

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.]

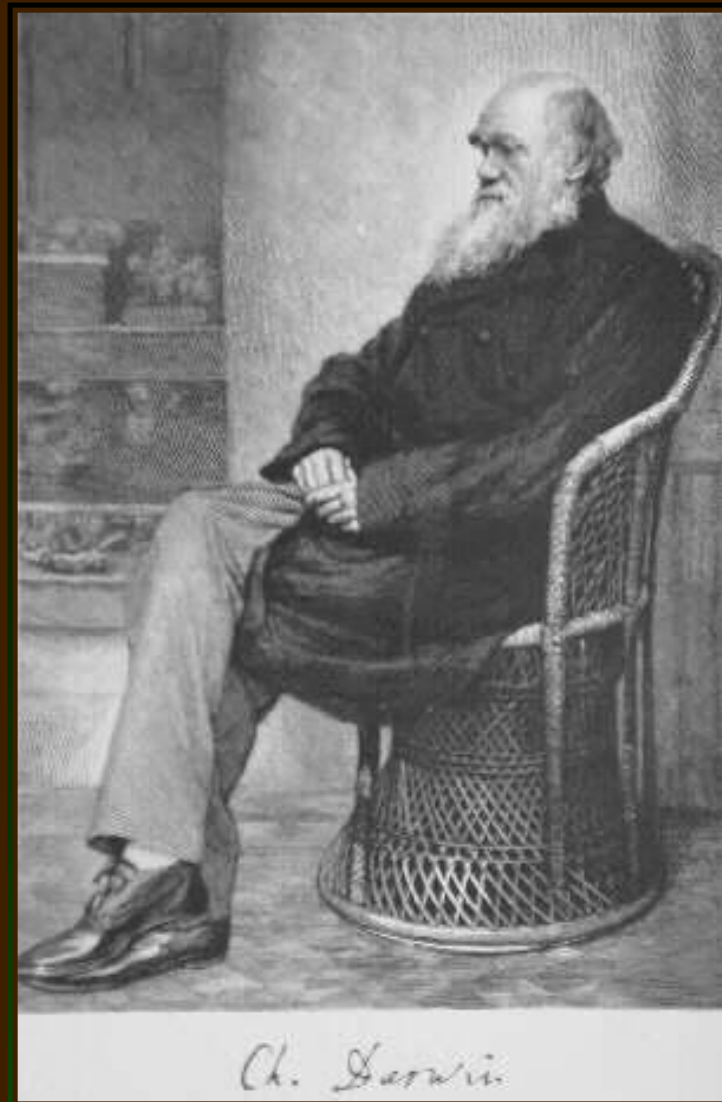
Майр, 1947, 1968 [фактич. генет. изол. видов]

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?

