

*Занятие третье*

# **Остановка рекомбинации у двуполых видов**

*С. Д. Гребельный*

*<actinia@zin.ru>*

*Зоологический институт РАН  
Лаборатория Морских Исследований*

## Клональное размножение

соматическое  
апомиктическое  
партеногенетическое

диплоиды и полиплоиды  
(часто нечетные)

Рекомбинация подавлена,  
мейоз нарушен  
(хотя размножение может  
проходить с использованием гамет)

## “Половое размножение” обычных видов

двуполое  
раздельнополое  
гермафродитное

диплоиды  
(или вторично  
диплоидизированные формы)

Регулярная рекомбинация  
при участии мейоза

Для описания эволюции «обычных» видов построена **синтетическая** (более точно — **популяционно-генетическая**) **теория эволюции**



[Но клональные формы  
– не виды!]

**Добжанский, Майр, Гексли**  
**(Mayr, Dobzhansky, Huxley)**

Видообразование идет постепенно, путем накопления различий генофондами популяций, изолированных внешними факторами.

**Аллопатрическое (географическое) видообразование**

**Добжанский. Отбор против гибридов в зоне вторичного контакта**

По мнению одних авторов, преимущественно зоологов-систематиков, дивергенция популяций и видов происходит под действием внешних факторов (географической изоляции); по мнению других (цитогенетиков, кариологов), оно иногда может идти вследствие так называемой «физиологической изоляции» (крупных хромосомных инверсий, полиплоидизации и пр.).

*Dobzhansky, 1937, 1941, 1951* [виды - самост. ген. фонды.]

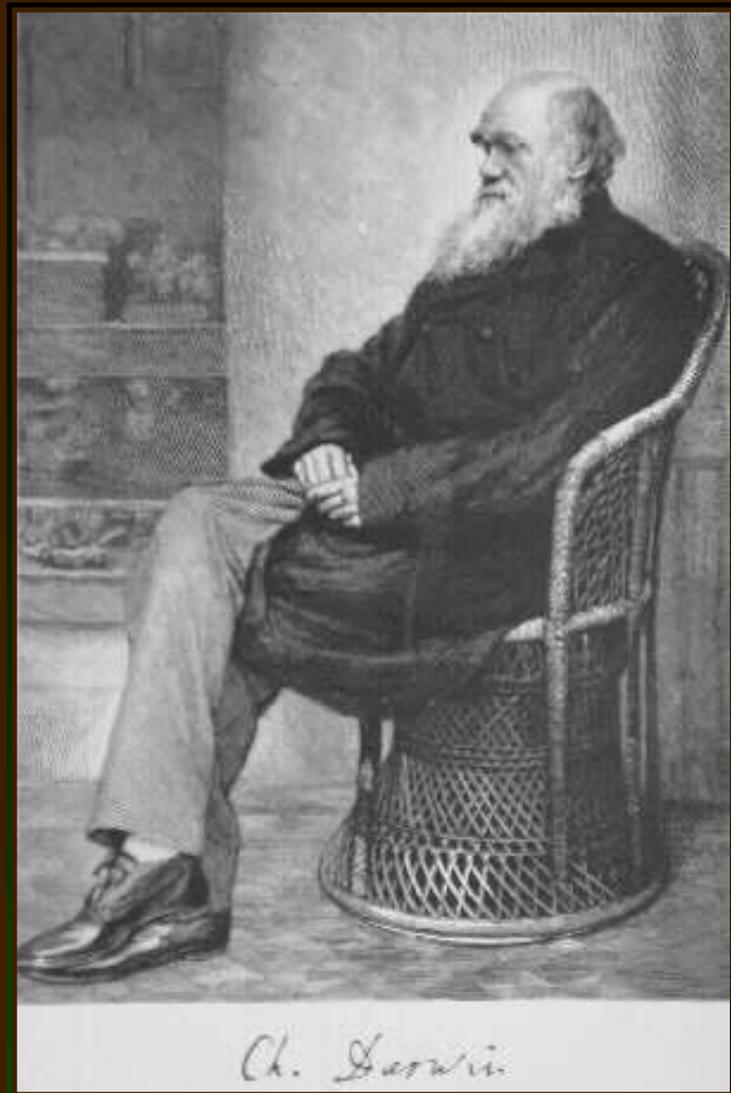
*Майр, 1947, 1968* [фактич. генет. изол. видов]

*Тимофеев-Ресовский, Воронцов и Яблоко, 1969*

*Тимофеев-Ресовский, Яблоков и Глотов, 1973*

*Воронцов, 1980, 2004*

Огромное число форм, выделяемых современными систематиками в качестве самостоятельных видов «сотворены», отобраны, и сохраняются природой неизменными.



Они возникли сразу, скачком, но это не противоречит современным эволюционным представлениям.

Гибриды и полиплоиды несомненно  
возникают скачком!

Но могут ли путем сальтации  
появиться двуполые виды?

Доказывает ли двуполое  
размножение, что идет полноценная  
рекомбинация?

