

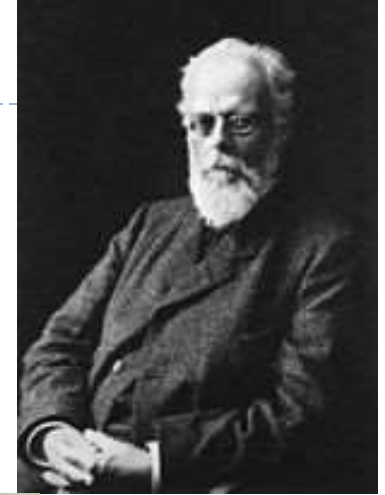


Молекулярная Зоология, весна 2015

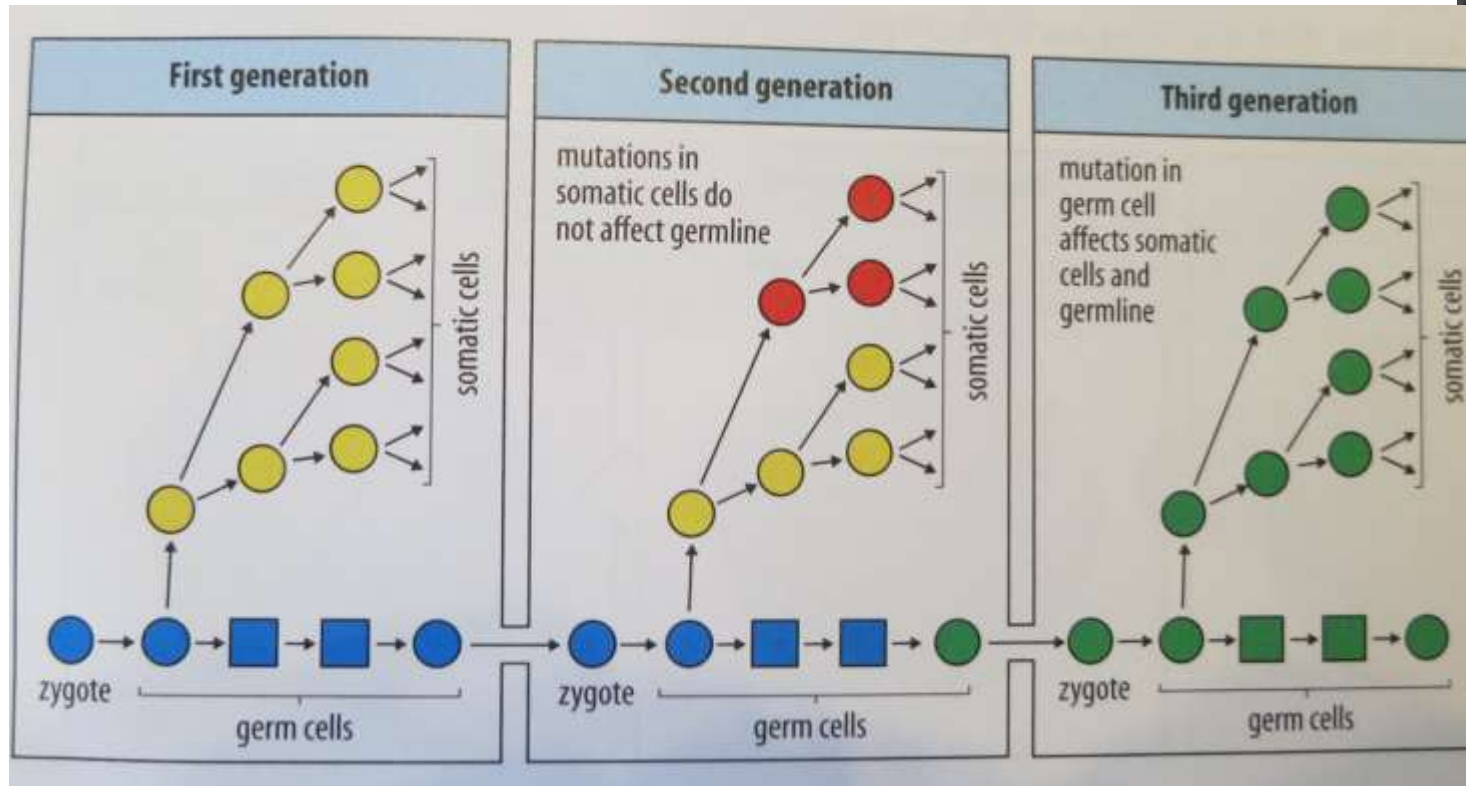
лекция 6

**Раннее развитие беспозвоночных. Формирование
продольной оси и сегментогенез.**

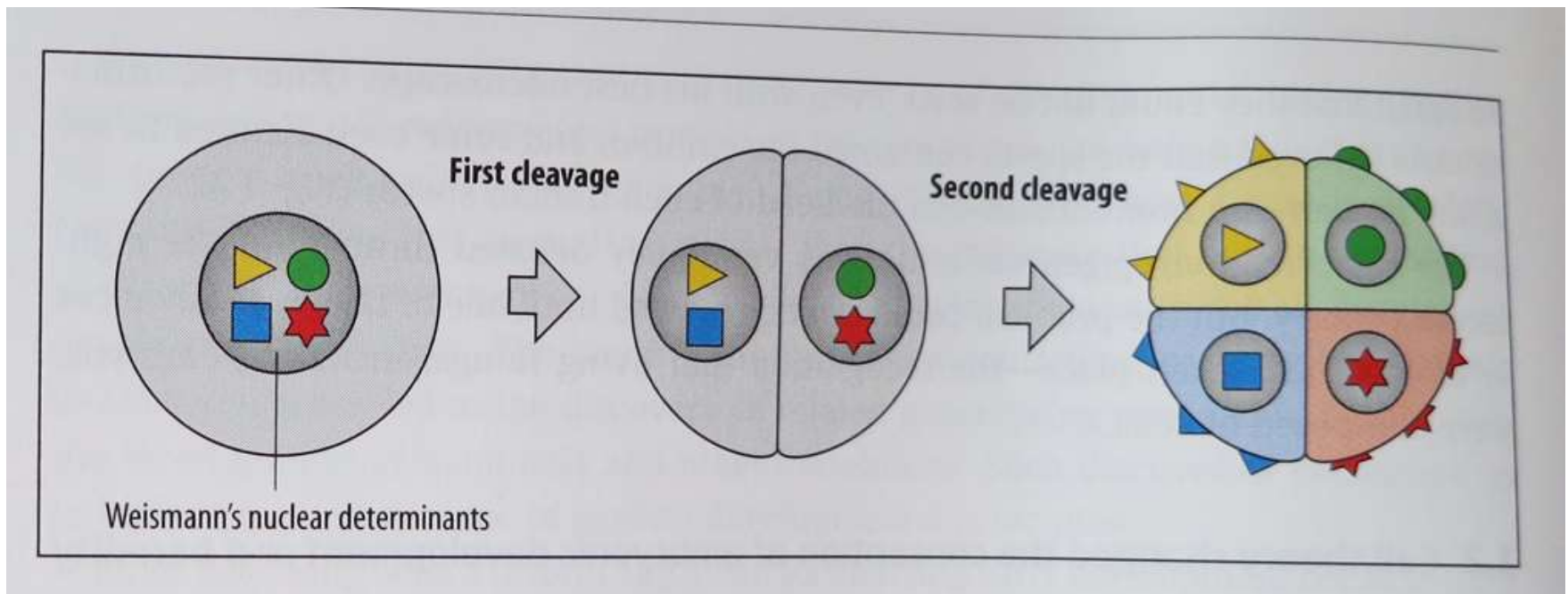
Август Вейсман (*Friedrich Leopold August Weismann* 1834-1914)



- ▶ Принцип зародышевой плазмы (germline)
«курица это способ который яйцо использует чтобы произвести дочернее яйцо»

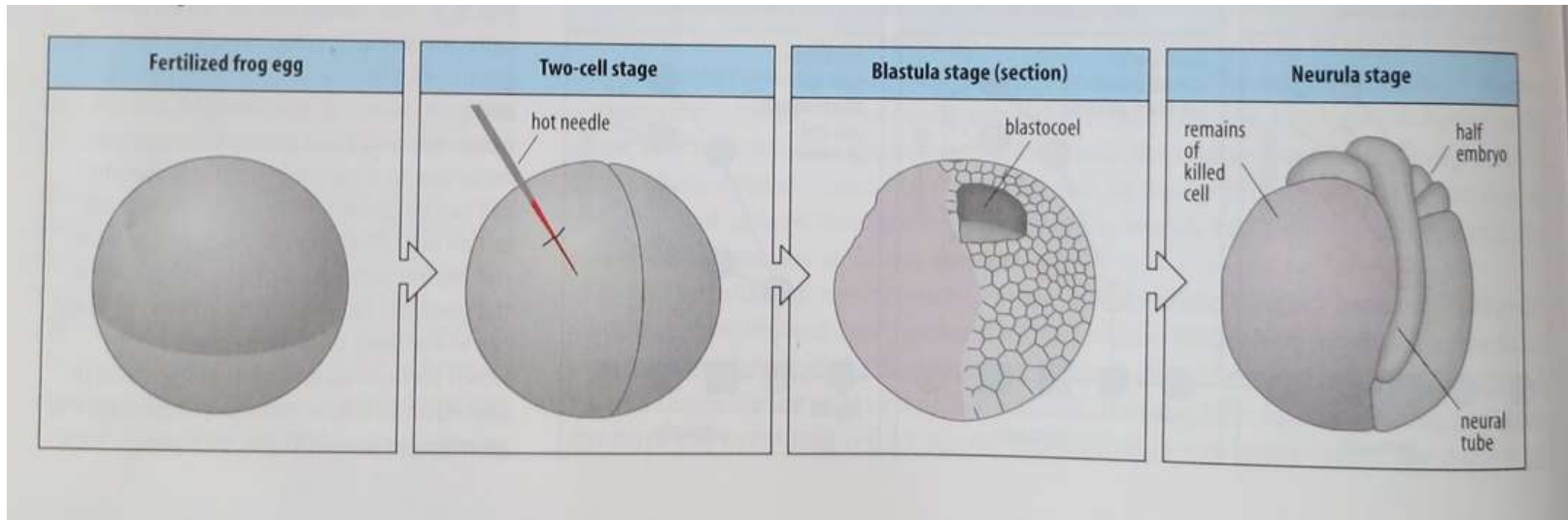


Гипотеза мозаичного развития Вейсмана



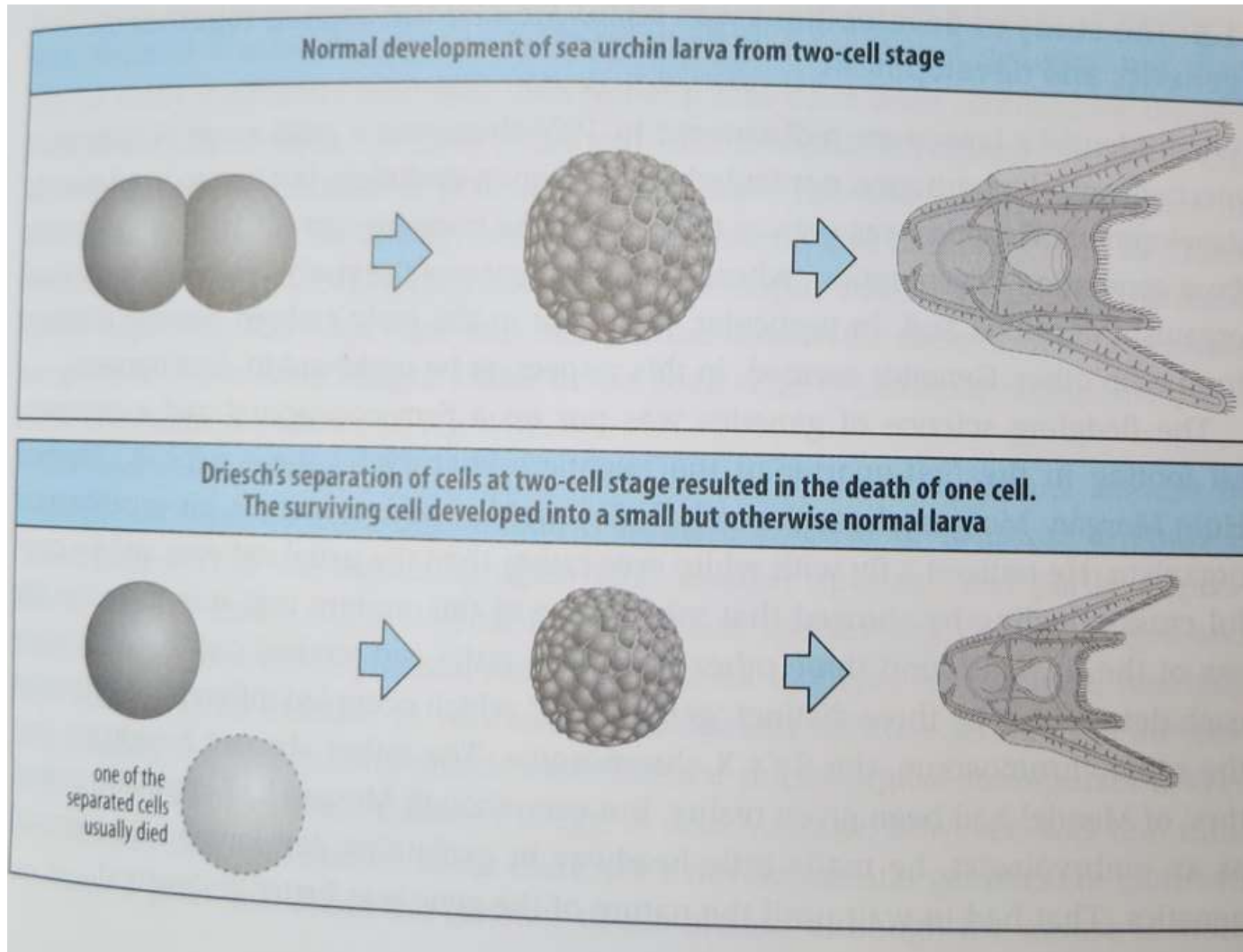
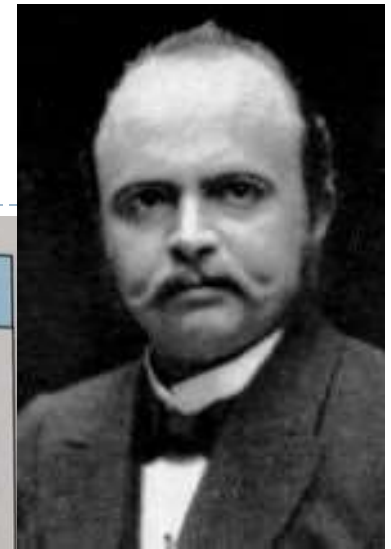
Вильгельм Ру (Roux Wilhelm, 1850–1924)

