

# *Занятие 1. Хорошо известные примеры клонирующихся форм*



*С . Д. Гребельный  
Лаборатория морских исследований ЗИН*

*Светлой памяти  
овечки Долли  
посвящается*

*В феврале 2003 года,  
в возрасте всего шести лет  
её погубил артроз.*

## Хорошо известные примеры клонярующихся форм

Жизненный цикл *Daphnia* обычно представляет собой чередование **партеногенеза** и **двулолого** размножения, происходящего при участии самцов и самок.



[Но имеются и примеры **облигатного партеногенеза** (Hebert, 1981; Weider et al., 1987; Beaton & Hebert, 1988; Lynch, et al., 1989).]

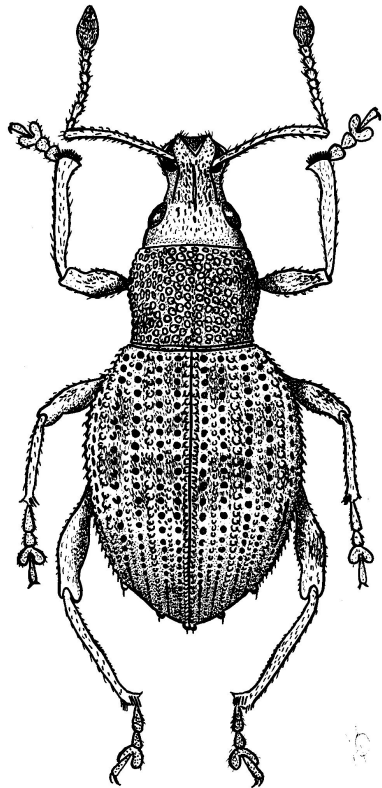
Правило или «закон» Янга (*Young, 1979, p. 965*):

***“Избыток гетерозигот оказывается общей чертой долго существующих популяций *Daphnia*”***

В целом подтверждается дальнейшими исследованиями

***(Мэйнард Смит, 1981; Lynch, et al., 1989; Lynch & Deng, 1994; Deng & Lynch, 1996).***

Жуки-долгоносики, Curculionidae: *Otiorhynchus scaber*, *O. dubius*, *O. chrysocomus*, *O. salicis*, *O. sulcatus*, *Polydrusus mollis*, *Liophloeus tessulatus*

