



UPPSALA  
UNIVERSITET

# Kromosomal evolution och artbildning

Magnus Johansson

---

Independent Project in Biology  
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2009  
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

## Sammandrag

Inom biologin idag finns ett 30-tal olika definitioner av vad som utgör en art. En av de mest spridda definitionerna är Mayrs biologiska artkoncept som grundar sig på reproduktiv isolering mellan individer av olika arter. På senare tid så har man också börjat diskutera kromosomarter då två individer med skilda karyotyper sällan kan, om någonsin, producera en fertil avkomma.

De flesta vertebrater är diploida, det vill säga de har två kopior av varje kromosom. Fel under meiosen kan dock göra så att haploida gameter inte bildas, de förblir diploida vilket i sin tur medför att vid en eventuell befruktning så blir zygoten polyploid (multiplar av  $n$ ). Hos växter sker detta regelbundet (47- 70% av alla angiospermer är polyploida) men bland däggdjuren är detta inte lika vanligt.

Det är inte bara hela genomet som kan dubbleras utan även enskilda kromosomer kan kopieras, detta är känt som aneuploidi. Aneuploidi kan orsaka en mängd olika problem. En välkänd aneuploidisk karyotyp hos människan är trisomi 21, eller Downs syndrom. Inom däggdjuren (Mammalia) så finns det djurfamiljer där aneuploidi är mer vanligt än hos andra familjer. En av dessa familjer är hjortar (Cervidae) där karyotyperna varierar mellan  $2n = 6 - 70$ . Två släkten som blivit noggrant studerade är *Muntiacus* spp. samt *Mazama* spp. vilka båda är intressanta ur många synvinklar. Inom *Muntiacus* finns den hjortart som har minst antal kromosomer (6st) och bland *Mazama* återfinns ett slående exempel på synapomorfi.

Mängden kromosomarter inom hjortfamiljen pekar på att kromosomal evolution är en bidragande faktor för bildandet av nya arter. Det anses vara omöjligt för ett däggdjur att vara autopolyploid, men upptäckten av ett tetraploid däggdjur 1999 ställde denna tro på kant. *Tympanoctomys barrerae* är dock en allotetraploid och har antagligen uppkommit genom hybridisering.

Aneuploidi och polyploidi nämns inte ofta i litteraturen i samband med artbildningsprocesser men allt mer indikationer finns på att detta är en kraft att räkna med. Nya frågeställningar angående förekomsten av polyploida arter i samband med klimatförändringar och varför en däggdjursfamilj är mer benägen till kromosomala förändringar än en annan, visar att detta är ett forskningsområde för framtiden.

## Inledning

Vetenskapen har länge brottats med att kunna definiera vad en art är. Det finns, inom biologin, flera olika områden att utforska och varje gren verkar ha sin egen definition. Definitionerna kan bland annat baseras på morfologi, ekologi, gentik, eller evolutionär historik (Frankham *et al.* 2007). Den definition som idag är den absolut mest vanliga är Mayrs biologiska artkoncept. I sin ursprungliga form lyder den "Species are groups of interbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups" (Mayr 1942). Eftersom denna definition grundar sig på idén att arter är reproduktivt isolerade från varandra, den låga fitnessen hos eventuella hybrider och att nya arter sällan uppstår från hybrider så har den fått utstå kritik (Abbot *et al.* 2008). Ändå har Mayrs teori slagit igenom bland de som är involverade i evolutionär genetik och bevarandebiologi (Frankham *et al.* 2007).

En annan fråga som fick en förklaring i och med Darwins evolutionsteori är hur arter uppkommer. I Frankham *et al.* (2007) beskrivs två sätt som ger upphov till nya arter. Ett sätt beskrivs som en arts förändring över tiden så att den vid en senare tidpunkt anses vara en annan art. Det andra sättet är genom diversifiering, en population blir genetiskt annorlunda jämfört med en annan population och därmed även reproduktivt avskild.

I normala fall tar det lång tid för en ny art att bildas men det finns även fall då nya arter uppkommer ögonblickligen. Följer man Mayrs biologiska artkoncept så ska två individer från samma art få en fertil avkomma. Detta är dock inte fallet då det genom omorganisationer i kromosomerna, bildas en reproduktiv barriär mellan avkomman och föräldraarten. Två skilda karyotyper kan mycket sällan producera avkommor, och de få som föds är ofta sterila.

Fenomenet med ögonblicklig artbidning sker genom aneuploidi eller polyploidi och är mycket vanligare i växtriket där 47-70% av alla angiospermer är polyploida (Frankham *et al.* 2007). Jämfört med asexuellt reproducerande organismer är polyploidi hos däggdjur mycket ovanligt och endast ett fåtal fall har rapporterats (Gallardo *et al.* 2006). Variationer i kromosomantal bland däggdjur är dock betydligt mer förekommande och inspirerar till fortsatt forskning.

I denna uppsats ska jag försöka reda ut hur vanligt aneupolyploidi är som artbildare och hur vanligt det är bland däggdjur. Polyploidi och aneupolyploidi bland växter har länge ansetts vara en källa till nya arter, finns det något som hindrar detta bland däggdjur? Syftet med detta arbete är att sammanställa information om artbildning via kromosomal evolution, främst inom hjortdjuren (Cervidae), men också generellt. Jag kommer också upp ett intressant fall med allotetraploidi hos en sydamerikansk gnagare (*Tympanoctomys barrerae*).

