

**Сетчатое
видообразование:
*эволюция не по Дарвину?***

Лев Яковлевич Боркин

Зоологический институт РАН

ПОЧЕМУ ТАКОЙ ДОКЛАД?

- 1. Относительно новое междисциплинарное, активно развивающееся направление эволюционной биологии (теории вида и видообразования)
- 2. Используется критиками дарвинизма

ФИЛОСОФСКИЙ ПРИНЦИП

- «<...> доводов недостаточно, необходим опыт»

Роджер Бэкон (около 1214-1292): «*Opus Major*», английский монах-францисканец, профессор в Оксфорде

- «Верование должно покинуть поле дискуссии, освобождая место факту»

Уильям Оккам (около 1285-1349), английский монах-францисканец, философ-схоласт

Карл Линней (1751) «*Philosophia Botanica*»



**«С познания видов
начинается всякое
серьезное образование
в области естественных
наук, экономики,
медицины, в конце
концов всякое
подлинное
человеческое
познание»**

(русск. изд. 1989, с. 178)

Чарлз Дарвин (1872)

«Происхождение видов ...»

- «Не стану я обсуждать здесь и различные определения, которые были предложены для термина «вид». Ни одно из определений не удовлетворило всех натуралистов; и, однако, каждый натуралист смутно понимает, что он понимает, говоря о виде»
- «<...> виды – только сильно выраженные и постоянные разновидности <...>»

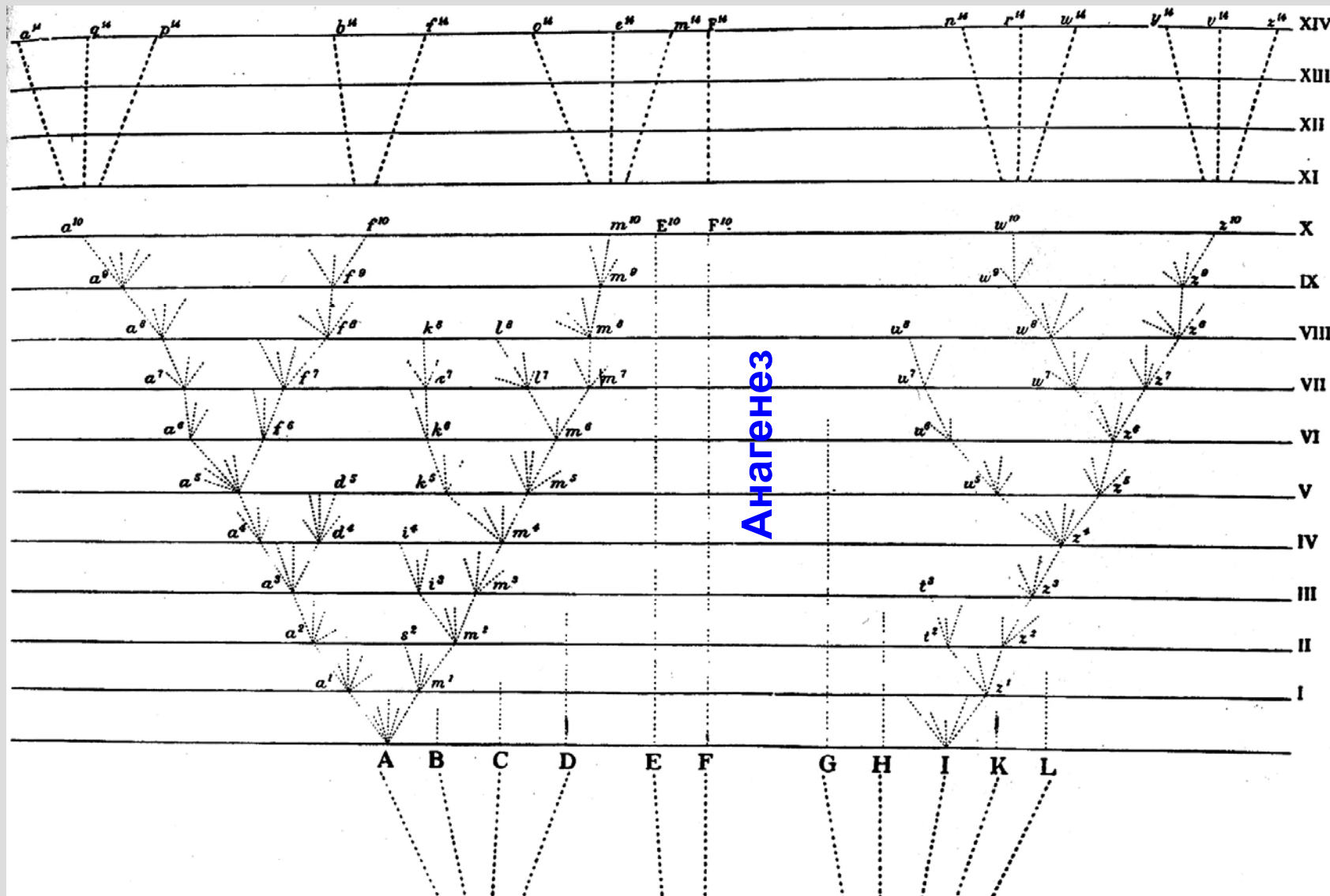
КОНЦЕПЦИЯ ГРАДУАЛЬНОГО ВИДА

- 1. Эволюция как постепенный (градуальный) процесс накопления изменений (вариаций) с помощью естественного отбора
- 2. Видообразование как дивергентный процесс
- 3. «Уничтожение» вида
- 4. Непризнание принципиальной важности изоляции

Чарлз Дарвин, 1859

«Происхождение видов»

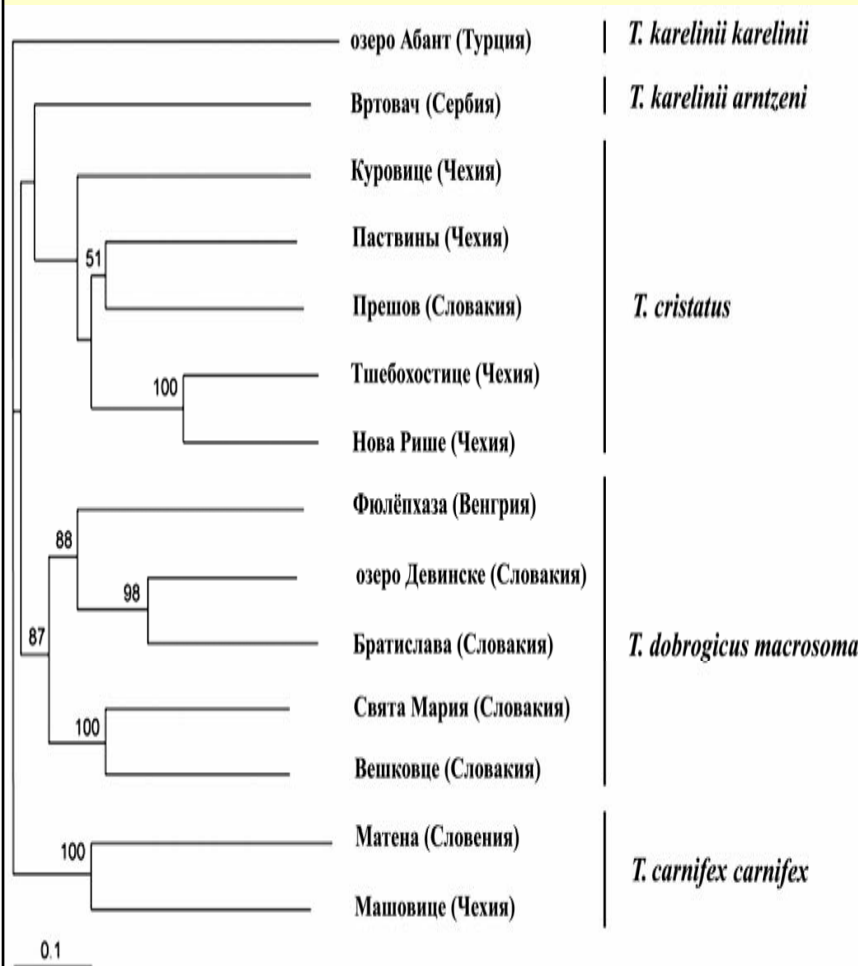
Дивергенция



Анагенез

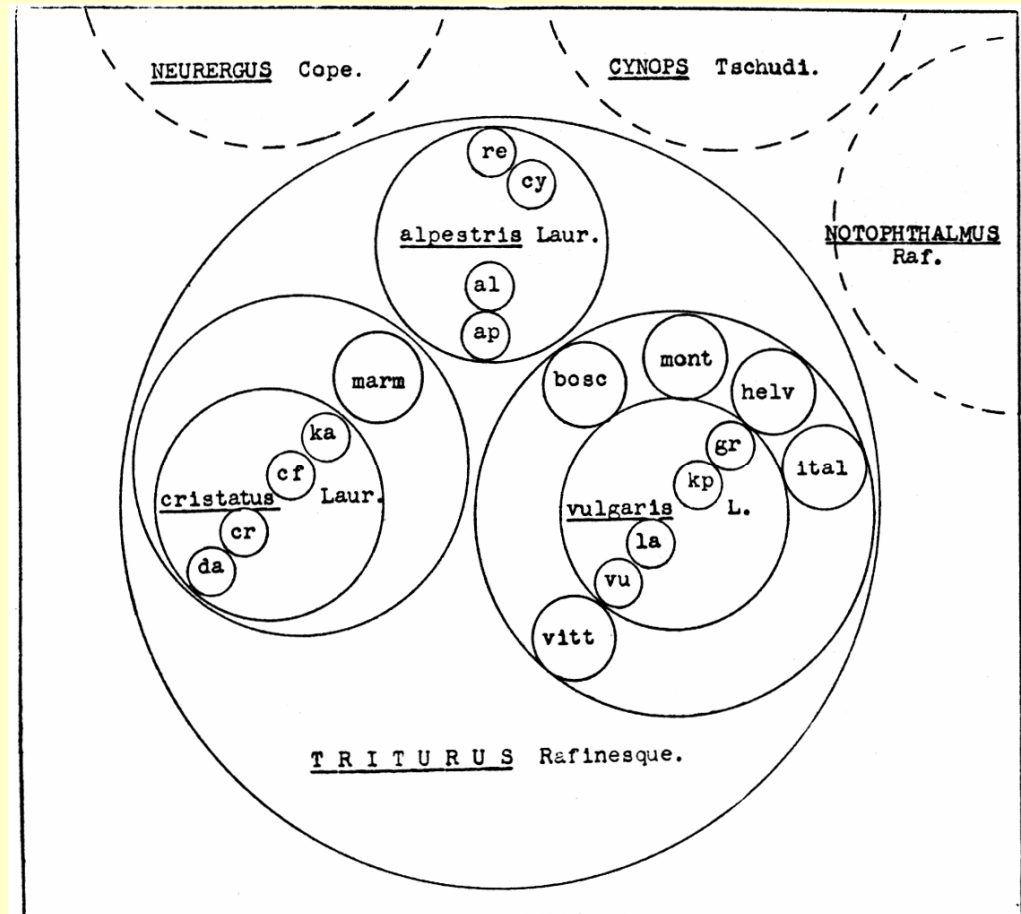
Взаимоотношения между подвидами, видами, видовыми группами рода *Triturus* и близкими родами тритонов

Дендрограмма



(Литвинчук и Боркин, 2009: 133)

Вложенные круги



(Lantz, 1947: 248).

СЕТЧАТАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

- Сетчатая эволюция (видообразование) – любые эволюционные процессы, приводящие к тому, что родственные взаимоотношения между видами (или другими таксонами) могут быть выражены в виде сетки, а не древа.
- Сетчатая эволюция предполагает возникновение новых таксонов путем комбинирования уже существующих

Сетчатое (гибридогенное) видообразование у рыб рода *Poeciliopsis*

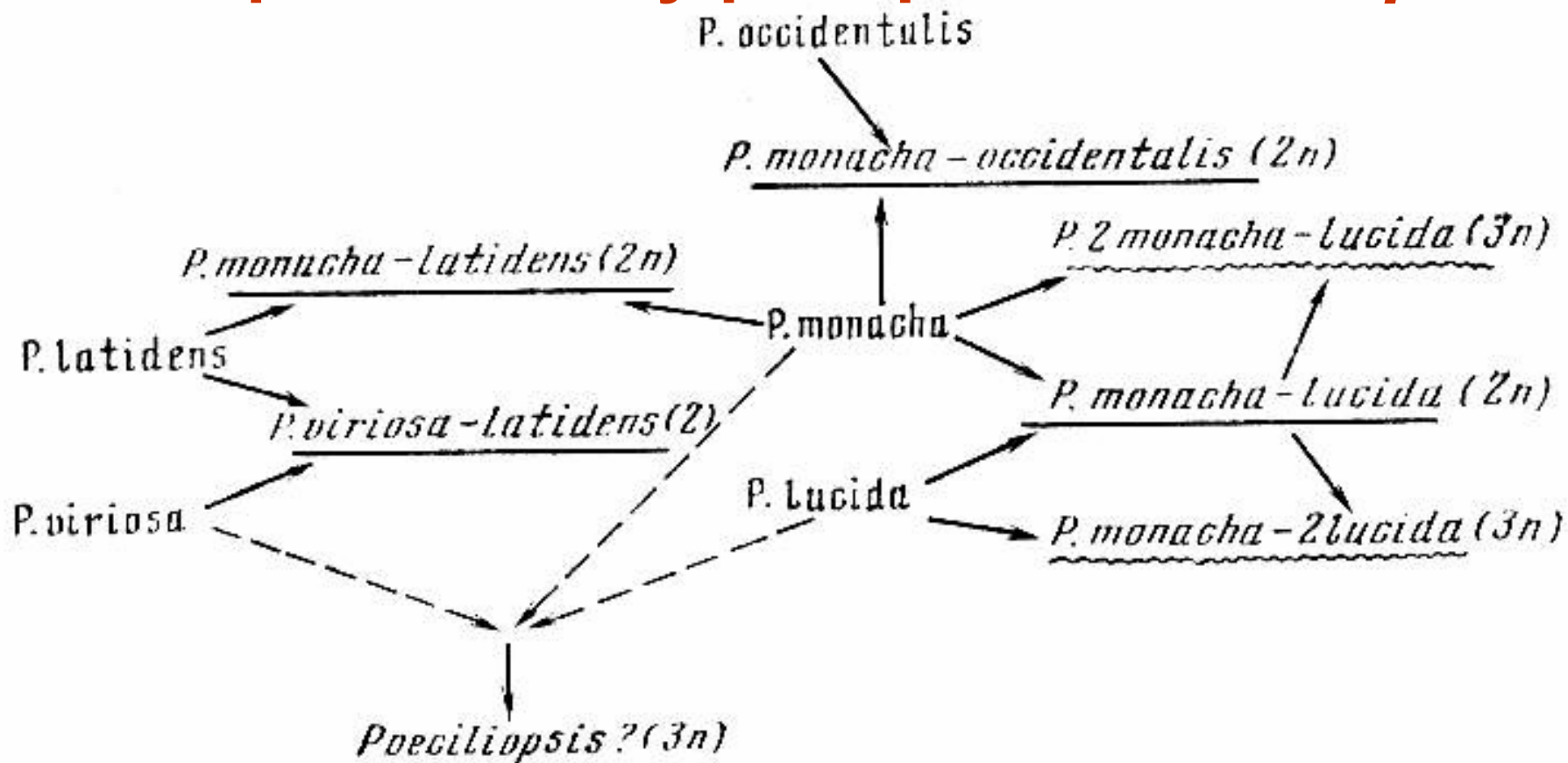


Рис. 1. Сетчатое видообразование в гибридогенном комплексе диплоидно-триплоидных одно- и двуполых рыб рода *Poeciliopsis* (по Schultz, 1971, in litt., Vrijenhoek, Schultz, 1974). Однополые формы гибридного происхождения обозначены курсивом, причем диплоидные крестогенетические (гибридогенные, по Schultz, 1969) формы подчеркнуты прямой линией, а триплоидные гиногенетические — волнистой. В скобках указана степень плоидности однополых форм