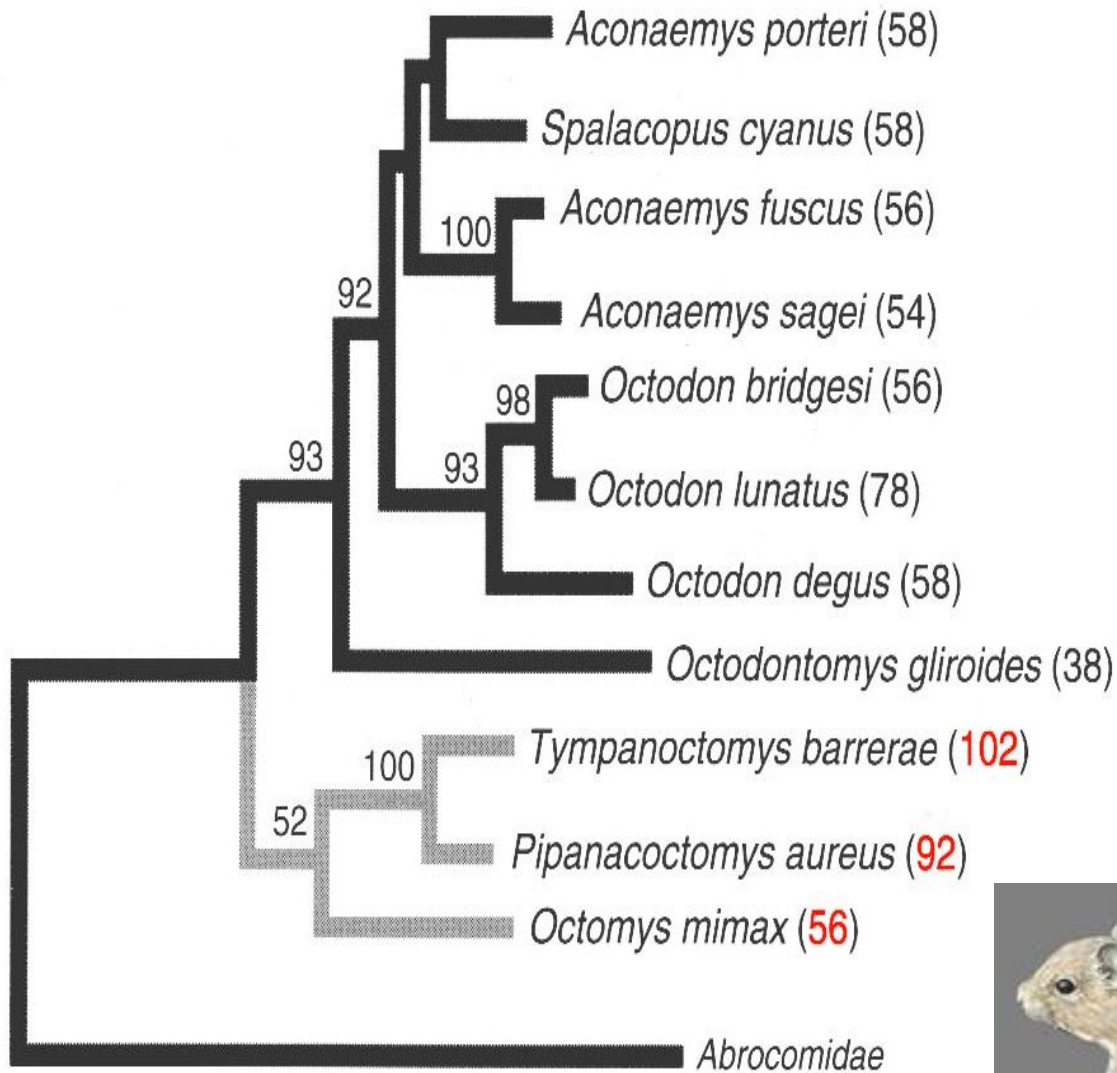
Южноамериканские грызуны *Octodontidae*



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



