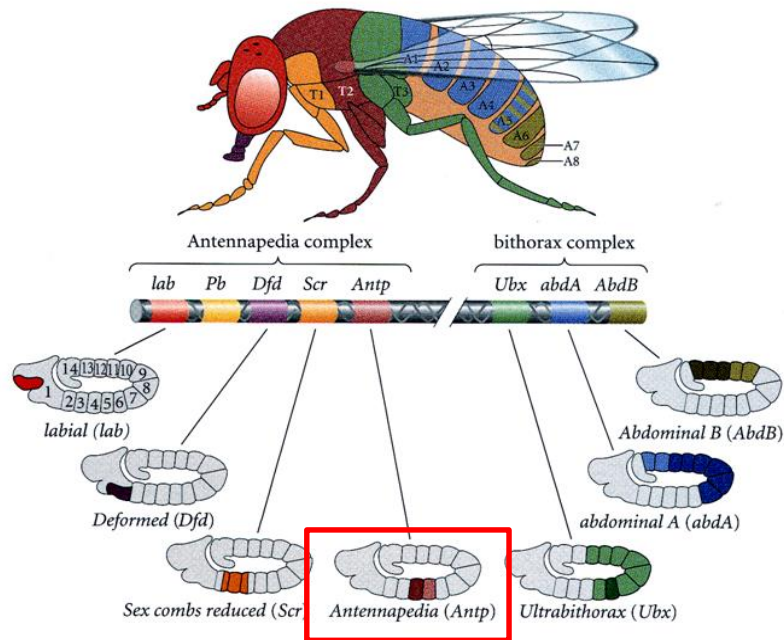


Figure 9.28

This four-winged fruit fly was constructed by putting together three mutations in *cis* regulators of the *ultrabithorax* gene. These mutations effectively transform the third thoracic segment into another second thoracic segment (i.e., halteres into wings). (Photograph courtesy of E. B. Lewis.)



Mutanty homeotyczne = duże zmiany fenotypowe



Wild type



Mutant

ekspresja
Antennapedia
w głowie

Geny homeotyczne Hom C/Hox:

- Kontrolują specyfikację regionalną wzdłuż osi przód-tył zarodka
- Kodowane przez nie białka są czynnikami transkrypcyjnymi, zawierającymi homeodomenę
- Mutacje w ich obrębie prowadzą do zmian homeotycznych
- Zachodzą zjawiska kolinearności i dominacji tylnej
 - kolinearność – kolejność ekspresji zgodna z ułożeniem na chromosomie
 - dominacja tylna - ekspresja danego genu homeotycznego jest ujemnie regulowana przez geny ulegające ekspresji w tylnym obszarze zarodka

Mutanty homeotyczne = duże zmiany fenotypowe

- błędna informacja pozycyjna powodująca, że jeden segment jest zastąpiony przez inny

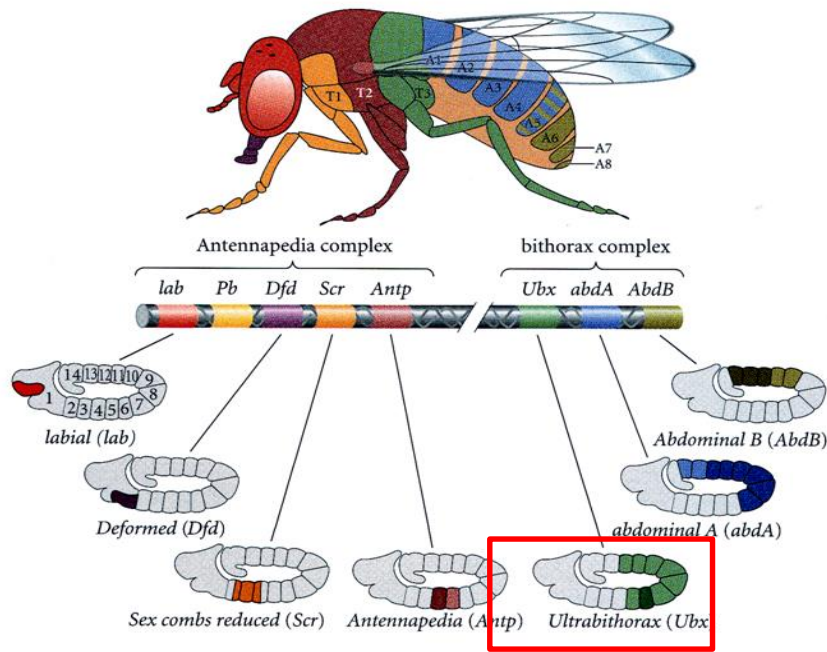
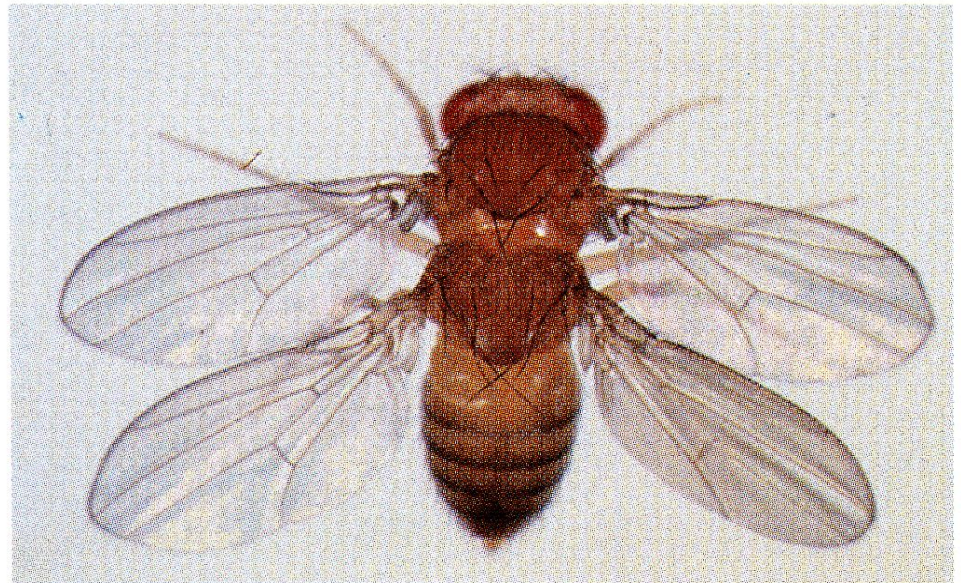


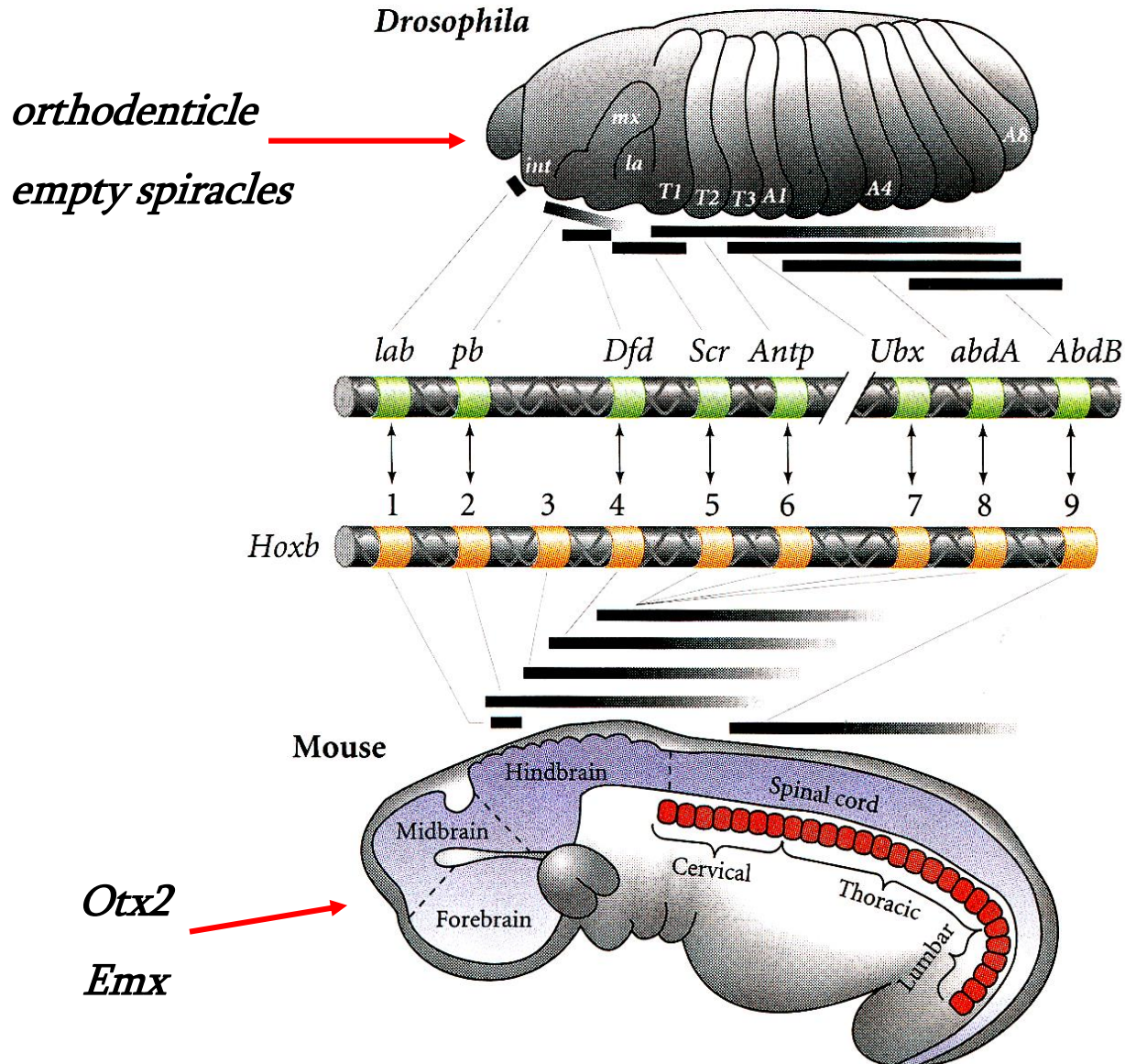
Figure 9.28

This four-winged fruit fly was constructed by putting together three mutations in *cis* regulators of the *ultrabithorax* gene. These mutations effectively transform the third thoracic segment into another second thoracic segment (i.e., halteres into wings). (Photograph courtesy of E. B. Lewis.)



