Занятие третье

Остановка рекомбинации у двуполых видов

С. Д. Гребельный

<actinia@zin.ru>

Зоологический институт РАН
Лаборатория Морских Исследований

Клональное размножение	“Половое размножение” обычных видов
соматическое апомиктическое партеногенетическое	двуполое раздельнополое гермафродитное
диплоиды и полиплоиды (часто нечетные)	диплоиды (или вторично диплоидизированные формы)
Рекомбинация подавлена, мейоз нарушен (хотя размножение может проходить с использованием гамет)	Регулярная рекомбинация при участии мейоза

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

[Но клональные формы – не виды!]

Добржанский, Майр, Гексли (Mayr, Dobzhansky, Huxley)

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

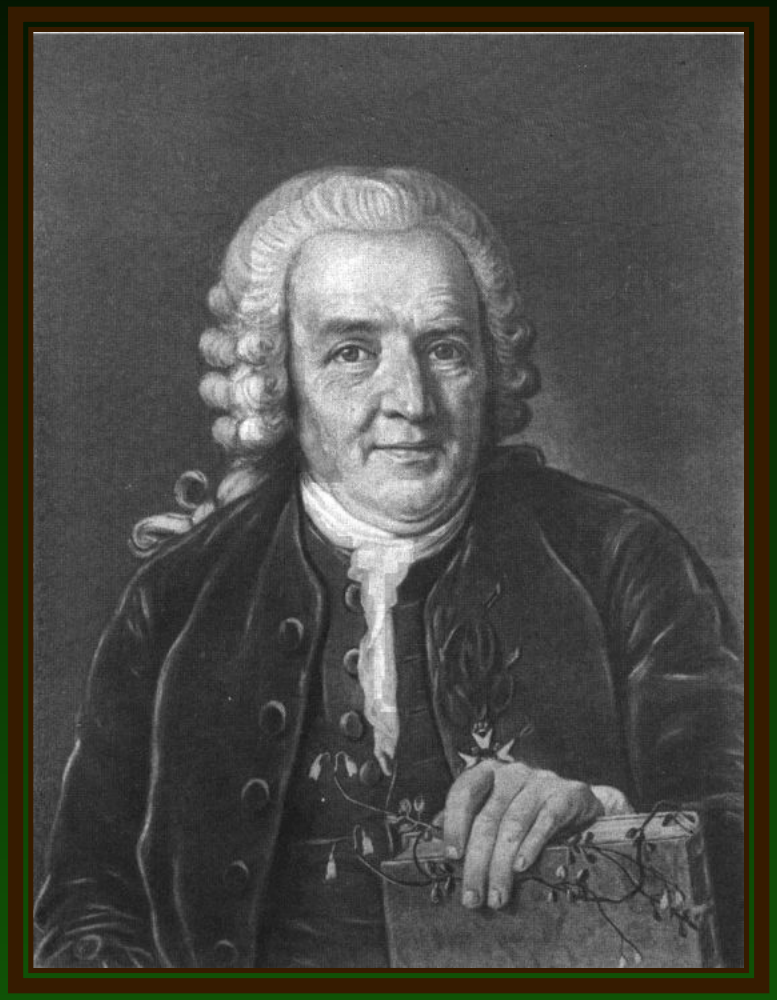
Аллопатрическое **(географическое) видообразование**

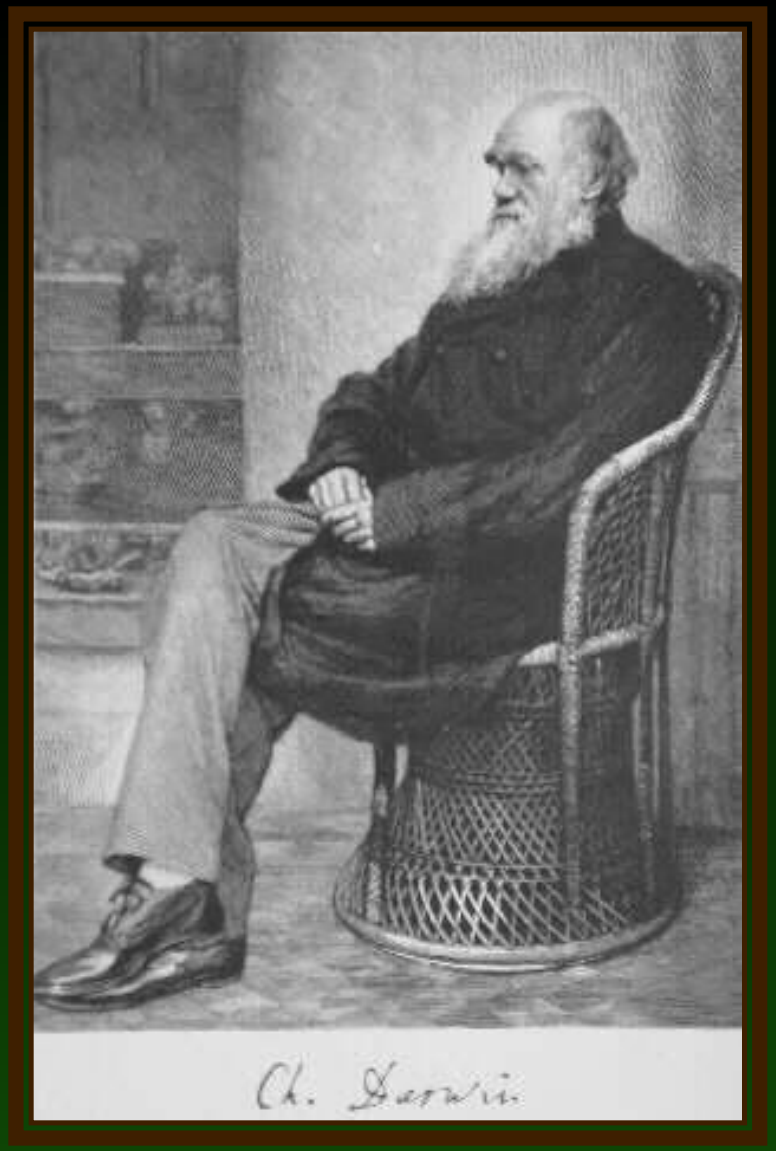
Добржанский. Отбор против гибридов в зоне вторичного контакта

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***.

