

## Amphioxus i ewolucja genomu strunowców

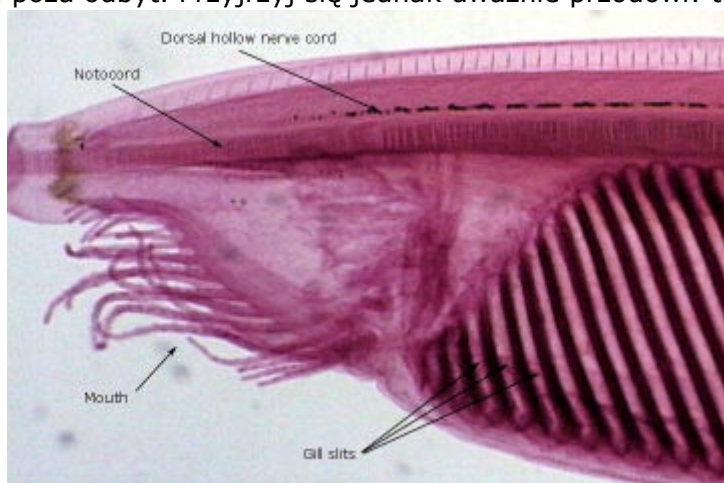
Autor tekstu: **PZ Myers**

Tłumaczenie: **Małgorzata Koraszewska i Paweł Koperski**

To jest *Amphioxus lanceolatus* czyli lancetnik, przedstawiciel bezczaszkowców. Został wybarwiony, żeby wzmocnić kontrast; w rzeczywistości jest bladej, niemal przezroczysty.



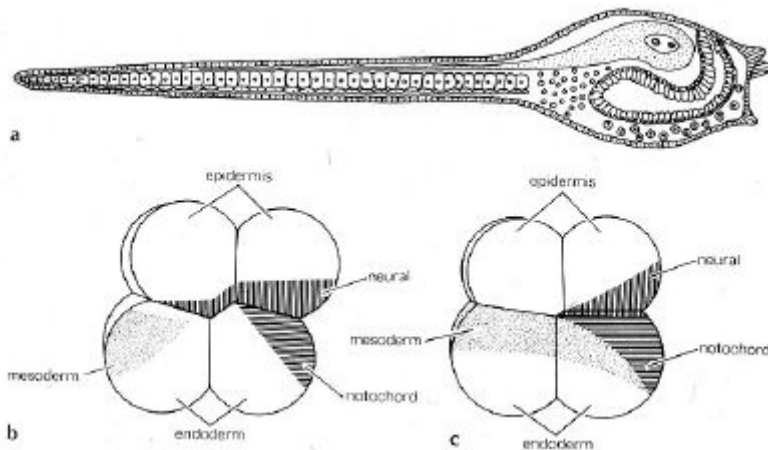
Trochę przypomina rybę albo raczej jej larwę ze względu na powtarzające się zespoły mięśni ułożone wzdłuż opływowego ciała oraz strunę grzbietową czyli elastyczny pręt, który tworzy centralną oś dla efektywnych bocznych ruchów ogona... i ma on prawdziwy ogon, który sięga poza odbył. Przyjrzyj się jednak uważnie przodowi: to nie jest kręgowiec.



To nie zupełnie jest głowa. Struna grzbietowa rozciąga się aż do samego przodu zwierzęcia (u nas, kręgowców, sięga tylko podstawy mózgu); nie ma wyraźnego mózgu a tylko ciąg dalszy struny grzbietowej; nie ma nawet części twarzowej, tylko otwartą dziurę otoczoną czułkami. To zwierzę zbiera mikroorganizmy w przybrzeżnych wodach, połyka je i przesuwając do tyłu do szczelin skrzelowych, które nie są właściwie częściami skrzeli, ale są składnikami sieci skrzelowej, pozwalającej przepłynąć wodzie ale wychwytyującej cząstki pokarmu. To jest dobre życie – w dużych ilościach wylegują się przy plażach tropikalnych, wsysając płyny i wszelki przepływający pokarm, bardzo podobnie do amerykańskich turystów.

Przez ponad stulecie te zwierzęta fascynowały biologów. Wydają się prymitywne. Mają mieszankę cech, które są wyraźnie podobne do cech współczesnych kręgowców, a jednak brakuje im istotnych elementów. Czy mogą być reliktową formą przodków strunowców? Ukazała się nowa praca, która szczegółowo omawia budowę genomu lancetnika i ujawnia jednoczące elementy, mówiące nam bardzo dużo o ostatnim wspólnym przodku wszystkich strunowców.