ТРИ ВАРИАНТА СЕТЧАТОЙ ЭВОЛЮЦИИ

- 1. **Гибридогенный** – новые виды образуются путем гибридизации
- 2. **Симбиогенный** – образование новых таксономических групп путем эволюционно закрепленного симбиоза
- 3. **Конвергентный** – полифилетическая группа, состоящая из более мелких групп, происходящих от разных предков

ГИБРИДОГЕННЫЙ ВАРИАНТ

- 1. Аллогенная трансформация вида, *обусловленная*:
 - а) интрогрессией генов другого вида за счет гибридизации
 - б) горизонтальным переносом (вирусы и др.)
- 2. Слияние двух видов
- 3. Образование видов за счет гибридной полиплоидизации (амфиполиплоидии)

ГИБРИДНЫЕ ВИДЫ

Карл Линней «Система природы»

1767 12-е изд. («*Systema Naturae*»)

«<...> исходя из первого растительного начала, было создано столько различных растений, сколько мы имеем растительных порядков. Эти порядки **смешались** в процессе размножения, так что получилось столько растений, сколько сейчас существует **родов**. Природа **смешала** затем все эти формы <...> и из них **создала** существующие ныне **виды**».

Гибридизация

- **Гипотеза миксогонии Лоу**

(Дементьев, 1940: 621)

Большое скопление близкородственных видов птиц на островах объясняется за счет межвидовой гибридизации (вымершие моа в Новой Зеландии, дарвиновы вьюрки на Галапагосах и т.д.).

БИОЛОГИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ ВИДА

- Вид – это группа скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированных от других таких популяций (Mayr, 1970/1974)
- Это – репродуктивное сообщество
 - – экологическая единица
 - – генетическая единица (генофонд)
- Степень морфологического различия не является решающим критерием для признания вида.
- Географическое (аллопатрическое) видообразование.
- **КОНЦЕПЦИЯ ОТНОСИТЕЛЬНОГО ВИДА**

СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

- Виды – это генетически замкнутые системы популяций, между которыми практически не существует обмена генами. Иначе говоря, границы видов определяются барьерами репродуктивной изоляции. Это означает, что разные виды в природе, как правило, не скрещиваются (например, обособлены экологически или поведенчески).
- Если же скрещивание (гибридизация) между ними всё же происходит, то потомство должно быть стерильно и/или же иметь пониженную жизнеспособность из-за несоответствия генетических программ, полученных от родителей, принадлежащих к разным видам.

СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

- Естественный отбор будет отбраковывать такие неудачные (гибридные) особи и тем самым поддерживать границы вида.
- Исходя из этой концепции, многие зоологи полагали, что естественная гибридизация не играет важной роли в эволюции животных.
- Однако, начиная со второй половины 1960-х годов, в эту концепцию были внесены существенные коррективы. Произошло это, главным образом, благодаря разработке молекулярных (биохимических) методов генетики применительно к проблеме видообразования (электрофорез белков и другие методики).

Электрофореграмма (схема)

ставлен только самками, которые тем не менее успешно размножаются при отсут-

ми. Возникшее вначале предположение о естественном партеногенезе превратилось

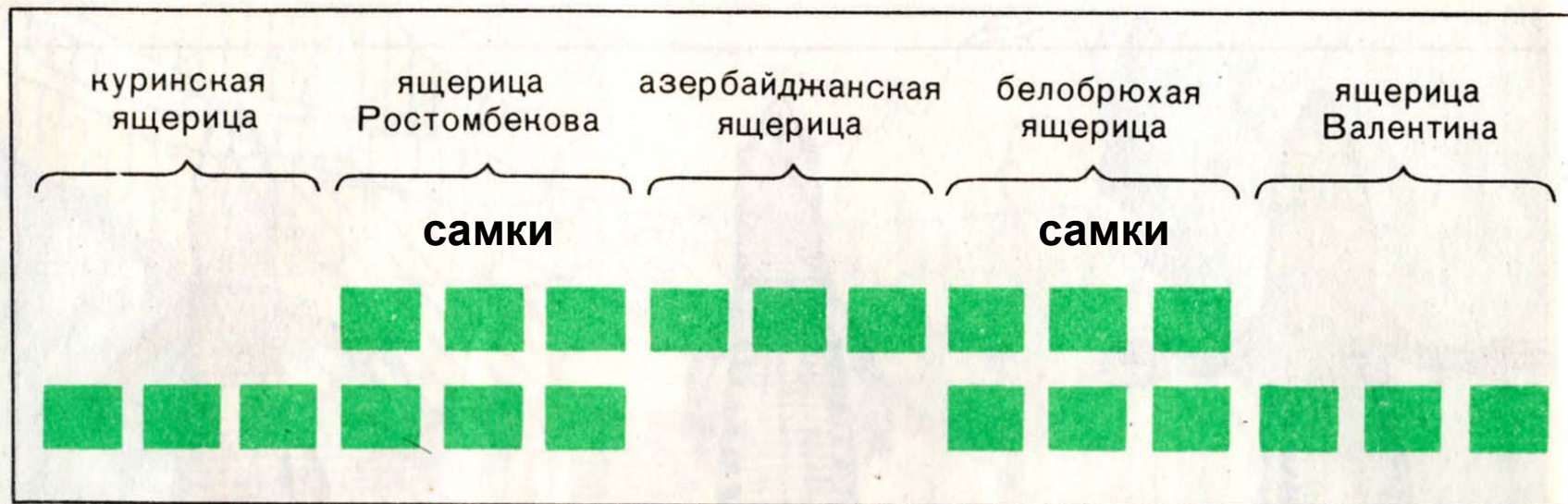


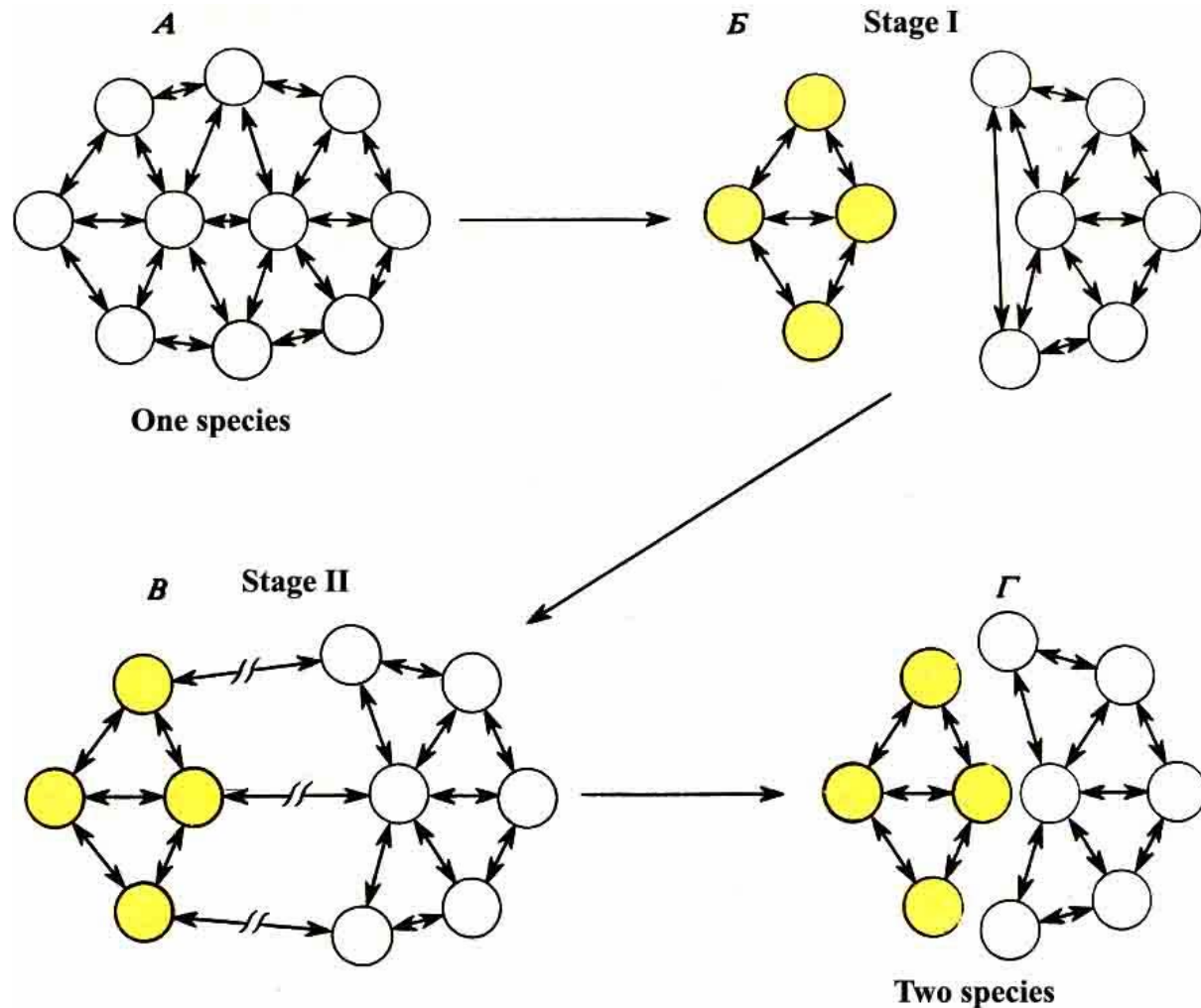
Схема электрофореграммы маннозофосфатизомеразы, демонстрирующая гетерозиготное состояние партеногенетических видов ящериц — Ростомбекова и белобрюхой, исходно образовавшихся в результате естественной гибридизации двуполых видов — куринской и азербайджанской в первом случае, и ящериц Валентина и азербайджанской — во втором.

в уверенность, когда среди нескольких сотен молодых ящериц, выведенных из яиц в лаборатории, не оказалось ни одного самца. Удалось получить только женское потомство и от заведомо не спаривавшихся самок. Впоследствии партеногенетическое размножение было подтверждено методом кожных пересадок, доказавших

И.С. Даревский (1982): «Замечательные скальные ящерицы». Природа, № 3

Geographic Speciation

(F.J. Ayala & J.A. Kiger, 1984/1988)



НЕОРТОДОКСАЛЬНОЕ ВИДООБРАЗОВАНИЕ

- Клональность
- Полиплоидия
- Гибридизация
- Сетчатое видообразование (Боркин и Даревский, 1980)

Сетчатое видообразование

- Анализ нестандартных случаев видообразования у животных позволил установить явную связь между гибридной, клональностью и полиплоидией. Речь, несомненно, идёт о важной закономерности, поскольку она была обнаружена у многих десятков (если не сотен) видов, принадлежащих к совершенно разным группам, например, у различных насекомых и позвоночных. Выяснилось также, что клональное размножение может реализовываться с помощью различных генетических механизмов. В настоящее время насчитывают несколько категорий клонального наследования.

ИСТОРИЯ

1932 – впервые обнаружено однополое размножение у позвоночных, *Poecilia formosa* = *P. mexicana* x *P. latipinna*

Hubbs C.L. & Hubbs L.C. Apparent parthenogenesis in nature, in a form of fish of hybrid origin. – *Science*, vol. 76, p. 628-630.

1946 – доказано размножение *Poecilia formosa* путем гиногенеза (Hubbs C.L. & Hubbs L.C. Experimental breeding of the amazon molly. – *Aquar. J.*, vol. 17, n. 8, p. 4-6)

1947 – «Исследование по гиногенезу у серебряного карася» (К.А. Головинская и Д.Д. Ромашев – *Тр. Всеросс. НИИ прудового и рыбного хозяйства*, т. 4, с. 73-113)

Лев Семёнович Берг (1947)

«Об “однополлом” размножении у карасей» -
Вестник Ленингр. ун-та, № 7, с. 55-59

«Таковы новые весьма удивительные факты относительно размножения рыб. Какое приспособительное значение имеет отмеченная у серебряного карася возможность размножения без своего отца (т.е. при посредничестве самца чужого вида), мы пока не знаем.»