## Hur uppkommer variation i kromosomantal?

Nedanstående fakta om variationer i kromosomuppsättning kommer, om det inte står annat, från Klug & Cummings (2005). En normal cell hos ett däggdjur har två uppsättningar av varje kromosom. Under celledelningen, meiosen, kan det uppstå problem som gör att en av de nya cellerna, eller båda, inte har samma karyotyp (kromosomuppsättning) som ursprungscellen. För att beskriva de olika karyotyperna finns en specifik terminologi (se tabell 1).

De celler där det finns mer än en uppsättning av varje kromosompar kallas för euploida celler. Multiplerna av den haploida cellen ( $n$ ) kallas för diploid ( $2n$ ), triploid ( $3n$ ), tetraploid ( $4n$ ) och så vidare. En fördubbling av kromosomantalet kan även uppstå genom hybridisering, men även här har de skett en felaktig kromosomseparation under meiosen. För att beskriva ett sådant fall skiljer man mellan en fördubbling av samma genom (autopolyploidi) och då en fördubbling skett genom hybridisering (allopolyploidi).

Då en eller flera kromosomer, men inte hela uppsättningen, försvinner eller läggs till uppstår aneuploidi. Celler där en kromosom saknas är en monosom cell ( $2n - 1$ ), där en kromosom har lagts till kallas för en trisom cell ( $2n + 1$ ), där två kromosomer lagts till är en tetrasom cell ( $2n + 2$ ) och så vidare. Hos människan finns det endast tre trisoma karyotyper som överlever födseln, nämligen trisomi 13, 18 och 21 eller Patau, Edwards respektive Downs syndrom.

Tabell 1. Sammanställning av de termer som används för att beskriva olika kromosomantal. Omritad från Klug & Cummings (2005).

Term	Förklaring
Aneuploidi	$2n \pm x$ kromosomer
Monosomi	$2n - 1$
Trisomi	$2n + 1$
Tetrasomi; pentasomi etc.	$2n + 2$ ; $2n + 3$ etc.
Euploidi	Multiplar av $n$
Diploidi	$2n$
Polyploidi	$3n, 4n, 5n \dots$
Triplodi	$3n$
Tetraploidi; pentaploidi etc.	$4n$ ; $5n$ etc.
Autopolyploidi	Multiplar från samma genom
Allopolyploidi	Multiplar från olika genom

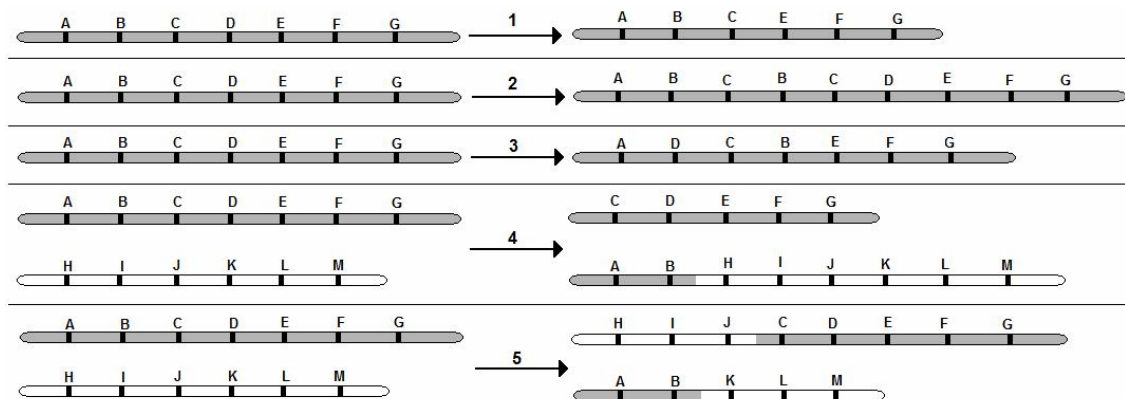
### Vad kan gå fel under celledelningen?

Efter att DNA:t har kopierats och gameten ska bildas sker meiosen. Under meiosen skapas en haploid cell utifrån en diploid cell. För att förstå processerna som sker behöver man veta hur en kromosom är uppbyggd och även vissa andra delar av cellens funktioner.

Under meiosen så är DNA:t kondenserat till en hårt packad struktur. Varje kromosom är uppbyggd av två av dessa DNA strukturer, systerkromatider, sammanbunda av en centromer. Centromeren är en generell struktur för alla kromosomer och beroende på vart den är placerad så betecknar man dem olika. Metacentrisk, submetacentrisk, acrocentrisk eller telocentrisk. Om centromeren är placerad på mitten av kromosomen är den metacentriskt placerad. Ligger den mellan mitten och ena änden så är den submetacentrisk. Ännu närmare änden av kromosomen ger en acrocentrisk kromosom och ligger centromeren ytterst så kallas det för en telocentrisk kromosom.

I cellen finns också centrioler, en komplicerad struktur som producerar så kallade kärnspoletrådar. Dessa trådar fäster vid varje kromosoms centromer under meiosen då de är involverade i hur kromosomerna flyttas under celledelningen. Det är här som problem kan uppstå. I den fas då kromosomerna ska fördelas i de nya cellerna kan en separation av homologa kromosomer ibland inte ske. Detta kan bero på att kärnspoletrådar inte fäster till centromeren på rätt sätt eller att de inte fäster alls. Effekten av detta blir att en haploid gamet i själva verket är diploid för en viss kromosom eller att den helt saknar en kromosom.

