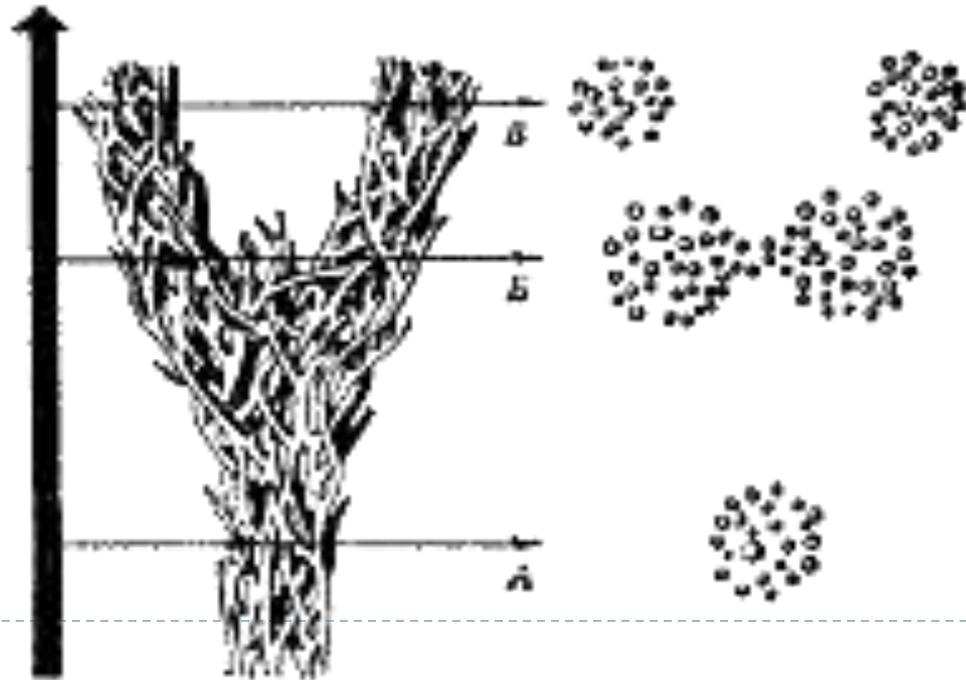
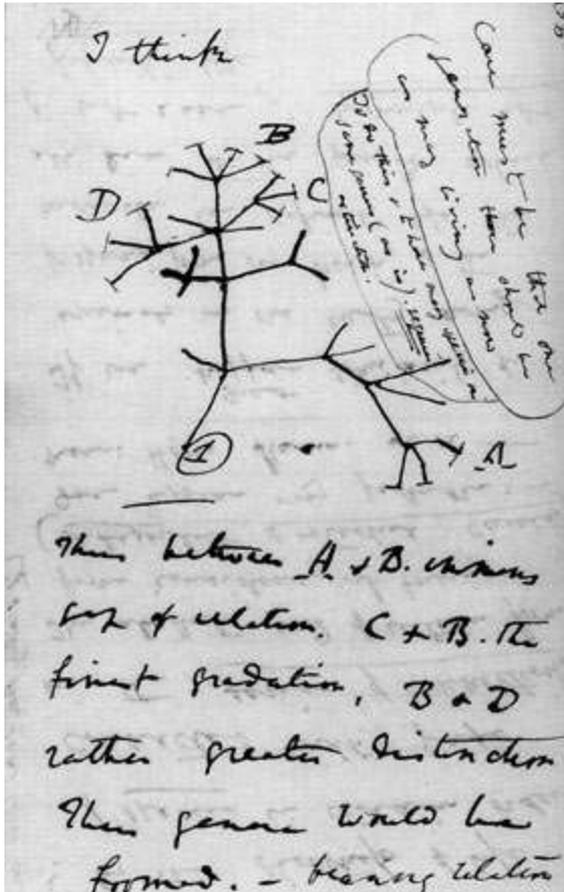
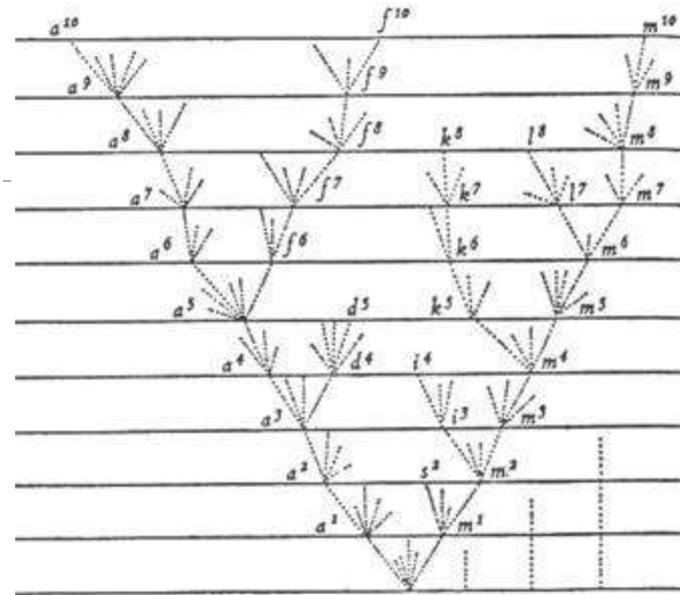