Опыты на яйце лягушки



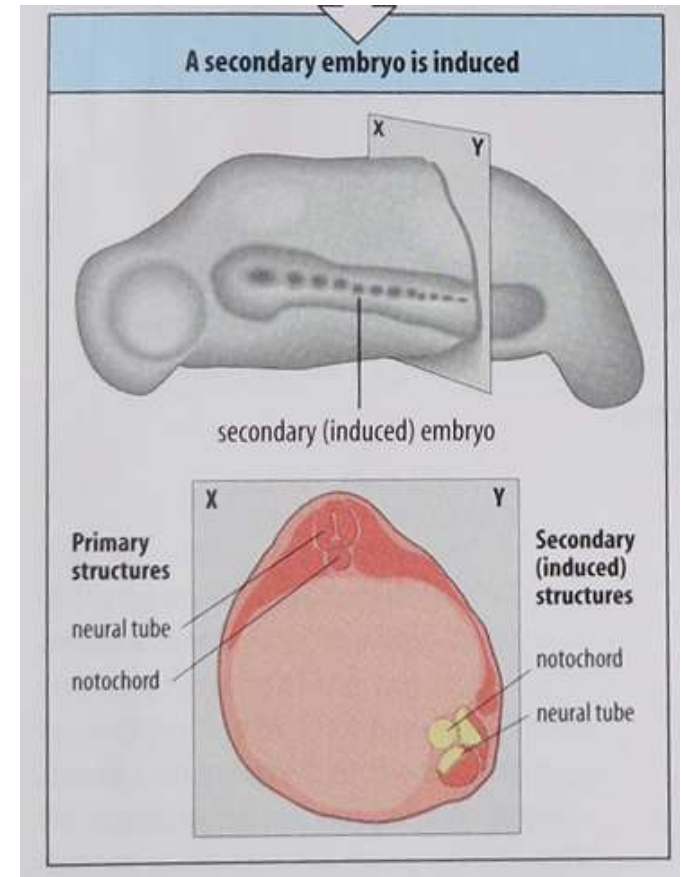
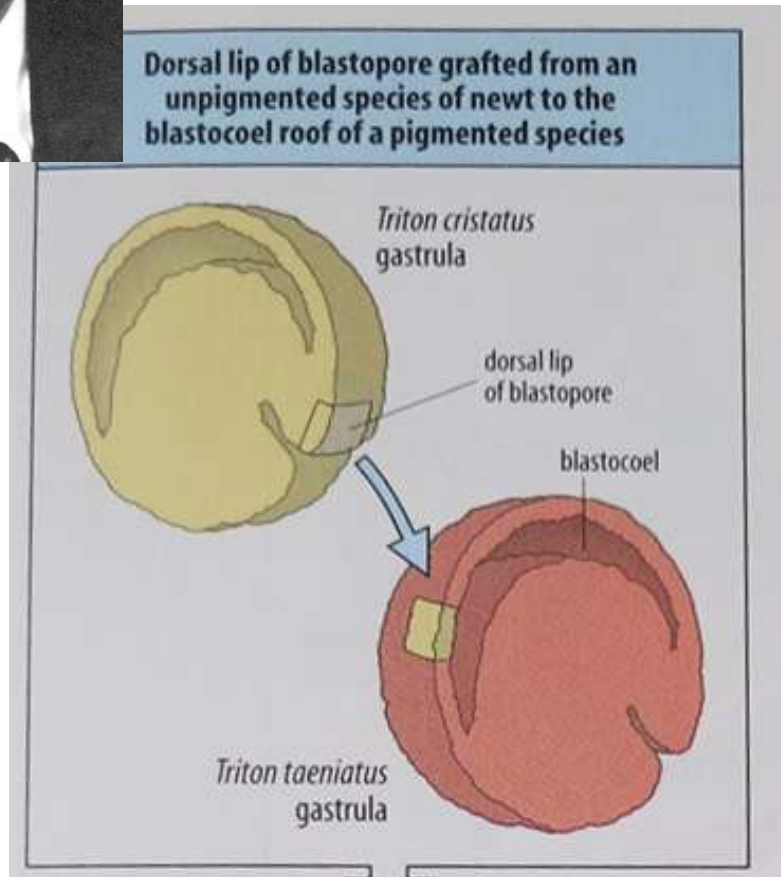
Ганс Дриш (1867-1941)

Опыты на морском еже





Опыты Ганса Шпеманна и Хильды Мангольд (1924, Шпемановский органайзер, Нобель 1935)



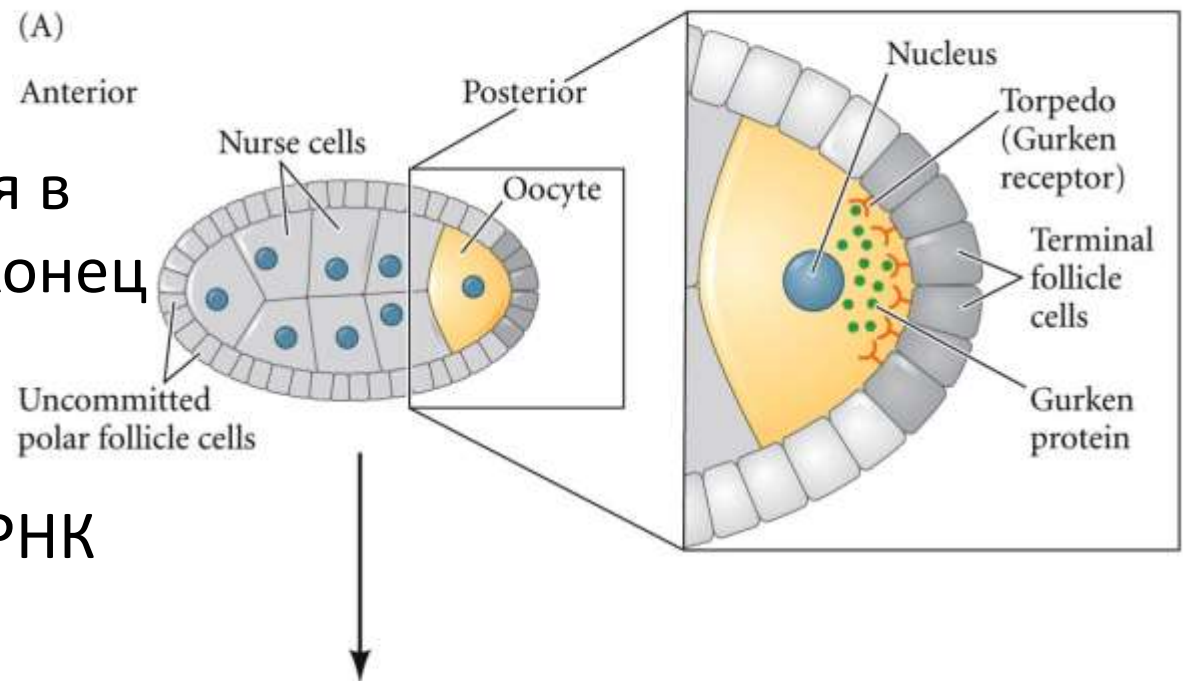
Раннее развитие дрозифилы (особенности)

- ▶ Активация до оплодотворения
- ▶ Формирование осей до оплодотворения
- ▶ Громадный сперматозоид, втягивается целиком (вместе с хвостом)
- ▶ Поверхностное дробление, на ранних этапах синцитий
- ▶ Mid-blastula transition на 10 цикле дробления (после формирования клеточных стенок)

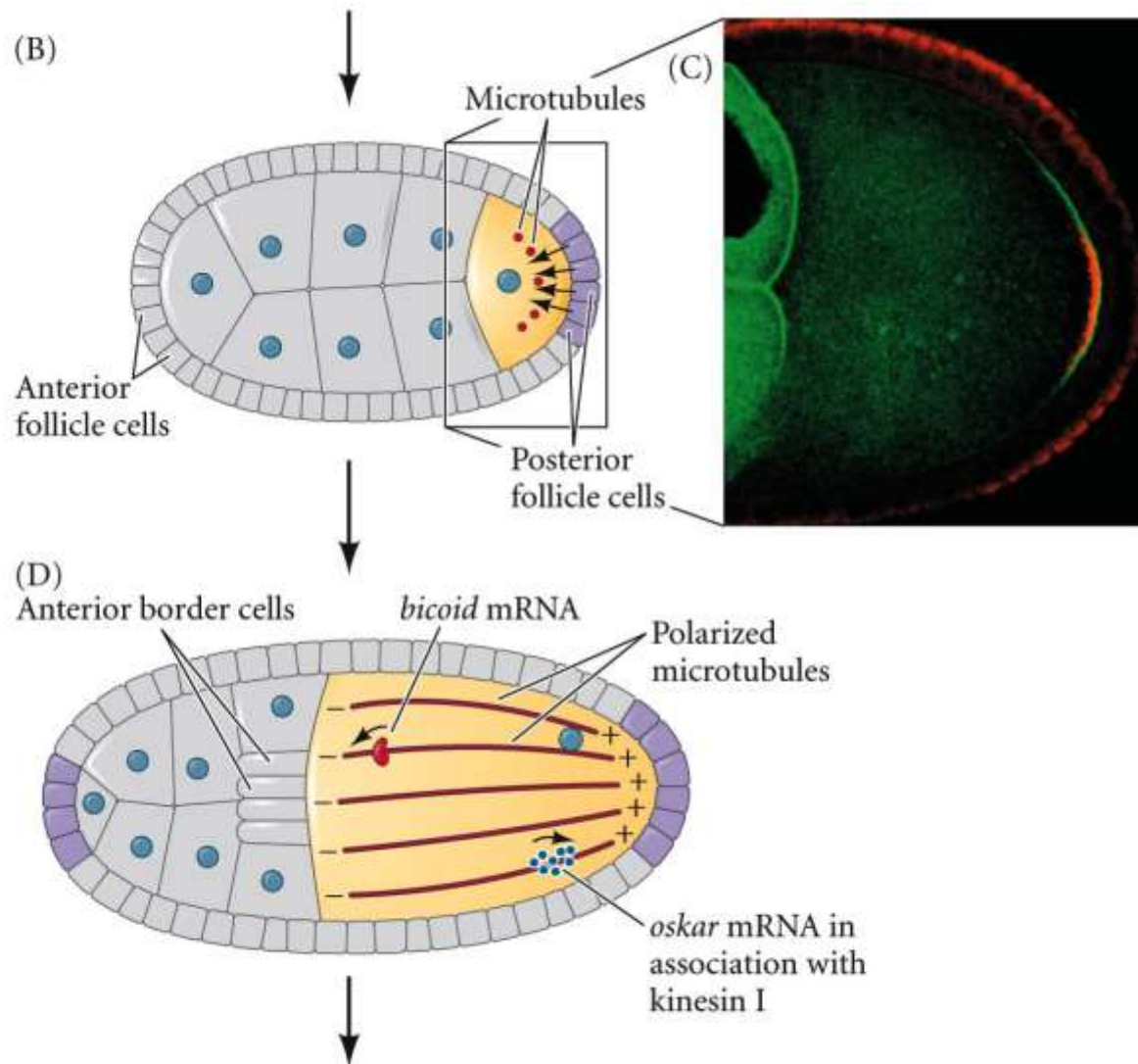


Формирование передне-задней оси

- ▶ Фолликулярные клетки продуцируют мРНК гена *Torpedo* (рецептор для *Gurken*), которая транспортируется в постериальный конец яйца.
- ▶ Ядро ооцита экспрессирует мРНК гена *Gurken*

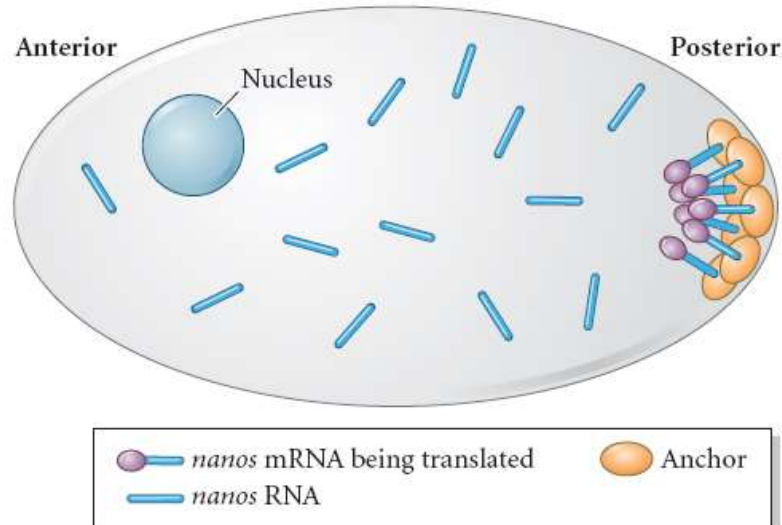


Синтез Киназы А приводит к поляризации микротрубочек, по которым едут *bicoid* и *oskar*.

