

# Horyzontalny Transfer Genów u roślin

---

dr hab. Grzegorz Góralski prof. UJ

ggoralski.pl

g.goralski@uj.edu.pl

16 stycznia 2025

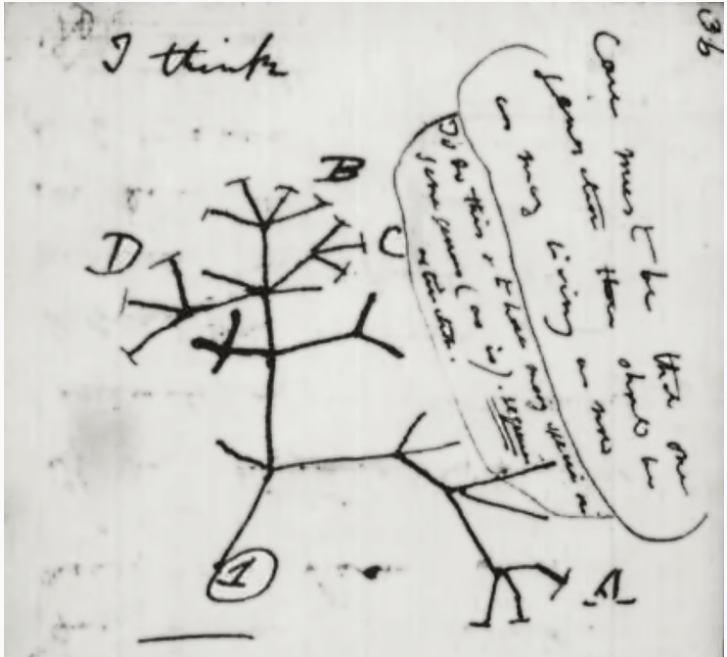
Zakład Cytologii i Embriologii Roślin

Instytut Botaniki UJ

## Drzewo życia

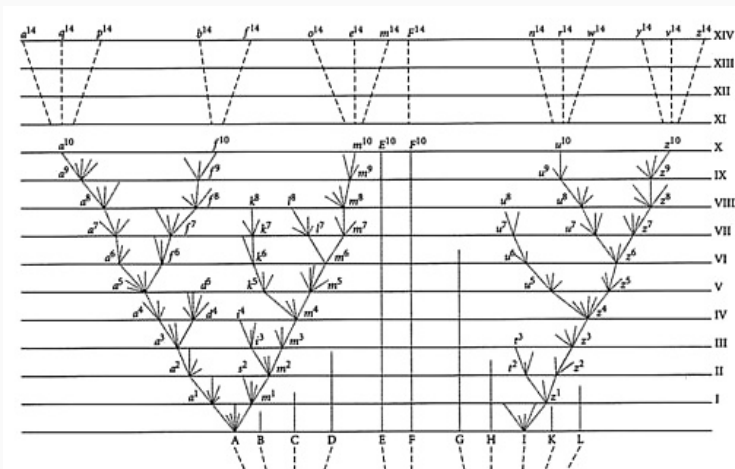
---

- Karol Darwin rozmyślając nad rozwojem życia na Ziemi narysował w swoim notatniku prosty schemat, który miał ilustrować powstawanie nowych form życia.



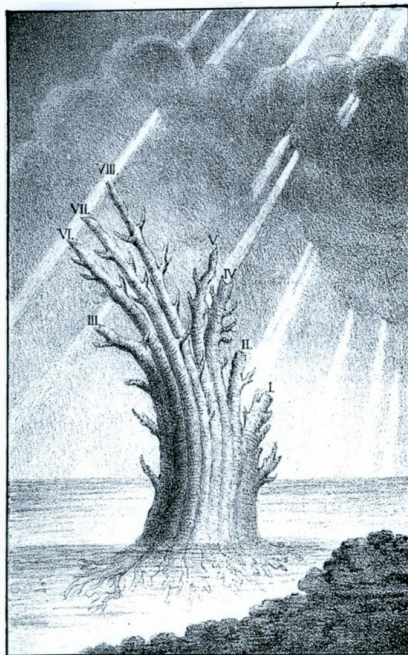
Rysunek 1: Rysunek z notatnika Karola Darwina

- Przy czym rysunek ten kojarzył mu się raczej z koralowcem niż z drzewem.
- W swojej najstynniejszej książce, „*O powstawaniu gatunków drogą doboru naturalnego*” (1859), w której przedstawił swoją teorię ewolucji przedstawił znacznie bardziej złożone „drzewo życia”.



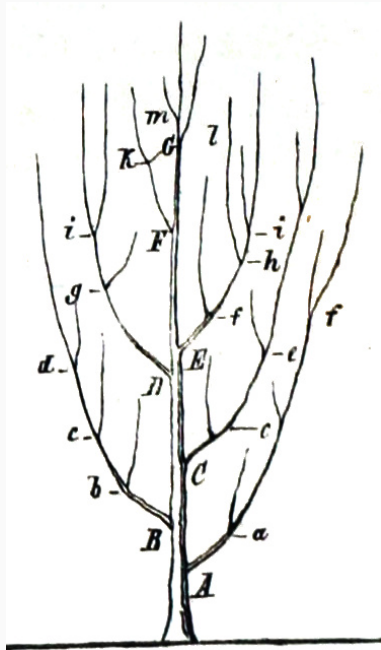
Rysunek 2: „Drzewo życia” K. Darwina z „O powstawaniu gatunków drogą doboru naturalnego” (1859)

- Warto zauważyć, że drzewa Darwina nie były pierwszymi przedstawieniami „drzew życia”, wcześniej pojawiały się podobne rysunki, jednak nie miały one przedstawiać ewolucji życia i wynikających z ewolucji pokrewieństw organizmów ale raczej służyły uporządkowaniu organizmów, w niektórych przypadkach uwzględniając kolejność ich pojawiania się w zapisie kopalnym
- Poniżej dwa przykłady.