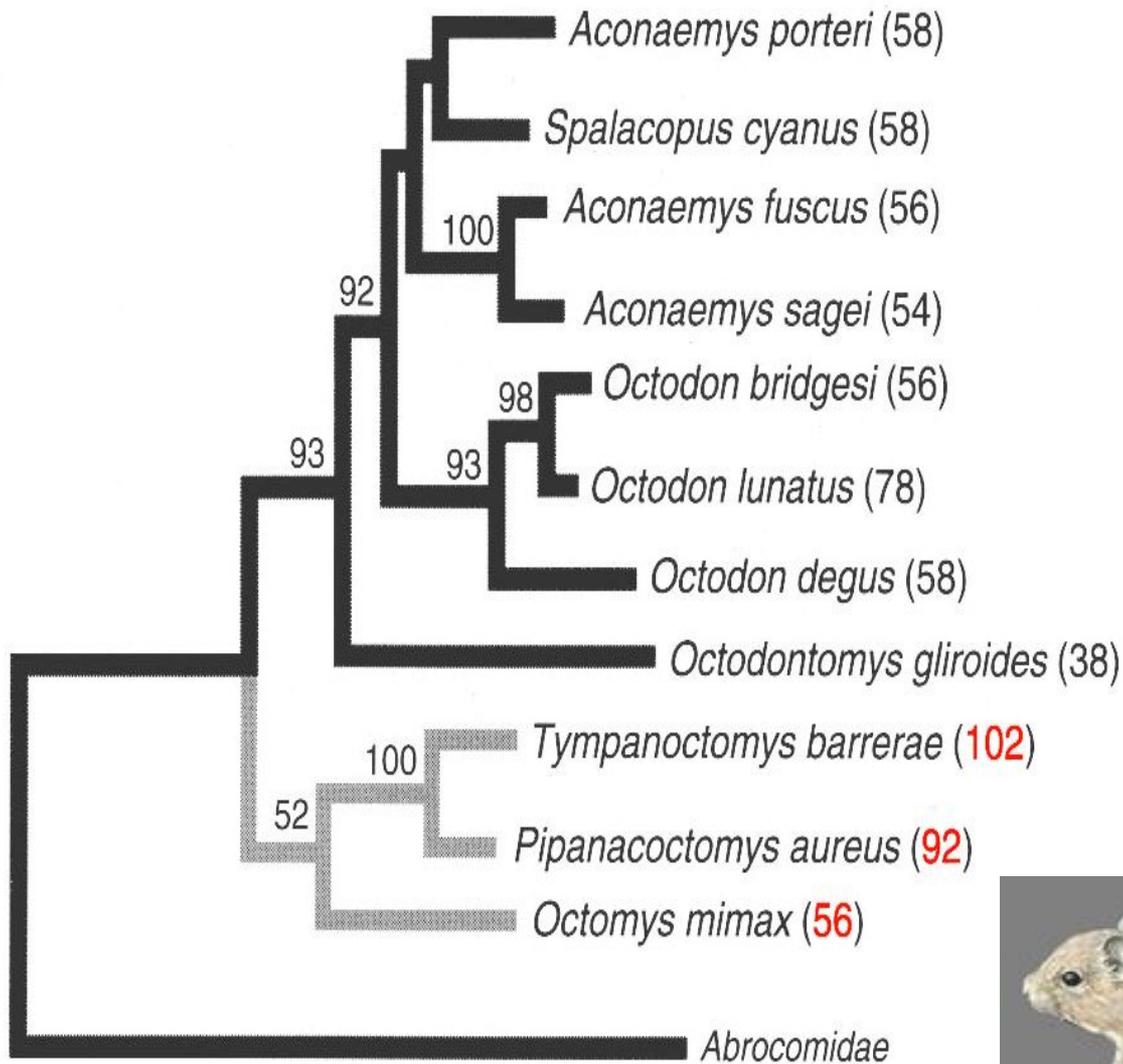
# Южноамериканские грызуны *Octodontidae*



*Tympanoctomys barrerae*

Gallardo et al., 1999. Discovery of tetraploidy in a mammal.—*Nature*, v. 401, p. 341.

# Сравнение пустынных видов (серая ветвь) и остальных *Octodontidae* по числу хромосом и сходству рибосомальной ДНК (12S rRNA)



(Всего 36 слайдов)

сходству  
рибосомальной  
ДНК (12S rRNA)

(Gallardo et al.,  
2004)



# Сравнение видов *Octodontidae* по содержанию ДНК

В среднем для отряда -7.9 pg

(исследован 31 вид)

