

Молекулярная Зоология, весна 2011

лекция 2

Видообразование и «гены видообразования».
Генетические механизмы, участвующие в формировании
новых видов (часть 1).

Структура курса

- ▶ Лекция 1. Введение в курс. Происхождение генного разнообразия: дупликации, мобильные элементы, альтернативный сплайсинг.
 - ▶ Лекция 2. Гены видообразования. Генетические механизмы участвующие в формировании новых видов
 - ▶ Лекция 3. Геногеография (филогеография). Реконструкция расселений и формирования фаун путем сравнения генов.
 - ▶ Лекция 4. От генотипа к фенотипу: регуляция на уровне транскрипции и трансляции, белок-ДНК и белок-белок взаимодействие.
 - ▶ Лекция 5. Организация биохимических каскадов и их регуляция.
-

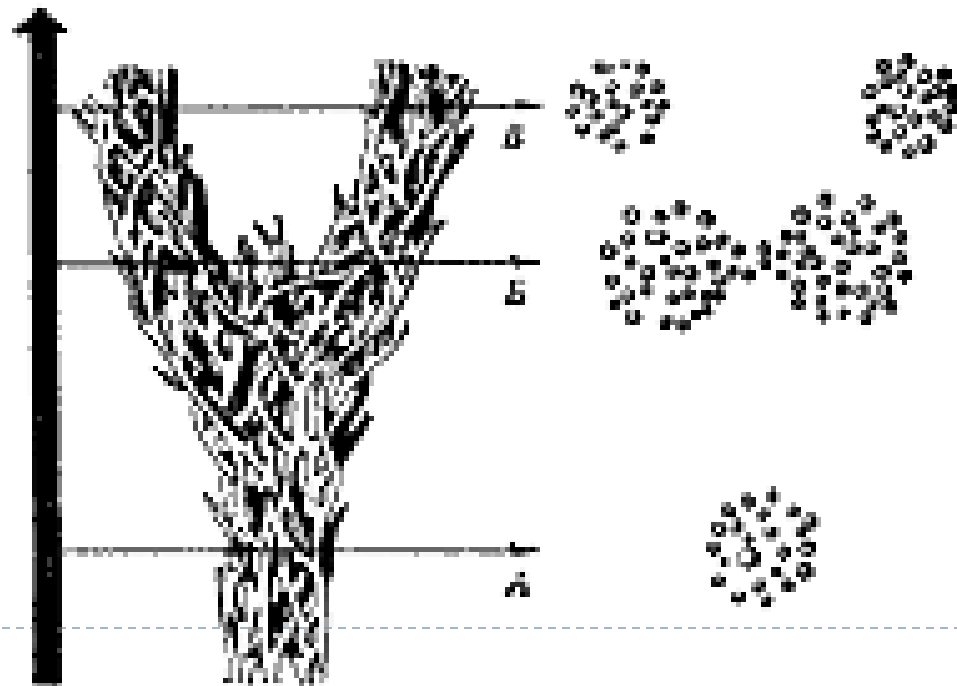
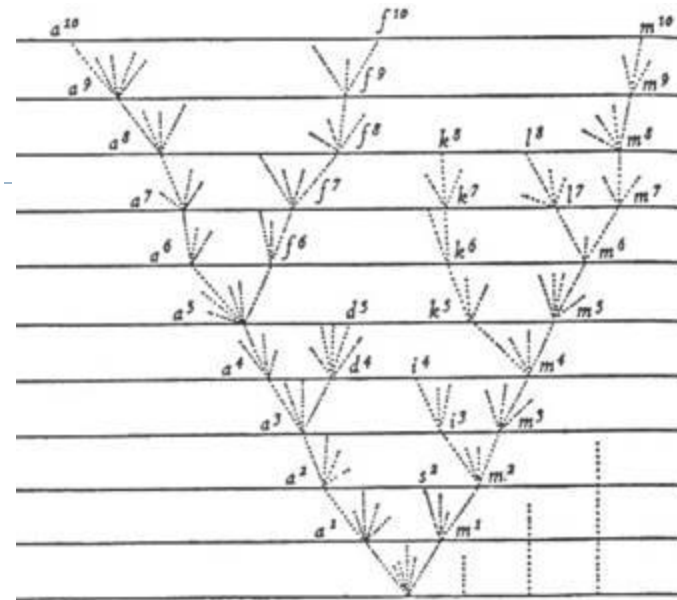
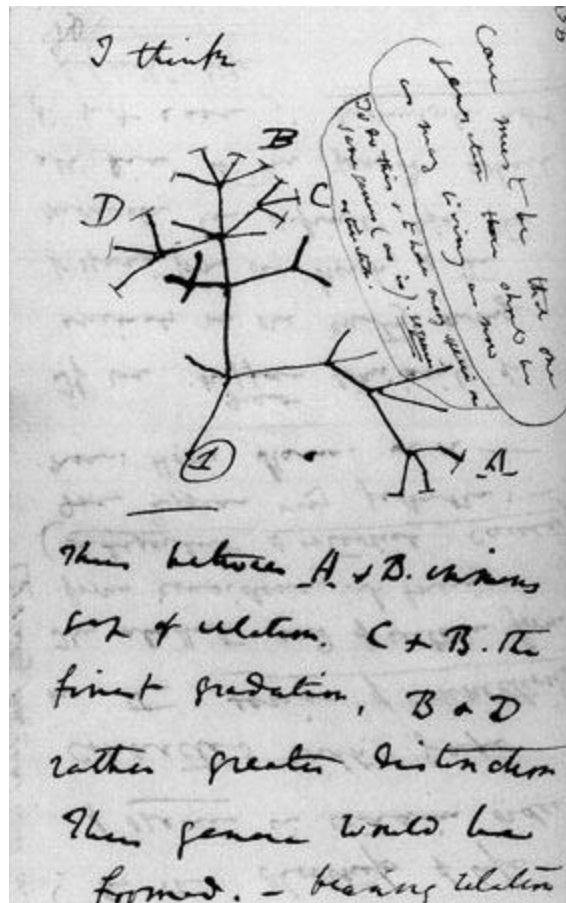


Структура курса (часть 2, Evo-Devo)

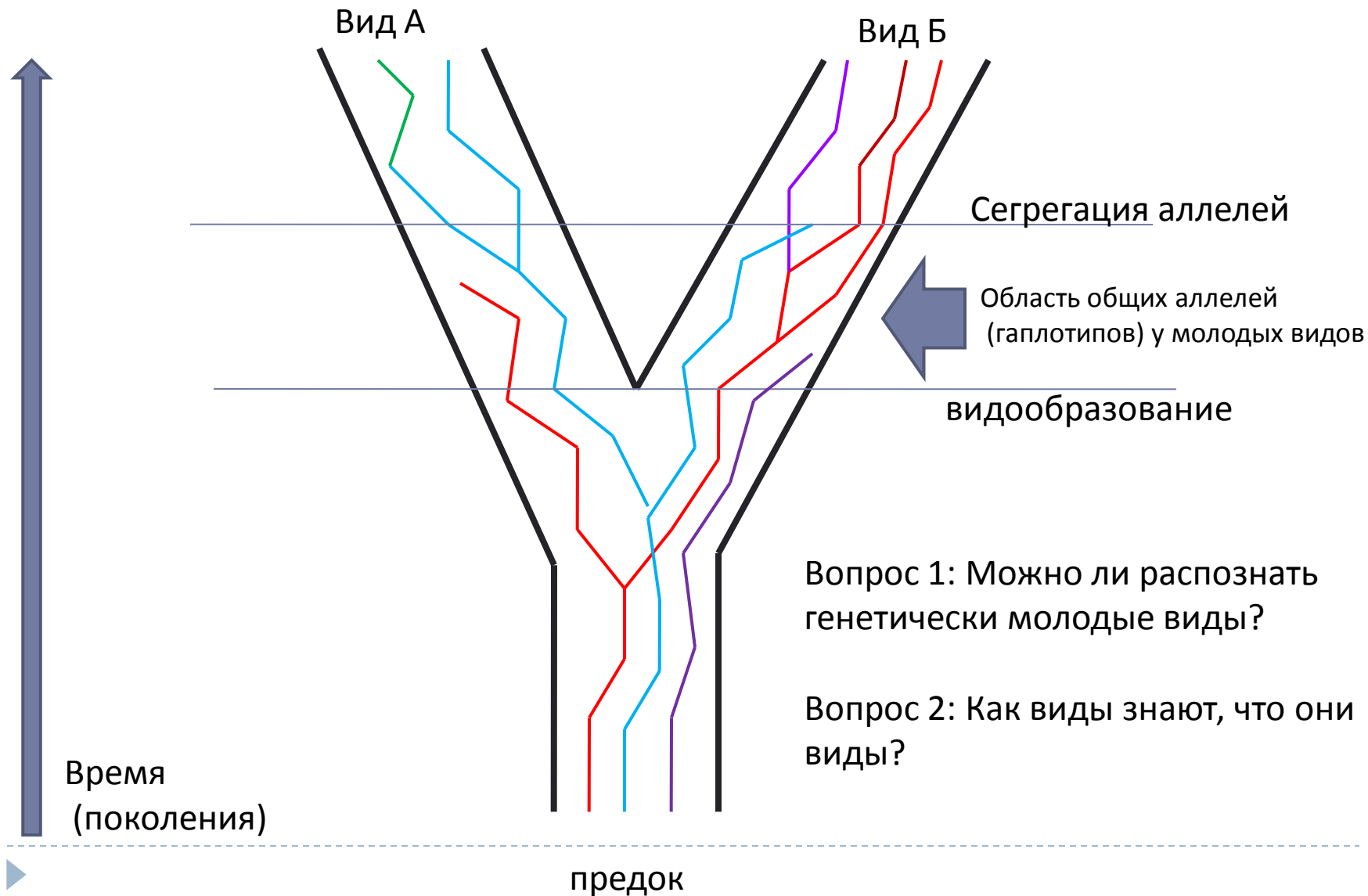
- ▶ Лекция 6 и 7. Происхождение многоклеточных. От двухслойных к трехслойным. Нох-гены и эволюция членистоногих. Формирование продольной и дорзовентральной осей.
- ▶ Лекция 8. От генотипа к фенотипу (и обратно).
- ▶ Лекция 9. Механизмы адаптаций на молекулярном уровне
- ▶ . Зоология в «пост-геномную» эру. Анализ экспрессии генов на микрочипах, Новые технологии в секвенировании - платформа 454, Solid и Illumina. Протеомика.
- ▶ Лекция 10. Заключительная. Обзор современного «инструментария» зоолога и что нас ждет в ближайшие 5-10 лет.