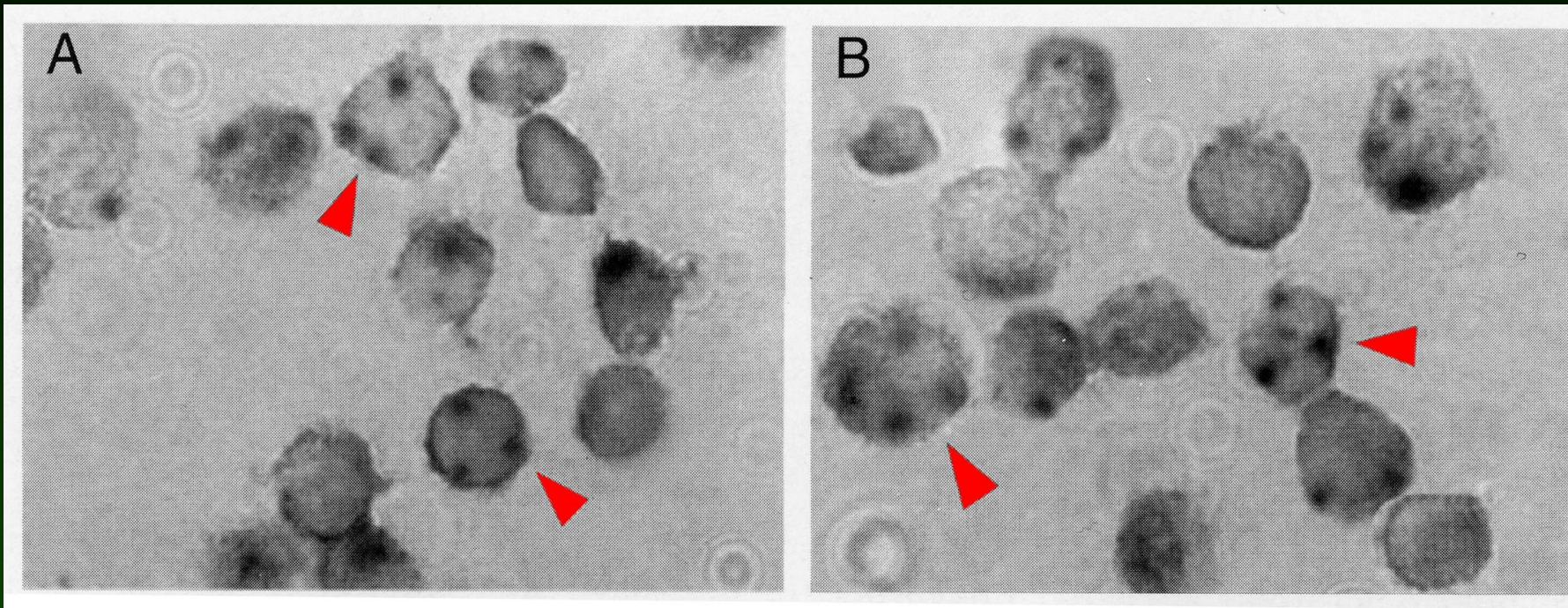
Pipanasoctomys aureusu 92 хромосомы

8.0 pg DNA



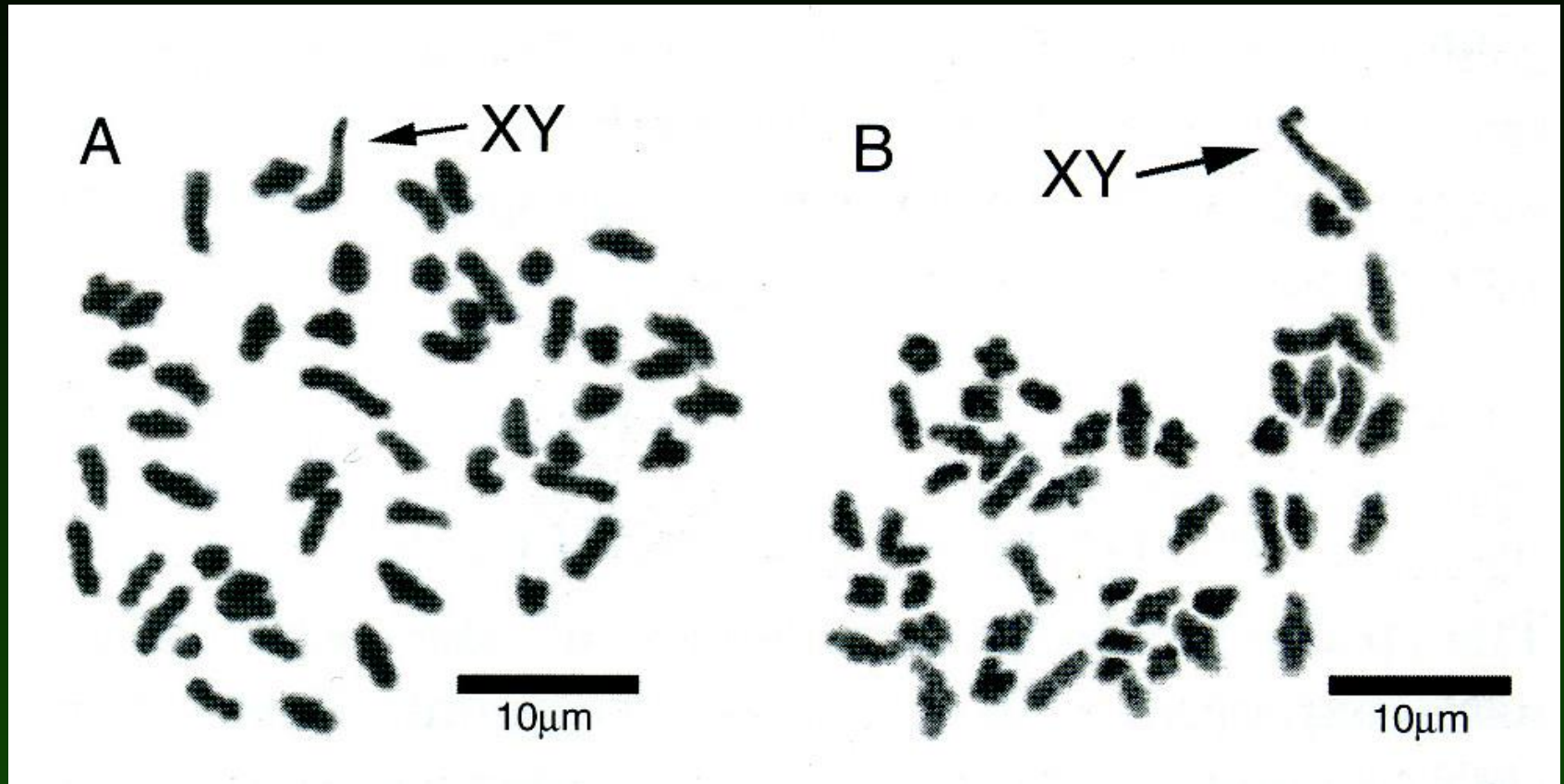
