

Наследование, сцепленное с
полом.

Генетика пола



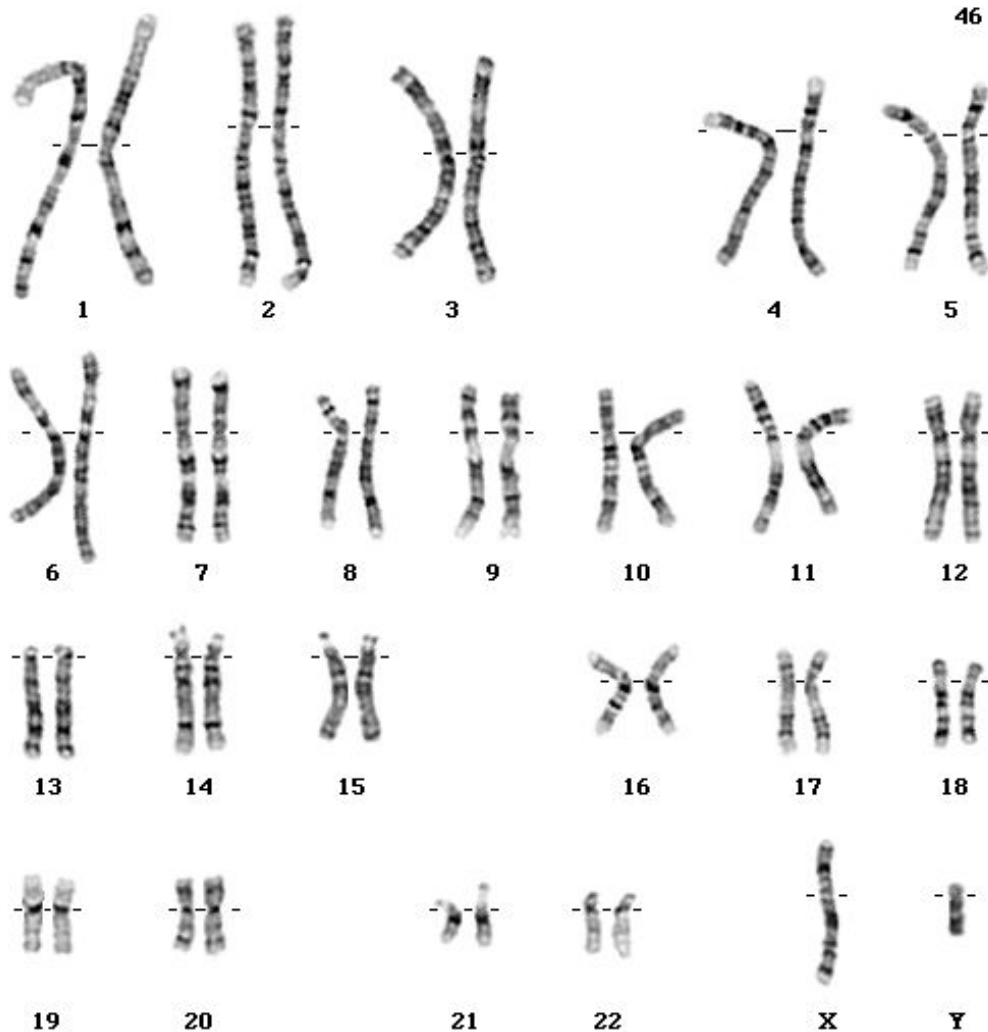
Есть ситуация, удивительно напоминающая анализирующее скрещивание

- Что такое анализирующее
скрещивание?

Это - расщепление по полу.

- Все мужчины всегда гетерозиготны, а женщины гомозиготны.
- Но не по аллелю какого-то гена, а по целой хромосоме.
- «Скрещивание» между мужчинами и женщинами – всегда анализирующее и всегда дает расщепление по фенотипу «пол» 1 : 1.

Кариотип человека



Найдите
половые хромосомы

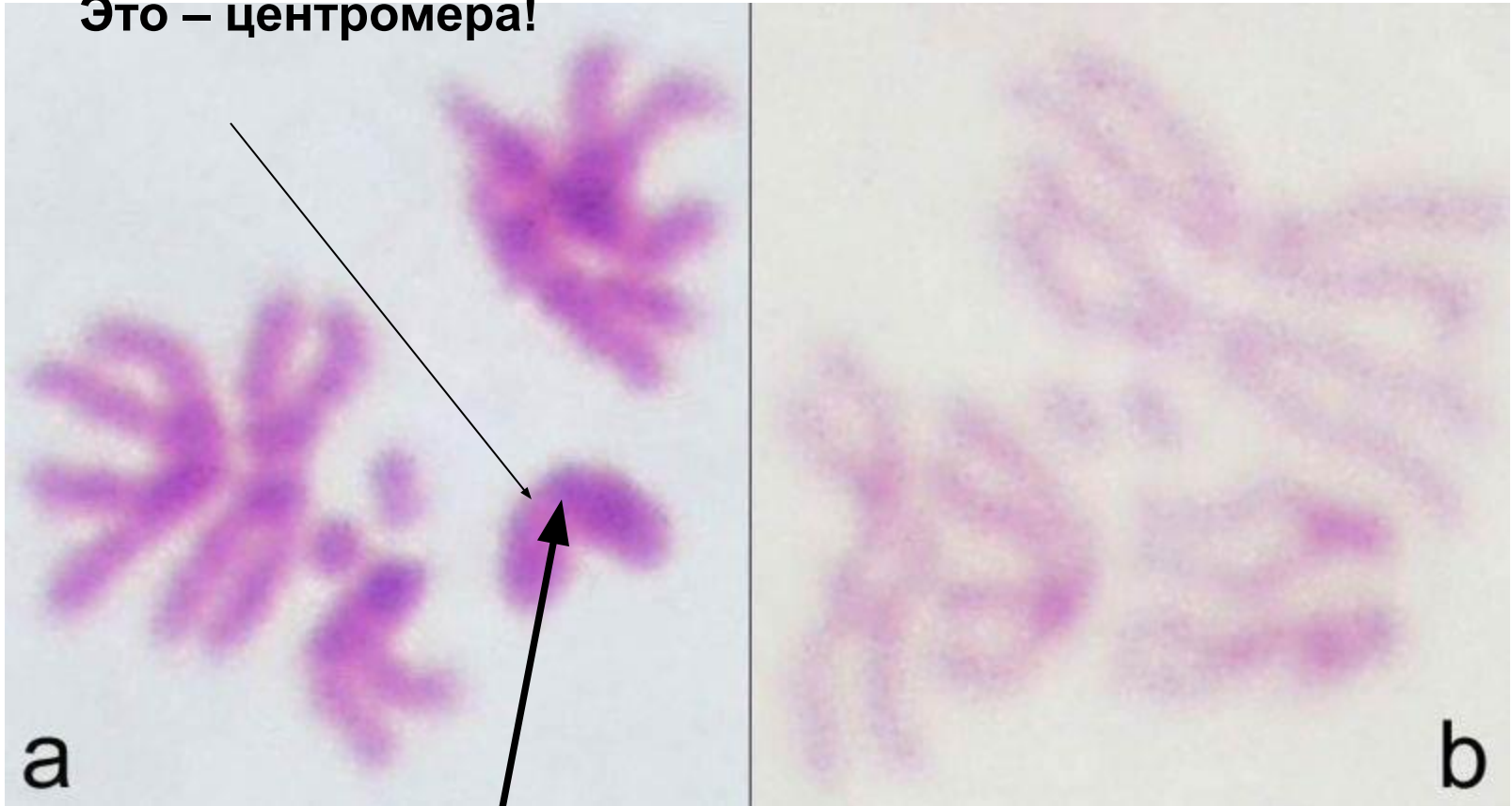
Чёрточки указывают на
центромеру

Видно, что Y- хромосома меньше по размеру и акроцентрическая – одно из плеч у нее очень короткое.

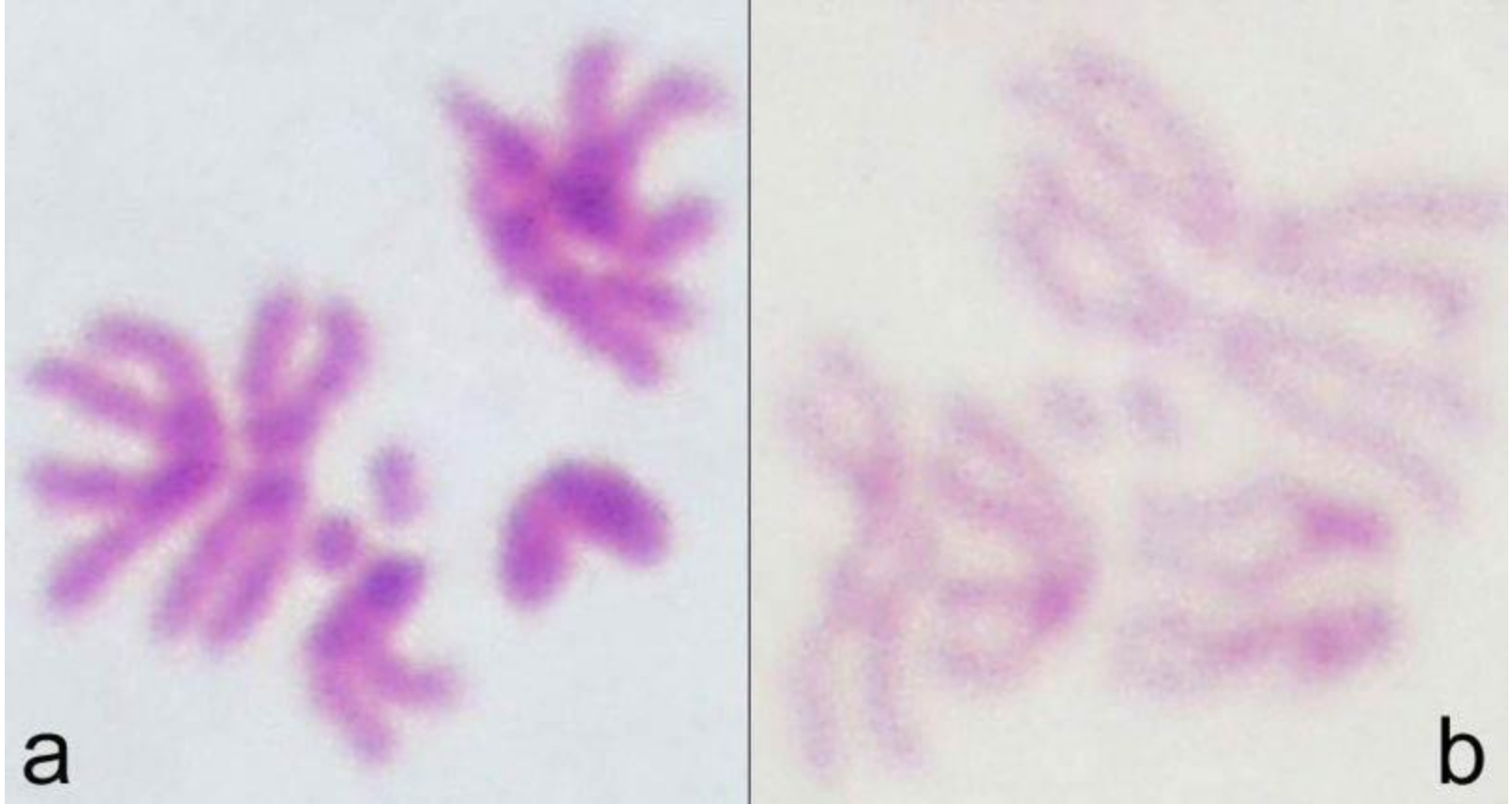
Митотические хромосомы *Drosophila melanogaster*

а – самец, b - самка

Это – центромера!



Y-хромосома кажется акроцентрической, но это не так. Здесь изображены не гомологи, а метацентрическая хромосома, состоящая из спаренных гомологов



- Y-хромосома представлена в основном прицентромерным гетерохроматином, в котором сестринские хроматиды остаются соединенными когезинами в метафазе вместе с центромерами. Поэтому у Y-хромосомы мы видим не одно плечо, а два, и не одну хроматиду, а две склеенные.
- Можно заметить, что она действительно выглядит толще.
- Таким же свойством – сохранением соединения сестринских хроматид в метафазе – отличается и короткое плечо X-хромосомы.

Гомозигот по Y-хромосоме не бывает

- Так как два ее носителя – оба мужчины – не в состоянии скреститься друг с другом.
- Даже если бы были в состоянии, то такая гомозигота была бы лишена множества жизненно-необходимых генов.

