





Genomy

1. **Co to jest genom?**
2. **Wielkość genomu**
 - Definicja, ilość DNA
 - Liczba par zasad
3. **Gęstość genów**
4. **Organizacja genomu**
 - Zawartość G+C
 - Genom Prokariota
 - Genom Eukariota
5. **Transpozony**
 - Definicja
 - Podział transpozonów
 - Rola w ewolucji genomów
6. **Porównanie Pro- i Eukariota**



1. Co to jest genom?

Genom: materiał genetyczny zawarty w podstawowym zestawie chromosomów (x). Obejmuje on sekwencje kodujące i niekodujące.

- 1920: termin genom został wprowadzony przez niemieckiego botanika Hansa Winklera.
- Termin początkowo odnosił się do haploidalnego, n zestawu chromosomów jako „materialnej podstawy istnienia gatunku”.
- Obecnie genom odnosi się do zestawu podstawowego (monoploidalnego), x .
- Od lat 1960 genom utożsamia się zarówno z genami jak i sekwencjami niekodującymi.

GENE +
CHROMO
SOME

Ich schlage vor, für den haploiden Chromosomensatz, der im Verein mit dem zugehörigen Protoplasma die materielle Grundlage der systematischen Einheit darstellt, den Ausdruck: das Genom zu verwenden und Kerne, Zellen und Organismen, in denen ein gleichartiges Genom mehr als einmal in jedem Kern vorhanden ist, karyogoniatisch zu nennen, solche dagegen, die verschiedenartige Genome im Kern führen, heterogoniatisch. Individuen, die dasselbe Genom besitzen, sollen isogoniatisch, solche, deren Genome wechsellagerbar sind, anisogoniatisch heißen. Nach der Anzahl der in den Kernen eines Organismus vorhandenen Chromosomensätze sollen ferner unterschieden werden



W biologii molekularnej genom to materiał genetyczny komórki (jądro + organella). Definicja ta nie uwzględnia ploidalności, co skutkuje porównywaniem organizmów o różnej liczbie kopii informacji genetycznej.



Genomy

1. Co to jest genom?
2. **Wielkość genomu**
 - Definicja, ilość DNA
 - Liczba par zasad
3. Gęstość genów
4. Organizacja genomu
 - Zawartość G+C
 - Genom Prokariota
 - Genom Eukariota
5. Transpozony
 - Definicja
 - Podział transpozonów
 - Rola w ewolucji genomów
6. Porównanie Pro- i Eukariota



2. Wielkość genomu: definicja

Wielkość genomu to zawartość DNA w pojedynczym genomie. Podaje się ją jako całkowitą liczbę par zasad* (bp) lub w pikogramach.

Pary zasad (przedrostki):

- 10^3 bp: kilo (kbp)
- 10^6 bp: mega (Mbp)
- 10^9 bp: giga (Gbp)

Wielkości genomów najczęściej podaje się w Mbp.



3200 Mbp
= 3.2 Gbp



1 TB
= 1000 GB

Konwersja par zasad na długość DNA:

- 1 kbp: $0,34 \times 10^{-6}$ m \approx 0,34 μ m
- 1 Mbp: $0,34 \times 10^{-3}$ m \approx 0,34 mm
- 1 Gbp: 0,34 m \approx 34 cm

Długości genomów bakterii mieszczą się w zakresie mm, natomiast Eukariota w zakresie cm i metrów.

Konwersja par zasad na masę:

- 1 kbp: 10^{-18} g \approx 10^{-6} pg (attogram)
- 1 Mbp: 10^{-15} g \approx 10^{-3} pg (femtogram)
- 1 Gbp: 10^{-12} g \approx 1 pg (pikogram)

Genomy bakteryjne ważą femtogramy, a genomy Eukariota - pikogramy.

*w niektórych źródłach spotyka się „liczba nukleotydów”

Wielkość genomu mierzy się w pikogramach. 1 pikogram to 978 Mbp (\approx 1 Gbp), np. 3,2 pg = $3,2 \times 978$ Mbp = 3 129,6 Mbp.

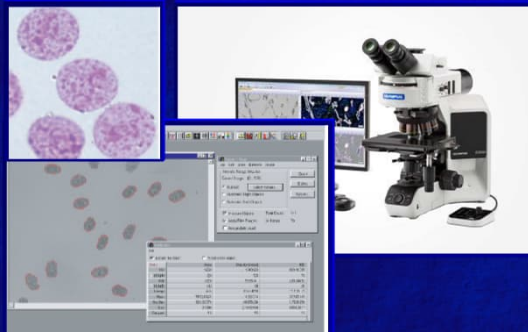


2. Wielkość genomu: ilość DNA

Zawartość DNA w jądrach określa się mierząc ilość barwnika, która związała się z DNA i porównując otrzymaną wielkość ze wzorcem.



W reakcji Feulgena ilość barwnika, a tym samym ilość zaabsorbowanego światła (zabarwienie) jest proporcjonalna do zawartości DNA. Jądra są heterogenne i konieczny jest pomiar wielu punktów. Metoda pomiaru DNA to cytometria.



Pomiar jest wykonywany automatycznie. Jądra są obrysowywane i mierzy się wiele punktów. Otrzymane wartości są analizowane statystycznie. Wynik jest podawany w pikogramach.

W cytometrii przepływowej z DNA wiążą się fluorochromy. Mierzona jest emitowana przez nie ilość światła. Proces pozwala na pomiar tysięcy jąder w krótkim czasie.



2. Wielkość genomu: ilość DNA

Zawartość DNA w pikogramach w haploidalnych (n) jądrach określana jest mianem wartości C (ang. C-value).

Wartość C zawsze odnosi się do komórek haploidalnych. W komórkach somatycznych zawartość DNA wynosi 2C. Wartość C służy do określania wielkości genomu i można ją odczytać w bazach danych.

Plant DNA C-values Database
(release 6.0, December 2012)
MD Bennett and IJ Leitch

News
Release of new data for over 1400 species not previously listed. [More details](#)

Plant C-values

Angiosperm C-values

Gymnosperm C-values

Pteridophyte C-values

Bryophyte C-values

Algal C-values



ANIMAL GENOME SIZE DATABASE



Baza genomów zwierzęcych.
(<http://www.genomesize.com/>)


Baza genomów roślinnych.
(<http://data.kew.org/cvalues/>)

Używanie „C-value” i wielkość genomu zamiennie jest błędem, gdyż wartość C może obejmować więcej niż jeden genom (np. u poliploidów), natomiast wielkość genomu zawsze odnosi się do jednego genomu (monoploidalnego, x).

2. Wielkość genomu: ilość DNA

Wartości C znacznie się różnią między gatunkami Eukariota i nie są skorelowane ze stopniem złożoności organizmu (C-value paradox).

Grupa	Wartość C (pg)
Ssaki	~10
Ptaki	~10
Gady	~10
Płazy	~10
Ryby	~10
Owady	~10
Okrytonasienne	~10
Nagonasienne	~10
Paprotniki	~10
Mszaki	~10
Glony	~10
Grzyby	~10
Pierwotniaki	~10
Prokariota	~10 ⁻³



Trillium x hagei (Trójlist),
C = 132,5 pg (Zhang et al. 2013)

Duże zróżnicowanie wartości C częściowo wynika z większej liczby genomów u gatunków poliploidalnych.

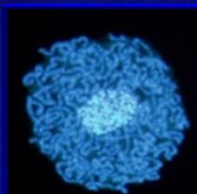
C-value (pg)

10⁻⁴ 10⁻³ 10⁻² 10⁻¹ 1 10 10² 10³

2. Wielkość genomu: liczba par zasad

Liczba par zasad u Prokariota rośnie liniowo ze stopniem złożoności. U Eukariota można zaobserwować wzrost wykładniczy.

Gatunek	Wielkość genomu [Mbp]
Wirus grypy	0,014
<i>Carsonella ruddii</i>	0,160
<i>Mycoplasma genitalium</i>	0,580
<i>Escherichia coli</i>	4,600
<i>Amoeba dubia</i> (<i>Polychaos dubium</i>)	670 000,000
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	12,000
<i>Physcomitrella patens</i>	510,000
<i>Arabidopsis thaliana</i>	140,000
<i>Triticum aestivum</i>	17 000,000
<i>Caenorhabditis elegans</i>	100,000
<i>Drosophila melanogaster</i>	140,000
<i>Danio rerio</i>	1 600,000
<i>Mus musculus</i>	2 800,000
<i>Pan troglodytes</i>	3 000,000
<i>Homo sapiens</i>	3 200,000



Carsonella ruddii
(0,160 Mb).



Polychaos dubium (*Amoeba dubia*)
(670 000 Mb).



2. Wielkość genomu: liczba par zasad

Gatunki poliploidalne, zwłaszcza u roślin często charakteryzują się dużym genomem.



Brassica rapa: $2n = 2x = 20$;
238 Mbp;
41 018 genów.



Brassica napus (rzepak):
allopoliploid, powstał ze
skrzyżowania
B. rapa i *B. oleracea*.



Brassica oleracea:
 $2n = 2x = 18$;
488 Mbp;
59 225 genów.





$2n = 4x = 38$;
738 Mbp;
101 040 genów.