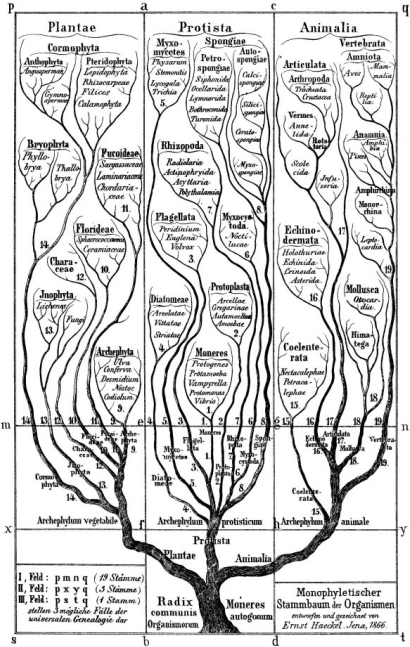
Rysunek 3: Carl Edward von Eichwald (1829) na podst. Petera Simona Pallas (1766)





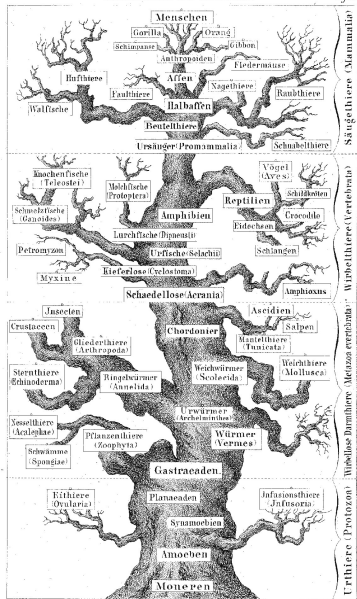
Rysunek 4: Heinrich Georg Bronn (1858)

- Do najbardziej znanych kontynuatorów i propagatorów teorii ewolucji Darwina należał Ernst Heinrich Haeckel.
- W „*Generelle Morphologie*”, dziele opublikowanym w 1866, przedstawił ewolucję organizmów w formie drzewa.



Rysunek 5: Haeckel 1866

- Osiem lat później (1874) Ernst Haeckel opublikował jeszcze bardziej malownicze drzewo, na którym przedstawił pochodzenie człowieka.

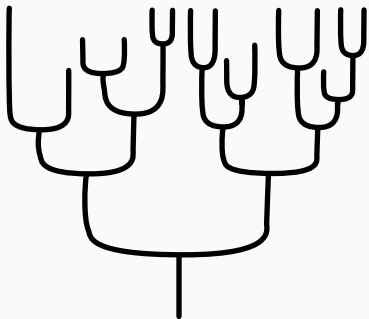


E. Haeckel, 1874.

1874, p. 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 178, 179, 180, 181, 182, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 282, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 347, 348, 349, 350, 351, 352, 353, 354, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 370, 371, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 384, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 413, 414, 415, 416, 417, 418, 419, 420, 421, 422, 423, 424, 425, 426, 427, 428, 429, 430, 431, 432, 433, 434, 435, 436, 437, 438, 439, 440, 441, 442, 443, 444, 445, 446, 447, 448, 449, 450, 451, 452, 453, 454, 455, 456, 457, 458, 459, 460, 461, 462, 463, 464, 465, 466, 467, 468, 469, 470, 471, 472, 473, 474, 475, 476, 477, 478, 479, 480, 481, 482, 483, 484, 485, 486, 487, 488, 489, 490, 491, 492, 493, 494, 495, 496, 497, 498, 499, 500, 501, 502, 503, 504, 505, 506, 507, 508, 509, 510, 511, 512, 513, 514, 515, 516, 517, 518, 519, 520, 521, 522, 523, 524, 525, 526, 527, 528, 529, 530, 531, 532, 533, 534, 535, 536, 537, 538, 539, 540, 541, 542, 543, 544, 545, 546, 547, 548, 549, 550, 551, 552, 553, 554, 555, 556, 557, 558, 559, 560, 561, 562, 563, 564, 565, 566, 567, 568, 569, 570, 571, 572, 573, 574, 575, 576, 577, 578, 579, 580, 581, 582, 583, 584, 585, 586, 587, 588, 589, 590, 591, 592, 593, 594, 595, 596, 597, 598, 599, 600, 601, 602, 603, 604, 605, 606, 607, 608, 609, 610, 611, 612, 613, 614, 615, 616, 617, 618, 619, 620, 621, 622, 623, 624, 625, 626, 627, 628, 629, 630, 631, 632, 633, 634, 635, 636, 637, 638, 639, 640, 641, 642, 643, 644, 645, 646, 647, 648, 649, 650, 651, 652, 653, 654, 655, 656, 657, 658, 659, 660, 661, 662, 663, 664, 665, 666, 667, 668, 669, 670, 671, 672, 673, 674, 675, 676, 677, 678, 679, 680, 681, 682, 683, 684, 685, 686, 687, 688, 689, 690, 691, 692, 693, 694, 695, 696, 697, 698, 699, 700, 701, 702, 703, 704, 705, 706, 707, 708, 709, 710, 711, 712, 713, 714, 715, 716, 717, 718, 719, 720, 721, 722, 723, 724, 725, 726, 727, 728, 729, 730, 731, 732, 733, 734, 735, 736, 737, 738, 739, 740, 741, 742, 743, 744, 745, 746, 747, 748, 749, 750, 751, 752, 753, 754, 755, 756, 757, 758, 759, 760, 761, 762, 763, 764, 765, 766, 767, 768, 769, 770, 771, 772, 773, 774, 775, 776, 777, 778, 779, 780, 781, 782, 783, 784, 785, 786, 787, 788, 789, 790, 791, 792, 793, 794, 795, 796, 797, 798, 799, 800, 801, 802, 803, 804, 805, 806, 807, 808, 809, 810, 811, 812, 813, 814, 815, 816, 817, 818, 819, 820, 821, 822, 823, 824, 825, 826, 827, 828, 829, 830, 831, 832, 833, 834, 835, 836, 837, 838, 839, 840, 841, 842, 843, 844, 845, 846, 847, 848, 849, 850, 851, 852, 853, 854, 855, 856, 857, 858, 859, 860, 861, 862, 863, 864, 865, 866, 867, 868, 869, 870, 871, 872, 873, 874, 875, 876, 877, 878, 879, 880, 881, 882, 883, 884, 885, 886, 887, 888, 889, 890, 891, 892, 893, 894, 895, 896, 897, 898, 899, 900, 901, 902, 903, 904, 905, 906, 907, 908, 909, 910, 911, 912, 913, 914, 915, 916, 917, 918, 919, 920, 921, 922, 923, 924, 925, 926, 927, 928, 929, 930, 931, 932, 933, 934, 935, 936, 937, 938, 939, 940, 941, 942, 943, 944, 945, 946, 947, 948, 949, 950, 951, 952, 953, 954, 955, 956, 957, 958, 959, 960, 961, 962, 963, 964, 965, 966, 967, 968, 969, 970, 971, 972, 973, 974, 975, 976, 977, 978, 979, 980, 981, 982, 983, 984, 985, 986, 987, 988, 989, 990, 991, 992, 993, 994, 995, 996, 997, 998, 999, 1000.

