

Молекулярная Зоология, весна 2014

лекция 3

Видообразование и «гены видообразования».
Генетические механизмы, участвующие в формировании
новых видов (часть 2).

Видообразование по наличию или отсутствию ветвления делится на филетическое и дивергентное.

- ▶ Филетическое видообразование по наличию или отсутствию прогрессивных изменений делится на стасигенез и анагенез.
- ▶ Дивергентное видообразование по наличию или отсутствию пространственного обособления (изоляции) делится на симпатрическое и аллопатрическое.



Филетическое видообразование

- ▶ Это процесс превращения одного вида в другой, трансформация вида-предка в вид-потомок в течение больших отрезков времени без формирования дочерних видов.
- ▶ **Стасигенез** (греч. *стазис* — застой) — длительное существование вида без изменений. Такой тип видообразования характерен для персистентных форм - "живых ископаемых".
- ▶ **Анагенез** - это процесс быстрого прогрессивного преобразования вида, не сопровождающийся распадением его на дочерние виды.
 - ▶ Кролики на острове Порто-Санто изменились фенотипически и приобрели репродуктивную изоляцию за 400 лет. В среднем плейстоцене, начавшемся 2 млн. лет назад, на Кавказе в течение 50-60 тысяч поколений существовал один вид зубра. Позже он трансформировался в новый вид, причем переход к новому виду занял 2—4 тыс. поколений (10—16 тыс. лет).

Дивергентное видообразование

- ▶ видообразование, при котором исходный вид дает два или несколько дочерних видов
- ▶ **Симпатрическое видообразование.** Термин образован из греческих слов "сим" — вместе и "патрис" — родина. Возникновение нового вида в ареале родительского. По механизму образования дочерних видов симпатрическое видообразование делится на экологическое, аллохронное, полиплоидное, гибридное и хромосомное.
- ▶ **Аллопатрическое видообразование** - это географическое видообразование, образование новых видов из географических популяций. Греческое слово "аллос" означает "чужой", а "патрис" - "родина". Видообразование как результат пространственной изоляции.



В предыдущей лекции мы обсуждали:

:

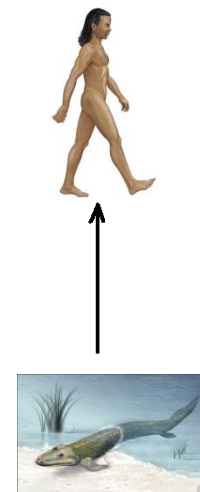
1. Концепции вида (биологическая, экологическая, филогенетическая, эволюционная, Genotypic cluster, Recognition Sp.C и другие.

2. Три типа видообразования:

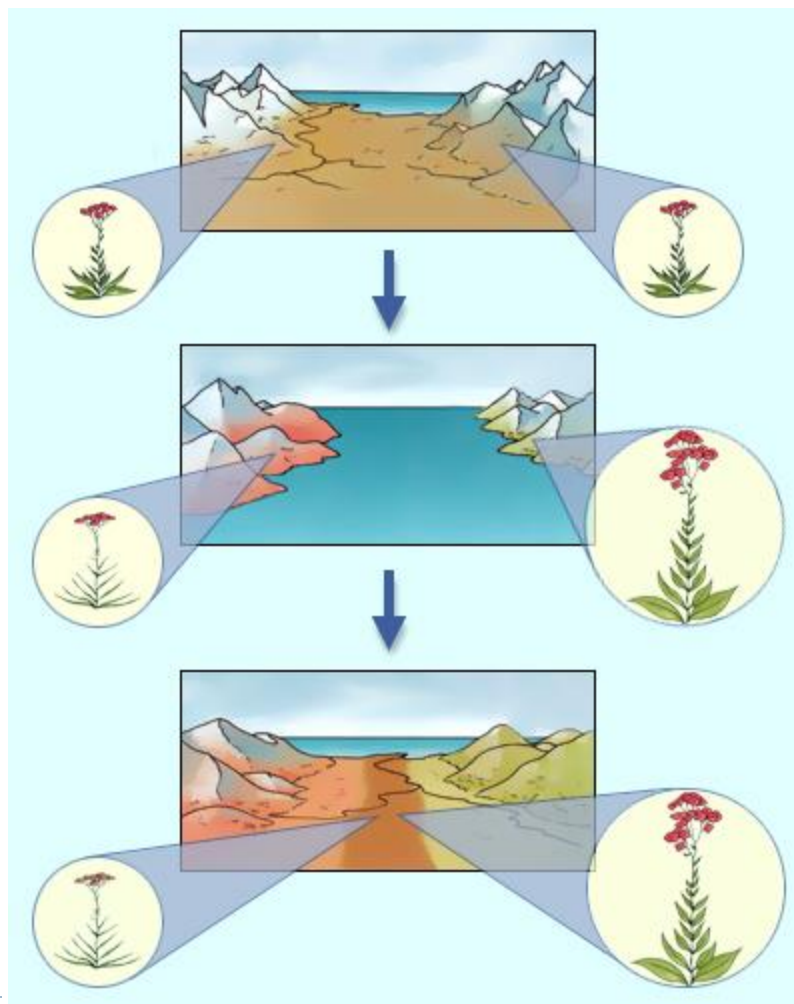
1) Филетическое (Phyletic) видообразование

2) Аллопатрическое (Allopatric) видообразование

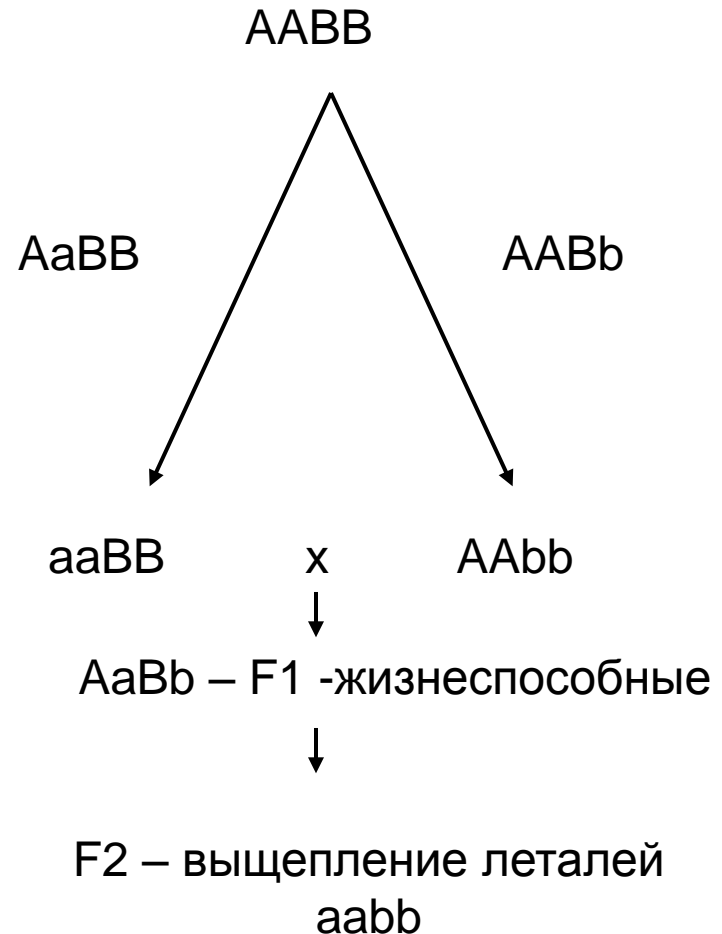
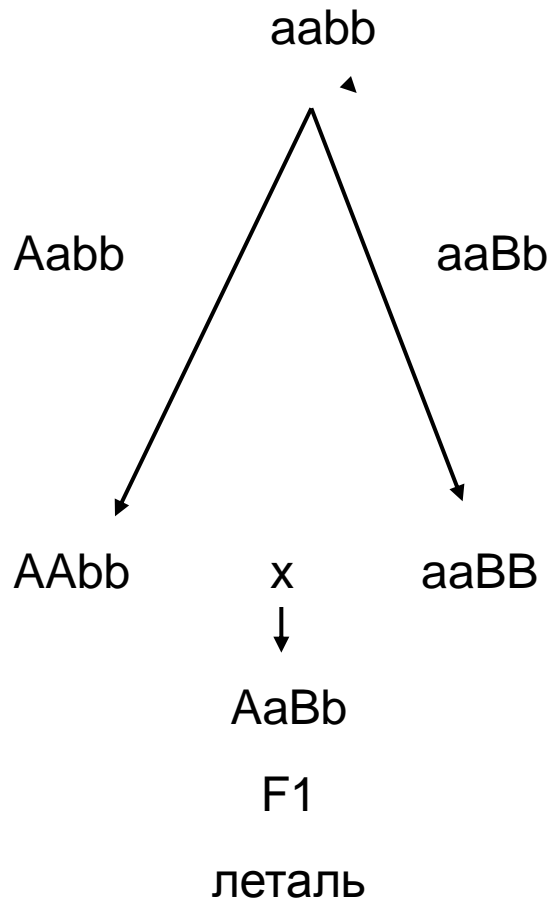
3) Симпатрическое (Sympatric). Видообразование – без географической изоляции



Классическое видообразование по Майру



Модель несовместимости Добжанского (1937) – Мюллера (1942)