Homologi genów Hom-C u myszy - Geny Hox

(B)



ortologi – geny homologiczne pomiędzy różnymi gatunkami

Homologi genów Hom-C u myszy - Geny Hox

(A)

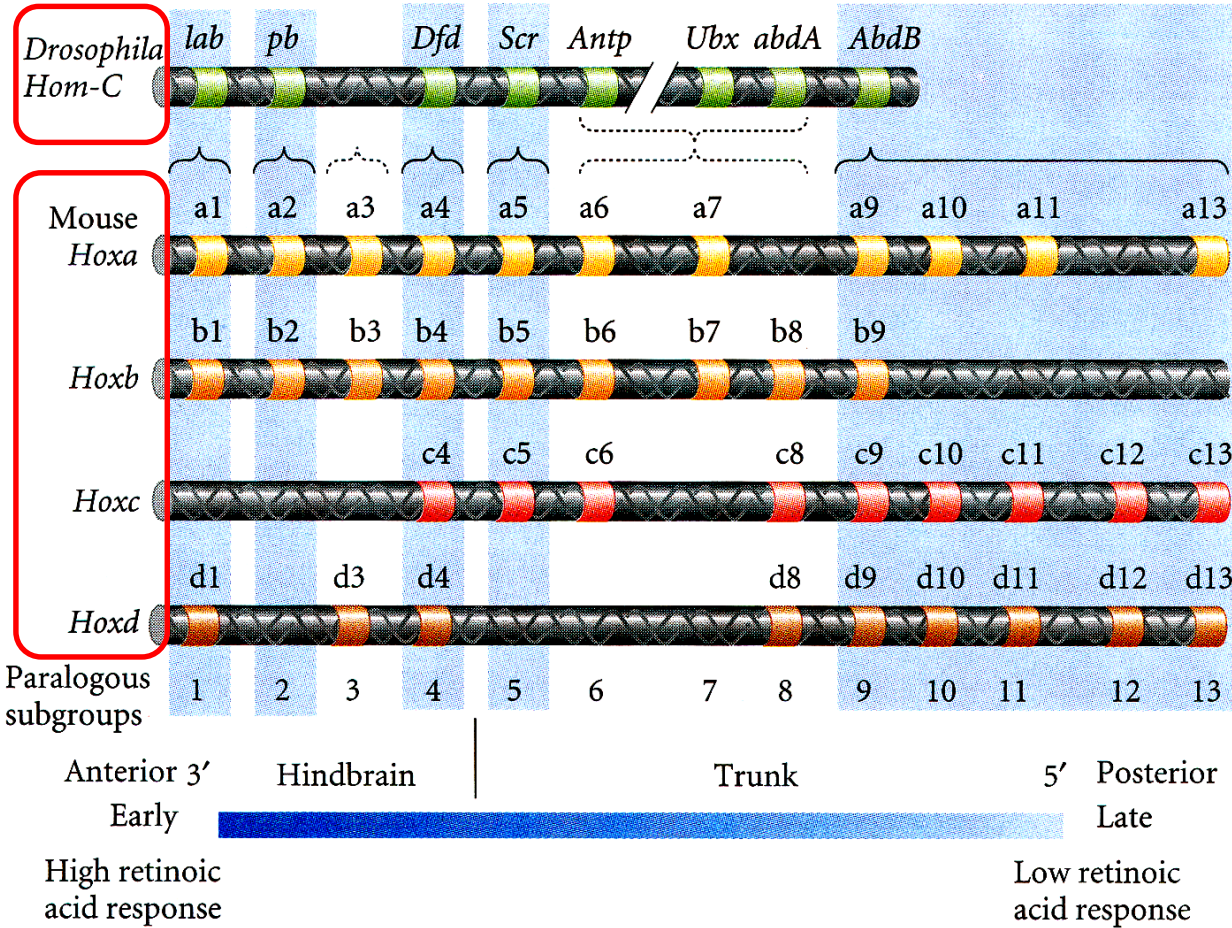
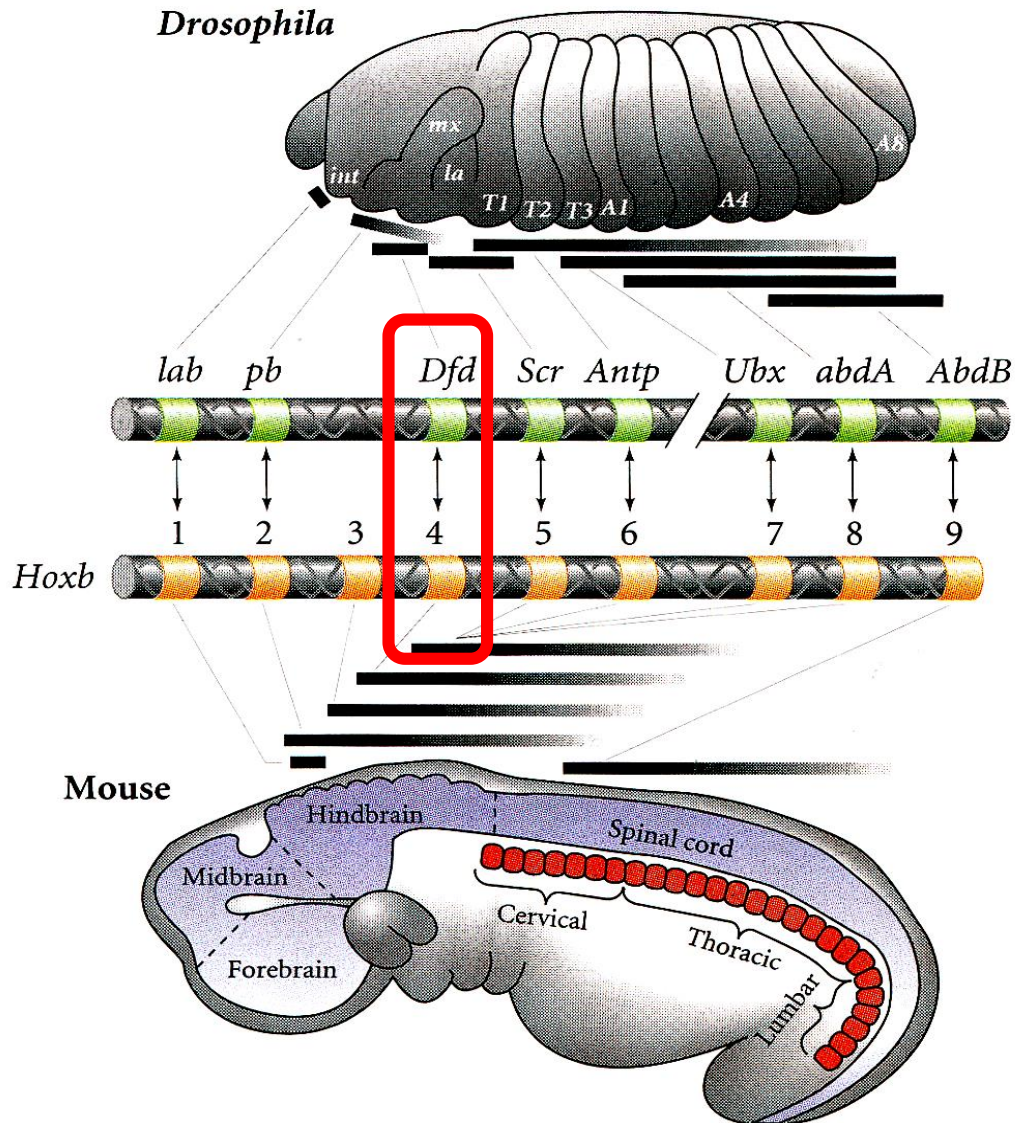


Figure 11.36

Evolutionary conservation of homeotic gene organization and transcriptional expression in fruit flies and mice. (A) Similarity between the *Hom-C* cluster on *Drosophila* chromosome 3 and the four *Hox* gene clusters in the mouse genome. The shaded regions show particularly strong structural similarities between species, and one can see that the order of the genes on the chromosomes has been conserved. Those genes at the 5' end (since all mouse *Hox* genes are transcribed in the same direction) are those that are expressed more posteriorly, are expressed later, and can be induced only by high doses of retinoic acid. Genes having similar structures, the same relative positions on each of the four chromosomes, and similar expression patterns belong to the same paralogous group. (B) Comparison of the transcription patterns of the *Hom-C* and *Hoxb* genes of *Drosophila* (at 10 hours) and mice (at 12 days), respectively. The homologous human genes are called (capitalized) HOX genes. (A after Krumlauf 1993; B after McGinnis and Krumlauf 1992.)

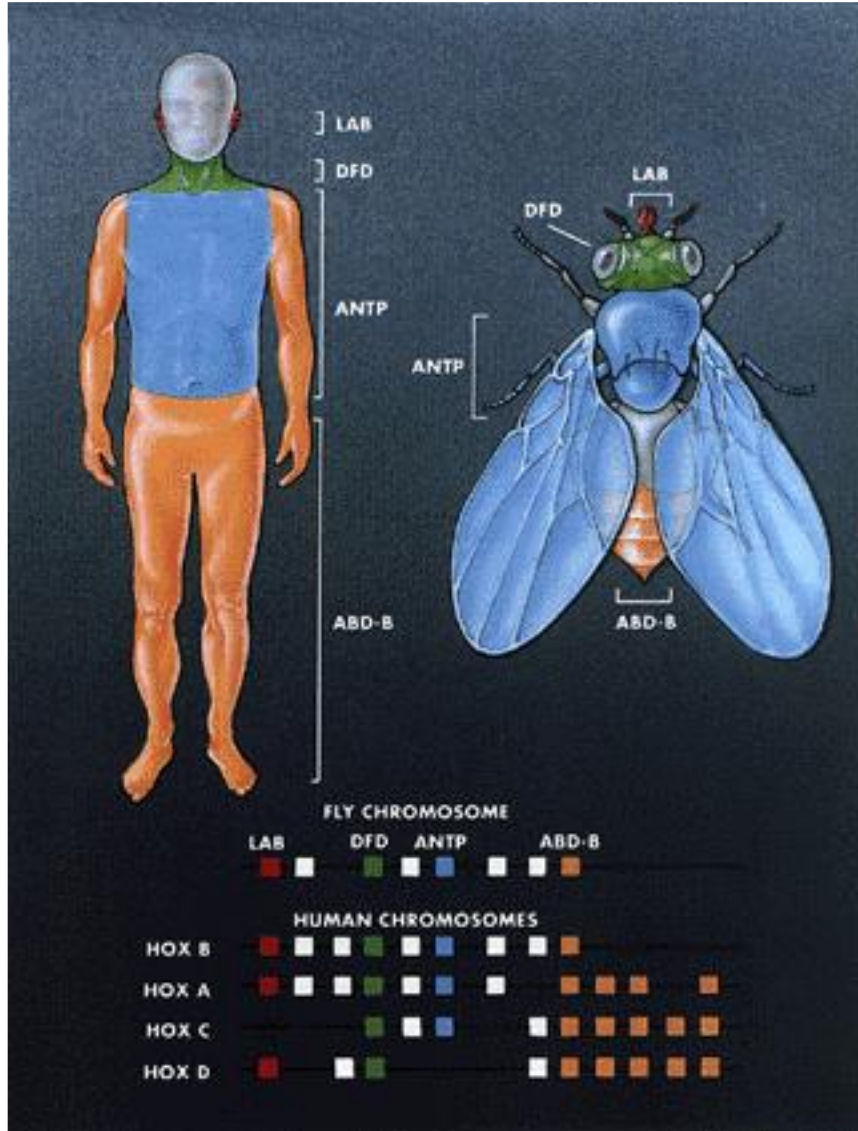
Głęboka homologia ewolucyjna genów homeotycznych