Plantsensembl.org 2018



Genomy

1. Co to jest genom?
2. Wielkość genomu
 - Definicja, ilość DNA
 - Liczba par zasad
3. **Gęstość genów**
4. Organizacja genomu
 - Zawartość G+C
 - Genom Prokariota
 - Genom Eukariota
5. Transpozony
 - Definicja
 - Podział transpozonów
 - Rola w ewolucji genomów
6. Porównanie Pro- i Eukariota

3. Gęstość genów

Gęstość genów określa liczbę genów przypadającą na milion par zasad (Mbp).

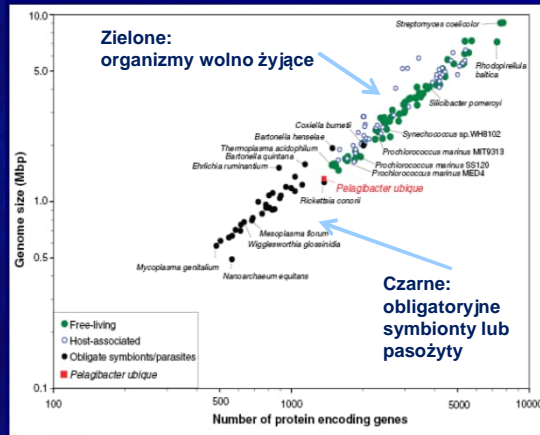
Gatunek	Wielkość genomu [Mbp]	Liczba genów	Gęstość genów
Wirus grypy	0,014	9	642
<i>Carsonella ruddii</i>	0,160	182	1138
<i>Mycoplasma genitalium</i>	0,580	525	905
<i>Escherichia coli</i>	4,600	4 300	935
<i>Amoeba dubia (Polychaos dubium)</i>	670 000,000	?	?
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	12,000	6 600	550
<i>Physcomitrella patens</i>	510,000	28 000	55
<i>Arabidopsis thaliana</i>	140,000	25 000	179
<i>Triticum aestivum</i>	17 000,000	107 891	6
<i>Caenorhabditis elegans</i>	100,000	20 000	200
<i>Drosophila melanogaster</i>	140,000	14 000	100
<i>Danio rerio</i>	1 600,000	26 000	16
<i>Mus musculus</i>	2 800,000	20 000	7
<i>Pan troglodytes</i>	3 000,000	21 506	7
<i>Homo sapiens</i>	3 200,000	22 287	7



3. Gęstość genów: Prokariota

Małe genomy charakteryzują się dużą gęstością genów. U Prokariota wynosi ona 700-1000 genów na milion par zasad.

- U Prokariota obserwuje się liniową zależność pomiędzy liczbą genów a wielkością genomu.
- Im więcej genów tym większy jest genom Prokariota.
- Wolno żyjące Prokariota mają więcej genów i większy genom niż symbionty i pasożyty.
- U pasożytów redukcja genomu jest związana z selekcją ukierunkowaną na transport substancji od gospodarza.



Zależność wielkości genomu od liczby genów na podstawie 244 genomów Archaea i bakterii.

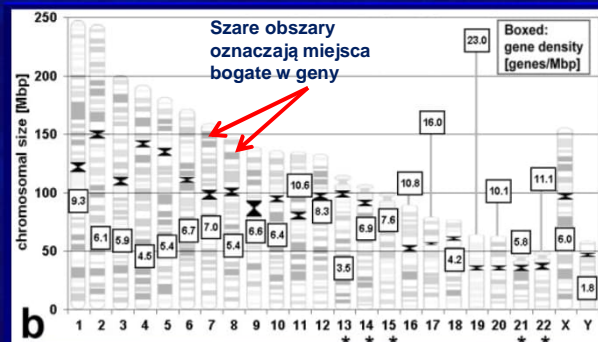
Giovanoni et al. 2005



3. Gęstość genów: Eukariota

Duże genomy eukariotyczne charakteryzują się małą gęstością genów, wynoszącą nawet <10 genów na milion par zasad.

- Kilkaset genów (100-550) przypada na milion par zasad (1 Mbp) w mniejszych genomach Eukariota (rzędu wielkości 10^6).
- Kilka genów (6-7) przypada na milion par zasad w bardzo dużych genomach Eukariota (rzędu wielkości 10^9).
- U człowieka przypada średnio 7 genów na milion par zasad.



Gęstość genów człowieka dla poszczególnych chromosomów. Chromosom 19 charakteryzuje się największą gęstością genów (23), a najmniejszą Y (1,8).



Gęstość genów u danego gatunku różni się w zależności od chromosomu. Różnice występują także w obrębie jednego chromosomu.

Mayer et al. 2005



Genomy

1. Co to jest genom?
2. Wielkość genomu
 - Definicja, ilość DNA
 - Liczba par zasad
3. Gęstość genów
4. **Organizacja genomu**
 - Zawartość G+C
 - Genom Prokariota
 - Genom Eukariota
5. Transpozony
 - Definicja
 - Podział transpozonów
 - Rola w ewolucji genomów
6. Porównanie Pro- i Eukariota

4. Organizacja genomu: zawartość G+C

Zawartość G+C to procent par zasad w DNA lub RNA zawierających guaninę lub cytozynę.

- Fragmenty DNA z wyższą zawartością G+C mają wyższą temperaturę topnienia.
- W temperaturze topnienia (T_m) DNA jest w połowie zdenaturowany tzn. połowa jest w postaci jednoniciowej, a połowa w postaci dwuniciowej.
- Temperatura topnienia decyduje o specyfice reakcji PCR (łańcuchowej reakcji polimerazy). Temperatura przyłączania starterów jest na ogół równa $T_m \pm 5^\circ\text{C}$.

<p>5' — AGCTAAGGCCTAGCGTAGCCT — 3'</p> <p>3' — TCGATTCCGGATCGCATCGGT — 5'</p> <ul style="list-style-type: none"> ➤ Liczba nukleotydów: 21 ➤ Liczba nukleotydów z G+C: 12 ➤ Procent G+C: 57% 	$T_m = 81,5 + 16,6 (\log \text{Na}^+) + \frac{41 \sum \text{G+C}}{\text{długość}} - 600/\text{długość}$ $T_m = 81,5 + 16,6 (\log 0,05) + \frac{41 \times 12/21}{- 600/21}$ $T_m = 81,5 + 16,6 (-1,3) + 23,43 - 28,57$ $T_m = 54,78 \approx 55^\circ\text{C}$
--	--

Zawartość G+C zmienia się w poszczególnych obszarach genomu. Geny zawierają więcej par zasad z G+C niż regiony otaczające.

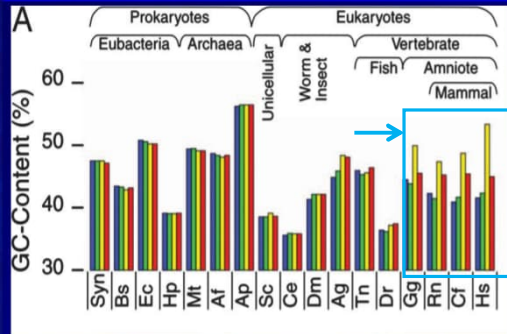


4. Organizacja genomu: zawartość G+C

Zawartość par zasad z G+C różni się pomiędzy organizmami. Zawartość G+C w całym genomie jest na ogół wyższa u Prokariota.

Wyższa zawartość G+C jest związana z:

- selekcją w kierunku par GC np. u bakterii;
- zwiększoną termostabilnością u termofilnych Prokariota i stałocieplnych Eukariota;
- zwiększoną aktywnością transkrypcyjną, np. u ssaków geny bogate w GC mają 100 razy wyższy poziom transkrypcji niż odpowiednie ortologu ubogie w GC.



Zawartość G+C w genomach Pro- i Eukariota. (cały genom: niebieskie; geny: zielone; miejsca startu transkrypcji: żółte; miejsca końca transkrypcji: czerwone).

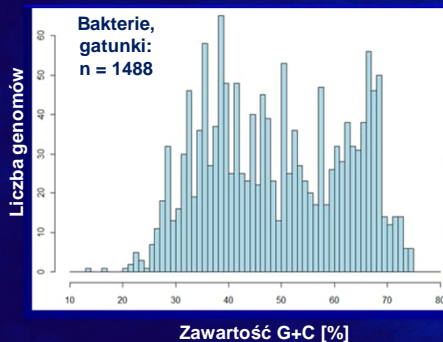
Zawartość G+C nie koreluje ze stopniem złożoności organizmu. Regiony początku i końca transkrypcji u owodniowców mają podwyższony poziom G+C (strzałka).

Khuu et al. 2007

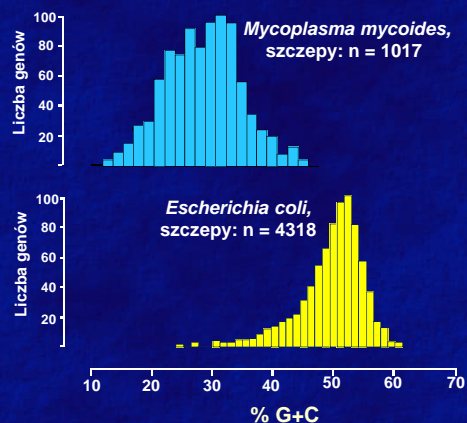


4. Organizacja genomu: zawartość G+C

Zawartość G+C w genomach różnych gatunków Prokariota jest zróżnicowana i wynosi od 15% do 75%.