Rysunek 6: Haeckel 1874

- Drzewa Darwina, Haeckela i wiele innych, przedstawiających filogenezę organizmów, które możemy dzisiaj oglądać w książkach i publikacjach mają na celu pokazać pokrewieństwa i historię ewolucyjną badanych organizmów.
- Zgodnie z wizją Darwina, z jednego gatunku mogą powstać dwa, które następnie ewoluują niezależnie od siebie i mogą dać w wyniku kolejnych specjacji nowe gatunki a w konsekwencji taksony o wyższej randze (rodzaje, rodziny itd).
- Zwróćmy uwagę na ważną cechę tych drzew: gałąź, rozdziela się na dwie gałęzie, które „rosną” niezależnie od siebie i już się więcej nie spotykają.
- Schematycznie można to pokazać tak:



Rysunek 7: „Tradycyjne drzewo”

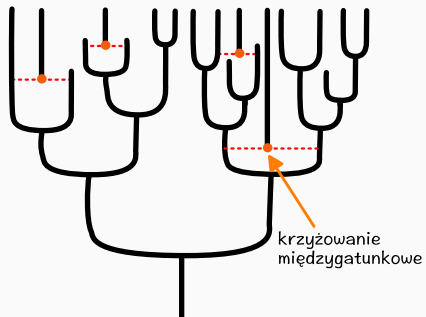




## Krzyżówki międzygatunkowe

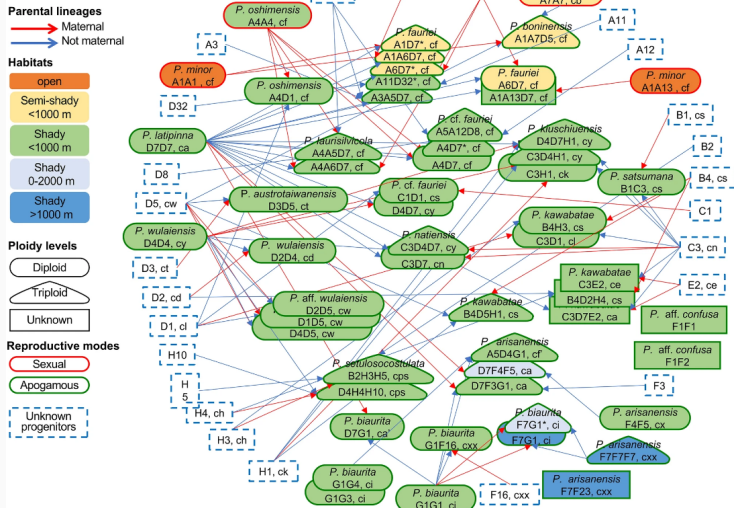
---

- Wraz z rozwojem biologii a zwłaszcza metod molekularnych, okazało się że taka wizja ewolucji jest jednak uproszczona.
- Najbardziej oczywistym wyłomem są krzyżówki międzygatunkowe.
- Blisko spokrewnione gatunki mogą się krzyżować i tworzyć płodne hybrydy, zwłaszcza u roślin.
- Zatem w drzewie ewolucyjnym pojawiają się „oczka”:



Rysunek 8: Drzewo uwzględniające krzyżowanie międzygatunkowe

- Szacunki z 2007 r. wskazują, że ok. 25% gatunków roślin kwiatowych i 10% zwierząt (np. owady, ryby pielęgnicowate, ptaki) powstało w wyniku hybrydyzacji.
- Nowsze badania (2015) pokazują, że udział krzyżujących się gatunków ptaków wynosi ok. 15% (w 1992 określano je na 9.2%) i z pewnością jest to wartość niedoszacowana.
- Czasem w wyniku badań okazuje się, że dla danej grupy organizmów otrzymujemy raczej sieć niż drzewo.
- Poniżej przykład z pracy Chao, YS., Ebihara, A., Chiou, WL. et al. Reticulate evolution in the *Pteris fauriei* group (Pteridaceae). *Sci Rep* 12, 9145 (2022). <https://doi.org/10.1038/s41598-022-11390-7>



Rysunek 9: Chao et al. Sci Rep 12, 9145 (2022)



# Endosymbioza i pochodzenie komórki eukariotycznej

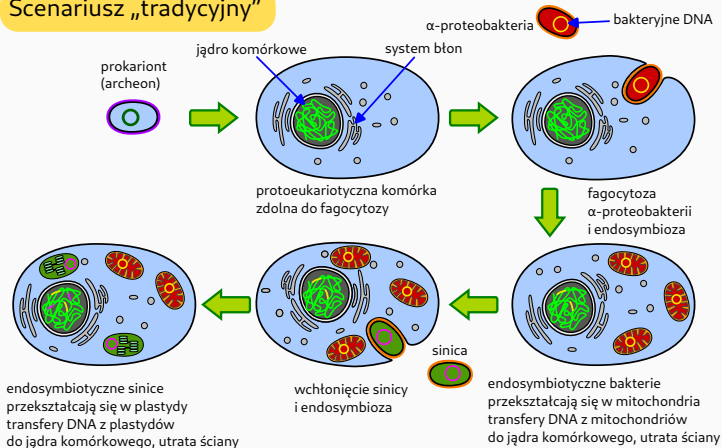
---

- Innym przykładem, który wymyka się „drzewiastej” wizji ewolucji jest endosymbioza, a zwłaszcza endosymbiotyczne pochodzenie komórki eukariotycznej.
- Jak dzisiaj wiadomo, najpierw mitochondria a później plastydy, które były poprzednio wolnożyjącymi bakteriami, stały się organellami w komórkach eukariotycznych.



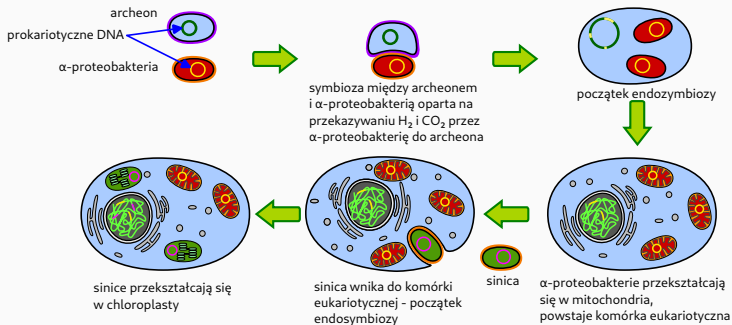
- Powstało wiele hipotez różniących się mniej lub bardziej od siebie na temat tego, jak przebiegał ten proces.
- Różnice dotyczą m.in.:
  - Budowy gospodarza („prakomórki eukariotycznej”), przed wchłonięciem przodków mitochondriów.
  - Pierwotnego charakteru relacji gospodarza z „pra-mitochondriami” (pokarm/pasożytnictwo/helotyzm/mutualizm).
  - Przedstawia się także innych kandydatów na endosymbionty (np. bakterię purpurową zamiast  $\alpha$ -proteobakterii).
- Poniżej przedstawiono w sposób uproszczony dwa z przedstawianych scenariuszy: „tradycyjny” i „hipotezę wodorową”.

## Scenariusz „tradycyjny”



Rysunek 10: Endosymbiotyczne pochodzenie komórki eukariotycznej - scenariusz „tradycyjny”

## Hipoteza wodorowa



Rysunek 11: Endosymbiotyczne pochodzenie komórki eukariotycznej - hipoteza wodorowa

- Oba scenariusze różnią się zwłaszcza pod względem przypuszczalnego stopnia organizacji komórki, która wchłonęła przodka mitochondriów.
- Wg. „tradycyjnego” scenariusza była to komórka już dość złożona, posiadająca system błon, być może posiadająca jądro, odżywiająca się drogą fagocytozy.
- Wg. „hipotezy wodorowej”, którą przedstawili William Martin i Miklós Müller w 1998 r.:
  - Archeon wszedł w symbiotyczną relację z bakterią zdolną do produkcji wodoru i dwutlenku węgla jako produktów ubocznych swoich procesów metabolicznych, które były wykorzystywane przez archeona
  - Ta symbioza była korzystna dla obu stron i ostatecznie doprowadziła do wchłonięcia bakterii przez archeona.

- Przodkiem linii eukariontów prowadzących do glonów i roślin był prawdopodobnie fagotroficzny protist, który konsumował sinice i był zainfekowany chlamydiami.
- Geny chlamydii, które przedostały się do jądra gospodarza ułatwiły przekształcenie się sinic w chloroplasty.



## Międzygenomowy transfer genów (IGT)

---

## Międzygenomowy transfer genów (IGT)

- Fragmenty DNA mogą przenosić się pomiędzy wszystkimi elementami komórki zawierającymi materiał genetyczny: jądrem, mitochondriami i plastydami.
- Przenoszenie fragmentów DNA pomiędzy genomami wewnątrz komórki nazywamy **międzygenomowym transferem genów** (ang. *Intergenomic Gene Transfer* - IGT)
- Trzeba pamiętać, że genomy mitochondriów i plastydów mają charakter prokariotyczny a jądra eukariotyczny.
- Przekształcaniu endosymbiontów w mitochondria i plastydy towarzyszył transfer wielu genów z ich genomów do jądra.
- Transfer przebiegał też czasem w drugą stronę - mitochondria większości zbadanych roślin nasiennych zawierają sekwencje jądrowe i plastydowe.