Octomys timax 56 хромосом

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

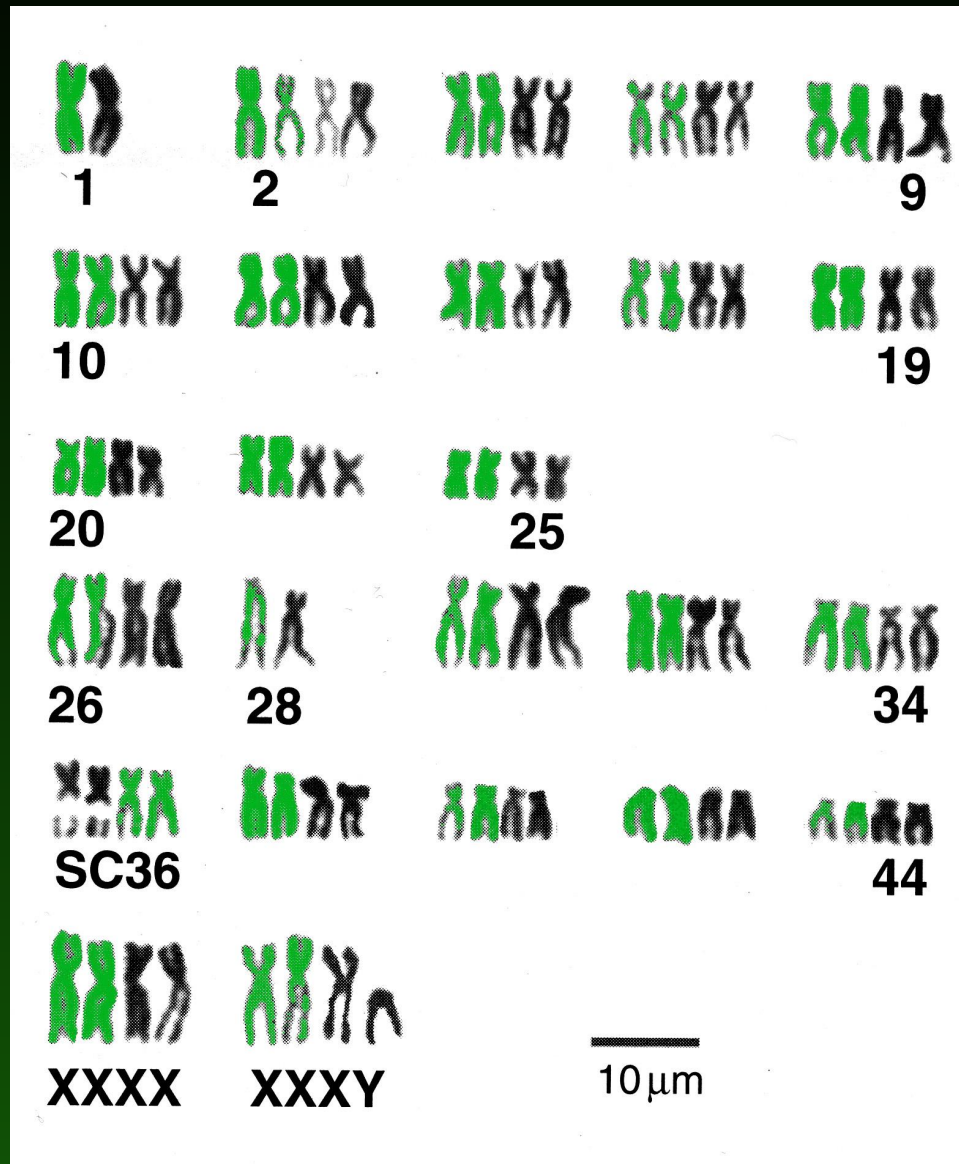
Мейоз (! Нет поливалентов)



