

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.]

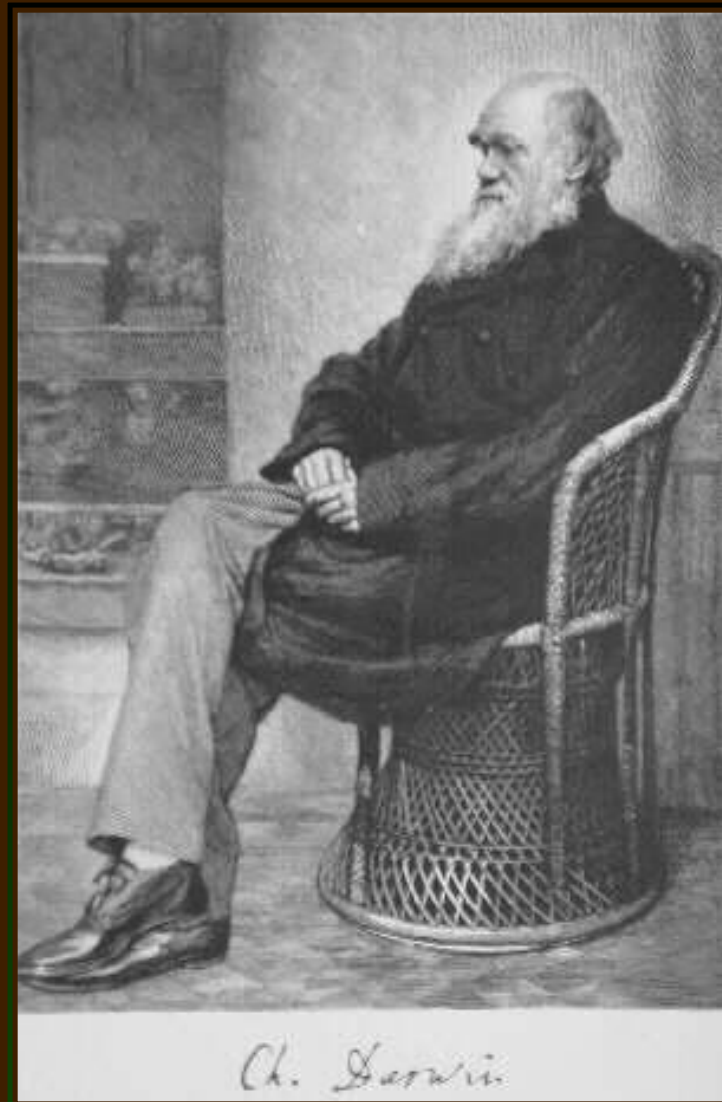
Майр, 1947, 1968 [фактич. генет. изол. видов]

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?