Rozkład zawartości G+C nie jest skorelowany z ewolucją Prokariota.



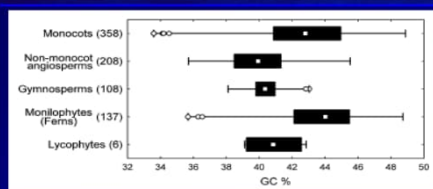
Różnice w zawartości G+C u jednego gatunku Prokariota są znaczne i mogą wynosić nawet 300% (np. 15-48% GC u *M. mycoides*, 25-60% GC u *E. coli*).

Nishida 2016



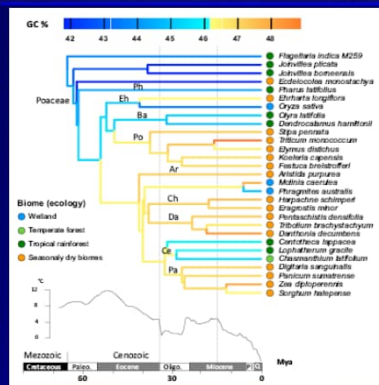
4. Organizacja genomu: zawartość G+C

U roślin naczyniowych zawartość G+C waha się od 34% do 49% i jest najwyższa u jednoliściennych, zwłaszcza u traw (Poaceae).



Zawartość G+C u roślin naczyniowych (widłaki, paprocie, nagonasienne, okrytonasienne bez jednoliściennych, jednoliścienne).

Wzrost zawartości GC u traw nastąpił 68 mln. lat temu, na przełomie mezozoiku i kenozoiku, gdy trawy wyodrębniły się jako osobna grupa.



Zawartość GC u jednoliściennych na tle zmian klimatu i preferowanego siedliska.

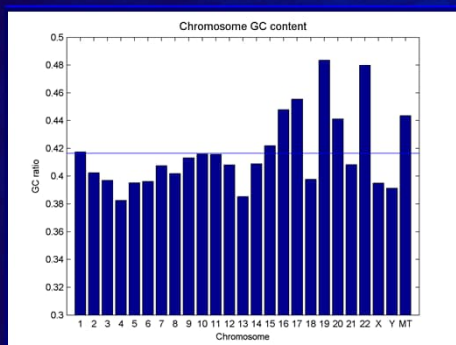
Wzrost zawartości GC u traw skorelowany jest ze zmianami klimatycznymi. Najwyższe wartości występują u traw zasiedlających suche ekosystemy.

Smarda et al. 2014

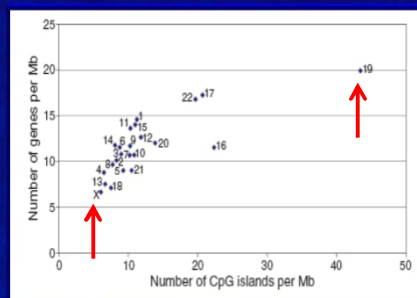


4. Organizacja genomu: zawartość G+C

W genomie człowieka jest 41% G+C. Chromosomy różnią się zawartością GC od 38% (chr. 4, 13) do 49% (chr. 19).



Zawartość G+C w genomie człowieka z uwzględnieniem poszczególnych chromosomów.



Korelacja pomiędzy liczbą genów a liczbą wysp CpG (sekwencje bogate w GC).

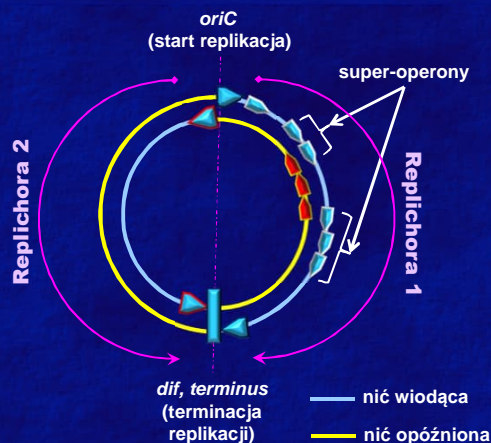
Zawartość GC jest skorelowana z liczbą genów. Chromosom 19 ma najwięcej genów i najwyższą zawartość wysp CpG. Chromosom X ma najmniej genów i najmniej wysp CpG.



4. Organizacja genomu: Prokariota

Organizacja genomu Prokariota jest konserwatywna. Rozmieszczenie genów jest równomierne. Są one zgrupowane w operony.

- Geny są zlokalizowane na obu niciach.
- Na nici wiodącej jest więcej genów niż na nici opóźnionej.
- Sąsiadujące operony pełnią podobne funkcje i są jednocześnie transkrybowane. Tworzą one super-operony.
- Replichory: replikujące połowy, które powstają w wyniku podziału genomu przez miejsca początku (*oriC*) i końca (*dif*) replikacji.
- Replichory są symetryczne: $ori/dif = 180^\circ$.



Lokalizacja genów kodujących białka odzwierciedla kolejność ich aktywacji podczas procesów metabolicznych.



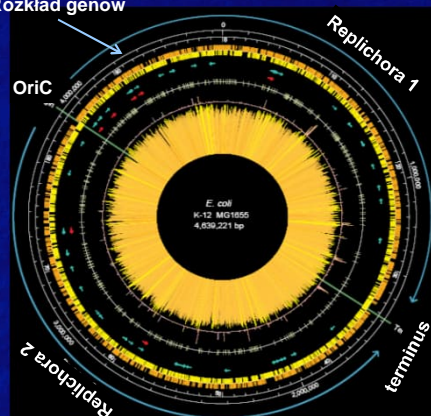
4. Organizacja genomu: Prokariota

Geny kodujące białka stanowią 87,8% genomu *E. coli*, geny dla RNA – 0,8%, sekwencje powtarzalne – 0,7%, regulatorowe – 10,6%.

Genom *Escherichia coli*

- Rozkład genów jest równomierny.
- Geny występują na obu niciach DNA. Nić wiodąca jest pokazana jako pomarańczowy okrąg, a nić opóźniona - żółty. Więcej genów jest na nici wiodącej.
- Niebieskie strzałki pokazują lokalizację i kierunek transkrypcji genów dla tRNA, a czerwone dla genów rRNA.
- W genomie występują elementy insercyjne i sekwencje powtarzalne.

Rozkład genów



Odchylenie G/C polega na występowaniu większej liczby G (26% u *E. coli*) niż C (24% u *E. coli*) na nici komplementarnej. Jest to cecha wielu bakterii.

Blattner et al. 1997

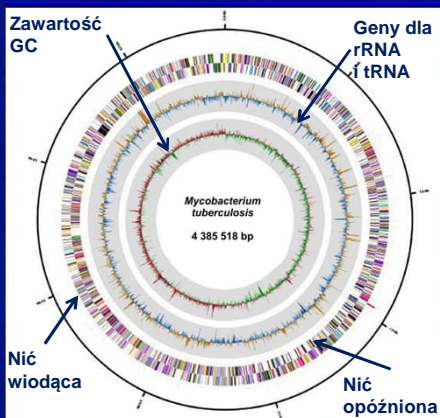


4. Organizacja genomu: Prokariota

Geny kodujące białka stanowią 89,1% genomu *M. tuberculosis*, geny dla RNA – 1,0%, sekwencje powtarzalne – 0,09%.

Cechy genomu *M. tuberculosis*

- Liczba genów na nici wiodącej i opóźnionej podobna, co może być związane z wolnym wzrostem.
- Duża liczba genów dla oksydoreduktaz i oksigenaz związana z fosforylacją w warunkach tlenowych.
- Wysoka zawartość par GC (65%) i preferencja dla aminokwasów mających GC w kodonach: Ala, Gly, Pro, Arg, Trp.
- Obecność genów dla białek zapasowych umożliwia przeżycie w ubogim środowisku.



Genom *M. tuberculosis* wyróżnia 250 genów związanych z syntezą lipidów (50 u *E. coli*), w tym kwasów mykolowych - unikalnego składnika ściany komórkowej *M. tuberculosis*.

Han et al. 2015



4. Organizacja genomu: Prokariota

Genom *M. tuberculosis* różni się od genomu *E. coli* pod względem liczby genów odpowiedzialnych za większość procesów życiowych.

1. Translacja, obróbka potranslacyjna, rybosomy.
2. Transkrypcja i obróbka RNA.
3. Replikacja i rekombinacja.
4. Cykl komórkowy, adaptacja.
5. Szlak sygnałowy.
6. Procesy energetyczne.
7. Metabolizm kwasów tłuszczowych.
8. Metabolizm nukleotydów.
9. Metabolizm węglowodanów.



E. coli ma więcej genów dotyczących cyklu komórkowego, adaptacji i procesów energetycznych.

M. tuberculosis jest więcej niż u *E. coli* genów związanych z transkrypcją, szlakiem sygnałowym i metabolizmem kwasów tłuszczowych.