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

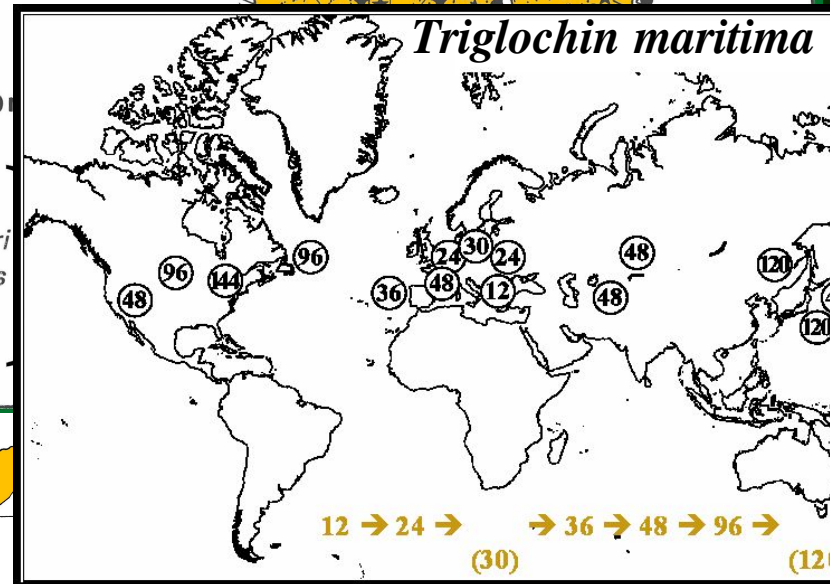
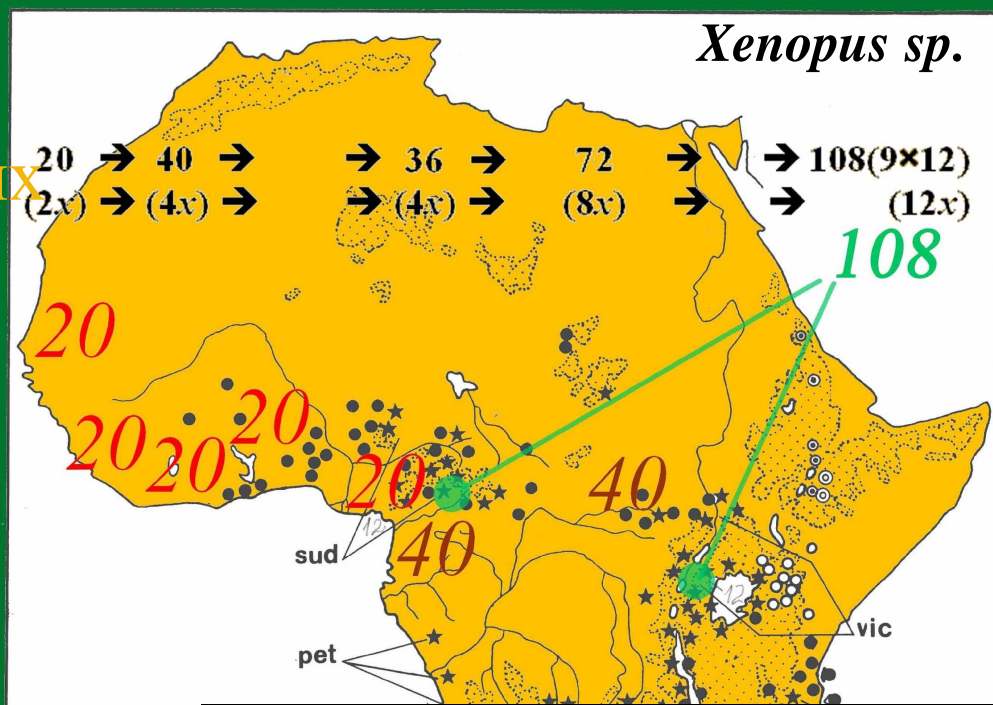
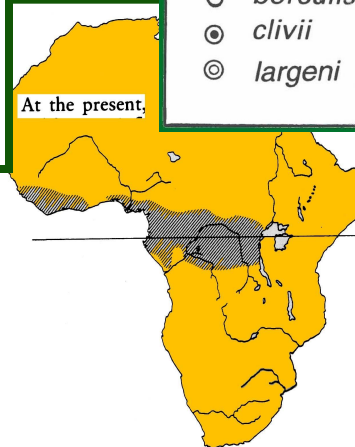
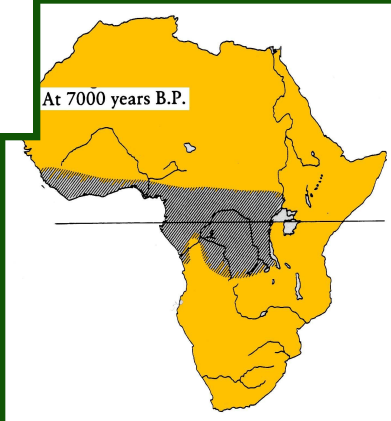
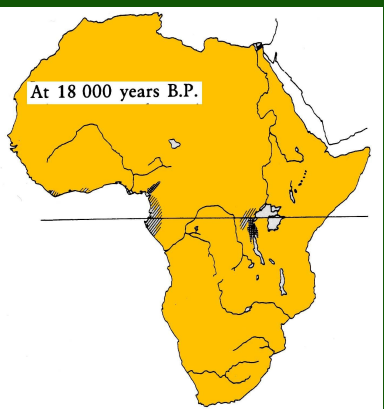
36 хр. объединяются в 18 бивалентов

(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



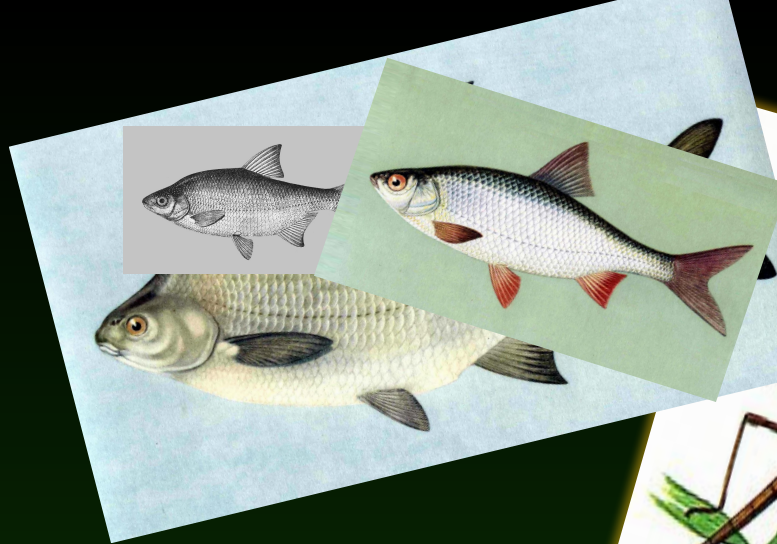
(По Tinsley et al., 1996)