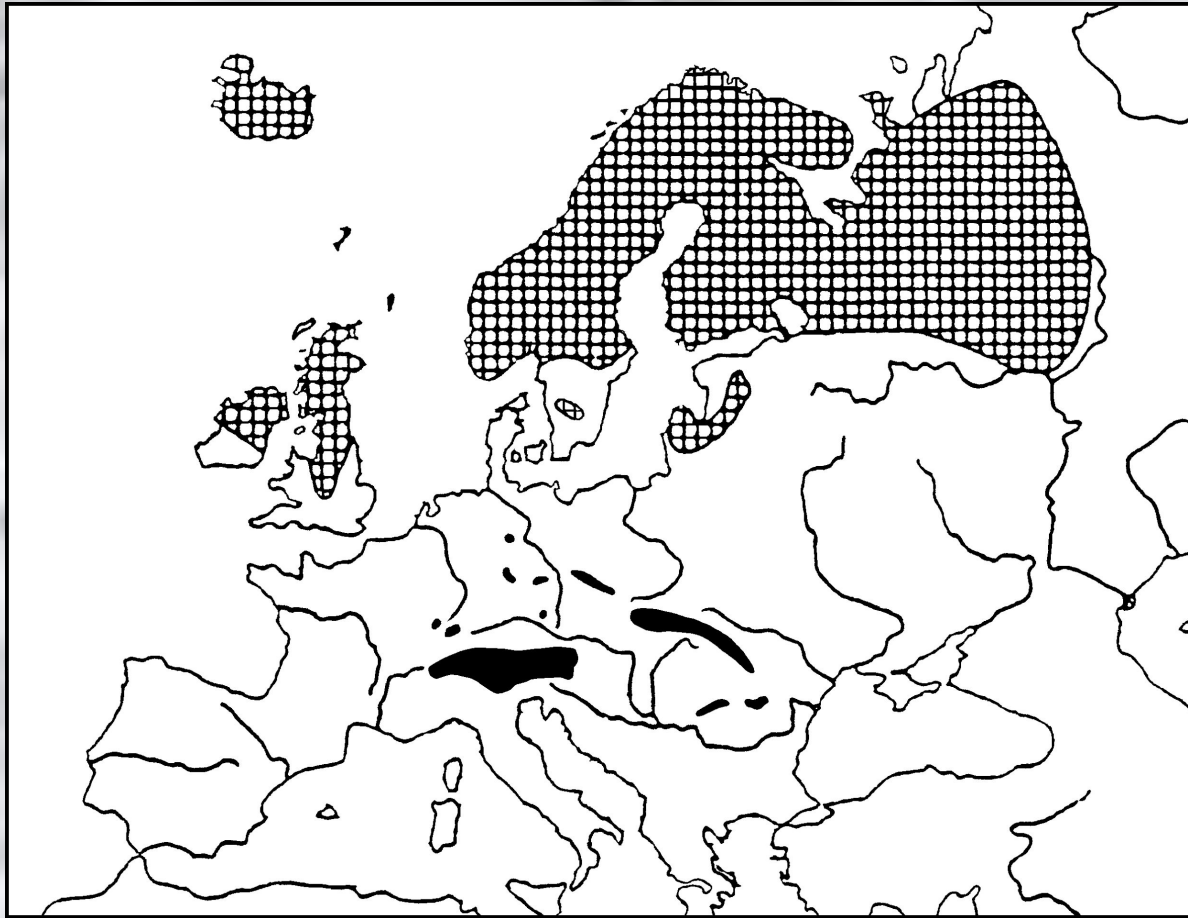


Суомалайнен (Suomalainen),  
1940-1970-е годы

*Известны двуполые и  
партеногенетические расы  
(обычно полиплоидные).*

*Otiorhynchus ligustici.*

(Из Hoffmann, 1950)



*Otiorhynchus  
dubius*

$2n$

$3n$

$4n$

*(Jahn, 1941;  
Suomalainen  
et al., 1976)*

*Двуполые расы почти во всех случаях имеют очень ограниченный ареал в горах центральной и южной Европы, а партеногенетические распространены широко.*