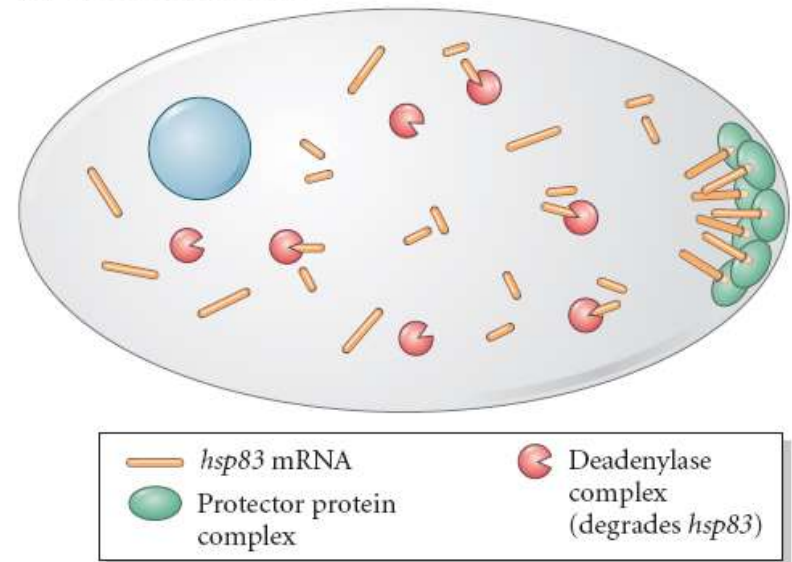


Локализация мРНК в яйце дрозофилы (Gilbert, 2010)

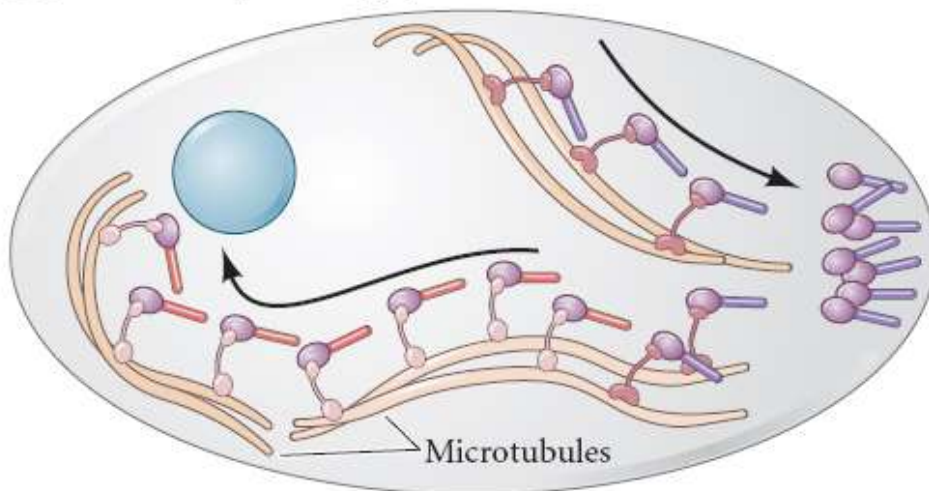
(A) Diffusion and local anchoring



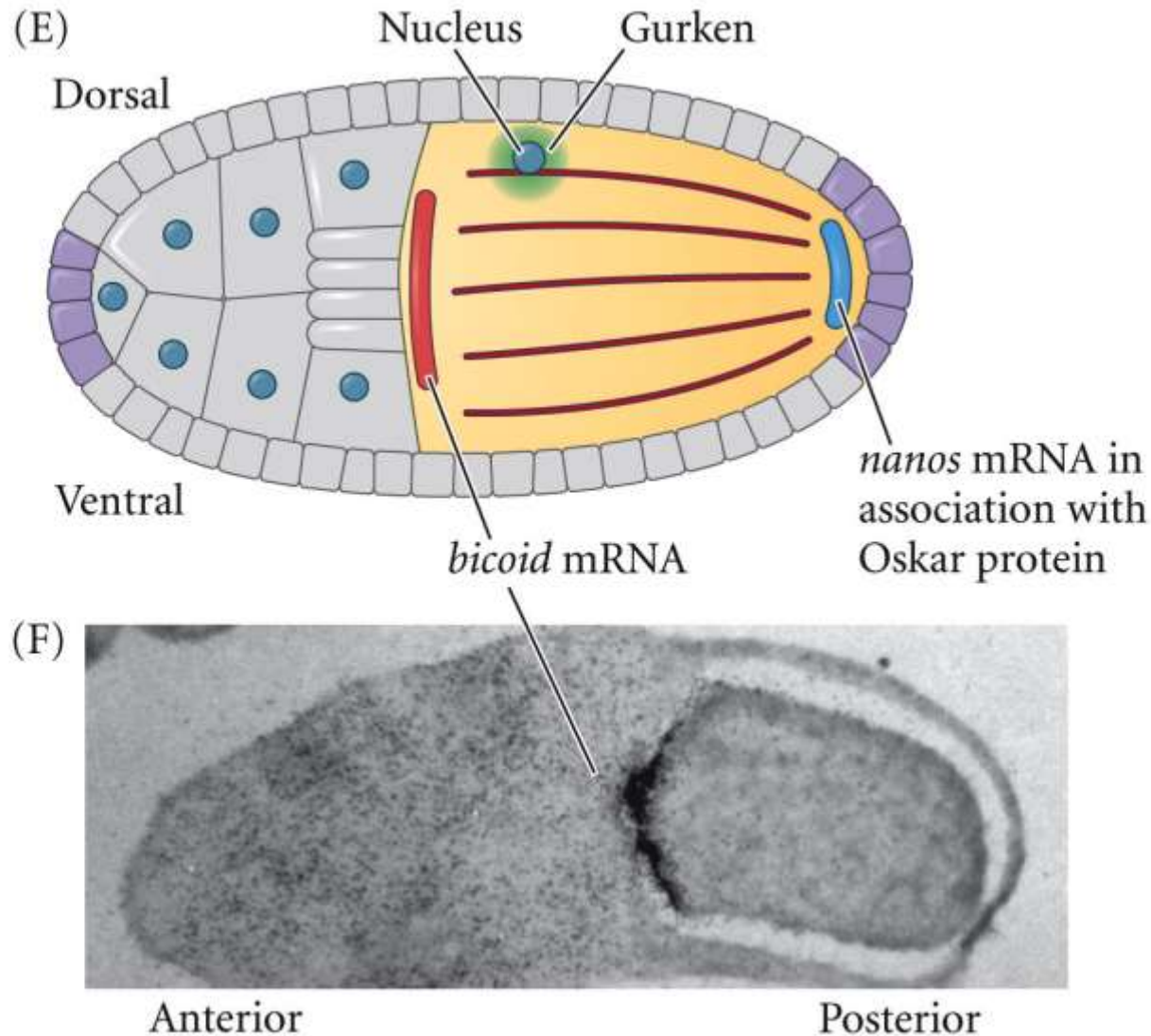
(B) Localized protection



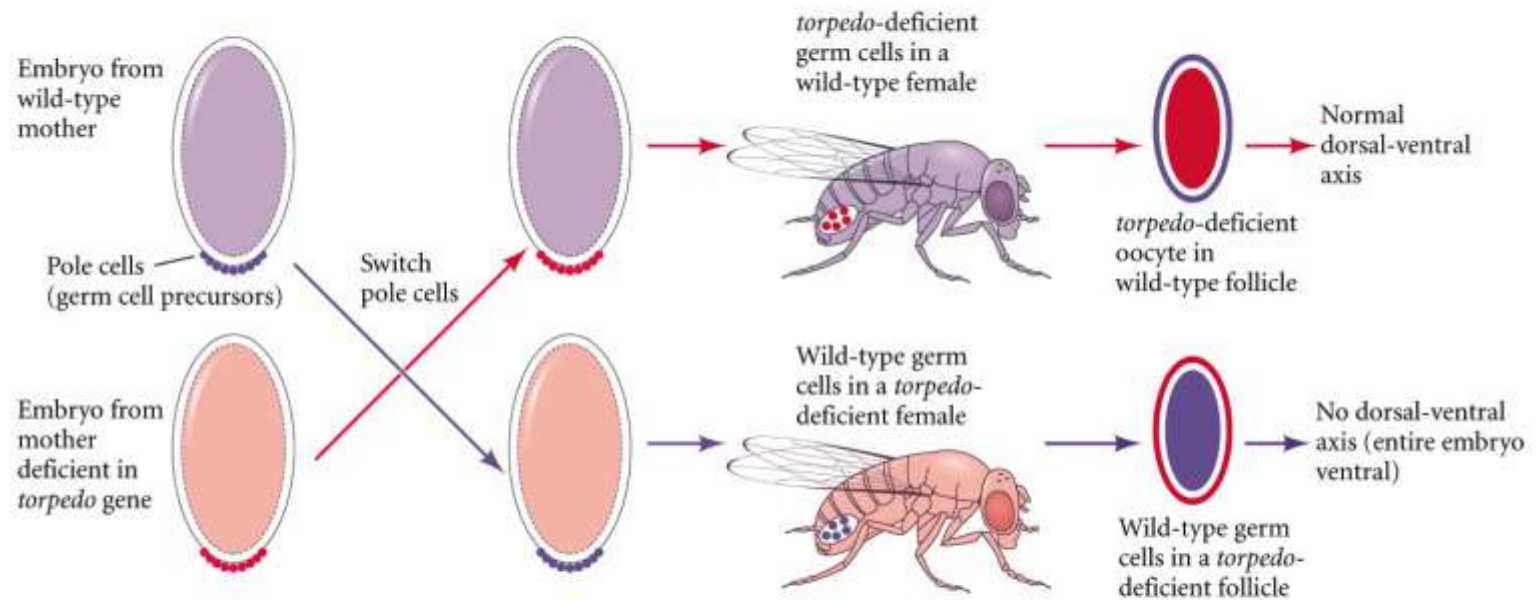
(C) Active transport along cytoskeleton



Ядро «едет» по микротрубочкам вперед,
индуцирую дорзальную сторону.