Det är dock inte bara hela kromosomer som kan läggas till eller tas bort. Det finns en sannolikhet att det under meiosen sker strukturella ändringar, omorganisationer, av kromosomen. Detta kan ske på fem olika sätt: radering, duplicering, invertering, icke-reciprok translokation och reciprok translokation. De tre första sätten med vilka en kromosom kan ändras involverar homologa kromosomer, det vill säga lika kromosomer. Reciproka och icke-reciproka translokationer involverar icke-homologa kromosomer (se figur 1).



Figur 1. Sammanställning av de fem olika processerna som kan förändra en kromosom (boksätverna betecknar gener). 1) Radering av gen D; 2) Duplicering av generna B och C; 3) Invertering av B – C – D; 4) Icke-reciprok translokation; 5) Reciprok translokation (Omritad efter Klug & Cummings 2007).

De fem olika strukturella ändringarna i kromosomen har alla allvarliga konsekvenser. I en radering går genetisk information förlorad och är den raderade delen stor leder det ofta till att embryot inte utvecklas. Vid en duplicering av en region blir ett segment av kromosomen kopierad. Det kan leda till följande tre olika saker. (1) De gener som fanns i de duplicerade området finns nu i överflöd vilket kan medföra en överproduktion av genen. (2) Dupliceringen kan leda till en fenotypisk förändring och (3) duplicerade gener kan vara en källa till nya gener genom att över tiden accumulera mutationer för att sedan få en ny funktion.

En inversion är då en del av en kromosom vänds 180 grader på samma kromosom. För en bärare av en inverterad kromosom har detta minimal betydelse, men dess gameter kan sakna genetiskt material och eller centromerer. Detta i sin tur får troligen konsekvensen att en zygot utvecklas felaktigt om den utvecklas alls.

De två sista sätten som en ändring i den kromosomala strukturen kan ske på involverar två icke-homologa kromosomer. Reciproka translokationer innebär att det sker ett utbyte mellan kromosomerna. En del av kromosom A flyttas till kromosom B och tvärtom. Delarna behöver inte vara lika stora men det ska ske ett utbyte. I icke-reciproka translokationer så är det inte ett utbyte, det vill säga endast att en kromosom antingen ger eller tar en del. Upprepade translokationer, vare sig det är reciproka eller icke-reciproka, kan göra så att kromosomantalet minskar.

En version av icke-reciprok translokation är en så kallad robertsonsk translokation. I en sådan har två icke-homologa arcocentriska kromosomer fått ett brott längst ut på de korta armarna. De små segmenten förloras och de två större segmenten slås ihop vid centromererna. På så sätt bildas en större kromosom av två mindre och därmed minskar även kromosomantalet.

En stor del av livets utveckling har involverat mutationer av DNA:t men alla delar i ett genom har inte samma evolutionstakt (Wolfe *et al.* 1989), det vill säga olika sektioner av DNA:t är mer eller mindre mutationsbenäget. Marques-Bonet och Navarro (2005) presenterade upptäckter om hur forskningen har visat att variabiliteten i genomet är korrelerat med olika faktorer. Bland annat så evolverar duplicerade gener snabbare. Navarro och Barton rapporterade 2003, efter att ha jämfört mänskligt DNA med DNA från chimpanser, att evolutionen av proteiner är 2,2 gånger högre hos omorganiserade kromosomer.

Förutom människans egna genom är *Mus musculus* det genom som är mest studerat (Graphodatsky 2007) och intressanta upptäckter har gjorts. Familjen Muroidea (möss, råttor och hamstrar) har den största andelen arter bland däggdjuren och är även den familj med störst spridning i kromosomantal,  $2n = 9 - 102$  (Graphodatsky 2007). En jämförelse mellan *M. musculus* och människan har visat på många skillnader (Nadeau & Taylor 1984), kanske inte så konstigt med tanke på 70 – 90 miljoner år gått sedan deras gemensamma förfäder levde (Nadeau & Taylor 1984; Graphodatsky 2007) men skillnaderna är betydligt fler än mellan människan och någon annan däggdjursart. Tillsammans med den stora variationen i kromosomantal indikerar detta en högre evolutionstakt på grund av benägenhet till kromosomala omstruktureringar.

## Aneuploidi och polyploidi som artbildare

Det biologiska artkonceptet definierar två individer som tillhörande samma art om de kan få fertil avkomma ihop. Allt bygger således på reproduktiv isolering (Campbell & Reece 2005). Man skiljer mellan pre- och postzygotisk isolering där geografisk, tidsmässig, beteendemässig, mekanisk och gametisk isolering är exempel på prezygotisk isolering. Reducerad livskraft och fertilitet hos hybrider samt hybrid breakdown (eng.) är exempel på postzygotisk isolering (Campbell & Reece 2005).

Mycket av den forskning som har skett inom detta område (polyploidism) har koncentrerat sig kring växter, mycket beroende på Müllers artikel från 1925 om varför polyploidi är vanligare hos växter än i djur (Mable 2004). Numera hävdar flera forskare att polyploidi är en viktig faktor i evolutionen. Bland annat så hävdar S. Ohno att vertebrater har evolverats fram via två skilda polyploidisering hos fiskar (Ohno *et al.* 1968).