# «Вечная» (многолетняя) мерзлота в северном полушарии.

*Из Монина,  
1979.*

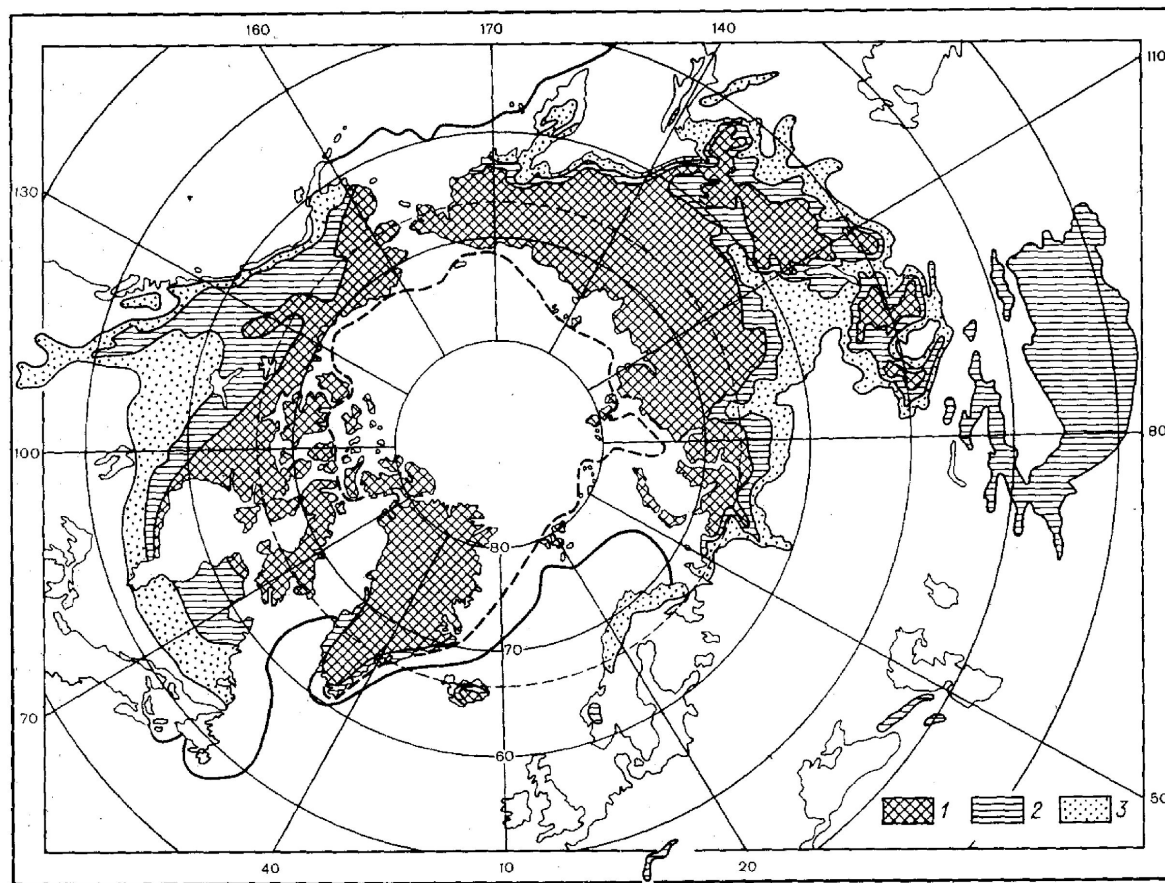


Рис. 2.35. Многолетнемерзлая зона северного полушария [61] и распространение морских льдов. 1 — сплошная мерзлота, 2 — прерывистая мерзлота, 3 — островная мерзлота. Сплошной линией показана граница морских льдов в апреле, штриховой — в августе 1938 г. [155].

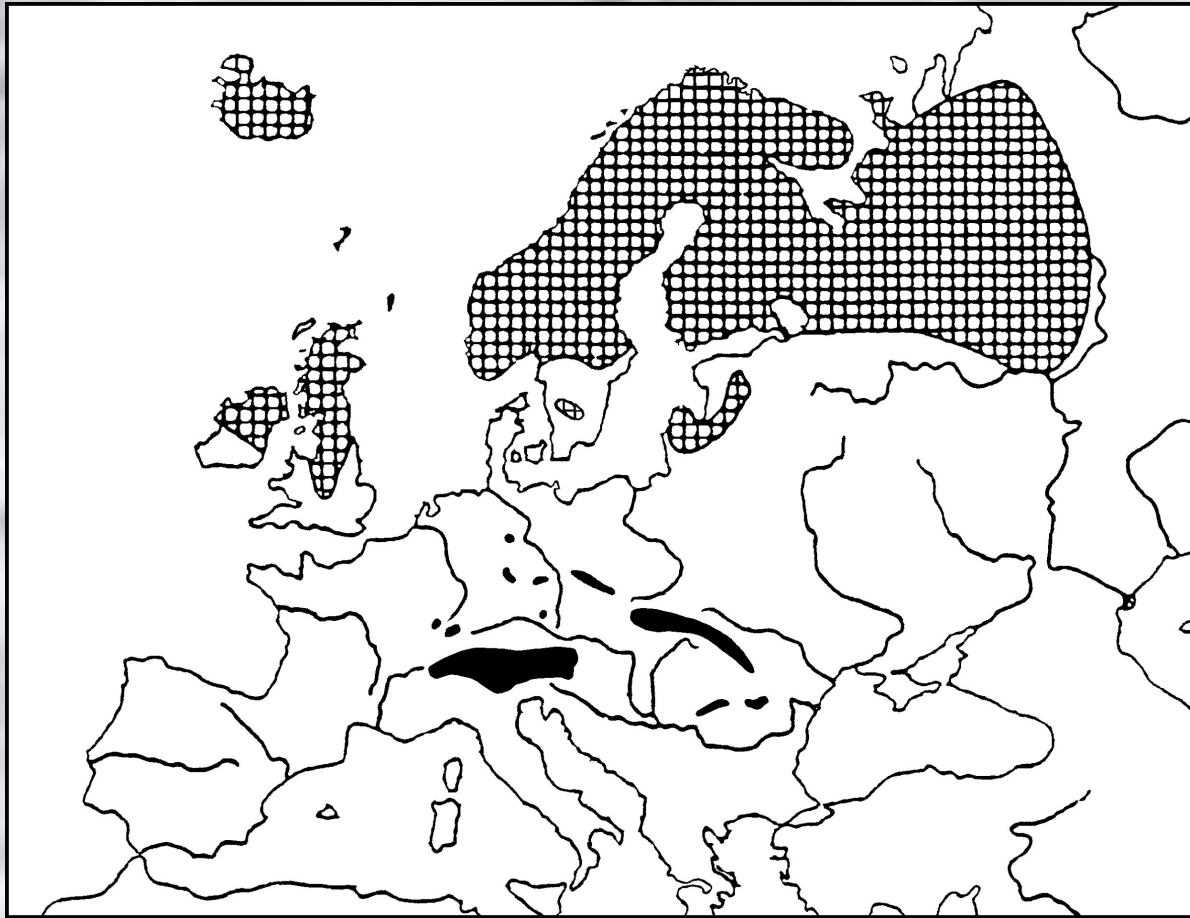
Ледник Аржантьер (Альпы) в  
50-е годы XIX века.