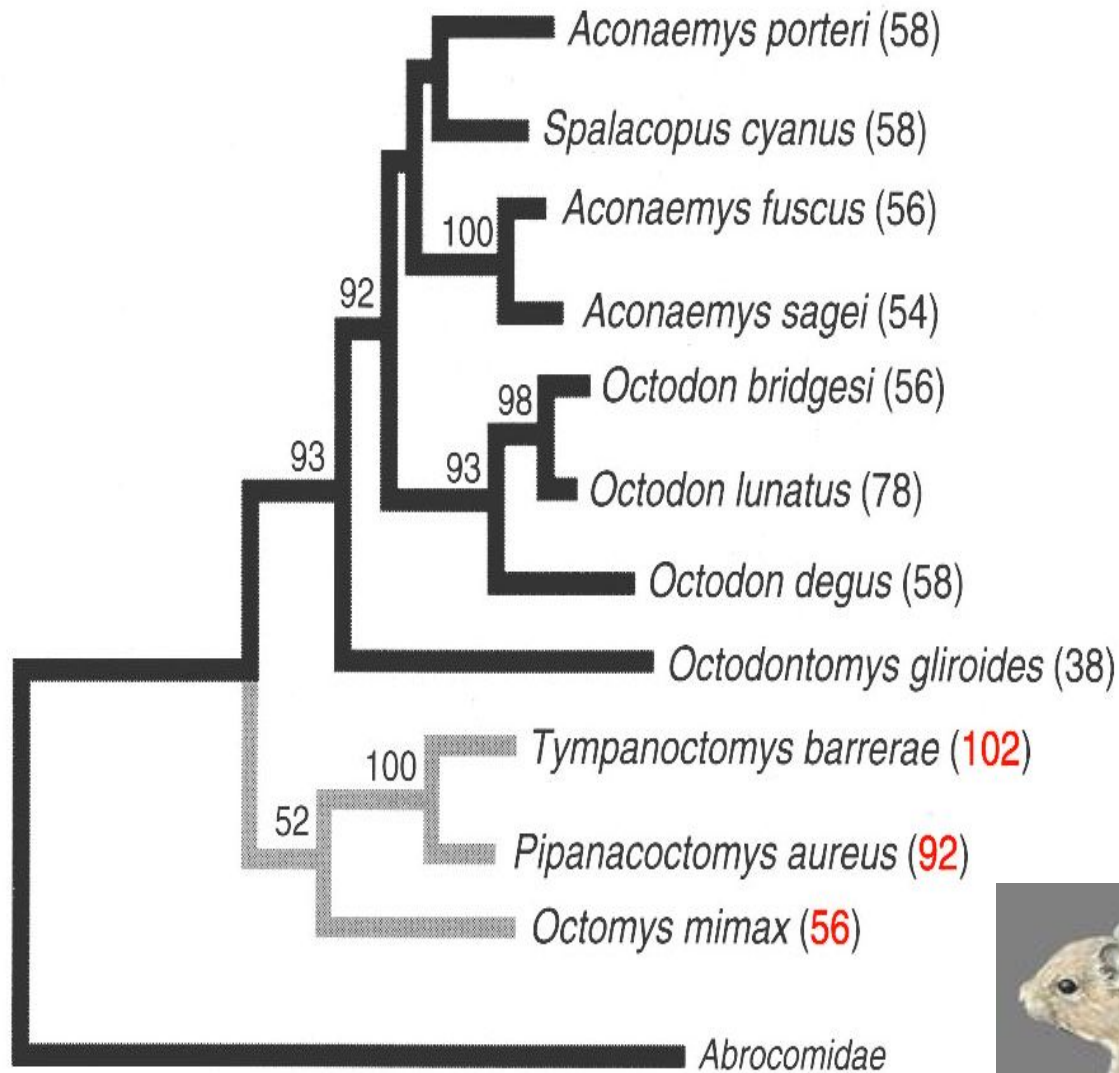
Южноамериканские грызуны *Octodontidae*



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



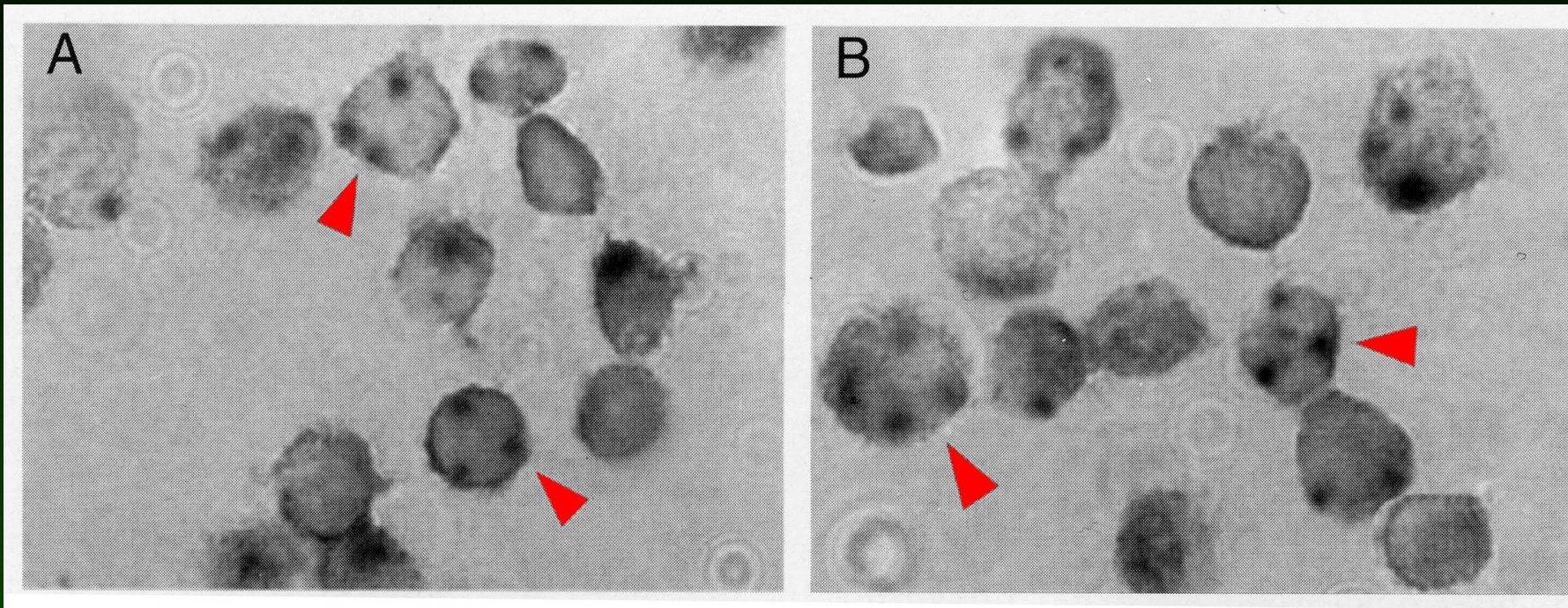
