

Лекция 6

Изменчивость

Жизнь невозможна без очень точной репликации

Эволюция невозможна при абсолютно точной репликации

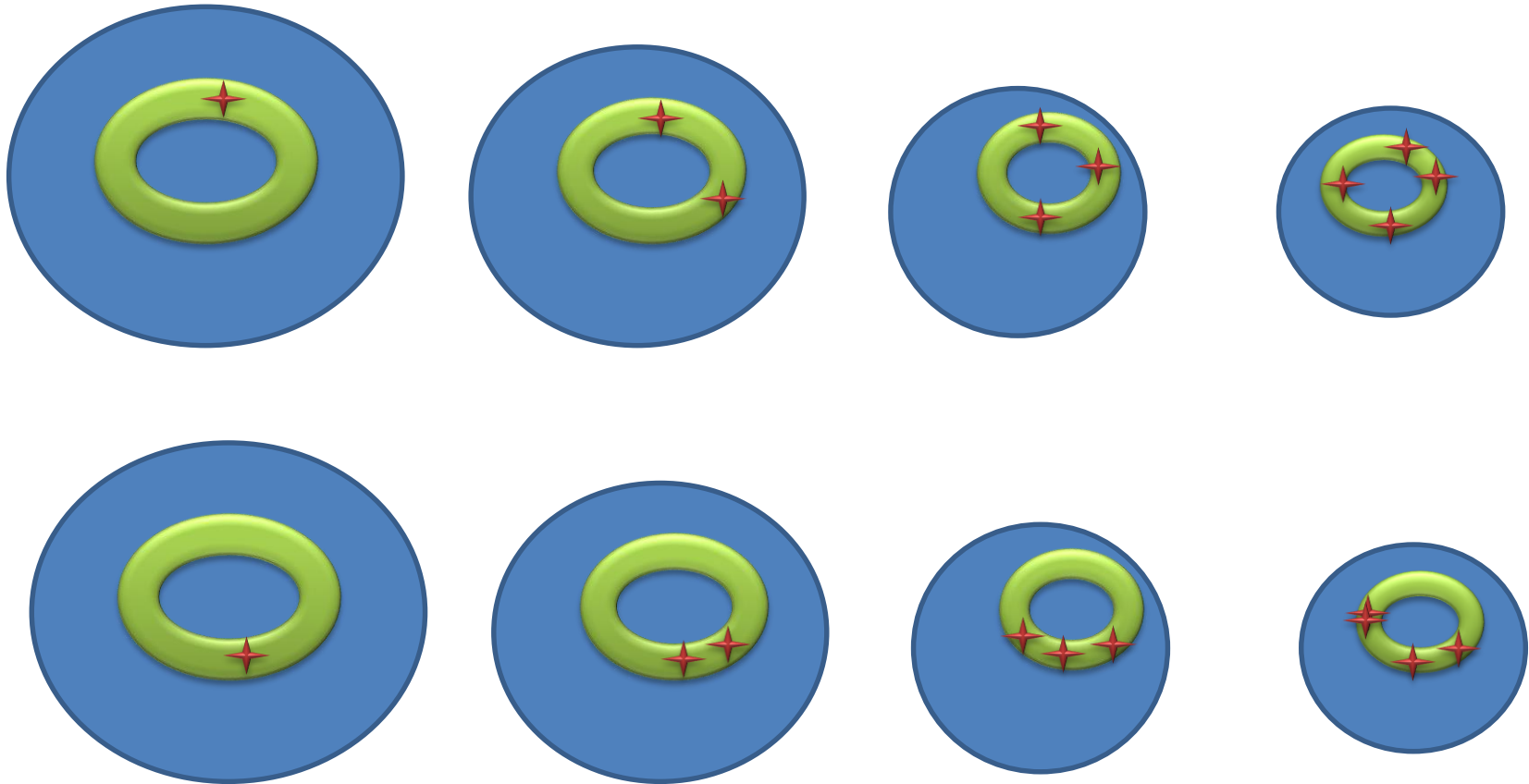
Дарвиновский механизм эволюции

- Наследственная изменчивость
 - Мутации и рекомбинация
- борьба за существование
- естественный отбор и адаптация.
- дивергенция

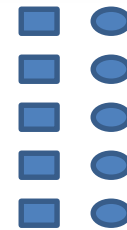
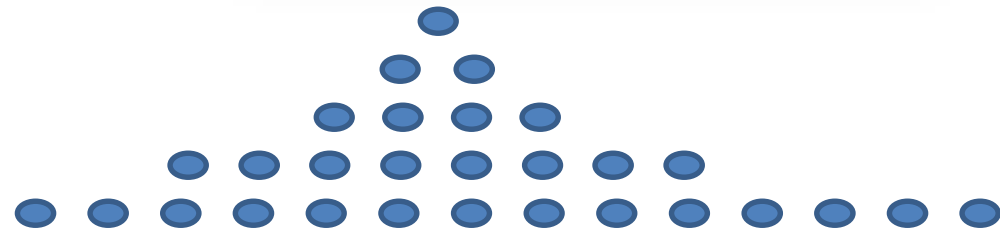
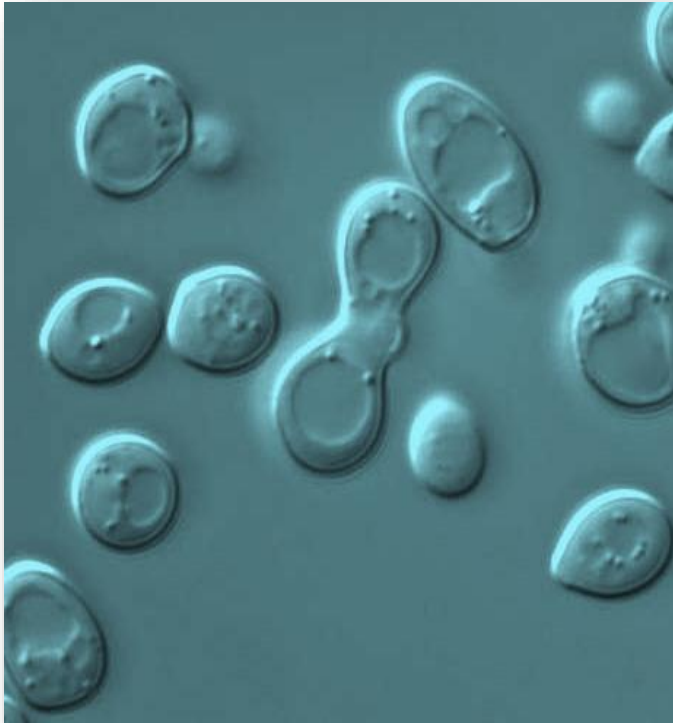
Мутации

- Источник генетической изменчивости
- Источник новых генов
- Мутации случайны, т.е. они только случайно могут оказаться полезными ЗДЕСЬ и СЕЙЧАС

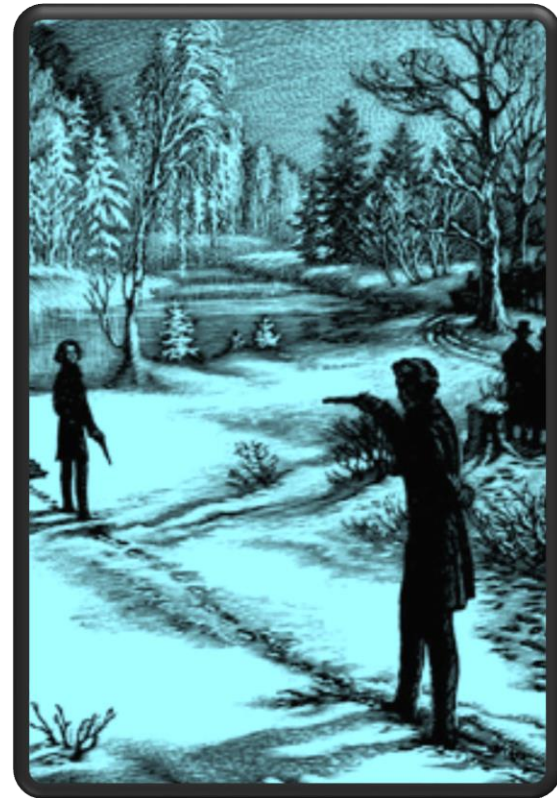
Мутационный процесс и храповик Мёллера



Сравнительная эффективность бесполого и полового размножения



Плата за половое размножение

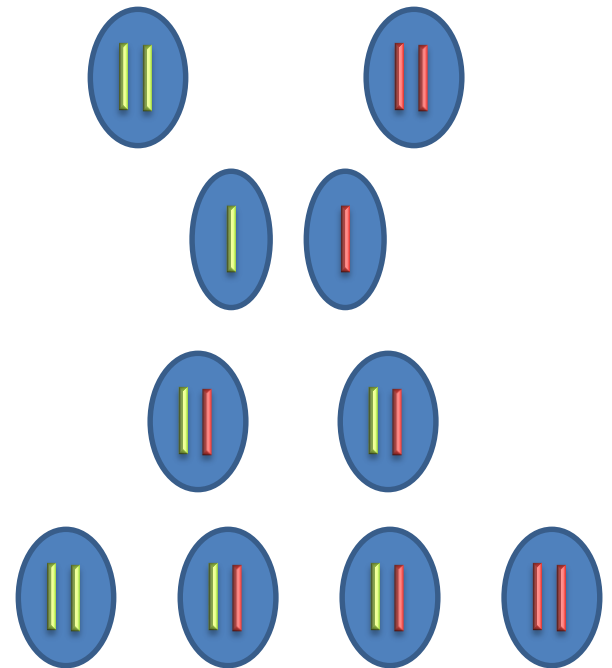
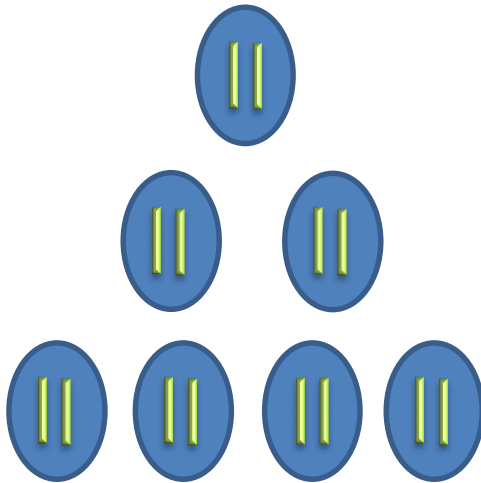


Плата за половое размножение: груз самцов

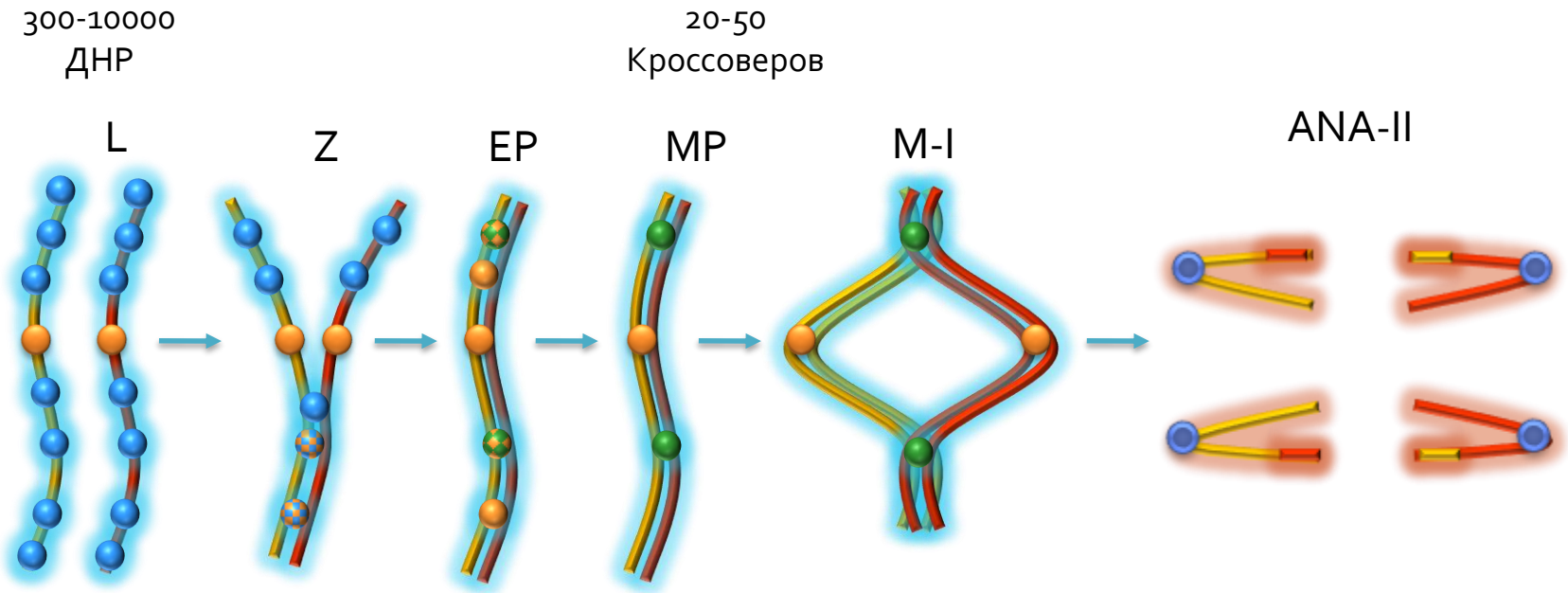


Плата за мейоз

потомки бесполой наследуют ВСЕ гены родителя,
потомки половых - только половину



Плата за мейоз



Нарезать ДНК в лапшу

Из 20 ДНР сделать один кроссинговер

Разрушить опробованные аллельные ассоциации
и создать неизвестно какие, но новые

Если плата за секс и рекомбинацию так высока, почему они возникли в ходе эволюции и так сильно распространены среди эукариот?