Опыт по пересадке фолликулярных клеток



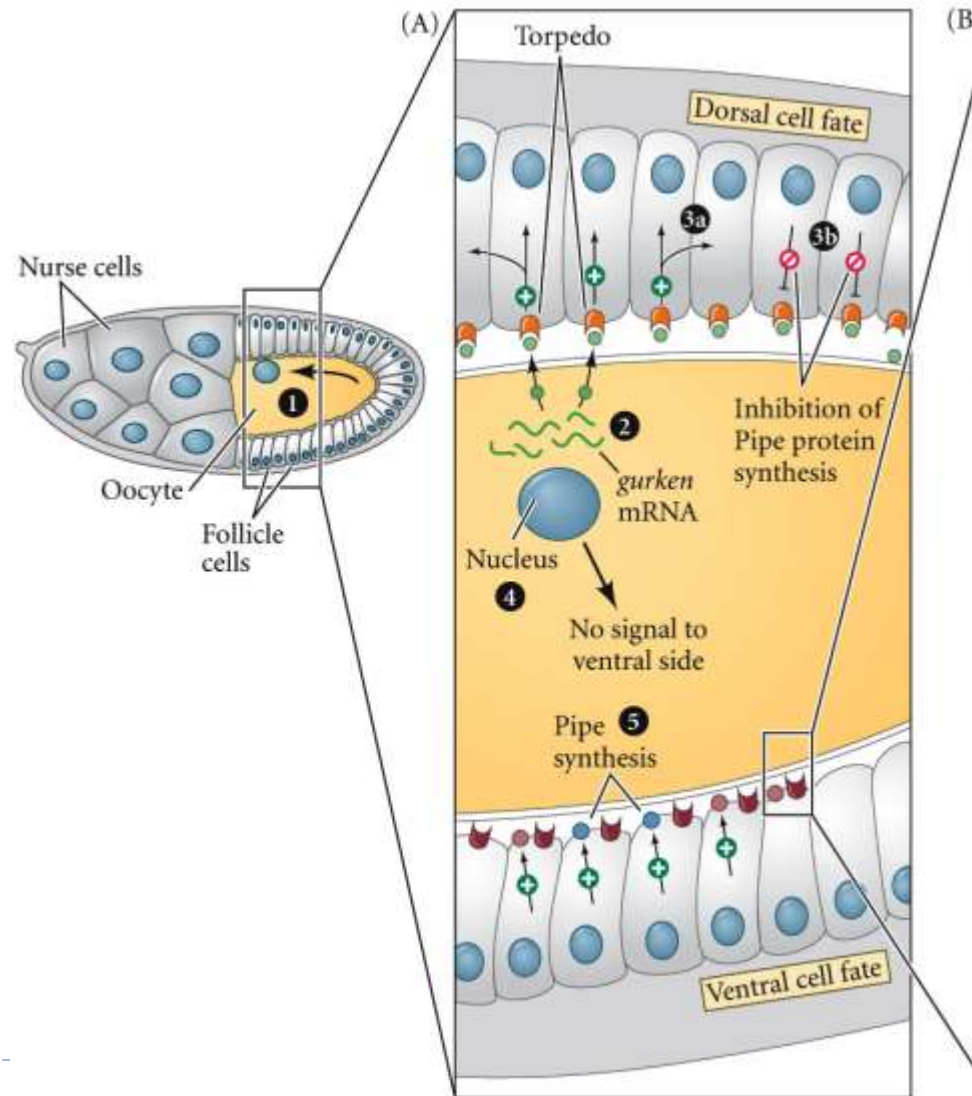
Формирование дорзо-вентральной оси

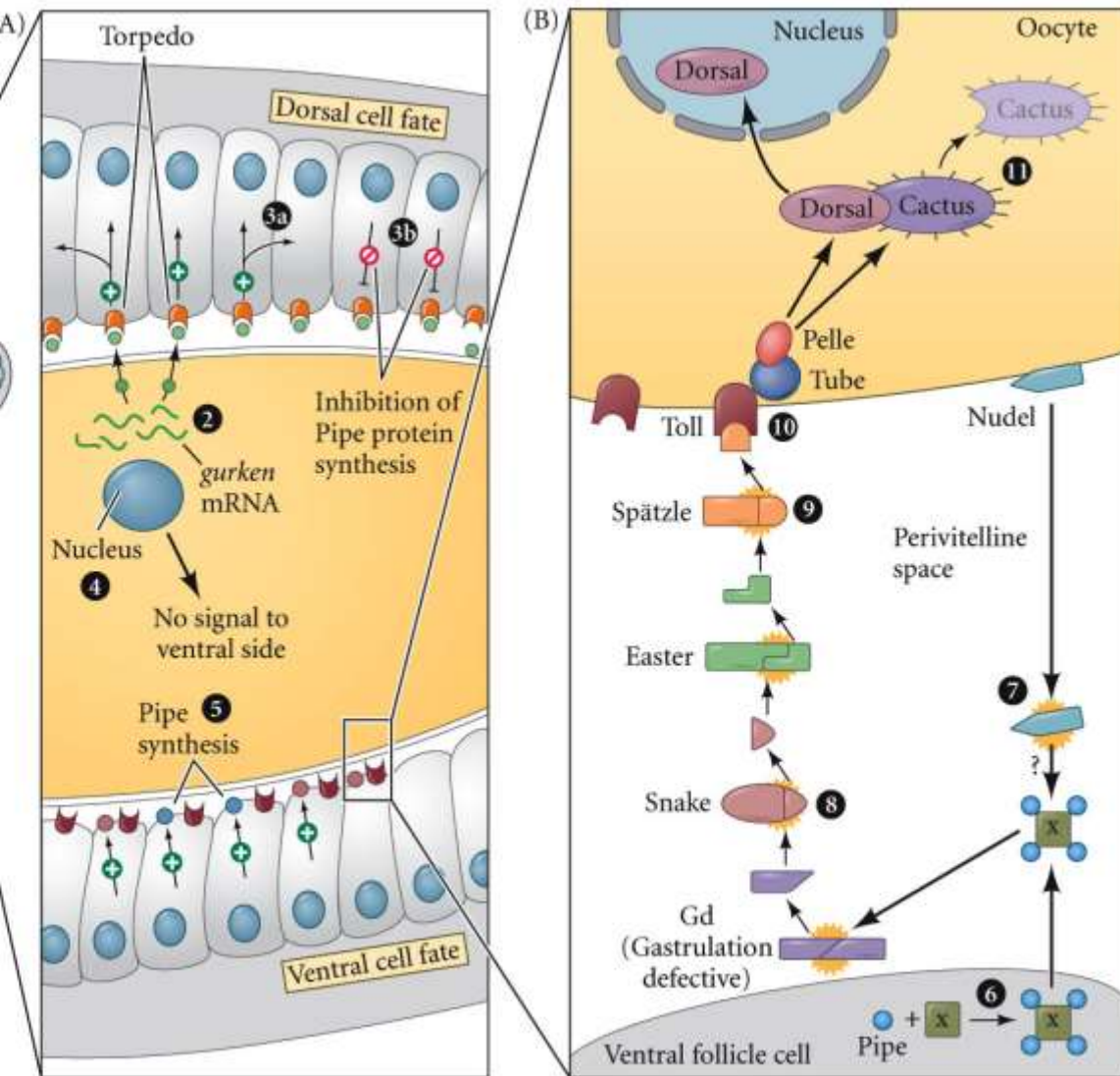
- ▶ Спина определяется материнском геном **dorsal**.
- ▶ **Dorsal** равномерно распределен по всему объему яйца
- ▶ Трансляция начинается через 90 минут после оплодотворения
- ▶ Как????



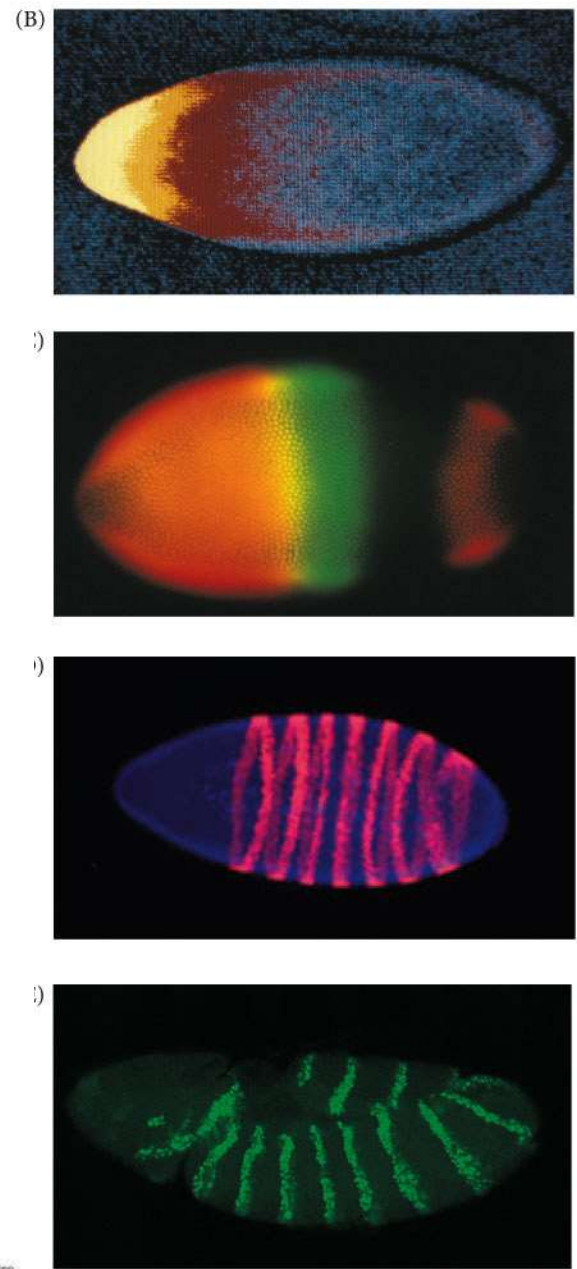
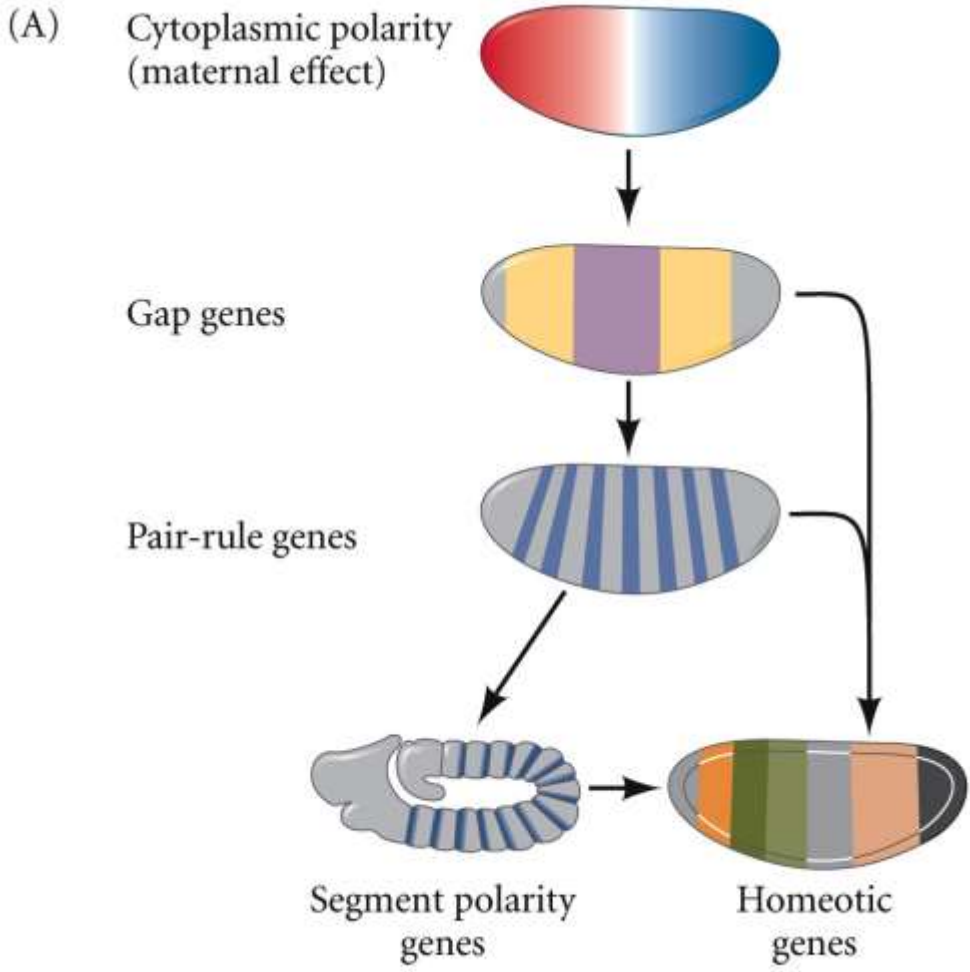
Формирование дорзо-вентральной оси

- ▶ Gurken инактивирует синтез белка pipe в фолликулярных клетках
- ▶ В вентральной зоне Pipe синтезируется и через цепочку активаций запускает киназу Toll

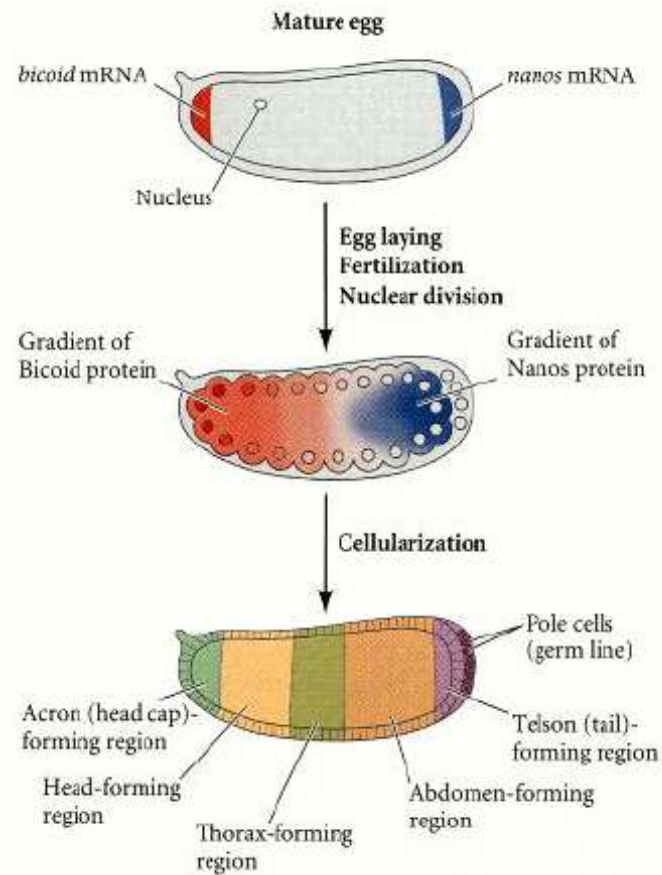
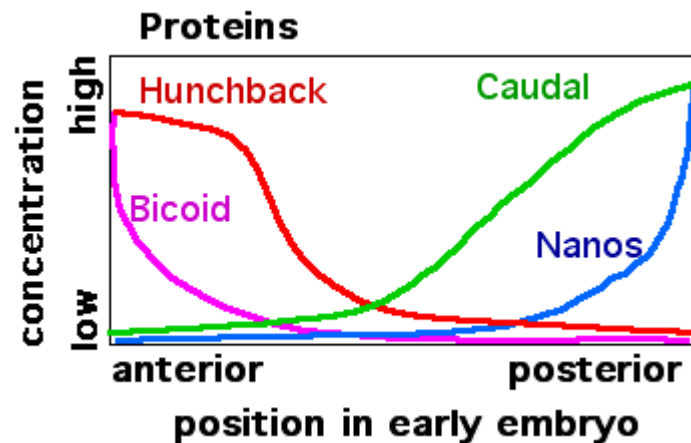
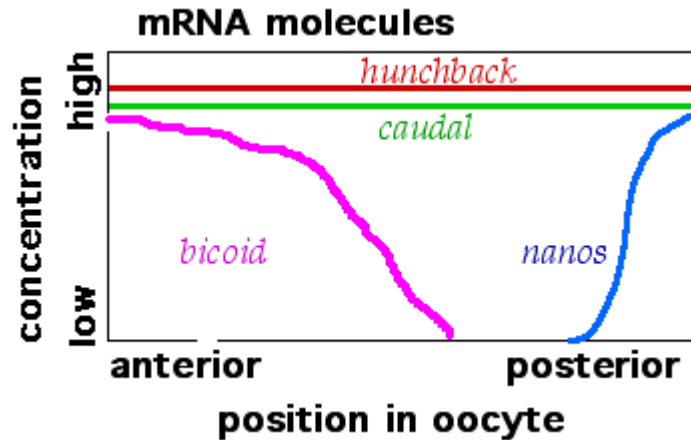




- ▶ Tube Рецептор активирует киназу Pelle, которая фосфорилирует Cactus
- ▶ Активированный Cactus диссоциирует с Dorsal
- ▶ Dorsal входит в ядро и запускает процессы «вентрализации»



Локализация мРНК в яйце дрозофилы (Gilbert, 2000)



Происхождение многоклеточных – быстро или давно?

- ▶ Скуденность ветвей в основании филогенетического древа многоклеточных можно объяснить двумя причинами – насыщением мутациями либо «взрывным» формированием основных таксонов.