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

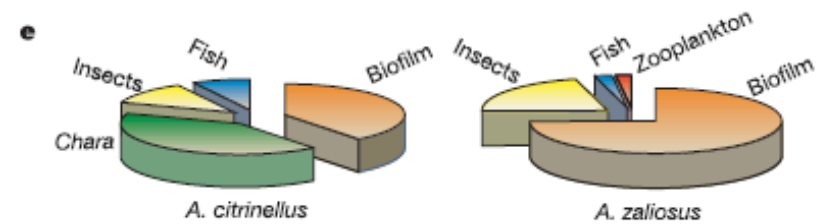
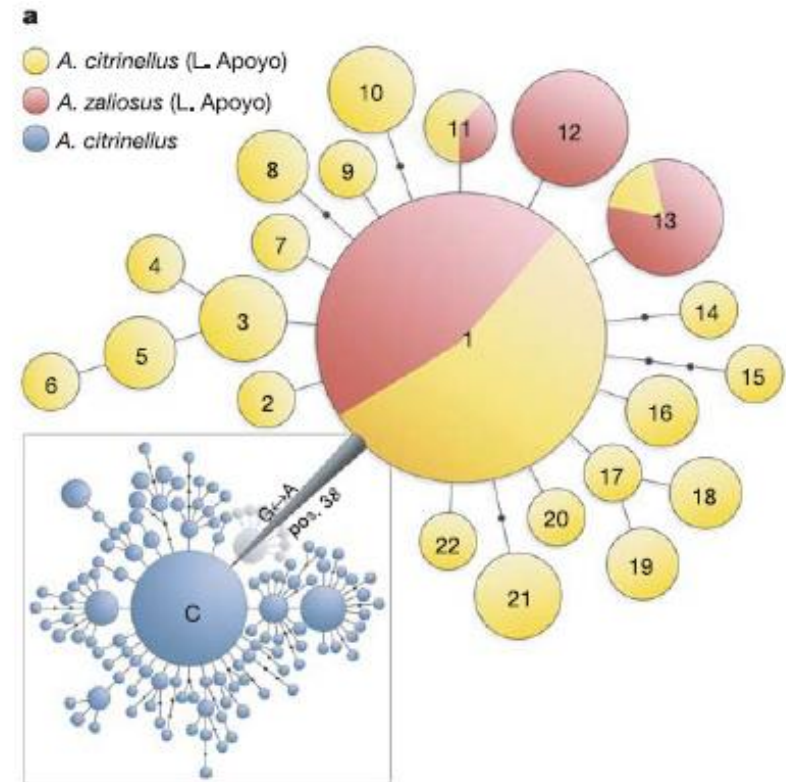
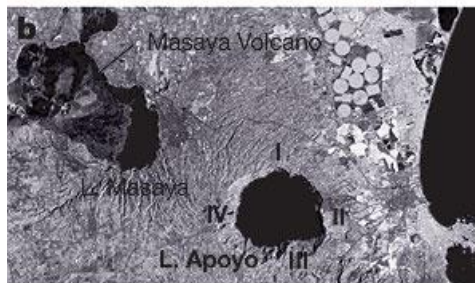


● *Amphilophus citrinellus*



■ *Amphilophus zaliosus*

Amphilophus flock



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)



Боярышниковая моль *Rhagoletis pomonella*



Apple fruit

Rhagoletis pomonella
(Photo Guy Bush)



Hawthorn fruit



Flowering dogwood fruit

«Сенсорное видообразование» у насекомых (и не только)

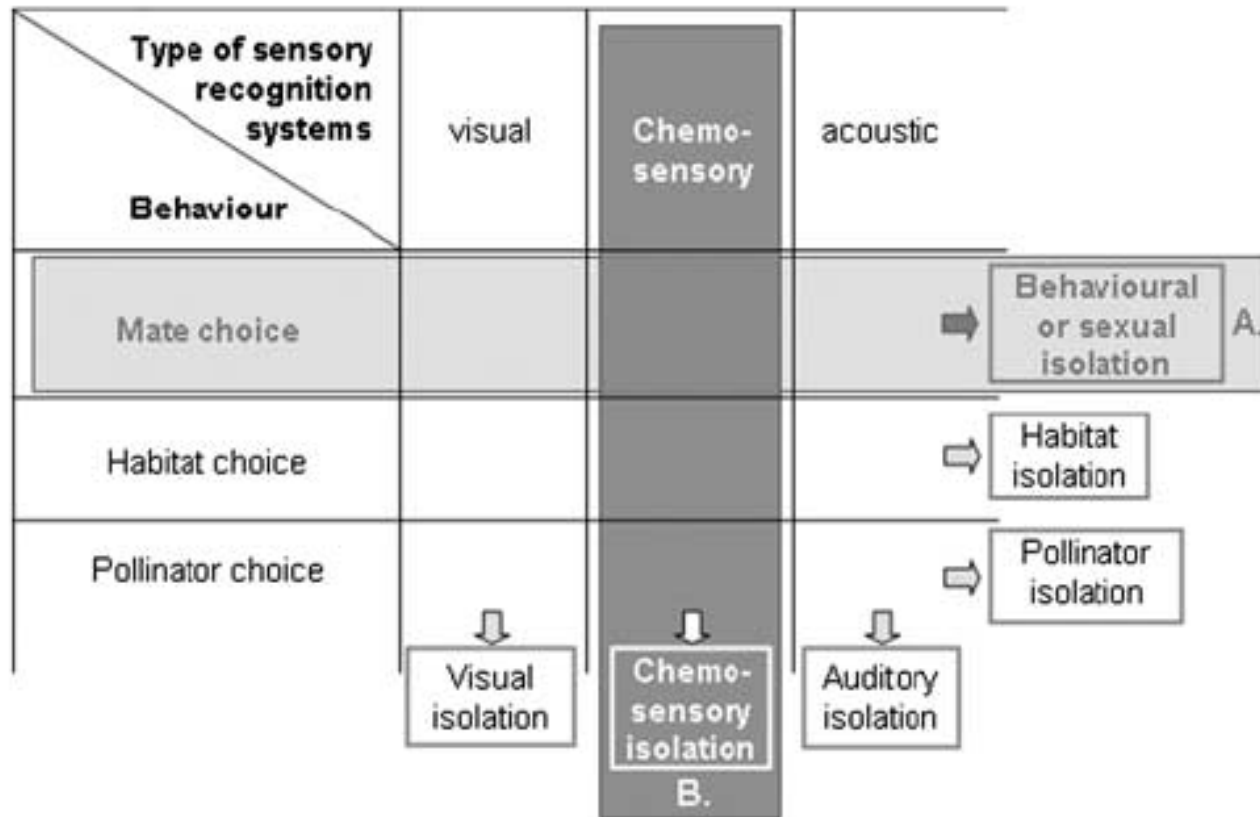


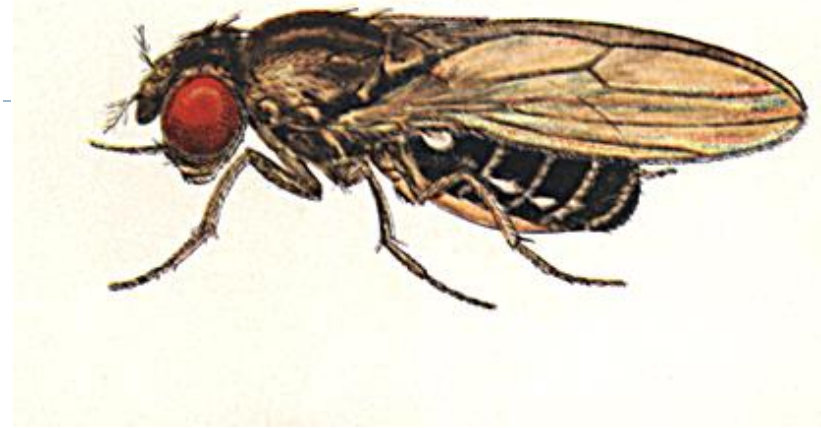
Figure 1 Modalities of 'sensory speciation'. This figure represents

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

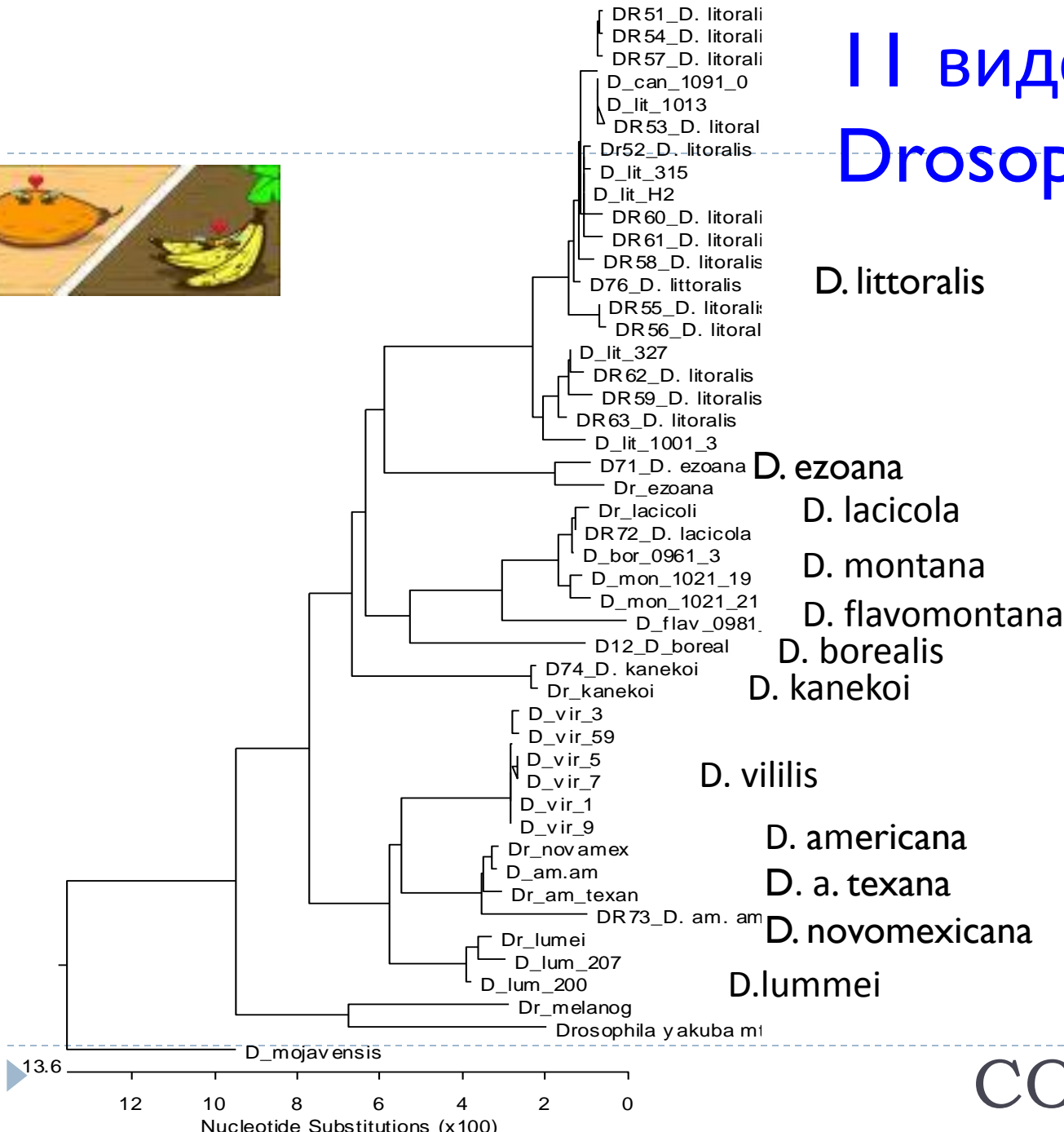


Как виды распознают друг друга???



