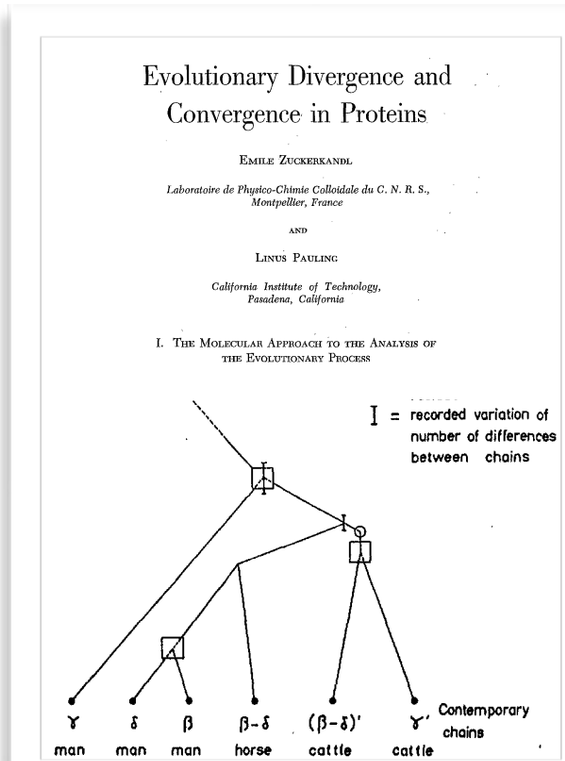
A fajfa és génfák közös rekonstrukciója

Szöllősi Gergely

ELTE-MTA „Lendület” Biofizika Kutatócsoport
UMR 5558 CNRS LBBE Lyon, Franciaország

ssolo@elte.hu



Zukerkandl & Pauling 1965

Daubin & Boussau 2011

A genom az élőlények genetikai tervrajza

Minden élőlény fejlődési tervét és működési programját egy hosszú, DNS-molekulában íródott genetikai szöveg, az élőlény ún. *genomja* tartalmazza.

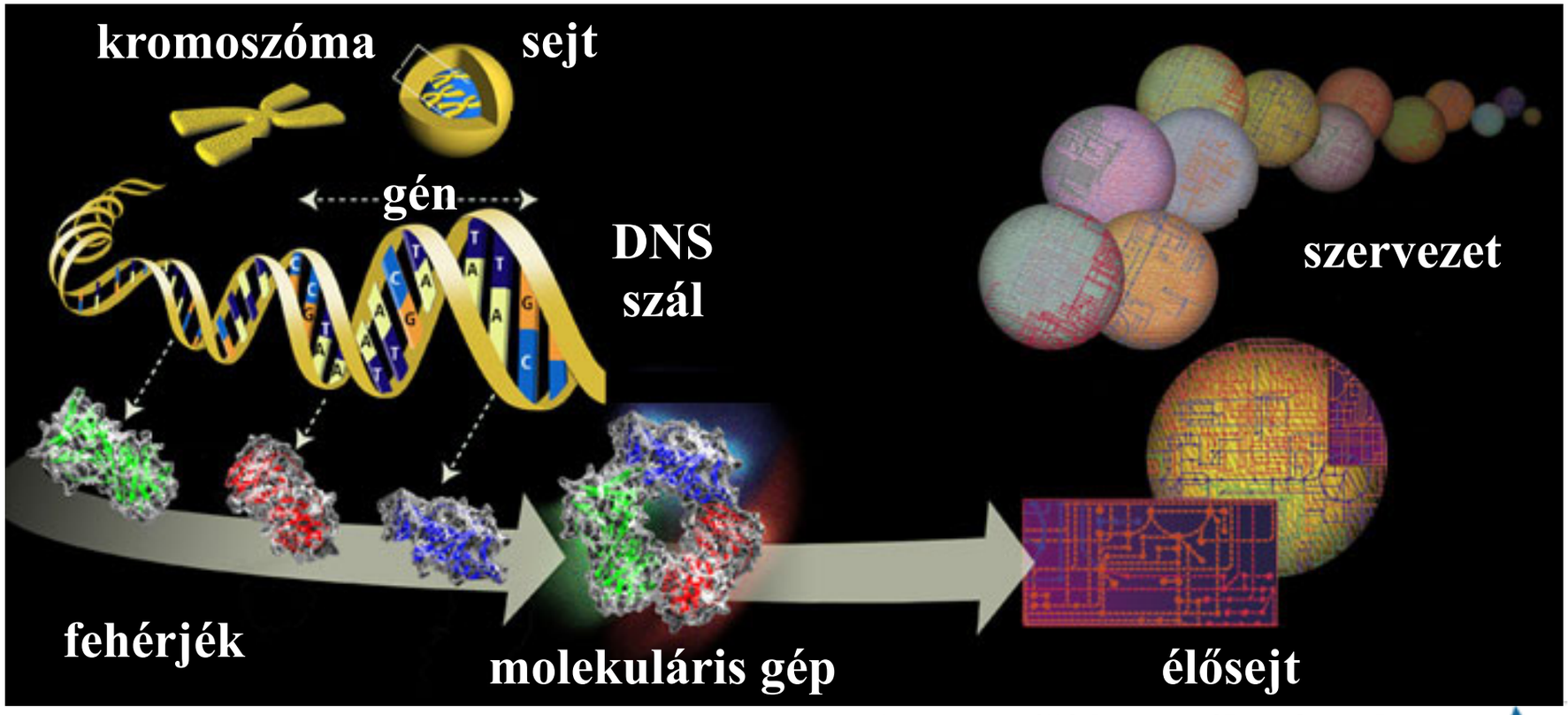
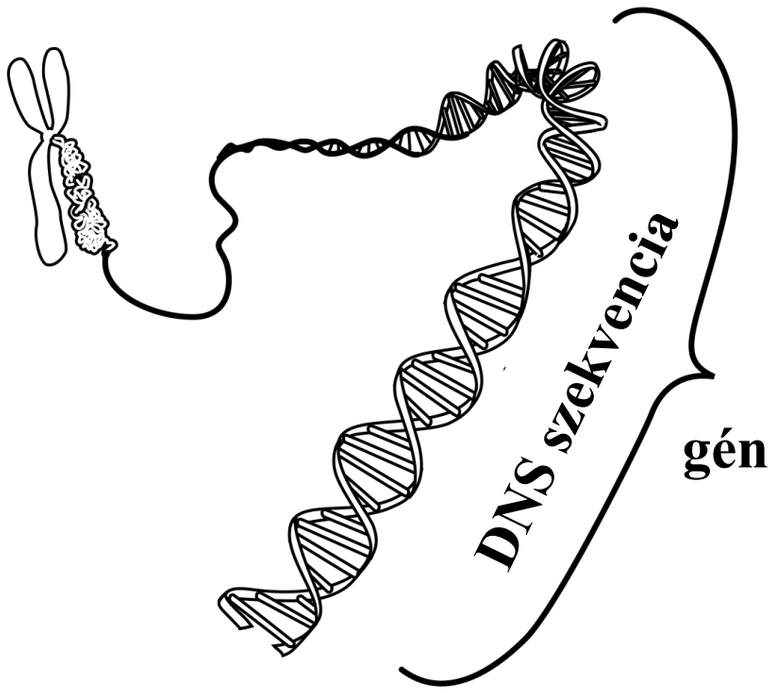


Image courtesy of U.S. Department of Energy Genome Programs and wikimedia commons

A genom DNS-molekulákban íródott genetikai szöveg

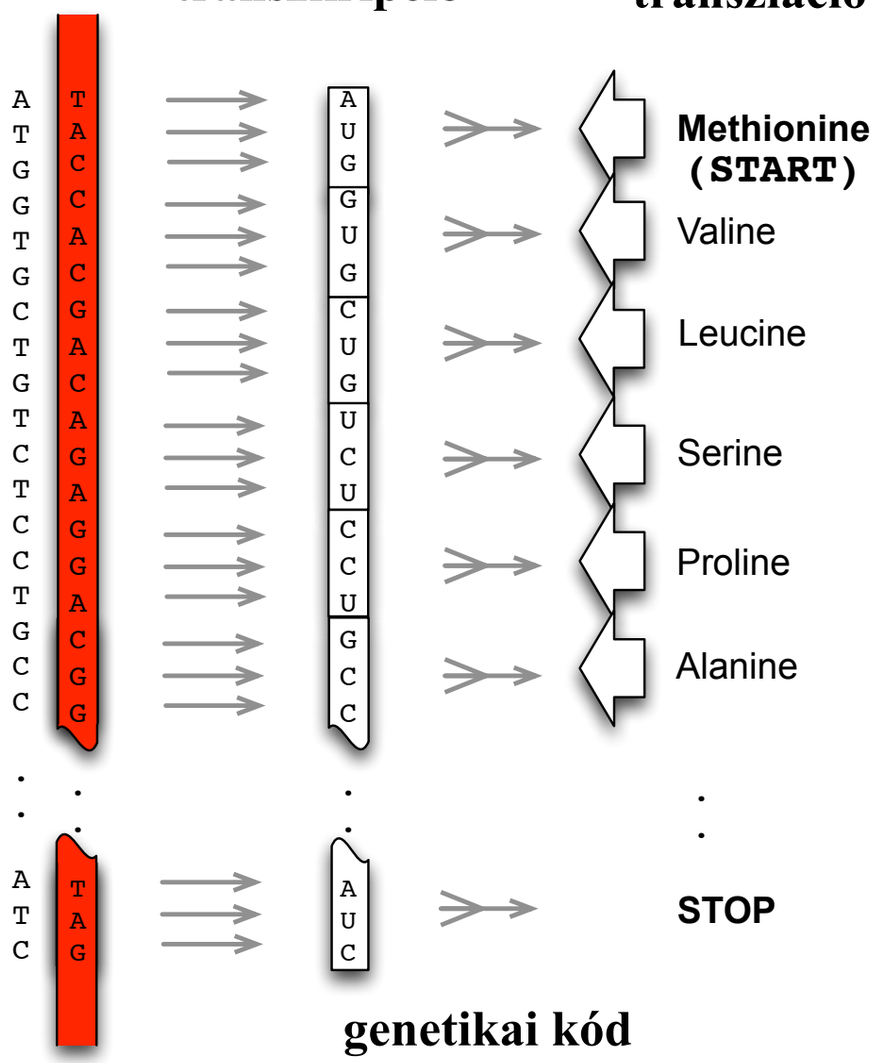
A genom genetikai szövegét alkotó egyes szavak a gének, amik fehérjéket kódolnak.

11. kromoszóma



DNS szekvencia → **mRNS szekvencia** → **aminosav szekvencia** → **fehérje**

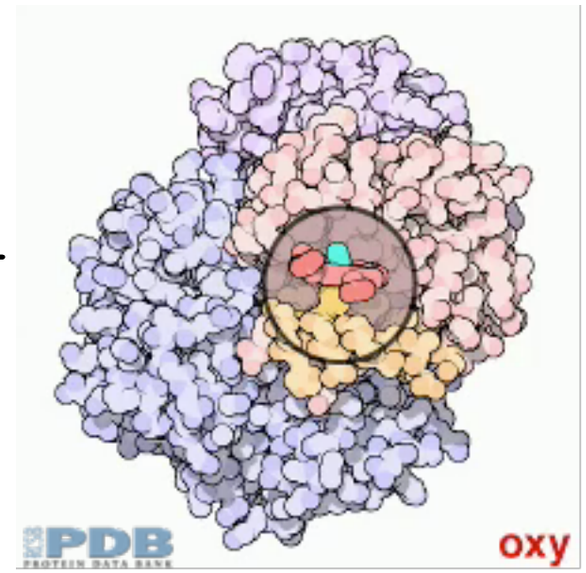
transzkripció **transzláció**



genetikai kód

$$4^3 = 64 \rightarrow 20$$

kodon aminosav



molekuláris gép

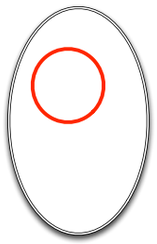
(emberi hemoglobin)

Az öröklődés során a genom szövege lemásolódik

A szaporodás részleteitől függetlenül két rokon DNS szekvencia lokálisan mindig egy múltbeli DNS másolási eseményre (replikációra) vezethető vissza.

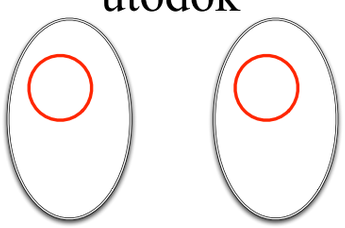
aszexuális szaporodás

szülő



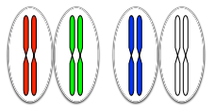
osztódás

utódok



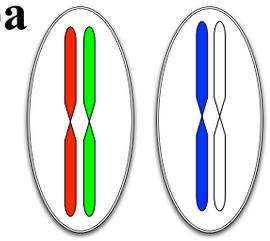
szexuális szaporodás

nagyszülők

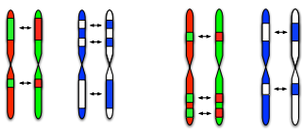


szülők

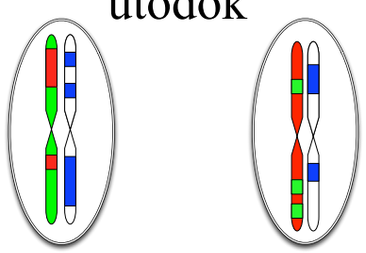
apa **anya**



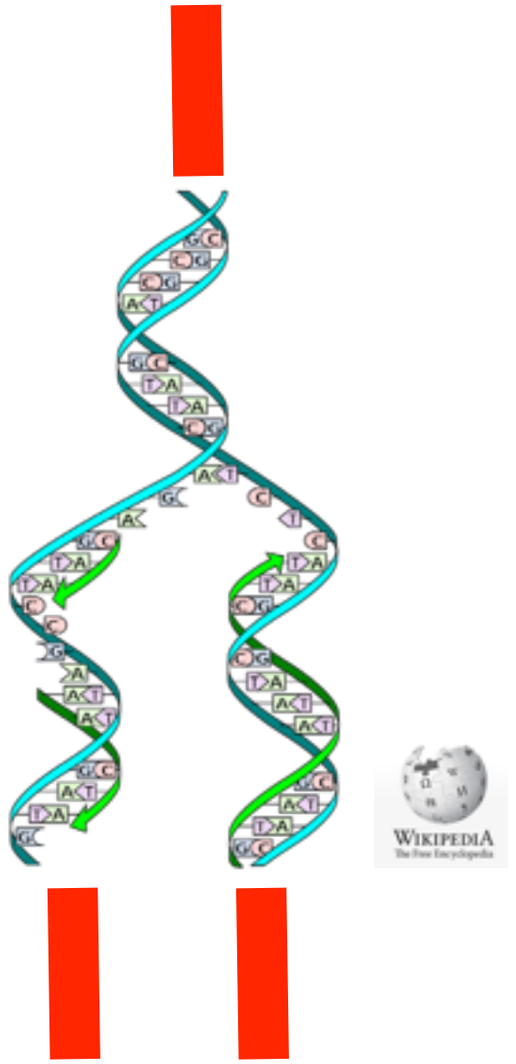
rekombináció



utódok

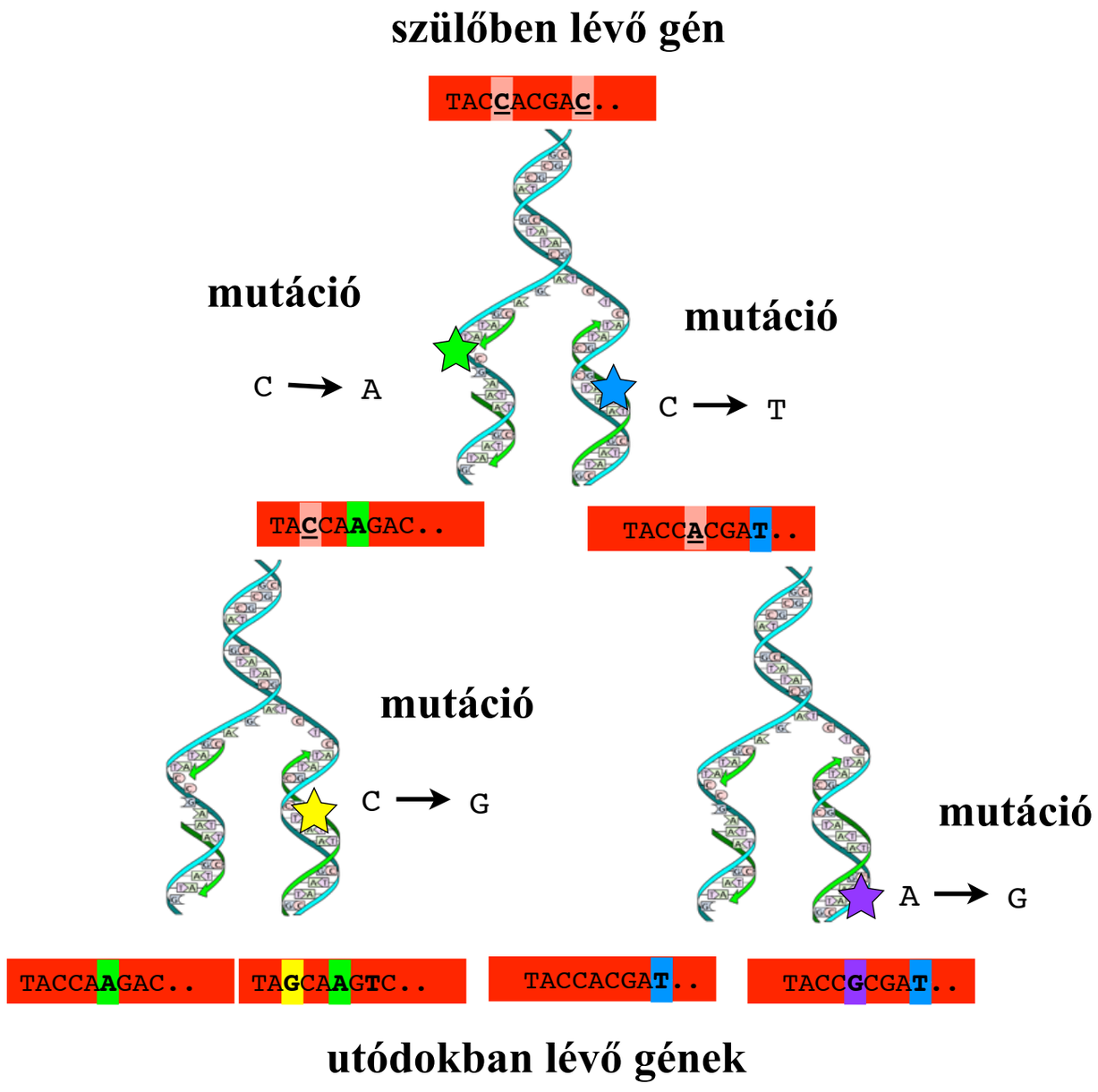


DNS replikáció



A másolás során bekövetkező hibák öröklődnek

A DNS replikáció során a génekbe kerülő hibák (mutációk) sorsa semleges változások esetén a véletlenen, egyébként pedig azon múlik, hogy az élőlény számára hasznosak-e vagy sem.



A másolás során bekövetkező hibák öröklődnek

A DNS replikáció során a génekbe kerülő hibák (mutációk) sorsa semleges változások esetén a véletlenen, egyébként pedig azon múlik, hogy az élőlény számára hasznosak-e vagy sem.