(1924–2009)

Доклады Академии наук СССР

1958, Том 122, № 4



ЗООЛОГИЯ

И. С. ДАРЕВСКИЙ

**ЕСТЕСТВЕННЫЙ ПАРТЕНОГЕНЕЗ У НЕКОТОРЫХ ПОДВИДОВ:
СКАЛЬНОЙ ЯЩЕРИЦЫ *LACERTA SAXICOLA* EVERSMANN**

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 16 V 1958)

Полиморфный вид скальная ящерица (*Lacerta saxicola* Eversmann) в пределах Кавказской части своего ареала распадается на 13 хорошо выраженных подвидов, 6 из которых встречаются на территории Армянской ССР (1, 2). Ланц и Цирен (3), подробно занимавшиеся изучением внутривидовой структуры этого вида, впервые обратили внимание на парадоксальный факт отсутствия самцов у одной из широко распространенных в Армении форм — *L. saxicola armeniaca* Mehély. Названные исследователи объясняли это явление своеобразной биологической аномалией, поскольку у других

категории клонального наследования

- *Партеногенез* – в популяциях вида представлены **только самки**, самцы отсутствуют или чрезвычайно редки. Потомство полностью наследует материнские признаки. Партеногенетические виды хорошо известны среди насекомых, ящериц (впервые описаны с Кавказа) и некоторых змей.

категории клонального наследования

- **Гиногенез** – в популяциях вида также представлены **только самки**, которые, однако, скрещиваются с самцами других близких видов, обитающих вместе с ними. Спермии этих самцов лишь *стимулируют* развитие яйцеклетки самки, не образуя с ними зиготы, т. е. ядра не сливаются и генетического взаимодействия между самками и самцами не происходит. Потомство наследует материнские признаки. Поэтому гиногенез можно считать «спермие-зависимым партеногенезом». Гиногенетические виды встречаются у рыб (например, серебряный карась, пёцилии, щиповки), хвостатых амфибий Северной Америки (амбистомы) и жуков-притворяшек (род *Ptinus*).

категории клонального наследования

Гибридогенез (кредитогенез) – в популяциях гибридного вида могут быть представлены оба пола (двуполые популяции), только самки или только самцы (однополые популяции). Гибриды чаще сосуществуют с одним или двумя родительскими видами (смешанные популяции), но могут жить и без них («чистые» обоеполые популяции). Они скрещиваются с одним из родительских видов, образуется полноценная зигота и развивается, казалось бы, обычный гибрид-потомок (соматический гибрид). Однако в ходе гаметогенеза у него происходит **избирательная элиминация** генома того родительского вида, с которым произошло скрещивание.

Гибридогенез

(кредитогенез, мерогенез)

В результате от гибрида к гибриду в поколениях через гаметы передаётся один и тот же гаплоидный геном. Поэтому часто этот необычный механизм наследования называют **полуклональным**.

Он известен у некоторых рыб (например, диплоидные самочные формы рода *Poeciliopsis*), а также у европейских лягушек комплекса *Rana esculenta* (оба пола).

Полуклональное наследование

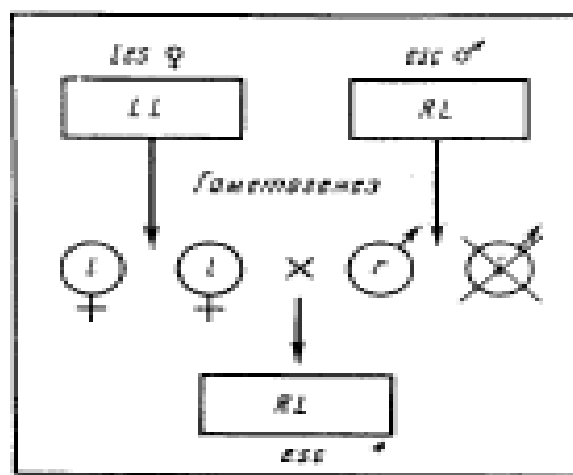


Рис. 1. Схема полуклонального наследования в популяционной системе *R. lewisiae* (fem. *L1*) – *R. esculenta* (esc. *R1*): избирательная эмиграция генома *lewisiae* (*l*) и передача потомству генома *ridibunda* (*r*) у гибридов

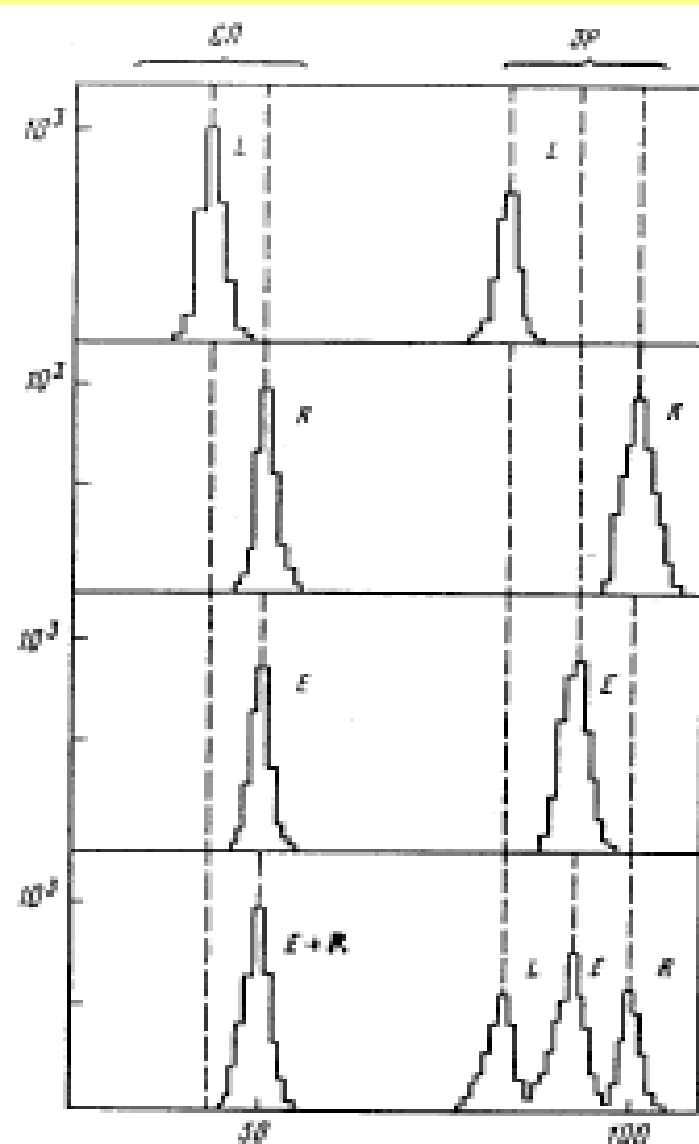


Рис. 2. ДНК-гистограммы смесей спермиев (sp) и эритроцитов (ep) лягушек *R. lewisiae* (*L*), *R. esculenta* (*E*) и *R. ridibunda* (*R*). По горизонтали – содержание ДНК (усл. ед.); по вертикали – количество клеток

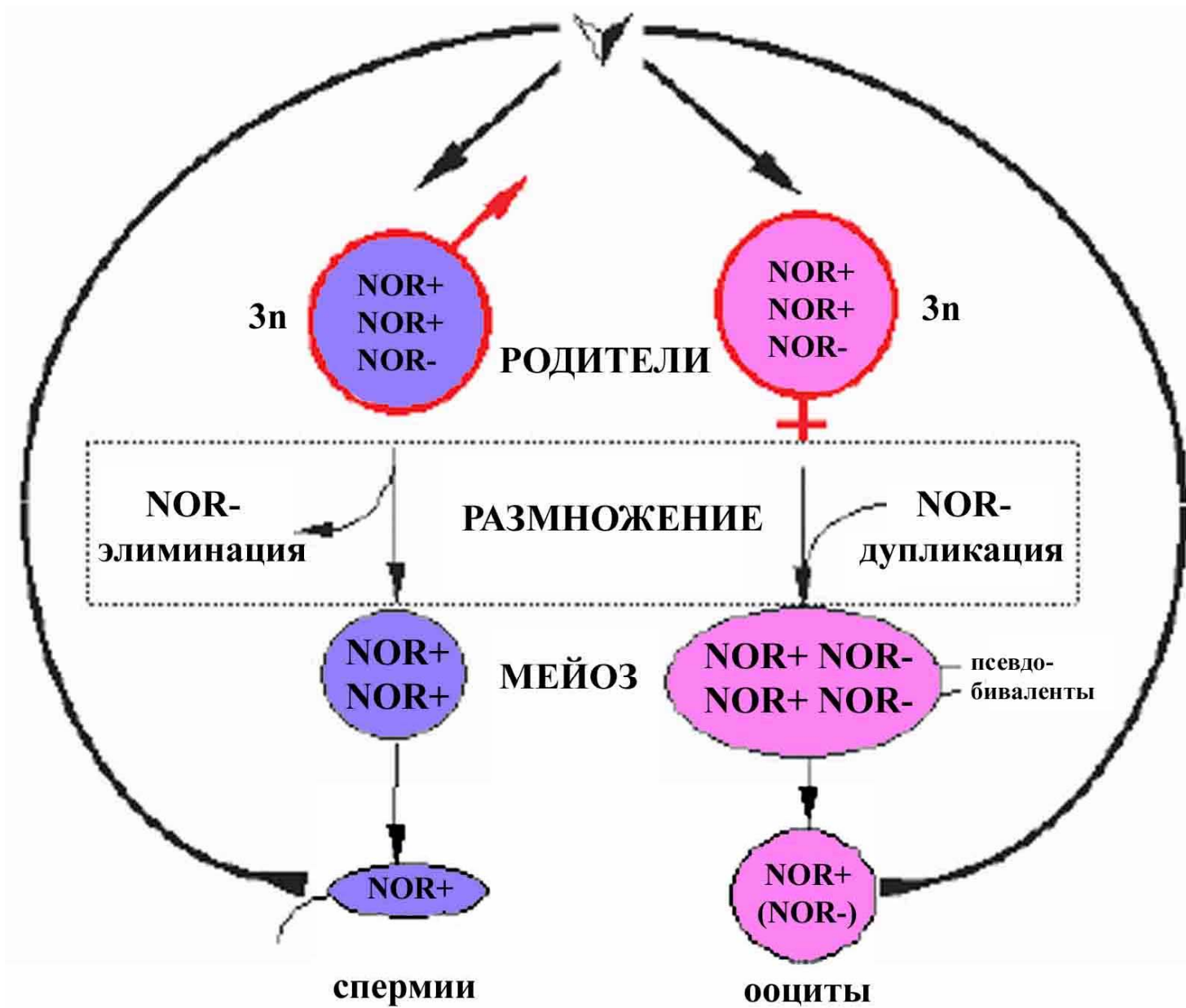
категории клонального наследования

Мейотический гибридогенез – это интересный вариант гибридогенеза, сочетающий признаки полового (генетическая рекомбинация) и клонального наследования, был относительно недавно открыт у пресноводных рыбок гибридного происхождения (комплекс *Leuciscus alburnoides*) в Испании. Триплоидные самки этого вида скрещиваются с обычными самцами других видов.

категории клонального наследования

По-видимому, особым случаем мейотического гибридогенеза можно считать так называемый *триплоидный гибридогенез* у зелёных жаб, обитающих в долинах горного хребта Каракорум (Пакистан). Здесь было найдено несколько популяций триплоидного вида, состоящих из самок и самцов. Это – *первый* достоверный случай обнаружения бисексуального триплоидного вида у позвоночных (!).

Mathias Stoeck et al. 1999. Mosaicism in somatic triploid specimens of the *Bufo viridis* complex in the Karakoram with examination of calls, morphology and taxonomic conclusions . - Italian Journal of Zoology, vol. 66, p. 215-232.



категории клонального наследования

Андрогенез – потомство развивается из яйцеклетки, но с использованием только отцовского генома, так как материнские гены полностью утрачиваются. Такой необычный способ клонального развития был хорошо известен в экспериментах (например, с тутовым шелкопрядом), но недавно был обнаружен в природе у двустворчатых моллюсков (род *Corbicula*) в Японии и у насекомых-палочников (род *Vacillus*) в Италии.

категории клонального наследования

- В природе рассмотренные категории клонального наследования иногда могут встречаться даже в пределах одной и той же группы близкородственных видов. Например, в сложном гибридном комплексе пресноводных рыбок рода *Poeciliopsis*, обитающих вдоль тихоокеанского побережья Мексики и на юге США, однополые формы представлены самками. Среди них для **диплоидов** характерен **гибридогенез** (кредитогенез), а для **триплоидов** – **гиногенез**.

ПОЛИПЛОИДИЯ

В клетках - более двух наборов хромосом (обычные организмы диплоидны, $2n$, а их гаметы гаплоидны, $1n$). Если таких наборов три, то особь называют триплоидом ($3n$), если четыре, то тетраплоидом ($4n$), пять – пентаплоидом ($5n$), шесть – гексаплоидом ($6n$) и т. д.

Доказательство полиплоидии:

Число хромосом + Количество ядерной ДНК (размер генома)

Псевдополиплоидия: золотистый хомячок

***Mesocricetus auratus* ($2n=44$) = *Cricetus cricetus* ($2n=22$)
x *Cricetulus griseus* ($2n=22$),**

Виды не отличаются по размеру генома!

Различия в числе хромосом связаны с робертсоновским процессом (перестройки за счет центрических слияний)

Различия в размере генома (без учета хромосом) тоже опасно!