(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

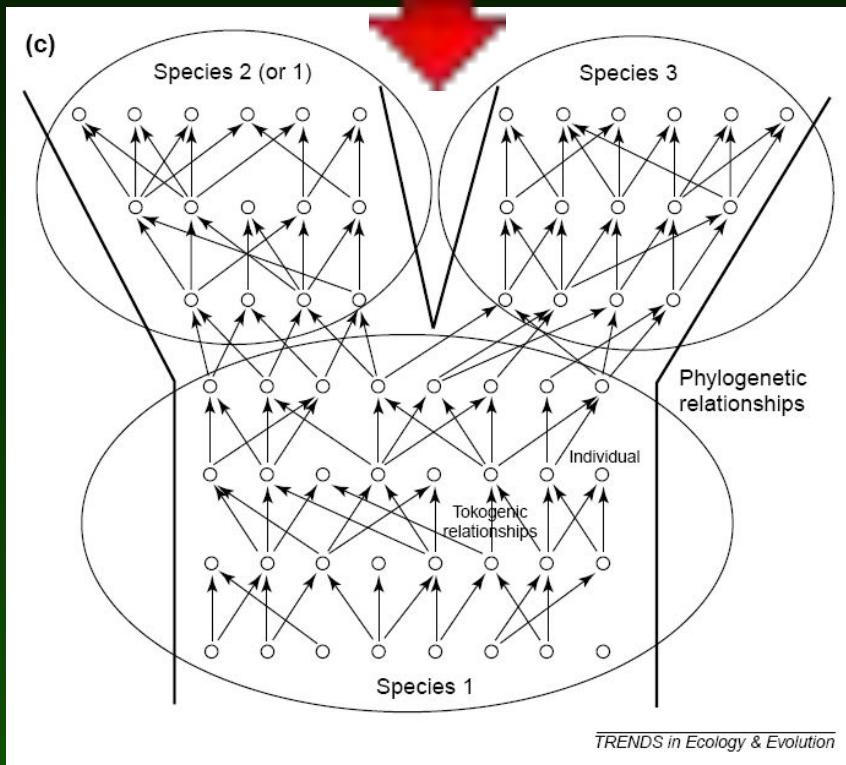
Участие индивидуальных генотипов особей в развитии и дивергенции видов («обычных»)

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



Dobzhansky, 1955

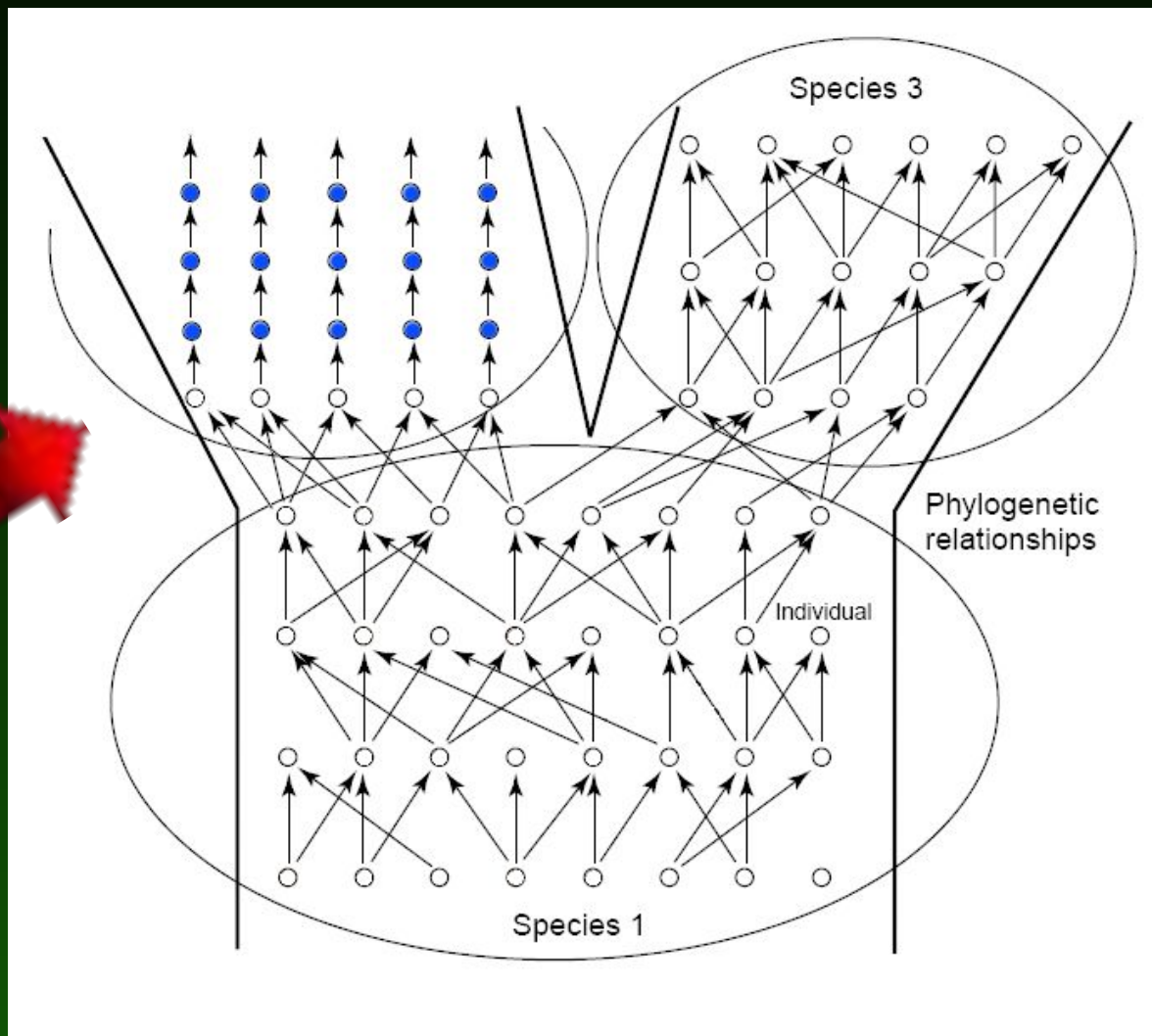
Видообразование — это
расхождение
двух генных пулов
(= видовых геномов)