Att få en fullt fungerande däggdjursart via autopolyploidi anses som omöjligt (Goto & Monk 1998) men däremot har forskare nu börjat söka efter allopolyploidi bland däggdjur (Mable 2004; Graphodatsky 2006). Allopolyploidi är, som tidigare nämnts, då en fördubbling av antalet kromosomer sker genom sammanslagning av två arters genom. Att två arter hybridiserar är inte så vanligt bland däggdjur, det finns flera hinder som är konstruerade att förhindra detta: habitat-, beteende- och tidsmässiga barriärer (Campbell & Reece 2005). Men trots dessa hinder så sker hybridiseringar: 25% av alla växtarter hybridiserar med minst en annan art, motsvarande siffra hos vertebrater är 10% (Mallet 2007).

Bland vertebrater är det vanligare att fåglar hybridiserar än att däggdjur gör det. Korsningar mellan orre (*Tetrao tetrix*) och tjäder (*Tetrao urogallus*) sker regelbundet i det vilda, en indikation på det är att man funnit tjädergener i orrepopulationer (J. Höglund, opublicerade data. Uppsala universitet). Ser man till däggdjuren, och Cervidae i synnerhet, så kan inte en svensk älg (*Alces alces*,  $2n = 68$ ) para sig med en amerikansk älg (*Alces alces americana*,  $2n = 70$ ) och få en fertil och livskraftig avkomma på grund av de olika karyotyperna. I en studie av Borodin (2008) så förstärktes en redan etablerad postreproduktiv isolering hos två kromosomarter av *Sorex araneus* på grund av skillnader i kromosomerna.

Hybrider är ovanliga bland vertebrater och däggdjur i synnerhet och det finns flera problem som de måste övervinna. Samma problem måste också övervinnas av kromosomarter. ”Minority cytotype disadvantage” (eng.) (Mallet 2007) är en sådan svårighet, detta innebär att en karyotyp är i minoritet och därför sker tillbakakorsningar vilket resulterar i olämpliga avkommor. Begreppet ”Hopeful monster difficulties” (eng.) där nya hybrider kan på ett enklare sätt etablera sig om de kan exploatera en ny ekologisk nisch som är både ledig och

rumsligt skilt från föräldraarternas (Mallet 2007), illustrerar ännu en svårighet som nya, ögonblickliga, arter måste övervinna.

I Comai (2005) nämns flera nackdelar, både teoretiska och experimentellt bevisade, vilka inkluderar bland annat att mitos och meios hos polyploida organismer ofta producerar aneuploida celler, samt att de regulatoriska processerna (epigenetik) blir instabila. Ett samband mellan aneuploidiska celler och cancer har bevisats av forskare (Ganem *et al.* 2007).

### **Kromosomal diversifiering hos Cervidae**

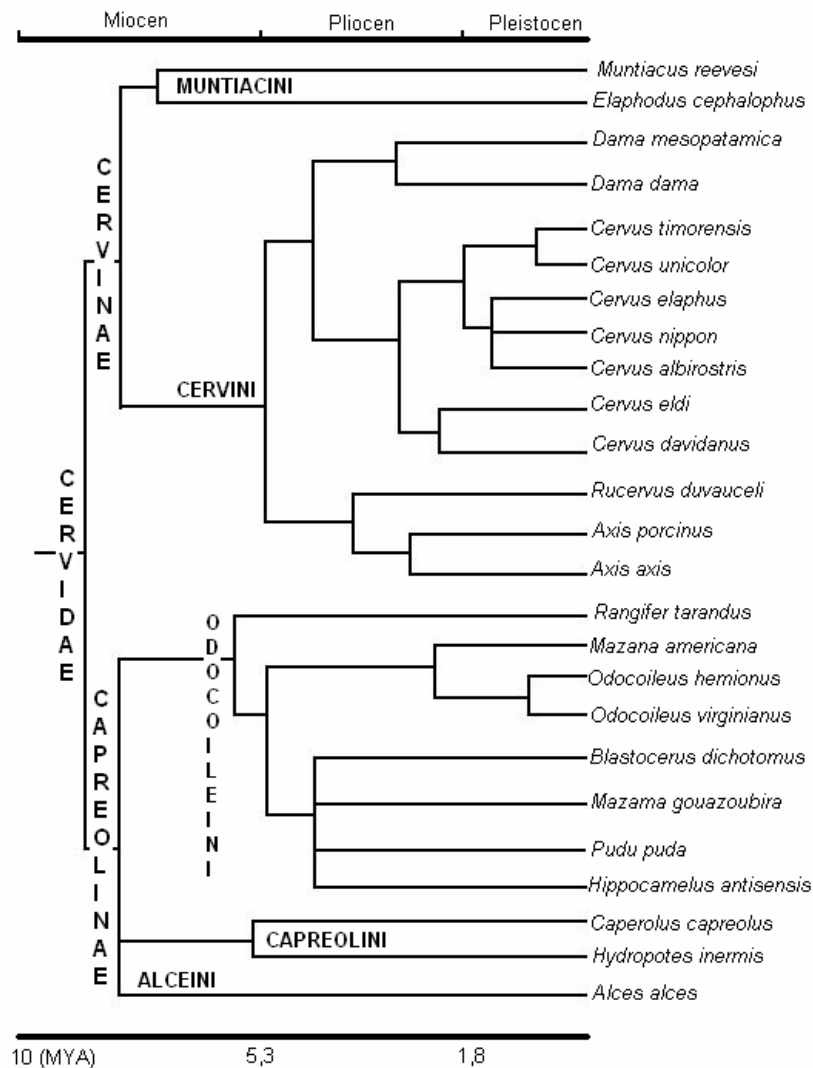
Cervidae har en speciell plats bland däggdjuren av den orsak att de verkar ha en av de högsta evolutionstakterna för däggdjurskaryotyper på grund av kromosomal instabilitet, speciellt bland hjortar tillhörande *Mazama* (Vargas-Munar 2003). Detta kan man tydligt se i den diversifiering av kromosomarter som upptäckts. Flertalet arter har relativt höga diploida nummer