(B)



ludzki gen *HOXB4*
może zastąpić
Deformed u *D. melanogaster*

Geny homeotyczne u człowieka i Drosophila



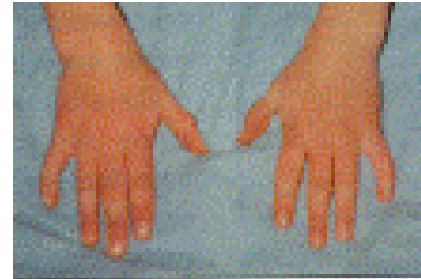
Są wysoce konserwowane ewolucyjnie, istotne dla rozwoju, występują od stawonogów do kręgowców

- kontrolują pozycję kończyn i innych struktur wzdłuż długiej osi ciała, dzielą zarodek na pola, z których rozwiną się specyficzne struktury

- w ludzkim genomie jest 39 genów HOX (liczba wskazuje na ich istotność) w 4 grupach sprzężeń (HoxA, B, C, D)

Wrodzone zaburzenia spowodowane mutacjami genów HOX u człowieka

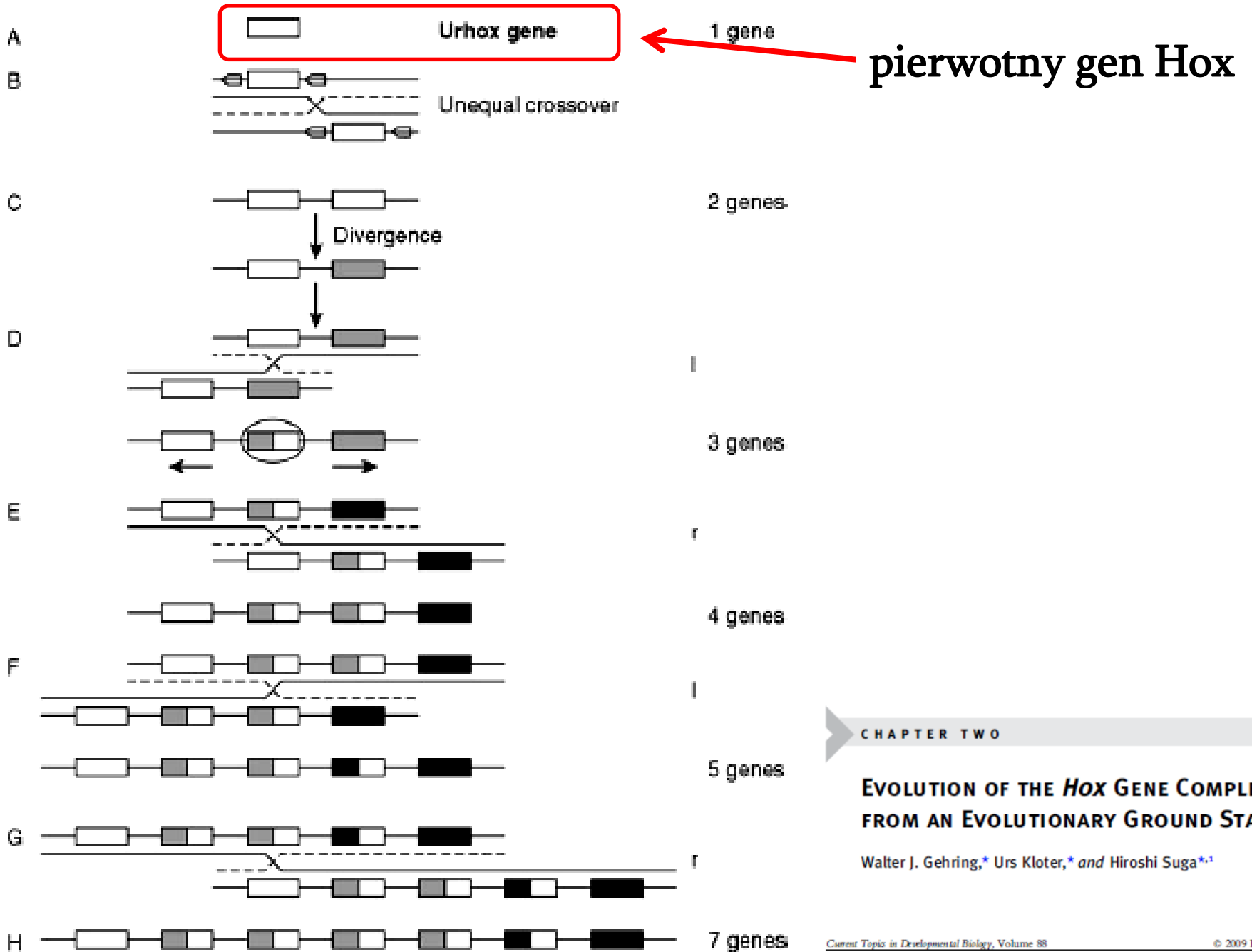
- zespół ręczno-stopowo-genitalny - mutacja nonsens genu HOXA13 (peptyd skrócony o 20AA traci zdolność wiązania DNA) – zaburzenia rozwoju palców rąk i nóg oraz genitaliów



- polisyndaktylia – mutacja HOXD13



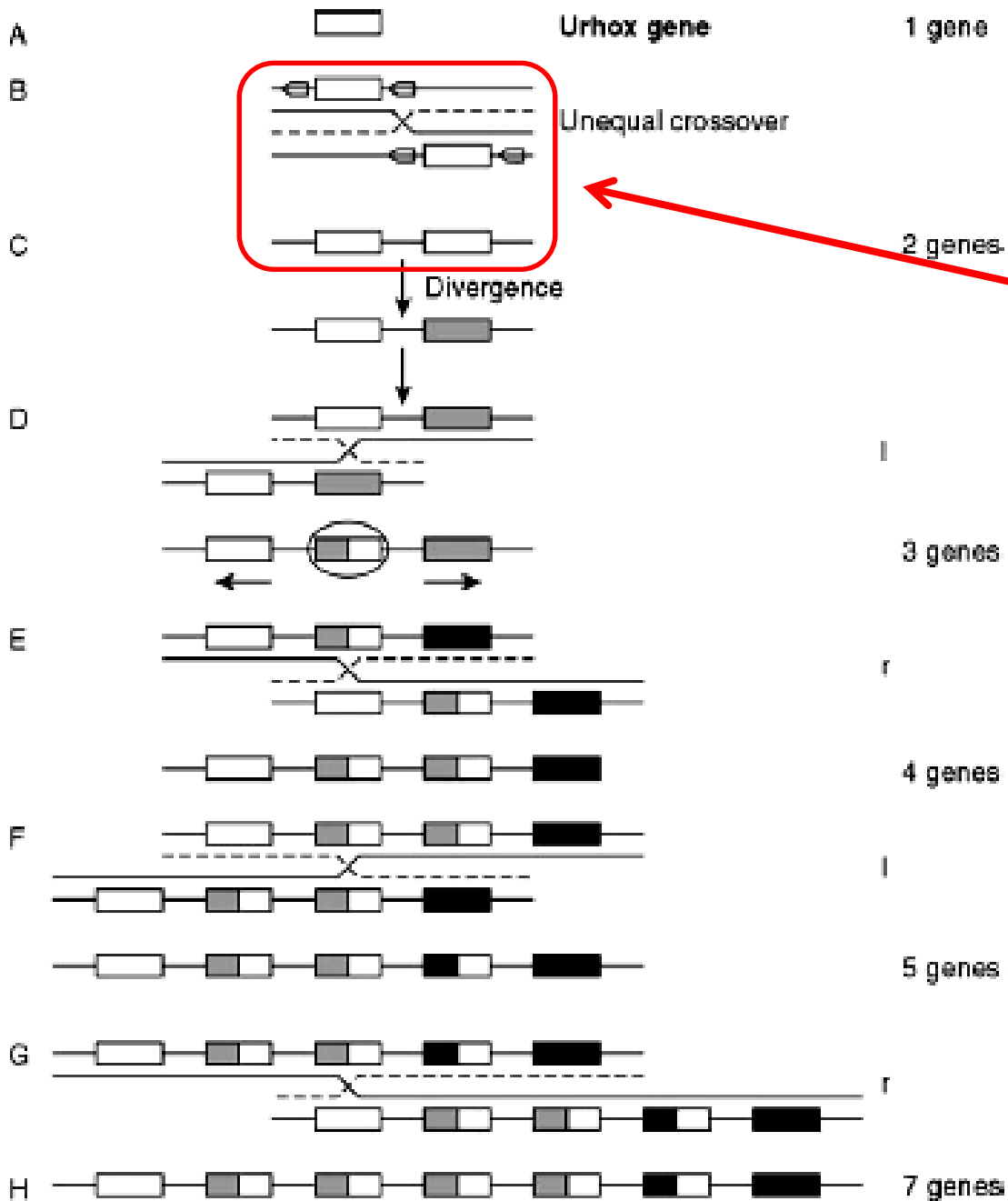
- Geny homeotyczne to dowód głębokiej homologii ewolucyjnej (*deep homology*) pomiędzy wszystkimi zwierzętami
- Wysoce nieprawdopodobne by system genów Hox u różnych linii zwierząt powstał w tej formie wielokrotnie niezależnie od siebie.
- Podobieństwo i kolinearność genów Hox najlepiej tłumaczy pochodzenie od wspólnego przodka – genu nazywanego Urhox.
- Rodzina genów Hox powstała w wyniku zachodzącej duplikacji i dywergencji.



