

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 сочетания 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

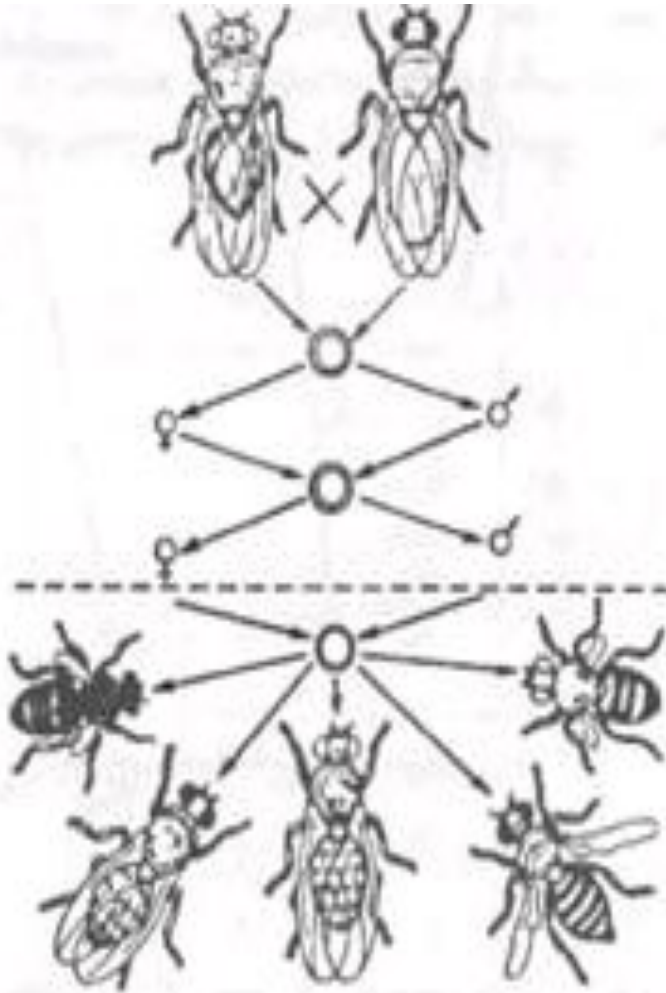


Рис. 10.2. Мутация «полифен» у дрозофилы одновременно затрагивает особенности жилкования, форму и расположение крыльев, строение лапок и глаз (из А.С. Северцова, 1980)

- **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,

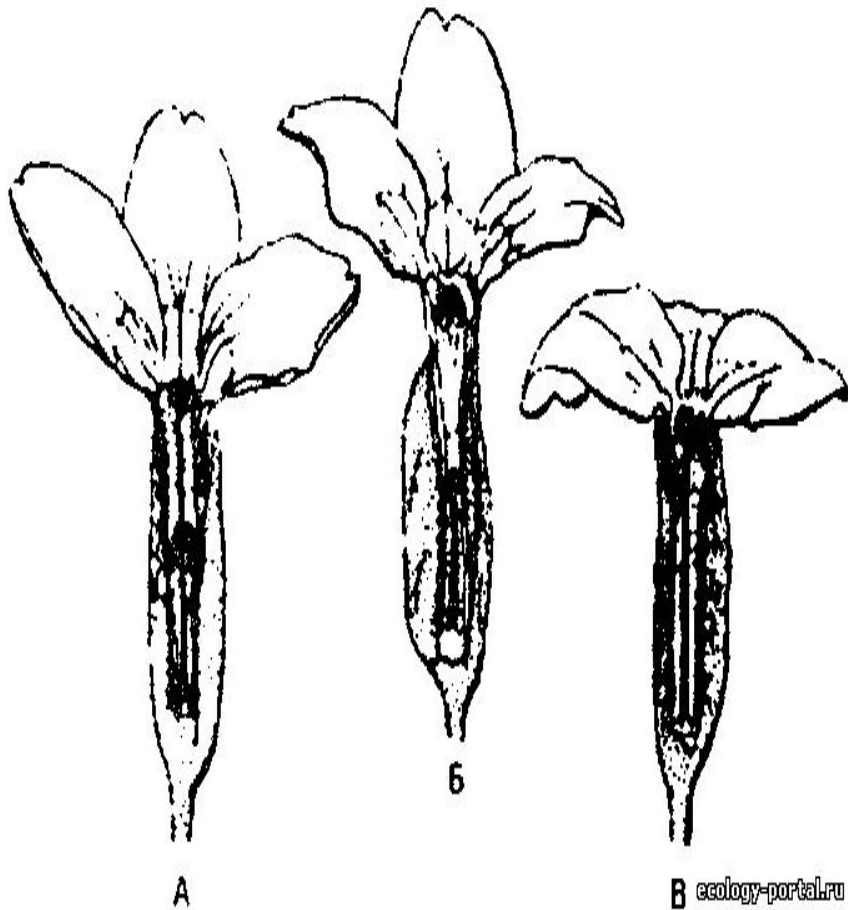
но это может быть состояние
динамического равновесия,

проявляющегося во внутривидовом
полиморфизме

Т.е. это структурированность:

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

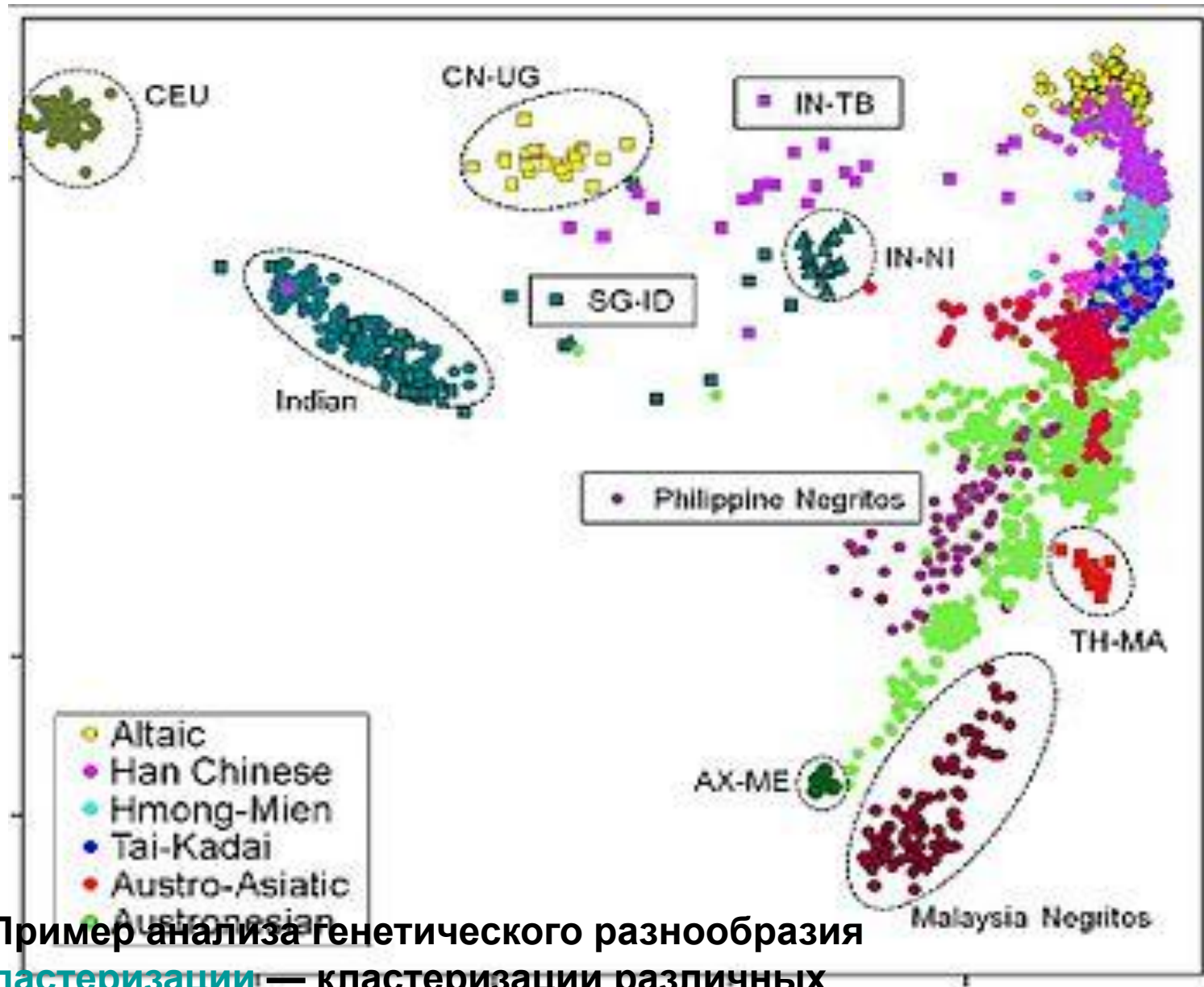
Типы полиморфизма



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

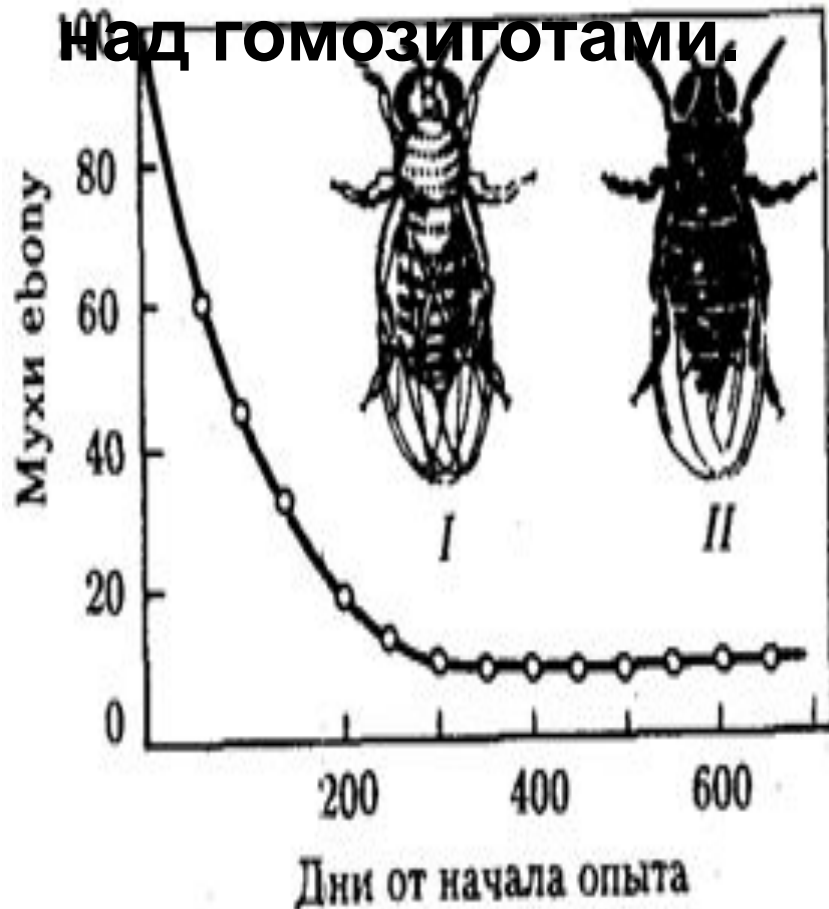
по SNP

по

1. гетерозиготный –

поддержание
селективного
преимущества
гетерозигот

над гомозиготами.



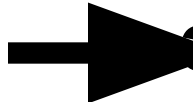
Сбалансированный полиморфизм

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

2. *хромосомный* полиморфизм

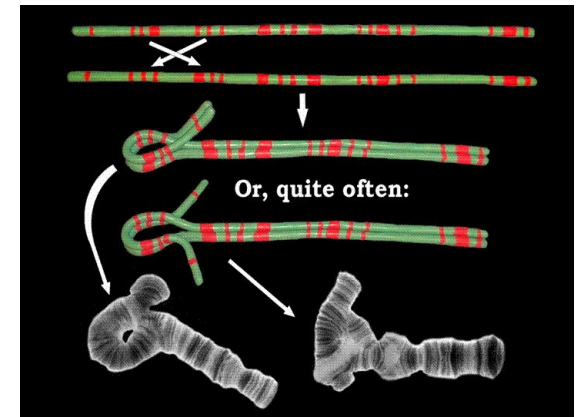
а). *инверсионный*

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.*

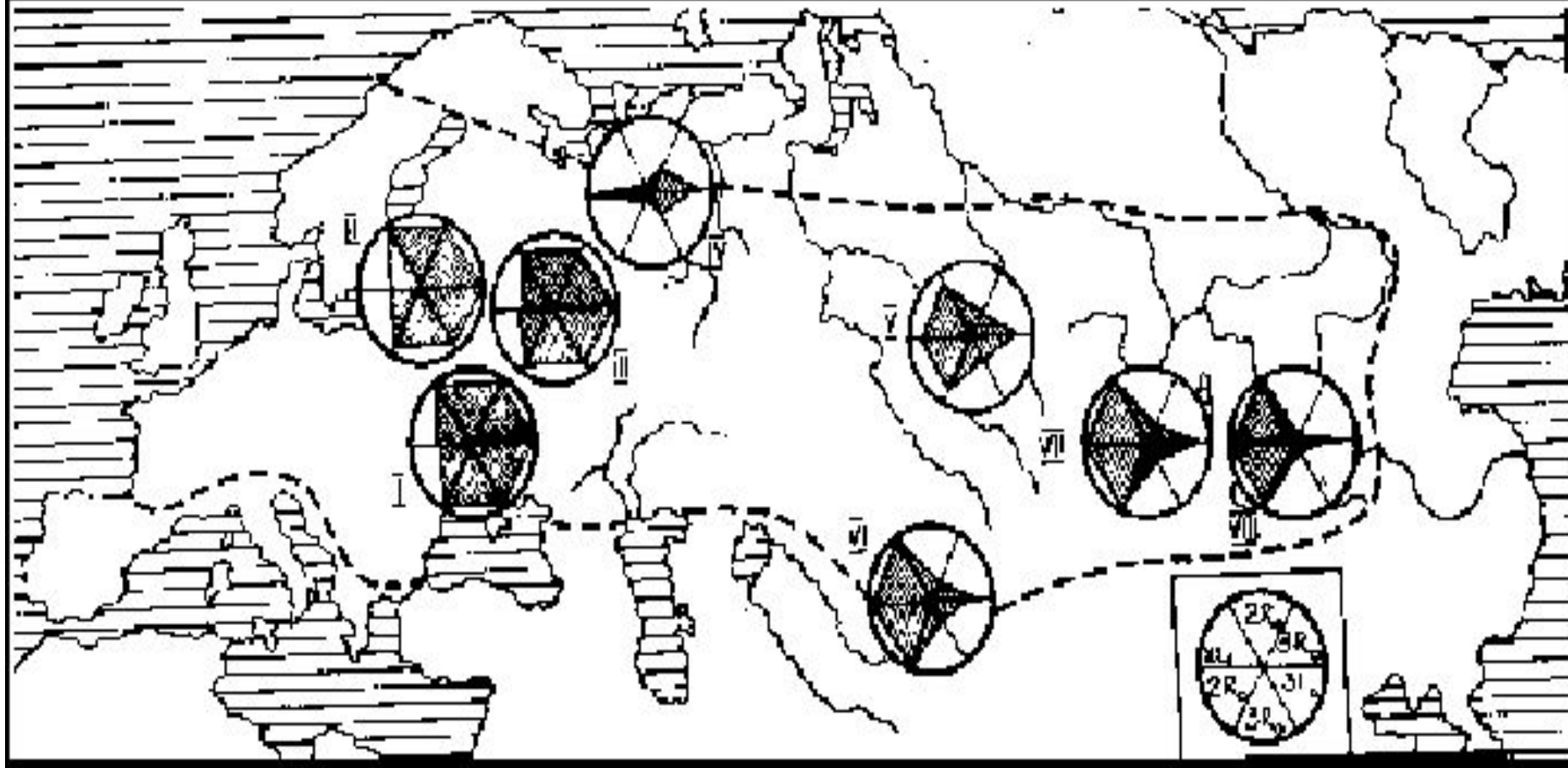
Пример. Зависимость инверсионного полиморфизма от экологических факторов среды обитания популяций **дрозофилы** (*D. Funnebris*)

Сельские, городские, сезонные расы.