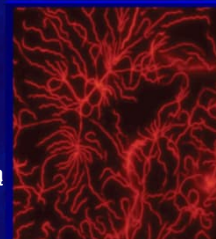
4. Organizacja genomu: Prokariota

Krętek, *Borrelia burgdorferi* jest czynnikiem etiologicznym boreliozy (choroby z Lyme) u człowieka.

Objawy boreliozy:

- rumień wędrujący (2-3 tygodnie od zakażenia);
- objawy grypopodobne;
- nawracające zapalenie stawów (do 2 lat), duże stawy;
- łagodne podrażnienie opon mózgowo-rdzeniowych (ból głowy);
- zanikowe zapalenie skóry (wiele lat po zakażeniu);
- neuroborelioza u 15% nieleczonych osób.

B. burgdorferi jest zróżnicowanym gatunkiem. Tylko trzy genogatunki (identyfikowane metodami genetycznymi) wywołują boreliozę.



Rumień wędrujący: charakterystyczny objaw boreliozy występuje w około 70% przypadków.

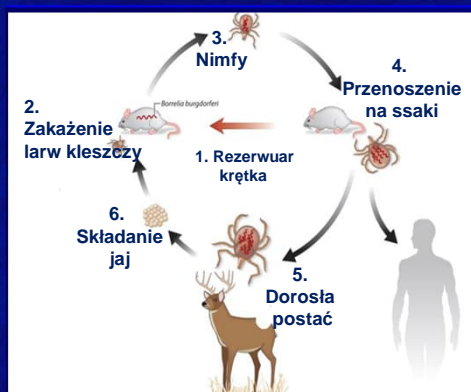
***Borrelia* sp. występuje powszechnie w klimacie umiarkowanym. U człowieka rozprzestrzenia się w wielu narządach i tkankach: w skórze, sercu, stawach, układzie nerwowym. Może rezydować w ciele zakażonego latami.**



4. Organizacja genomu: Prokariota

***B. burgdorferi* jest jedynym krętkiem, który jest przenoszony pomiędzy kręgowcami za pośrednictwem wektora: kleszcza (stawonogi).**

1. Rezerwuarem *B. burgdorferi* są najczęściej gryzonie.
2. Larwy niezainfekowanych kleszczy, które wylęgły się z jaj zarażają się pijąc krew małych ssaków.
3. Zarażone larwy przekształcają się w nimfy.
4. Nimfy żywią się krwią ssaków, w tym człowieka i przenoszą krętka.
5. Nimfy przekształcają się w postać dorosłą, która atakuje duże zwierzęta i następnie składa jaja.



Wszystkie postacie kleszcza (larwa, nimfa i forma dorosła) żywią się krwią człowieka, ale najwięcej zakażeń wywołują nimfy.

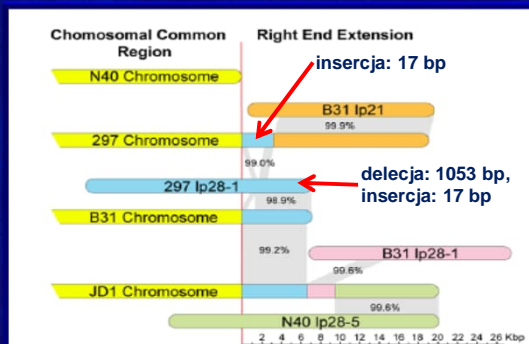
Brisson et al. 2012



4. Organizacja genomu: Prokariota

Genom *B. burgdorferi* składa się z liniowego chromosomu oraz kilkunastu (~21) liniowych i kolistych plazmidów.

- **Wielkość genomu: 1 280 kB, 1338 genów.**
- **Główny, liniowy chromosom: 908 kb, 71% genomu, 865 genów (65%), w tym 36 genów dla RNA.**
- **Chromosomy różnią się pomiędzy szczepami jedynie w zmiennym regionie, przy czym różnice nie przekraczają 2%. Może to świadczyć o niedawnej ewolucji.**



Porównanie chromosomu trzech szczepów z referencyjnym B31. Żółte fragmenty są identyczne.

Chromosom liniowy *B. burgdorferi* jest konserwatywny: u wszystkich szczepów ma podobne rozmiary a geny rozmieszczone są kolinearnie, tzn. zachowana jest ich kolejność.

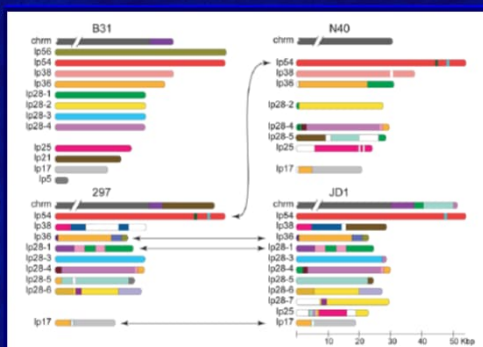
Casjens et al. 2012; Jabbari et al. 2018



4. Organizacja genomu: Prokariota

Plazmidy liniowe *B. burgdorferi*: 99% to mozaika sekwencji identycznych z innymi plazmidami, 1% unikalne dla danego plazmidu.

- **Plazmidy liniowe i koliste: 372 kb, 29% genomu, 473 geny (35%).**
- **Plazmid kolisty cp26 zawiera gen kodujący enzym odpowiedzialny za tworzenie struktur telomerów na końcach liniowych replikonów.**
- **Za wyjątkiem cp26 plazmidy koliste nie są niezbędne do wzrostu bakterii.**
- **Plazmid liniowy lp25 jest niezbędny do infekcji ssaków i kleszczy.**



Chromosom oraz liniowe plazmidy szczepów *B. burgdorferi* (ten sam kolor oznacza sekwencje podobne w $\geq 94\%$).

Gęstość genów w plazmidach liniowych jest niska, zawierają one liczne rearanżacje sekwencji. Liczne paralogi wskazują na częste duplikacje.

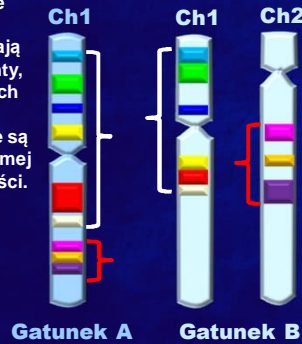
Casjens et al. 2012; Jabbari et al. 2018



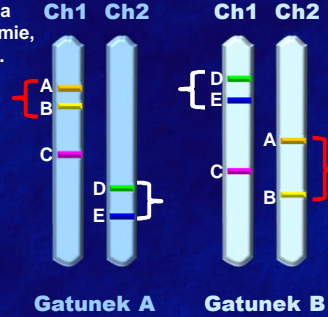
4. Organizacja genomu: Eukariota

Genomy eukariotyczne są konserwatywne, wykazują kolinearność i syntenę.

Te same kolory oznaczają segmenty, w których geny ułożone są w tej samej kolejności.



Gen A i B występują „razem”, zawsze na jednym chromosomie, podobnie geny DE.



Kolinearność (równoległość) to zachowanie podobnego układu genów na chromosomach (kolejności). Chromosom jednego gatunku może być kolinearny z np. dwoma chromosomami innego gat.

Syntenia to występowanie tych samych genów, np. A i B na jednym chromosomie u różnych gatunków. Nie musi to być ten sam chromosom.



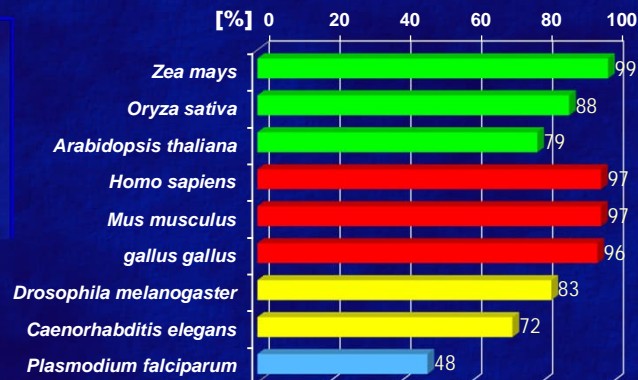
4. Organizacja genomu: Eukariota

Geny stanowią niewielki procent genomu Eukariota. Większość to sekwencje niekodujące (48-99%).

Sekwencje niekodujące

(nie będące genami):

- introny,
- sekwencje regulatorowe,
- sekwencje powtarzalne,
- transpozony.

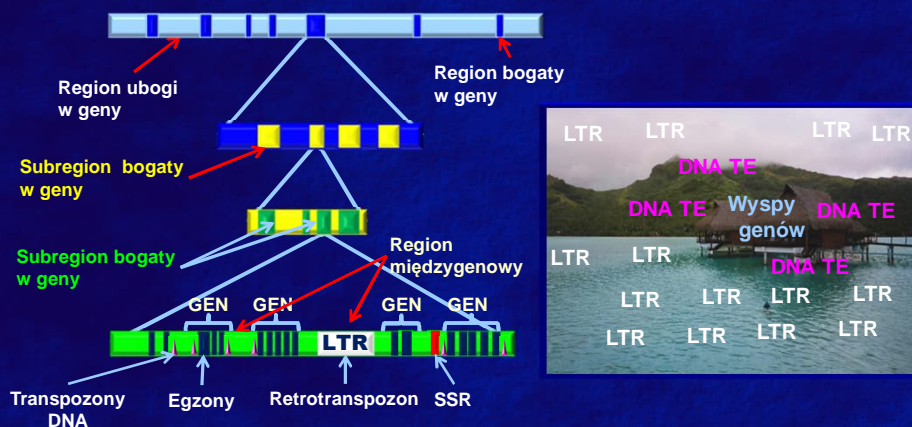


Wraz ze wzrostem złożoności organizmu wzrasta ilość sekwencji powtarzalnych, zwłaszcza elementów ruchomych (transpozonów).