Pipanasoctomys aureusu 92 хромосомы

8.0 pg DNA



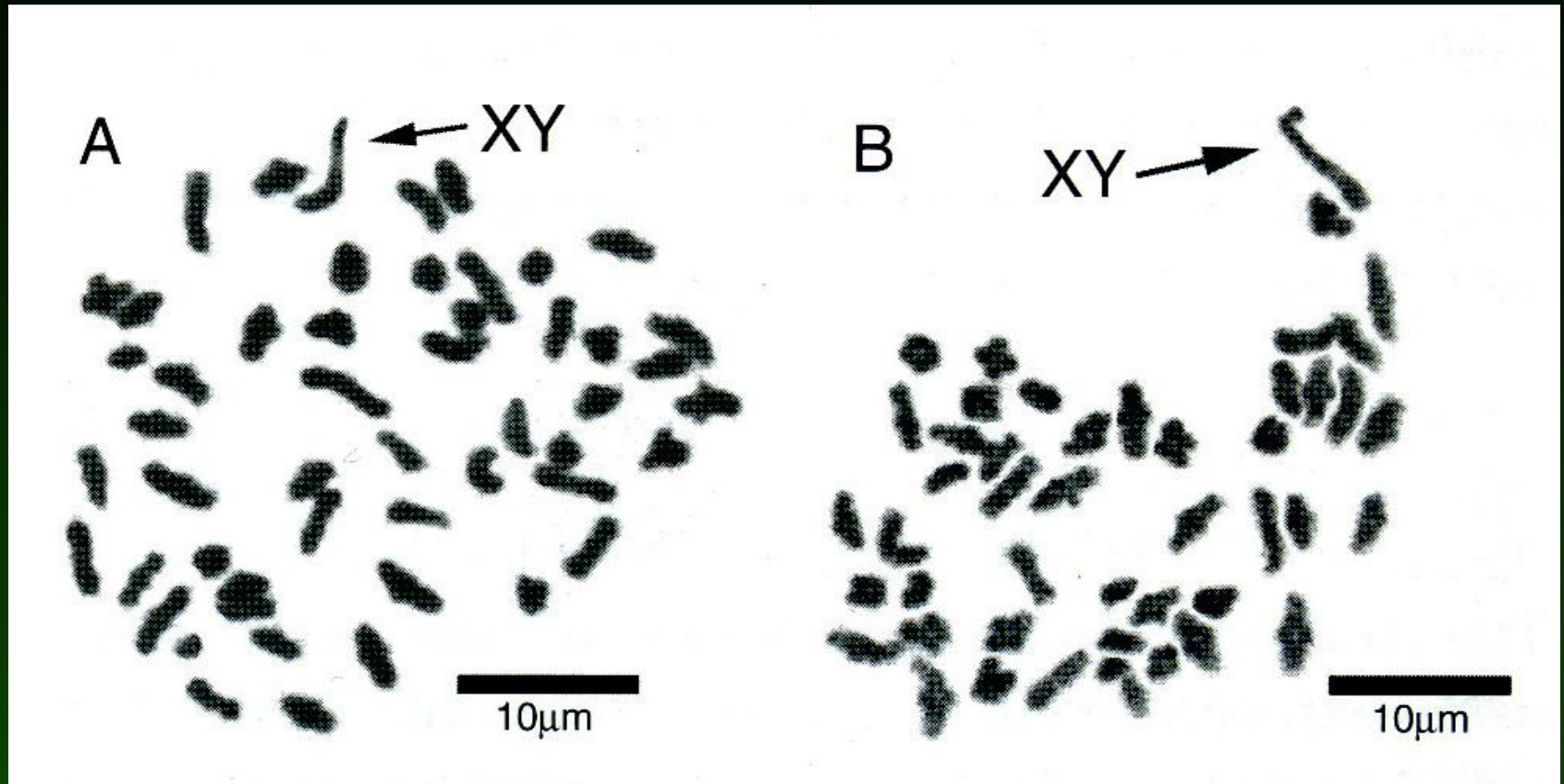
Octomys timax 56 хромосом

Интерфазные ядра *Tympanoctomys 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