Чудеса карповой рыбкой медаки

- Японский ученый Ямамото посредством обработки половыми гормонами на ранних стадиях развития сменил пол рыб на противоположный.
- Обработка метилтестостероном самок превратила их в самцов, обработка эстроном самцов превратила их в самок.

Проанализируйте ситуацию

- Если икра нормальных самок оплодотворялась молоками самцов-генетических самок, то в потомстве получались только самки.

Проанализируйте ситуацию

- Если наоборот, икра самок-генетически самцов оплодотворялась молоками нормальных самцов, то реализовывалась ситуация дигибридного скрещивания, и соотношение самцов к самкам приближалась к 3 : 1 (у этого вида носители кариотипа УУ также развиваются в самцов).

Гомогаметный и гетерогаметный пол

- Пол, имеющих одинаковые половые хромосомы (в данном случае женский), называется *гомогаметным* полом (поскольку он производит идентичные в отношении половых хромосом гаметы).
- Пол, имеющий разные половые хромосомы, называется *гетерогаметным*.

Политенные хромосомы *Drosophila melanogaster*

Мы видим каждую хромосому в единственном числе, причём X-хромосома более тонкая.



У двукрылых гомологи остаются спаренными и в интерфазном ядре.

- X-хромосома несколько тоньше прочих, поскольку она представлена единственной хроматидой, а не двумя.
- Мы не видим коротких плеч X- и Y-хромосом. Дело в том, что, будучи представлены гетерохроматином, практически не имеющем генов, в политенных хромосомах они остаются недореплицированными и скрываются где-то в районе хромоцентра.
- Как видим, у дрозофилы Y-хромосома не меньше, а даже больше X-хромосомы, но отличается «нехорошим поведением», связанным с тем, что она (как и у человека) практически пуста в генетическом отношении.

Примеры определения пола у человека и дрозофилы выглядят СХОДНЫМИ.

- Но это в корне не так.
- Лежащие за кажущимся сходством молекулярные механизмы оказываются поразительно различными.

Что верно для дрозофилы, то верно и для слона?

Основные закономерности генетики были открыты на дрозофиле, а ее практические результаты наиболее ощутимы на человеке. Этими двумя объектами и исчерпывается ознакомление с определением пола в школьных и некоторых ВУЗовских учебниках; иногда упоминаются птицы и бабочки, «у которых все наоборот», как это пришлось сделать и нам на предыдущей лекции.

Может сложиться ошибочное впечатление, что механизмы определения пола столь же фундаментальны, как и сам феномен двух полов, и лишь иногда встречаются аномалии зеркального характера.

Немного бы нашлось столь же ошибочных утверждений!

Почему двуполость?

- Феномен двуполости первоначально возникает как следствие противоречия двух задач на уровне половых клеток – миграции для более эффективной комбинационной изменчивости и создания запасов для будущего организма.

Однако двуполость на многоклеточном уровне еще менее фундаментальна, чем половое размножение, о чем свидетельствует тот факт, что большинство растений обоеполы, да и у животных нередки гермафродиты.

Вообще-то пол у человека определяется всего одним геном.

- Вернее определяется развитие в направлении того или иного пола.
- Благодаря этому гену развитие переключается единственным геном, по которому мужчины гемизиготны, а у женщин его нет.
- Если принципиальное отсутствие рассматривать как нуль-аллель, то мужчины таки гетерозиготны, а женщины гомозиготны

На самом деле механизмы
определения пола отданы на
растерзание частным случаям

Почему можно считать, что пол создавался независимо?

- Принципиально различные реализации в разных таксонах

О поверхностных «механизмах определения пола» на уровне половых хромосом

- Мы наблюдаем истинный хаос частных случаев, что говорит нам о том, что половые хромосомы возникают *de novo* буквально на каждом шагу в результате вполне случайных эволюционных процессов.

- Остается лишь радоваться, что у человека и того из множества видов дрозофилы, который имел счастье в начале XX века попасть в лабораторию Томаса Моргана, эти кариологические «механизмы» кажутся в первом приближении сходными и подкрепили в целом неверное, но на том этапе развития науки безусловно плодотворное представление «что верно для мухи, то верно для слона».

В вопросах определения пола.
очень часто хромосомы
оказываются вообще не при чем.



Синдром
андрогенной нечувствительности



Три основных типа определения пола

- Прогамное - происходит до оплодотворения (черви, коловратки). Пол зависит от того, что самки производят яйца двух сортов – крупные, богатые цитоплазмой, из которых развиваются самки, мелкие – самцы.
- Сингамное – решается в момент оплодотворения и определяется генотипом зиготы (у большинства)
- Эпигамное – зависит не от генотипа, а внешних условий.

При эпигамном определении пол
зависит от условий развития
генетически идентичных эмбрионов.

У растений сложность многоклеточного организма не достигла таких высот, как у животных, и мы вправе с большей вероятностью ожидать у них какие-то простые механизмы.

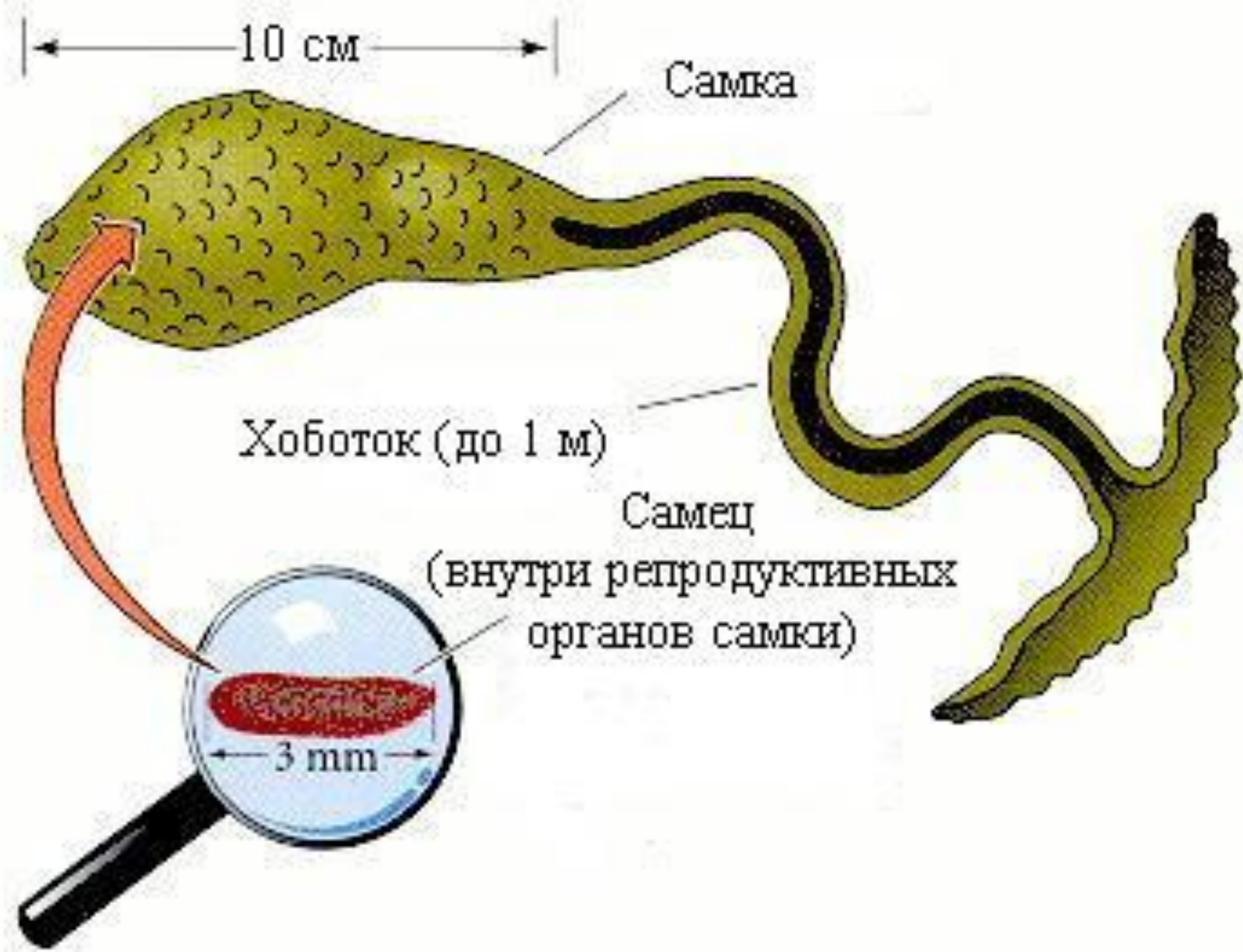
Аризема Негеши (*Arisaema negischii*) из семейства ароидных



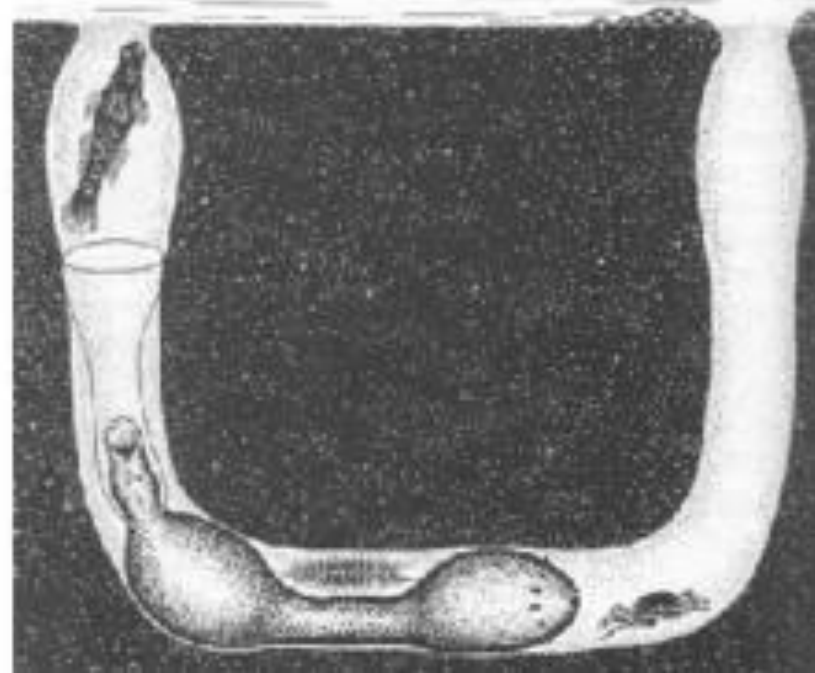
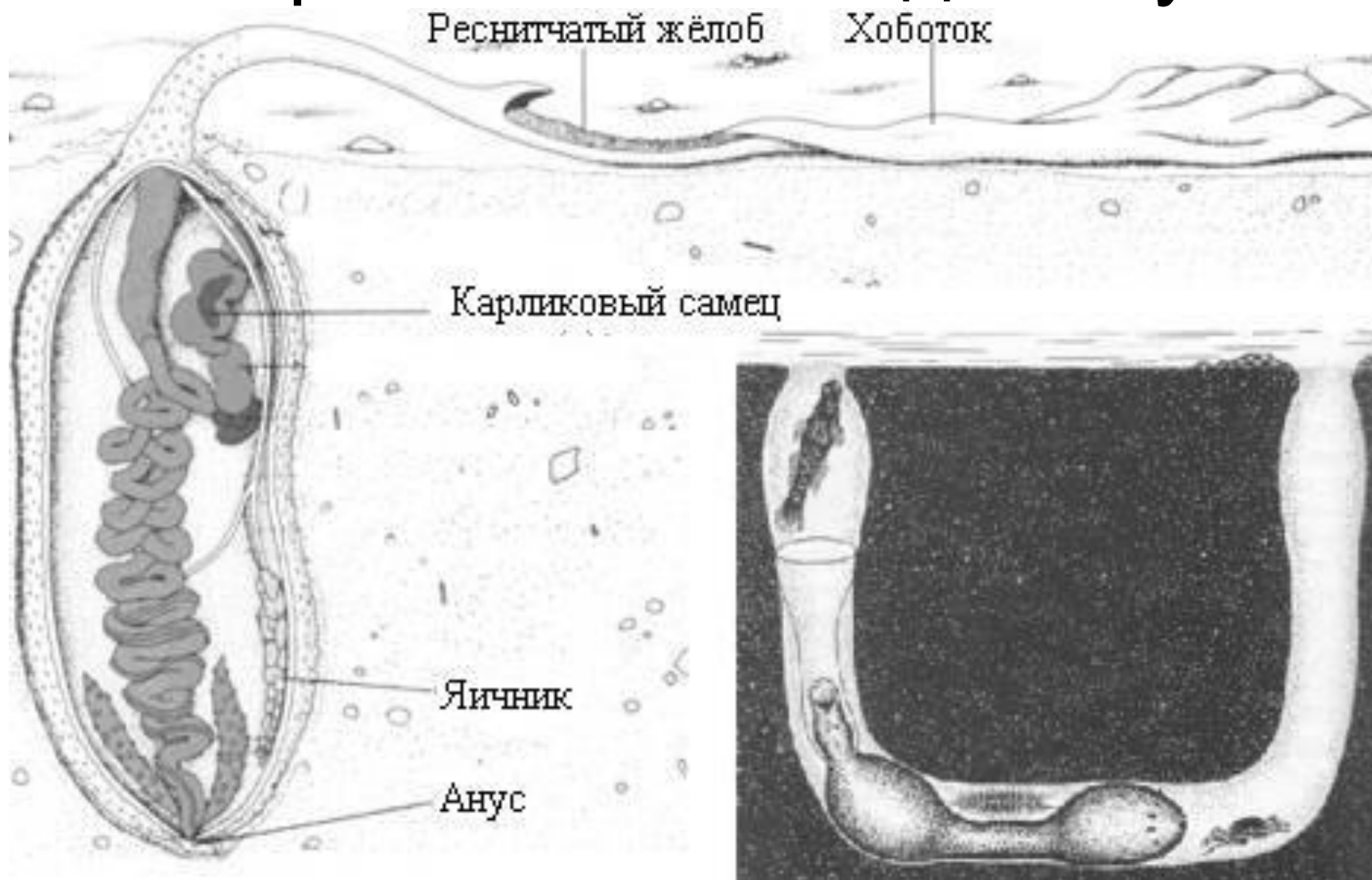
- Из крупных клубней вырастают женские растения.
- Из маленьких – небольшие мужские растения.
- Растения промежуточных размеров обоеполые.