4. Organizacja genomu: Eukariota

Geny Eukariota występują w regionach bogatych w geny, które są przedzielone regionami ubogimi w geny.



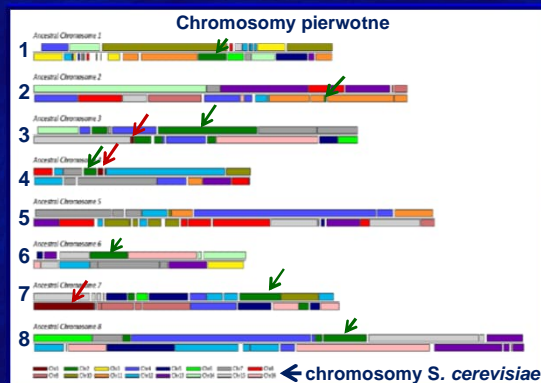
W pobliżu genów zlokalizowane są transpozony DNA, a w regionach międzygenowych występują retrotranspozony.



4. Organizacja genomu: Eukariota

Genom drożdży to 12 Mbp, ~6000 genów rozmieszczonych na 16 chromosomach. Zawiera on liczne duplikacje i rearanżacje.

- Chromosomy współczesne powstały w wyniku licznych rearanżacji.
- Pierwotny chr. 1 zawiera fragmenty wszystkich chromosomów drożdży z wyjątkiem 1 i 16.
- Chromosom 1 drożdży (ciemnoczerwony) powstał z pierwotnego chr. 7 oraz fragmentów chr. 3 i 4.
- Na chr. 2 drożdży (ciemnozielony) złożyły się wszystkie chromosomy pierwotne z wyjątkiem chr. 5



Porównanie pierwotnych chromosomów z współczesnymi. Kolory odpowiadają 16 chromosomom *S. cerevisiae*.

Genom współczesnych drożdży zawiera 73 inwersje (odwrócone fragmenty chromosomów), 66 wzajemnych translokacji (wymiana fragmentów między niehomologicznymi chromosomami), w tym 5 w obrębie telomerów.

Gordon et al. 2009



4. Organizacja genomu: Eukariota

Genom drożdży powstał około 100 mln lat temu w wyniku duplikacji całego genomu (WGD), czyli poliploidyzacji.

Poliploidyzacja

ANC2

Chromosomy pierwotne

Translokacja

Wzajemne translokacje pomiędzy chromosomami drożdży.

Poliploidyzacja spowodowała ekspansję retrotranspozonów, która przyczyniła się do integracji genów związanych z fermentacją alkoholową.

Gordon et al. 2009

4. Organizacja genomu: Eukariota

U traw (Poaceae) bloki genów sprzężonych są konserwatywne pod względem kolejności (kolinearność) i zawartości genów (syntenia).

- Segmenty pokazują homologiczne bloki genów, np. segment 1a, b ryżu jest homologiczny z segmentami:
 - częścią F prosa, częścią 8 kukurydzy;
 - F trzciny, 1 sorga, 3 kukurydzy, 3 pszenicy i C owsa,
- Kukurydza ma dwie kopie każdego segmentu, co potwierdza jej pochodzenie od tetraploidalnego przodka.

Diagram kołowy porównujący segmenty map genetycznych zbóż z mapą ryżu.

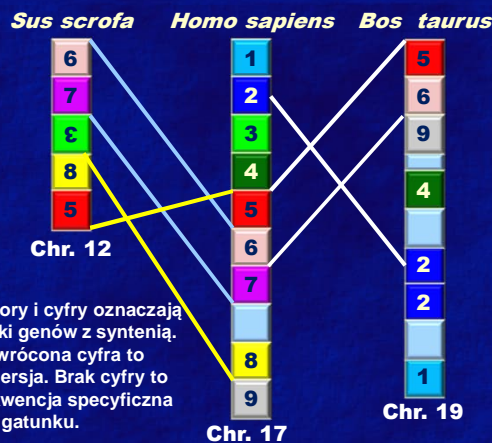
Zróżnicowanie genomu traw jest związane głównie z sekwencjami powtarzalnymi i transpozonomi.

4. Organizacja genomu: Eukariota

U ssaków występuje kolinearność, która obejmuje całe chromosomy lub ich fragmenty.

Bloki kolinearne

- Blok 5, 6, 7 człowieka:
 - u bydła delecja bloku 7;
 - u świni translokacja bloku 5.
- Blok 5, 8 u człowieka: inwersja u świni.
- Blok 3 u człowieka: inwersja u świni.
- Blok 1, 2 człowieka: inwersja i duplikacja bloku 2 u bydła.
- Blok 1, 4 u człowieka: inwersja u bydła.



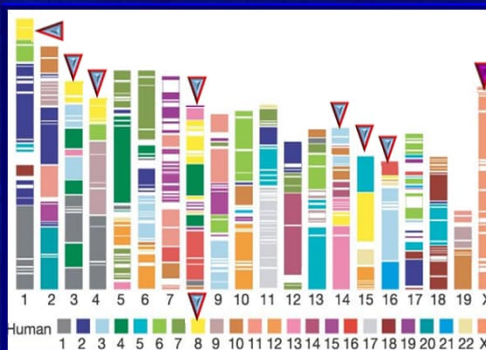
Chromosom 17 człowieka, 12 świni i 19 bydła domowego są kolinearne. Świnia i człowiek mają te same bloki genów. U bydła jest duży udział sekwencji specyficznych.



4. Organizacja genomu: Eukariota

Przeciętne podobieństwo genów kodujących białka u człowieka i myszy wynosi 85%, a dla 60% genów nawet 90%.

- Regiony kodujące u człowieka i myszy są konserwatywne i nie uległy znacznym zmianom podczas 80 mln lat ewolucji.
- Chromosom X człowieka i myszy są identyczne.
- Regiony homologiczne do chr. 8 człowieka (żółte) są na chr. 1, 3, 4, 8, 14, 15, 16 myszy, co wskazuje na liczne translokacje w trakcie ewolucji.
- Ewolucja ssaków przebiegała głównie w obrębie sekwencji powtarzalnych, w tym transpozonów.





Te same kolory oznaczają regiony homologiczne (podobne) w genomie człowieka i myszy.

Różnice pomiędzy genomem człowieka i myszy występują w sekwencjach powtarzalnych, które są odpowiedzialne za niski poziom podobieństwa (40%) pomiędzy tymi genomami.



Genomy

1. Co to jest genom?
2. Wielkość genomu
 - Definicja, ilość DNA
 - Liczba par zasad
3. Gęstość genów
4. Organizacja genomu
 - Zawartość G+C
 - Genom Prokariota
 - Genom Eukariota
5. **Transpozony**
 - Definicja i występowanie
 - Podział transpozonów
 - Rola w ewolucji genomów
6. Porównanie Pro- i Eukariota



5. Transpozony: definicja

Transpozony (elementy ruchome) to fragmenty DNA, które mogą przemieszczać się w genomie, często tworząc nowe kopie.



Skaczące geny



Mozaikowość jako skutek działania transpozonów u kukurydzy.



Mozaikowość jako efekt wycięcia transpozonu u wyżlinu.

"They can appear at new locations and disappear from previously determined locations"
Barbara McClintock, 1956

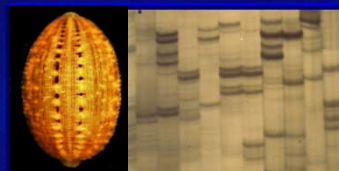
Hemofilia B u człowieka jest wynikiem insercji transpozonu *Alu* do genu kodującego czynnik IX, natomiast insercja transpozonu *mariner* do CNPB jest odpowiedzialna za prawidłową regulację translacji w neuronach.



5. Transpozony: występowanie

Transpozony występują u wszystkich organizmów, wszystkie tworzą krótkie powtórzenia w miejscu insercji.

Gatunek	Transpozony [%]
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	3
<i>Caenorhabditis elegans</i>	12
<i>Drosophila melanogaster</i>	16
<i>Arabidopsis thaliana</i>	35
<i>Lotus japonicus</i>	57
<i>Hordeum vulgare</i>	55
<i>Zea mays</i>	80
<i>Triticum urartu</i> (2n)	50
<i>Mus musculus</i>	40
<i>Homo sapiens</i>	55



Miejsca insercji retrotranspozonów w genomie pijawek (*Glossiphonia*).



Miejsca insercji transpozonu DNA w genomie wątrobowców (*Pellia*).

W dużych genomach roślin i zwierząt transpozony mogą stanowić do 60% genomu. Są one odpowiedzialne za wzrost rozmiarów genomu.