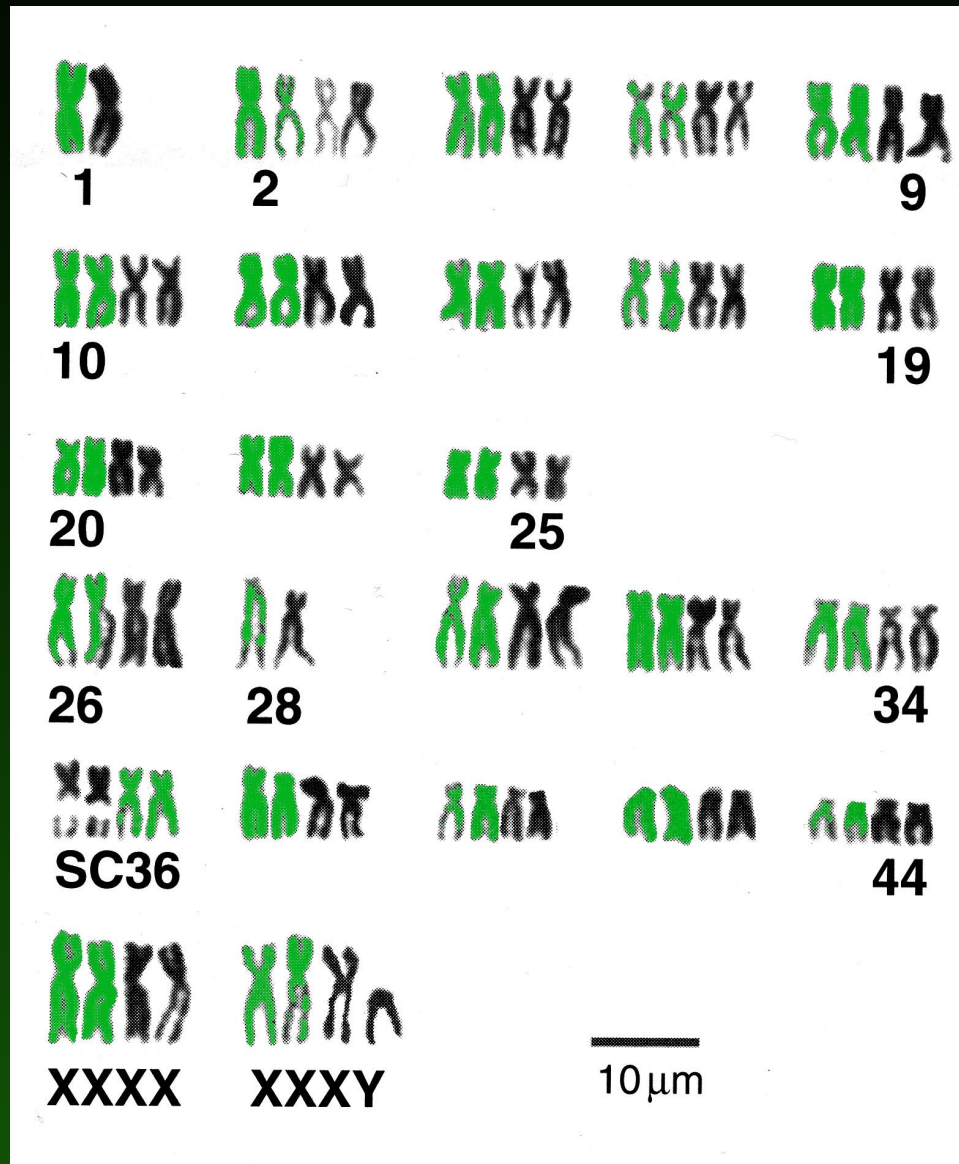
Мейоз (! Нет поливалентов)