Однако в молодом возрасте
будущие женские растения
являются мужскими,

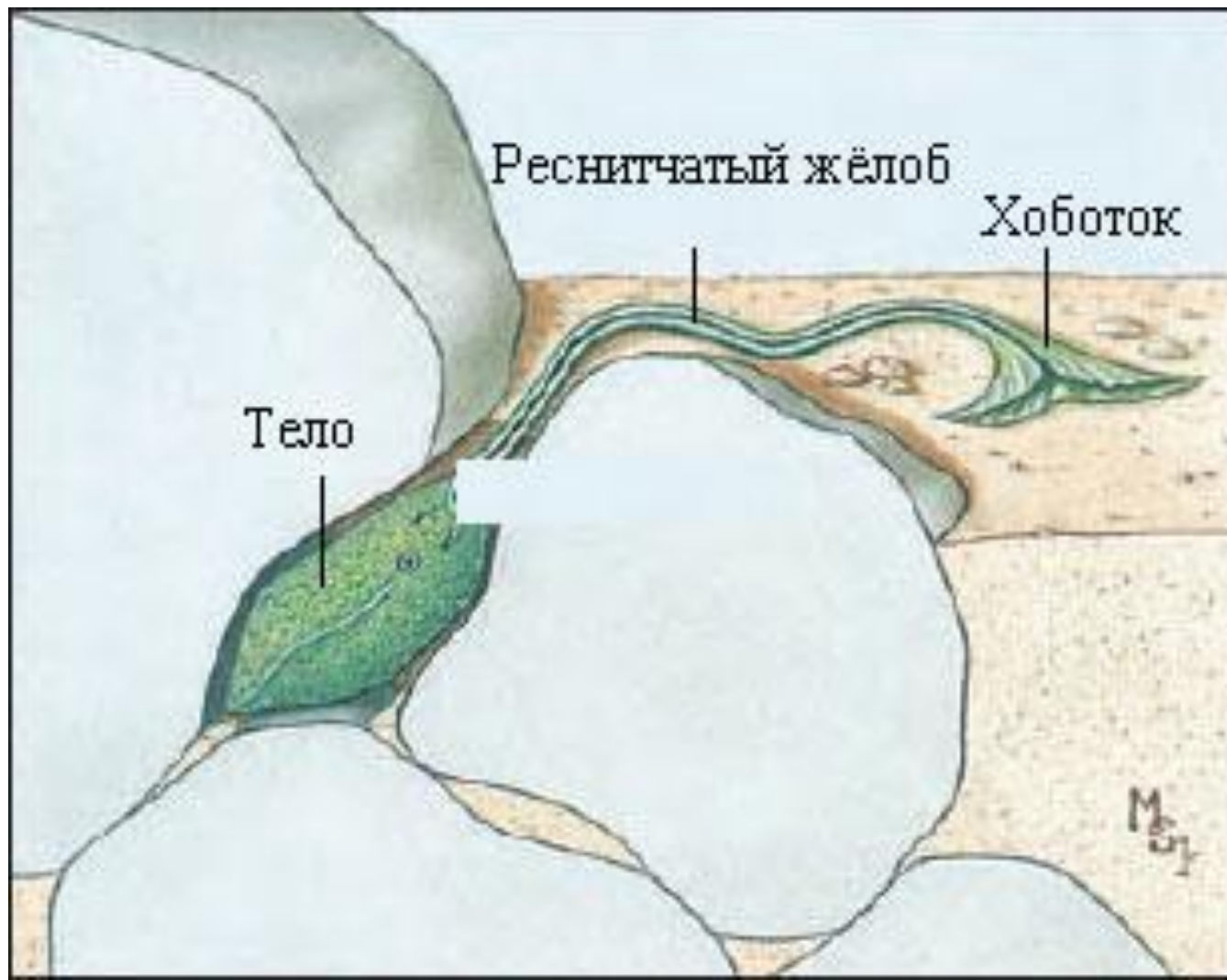
- Вывод: пол определяется не размером клубней, а размером выросшего из него растения.



Помпообразными движениями в норке закачивает добычу



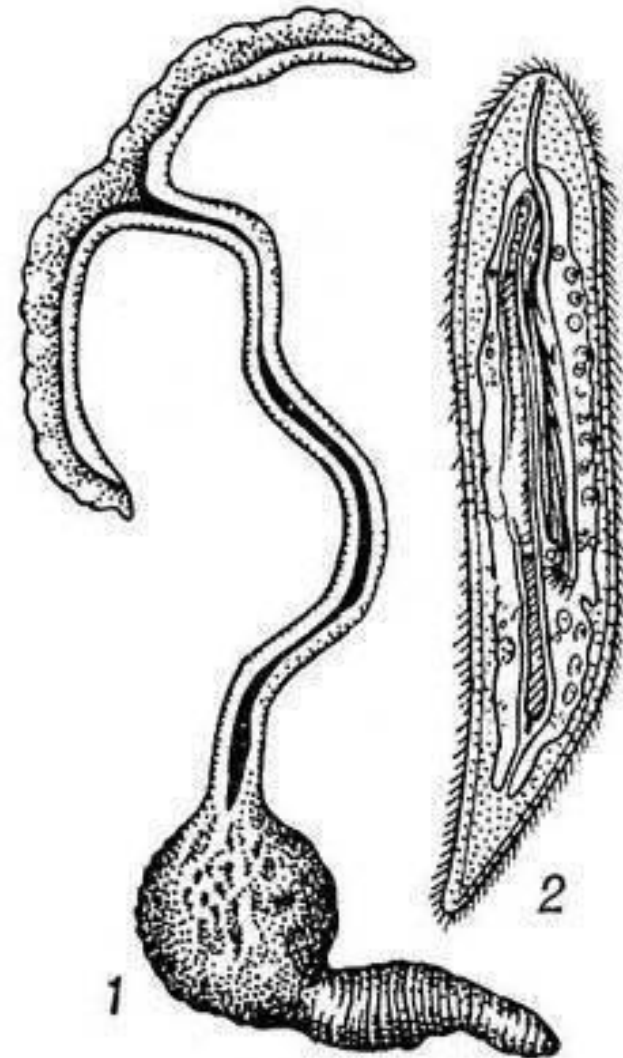
Или же в расщелинах собирает
детрит





Трохофора – личинка, плавающая при помощи ресничек, взрослый червь сидячий.

- Вывод: онтогенез включает осаждение пелагической личинки на дно, сопровождающееся метаморфозом.
- Самец остаётся похожим на трохофору.



Из осевших на дно личинок
развиваются только самки





- **Самцы** (длиной 1-3 мм) развиваются из личинок, осевших на самку, прежде всего на ее хоботок. Они впоследствии паразитируют в ее половом мешке (если осели на хоботок) или остаются прикрепленными к ее телу.



- **Самки** достигают 8 см без хоботка и живут в своих или чужих норах в гравии или в расщелинах скал.

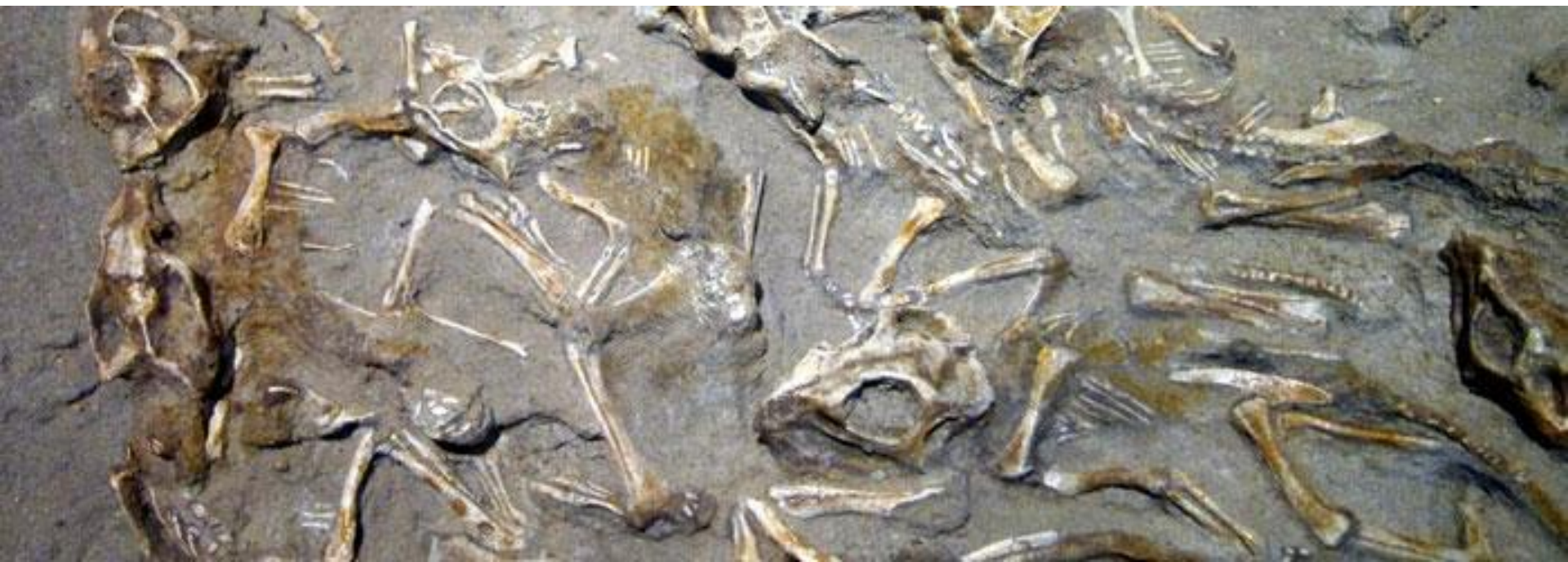
Превращение в самца индуцируется **боннелином** – пигментом, окрашивающим самку в зеленый цвет.

- В присутствии света боннелин высоко токсичен по отношению к бактериям, личинкам паразитов и, в лабораторных условиях.
- В этом качестве активно исследуется как потенциальный антибиотик.