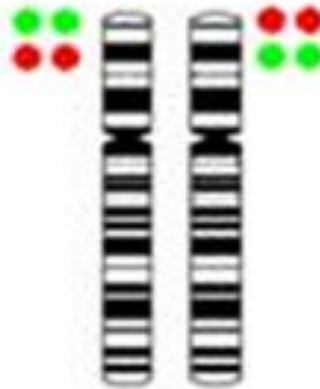
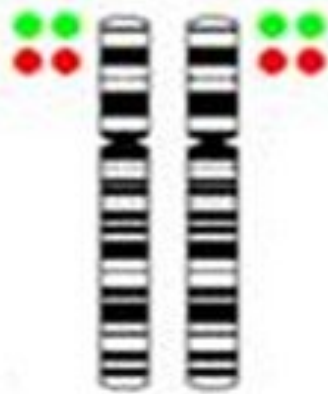
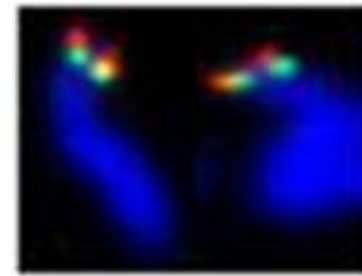
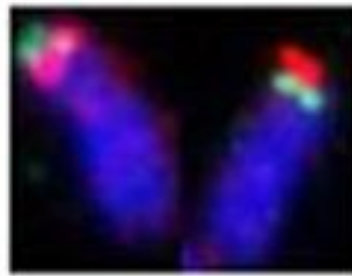
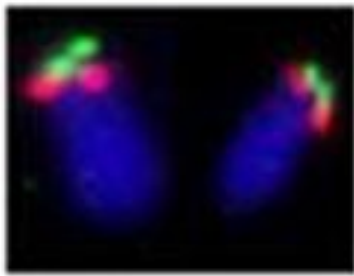
- В сельских местностях инверсии встречались с низкой частотой (около 1%).
- В условиях города их концентрация во много раз возрастала и достигала десятков процентов . При этом установлено возрастание численности городской расы пропорционально увеличению территории Москвы.
- Т.е различается городская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

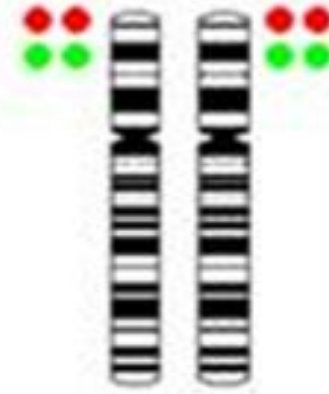
- В результате исследования инверсионного полиморфизма в популяциях *D. pseudoobscura* на Западе США (Добржанский) также показано важнейшее значение температурного фактора в контроле частот инверсий в популяциях, обитающих на разных высотах над уровнем моря, и в определении их сезонной цикличности.
- 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 гомотипами.



- 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 ABO

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).

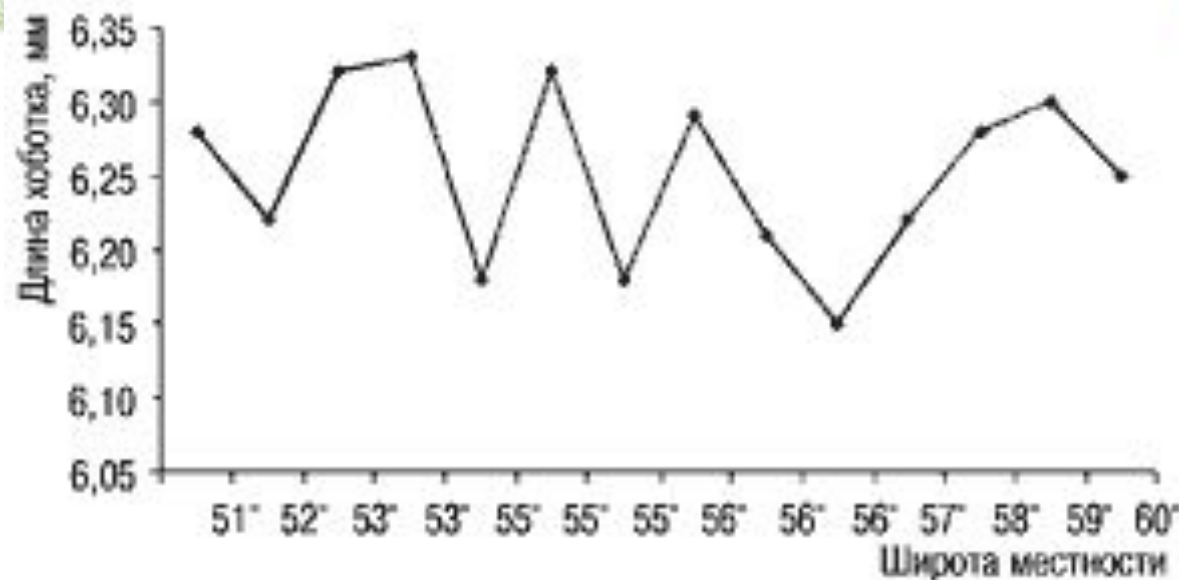


Рис. 2. Изменение длины хоботка пчел *Apis mellifera mellifera* в зависимости от широты местности