Ледник Аржантьер (Альпы) в 1966 году.







[Повтор]

*Otiorhynchus*  
*dubius*

*2n*

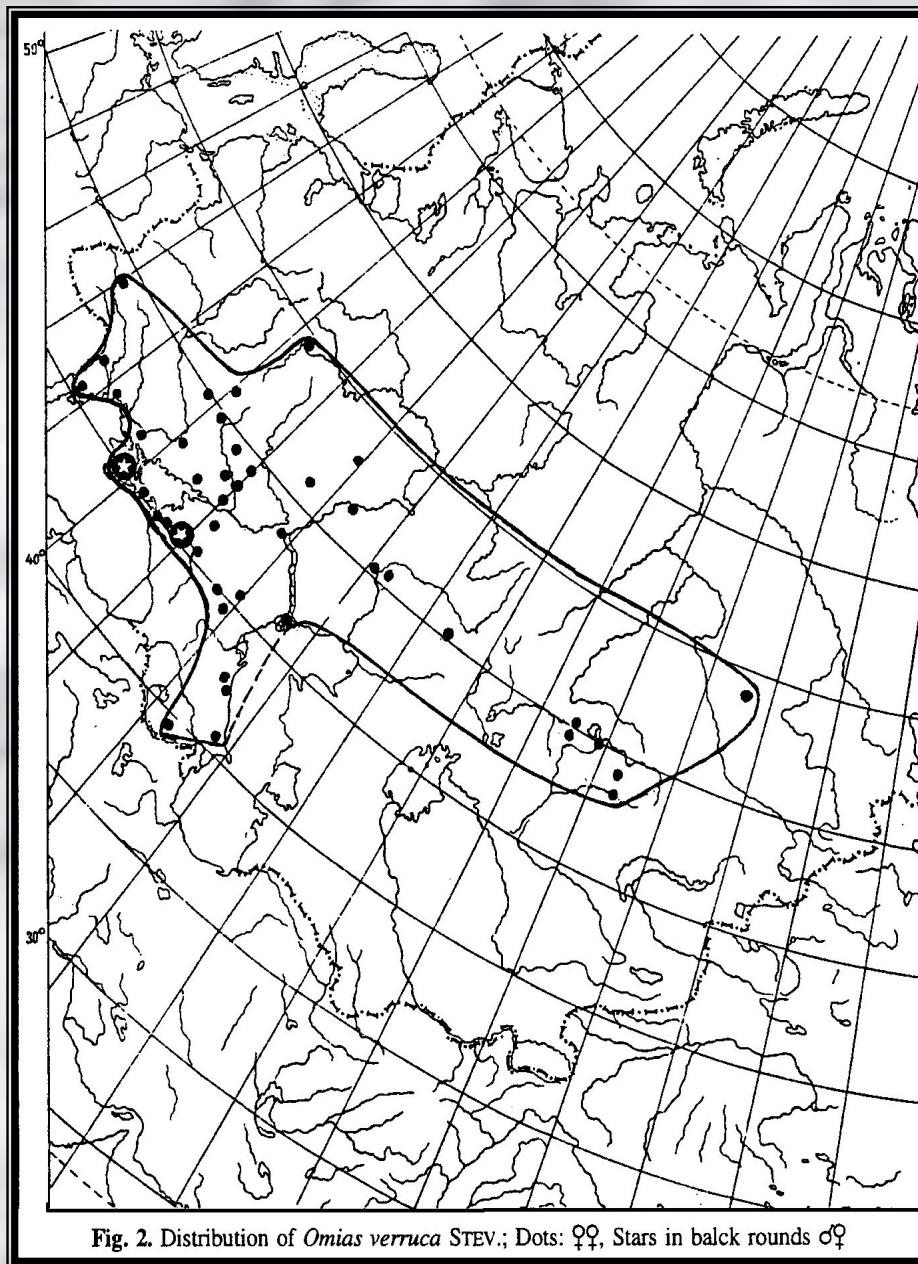
*3n*

*4n*

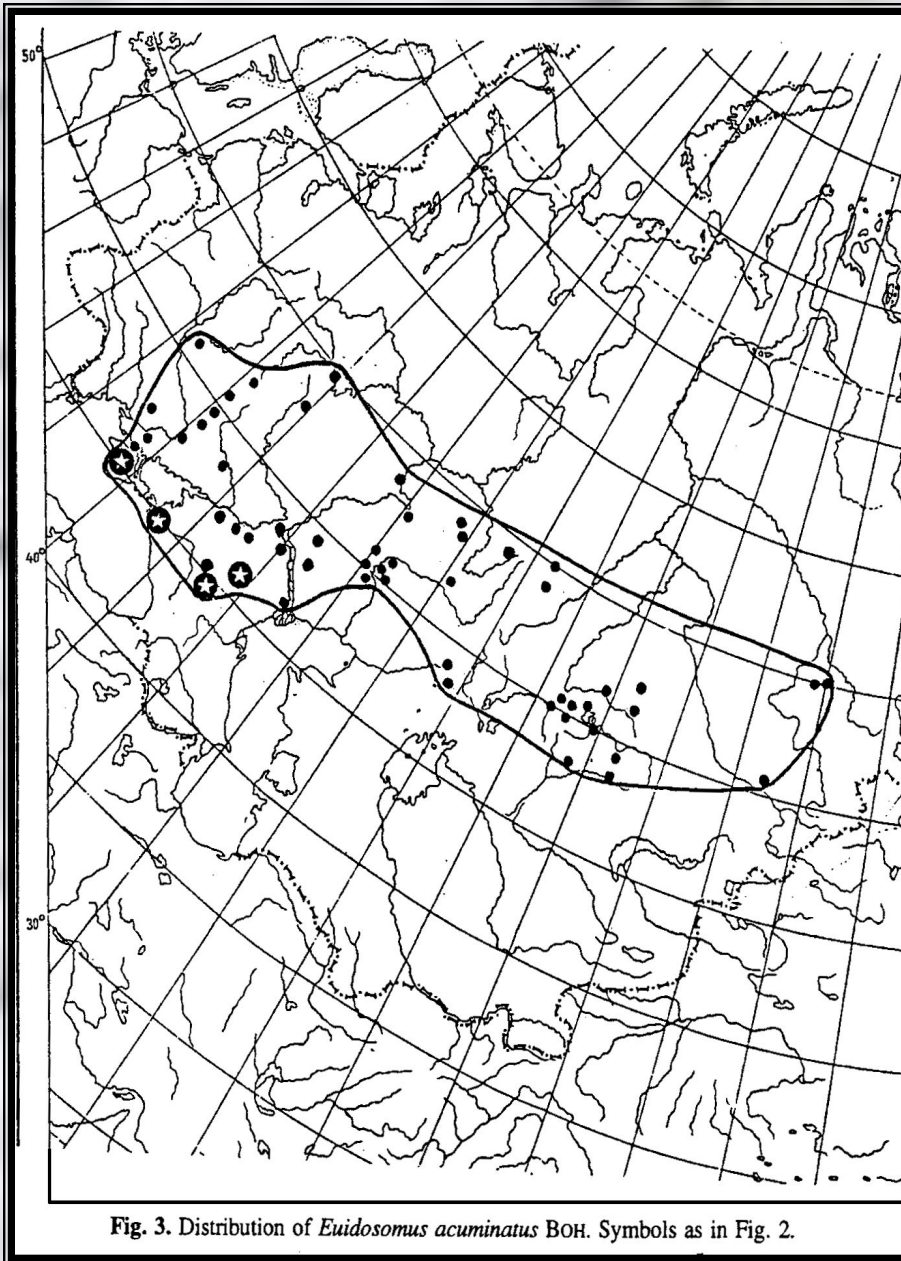
*(По Holdhaus & Lindroth, 1939 и Suomalainen, 1948)*

Распространение  
долгоносика  
*Otias verrucosa*.

*Korotyaev, 1994*



Распространение  
долгоносика  
*Euidosomus acuminatus*.