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

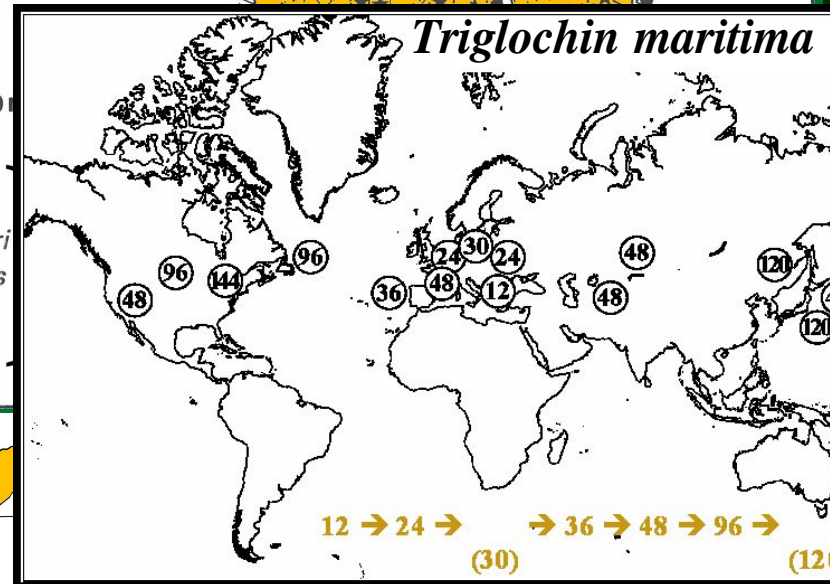
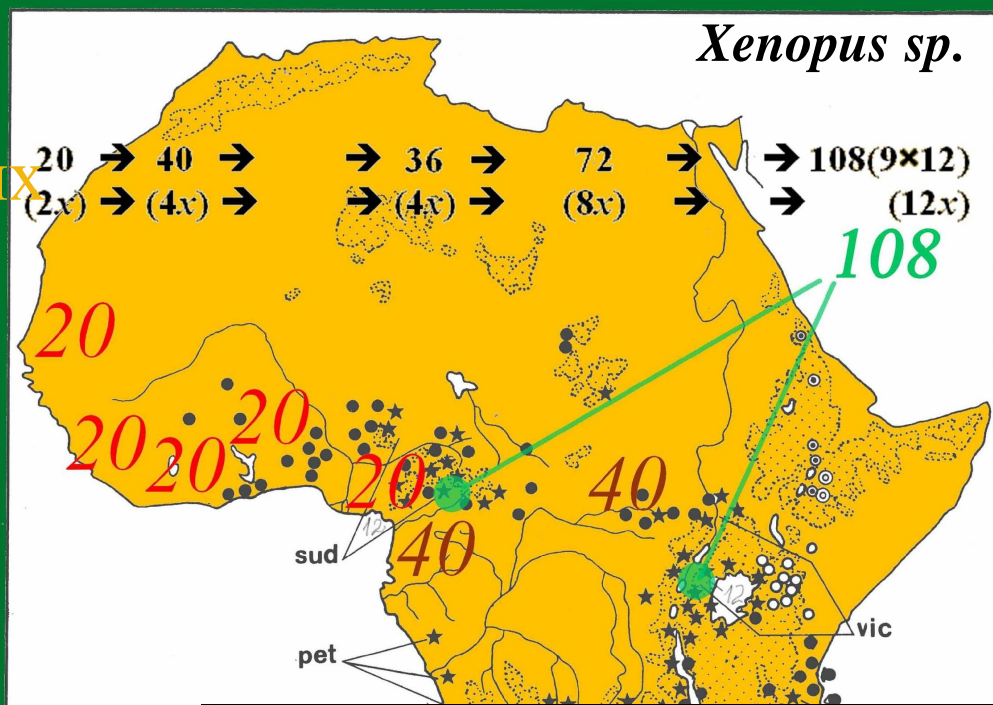
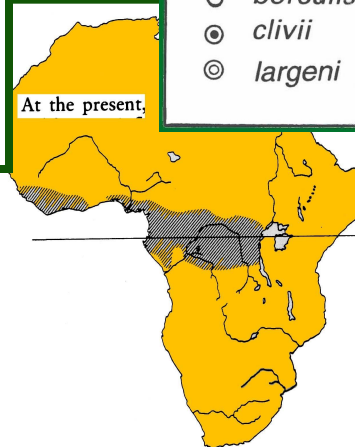
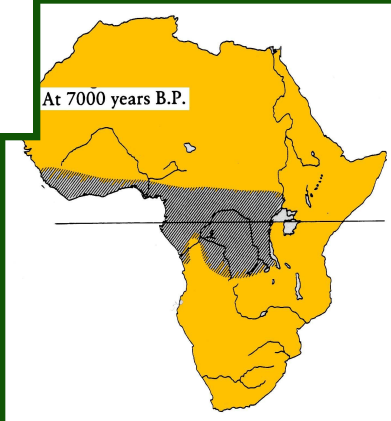
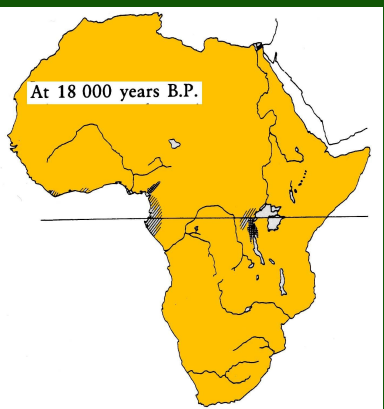
36 хр. объединяются в 18 бивалентов

