

Генетические основы *популяционной* изменчивости



Генотип богаче фенотипа.

I. Популяционная изменчивость основана на **сумме индивидуальной изменчивости** особей

Т.е. любая популяция - это **разнокачественная смесь генотипов** даже при **внешней однородности**.

(в чистых линиях также реализуется спектр нормы реакции признаков)

- II. Попул. измен. усиливается за счет фенотипической изменчивости

Так как фенотип - это компромисс генотипа и условий среды,

то в популяциях существует скрытая *(потенциальная)* изменчивость, основанная на *неполной реализации наследственных задатков.*

- При изменении условий будут появляться другие фенотипы с той же копии.
- *1 генотип \neq 1 фенотипу*

III. Изменчивость усиливается за счет процессов полового размножения в популяции.

1. стохастичности процессов:

- *случайность скрещивания при панмиксии*
- *случайное сочетание гамет при оплодотворении*



2. за счет изменчивости механизмов полового размножения:

- *при распределении хромосом в мейозе:*
кроссинговер перестройки хромосом
- *(трансдукции, трансформации, гетерокариоз)*

3. за счет изменчивости внутренней генотипической среды:

- *при гетерозиготности особей, наличии нескольких аллелей гена*
- *при комбинации мутаций возникают новые наследственные признаки*
- *сочетание мутаций разных типов с изменчивостью процессов полового размножения*

IV. Уровень изменчивости повышается за счет самих закономерностей наследования (т.е. как не парадоксально звучит - за счет наследственности).

не соблюдается соотношение 1 ген \neq 1 признаку

Генотип - это система на основе взаимодействия генов на уровне продуктов реакций, контролируемых ими

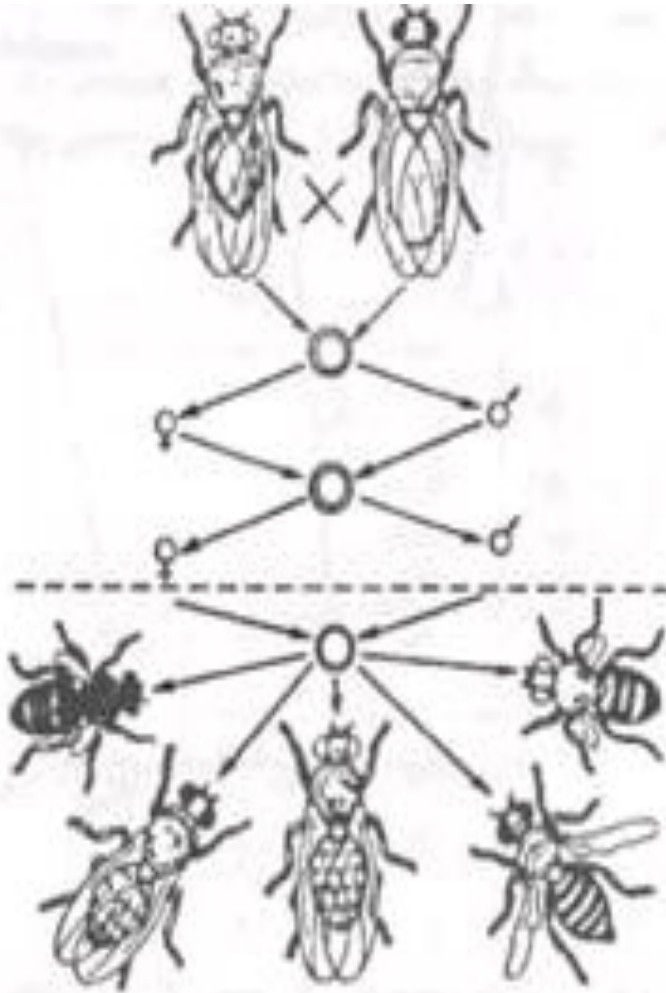


Рис. 10.2. Мутация «полифен» у дрозофилы одновременно затрагивает особенности жилкования, форму и расположение крыльев, строение лапок и глаз (из А.С. Северцова, 1980)

- **полимерия** : *несколько генов - 1 признак*
- **плейотропия**: *1 ген - несколько признаков (фермент участвует в нескольких биохимич. реакциях. 1 ген - этап метаболизма и при разветвлении метаболических путей влияет на несколько признаков).*
- **эпистаз**
- **явление сцепленного наследования**

V. Существующее разнообразие фенотипов увеличивает разные направления отбора.

VI. + приток генов из других популяций

Все это приводит к высокой степени разнообразия генотипического состава популяции

может быть выражено всей совокупностью фенотипов, развившихся из всех генотипов при всех возможных условиях среды

Итак, популяции свойственна
генотипическая гетерогенность,

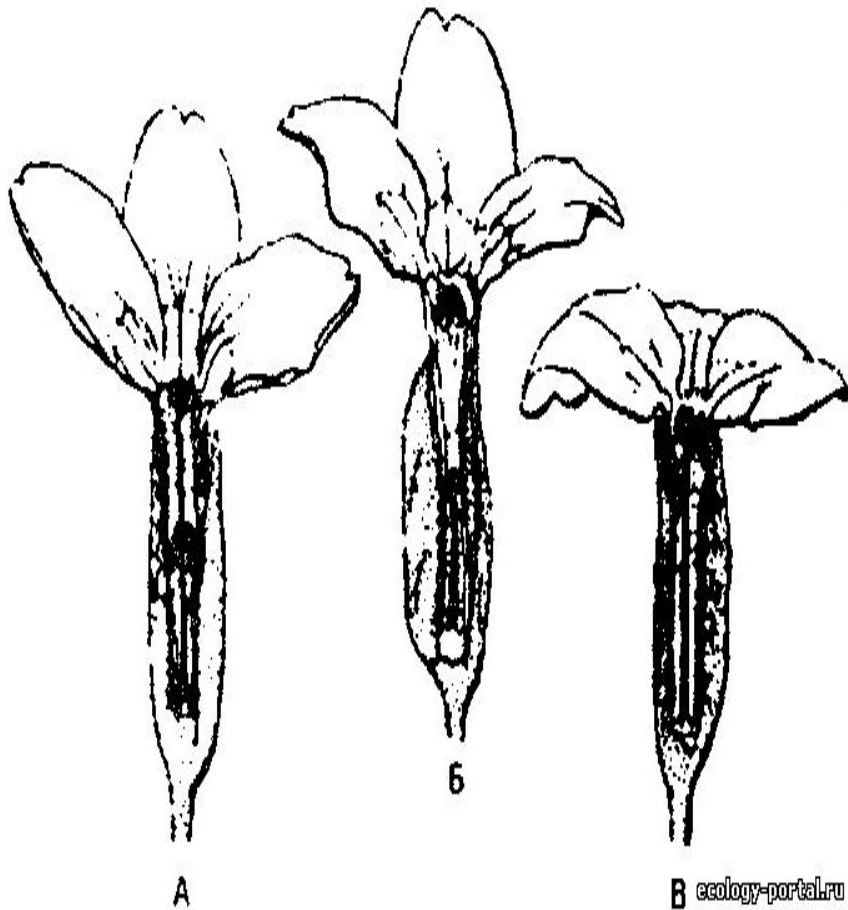
но это может **быть состояние**
динамического равновесия,

проявляющегося во внутрипопуляционном
полиморфизме

Т.е. это структурированность:

- **генотипическая**,
- **морфологическая**,
- **экологическая**

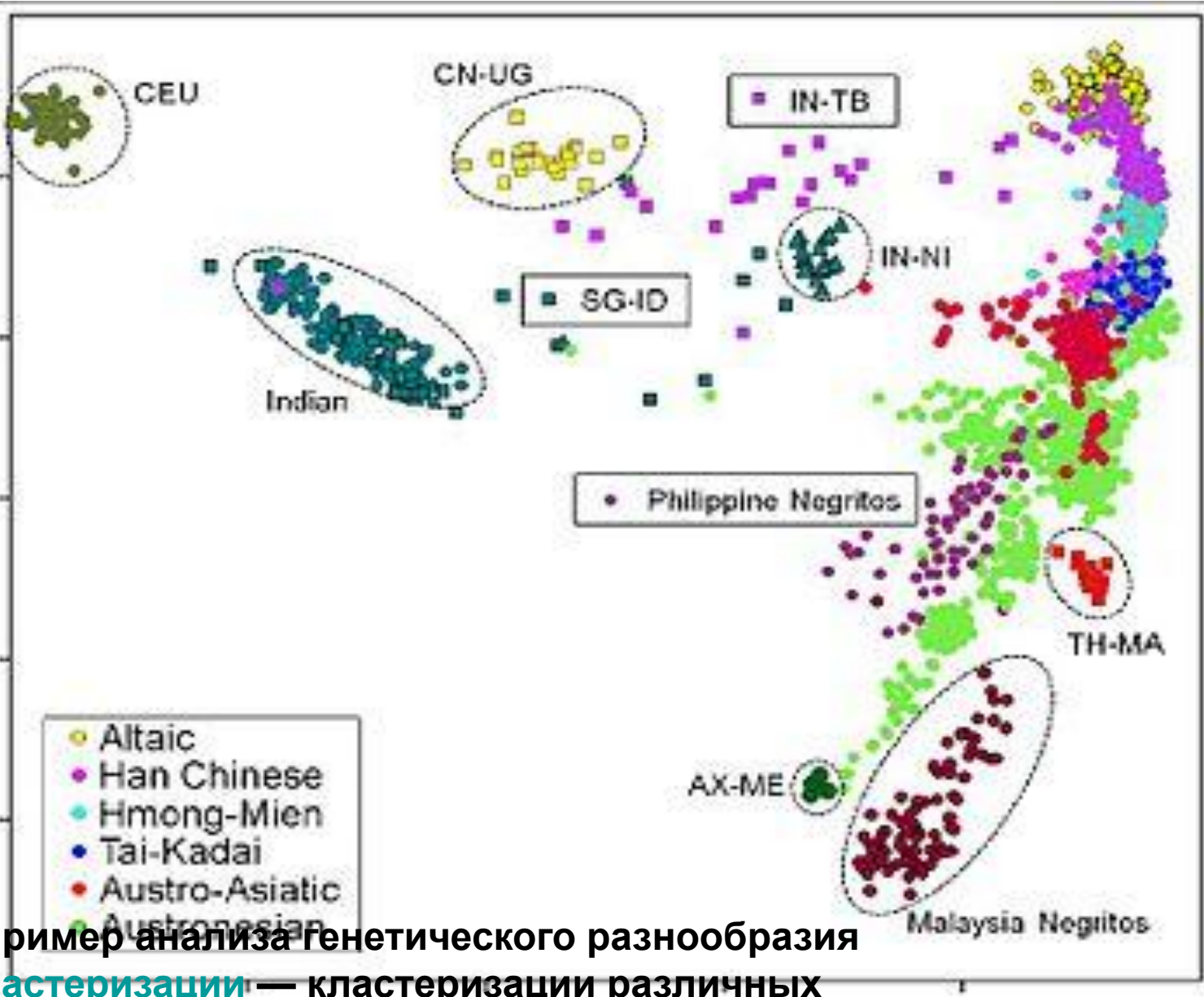
Типы полиморфизма



3 формы цветков
у примулы (*Primula vulgaris*)

I. Генотипический полиморфизм - существование в популяции генотипически различающихся форм, *где частота встречаемости редкой формы не соответствует мутационному давлению*

- длительное существование в популяции нескольких генетически различных форм особей,
- при котором распространенность самой редкой формы превосходит уровень спонтанного возникновения повторных мутаций.



Пример анализа генетического разнообразия — кластеризации — кластеризации различных популяций — кластеризации различных популяций человека в Азии

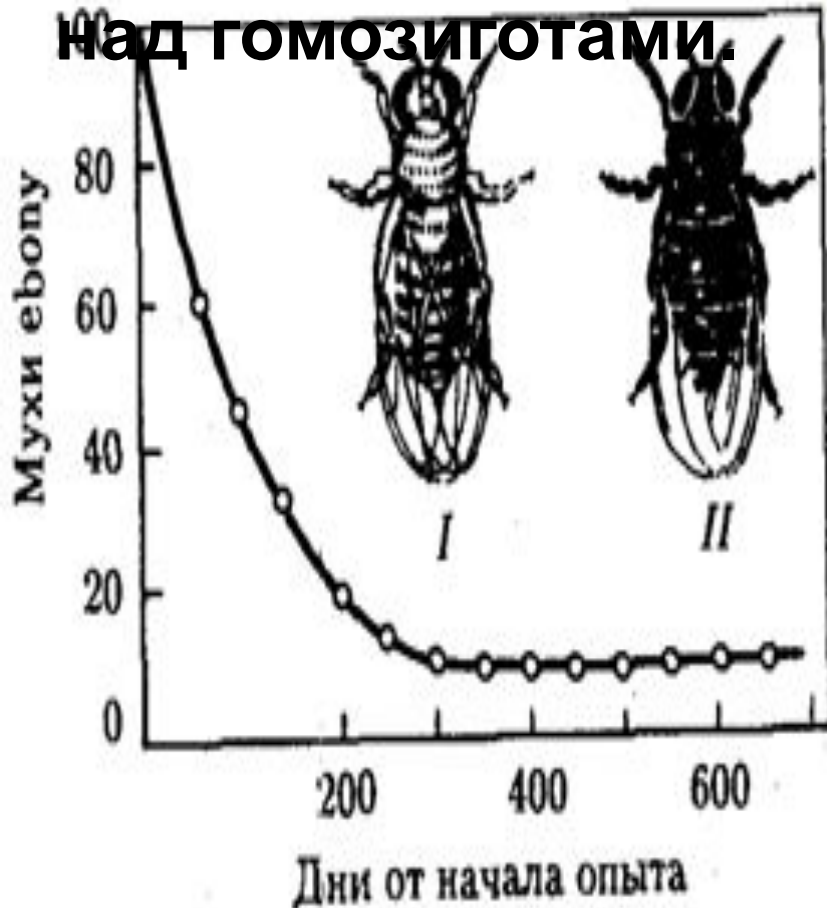
по SNP

по

1. гетерозиготный –

поддержание
селективного
преимущества
гетерозигот

над гомозиготами.



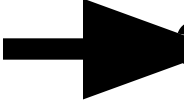
Сбалансированный полиморфизм

- по локусу окраски тела в опытной популяции плодовых мух:
- /—серая муха (дикий тип),
- //—мутантная муха с черной окраской тела
- отбор благоприятствует гетерозиготам в сравнении с рецессивными и доминантными гомозиготами.

2. хромосомный полиморфизм

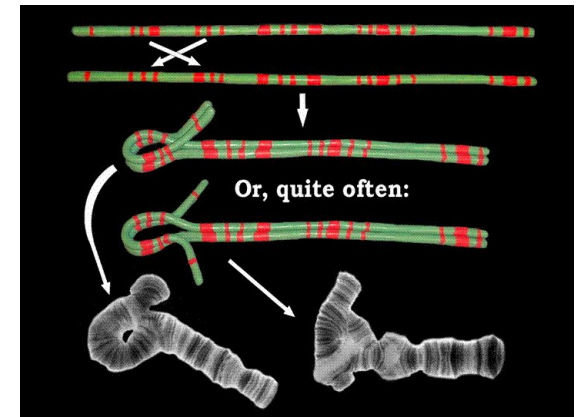
а). *инверсионный*

отбор в пользу гетерозигот по инверсиям

- (при их взаимодействии  эффект *гетерозиса*

как результат *коадаптации генов*

= регуляторная роль через функциональную активность близких генов)



- Хромосомный полиморфизм особенно ярко выражен у видов **с обширным ареалом**, популяции которых занимают разные экологические ниши.

Он проявляется:

- **в разнообразии по составу инверсий**
- **числам добавочных микрохромосом.**

Так, у дрозофилы обнаружены триплоидные формы.

- *Отдельные популяции состоят из особей только женского пола, являются партеногенетическими.*

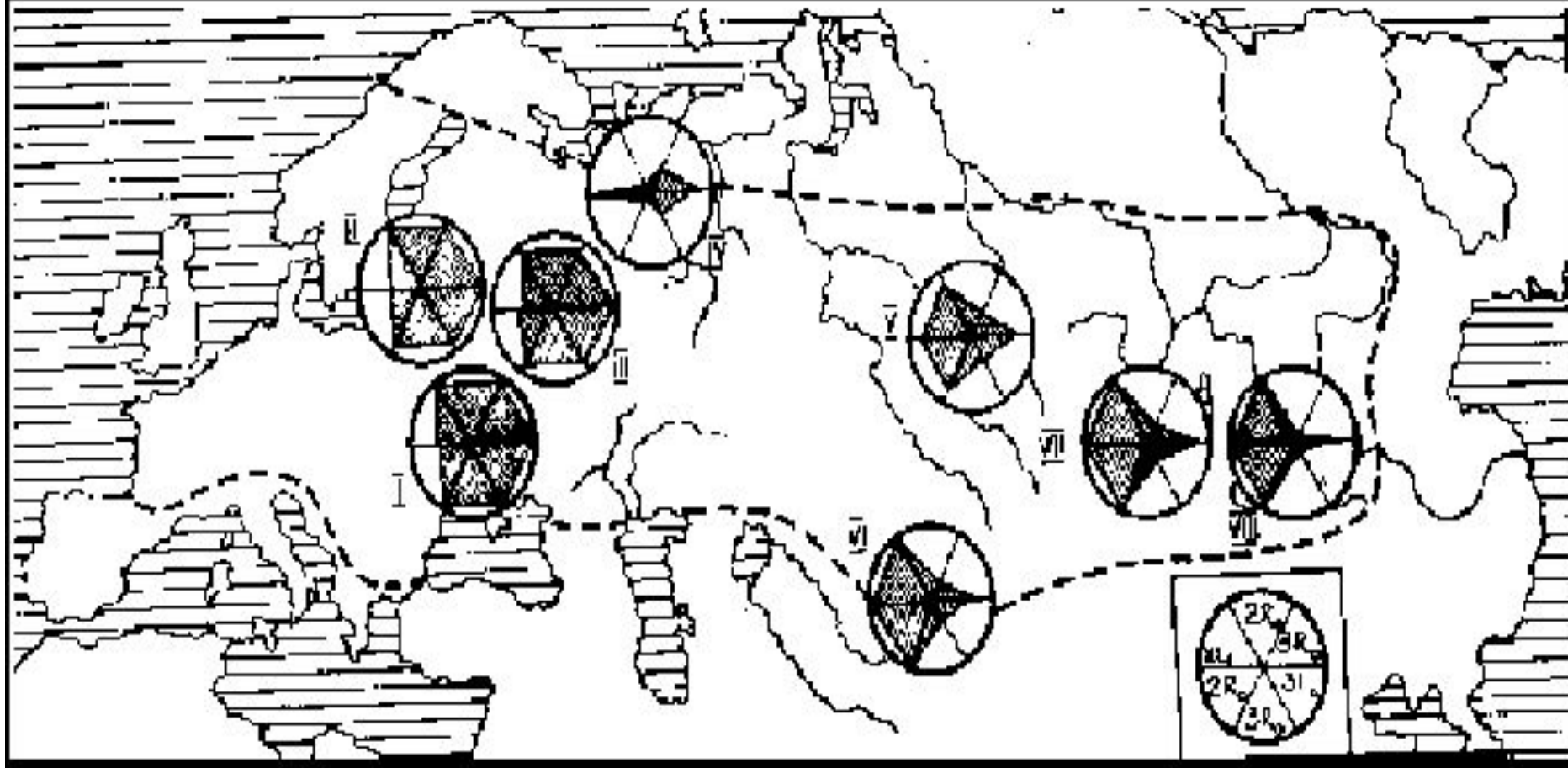
Пример. Зависимость инверсионного полиморфизма от экологических факторов среды обитания популяций **дрозофилы** (*D. Funnebris*)

Сельские, городские, сезонные расы.