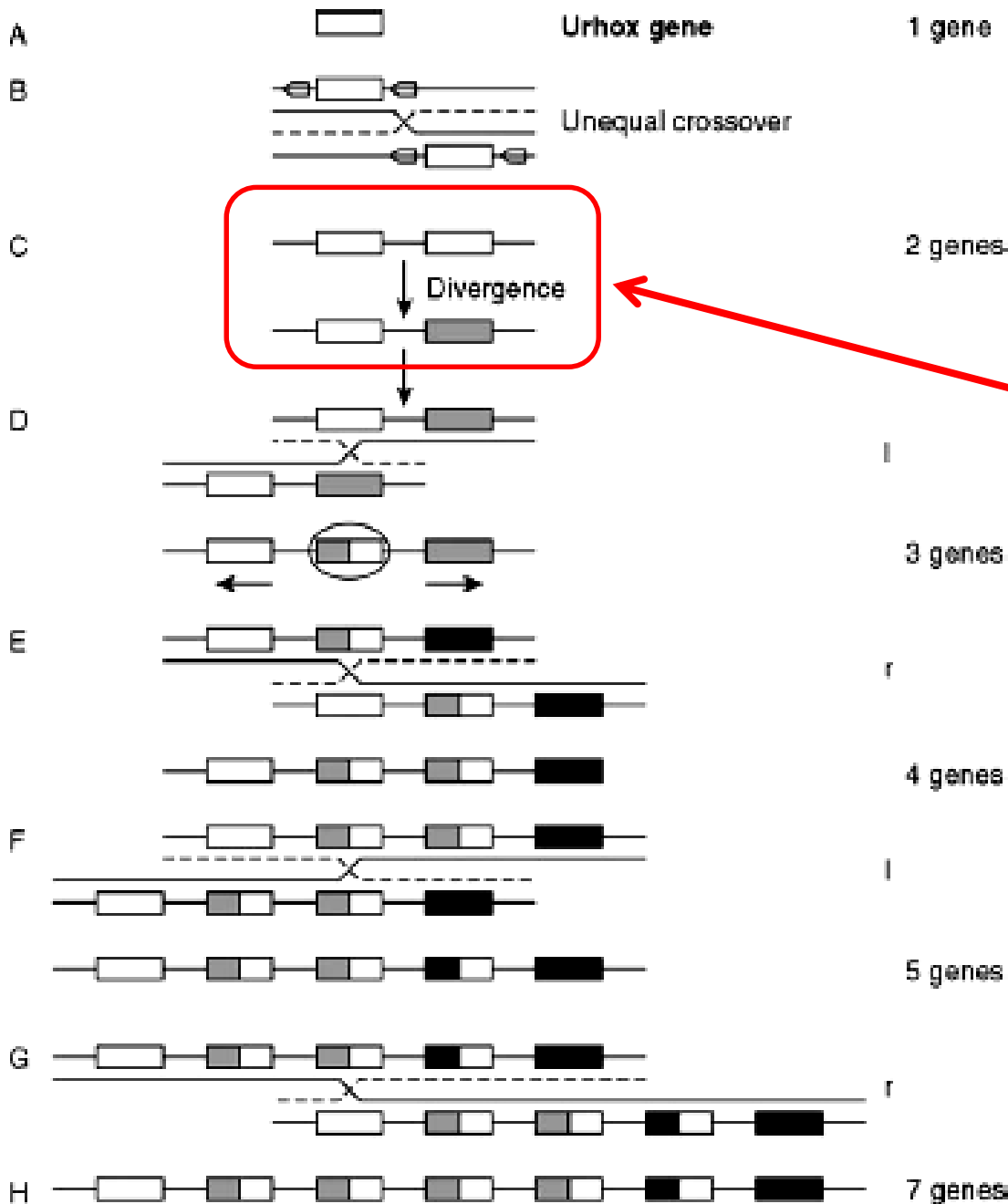
CHAPTER TWO

EVOLUTION OF THE *Hox* GENE COMPLEX FROM AN EVOLUTIONARY GROUND STATE

Walter J. Gehring,* Urs Kloter,* and Hiroshi Suga*¹



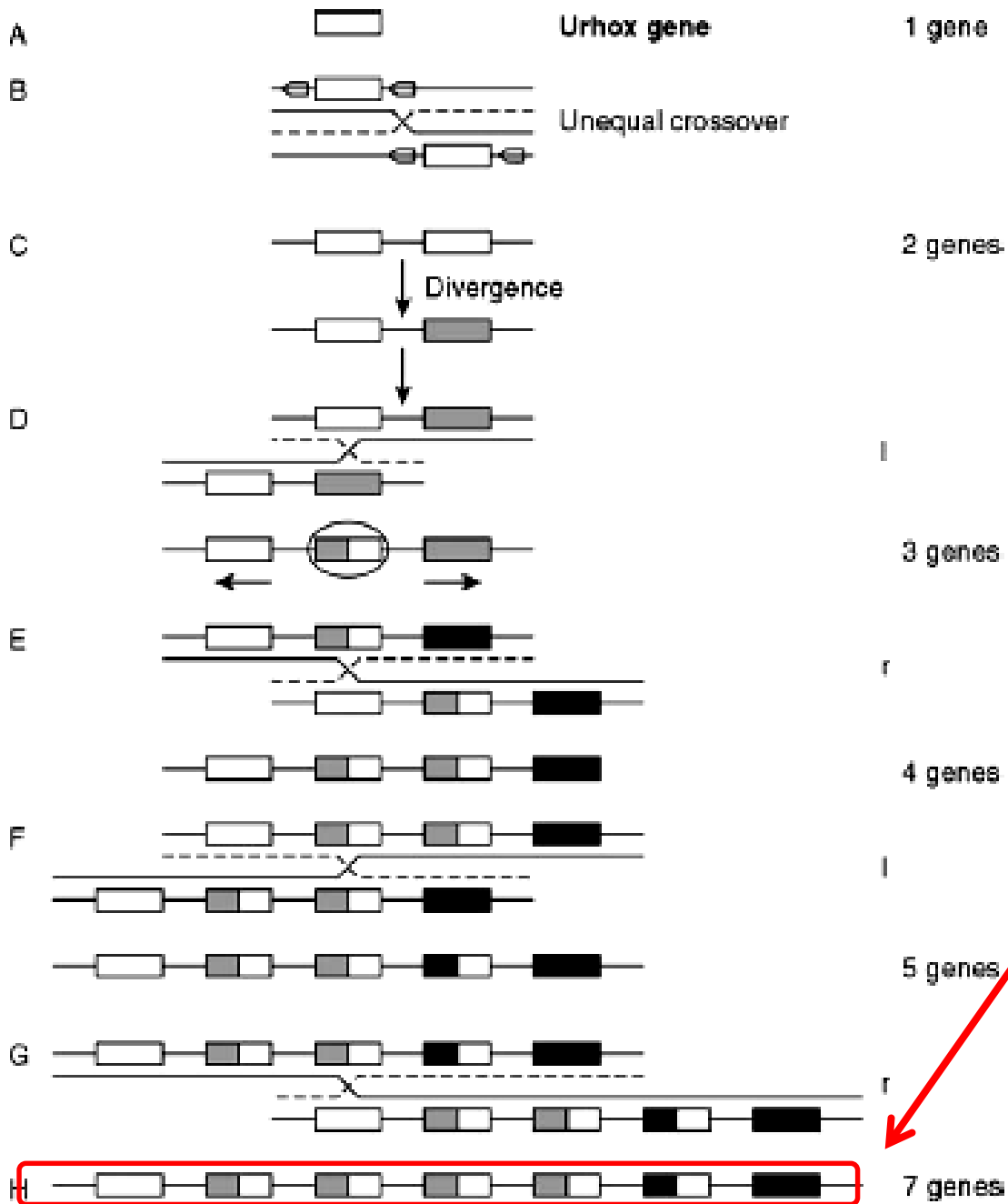
duplikacja w wyniku zaburzeń w mejozie albo podczas replikacji



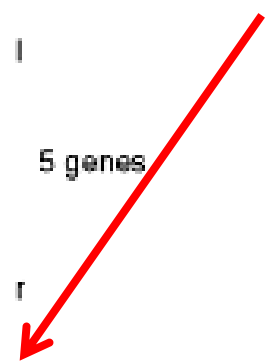
dywergencja w
wyniku mutacji w
sekwencji kodującej
lub w sekwencjach
regulatorowych