# Horizontalny transfer genów

---

- Jednak na dzisiejszym wykładzie skupimy się na innym, zjawisku, czyli na horyzontalnym transferze genów.
- **Horyzontalny transfer genów** (ang. *Horizontal Gene Transfer* - HGT), zwany też poziomym transferem genów (ang. *Lateral Gene Transfer* - LGT) to zjawisko przenoszenia materiału genetycznego między organizmami bez udziału procesów płciowych.
- W przeciwieństwie do krzyżowania, HGT może przebiegać również między organizmami bardzo odległymi ewolucyjnymi, nawet należących do różnych królestw.



## Początki badań nad HGT

---

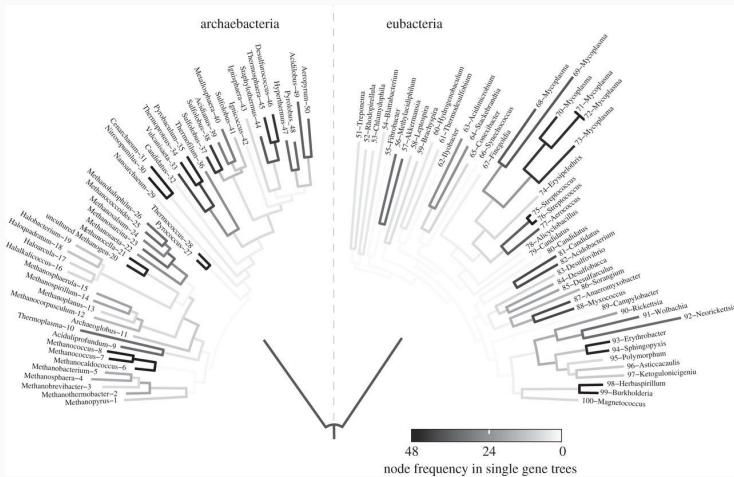
- W 1928 roku brytyjski mikrobiolog Frederick Griffith opublikował wyniki doświadczeń z użyciem myszy i wywołującej zapalenie płuc bakterii *Streptococcus pneumoniae*.
- Wykazał, że niejadliwa linia bakterii może zostać „stransformowana” w wirulentną.
- Linia niejadliwa uzyskiwała zdolność wirulencji po zmieszaniu z zabitym w wyniku gotowania linią zjadliwą.
- Po śmierci Griffitha podczas bombardowania Londynu w 1941, badania podjął Oswald Awery (USA)
- Awery i jego dwaj koledzy Colin MacLeod i Maclyn McCarty w 1944 r. udowodnili, że tajemniczym czynnikiem, który odpowiadał za transformację bakterii niejadliwych w wirulentne był DNA.
- Tym samym wykazali, że czynnikiem odpowiedzialnym za dziedziczenie jest DNA.

- W 1951 r. Victor Freeman (USA), badając odpowiedzialną za błonicę bakterię *Corynebacterium diphtheriae* odkrył, że można użyć wirusa do przeniesienia materiału genetycznego odpowiedzialnego za wirulencję od bakterii zjadliwej do niezjadliwej.
- W 1952 Norton Zinder i Joshua Lederberg (USA) wykazali zdolność bakterii *Salmonella* odpowiedzialnej za gripę żołądkową do wymiany materiału genetycznego poprzez wirusy i ukuli okreśiający to zjawisko termin **transdukcja**. Zdali sobie sprawę, że odkryli inny sposób niż rodzic-potomek na przekazywanie materiału genetycznego.
- Nie zdawano sobie sprawy z częstości i szybkości HGT aż do lat 50. w których zaobserwowano gwałtowne rozprzestrzenianie się oporności bakterii na antybiotyki. Jednak i wtedy jeszcze nie wiele wiedziano na temat roli HGT w ewolucji.

- HGT jest zjawiskiem częstym zwłaszcza u prokariotów u których odkryto go najwcześniej.
- Widać to na przykład kiedy tworzy się dla nich drzewa filogenetyczne na podstawie różnych genów.



- Poniższa ilustracja pochodzi z pracy: Sousa Filipa L., Thiergart Thorsten, Landan Giddy, Nelson-Sathi Shijulal, Pereira Inês A. C., Allen John F., Lane Nick and Martin William F. 2013. Early bioenergetic evolution *Phil. Trans. R. Soc.* B3682013008820130088 <http://doi.org/10.1098/rstb.2013.0088>
- Przedstawia drzewo filogenetyczne utworzone dla 100 gatunków bakterii i archeonów na podstawie 48 genów.
- Im mniej przeźroczyste gałęzie tym zgodność większa zgodność drzewa wspólnego dla wszystkich badanych genów i dla drzewa otrzymanego ze wszystkich genów razem.



Rysunek 12: Sousa et al. 2013

- Jak widać u podstawy drzewo „zanika”.
- Jest tak ponieważ prokaryoty często wymieniają fragmenty DNA włącznie z aktywnymi genami, zatem dochodzi do przenoszenia materiału genetycznego nawet między mało spokrewnionymi organizmami.
- W powyższych badaniach, żadne drzewo utworzone dla 48 badanych genów nie było zgodne z drzewem dla wszystkich.
- Mamy tu zatem do czynienia raczej z siecią wymieniających się materiałem genetycznym organizmów.
- Oczywiście utrudnia to badania filogenetyczne.