Najpierw jednak musimy rozwiązać mały problem. To jest zachwa, członek podtypu osłonicy.



Podobnie jak lancetnik ma centralną strunę grzbietową i ma także segmentowane zespoły mięśni, grzbietową cewkę nerwową i w tym wypadku możecie także zobaczyć, że ma z przodu poszerzenie cewki nerwowej w coś co przypomina mózg. Żachwy są także bardziej zróżnicowane i lepiej prosperujące niż bezczaszkowce.

Główna różnica polega jednak na tym, że lancetnik zachowuje morfologię strunowca przez całe życie – obrazek na szczycie tej strony przedstawia dorosłego osobnika. Żachwy natomiast wyglądają jak kijanki tylko na etapie larwalnym, który jest stadium dyspersyjnym. Odpływają od rodzica, sadowią się na solidnym podłożu, odrzucają ogon i mózg i siedzą na stałe jako nieruchome filtry pokarmu. Otwiera to debatę o pochodzeniu strunowców. Czy 1) wyewoluowaliśmy z podobnego do żachwy zwierzęcia, które zachowało swoje stadium larwalne przez całe życie i udoskonało swoją postać, by stać się czymś takim jak lancetnik, który następnie wyewoluował w kręgowce? Czy też 2) podobne do lancetnika zwierzę u podstawy naszego drzewa genealogicznego oraz żachwa są dziwnymi kuzynami, których drogi rozeszły się i wyewoluowały w wyspecjalizowaną postać dorosłą?

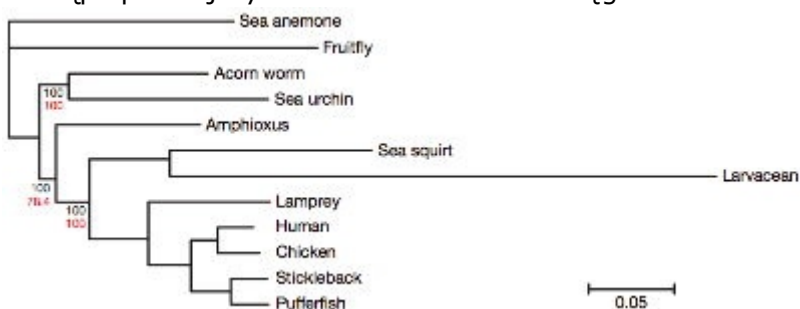
Omawiałem już wcześniej ewolucję i rozwój [żachw](#) i jak dotąd panuje zgoda, że ten drugi model jest najbardziej prawdopodobny, a żachwy są potomkami ostatniego wspólnego przodka wszystkich strunowców, które rozeszły się w całkowicie odmienne i bardzo interesujące kierunki. Potwierdza to omawiana praca o genomie lancetnika, a szczególnie ujawnia interesujący fakt: podczas gdy genom żachwy uległ pewnej zasadniczej reorganizacji, która czyni, że bardzo różni się od naszego genomu, wydaje się, że genom lancetnika zachował wiele cech przodków i może znakomicie posłużyć w ich zastępstwie przy badaniu genetyki ostatniego wspólnego przodka strunowców.

Jednak zanim przejdziemy do genetyki spójrzmy na powyższy diagram. Na dole widać dwa zarodki na etapie ośmiu komórek z zaznaczonym losiem kilku przyszłych regionów: komórki, które tworzą obszar z poziomym zakreskowaniem staną się struną grzbietową, a te z pionowym zakreskowaniem cewką nerwową. Oba są bardzo podobne; ten na lewo jest zarodkiem żachwy, a na prawo zarodkiem lancetnika. Oba wykazują wzór rozwoju mozaikowego, w którym los poszczególnych regionów komórki jajowej jest odwzorowaniem działania pierwotnych, determinujących czynników natury molekularnej. Kręgowce nie stosują tego mechanizmu, a jeśli to w znacznie mniejszym stopniu. Mamy u nich do czynienia z mechanizmem nie zdeterminowanym, w którym losy i funkcje pierwszych komórek embrionalnych, znacznie bardziej plastycznych, określane są stopniowo w trakcie rozwoju. Sugeruje to jednak, że mozaikowość może być odziedziczoną po przodkach własnością linii rodowej strunowców i że to my jesteśmy dziwakami, które pod tym względem odeszły daleko od tradycyjnego wzorca.