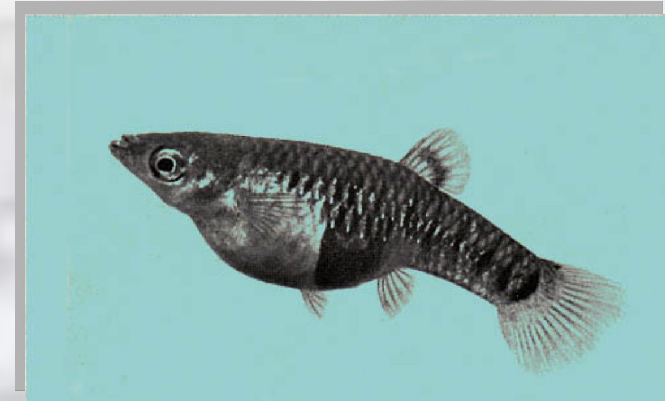


*Korotyaev, 1994*

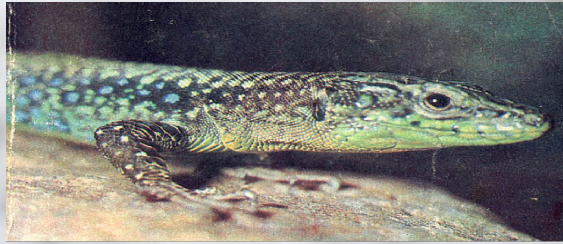
# Клональное размножение у позвоночных

[Первые свидетельства — *Hubbs & Hubbs, 1932 Берг, 1947; Головинская и Ромашов, 1947.*

*«Неблагоразумно засорять литературу по позвоночным животным предположением о возможности партеногенеза в какой-либо форме. Этот феномен так далек от всего, что правдоподобно и известно о развитии позвоночных...»*



*Howell, 1933. — Science, v. 77, p. 389–390.*



## Клональное размножение у позвоночных

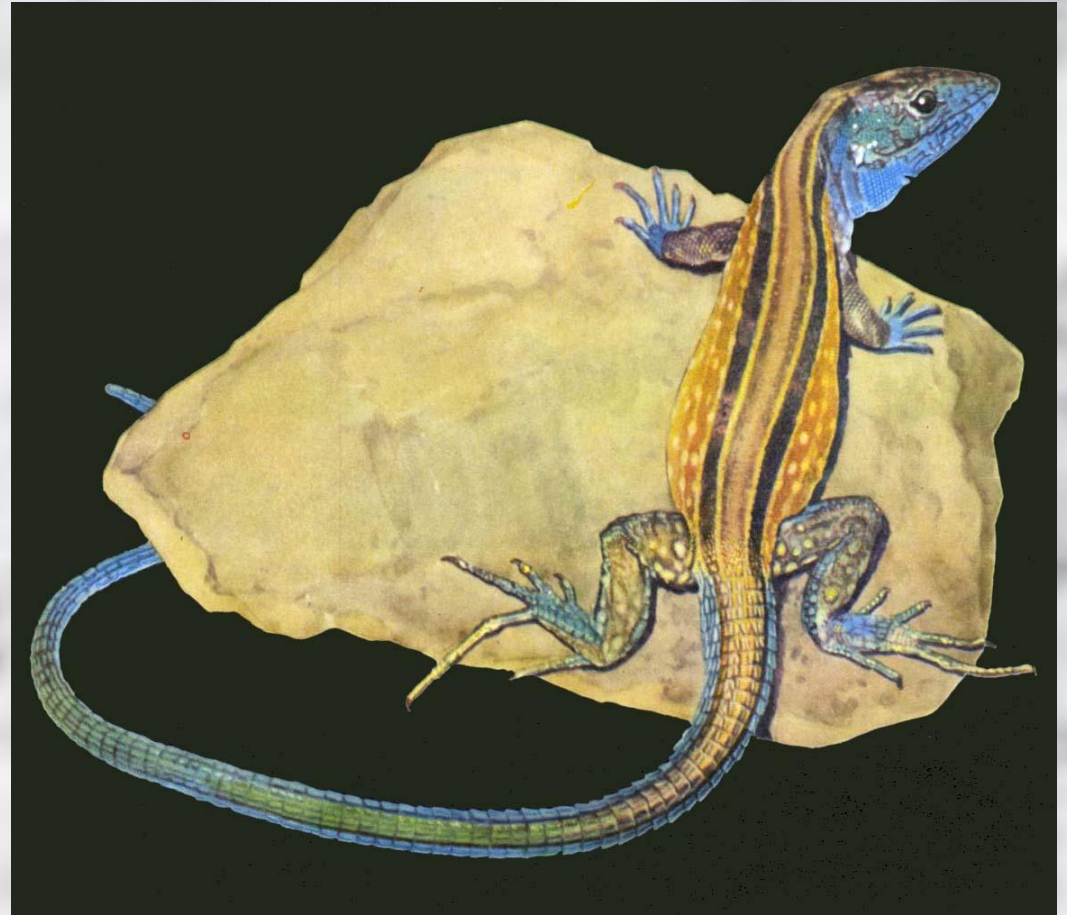
Обзоры — *Боркин и  
Даревский, 1958; 1980;  
Кирпичников, 1987  
Dawley, 1989, Даревский,  
1995]*