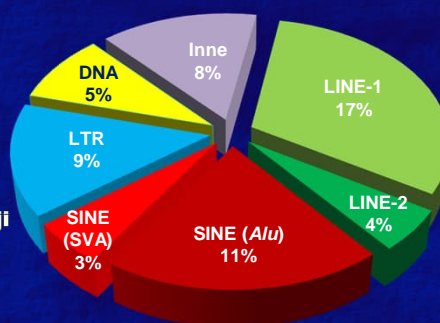


5. Transpozony: występowanie, człowiek

Więcej niż połowa ludzkiego DNA (55-60%) zawiera transpozony. Należą one do prawie wszystkich rodzin transpozonów Eukariota.

Występowanie transpozonów w genomie człowieka

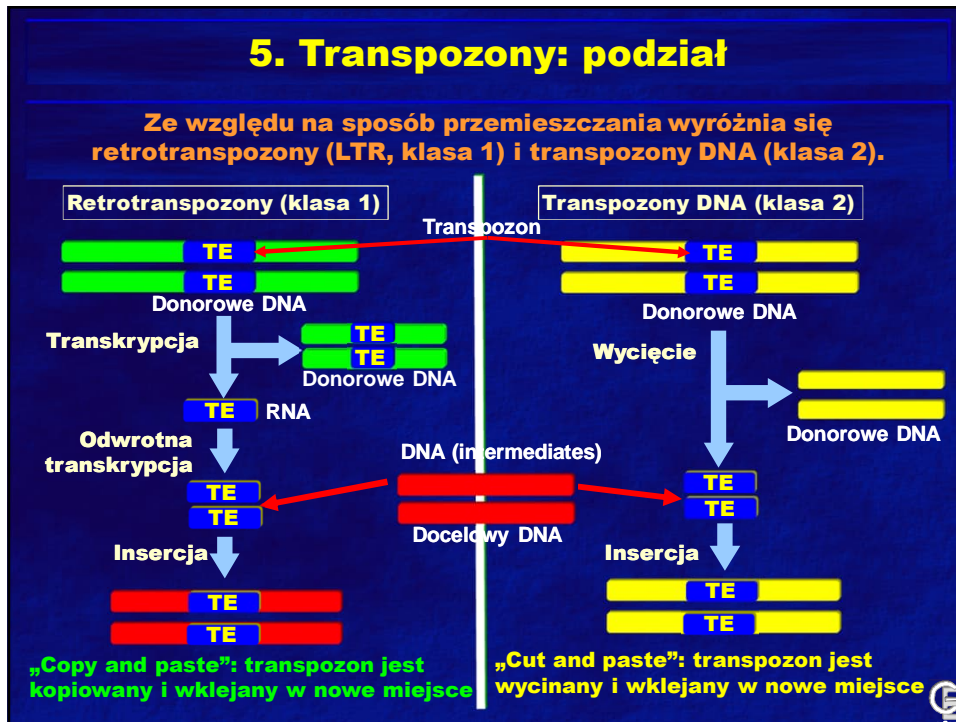
- **LINE - 21% genomu:**
 - **LINE-1:** najliczniejsze, > 500 000 kopii;
 - **LINE-2:** prekursor miRNA
- **SINE - 14% genomu:**
 - **Alu:** pojawiły się w okresie radiacji naczelnych;
 - **SVA** – typowe dla hominidów, 2 800 kopii w genomie.
- **LTR - 9%,** głównie sekwencje **ERV**.
- **Transpozony DNA, 5%;** kilka rodzin: **MITE, piggyBac, Merlin, Mutator**.



Typy elementów ruchomych w genomie człowieka na podstawie Replibase.

Podobnie jak u większości Eukariota, genom ludzki odzwierciedla ewolucyjną historię aktywności transpozonów.





5. Transpozony: podział

Transpozony DNA zlokalizowane są w pobliżu genów (egzonów), natomiast retrotranspozony (LTR) w regionach międzygenowych.

Transpozony DNA Retrotranspozony LTR Egzony

Transpozony są równomiernie rozproszone w całym genomie.

Jasne punkty to transpozony widoczne na chromosomach *Lolium*.

Miejsca występowania transpozonów (białe prostokąty).

164,1 cM

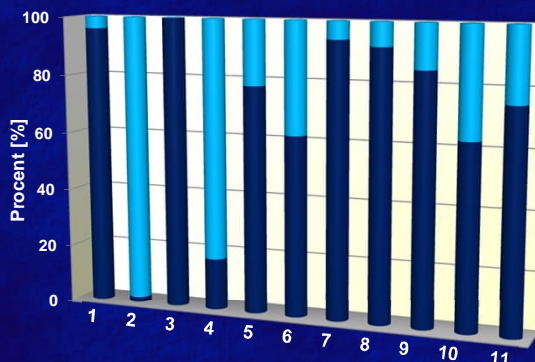
Rozmieszczenie transpozonów na mapie genetycznej *Lolium perenne* x *L. multiflorum*.

5. Transpozony: podział

U większości organizmów eukariotycznych retrotranspozony są kilkakrotnie liczniejsze niż transpozony DNA.

1. *Entamoeba histolitica*
2. *Trichomonas vaginalis*
3. *Saccharomyces cerevisiae*
4. *Caenorhabditis elegans*
5. *Drosophila melanogaster*
6. *Aenopheles gambiae*
7. *Mus musculus*
8. *Homo sapiens*
9. *Arabidopsis thaliana*
10. *Hordeum vulgare*
11. *Zea mays*

- Retrotranspozony
- Transpozony DNA



Procent retrotranspozonów i transpozonów DNA u różnych Eukariota.

Retrotranspozony stanowią 92% wszystkich transpozonów u człowieka. U roślin retrotranspozony stanowią 60-90%.



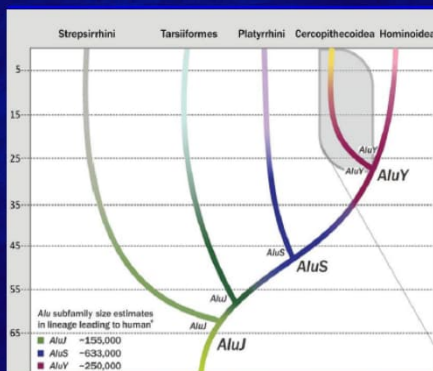
5. Transpozony: ewolucja genomów

Transpozony są siłą napędową ewolucji poprzez generowanie zmienności i dostarczanie materiału do różnicowania.

Transpozony indukują zmiany w genomie przez:

- wpływ na rekombinację homologiczną;
- Zróżnicowanie na skutek mutagenyzy insercyjnej;
- Zwiększenie rozmiarów genomu i jego różnicowanie;
- Wpływ na tasowanie egzonów;
- Remobilizację w odpowiedzi warunki środowiskowe, w tym stres.

Unikalne dla genomów naczelnych są elementy *Alu*, które były aktywne w trakcie ich ewolucji.



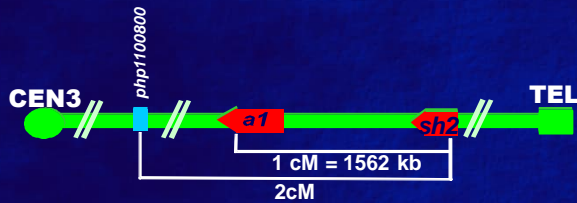
Ewolucja nadrodziny *Alu* u naczelnych. Większość nadrodzin była aktywna w czasie dywergencji, ewolucja trwała po oddzieleniu się danej linii (Konkel et al. 2010).

Negatywnym aspektem mobilizacji transpozonów jest potencjalna możliwość przerwania ciągłości elementów funkcjonalnych w genomie, dlatego TE ko-ewoluowały z mechanizmami przeciwdziałającymi mobilizacji.



5. Transpozony: ewolucja, rekombinacja

Insercja transpozonu *Mu* w pobliżu genu *a1* u kukurydzy zwiększa częstość crossing-over (rekombinacji homologicznej).



Region genomu kukurydzy z genem *a1* kodującym barwne ziarniaki oraz *sh2* kodującym pomarszczony endosperm.

Liczba osobników po crossing-over:

■ bez <i>Mu1</i> :	17
■ z <i>Mu1</i> :	58

Fenotypy rodzicielskie:
P1: gładkie, bezbarwne
P2: pomarszczone, barwne.

Fenotypy po crossing-over:
*pomarszczone, bezbarwne
*gładkie, barwne.



(Yandeau-Nelson et al. 2005)

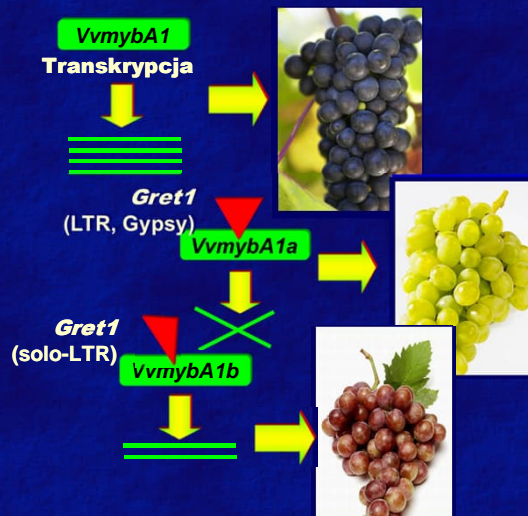


5. Transpozony: ewolucja, mutagenезa

Białe i różowe odmiany winorośli powstały przez insercję retrotranspozonu do genu warunkującego barwę owoców.