( $2n = 68 - 70$ , FN = 70 - 72) men där hos underfamiljen *Muntiacus* kromosomantalet varierar mellan ( $2n = 6 - 46$ , FN = 10 - 46) (Fontana & Rubini 1990). Intressant är också att flertalet kromosomer bland karyotyperna inom Cervidae är acrocentriska (Duarte & Marino 1997).

Familjen Cervidae delas numera in i två delar, Cervinae och Capreolinae, vilka i sin tur är uppdelade enligt figur 2. Tidigare träd har delat in Cervidae i fem underfamiljer: Moschinae; Muntiacinae; Hydropotinae; Cervinae och Odocoileinae (Simpson 1984). I stort så korresponderar den äldre indelningen med den nyare. Man har numera istället fem släkten: Muntiacini och Cervini inom Cervinae samt Odocoileini, Capreolini och Alceini inom Capreolinae.

Genetiska studier har tagit fram en hypotetisk urprunglig karyotyp för Cervidae,  $2n = 70$  som inkluderar 68 arcocentriska autosomer, en arcocentrisk X kromosom samt en liten submetacentrisk Y kromosom (Yang *et al.* 1997). Studier över de kromosomala förändringar som har skett inom Cervidae har visat att olika omstruktureringar är dominerande i olika familjer. Enligt den gamla indelningen dominerade tandemfusioner den karyotypiska evolutionen hos Muntiacinae (motsvarande Muntiacini), i Cervinae (motsvarande Cervini) dominerar robertsonska translokationer och i Odocoileinae (motsvarande Capreolinae) är det pericentriska inversioner som haft störst inflytande även om robertsonska translokationer också bidragit (Fontana & Rubini 1990; Bonnet-Garnier *et al.* 2003; Huang *et al.* 2006).

Arter inom underfamiljen Muntiacinae karakteriseras av en kraftig reduktion i antalet kromosomer. Den kinesiska muntjaken (*Muntiacus reevesi*) har  $2n = 46$  medan den indiska muntjaken (*Muntiacus muntjak vaginalis*) har det lägsta antalet kromosomer bland däggdjur, nämligen  $2n = 6/7$  (Fontana & Rubini 1990). *M. muntjak vaginalis* är även speciell då honan har sex kromosomer och hanen sju stycken.



Figur 2. Fylogenetiskt träd över Cervidae (Omritad efter Duarte *et al.* 2008).

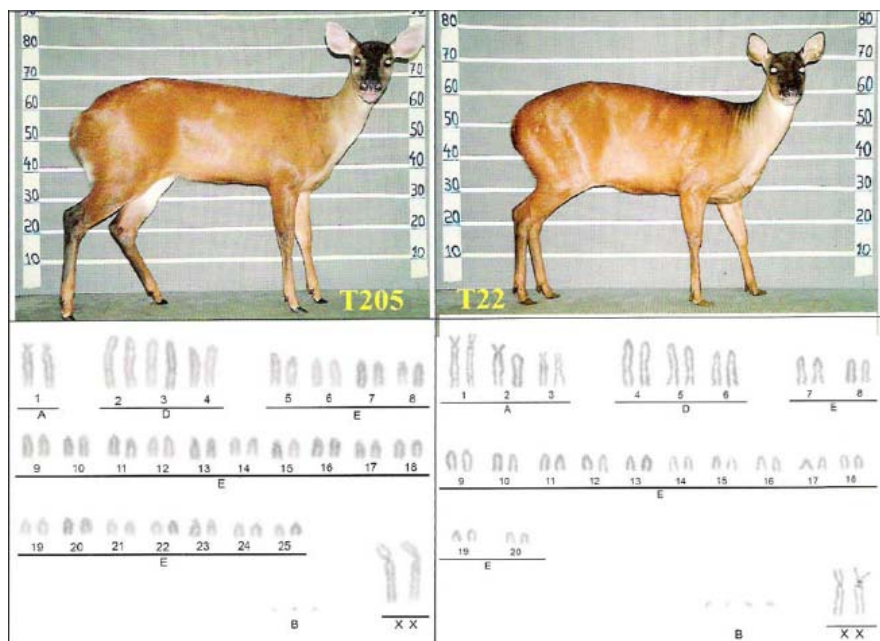
### Syd-Amerikanska hjortar

Hur de sydamerikanska hjortarna är fylogenetiskt ordnade, hur de koloniserade området och när detta skedde har länge varit ett obesvarat problem inom fylogeni och biogeografi (Gilbert *et al.* 2006). De genetiska studierna som genomförts har lidit av att inte ha nog av mätdata för att säkerställa släktskapet mellan alla hjortarter i Syd-amerika, speciellt för *Mazama nana* som anses speciellt utsatt på grund av skogsskövlingar (Abril & Duarte 2008).