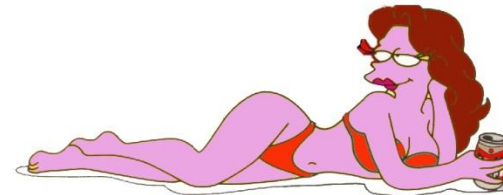
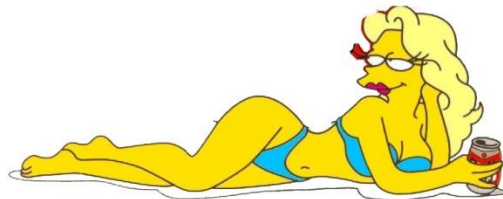
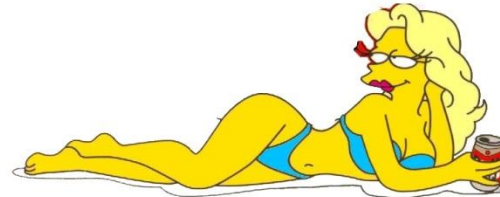
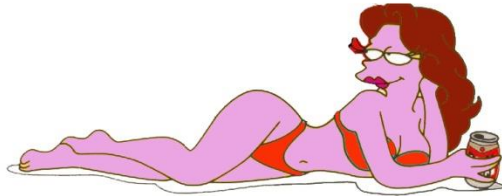
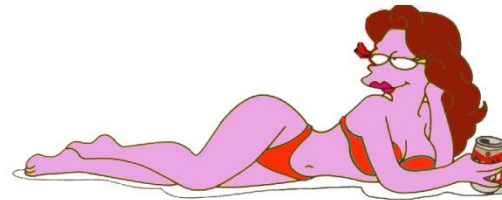


II видов группы *Drosophila virilis*:

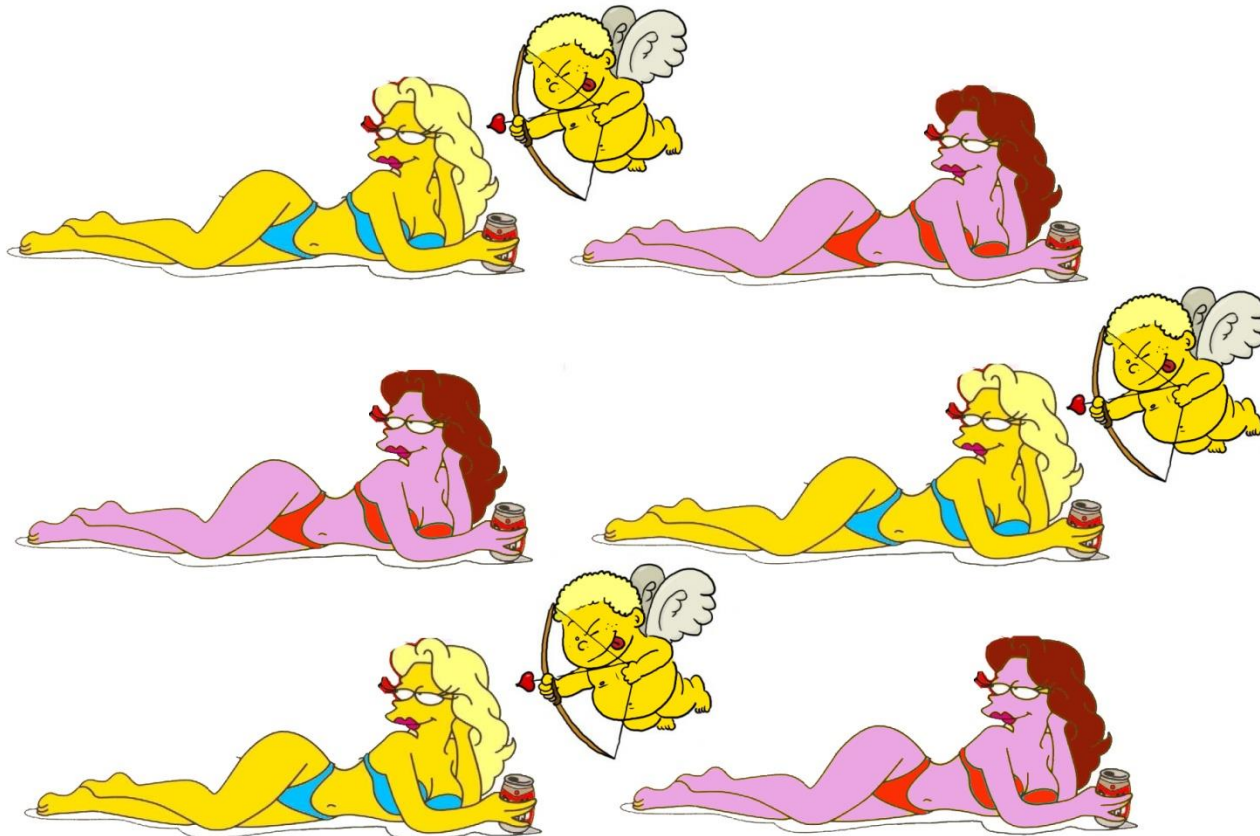


COI (695 b.p.)

In sympatry, two species are frequently co-occurs



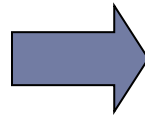
But with choice given, fly male mates
with conspecific female