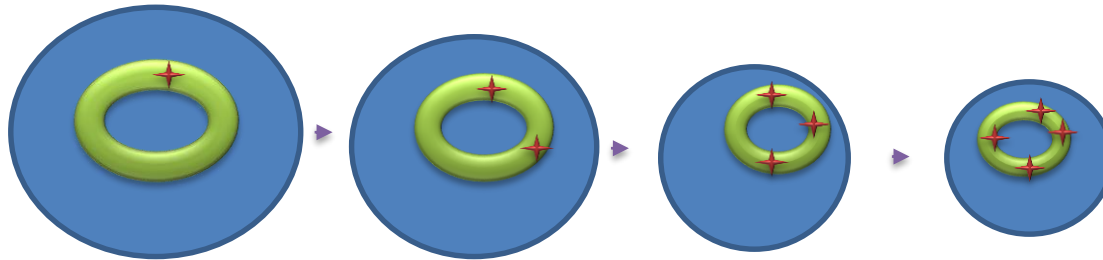
Это могло произойти только в том случае, если преимущества сильно прикрывают недостатки

Недостатки и преимущества секса и рекомбинации

- Недостатки
 - Низкая эффективность размножения
 - Трата времени на поиск партнера и ухаживание
 - Трата ресурсов на бесполезный пол (догадайтесь какой)
 - Передача только половины генов потомству
 - Опасный и расточительный способ производства гамет
 - Разрушение опробованных аллельных ассоциаций
- Преимущества
 - Устранение вредных мутаций (борьба с храповиком Меллера)
 - Репарация повреждений ДНК
 - Объединение полезных мутаций
 - Совершенствование межгенных коопераций
 - Образование новых генных ассоциаций для
 - Снижения конкуренции сибсов
 - Жизни в непредсказуемом мире (Красная королева)
 - Борьба с дрейверами

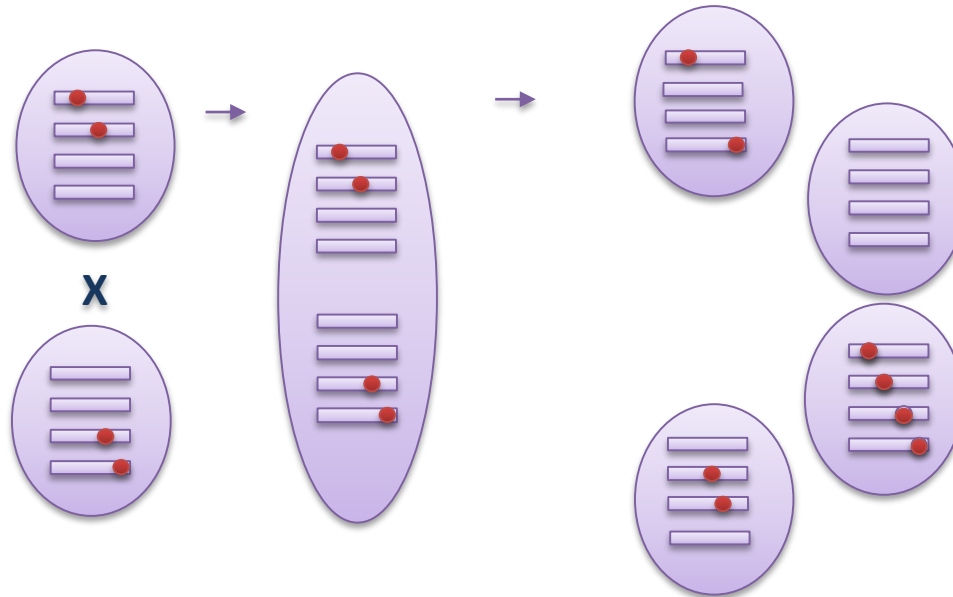
Преодоление храповика Мёллера

Бесполое
размножение



Мутационная
деградация
клона

Половое
размножение



Свободная
от мутаций
гамета

Перегруженная
мутациями
гамета

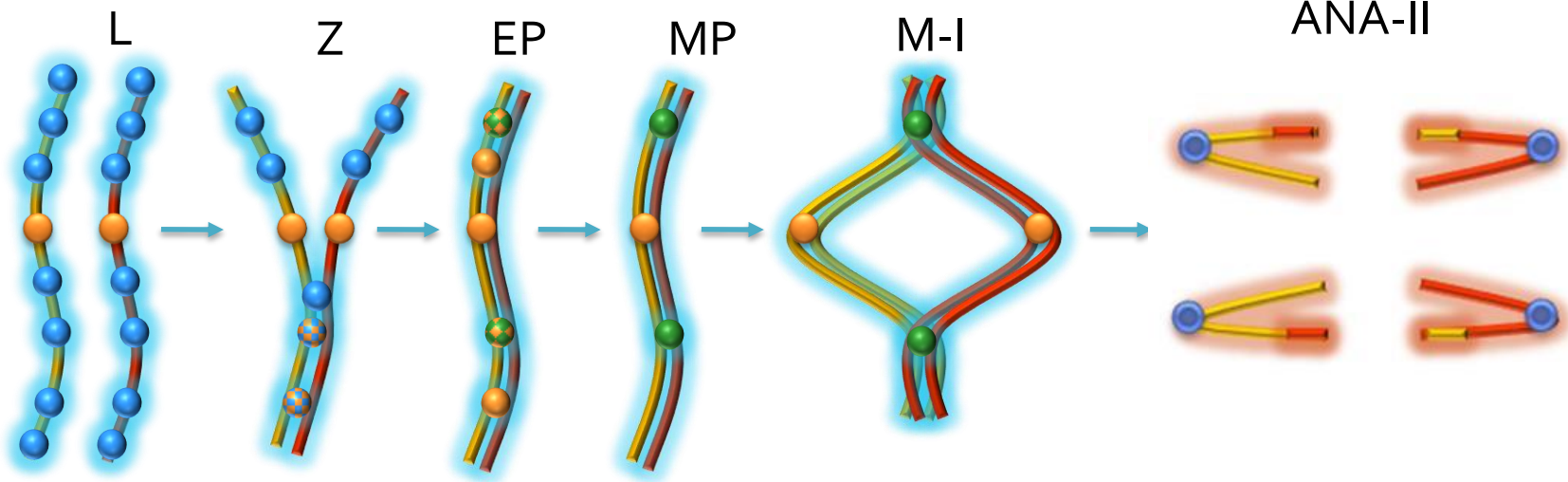
Преимущества рекомбинации

Репарация мутаций

Быстрое накопление благоприятных комбинаций мутаций

300
ДНР

20-50
Кроссоверов



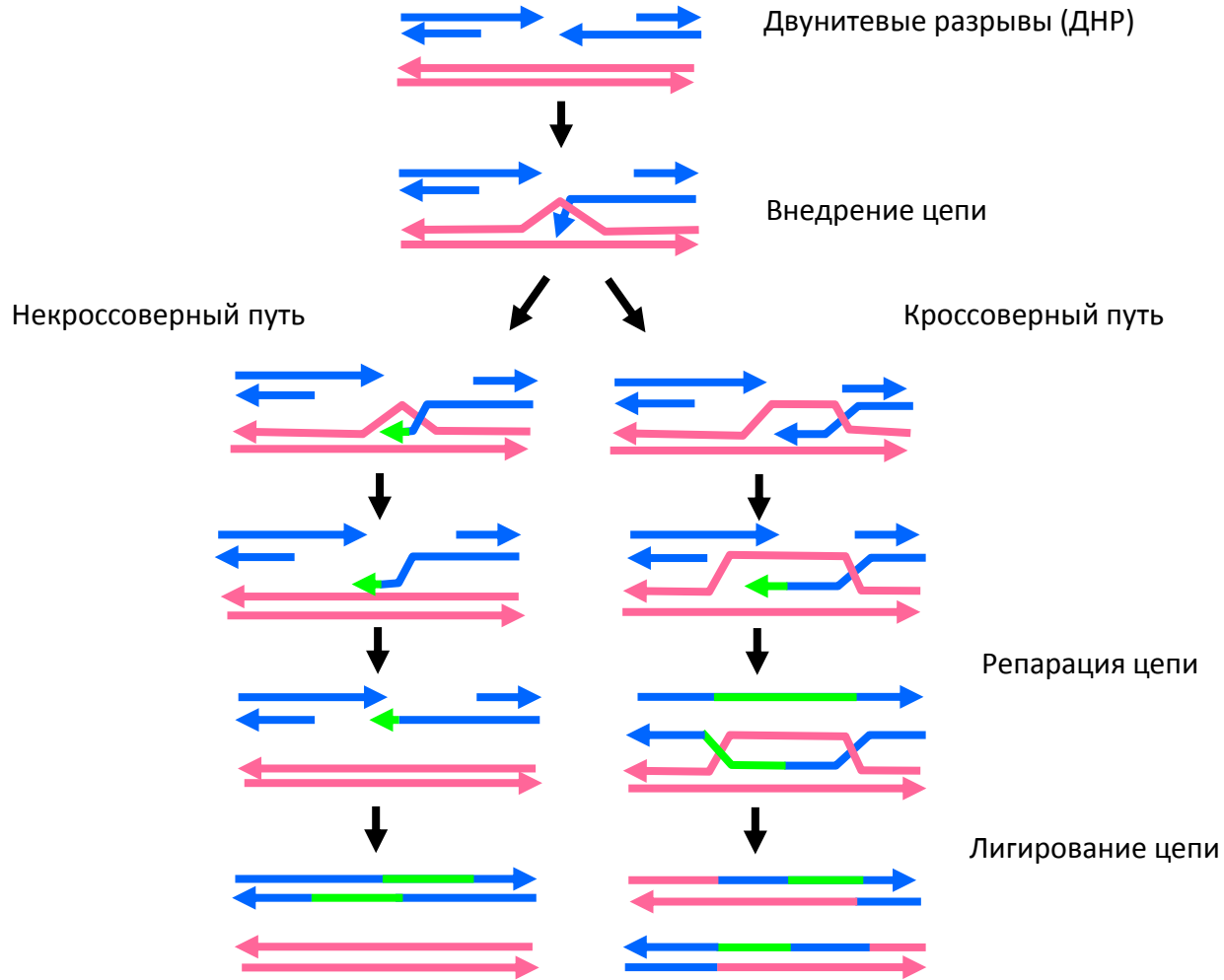
Использовать
ДНР для
поиска
гомологии

Репарировать
мутации по
интактной
копии

Разрушить старые
аллельные ассоциации и
создать новые

Преимущества рекомбинации

Репарация мутаций



Использование ДНР для репарации

Преимущества рекомбинации

Быстрое накопление благоприятных комбинаций мутаций

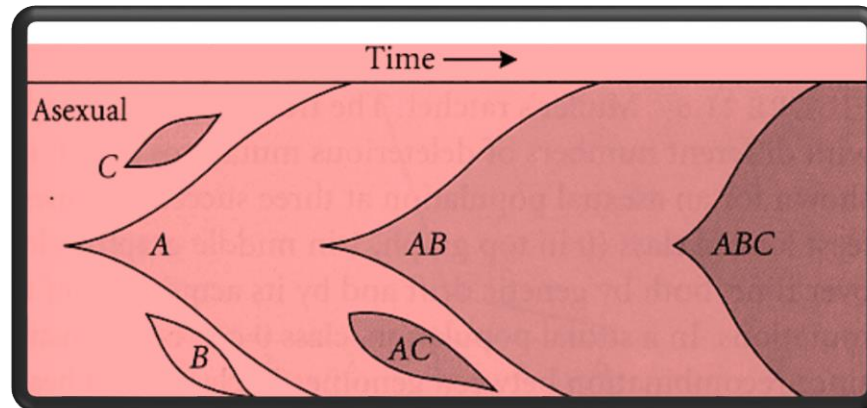
Стартуем с $aabb$.