DNS

semleges		CA**C** → CA**A**
?		C**A**C → C**G**C
káros		TA**G** → TA**C**

genetikai kód

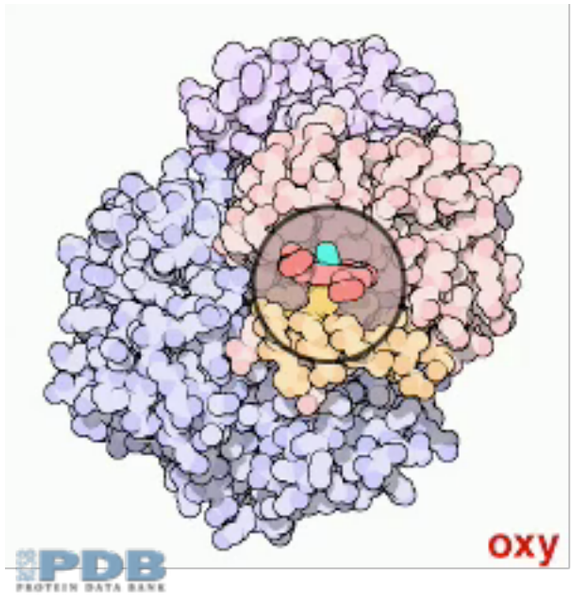
$4^3 = 64 \rightarrow 20$

kodon aminosav

aminosavak

Valine	→	Valine
Valine	→	**Alanine**
Methionine **(START)**	→	**Izoleucin**

molekuláris gép



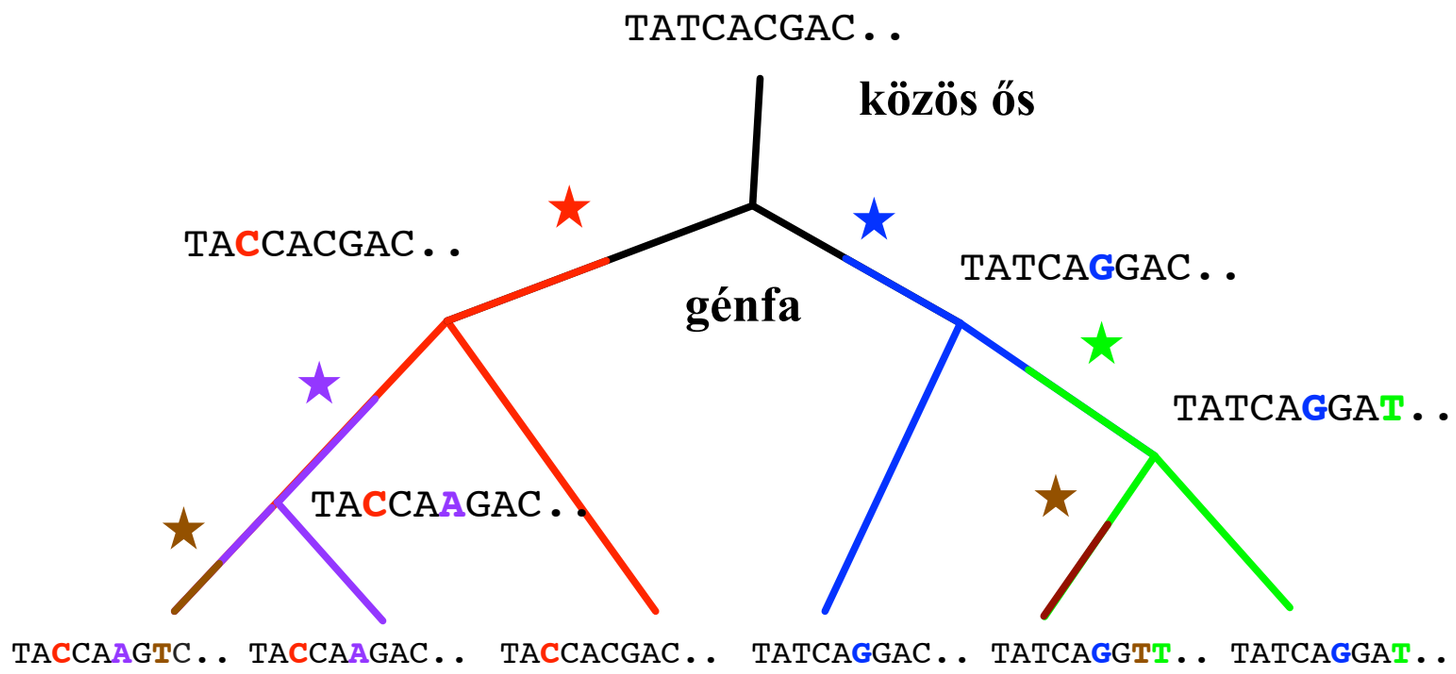
(emberi hemoglobin)

empirikus ***szubsztitúciós modellek***

TN92, TN93, F81, HKY85, GTR, TKF91, TKF92, WAG, BLOSUM, PAM, JTT92, LG08, REV, MTREV, GY94, MG95, NY98, M0, M1, . . . M13, CAT (és CAT újra), MKv, Dayhoff, JC69, K2P, K3P, ECM, DEC, BM, OU, EB, CATBP, GG98, TS98, G01, UCLN, UCG, RLC, ACLN, CIR, és WN

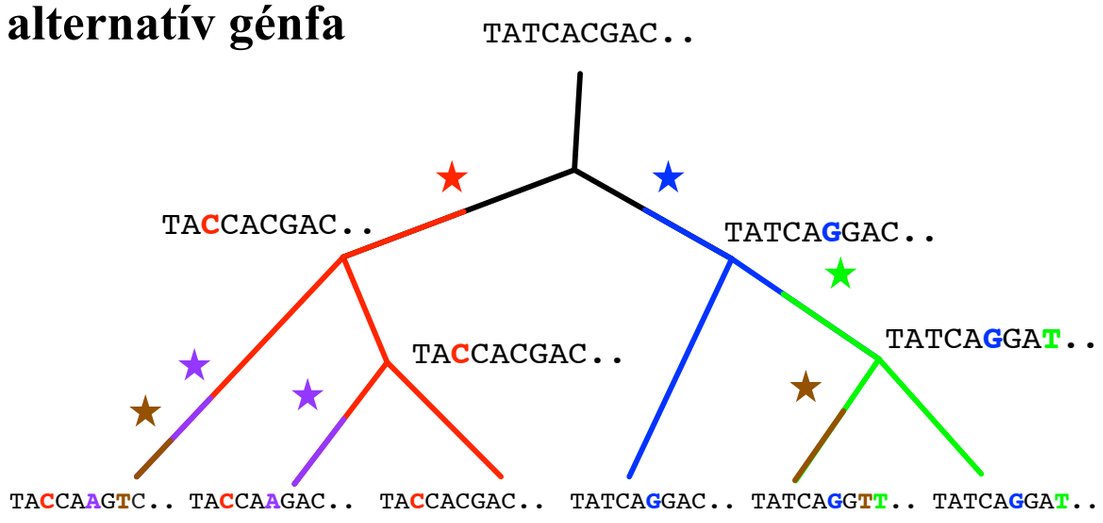
A rokon gének története rekonstruálható

Rokon gének alapján rekonstruálható a gének családfája, a *génfa.* A fa elágazásai ősi génreplikációk, gyökere a gének legutoljára létezett közös őse.



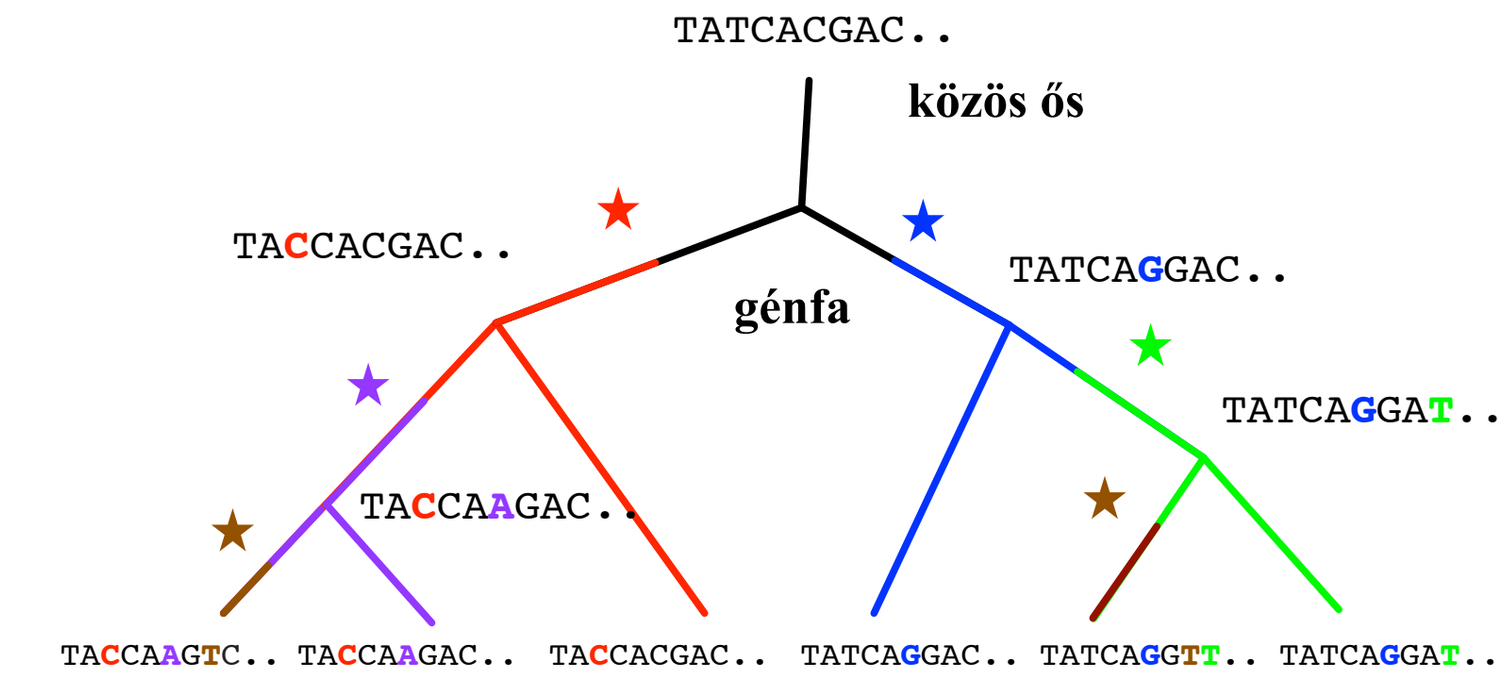
mai gének

alternatív génfa

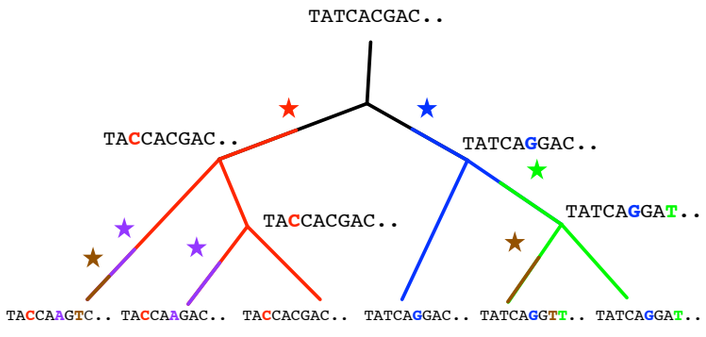


A rokon gének története rekonstruálható

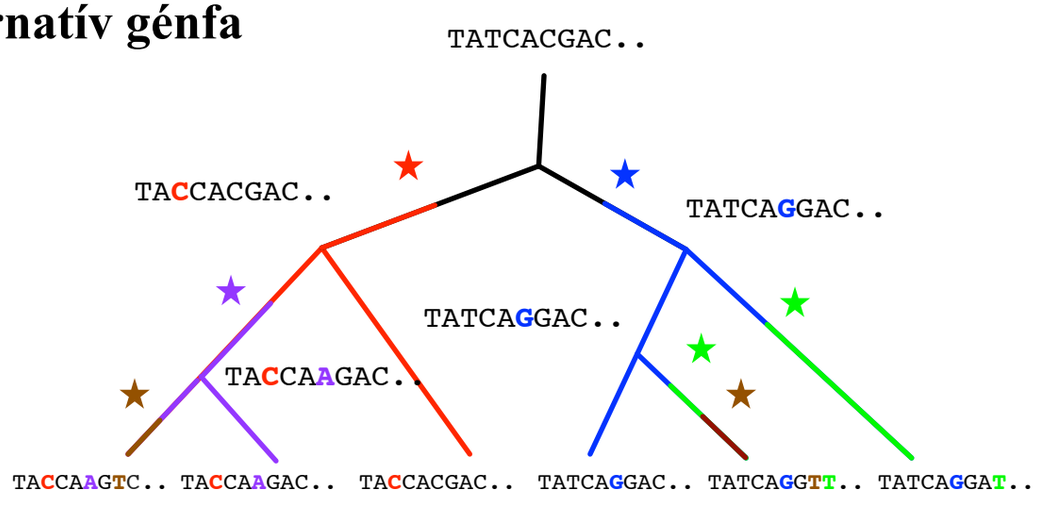
Rokon gének alapján rekonstruálható a gének családfája, a *génfa.* A fa elágazásai ősi génreplikációk, gyökere a gének legutoljára létezett közös őse.



mai gének



alternatív génfa



A rokon gének története rekonstruálható

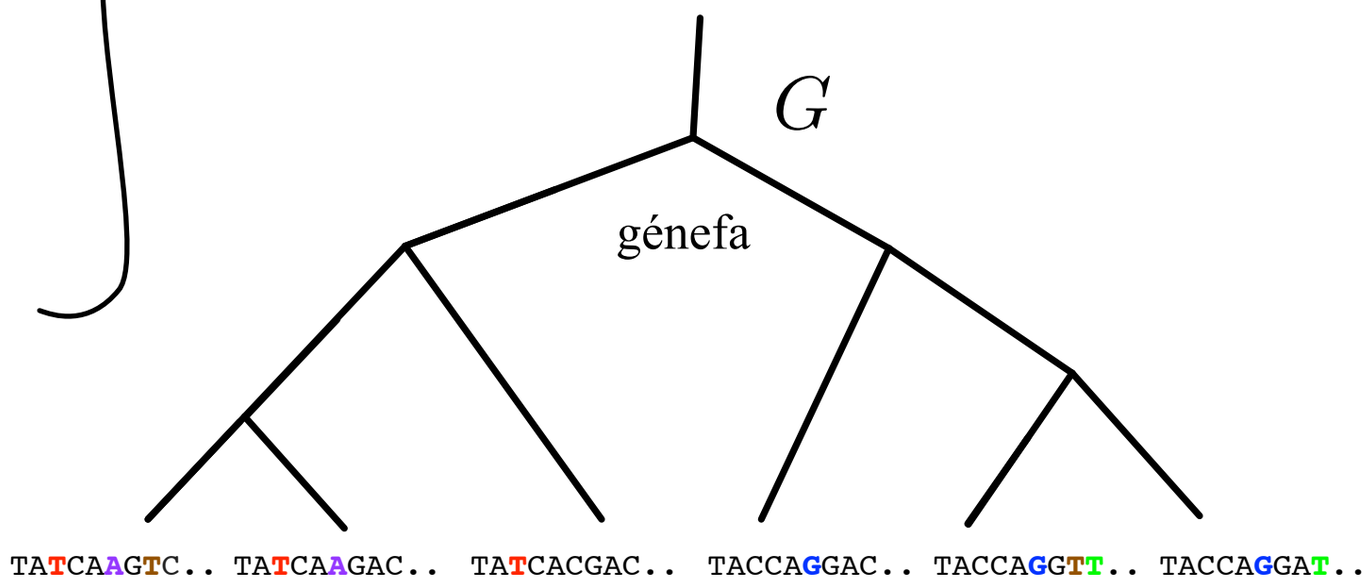
Rokon gének alapján rekonstruálható a gének családfája, a *génfa*. A fa elágazásai ősi génreplikációk, gyökere a gének legutoljára létezett közös őse.

A **megfigyelés** a ma megtalálható génszekvenciák:

```
TATCAAGTC..
TATCAAGAC..
TATCACGAC..
TACCAGGAC..
TACCAGGTT..
TACCAGGAT..
```

A **rekonstrukció** a maximum likelihood génfa:

$$p(\text{szekvenciák}|G)$$

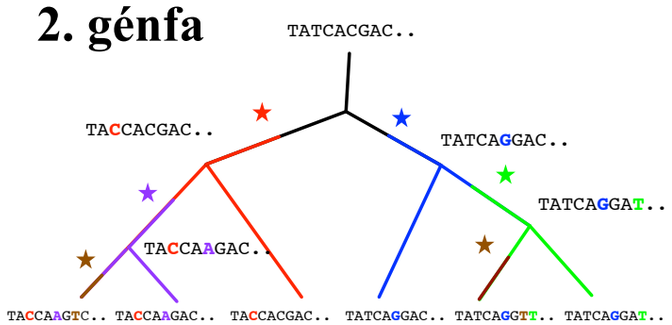


A **modell** egy sztochasztikus szekvenciaevolúció-modell:

1. szubsztitúciós modell

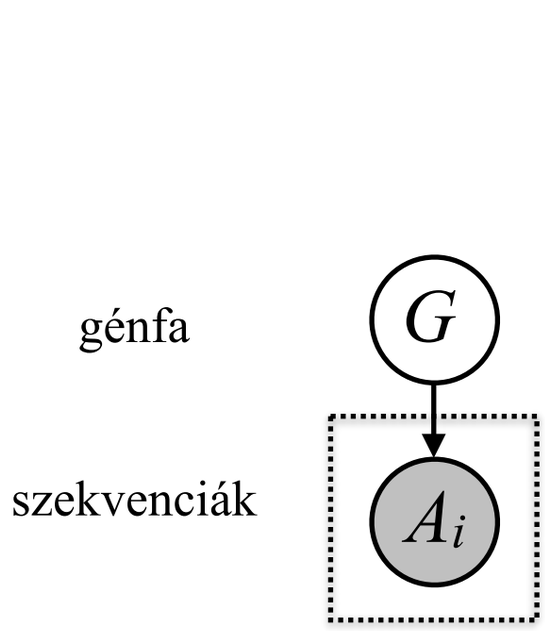
TN92, TN93, F81, HKY85, GTR, TKF91, TKF92, WAG, BLOSUM, PAM, JTT92, LG08, REV, MTREV, GY94, MG95, NY98, M0, M1, . . . M13, CAT (és CAT újra), MKv, Dayhoff, JC69, K2P, K3P, ECM, DEC, BM, OU, EB, CATBP, GG98, TS98, G01, UCLN, UCG, RLC, ACLN, CIR, és WN

2. génfa

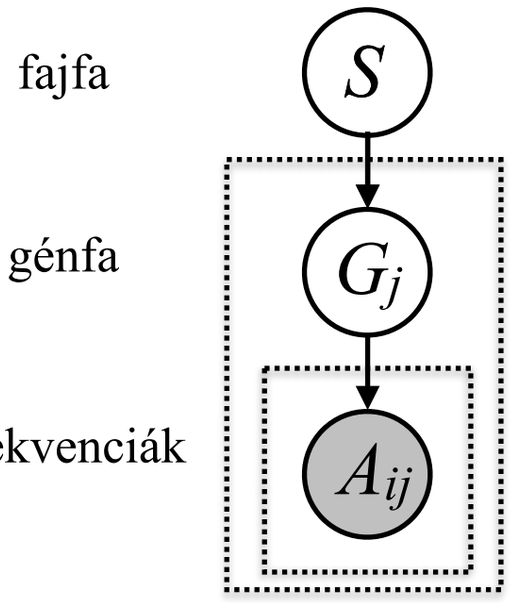


A molekuláris filogenetika szekvenciák alapján rekonstruál génfákat..

rekonstrukció
egyedi gének alapján



közös rekonstrukció



A rokon gének története rekonstruálható

Ahhoz, hogy a ***mai szekvenciák*** valószínűségét kiszámoljuk, összegeznünk kell az adott ***génfa mentén*** történő összes lehetséges ***szubsztitúciós történet*** felett.

A megfigyelt szekvenciák A valószínűsége adott G-re:

$$p(A|G)$$

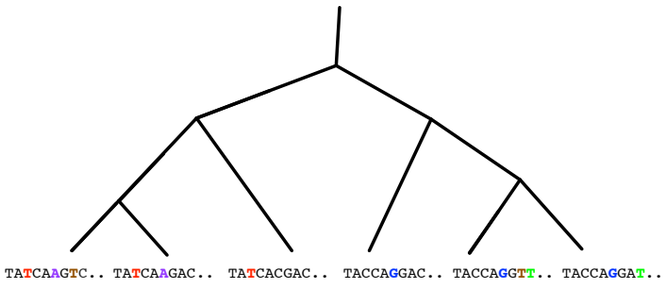
Felsenstein 1981

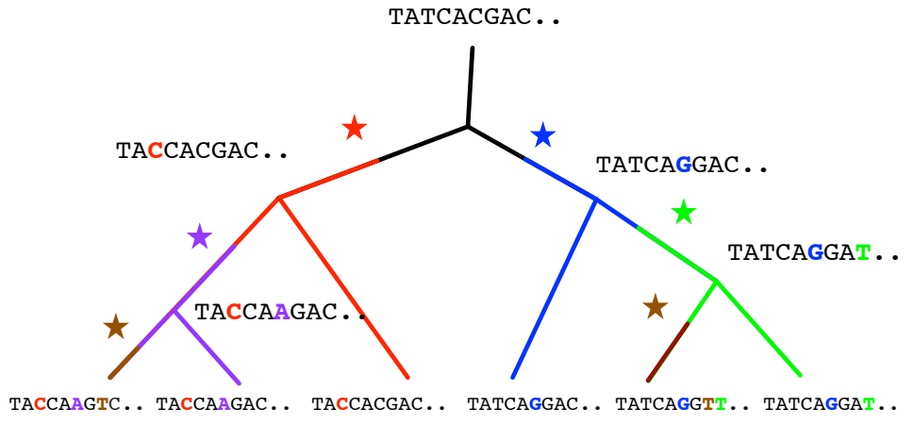
G

szubsztitúciós események

A

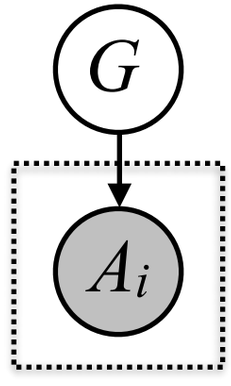
génfa





szekvenciák:

TATCAAGTC..
TATCAAGAC..
TATCACGAC..
TACCAGGAC..
TACCAGGTT..
TACCAGGAT..