(Всего 36 слайдов)

Гибриды и полиплоиды несомненно возникают **скачком**!

Но могут ли путем **сальтации** появиться двуполые виды?

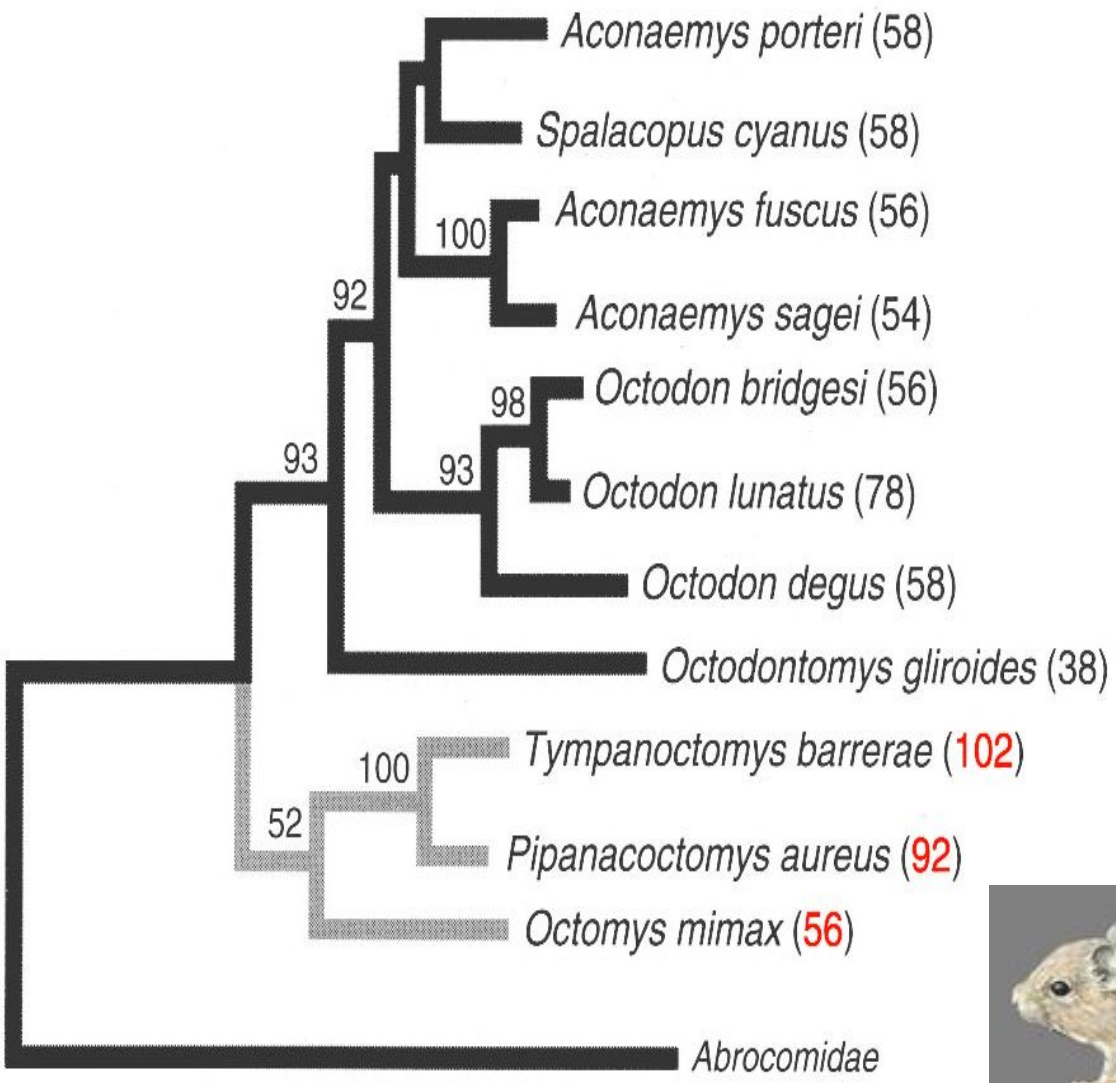
Доказывает ли двуполое размножение, что идет полноценная **рекомбинация**?