Zróbmy sobie krótką przerwę na wideo. Poniżej jest film z ekspozycją poklatkową rozwoju lancetnika. Zobaczycie stadium ośmiu komórek zilustrowane powyżej, a potem film prezentuje szereg przekształceń do stadium wydrążonej kuli, składającej się częściowo, by stworzyć organizm o budowie kubka, następnie wydłużyć się w kształt kajaka, a wreszcie zróżnicować się na rozmaite mięśnie i tkanki zarodkowego lancetnika. Czy to nie śliczne?



Artykuł Putnama i współpracowników w „Nature” opisuje ukończenie szkicu sekwencji genomu innego gatunku lancetnika *Branchiostoma floridae*. Ten genom ma długość około 520 milionów par zasad (jedna szóstą długości naszego genomu) i zawiera mniej więcej 22 tysiące regionów kodujących białka czyli genów, a więc jest mniej więcej tej samej wielkości jak nasz. Wszystkie te dane oznaczają, że można zestawić lepsze drzewo filogenetyczne, które pokazują poniżej, a które wspiera wniosek, że lancetnik oddzielił się wcześnie w historii strunowców, po czym nastąpił późniejszy rozdział na osłonice i kręgowce.

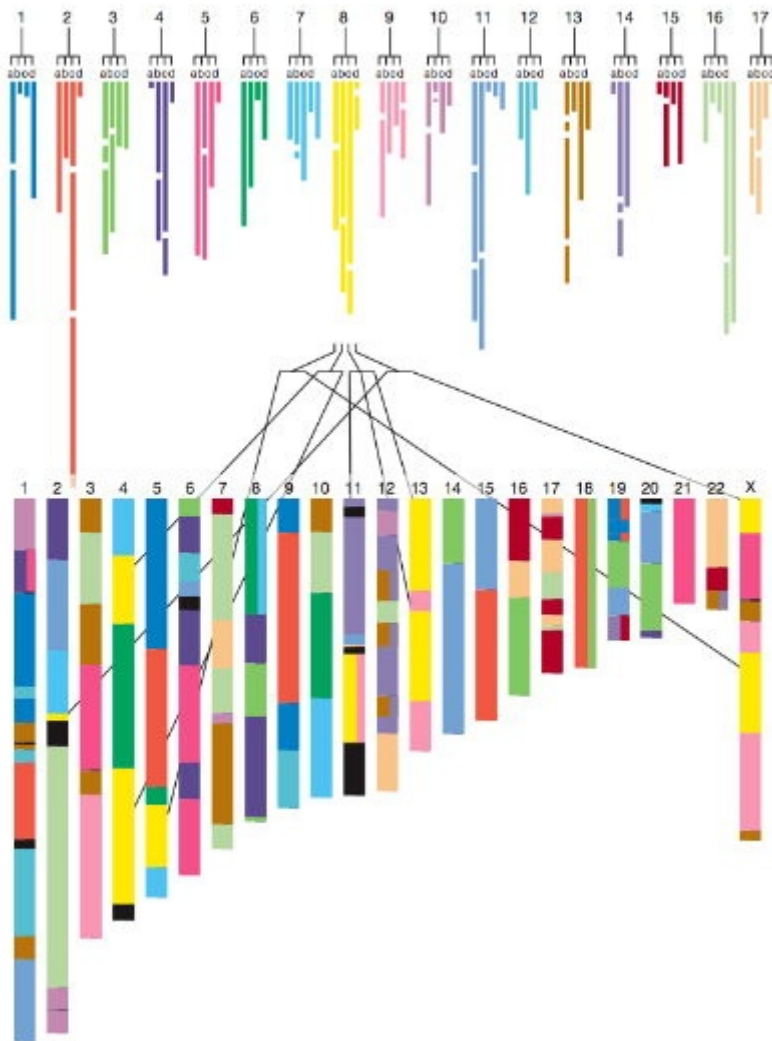


Filogeneza wtóroustnych. Bayesowskie drzewo filogenetyczne związków pokrewieństwa wtóroustnych z długością gałęzi proporcjonalną do liczby substytucji aminokwasów, z użyciem 1090 genów i zastosowaniem metody *concatenated alignment*. Skala reprezentuje 0,05 oczekiwanych substytucji *per site* w uszeregowanych regionach. Długie gałęzie dla żachwy i ogonicy wskazują na wysoki poziom substytucji aminokwasów. Tę topologię drzewa zaobserwowano w 100% próbek drzew. Czerwone cyfry pokazują istotne wyniki analizy *bootstrap* w przypadku braku maksymalnej zgodności. Nie potwierdzone węzły połączeń zostały pominięte.