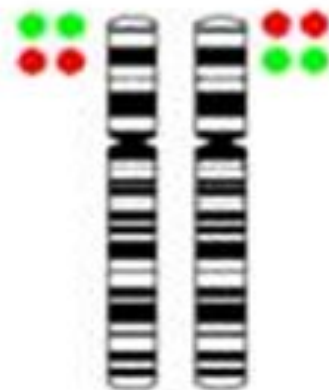
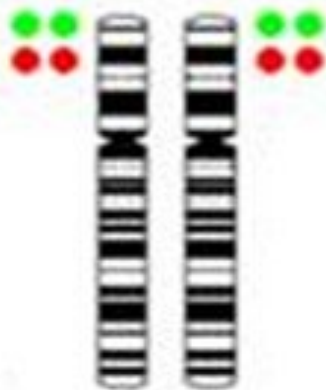
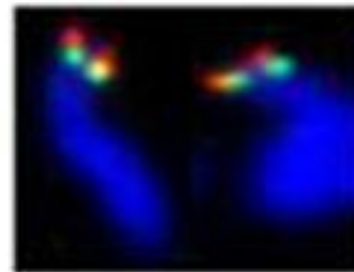
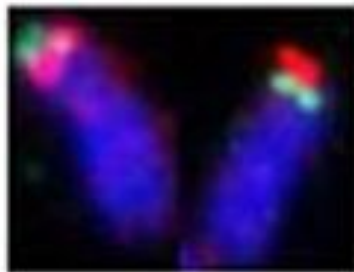
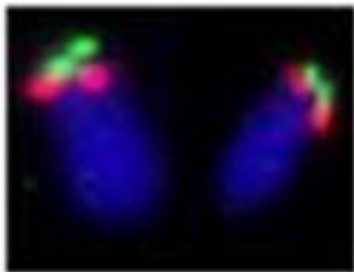
- В сельских местностях инверсии встречались с низкой частотой (около 1%).
- В условиях города их концентрация во много раз возрастала и достигала десятков процентов . При этом установлено возрастание численности городской расы пропорционально увеличению территории Москвы.
- Т.е различается городская и сельская расы *D. funebris* и существует ***возможность перехода одного типа расы в другой.***

- Факты **сезонной цикличности** кариотипической структуры городских популяций.
- Частота инверсий растет от весны к осени, уменьшается в течение зимы и опять увеличивается к осени.
- Эти изменения в концентрации инверсий оказались параллельными с изменениями **средней температуры воздуха в разные месяцы.**
- Факты такого рода четко указывали на роль **естественного отбора в поддержании инверсионного полиморфизма и в его динамике.**
- В инверсиях под влиянием отбора постепенно создается положительный комплекс генов, который имеет доминантное влияние и не разрушается кроссинговером.

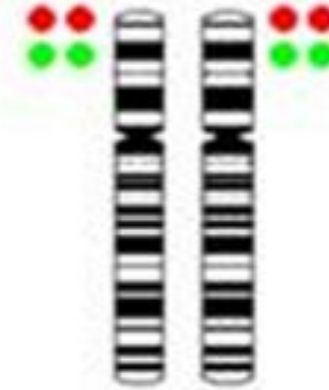
- В результате исследования инверсионного полиморфизма в популяциях *D. pseudoobscura* на Западе США (Добржанский) также показано важнейшее значение температурного фактора в контроле частот инверсий в популяциях, обитающих на разных высотах над уровнем моря, и в определении их сезонной цикличности.
- При помещении в популяционный ящик особей, выловленных из одной природной популяции и несущих разные инверсии, не приходилось наблюдать вытеснения одной инверсии другой. С какого-то момента наступало состояние динамического равновесия, при котором дальнейшего изменения частот кариотипических классов не происходило.
Сбалансированная природа инверсионного полиморфизма.
- Адаптивное превосходство гетерокариотипов (гетерозигот по инверсиям) над гомокариотипами.



- Пространственно-временная динамика частот четырех инверсионных последовательностей в популяциях малярийного комара *Anopheles messeae*. I - Киев; II - Рига; III - Москва; IV - Сыктывкар; V - Томск; VI - Алма-Ата; VII - Иркутск; VIII - Чита. По радиусам отложены частоты инверсий: ноль - в центре круга. 100 % - на окружности.



Гетерозигота по
инверсии 8p23.1



Гомозигота по
инверсии 8p23.1

Классический цитогенетический анализ

на основе *дифференциальной окраски* хромосом

выявил несколько **полиморфных инверсий**,
распространённых в человеческой популяции,
не имеющих клинического значения.

3. Биохимический полиморфизм

- это белковый полиморфизм, результат **множественного аллелизма**: наличие в генофонде популяции нескольких вариантов генов ведет к полиморфизму одного и того же вещества.
- **Гистонесовместимость** вызывается полиморфизмом белков — у каждого человека свои варианты белков.
- **Антитела** также формируются определенными аллелями гена, и они у каждого человека "свои".
- У человека 14 различных систем **групп крови**.
Например, системы АВО

У людей известно:

- **130 структурных вариантов гемоглобина,**
- **70 вариантов глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы,** осуществляющей анаэробное расщепление глюкозы до лактата в эритроцитах,
- **20 вариантов трансферина** — бетаглобулина, переносящего железо из кишечника в костный мозг,
- **более десятка вариантов сывороточного альбумина,**
- **5 разных изоферментов лактатдегидрогеназы.**

У крупного рогатого скота обнаружено 4 типа гемоглобина, 10 видов трансферинов, несколько типов казеина, несколько типов белков молока.

4. Клинальная изменчивость

- градиент частот генов или значений количественного признака **вдоль** некой географической трансекты.

Результат отбора

- в гетерогенной среде
- в пространственно разобщенных популяциях
- в сочетании с миграционными процессами.

Клинальная изменчивость по белкам - (от высоты над уровнем моря).