Южноамериканские грызуны *Octodontidae*

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**)

(Gallardo et al., 2004)



(Всего 36 слайдов)

Сравнение видов Octodontidae по содержанию ДНК

В среднем для отряда -*7.9 pg*

(исследован 31 вид)

16.8 pg DNA

Tympanoctomys barrerae 102 хромосом

15.34 pg DNA

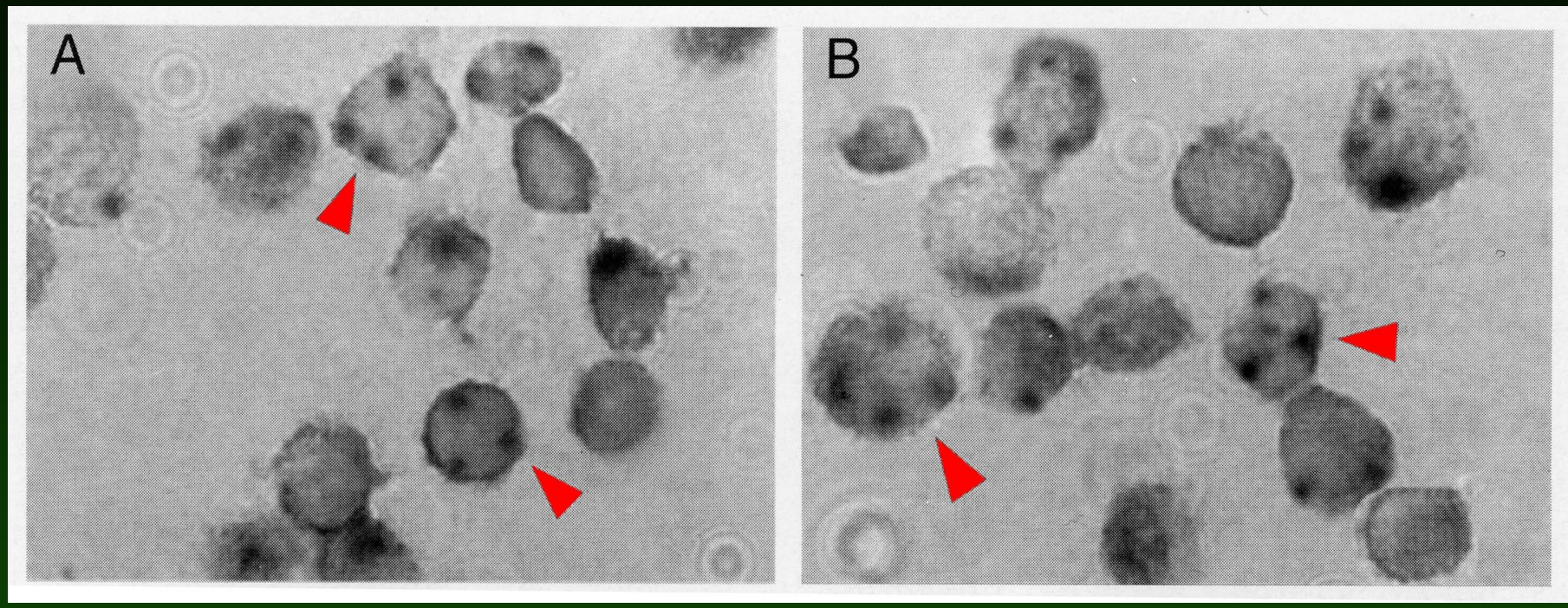
Pipanacoctomys aureusu 92 хромосомы

8.0 pg DNA

Octomys mimax56 хромосом

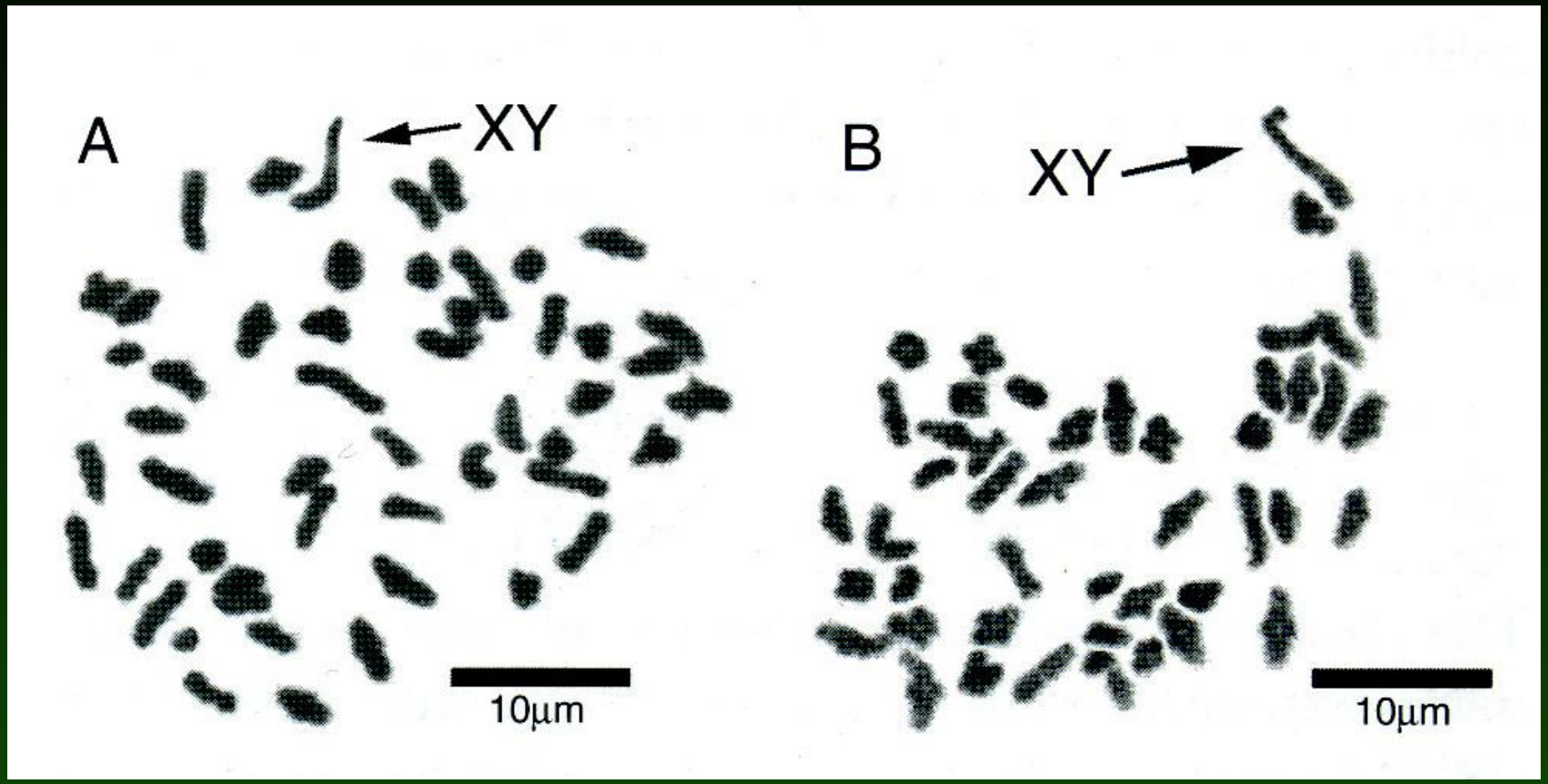
(Всего 36 слайдов)