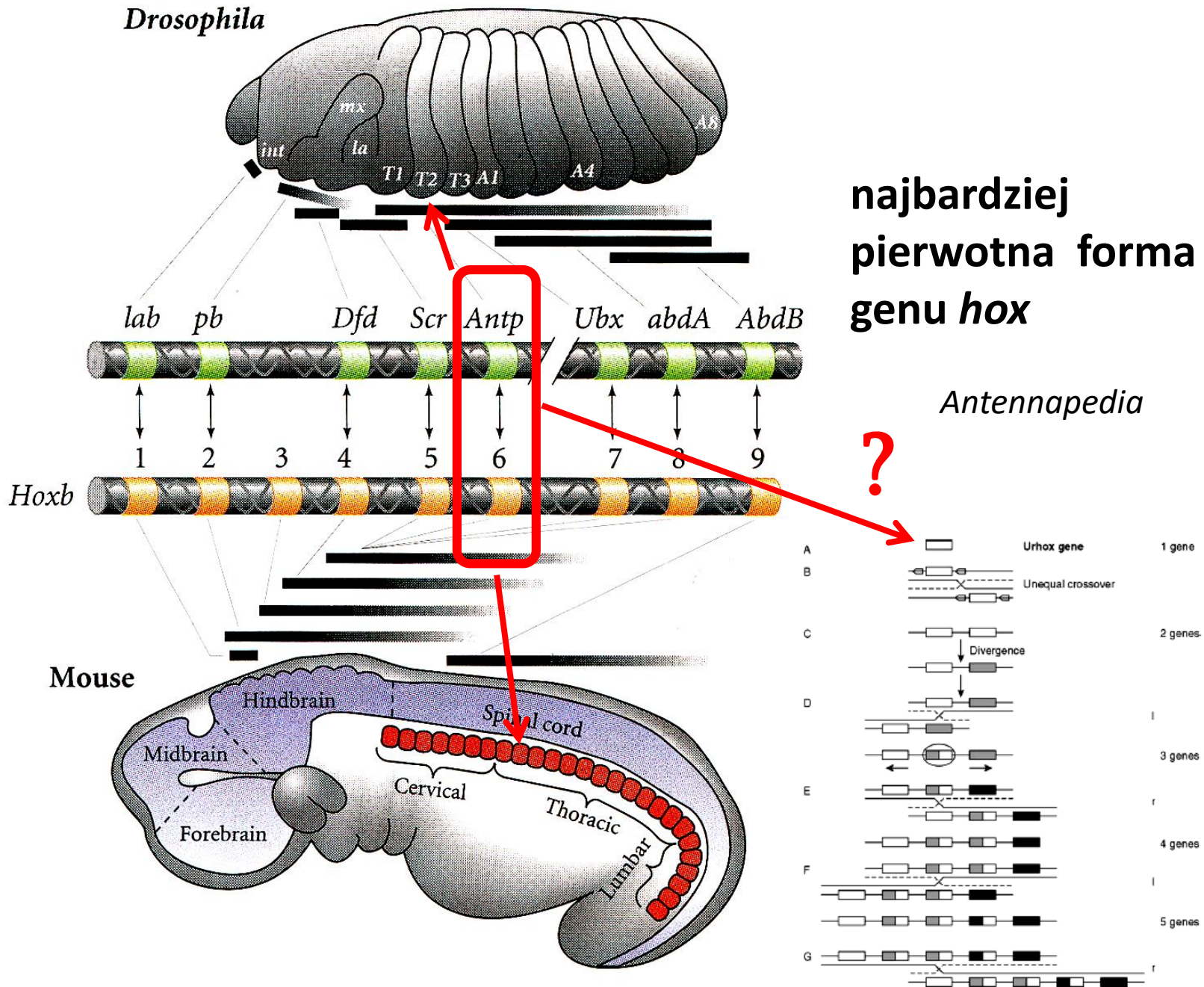
nowy wzór ekspresji
i/lub nowa funkcja

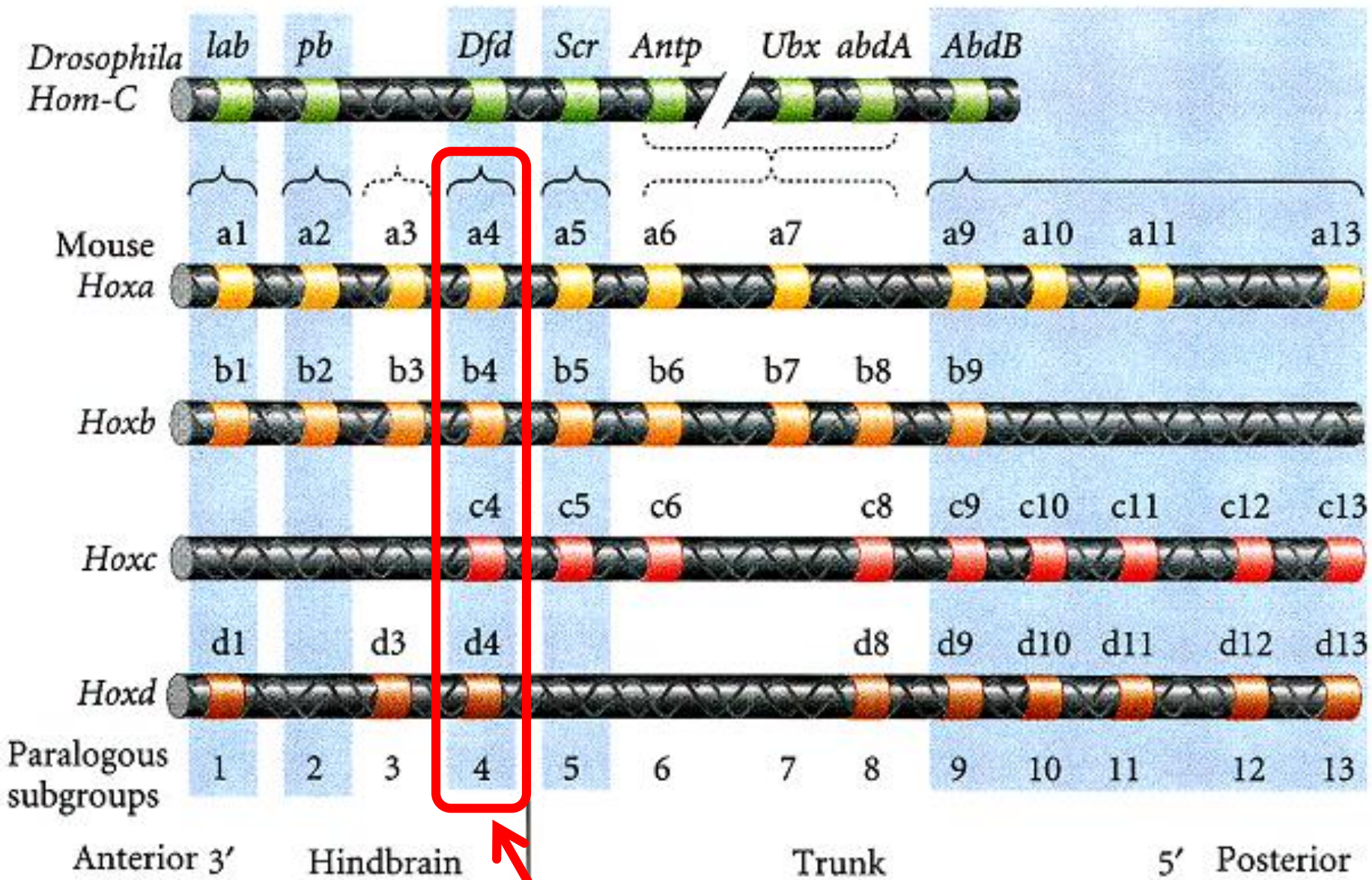


**powstaje grupa
(rodzina) genów
paralogicznych**

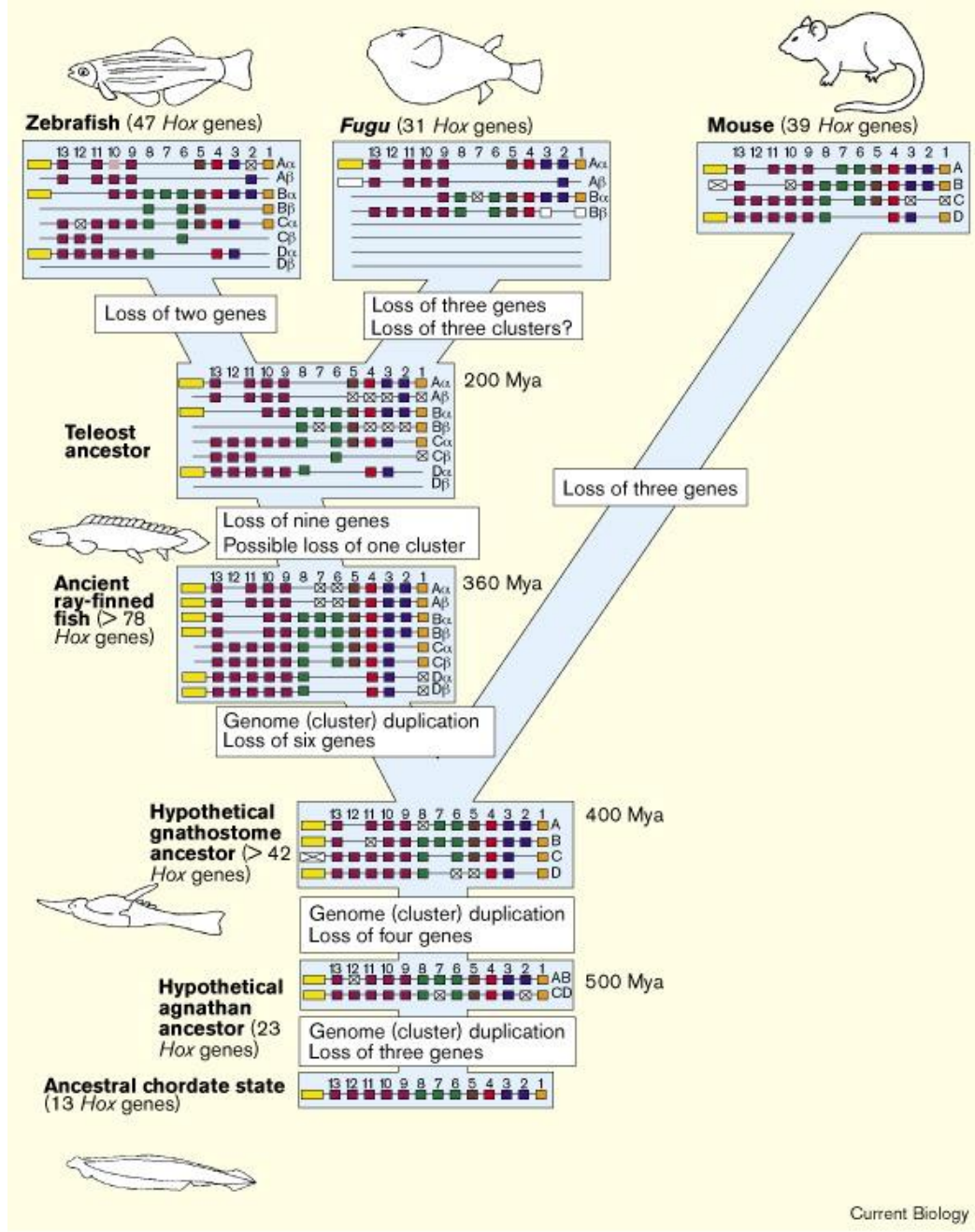


(B)





grupa paralogiczna
(powstała przez duplikację całego genomu?)