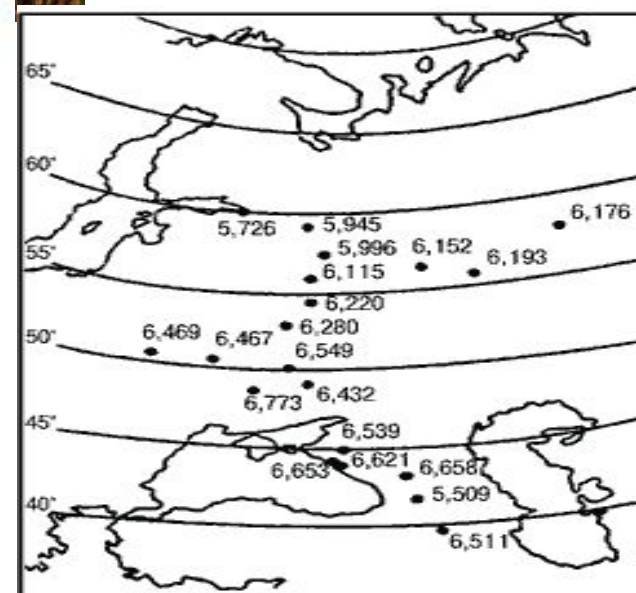
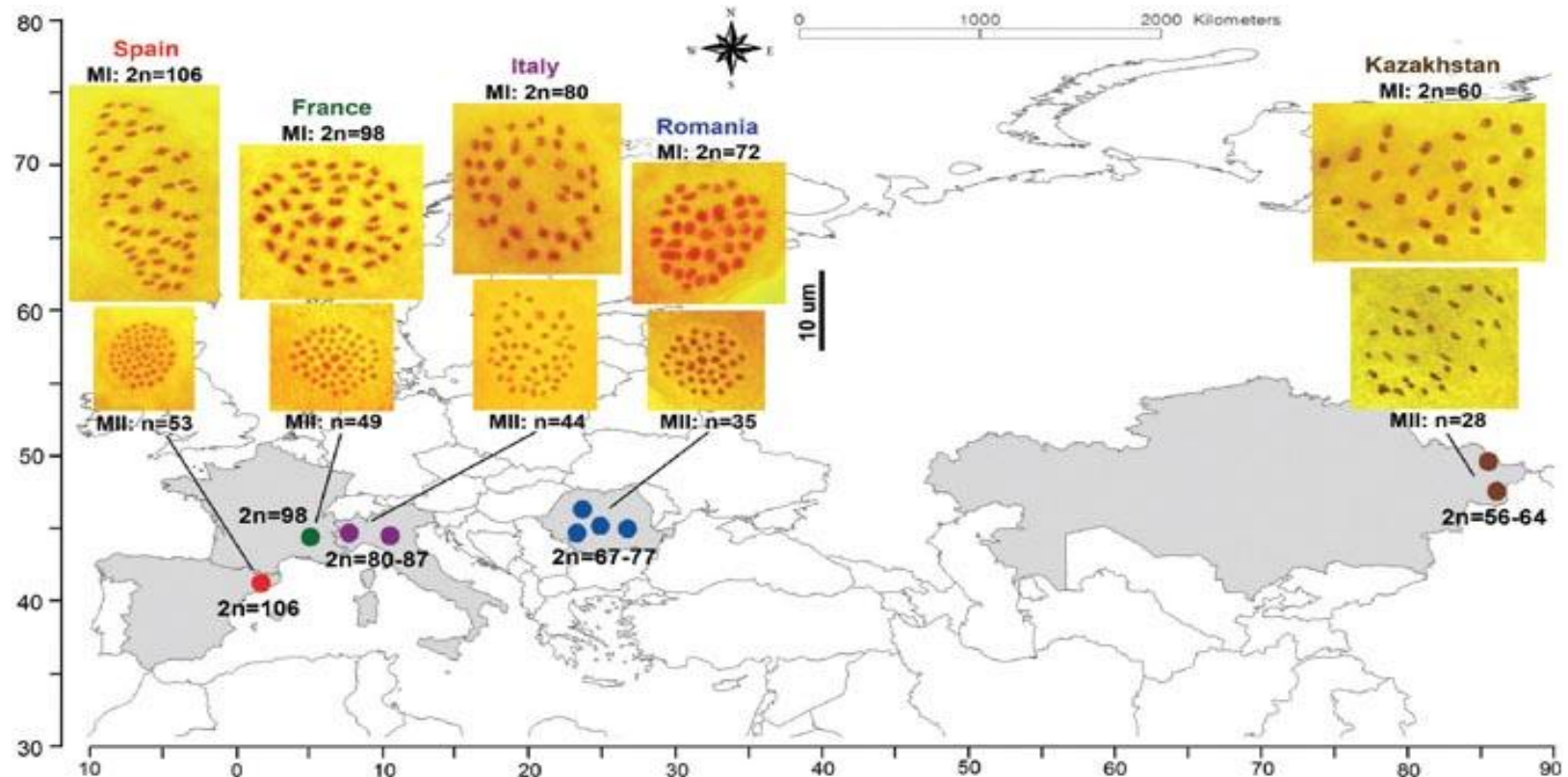
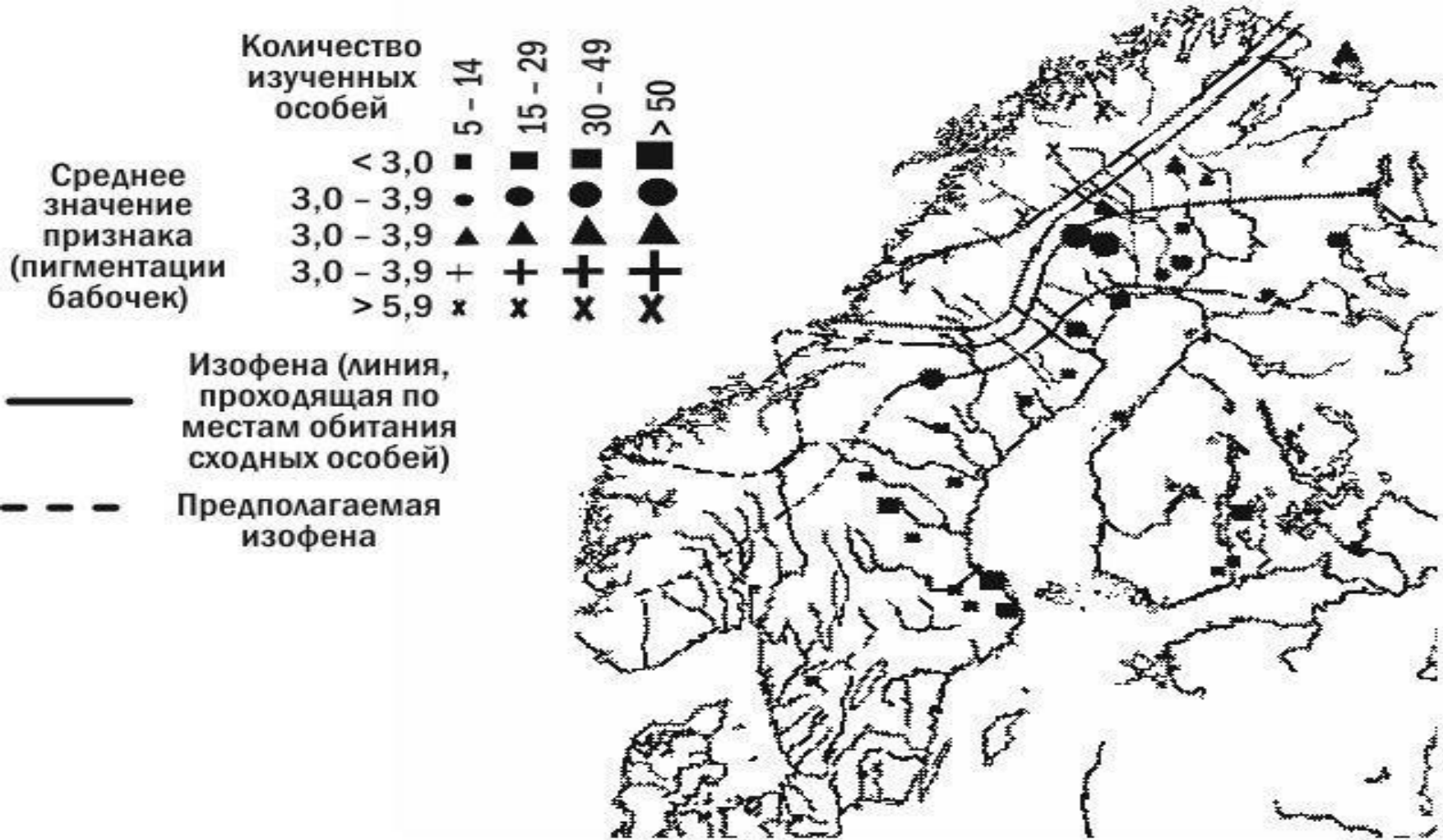


Рис. 1. Средняя длина хоботка, мм, у пчел европейской части СССР (по В.В.Алпатову, 1929)



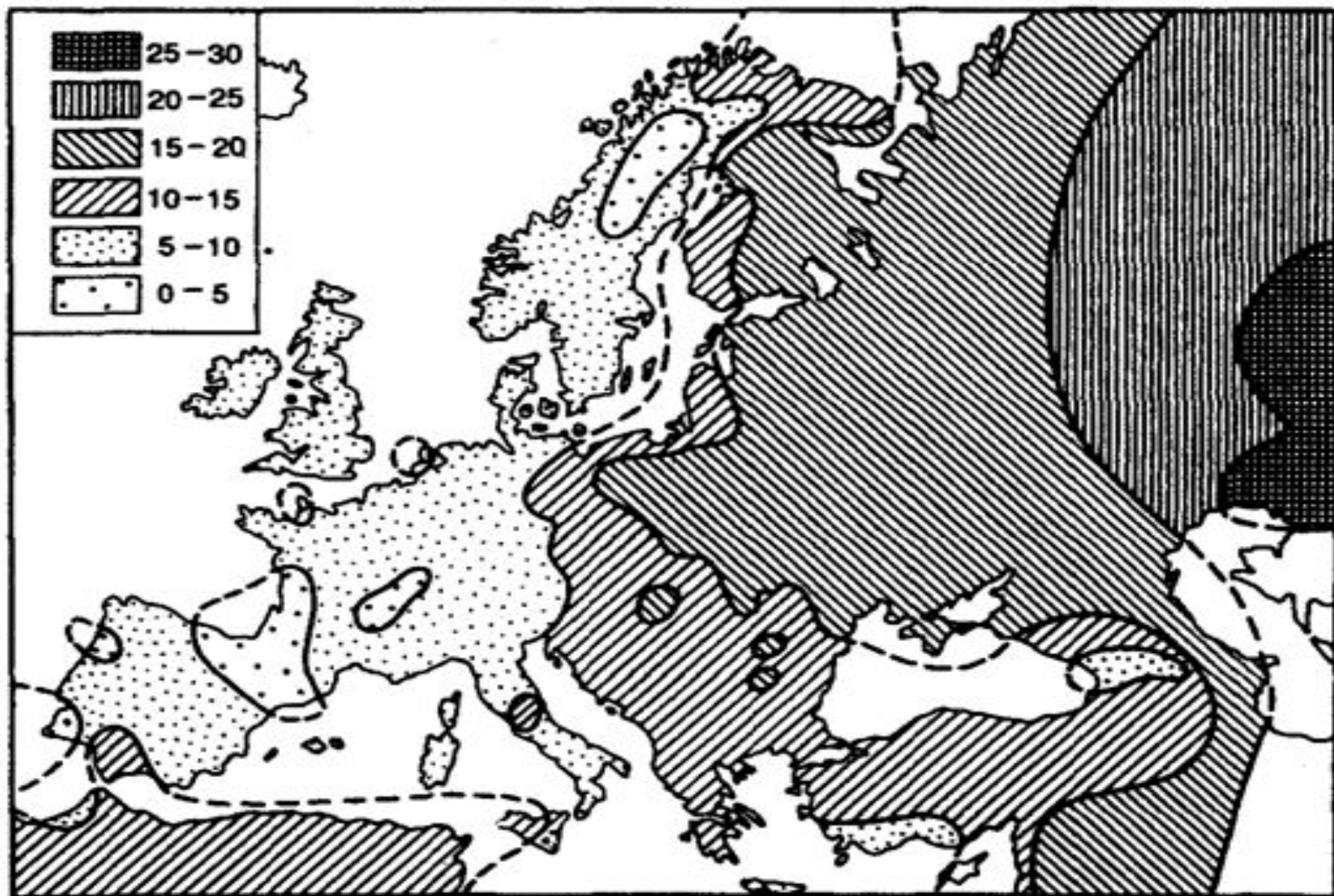
- У горошковой беляночки (*Leptidea sinapis*) число хромосом варьирует от **56** в восточной части ареала до **106** — в западной,
- Это не мешает сохранять **генетическую совместимость**