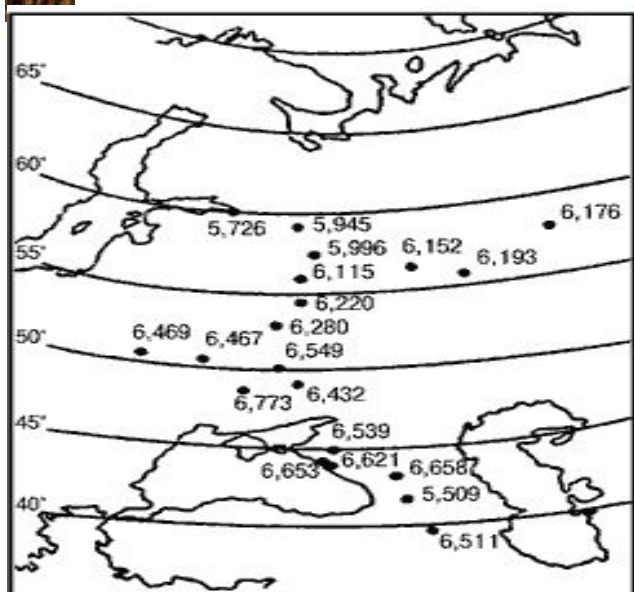
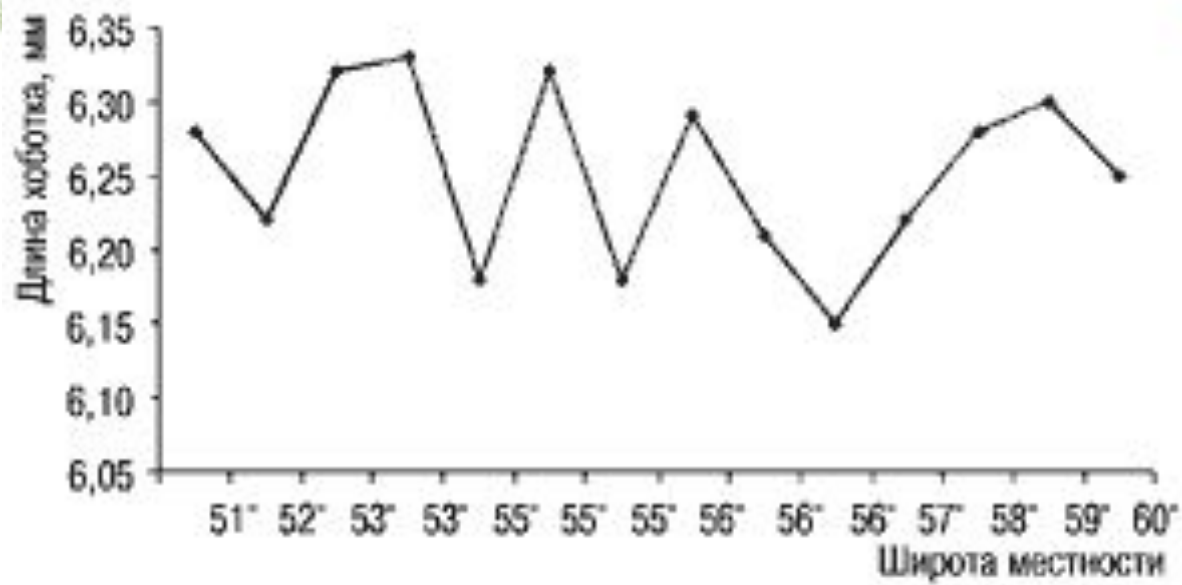
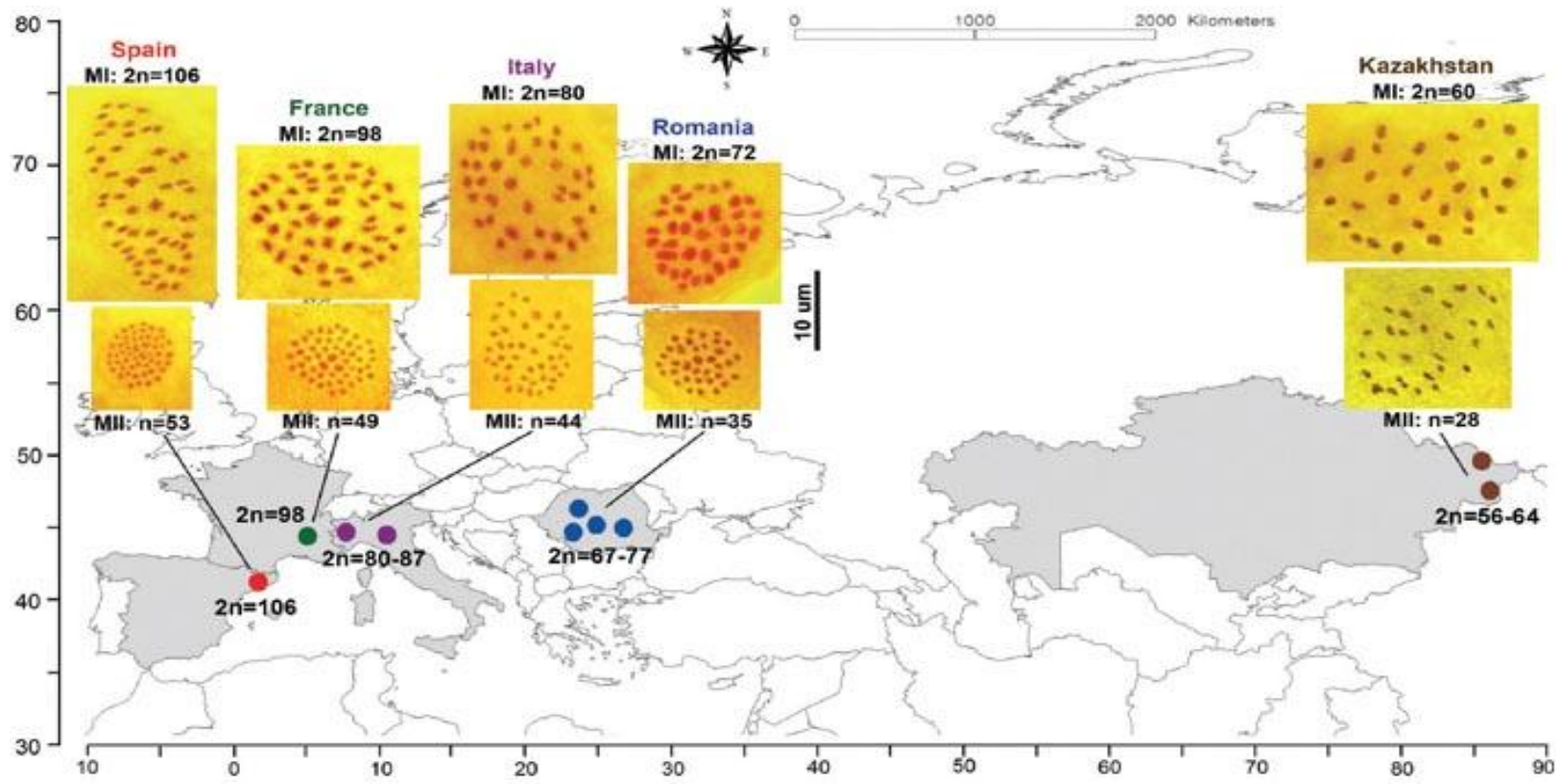


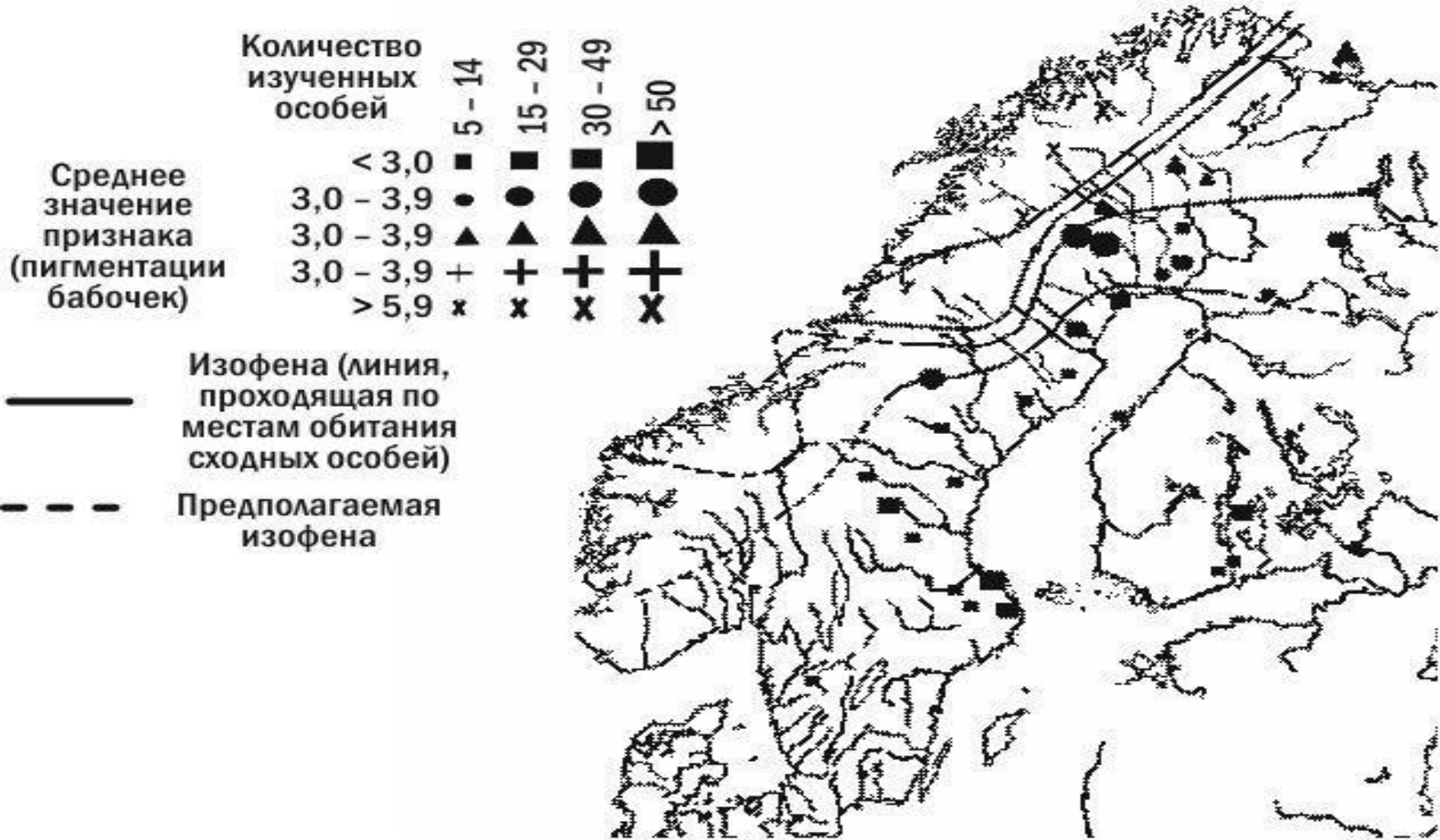
Рис. 2. Изменение длины хоботка пчел *Apis mellifera mellifera* в зависимости от широты местности

Рис. 1. Средняя длина хоботка, мм, у пчел европейской части СССР (по В.В.Алпатову, 1929)