Наилучший генотип $A_B_$

$aabb$ $aaBb$ $aabb$ $aabb$ $aabb$ $aabb$ $Aabb$

$Aabb$ $aabb$ $aabb$ $aabb$ $aaBb$ $aabb$ $aabb$

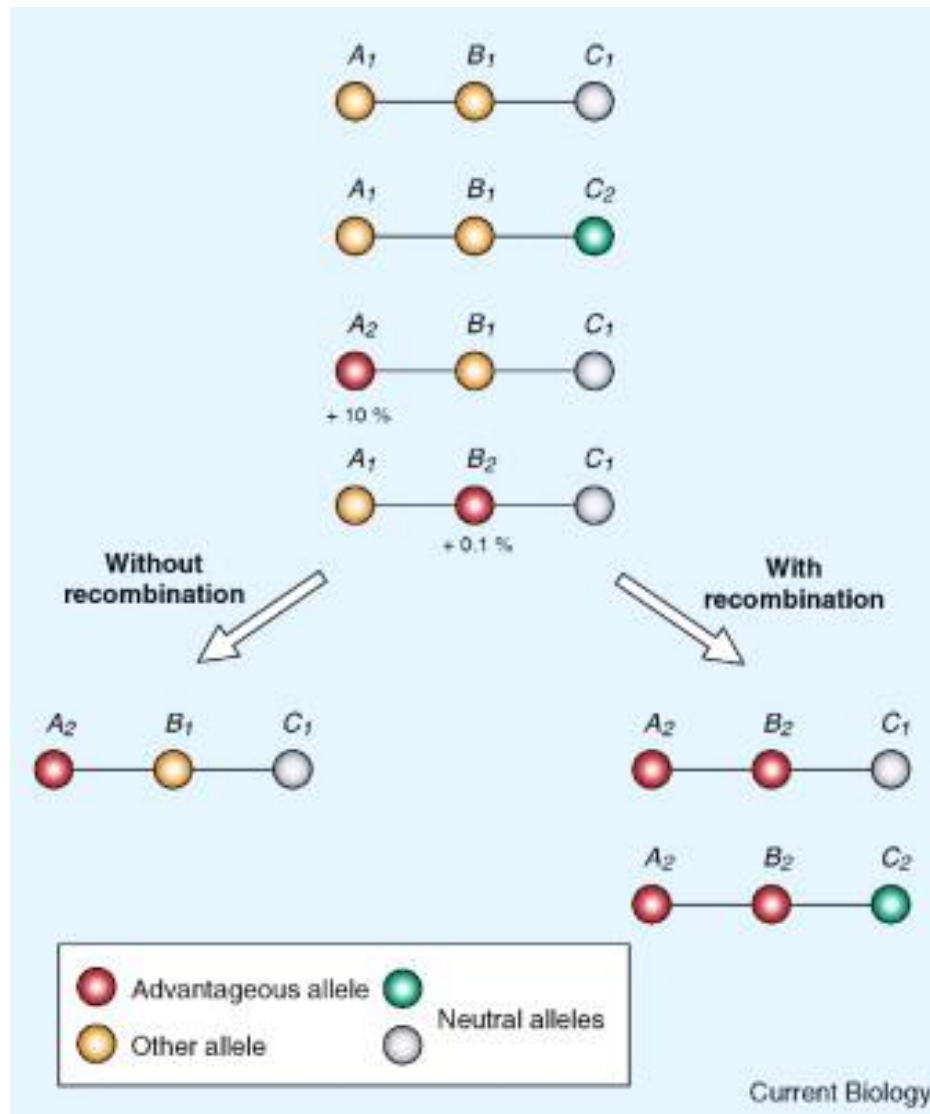
Бесполое
размножение



Половое
размножение

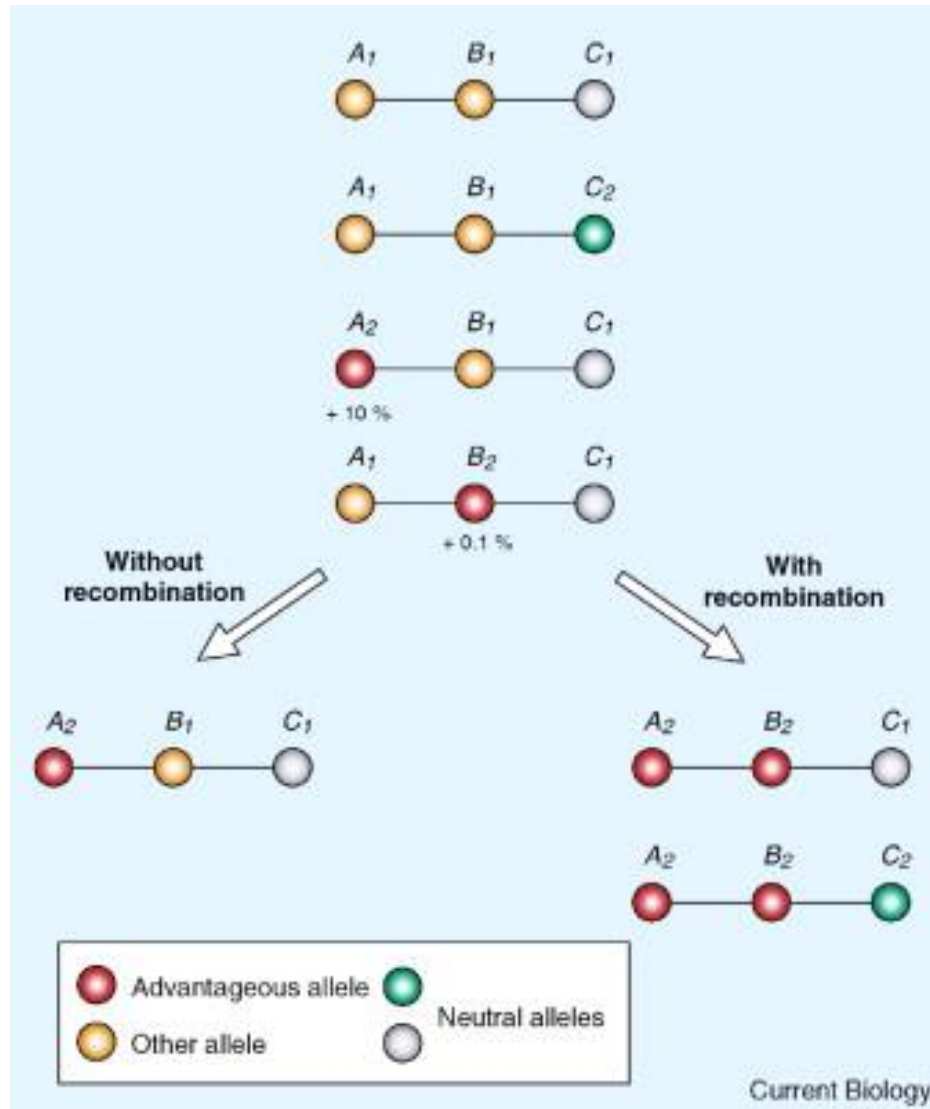


Преодоление эффекта Хилла-Робертсона



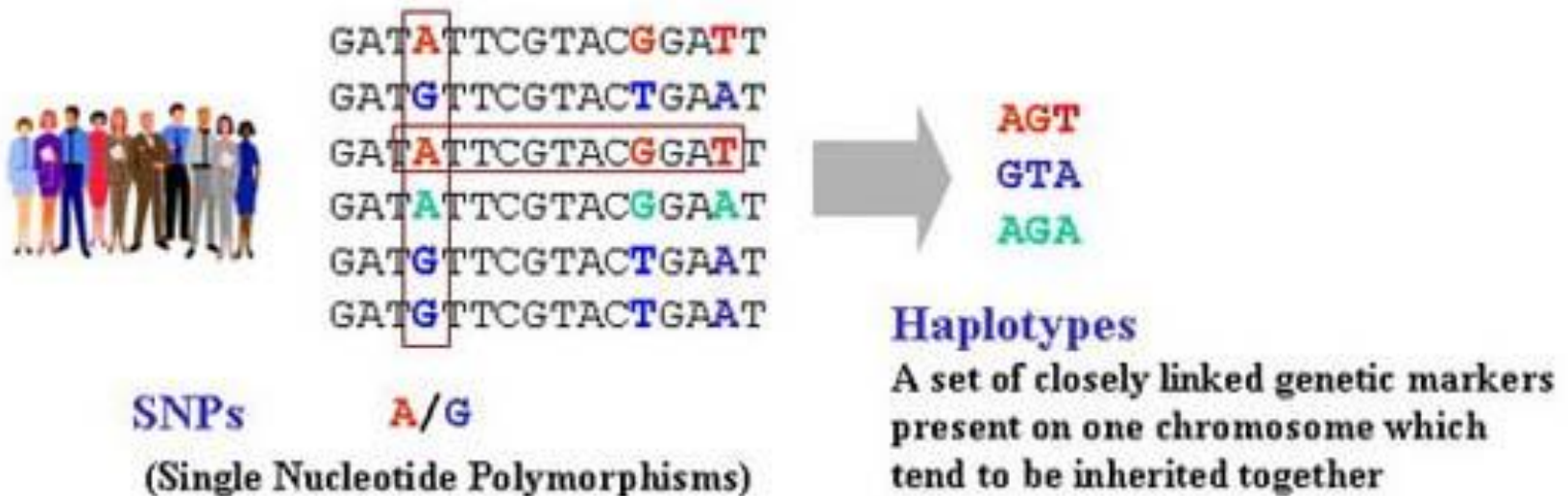
- За счет тесного сцепления с адаптивными аллелями в популяциях могут распространяться нейтральные или даже вредные аллели.
- Рекомбинация препятствует этому

Эффект Хилла-Робертсона



- За счет тесного сцепления с адаптивными аллелями в популяциях могут распространяться нейтральные или даже вредные аллели.
- Рекомбинация препятствует этому

Гаплотипы – набор тесно сцепленных маркеров в одной хромосоме, которые наследуются вместе



Следы отбора Selective sweep

ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCCAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCCAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCCAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCCAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCCAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCCAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCCAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCCAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCCAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC

* * * * *

Нет рекомбинации

Следы отбора Selective sweep

```
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
```

* * * * *

Нет рекомбинации – очень полезная мутация

Следы отбора Selective sweep

```
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGGTTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGGTTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGGTTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGGTTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGGTTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGGTTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGGTTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGGTTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGGTTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGGTTTC
*
```

* * * * *

Нет рекомбинации – сильный отбор в пользу очень полезной мутации

Следы отбора Selective sweep

```
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
*
*
*
*
*
```

Нет рекомбинации – сильный отбор в пользу очень полезной мутации

Следы отбора Selective sweep

```
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
*
```

Нет рекомбинации – сильный отбор в пользу очень полезной мутации

Нет рекомбинации – сильное обеднение аллельного разнообразия

Следы отбора Selective sweep

```
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
```

* * * *

Есть рекомбинация

Следы отбора Selective sweep

```
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGGTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCTTCGGTAGCTGCTGGGTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGGTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGGTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCTTCGGTAGCTGCTGGGTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGGTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCTTCGGTAGCTGCTGGGTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTTCGGTAGCTGCTGGGTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCTTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCTTCGGTAGCTGCTGGGTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGGTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCTTCGGTAGCTGCTGGGTTC
*
```