16.8 pg DNA



*Tupiaoctomys barrerae* 102 хромосом

15.34 pg DNA



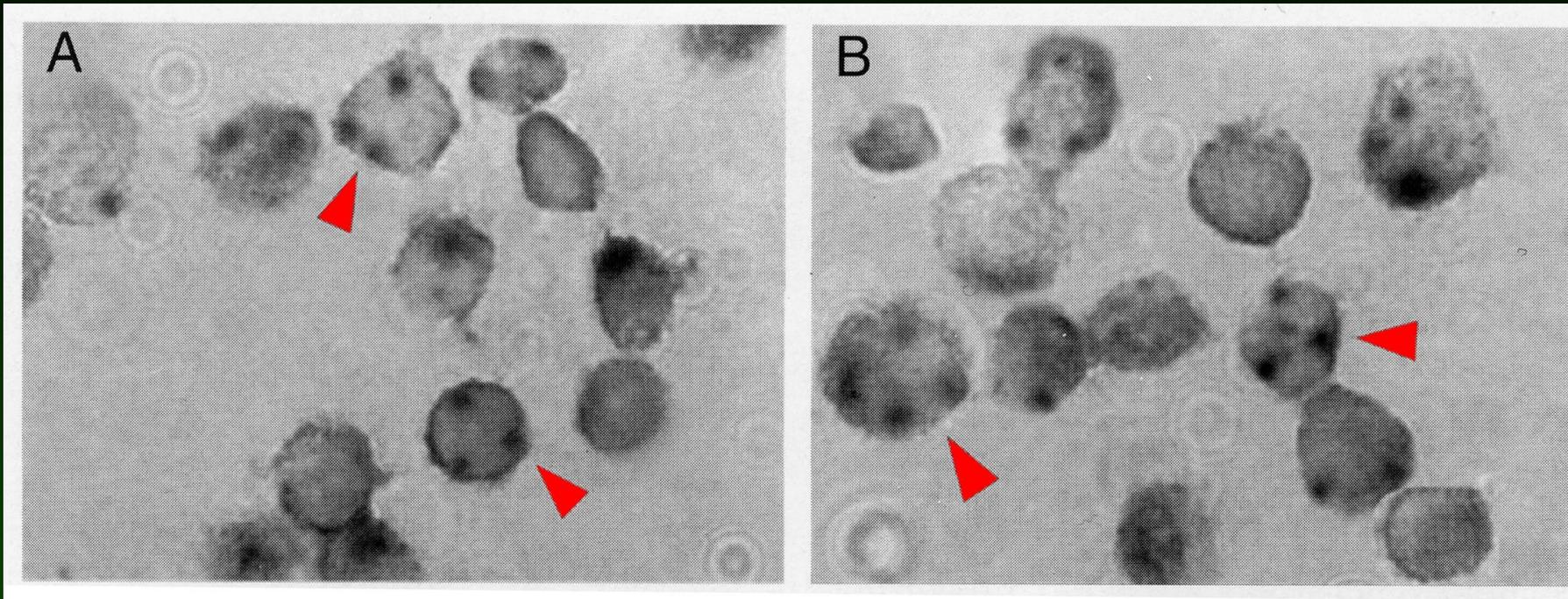
*Pipanasoctomys aureusu* 92 хромосомы

8.0 pg DNA



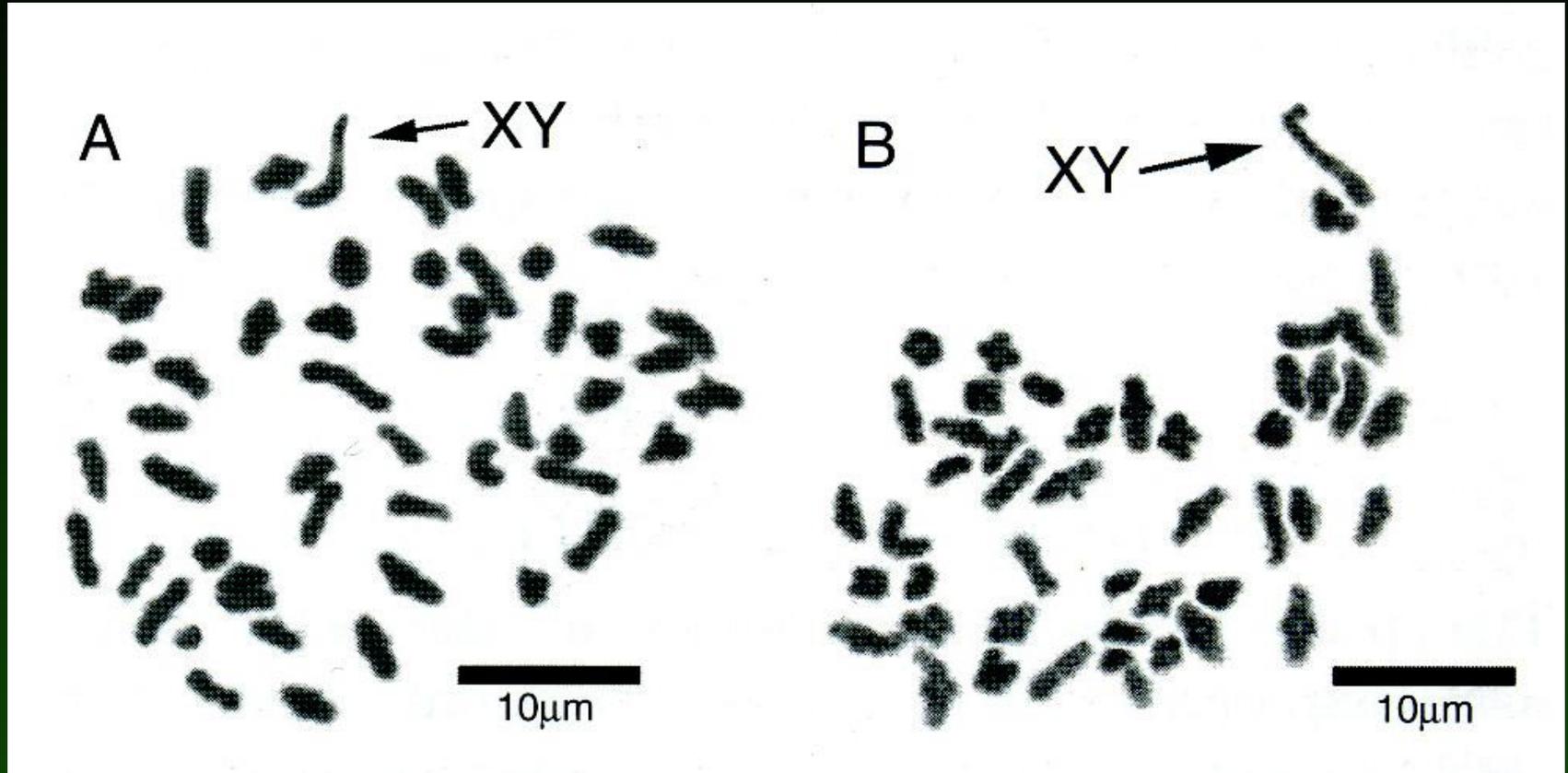
*Octomys timax* 56 хромосом

# Интерфазные ядра *Tupia octomys barrerae* А – самца, В – самочки; *PCR in situ*



Высоко консервативный ген рецептора андрогенного гормона использован для подсчета X-хромосом. У самца их 3, у самки – 4