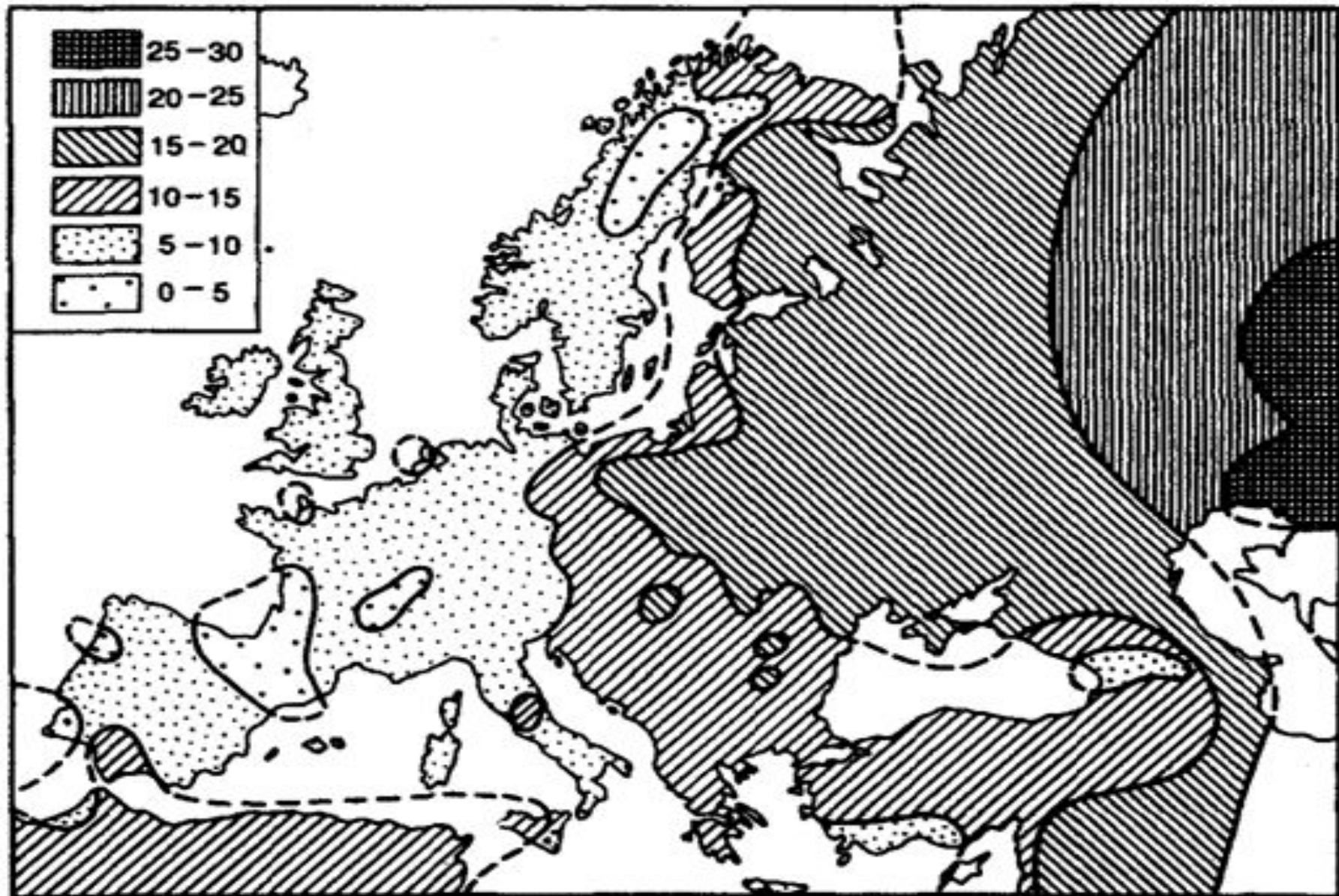
- У горошковой беляночки (*Leptidea sinapis*) число хромосом варьирует от **56** в восточной части ареала до **106** — в западной,
- Это не мешает сохранять **генетическую совместимость**



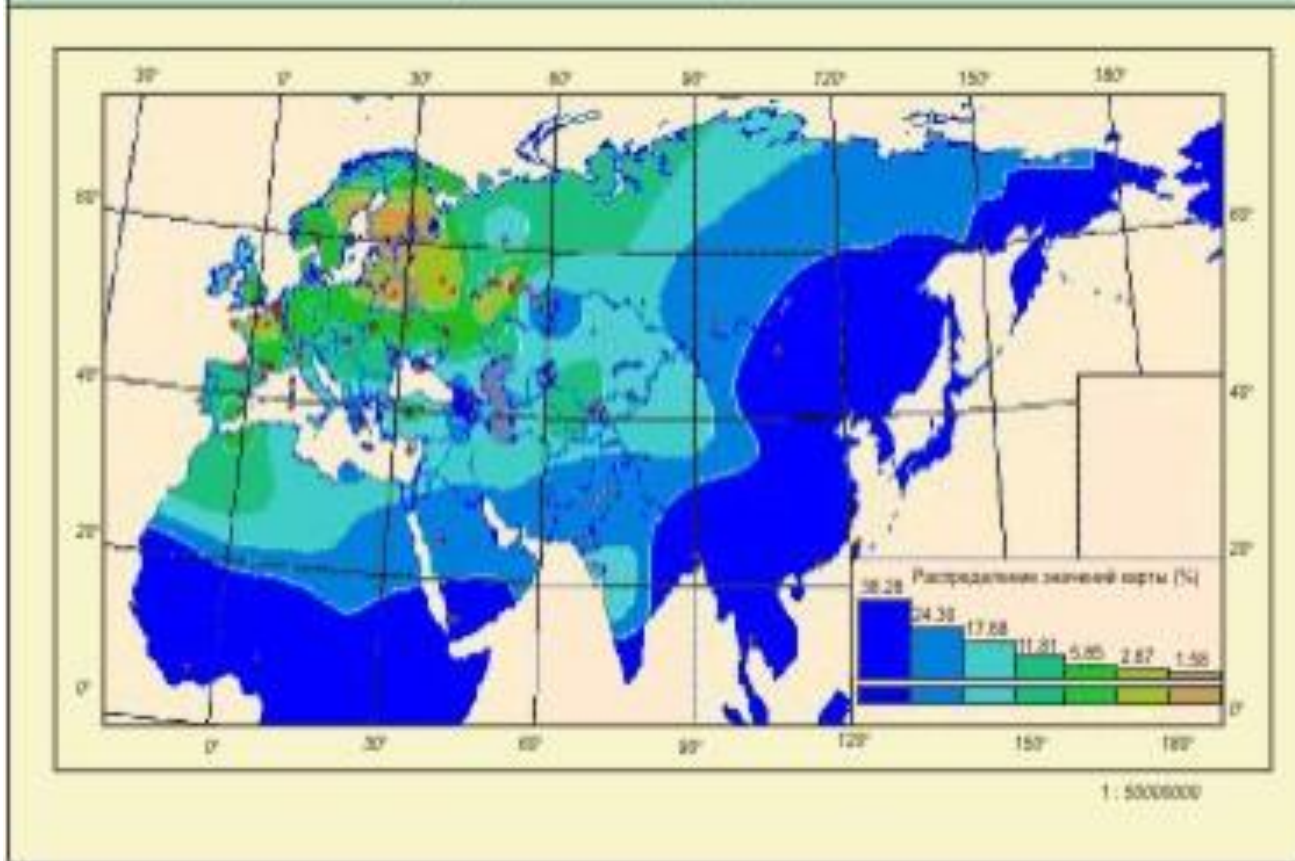


- Клинальная изменчивость по пигментации крыльев бабочек, бруквенниц (*Pieris napi*)
- Изофены — линии, соединяющие области распространения организмов с одинаковой выраженностью исследуемого признака

Градиент распределения аллеля В системы группы АВО в Европе



Карта географической изменчивости в населении Старого Света частоты мутации в гене CCR5, которая определяет устойчивость людей к ВИЧ.



Карта выявляет четкую **клиновидную изменчивость**:

падение частоты мутации от Северной Европы (выше 15%) к югу и востоку. В Европе частота мутации больше 5%, а в Африке южнее Сахары и Восточной Азии мутация практически отсутствует

5. геномный полиморфизм–

отличие *числа и формы хромосом*

(Напр. у млекопитающих - до 10% видов)

- **по числу и морфологии половых хромосом**
- **добавочной В-хромосоме (устойчивость к загрязнению среды)**
- **по числу гетерохроматина**
- **пара- и перицентрическим инверсиям.**
- **робертсоновским транслокациям**
- **последовательностям повторов ДНК**

(до 60-х годов постоянство числа и формы хромосом рассматривалось как видовой признак)



II. Полиморфизм, связанный с чередованием поколений

- имеющие совершенно различный облик

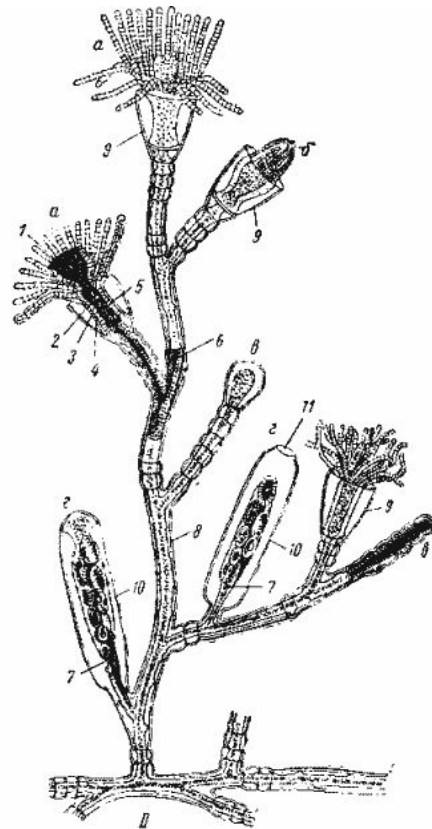
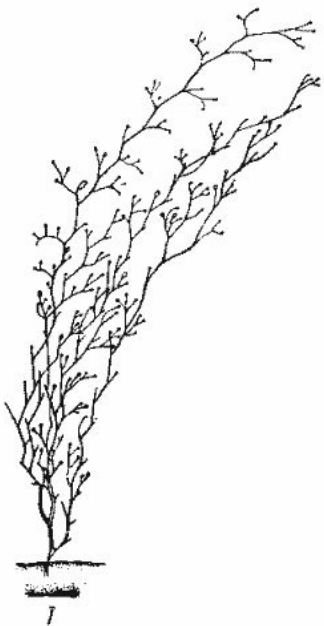
полипы и медузы