Дерева- виды и гены



Генеалогия генов и видообразование



Эрнст Майр (Ernst Mayr) 1904-2005

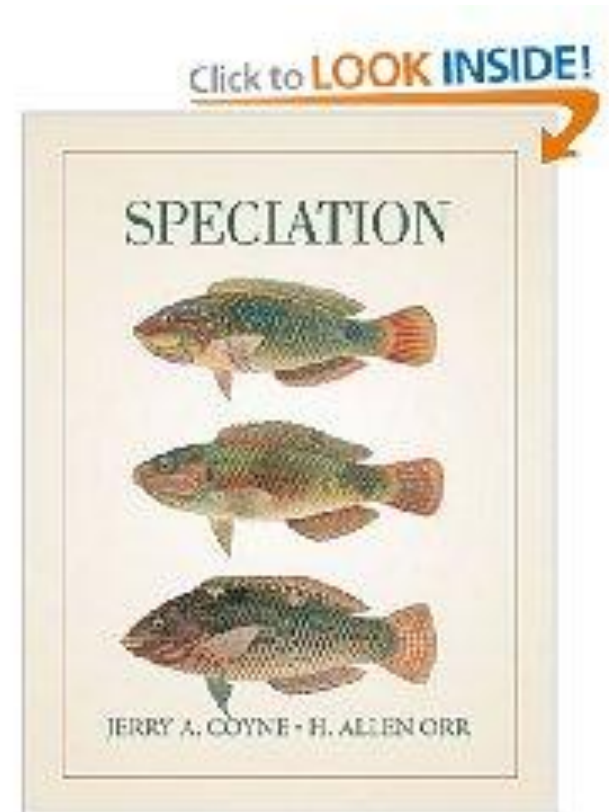


- ▶ В 21 год (1926) бросает медицину и поступает на работу в Берлинский музей
- ▶ В 22 года экспедиции в Новую Гвинею и на Соломоновы острова (на деньги Ротшильда)
- ▶ Создатель Биологической концепции вида и парапатрического видообразования
- ▶ Ярый противник «gene-centered view of evolution» Докинса, считал что эволюционируют не гены а геномы



Ключевые монографии по видообразованию

- ▶ Mayr 1963 Animal species and evolution
- ▶ White 1978 Modes of speciation
- ▶ Grant 1981 Plant speciation



- ▶ Jerry A. Coyne and H. Allen Orr, 2004 Speciation

Определение (концепция) вида должно решать следующие задачи

- ▶ 1. Помочь в классификации
- ▶ 2. описывать дискретные природные явления (группы организмов)
- ▶ 3. Помочь понять как эти «дискретные явления» возникли в природе
- ▶ 4. Отражать эволюционную историю
- ▶ 5. Быть применимо к максимальному числу организмов

- ▶ Ни одна концепция вида не решает **ВСЕ** поставленные задачи



Некоторые концепции вида (по Coyne and Orr, 2004)

- ▶ Биологическая (BSC) виды – группы скрещивающихся природных популяций, репродуктивно изолированные от других групп (Mayr, 1995)
- ▶ Genotypic cluster sp. c. (GCSC) виды – это (морфологически или генетически) различающиеся группы особей у которых есть хиатус с другими кластерами. (Mallet 1995)
- ▶ Recognition Sp.C. (RSC) виды – группы особей, имеющих общую систему размножения (Paterson, 1985)
- ▶ Cohesion Species Concept (CSC) -внутривидовая согласованность работы генов в организме. (Templeton 1989)

Некоторые концепции вида (продолжение)

- ▶ Экологическая концепция вида (EcSC) –населяют свою адаптивную зону в пределах ареала. (Van Valen, 1976)
- ▶ Эволюционная концепция вида (EvSC) – отдельная линия (предок-потомок) популяций , имеющих свою эволюционную тенденцию и **общую судьбу** (Simpson, 1961)
- ▶ Филогенетическая концепция I (PSC I) Монофилетичный кластер организмов диагностически отличающийся от других кластеров (Cracraft, 1989)
- ▶ PSC2 Наименьшая группа имеющая общего предка
- ▶ Генеалогическая концепция (PSC3, GSC) базальная группа организмов, чьи гены коалесцируют друг с другом раньше, чем с генами организмов из других групп

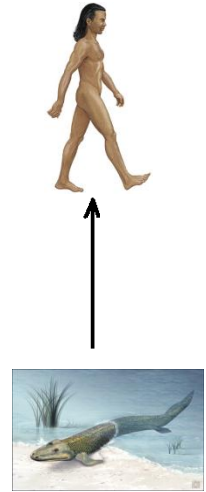


Speciation

Speciation, the origin of species, is, in a sense, origin of incompatibility between organisms. There are several modes of speciation:

- 1) Phyletic - in the course of evolution of one lineage it changes so profoundly that current organisms and their remote ancestors must be attributed to different species (here Zeno's paradox is obvious).**

Naturally, phyletic speciation is hard to study.



- 2) Allopatric - two lineages evolve independently, because their ranges do not overlap, and eventually become different species.**

Allopatric speciation is not a specific process, but just a by-product of independent divergence.

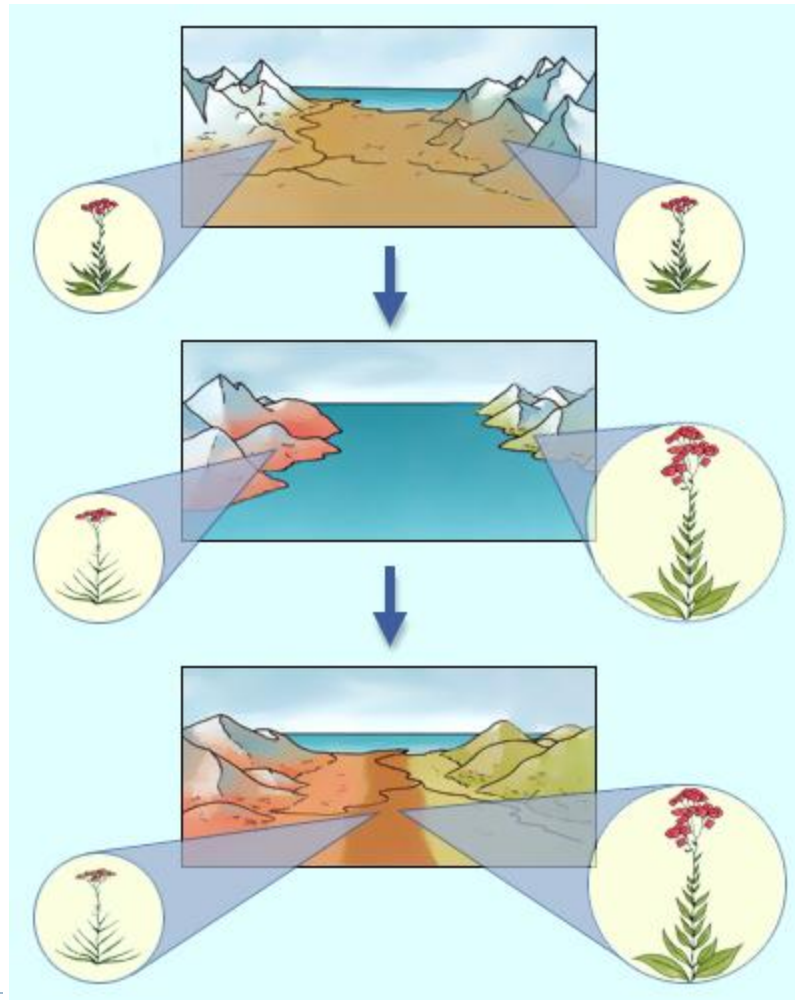


- 3) Sympatric - a (sexual) population splits into two species without geographic isolation.**

Sympatric speciation is a complex and fascinating process.