## Ciekawostka - HGT a sushi

- Dla większości ludzi nori - czyli wodorosty używane do zawijania sushi - są trudne do strawienia lub w ogóle niestrawne, ponieważ zawierają wielocukry nieobecne u roślin lądowych.
- Jednak bakterie obecne we florze bakteryjnej Japończyków zawierają geny kodujące enzymy umożliwiające ich trawienie.
- Bakterie uzyskały te geny drogą HGT zapewne od morskich bakterii, które dostały się do dziaśeł wraz z glonami.



## HGT u złożonych eukariontów

---

- Późniejsze badania wykazały, że HGT występuje także u złożonych eukariontów: zwierząt, grzybów i roślin.
- Znane są transfery pomiędzy różnymi gatunkami bakteriami czy roślin, ale także pomiędzy bakteriami i grzybami, bakteriami i roślinami, bakteriami i zwierzętami, grzybami i zwierzętami czy grzybami i roślinami.
- Wydaje się zatem, że nie istnieją żadne bariery genetyczne „zakazujące” przenoszenia się materiału genetycznego pomiędzy nawet odległymi gałęziami drzewa życia.
- Okazuje się, że wiele z istotnych cech, które pozwoliły na sukces ewolucyjny roślin lądowych, zostało uzyskanych przez te organizmy właśnie dzięki horyzontalnemu transferowi genów.
- Oto kilka przykładów cech, które uzyskały rośliny dzięki HGT

## Przystosowanie paproci do słabego oświetlenia

- Paprocie znane są z przystosowania do życia w słabym oświetleniu.
- Ich zdolność do rozwoju w takich warunkach została powiązana z ewolucją chimerycznego fotoreceptora - neochromu, który łączy w jednym genie moduły fitochromu i fototropiny reagujące na światło czerwone i niebieskie, optymalizując w ten sposób fotosyntezę.
- Okazało się, że neochrom paproci uzyskały od glików drogą HGT.



## Gen chroniący przed owadami u paproci

- U paproci znaleziono gen *Tma12*, o właściwościach insektobójczych
- Paprocie najprawdopodobniej uzyskały go dawno temu, drogą HGT od bakterii
- Gen ten u transgenicznej bawełny, chroni ją przed mączlikami.

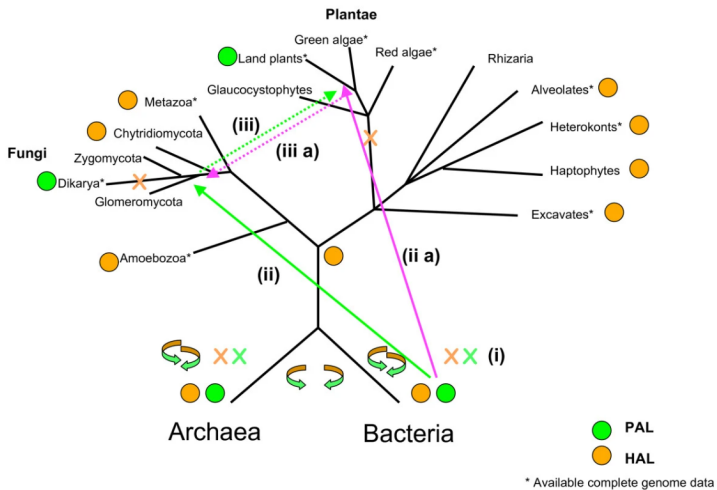
## Fotosynteza C<sub>4</sub> u *Alloteropsis*

- Geny niezbędne do fotosyntezy C<sub>4</sub> u traw *Allotheropsis* zostały przeniesione poprzez minimum cztery epizody HGT od gatunków, które oddzieliły się od tej linii ok. 20 mln. lat temu

## Flawonoidy i lignina

- Enzym PAL (*Phenylalanine Ammonia Lyase*) niezbędny do syntezy flawonoidów i ligniny został na wczesnych etapach ewolucji roślin lądowych przeniesiony do nich od bakterii lub grzybów.
- Pierwotnym źródłem były bakterie, jednak nie jest jasne, czy gen przeniósł się najpierw do grzybów a od nich do roślin, czy od razu do roślin, z których przeniósł się do grzybów.
- Poniższa ilustracja pochodzi z pracy: Emiliani, G., Fondi, M., Fani, R. et al. A horizontal gene transfer at the origin of phenylpropanoid metabolism: a key adaptation of plants to land. *Biol Direct* 4, 7 (2009).  
<https://doi.org/10.1186/1745-6150-4-7>

# Eukarya



Co sprzyja HGT?

---

## Co sprzyja HGT?

- HGT jest ułatwiony w przypadku organizmów jednokomórkowych - przeniesiony i zintegrowany z genomem biorcy gen jest bezpośrednio przekazywany komórkom potomnym.
- U organizmów wielokomórkowych sytuacja jest bardziej skomplikowana - przeniesiony gen musi znaleźć się w linii komórek, które wytworzą gamety (w przypadku rozmnażania płciowego).
- Przekazanie przeniesionego genu do następnych pokoleń jest bardziej prawdopodobne jeśli spory, zygoty czy zarodki mają bezpośredni kontakt z otoczeniem - mogą wtedy łatwiej „pobrać” obce geny i przekazać dalej.
- Także inne rodzaje bliskiego kontaktu między organizmami mogą sprzyjać HGT.