* * * * *

Есть рекомбинация - – очень полезная мутация

Следы отбора

Selective sweep

```
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGCATTTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGCATTTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGTTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCTCGGTAGCTGCTGGTTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGTTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGTTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCTCGGTAGCTGCTGGTTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGTTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCTCGGTAGCTGCTGGTTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGTTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGTTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGTTTC
ACATGCCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCTCGGTAGCTGCTGGTTTC
*
```

* * * * *

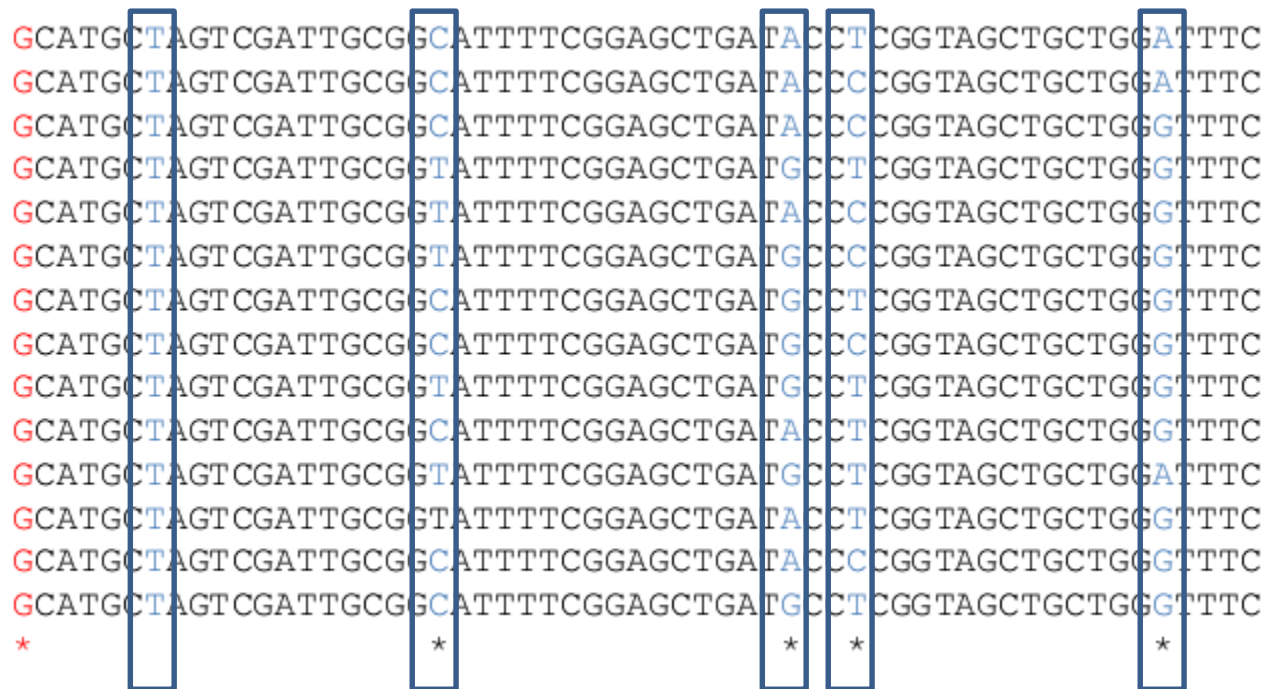
Есть рекомбинация – сильный отбор в пользу очень полезной мутации

Следы отбора Selective sweep

```
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
GCATGCTAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATGCCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGTATTTTCGGAGCTGATACCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCTAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATACCCCGGTAGCTGCTGGATTTC
ACATGCGAGTCGATTGCGGCATTTTCGGAGCTGATGCCCTCGGTAGCTGCTGGATTTC
*
```

Есть рекомбинация – сильный отбор в пользу очень полезной мутации

Следы отбора Selective sweep



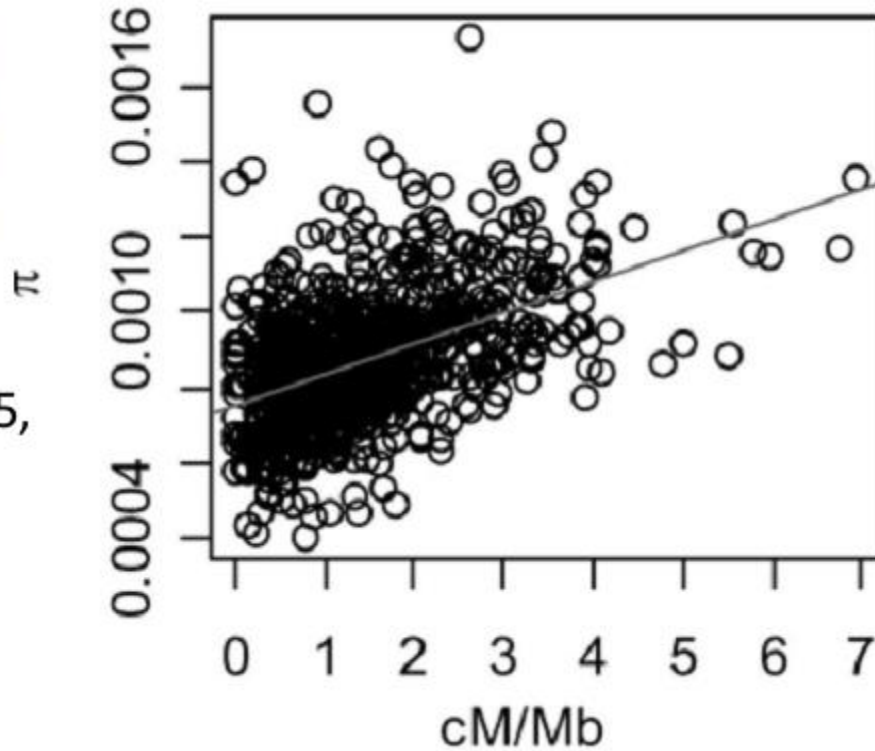
Есть рекомбинация – сильный отбор в пользу очень полезной мутации

Есть рекомбинация - – локальное обеднение аллельного разнообразия

Следы отбора Selective sweep

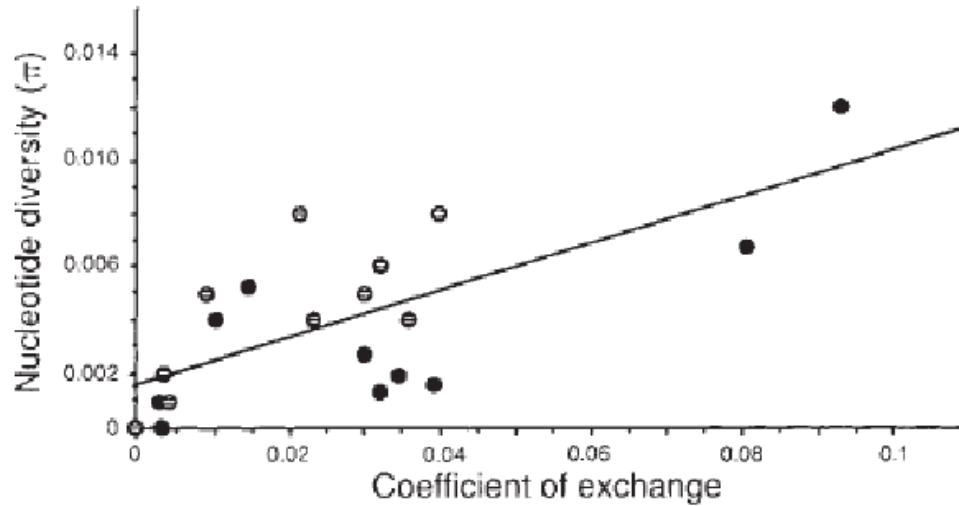


- Hellman et al, 2005,
Genome Research

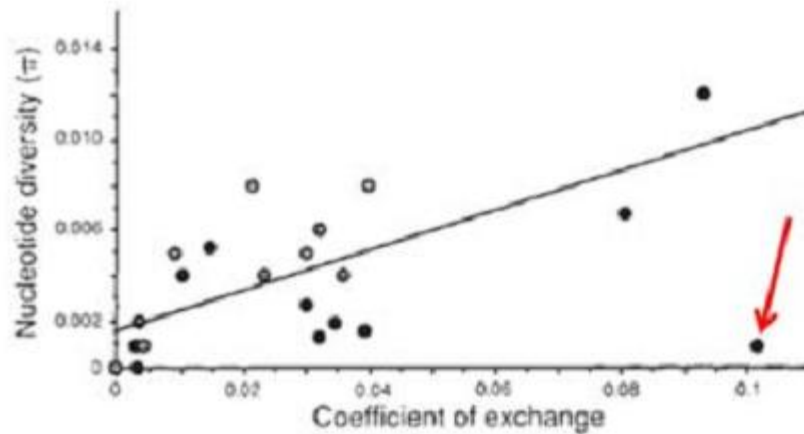


Следы отбора Selective sweep

- Matches expectation: high π in regions of high recombination

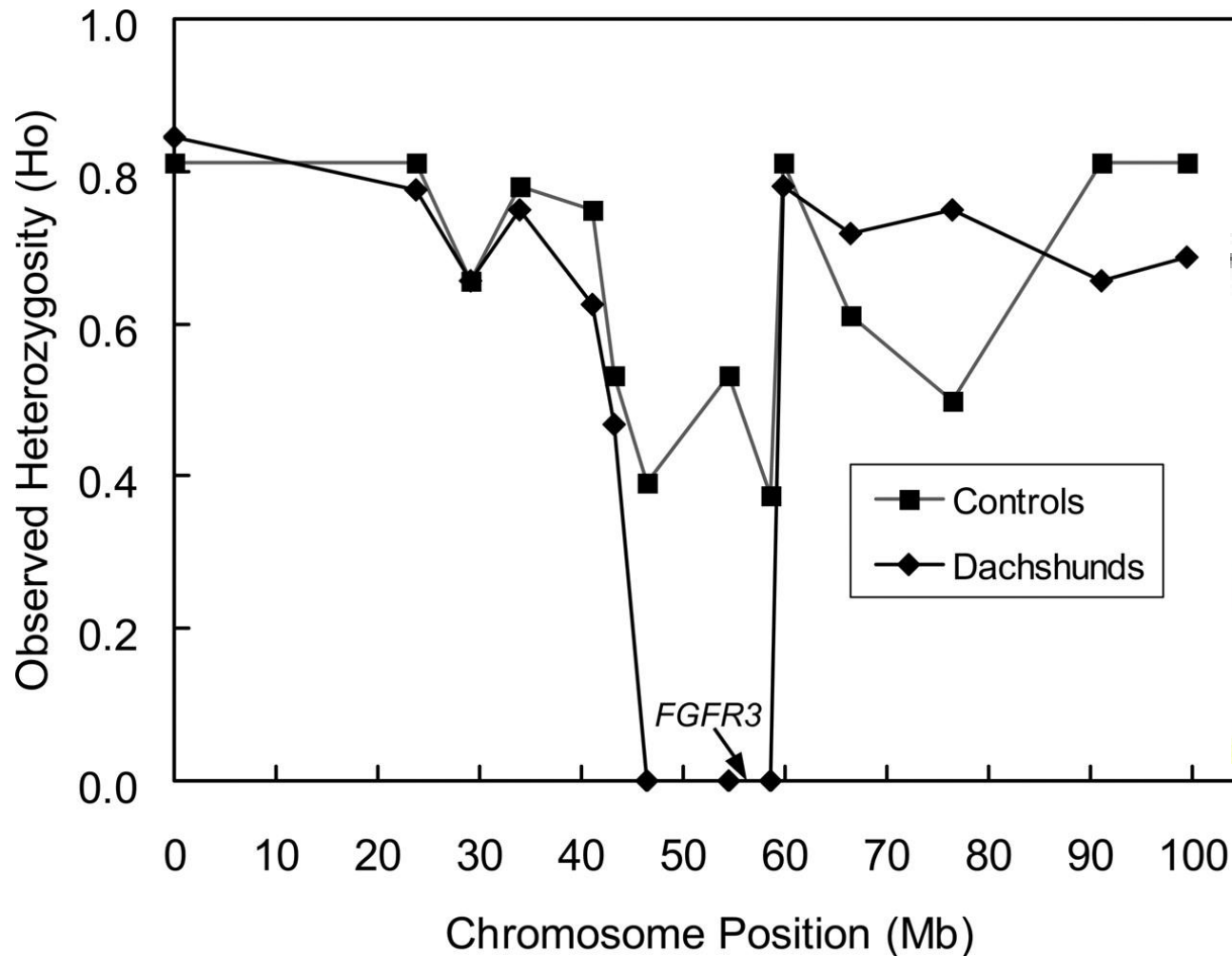


Следы отбора Selective sweep



Бедное разнообразие в небольшом районе с высокой рекомбинацией
- Недавняя селективная зачистка

Следы отбора Selective sweep

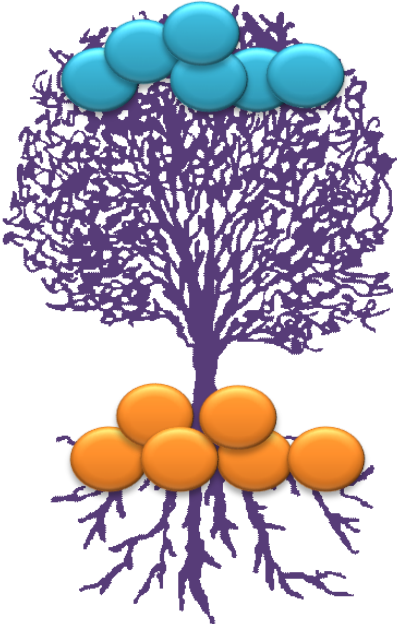


Pollinger JP, Bustamante CD, Fledel-Alon A, Schmutz S, Gray MM, Wayne RK. Selective sweep mapping of genes with large phenotypic effects. *Genome research*. 2005;15(12):1809-19.