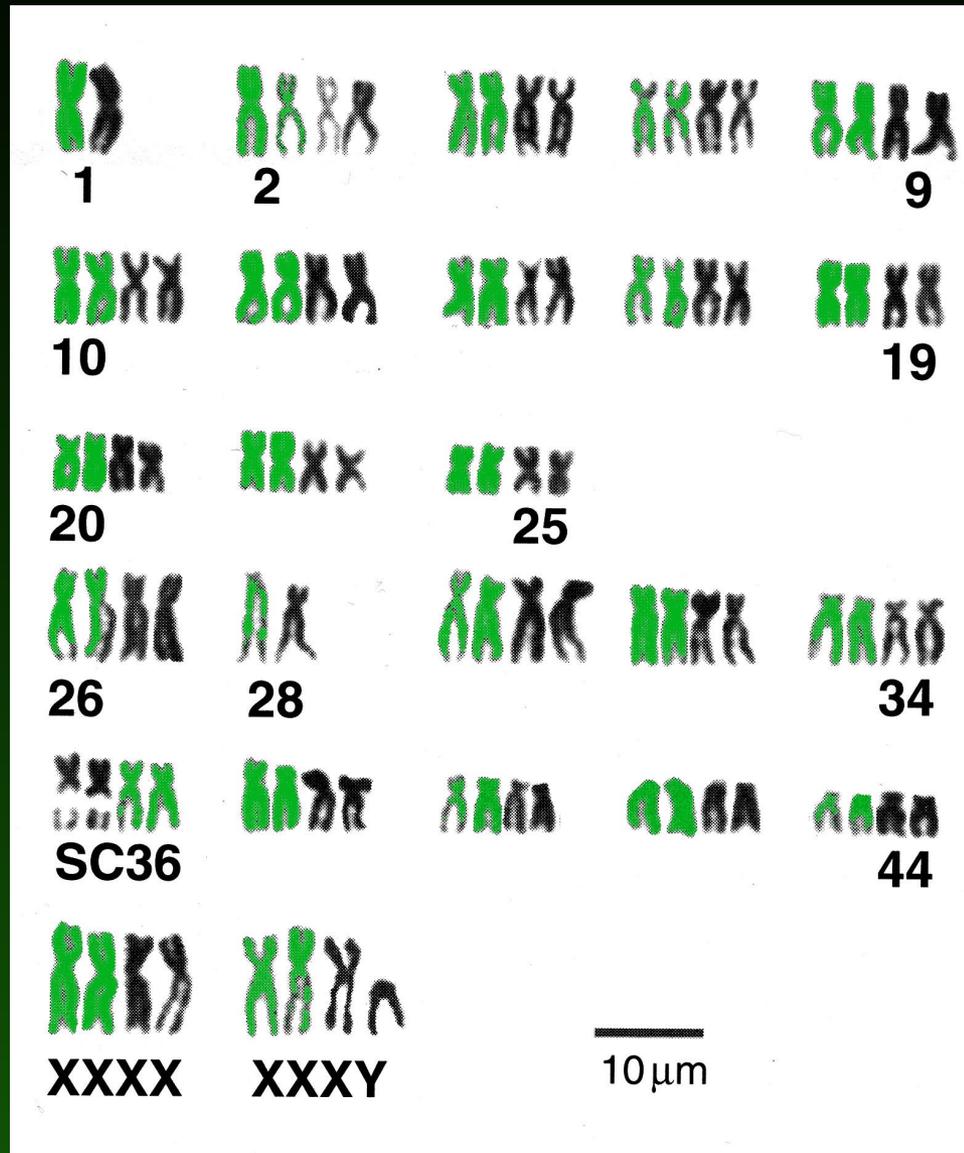
# Мейоз (! Нет поливалентов)



51 бивалент *Tupaia ocostomys barrerae* (A) и

46 бивалентов *Pirapocostomys aureus* (B)

# Кариотип *Pipranacoctomys aureus*



*Karyotype*

*“arranged as  
a tetraploid”*

Предположим, что  
зеленые хромосомы  
достались от одного  
предка, черные – от  
другого.

Как они будут  
обмениваться  
участками при  
кроссинговере?

*(Gallardo et al., 2004)*

Все африканской лягушки рода *Xenopus*  
(кроме *Xenopus tropicalis*) — аллополиплоиды.

Species	DNA (pg/cell)	Chromosome (n/cell)
<i>Xenopus</i>		
<i>Silurana</i> :		
<i>X. (S.) tropicalis</i>	3.6	20
<i>X. (S) epitropicalis</i>	6.9	40
<i>Xenopus</i> :		
<i>X. laevis</i>	6.4	36
<i>X. gilli</i>	6.4	36
<i>X. largeni</i>	5.9	36
<i>X. muelleri</i> -East	7.6	36
-West	7.5	36
<i>X. borealis</i>	7.1	36
<i>X. clivii</i>	8.5	36
<i>X. fraseri</i>	6.4	36
<i>X. pygmaeus</i>	6.3	36
<i>X. amieti</i>	11.4	72
<i>X. andrei</i>	8.8	72
<i>X. boumbaensis</i>	9.3	72
<i>X. ruwenzoriensis</i>	16.3	108
<i>X. vestitus</i>	12.8	72
<i>X. wittei</i>	12.6	72
<i>X. longipes</i>	16	108

**2n**

варьирует

от 20 до

**108 (12x)**

*Xenopus tropicalis*



*X. laevis*

**Из Kobel, 1996**

(Всего 36 слайдов)

Иллюстрация аллополтплоидии:

*Xenopus vestitus* (72 хр.) × *Xenopus wittei* (72 хр.)