Za kolor owoców winorośli odpowiada czynnik transkrypcyjny *VvmybA1* regulujący biosyntezę antocjanu.

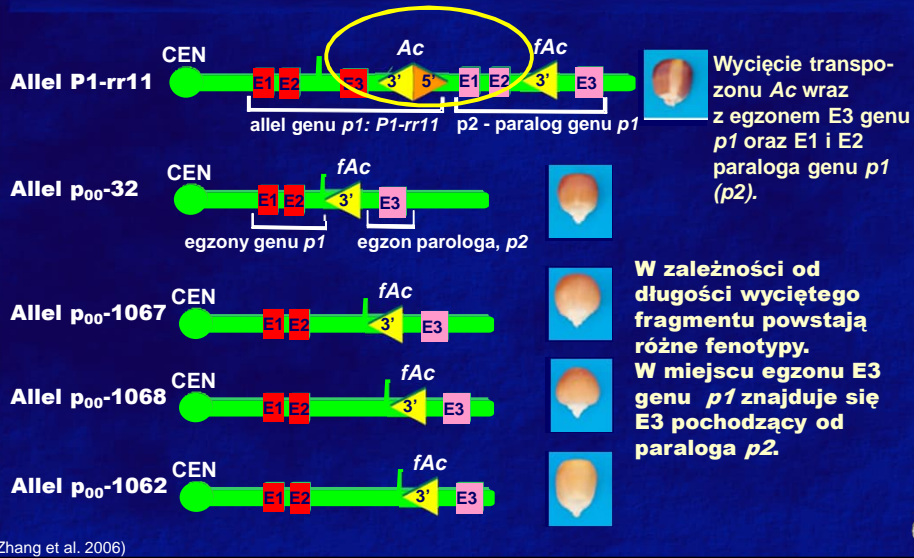


(Kobayashi et al. 2004)



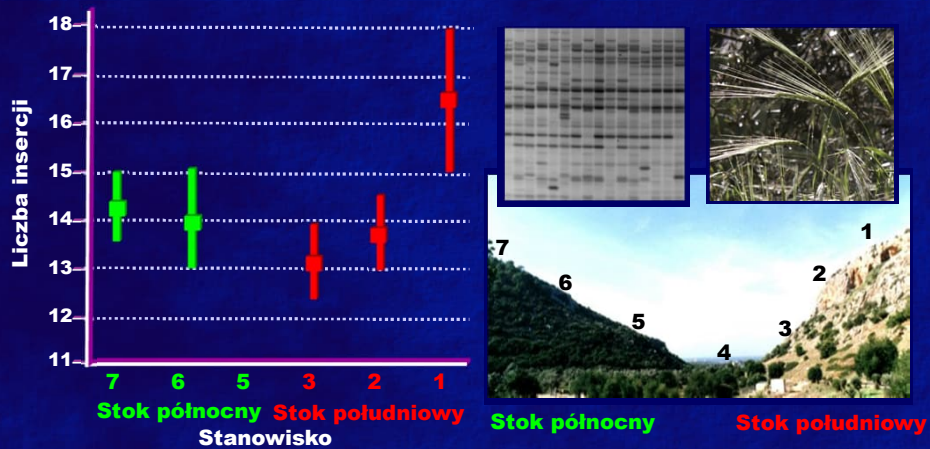
5. Transpozony: ewolucja, tasowanie

Transpozony przyczyniają się do rearanżacji genomu poprzez indukowanie tasowania egzonów.



5. Transpozony: ewolucja, remobilizacja

Remobilizacja transpozonów w warunkach stresowych - *Hordeum spontaneum* w Kanionie Ewolucji, Izrael, Haifa.



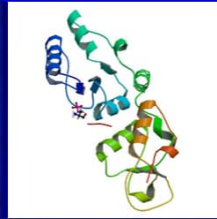
5. Transpozony: ewolucja, remobilizacja

Szybki rozwój mózgu człowieka, który rozpoczął się 3 mln lat temu był skorelowany z remobilizacją retrotranspozonu *Alu*.

- Liczba elementów *Alu* z mutacją jest >5 razy większa (~5000) niż elementów bez mutacji (~650), co świadczy o niedawnej aktywności.
- Najwyższa aktywność *Alu* wystąpiła 1,5 mln lat temu, a więc w okresie gwałtownego rozwoju mózgu.
- U człowieka jest 12 nowych elementów *Alu*, podczas gdy u szympansa tylko 5.
- W intronach genu mikrocefaliny jest 1000 elementów *Alu*, co stanowi 57% długości genu.



Transpozon *Alu* o długości 300 bp. Monomery zawierają gen 7SL RNA, promotor polimerazy RNA III. Wykorzystują odwrotną transkryptazę i endonukleazę z elementów *L1 (LINE)* do mobilizacji.



Struktura przestrzenna mikrocefaliny kodowanej przez gen *MCPH1* na chr. 8. Odpowiada ona za rozwój mózgu w okresie płodowym. Pierwotna forma genu skorelowana jest z rozwojem języków tonalnych.

Remobilizacja transpozonu *Alu* podczas ewolucji mózgu człowieka była wywołana stresem związanym z fluktuacjami klimatu 1,5-1 mln lat temu.

Britten 2010.

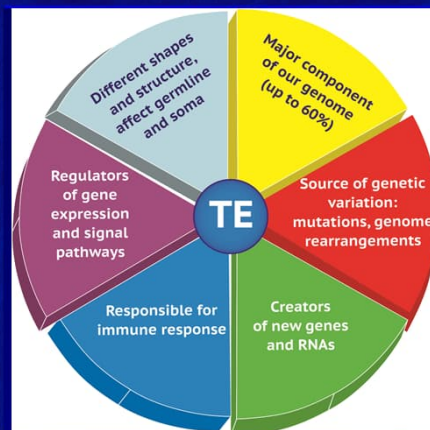


3. Transpozony: podsumowanie

Transpozony wpływają pozytywnie i negatywnie na przystosowanie osobnika. Jest równowaga między inaktywacją i mobilizacją.

Transpozony

- Dostarczają elementów niezbędnych do tworzenia i re-modelowania sieci regulatorowych.
- Są istotne w wielu procesach będących podstawą ciąży, pluripotencji, rozwoju kory nowej, układu immunologicznego.
- Są pierwszymi elementami reagującymi na stresy biotyczne i abiotyczne.
- Współdziałają z licznymi czynnikami transkrypcyjnymi.
- Odpowiadają na sygnały i są zdolne do skoordynowanej regulacji ekspresji genów.





Historycznie, transpozony były zapomniane i ignorowane w badaniach genomów. Ich postrzeganie ewoluowało od „śmieciowego DNA” do elementów o istotnej roli ewolucyjnej i regulacyjnej.




Genomy

1. Co to jest genom?
2. Wielkość genomu
 - Definicja, ilość DNA
 - Liczba par zasad
3. Gęstość genów
4. Organizacja genomu
 - Zawartość G+C
 - Genom Prokariota
 - Genom Eukariota
5. Transpozony
 - Definicja
 - Podział transpozonów
 - Rola w ewolucji genomów
6. Porównanie Pro- i Eukariota

6. Porównanie genomów Pro- i Eukariota

Cecha genomu	Prokariota	Eukariota
Wielkość genomu (rzęd)	10 ⁶ (miliony par zasad)	10 ⁶ – 10 ⁹ (miliony par zasad w mniejszych genomach, miliardy u złożonych organizmów i w dużych genomach).
Gęstość genów	Duża: 700-1000/Mbp	Mała: 100-500/Mbp; w dużych genomach 6-7/Mbp
Zawartość G+C	Zróżnicowana, nawet b. wysokie wartości: 15-75%	Mniej zróżnicowana, wartości niższe: 30-50%
Chromosomy	Koliste, rzadziej liniowe	Wiele liniowych
Rozmieszczenie genów	Równomierne	Nierównomierne: obszary bogate w geny i ubogie w geny
Sekwencje niekodujące	Mało	Dużo: nawet do 80-90% genomu
Konserwatyzm	Całe genomy	Tylko geny (kolinearność, syntenia). Sekwencje powtarzalne zmienne
Transpozony	Mało, elementy insercyjne	Dużo (30-80%), głównie retrotranspozony



Zagadnienia 1-3

1. Co to jest genom?

- Podaj definicję genomu.
- Dlaczego określenie, że genom to cały materiał genetyczny komórki jest nieprecyzyjne?

2. Wielkość genomu: definicja

- Co rozumiemy pod pojęciem „wielkość genomu”?
- W jakich jednostkach podajemy wielkość genomu?
- Co oznaczają przedrostki: kilo, mega i giga? Podaj w postaci potęgi liczby 10.
- Jaką część grama stanowi pikogram?
- Co jest większe zakładając, że 1bp = 1 B: genom człowieka czy dysk o pojemności 1 TB?