# Молекулярная Зоология, весна 2015

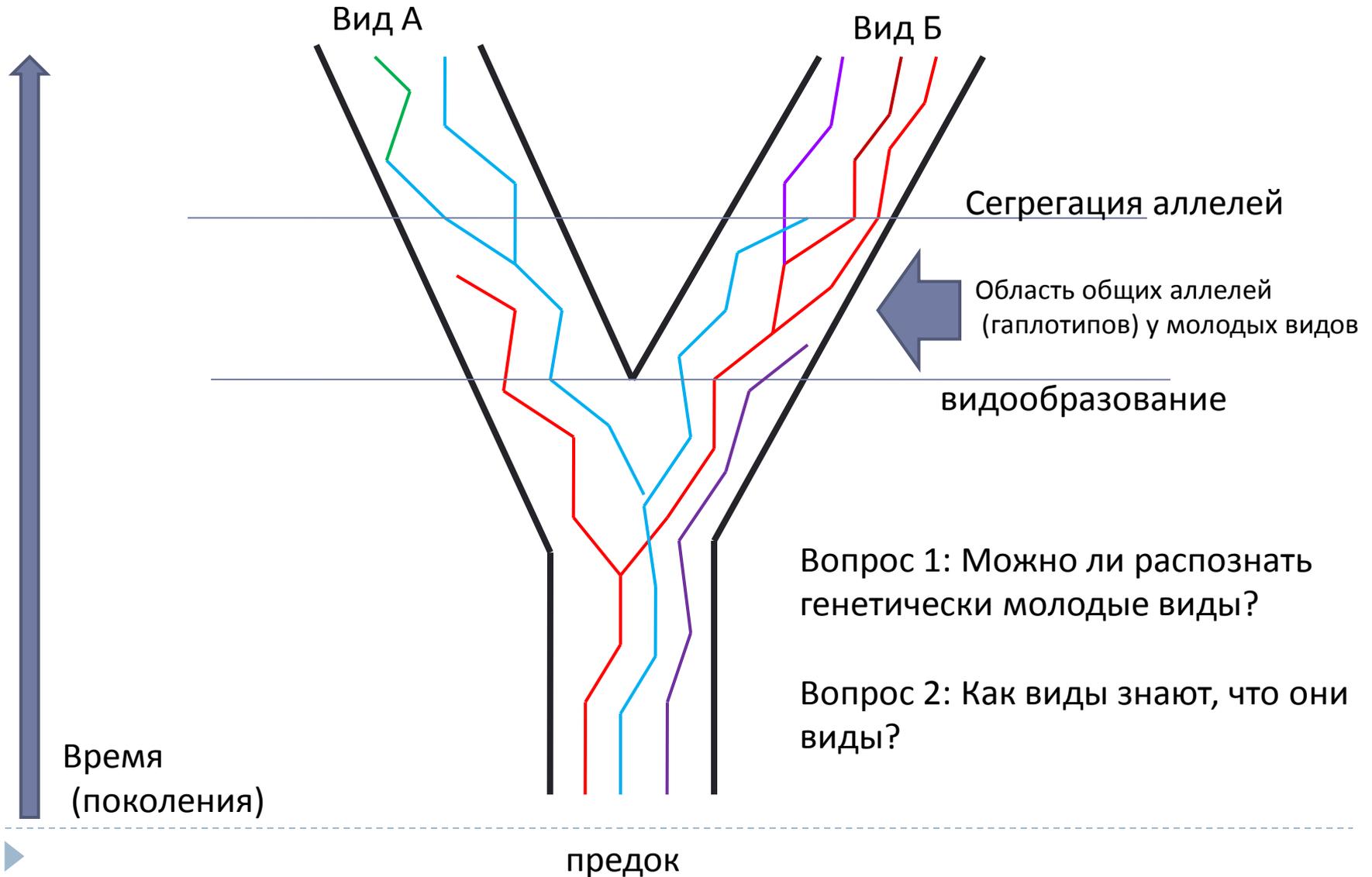
## лекция 2

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

# Дерева- виды и гены



# Генеалогия генов и видообразование



# Эрнст Майр (Ernst Mayr) 1904-2005



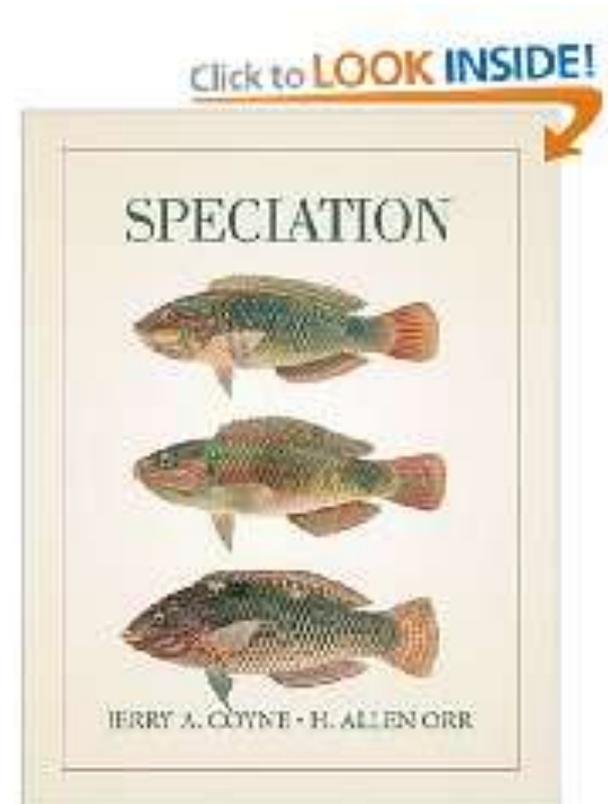
- ▶ В 21 год (1926) бросает медицину и поступает на работу в Берлинский музей
- ▶ В 22 года экспедиции в Новую Гвинею и на Соломоновы острова (на деньги Ротшильда)
- ▶ Создатель Биологической концепции вида и парапатрического видообразования
- ▶ Ярый противник «gene-centered view of evolution» Докинса,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

---

▶ (cohesion: *общ.* связь; согласие; сплочённость; сцепление; сила сцепления)

## 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



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.