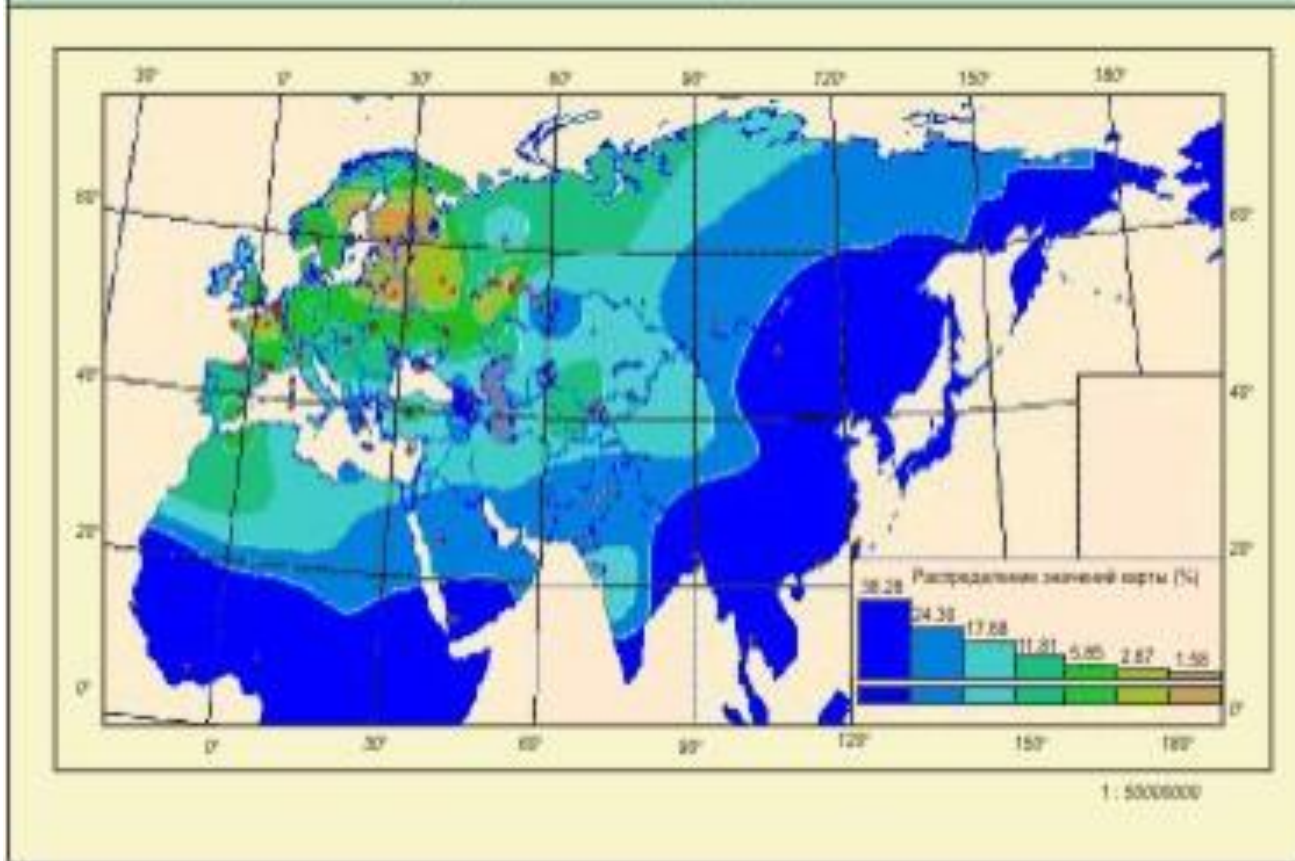


- Клинальная изменчивость по пигментации крыльев бабочек, брюквенниц (*Pieris napi*)
- Изофены — линии, соединяющие области распространения организмов с одинаковой выраженностью исследуемого признака

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 **клинальную 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

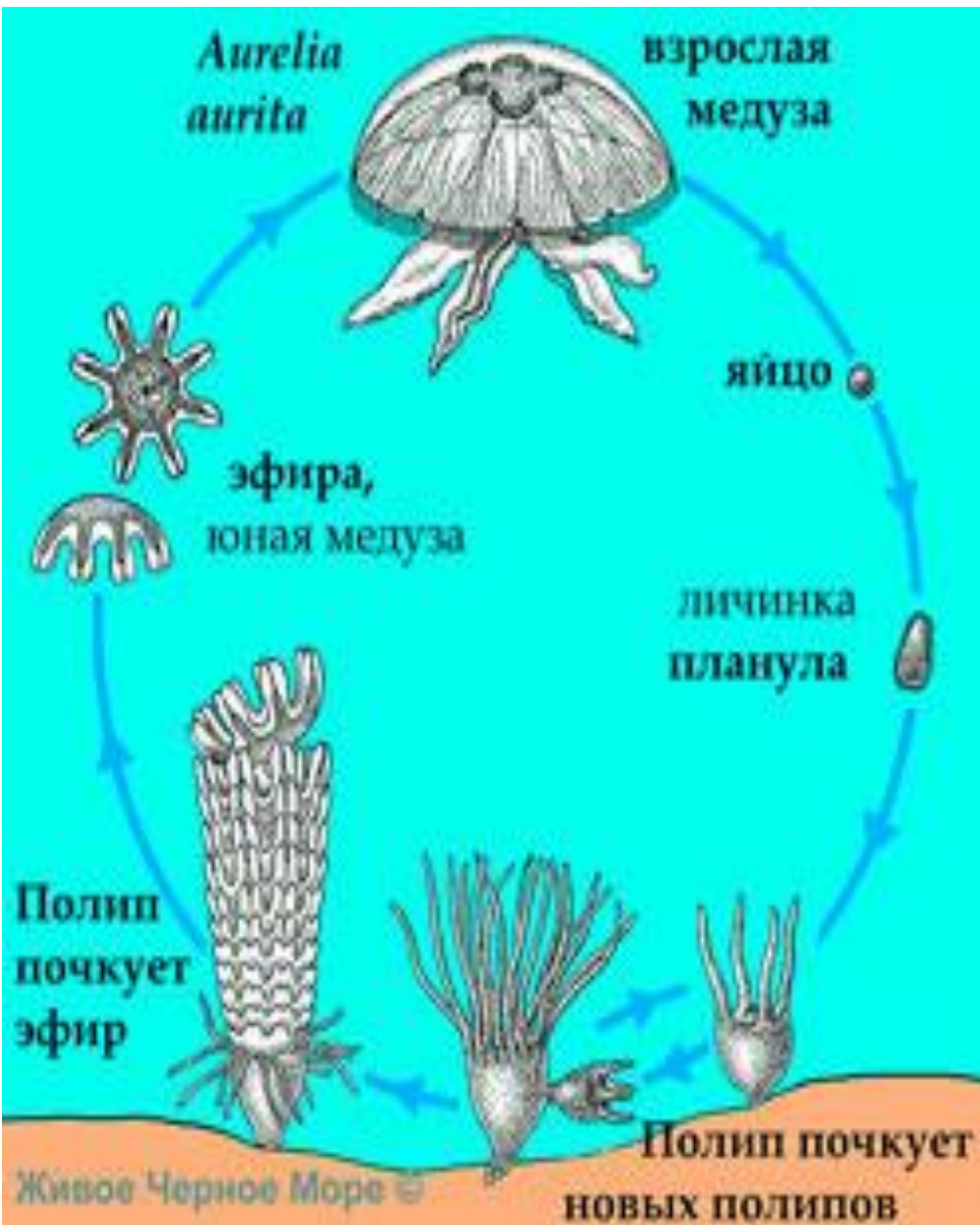
5. геномный полиморфизм—

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 перичентрическим 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