К слову о самцовом паразитизме

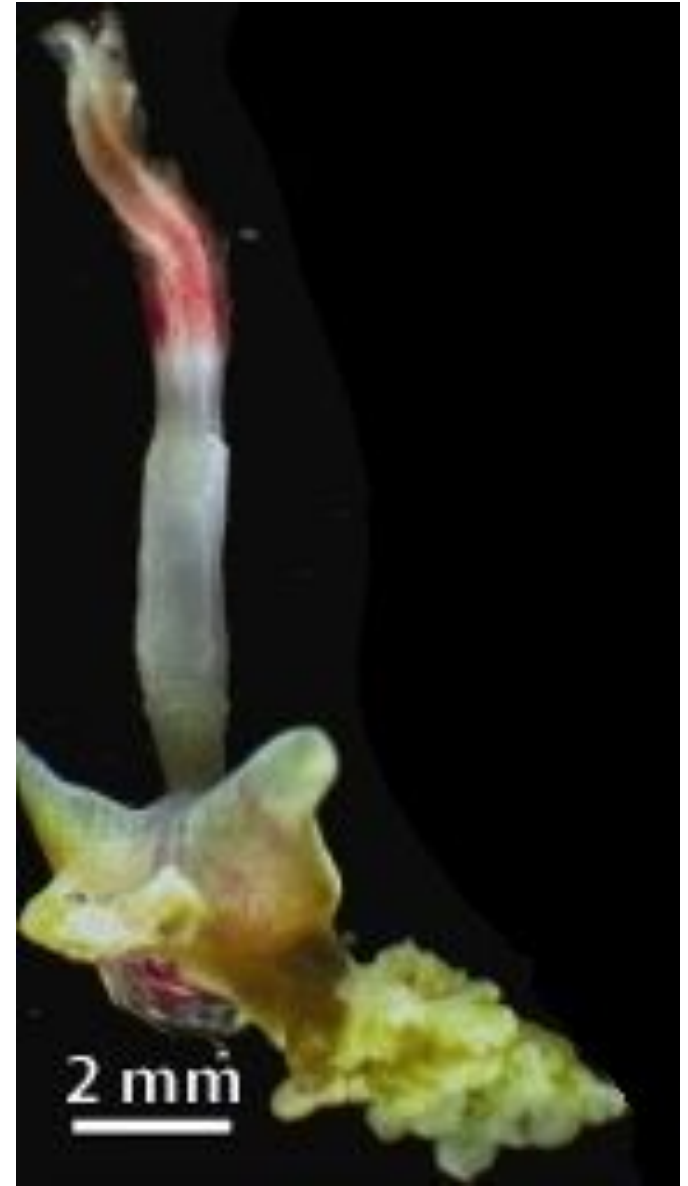


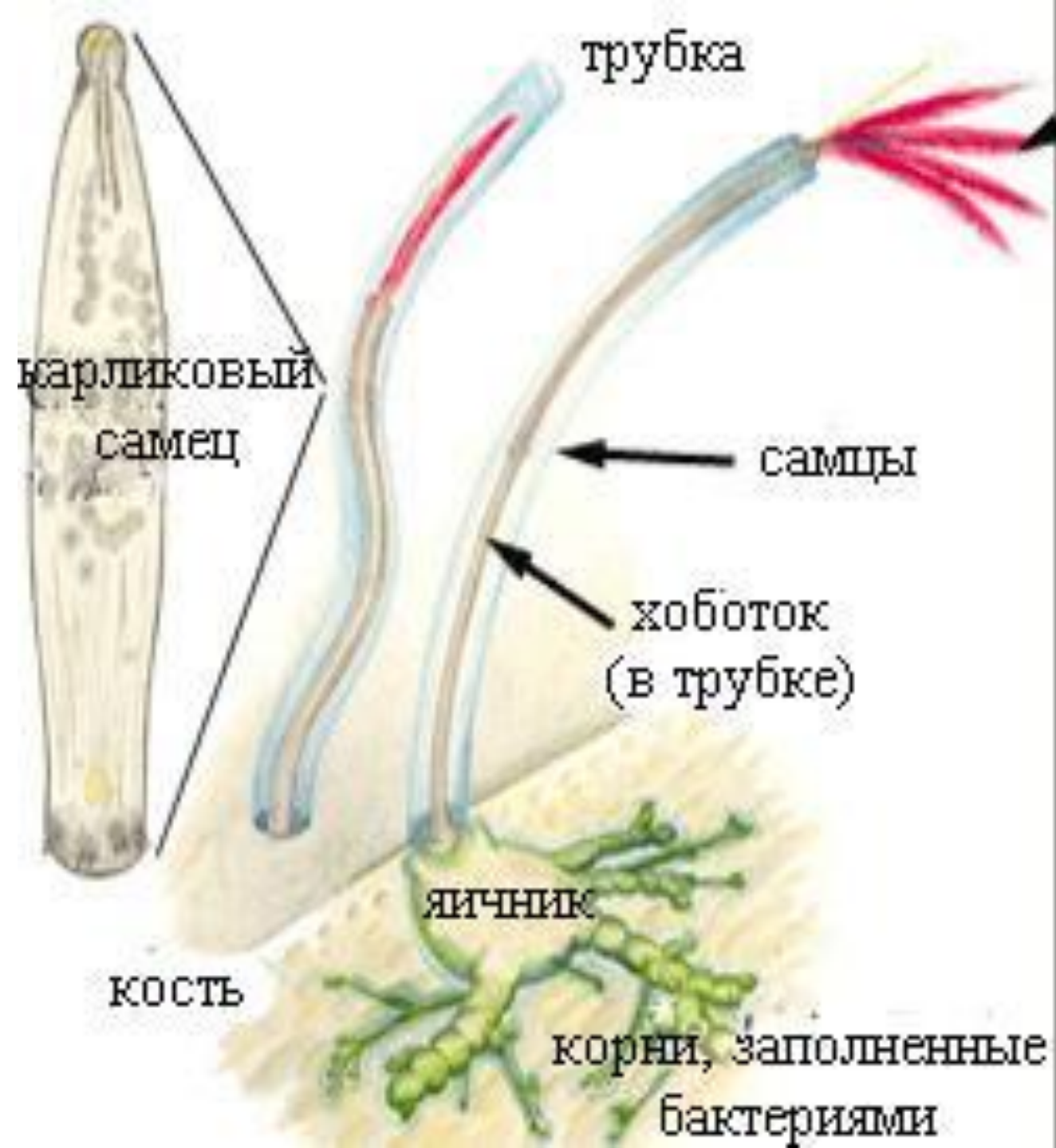
С 2002 г на скелетах китов на глубине 2800 м с помощью обитаемого подводного аппарата начали обнаруживаться удивительнейшие создания.

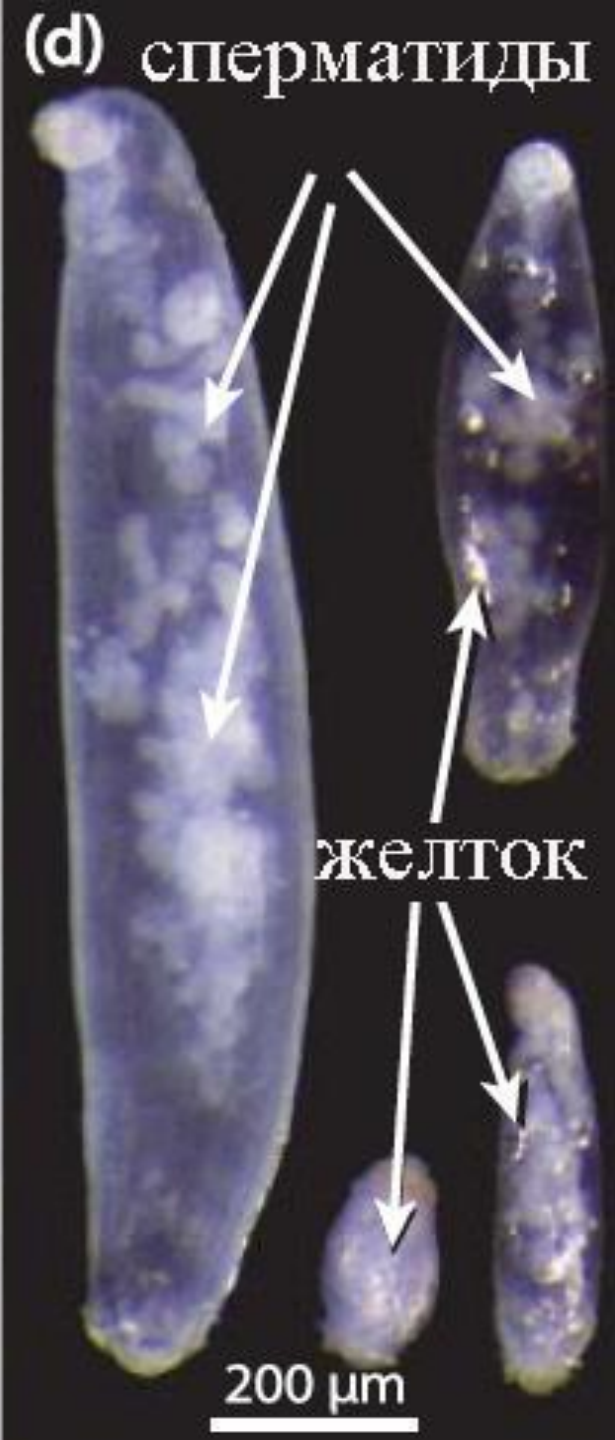
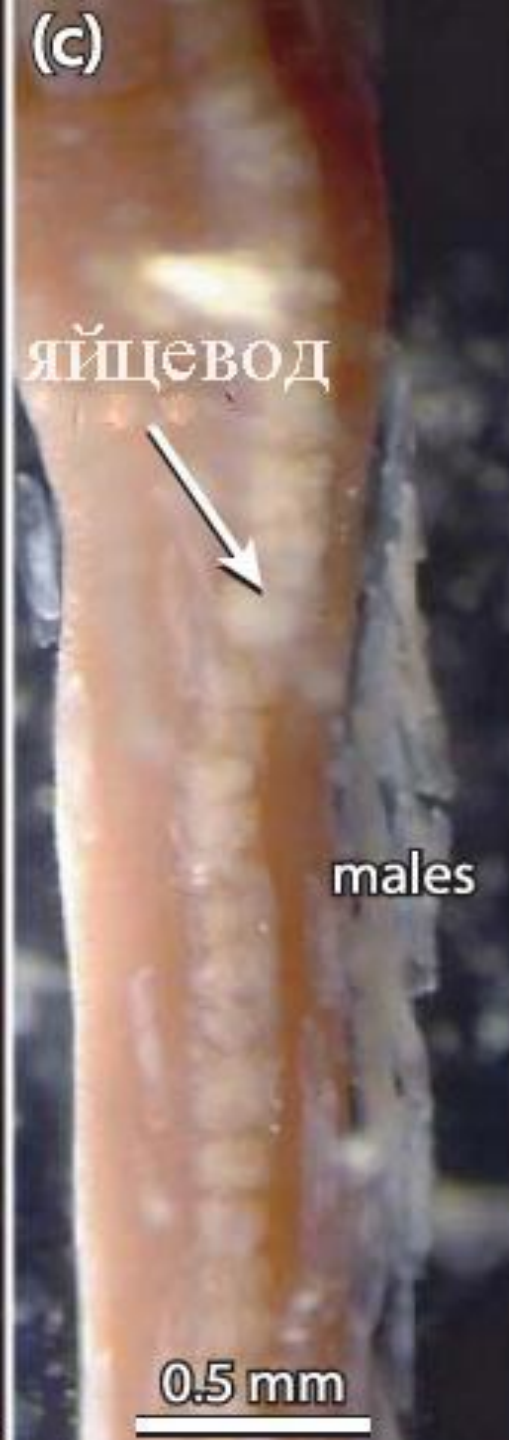


Оседаксы

- У мелких полихет (аннелиды) Osedax образующих плотные популяции на костях скелетов китов, лежащих на дне, в трубке свободноживущей самки может быть до 111 карликовых (паразитических или симбиотических) самцов. Самцы гораздо мельче самки, устроены как типичная трохофора, они забиты развивающимися спермиями