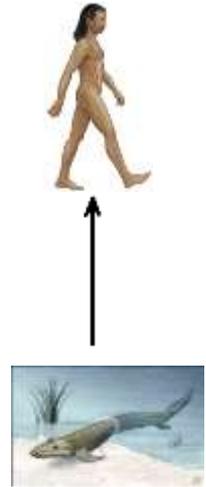


# Speciation

**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.**



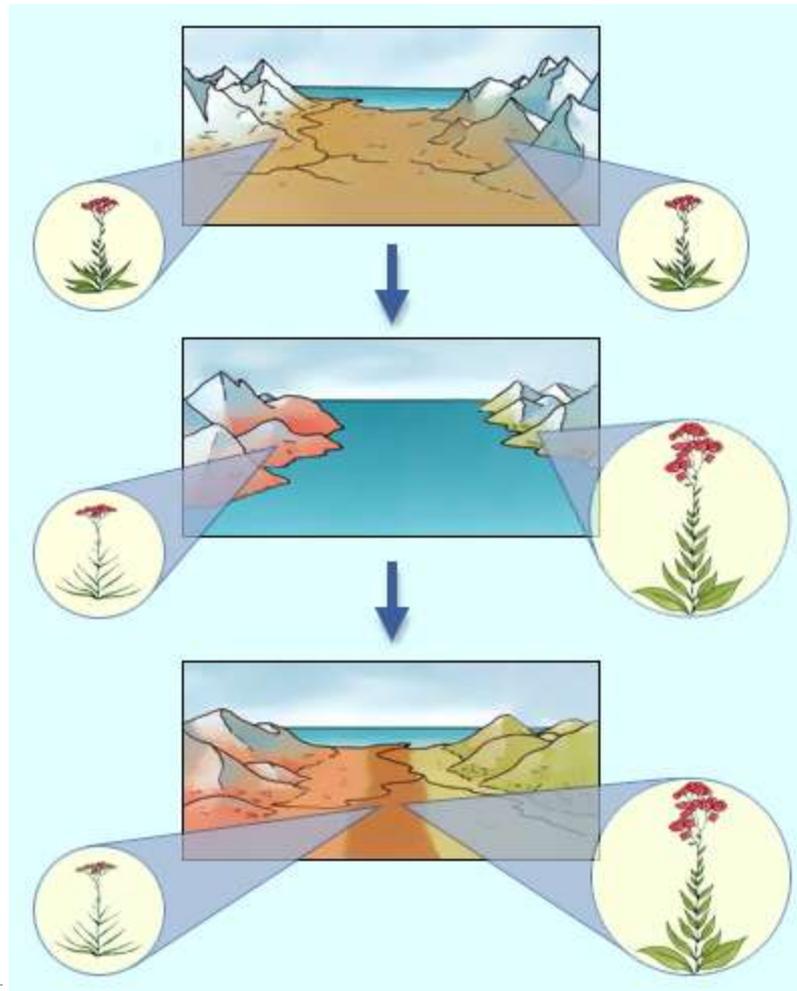
- 3) Sympatric - a (sexual) population splits into two species without geographic isolation.**

**Sympatric speciation is a complex and fascinating process.**



# Классическое видообразование по Майру

---



# 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<sup>1\*</sup>, Kai N. Stölting<sup>1\*</sup>, Walter Salzburger<sup>1,2\*</sup>, Moritz Muschick<sup>1</sup> & Axel Meyer<sup>1</sup>

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<sup>1–5</sup>, empirical studies are scarce and only a few credible examples of sympatric speciation exist<sup>6</sup>. 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

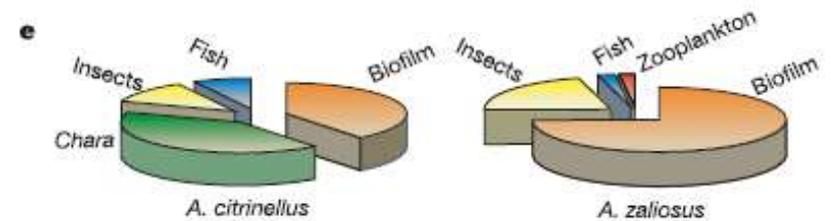
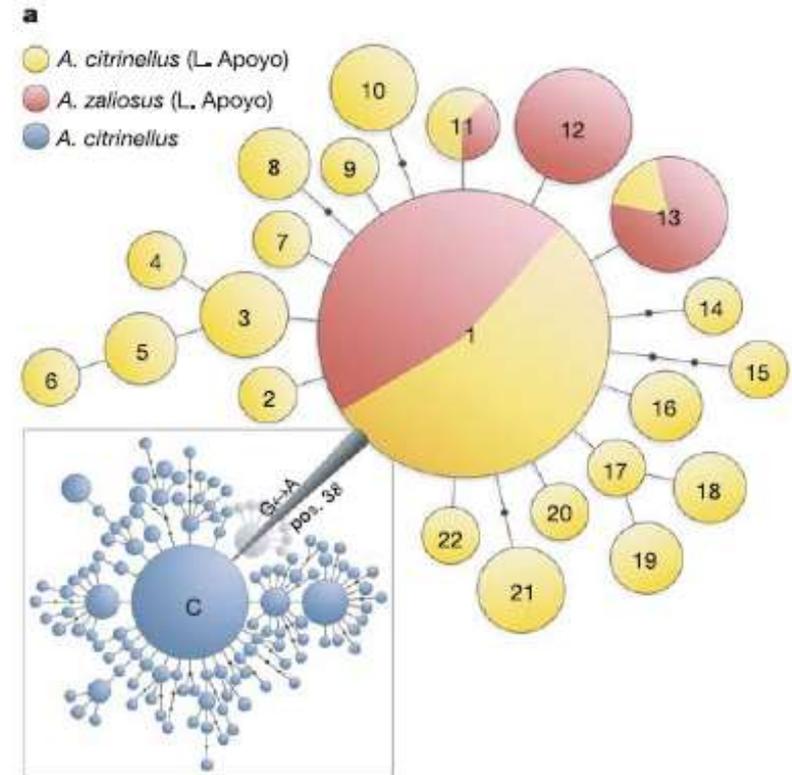
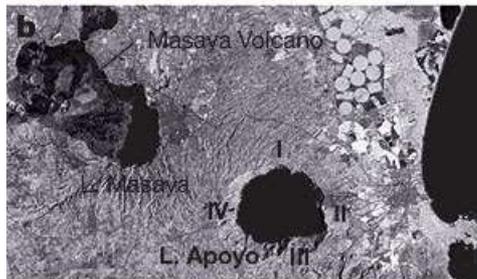


● *Amphilophus citrinellus*



■ *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**

Patrik Nosil<sup>1,2</sup> and Dolph Schluter<sup>3</sup>

# Критерий «генов видообразования»

(по Nosil and Schluter, 2011)