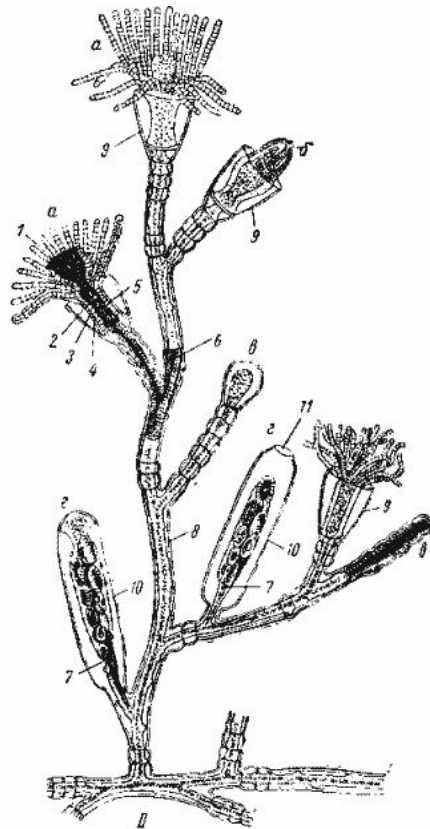
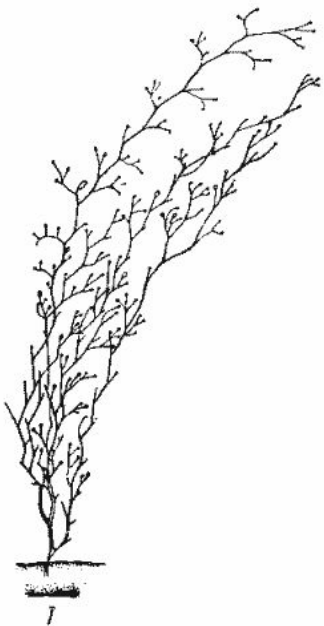
полипы и медузы

одного вида;

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



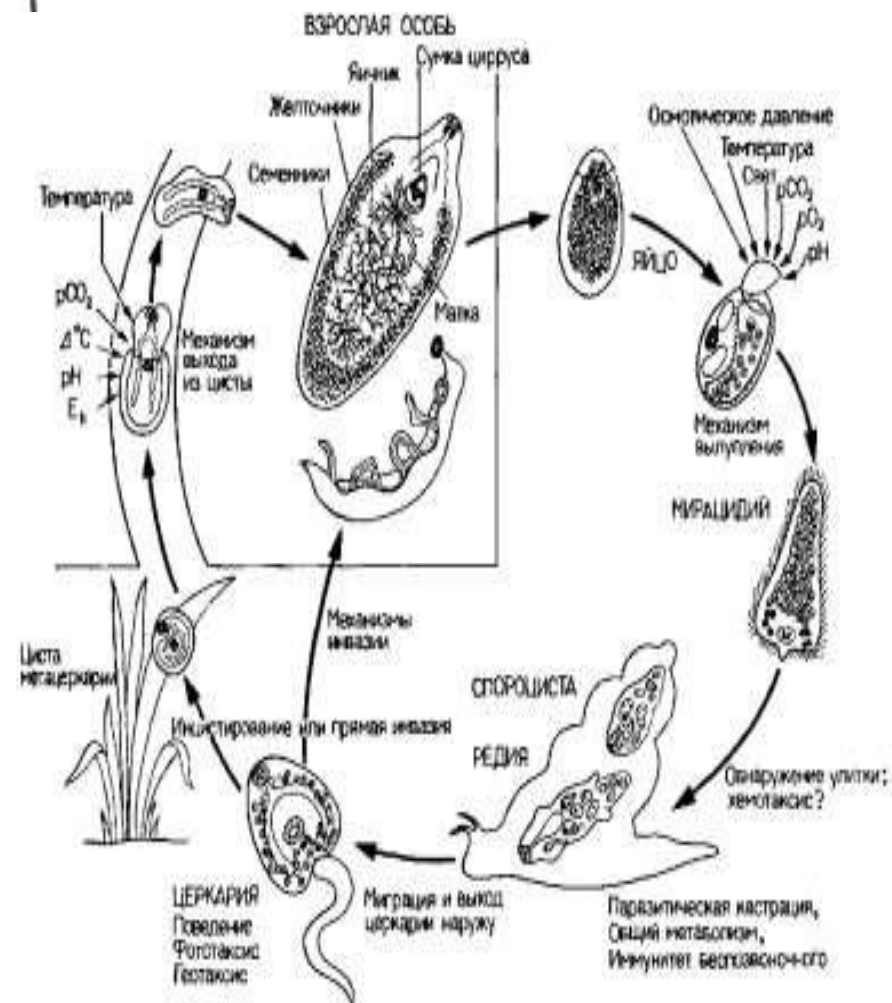
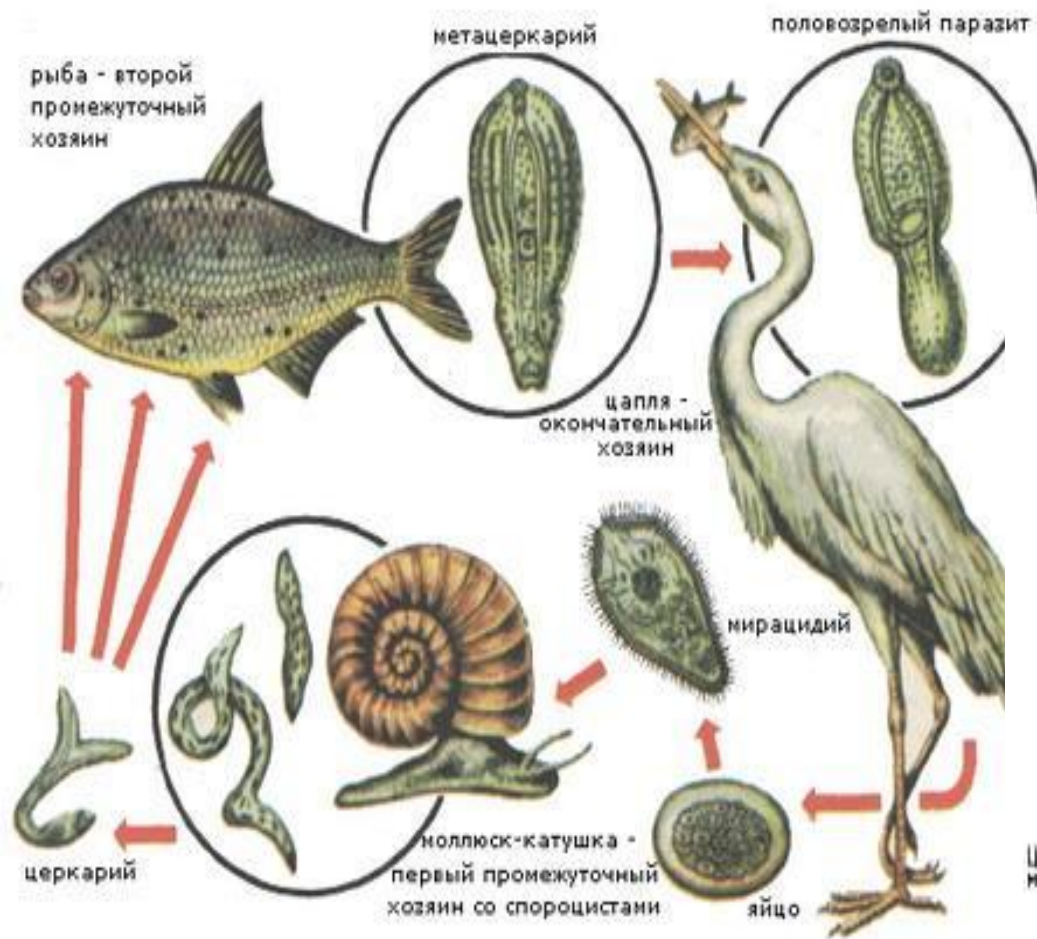
•Обелия



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 телеитоспоры, которые зимуют, заражая весной первого хозяина