Классическое видообразование по Майру



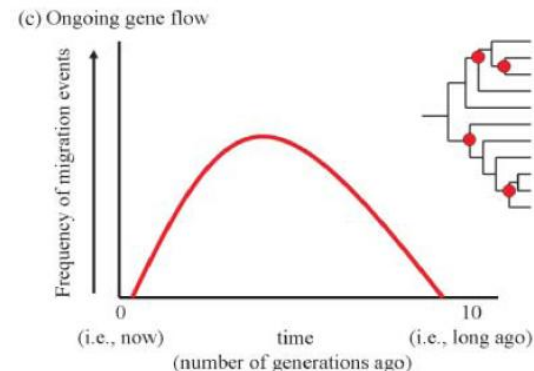
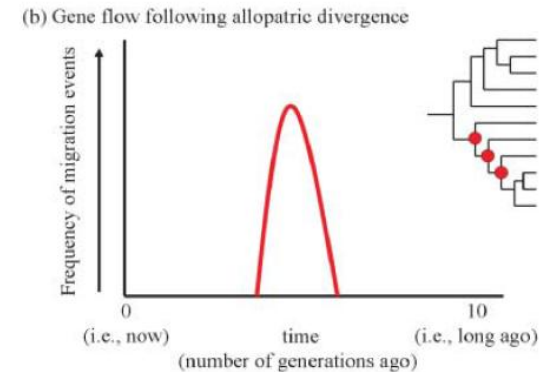
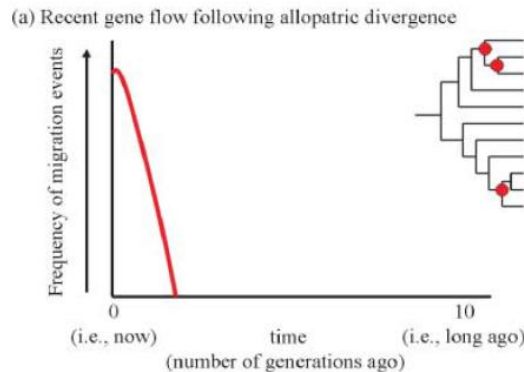
Видообразование в присутствии гибридизации (потока генов)

NEWS AND VIEWS 2105



Fig. 1 Pictures of the salamanders studied by Niemiller *et al.* (2008). The spring salamander (left) (*Gyrinophilus porphyriticus*) is the surface-dwelling progenitor of the cave adapted Tennessee cave salamander (right) (*G. pallescens*) and Berry cave salamander (*G. gulolineatus*). Photo credit: Matthew L. Niemiller.

- ▶ Два вида североамериканских пещерных саламандр произошли от ручьевой саламандры без географического барьера с предковым видом.
- ▶ Различные сценарии потока генов на разных этапах видообразования и предполагаемый результат (Nosil 2008)



Niemiller ML, Fitzpatrick BM, Miller BT (2008) Recent divergence-with-gene-flow in Tennessee cave salamanders (Plethodontidae: *Gyrinophilus*) inferred from gene genealogies. *Molecular Ecology*, 17, 2258–2275.

Доказать симпатрическое видообразование крайне сложно (рыбы в озере Апойо, Никарагуа)

Vol 439|9 February 2006|doi:10.1038/nature04325

nature

LETTERS

Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish

Marta Barluenga^{1*}, Kai N. Stölting^{1*}, Walter Salzburger^{1,2*}, Moritz Muschick¹ & Axel Meyer¹

Sympatric speciation, the formation of species in the absence of geographical barriers, remains one of the most contentious concepts in evolutionary biology. Although speciation under sympatric conditions seems theoretically possible^{1–5}, empirical studies are scarce and only a few credible examples of sympatric speciation exist⁶. Here we present a convincing case of sympatric speciation in the Midas cichlid species complex (*Amphilophus* sp.) in a young and small volcanic crater lake in Nicaragua. Our study

north of Costa Rica. In *A. citrinellus* of other lakes and in *A. labiatus*, two colour morphs are recognized, but such polymorphism has not been described in Lake Apoyo. To examine whether the endemic Arrow cichlid emerged in Lake Apoyo from an ancestral stock of Midas cichlids under fully sympatric circumstances, we adopted a comprehensive approach including phylogeographic, population-genetic, morphometric and ecological analyses. We included about 120 specimens from Lake Apoyo and over 500 individuals from

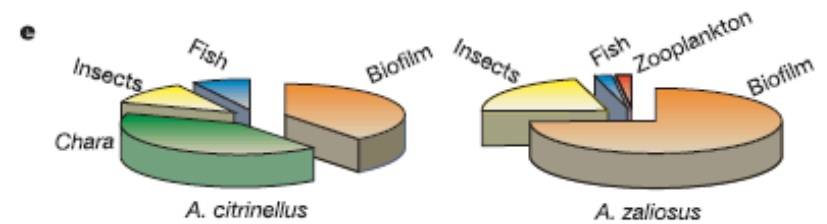
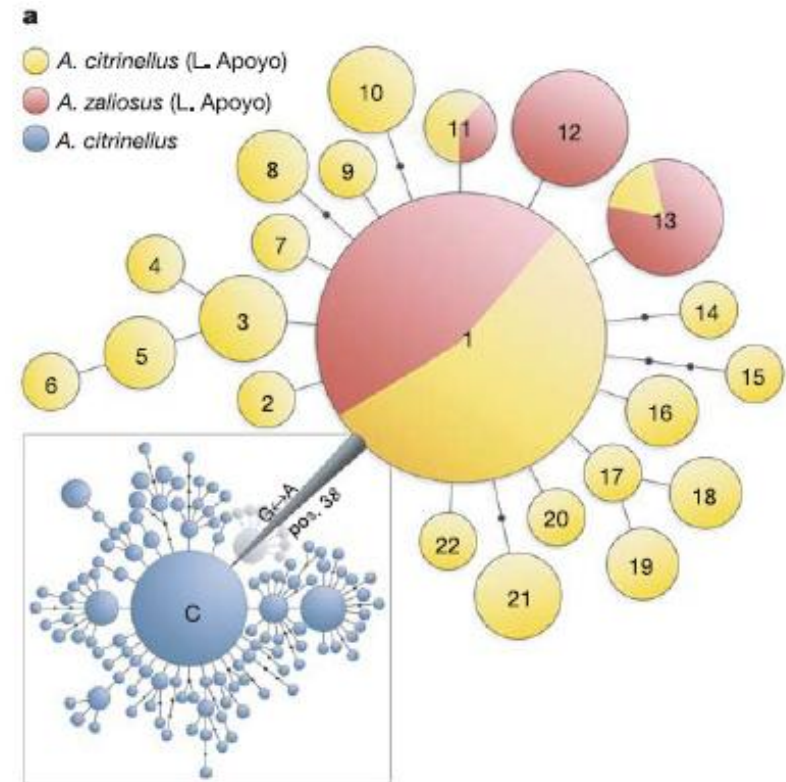
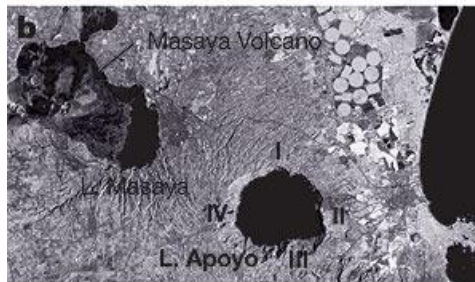
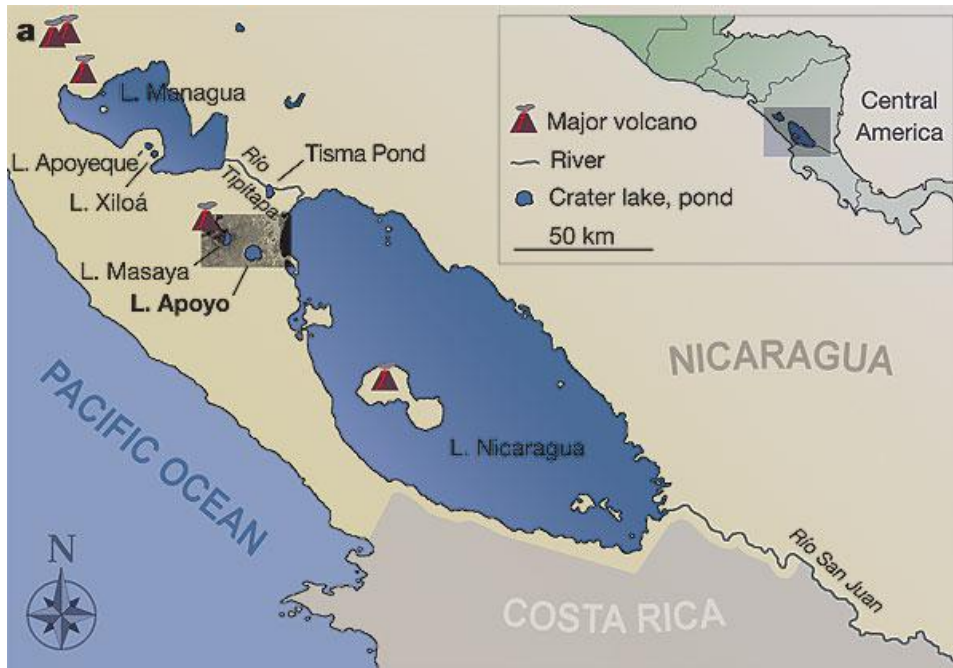


● *Amphilophus citrinellus*



■ *Amphilophus zaliosus*

Amphilophus flock



«Гены видообразования»

- ▶ Сколько генов участвует в видообразовании?
- ▶ Какой у них “effect size” (Какой вклад вносит каждый из генов в общую репродуктивную изоляцию)
- ▶ Возникают ли мутации “de novo” или отбираются из имеющегося природного полиморфизма?
- ▶ Насколько важна «несовместимость Добжанского-Мюллера» по сравнению с суммарным эффективным значением генов?
- ▶ Какие изменения чаще играют роль в видообразовании – изменения в регуляторных сайтах или в кодирующей последовательности?