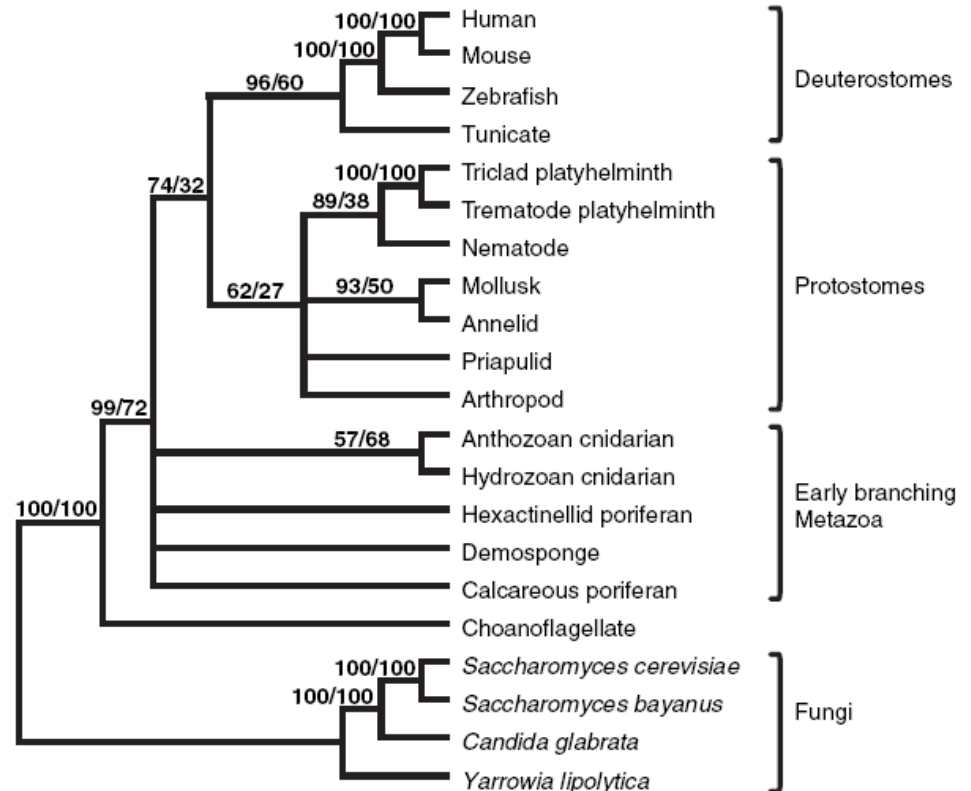


Fig. 1. The lack of resolution in phylogenetic relationships among major metazoan phyla. Values

Animal Evolution and the Molecular Signature of Radiations Compressed in Time

Antonis Rokas, *et al.*

Science **310**, 1933 (2005);

DOI: 10.1126/science.111671

- По 50 белок-кодирующим генам сравнили филогению многоклеточных и грибов. Дело не в насыщении мутациями, а в быстром формировании основных таксонов

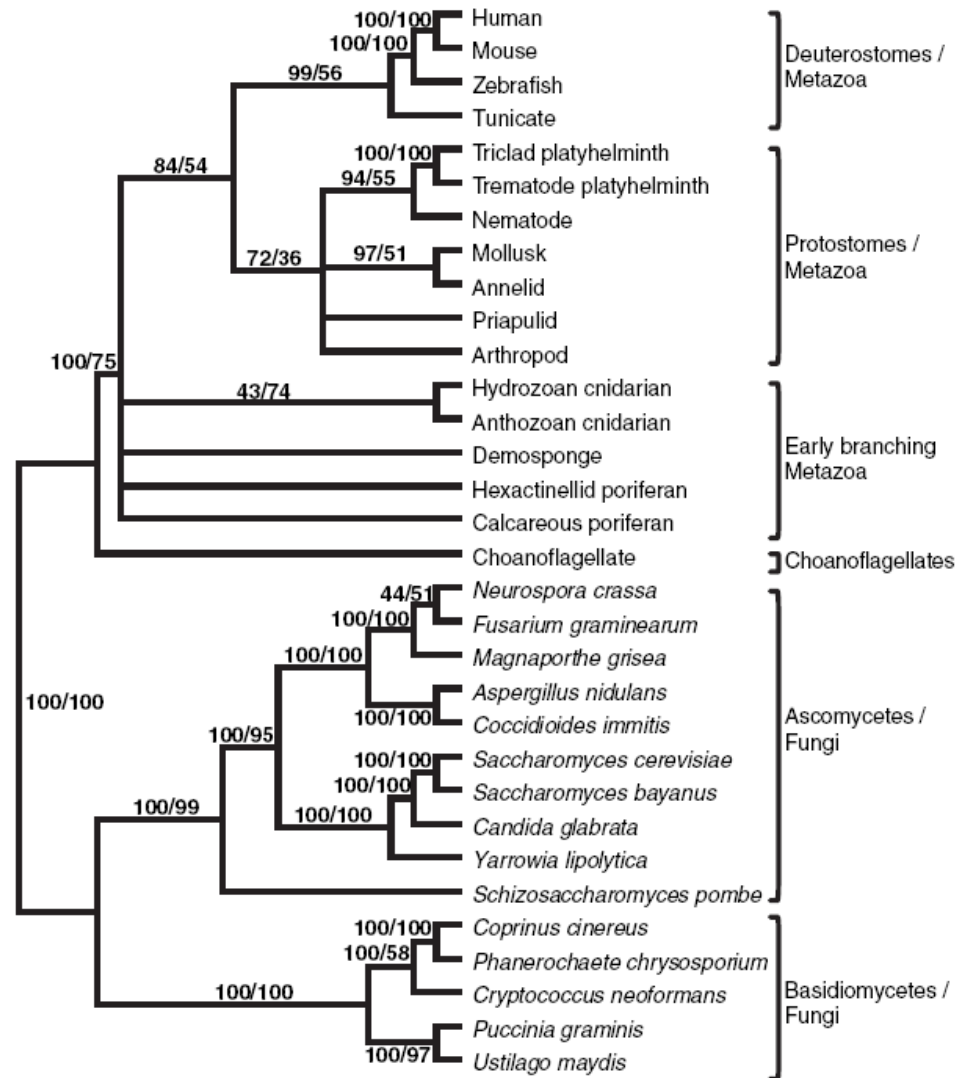
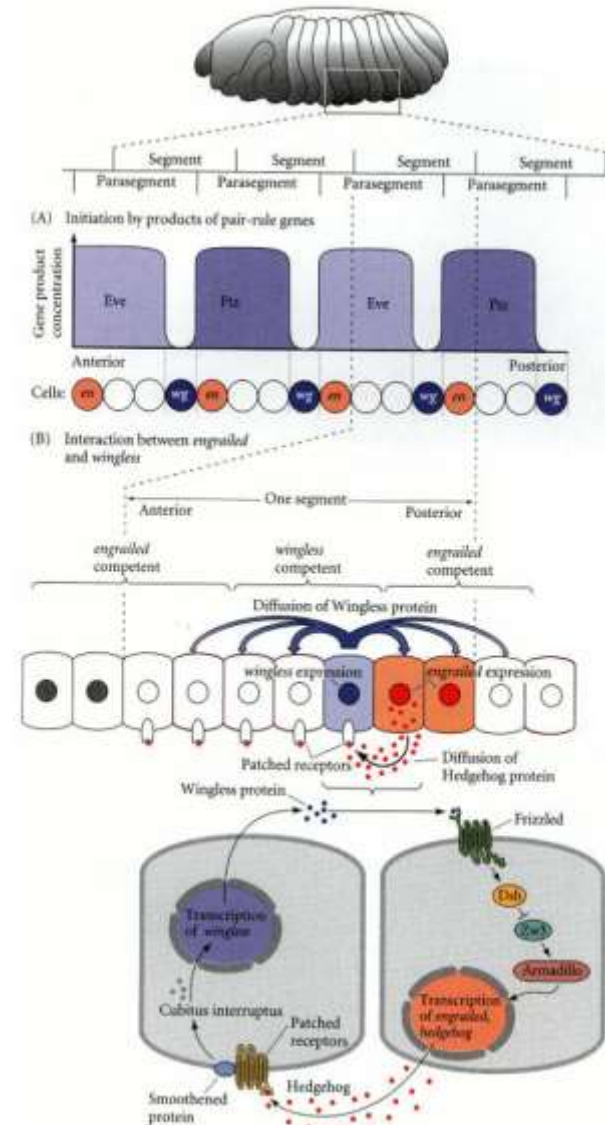
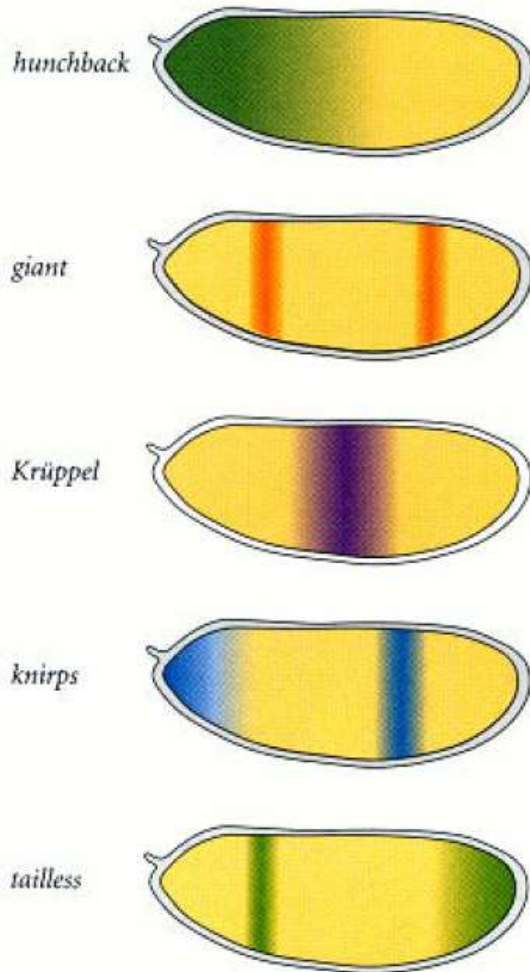


Fig. 2. The contrast in phylogenetic resolution between the clades of Metazoa and Fungi. Values above internodes are as in Fig. 1. Eleven out of 13 internodes in the fungal clade are significantly supported by both optimality criteria (ML and MP), whereas only 4 out of 14 internodes in the metazoan clade are significant. Analyses were also performed by Bayesian inference (15) (fig. S4 and table S3).