- Плейоморфоз у дигенетических сосальщиков

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

III. адаптационный полиморфизм

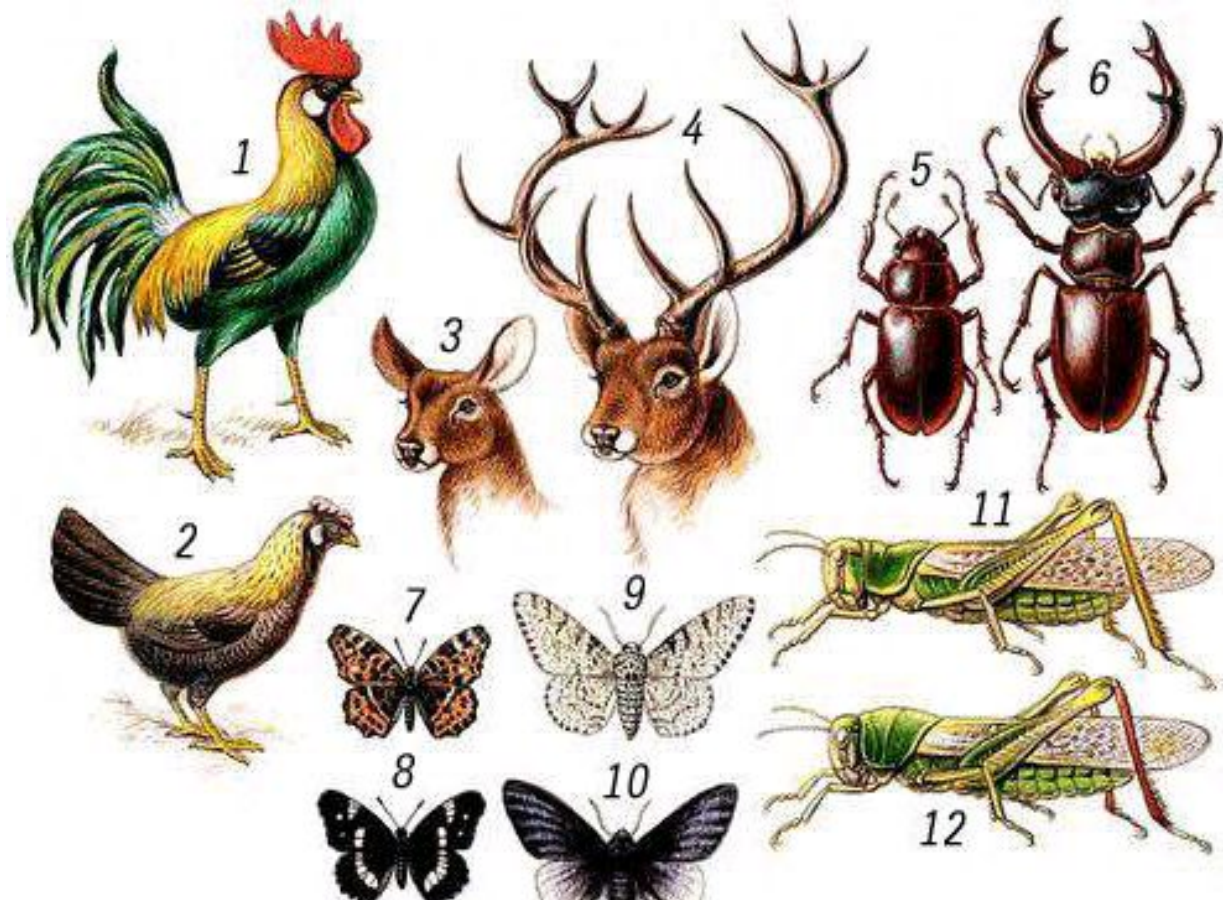
Наличие **морфологически** отличимых групп,

- 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

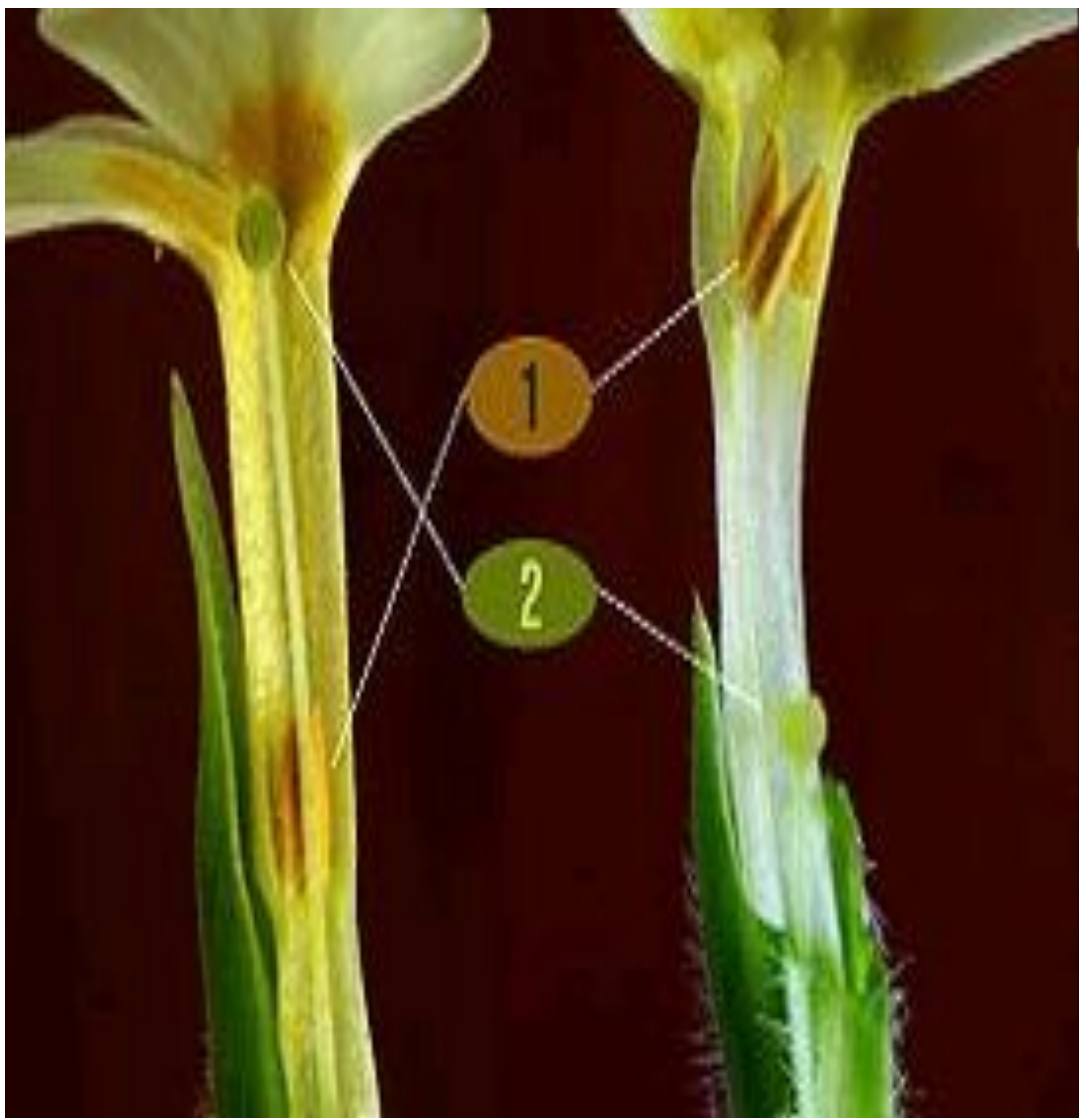


А



Б

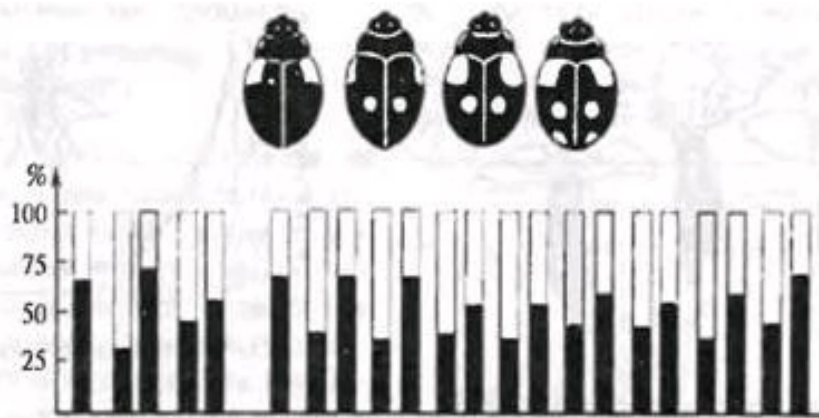
Р и с. 10.9. Пример полового диморфизма в строении приматов: А — голова самца носача (*Nasalis larvatus*); Б — голова самца тамарина (*Saguinus mystax*). Усы и нос в значительно меньшей степени развиты у самок этих видов (из А. Портмана, 1967, А.А. Парамонова, 1978)