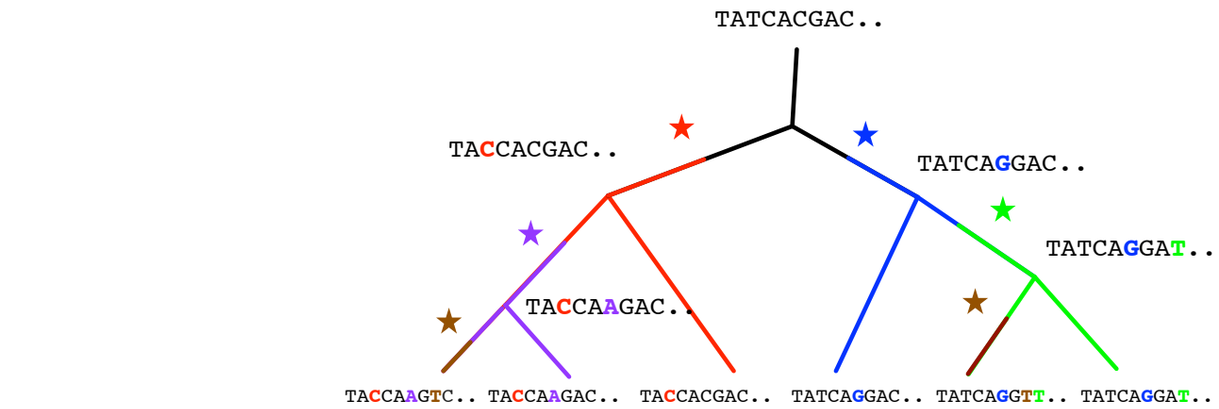
$i = 1 \ldots L$

Az egyes géntörténetek elmosódottak

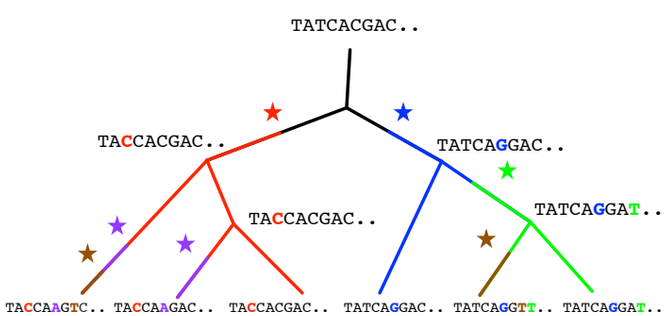
A rokon gének szekvenciája alapján jósolható génfák elmosódottak, a rekonstrukció során szinte mindig statisztikaliag nem, vagy csak alig megkülönböztethető lehetőségek közül kell választanunk.

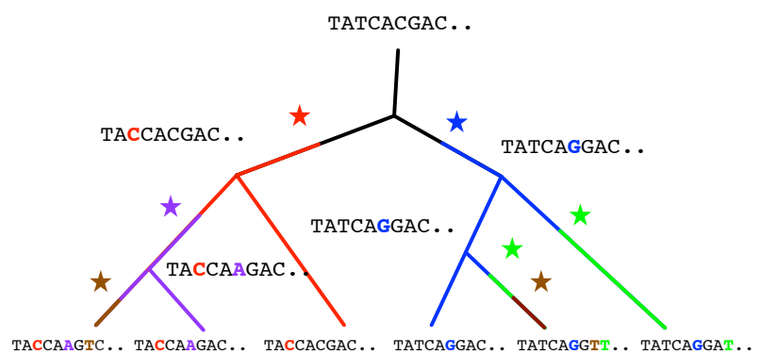
A maximum likelihood génfa

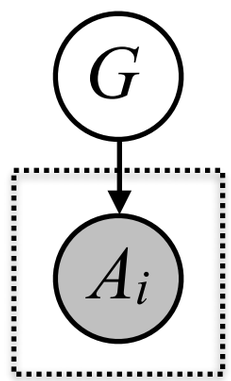
$$p(\text{szekvenciák}|G)$$



környezetében gyakran sok **statisztikailag hasonló génfa van:**

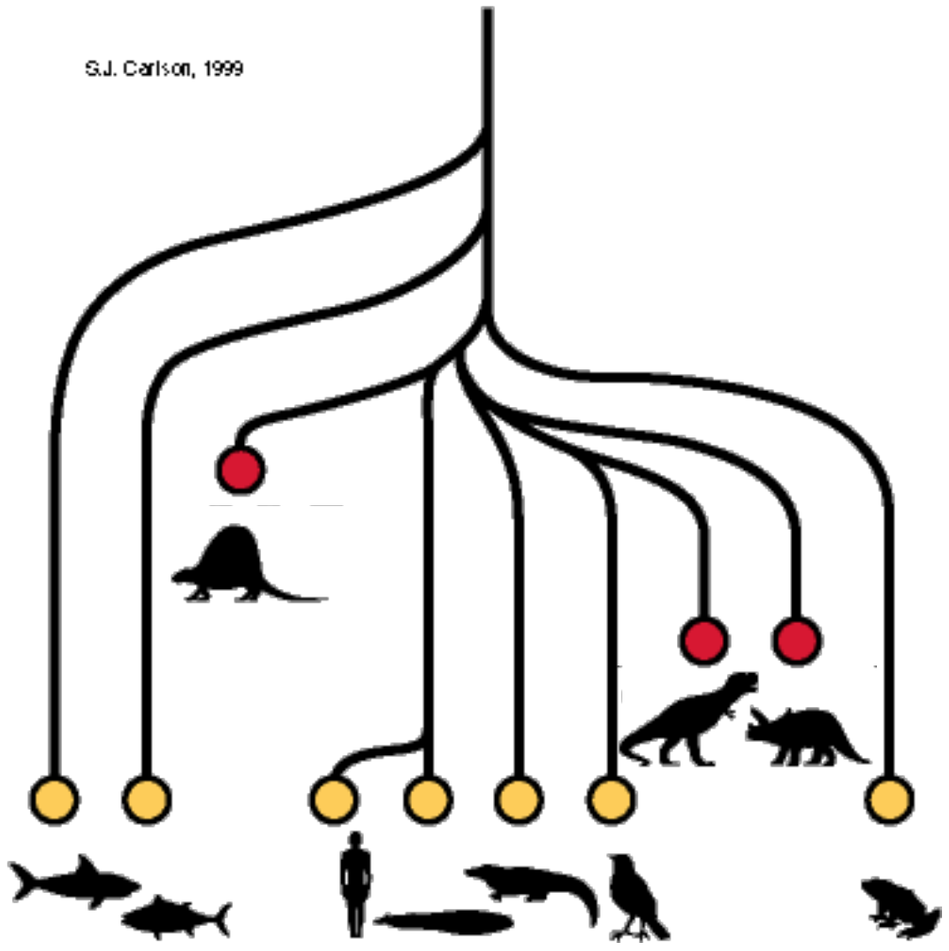






Ami igazán érdekes, az a fajfa..

A történet, amit rekonstruálni akarunk, nem az egyes DNS replikációs események története, hanem új fajok keletkezéséé és régieknek kihalásáé.

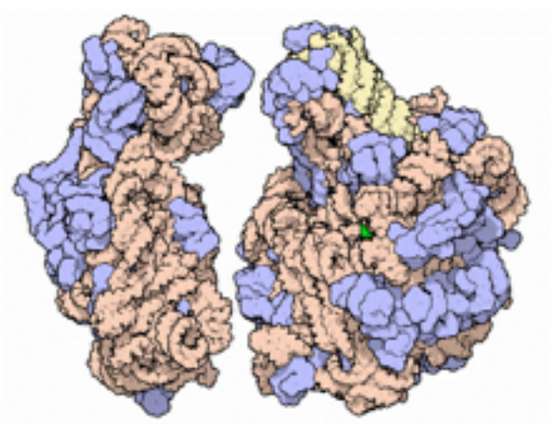


ma élő gerincesek

Kell egy különleges génfa..

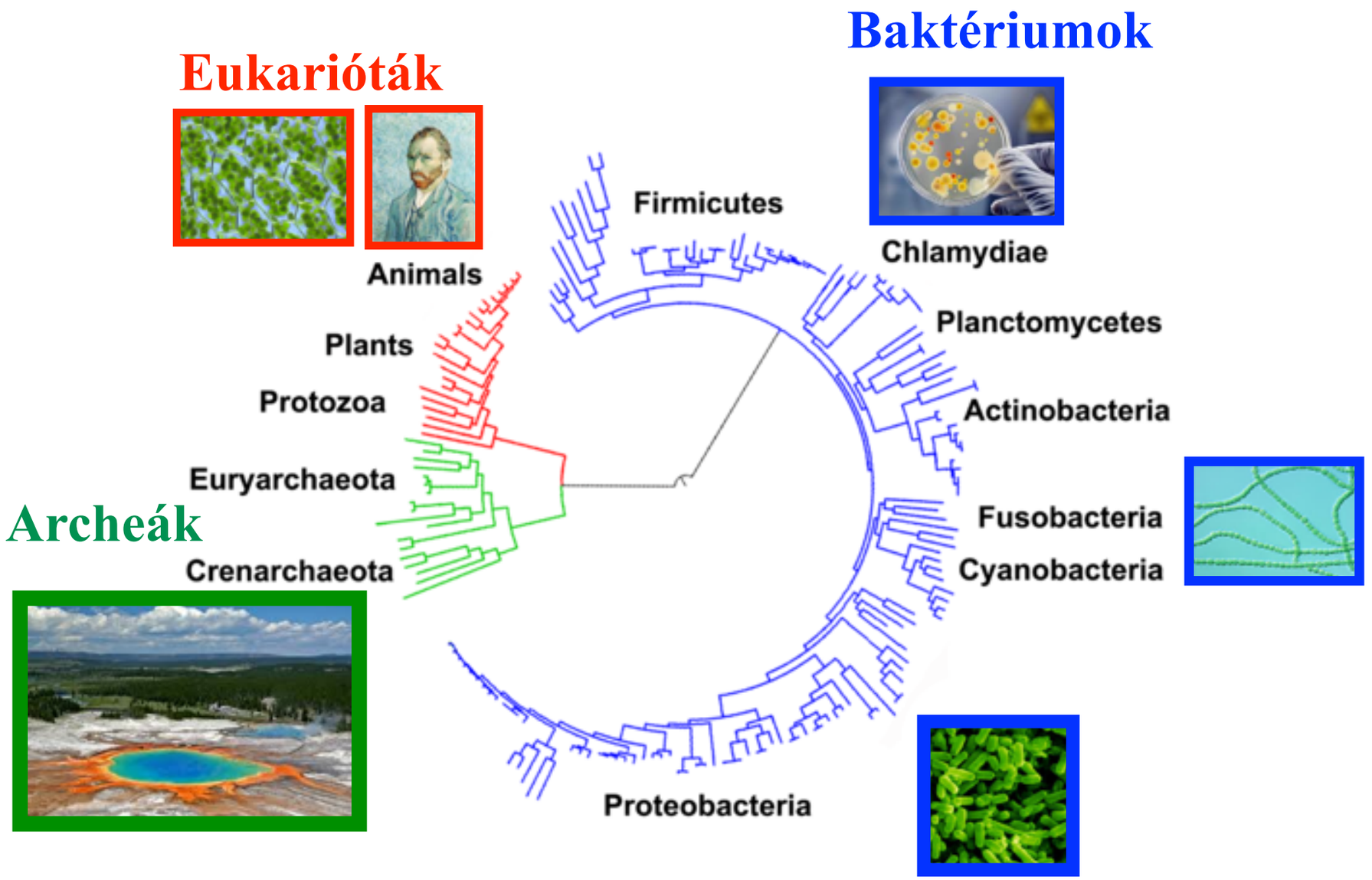
Egyedi gének óvatos kiválasztásával információt kaphatunk a fajfáról,
így derült fény az élet három nagy doménjére.

Minden faj genomjában
megtalálható gének:



egyetlen gén 16S rRNS

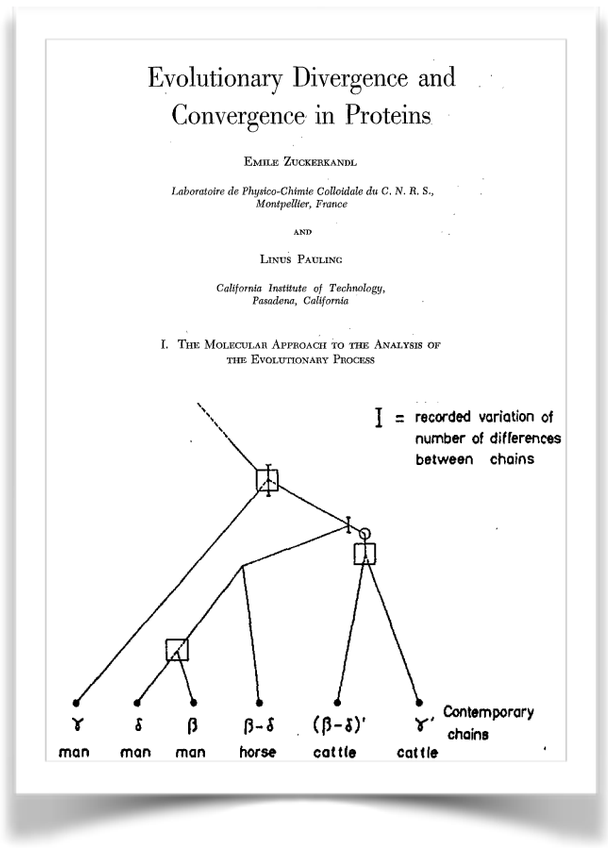
Carl Woese, 1977



A molekuláris evolúciókutatás aranykora?

Egy organizmus teljes genetikai szövegének a meghatározásának ára az exponenciálisnál gyorsabban csökkent.

Az első génfa



Evolutionary Divergence and Convergence in Proteins

Emile Zuckerkandl

Laboratoire de Physico-Chimie Colloïdale du C. N. R. S., Montpellier, France

and

Linus Pauling

California Institute of Technology, Pasadena, California

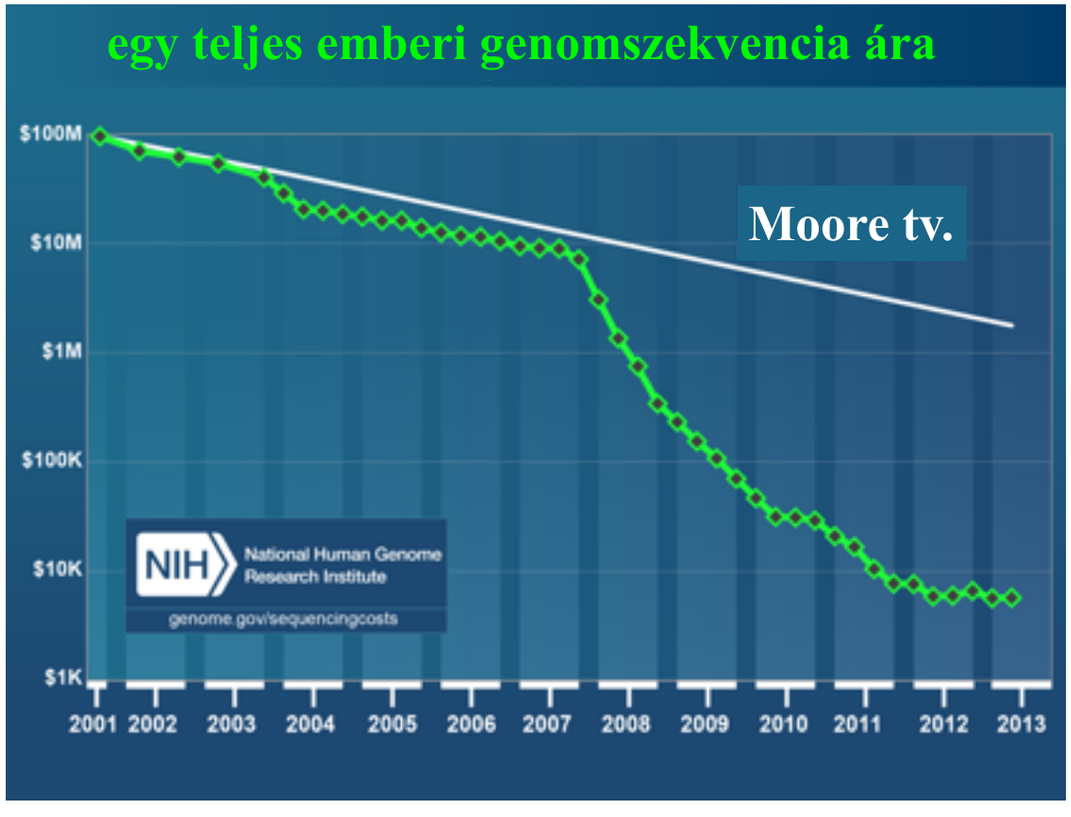
I. The Molecular Approach to the Analysis of the Evolutionary Process

I = recorded variation of number of differences between chains

γ man, δ man, β man, β–δ horse, (β–δ)′ cattle, γ′ cattle — Contemporary chains

Zukerkandl & Pauling 1965

Hemoglobin oldalláncok, 148 aminosav



hemoglobin

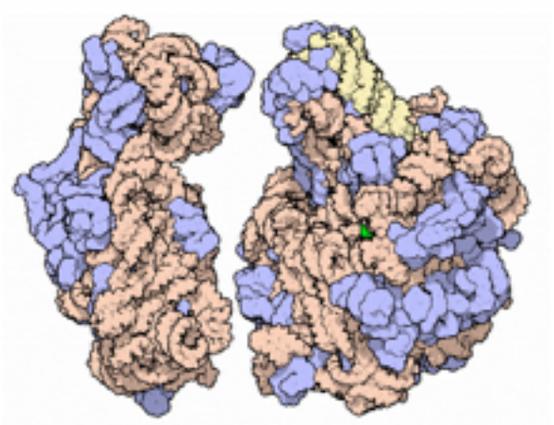
Az emberi genom 6×10^9 bázispár, kb. 2 méter.

E.coli baktérium 4.6×10^6 bázispár, kb. 1.5 milliméter.

Az 1% történelme

Egyedi gének óvatos kiválasztásával információt kaphatunk a fajfáról,
így derült fény az élet három nagy doménjére.

Minden faj genomjában
megtalálható gének:



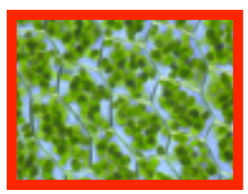
egyetlen gén 16S rRNS

Carl Woese, 1977

maximum pár tucat gén

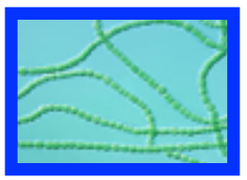
Ciccarelli, 2006

Eukarióták



Baktériumok

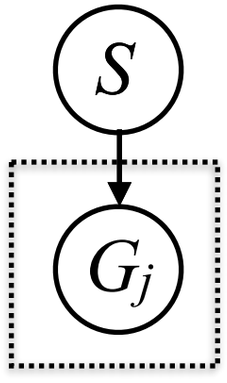
Archeák



(a gének 1%-ának története)

.. de a génfák a fajfa mentén keletkeznek

Az egyedi gén családok 99%-nak a története komplikált, de közös fajfa mentén zajlanak. Az egyedi történeteket összesítve pontosabb fajfát és pontosabb génfákat rekonstruálhatunk.

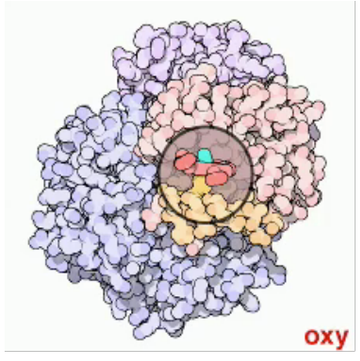


Daubin & Boussau 2011

A gének 99%-ának története komplikált

Minden gén története egyedi evolúciós események sorozata, rokon gének családjában gyakran változik a gének példányszáma és módosul a gén funkciója.