Экспрессия Gap-genes и формирование границ сегментов

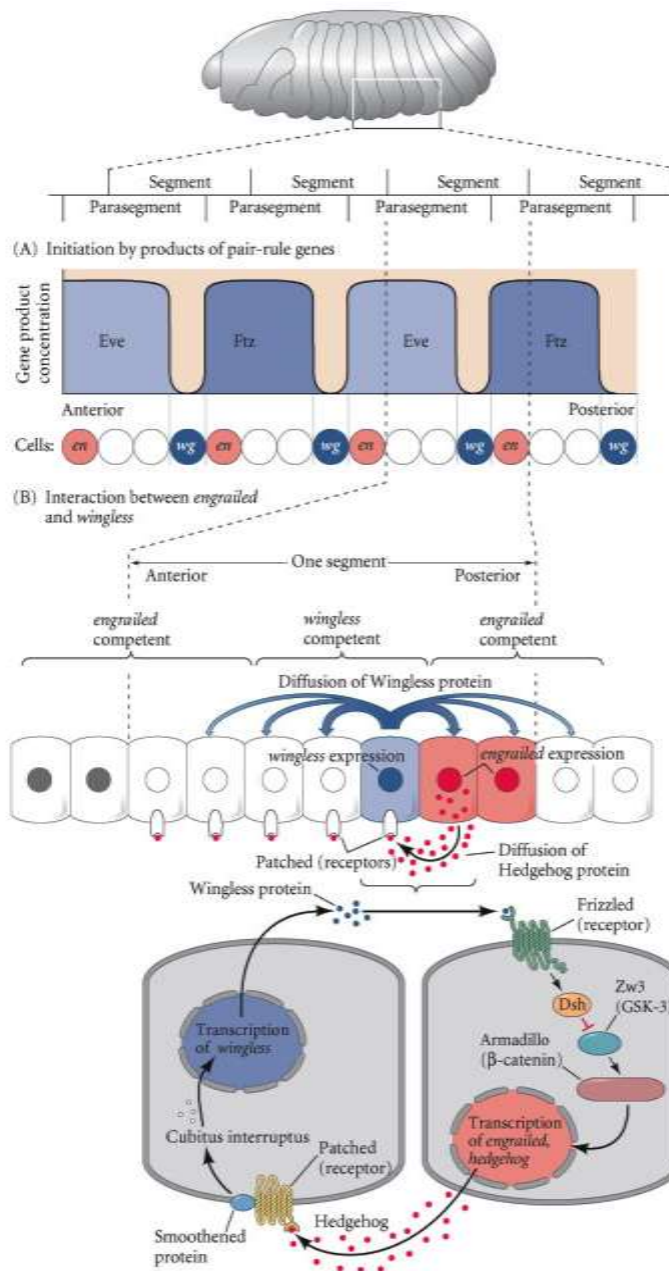
Expression of the gap genes

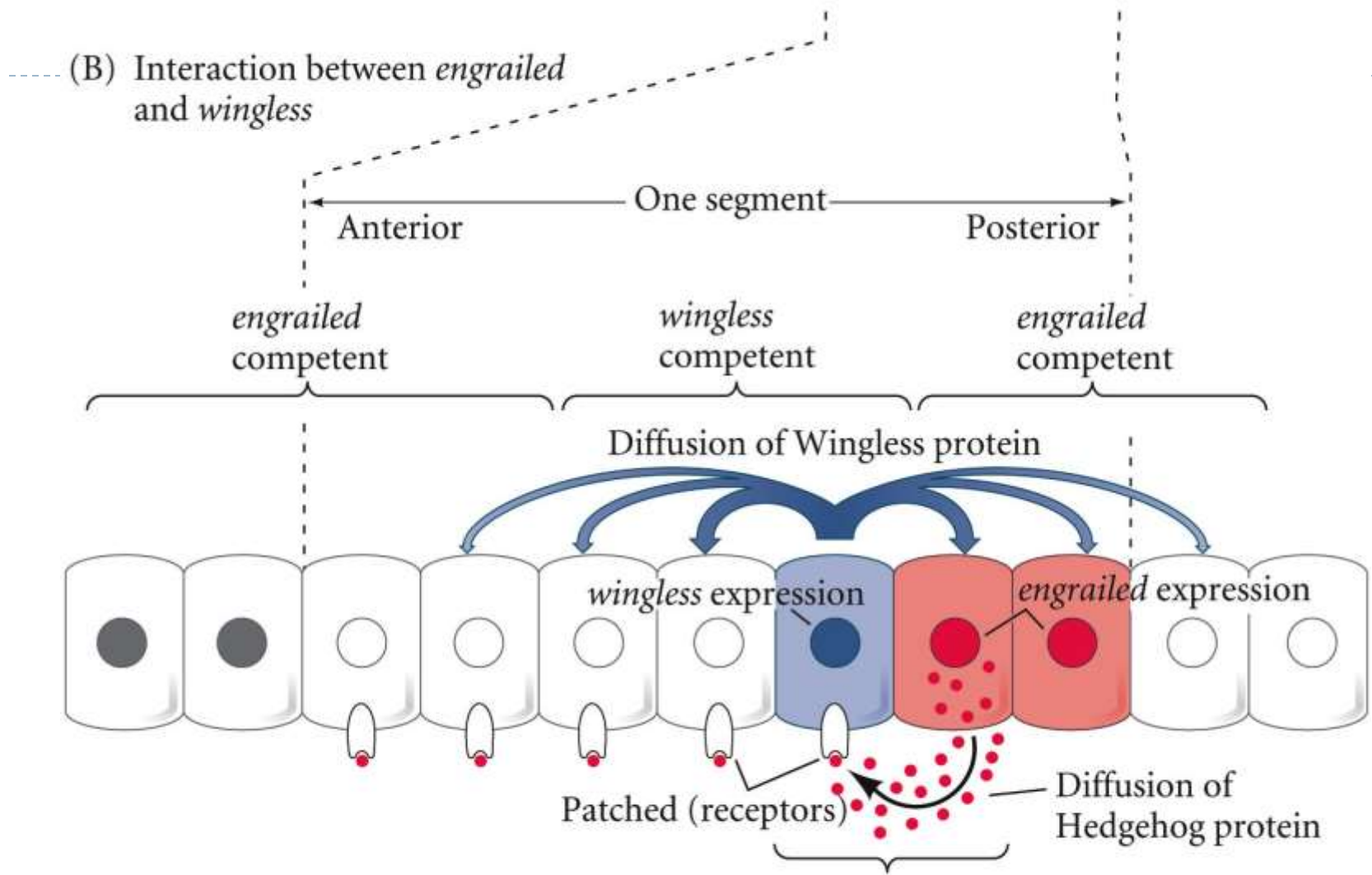


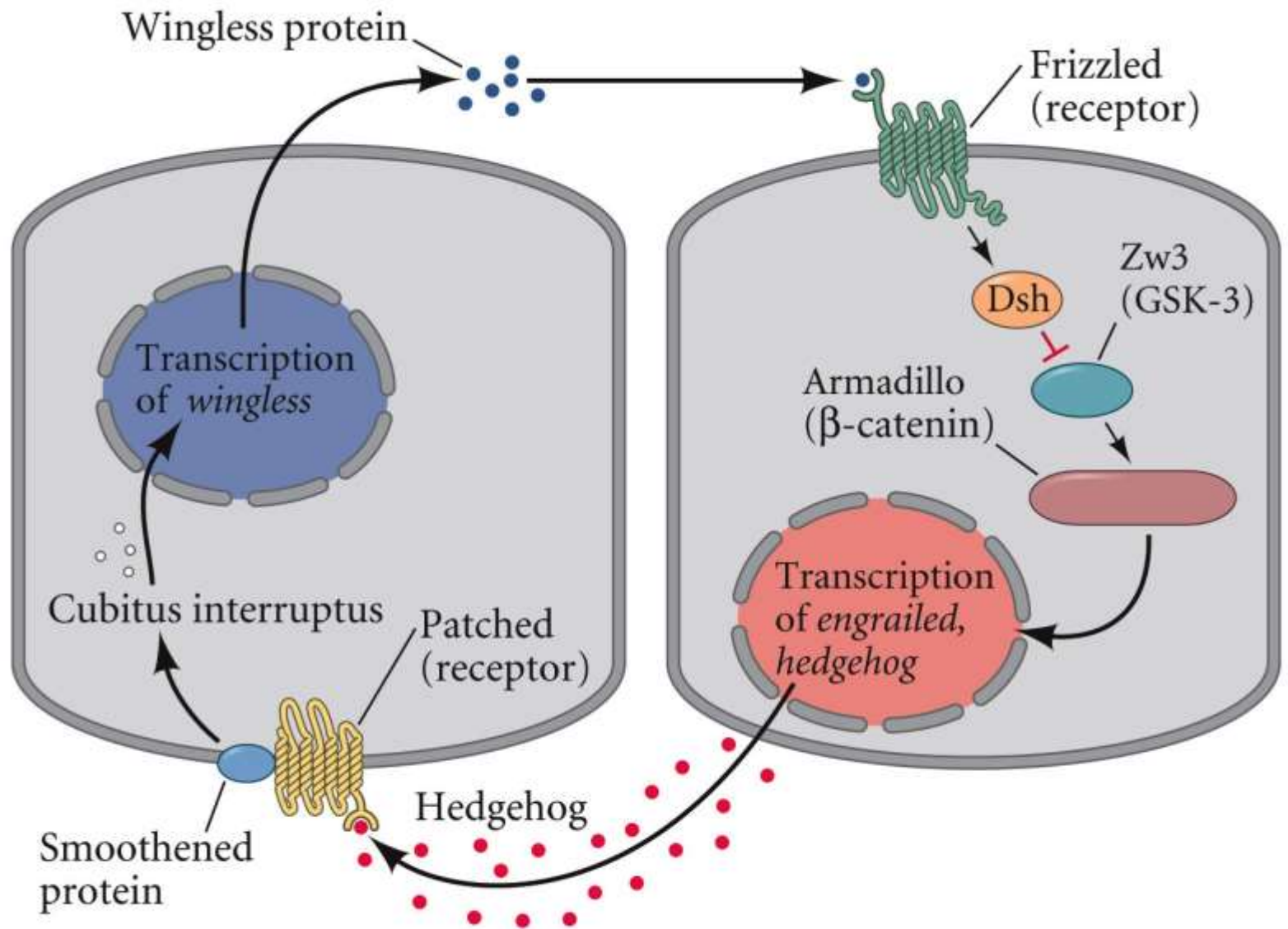
Основные гены сегментации мухи

(из Gilbert, 2000)

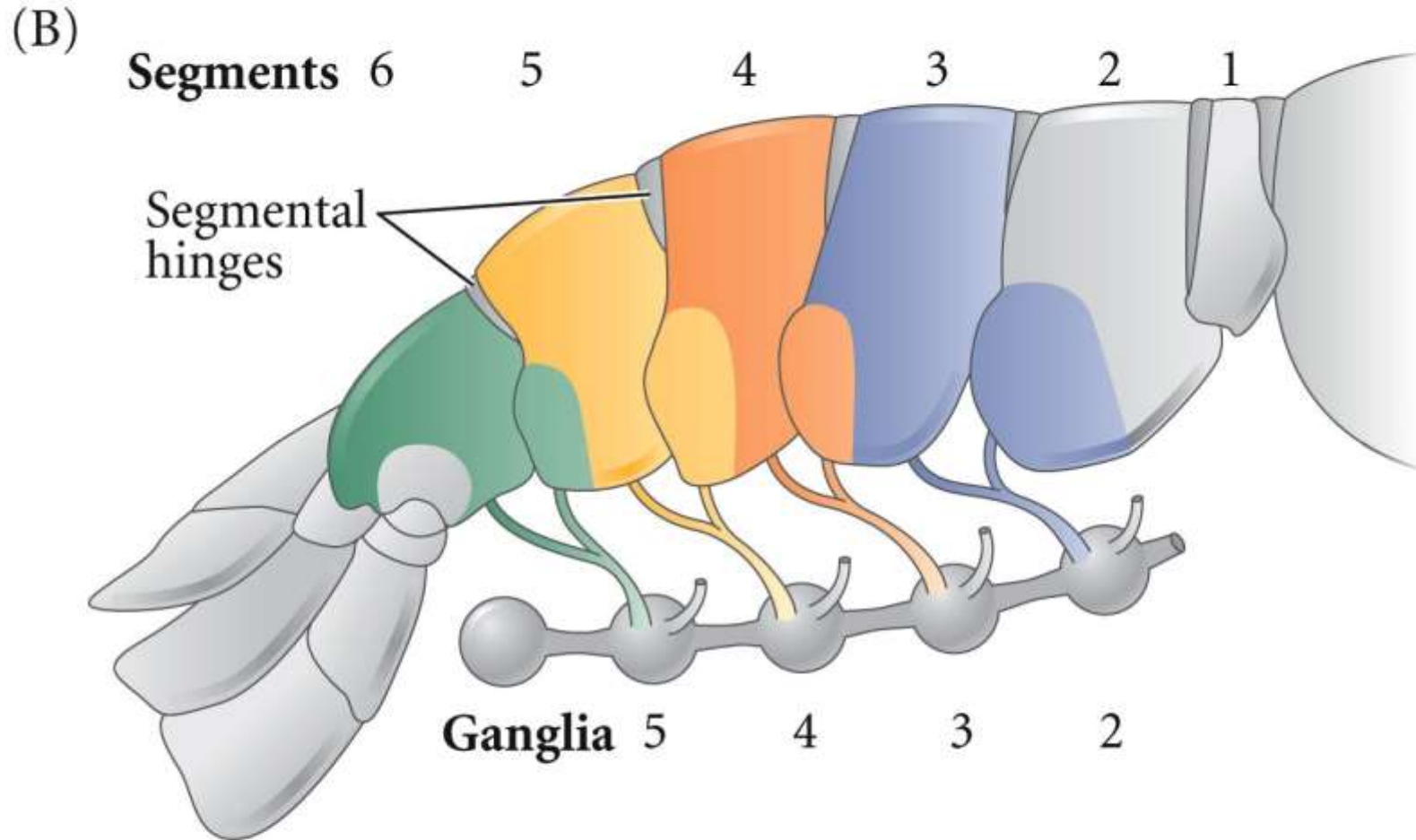
Category		Category	
Gap genes	<i>Krüppel (Kr)</i>	Pair-rule genes	Secondary <i>fushi tarazu (ftz)</i>
	<i>knirps (kni)</i>		<i>odd-paired (opa)</i>
	<i>hunchback (hb)</i>		<i>odd-skipped (slp)</i>
	<i>giant (gt)</i>		<i>sloppy-paired (slp)</i>
	<i>tailless (tll)</i>	Segment polarity genes	<i>paired (prd)</i>
	<i>huckendein (hkb)</i>		<i>engrailed (en)</i>
	<i>buttonhead (btd)</i>		<i>wingless (wg)</i>
	<i>empty spiracles (ems)</i>		<i>cubitus interruptus^D (ci^D)</i>
Pair-rule genes	Primary <i>hairy (h)</i>		<i>hedgehog (hh)</i>
	<i>even-skipped (eve)</i>		<i>fused (fu)</i>
	<i>runt (run)</i>		<i>armadillo (arm)</i>
			<i>patched (ptc)</i>
			<i>gooseberry (gsb)</i>
			<i>pangolin (pan)</i>