одного вида;

**Колонии гидроидов,
у которых на одном
столоне могут
развиваться
гидранты разного
строения**



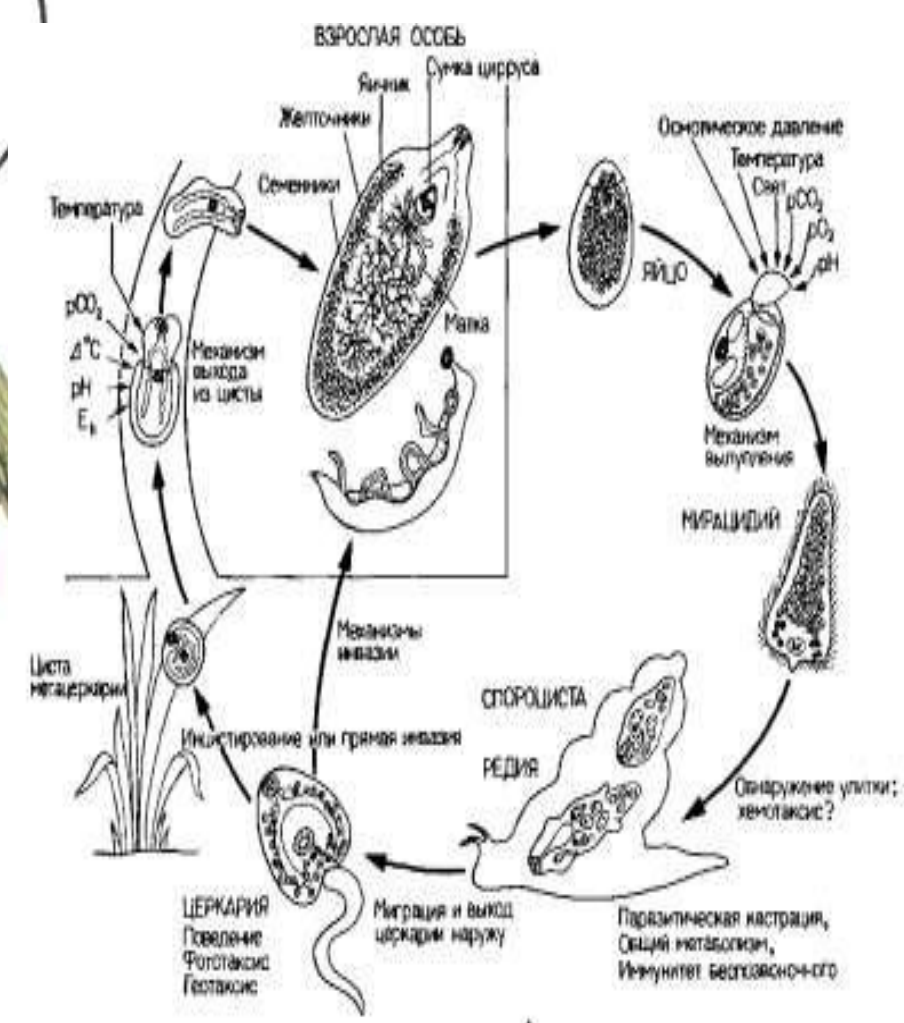
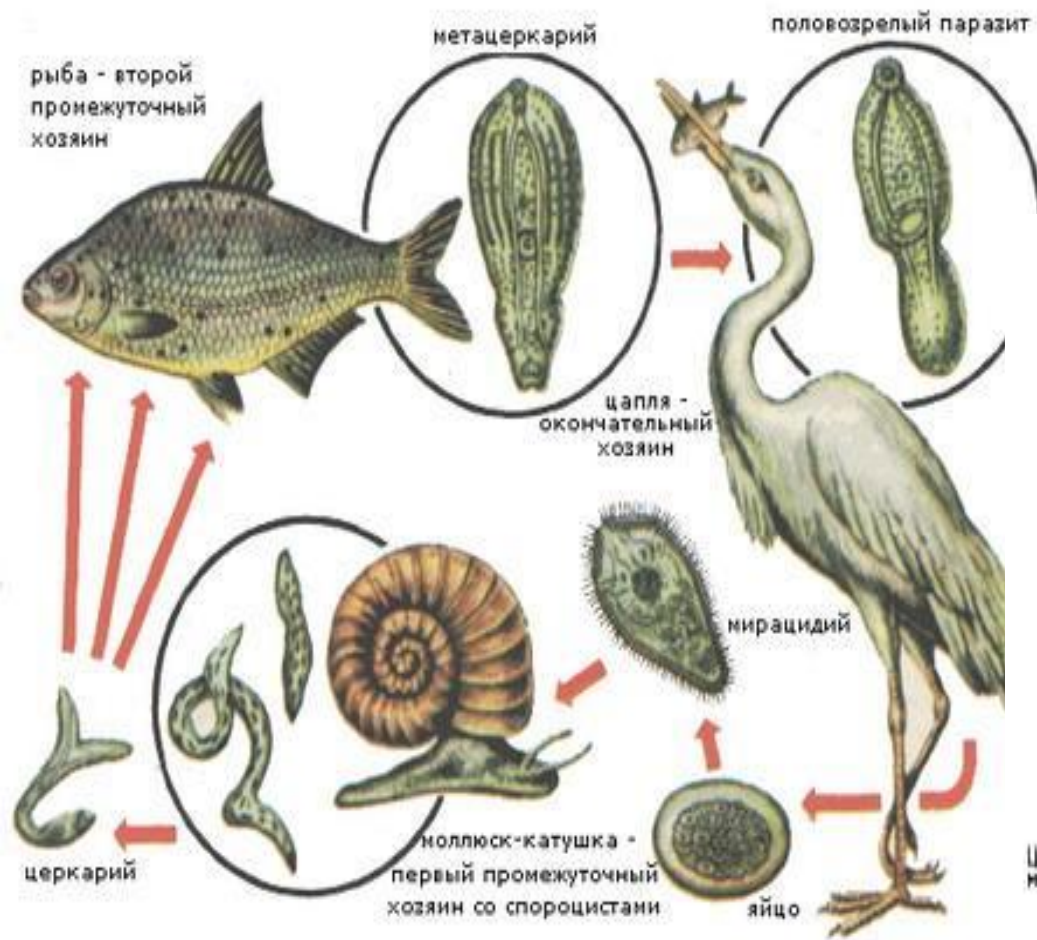
•Обелия



Пример:
трофозоиды,
дактилозоиды ,
акантозоиды
у полипов *Podocoryne*



- Многие ржавчинные грибы имеют двух хозяев. На одном из них в конце весны или в начале лета образуются эцидиоспоры. Они заражают второго хозяина, на котором в конце лета образуются уредо- и телейтоспоры, которые зимуют, заражая весной первого хозяина



• Плейоморфоз у дигенетических сосальщиков

Рис. 3.51. Типичный жизненный цикл трематоды (по Smyth, Halton, 1983)

III. адаптационный полиморфизм

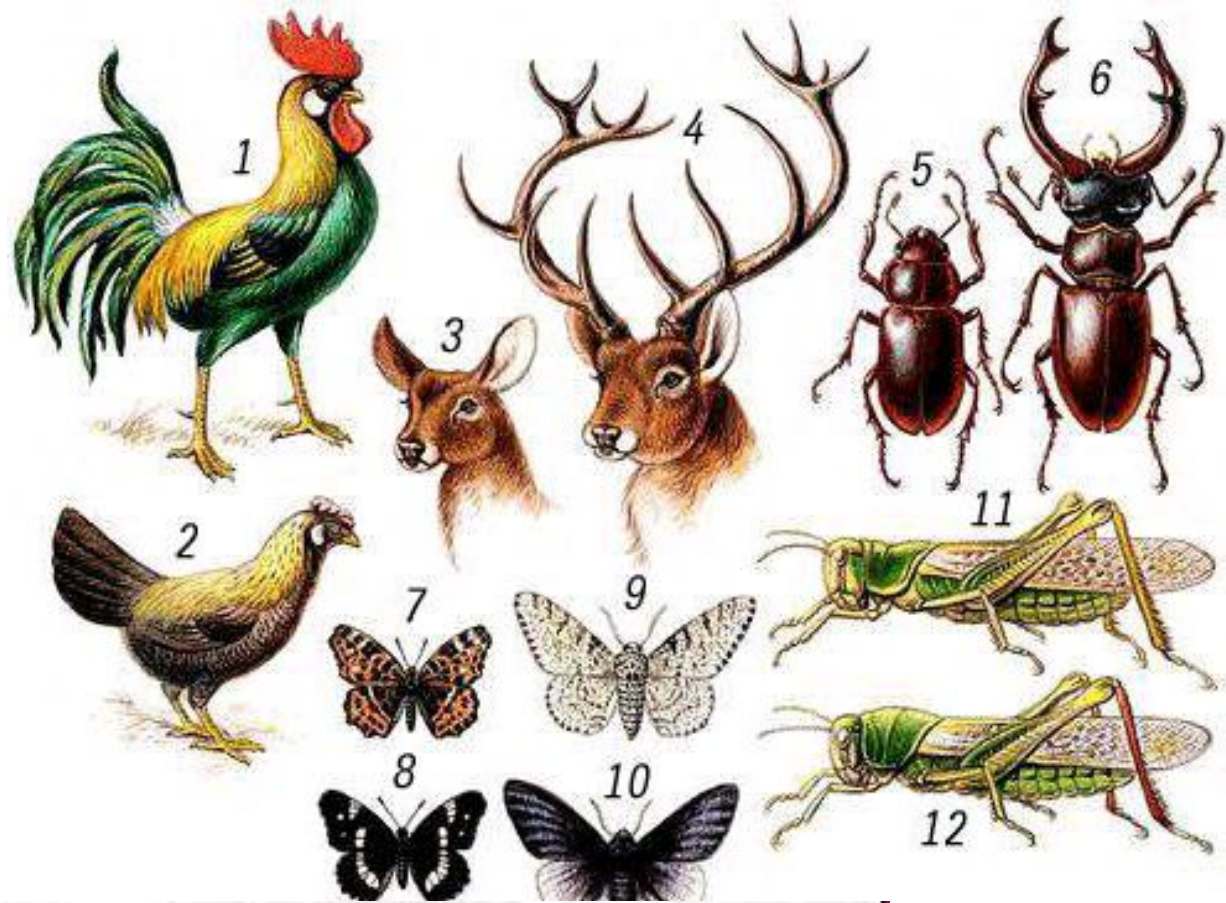
Наличие **морфологически** отличимых групп,

- относящихся к **разным** генотипическим классам,
- играющим **разную функциональную** роль в популяции.