В мейозе гибрида

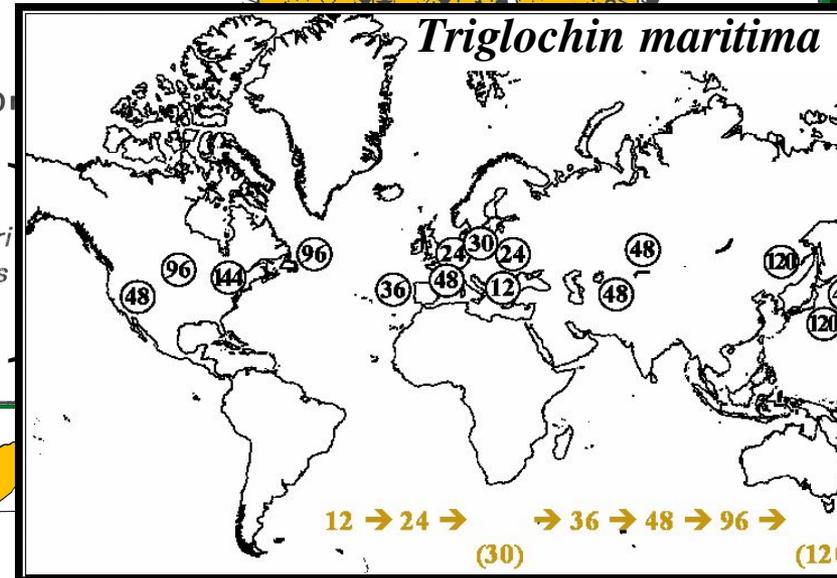
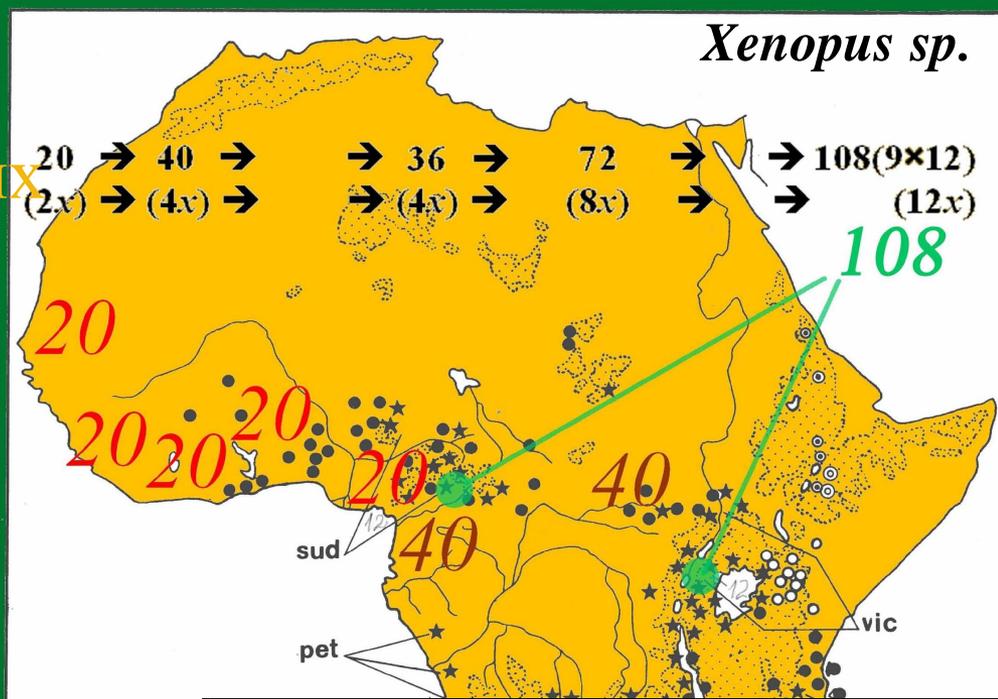
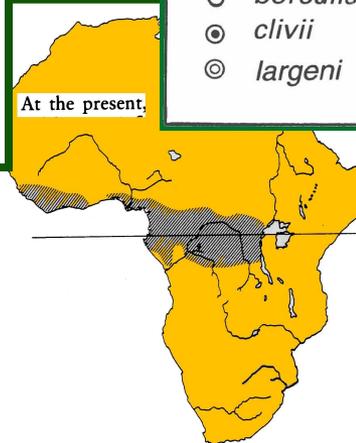
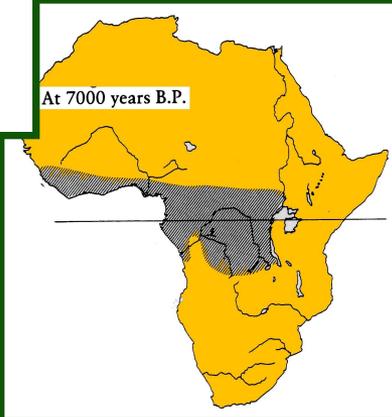
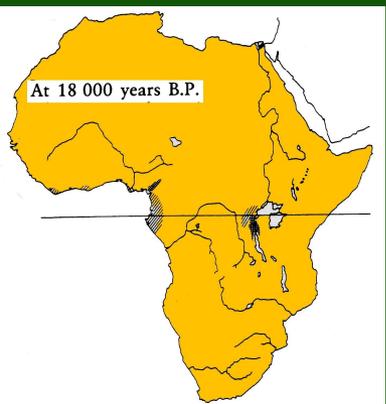
36 хр. объединяются в 18 бивалентов

(получены от одного и того же родительского вида),  
а остальные хромосомы бивалентов не образуют.



(Kobel, 1996;  
Kobel et al., 1996)

# «Сложение геномов» В ЭВОЛЮЦИИ ПОЛИПЛОИДНЫХ ДВУПОЛЫХ ВИДОВ



(По Tinsley et al., 1996)

(По Быстровой и Миняеву, 1969)

(Всего 36 слайдов)

Гибридизация не означает подлинного слияния генофондов двух видов (в ней всегда участвует небольшое число особей).

Гибридный вид объединяет лишь небольшие фрагменты двух видовых геномов.