Spójrz na rząd wielkości substytucji u osłonicy! Gdybyś chciał twierdzić, że którakolwiek grupa strunowców wyewoluowała bardziej niż inne, musiałyby wręczyć ten tytuł tym dość mało znanym organizmom – pozbywały się genów, reorganizowały i adaptowały na wiele zdumiewających sposobów.

A teraz trudna część – analiza syntenii. Ci, którzy nie znają tego pojęcia, mogą zajrzeć do omówienia podstawowego streszczenia [syntenii](#), ale zasadniczo jest to poszukiwanie zachowanych grup genów. W tej pracy autorzy posłużyli się logiką syntenii, żeby znaleźć istnienie 17 rodowych Sprzężonych Grup Strunowców (*Chordate Linkage Groups – CLG*). Jedno CLG można z grubsza porównać do jednego chromosomu u ostatniego wspólnego przodka strunowców – jest to zestaw genów, które są ze sobą stowarzyszone u wielu gatunków i uważa się, że reprezentują pozostałość pradawnego uporządkowania.

Tutaj jest cudownie skomplikowany diagram zbiorczy.



Zachowana syntenia u czworonogów. Podział ludzkich chromosomów na segmenty z wyraźnymi wzorcami zachowanej syntenii w schematycznej strukturze genów lancetnika (*B. floridae*). Numery 1-17 na górze reprezentują 17 zrekonstruowanych sprzężonych grup rodowych strunowców, a litery od „a” do „d” przedstawiają cztery wytwory dwóch rund duplikacji. Kolorowe paski są segmentami ludzkiego genomu pokazanymi w zgrupowaniach zgodnie z rodową grupą sprzężoną (powyżej) i w kontekście ludzkich chromosomów (poniżej).

Po pierwsze, na górze zrekonstruowali 17 rodowych CLG i zakodowali je kolorami: na przykład, genetyczna zawartość CLG#8 (lub rodowego chromosomu #8, jeśli wolisz myśleć w ten sposób) została wydedukowana z porównania danych genowych człowieka i lancetnika, i wszystkie te geny zabarwili na żółto. Poniżej rodowych CLG jest diagram zestawu ludzkich chromosomów, od 1 do 22 z chromosomem X, i homologi do każdego z genów w CLG #8 także zostały zabarwione na żółto. Można zobaczyć, że rodowy chromosom 8 na przestrzeni ponad 500 milionów lat połamał się i rozsypał w ludzkie chromosomy 2, 4, 5, 11, 13 i X.

Muszę jednak zgłosić pewne zastrzeżenie do tego obrazu: nie należy odnieść wrażenia, że duże kawały rodowego chromosomu przetrwały całkowicie nienaruszone przez pół miliarda lat! Tutaj zilustrowano wzorec makro-syntenii – widzimy, że wewnątrz pasa danego koloru możemy znaleźć wiele, ale nie wszystkie geny, które można zmapować do wspólnej sprzężonej grupy. Gdybyśmy zrobili bardziej szczegółowy diagram, gdzie zobrazowalibyśmy tylko ciągle bloki 3 lub więcej takich samych genów, otrzymalibyśmy bardziej chaotyczny rodzaj obrazka.

Wewnątrz obszaru o jednym kolorze zachodziło wiele przetasowań w kolejności miejscowych genów. Dochodziły także indywidualne nowe geny albo w genomie lancetnika, albo człowieka, jak również utrata genów. Nie wszystkie geny są także ujęte w tym streszczeniu: w tych sprzężonych grupach znajduje się w przybliżeniu 60% ludzkich genów mających odpowiedniki genów lancetnika. Każdy kolor oznacza, że jest to region wzbogacony o wspólny zestaw genów podzielanych przez lancetniki i ludzi, ale jest także ożywiony odmianami i wymieszany wewnątrz. Zachowane nie są dosłowne duplikacje pradawnego chromosomu, ale segmenty, które ponad „szum” wieków i powolne przemieszczanie się

zachowują wystarczająco dużo „sygnału”, byśmy mogli odkryć ich powinowactwo.