3. Wielkość genomu: ilość DNA

- W jaki sposób mierzy się ile gramów DNA jest w jądrze komórkowym?
- Co to jest cytometria?
- Co to jest wartość C (C-value)?
- Dlaczego nie powinno się używać zamiennie pojęć „wartość C” (C-value) oraz wielkość genomu?
- Z czego może wynikać duże zróżnicowanie wartości C pomiędzy gatunkami?



Zagadnienia 4-5

4. Wielkość genomu: liczba par zasad

- W jaki sposób zmienia się liczba par zasad u Prokariota i Eukariota?
- Czy wzrost liczby par zasad może wynikać z poliploidalności? Uzasadnij odpowiedź.

5. Gęstość genów

- Jak obliczamy gęstość genów?
- Jaka jest gęstość genów u człowieka jeżeli jego genom zawiera 3.2 Gbp oraz 22 287 genów?
- Podaj gęstość genów dla drożdży (12 Mbp i 6600 genów), *E. coli* (4.6 Mbp i 4300 genów), *A. thaliana* (140 Mbp i 25 000 genów) oraz pszenicy (17 Gbp i 107 891 genów).
- Jak można scharakteryzować gęstość genów u Prokariota?
- Która grupa organizmów ma więcej genów: wolnożyjące bakterie czy bakterie pasożytnicze i symbiotyczne?
- Z czego wynika redukcja genów u pasożytów?
- Jak można scharakteryzować gęstość genów u Eukariota?
- Czy geny Eukariota są równomiernie rozłożone na chromosomach? Uzasadnij odpowiedź.
- Jaka jest gęstość genów u człowieka?
- Który chromosom człowieka ma największą gęstość genów, a który najmniejszą?



Zagadnienia 6

6. Organizacja genomu: zawartość C+G

- Co oznacza pojęcie „zawartość G+C”?
- Które obszary genomu zawierają więcej nukleotydów z zasadami G i C?
- Dlaczego zawartość G+C jest istotnym parametrem przy ustalaniu warunków reakcji PCR?
- Co to jest temperatura topnienia?
- U której grupy organizmów obserwujemy na ogół większą zawartość G+C, Eukariota czy Prokariota?
- Z jakimi procesami związana jest podwyższona zawartość G+C?
- Czy zawartość G+C u różnych gatunków Prokariota jest taka sama? Uzasadnij odpowiedź.
- Czy zawartość G+C u jednego gatunku Prokariota jest zawsze taka sama? Uzasadnij odpowiedź?
- W jakiej grupie roślin obserwujemy najwyższą zawartość G+C?
- Jak można wytłumaczyć wysoką zawartość G+C u traw?
- Jaki procent stanowią nukleotydy z G+C u człowieka?
- Jak nazywamy sekwencje bogate w G+C?
- Z czym koreluje zawartość G+C w genomie człowieka?



Zagadnienia 7

7. Organizacja genomu: Prokariota

- Co to jest replichora?
- Jak są rozmieszczone geny Prokariota?
- Czy geny Prokariota zlokalizowane są na obu niciach kołistej cząsteczki DNA? Uzasadnij odpowiedź.
- Na której nici cząsteczki DNA Prokariota jest więcej genów?
- Jaki procent stanowią geny w genomach bakterii? Podaj wartość przybliżoną?
- Co jest najbardziej charakterystyczną cechą genomu *Mycobacterium tuberculosis*?
- Co wywołuje boreliozę u człowieka?
- Jakie są objawy zakażenia *Borrelia burgdorferi*?
- Co to jest genogatunek?
- Które stadium rozwojowe kleszcza wywołuje najwięcej zakażeń?
- W jaki sposób dochodzi do infekcji kleszczy *B. burgdorferi*?
- Omów cykl życiowy kleszcza uwzględniając zakażenie *B. burgdorferi*?
- Jak zbudowany jest genom *B. burgdorferi*?
- Co odpowiada za zmienność *B. burgdorferi*: chromosom liniowy czy plazmidy? Uzasadnij odpowiedź.
- Który element genomu *B. burgdorferi* odpowiada za infekcję kleszczy i ssaków?



Zagadnienia 8

8. Organizacja genomu: Eukariota

- Wyjaśnij pojęcia: kolinearność, syntenia?
- Jaki procent genomu Eukariota stanowią geny, a jakie sekwencje powtarzalne? Podaj przybliżony zakres.
- Jakie rodzaje sekwencji zaliczamy do sekwencji niekodujących?
- Ze wzrostem jakiego typu sekwencji koreluje wzrost wielkości genomów Eukariota?
- Jak rozmieszczone są geny u Eukariota?
- Zdefiniuj regiony bogate w geny i ubogie w geny?
- Jak rozmieszczone są transpozony względem genów Eukariota?
- W jaki sposób powstał genom współczesnych drożdży?
- W jaki sposób drożdże uzyskały zdolność do fermentacji alkoholowej?
- Na czym polega konserwatywność genomu traw?
- Z czego wynika zróżnicowanie genomu traw?
- Jak mogą przejawiać się odstępstwa od kolinearności w genomie traw?
- Na czym polega podobieństwo genomów człowieka, świni i bydła?
- Czy genom człowieka jest podobny do genomu myszy? Uzasadnij odpowiedź.
- Z czego wynika stosunkowo niskie podobieństwo (40%) genomu myszy i człowieka?
- Jakie sekwencje zmieniały się najbardziej podczas ewolucji ssaków?



Zagadnienia 9-10

9. Transpozony: definicja i występowanie

- Podaj definicję transpozonów.
- Czy pojęcia transpozony i elementy ruchome oznaczają to samo?
- Podaj przykład choroby człowieka wywołanej insercją transpozonu.
- U jakiej grupy organizmów transpozony stanowią znaczny procent genomu (>30%).
- Proszę wymienić typy transpozonów u człowieka oraz podać ich udział w genomie ludzkim.
- Która klasa transpozonów przeważa w genomie człowieka?

10. Transpozony: podział

- Jak dzielimy transpozony?
- Jak przemieszczają się retrotranspozony?
- Jak przemieszczają się transpozony DNA?
- Biorąc pod uwagę mechanizm przemieszczania się, która grupa transpozonów bardziej przyczynia się do zwiększenia rozmiarów genomu? Uzasadnij odpowiedź.
- Który typ transpozonu przemieszcza się jednocześnie pozostawiając kopię w pierwotnym miejscu?
- Czego dotyczą pojęcia: „copy and paste” oraz „cut and paste” w przypadku transpozonów?
- Porównaj rozmieszczenie transpozonów DNA i retrotranspozonów u Eukariota?
- Która grupa transpozonów jest liczniejsza: DNA czy retrotranspozony? Uzasadnij odpowiedź.



Zagadnienia 11

11. Transpozony: ewolucja genomów

- W jaki sposób transpozony indukują zmiany w genomie.
- Jak aktywność elementu *Alu* jest skorelowana z ewolucją naczelnych?
- Jakie mogą być efekty insercji transpozonu *Mu* w pobliżu genów.
- Jak powstały odmiany winorośli?
- Ile powtórzeń transpozonu *Gret1* znajduje się w regionie regulującym syntezę antocjanów u ciemnych odmian winogron, białych odmian i różowych?
- Czy transpozony mogą spowodować podwojenie rozmiarów genomu? Uzasadnij odpowiedź.
- Genom dziko rosnącego ryżu australijskiego jest dwukrotnie większy od ryżu siewnego? Co jest przyczyną tego wzrostu?
- Czy transpozony mogą tasować egzony? Uzasadnij na przykładzie?
- Jaki mechanizm adaptacji do warunków suszy występuje u dzikiego jęczmienia (*Hordeum spontaneum*)?
- Jak wyjaśnić wzrost rozmiarów genomu u *Brassica oleracea* (kapusta) do 600 Mbp w stosunku do *A. thaliana* (140 Mbp).
- Czy wzrost rozmiaru genomu kapusty w stosunku do modelowej *A. thaliana* można wytłumaczyć poliploidyzacją? Uzasadnij odpowiedź.
- Jak zmiany klimatu wpłynęły na rozwój mózgi ludzkiego?
- Proszę podać dowody wskazujące na rolę elementów *Alu* w rozwoju mózgu człowieka.
- Proszę podać dowody wskazujące na istotną rolę transpozonów u organizmów żywych.



Zagadnienia 12

12. Porównanie genomów Pro- i Eukariota

- Jakiego rzędu wielkości są genomy Pro- i Eukariota?
- Porównaj gęstość genów u Pro- i Eukariota.
- U której grupy organizmów, Pro- czy Eukariota zawartość G+C jest bardziej zróżnicowana pomiędzy gatunkami?
- Porównaj rozmieszczenie genów u Pro- i Eukariota?
- Jaki jest udział sekwencji niekodujących w genomie Pro- i Eukariota?
- Porównaj konserwatywność genomów Pro- i Eukariota?
- Porównaj występowanie transpozonów u Pro- i Eukariota.



**Centre for Evolution, Genomics
and Biomathematics, e-Gene**



prof.romanzielinski@gmail.com

<https://www.matgen.pl>

**Centre for Evolution, Genomics
and Biomathematics, e-Gene**



polokkornelia@gmail.com

<https://www.matgen.pl>