Это связано с **отбором** разных генотипов в **разных экологических условиях**.

а) Пространственный полиморфизм
(напр, городской меланизм).

б) половой диморфизм у животных

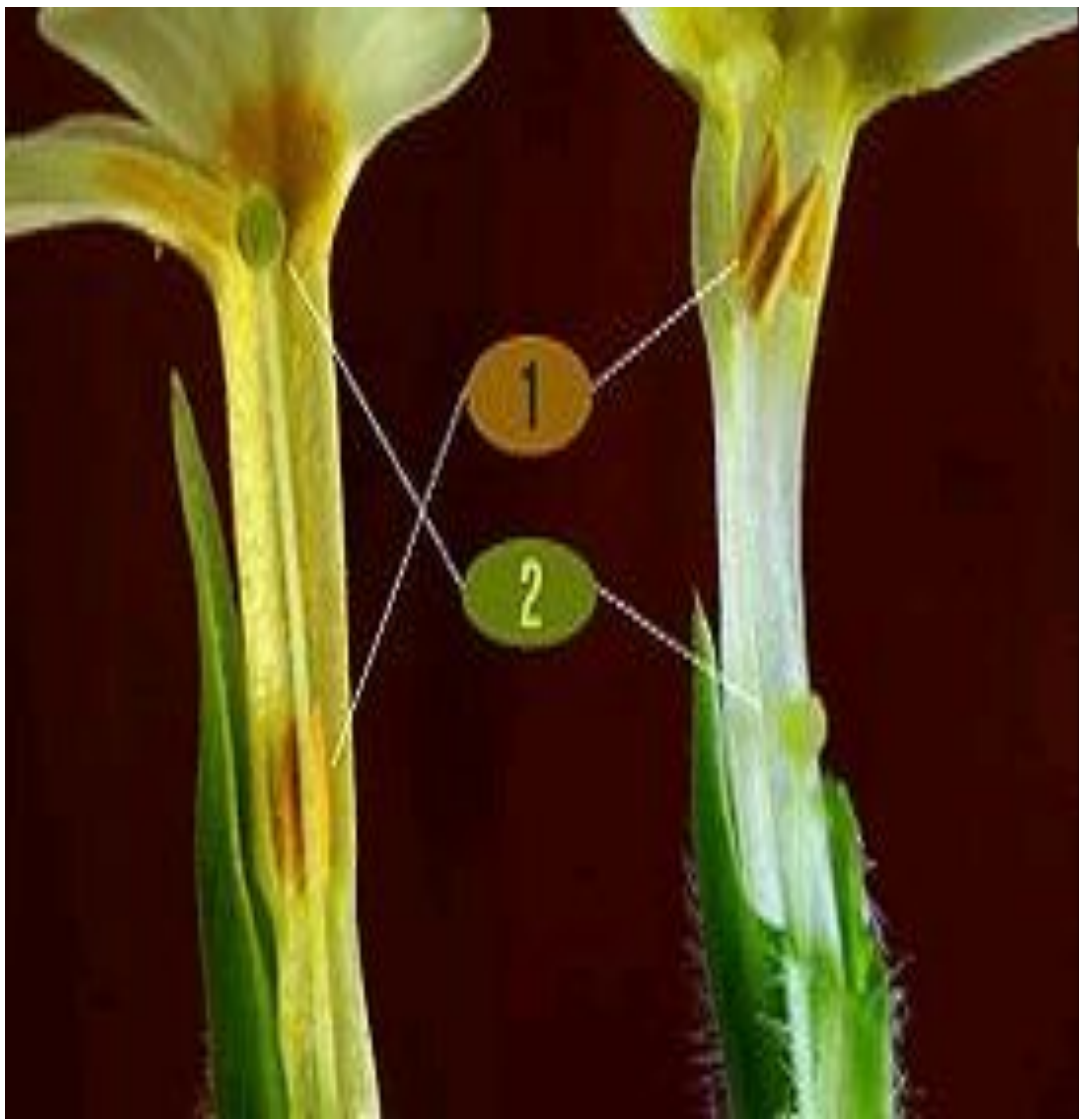


А



Б

Р и с. 10.9. Пример полового диморфизма в строении приматов: А — голова самца носача (*Nasalis larvatus*); Б — голова самца тамарина (*Saguinus mystax*). Усы и нос в значительно меньшей степени развиты у самок этих видов (из А. Портмана, 1967, А.А. Парамонова, 1978)



- Гетеростилия
у **растений**
Первоцвет
обыкновенный
(*Primula vulgaris*).

1 — тычинки,
2 — столбики 2 —
столбики с
рыльцами на конце.

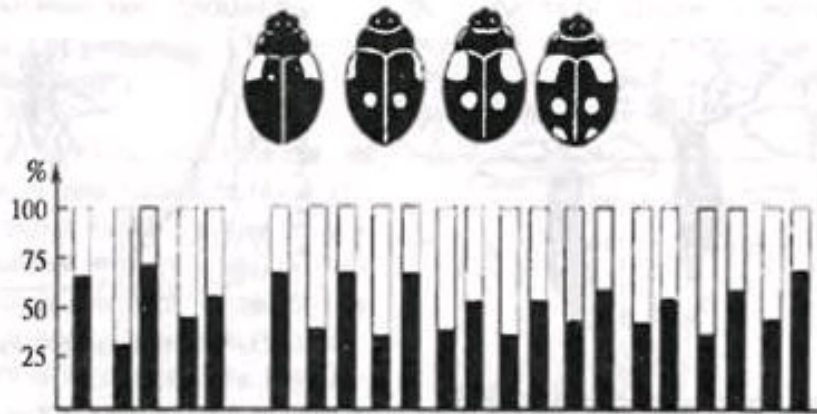
- Слева —
длинностолбчатый
цветок,
- справа -
короткостолбчатый.

в) сезонный диморфизм

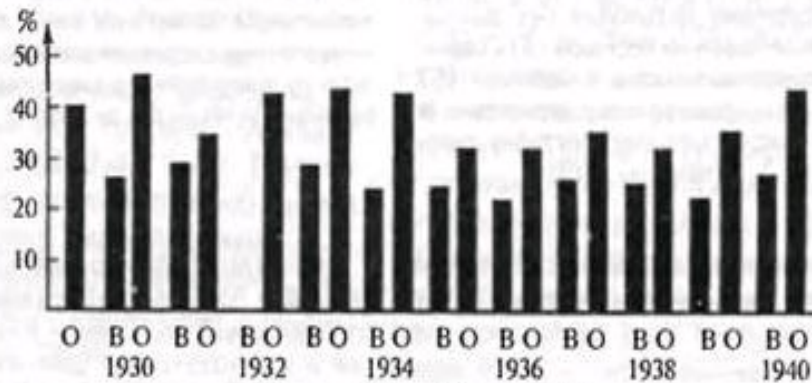
Божьи коровки



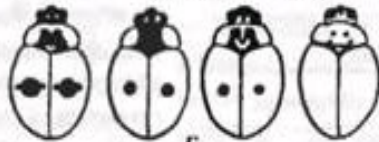
черные - ЛЕТОМ
красные - ЗИМОЙ



А



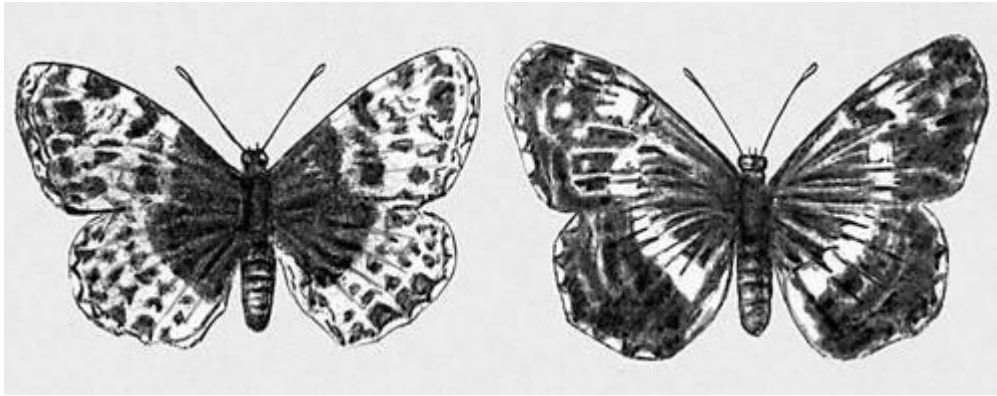
Б



Р и с. 8.10. Пример адаптационного полиморфизма в берлинской популяции двухточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata*): А — процентное содержание черной и красной форм при весеннем (В) и осеннем (О) сборах; Б — частота доминантного аллеля, определяющего появление черной окраски (по Н.В. Тимофееву-Ресовскому и Ю.М. Свиричеву, 1965)