[Взамен проф.Рентгену и лауреату Мёллеру]

Полиморфизм природных популяций:  
*“Вид как губка напитан  
рецессивными мутациями...”*



С. С. ЧЕТВЕРИКОВ

*С.С.Четвериков, 1926*



Timoféeff-Ressovsky (1960-е  
годы)

Эволюция как результат изменения частот генов. :  
“Популяция – элементарная эволюирующая  
единица.”

*Timoféeff-Ressovsky (1939)*



Timoféeff-Ressovsky (1939)

Эволюция как результат изменения частот генов. :  
“Популяция – элементарная эволюирующая  
единица.”

*Timoféeff-Ressovsky (1939)*

[Что такое вид никто не знает.]

*«Вид представляет собой группу популяций, которые обмениваются генами или потенциально способны к тому. Геном вида остается реальной общностью».*

*(Dobzhansky, 1941, p. 378)*

*Иными словами, вид представляет собой независимый «банк генетической информации», из которого особи берут гены, используют их в течение одного поколения и возвращают следующим поколениям, иногда с прибавлением новых, возникших за время их жизни мутаций.*

[Интрогрессия мала, самобытность.]



[Что такое вид никто не знает.]

*«Вид представляет собой группу популяций, которые обмениваются генами или потенциально способны к тому. Геном вида остается реальной общностью».*

*(Dobzhansky, 1941, p. 378)*

*Иными словами, вид представляет собой независимый «банк генетической информации», из которого особи берут гены, используют их в течение одного поколения и возвращают следующим поколениям, иногда с прибавлением новых, возникших за время их жизни мутаций.*

[Интрогрессия мала, самобытность.]



Добржанский, 1935  
год

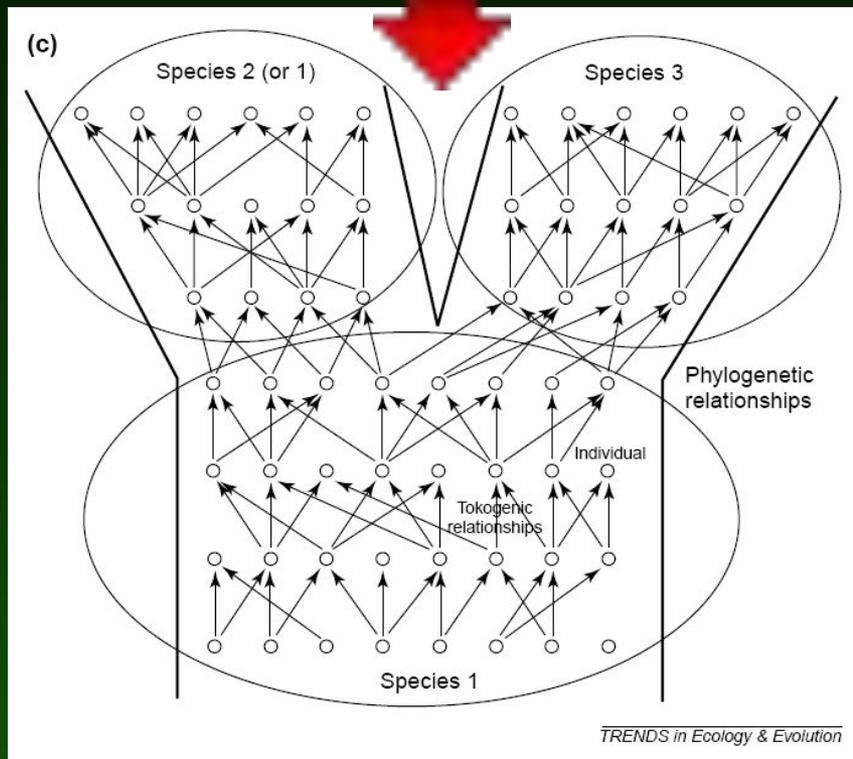
# Участие индивидуальных генотипов особей в развитии и дивергенции видов («обычных»)

Межвидовой барьер внешний (напр. географический) или внутренний (генетический)



*Dobzhansky, 1955*

Видообразование — это расхождение двух генных пулов (= видовых геномов)