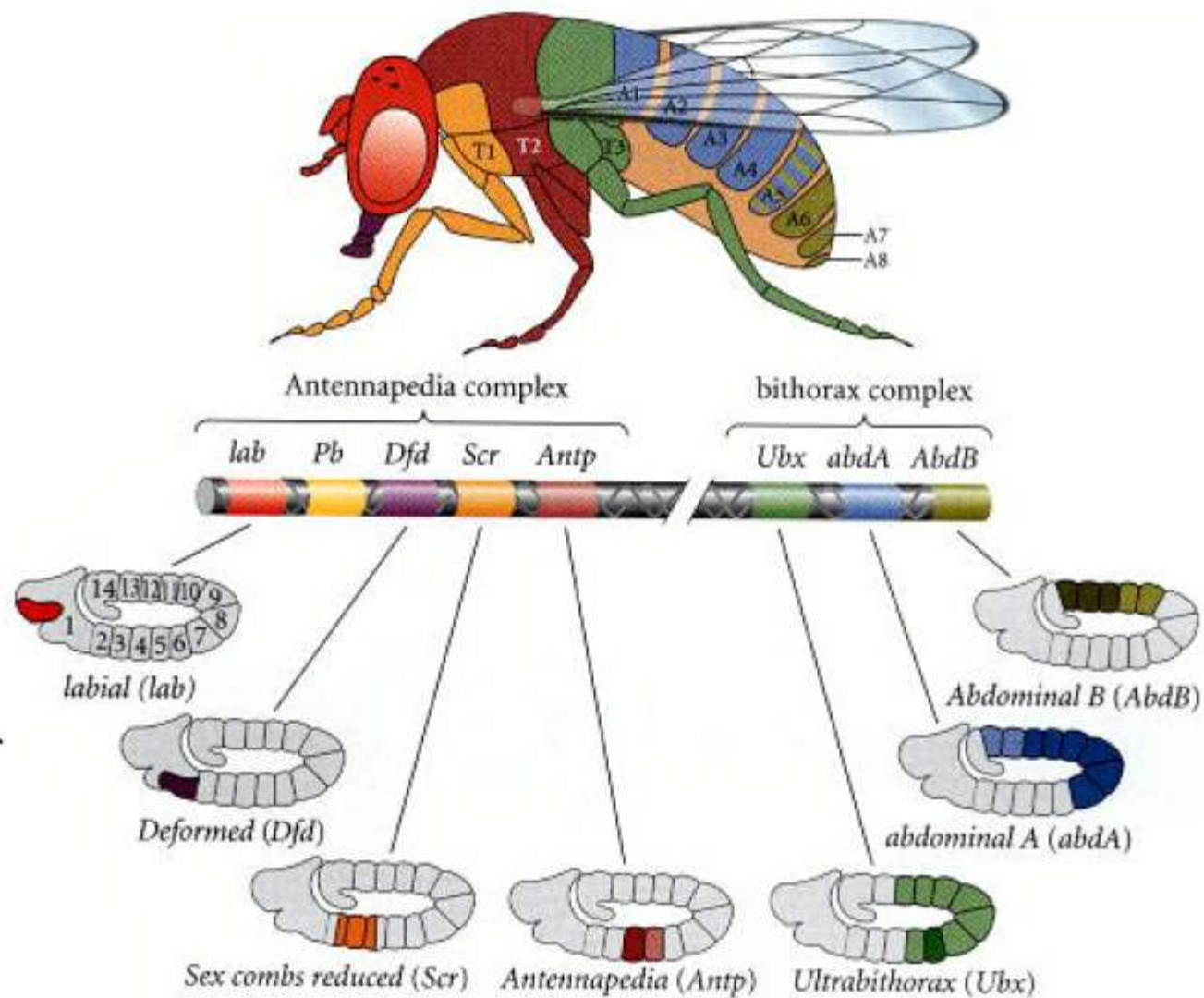


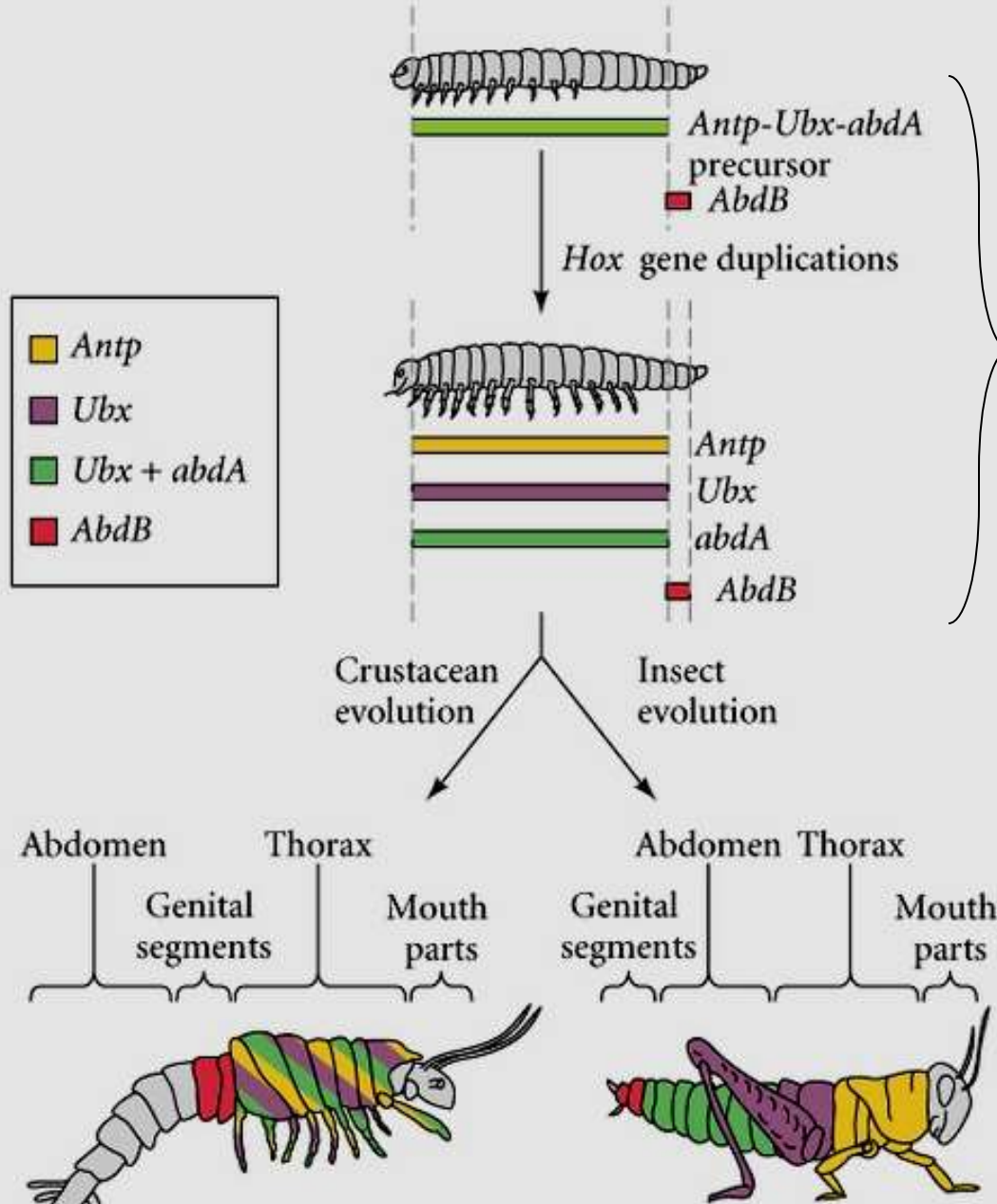
Сегменты и парасегменты у раков



НА СЛЕДУЮЩЕЙ ЛЕКЦИИ:
Эволюция гомеозисных генов в контексте
таксономии беспозвоночных (Evo-Devo)







**Hypothetical
Model of evolution**

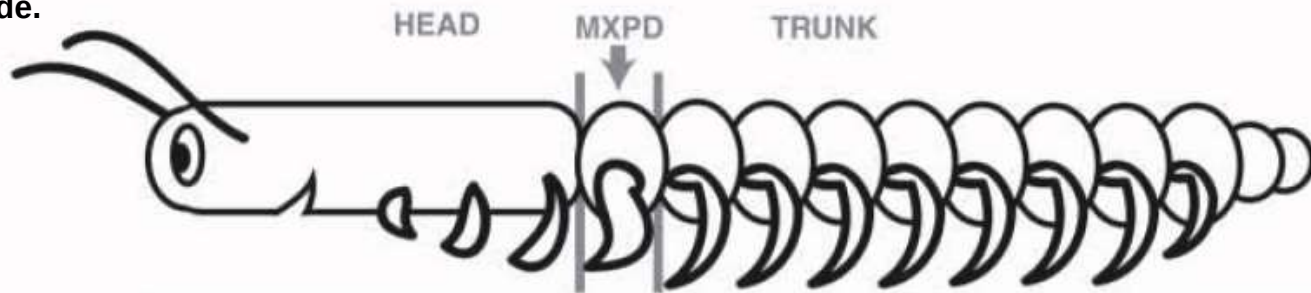
Increasing Hox
cluster number
may allow
diversification
of segment identity

**Ant/Ubx/abdA
interchangeable?**

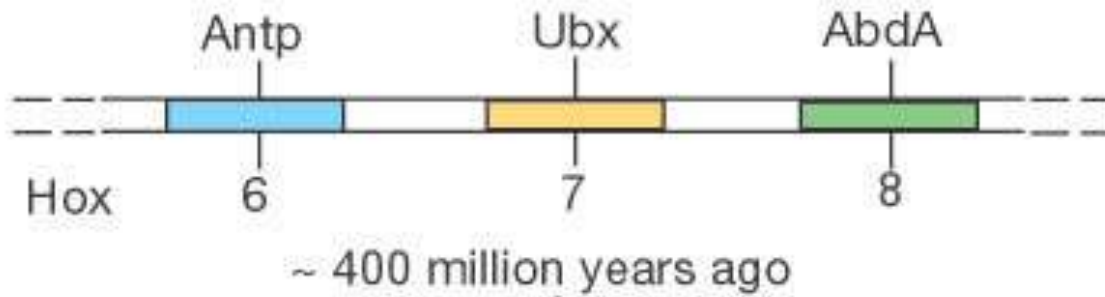
Summary of centipede Hox expression



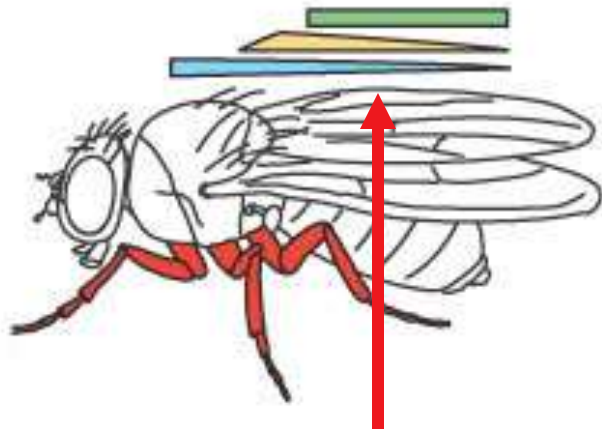
The expression of fushi tarazu suggests that it has both a Hox-like role (as in the mite), as well as a role in segmentation (as in insects). This suggests that this dramatic change in function was achieved via a multifunctional intermediate, as found in the centipede.



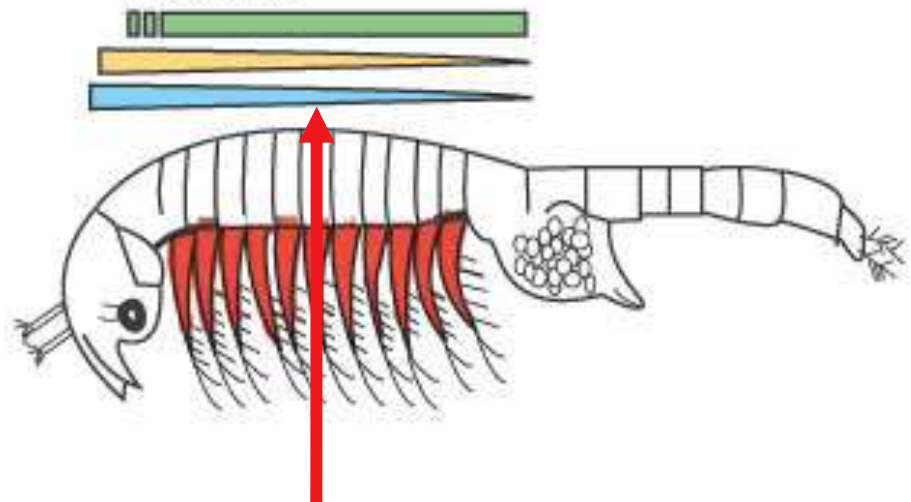
a



Drosophila



Artemia

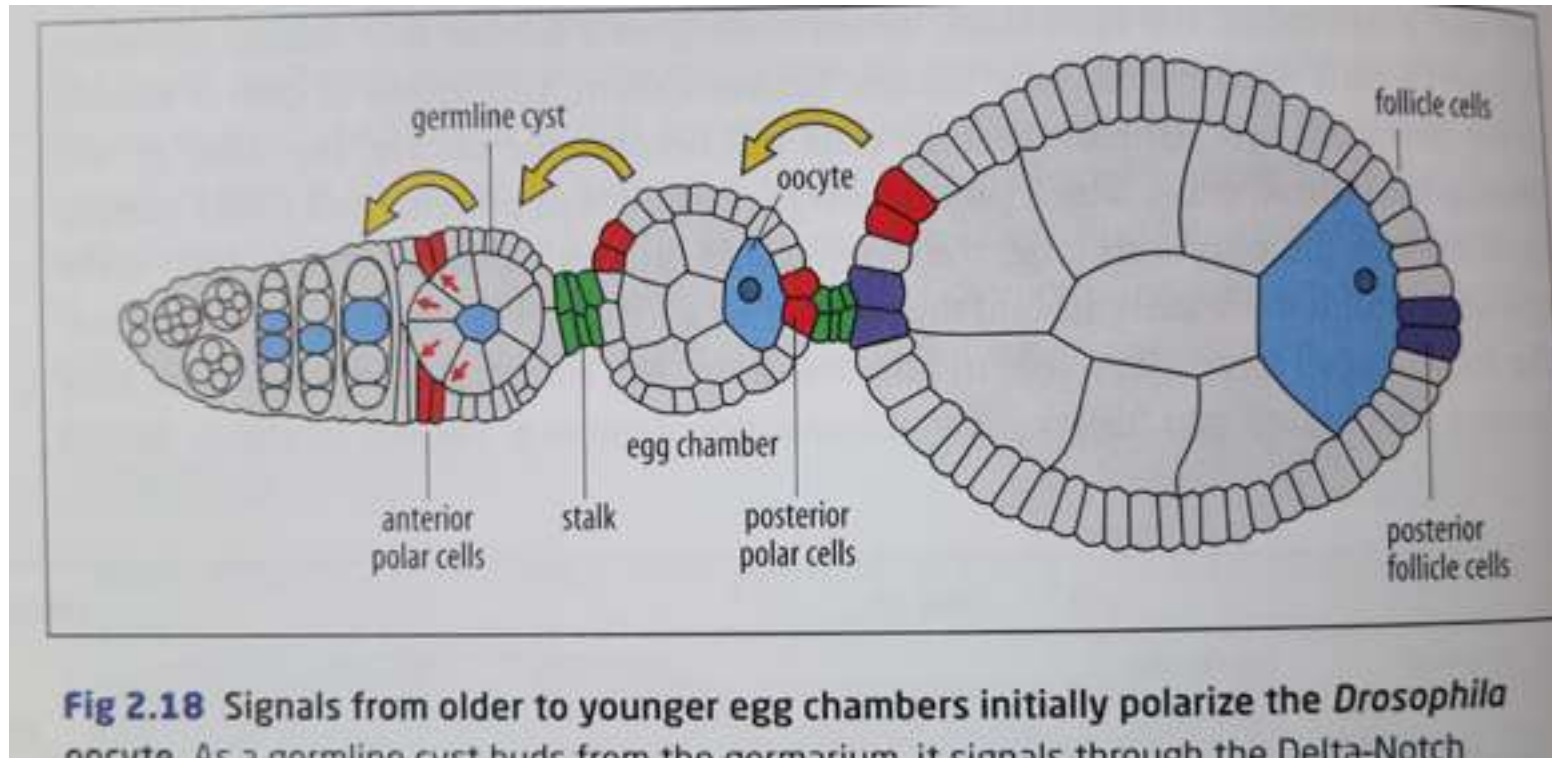


b

Ubx and *abdA*
Suppress legs
In *Drosophila*

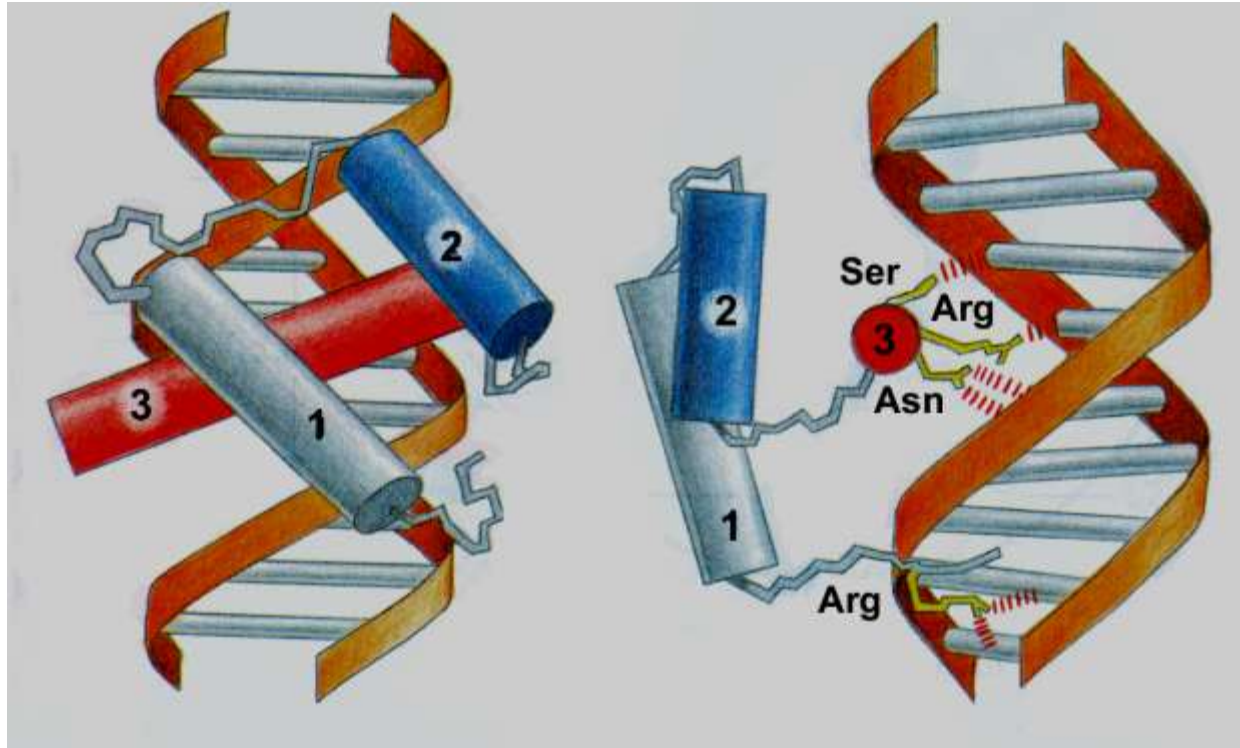
Ubx and *abdA*
Don't suppress legs
In *Artemia*. How
Did this situation evolve?