# *Cnemidophorus lemniscatus*

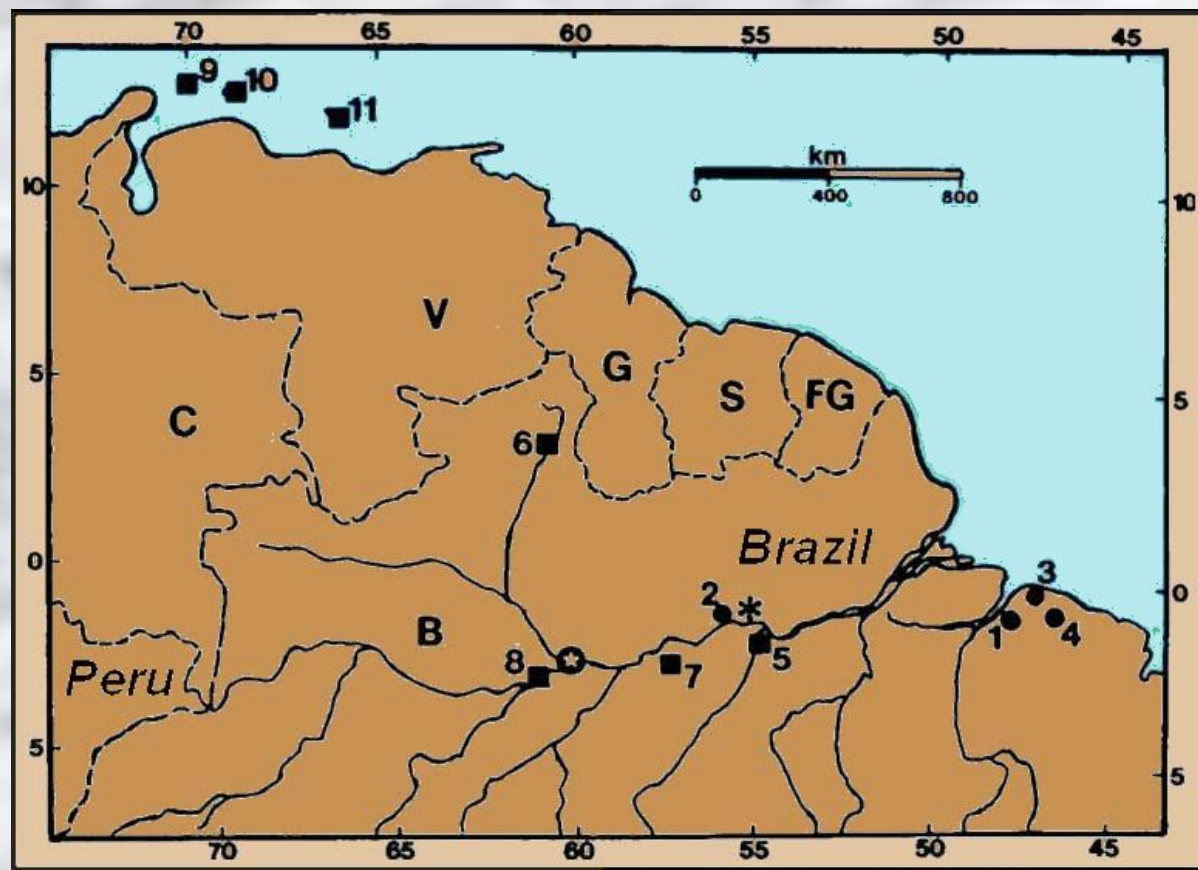
Двуполые расы  
имеют диплоидное  
число хромосом  
 $2n = 50$ .