Ale myślę, że to i tak jest super. Ewolucyjna zmiana nie całkiem zasypała ślady naszego pochodzenia, a tylko spowodowała, że są słabsze i trudniej je odkryć.

Jest jeszcze jeden ważny szczegół w tej ilustracji. Jeśli spojrzysz na rodowe CLG, zobaczysz, że każdy ma więcej niż jeden pasek schodzący z niego – każdy ma **cztery**. Co tu się dzieje? Na każdy gen (mniej więcej) zidentyfikowany w lancetniku, jest wiele genów w człowieku. Kiedy je uszeregujemy, otrzymamy mniej więcej równoważne ekwiwalenty zespołów genów uporządkowanych liniowo i zgodnie z każdą grupą genów lancetnika. Pokazuje to, że w naszej historii zaszły dwie rundy duplikacji całego genomu po tym, jak oddzielił się od lancetnika. To także jest super; może to wyjaśnić po części większą różnorodność, jaką widzimy później u strunowców, bo miały większy potencjał do tworzenia nowych kombinacji i odmian genów.

Wspomniałem wcześniej, że ludzie i lancetniki mają w przybliżeniu tę samą liczbę genów, to jest około 20 tysięcy. Można się zastanawiać, jak to pasuje do dowodów, że zaszły dwie rundy duplikacji. Czy nie powinniśmy mieć cztery razy więcej genów? Odpowiedź jest negatywna. Kiedy gen zostaje zduplikowany, na ogół jedna z kopii akumuluje pomyłki i odpływa w niebyt.

Wyobraźmy sobie, że mamy odcinek chromosomu z tymi genami:

**A-B-C-D**

Zdarza się duplikacja; teraz mamy dwa odcinki:

**A-B-C-D i A'-B'-C'-D'**

Błędy eliminują niektóre kopie i otrzymujemy:

**A--C-. i -.B'--D'**

Teraz mamy sytuację, w której organizm ogólnie ani niczego nie zyskał, ani niczego nie stracił – nadal ma geny A, B, C i D – nie mamy podwojenia całkowitej liczby genów, nadal mamy cztery geny. Jeśli spojrzymy na syntonię, widzimy jeden odcinek chromosomu: **A--C-.**, który ustawia się z rodowym **A-B-C-D**, i widzimy także drugi odcinek **-.B'--D'**, który także się tam ustawia – mamy dwa dopasowania. Chociaż nie widzieliśmy zwiększenia liczby genów, nadal mamy podwojenie liczby odcinków syntonicznych.

To właśnie pokazuje ta praca: nie ma znaczącego zwiększenia liczby genów, ale widzimy pozostałości prastarego podwojenia. Co więcej, utrata nie jest całkowicie losowa. Zachodziło preferencyjne zachowywanie zduplikowanych genów w pojedynczej transdukcji, regulacji transkrypcyjnej, aktywności nerwowej i procesach rozwoju, dokładnie tego, czego możemy się spodziewać, jeśli nasi przodkowie badali nowe drogi złożoności rozwojowej i behawioralnej. To co się więc zdarzyło, to dość nagła duplikacja, która w zasadzie początkowo była neutralna i stopniowo była redukowana, ale niektóre duplikacje tworzyły nowe zdolności, promowane przez dobór naturalny.

Zanim nasi przodkowie byli nawet rybami, byli [kambryjskimi](#) i [prekambryjskimi](#) odżywiającymi się na drodze filtracji, umięśnionymi rurkami ze sprężystymi ogonami, które śmigają w morzach przez chmury bakterii i planktonu, zbierając mikroorganizmy w sieć skrzelową i które prawdopodobnie bardziej przypominały lancetnika niż cokolwiek innego. Taka była nasza pierwotna nisza ekologiczna jako ruchliwych zbieraczy jadalnych cząstek zawiesiny. Tam powstał jako kręgowce – z przypadkowego zestawu duplikacji, które stworzyły nowe kombinacje genów i nowe fenotypy, z których kilka dawało korzyści adaptacyjne.