När man närmare studerat de syd-amerikanska hjortarna har intressanta saker dykt upp. Bland annat ett pågående exempel på morfologisk konvergens. Hos *M. americana* har man nämligen observerat en hög morfologisk likhet mellan två honor från två platser och samtidigt en stor skillnad i karyotyp (figur 3) (Duarte *et al.* 2008).

Flertalet fylogenetiska studier har gjorts för att utröna släktskapet mellan arter tillhörande gamla världens hjortar och nya världens hjortar (Smith *et al.* 1986; Pitra *et al.* 2004). Helt nyligen utkom dock Duarte *et al.* med en utförligare fylogenetisk studie som gjort att släkträdet för *Mazama* ritats om. Det nya trädet överensstämmer också med en liknande studies fynd gjord av Gilbert *et al.* (2006).





Figur 3. Honor från *Mazama americana*. De två individerna kommer från två skilda populationer och uppvisar en liten morfologisk skillnad men en stor olikhet i karyotyp (Duarte *et al.* 2008). Figuren är återgiven med tillstånd från Elsevier.

## Finns det polyploida däggdjur?

I tabell 2 är förekomsten av polyploidi sammanställd och visar på ett tydligt samband. Polyploidi är betydligt mer vanligt bland de vertebrater och insekter som förökar sig med partenogenes (förökning via obefruktade ägg) (Otto & Whitton 2000; Frankham *et al.* 2007). Flera tänkbara förklaringar till varför polyploidi är så ovanligt bland däggdjur har presenterats. Bland annat så utkom Müller 1925 med en artikel där han ansåg att könsbestämningen blir påverkad av polyploidism då det leder till en obalanserad fördelning av X-kromosomer vilket i sin tur ofta leder till sterilitet hos avkomman. Även då könsbestämning kan vara ett problem hos polyploida däggdjur så anses det numera att polyploidi orsakar allmän utvecklingsstörning (Goto & Monk 1998; Otto 2007).

Tabell 2. Sammanställning över förekomsten av polyploidi bland insekter och vertebrater. ? indikerar att den reproduktiva metoden är okänd, värden inom parenteser är tveksamma. Omritad efter Otto & Whitton (2000).

Taxa	Reproduktivt sätt	2n/3n	3n	4n	Annat
Insekter	Partenogenes	13	34	16	16
	Sexuell	0	(1)	0	(2)
Fisk	Partenogenes	1	6	0	2
	Sexuell	0	0	10 (1)	12
	?	0	2	12 (1)	3
Amfibier	Partenogenes	1	0	0	2
	Sexuell	0	0	18 (2)	6
	?	0	0	0	1
Reptiler	Partenogenes	3	11 (1)	0	0
	Sexuell	0	0	0	1
Däggdjur	Sexuell	0	0	1	0

I sin studie redogör Otto & Whitton (2000) att de flesta nya polyploider har jämt antal kromosomer. Detta i sin tur antyder att artbildning genom polyploidi hos däggdjur är väldigt osannolikt eftersom de inte har en ”förkärlek” mot jämna kromosomtalen (Otto & Whitton 2000). Det finns en del generella effekter av att en cell är polyploid. En dubbling av DNA-mängden ökar cellstorleken (Gregory 2001) vilket i sin tur tros resultera i en lägre tillväxthastighet (Otto 2007).

### **Allotetraploidi hos *Tympanoctomys barrearae***

En sydamerikansk gnagare, *T. barrearae*, som lever i små och isolerade populationer (Bacquet *et al.* 2008) i Argentina orsakade stor uppståndelse då det länge ansetts vara högst osannolikt att däggdjur kan vara polyploida. Men så i Nature 1999 presenterade Gallardo *et al.* det första fyndet av vad som verkade vara ett däggdjur med en tetraploid kromosomuppsättning.

Att *T. barrearae* troligen var tetraploid indikerades av tre saker: kromosomuppsättningen var  $2n = 102$  samtidigt som de närmsta släktingarna hade hälften så många kromosomer; genomsstorleken uppmättes till 16,8 pikogram (pg) medan det i nära släktingar (*Octodontomys gliroides*) finns 8,7 pg och slutligen en ökad cellstorlek (Gallardo *et al.* 1999). Dock presenterades inte det slutgiltiga beviset för att *T. barrearae* är tetraploid eftersom det inte visades att varje kromosom förekommer i fyra kopior (Svartman *et al.* 2004). Fyra kopior av en kromosom förekommer dock endast om det rör sig om en autotetraploid och idén att *T. barrearae* är en allotetraploid dök därför upp (Gallardo *et al.* 2004; Gallardo *et al.* 2006). Flera alternativa förklaringar till varför *T. barrearae* uppvisar tecken på polyploidi utan att vara just polyploid har kommit, ingen av dem har dock erbjudit en enklare förklaring än allotetraploidi-teorin. Detta gör att forskarkåren nu i stort sett har accepterat att det finns en tetraploid vertebrat.