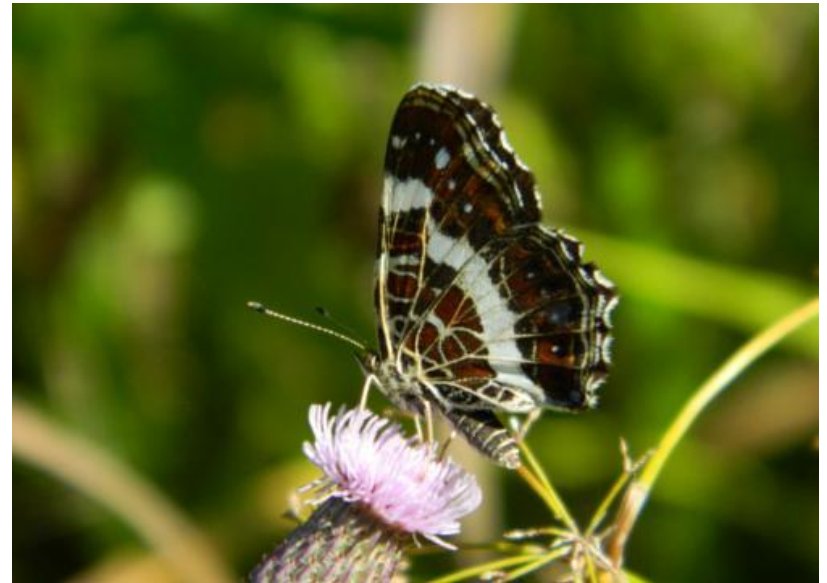


**Сезонная
изменчивость
бабочки-
пестрокрыльницы**



Весенняя форма,

Летняя форма



Сбалансированный полиморфизм
- групповая адаптация,
обеспечивающая
эволюционную стабильность вида

Эволюционное значение внутривидовой изменчивости

Популяция представлена суммой генотипов, т.е. суммой частот встречаемости разных аллелей.

Это динамическое разнообразие выражается законом Харди-Вайнберга ($p + 2pq + q = 1$).

Соотношение существует для идеальной популяции, без внешних воздействий

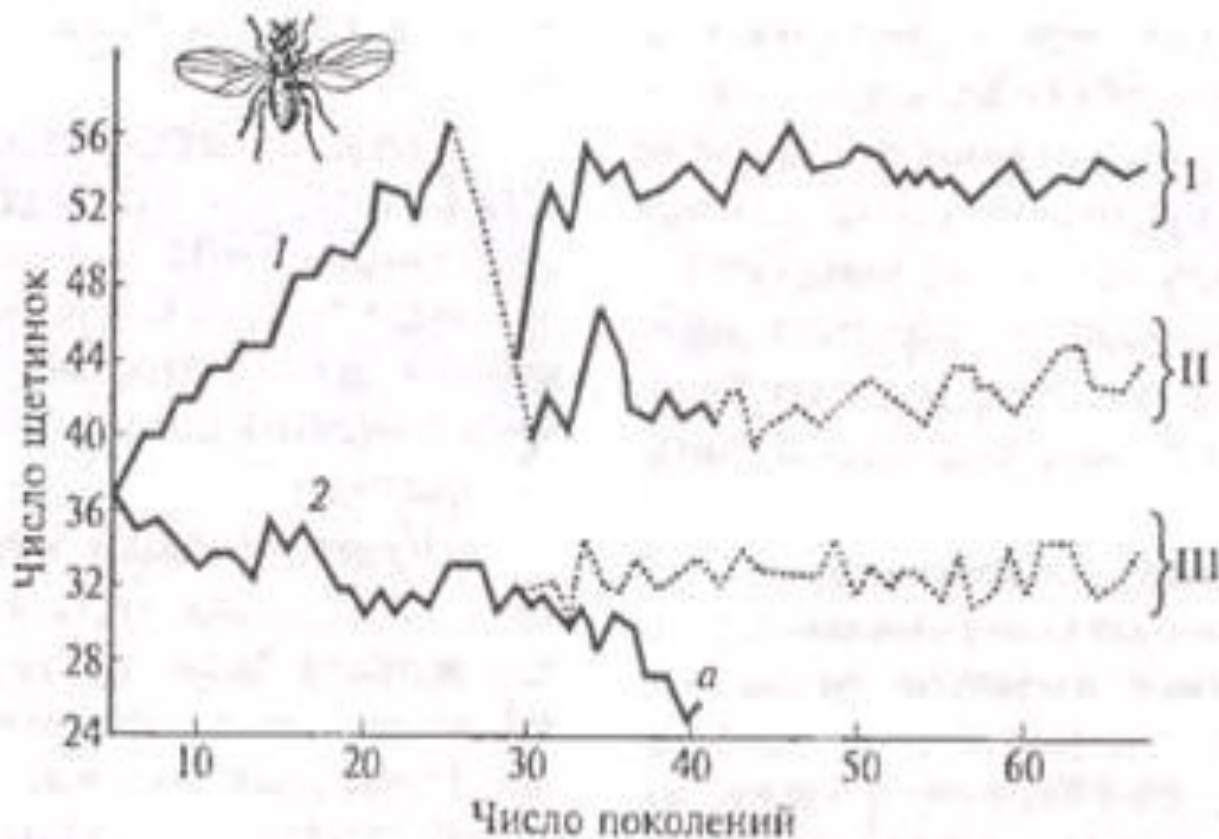
- *неограниченного размножение*
- *нет естественного отбора*
- *нет миграций*
- *не возникает новых мутаций*

- Но в природных популяциях *эти факторы действуют* и частота разных аллелей меняется.
- Для эволюции важно не само изменение, *а его длительность*
- *направленность*
- *результат.*

Для видообразование имеет значение *необратимое изменение генофонда,*

Т. е. элементарное эволюционное явление
- длительное, необратимое,
векторизованное

изменение популяционного генофонда



Р и с. 9.1. Пример возникновения элементарного эволюционного явления при искусственном отборе по числу абдоминальных щетинок в эксперименте с *Drosophila melanogaster* (по П. Эрлиху и Р. Холму, 1966)

Пунктир — линия без отбора; а — вымерла из-за стерильности потомства. Отбор на увеличение (1) и уменьшение (2) числа щетинок в течение 30 поколений привел к возникновению линий с разными признаками (разным числом щетинок, I—III)

Это **генетический** критерий эволюционных изменений,

- Т.е. возникновение **внутрипопуляционных группировок** с генетической точки зрения – это эволюция,
- но видообразование многоуровневый процесс.
- и **с позиций палеонтолога - это не в/образование**, так как продолжительность существования вида определяется до тех пор, **пока по фенотипу можно разных особей отнести к данному виду.**

Поэтому возникает проблема оценки генотипического разнообразия как противоречивого явления.

- с одной стороны - **материал эволюции**,
- с другой - **фактор стабильности вида.**

С точки зрения приспособленности изменчивость делится:

- **селективно-нейтральная**

(Кимура - нейтральные замены аминокислот)

- **селективно-отрицательная**

(генетический груз, сохраняется при перекрывании адаптивными признаками)

- **селективно-положительная**

(балансирующий отбор, плотностно-зависимый, частотнозависимый)

морфы, клинальная изменчивость, адаптивные модификации...

- **Чем больше изменчивость, тем больше приспособленность к дисперсии среды.**
- **На изменение среды популяция будет отвечать увеличением уже существующих адаптаций к этим изменениям и уменьшением неадаптивных.**
- **При этом в генофонде могут происходить направленные и длительные изменения, но при увеличении численности генотипическое разнообразие может восстановиться.**
- *(11 голов лошади Пржевальского в 20-х годах, сейчас - 400, изменения частот аллелей произошли, но видовая принадлежность несомненна).*
- ***Изменения генофонда без эволюции.***

- Это **пластичность**, обеспечивающая **выживание**.
- Пока популяция реагирует **перестройкой** внутренних структур, то **выработка новых адаптаций не происходит**
- **признаки вида сохраняются и эволюция не идет.**

**Z = индивид.изменч.+ морфы+экоэлементы+ расы и т.д.
пространственное + временное разнообразие среды**

- **Полиморфизм** *повышает устойчивость вида,*

являясь не только материалом, но и *результатом эволюции*

- **Сопротивляемости эволюционному процессу способствует:**

- *разнообразие среды;*
- *изменчивость темпов онтогенеза*
- *поведенческая иерархия*
- *экологическое явление - эффект группы*

- Исчерпание адаптационных возможностей и формирование **качественно** новых адаптаций (нарушение экологической устойчивости вида) - означает **необратимое** изменение популяции.

Т. е. для определения наличия элементарного эволюционного явления требуется **экологический** критерий

Изменчивость из фактора стабильности становится материалом для эволюции.

- Эволюционный стазис сменяется процессом выработки новых адаптаций.

Внутривидовое разнообразие имеет 3 основных аспекта в жизни видов:

- 1. Увеличение суммы жизни на определенной территории** (*доказал Дарвин - на межвидовых, потом Добржанский - на внутривидовых отношениях*).
- 2. Индивидуальная наследственная изменчивость - материал эволюции, а различия между группами - адаптивная эволюция**
- 3. Внутривидовое разнообразие противодействует прогрессивной эволюции** (*Северцев*).