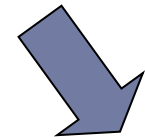
Этапы ухаживания у *D. virilis* group



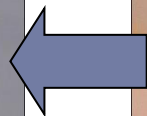
Tapping and licking



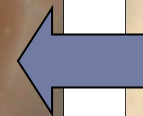
circling



copulation



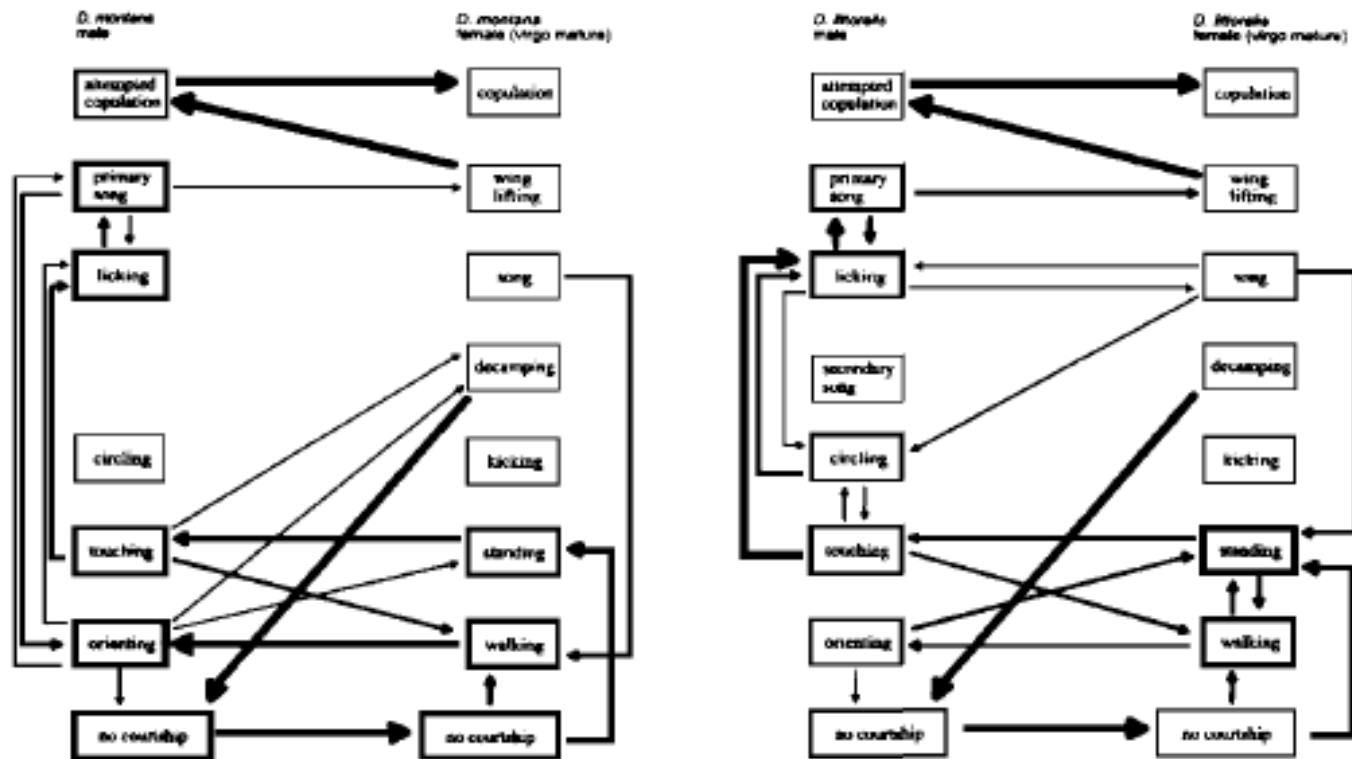
Copulation attempts



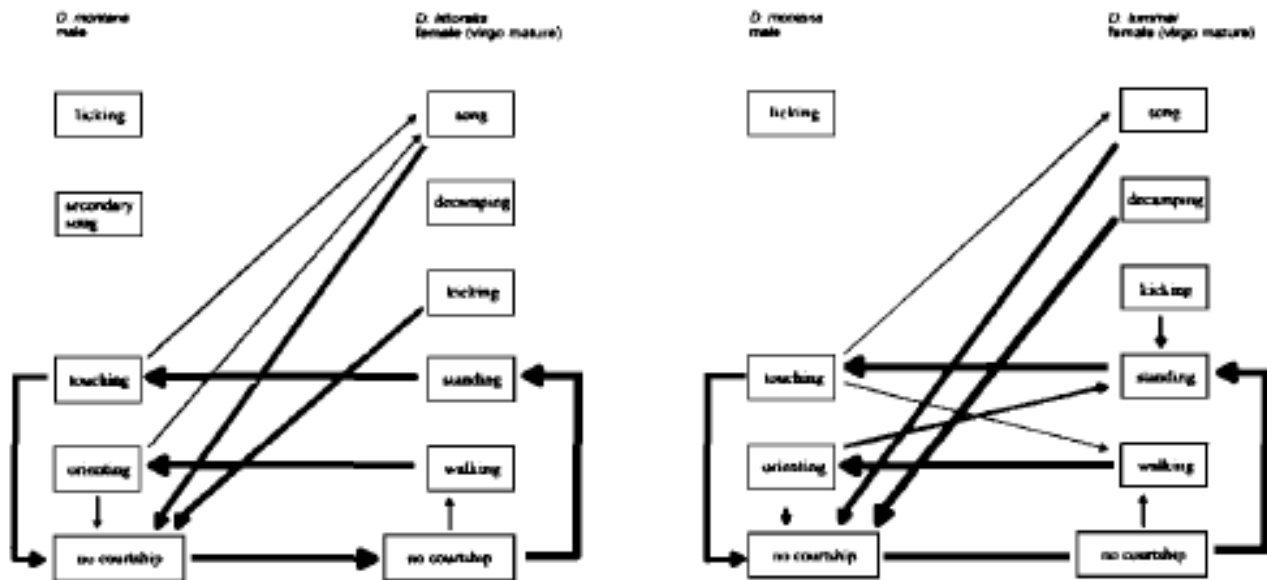
singing

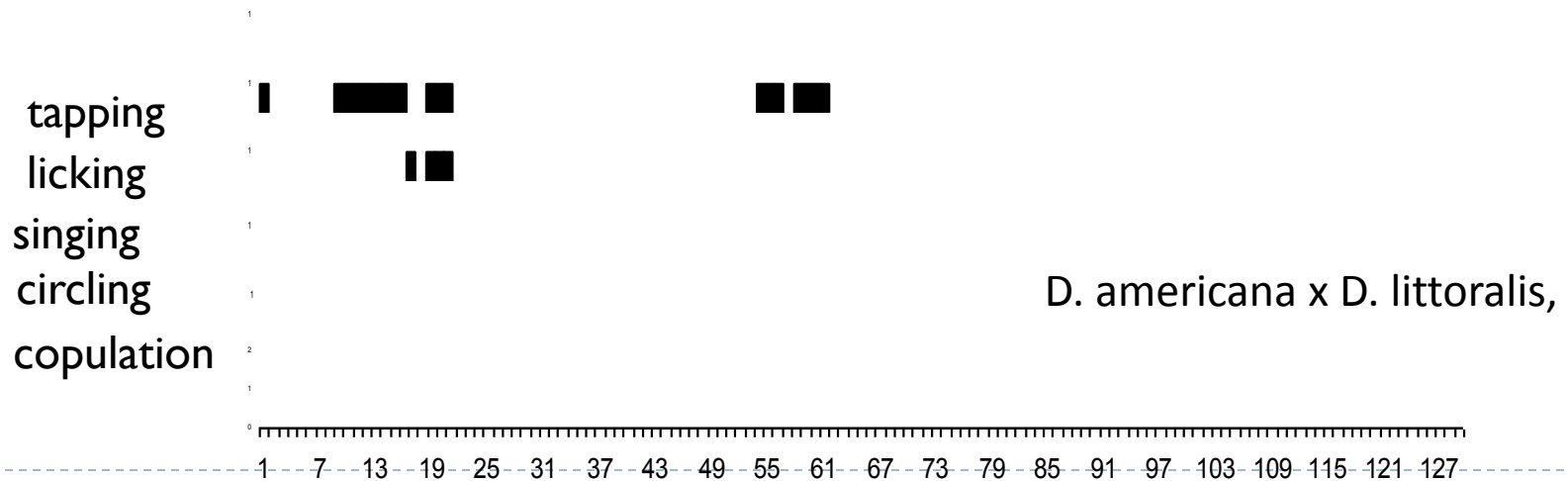
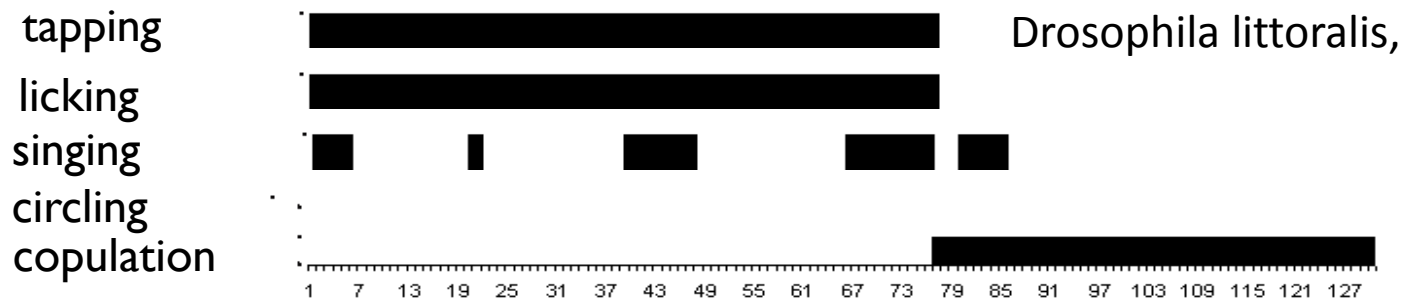


Последовательность событий при встрече конспецифичной пары у видов группы *D. virilis* (Liimatainen and Hoikkala, 1997)



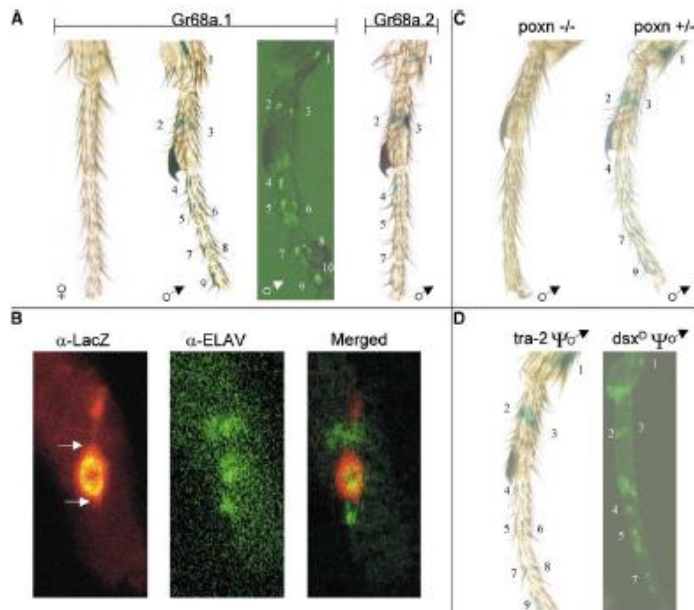
Последовательность событий при встрече гетероспецифичной пары у видов группы *D. virilis* (Liimatainen and Hoikkala, 1997)





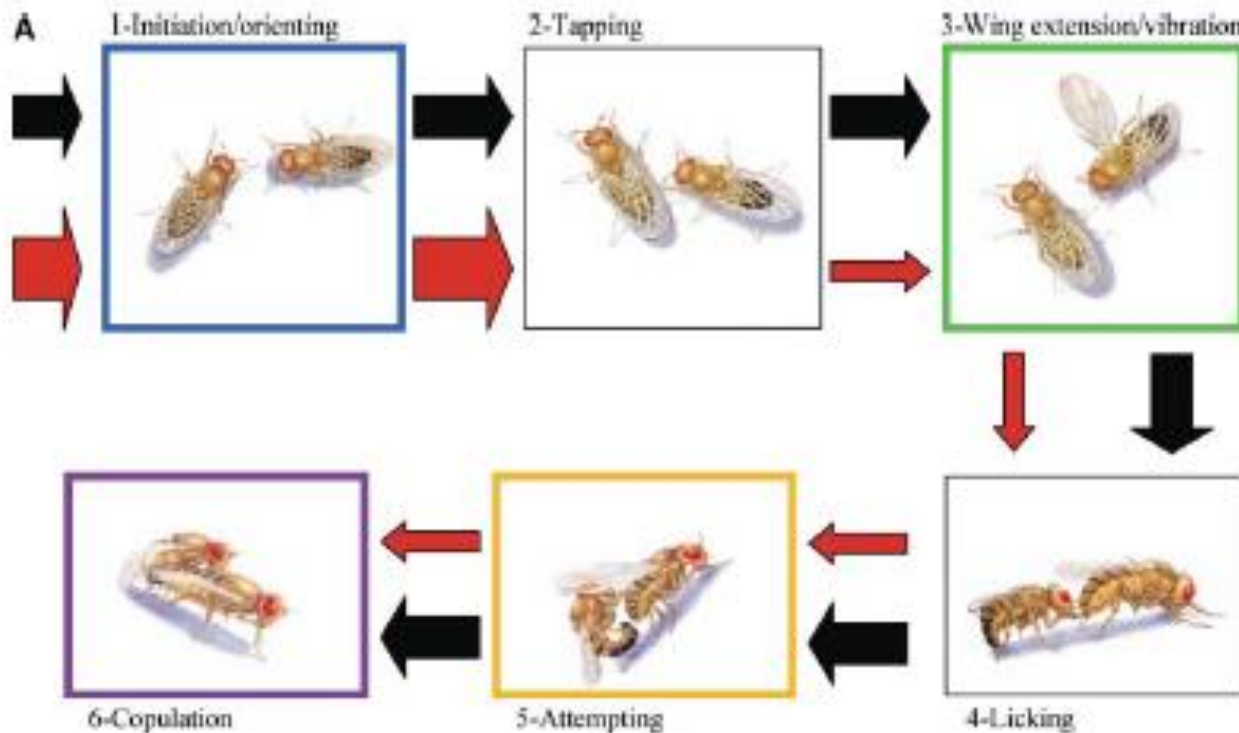
A Putative *Drosophila* Pheromone Receptor Expressed in Male-Specific Taste Neurons Is Required for Efficient Courtship

Steven Bray and Hubert Amrein*
Duke University Medical Center
Department of Molecular Genetics and