Ewolucja genów Hox u strunowców

Vertebrate genomics: More fishy tales about *Hox* genes
 Axel Meyer and Edward Málaga-Trillo
 Current Biology 1999, 9:R210-R213

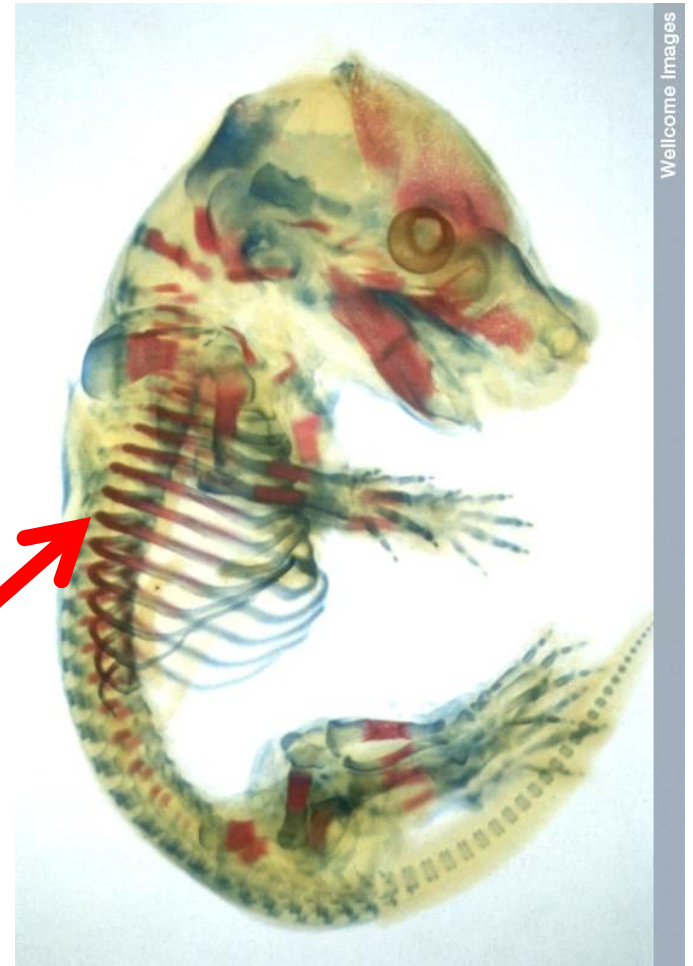
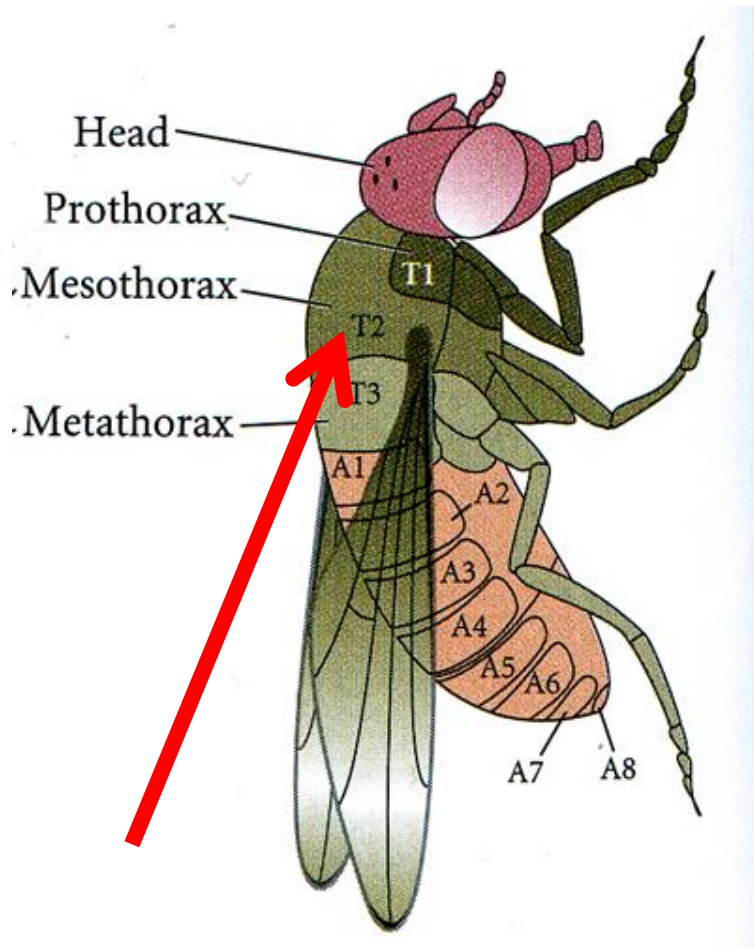
Geny homeotyczne to dowód głębokiej homologii ewolucyjnej pomiędzy wszystkimi zwierzętami

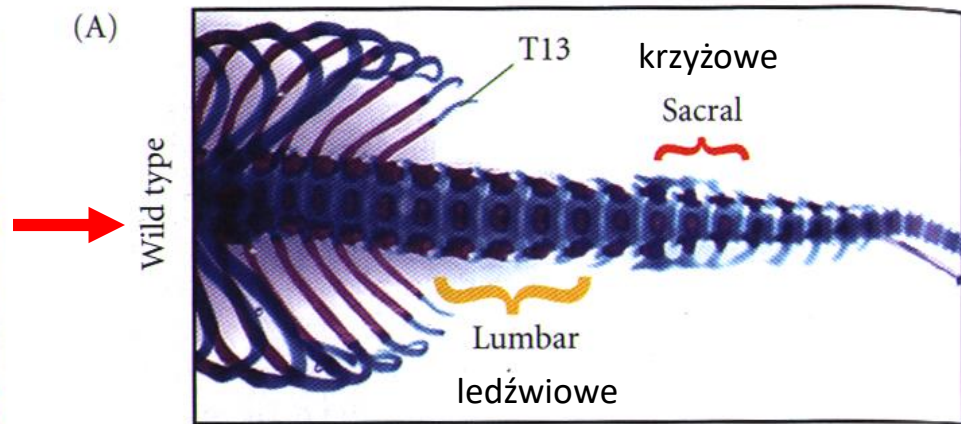
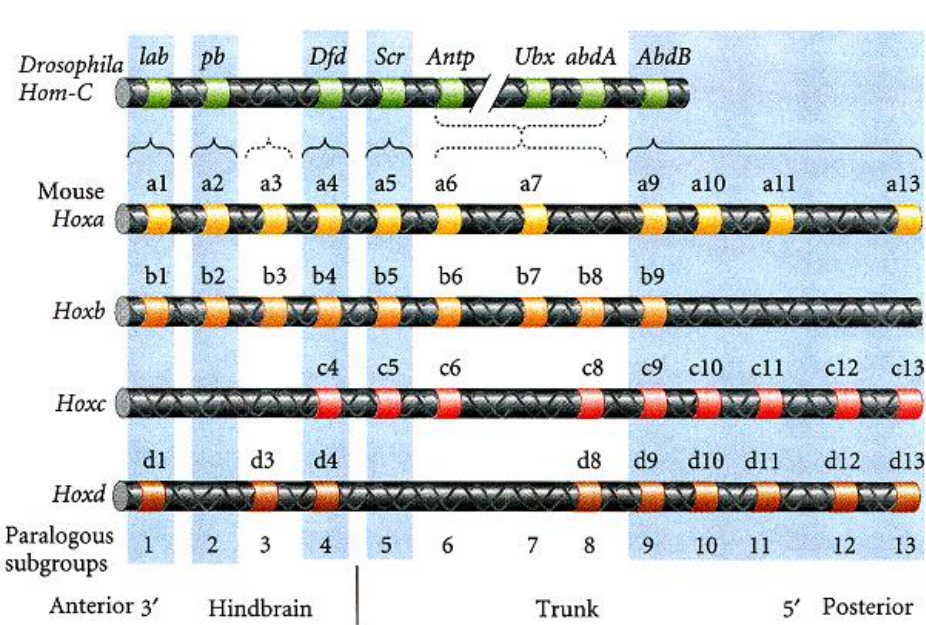


Anthox6

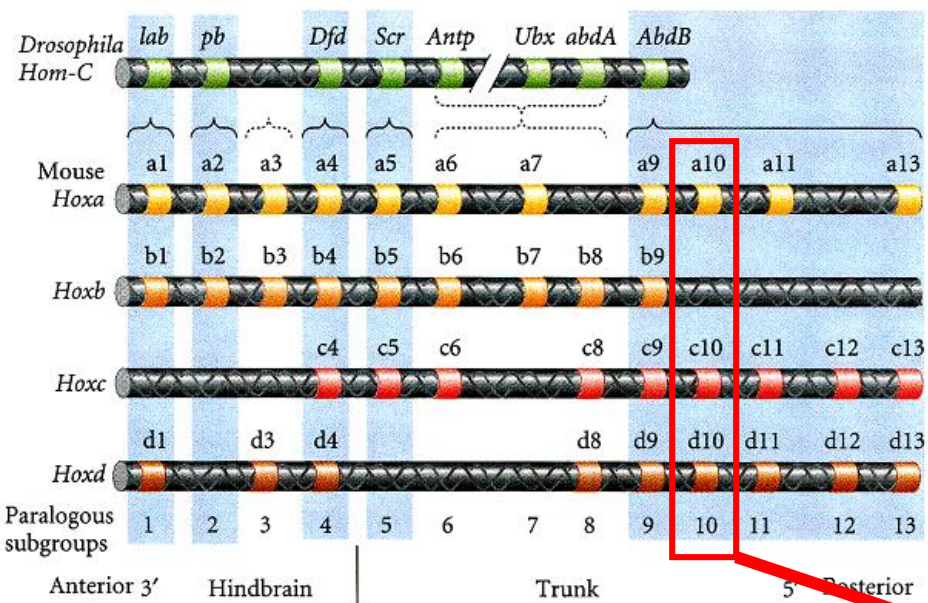
Ekspresja genu hox w larwie ukwiału

Geny homeotyczne - homologia





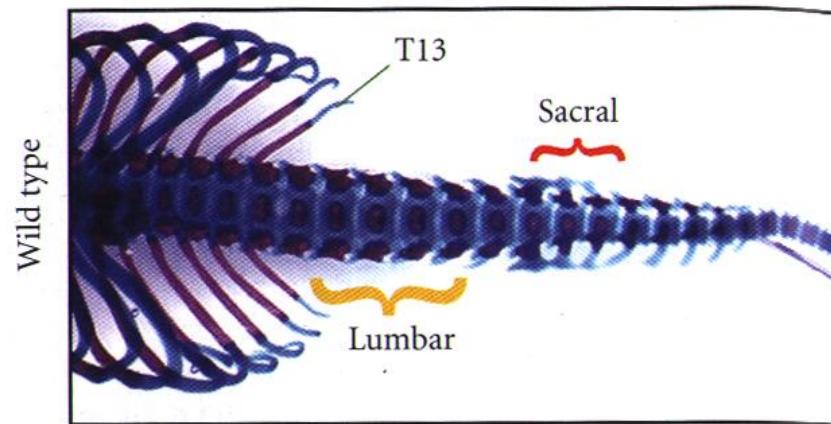
7 szyjnych, 13 piersiowych, 6
 lędźwiowych, 4 krzyżowe, 20+
 ogonowych