Интерфазные ядра ***Tympanoctomys barrerae***
А – самца, В – самочки; *PCR in situ*



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

Мейоз (! Нет поливалентов)

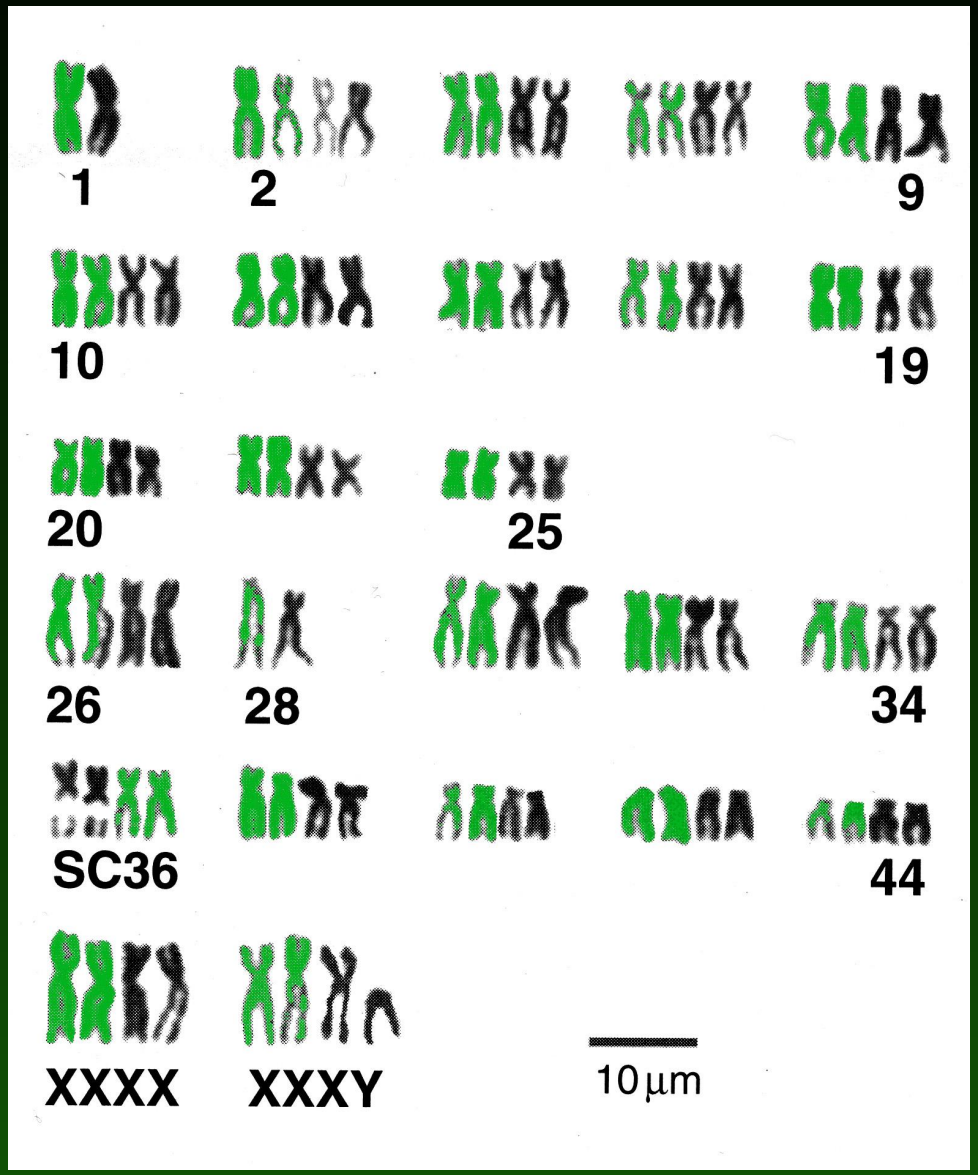


51 бивалент ***Tympanoctomys barrerae (A)*** и

46 бивалентов ***Pipanacoctomys aureus (B)***

(Всего 36 слайдов)

Кариотип *Pipanacoctomys aureus*



Karyotype

“arrenged 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)

(Всего 36 слайдов)

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

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

2n варьирует от 20 до 108 (***12 x***)

Xenopus tropicalis

Из Kobel, 1996

(Всего 36 слайдов)

Иллюстрация аллополтплоидии:

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

В мейозе гибрида

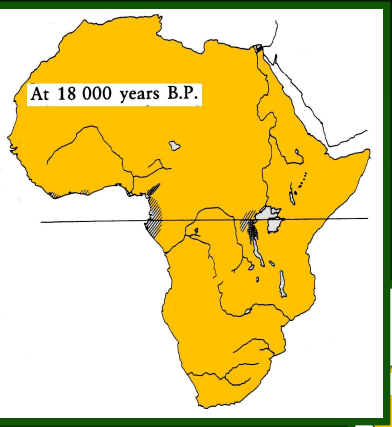
36 хр. объединяются в 18 бивалентов

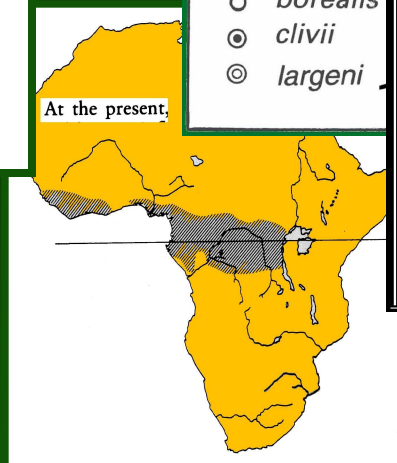
(получены **<u>от одного и того же</u>** родительского вида),

а остальные хромосомы бивалентов не образуют.

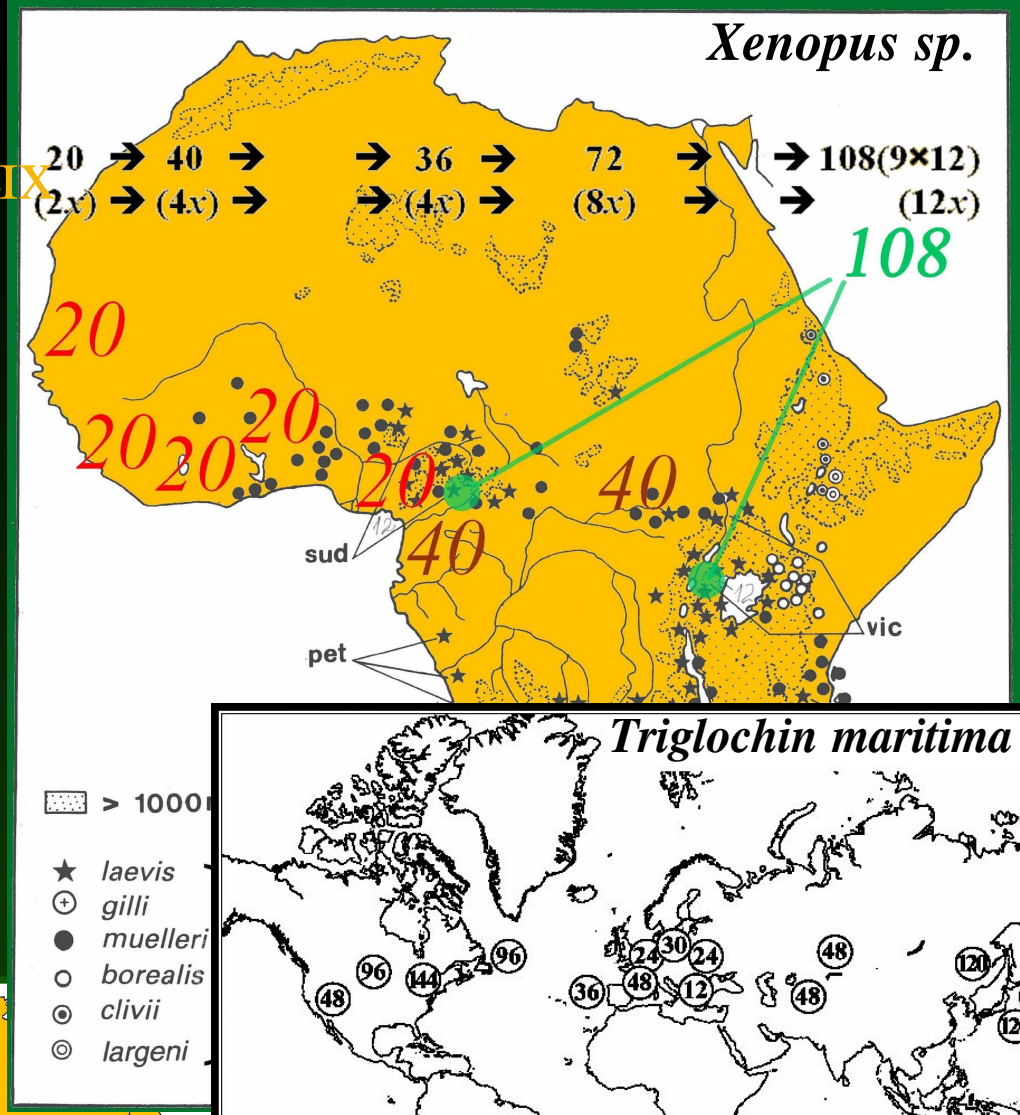
(Kobel, 1996;
Kobel et al., 1996)