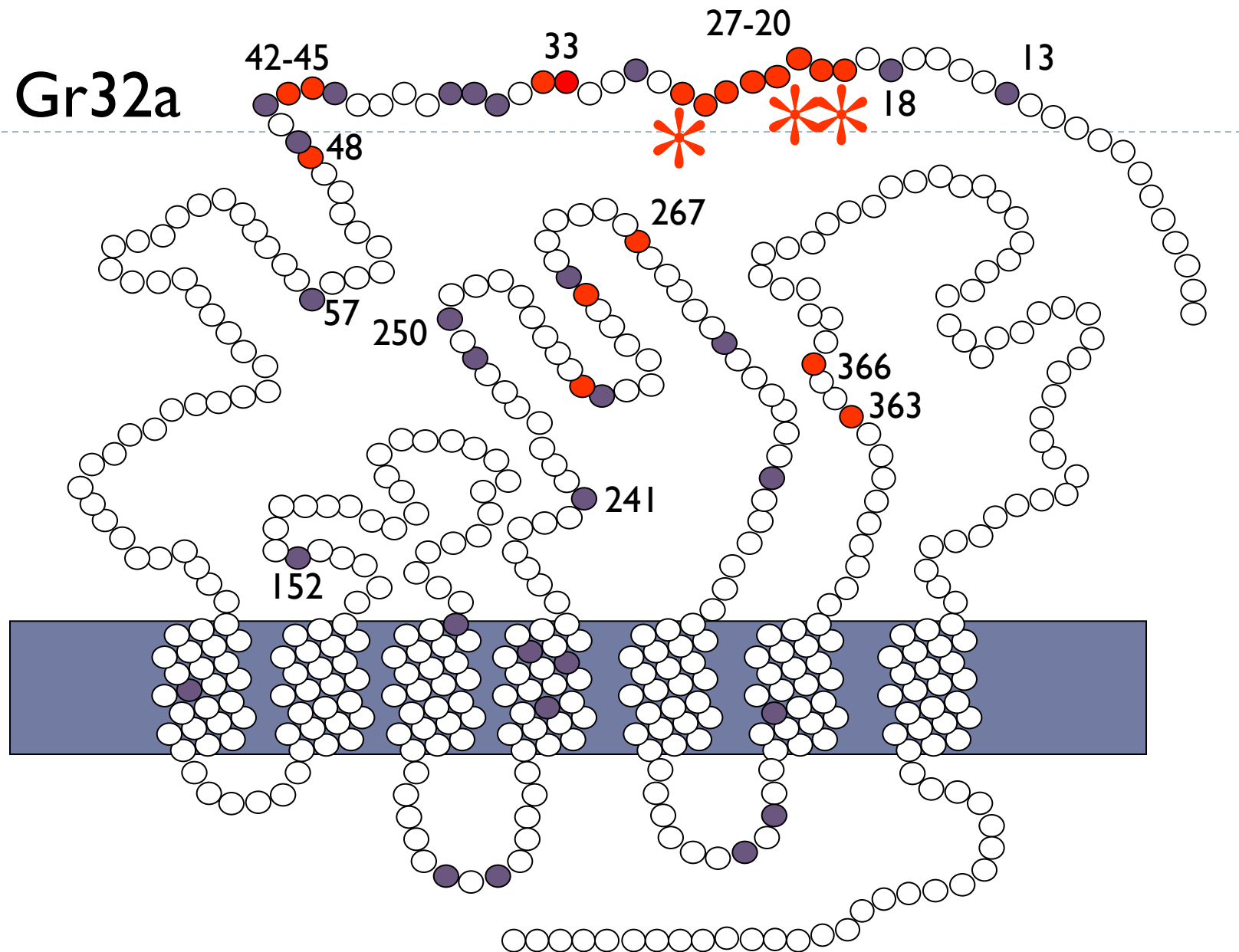
- *Gr68a* Is Expressed in Gustatory Neurons of the Male Foreleg
- Neurons Expressing *Gr68a* Are Required for Normal Courtship

Effect of Gr68a inactivation in *D. melanogaster*



Экспрессия гена *Gr68a* необходима для продолжения спаривания («ощупывание самки»)

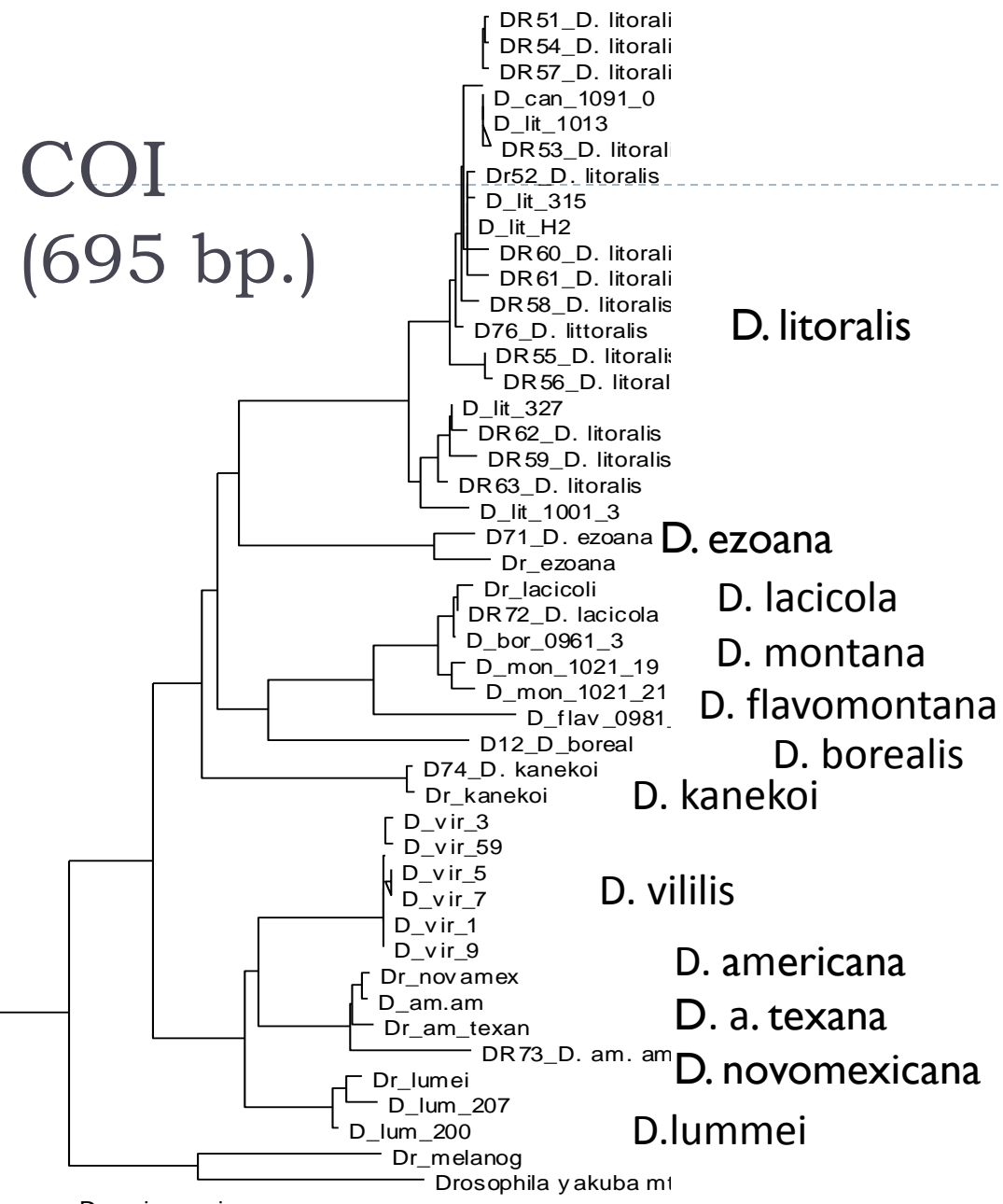
Gr32a



Sites under positive selection (PAML)

COI
(695 bp.)

GR32a
ECI



LSVQPQQRR-LSPHPHLLGN

L-----QRR-HSPHPHLLGND

LSVQPQQ**PR**LSPHPHLLGND

LSV**HT**QQRR-LSPHPHLLGND

LLVNPQQRR-LSPH**PH**LLGND

LSVQPQQRR**THP**PHPHLLGND

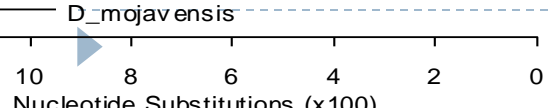
LQVQPQQRR-LSPHPHLLDND

LQVR---RS-LSPHPHALG**SD**

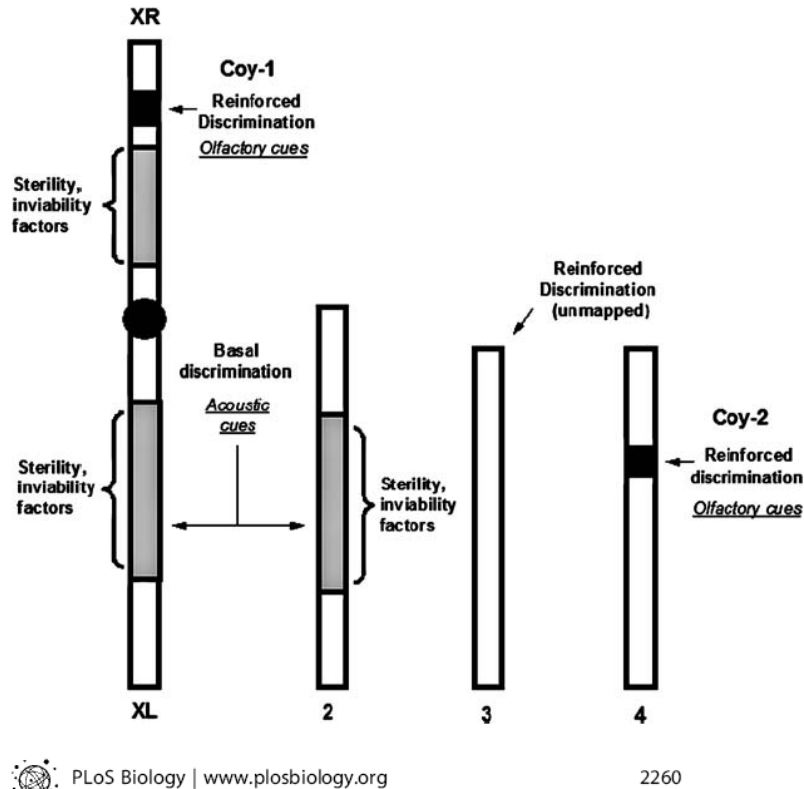
LQVQPQQRI-LSPHPHALGND

LQVQPQQRI-LSPHPHALGND

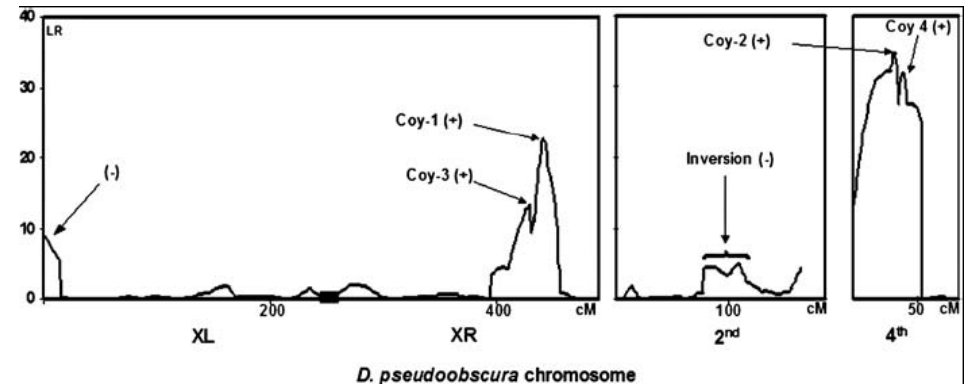
LQVQPQQRI-**LA**PHPHALGND



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



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



Open access, freely available online PLOS BIOLOGY

The Genetics of Speciation by Reinforcement

Daniel Ortiz-Barrientos*, Brian A. Counterman, Mohamed A. F. Noor

Department of Biological Sciences, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana, United States of America