Каждый следующий фолликул мухи определяет будущую ось следующего яйца



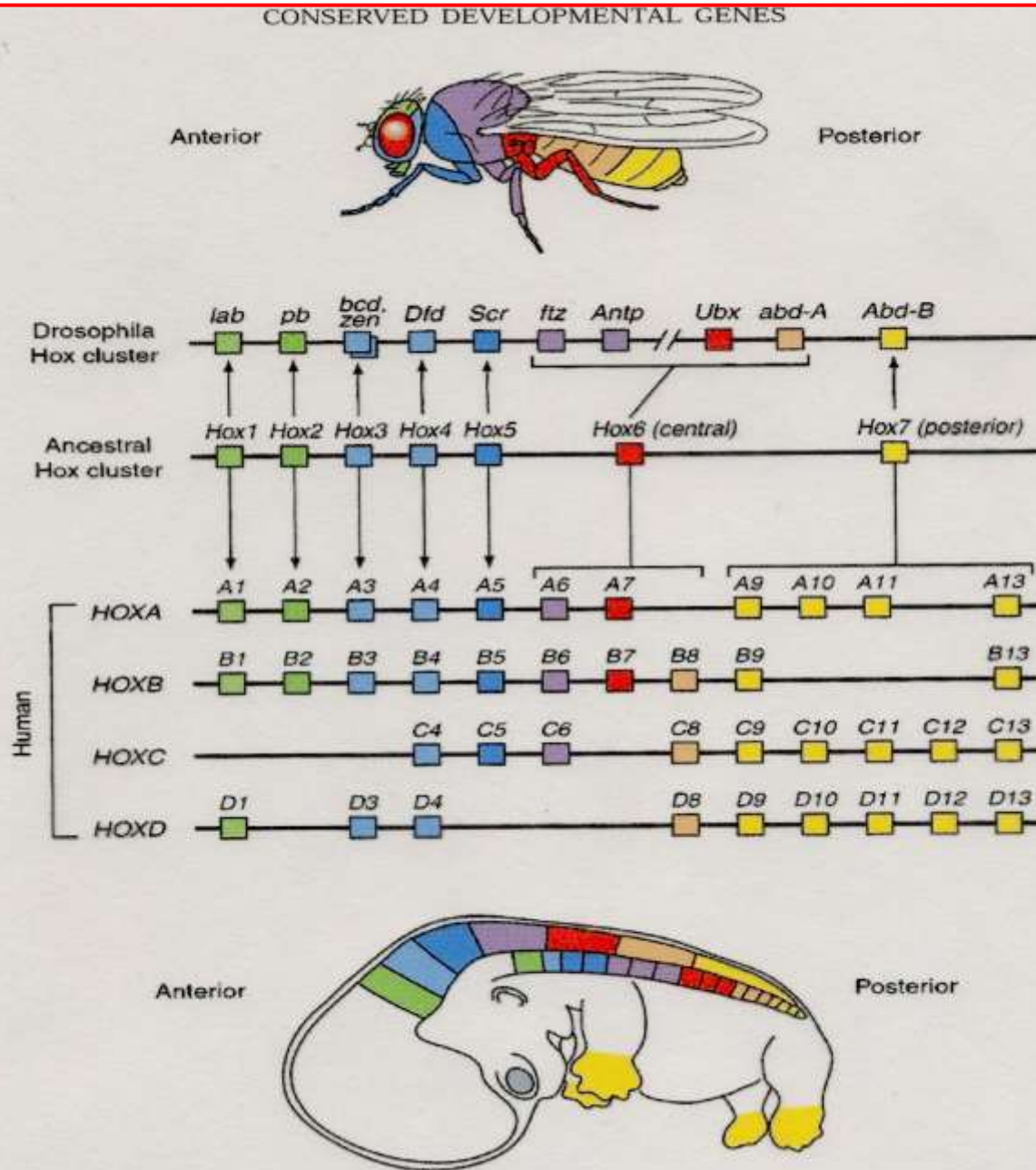
В онтогенезе участвуют различные классы гомеобоксных генов

1. HOX genes
2. PAIRED-domain genes
3. LIM-domain genes



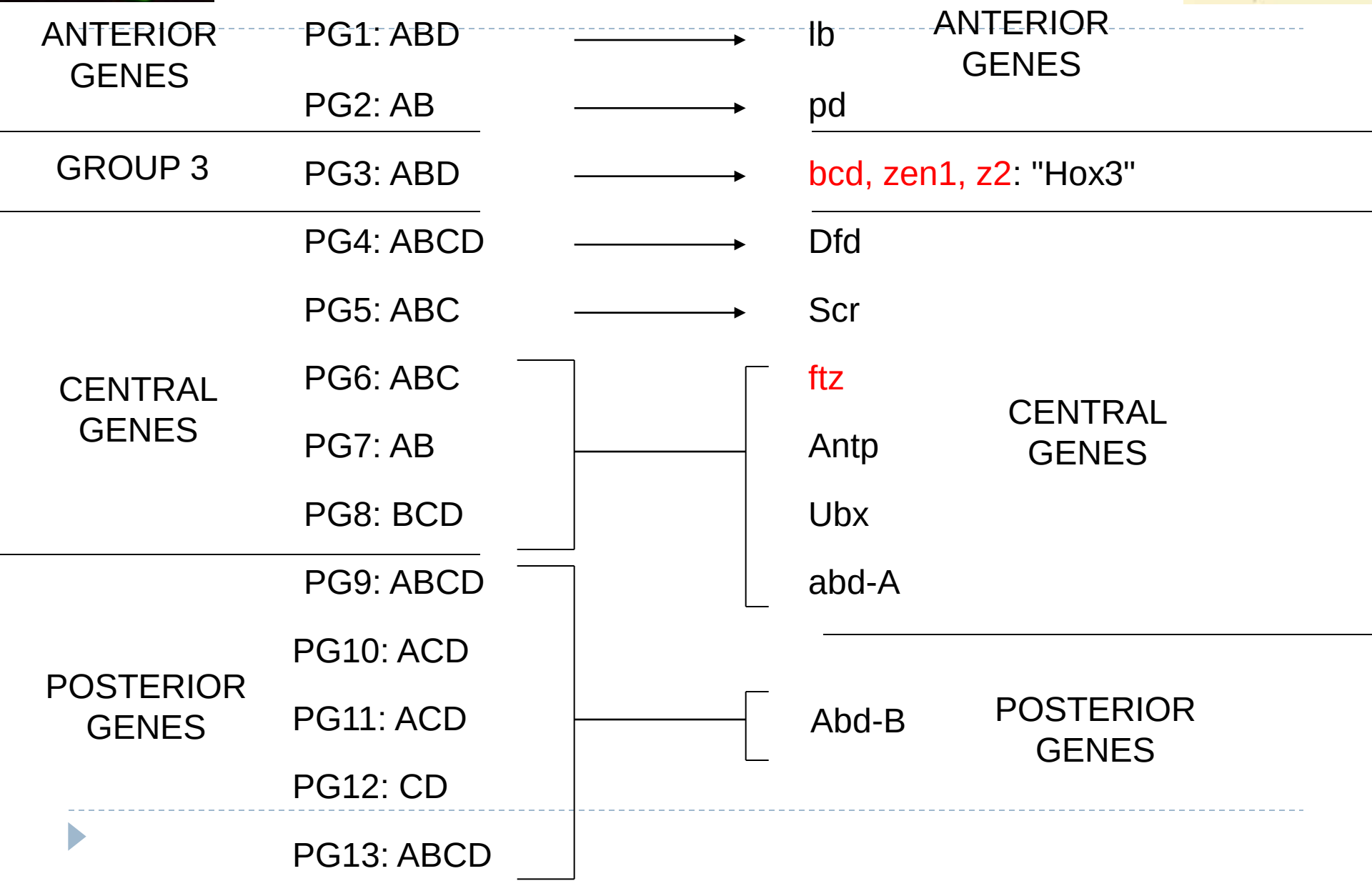
Все гомеобоксные гены имеют консервативный участок связывания с ДНК, (Helix-Loop-Helix, Спираль-петля-спираль) по которому можно проследить их филогению

один Нох –комплекс у дрозифилы, четыре – у позвоночных





Схожие функции Нох-генов у позвоночных и у мух



- ▶ Происхождение гомеобоксных генов:
- ▶ Возможно, семейство Рах генов приобретено на заре метазой от транспозазы.

fly POXneuro
human Pax6
mouse Pax2
human Pax1
quail Pax3
C.elegans K03H6.3
human mariner
Pax6 DNA-contacts
Pax6 sec. structure

[illegible]

fly POXneuro
human Pax6
mouse Pax2
human Pax1
quail Pax3
C.elegans K03H6.3
human mariner
Pax6 DNA-contacts
Pax6 sec. structure

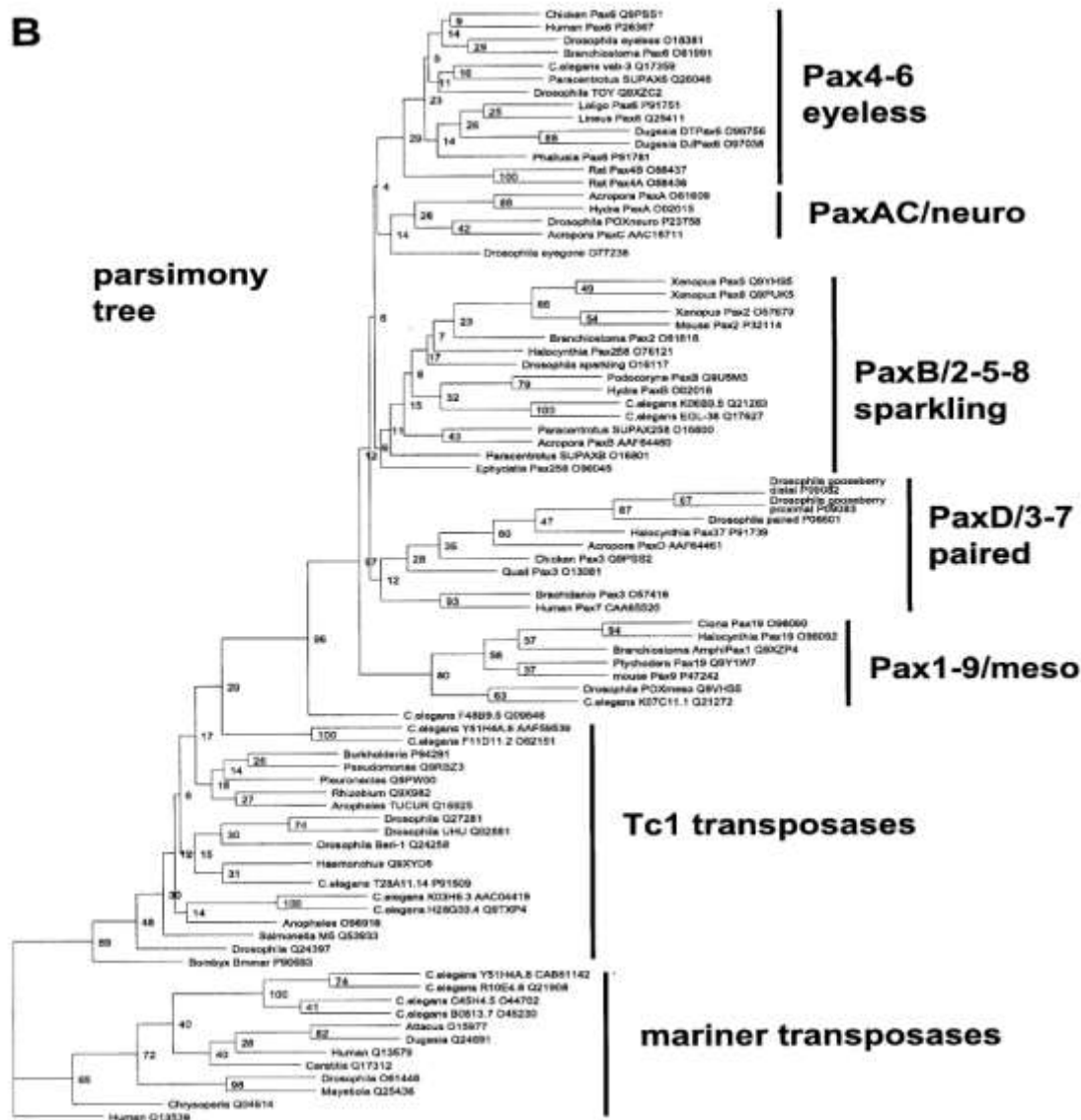
[illegible]

Dev Genes Evol (2000) 210:644–650

SEQUENCE CORNER

Rainer Breitling · Josef-Karl Gerber

Origin of the paired domain



- Предполагается, что изначально единичная копия гена, затем ген дублировался.

Dev Genes Evol (2000) 210:644–650

SEQUENCE CORNER

Rainer Breitling · Josef-Karl Gerber

Origin of the paired domain

The Hox / ParaHox clusters origin

THE GENESIS AND EVOLUTION OF HOMEODOMAIN GENE CLUSTERS

Jordi Garcia-Fernández

Garcia-Fernandez

Nature Reviews Genetics, 6, 881, 2005