---

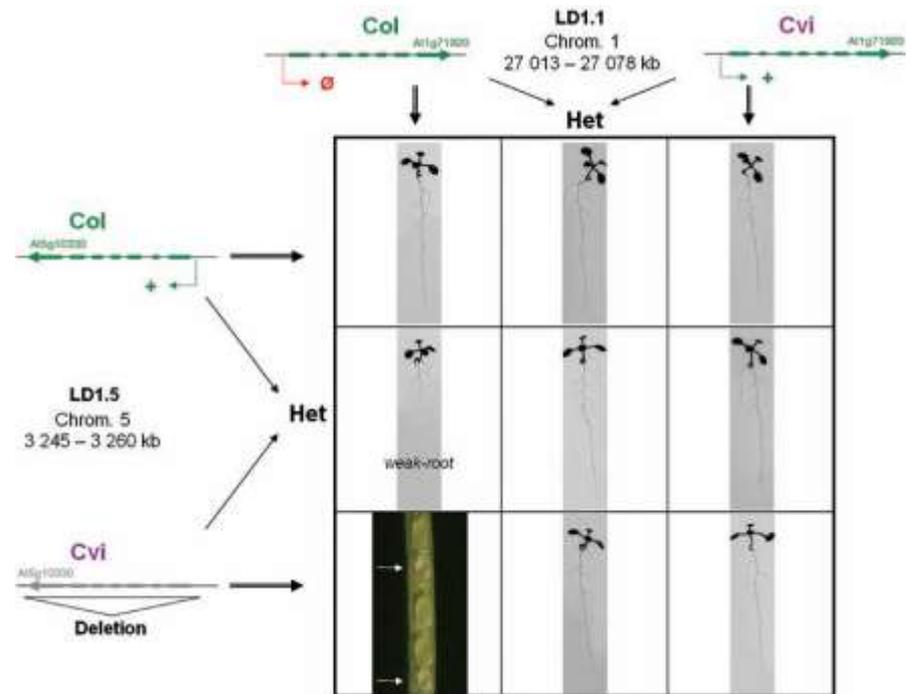
- ▶ 1. Необходимо показать, что на настоящее время ген участвует в репродуктивной изоляции
- ▶ 2. Дивергенция в этом гене произошла до завершения процесса видообразования
- ▶ 3. Необходимо оценить вклад гена в репродуктивную изоляцию во время когда этот ген дивергировал (т.е. на ранних этапах видообразования)



# 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***

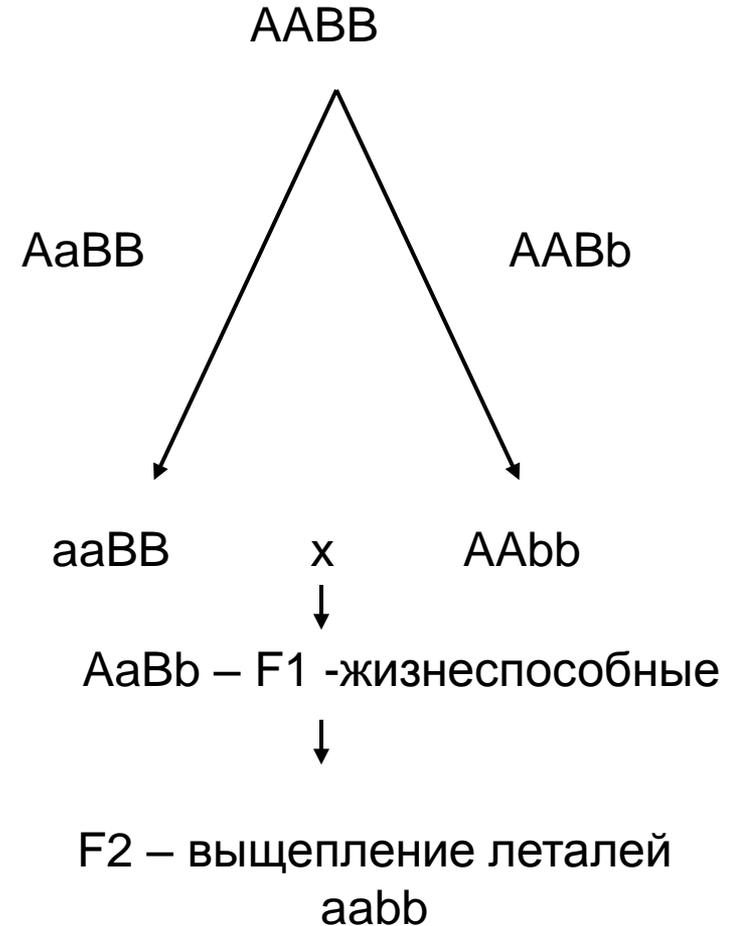
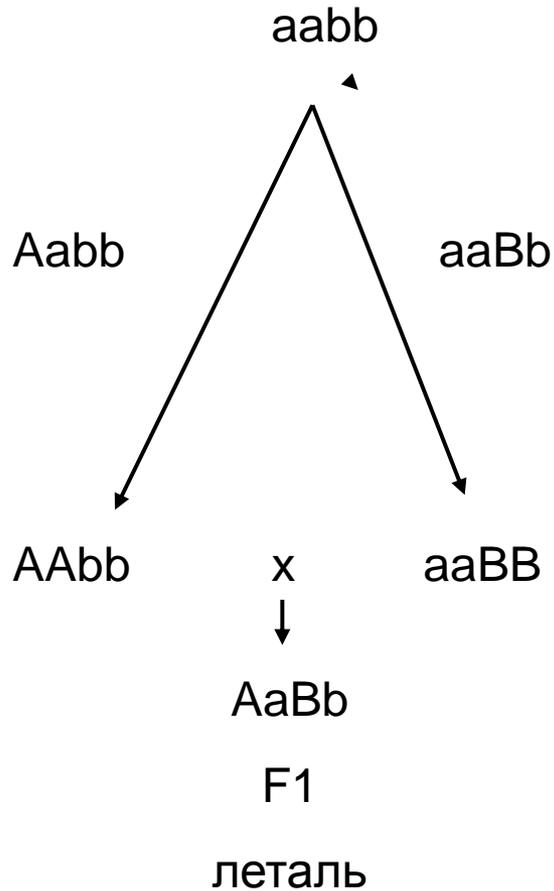
David Bikard, *et al.*