## **Diskussion**

Även om vi i dag diskuterar mycket om utrotningen av flora och fauna runt om i världen på grund av människans framfart så kan de vara bra att uppmärksamma att vi även upptäckt flera nya arter. Flera arter har i litteraturen blandats ihop och inte fått det erkännande som de förtjänar. Det är nämligen viktigt att, på ett tydligt sätt, beskriva en art för att den ska få det skydd som är möjligt. På grund av deras morfologiska likhet har flera sydamerikanska hjortar klumpats ihop till en art när de i själva verket är distinkta arter enligt det biologiska artkonceptet.

Så kallade kromosomarter kan även orsaka problem för bevarandebiologer. Ambitionen är självklart att rädda arten men även att bevara den evolutionära potentialen hos arten eller populationen. Misslyckas man med att upptäcka genetiska variationer inom en art så kan de få förödande konsekvenser för den nya kromosomarten. Eftersom olika arter, per definition, inte kan få fertil och livskraftig avkomma kan även två arter gå förlorade.

Svårigheterna med att definiera arter avspeglas också i debatten kring hotade arter. Flera länders listor över hotade organismer bygger just på Mayrs biologiska artkoncept (Frankham *et al.* 2007), vilket har fått utstå en del kritik för att hybrider och asexuella organismer inte inkluderas. Ett generellt artkoncept saknas alltså fortfarande. Det är dock inte bara listor över hotade arter som håller på att omformas på grund av det biologiska artkonceptets brister. Evolutionary significant unit (eng.) (ESU) baseras också på Mayrs definition av vad som är en art. Kriterierna som sätts upp är menade som ett hjälpmedel för att identifiera hotade arter och populationer där fokus ligger på hur väl adapterade individerna är till dess miljö och

genetiska faktorer. 2000 presenterade Crandall *et al.* ett, vad de tycker, mer generellt system för att definiera grupper som behöver beskyddas.

Mable (2004) nämner i sin avslutning att en möjlig förklaring till varför vi inte har hittat fler polyploida arter är att kromosomräkningar på flera individer i samma populationer inte görs. Han radar också upp flera intressanta frågeställningar, bland annat om det finns geologiska bevis på att polyploida arter uppkom mer frekvent under klimatförändringar. I artikeln nämner Mable också flera frågeställningar som skulle kunna kasta ljus över varför vissa djur har lättare till polyploidi än andra. Varför vissa, till exempel Cervidae och Muriodea, verkar ha lättare för kromosomala förändringar och vad detta har för inverkan på framtida adaptationer. Nya kombinationer av gener ger ett större adaptivt försprång vilket kan vara en förklaring till varför polyploida växter påträffas oftare vid högre latituder (78% av alla växter på Svalbard är polyploida (Mallet 2007)) och vid höga altituder. Samma resonemang för Muriodea skulle kunna förklara varför mer än 40% av alla däggdjursarter tillhör Rodentia (Graphodatsky 2007), hög karyotypisk variation ger stor artdiversitet. Vilken omstruktureringsprocess som har varit den dominerande de olika släktena inom Cervidae är också en intressant fråga. Varför dominerar robertsonska translokationer inom Cervini men tandem fusioner hos Muntianicini?

Artbildning via kromosomal evolution nämns inte så ofta i läroböckerna men är ändå en variabel som bör tas hänsyn till. Flera samband har observerats mellan kromosomala omstruktureringar och evolutionstakt, samtidigt har de första däggdjuret med tetraploid genuppsättning upptäckts. Mycket talar alltså för att gamla uppfattningar ställs upp och ner i och med nyare metoder.

## Tack

Ett varmt tack till bibliotekarierna, handledarna L. Cerenius, H. Rydin och alla i min grupp för idéer och hjälp, slutligen J. Höglund för synpunkter och tips.

## Referenser

- Abbot, J.R., Ritchie, M.G. & Hollingsworth, P.M. 2008. Speciation in plants and animals: pattern and process. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363: 2965-2969.
- Abril, V.V. & Duarte, J.M.B. 2008. Chromosome polymorphism in the Brazilian dwarf brocket deer, *Mazama nana* (Mammalia, Cervidae). *Genetics and Molecular Biology* 31: 53-57.
- Bacquet, C., Imamura, T., Gonzalez, C.A., Conejeros, I., Kausel, G., Neildez-Nguyen, T.M.A., Paldi, A. & Gallardo, M.H. 2008. Epigenetic process in a tetraploid mammal. *Mammal Genome* 19: 439-447.
- Bonnet-Garnier, A., Claro, F., Thévenon, S., Gautier, M & Hayes, H. 2003. Identification by R-banding and FISH of chromosome arms involved in Robertsonian translocations in several deer species. *Chromosome Research* 11: 649-663.
- Borodin, P.M. 2008. Chromosomes and speciation. I: Dobretsov, N. Kolchanov, N., Rozanov, A. & Zavarzin, G. (red.), *Biosphere Origin and Evolution*, pp 315-325. Springer, New York.
- Campbell, N.A. & Reece, J.B. 2005. *Biology*. 7:e uppl. Benjamin Cummings, San Francisco.
- Comai, L. 2005. The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nature Reviews Genetics* 6: 836-846.
- Crandall, K.A, Bininda-Emonds, O.R.P, Mace, G.M. & Wayne, R.K. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 17:390-395.