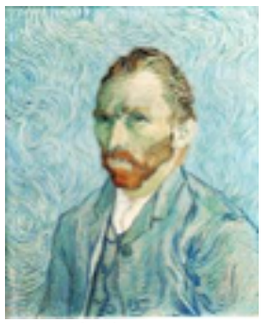
A felnőtt emberi hemoglobin



molekuláris gép

$2\alpha + 2\beta$ **láncból áll.**

Ember



felnőtt

$+2\beta$ (97%)

$+2\delta$ (3%)

magzat

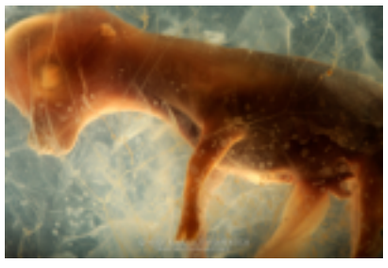
$2\alpha+$

$+2\gamma$

Tehén

felnőtt

$+2\{\beta\delta\}$



magzat

$+2\gamma$

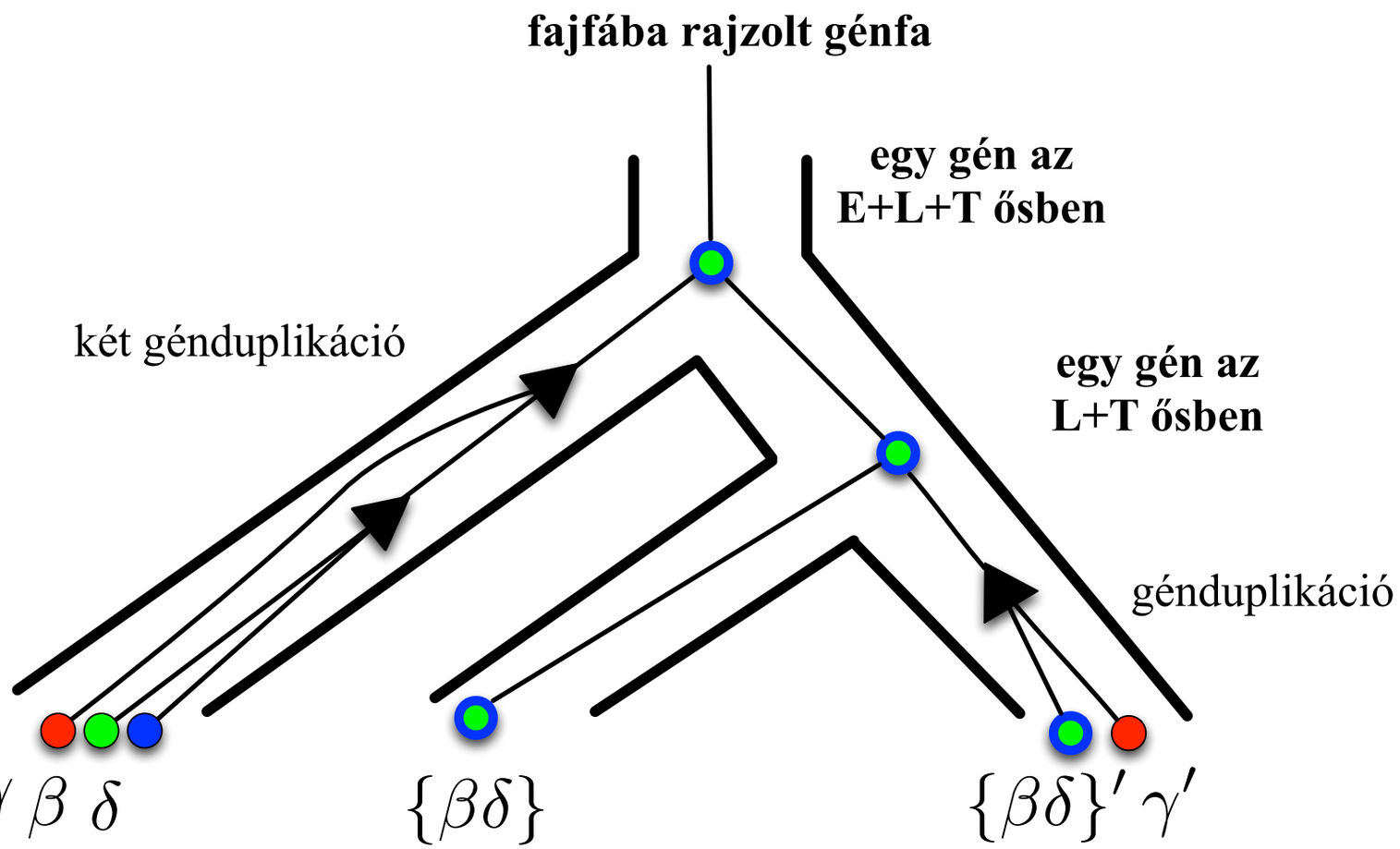
Ló

felnőtt és magzat

$+2\{\beta\delta\}$

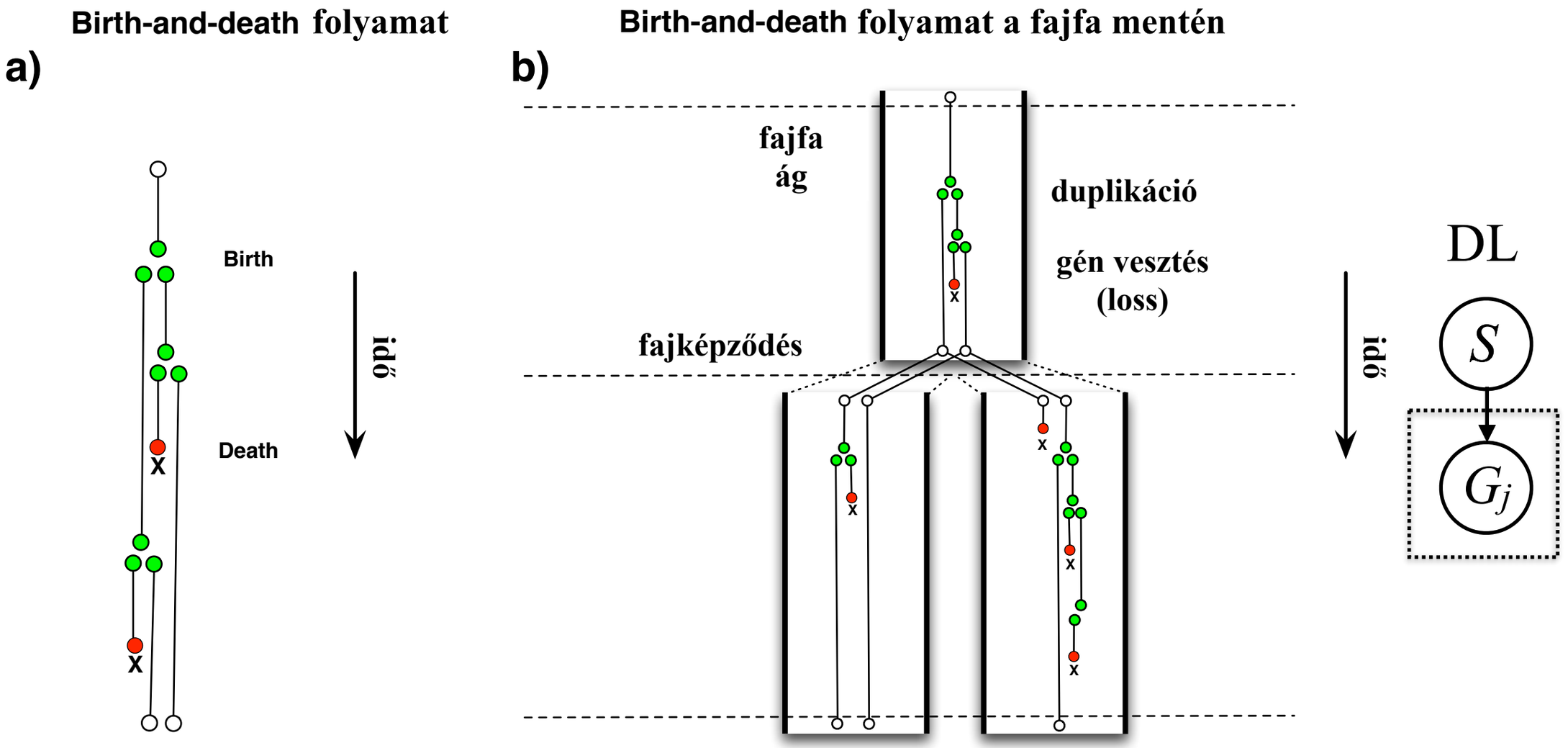
A gének 99%-ának története komplikált

Minden gén története egyedi evolúciós események sorozata, rokon gének családjában gyakran változik a gének példányszáma és módosul a gén funkciója.



.. de a génfák a fajfa mentén keletkeznek

Ahhoz, hogy kiszámoljuk a ***génfa*** valószínűségét, ***összegeznünk*** kell az ***összes lehetséges berajzolásán a génfának a fajfába.***



.. de a génfák a fajfa mentén keletkeznek

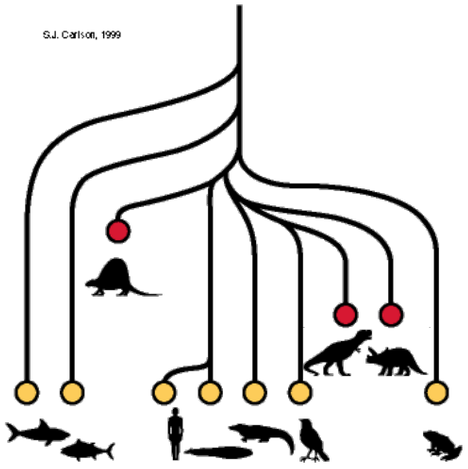
Ahhoz, hogy kiszámoljuk a ***génfa*** valószínűségét, ***összegeznünk*** kell az ***összes lehetséges berajzolásán a génfának a fajfába.***

A megfigyelt génfa *G* valószínűsége adott *S-re*:

$$p(G|S)$$

Arvestad et al. (2003) stb.

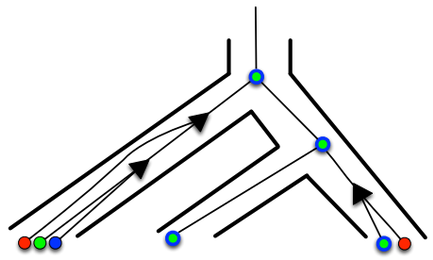
fajfa

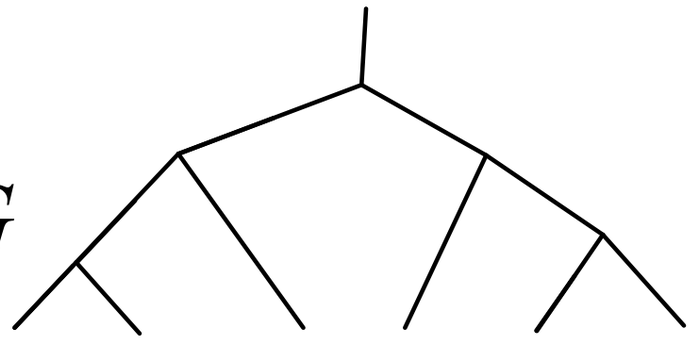


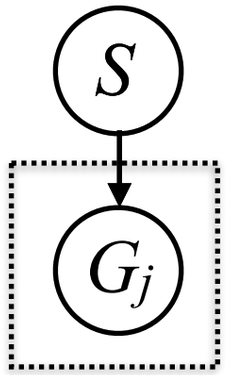
génfa

DL

gének születése és halála
pl. duplikáció és gén vesztés

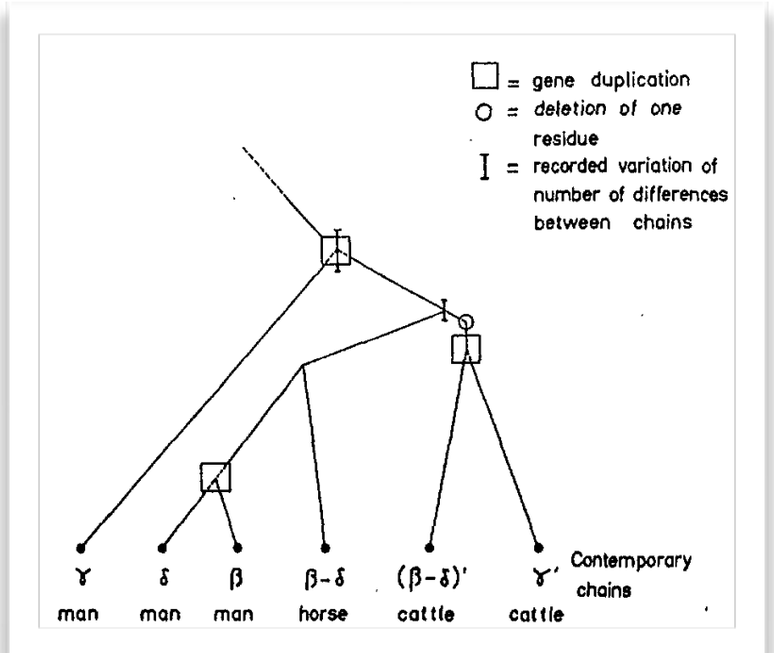






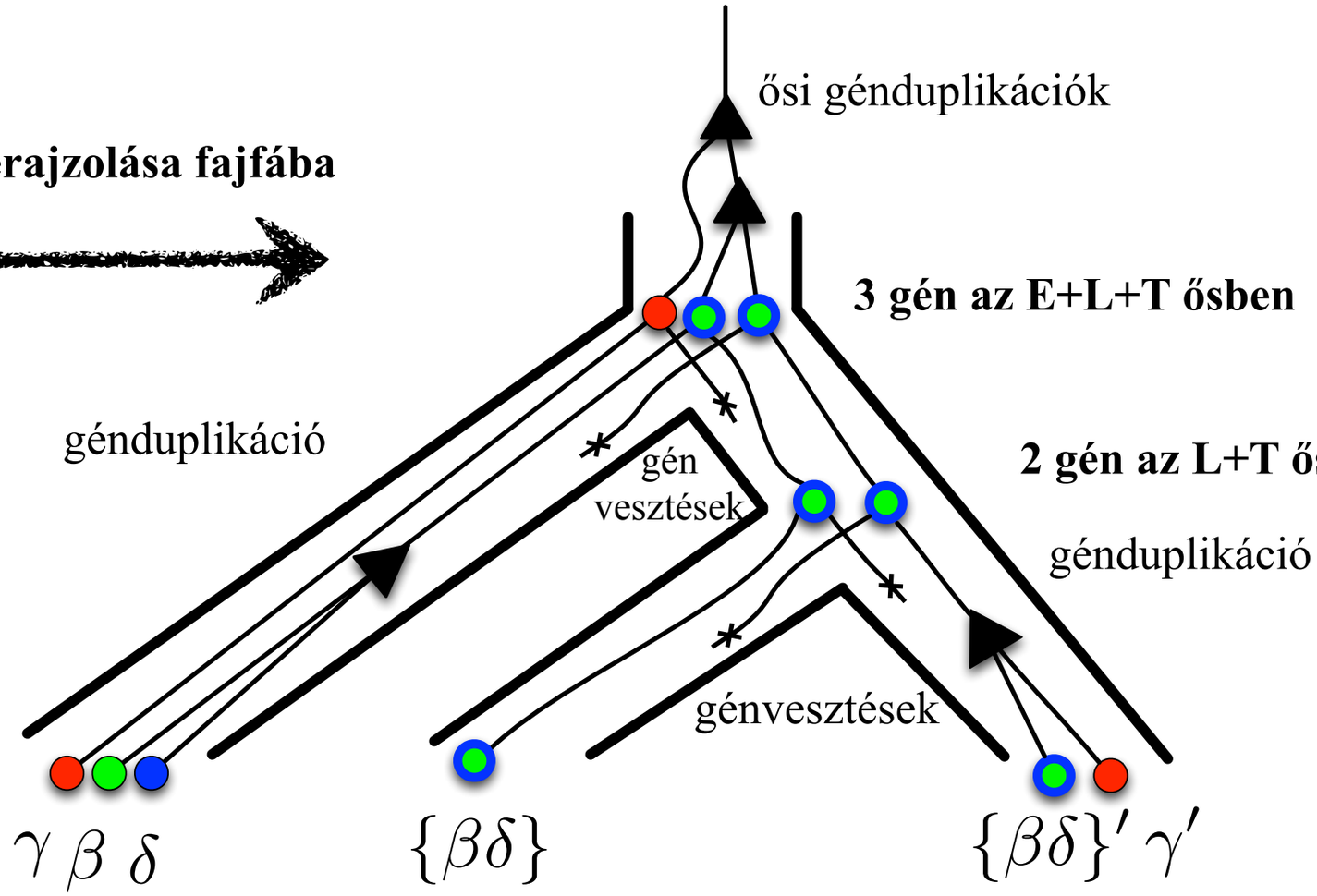
Az egyes géntörténetek elmosódottak

A rokon gének szekvenciája alapján önállóan jósolható génfák elmosódottak, gyakran hibásak, a génfákban lévő hibák erősen befolyásolhatják a rekonstruált evolúciós történetet.



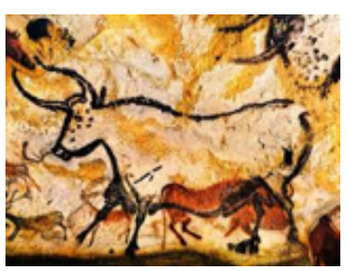
Zukerkandl & Pauling 1965

génfa berajzolása fajfába



Ember

Ló



Tehén

fajok

A fajfa és génfák közösen rekonstruálhatóak

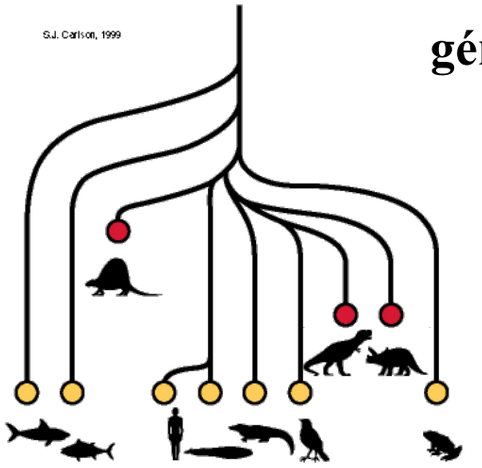
A rokon gének szekvenciája alapján önállóan jósolható génfák elmosódottak, gyakran hibásak, a génfákban lévő hibák erősen befolyásolhatják a rekonstruált evolúciós történetet.

Hierarchikus generatív modell:

$p(G|S)$ $p(A|G)$

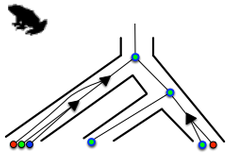
faj fa génfák szekvenciák

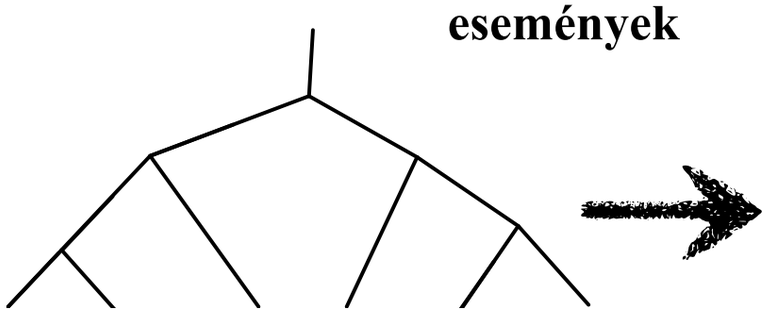
DL



S

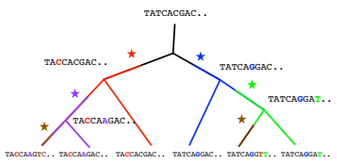
gének születése és halála





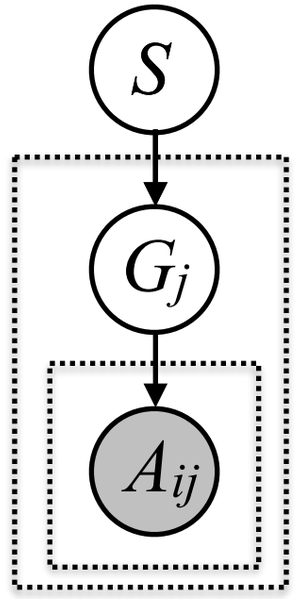
G

szubsztitúciós események



A

TATCAAGTC..
TATCAAGAC..
TATCACGAC..
TACCAGGAC..
TACCAGGTT..
TACCAGGAT..



A fajfa és génfák közösen rekonstruálhatóak

A rokon gének szekvenciája alapján önállóan jósolható génfák elmosódottak, gyakran hibásak, a génfákban lévő hibák erősen befolyásolhatják a rekonstruált evolúciós történetet.