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

DOI: 10.1126/science.1165917

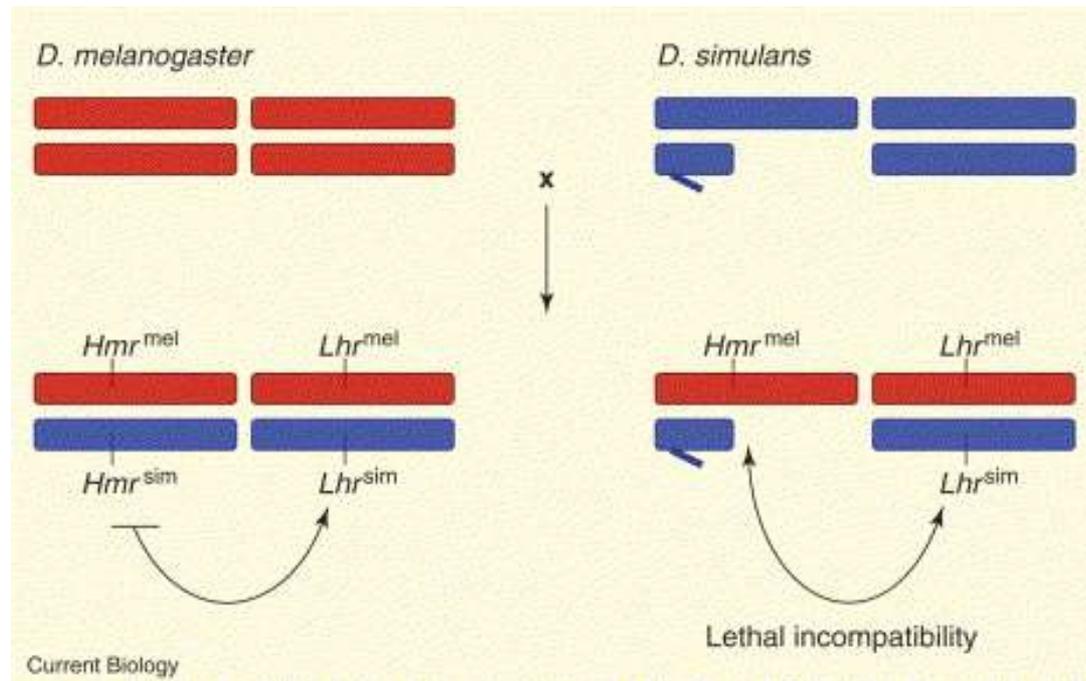
# Модель несовместимости Добжанского (1937) – Мюллера (1942)

---



# Несовместимость Добжанского-Мюллера

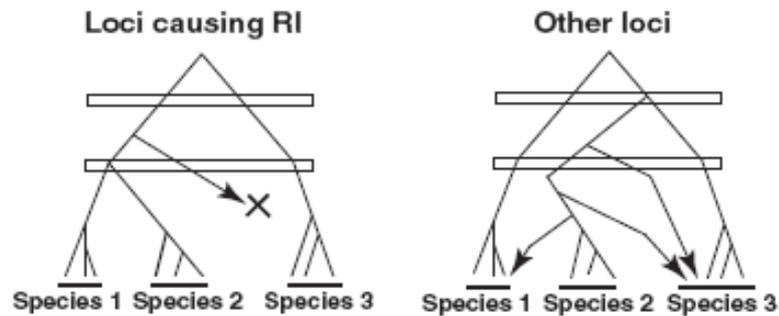
So, far, just one pair of such genes ("A and B") has been identified, that causes lethality of in F<sub>1</sub> hybrid males in matings between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* (*Science* 314, 1292 - 1295, 2006; *Current Biology* 17, R125-R127, 2007). These genes are *Hybrid male rescue* (*Hmr*), 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*<sup>mel</sup> is incompatible with *Lhr*<sup>sim</sup>, causing lethality of hybrid males. Hybrid daughters are viable because they are heterozygous *Hmr*<sup>mel</sup>/*Hmr*<sup>sim</sup>.

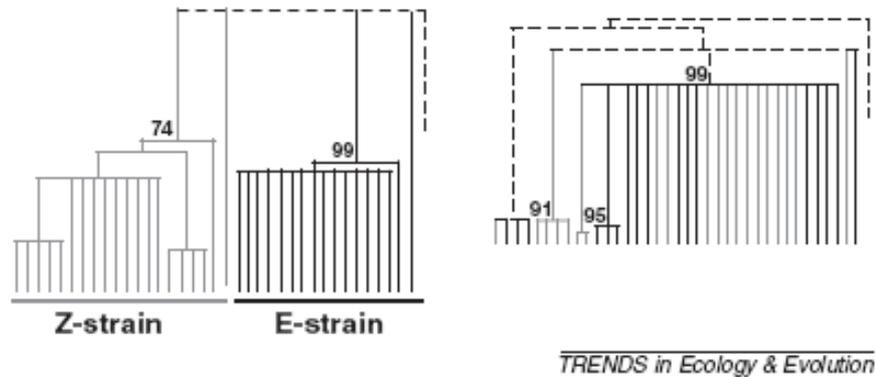
# Генеалогия «генов видообразования» и нейтральных локусов

(a) Hypothetical

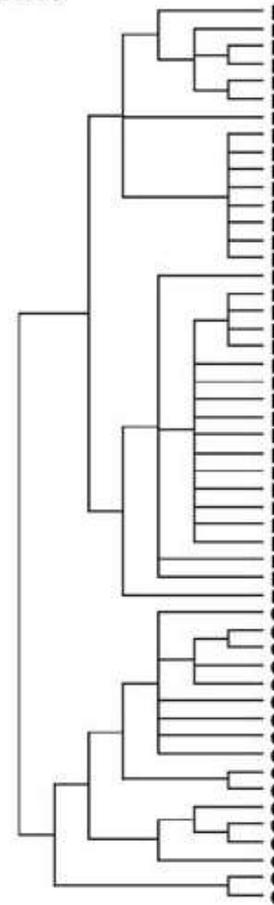


(b) *Ostrinia*

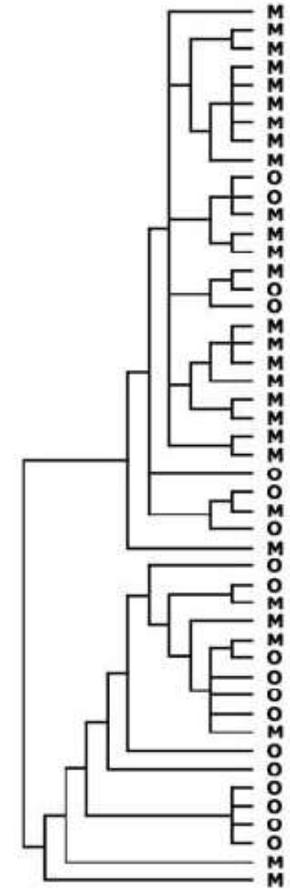
*Tpi* (in genomic region causing RI)      Other locus (*Ldh*)



**a** Bindin is reciprocally monophyletic between species



**b** tRNA-deacylase is highly polyphyletic



# Crater Lake Apoyo Revisited - Population Genetics of an Emerging Species Flock

Matthias F. Geiger<sup>1\*</sup>, Jeffrey K. McCrary<sup>2</sup>, Ulrich K. Schliwen<sup>1</sup>