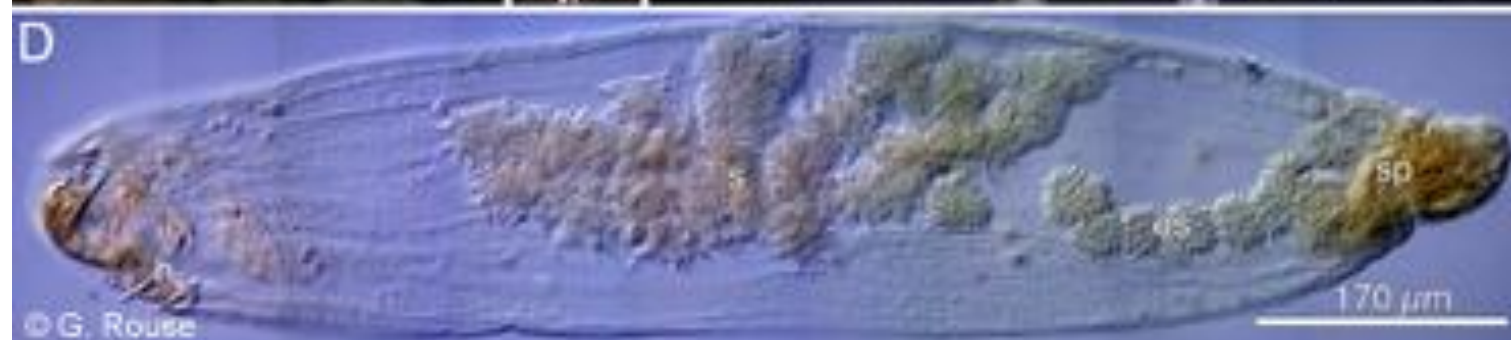
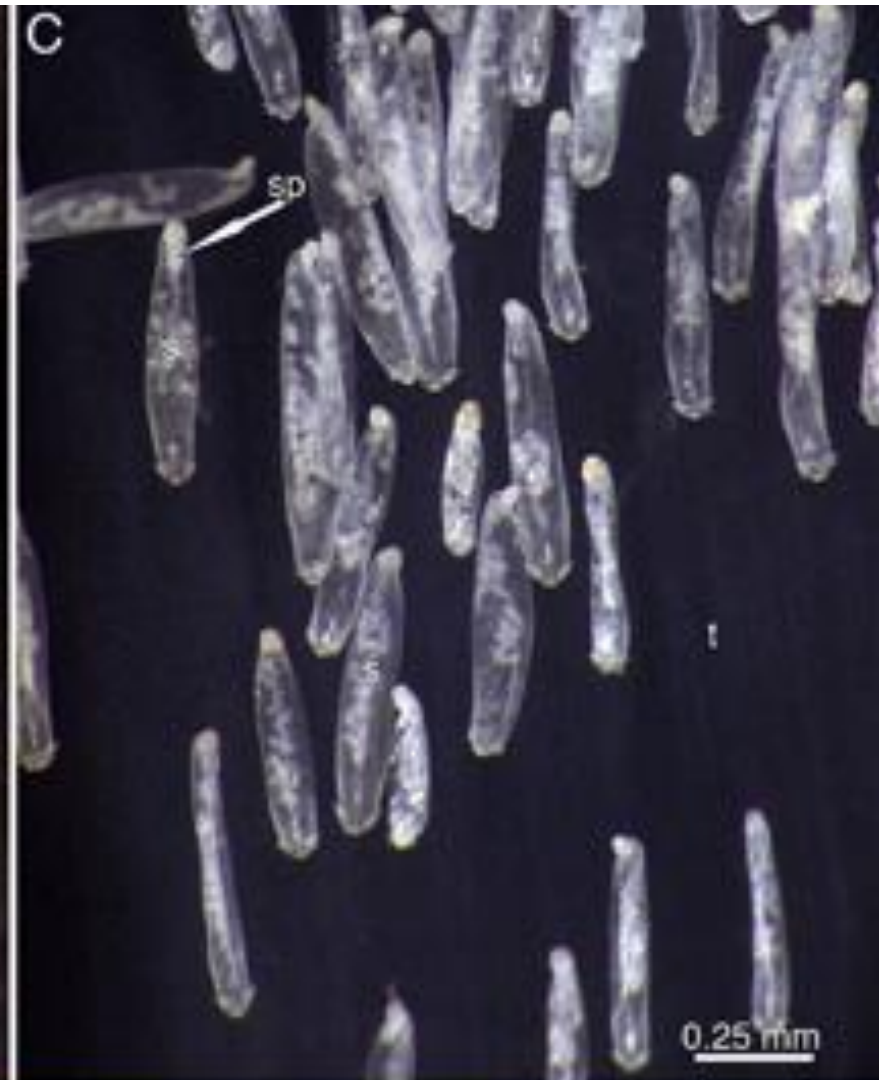


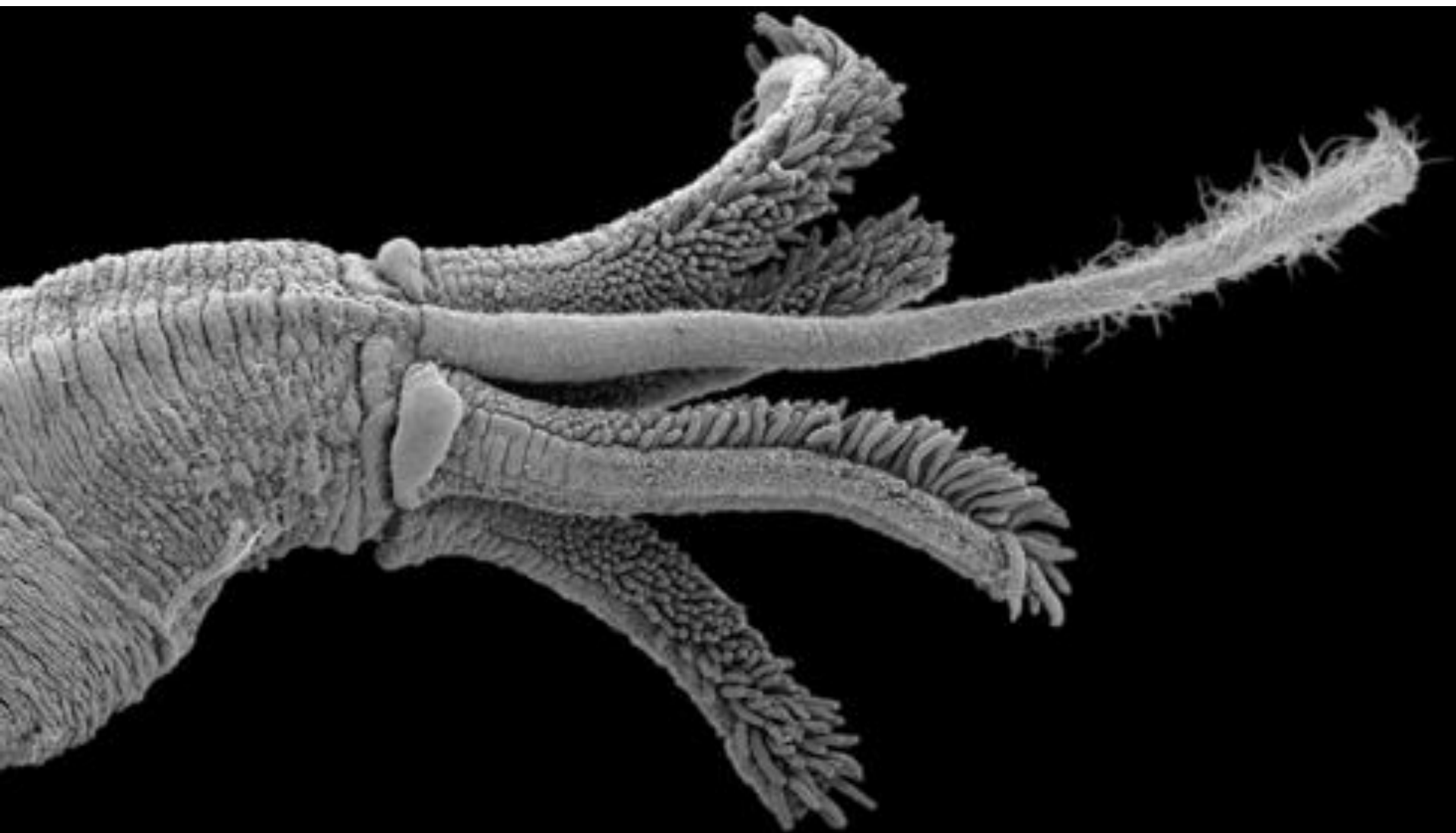


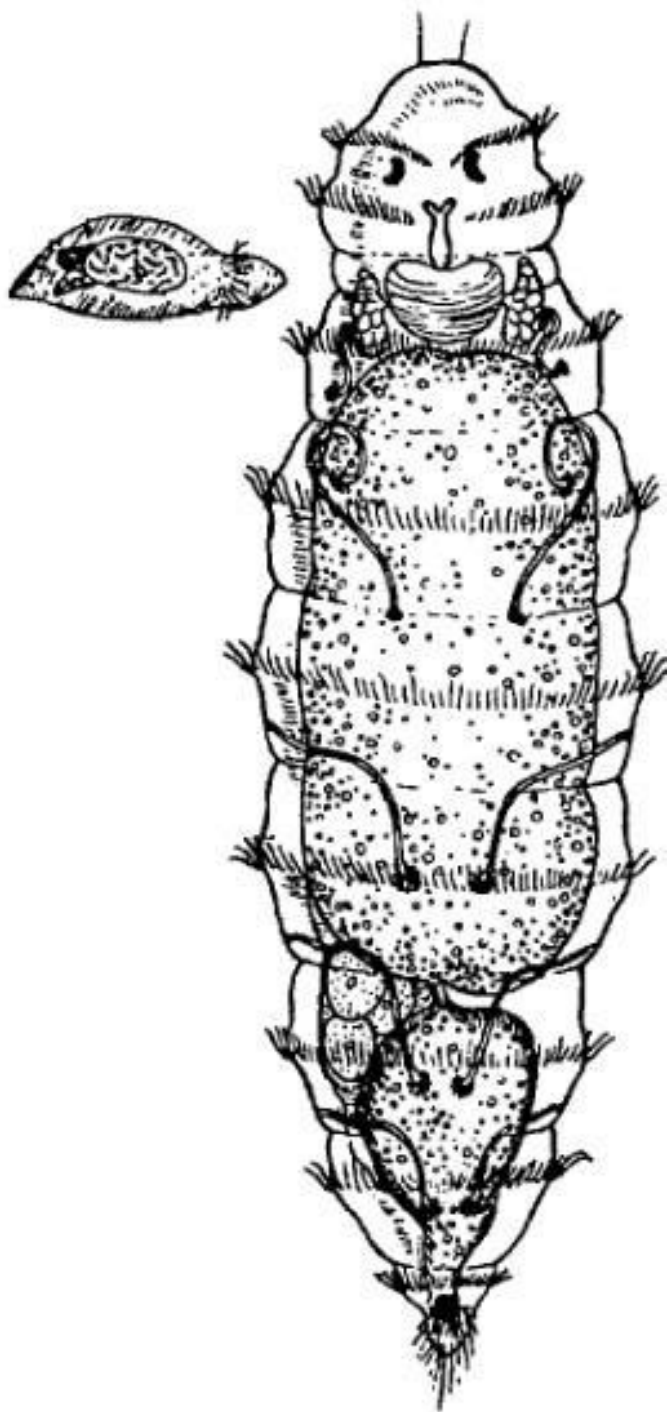


По-видимому у оседакса тоже средовое определение пола.