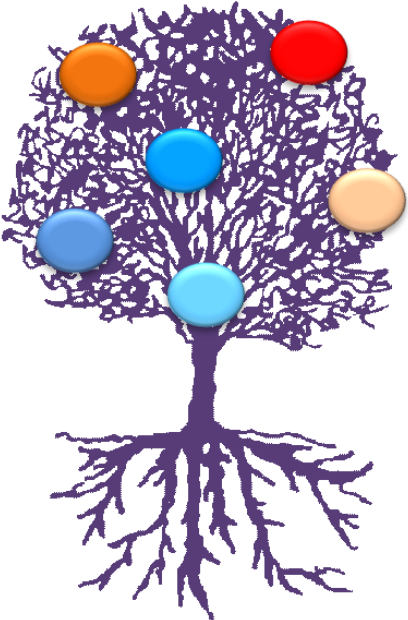
- За счет тесного сцепления с адаптивными аллелями в популяциях может происходить селективная зачистка – снижение генетического разнообразия
- Рекомбинация препятствует этому

Преимущества рекомбинации Снижение конкуренции сибсов

Бесполое размножение



Половое размножение



- Благодаря рекомбинации в каждой семье есть разнообразие
 - и тем самым снижается конкуренция сибсов
 - и тем самым повышается приспособленности их родителей

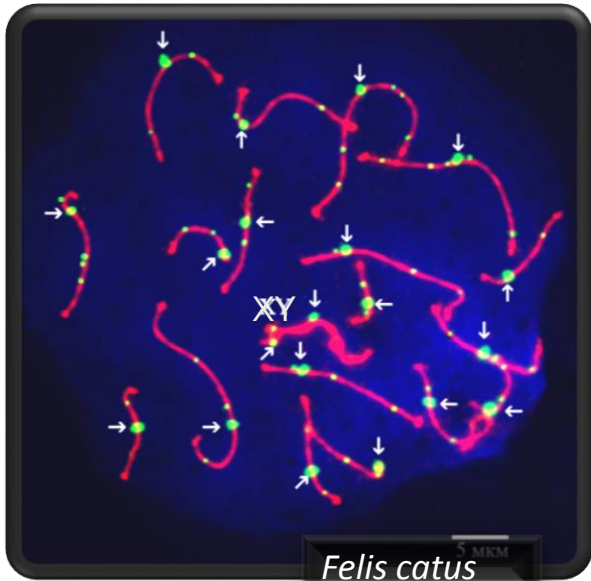
Преимущества рекомбинации

Красная королева

"in this place it takes all the running you can do, to keep in the same place."



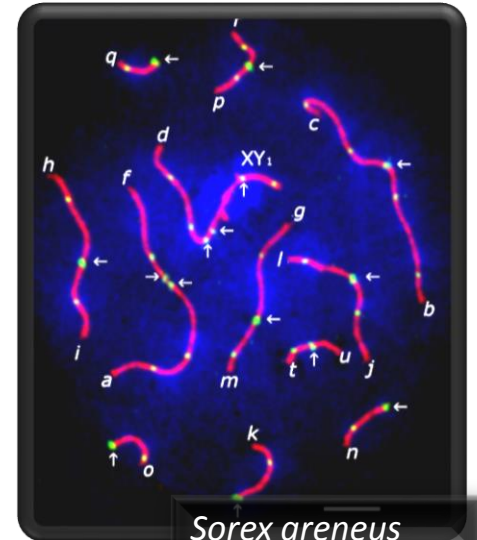
Частота и распределение рекомбинации
у млекопитающих



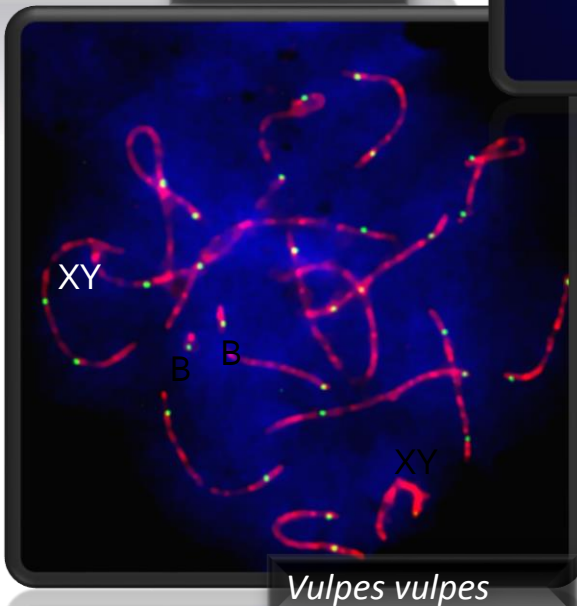
Felis catus



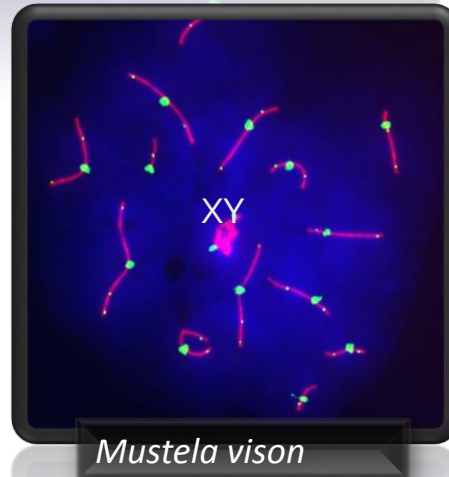
Canis familiaris



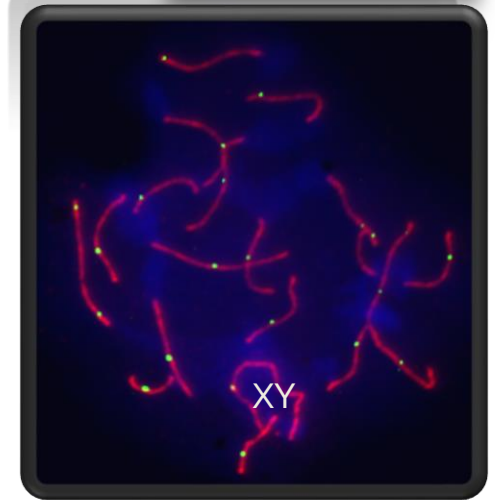
Sorex areneus



Vulpes vulpes



Mustela vison

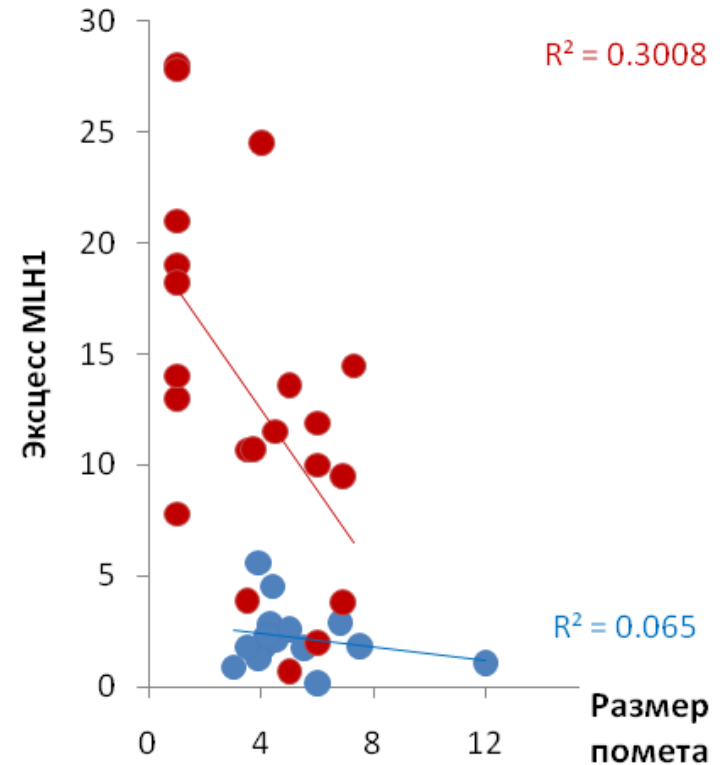
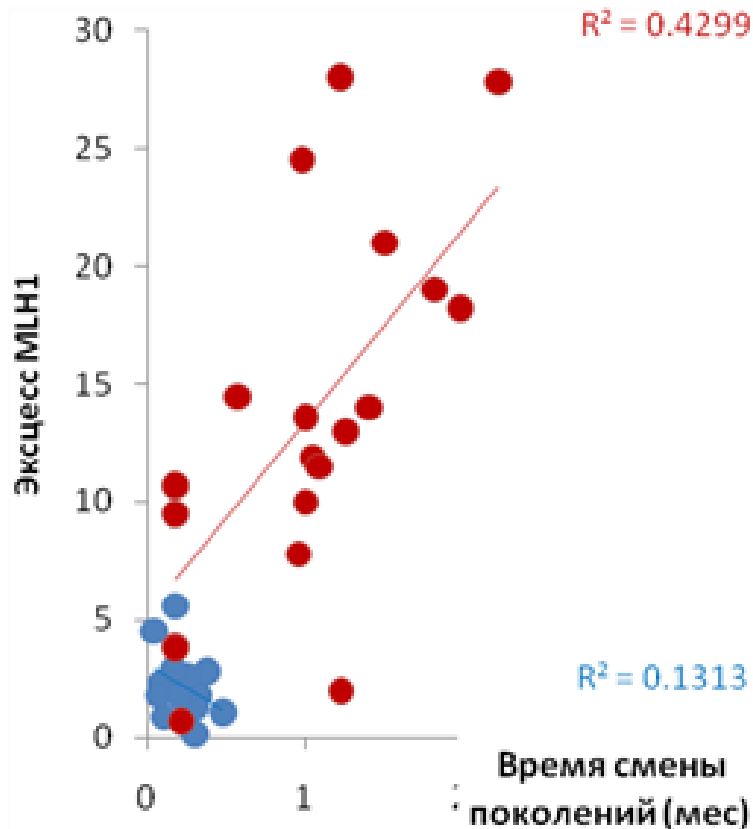