The genes underlying the process of speciation

Критерий «генов видообразования»

(по Nosil and Schluter, 2011)

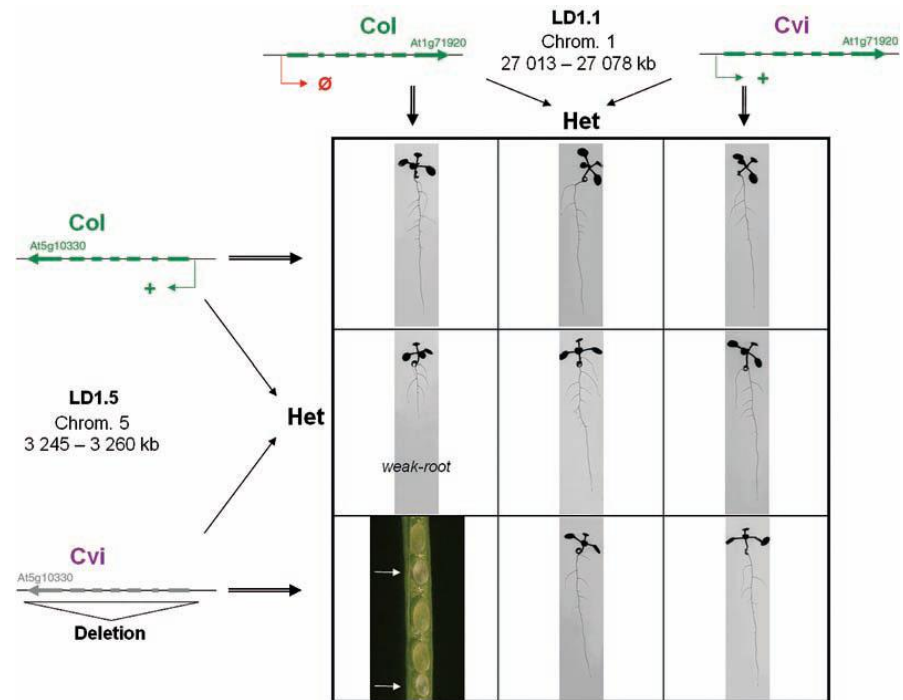
- ▶ 1. Необходимо показать, что на настоящее время ген участвует в репродуктивной изоляции
- ▶ 2. Дивергенция в этом гене произошла до завершения процесса видообразования
- ▶ 3. Необходимо оценить вклад гена в репродуктивную изоляцию во время когда этот ген дивергировал (т.е. на ранних этапах видообразования)



Одного гена достаточно для видообразования?

Дупликация важного гена и быстрая деградация альтернативных паралогов ведут к частичной гибридной стерильности

При скрещивании двух лабораторных линий арабидопсиса, происходящих от разных природных популяций в первом поколении гибридов никаких отклонений от нормы не наблюдается, но при дальнейшем скрещивании гибридов между собой часть образующихся семян оказывается нежизнеспособной. Гибель семян объясняется существованием несовместимых комбинаций аллелей двух локусов паралогов. Один из локусов располагается на 1-й хромосоме (LD1.1), другой — на пятой (LD1.5).



Divergent Evolution of Duplicate Genes Leads to Genetic Incompatibilities Within *A. thaliana*

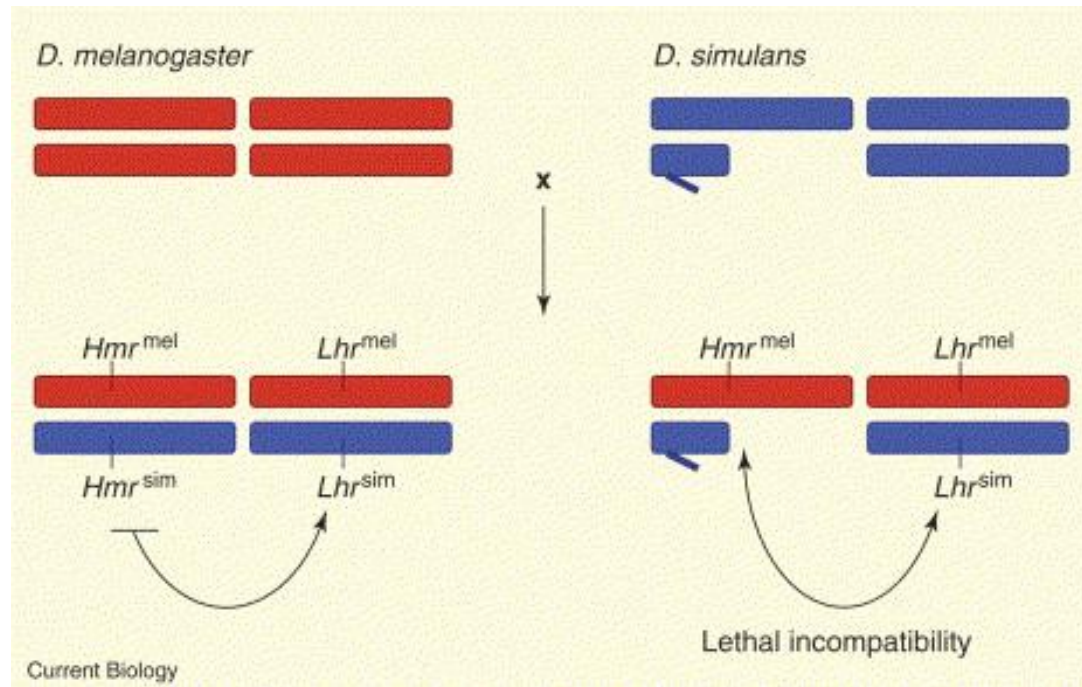
David Bikard, *et al.*

Science **323**, 623 (2009);

DOI: 10.1126/science.1165917

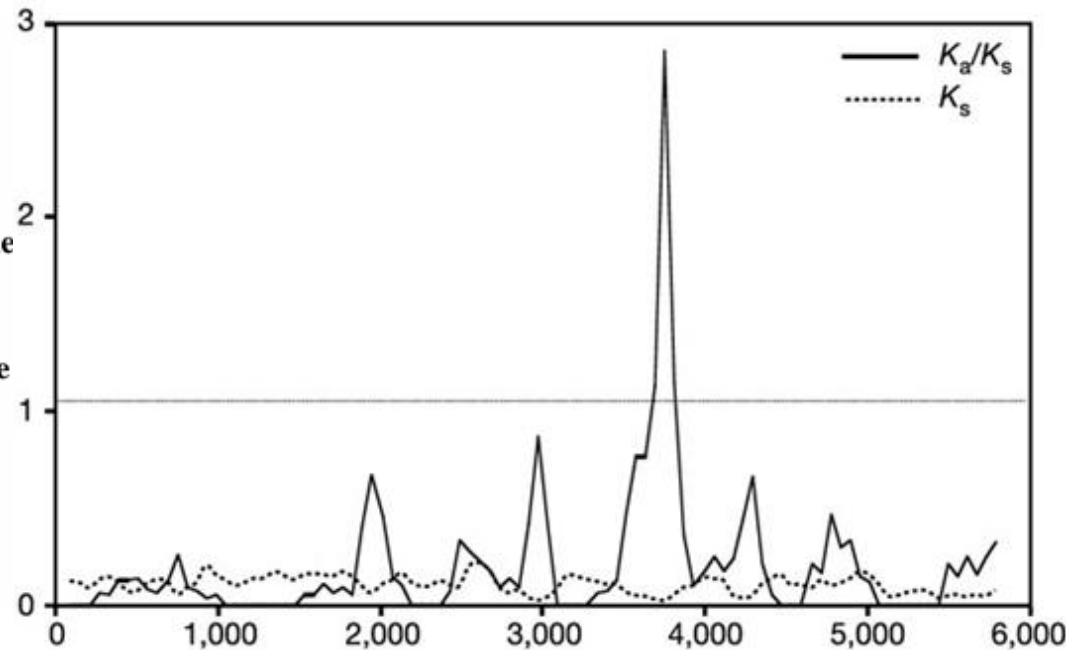
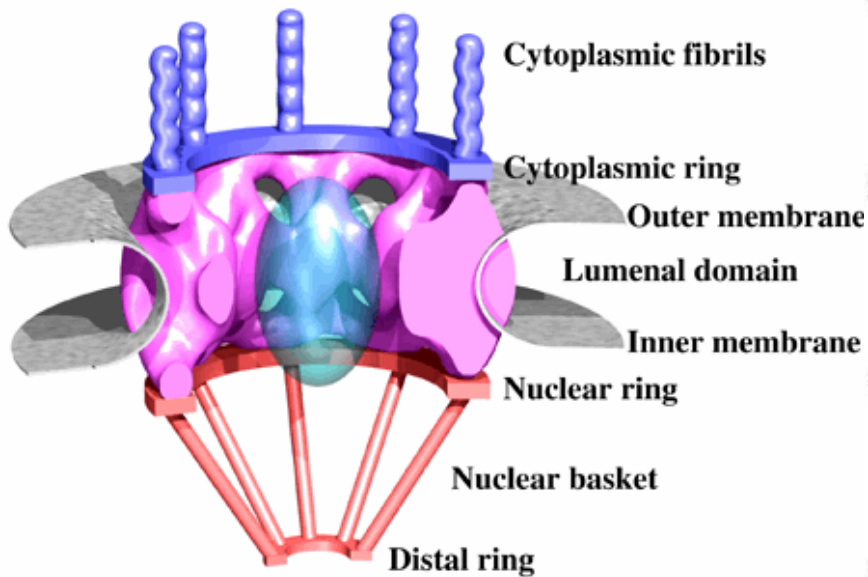
Несовместимость Добжанского-Мюллера