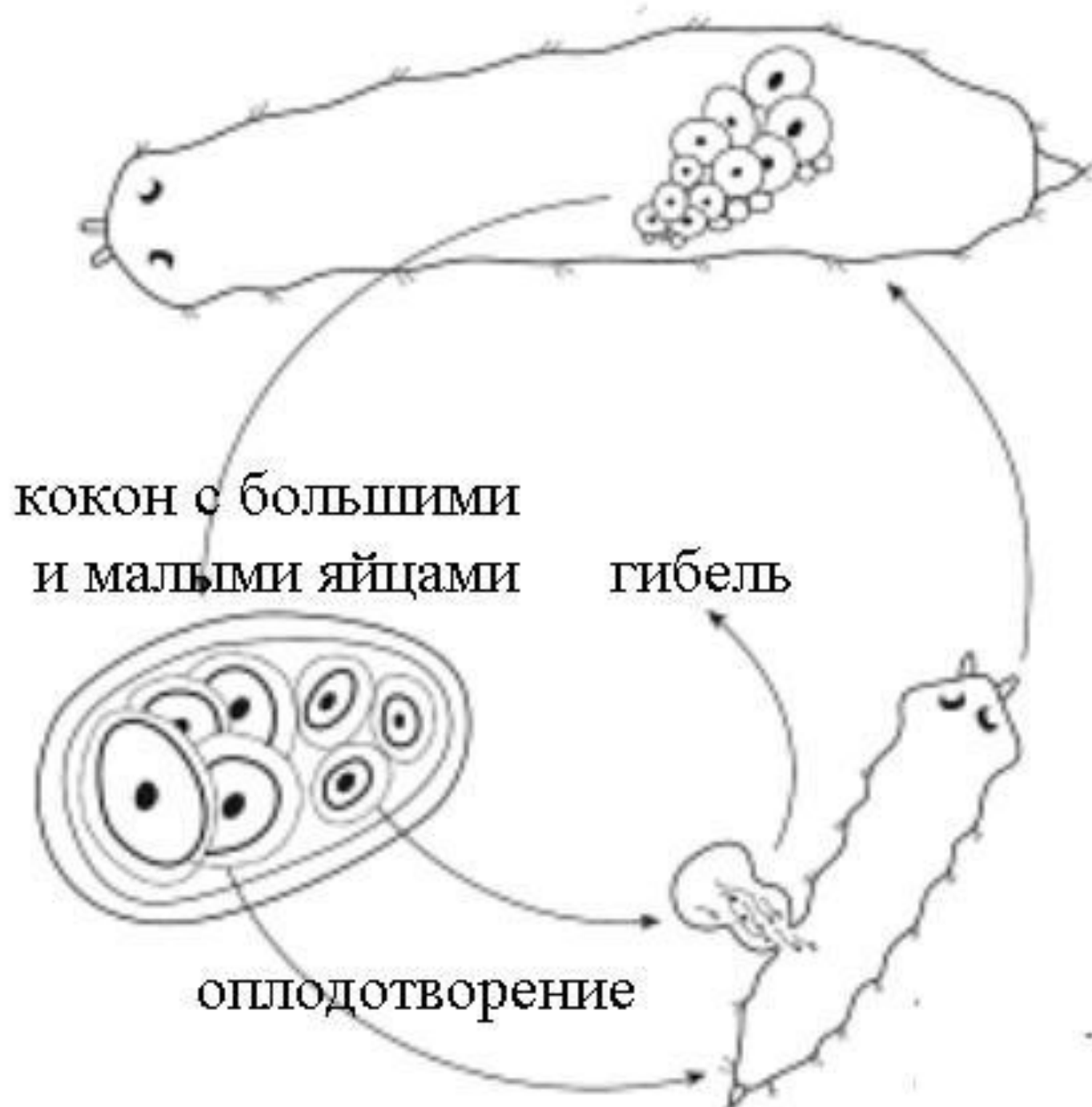
- Самцы гораздо мельче самки, устроены как типичная трохофора *Siboglinidae*, они забиты развивающимися спермиями и довольно часто имеют капли желтка.
- Число карликовых самцов возрастало с течением времени, так что соотношение полов становилось сильно сдвинутым в пользу самцов. Это позволяет предполагать, что для оседакса характерно средовое определение пола, сходное с определением пола у бонеллии.







- Самка морской аннелиды *Dinophilus gyrociliatus* (архианнелиды, или первичные кольца) откладывает в яйцевой кокон 4 ооцита. Три, из которых крупные и являются будущими самками, а один мелкий, из которого вылупляется карликовый самец.
- Он представляет собой трохофору с совокупительным органом и семенным мешком, забитым сперматозоидами. Этот самец оплодотворяет эмбрионы самок, после чего погибает, не выходя из кладки



Однако у динофилюса сингамное
определение пола.

- Самцы – X0
- Самки XX
- Откуда же примерное соотношение 1:4?

Избирательное оплодотворение сперматозоидами

- Сперматозоиды с X-хромосомой оплодотворяют большие яйца, а без X-хромосомы – малые яйца.
- Таким образом, определение пола прогамное.

- Таким образом, у *Osedax*, *Dinophilus* и у *Bonellidae*, паразитические самцы имеют упрощенную организацию с сохранением неотенических признаков. Карликовые самцы представляют собой несегментированные формы, по уровню организации соответствующие трохофорной личинке, типичной для полихет, не питающейся самостоятельно.
- Все самцы у них – эндопаразиты самок.

Бывают и эктопаразиты – полихета - *Asetocalamyzas Laonicola Tzetlin*



Недавно впервые, не только для аннелид, но и для всех беспозвоночных животных, описан облигатный эктопаразитический карликовый самец, срастающийся с телом самки.

Самчишки – облигатные эктопаразиты



- «Два кармашка, в каждом из которых она хранит по маленькому муженьку», – восхищался Чарлз Дарвин в письме к своему учителю, геологу Чарлзу Лайелю, описывая любимый объект исследований – сидячих усоногих ракообразных.

Такое безобразие случается не
только у растений и
беспозвоночных животных.

- У многих наших близких родственников позвоночных пол определяется ничем иным, как температурой индивидуального развития.
- Это...



Гаттерия. Самец лишен репродуктивных органов, и спаривание происходит, когда туатары прижимаются клоаками друг к другу, переплетаясь хвостами.



У большинства черепах
формирование пола зависит от
температуры инкубации яиц.

- При низкой температуре – самцы.
- При высокой – самки.
- При средней – и самцы, и самки.
- Пример – представители семейства кожистых черепах.



Факторы внешней среды, определяющие формирование пола у позвоночных (пресмыкающихся), могут действовать, через изменение баланса половых гормонов.

Температура инкубации яиц в последнюю треть развития пресмыкающихся (черепах, крокодилов, аллигаторов) является определяющей для формирования пола выводящихся из яиц животных.

Зависящее от температуры (инкубации яиц) определение пола у трех представителей класса пресмыкающихся: грифовая и красноухая черепахи и аллигатор.

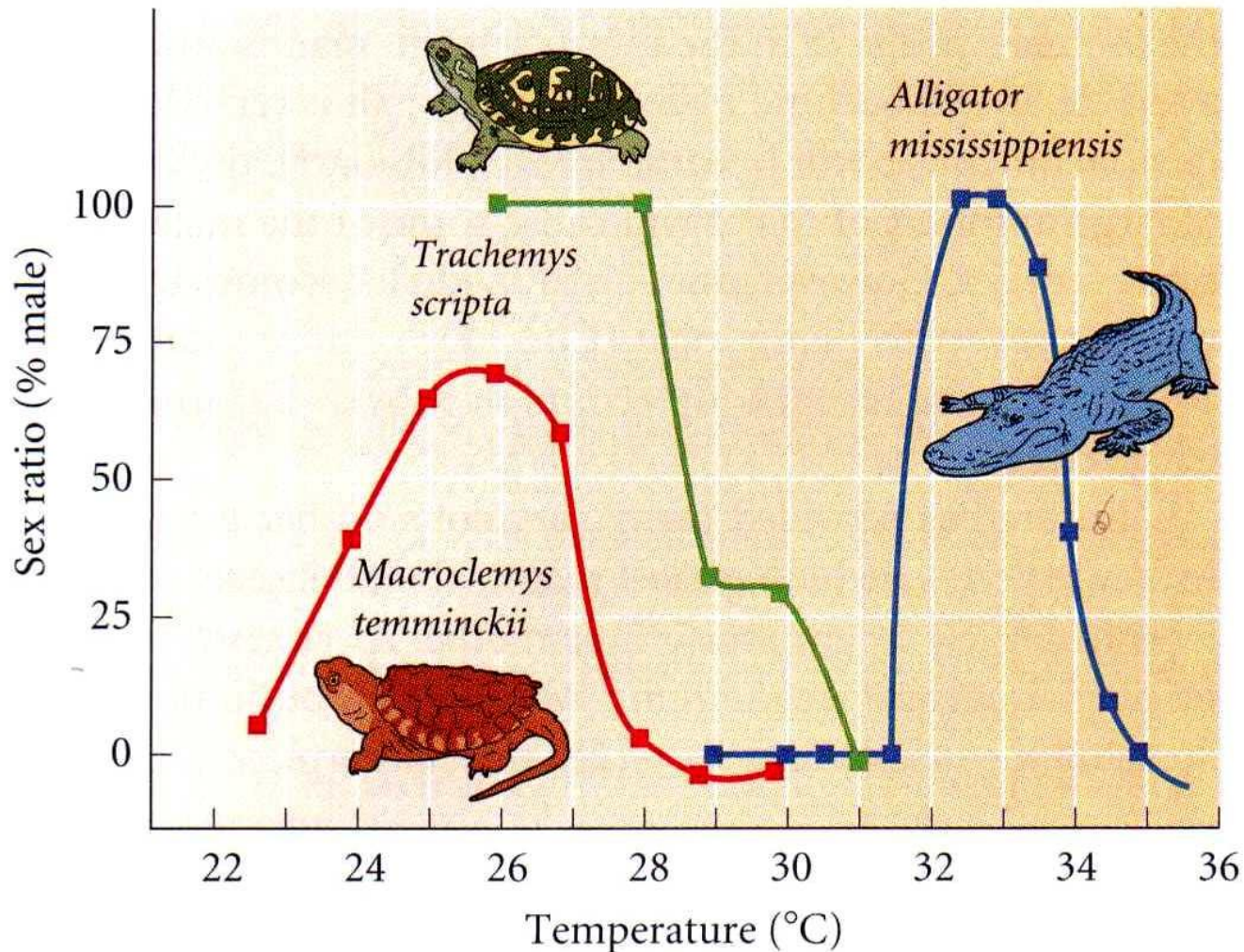


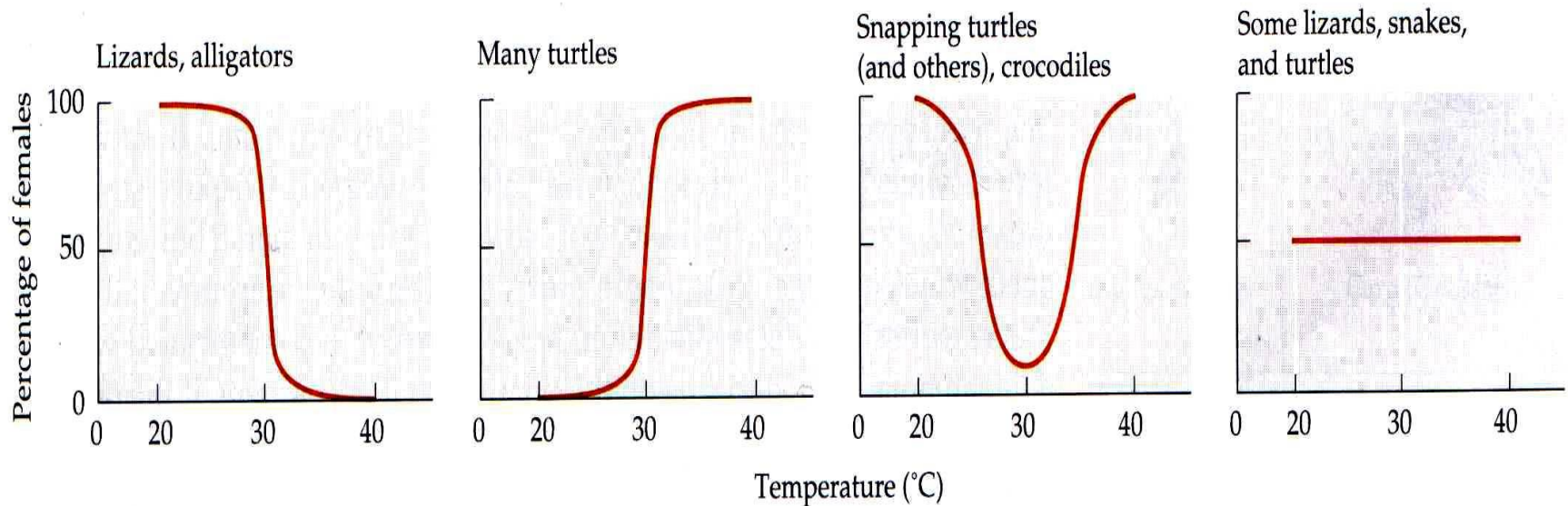
Figure 17.20

Temperature-dependent sex determination in three reptile species: the American alligator (*Alligator mississippiensis*), the red-eared slider turtle (*Trachemys scripta elegans*), and the alligator snapping turtle (*Macrolemys temminckii*). (After Crain and Guillette 1998.)