(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

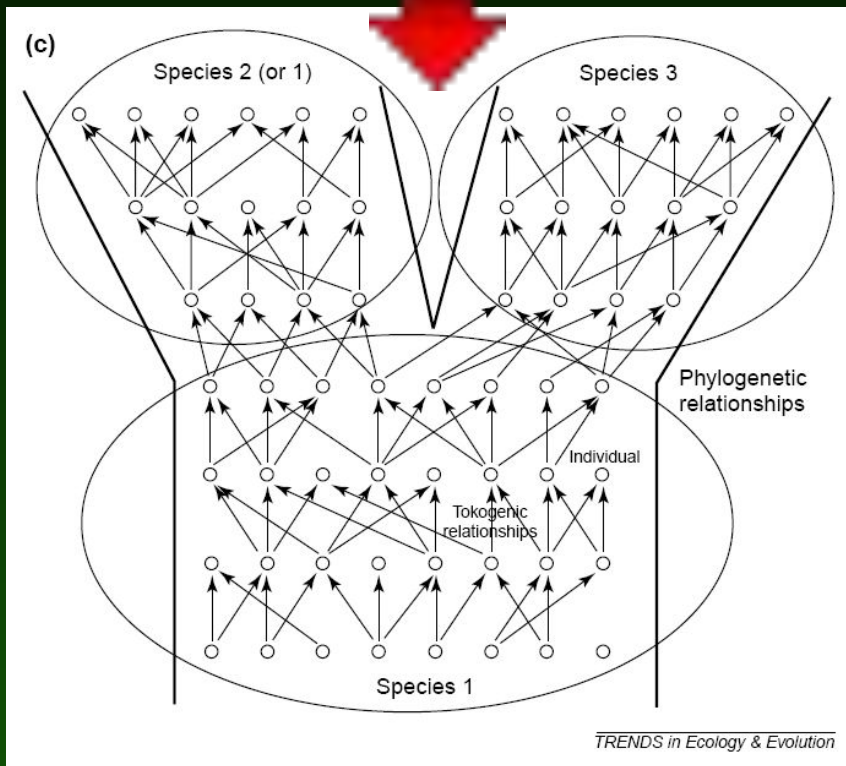
Участие индивидуальных генотипов особей в развитии и дивергенции видов («обычных»)