Эксперимент «с выбором» и «без выбора»

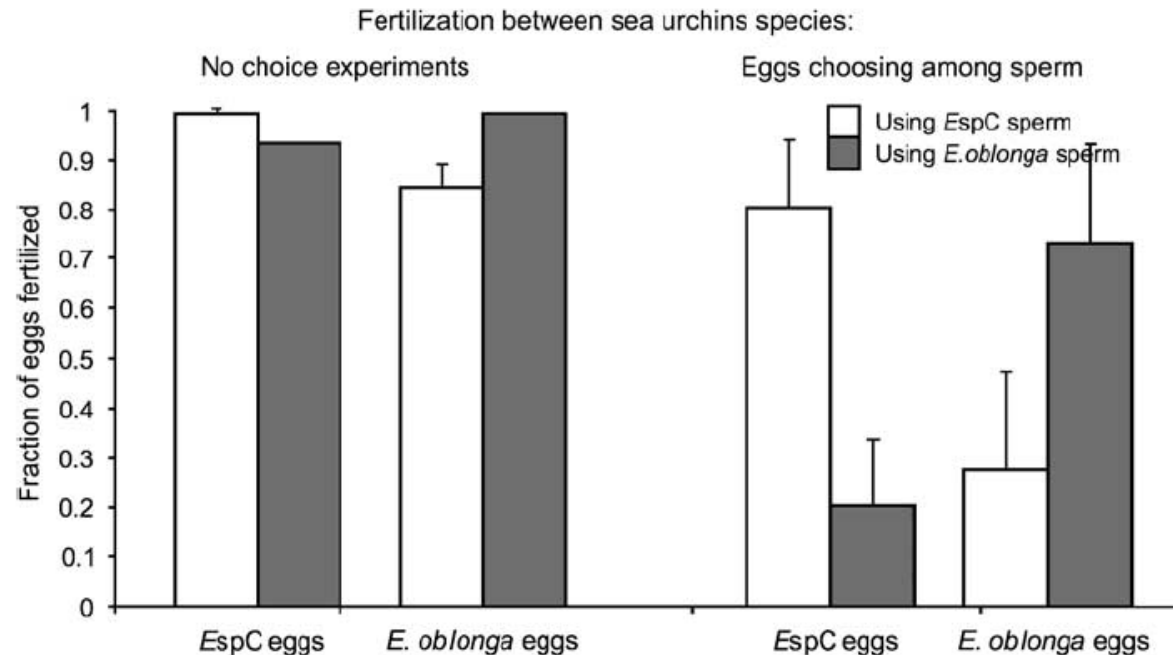


Figure 1 When eggs of the sea urchins *Echinometra oblonga* and *E. sp. C.* are given sperm from either species in no choice experiments, interspecific fertilization rate is high. However, when sperm from the two species are mixed in equal proportions, eggs are 2.5–4 times more likely to be fertilized 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!

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.

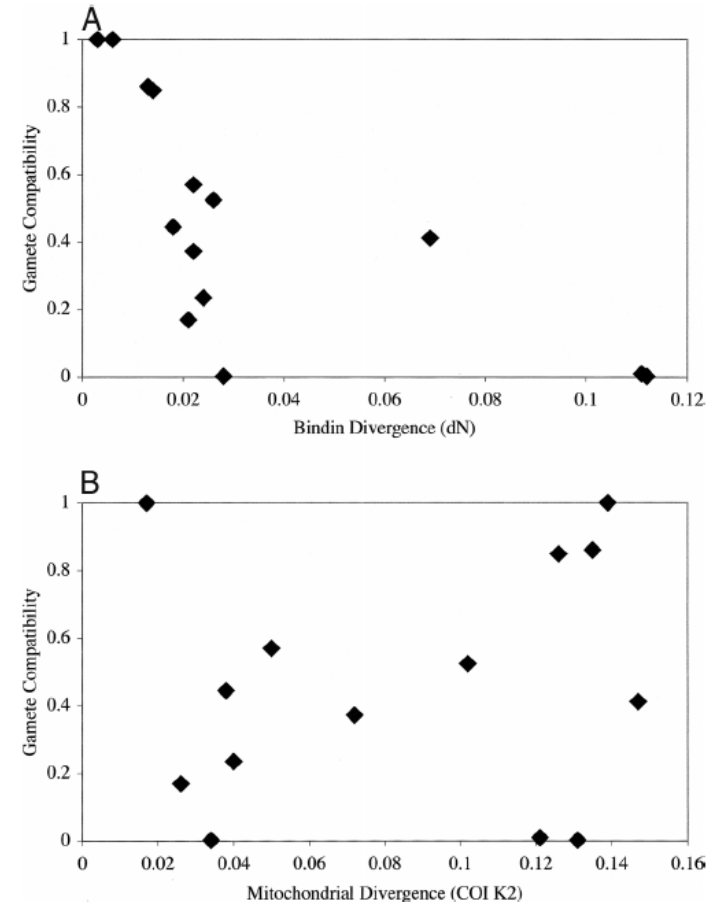


FIG. 1. Correlation between gametic compatibility and (A) divergence of bindin at nonsynonymous sites and (B) COI divergence for 14 interspecific (uncorrected for phylogenetic and statistical interdependence) comparisons. Nonsynonymous bindin divergence (d_N) was calculated in MEGA (ver. 2.1; Kumar et 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^{1,2}, S. L. Adams³, W. J. Swanson³, and V. D. Vacquier*

*Scripps Institution of Oceanography, University of California at San Diego, La Jolla, CA 92093-0202; ¹Department of Biology, University of Washington, Seattle, WA 98195-1800; ²Cawthron Institute, Private Bag 2, Nelson, New Zealand; and ³Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle, WA 98195-7730

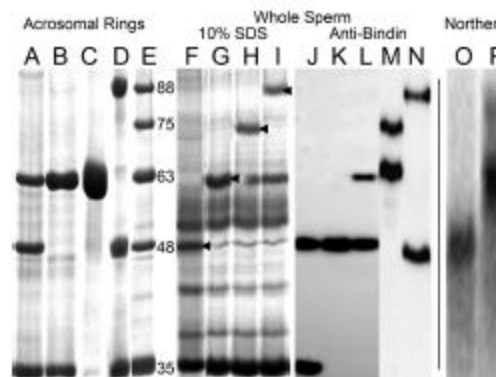


Fig. 1. Size variation in oyster bindin proteins and mRNA transcripts. (A-D) AR isolates from individual males (50 μ g protein per lane, Coomassie-stained). (E) The removal of the 34-kDa sperm nuclear basic protein from sample 8 with 0.6 M KCl. (F) AR isolates pooled from several males with 35-, 48-, 63-, 75- and 88-kDa bindins. (G-I) Extracts of whole-sperm from individual males (50 μ g 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 μ g 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.

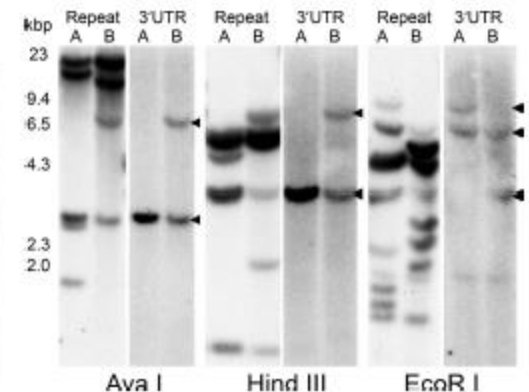


Fig. 3. Southern blots of two diploid males (A and B) digested with three enzymes whose recognition sites are not in full-length bindin cDNA (AvaI, HindIII, and EcoRI). Shown is 10 μ g of digested DNA per lane. Probes of the 3' UTR show a maximum of two bands per individual, suggesting that oyster bindin 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

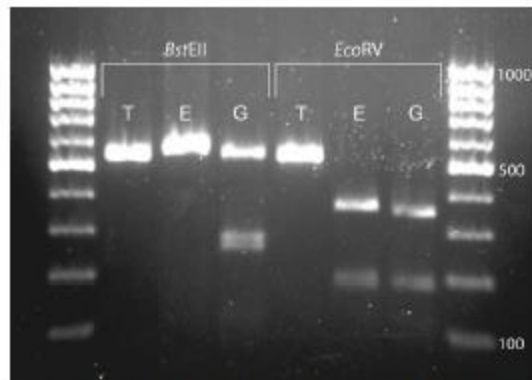


FIG. 2.—Restriction digests of genomic amplifications from representative individuals of *Mytilus trossulus* (WA774), *Mytilus edulis* (WH390), and *Mytilus galloprovincialis* (LJ876). The *BstEII* restriction site is only present in group D alleles, and the *EcoRV* site is present in all *M. edulis* 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