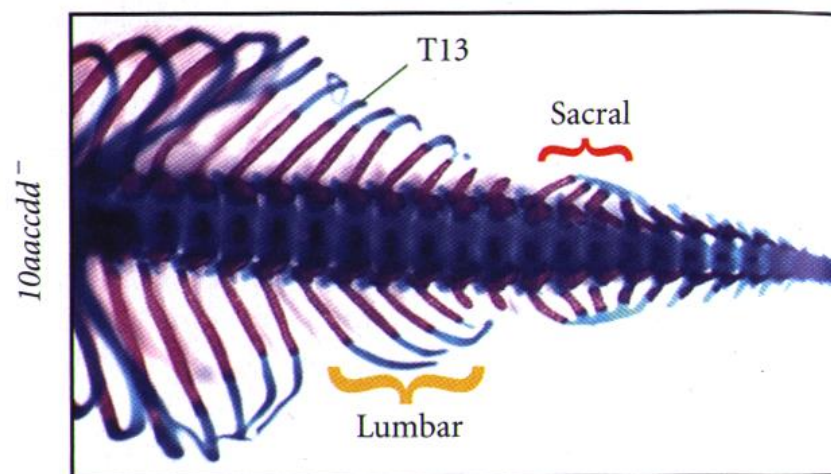
Hoxc10 → reguluje powstanie odcinka lędźwiowego

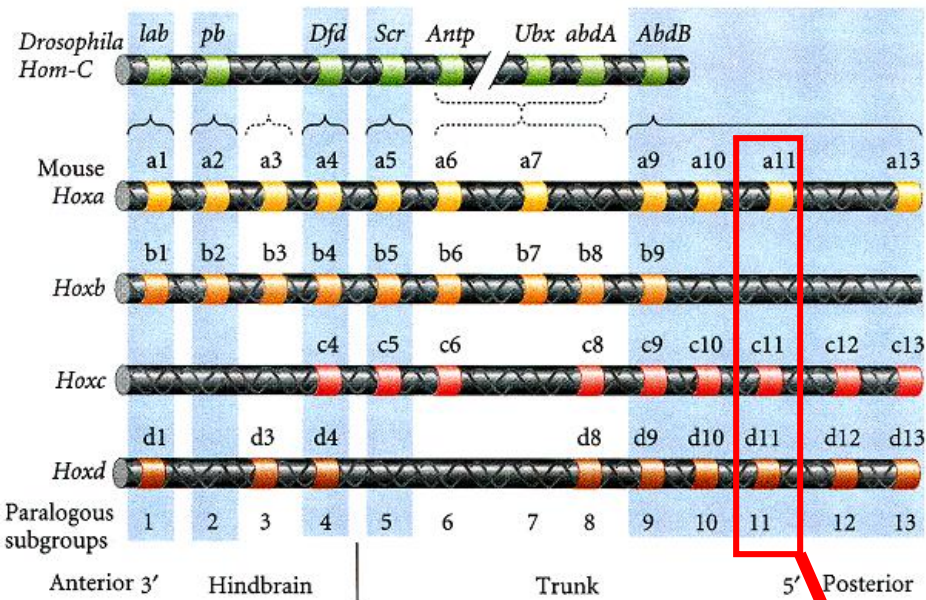
Mutacje Hoxc10 (wszystkich) → w odcinku lędźwiowym pojawiają się żebra – tak jak w piersiowym

(A)



(B)

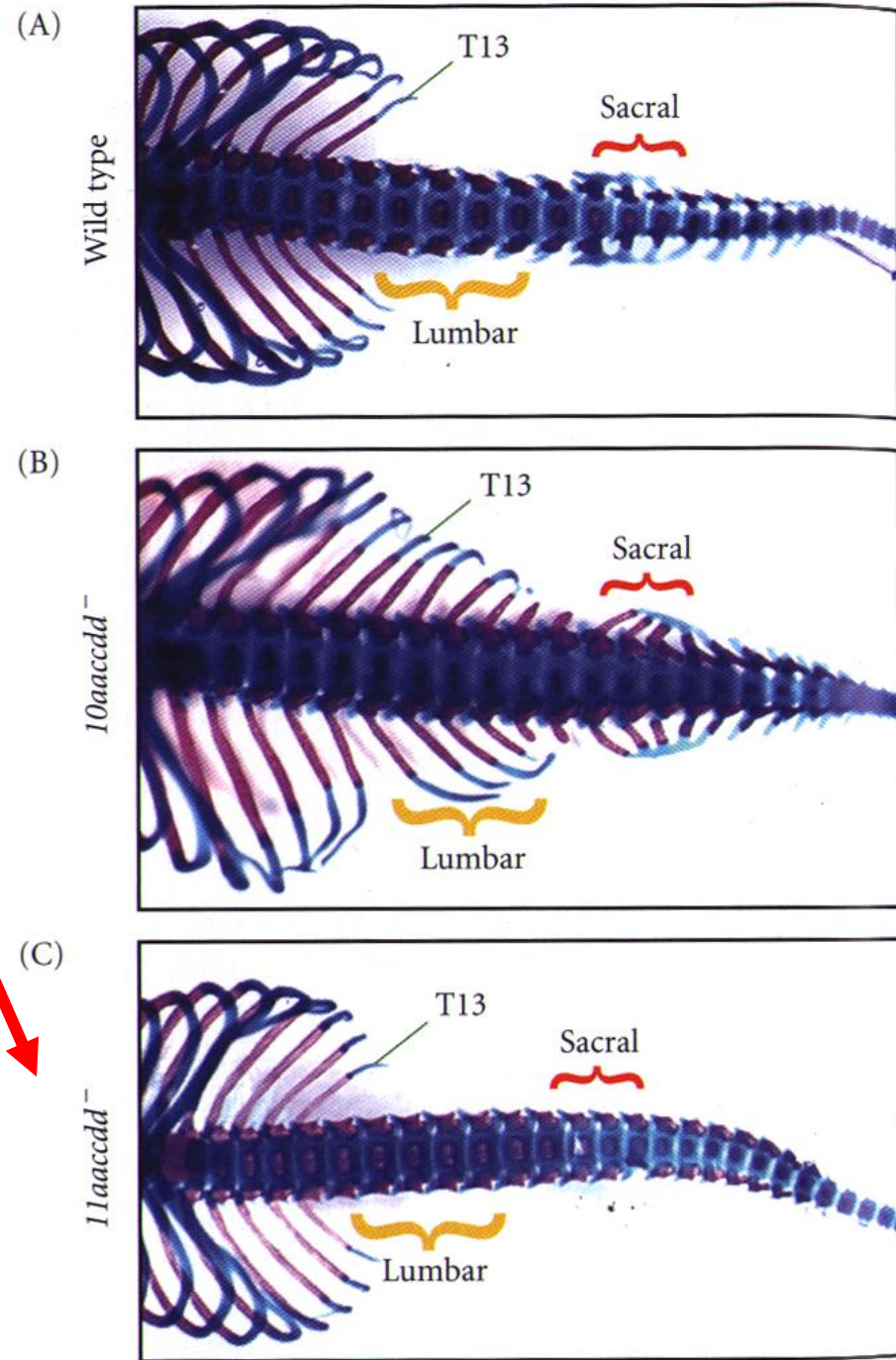




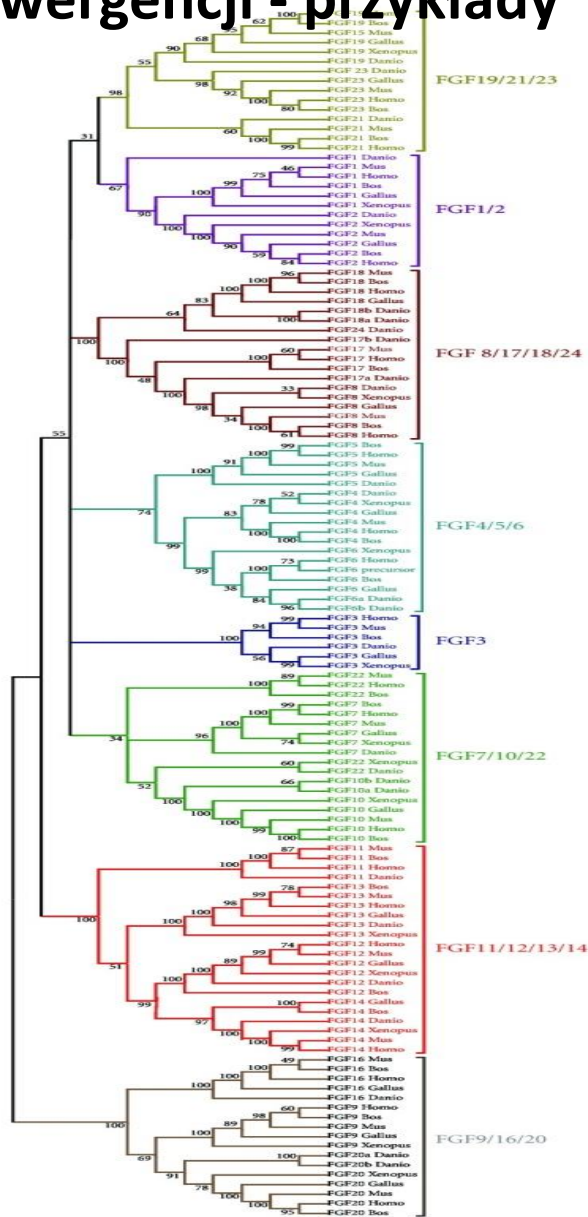
Hox 11 → reguluje powstanie odcinka krzyżowego