## Przypadek *Amborella trichopoda*

- Ciekawym przypadkiem jest *Amborella trichopoda*.
- Jest to roślina uważana za siostrzaną względem wszystkich obecnie żyjących roślin okrytonasiennych.
- Posiada ogromny genom mitochondrialny o długości ~3,9 milionów pb (ok. 10x więcej niż średnia u roślin)
- Badania wykazały, że w jej genomie znajdują się ślady wielu epizodów HGT.
- Większość genów mitochondrialnych posiada jedną lub więcej kopii uzyskanych od innych okrytonasiennych a także mszaków i zielenic.
- Co więcej, wiele z tych transferów obejmowało wiele genów a nawet całe genomy mitochondrialne.
- Autorzy przypuszczają, że jest to związane z trybem życia rośliny - jest ona często pokryta licznymi epifitami - taki bezpośredni kontakt sprzyja przenoszeniu genów.

## HGT u traw

- Ostatnio także odkryto liczne przypadki HGT między trawami.
- Możliwe, że transfery są tak częste dzięki dużym ilościom pyłku (rosnące blisko siebie łagiewki pyłkowe różnych gatunków mogą wymieniać materiał genetyczny).
- Zwraca się także uwagę na to, że korzenie rosnących blisko siebie roślin mogą się zrastać i wymieniać materiał genetyczny.



- Jak widać, zjawisko HGT kojarzone jest z bliskim fizycznym kontaktem między organizmami różnych gatunków.
- Innym przykładem bliskich kontaktów między roślinami jest zjawisko pasożytnictwa.
- **Hemipasożyty** (półpasożyty) - prowadzą fotosyntezę, pobierają od gospodarza wodę i sole mineralne.
- **Holopasożyty** (pasożyty całkowite) - nie prowadzą fotosyntezy, pobierają od gospodarza także substancje organiczne.
- Możemy też je podzielić na **obligatoryjne** (muszą pasożytować) i **fakultatywne** (mogą pasożytować, ale nie muszą)
- Holopasożyty są oczywiście pasożytami obligatoryjnymi, często używa się te terminy jako synonimy.

- Holopasożyty wydają się być lepszymi kandydatami do transferów genów.
- Rzeczywiście, badania wspierają taki pogląd.
- Na przykład, zbadano pięć gatunków z rodziny Orobanchaceae: dwa holopasożytnicze (*Orobanche minor* i *Aeginetia indica*) i trzy pasożyty fakultatywne (*Pedicularis keiskei*, *Phtheirospermum japonicum* i *Melampyrum roseum*).
- U holopasożytów znaleziono 106 obcych genów jądrowych, u pasożytów fakultatywnych nie znaleziono żadnego.

- Znalaziono także wiele innych przypadków HGT, przy czym nie tylko przeniesionych od żywiciela do pasożyta ale także od pasożyta do żywiciela.
- Na przykład u *Plantago* zidentyfikowano dwa transfery genu *atp1* od pasożytów *Bartsia* i *Cuscuta*.

## DNA czy mRNA?

- Jednym z kluczowych pytań dotyczących HGT jest to, jaki kwas nukleinowy przenosi informację genetyczną między roślinami.
- Teoretycznie, istnieją dwie możliwości: DNA i mRNA.
- DNA wydaje się najbardziej oczywistym kandydatem - przeniesione fragmenty mogą po prostu wbudować się w genom biorcy.
- Z drugiej strony wiadomo, że między pasożytem i gospodarzem występuje „RNA traffic” - wraz substancjami odżywczymi w tkankach przewodzących przedostają się cząsteczki mRNA.
- Trzeba jednak pamiętać, że aby gen wbudował się do genomu biorcy, musi dojść do odwrotnej transkrypcji.
- Geny przeniesione drogą mRNA można zidentyfikować np. po braku intronów (jeśli dany gen je ma), śladach ogona poli-A czy śladach edycji mRNA.
- Badania wykazują, że obie drogi (przez DNA i mRNA) się zdarzają, choć ta pierwsza wydaje się częstsza.

## Który genom?

- Kolejnym zagadnieniem związanym z HGT jest rodzaj genomu biorącego udział w transferze.
- W komórce roślinnej znajdują się trzy genomy: jądrowy, plastydowy i mitochondrialny.
- Z tych trzech genom plastydowy wydaje się szczególnie „oporny” na takie zmiany.
- Z kolei mitochondria i genom mitochondrialny roślin mają wiele cech, które sprzyjają transferom, jak: mechanizm pobierania DNA, liczne i duże przestrzenie między genami, gdzie mogą się wbudowywać obce sekwencje, fuzje między mitochondriami, etc.
- Rzeczywiście, przypadki zidentyfikowanego HGT, dotyczą głównie genów jądrowych i mitochondrialnych.

## Nasze badania

---

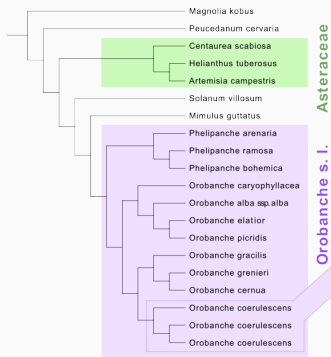
- Od lat prowadzimy badania nad HGT u przedstawicieli holopasożytniczych Orobanchaceae, głównie u rodzajów *Orobanche* i *Phelipanche*.
- Rodzina Orobanchaceae jest wybitnie bogata w gatunki holopasożytnicze ale zawiera także hemipasożyty i autotrofy, zatem jest dobrym modelem do badań nad pasożytnictwem i związanymi z nim procesami ewolucyjnymi.