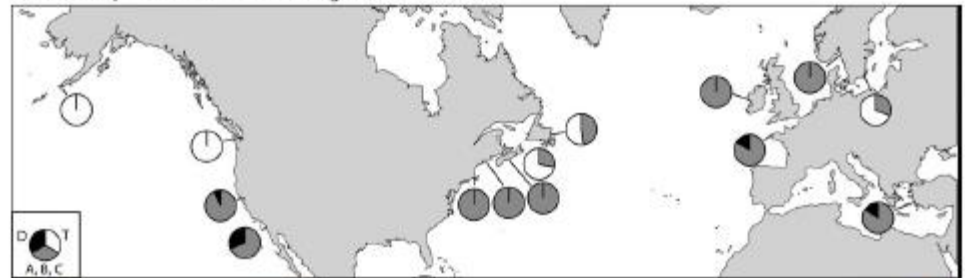
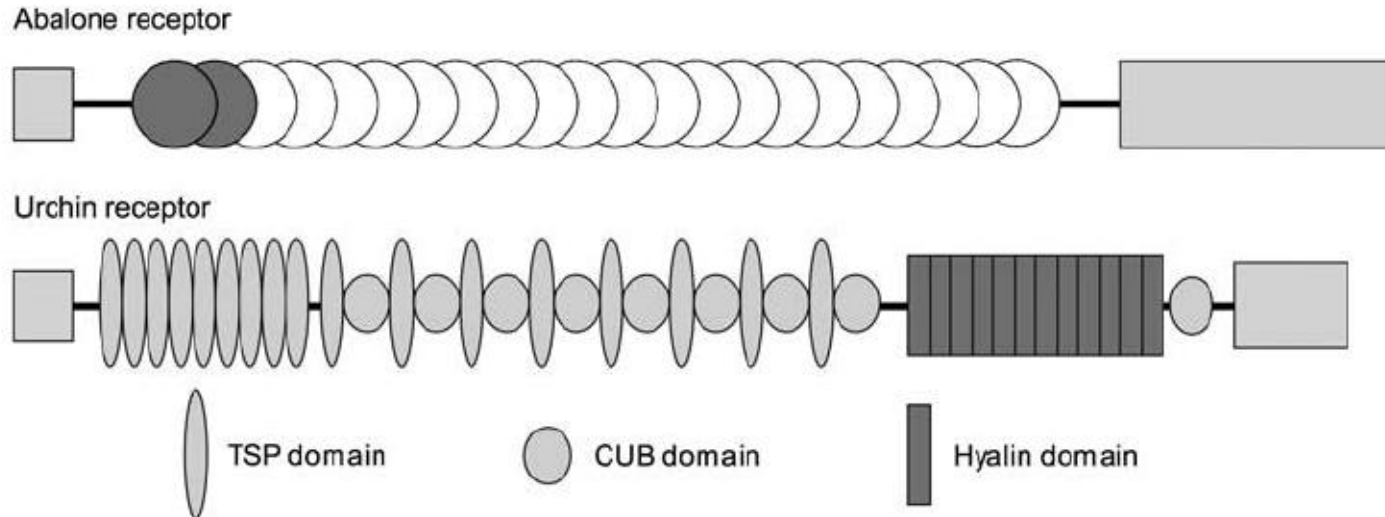
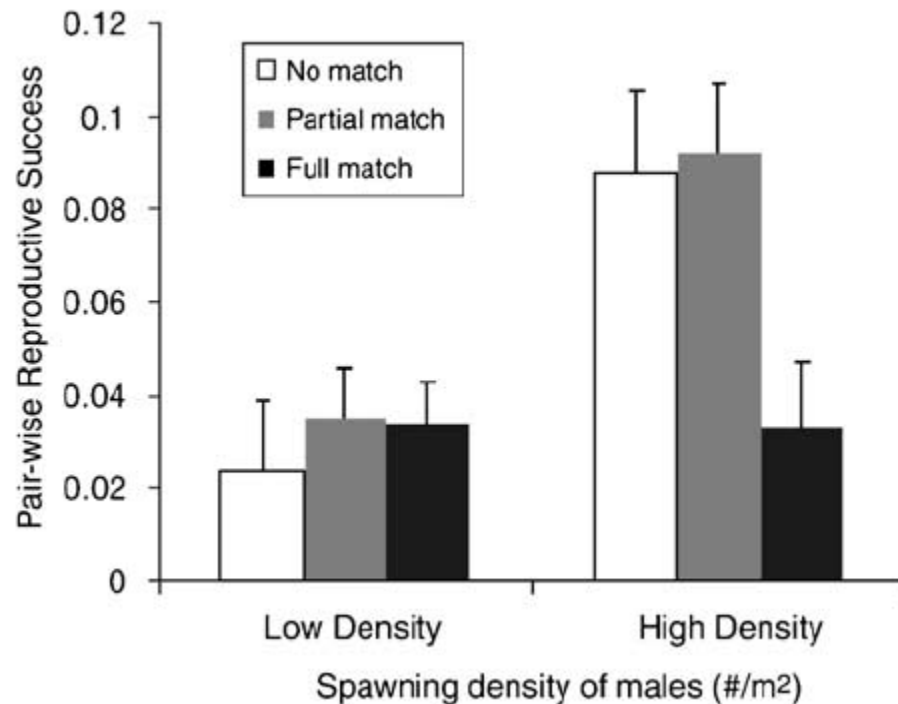


FIG. 1.—Sampling locations and observed M7 lysin frequencies. (A) Sampling locations. E, G, and T (*Mytilus edulis*, *Mytilus galloprovincialis*, and *Mytilus trossulus*, respectively) indicate the species composition at each location. Hybrid individuals have been found wherever 2 species are sympatric. 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.

Движущий отбор в доменах связывания с белками спермия



После завершения видообразования отбор может благоприятствовать появлению новых аллелей байндинга



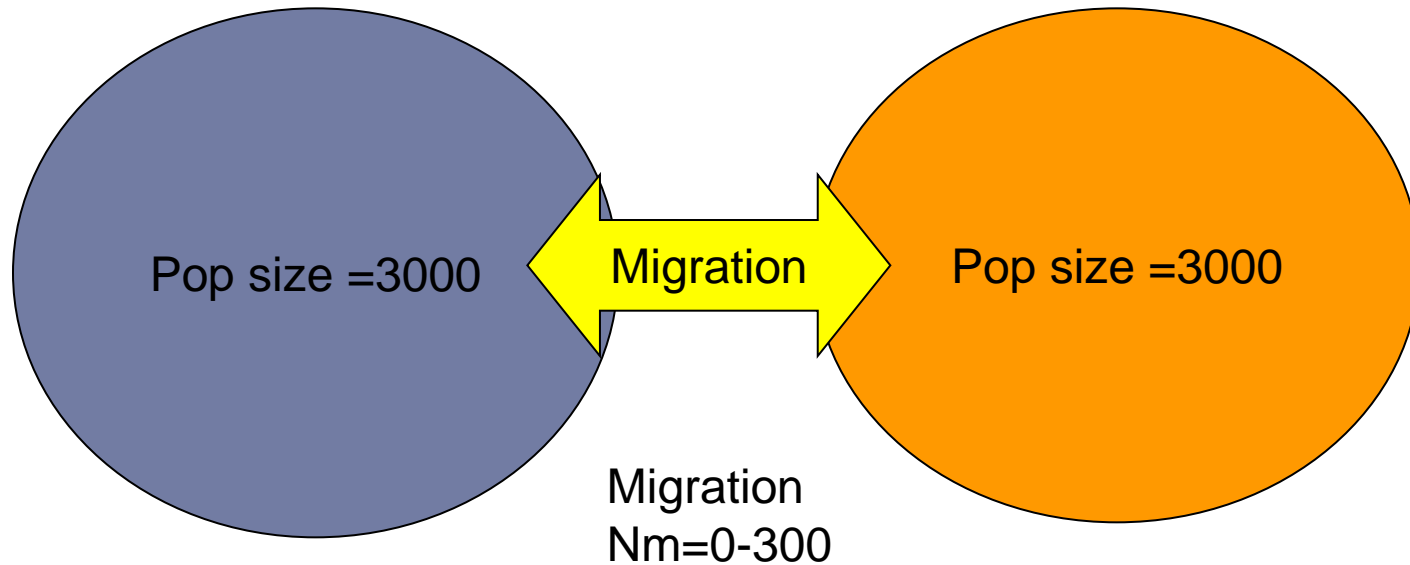
У морских ежей редкие аллели препятствуют полиспермии и повышают успех оплодотворения (по Levitan and Ferrell 2006)



Individual-based simulation model

Selection: $AA > AB > BB$
Averaged for 5 loci

Selection: $AA < AB < BB$
Averaged for 5 loci



Mate recognition (1-5 loci) AA, AB = wild type
BB = new type

Локусы менделируют, нуклеотидная последовательность наследуется по материнской линии

Mutation rate от 10^{-4} до 10^{-7} Transition/transversion = 5/1

Individual-based computer simulation model

▶ Two sets of loci:

▶ mate recognition system (MRS)

- ▶ A-ancestral and dominant (AA, Aa-old MRS)
- ▶ a-derived and recessive (aa – new MRC)

▶ Adaptation to resources

- ▶ B-generalist (ancestral state)
- ▶ b-specialist (new niche)
 - Ancestral niche: $S_{BB} > S_{Bb} > S_{bb}$
 - New niche: $S_{BB} < S_{Bb} < S_{bb}$