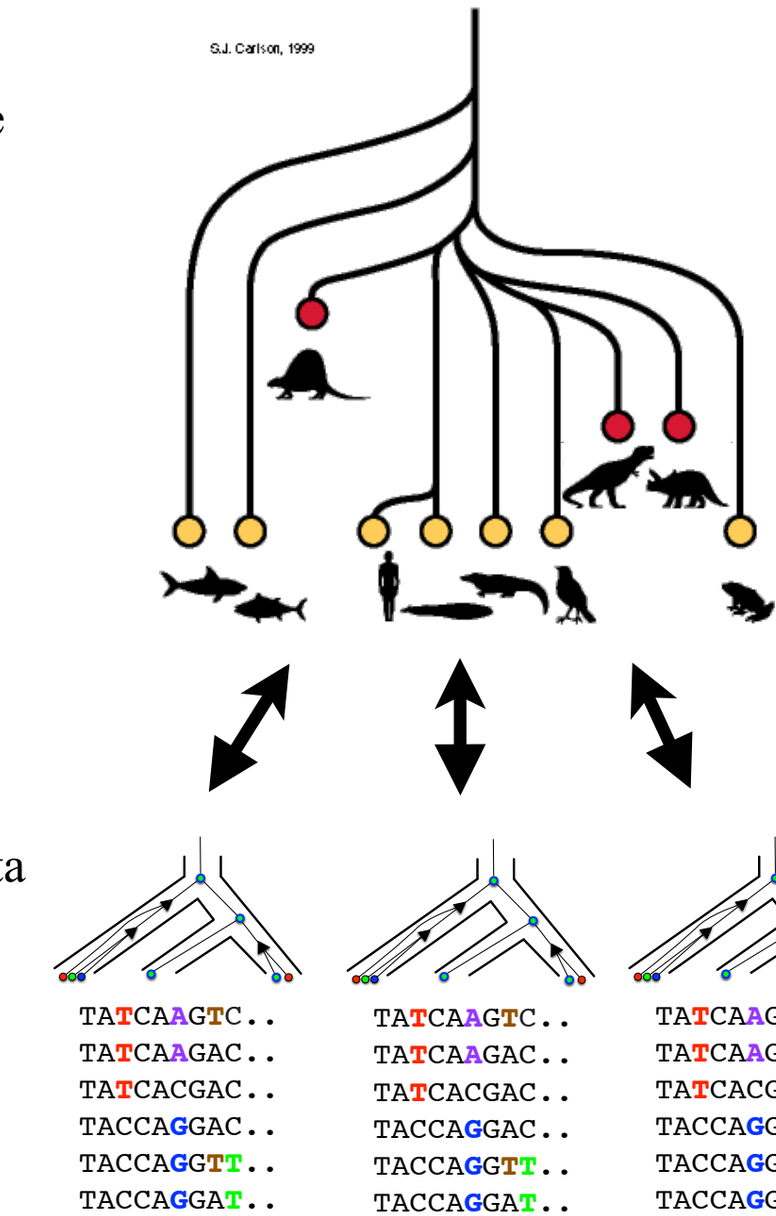
párhuzamos számítási eljárás
a *maximum a posteriori* fajfa keresésére

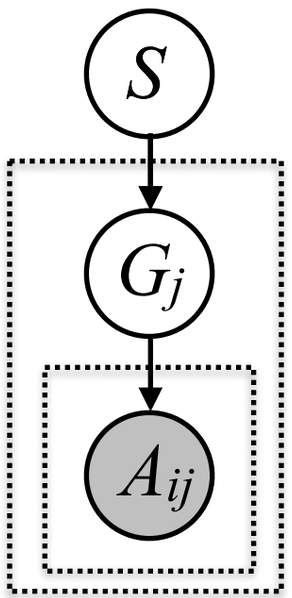
szerver:
egy közös fajfa optimalizálása
$\mathcal{L}(\{G_j\}, S, \text{rates}|\{A_{ij}\})$:

$$\prod_j$$

kliensek:
génfák optimalizálása
szekvencia- és génfa-valószínűségek szorzata

$$\prod_i p(A_{ij}|G_j) \times \; p(G_j|S, \text{rates})$$

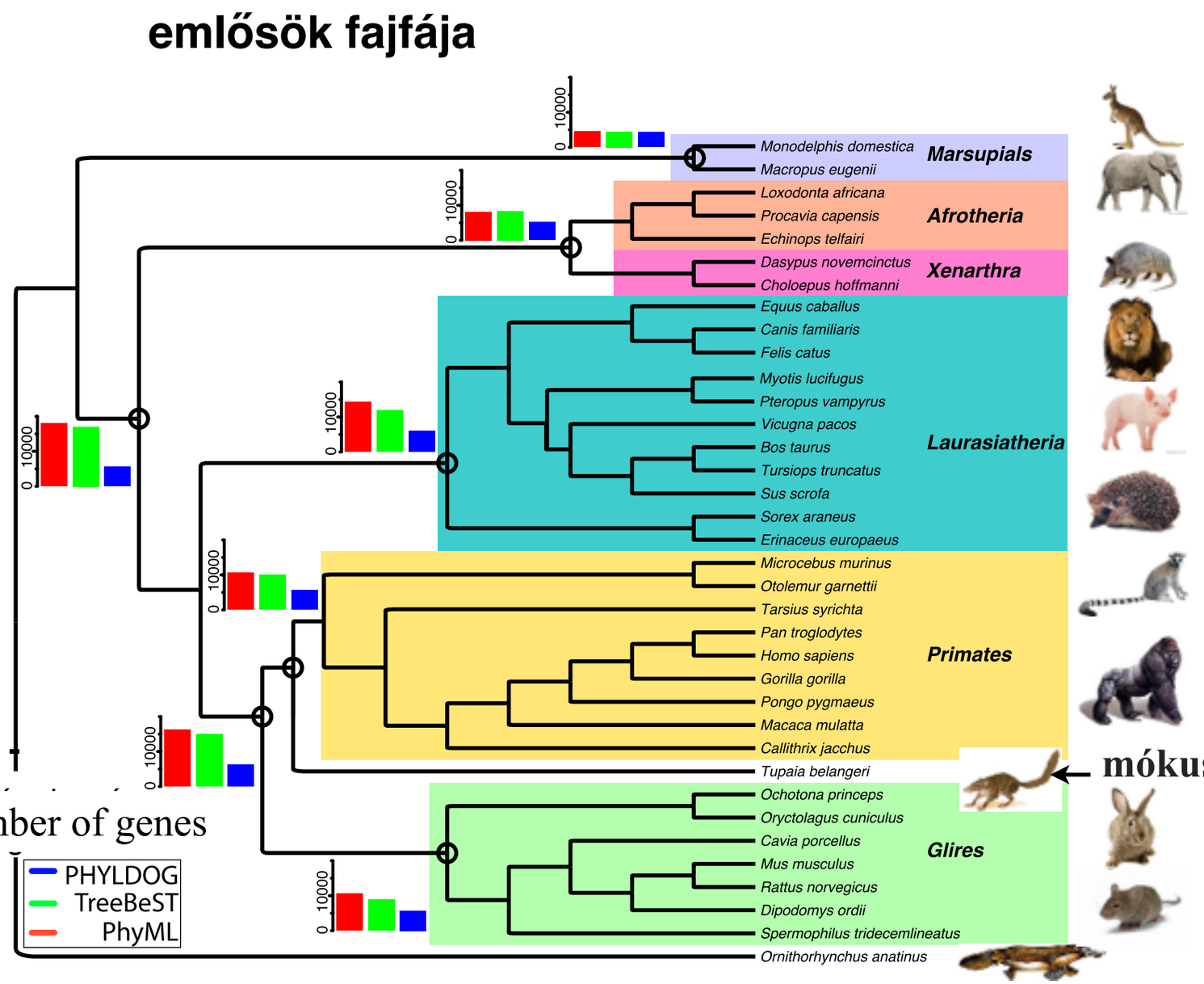




Boussau, **Szöllősi**, Duret, Gouy, Tannier & Daubin *Genome Res.* (2013)
Genome-scale coestimation of species and gene trees

Az emlősök fajfája

6966 gén családot használva 36 emlős genomból, **rekonstruáltuk közösen** 160 milló év evolúcióját lefedő fajfát és az a mentén futó génfákat.

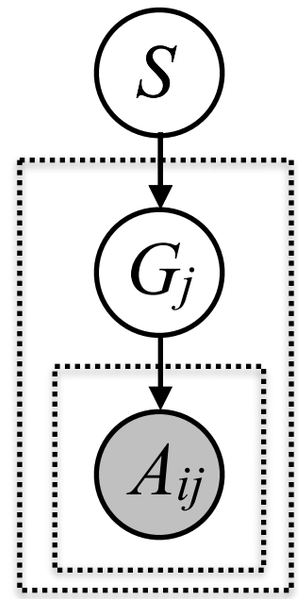


PHYLDOG

Bastien Boussau

MAP

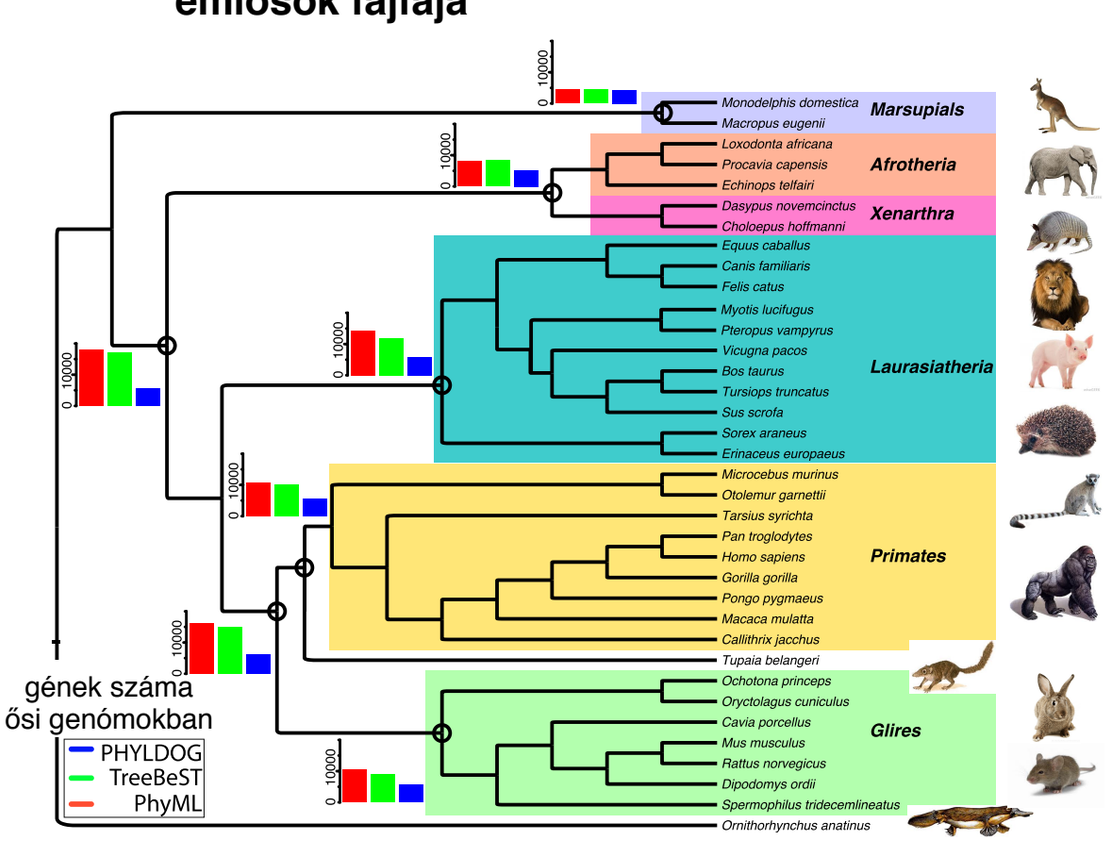
DL



Boussau, **Szöllősi**, Duret, Gouy, Tannier & Daubin *Genome Res.* (2013)
Genome-scale coestimation of species and gene trees

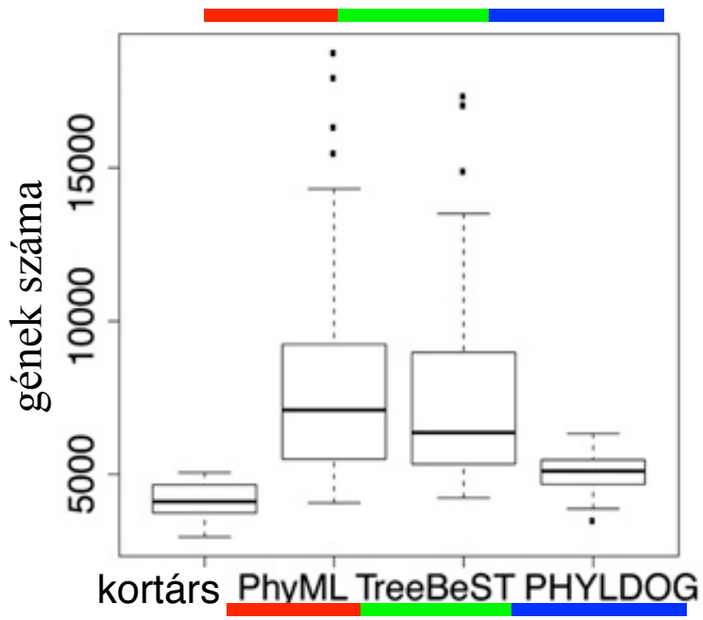
Az emlősök fajfája

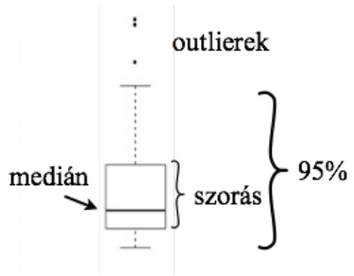
6966 gén családot használva 36 emlős genomból, **rekonstruáltuk közösen** 160 milló év evolúcióját lefedő fajfát és az a mentén futó génfákat.

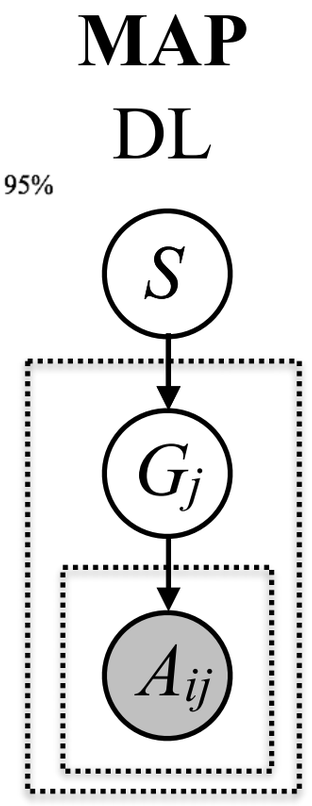


Bastien Boussau

A közös optimalizáció valószerűbb ősi genomméreteket eredményez.







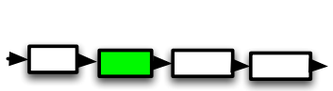
Boussau, **Szöllősi**, Duret, Gouy, Tannier & Daubin *Genome Res.* (2013)
Genome-scale coestimation of species and gene trees

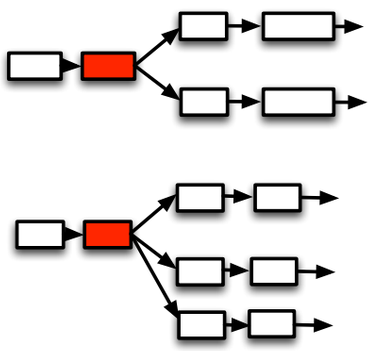
Az emlősök fajfája

6966 gén családot használva 36 emlős genomból, **rekonstruáltuk közösen** 160 milló év evolúcióját lefedő fajfát és az a mentén futó génfákat.

Rekonstruálható az ősi génsorrend is..

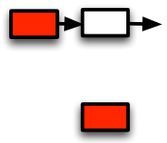
helyes génfa	**génfahibák**
két szomszéd	három vagy több szomszéd





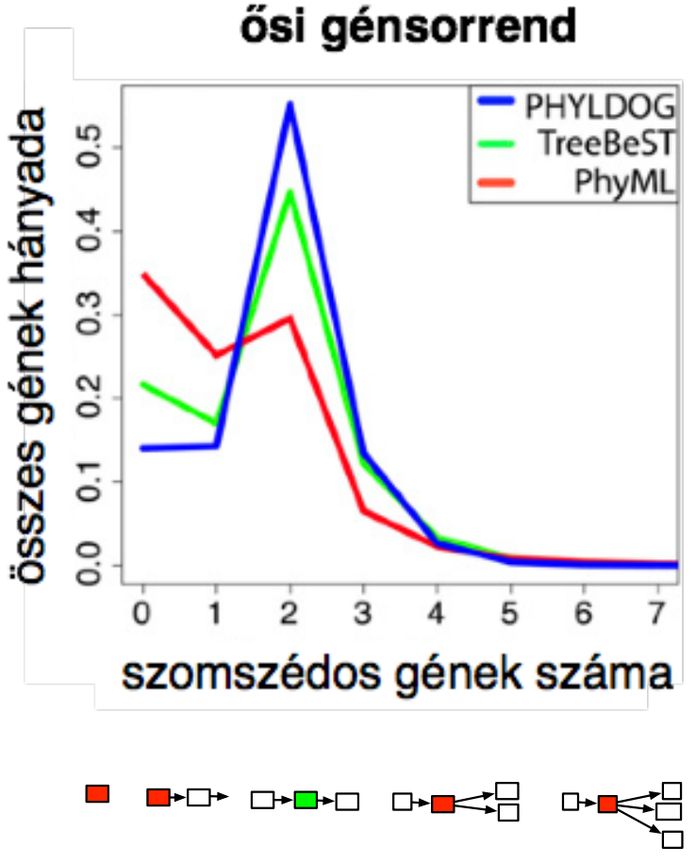
..

egy vagy nulla szomszéd



Eric Tannier

A közös optimalizáció valószerűbb ősi génsorrendet eredményez.

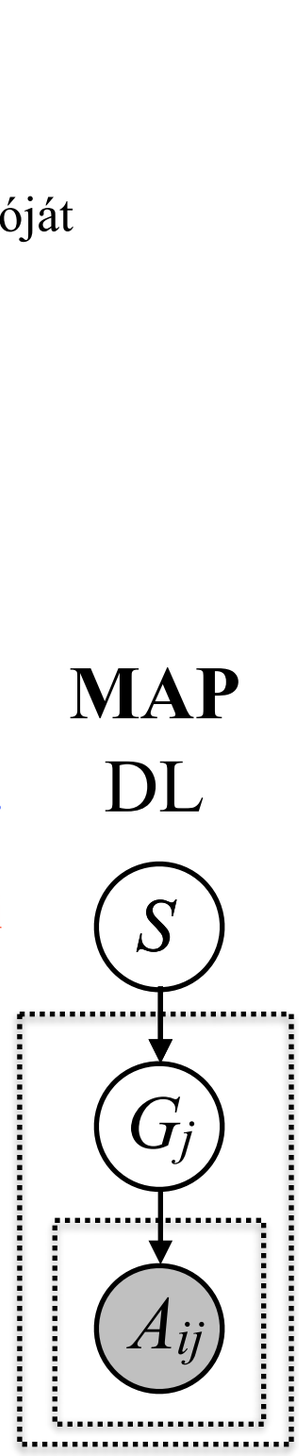


közös rekon.

egyedi gének

MAP

DL

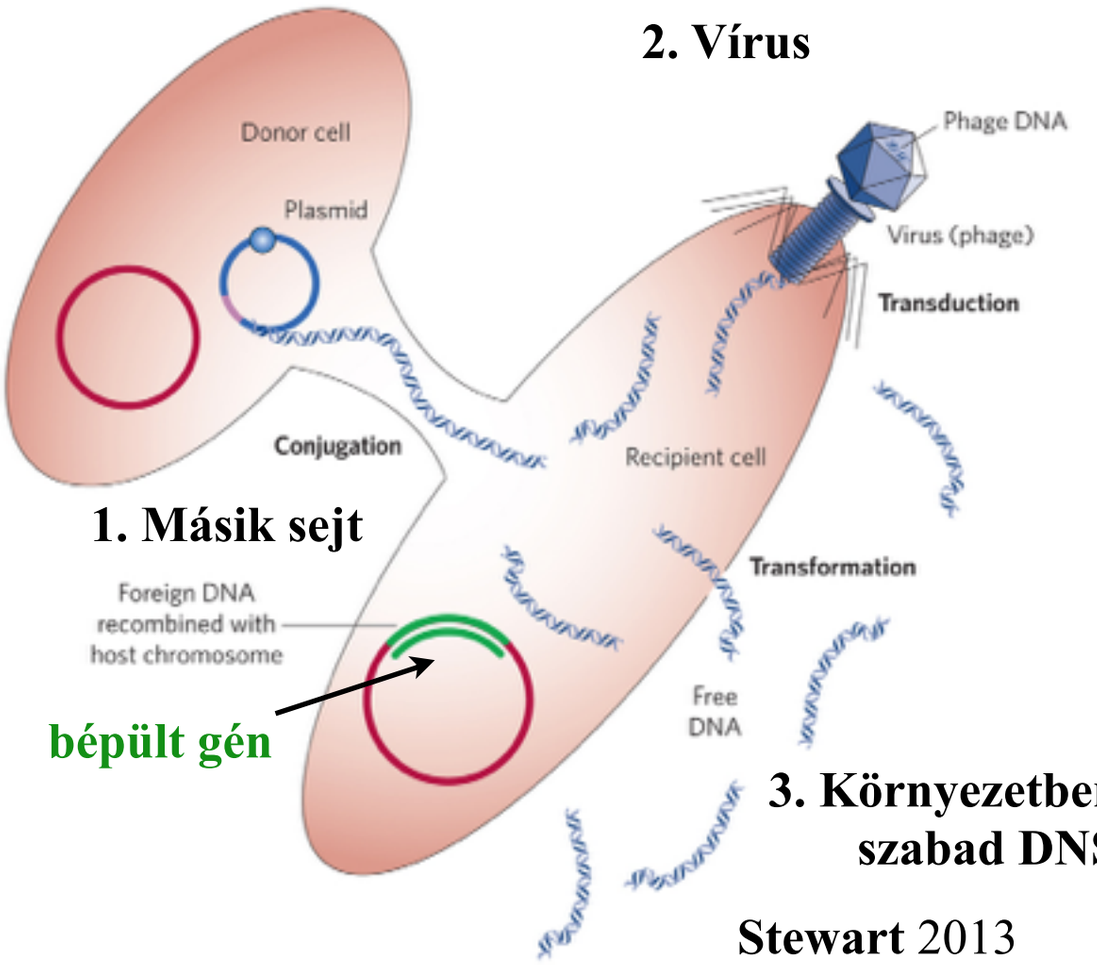


Boussau, **Szöllősi**, Duret, Gouy, Tannier & Daubin *Genome Res.* (2013)
Genome-scale coestimation of species and gene trees
Bérard, Gallien, Boussau, **Szöllősi**, Daubin, Tannier *Bioinformatics* (2013)
Evolution of gene neighborhoods within reconciled phylogenies

Horizontális géntranszfer

A génfák nem mindig követik a fajfát. Egysejtű organizmusoknál gyakori jelenség, hogy kívülről a sejtbe került gének a genomba beépülnek és tovább öröklődnek.