Mus musculus

Частота рекомбинации у млекопитающих

Тестирование гипотез

Красная королева или Конкуренция сибсов

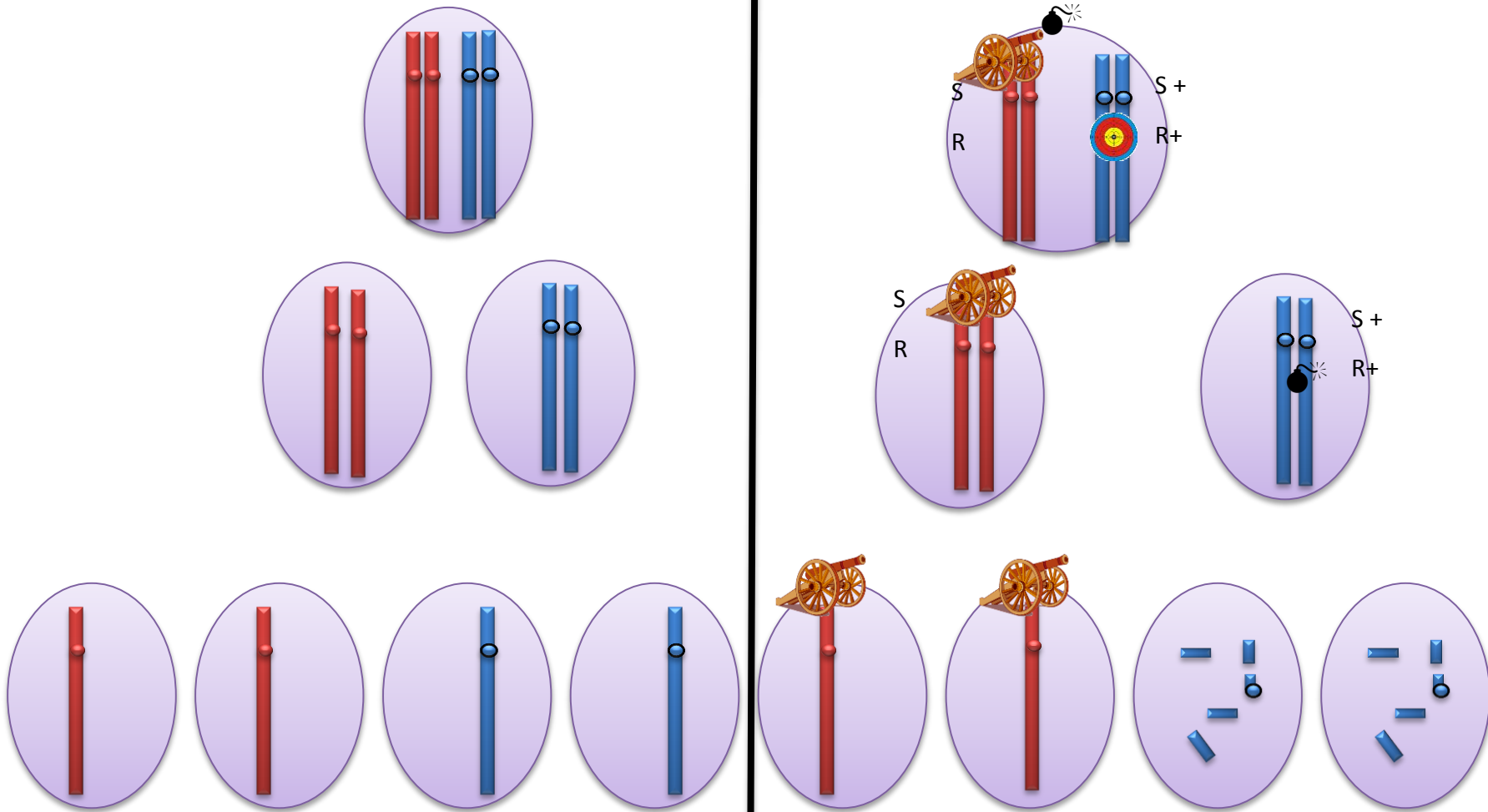


Зависимость эксцесса числа сайтов MLN1 над гаплоидным числом хромосом от времени смены поколений (в месяцах, логарифмическая шкала) и размера помета.

Синим представлены данные по полевкам, красным – по остальным млекопитающим.

- В непредсказуемом мире успехом пользуются неожиданные свойства (новые комбинации аллелей)
- В гонке вооружений с паразитами новые и редкие комбинации аллелей получают преимущество

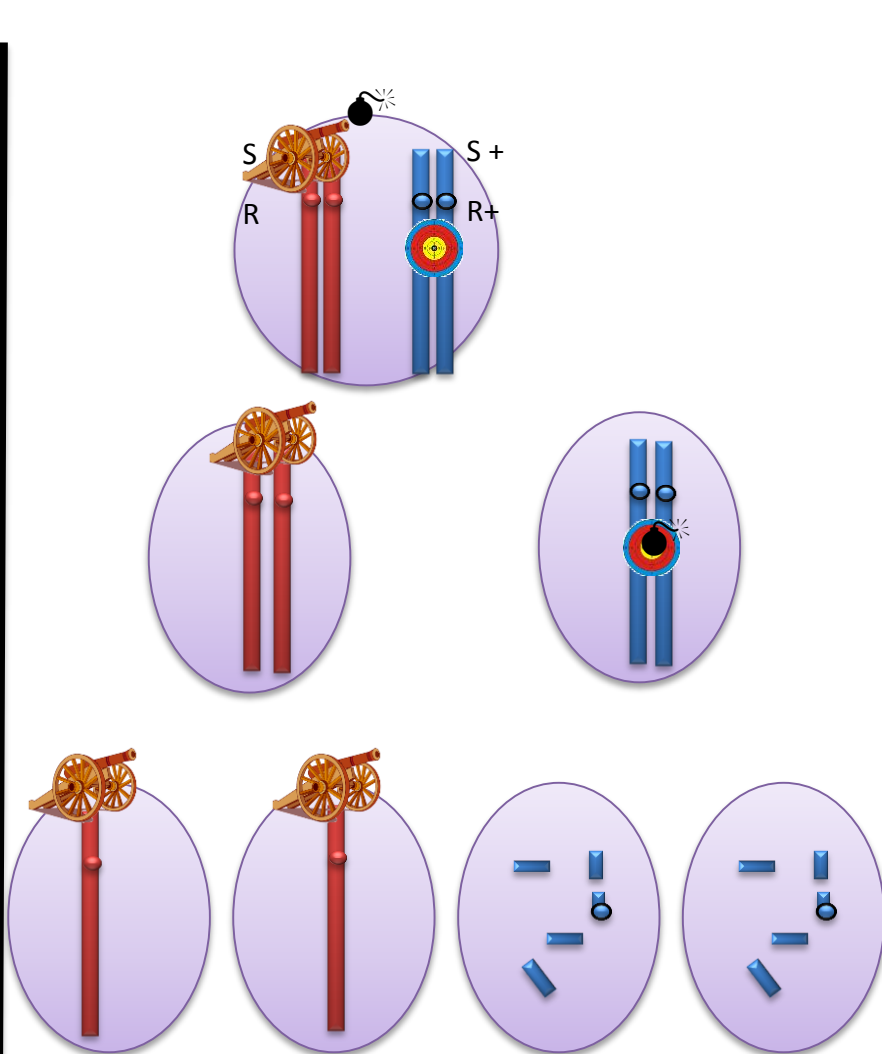
Мейотический драйв или нарушение сегрегации



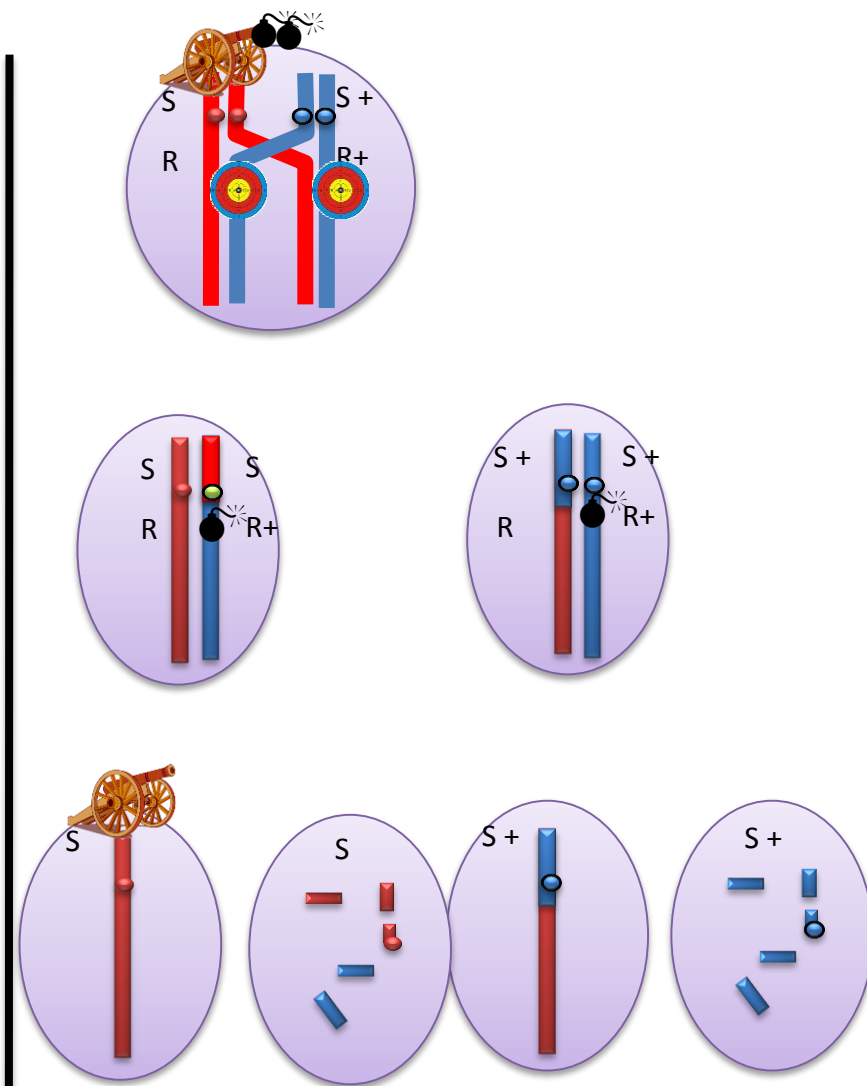
Нормальная сегрегация

Нарушенная сегрегация

Преимущества рекомбинации Подавление драйверов



Драйв без рекомбинации –
незаконная выгода



Драйв при рекомбинации –
самоубийство

Недостатки и преимущества секса и рекомбинации

- Недостатки

- Низкая эффективность размножения
- Трата времени на поиск партнера и ухаживание
- Трата ресурсов на бесполезный пол (догадайтесь какой)
- Передача только половины генов потомству
- Опасный и расточительный способ производства гамет
- Разрушение опробованных аллельных ассоциаций

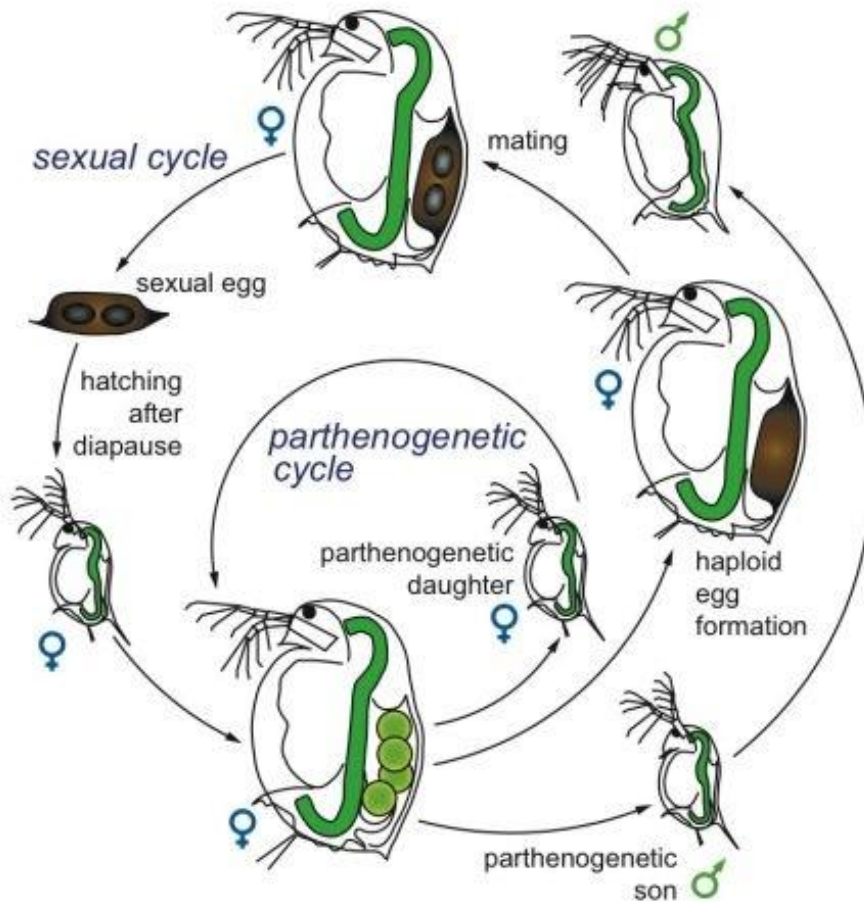
- Преимущества

- Устранение вредных мутаций (борьба с храповиком Меллера)
- Репарация повреждений ДНК
- Объединение полезных мутаций
- Совершенствование межгенных коопераций
- Образование новых генных ассоциаций для
 - Снижения конкуренции сибсов
 - Жизни в непредсказуемом мире (Красная королева)
- Борьба с дрейверами