В партеногени-  
ческих популяциях  
обнаружены  
 $2n = 48$ ,  $2n = 50$   
и  $3n = 75$



(Из Банникова, 1969)

# *Cnemidophorus lemniscatus*



*Вид распространен в Центральной и Южной Америке до Амазонского бассейна (Vanzolini, 1970; Рессинини, 1971; Hoogmoed, 1973; Serena, 1984, 1985).*

*(Sites et al., 1990)*

## **Двуполые популяции** включают две расы, обозначенные как ***D*** и ***E***.

*Расы **D** и **E** имеют диплоидное число хромосом ( $2x = 50$ ), но различаются по их строению — перичентрическая инверсия в самой крупной хромосомной паре.*

*В амазонских **партеногенетических** популяциях обнаружены три хромосомные расы, обозначенные как **A**, **B** и **C**. Они также **диплоидны** (расы **A** и **B** имеют  $2x=48$ , раса **C** —  $2x=50$  хромосом) и гетерозиготны по той же перичентрической инверсии, которая позволяет различать **двуполые** расы **D** и **E**.*

*(Peccinini-Seale & Frota-Pessoa, 1974)*



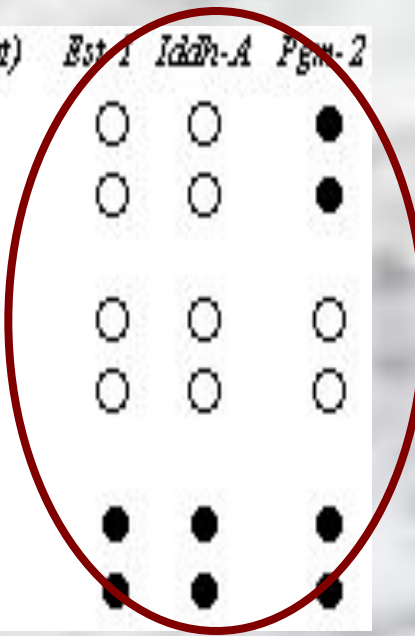
*Двуполые* суринамские популяции имеют тот же кариотип, что и хромосомная раса **D** из амазонского бассейна в Бразилии, в то время как **триплоиды** имеют 75 хромосом.

Гетерозиготность по нескольким локусам наводит на мысль, что **триплоиды** появились путем **гибридизации** между **диплоидной** **двуполой** популяцией расы **D** и **диплоидной партеногенетической** формой, подобной амазонской расе **C**. [У партеногенетиков нет редукционного деления, нарушен мейоз.]

*(Dessauer & Cole, 1989)*

Набор аллелей **партеногенетической** и двух **обычных (предковых) рас** амазонской ящерицы *Cnemidophorus lemniscatus* (По данным Sites, Peccinini-Seale, Moritz, Wright, & Brown, 1990)

	<i>S-Aat-a</i>	<i>Ada-A</i>	<i>Cat-1<sup>a</sup></i>	<i>Icdh-2<sup>b</sup></i>	<i>S-Me-A</i>	<i>Pep(la)</i>	<i>Pep(lgg)</i>	<i>Pep(pat)</i>	<i>Est-1</i>	<i>Icdh-A</i>	<i>Pgm-2</i>
<i>Раса «В»</i> (2x=48) (партеногенетическая)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	●
	●	●	●	●	●	●	●	●	○	○	●
<i>Раса «D»</i> (2x=50)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Раса «E»</i> (2x=50)	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●



(18)

Примечание. Белыми кружками показаны аллели, присутствующие в гомозиготном состоянии у двуполой расы «D», черными кружками — у двуполой расы «E». Видно, что партеногенетическая раса («В») в большинстве локусов несет гетерозиготное сочетание этих аллелей, следовательно, может интерпретироваться как гибрид. (Всего 19 слайдов)

## **Общие свойства клональных форм, их отличия от обычных двуполых видов**

В силу своей строгой дискретности клональные формы проявляют *некоторые свойства видов*:

- 1) Каждая из них *морфологически однородна* внутри себя и репродуктивно изолирована от остальных форм.
- 2) Многие годы, а может быть и века, они сохраняют свой *ареал*, пока неизменна среда обитания. Но их право на жизнь еще не проверено геологическим временем.
- 3) Главное же их отличие от хороших, полиморфных, «майровских» видов состоит в том, что *они константны и, как следствие, эфемерны*.