So, far, just one pair of such genes ("A and B") has been identified, that causes lethality of in F_1 hybrid males in matings between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* (Science 314, 1292 - 1295, 2006; Current Biology 17, R125-R127, 2007). These genes are *Hybrid male rescue* (*Hmr*), functionally diverged in *D. melanogaster*, and *Lethal hybrid rescue* (*Lhr*), functionally diverged in *D. simulans*.



When *D. melanogaster* females (red) are crossed to *D. simulans* males (blue), only sterile hybrid daughters are produced because hybrid sons die. Left bars, sex chromosomes; right bars, second chromosome; small hooked bar, Y chromosome. *Hmr*^{mel} is incompatible with *Lhr*^{sim}, causing lethality of hybrid males. Hybrid daughters are viable because they are heterozygous *Hmr*^{mel}/*Hmr*^{sim}.

For other pairs of loci harboring incompatible alleles, only one member has been identified so far. Matings between the same pair of species, *D. melanogaster* and *D. simulans*, lead to incompatible interactions of *D. simulans* alleles of two autosomal genes that encode components of the nuclear pore complex, nucleoporin 96kDa and nucleoporin 160kDa (*nup96* and *nup160*), with *D. melanogaster* alleles of one or more X chromosome loci (so far unidentified). Again, *nup96* and *nup160* evolved under strong positive selection (*Science* 323, 779 - 782, 2009).



The ratio of non-synonymous (K_a) and synonymous (K_s) substitution rates in the evolution of *Drosophila nup96*.

Байндин морских ежей

Белок bindin покрывает акросому спермия морского ежа и способствует связыванию с вителлиновой оболочкой яйцеклетки (Metz et al. 1994)

У разных видов большое количество аминокислотных замен – признак движущего отбора

Полная репродуктивная изоляция – при 8-10 аминокислотных заменах в bindin (и предположительно, в bindin-рецепторе яйца).

Evolution, 59(11), 2005, pp. 2399–2404

SEA URCHIN BINDIN DIVERGENCE PREDICTS GAMETE COMPATIBILITY

KIRK S. ZIGLER,^{1,2,3} MICHAEL A. MCCARTNEY,^{4,5} DON R. LEVITAN,^{6,7} AND H. A. LESSIOS^{1,8}

¹Smithsonian Tropical Research Institute, Box 0843-03092, Balboa, Panama

²Friday Harbor Laboratories, 620 University Road, Friday Harbor, Washington 98250

⁴Department of Biological Sciences, University of North Carolina at Wilmington, Wilmington, North Carolina 28403

⁵E-mail: mcartney@uncw.edu

⁶Department of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, Florida 32306-1100

⁷E-mail: levitan@bio.fsu.edu

⁸E-mail: lessiosh@si.edu

Рецептор на яйце, комплиментарный байндину:

Kamei, N., and C. G. Glabe. 2003. The species-specific egg receptor for sea urchin sperm adhesion is EBR1, a novel ADAMTS protein. *Genes Dev.* 17:2502–2507.

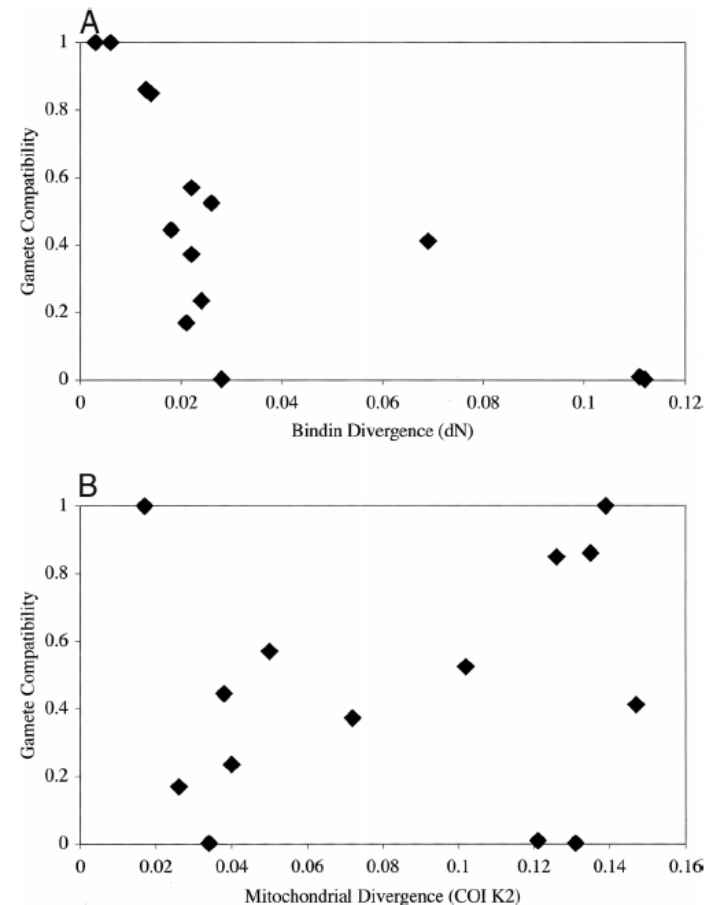


FIG. 1. Correlation between gametic compatibility and (A) divergence of bindin at nonsynonymous sites and (B) COI divergence for 14 interspecific (uncorrected for phylogenetic and statistical interdependence) comparisons. Nonsynonymous bindin divergence (d_N) was calculated in MEGA (ver. 2.1; Kumar et al. 2001) by the Pamilo and Bianchi (1993) and Li (1993) method. Mitochondrial cytochrome oxidase I (COI) divergence was calculated by the Kimura (1980) two-parameter (K_2) method.

У устриц все то же самое!

Extraordinary intraspecific diversity in oyster sperm bindin

G. W. Moy*, S. A. Springer^{†‡}, S. L. Adams[§], W. J. Swanson[¶], and V. D. Vacquier*

*Scripps Institution of Oceanography, University of California at San Diego, La Jolla, CA 92093-0202; [†]Department of Biology, University of Washington, Seattle, WA 98195-1800; [‡]Cawthron Institute, Private Bag 2, Nelson, New Zealand; and [§]Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle, WA 98195-7730

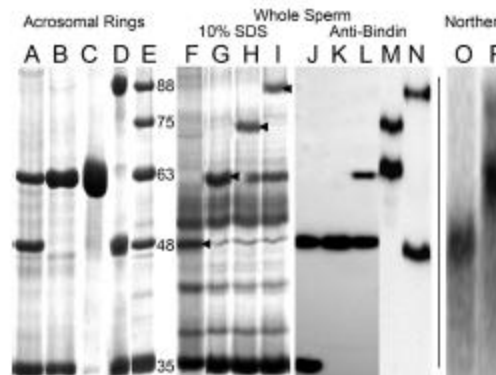


Fig. 1. Size variation in oyster bindin proteins and mRNA transcripts. (A–D) AR isolates from individual males (50 µg protein per lane, Coomassie-stained). (E) The removal of the 34-kDa sperm nuclear basic protein from sample B with 0.6 M KCl. (F–I) AR isolates pooled from several males with 35-, 48-, 63-, 75- and 88-kDa bindins. (J–N) Extracts of whole-sperm from individual males (50 µg protein per lane). Arrows indicate oyster bindins determined by N-terminal peptide sequencing. (J–N) Western immunoblots using anti-bindin serum; preimmune serum gave no reaction. (O and P) Northern blots of 20 µg total RNA isolated from the spermatocytes of two males; O shows a male with only 48-kDa bindin; P shows a male with both 63- and 88-kDa bindins.