1 Bavarian State Collection of Zoology (ZSM, Zoologische Staatssammlung München), Department of Ichthyology, Munich, Nicaragua, 2 Nicaragüense Pro-desarrollo Comunitario Integral (FUNDEC/GAIA), Estación Biológica, Laguna de Apoyo Nature Reserve, Masaya, Nicaragua

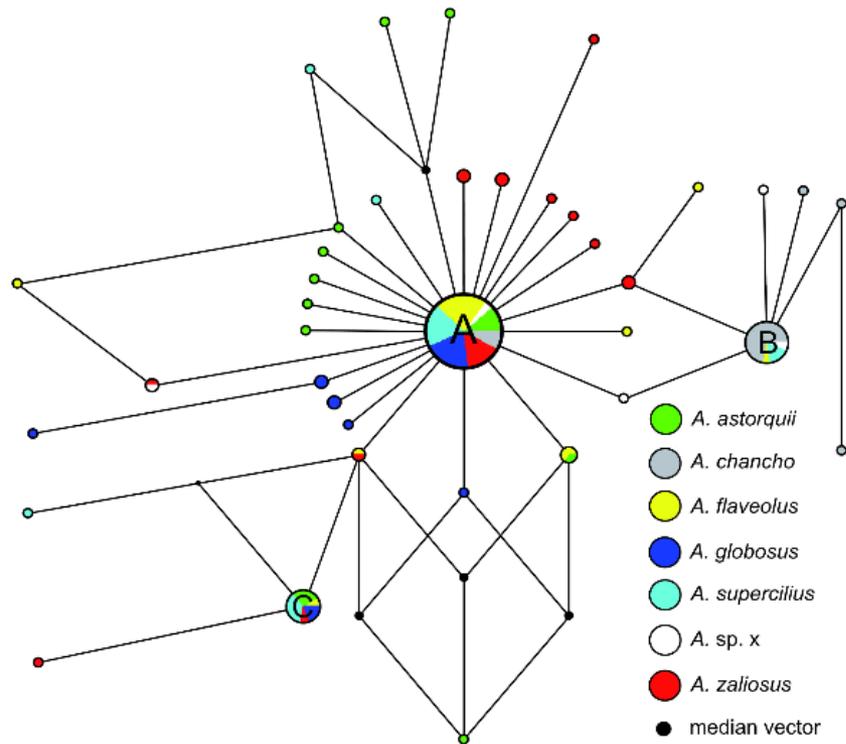
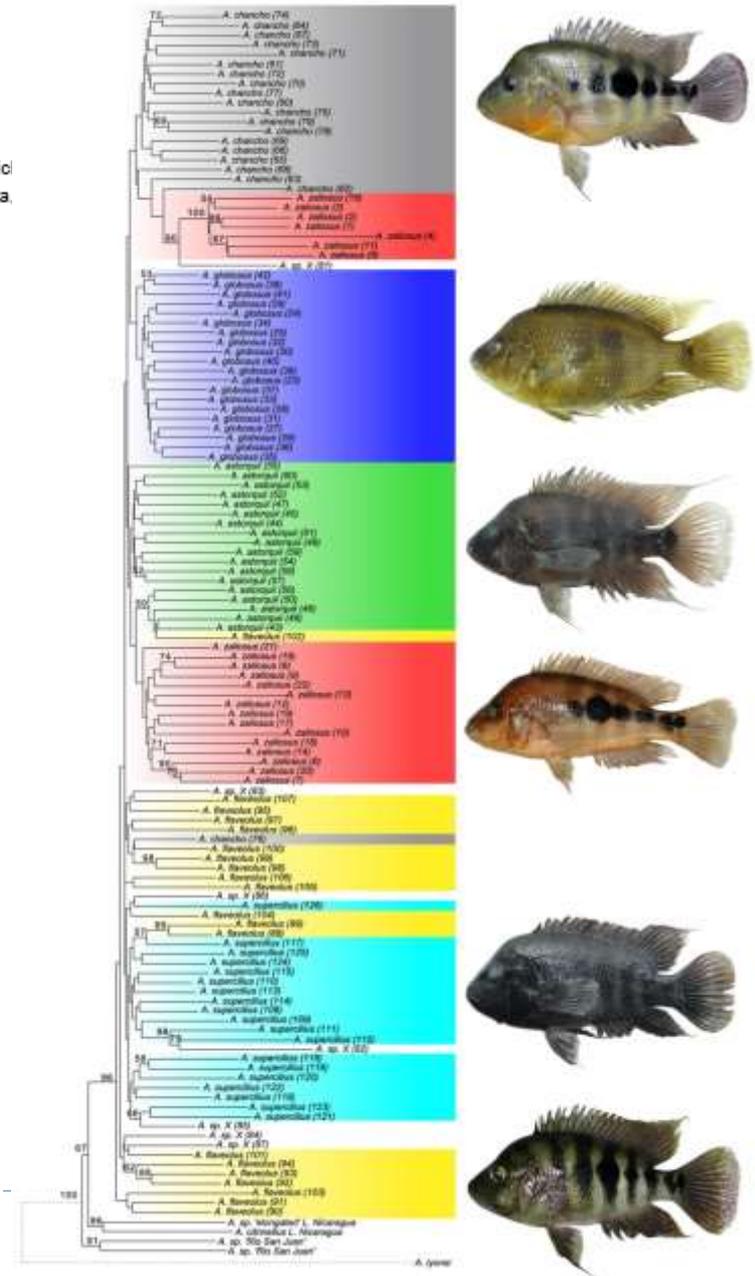


Figure 3. Median-joining parsimony-network based on the mitochondrial control-region, containing nine equal parsimonious trees. Circle size corresponds to sample size, branch length correlates with number of mutational steps.  
doi: 10.1371/journal.pone.0074601.g003



## Genomic architecture of ecologically divergent body shape in a pair of sympatric crater lake cichlid fishes

PAOLO FRANCHINI,\*§ CARMELO FRUCIANO,\*§ MARIA L. SPREITZER,\* JULIA C. JONES,\*\*† KATHRYN R. ELMER,\*‡ FREDERICO HENNING\* and AXEL MEYER\*

\*Lehrstuhl für Zoologie und Evolutionsbiologie, Department of Biology, University of Konstanz, Universitätsstraße 10, 78457 Konstanz, Germany, †Zukunftskolleg, University of Konstanz, 78457 Konstanz, Germany