Transzfermechanizmusok



1. Másik sejt

2. Vírus

3. Környezetben lévő szabad DNS

bépült gén

Stewart 2013

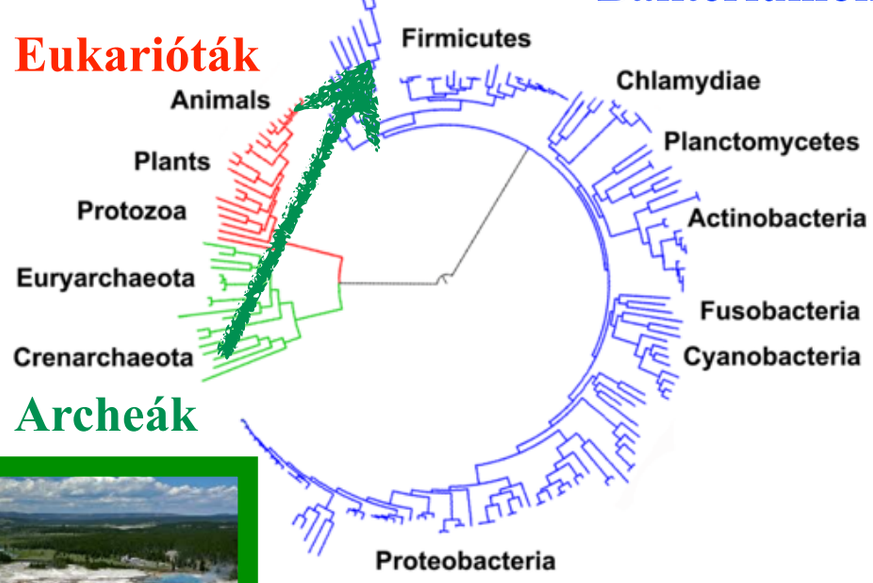
Transzfer példák

antibiotikum rezisztencia

magas hőmérsékleten működő enzimek

Baktériumok

Eukarióták



Horizontális géntranszfer állatokban

Egysejtűek között gyakori a géntranszfer, de többsejtű élőlényeknél, köztük az állatok közt is ismertek példák.

Karotinok

növények és planktonok *baktériumok és archeák*

termelik

flamingók színe *emberi szem sárgafoltja*

megeszik

de!

borsón élő levéltetvek egy faja is termeli!

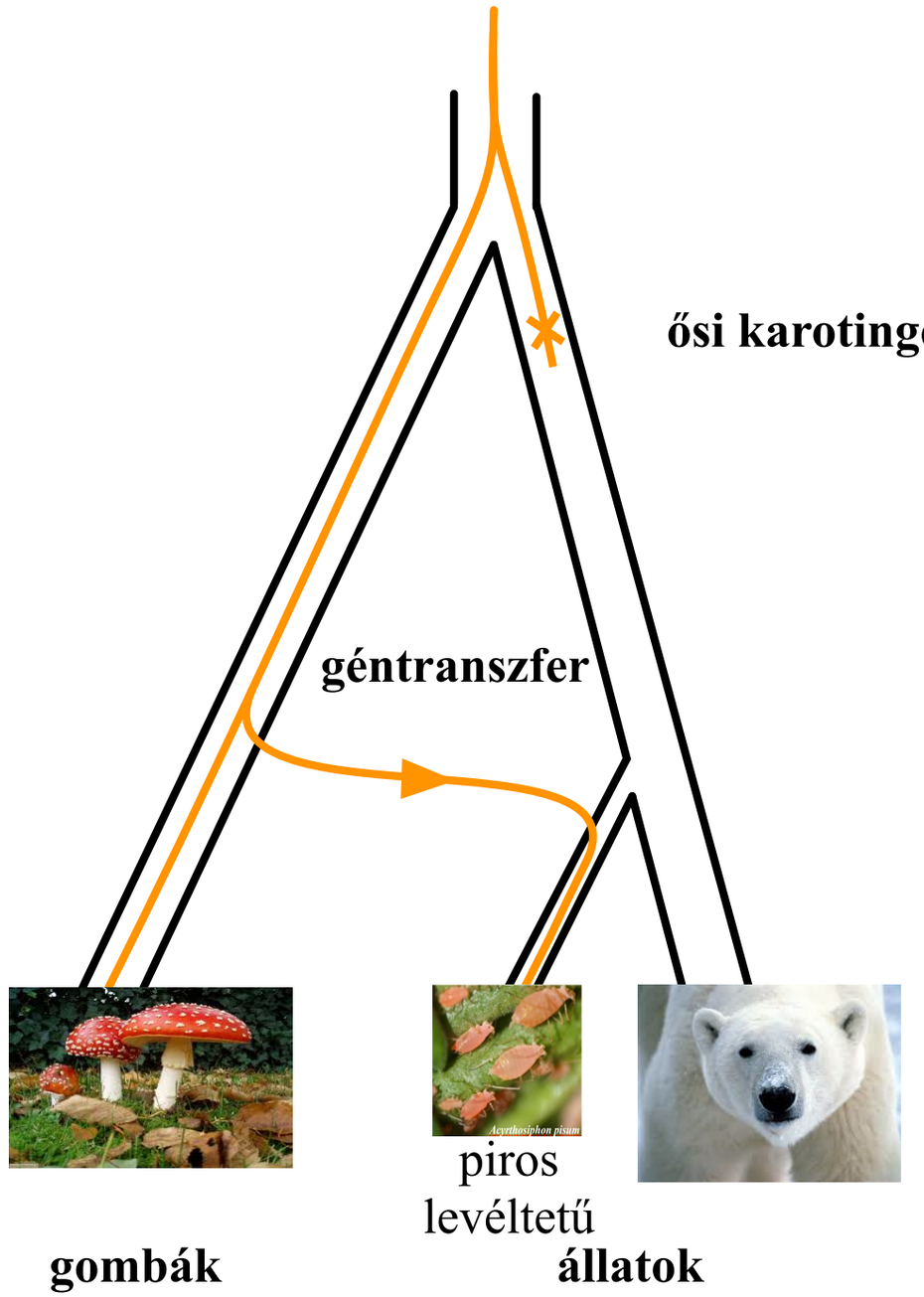
Moran & Jarvik 2010

Horizontális géntranszfer állatokban

Egysejtűek között gyakori a géntranszfer, de többsejtű élőlényeknél, köztük az állatok közt is ismertek példák.

borsón élő levéltetű

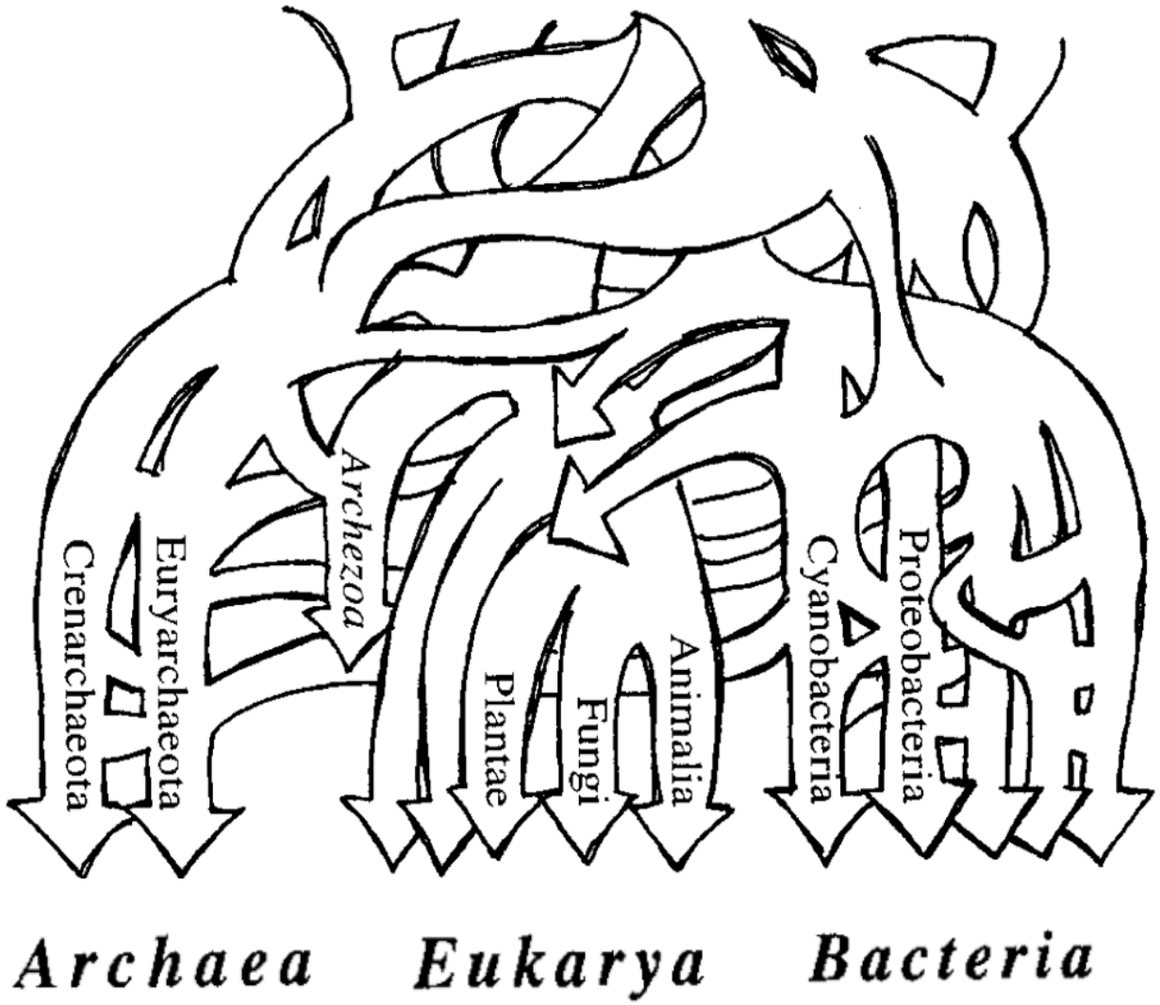
Moran & Jarvik 2010



A horizontális géntranszfer mint zaj

A géntranszfer ellentmondásos géntörténeteket produkál, a karotingének családjában a levéltetű-gén közeli rokona a gombáénak. A transzfer gyakoriságának fényében felmerült, hogy túl sok a zaj a fajfa rekonstrukciójához.

Az élet eredete

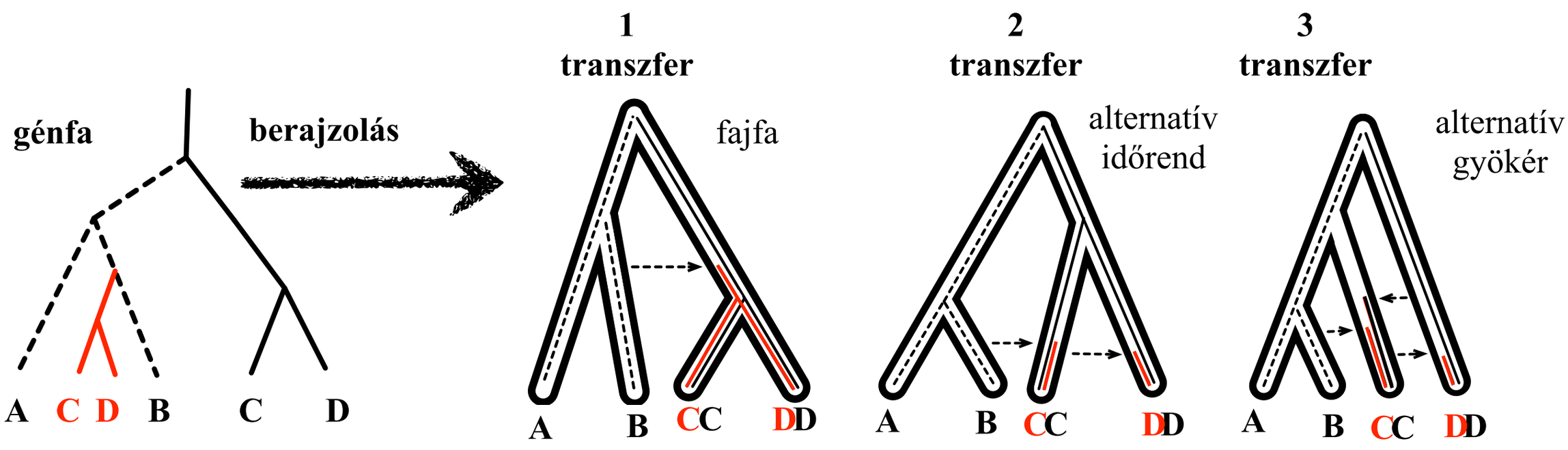


Doolittle 1999

A horizontális géntranszfer mint információ

A génfák topológiájában kódolt transzferek "*molekuláris fosszíliák*", amelyek a fajfa időrendjét rögzítik.

Ez az információ egy transzfereket tartalmazó $p(G_i|S)$ modell segítségével tárható fel.

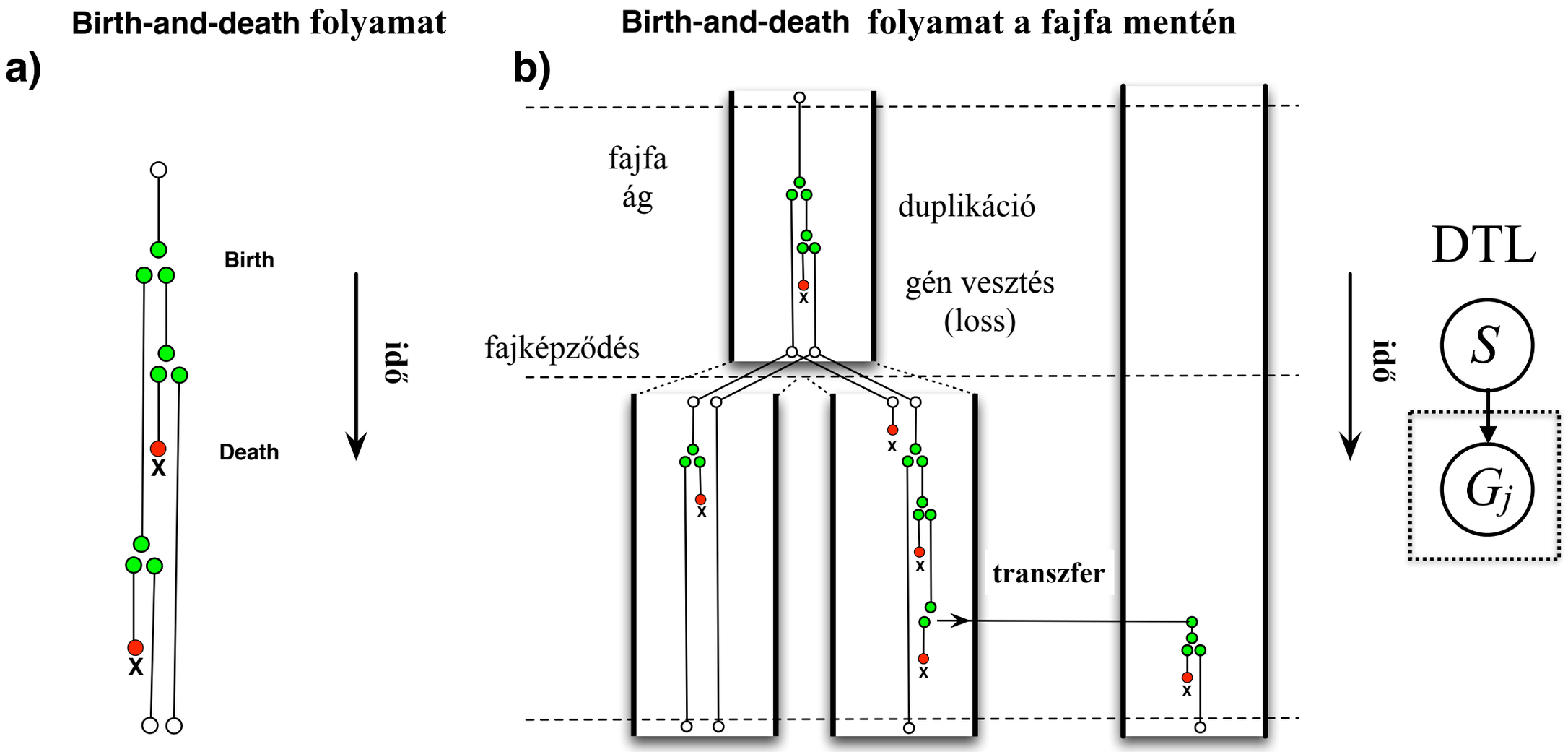


Szöllősi, Tannier, Lartillot & Daubin *Systematic Biology* (2013)
Lateral Gene Transfer from the Dead

Szöllősi, Boussau, Abby, Tannier & Daubin *PNAS* (2012)
Phylogenetic modeling of lateral gene transfer reconstructs the pattern and relative timing of speciations

.. de a génfák a fajfa mentén keletkeznek

Ahhoz, hogy kiszámoljuk a ***génfa*** valószínűségét, ***összegeznünk*** kell az ***összes lehetséges berajzolásán a génfának a fajfába.***



Tofigh *PhD thesis* 2009

Szöllősi, Boussau, Abby, Tannier & Daubin *PNAS* (2012)
Phylogenetic modeling of lateral gene transfer reconstructs the pattern and relative timing of speciations

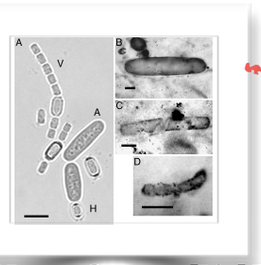
A fotoszintetizáló baktériumok fajfája

8332 gén családot használva 36 cianobaktérium genomból, rekonstruáltuk 3 milliárd év evolúcióját lefedő fajfát és a fajelágazások időbeli sorrendjét.