Температуро-зависимая детерминация пола у ящериц, черепах и крокодилов

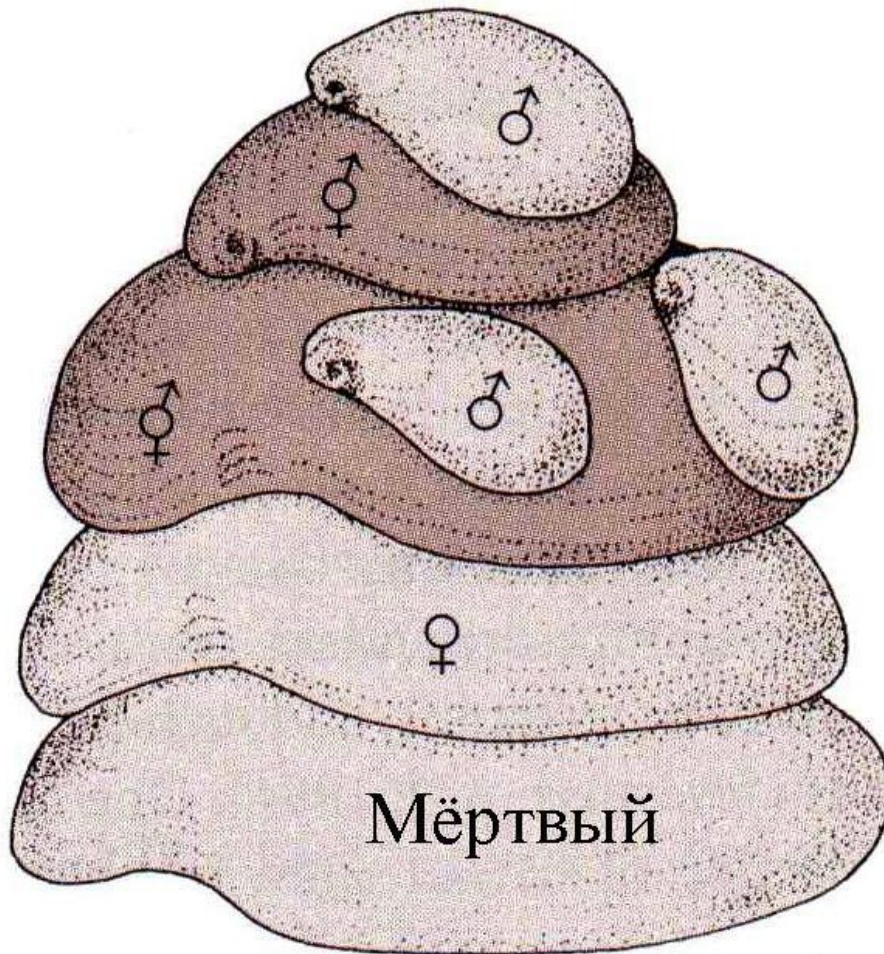
Figure 21.12

Patterns of temperature-dependent sex determination. In the first three panels, different temperatures give a predominance of males or females. In the last panel, temperature does not play a role. (After Bull, 1980.)



У улитки-блюдечка *Crepidula fornicata*, новая особь, располагающаяся в колонии сверху - всегда самец. Затем мужская половая система дегенерирует и самец превращается в самку

Рождаются самцами, но становятся самками







- Половых гормонов, по-видимому, нет у беспозвоночных



С самок глубоководных рыб-удильщиков порой свисает гирлянда из нескольких карликовых самцов. И питаются они исключительно за счет самок.

Самцы неподвижно закреплены на самках

- Подобные примеры известны для рыб (10 родов из 5 семейств у глубоководных удильщиков, у которых самец срастается с самкой на тканевом уровне так, что невозможно отделить одну особь от другой.

Нематода *Caenorhabditis elegans* имеет два пола: XX -гермафродиты (более 99% популяции) и XO -самцы. У взрослой особи (гермафродита) число соматических клеток тела- 959 (у первой личинки -558). Число половых клеток больше (более 1500). В случае самооплодотворения 0,2% новых особей -самцы, остальные -гермафродиты, в случае спаривания особей XX и XO - половина новых особей - самцы.

*Hermaphrodites are named after the son of Hermes (Mercury) and Aphrodite (Venus). Having inherited the beauty of both parents, he excited the love of the nymph of the Salmacis fountain. As he bathed in this fountain, she embraced him, praying to the gods that they might forever be united. She got her wish in the most literal of fashions.

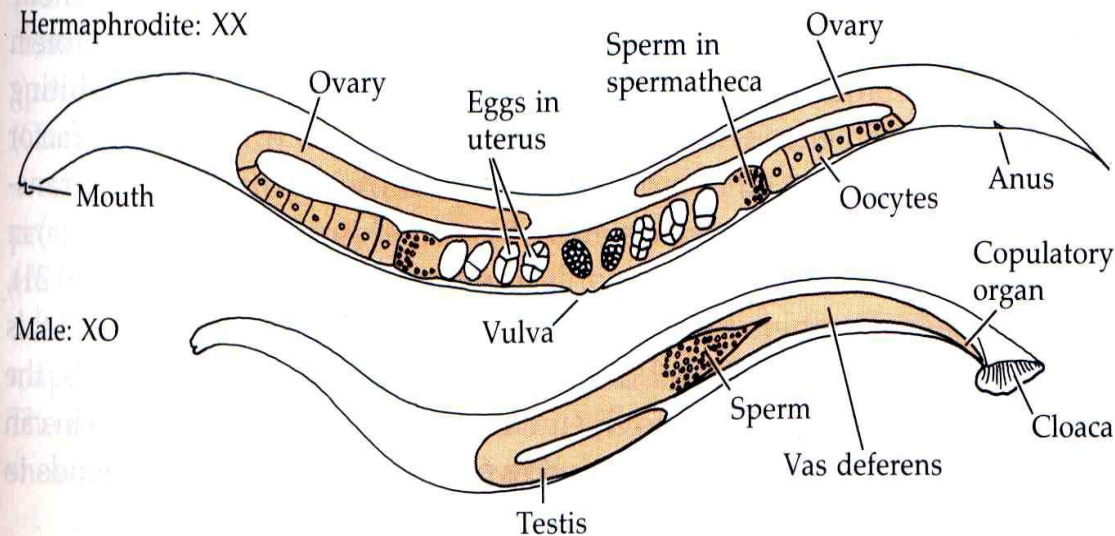


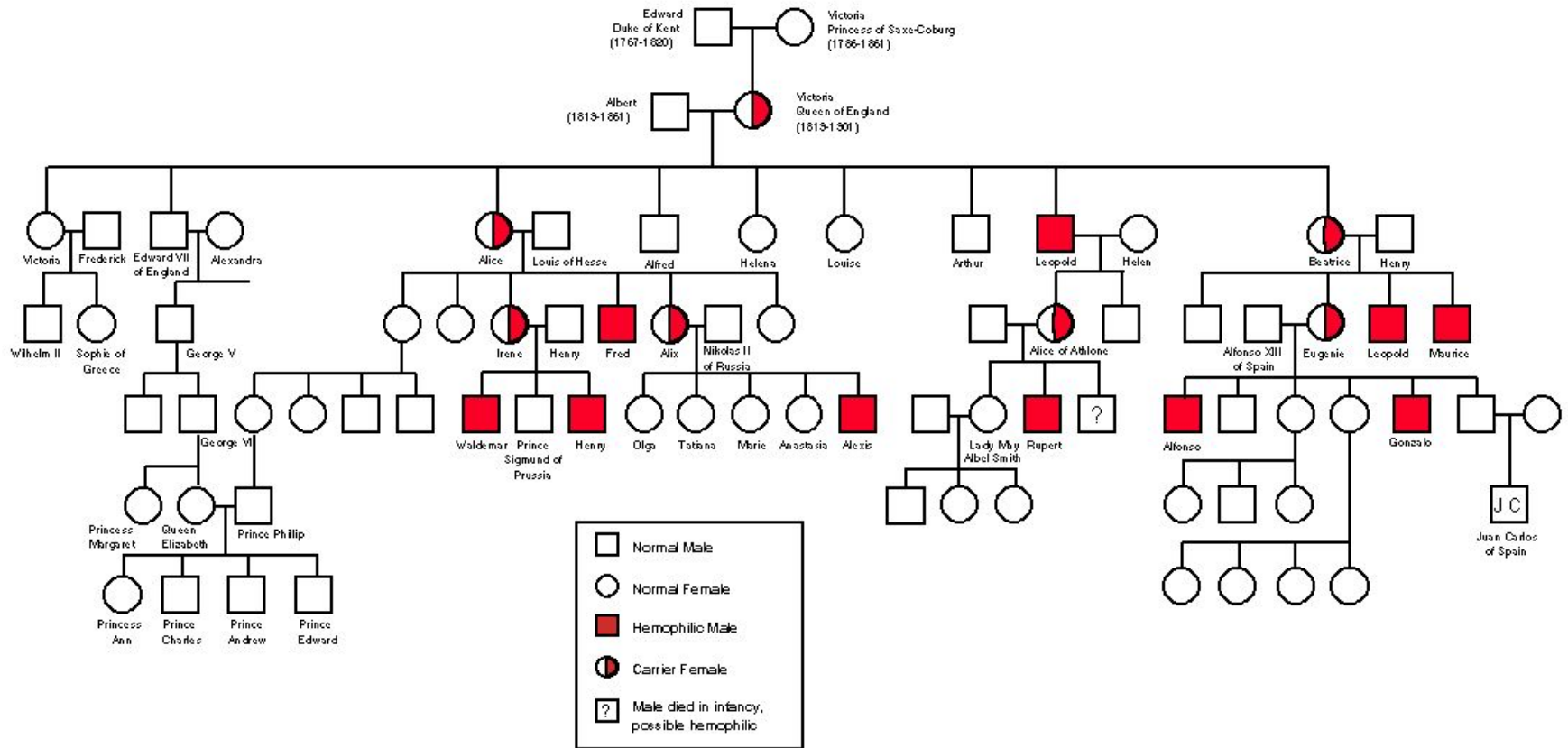
Figure 20.19

Schematic diagrams of the hermaphrodite and male *Caenorhabditis elegans*, emphasizing their reproductive systems. (From Hodgkin, 1985.)

Королева Александрина-Виктория

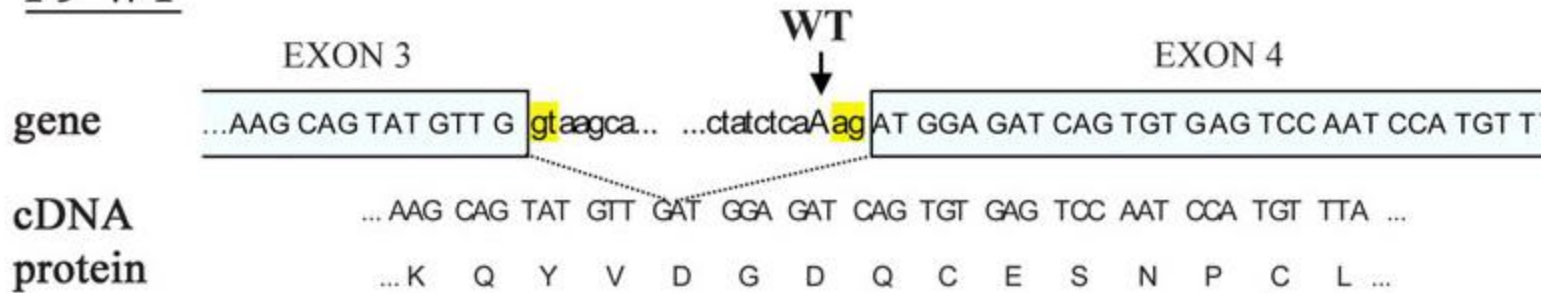


Родословная потомков Виктории

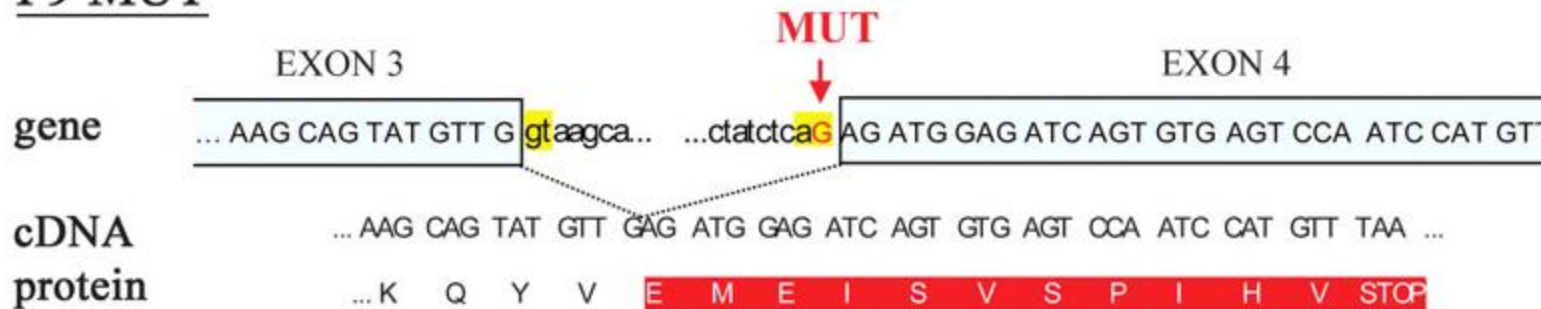


Королевская мутация

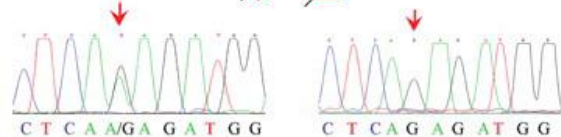
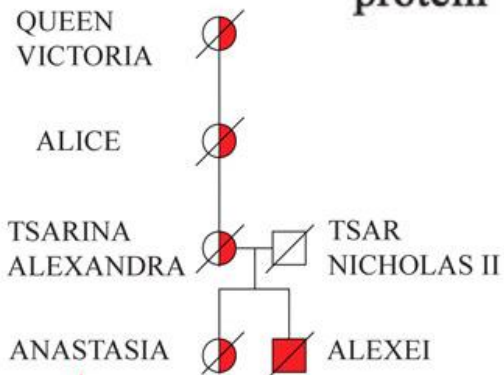
F9 WT



F9 MUT



A



Кстати, об аутосомной гемофилии.