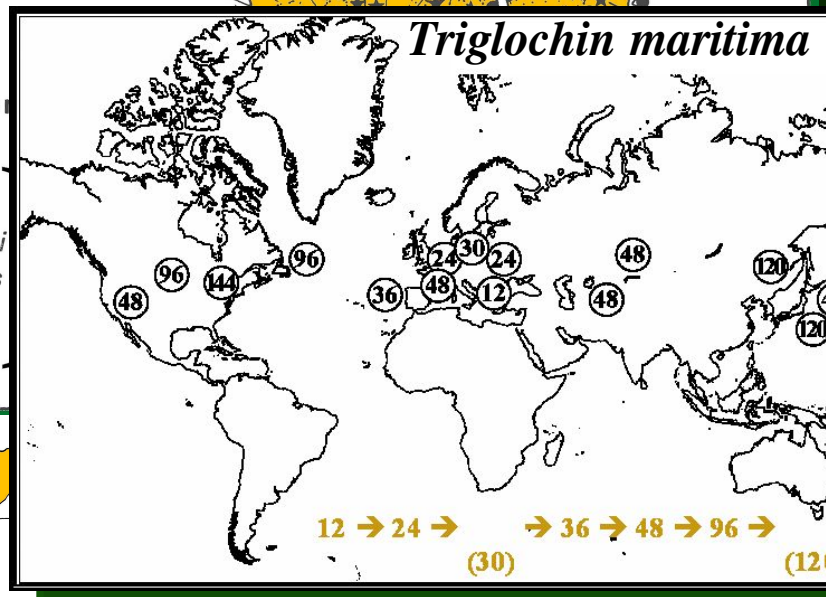
«Сложение геномов» в эволюции полиплоидных двуполых видов





(По Tinsley et al., 1996)





(По Быстровой и Миняеву, 1969)

(Всего 36 слайдов)

<u>Гибридизация</u> не означает подлинного **<u>слияния</u>** генофондов двух видов (в ней всегда участвует небольшое число особей).

Гибридный вид **<u>объединяет</u>** лишь небольшие **<u>фрагменты</u>** двух видовых **<u>геномов</u>**.

(Всего 36 слайдов)

[Взамен проф.Рентгену и лауреату Мёллеру]

Полиморфизм природных популяций:

“Вид как губка напитан рецессивными мутациями…”

С.С.Четвериков, 1926

(Всего 36 слайдов)

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. ***<u>Геном вида остается реальной общностью</u>****».*

(Dobzhansky, 1941, p. 378)

Иными словами, вид представляет собой независимый ***«<u>банк генетической информации</u>»****,*

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.]

Добржанский, 1935 год

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

(Dobzhansky, 1941, p. 378)

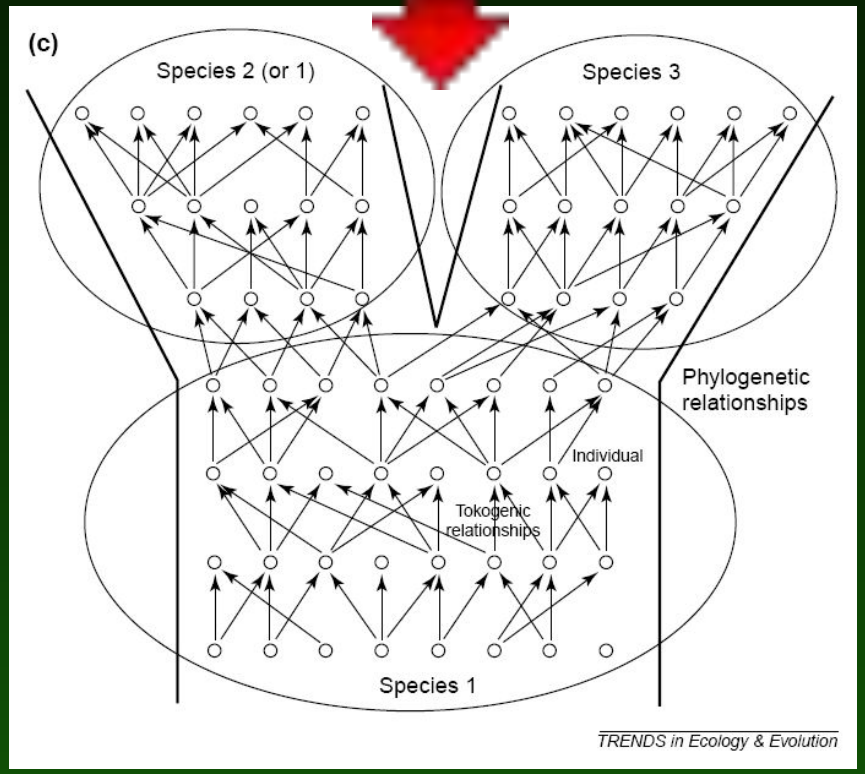
Иными словами, вид представляет собой независимый ***«<u>банк генетической информации</u>»****,*

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.]