párhuzamos számítási eljárás
a *maximum likelihood* fajfa keresésére

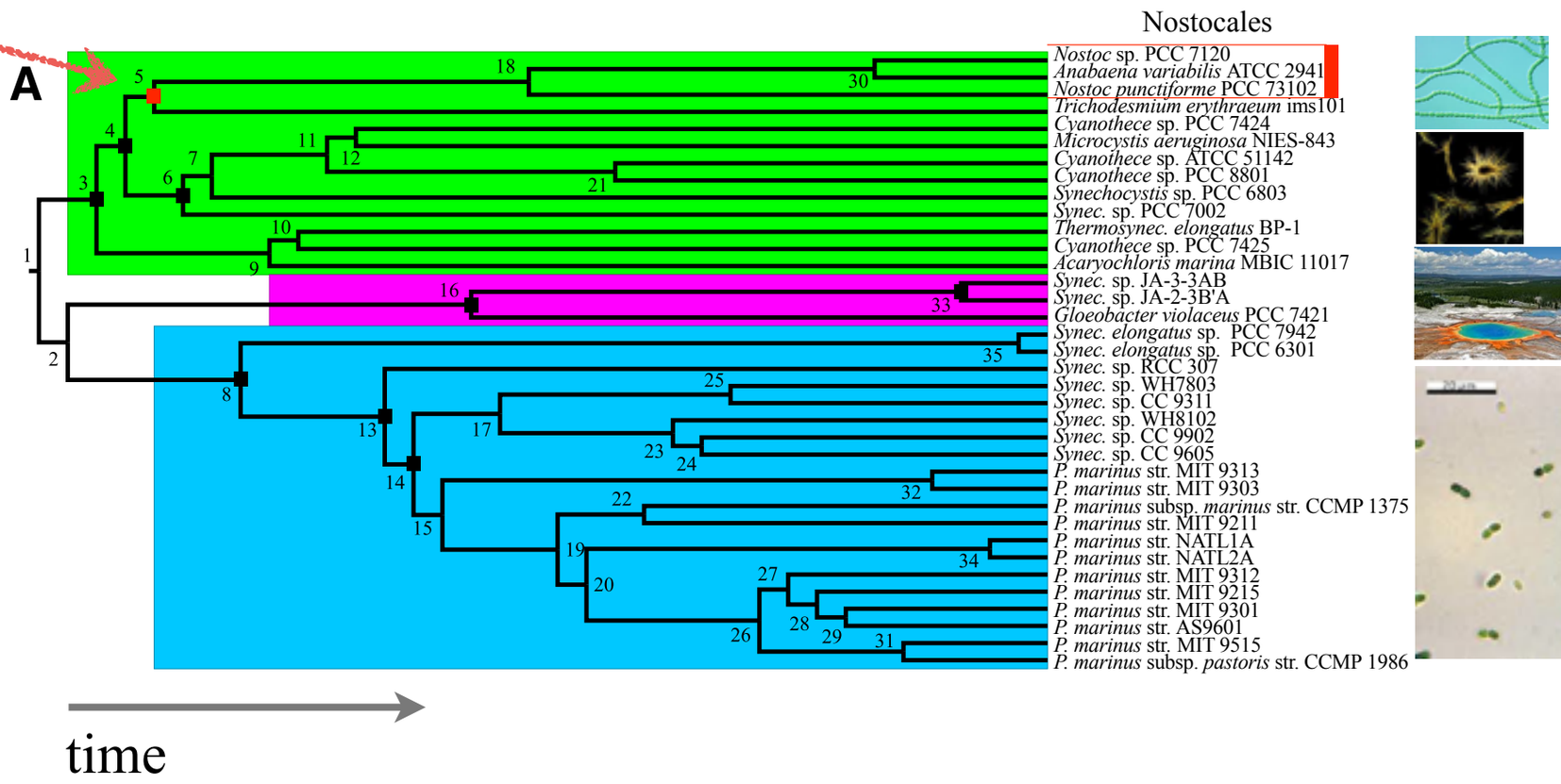
$$\mathcal{L}(S, \text{rates}|\{G_j\}) \propto \prod_j p(G_j|S, \text{rates})$$

$2.450–2.320 \times 10^9$ év

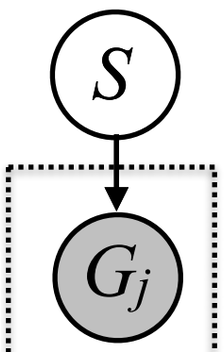


mikrofosszíliák

Tomitani *et al.* 2006



ML
DTL



Szöllősi, Boussau, Abby, Tannier & Daubin *PNAS* (2012)
Phylogenetic modeling of lateral gene transfer reconstructs the pattern and relative timing of speciations

A fotoszintetizáló bakteriumok fajfája

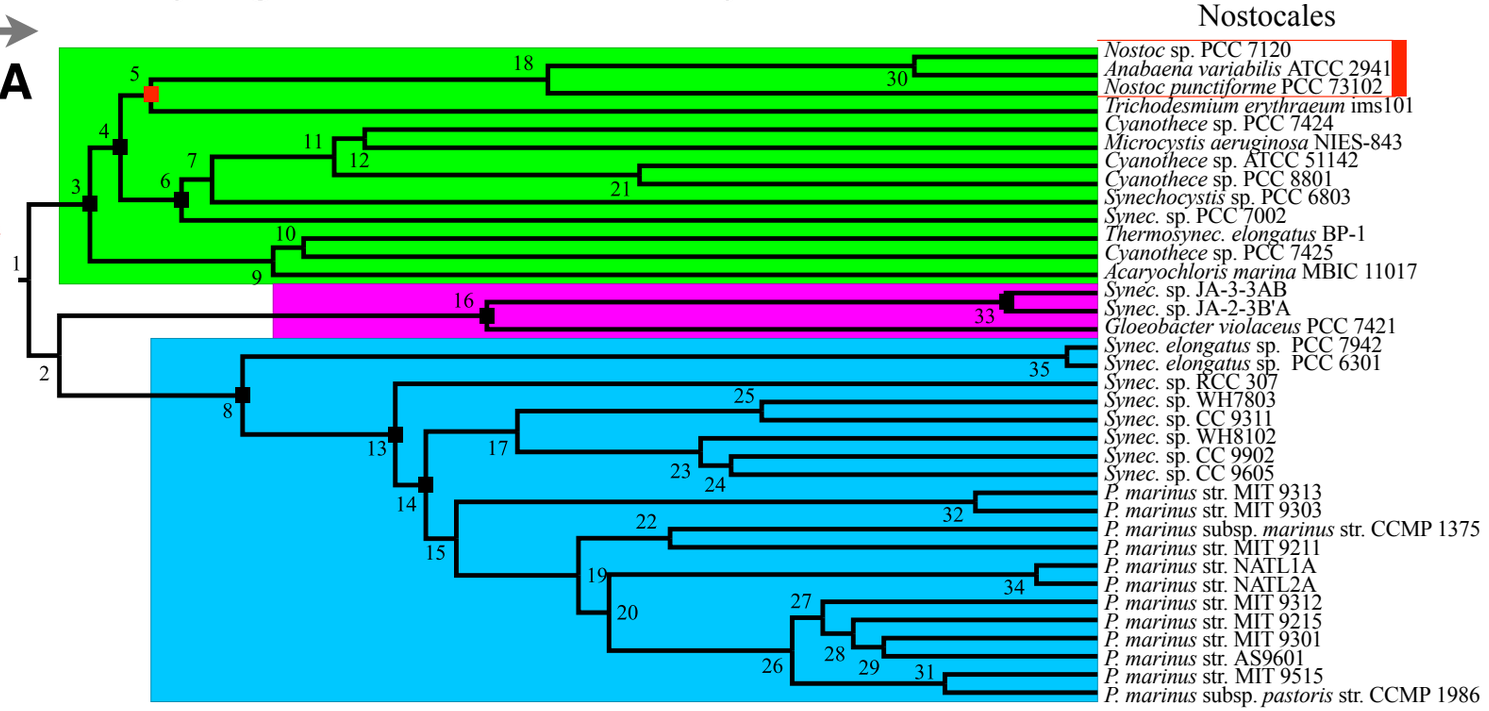
8332 gén családot használva 36 cianobaktérium genomból, rekonstruáltuk 3 milliárd év evolúcióját lefedő fajfát és a fajelágazások időbeli sorrendjét.

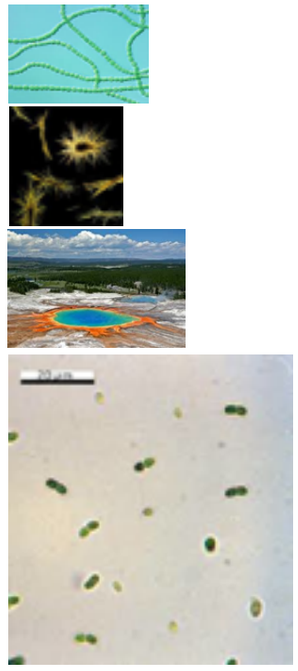
microfossils

Tomitani *et al.* 2006

time

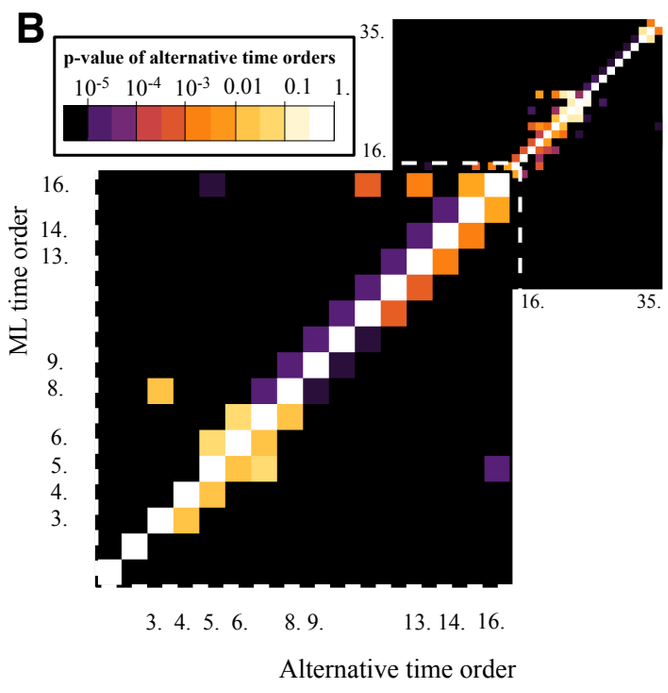
A





ML

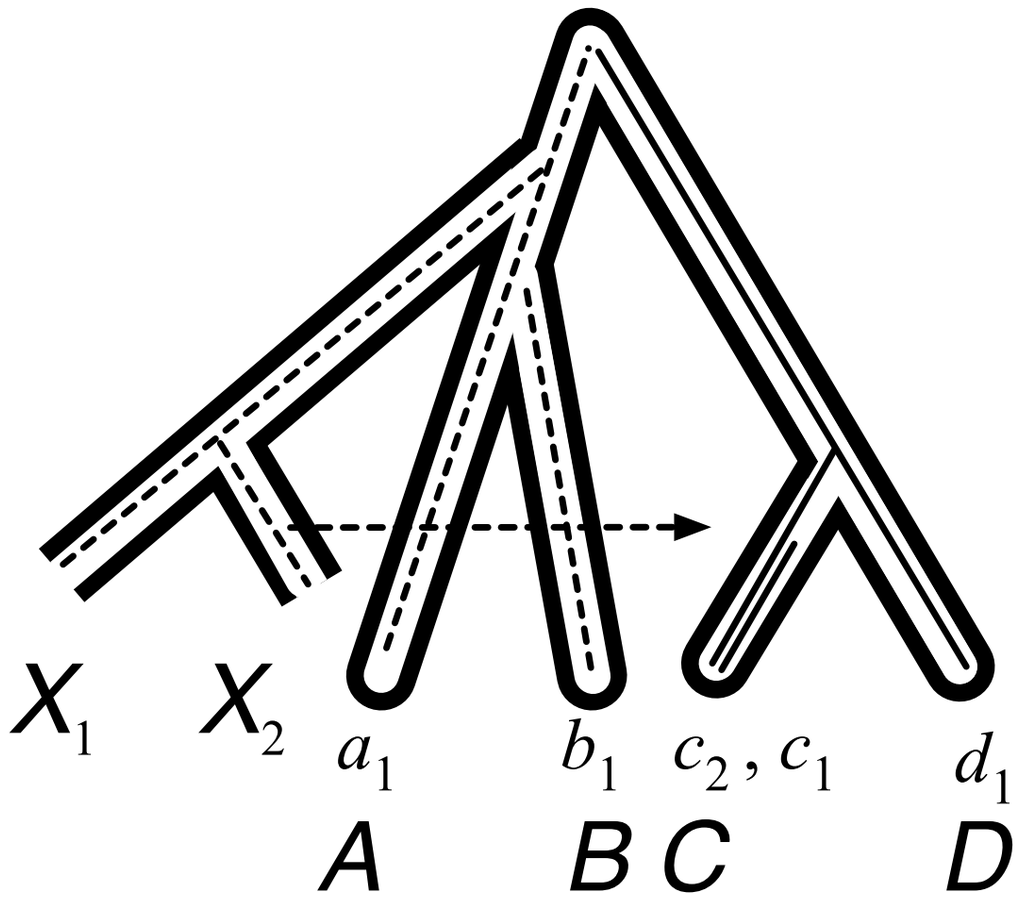
DTL



Szöllősi, Boussau, Abby, Tannier & Daubin *PNAS* (2012)

Géntranszfer a halottaktól..

.. elhanyagoltuk az a lehetőséget, hogy az **a faj, ahonnan a transzfer indult, kihalt** vagy nem szerepel a mintákban.

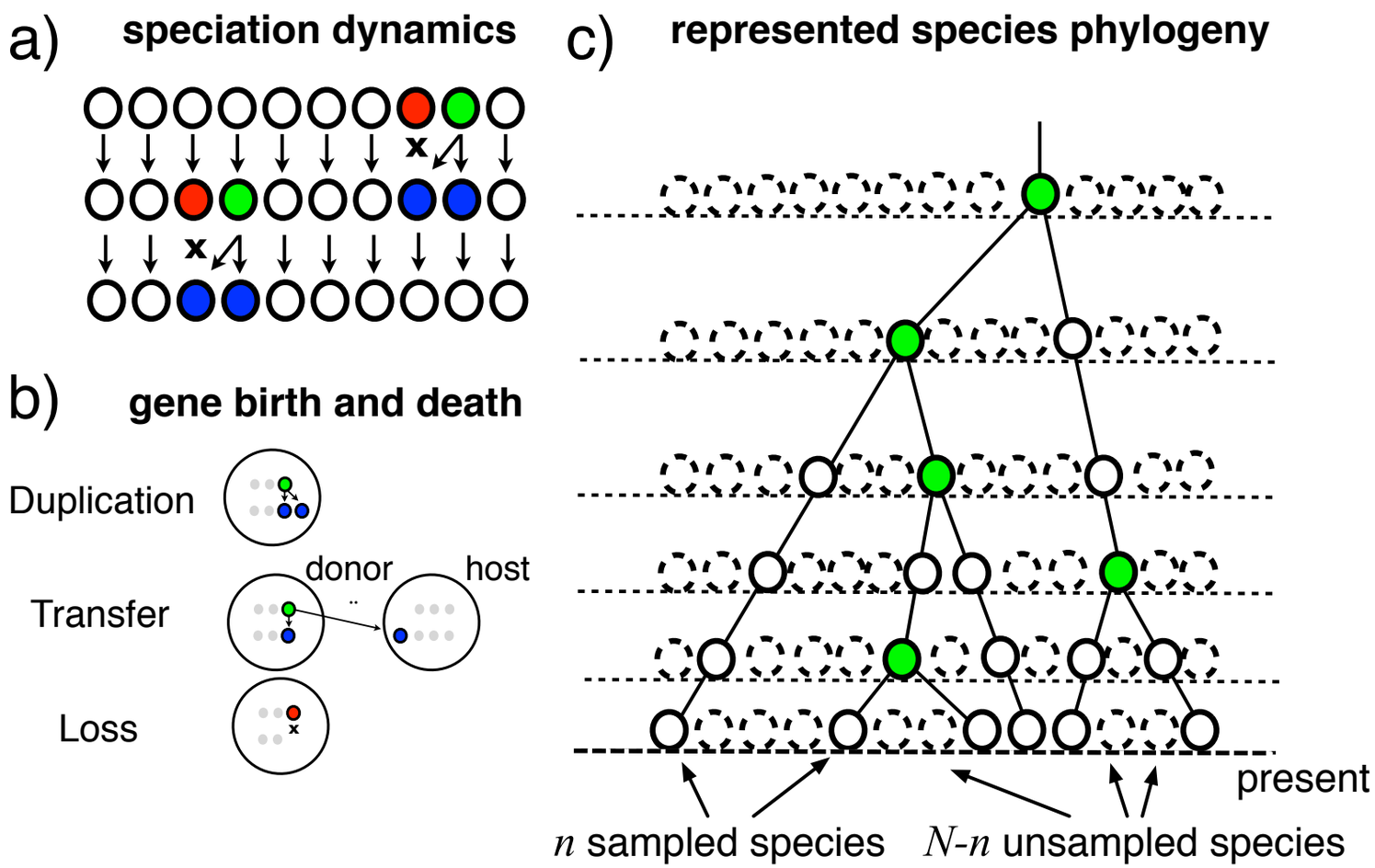


Nicolas Lartillot

Szöllősi, Tannier, Lartillot & Daubin *Systematic Biology* (2013)
Lateral Gene Transfer from the Dead

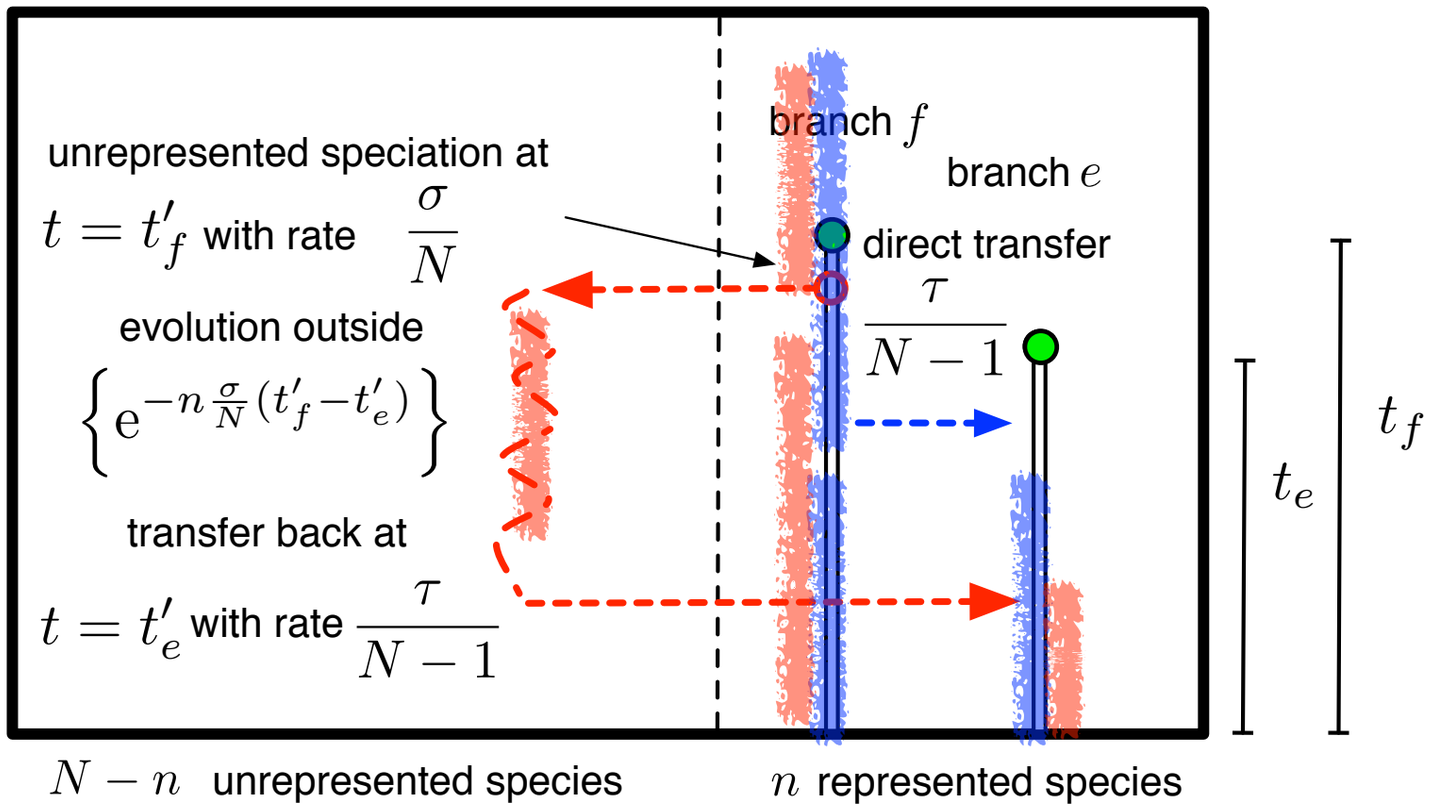
Géntranszfer a halottaktól..

Ahhoz, hogy a kihalt és nem megfigyelt fajokat figyelembe tudjuk venni, modelleznünk kell a fajok keletkezését és kihalását.