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

Переход к
клонированию

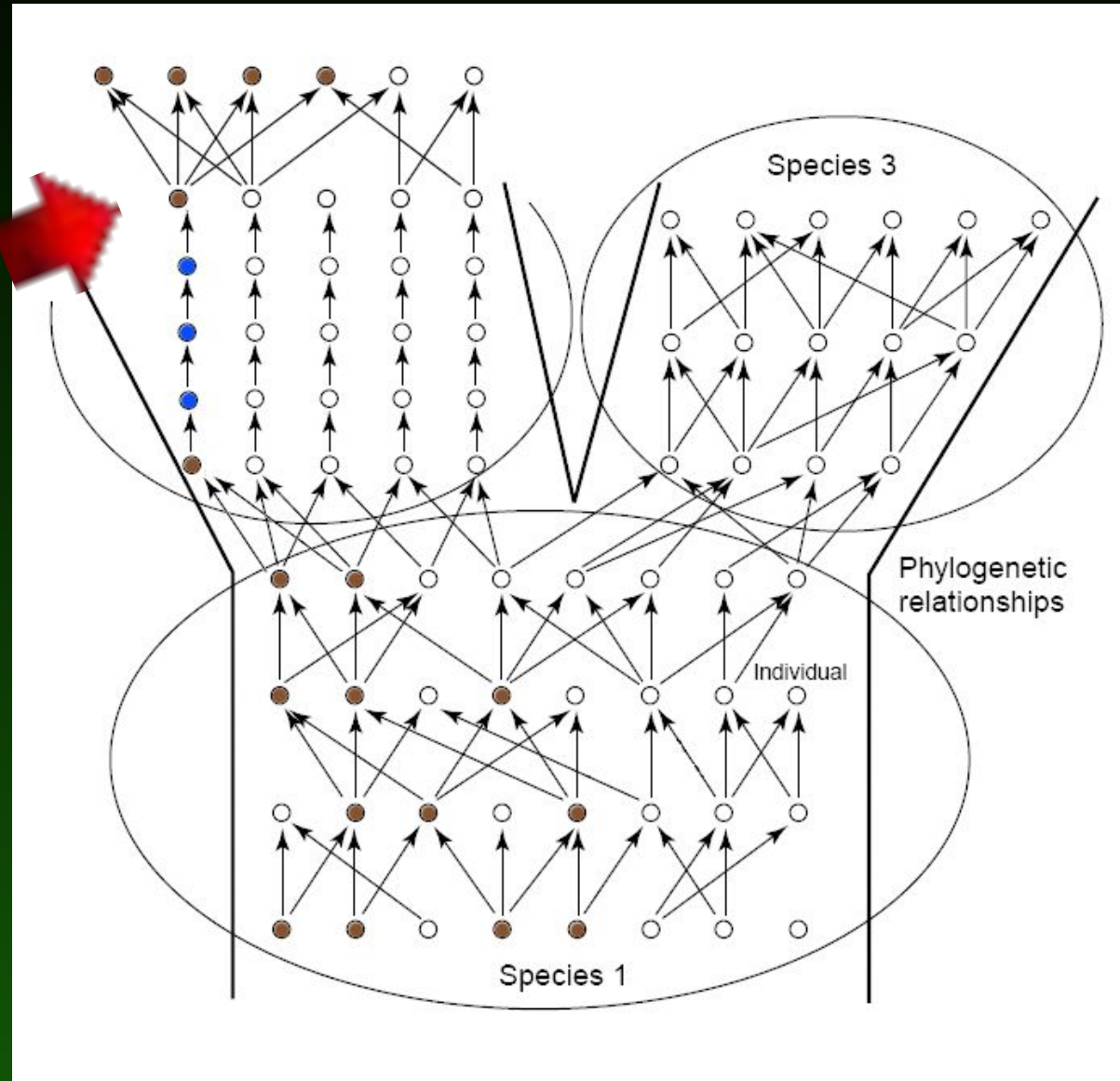
От двуполого
вида отделилась
клональная
раса или вид