УДК 577.3/7 : 596

СЕТЧАТОЕ (ГИБРИДОГЕННОЕ) ВИДООБРАЗОВАНИЕ
У ПОЗВОНОЧНЫХ

Л. Я. БОРКИН, И. С. ДАРЕВСКИЙ

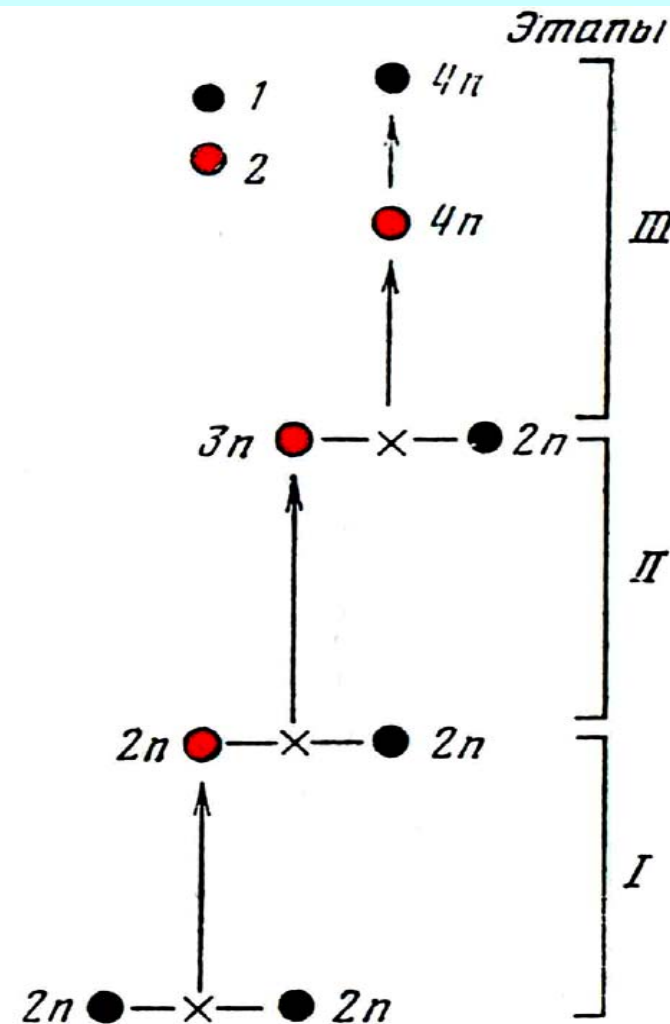
*Зоологический институт Академии наук СССР, Ленинград**«Жизнь Берлиоза складывалась так,
что к необыкновенным явлениям он
не привык.»**М. Булгаков «Мастер и Маргарита»*

Обсуждаются особенности неортодоксального видообразования, связанного с гибридизацией, однополостью и полиплоидией, в некоторых родах рыб (*Poecilia*, *Poeciliopsis*), амфибий (*Ambystoma*, *Rana*) и рептилий (*Lacerta*, *Chamidophorus*). Излагается концепция последовательной гибридизации, согласно которой аллотетраплоидные виды позвоночных могут возникать за счет образования диплоидной гибридной клональной (как правило, однополый) формы с последующей двуступенчатой возвратной гибридизацией с бисексуальными диплоидными видами. Кроме того, указывается возможность появления аллотетраплоидии без возвратной гибридизации за счет скрещивания триплоидных гибридных особей «внутри себя», а также минуя стадию триплоидии и однополости. Вместо термина «гибридогенез» *sensu* Schultz (1969), обозначающего особый тип размножения у позвоночных, связанный с избирательной элиминацией одного из родитель-

Концепция последовательной гибридизации

(Л.Я. Боркин и И.С. Даревский, 1980: Журнал общей биологии, т. 41, № 4)

Рис. 5. Схема гибридогенного видообразования (до стадии аллотетраплоидии) у позвоночных животных. I, II, III — этапы последовательной гибридизации, приводящие к повышению степени ploidy гибридной формы; 1 — бисексуальные виды, 2 — клональные (однополые) гибридные виды (подробности см. в тексте)



Переход от диплоидного уровня к бисексуальному тетраплоидному

- На **первом** этапе в результате гибридизации двух обычных видов может образоваться **диплоидная гибридная форма с клональным размножением** (гиногенез у рыб, гибридогенез у рыб и лягушек, партеногенез у ящериц).
- На **втором** этапе в результате гибридизации этой клональной формы с каким-либо родительским видом или другим близким видом может возникнуть **триплоидная клональная форма**, размножающаяся с помощью гиногенеза (рыбы, жабы, амбистомы) или партеногенеза (ящерицы).
- На **третьем** этапе её скрещивание с одним из близких двуполых видов даст начало **тетраплоидной клональной форме**, которая может вернуться к обычному **двуполому** размножению.

ределительные таблицы по-прежнему рассыпались как картонный домик при попытках распространить их на всю группу ящериц в целом. Решение задачи, как это часто бывает, пришло неожиданно и со стороны, откуда его всего меньше следовало бы ожидать.

СКАЛЬНЫЕ ЯЩЕРИЦЫ МОГУТ РАЗМНОЖАТЬСЯ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИ

Еще в 1936 г. бельгийские зоологи Л. Ланц и О. Цирен, внесшие заметный

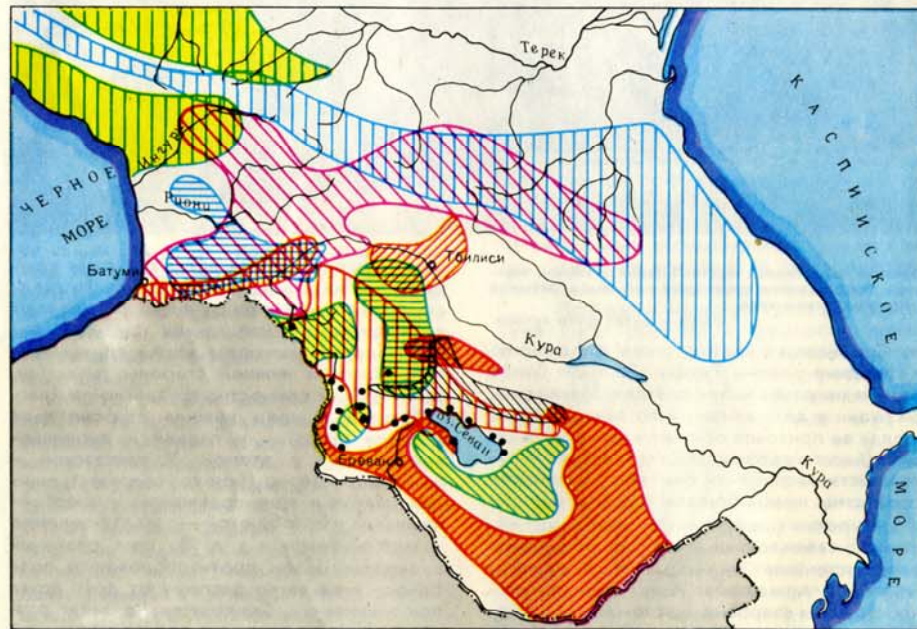
вклад в изучение кавказской герпетофауны, обратили внимание на необычное соотношение полов у одной из скальных ящериц, известной сейчас под названием *Lacerta armeniaca* (армянская). Просмотрев более 40 отловленных в Армении экземпляров, они не обнаружили ни одного самца, причем специально предпринятые поиски мужских особей также оказались безрезультатными. Это было достаточно неожиданно, поскольку у всех других известных к тому времени видов ящериц соотношение полов было близким 1:1. Оценив эту особенность

как странную биологическую аномалию, Ланц и Цирен не придали ей серьезного значения, не подозревая, что отсутствие самцов у армянской ящерицы вполне нормально для этого вида и что они столкнулись с совершенно невозможным, как считалось в то время, среди позвоноч-

ных животных естественным однополым размножением, в данном случае — партеногенезом.

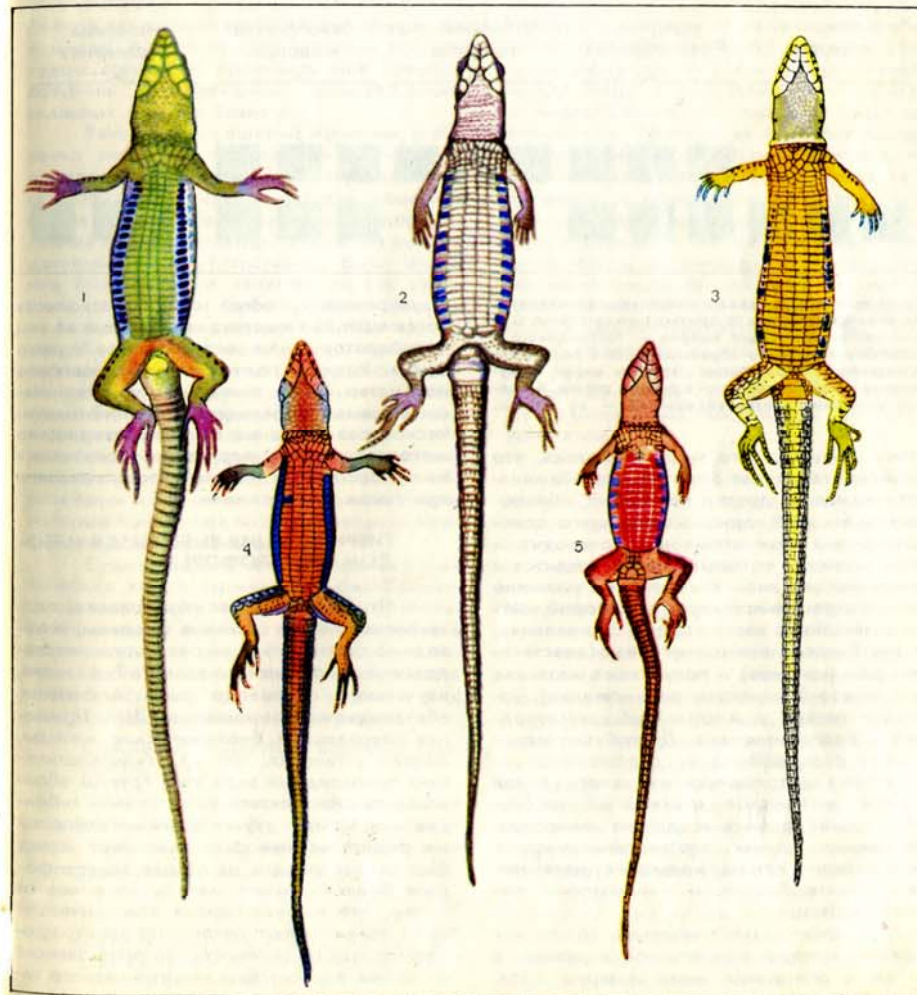
При партеногенетическом размножении новые особи развиваются из неоплодотворенных яйцеклеток и в большинстве случаев так же, как и при двуполом размножении имеют двойной набор хромосом, однако в отличие от двуполого размножения наследуют генотип только материнского организма. Этим и объясняется тот факт, что изменчивость морфологических признаков партеногенетических яще-

Прижизненная сигнальная окраска нижней стороны тела некоторых видов скальных ящериц. 1 — азербайджанская ящерица, 2 — белобрюхая ящерица, 3 — ящерица Валентина, 4 — куринская ящерица, 5 — краснобрюхая ящерица.



Современные ареалы скальных ящериц в пределах Кавказа. Хорошо видны зоны совмещения ареалов различных видов.

- | | | | |
|--|---|--|--------------------------------------|
| | 1. <i>Lacerta saxicola</i> с подвидами | | 6. <i>Lacerta valentini</i> |
| | 2. <i>Lacerta caucasica</i> с подвидами | | 7. <i>Lacerta raddei</i> с подвидами |
| | 3. <i>Lacerta rudis</i> с подвидами | | 8. <i>Lacerta portschinskii</i> |
| | 4. <i>Lacerta mixta</i> | | 9. <i>Lacerta armeniaca</i> |
| | 5. <i>Lacerta parvula</i> | | 10. <i>Lacerta dahli</i> |
| | | | 11. <i>Lacerta rostombekovi</i> |
| | | | 12. <i>Lacerta unisexualis</i> |



И.С. Даревский (1982): «Замечательные скальные ящерицы». Природа, № 3

Ящерица Валентина,
Darevskia valentini



Аджарская ящерица,
Darevskia mixta



X



Армянская ящерица, *Darevskia armeniaca*

I этап: образование диплоидного (2n) партеногенетического вида

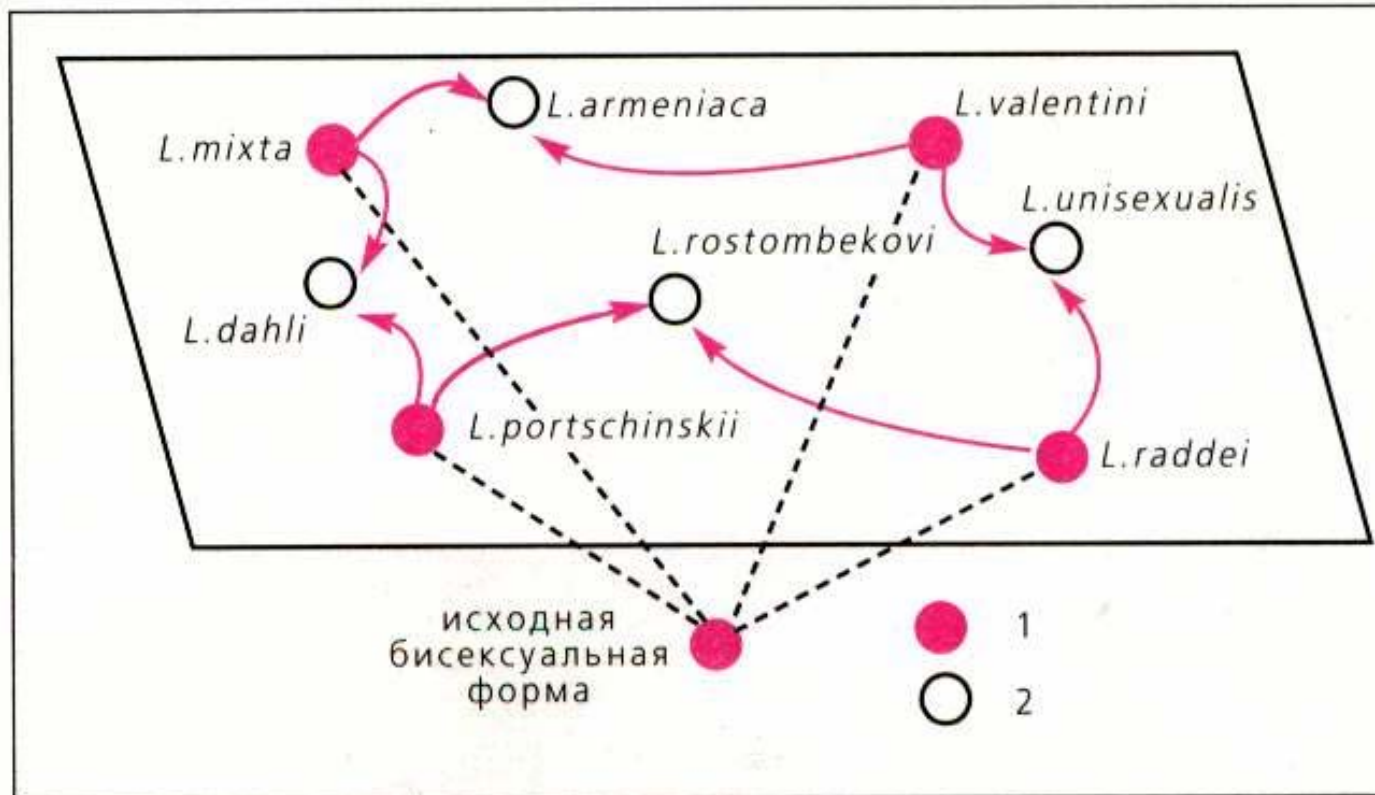


Схема гибридогенного видообразования четырех партеногенетических (2) видов скальных ящериц в результате скрещивания в различных комбинациях четырех родительских (1) двуполых форм.