Szöllősi, Tannier, Lartillot & Daubin *Systematic Biology* (2013)
Lateral Gene Transfer from the Dead

..(majdnem) minden transzfer a halottaktól jön..



$$T_{\text{direct}} \approx \int_0^{\frac{N}{n\sigma}} \frac{\tau}{N} \mathrm{d}t'_e = \frac{1}{N}\frac{\tau}{2n}\left[\frac{2N}{\sigma}\right],$$

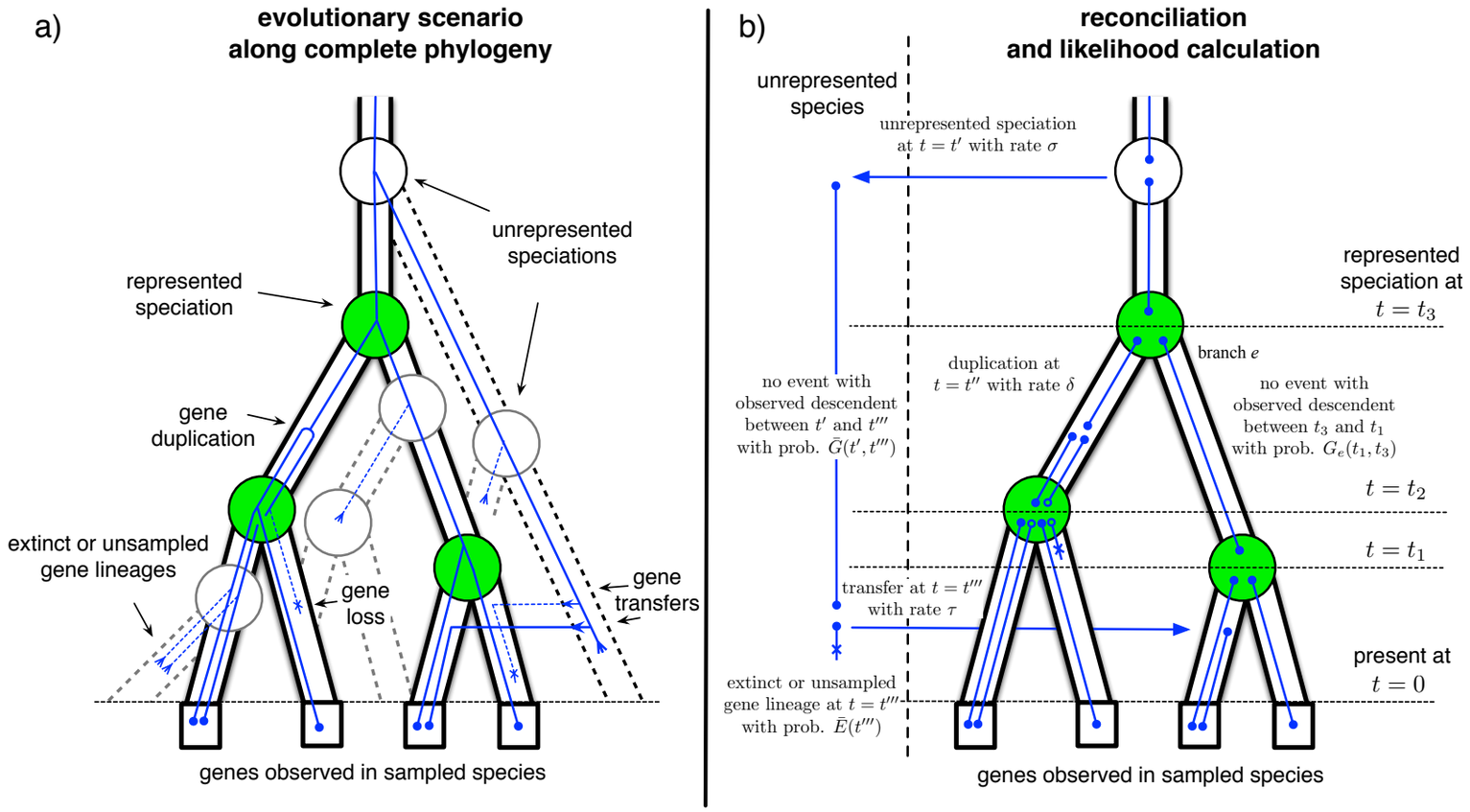
$$T_{\text{indirect}} \approx \int_0^{\frac{N}{n\sigma}} \int_{t'_e}^{\frac{N}{n\sigma}} \tau \left\{ e^{-n\frac{\sigma}{N}(t'_f - t'_e)} \right\} \frac{\sigma}{N} \mathrm{d}t'_f \mathrm{d}t'_e = \frac{1}{en}\frac{\tau}{2n}\left[\frac{2N}{\sigma}\right],$$

Szöllősi, Tannier, Lartillot & Daubin *Systematic Biology* (2013)
Lateral Gene Transfer from the Dead

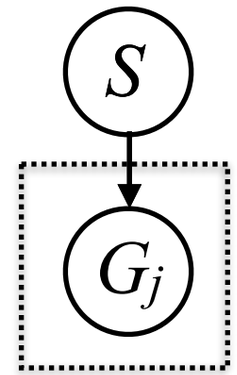
..(majdnem) minden transzfer a halottaktól jön..

473 közel univerzális géncsaládot vizsgálva 36 cyanobactériumban, a transzferek 28%-a mutat topológiai explicit bizonyítékot a kihalt fajból való transzferre, de (csak) 6%-uk jött a cianobaktériumokon kívülről.

egy mean-field-szerű eljárással ki tudjuk számolni $p(G_i|S)$ **-t ha** $n \ll N$



DTL+ex

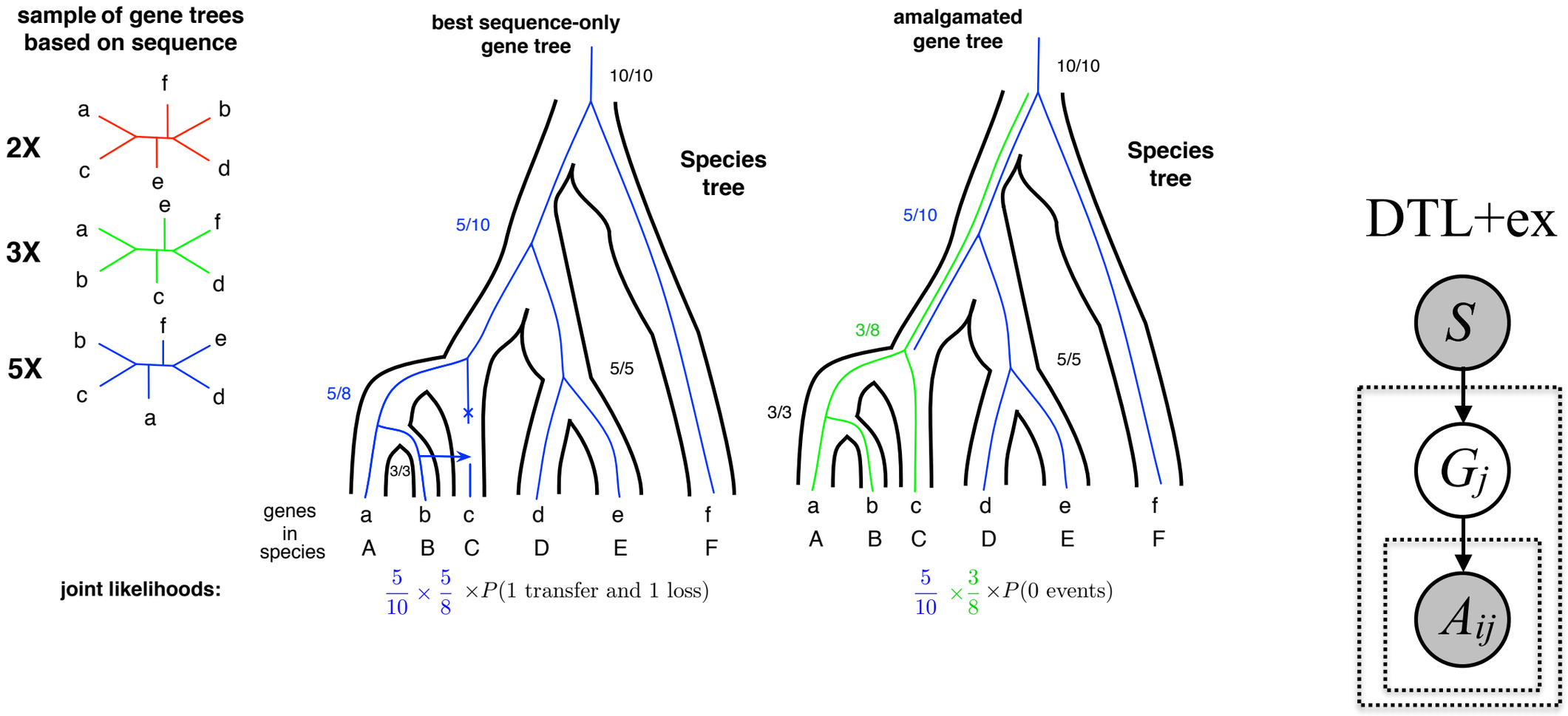


Szöllősi, Tannier, Lartillot & Daubin *Systematic Biology* (2013)
Lateral Gene Transfer from the Dead

Szöllősi, Rosikiewicz, Boussau, Tannier & Daubin *Systematic Biology* (2013)
Efficient exploration of the space of reconciled gene trees

A lehetséges génfák terének hatékony bejárása

Egy feltételes függetlenséget feltételező közelítéssel kis méretű minta alapján (pl. 10^4) nagyon sok (tipikusan 10^{12} , de akár 10^{40}) génfára jól közelíthető a szekvencia valószínűsége. *Ez lehetővé teszi a közös likelihood szerint optimális génfa hatékony keresését és a génfák feletti összegzésének közelítését.*



ALE nyílt forrású implementáció:

http://github.com/ssolo/ALE

Szöllősi, Tannier, Lartillot & Daubin *Systematic Biology* (2013)
Lateral Gene Transfer from the Dead

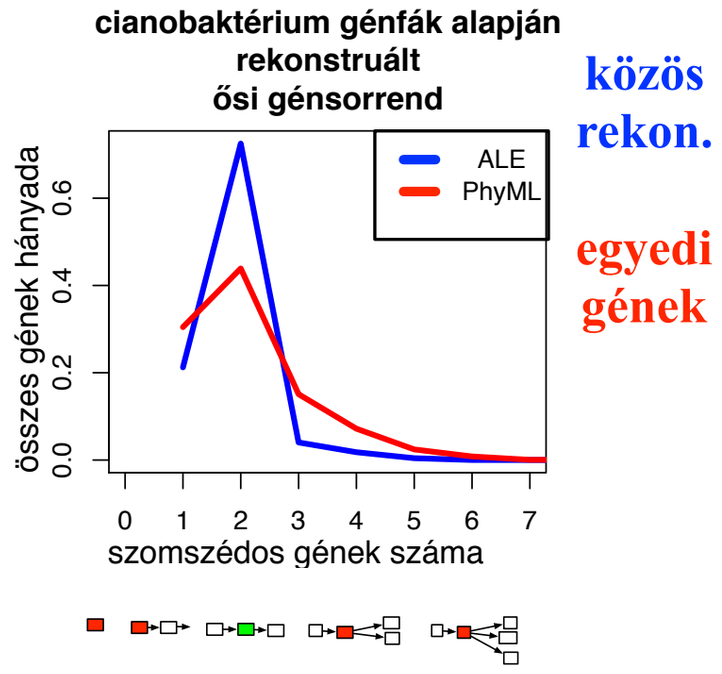
Szöllősi, Rosikiewicz, Boussau, Tannier & Daubin *Systematic Biology* (2013)
Efficient exploration of the space of reconciled gene trees

Szöllősi, Tannier, Daubin & Boussau *Systematic Biology* (2014)
The inference of gene trees with species trees (to appear)

Génfák rekonstrukciója ismert fajfa esetén

1099 géncsaládot használva 36 cyanobaktériumból rekonstruáltunk génfákat a fajfát ismertnek feltételezve.

Pontosabb génfák..

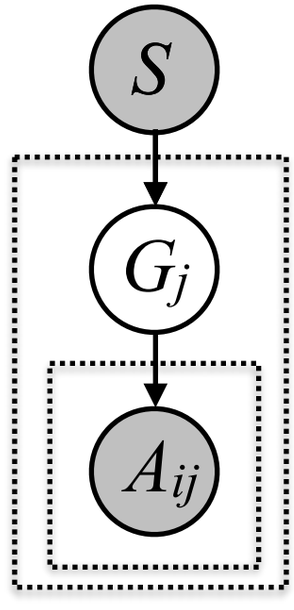


közös rekon.

egyedi gének

..azt mutatják, hogy **a vélt transzferek 60-80%-a a génfák elmosódottságának eredménye**. De így is marad 1000-1500 transzfer a fotoszintetizáló baktériumoknál ..

ML
DTL+ex



Szöllősi, Tannier, Lartillot & Daubin *Systematic Biology* (2013)
Lateral Gene Transfer from the Dead

Szöllősi, Rosikiewicz, Boussau, Tannier & Daubin *Systematic Biology* (2013)
Efficient exploration of the space of reconciled gene trees

A lehetséges génfák terének hatékony bejárása

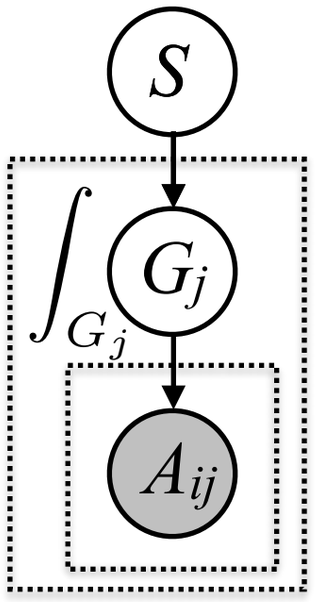
Az ALE módszerrel közelíteni tudjuk az integrált az ún. Felsenstein egyenletben:

$$P(A|S, \text{ráták}) = \int_G p(A|G)p(G|S, \text{ráták})$$

Felsenstein 1988

Ez lehetővé teszi a hatékony MCMC bejárását $\mathcal{L}(S, \text{rates}|A)$ -nek!

DTL+ex



ALE nyílt forrású implementáció:

http://github.com/ssolo/ALE

Szöllősi, Rosikiewicz, Boussau, Tannier & Daubin *Systematic Biology* (2013)
Efficient exploration of the space of reconciled gene trees

Szöllősi, Tannier, Daubin & Boussau *Systematic Biology* (2014)
The inference of gene trees with species trees (to appear)

Az élet fájának rekonstrukciója teljes genomokból

Ez folyamatban lévő munka.. posztdokot keresünk a lyoni **LBBE-n**!

párhuzamos számítási eljárás szerver:

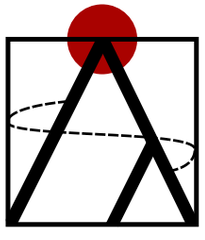
$$\prod_j$$

S és ráták optimalizálása

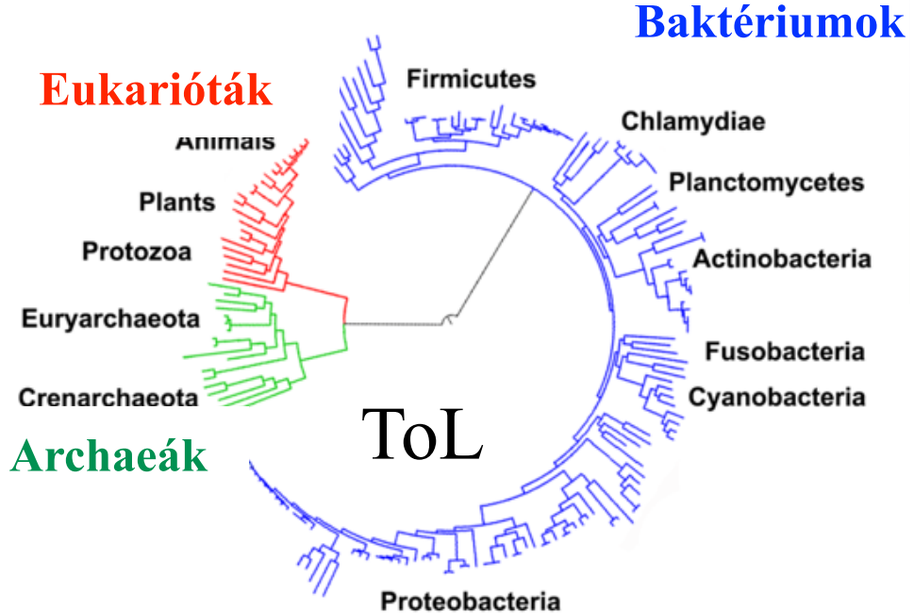
kliensek:

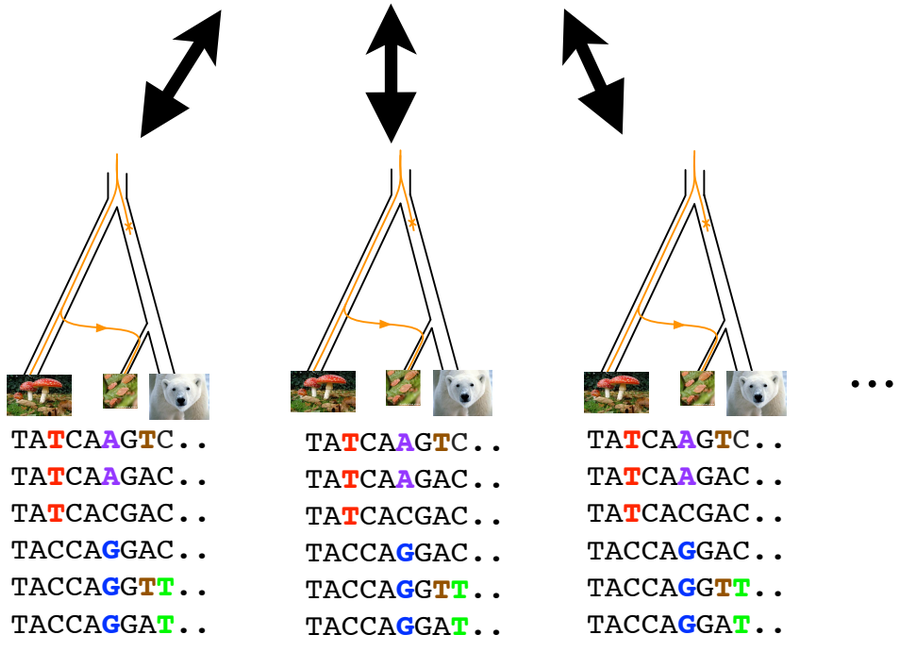
integrál G_j felett ALE segítségével

$$\prod_i p(A_i|G_j) \times p(G_j|S)$$



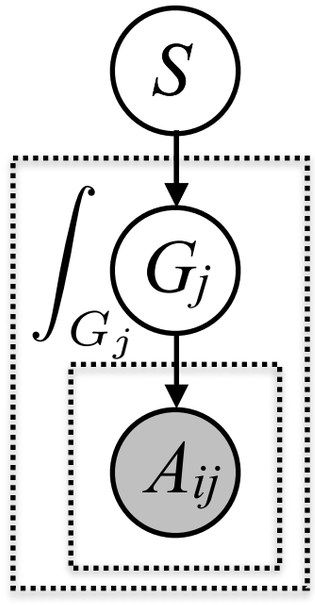
Bastien Boussau — Vincent Daubin — Eric Tannier





complete genomes

DTL+ex



ssolo@elte.hu

Ősi élőlények genetikai tervrajzának rekonstrukciója

A közös rekonstrukciója az eddiginél pontosabb képet ad az ősi gén tartalmáról, de minket igazából az ősi élőlények és környezetük tulajdonságai érdekelnek..

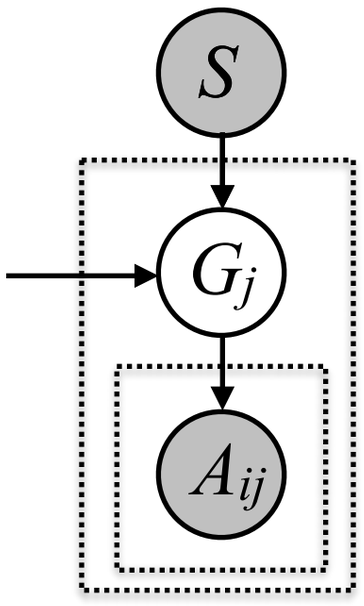
Az ELTE-n pedig doktoranduszt!

Ősi gének listája

Ősi tulajdonságok, környezet, rendszerek

metabolikus hálózatok,
molekuláris gépek,
kölcsönhatások..

DTL+ex



Derényi Imre

ELTE-MTA „Lendület” Biofizika Kutatócsoport

Image courtesy of U.S. Department of Energy Genome Programs and wikimedia commons