- Duarte, J.M.B. & Merino, M.L. 1997. Taxonomia e Evolução. I: Duarte, J.M.B. (Red.), Biologia e conservação de Cervídeos sul-americanos: *Blastocerus*, *Ozotoceros* e *Mazama*. FUNEP, Jaboticabal 1-21. (citerad i Duarte 2008)
- Duarte, J.M.B., González, S. & Maldonado, J.E. 2008. The surprising evolutionary history of South American deer. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 17-22.
- Fontana, F. & Rubini, M. 1990. Chromosomal evolution in Cervidae, *Biosystems* 24: 157-174.
- Frankham, R., Ballou, J.D. & Briscoe, D.A. 2007. A primer of conservation genetics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gallardo, M.H., Bickham, J.W., Honeycutt, R.L., Ojeda, R.A. & Kohler, N. 1999. Discovery of tetraploidy in a mammal. *Nature* 401: 341.
- Gallardo, M. H., Kausel, G., Jiménez, A., Bacquet, C., González, C., Figueroa, J., Köhler, N. & Ojeda, R. 2004. Whole-genome duplications in South American desert rodents (Octodontidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 443-451.
- Gallardo, M.H., González, C.A. & Cebrián, I. 2006. Molecular cytogenetics and allotetraploidy in the red vizcacha rat, *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia, Octodontidae). *Genomics* 88: 214-221.
- Ganem, N.J., Storchova, Z. & Pellman, D. 2007. Tetraploidy, aneuploidy and cancer. *Current Opinions in Genetics & Development* 17: 157-162.
- Geigl, J.B., Obenauf, A.C., Schwartzbraun, T. & Speicher, M.R. 2008. Defining 'chromosomal instability'. *Trends in Genetics* 24: 64-69.
- Gilbert, C., Ropiquet, A. & Hassanin, A. 2006. Mitochondrial and nuclear phylogenies of Cervidae (Mammalia, Ruminantia): Systematics, morphology and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 101-117.
- Goto, T. & Monk, M. 1998. Regulation of X-chromosome inactivation in development in mice and humans. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 62: 362-378.
- Graphodatsky, A.S. 2007. Comparative Chromosomics. *Molecular Biology* 41: 361-375.
- Gregory, T.R. 2001. Coincidence, coevolution, or causation? DNA content, cell size, and the C-value enigma. *Biological Reviews* 76: 65-101.
- Huang, L., Wang, W., Nie, W., Su, W. & Yang, F. 2006. Tandem chromosome fusions in karyotypic evolution of *Muntiacus*: evidence from *M. feae* and *M. gongshanensis*. *Chromosome Research* 14: 637-647.
- Klug, W.S. & Cummings, M.R. 2005. *Essentials of Genetics*. 5:e upplagan. Pearson Education, New Jersey.
- Mable, B.K. 2004. 'Why polyploidy is rarer in animals than in plants': myths and mechanisms. *Biological Journal of the Linnean Society* 82:453-466.
- Mallet, J. 2007. Hybrid speciation. *Nature* 446: 279-283.
- Marques-Bonet, T. & Navarro, A. 2005. Chromosomal rearrangements are associated with higher rates of molecular evolution in mammals. *Gene* 353: 147-154.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species*. Cambridge University Press, New York.
- Müller, H.J. 1925. Why polyploidy is rarer in animals than in plants. *American Naturalist* 59: 346-353.
- Nadeau, J.H. & Taylor, B.A. 1984. Lengths of chromosomal segments conserved since divergence of man and mouse. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 81: 814-818.
- Navarro, A. & Barton, N.H. 2003. Chromosomal speciation and molecular divergence – accelerated evolution in rearranged chromosomes. *Science* 300: 321-324.
- Ohno, S., Wolf, U. & Atkin, N.B. 1968. Evolution from fish to mammals by gene duplication. *Hereditas-Genetiskt Arkiv* 59: 169-&

- Otto, S.P. & Whitton, J. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annual Review Genetics* 34: 401-437.
- Otto, S.P. 2007. The evolutionary consequences of Polyploidy. *Cell* 131: 452-462.
- Pitra, C., Fickel, J., Meijaard, E. & Groves, P.C. 2004. Evolution and phylogeny of old world deer. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 880-895.
- Simpson, C.D. 1984. *Artiodactyls*, I: Andersson, J. & Jones, K. (red.), Orders and families of recent mammals of the world, pp: 563-587. Wiley, New York.
- Smith, M.H., Branan, W.V., Marchinton, R.L., Johns, P.E. & Wooten, M.C. 1986. Genetic and morphologic comparisons of red brocket, brown brocket and white-tailed deer. *Journal of Mammalian Evolution* 67:103-111.
- Svartman, M., Stone, G. & Stanyon, R. 2004. Molecular cytogenetics discards polyploidy in mammals. *Genomics* 85: 425-430.
- Vargas-Munar, D.S.F. 2003. Relação entre fragilidade cromossômica e trocas entre cromátides irmãs com a variabilidade cariotípica de Cervídeos brasileiros. Master Thesis, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, UNESP, Jaboticabal. (citerad i Duarte *et al.* 2008).
- Wolfe, K.H., Sharp, P.M. & Li, W-H. 1989. Mutation rates differ among regions of the mammalian genome. *Nature* 337: 283-285.
- Yang, F., O'Brian, P.C.M., Wienberg, J., Neitzel, H., Lin, C.C., Ferguson-Smith, M.A. 1996. Chromosomal evolution of the Chinese muntjac (*Muntiacus reevesi*). *Chromosoma* 106: 37-43.