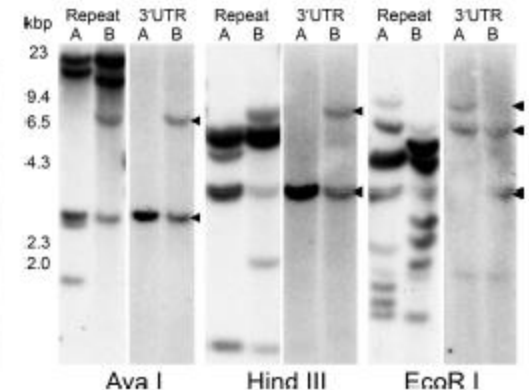


Fig. 3. Southern blots of two diploid males (A and B) digested with three enzymes whose recognition sites are not in full-length bindin cDNA (AvaI, HindIII, and EcoRI). Shown is 10 µg of digested DNA per lane. Probes of the 3' UTR show a maximum of two bands per individual, suggesting that oyster bindin is a single gene. Genomic DNA sequences indicate that each F-lactin repeat is bisected by an intron, and probes using a full-length repeat yield multiple bands. Of seven individuals analyzed, no two had identical patterns of hybridization with the repeat probe. HindIII-digested Lambda DNA size marker (kbp) is on the left.

Мидии – все тот же полиморфный белок на спермии.

A. Sampling locations

Geographic Variation and Positive Selection on M7 Lysin, an Acrosomal Sperm Protein in Mussels (*Mytilus* spp.)

Cynthia Riginos, Duane Wang, and A. Jeanine Abrams

Department of Biology, Duke University

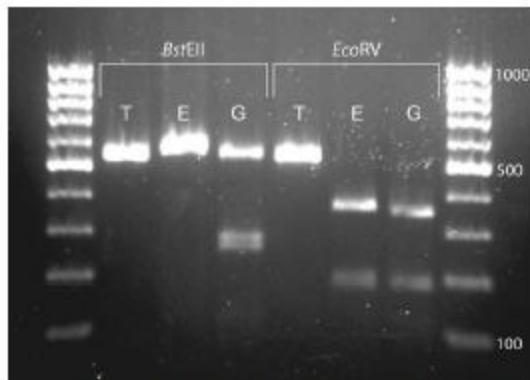


FIG. 2.—Restriction digests of genomic amplifications from representative individuals of *Mytilus trossulus* (WA774), *Mytilus edulis* (WH390), and *Mytilus galloprovincialis* (LJ876). The *BstEII* restriction site is only present in group D alleles, and the *EcoRV* site is present in all *M. edulis* and *M. galloprovincialis* alleles (A, B, C, and D). LJ876 is a BD heterozygote; *M. galloprovincialis* individuals lacking a D allele have restriction profiles identical to *M. edulis*.

B. Haplotype frequencies from sequences of the fifth exon



C. Allele frequencies from restriction digests of the fifth exon

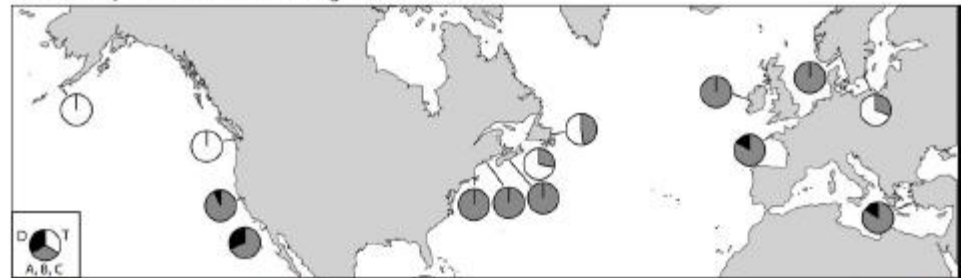
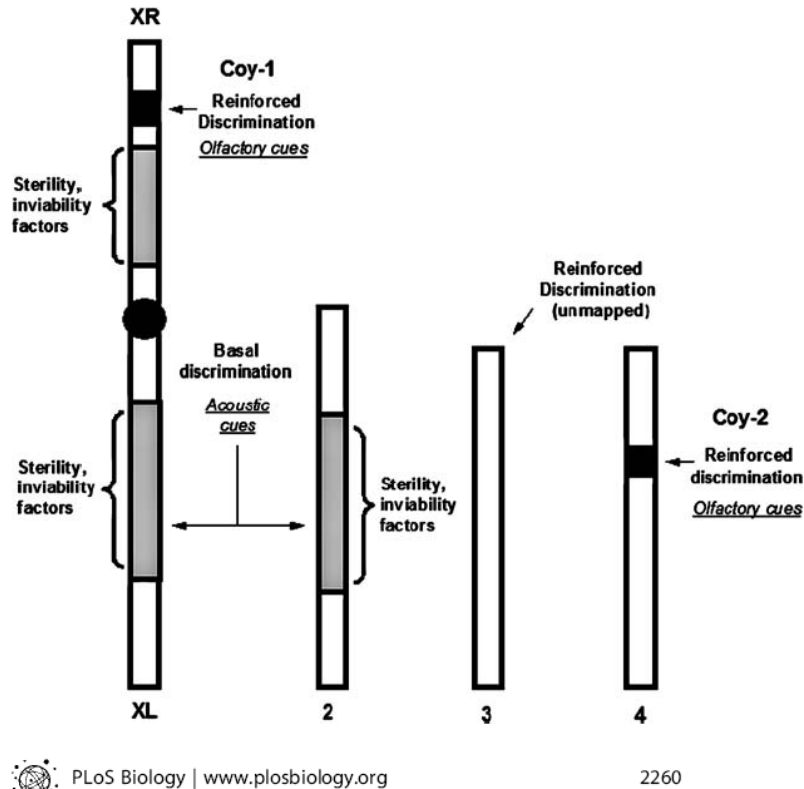
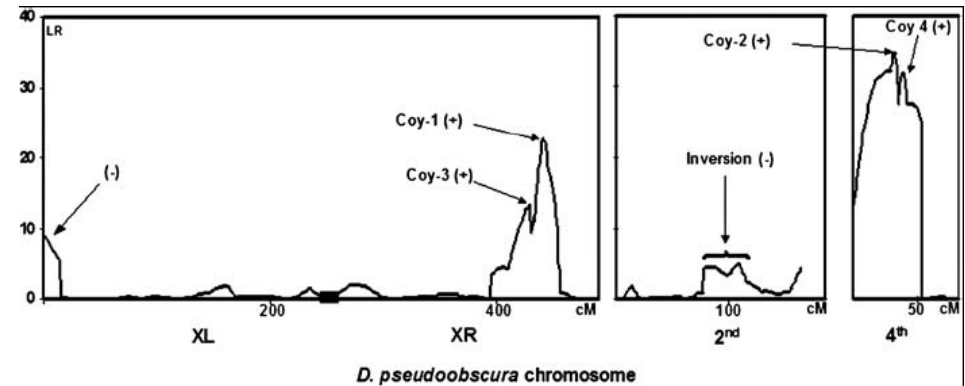


FIG. 1.—Sampling locations and observed M7 lysin frequencies. (A) Sampling locations, E, G, and T (*Mytilus edulis*, *Mytilus galloprovincialis*, and *Mytilus trossulus*, respectively) indicate the species composition at each location. Hybrid individuals have been found wherever 2 species are sympatric. Abbreviations for populations used in figure 3 are given in parentheses. (B) Haplotype frequencies as determined from DNA sequences of the fifth exon. (C) Allele frequencies as determined by restriction digests of the fifth exon.

Выбор самкой *D. pseudoobscura* самца своего вида кодируется четырьмя локусами



- Распределение факторов, препятствующих гибридизации между *D. pseudoobscura* and *D. persimilis* на хромосомах (QTL анализ)



The Genetics of Speciation by Reinforcement

Эксперимент «с выбором» и «без выбора»