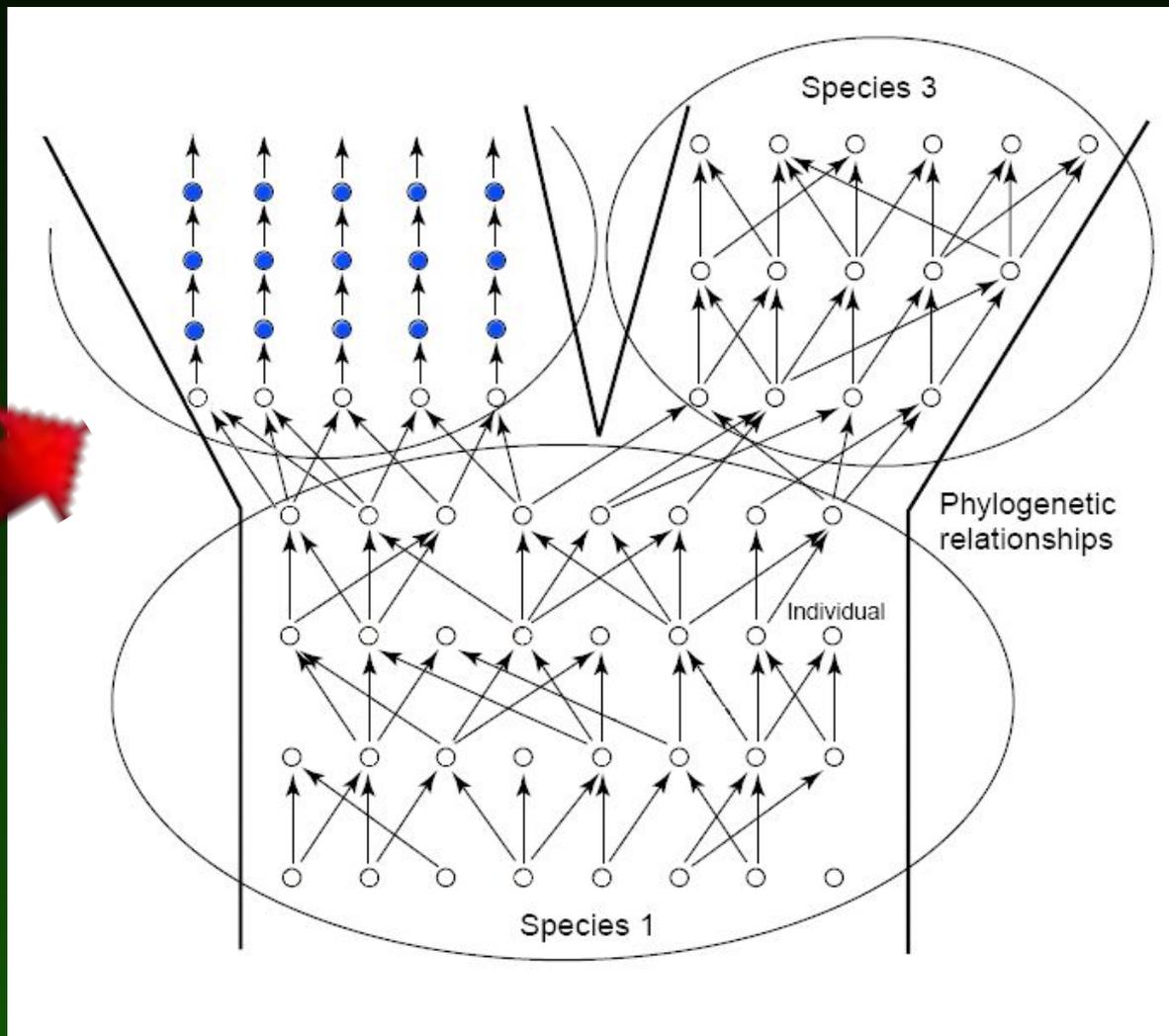


TRENDS in Ecology & Evolution

# Участие индивидуальных генотипов особей в развитии клональных (слева) и «обычных» (справа) видов

Переход к  
клонированию

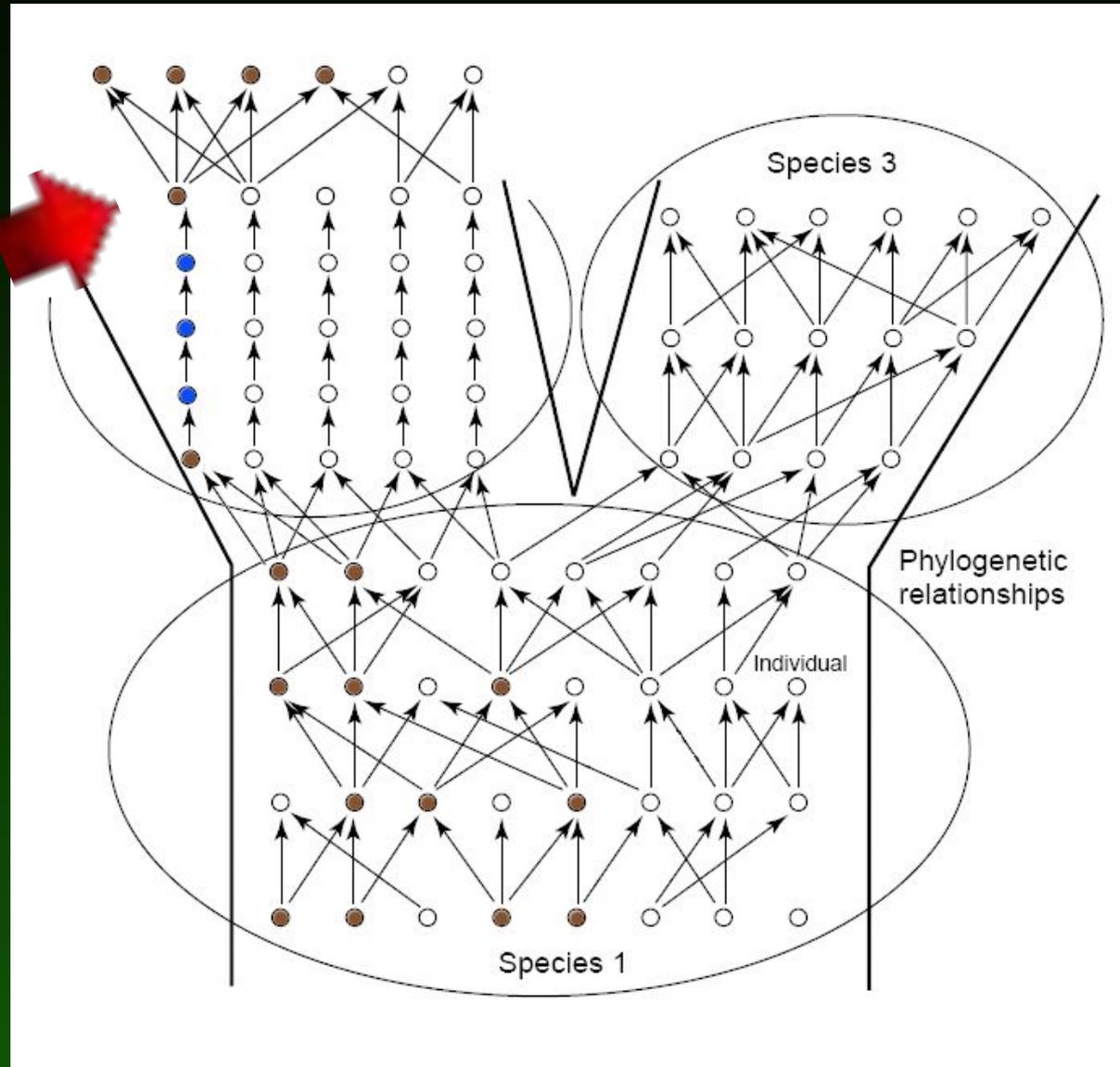
От двуполого  
вида отделилась  
клональная  
раса или вид



# Возможен ли возврат к популяционной эволюции?

(Существуют же жизненные циклы с циклическим партеногенезом! *Daphnia* и пр.)