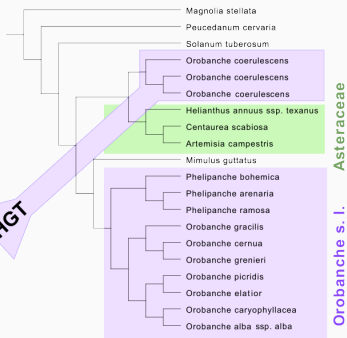
Rysunek 13: *Orobanche flava*



- Na razie udało nam się opublikować pierwszy przypadek transferu mitochondrialnego *atp6* u holopasozytycznych Orobanchaceae.
- Dotyczył on mitochondrialnego genu *atp6*.
- Po utworzeniu drzew filogenetycznych obejmujących badane Orobanchaceae oraz gatunki z innych rodzin, także zawierających żywiciela (Asteraceae), dla sekwencji *trnL-trnF* oraz genu *atp6* ukazał się taki wynik:



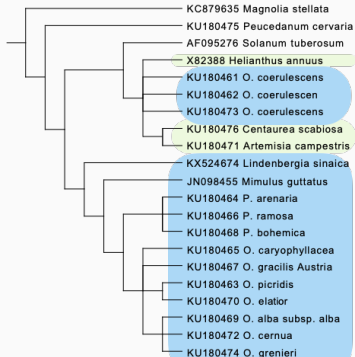
*trnL-trnF*  
plastid sequence



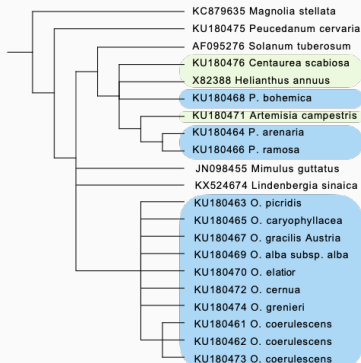
*atp6*  
mitochondrial sequence

- Drzewo *trnL-trnF* pokazywało właściwe zależności filogenetyczne, natomiast *atp6* dla *Orobanche coerulescens* ewidentnie „przeskoczył” na gałąź Asteraceae, gdzie znajdują się żywiciela tego gatunku.
- Taka niezgodność wskazuje na transfer od żywiciela do pasożyta.
- To był pierwszy znaleziony przez nas transfer, ale okazało się, że dla trzech badanych gatunków *Phelipanche* także uzyskaliśmy podobny wynik.

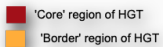
## HGT1



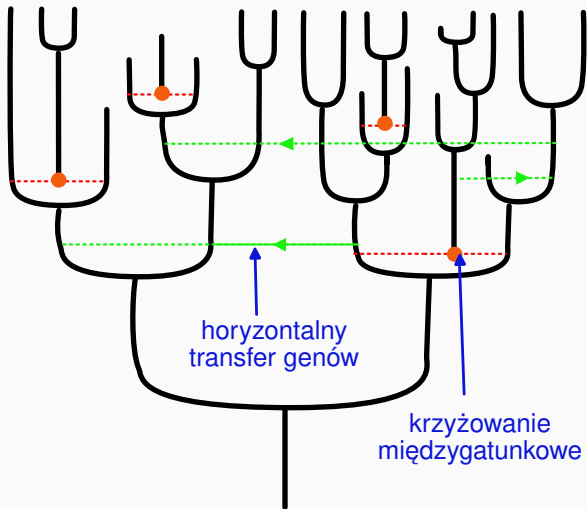
## HGT2



- Bliższa analiza wykazała, że najprawdopodobniej były to dwa oddzielne przypadki transferu genu *atp6*, jeden do *O. coeruleus* lub nieodległego przodka, drugi do przodka badanych gatunków *Phelipanche*
- Co więcej, okazało się, że geny mają charakter mozaikowy - częściowo składają się z fragmentów oryginalnego genu, a częściowo z fragmentów przeniesionego genu, przy czym są to różne fragmenty dla obu transferów.



- Na koniec uzupełnijmy sobie nasze schematyczne drzewo życia o HGT (pominięto endosymbiozę):



Rysunek 14: Drzewo z HGT



- Jak widać, oprócz „tradycyjnie” rozgałęziających się linii ewolucyjnych, widzimy też „poziome” połączenia między nimi obejmujące takie zjawiska jak krzyżowanie międzygatunkowe, endosymbioza, HGT.
- Zjawiska te można określić jako **ewolucja horyzontalna** (pozioma).
- Pod ten termin można także podciągnąć koewolucję gatunków drogą doboru naturalnego.
- Warto pamiętać, że te zjawiska mogą być ze sobą wzajemnie powiązane i powodować dalsze modyfikacje genotypów i fenotypów. Na przykład:

## Wielokrotna endosymbioza

- Najmniejszy odnotowany genom bakteryjny należy do *Tremblaya princeps*, endosymbionta *Planococcus citri* (wełnowiec cytrusowiec).
- *Tremblaya* ma genom zaledwie o wielkości 139 kb (121 genów), ale posiada własnego endosymbionta bakteryjnego, *Moranella endobia*.
- Skrajna degeneracja genomu *Tremblaya* prawdopodobnie wynika z obecności *Moranella* jako endosymbionta, przy czym *Moranella* posiada ok. 4x większy genom niż *Tremblaya*
- Przynajmniej 22 geny przeniesione horyzontalnie z wielu różnych bakterii do genomu wełnowca prawdopodobnie uzupełniają brakujące geny symbionta.
- Jednak żaden z tych genów nie pochodzi od *Tremblaya*, co wskazuje, że redukcja genomu tego symbionta nie została umożliwiona przez transfer genów do jądra gospodarza.
- Wyniki te wskazują zatem, że funkcjonowanie tej trójstronnej symbiozy zależy od genów pochodzących z wielu linii organizmów.

Dziękuję za uwagę!