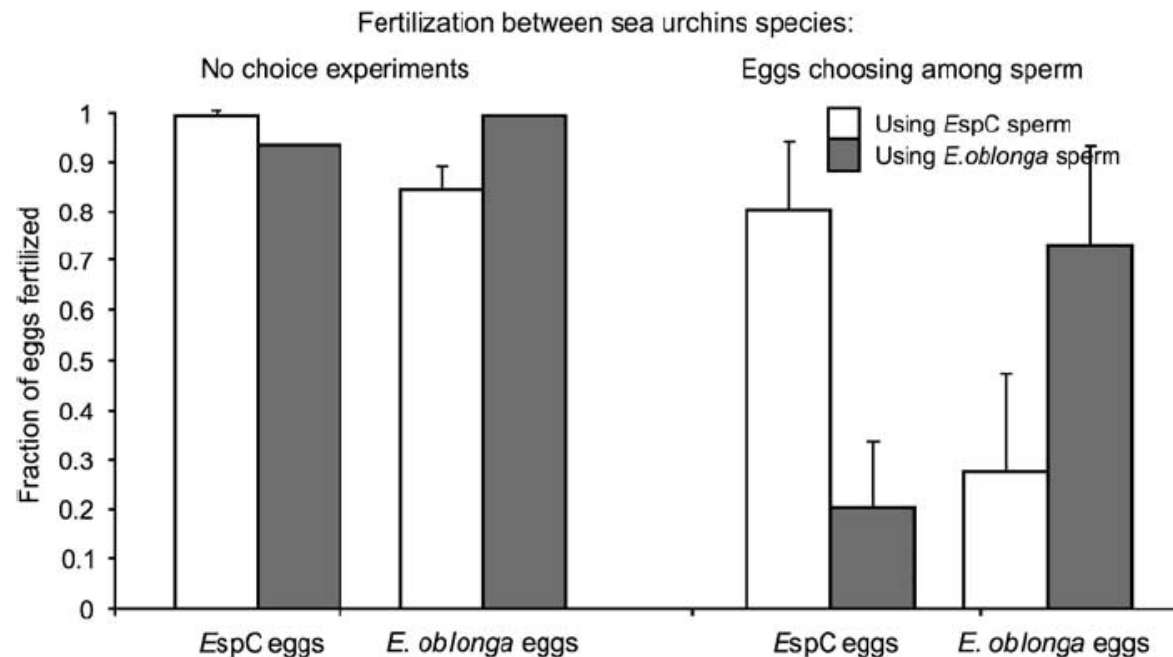
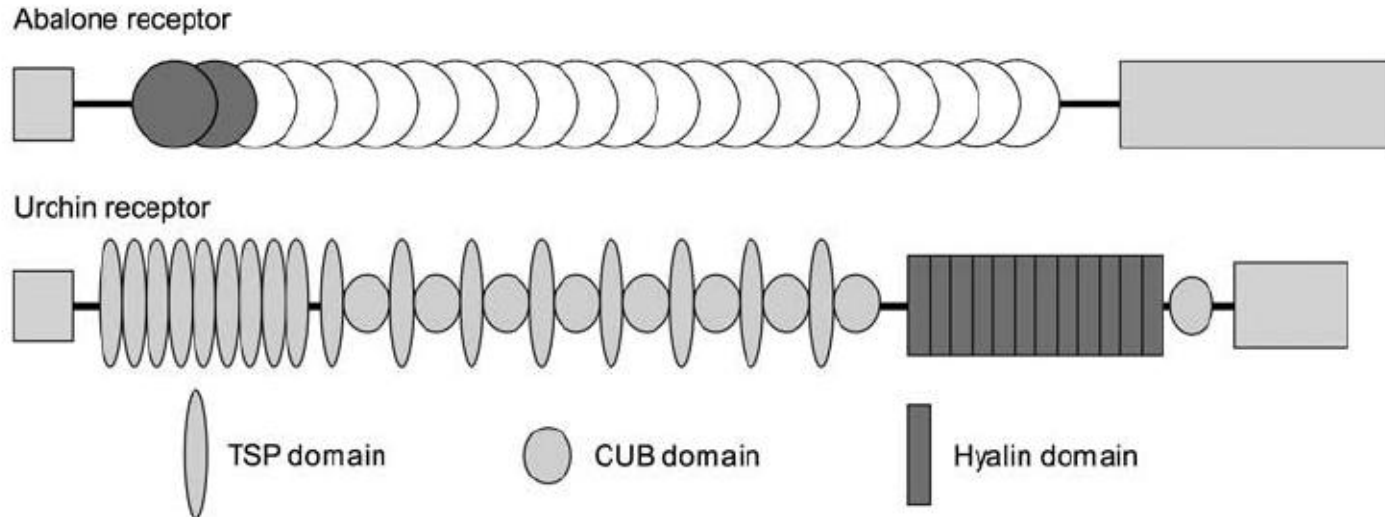


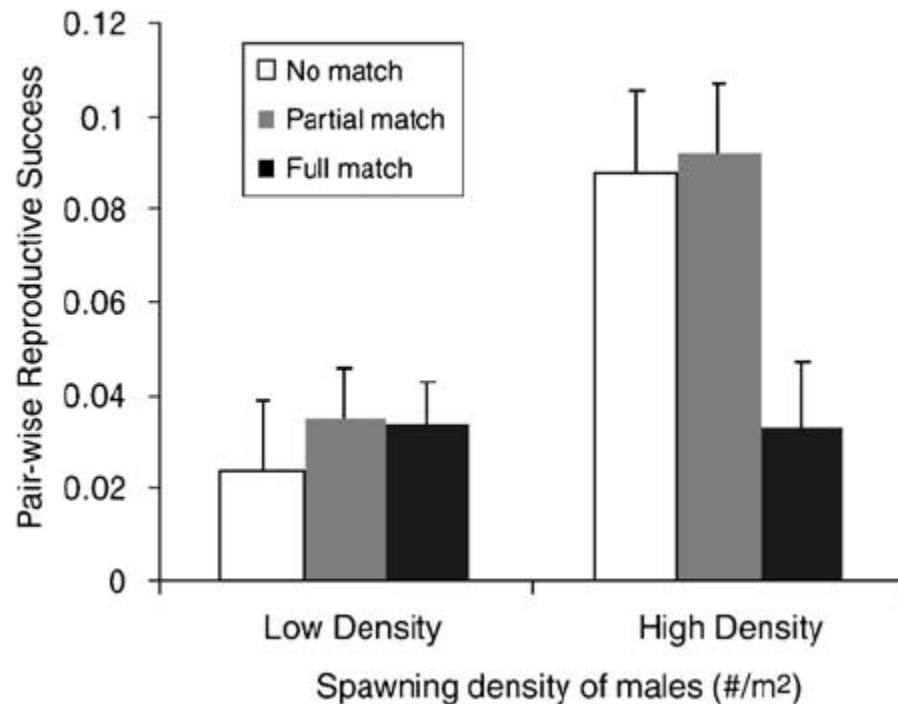
Figure 1 When eggs of the sea urchins *Echinometra oblonga* and *E. sp. C.* are given sperm from either species in no choice experiments, interspecific fertilization rate is high. However, when sperm from the two species are mixed in equal proportions, eggs are 2.5–4 times more likely to be fertilized by conspecific sperm, showing that conspecific sperm precedence is strong in these sympatric species (Geyer and Palumbi, 2005).

Видоспецифичность оплодотворения в 4 раза выше, когда оплодотворяют смесью спермы двух видов!

Движущий отбор в доменах связывания с белками спермия



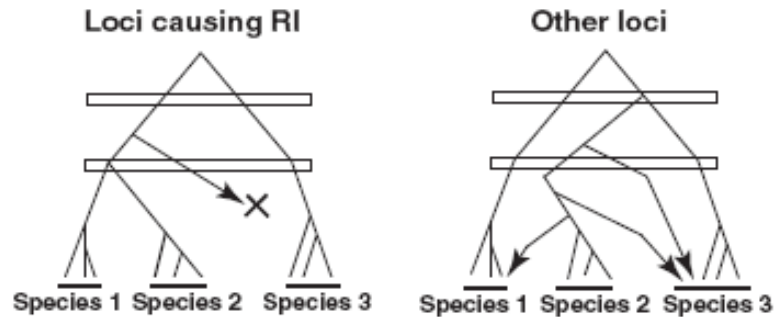
После завершения видообразования отбор может благоприятствовать появлению новых аллелей байндинга



У морских ежей редкие аллели препятствуют полиспермии и повышают успех оплодотворения (по Levitan and Ferrell 2006)

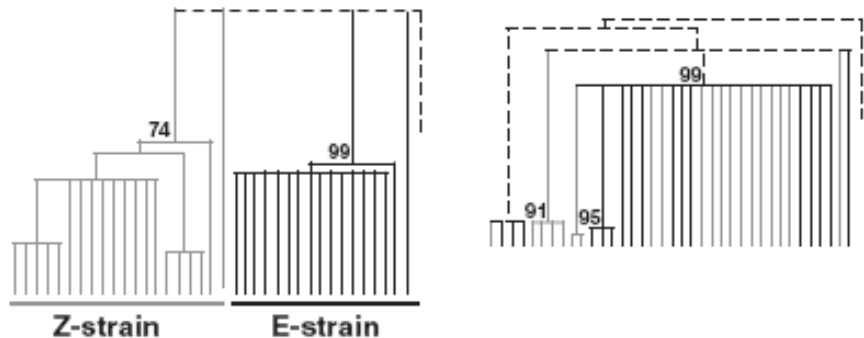
Генеалогия «генов видообразования» и нейтральных локусов