- Гемофилия С – дефектный фактор крови XI.
- Отвечает ген в 4 хромосоме.
- Отличается мягкой формой.
- Обнаруживается при травмах, хирургическом вмешательстве и в проявлениях проблем с менструациями.



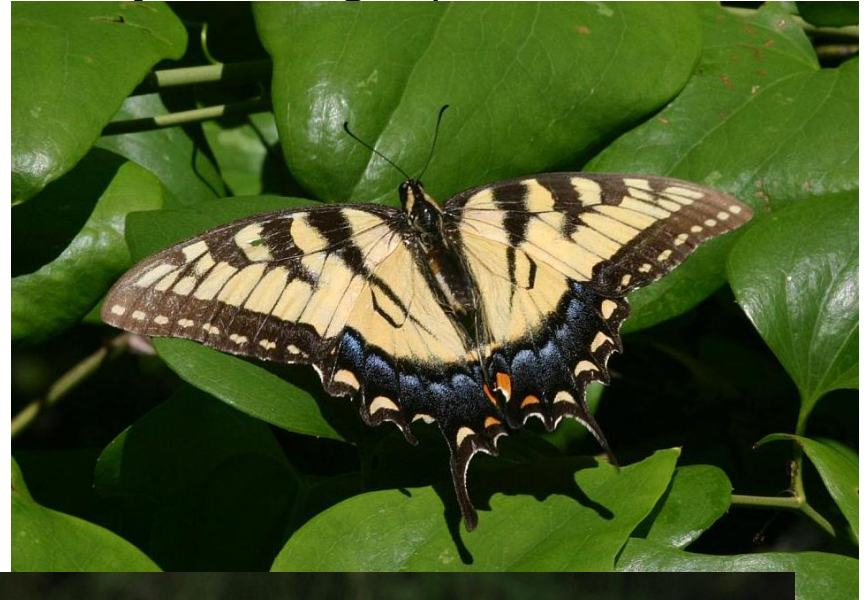
Из вопроса олимпиады

- Представьте, что у мужчины и женщины в генотипе имеется по одному аллелю, обуславливающему развитие гемофилии. Кто из членов их семьи обязательно будет страдать этим заболеванием?
- 1) только мужчина
- 2) только женщина
- 3) все их сыновья
- 4) все их дочери
- 5) мужчина и все сыновья
- 6) мужчина и все дочери
- 7) все члены семьи

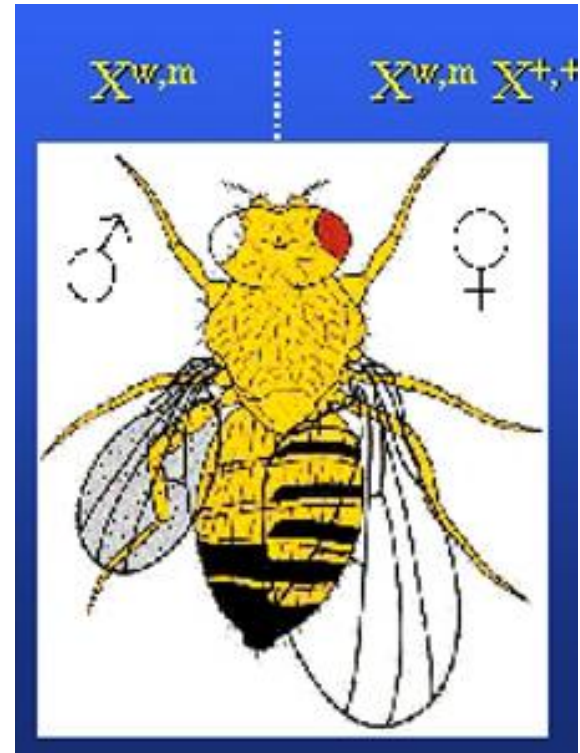
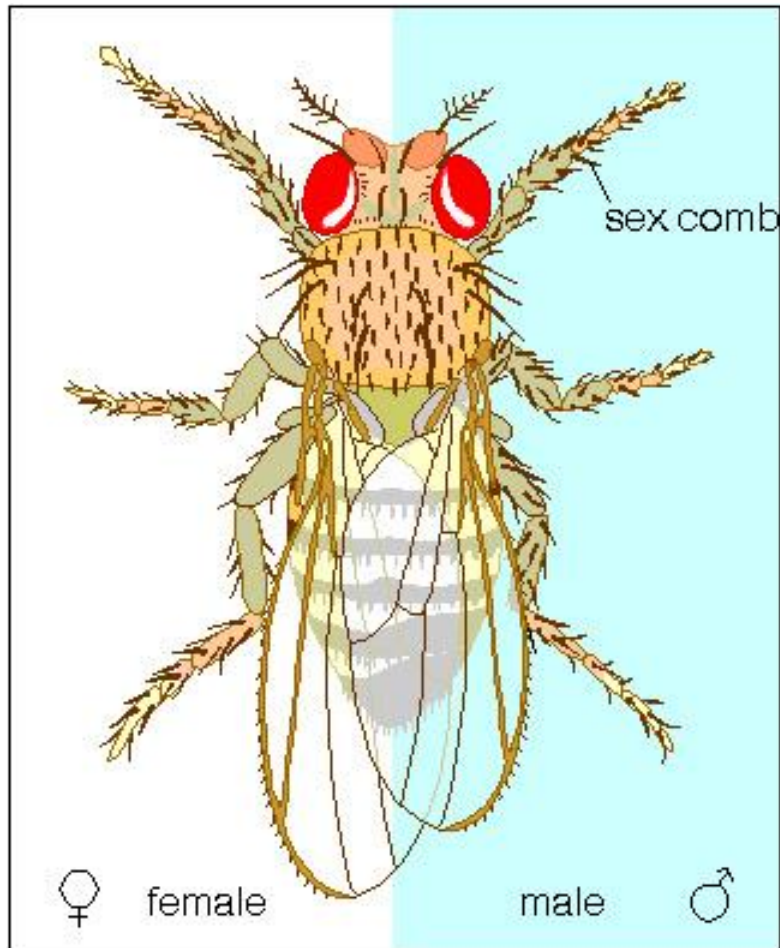
Papilio glaucus

самец

самки (внизу – f. *nigra*)

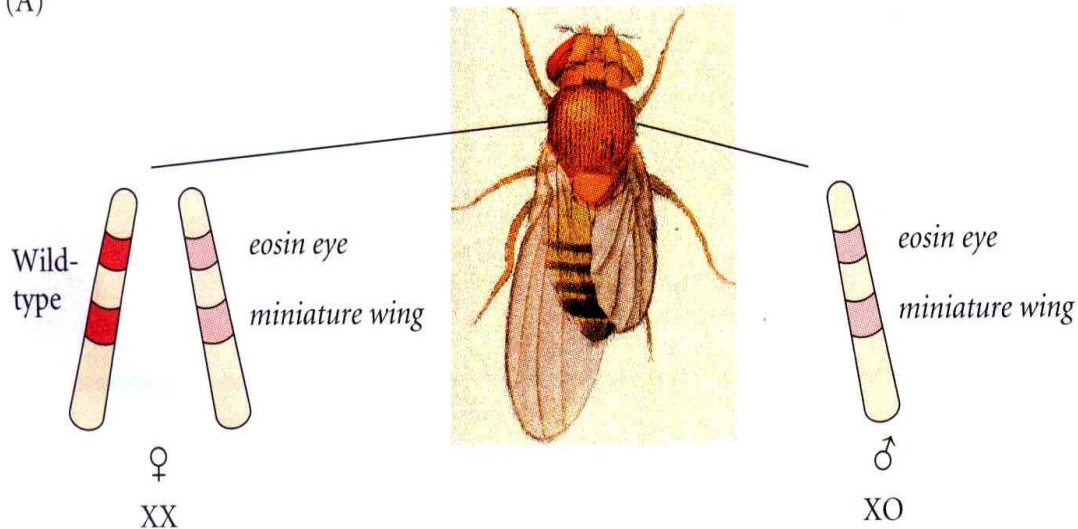


Гинандроморф дрозифилы



Гинандроморфы дрозофилы и мотылька, образовавшиеся в результате утраты в раннем развитии из ряда клеток одной их X-хромосом. В результате организм содержит частично женские, частично мужские структуры .

(A)



(B)



Гинандроморфы чешуекрылых



UGA1267116



Гинандроморфы стрекозы, таракана и палочника



Тинандроморфы жука и пчелы



Гинандроморфы птиц

A



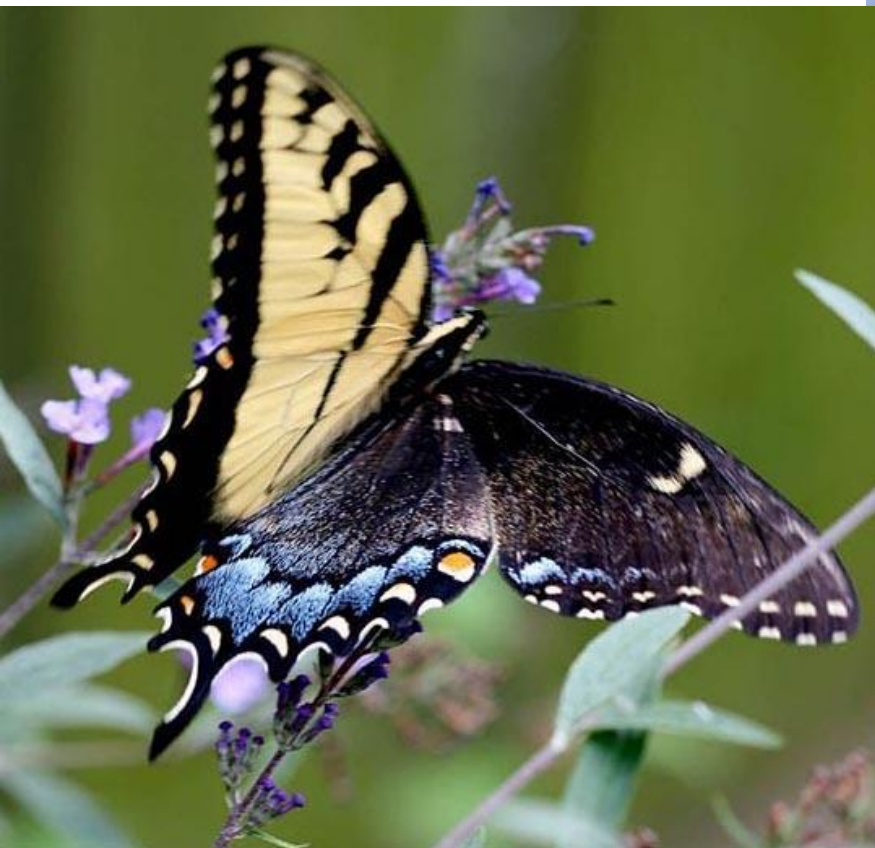
B



C



Гинандроморф *Papilio glaucus*



Мозаичные гинандроморфы



Спасибо за внимание