Mutacje Hox11 (wszystkich) → odcinek krzyżowy jest taki jak lędźwiowy

przykład hamowania tylnego



Rodziny genów powstałe w wyniku zachodzącej duplikacji dywergencji - przykłady



Rodzina genów FGF

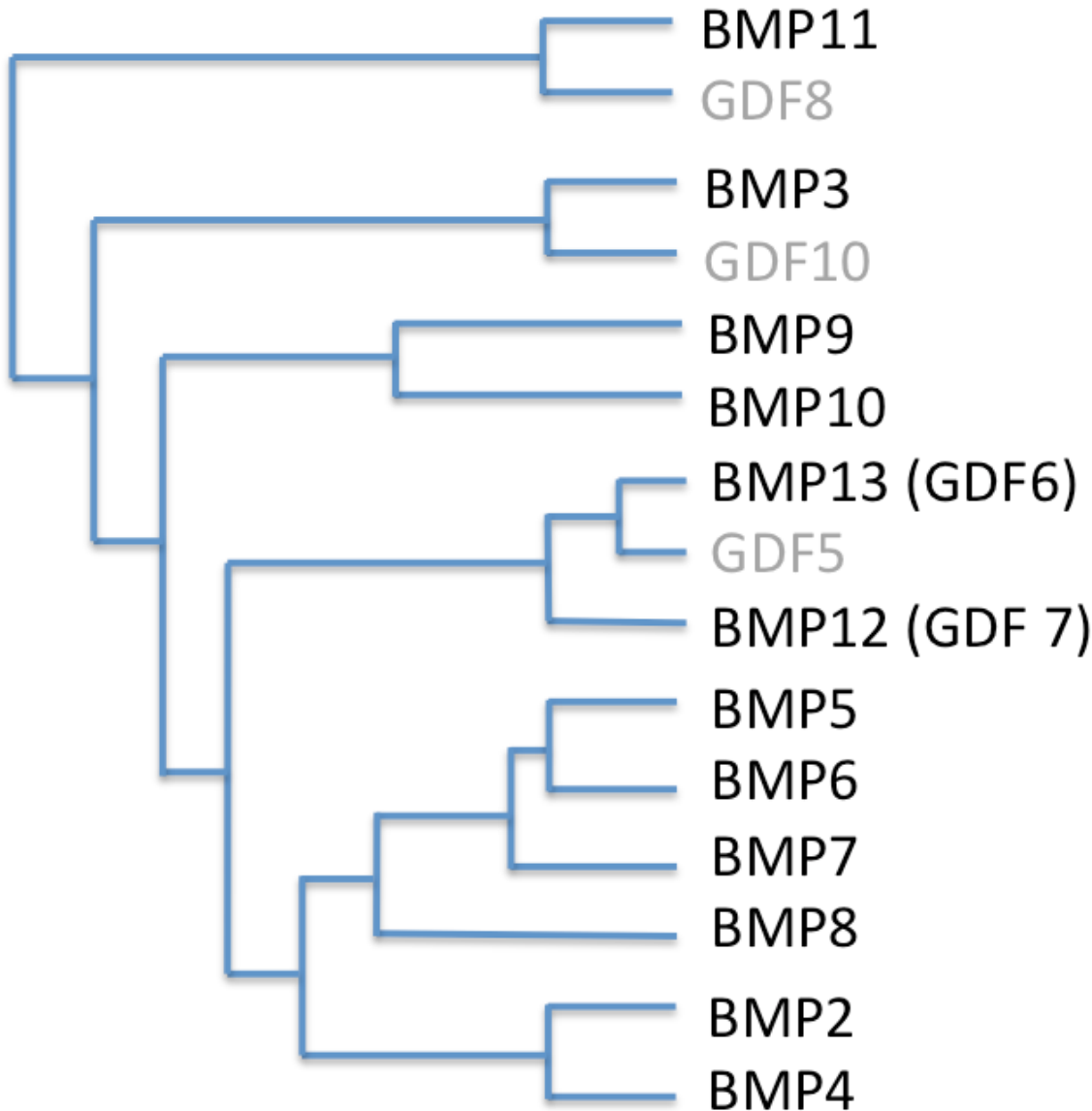
FGF phylogeny in vertebrates. Neighbor-joining tree showing the classification into eight subfamilies of the different vertebrate FGF genes (i.e., FGF1/2, FGF3, FGF4/5/6, FGF7/10/22, FGF8/17/18/24, FGF9/16/20, FGF11/12/13/14, and FGF19/21/23). Sequences of *Homo sapiens*, *Mus musculus*, *Bos taurus*, *Gallus gallus*, *Xenopus tropicalis*, and *Danio rerio* were used to perform the phylogeny.

Rodziny genów powstałe w wyniku zachodzącej duplikacji i dywergencji - przykłady



WIKIPEDIA
Wolna encyklopedia

Rodzina genów BMP



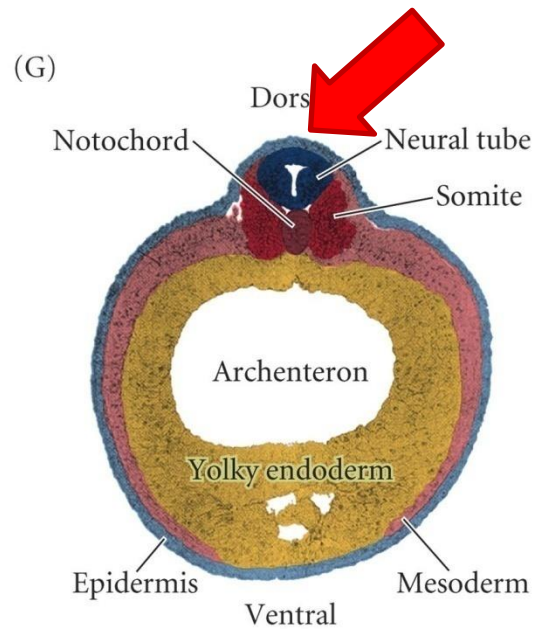
Sequence relationships among mammalian bone morphogenetic proteins (mouse/human).
Modified after Ducy & Karsenty 2000

Homologia szlaków przekąźnictwa (parsymonia)



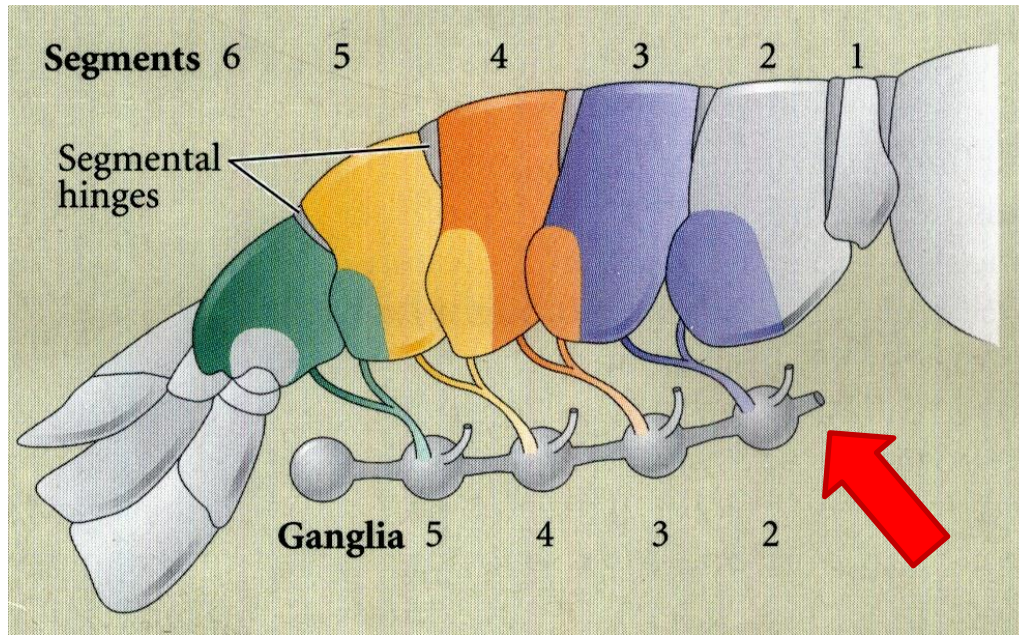
**Geoffroy Saint-
Hilaire 1772 -
1844**

Zaproponował, że z anatomicznego punktu widzenia homar jest kręgowcem odwróconymi grzbietem w dół. Twierdził, że brzuszna strona homara z łańcuszkiem nerwowym jest homologiem części grzbietowej kręgowców z ośrodkowym układem nerwowym.

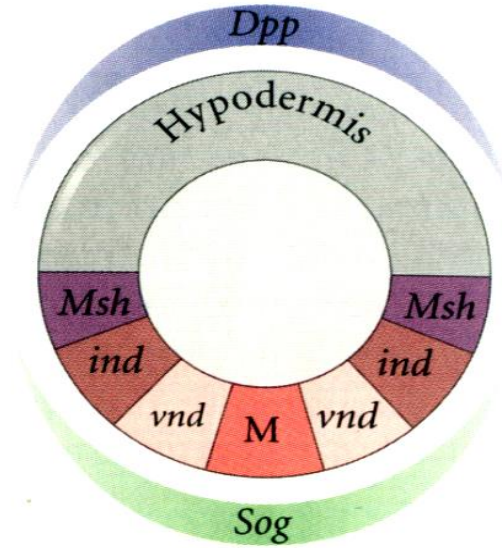


Głęboka homologia mechanizmu indukcji neuroektodermy pomiędzy pierwo- i wtórostymi

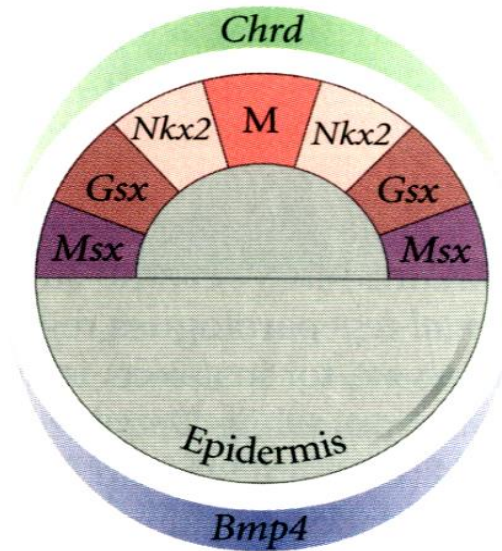
DEVELOPMENTAL BIOLOGY, Seventh Edition, Figure 2.3 (Part 2) Sinauer Associates, Inc. © 2003 All rights reserved.



Homologia nie tylko genów, ale i szlaków przekąźnictwa



Drosophila



Mouse