Возврат к  
двулому  
размножению



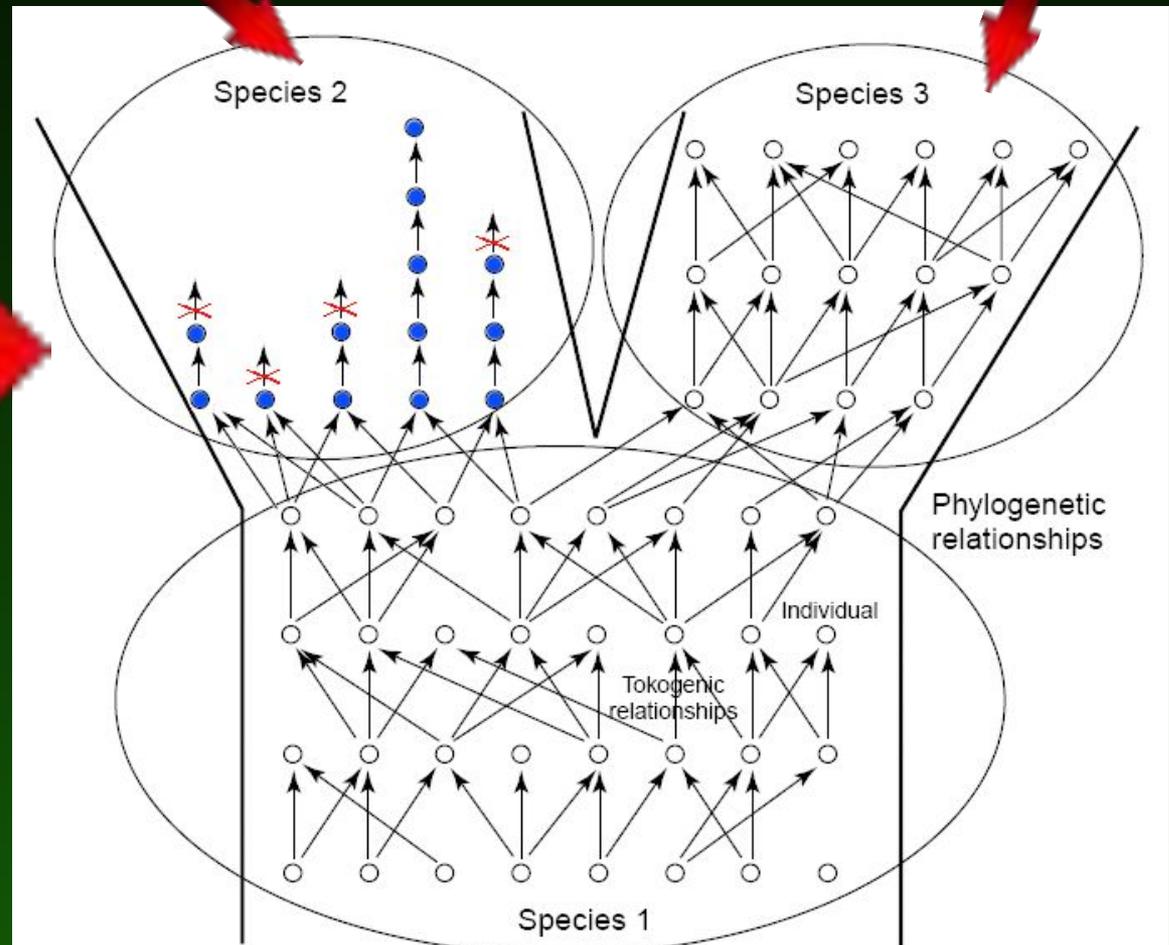
# Возврат невозможен:

Число особей велико,  
а генотип один

Число особей = числу  
индивидуальных генотипов

(Утрата  
полиморфизма)

Переход к  
клонированию  
сопровождается  
конкуренцией  
кЛОНОВ



# Сравнение клональных и рекомбинирующих организмов

## Клональные «виды»

1. Ограниченное число тиражируемых генотипов (только элитные особи).

2. Только лучшие (современные) аллели.

3. Высокая гетерозиготность особей, малое аллельное разнообразие (*Young, 1979*).

4. Эфемерность.

## «Обычные» виды

1. Огромное разнообразие индивидуальных генотипов. (Почти каждая особь, кроме монозиготных близнецов, — генотипически уникальна.) Устойчивые популяции.

2. Генетический груз (несовременные аллели).

3. Гетерозиготность более низкая, аллельное разнообразие высокое (большой мобилизационный резерв наследственной изменчивости; Шмальгаузен, 1939; Гершензон, 1941, 1983).

4. Долговечность.

**(Здесь можно остановиться)** (Всего 36 слайдов)

**ZOOLOGICAL  
JOURNAL**  
OF THE LINNEAN SOCIETY



*A Journal of Evolution*

Published for the  
**LINNEAN SOCIETY OF LONDON**  
BY BLACKWELL PUBLISHING  
108 Cowley Road, Oxford OX4 1JF, UK  
and 350 Main Street, Malden, MA 02148, USA

*Благодарю*

*за внимание* [Дальше не обсуждать]