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



Dobzhansky, 1955

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

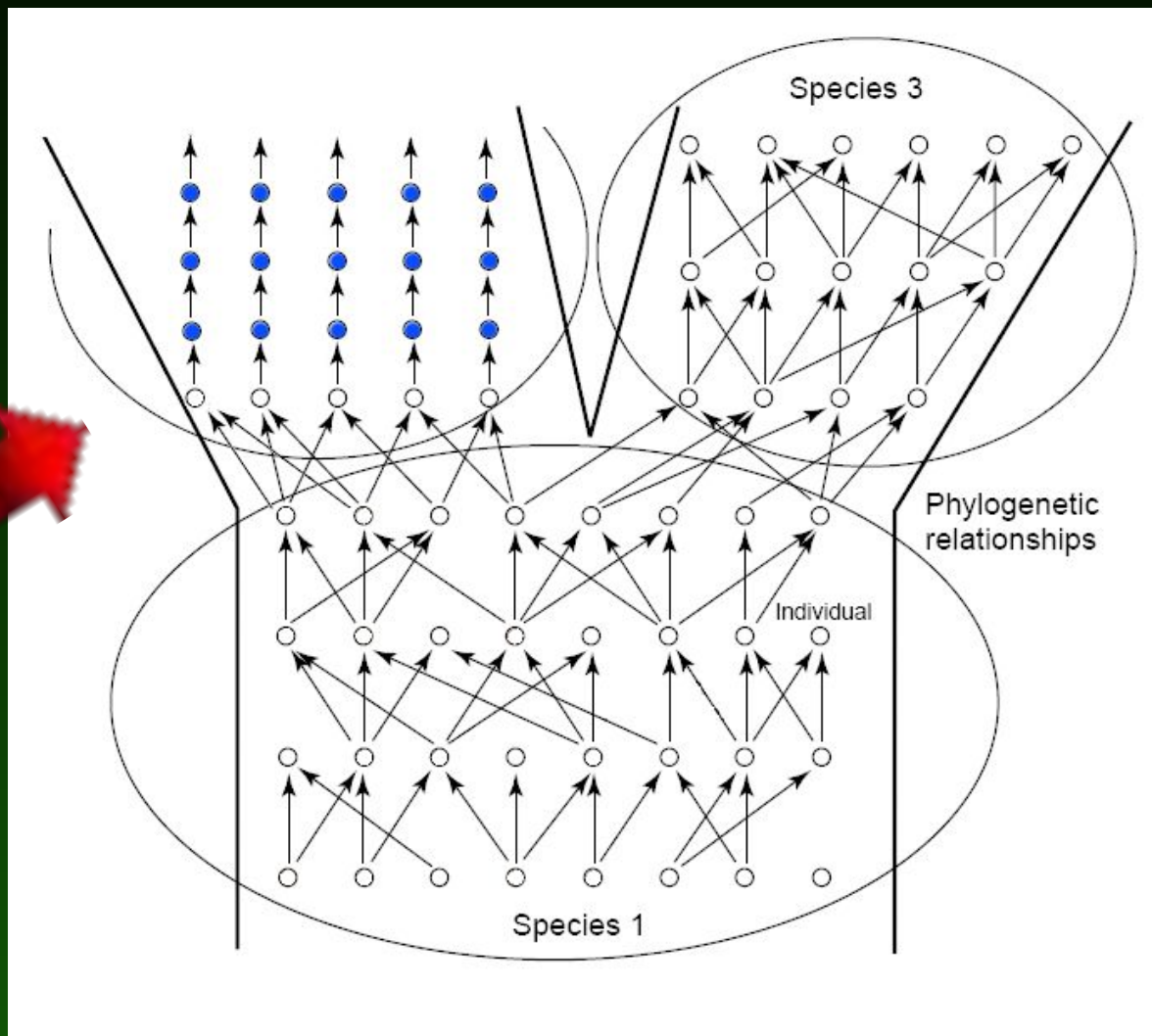


TRENDS in Ecology & Evolution

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

Переход к клонированию

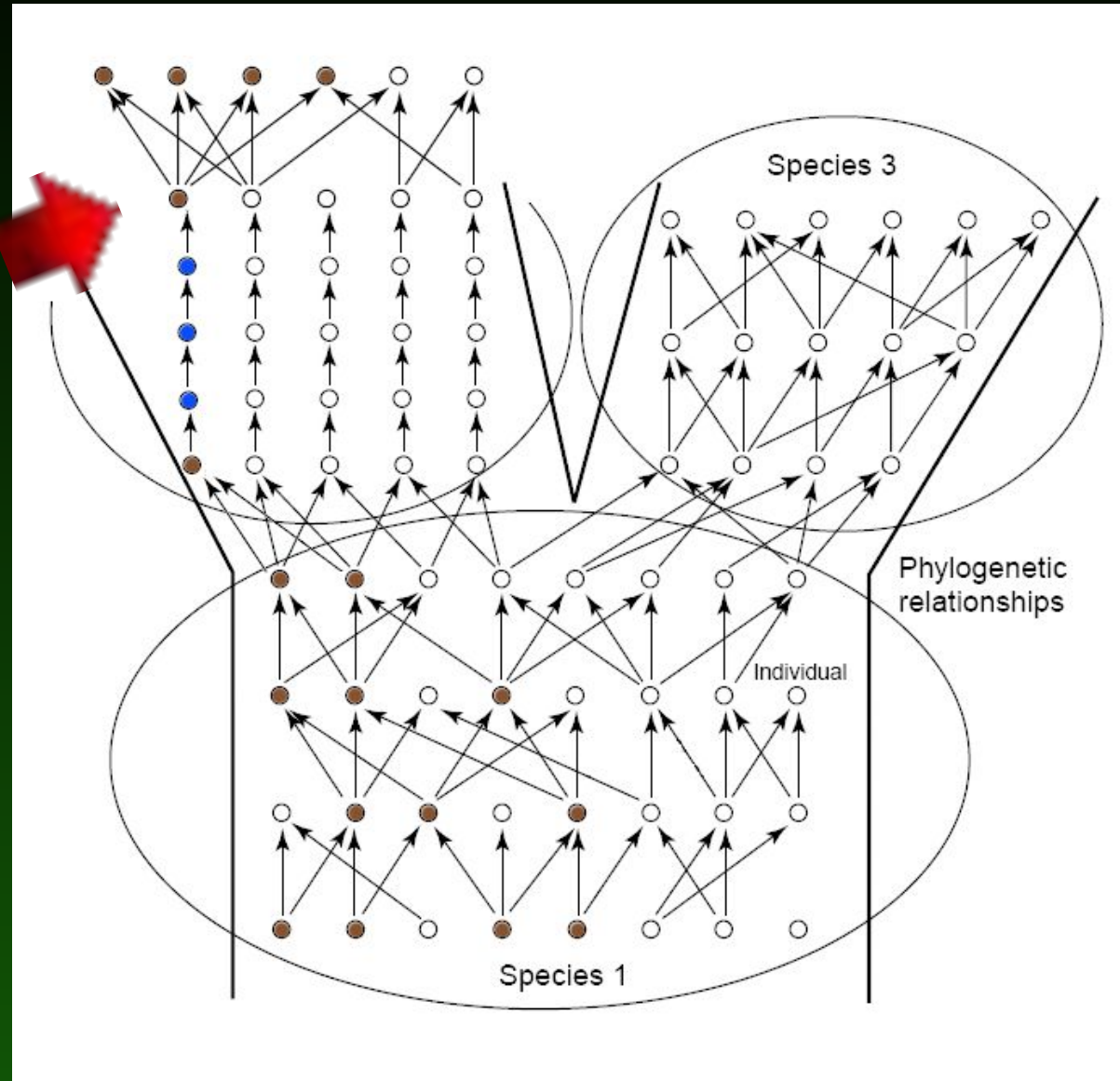
От двуполого вида отделилась клональная раса или вид