I этап: образование 2n партеногенетических видов ящериц Кавказа

Доклады Академии наук СССР
1964. Том 158, № 1

ГЕНЕТИКА

И. С. ДАРЕВСКИЙ, В. Н. КУЛИКОВА

**ЕСТЕСТВЕННАЯ ТРИПЛОИДИЯ В ПОЛИМОРФНОЙ ГРУППЕ
КАВКАЗСКИХ СКАЛЬНЫХ ЯЩЕРИЦ (*LACERTA SAXICOLA*
EVERSMANN), КАК СЛЕДСТВИЕ ГИБРИДИЗАЦИИ МЕЖДУ
ДВУПОЛЫМИ И ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИМИ ФОРМАМИ
ЭТОГО ВИДА**

(Представлено академиком Е. Н. Павловским 25 III 1964)

Ранее мы показали, что гибриды скальной ящерицы (*Lacerta saxicola* Eversmann), образующиеся в результате естественной гибридизации между бисексуальными и партеногенетическими формами этого вида, всегда являются стерильными самками, бесплодие которых вызвано глубокими аномалиями в строении сильно рудиментированных гонад (¹, ²). Практическое

Скальные ящерицы: $2n$ и стерильные $3n$

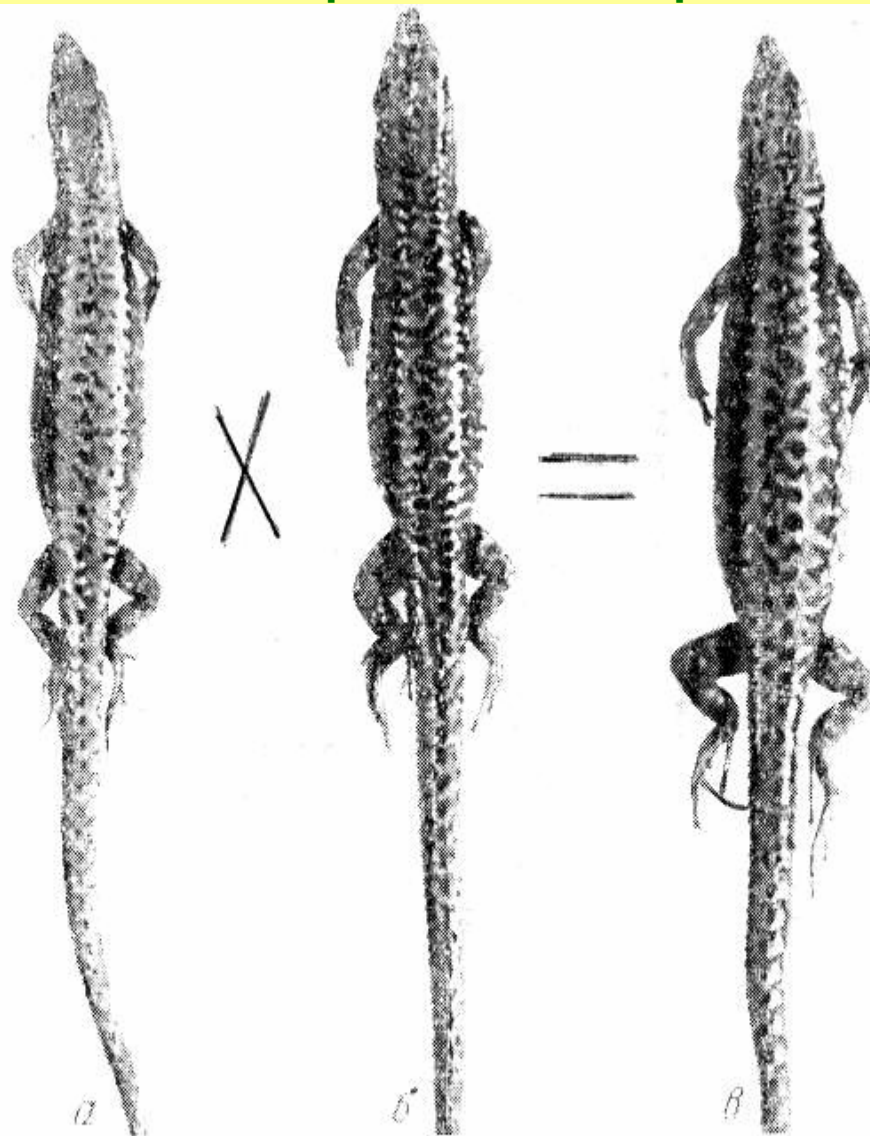


Рис. 1. Схема естественной гибридизации ящериц с получением триплоидных гибридов. *a* — партеногенетическая диплоидная самка *L. sax. armeniaca* ($2n = 38$), *б* — диплоидный самец бисексуального подвида *L. sax. terentjevi* ($2n = 38$), *в* — триплоидный стерильный гибрид ($3n = 57$)

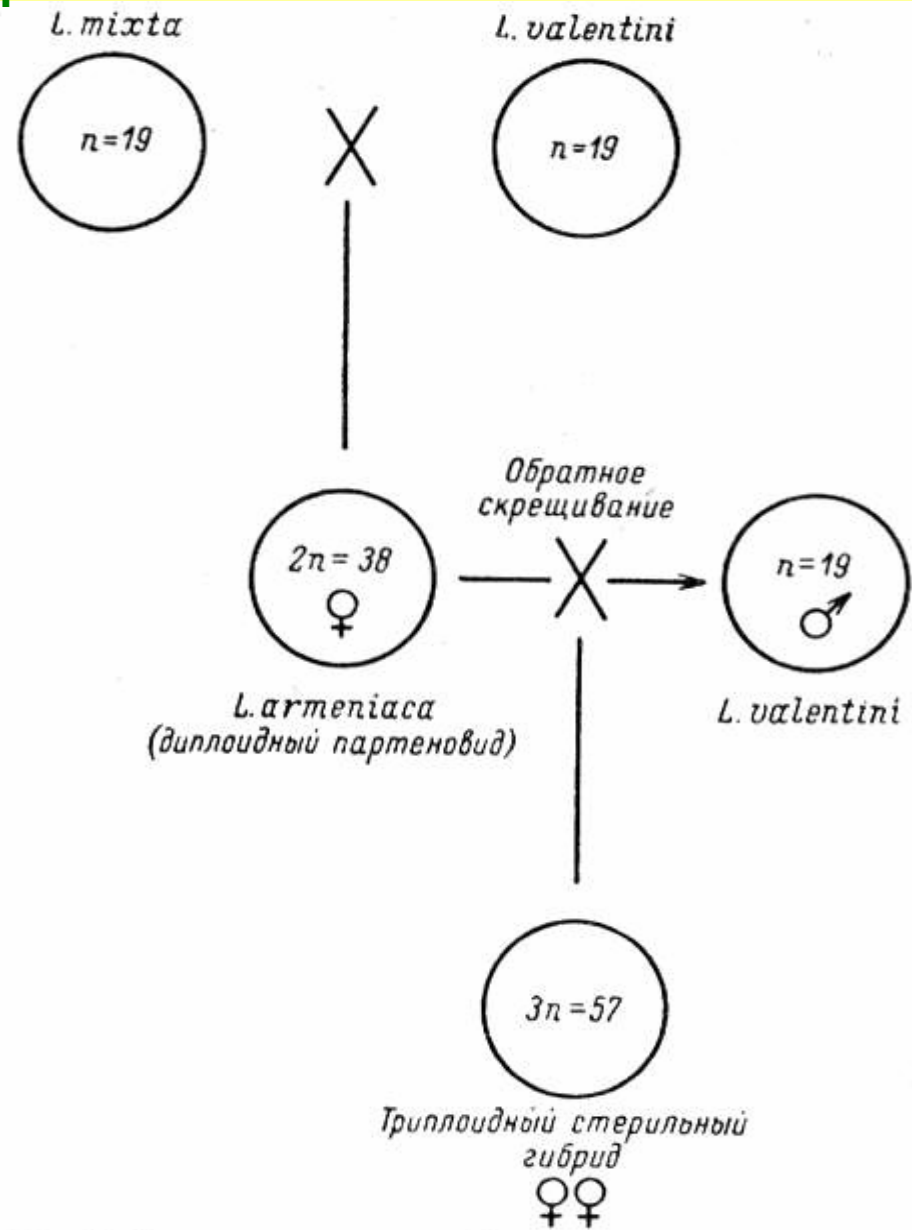


Рис. 2. Вероятная схема образования диплоидного партеногенетического вида *Lacerta armeniaca* с последующим получением стерильных триплоидных гибридов.

Внутриклональное спаривание и образование 3n особей *Darevskia unisexualis*

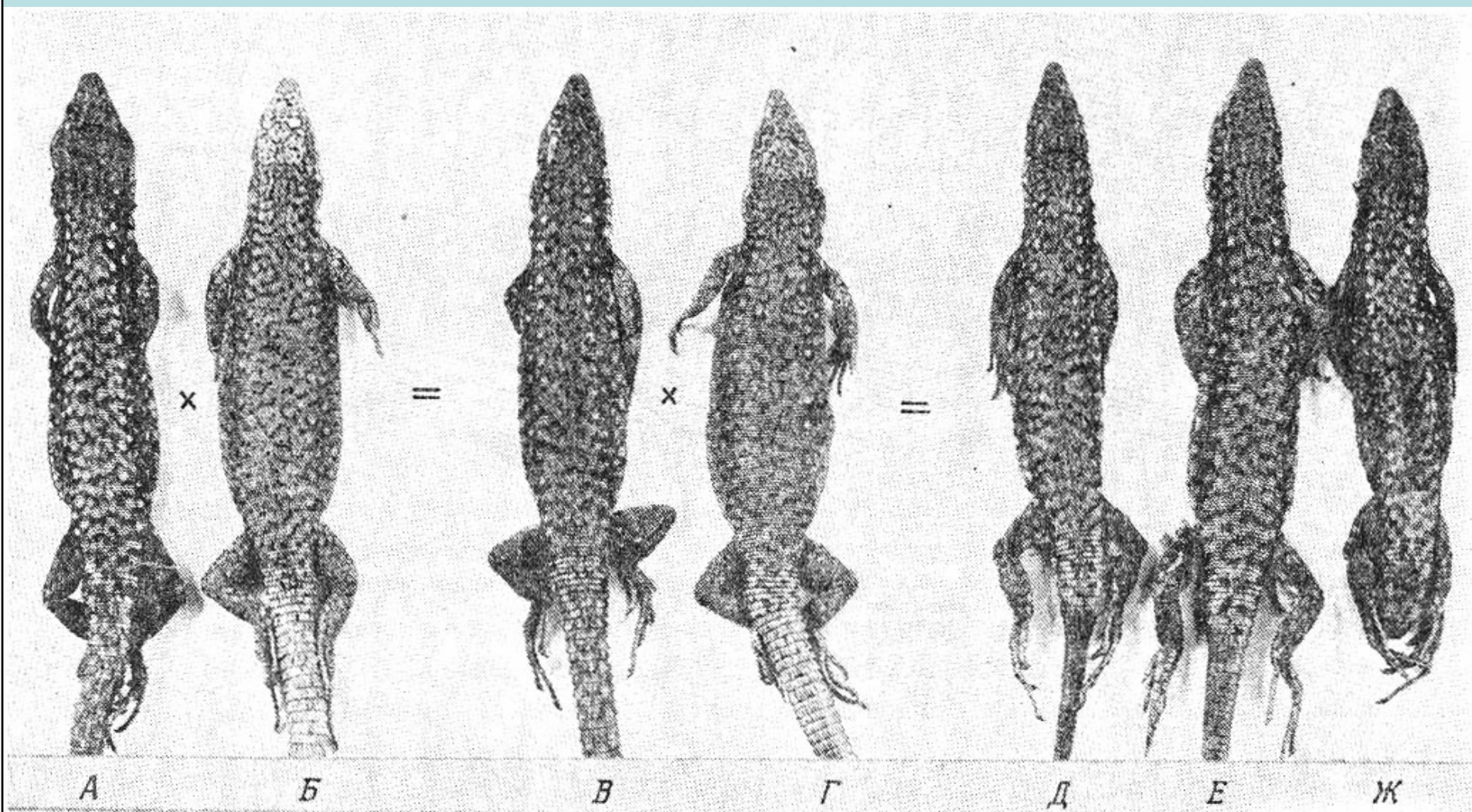
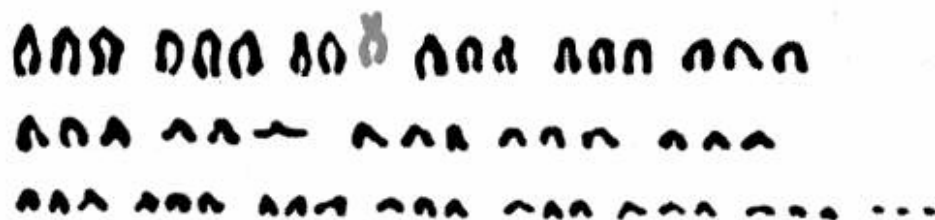


Рис. 3. Вероятная схема внутриклонального спаривания с получением в потомстве триплоидных самцов и интерсексуальных особей *A. unisexualis*: А — диплоидный самец; Б, Г — диплоидные партеногенетические самки; В — триплоидный самец; Д, Е, Ж — триплоидные интерсексы