Как жить без секса (рекомбинации) и быть счастливым

- Очень стабильная среда
- Очень маленькие геномы (<5000 генов)
- Очень быстрая смена поколений
- Очень многочисленные популяции
- Очень интенсивный отбор

Переключения типов размножения



Бесполое - когда хорошо
Половое – когда плохо

Вторичная бесполость

C. inornatus
(пол)



C. tigris
(пол)

Cnemidophorus neotexicanus
(беспол)

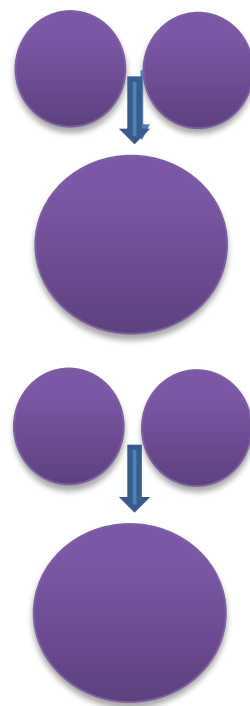
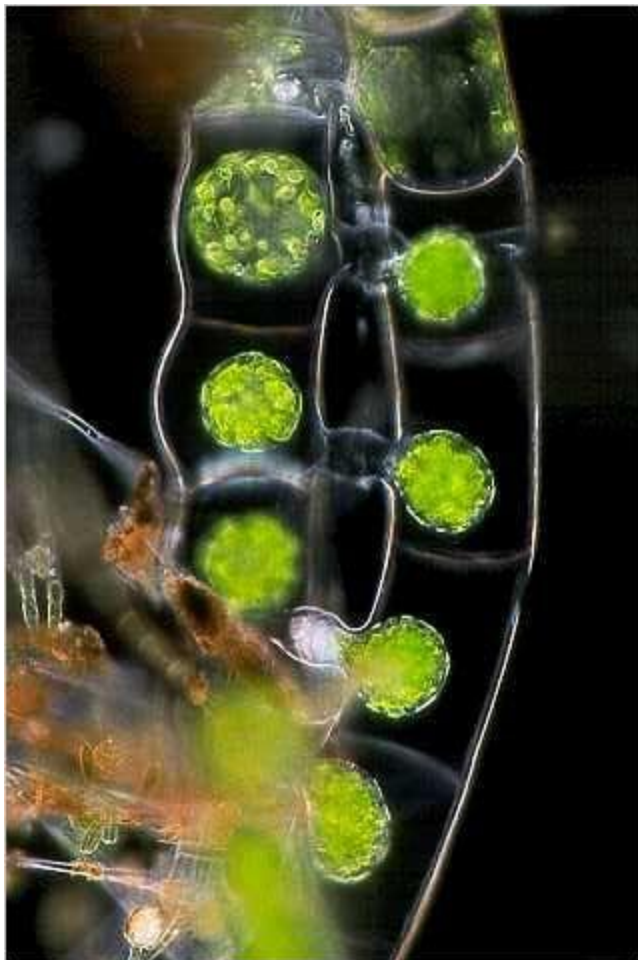
Древние асексуальные скандалы (коловратки)



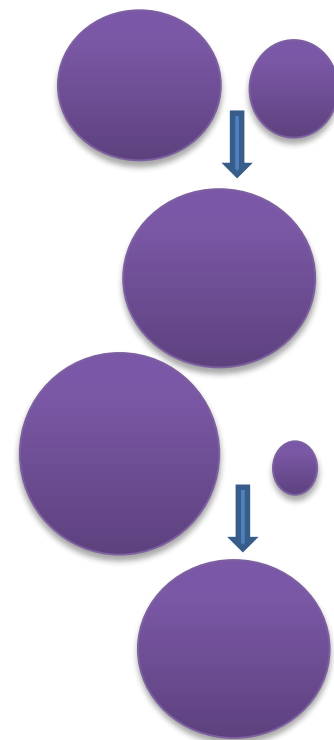
- Многочисленность популяций
- Постоянно нарастающая гетерозиготность (гетерозис)
- Ангидробиоз – (смерть паразитам) двунитевые разрывы – репарация-митотическая конверсия

Возникновение раздельнополости

Частотно-зависимый отбор

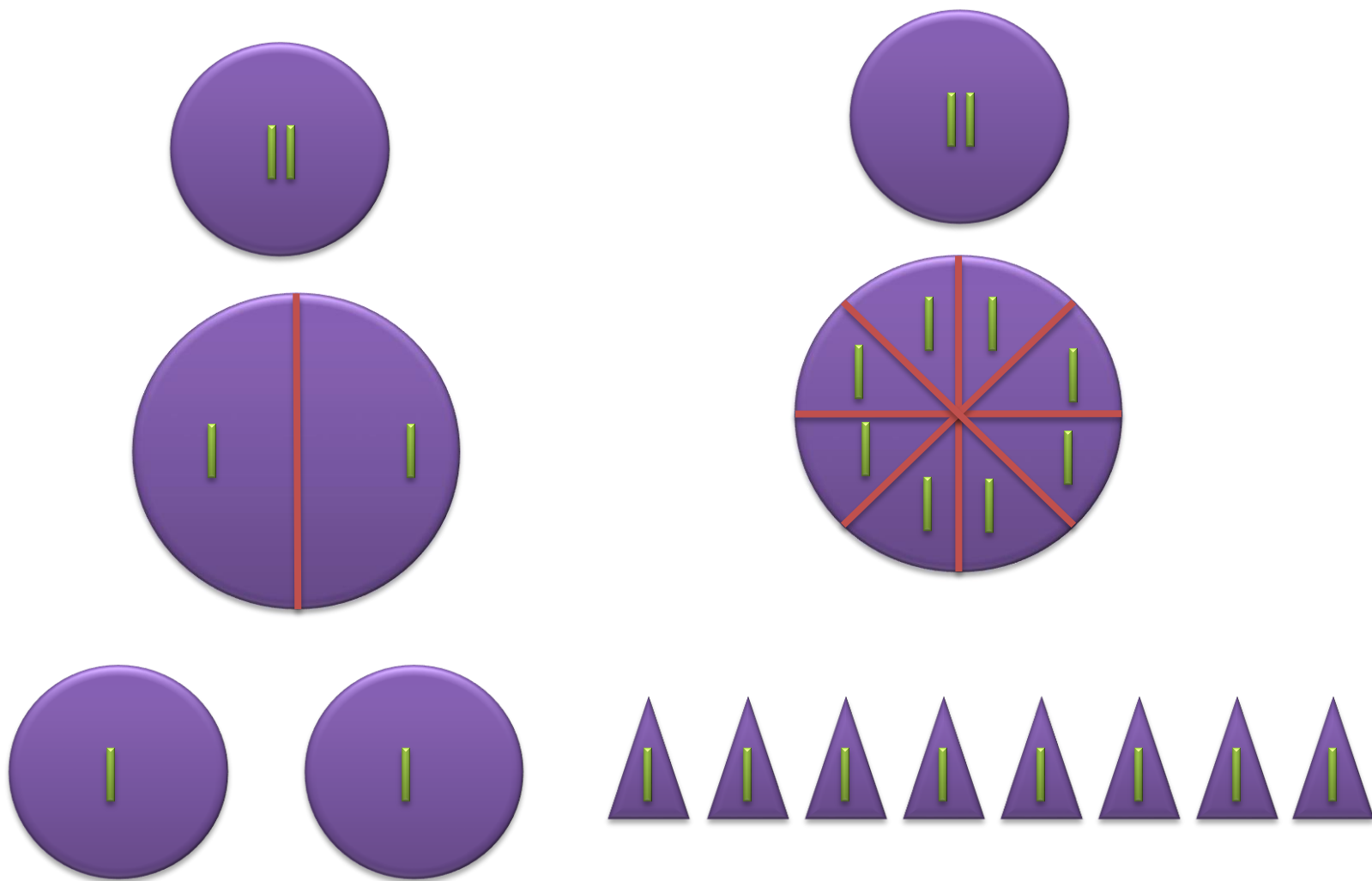


ИЗОГАМИЯ

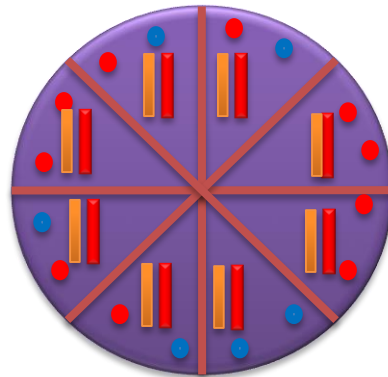
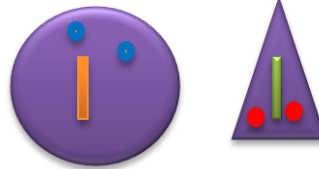
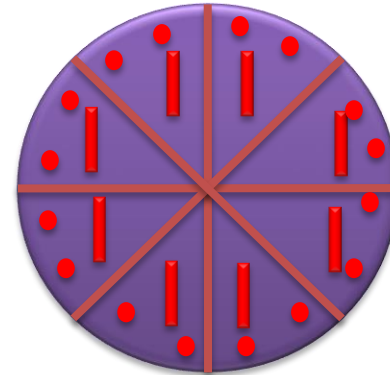
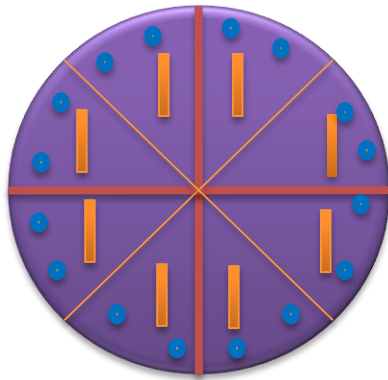


АНИЗОГАМИЯ

Анизогамия и возникновение раздельнополости



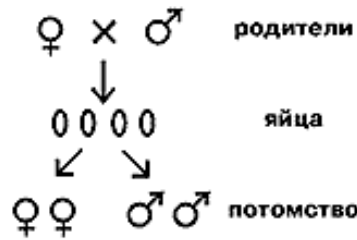
Анизогамия и гермафродитизм



Волбахия

Андроцид и феминизация

НОРМАЛЬНОЕ ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

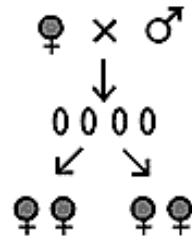


родители

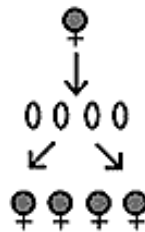
яйца

потомство

ФЕМИНИЗАЦИЯ



ПАРТЕНОГЕНЕЗ

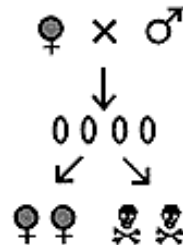


родители

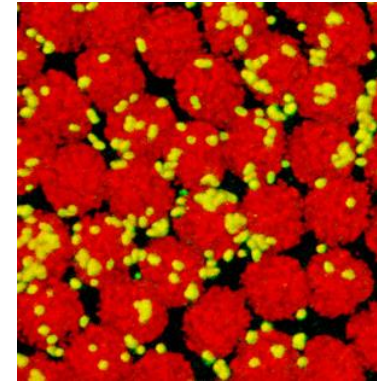
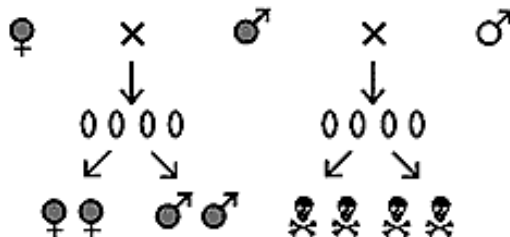
яйца