Возможен ли возврат к популяционной эволюции?

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

Возврат к
двулому
размножению



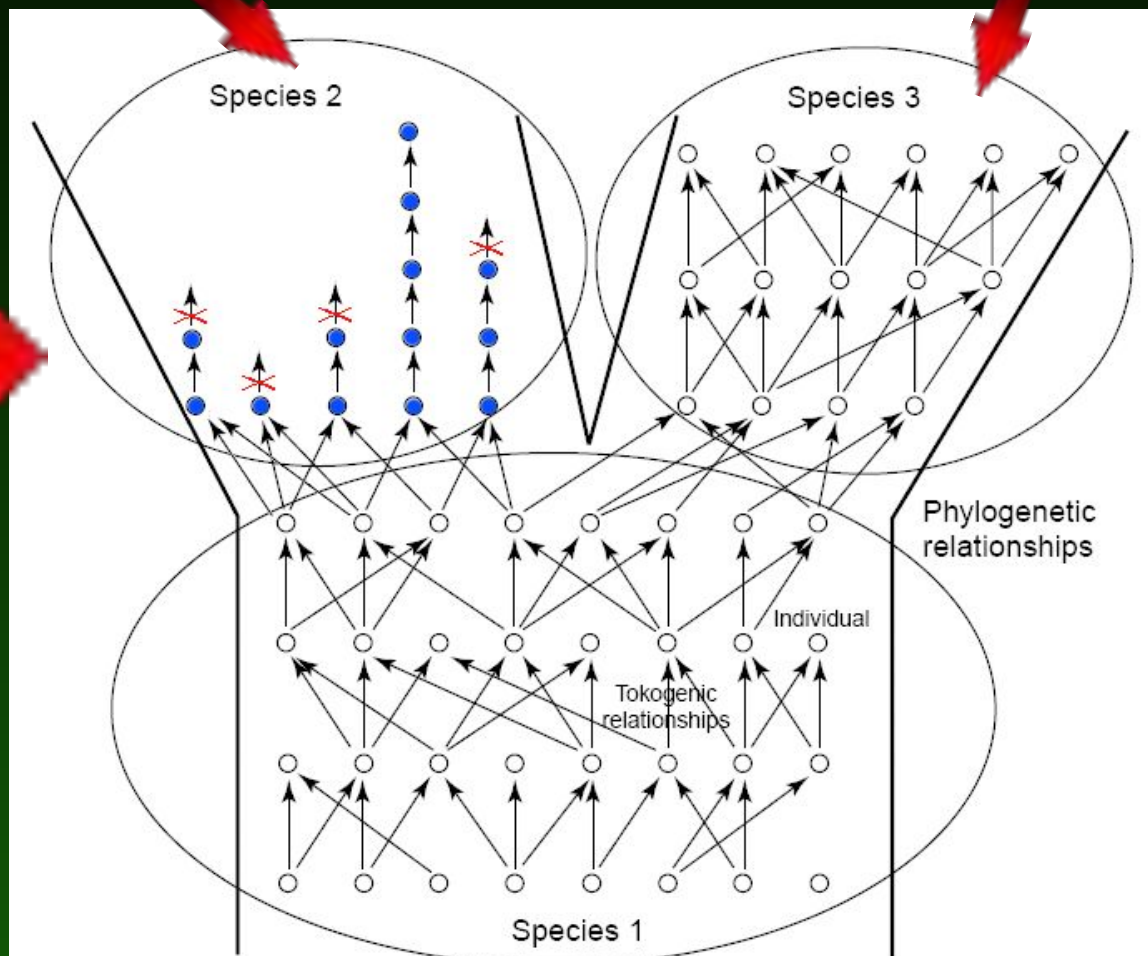
Возврат невозможен:

Число особей велико,
а генотип один

Число особей = числу
индивидуальных генотипов

(Утрата
полиморфизма)

Переход к
клонированию
сопровождается
конкуренцией
кლოнов



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]