Триплоидные гибриды у скальных ящериц Кавказа



L. rostombekovi, $2n=38$

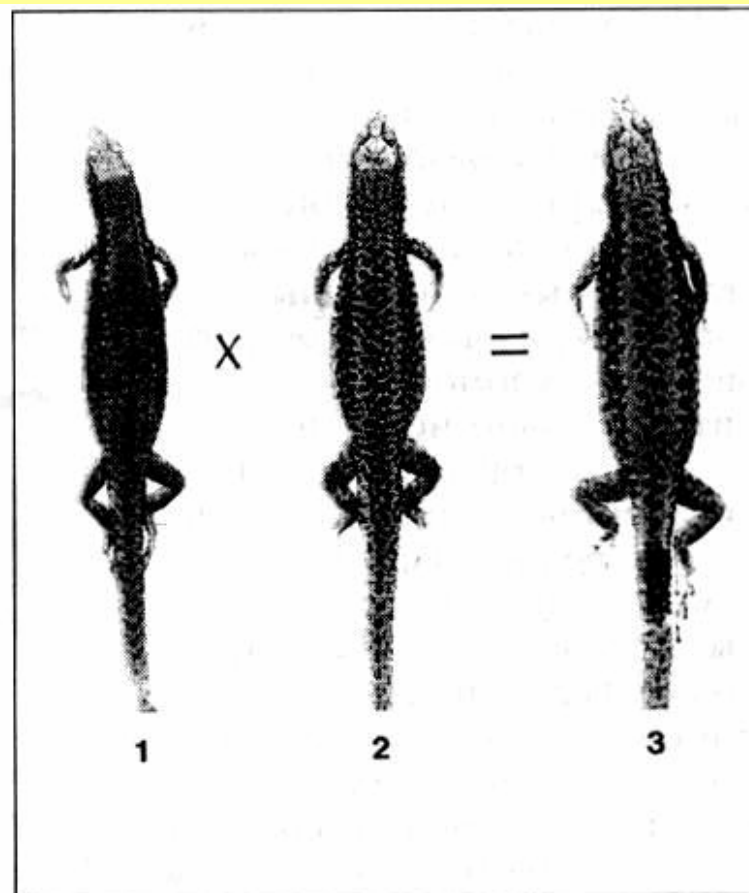


L. rostombekovi x *L. raddei raddei*, $3n=57$



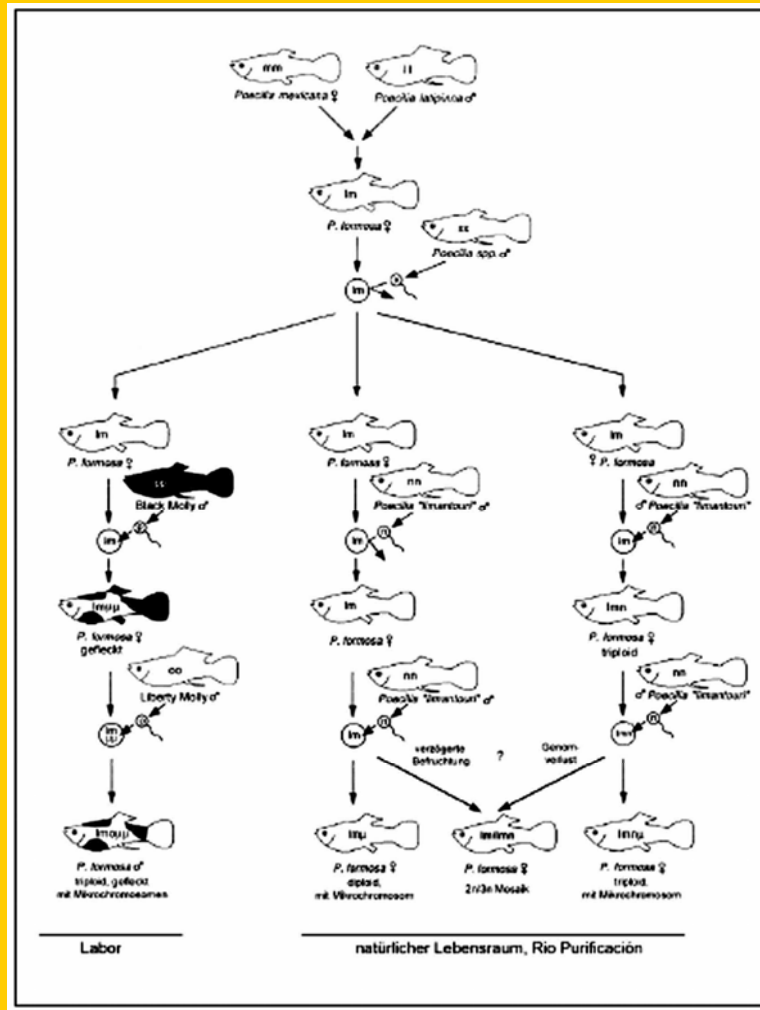
L. raddei raddei, $n=19$

Диплоидный набор хромосом партеногенетической самки *L.rostombekovi*, гаплоидный набор самца двуполого вида *L.raddei* и триплоидный набор стерильного гибрида между ними. Имеющиеся в наборах материнской формы и гибрида непарные субметацентрические хромосомы отмечены цветом.

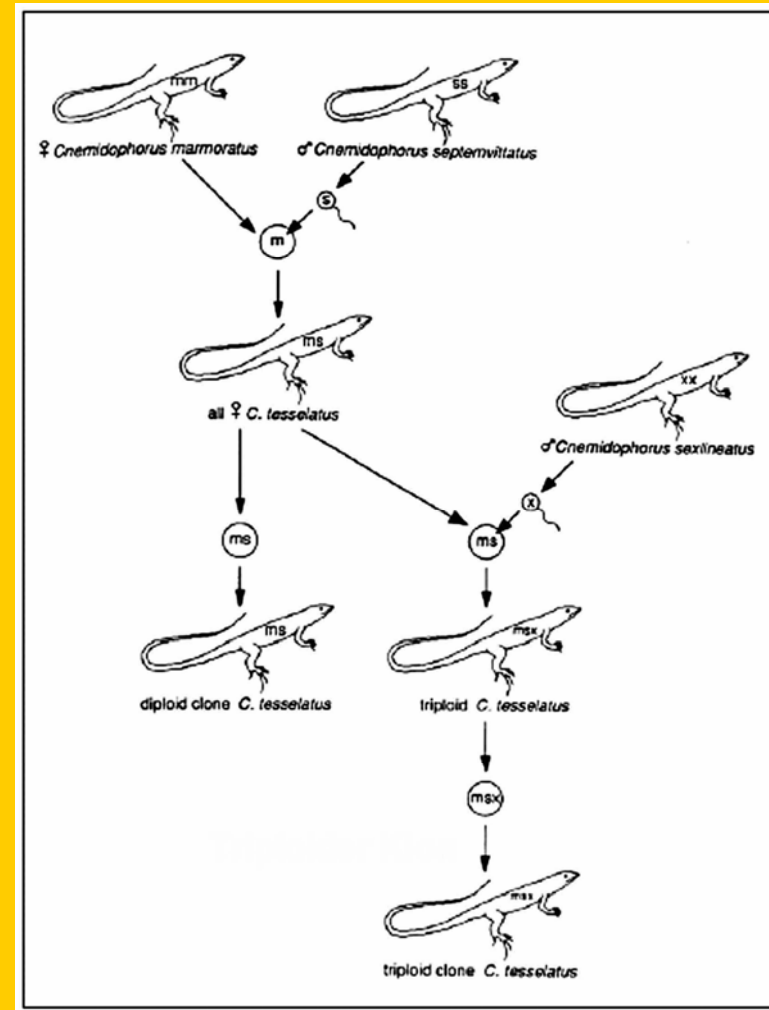


Партеногенетическая самка *L.armenica* (1), самец двуполого вида *L.valentini* (2) и образующийся в результате их скрещивания стерильный триплоидный гибрид (3). Обращают на себя внимание более крупные, чем у родителей, размеры тела последнего.

Образование триплоидных клональных форм у рыб рода *Poecilia* и ящериц рода *Cnemidophorus*



Stöck & Lamatsch, 2002



Dawley & Bogart, 1989

I и II этапы: образование ди- и триплоидных клональных (самки) форм

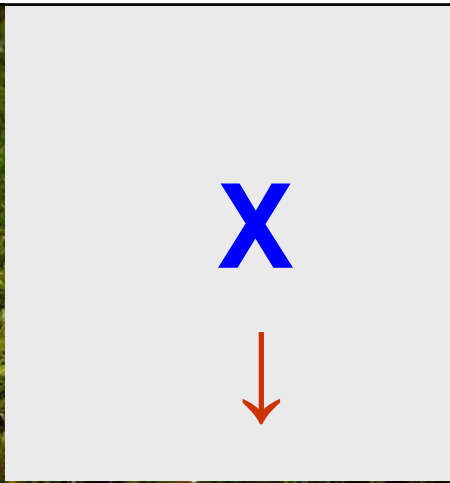
Институт цитологии РАН: изучение видообразования у амфибий



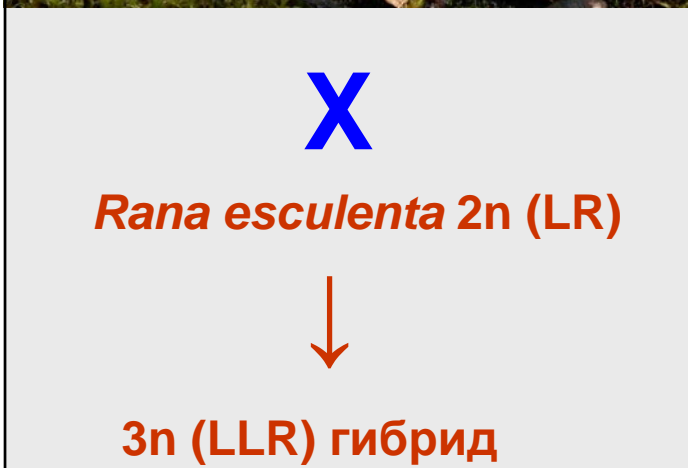
Г.А. Лада, С.Н. Литвинчук, Ю.М. Розанов, Д.В. Скоринов и Л.Я. Боркин



Rana lessonae (LL)

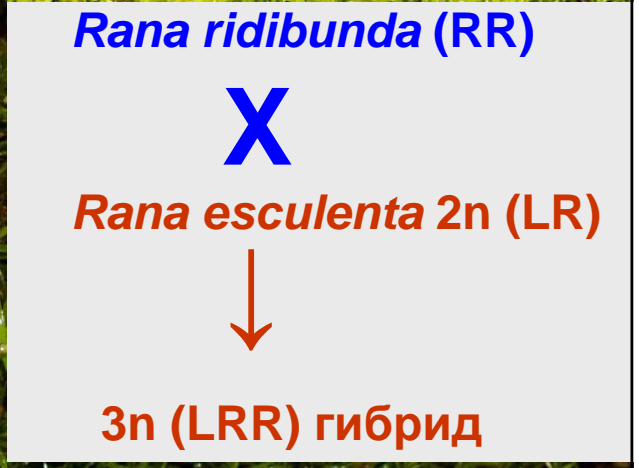


Rana ridibunda (RR)



Rana esculenta 2n (LR)

3n (LLR) гибрид



Rana esculenta 2n (LR)

3n (LRR) гибрид



Распространение гибридного вида *Rana esculenta* в восточной Европе (Borkin et al., 2004)

Всего изучен размер генома у 1604 особей *Rana esculenta*, 905 *R. lessonae* и 2071 *R. ridibunda*