Возможен ли возврат к популяционной эволюции?

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

Возврат к
двулому
размножению



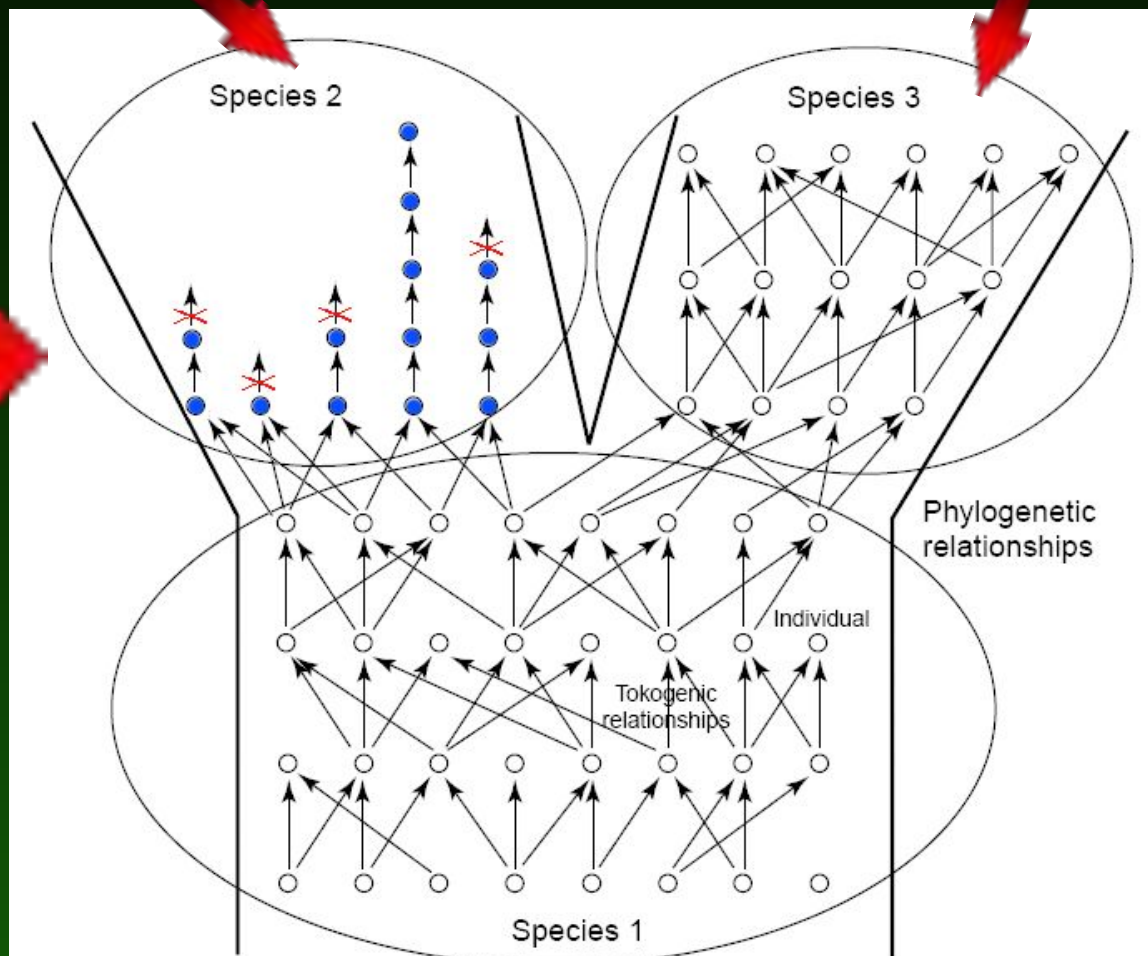
Возврат невозможен:

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

Благодарю

за внимание

[Дальше не обсуждать]