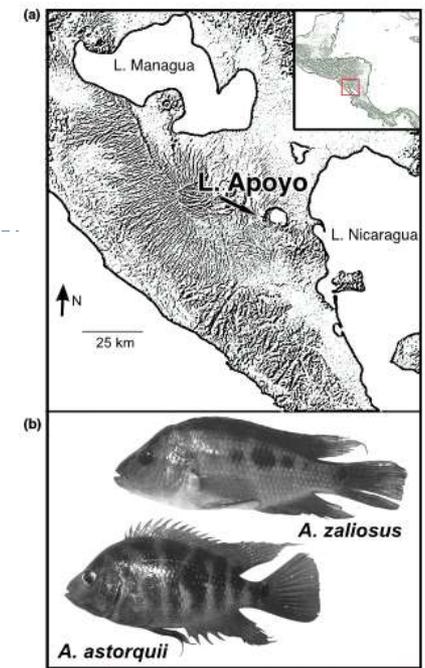


Fig. 1 (a) Map of the Nicaraguan main lakes and Lake Apoyo. (b) Two typical specimens of *Amphilophus astorquii* and *A. zaliosus*.

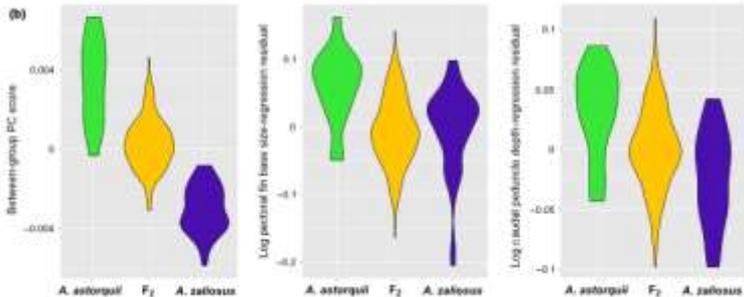
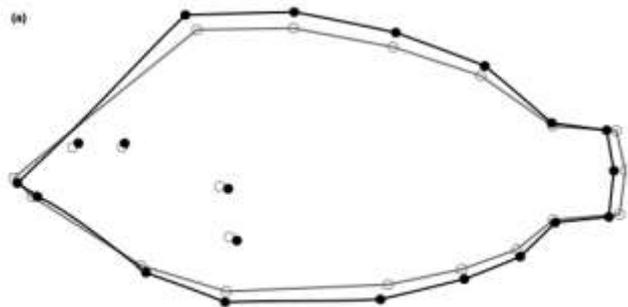


Fig. 4 (a) Shape variation in the  $F_2$  individuals as predicted by the between-species principal component used for QTL mapping. The grey dots represent the average shape of  $F_2$  individuals, the black dots show the shape associated with a positive variation along the between-species principal component (i.e. an astorqui-like body shape). (b) Violin plots (Fritzer & Nelson 1990) – a modified version of box plots (Tukey 1977) showing the distribution of the dependent variable plotted – for the phenotypic traits used in QTL mapping in the parental species and in the  $F_2$  generation.

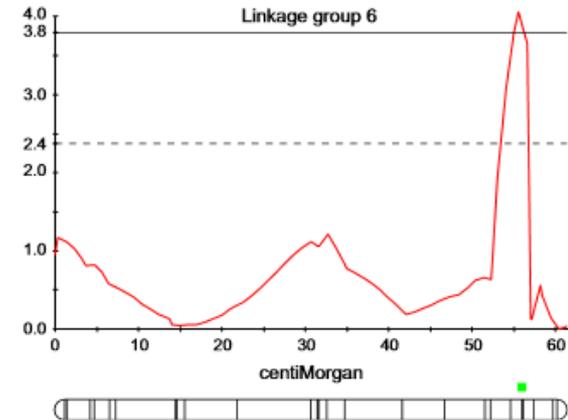
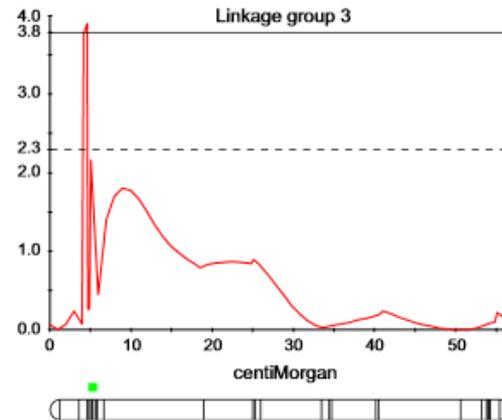
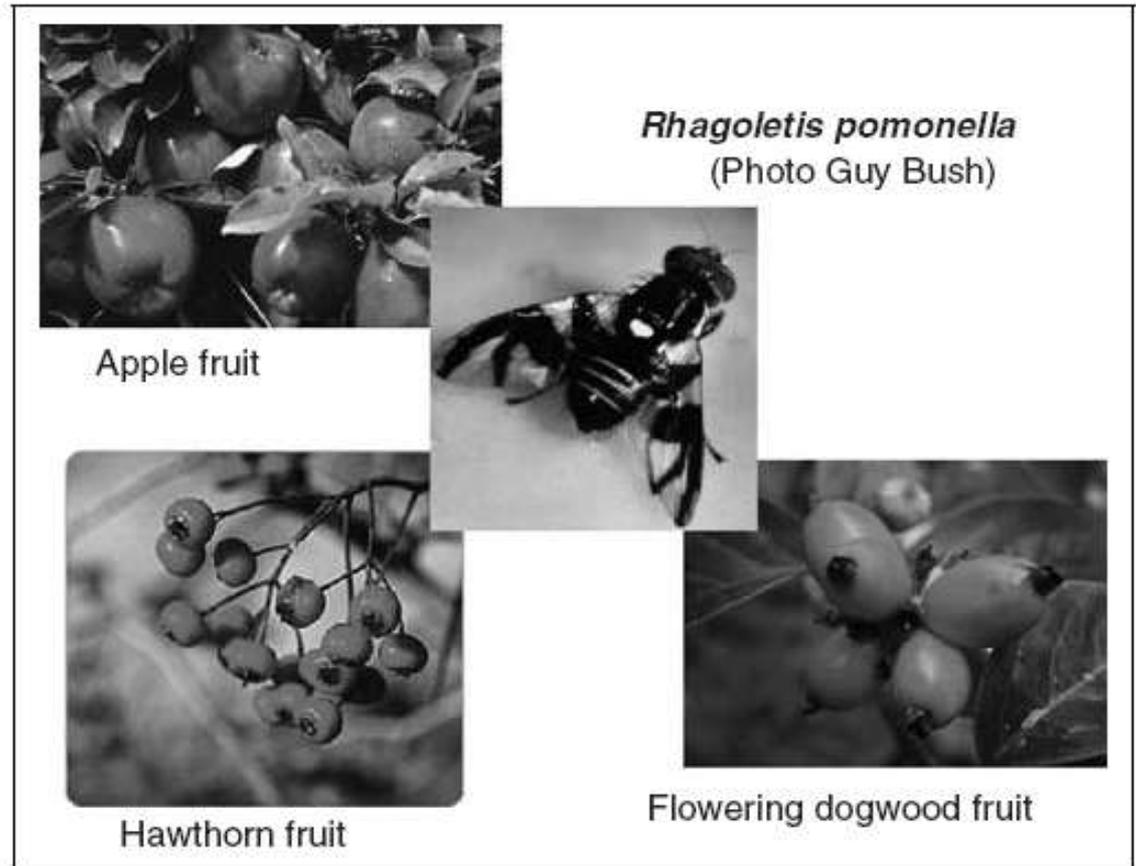