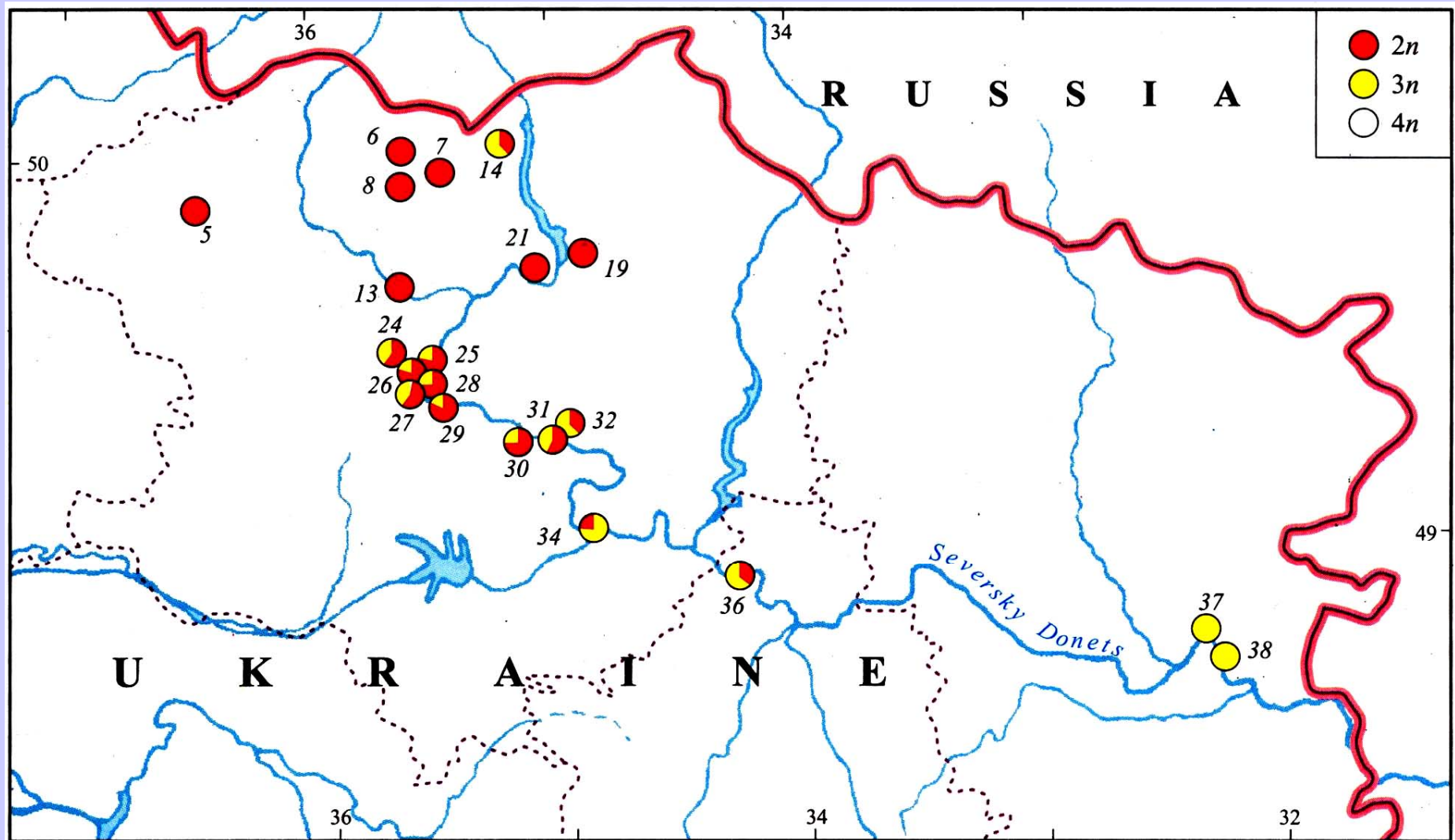


R. esculenta (Мордовия)

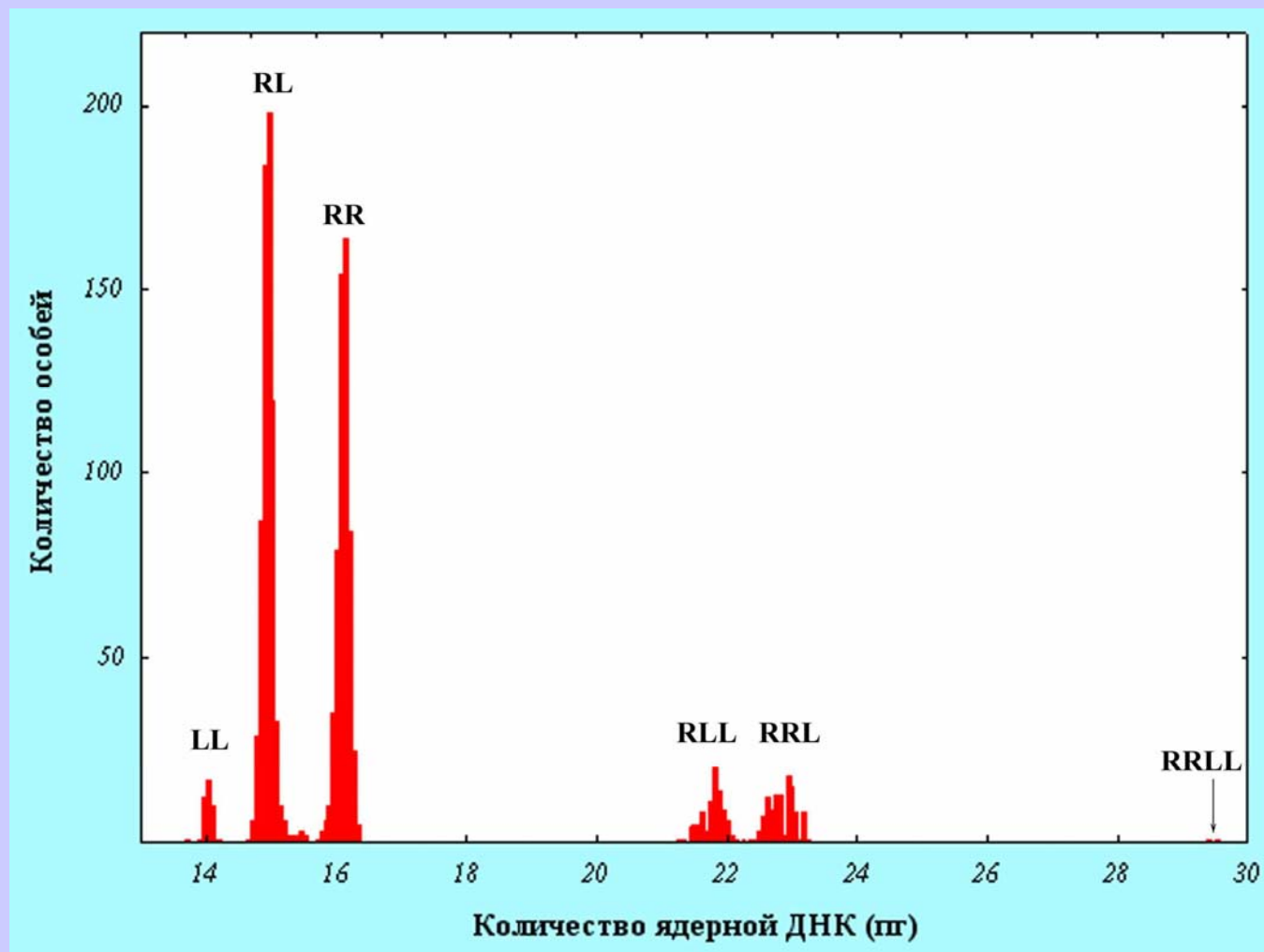


R. ridibunda (Астрахань)

Географическое распространение диплоидных, триплоидных и тетраплоидных особей гибридогенного вида *Rana esculenta* на северо-востоке Украины (по Borkin et al., 2004)



Размер генома у зелёных лягушек комплекса *Rana esculenta* из Харьковской области Украины



R. esculenta RRL (Балаклея)



R. esculenta RLL (Гайдары)

Среди палеарктических полиплоидных амфибий наиболее известны зеленые жабы (*Bufo viridis* complex)



Bufo viridis (2n) Джаракудук, Кызылкумы, Узбекистан



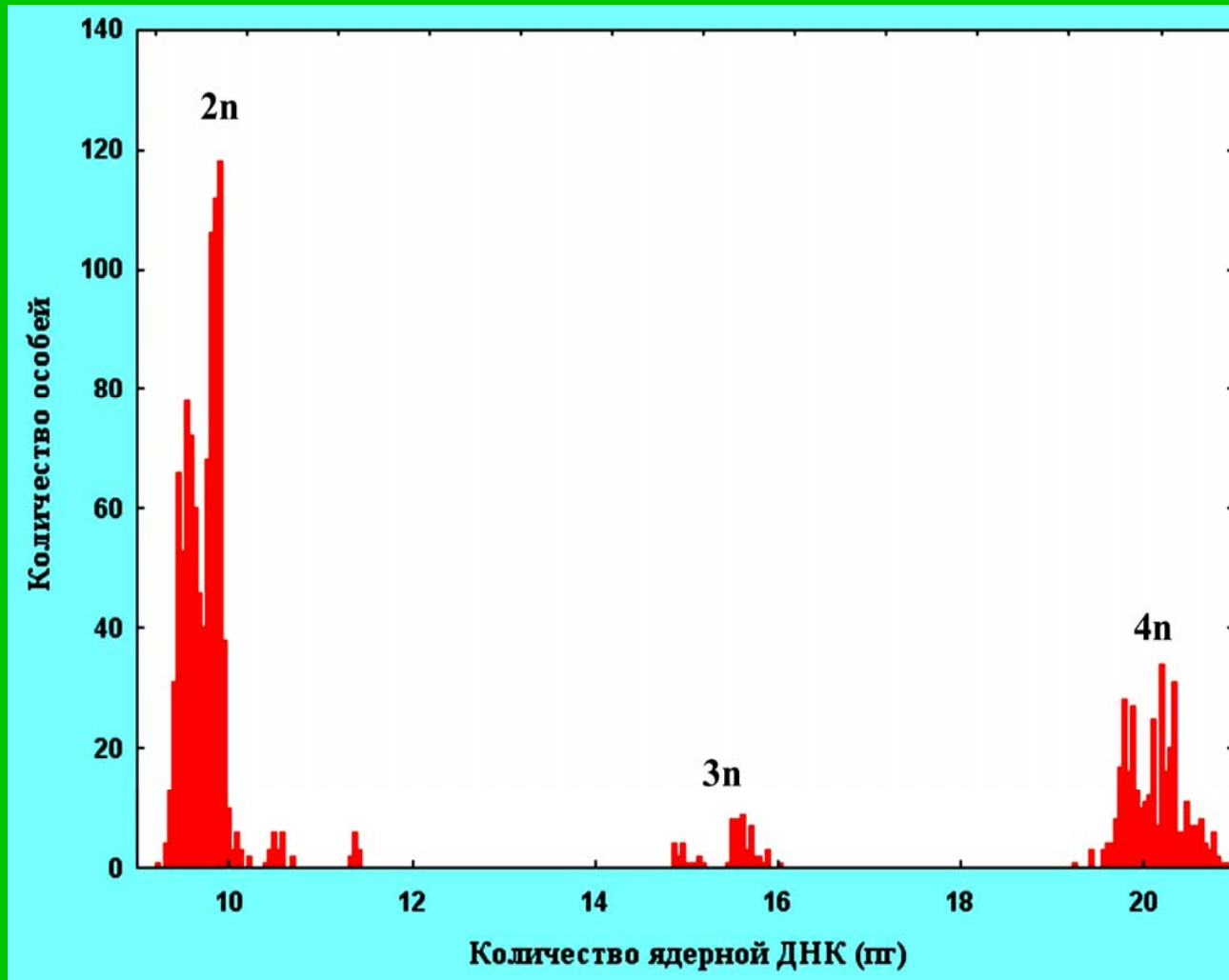
Bufo pewartzowi (4n) Каратерн, Узбекистан



Bufo sp. (3n) Ишкашим, Таджикистан

Размер генома у зелёных жаб диплоидно-полиплоидного комплекса *Bufo viridis* (2n, 3n и 4n)

Изучено 1345 особей (998 диплоидных и 506 полиплоидных)



Самец *B. v. variabilis*
(Дагестан)



Самец *B. v. variabilis*
(Казахстан)

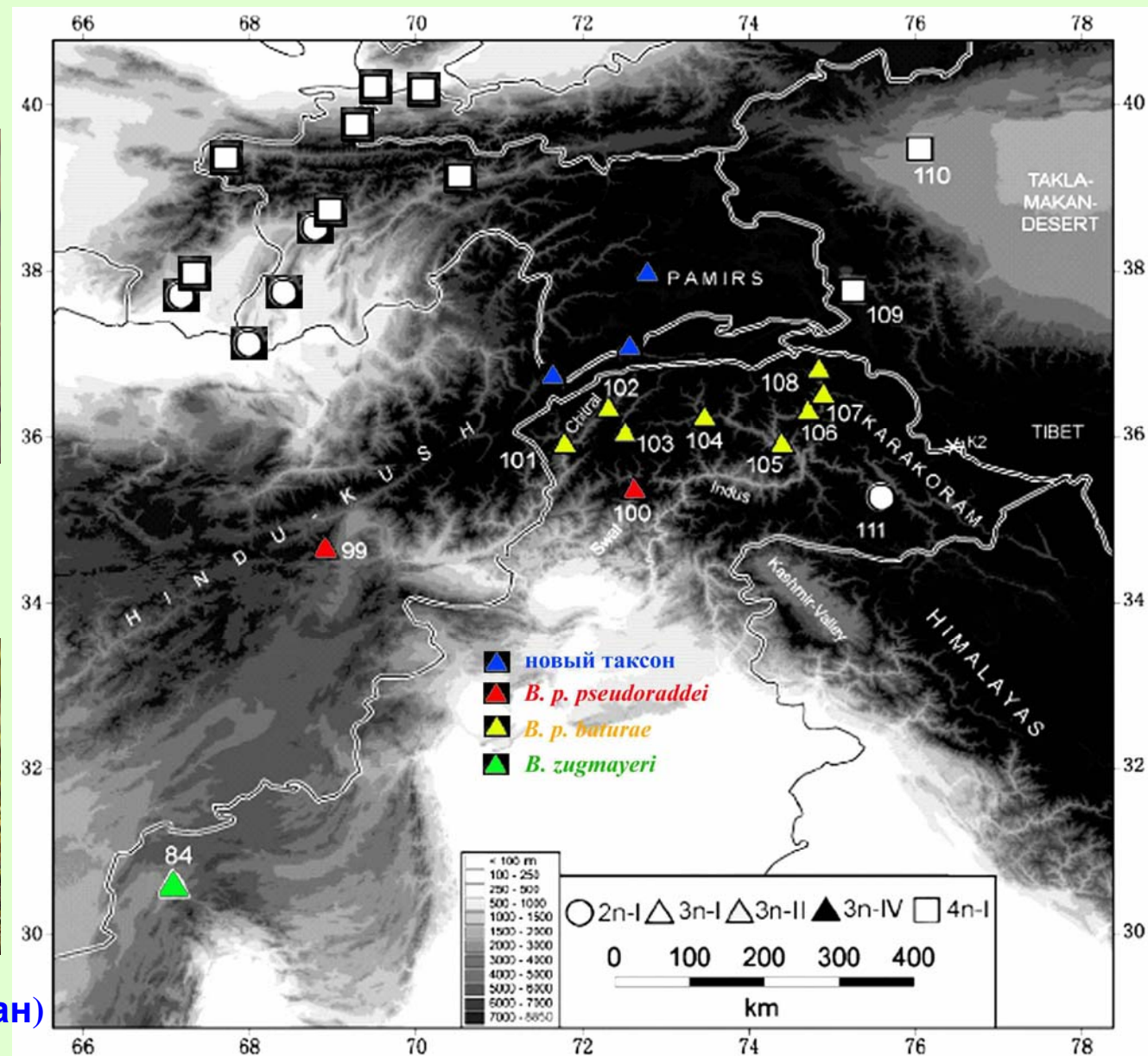
Распространение различных триплоидных форм комплекса *Bufo viridis*