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

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



Posada&Crandall, 2001

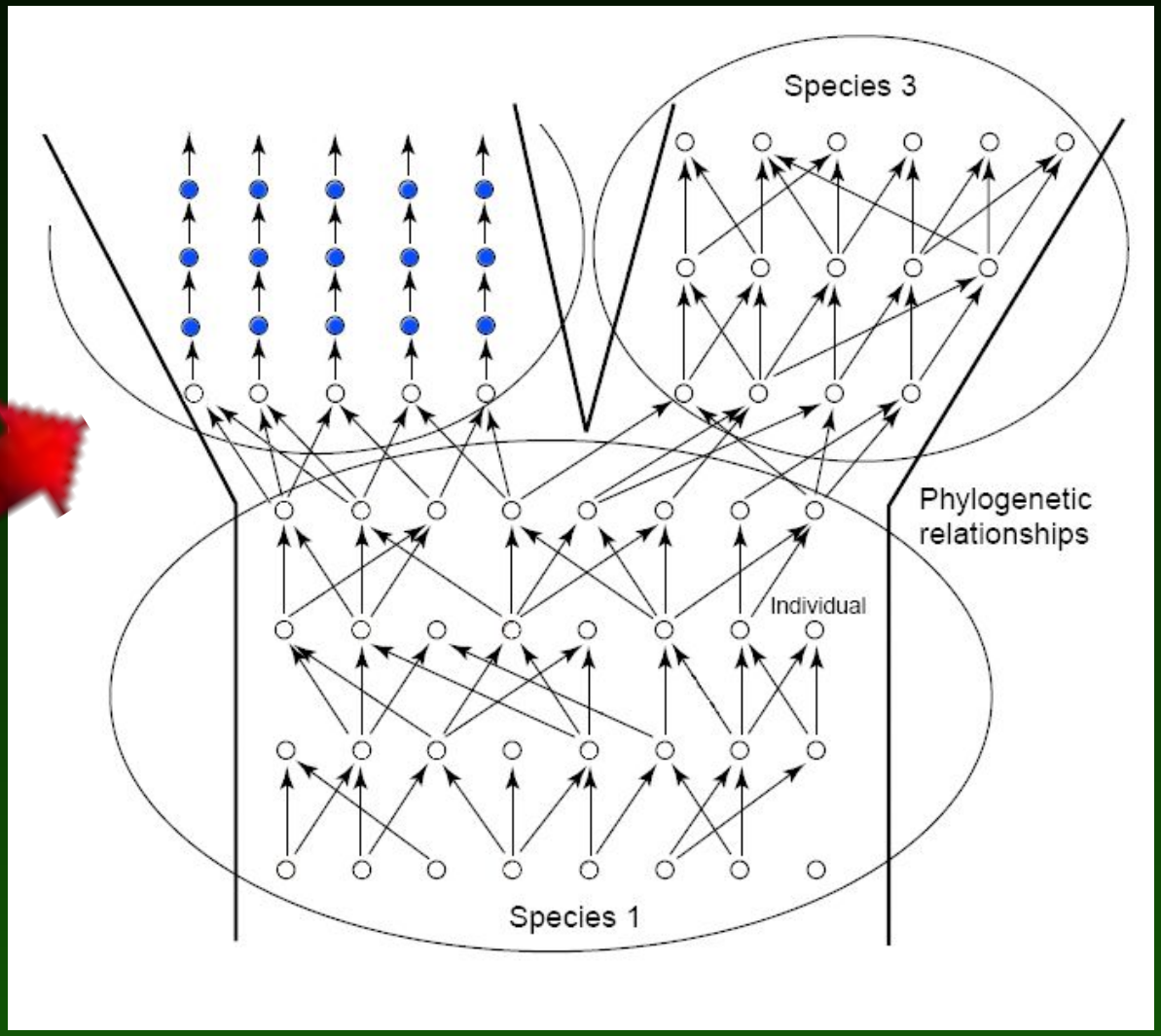
Dobzhansky, 1955

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

(Всего 36 слайдов)

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

Переход к клонированию



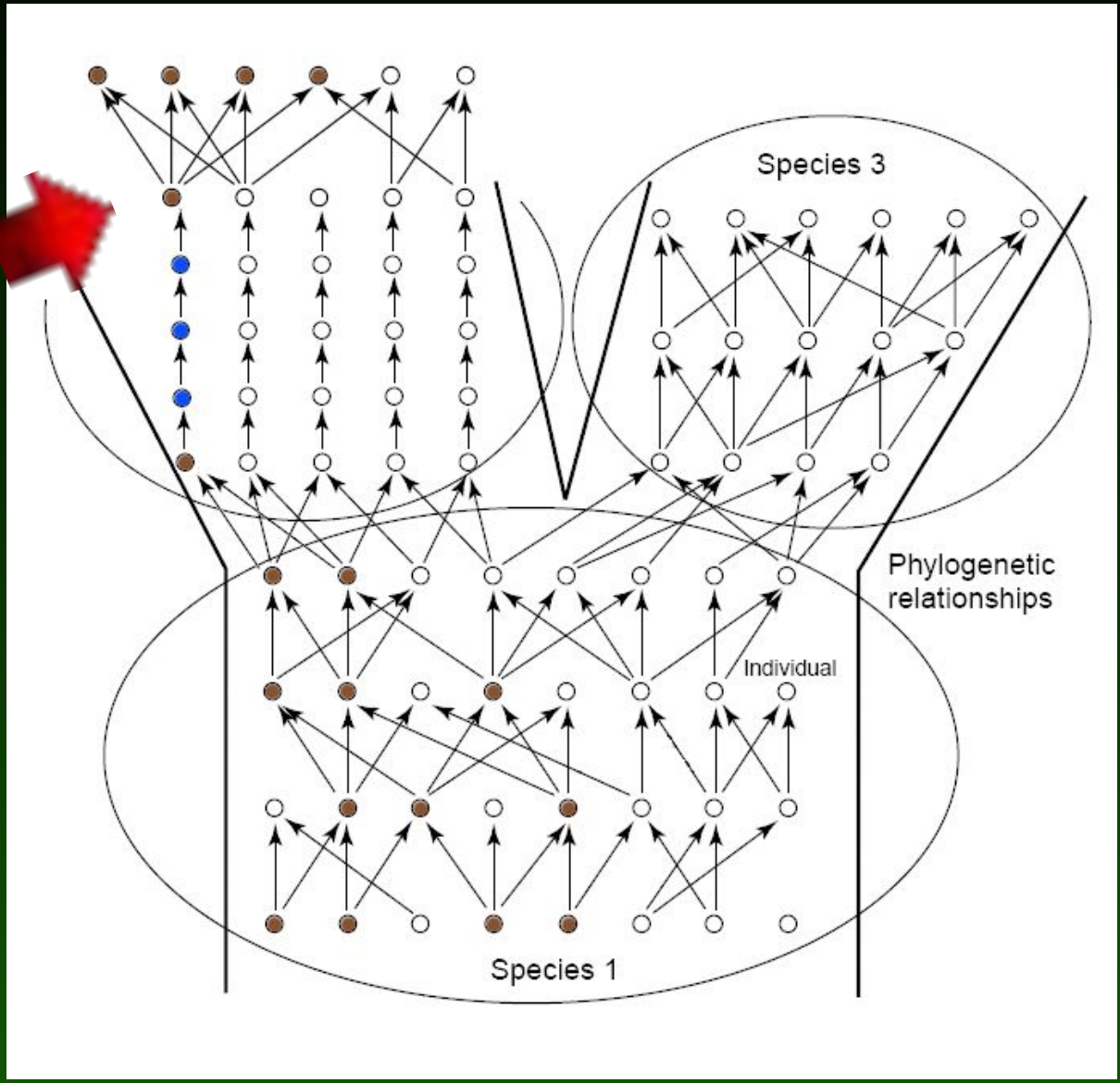
От двуполого вида отделилась клональная раса или вид