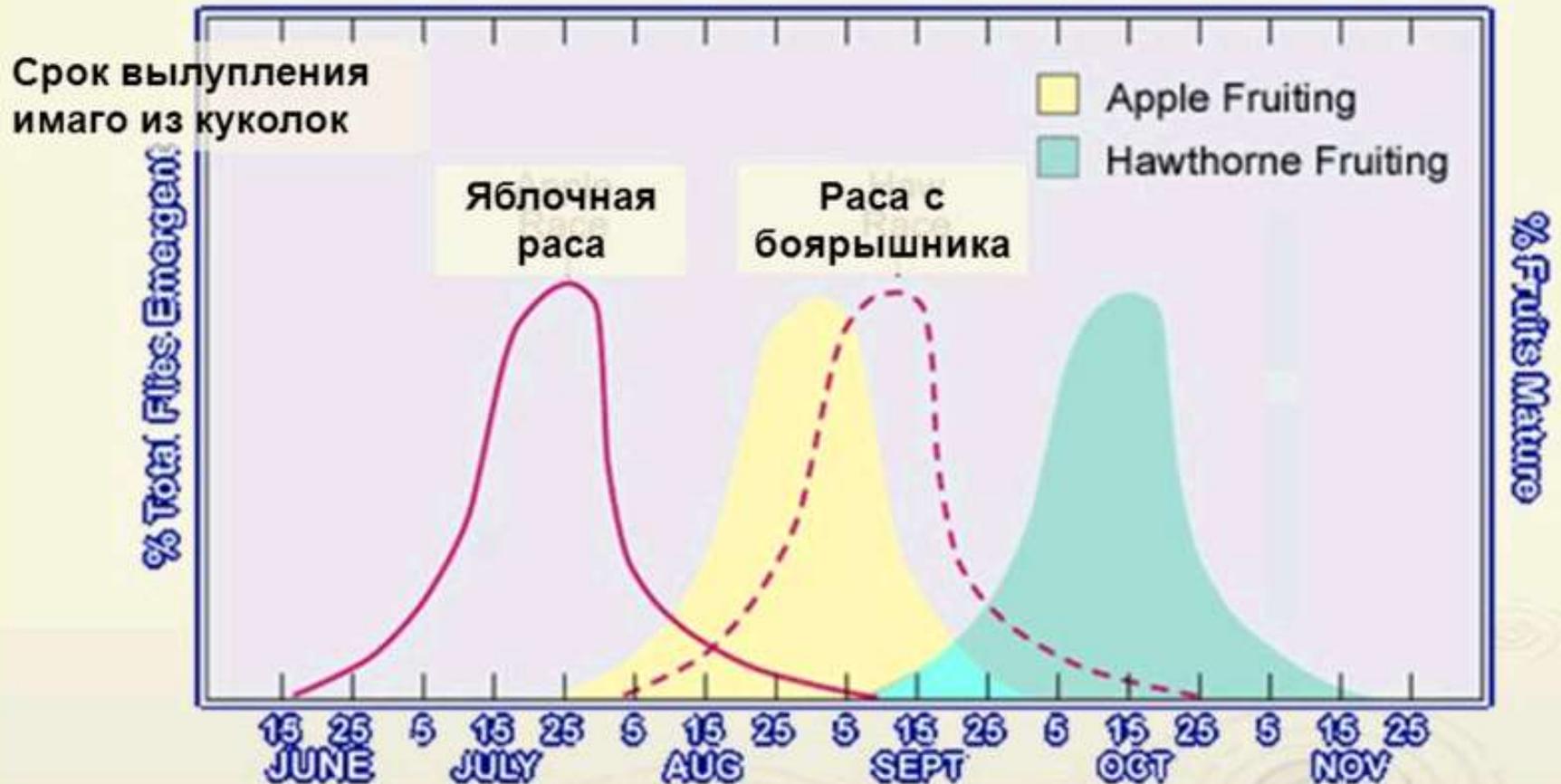
Fig. 5 Linkage groups (LG) showing a QTL region significant at the genome-wide level for external body shape (LG3) and for pectoral fin base size (LG6). Red lines represent the LOD score, black lines indicate the genome-wide LOD significant value, and dashed black lines indicate the chromosome-wide significant values LOD. Green dots show the location of the QTL-linked markers with a

# Боярышниковая моль *Rhagoletis pomonella*

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



Экологическая изоляция, возникшая как пищевая и по месту обитания, постепенно стала и временной – в связи с разными сроками плодоношения у растений-хозяев.

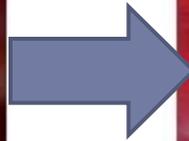


наездник *Diachasma alloeum* паразитирующая  
на *Rhagoletis pomonella* также в процессе  
видообразования!

---



This is a female apple maggot fly (*Rhagoletis pomonella*) on the surface of an apple.



This is male *Diachasma alloeum* on an apple. The wasp is undergoing evolutionary change.



# Следующая лекция – ассортативное скрещивание и гены репродуктивной ИЗОЛЯЦИИ

---