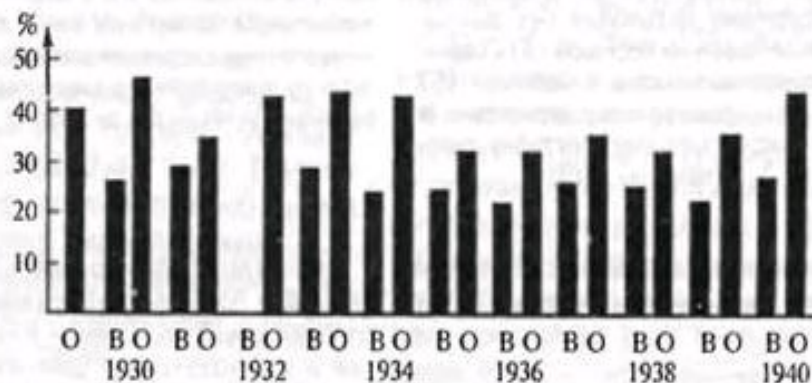
- Гетеростилия
у **растений**
Первоцвет
обыкновенный
(*Primula vulgaris*).
1 — тычинки,
2 — столбики 2 —
столбики с
рыльцами на конце.
- Слева —
длинностолбчатый
цветок,
- справа -
короткостолбчатый.

в) сезонный диморфизм

Божьи коровки



А



Б



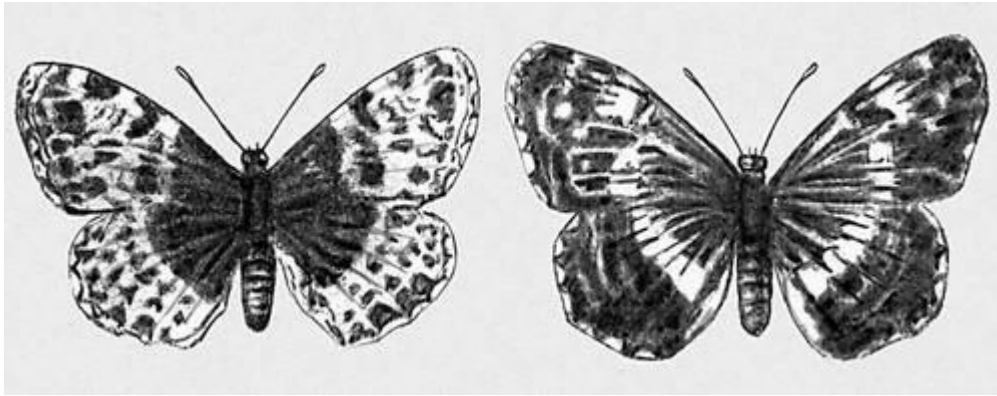
черные - **летом**
красные - зимой



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)



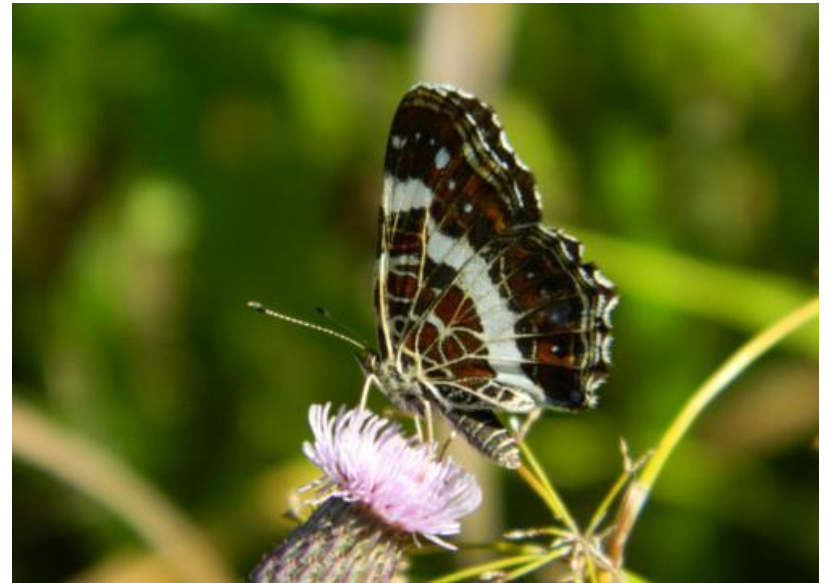
**Сезонная
изменчивость
бабочки-
пестрокрыльницы**



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

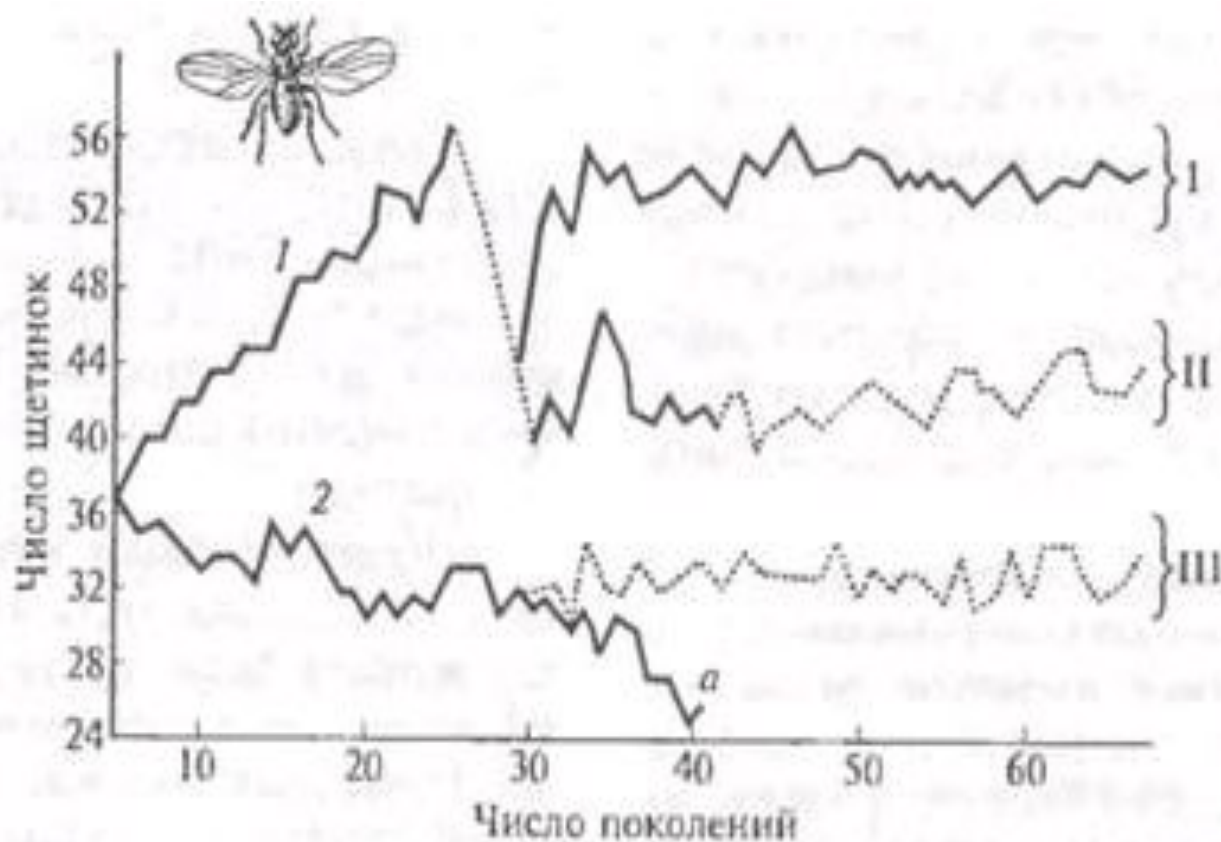
- *неограниченного размножение*
- *нет естественного отбора*
- *нет миграций*
- *не возникает новых мутаций*

- 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*

- Истчерпание 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).**