Nie bądź zbyt dumny i nie myśl, że większa złożoność jest zawsze dobra i była szczęśliwym trafem dla nas, którzy jesteśmy jej produktem końcowym. Ewolucja jest ślepa i czasami do szczęśliwych wyników można dojść inną drogą: patrz na żachwy, które zamiast rozszerzać genetyczną bibliotekę, z powodzeniem redukowały swoje genomy, odrzucając niepotrzebne szczegóły i żonglując mniejszym garniturem genów w bardziej dramatyczny sposób. Ewolucja może pójść w wielu kierunkach i nie ma żadnej przyczyny *a priori*, żeby uważać, że nasza ścieżka jest szczególnie godna podziwu.

Putnam NH, Butts T, Ferrier DE, Furlong RF, Hellsten U, Kawashima T, Robinson-Rechavi M, Shoguchi E, Terry A, Yu JK, Benito-Gutiérrez EL, Dubchak I, Garcia-Fernández J, Gibson-Brown JJ, Grigoriev IV, Horton AC, de Jong PJ, Jurka J, Kapitonov VV, Kohara Y, Kuroki Y, Lindquist E, Lucas S, Osoegawa K, Pennacchio LA, Salamov AA, Satou Y, Sauka-Spengler T, Schmutz J, Shin-I T, Toyoda A, Bronner-Fraser M, Fujiyama A, Holland LZ, Holland PW, Satoh N, Rokhsar DS (2008) The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype.

Nature 453(7198):1064-71.

Artykuł opublikowany pierwotnie w blogu [Pharyngula](#)

**PZ Myers**

Ur 1957. Amerykański profesor biologii na uniwersytecie w Minnesocie, prowadzi również popularyzujący naukę blog [Pharyngula](#).

[Pokaż inne teksty autora](#)

(Publikacja: 06-08-2008)

[Oryginał..](#) (<http://www.racjonalista.pl/kk.php/s,5998>)

Contents Copyright © 2000-2008 by Mariusz Agnosiewicz

Programming Copyright © 2001-2008 Michał Przech

Autorem tej witryny jest Michał Przech, zwany niżej Autorem.  
Właścicielem witryny są Mariusz Agnosiewicz oraz Autor.

Żadna część niniejszych opracowań nie może być wykorzystywana w celach komercyjnych, bez uprzedniej pisemnej zgody Właściciela, który zastrzega sobie niniejszym wszelkie prawa, przewidziane w przepisach szczególnych, oraz zgodnie z prawem cywilnym i handlowym, w szczególności z tytułu praw autorskich, wynalazczych, znaków towarowych do tej witryny i jakiegokolwiek ich części.

Wszystkie strony tego serwisu, wliczając w to strukturę podkatalogów, skrypty JavaScript oraz inne programy komputerowe, zostały wytworzone i są administrowane przez Autora. Stanowią one wyłączną własność Właściciela. Właściciel zastrzega sobie prawo do okresowych modyfikacji zawartości tej witryny oraz opisu niniejszych Praw Autorskich bez uprzedniego powiadomienia. Jeżeli nie akceptujesz tej polityki możesz nie odwiedzać tej witryny i nie korzystać z jej zasobów.

Informacje zawarte na tej witrynie przeznaczone są do użytku prywatnego osób odwiedzających te strony. Można je pobierać, drukować i przeglądać jedynie w celach informacyjnych, bez czerpania z tego tytułu korzyści finansowych lub pobierania wynagrodzenia w dowolnej formie. Modyfikacja zawartości stron oraz skryptów jest zabroniona. Niniejszym udziela się zgody na swobodne kopiowanie dokumentów serwisu Racjonalista.pl tak w formie elektronicznej, jak i drukowanej, w celach innych niż handlowe, z zachowaniem tej informacji.

Plik PDF, który czytasz, może być rozpowszechniany jedynie w formie oryginalnej, w jakiej występuje na witrynie. **Plik ten nie może być traktowany jako oficjalna lub oryginalna wersja tekstu, jaki zawiera.**

Treść tego zapisu stosuje się do wersji zarówno polsko jak i angielskojęzycznych serwisu pod domenami Racjonalista.pl, TheRationalist.eu.org oraz Neutrum.eu.org.

Wszelkie pytania prosimy kierować do [redakcja@racjonalista.pl](mailto:redakcja@racjonalista.pl)