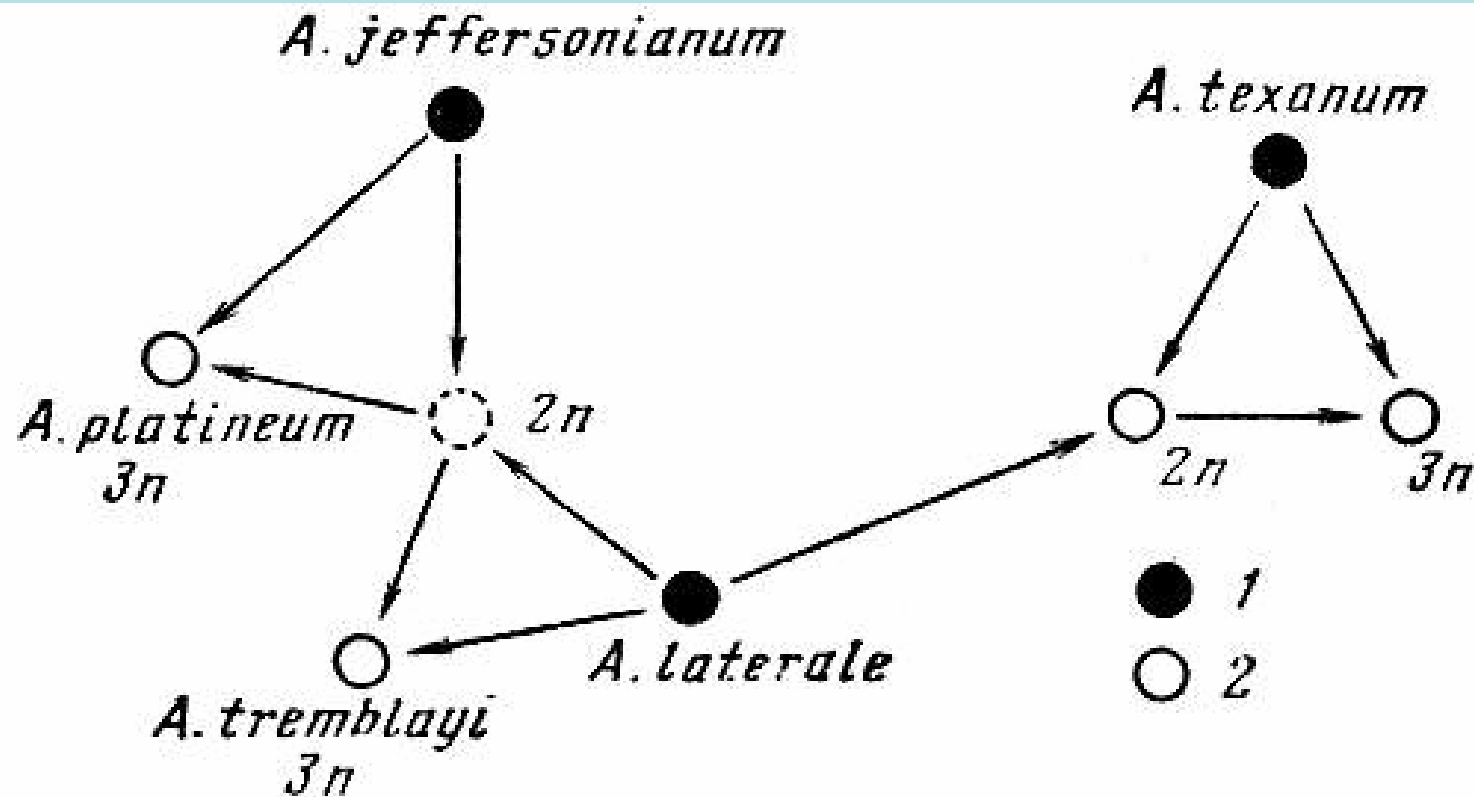
B. pseudoraddei (Пакистан)



B. sp. (Лянгар, Таджикистан)



Сетчатое (гибридогенное) видообразование у североамериканских саламандр рода *Ambystoma*



2. Схема гибридогенного видообразования среди североамериканских хвостатых амфибий рода *Ambystoma*.
- диплоидные бисексуальные родительские виды, 2 — гаплоидные гибридные формы с указанной рядом пloidностью. Пунктирный кружок — предполагаемая диплоидная гаплоидная форма

Родительские виды и гибридные гиногенетические полиплоидные формы у североамериканских саламандр рода *Ambystoma*

(по Bogart & Klemens, 2008; Bogart et al., 2009)



Щиповки

(род *Cobitis*)

Родительские виды:
 $2n=48$ и $2n=50$

Васильев В.П., Васильева Е.Д. и Осинев А.Г. 1983.
«Первое свидетельство в пользу основной гипотезы сетчатого видообразования у позвоночных». Доклады АН СССР, т. 271 (4), с. 1009-1012.

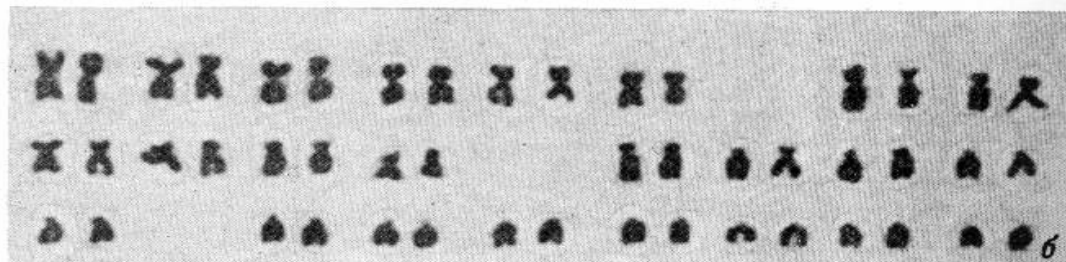
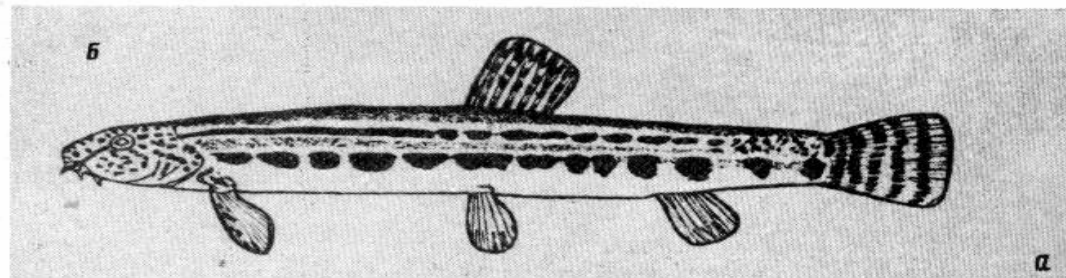
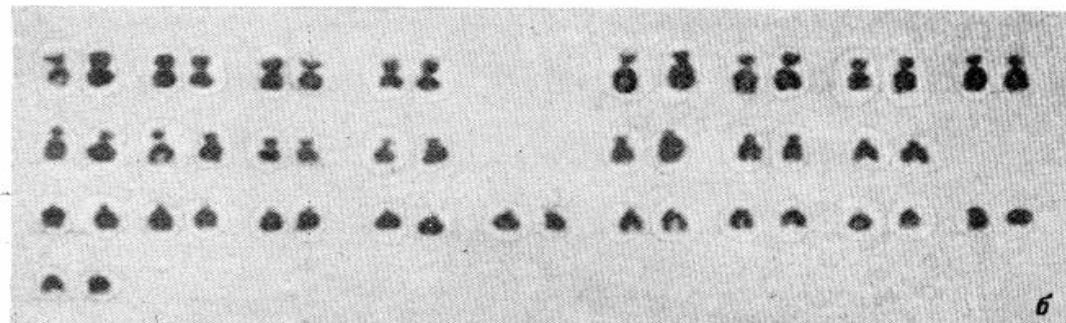
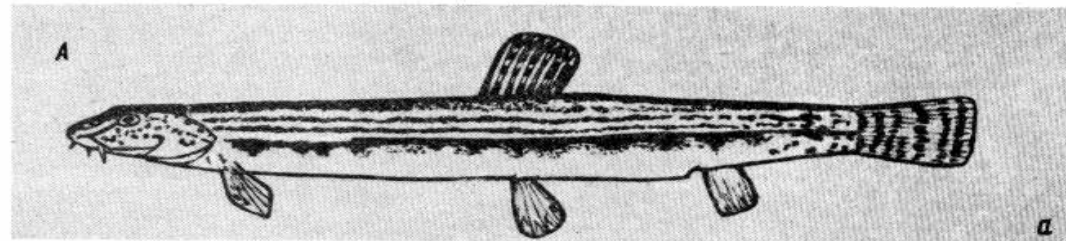


Рис. 1. Общий вид (а) и кариотип (б) 50-хромосомной щиповки (А) и 48-хромосомной щиповки (Б). Объяснения в тексте

В.П. ВАСИЛЬЕВ, Е.Д. ВАСИЛЬЕВА, А.Г. ОСИНОВ

**ПЕРВОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО В ПОЛЬЗУ ОСНОВНОЙ ГИПОТЕЗЫ
СЕТЧАТОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ У ПОЗВОНОЧНЫХ**

(Представлено академиком В.Е. Соколовым 11 V 1983)

Среди позвоночных животных известно более 50 диплоидных и триплоидных однополых форм, размножающихся путем гибридогенеза или гиногенеза (рыбы, амфибии) и партеногенеза (рептилии). Все формы за небольшим исключением, когда — это неизвестно, имеют гибридное происхождение. Диплоидные клоны возникают при гибридизации двух близкородственных бисексуальных видов, триплоидные — при возвратной гибридизации особей диплоидного клона с одним из исходных или с третьим бисексуальным видом (см. обзоры [1–6]).

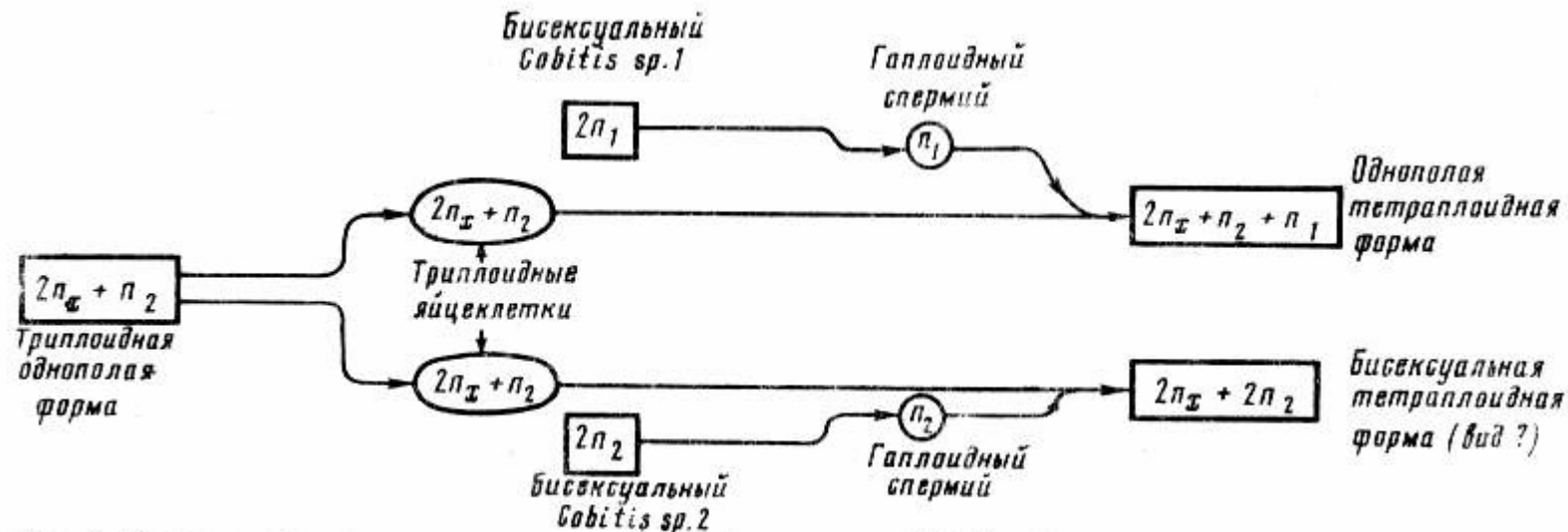


Рис. 1. Схема возникновения тетраплоидных форм рода *Sobitis*. Триплоидная форма имеет гибридное происхождение (подробнее об этом см. [12]), остальные объяснения в тексте

ПОЛИПЛОИДНЫЕ РЯДЫ

- Около **половины высших** (покрытосеменных) растений – это **полиплоиды**, причём большая их часть относится к так называемым **аллополиплоидам**, т. е. полиплоидам гибридного происхождения. Среди папоротников и близких к ним групп таковыми считаются **более 90%** видов! Это говорит об очень важном значении гибридизации и полиплоидии в эволюции растений, хотя и не у всех групп (у хвойных только 1.5%, у саговниковых ни одного полиплоидного вида).
- Множество аллополиплоидов встречается среди культивируемых человеком растений (например, различные пшеницы).
- Среди животных в самых разных группах полиплоидные виды также были обнаружены, в том числе и гибридного происхождения, хотя их число во много раз меньше, чем у растений. **Удивительно, что лет 40 назад даже сама возможность такого видообразования у животных отрицалась выдающимися зоологами и генетиками.**

ПОЛИПЛОИДНЫЕ РЯДЫ

- Во многих группах цветковых растений и реже у животных существуют так называемые **полиплоидные ряды** или **комплексы**, объединяющие виды одного рода с нарастающей степенью ploidy; такие комплексы получены также в экспериментах.
- Например, в эволюции африканских шпорцевых лягушек рода **Xenopus** (18 обоеполых видов) было, минимум, **три стадии полиплоидизации**. Если считать предковым диплоидный набор хромосом $2n = 18$ (не найдено) или $2n = 20$ (1 вид), тогда 11 ныне известных видов – это тетраплоиды ($4n = 36$ и 40 хромосом), 5 видов – октоплоиды ($8n = 72$ хромосомы) и 2 вида – додекаплоиды ($12n = 108$). Считается, что все полиплоидные виды шпорцевых лягушек имеют гибридное происхождение.

Чётная полиплоидия у рыб

- Среди 2500 видов рыб с изученными кариотипами более 200 имеют полиплоидное происхождение.
- Лососевые, чукучановые, осетровые, карповые, вьюновые: тетра ($4n$) и гексаплоиды ($6n$).
- $6n$ говорит в пользу гибридного происхождения, т.к. в случае автополиплоидии должно быть $8n$.
- Диплоидизация кариотипа.

ЧТО по ДАРВИНУ?

- 1. Эволюция без расщепления на виды (анагенез) – по Дарвину.
- 2. Дивергенция видов и монофилетическая эволюция – по Дарвину.
- 3. Сетчатое видообразование – соединение (гибридизация) видов и полифилетическая эволюция – добавление к Дарвину.
- 4. Естественный отбор – как главный фактор эволюции – по Дарвину!

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭЙДОЛОГИЯ

- Сколько разных вариантов видов и модусов видообразования существует?
- Насколько различны они (варианты видов и модусы видообразования) в разных группах растений и животных?
- Возможна ли универсальная концепция вида?
- Почему вообще существуют виды?

Благодарности

- **Спартаку Николаевичу Литвинчуку**
(Институт цитологии РАН)
- **Игорю Владимировичу Доронину**
(Зоологический институт РАН)

за помощь в подготовке презентации

Peter Simon Pallas “**Zoographia Rosso-Asiatica**”. Petropoli, 1811-1813



СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ! Есть ли вопросы?