потомство

АНДРОЦИД



ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ НЕСОВМЕСТИМОСТЬ

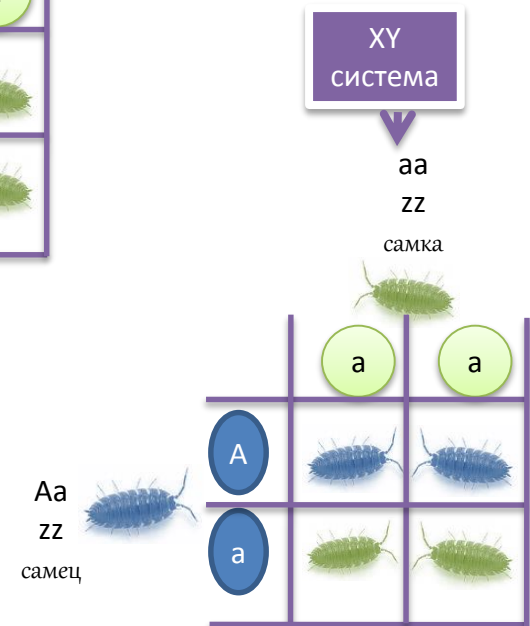
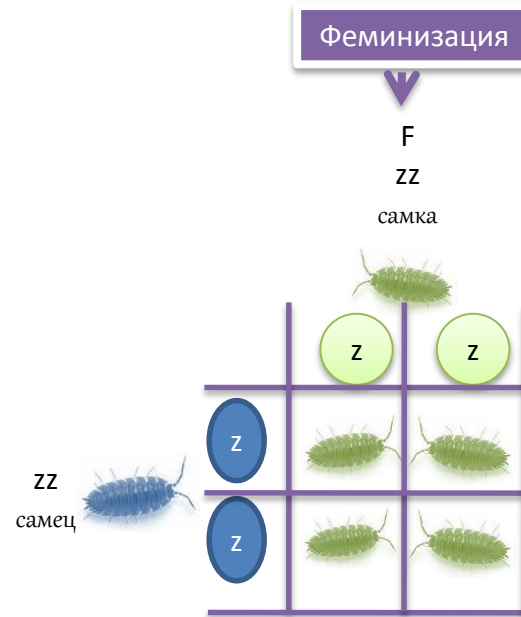
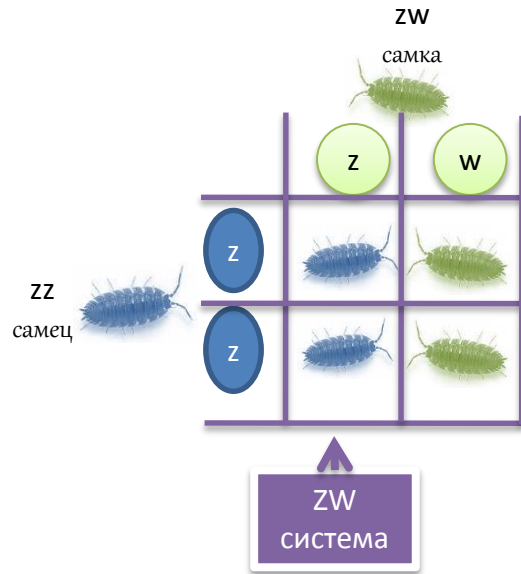


Cells of a fruit fly ovary (red) infected with *Wolbachia* (yellow).



Female larvae eat their brothers that were killed by *Wolbachia*

Эволюция определения пола под действием феминизирующих паразитов от ZW до XY



Эволюционные стратегии

- Самки
 - Высокие и длительные затраты на потомков
 - Дефицитный пол
 - Качество потомков
 - Выбор партнера
- Самцы
 - Низкие затраты
 - Избыточный пол
 - Количество потомков
 - Конкуренция

Зачем так много самцов

Соотношение полов

50% самок : 50% самцов

В размножении участвуют

95% самок

5% самцов

- **Дочь**
- Гарантированно даст потомков,
- Но мало



- **Сын**
- Может дать очень много потомков
- Но скорее всего не даст их вовсе

Эволюция соотношения полов

- Пусть самцов меньше чем самок.
- Тогда шансы оставить потомков у самца выше чем у самки и самих потомков будет больше.
- Тогда родители, производящие самцов получают больше внуков, чем те, что производят самок
- Поэтому гены, определяющие преимущественное рождение самцов, распространяются в популяции.
- Как только соотношение полов достигает 50:50, преимущества в производстве самцов теряются.
- Та же логика применима и к производству самок.
- 50:50 не самое лучшее соотношение. Это точка равновесия

Секс и прогресс

- Сначала был секс
- Секс дает
 - выигрыш в изменчивости
 - проигрыш в стабильности
- Без секса можно жить
 - в стабильной среде,
 - при малых геномах,
 - высоких численностях
 - сильном отборе

Секс и прогресс

- Секс породил пол
- Частотно-зависимый отбор привел к анизогамии
- Конфликт внеядерных геномов породил разделнополость
- Раздельнополость ведет к разным родительским вкладам и разным стратегиям полов
- Частотно-зависимый отбор обеспечивает расточительное соотношение 1:1

Литература

Эволюция хромосом: от А до В и обратно

Н.Б.Рубцов, П.М.Бородин

Что такое хромосомы, сейчас, наверное, знают уже все. По крайней мере в школьном учебнике про них написано довольно подробно. Набор хромосом (кариотип) — надежная характеристика видовой принадлежности животных и растений. У всех представителей каждого вида их количество одинаково. Это верно для большинства видов, но далеко не для всех: у многих животных и растений наряду с хромосомами основного набора (А-хромосомами) обнаруживаются добавочные, или сверхчисленные хромосомы, так называемые В-хромосомы. Их число, форма и размер могут быть разными у представителей одного и того же вида (у одних — очень много, а у других — не быть вовсе). Так, у серебристо-черных лисиц количество В-хромосом варьирует от 0 до 6, а у азиатской лесной мыши (именно об этом виде — *Apodemus peninsulae* — и пойдет дальше речь) — от 0 до 17. Сей-



Николай Борисович Рубцов, доктор биологических наук, заведующий лабораторией Института цитологии и генетики СО РАН. Область научных интересов — эволюция хромосом эукариот, принципы пространственной организации хромосом, медицинская цитогенетика.



Павел Михайлович Бородин, доктор биологических наук, заведующий секцией рекомбинационного и сегрегационного анализа того же института, профессор кафедры цитологии и генетики Новосибирского государственного университета. Занимается проблемами эволюционной цитогенетики, генетики мейоза.

Литература

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА

Хромосомные инверсии в клетке и в эволюции

П.М.Бородин, А.А.Торгашева

В разных науках инверсиями называют вещи, не имеющие ничего общего друг с другом. Так, в драматургии инверсия — прием, демонстрирующий исход конфликта в начале пьесы. Если мы начнем эту статью словами «Прочитав эту статью, вы поймете, к каким драматическим последствиям может привести поворот куска хромосомы на 180°», это и будет иллюстрацией драматургической инверсии. Но наша статья посвящена не драматическим, а хромосомным инверсиям. Как вы уже догадались, они представляют собой именно повороты кусков хромосом на 180°, поэтому мы начнем с того, что напомним, как устроены хромосомы.



Павел Михайлович Бородин, доктор биологических наук, заведующий лабораторией рекомбинационного и сегрегационного анализа Института цитологии и генетики СО РАН, профессор кафедры цитологии и генетики Новосибирского государственного университета. Занимается проблемами эволюционной генетики, генетики мейоза. Лауреат премии им.В.С.Кирпичникова за выдающийся вклад в развитие эволюционной генетики (2004).



Анна Александровна Торгашева, аспирант той же лаборатории, область научных интересов — молекулярная биология мейоза, сравнительная цитогенетика млекопитающих. Лауреат Всероссийского открытого конкурса 2008 г. на лучшую научную работу студентов по естественным, техническим и гуманитарным наукам по разделу «Биологические науки».

<http://evolution2.narod.ru/invpriroda.pdf>

Литература

Генетическая рекомбинация в свете эволюции

П.М.Бородин

Рекомбинация — это процесс, который обеспечивает перемешивание генов в ряду поколений. При формировании половых клеток гены, полученные от родителей, «перетасовываются», и в каждую гамету попадает только половина родительских генов. При оплодотворении гены двух родителей случайно комбинируются в зиготе. Сочетание этих двух случайных процессов — тасовки генов в генеративных клетках и встречи гамет — обеспечивает уникальность набора генов каждого организма.

*Ничто в биологии не имеет смысла,
кроме как в свете эволюции.*

Федосий Добжанский

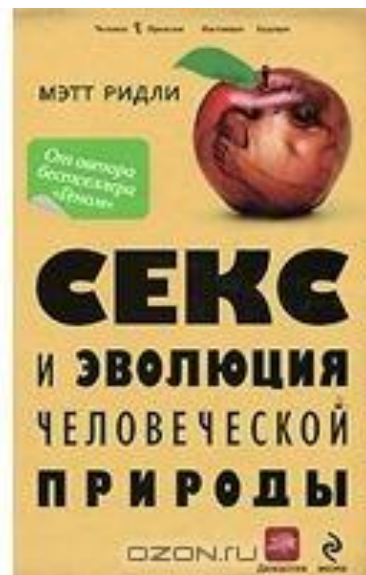


Павел Михайлович Бородин, доктор биологических наук, заведующий лабораторией рекомбинационного и сегрегационного анализа Института цитологии и генетики СО РАН, профессор кафедры цитологии и генетики Новосибирского государственного университета. Занимается проблемами эволюционной генетики, генетики мейоза. Лауреат премии им. профессора В.С.Кирпичникова за выдающийся вклад в развитие эволюционной генетики (2004).

Литература



Мутации и
аномалии развития
у человека



Возникновение и
эволюция пола и
рекомбинации

<http://www.ozon.ru/context/detail/id/6752674/>

<http://www.ozon.ru/context/detail/id/4850236/>

Литература



Мутации в
популяциях
Мейотический
драйв

[http://www.bionet.nsc.ru/cag/
wp-content/uploads/2013/03/mutant.pdf](http://www.bionet.nsc.ru/cag/wp-content/uploads/2013/03/mutant.pdf)



Проявление
мутаций
Мутации в
популяциях

Взлет и падение Y-хромосомы

П.М.Бородин, Е.А.Башева, Ф.Н.Голенищев

В этой статье мы расскажем, как возникли половые хромосомы млекопитающих, как они эволюционировали, к чему пришли и что их ждет впереди. Особое внимание мы обратим на эволюцию поведения половых хромосом в мейозе у серых полевок. Ее мы исследовали втроем: Ф.Н.Голенищев отлавливал зверей, определял их видовую принадлежность и консультировал нас по всем таксономическим и филогенетическим вопросам; Е.А.Башева готовила и анализировала цитологические препараты; П.М.Бородин придумал план всей работы и написал основной текст статьи.

Полевки как зеркало эволюции млекопитающих

Полевки — это очень молодая и очень успешная группа грызунов. В одном только роде *Microtus* (серые полевки) более 60 видов. Это самый богатый видами род млекопитающих. Видообразование в нем происходило в Голарктике в течение последних 1.5 млн лет.

По происхождению всех серых полевок можно условно разделить на неарктических (американские аборигенные ви-



Павел Михайлович Бородин, доктор биологических наук, профессор кафедры цитологии и генетики Новосибирского государственного университета, заведующий лабораторией рекомбинационного и сегрегационного анализа Института цитологии и генетики СО РАН. Область интересов — эволюционная генетика. Лауреат диплома Президиума РАН за лучшие работы по популяризации науки 2009 г.



Екатерина Андреевна Башева, аспирант той же лаборатории. Область научных интересов — молекулярная биология мейоза, сравнительная цитогенетика млекопитающих. Лауреат Всероссийского открытого конкурса 2008 г. на лучшую научную работу студентов по разделу «Биологические науки».



Федор Николаевич Голенищев, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории териологии Зоологического института РАН. Занимается систематикой и эволюционной морфологией грызунов, проблемами видообразования.