▶ Parameters

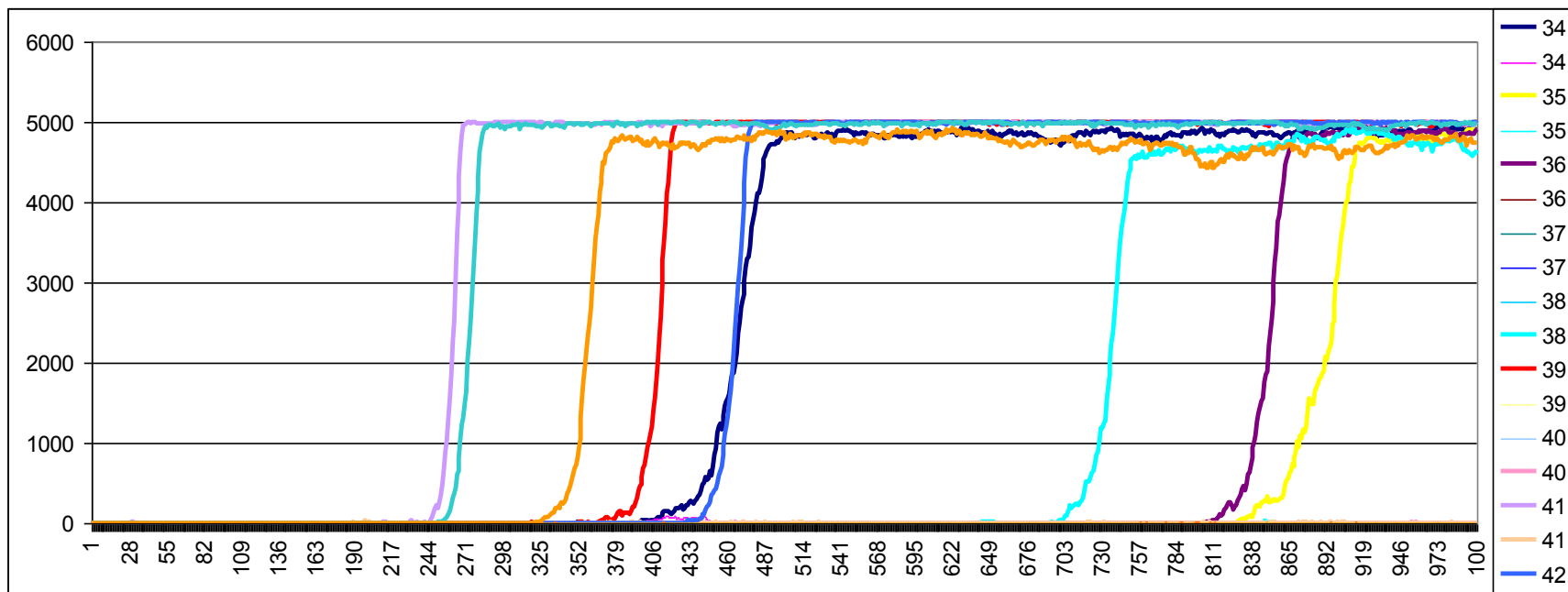
- ▶ Population size (500, 1000, 5000 ...)
- ▶ Mutation rate
- ▶ Selection for BB, Bb, bb
- ▶ Outbreeding coefficient (proportion of crosses between AA or Aa and aa).



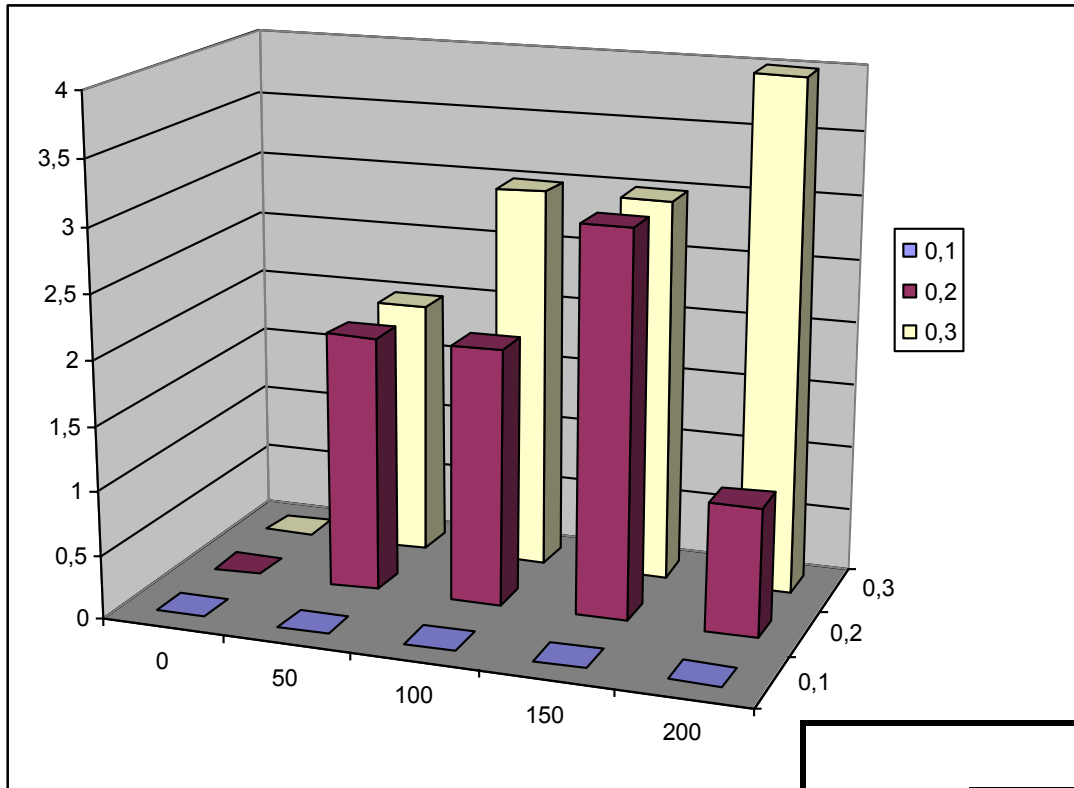
Types: specimen, population

- ▶ **type**
- ▶ **Tgene = (BB,AB,AA);**
- ▶ **Tgapl= (ga, gb);**
- ▶ **TGender = (M, F);**
- ▶ **Trace = (N,H,S);**
- ▶ **Tmt=(No,So);**
- ▶ **Tnuc=(C,T,A,G);**

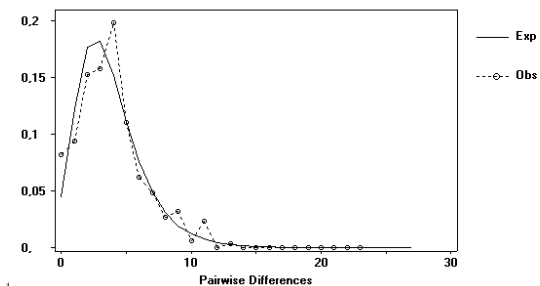
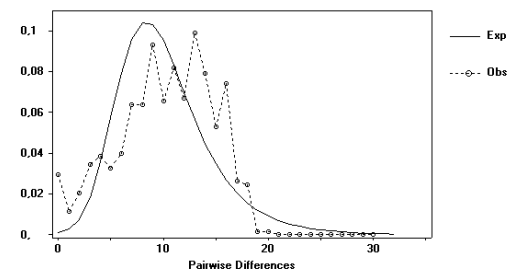
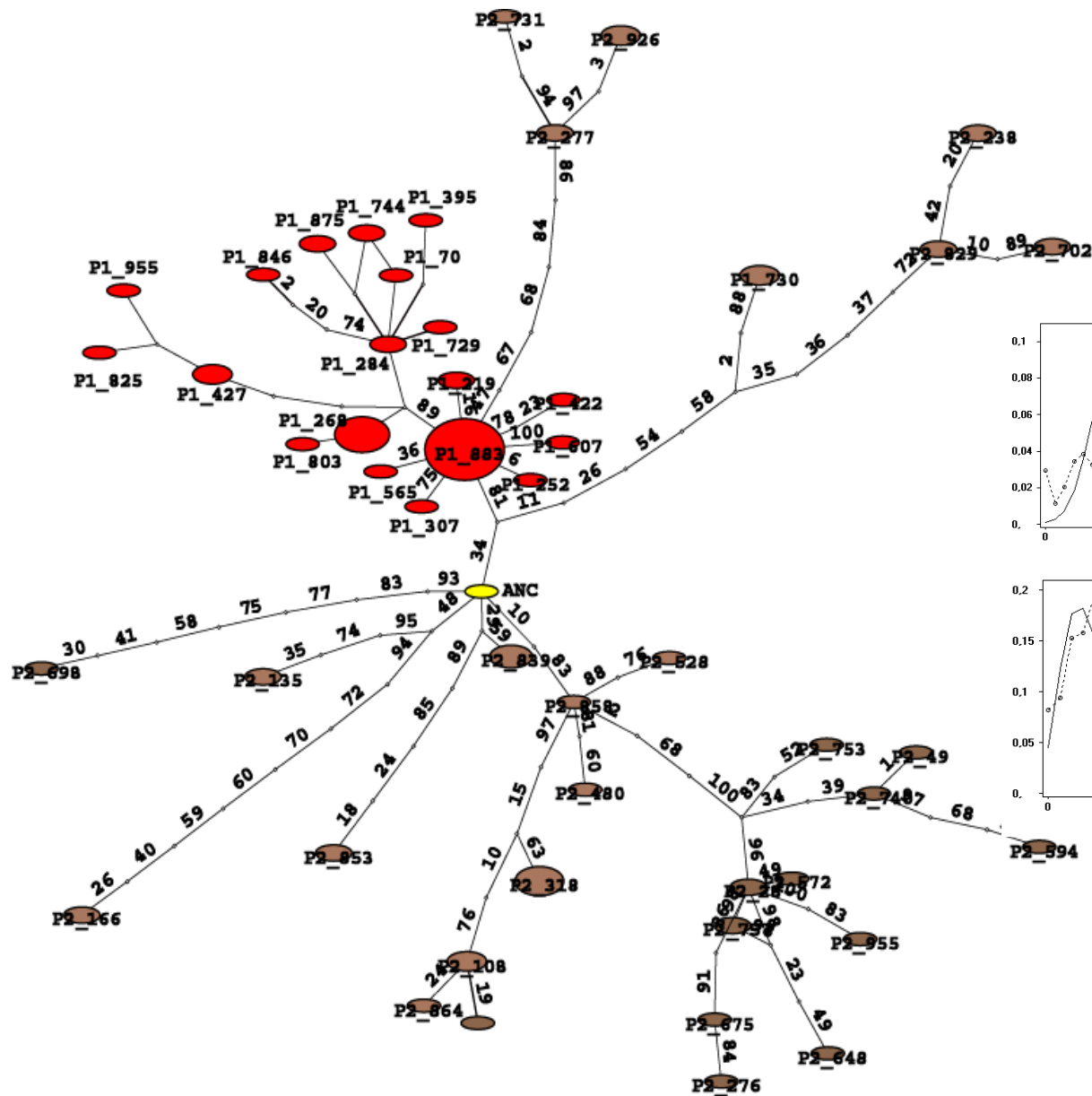
- ▶ **Specimen = record**
- ▶ **race: TRace;**
- ▶ **gend: TGender;**
- ▶ **mt : Tmt;**
- ▶ **locus : array[1..10] of Tgene;**
- ▶ **seq : array[1..100] of Tnuc;**
- ▶ **end;**
- ▶
- ▶ **Typepopul=array[1..3000] of specimen;**



Частота видообразования (из 6 повторов, 1000 поколений) при изменении силы отбора и числа мигрантов.



		selection		
migration		0,1	0,2	0,3
	0	0	0	0
	50	0	2	2
	100	0	2	3
	150	0	3	3
	200	0	1	4



«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