(Всего 36 слайдов)

Возможен ли возврат к популяционной эволюции?

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

Возврат к двуполому размножению



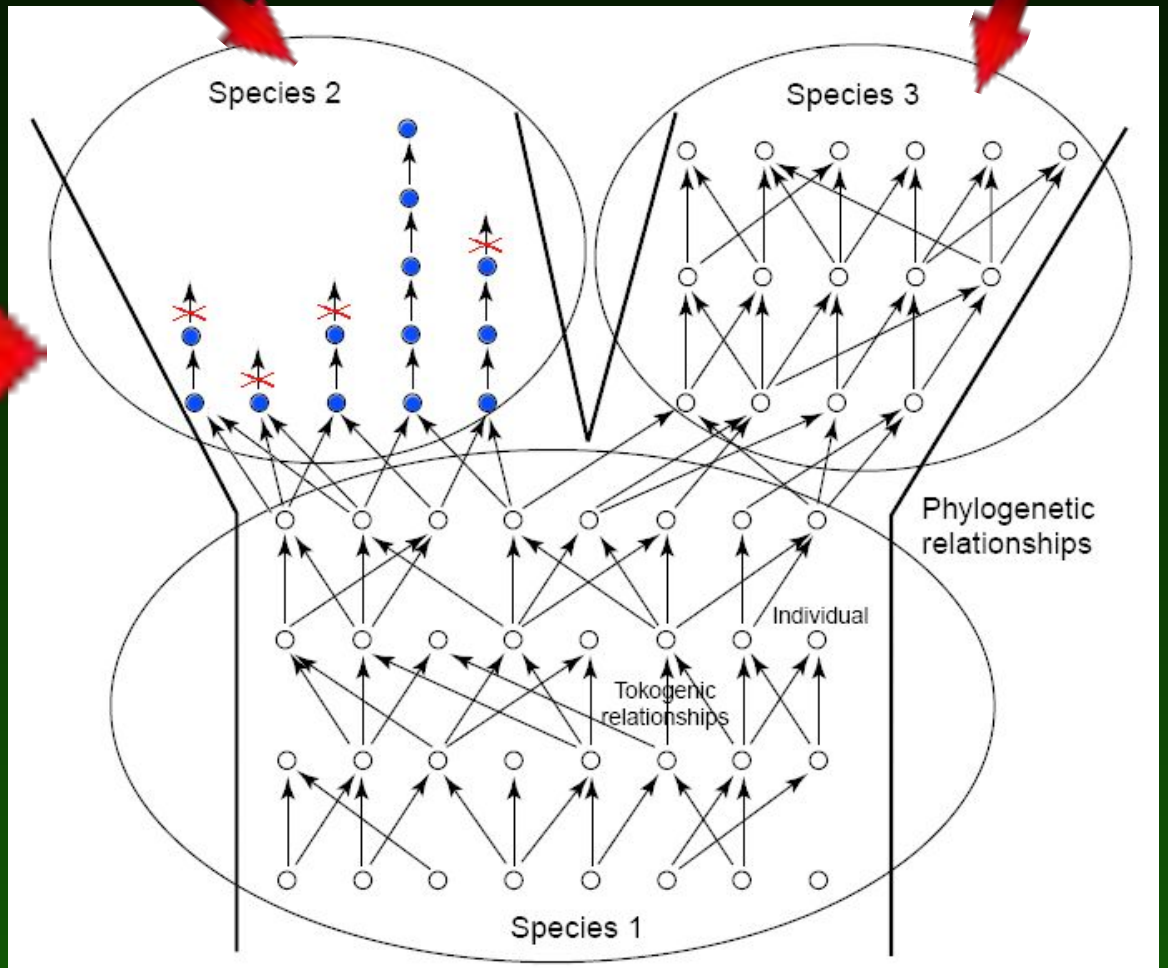
Возврат невозможен:

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»	«Обычные» виды
1. Ограниченное число тиражируемых генотипов (только элитные особи).	1. Огромное разнообразие индивидуальных генотипов. (Почти каждая особь, кроме монозиготных близнецов, — генотипически уникальна.) Устойчивые популяции.
2. Только лучшие (современные) аллели.	2. Генетический груз (несовременные аллели).
3. Высокая гетерозиготность особей, малое аллельное разнообразие ***(Young, 1979)***.	3. Гетерозиготность более низкая, аллельное разнообразие высокое (большой *мобилизационный резерв наследственной изменчивости*; ***Шмальгаузен, 1939; Гершензон, 1941, 1983***).
4. Эфемерность.	4. Долговечность.

(Здесь можно остановиться)

(Всего 36 слайдов)

Благодарю

за внимание ***[Дальше не обсуждать]***