(a) Hypothetical

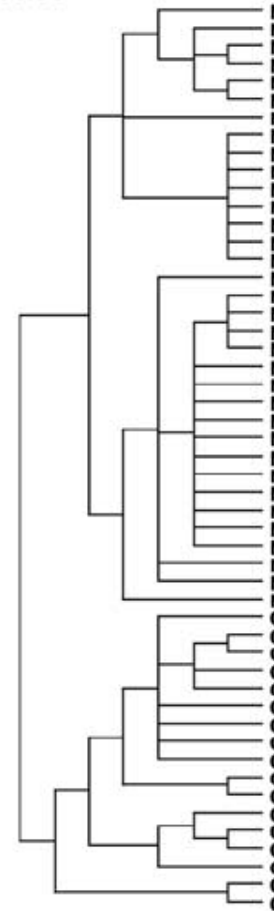


(b) *Ostrinia*

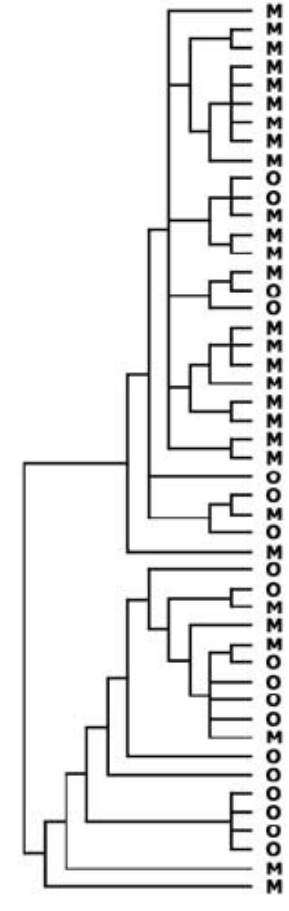
Tpi (in genomic region causing RI) Other locus (*Ldh*)



a *Bindin* is reciprocally monophyletic between species



b tRNA-deacylase is highly polyphyletic



«Сенсорное видообразование» у насекомых (и не только)

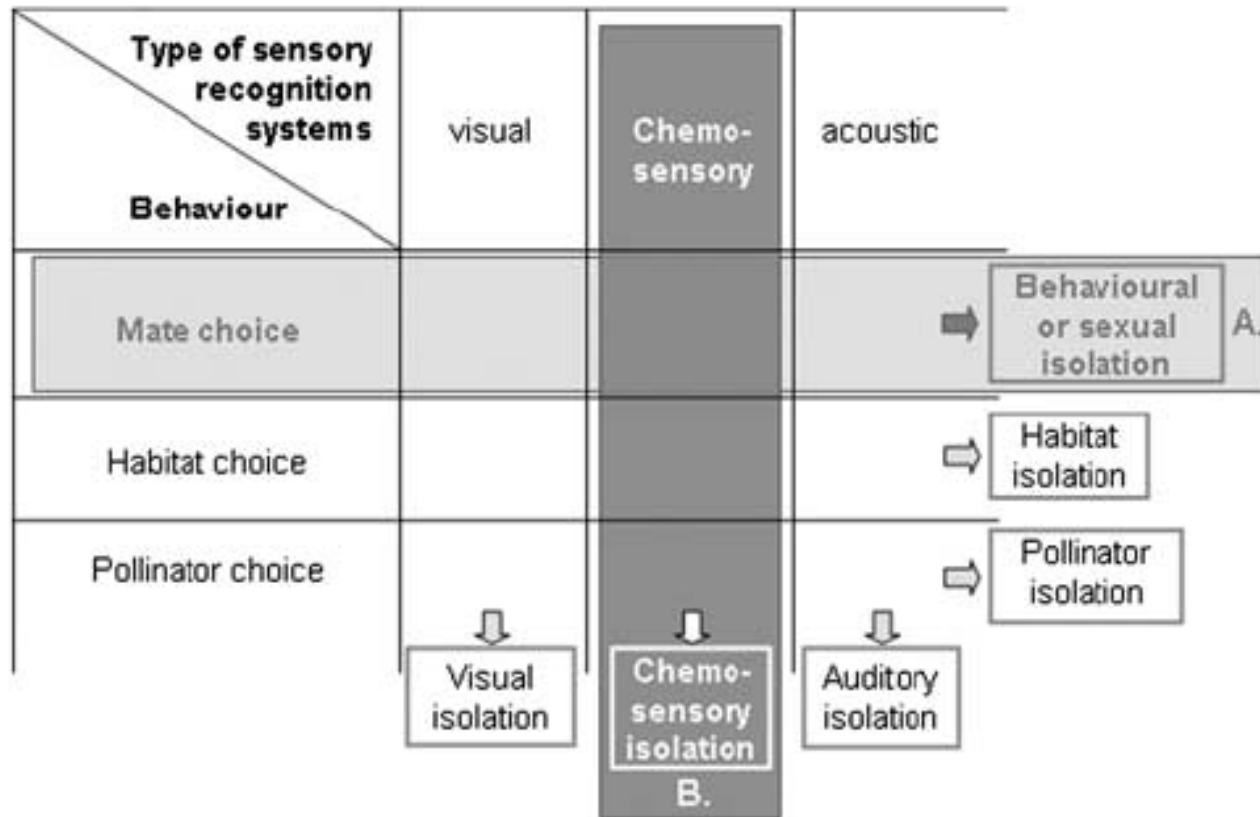


Figure 1 Modalities of 'sensory speciation'. This figure represents

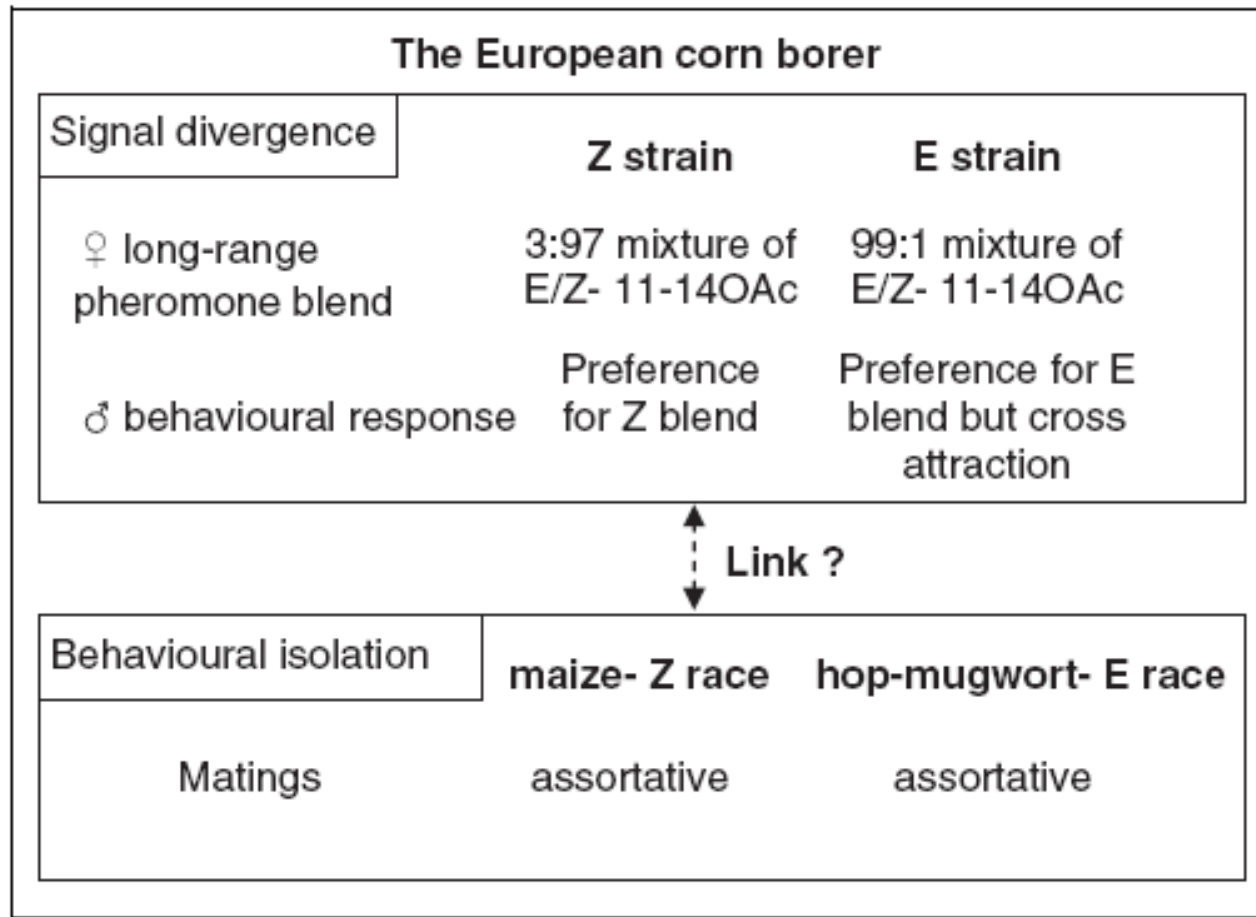
Heredity (2009) 102, 77–97
© 2009 Macmillan Publishers Limited All rights reserved 0018-
www.nature.com/hdy

REVIEW

On the scent of speciation: the chemosensory system and its role in premating isolation

C Smadja and RK Butlin
Department of Animal and Plant Sciences, The University of Sheffield, Sheffield, UK

Кукурузная моль *Ostrinia nubilalis* – 2 расы отличаются пропорциями феромонов.



Боярышниковая моль *Rhagoletis pomonella*

- ▶ Классический пример видообразования, приуроченного к специализации на объекте питания (изначально боярышник, затем яблоня, в последнее время - шиповник) и ассортативному скрещиванию.

