

Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

Лекция 6

markov_a@inbox.ru

Основные идеи прошлой лекции

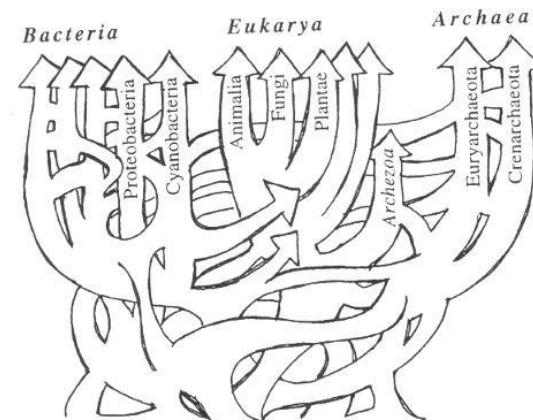
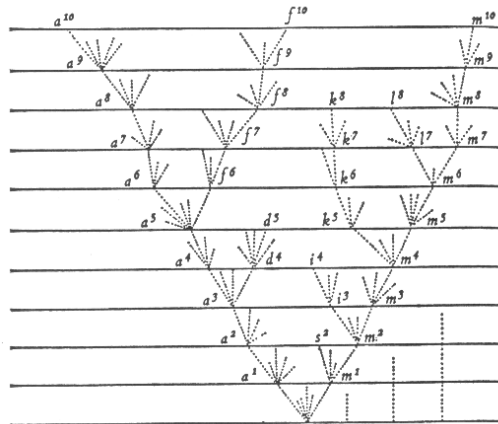
и их связь с тем, что будет обсуждаться сегодня

- Представления о путях и механизмах эволюции, сложившиеся в 3й четверти XX в результате синтеза классической СТЭ (ГТЭ) и великих открытий молекулярных биологов, сегодня выглядят слишком упрощенными и схематичными (хотя и верными в первом приближении).
- Мы рассмотрели некоторые факты, показывающие ограниченность и неабсолютность постулатов о полной случайности мутаций, о строго однонаправленной передаче информации в ряду ДНК → РНК → Белок, о полной невозможности наследования т.н. «приобретенных признаков».

Основные идеи прошлой лекции

и их связь с тем, что будет обсуждаться сегодня

- Познакомившись с эволюционной ролью «эгоистичных репликаторов» (вирусов и МГЭ) и молекулярным одомашниванием, мы вплотную подошли к вопросу об ограниченности еще одного постулата: о строго дивергентном (древовидном) характере эволюционного процесса.
- Благодаря возможности обмена наследственным материалом структура родственных связей между организмами больше похожа не на дерево, а на сеть.



Обратная связь: прошлая лекция была...

- Слишком простой, не нужно объяснять так подробно простые вещи
- Слишком сложной, нужно объяснять подробнее.
- В самый раз.

Обратная связь: прошлая лекция была...

- Материал был в основном нам уже известен (мы прекрасно знаем, что такое VDJ-рекомбинация, CRISPR, как происходит конъюгация инфузорий и т.д.)
- Было слишком много нового материала, трудно усвоить сразу столько новых фактов.
- Оптимальное соотношение известных и новых фактов.

МЕЖОРГАНИЗМЕННАЯ РЕКОМБИНАЦИЯ

Организмы (геномы) эволюционируют не в одиночку. Они могут заимствовать у других организмов (обычно близкородственных, но не только), а также у *эгоистичных репликаторов* (вирусов и МГЭ) их наследственный материал. Что превращает биосферу (до некоторой степени) в единую «эволюционную лабораторию».

Основные механизмы, обеспечивающие сетевую, а не древовидную структуру родственных связей: 1) молекулярное одомашнивание вирусов и МГЭ, 2) симбиогенез, 3) горизонтальный перенос генов, 4) половое размножение.

**ЕЩЕ ОДИН ЯРКИЙ ПРИМЕР
МОЛЕКУЛЯРНОГО
ОДОМАШНИВАНИЯ**

Наездники подавляют иммунную защиту своих жертв при помощи прирученных вирусов



Наездник *Cotesia flavipes*



Личинки наездника *Cotesia congregata* окуклились на выеденной ими изнутри гусенице бабочки *Ceratomia catalpa*.

Многие наездники вводят в тела своих жертв «вирусоподобные частицы», которые помогают личинкам паразита подавить иммунную защиту хозяина. Как выяснилось, гены, управляющие формированием этих частиц, были приобретены паразитическими насекомыми от настоящего вируса, который 100 млн лет назад встроился в геном их предка.

«Поли-ДНК-вирусы» (polydnaviruses, PDV)

- Оболочка – как у обычных вирусов.
- «Генетическая начинка» другая: 30 маленьких кольцевых ДНК с генами, подавляющими иммунную систему жертвы. Эти гены – не вирусного происхождения.
- PDV не размножаются сами; производятся в яичниках самки наездника.
- 100 млн лет назад в геном древнего наездника встроился вирус, который затем подвергся «одомашниванию» (стал помогать наездникам подавлять иммунную систему жертв).
- Гены вируса рассеялись по геному наездника и перестали упаковываться в вирусные частицы.
- Однако именно эти вирусные гены до сих пор управляют производством вирусных частиц PDV.

Насекомые – жертвы защищаются от наездников тоже при помощи «прирученных» (симбиотических) вирусов. Это настоящая вирусологическая война!



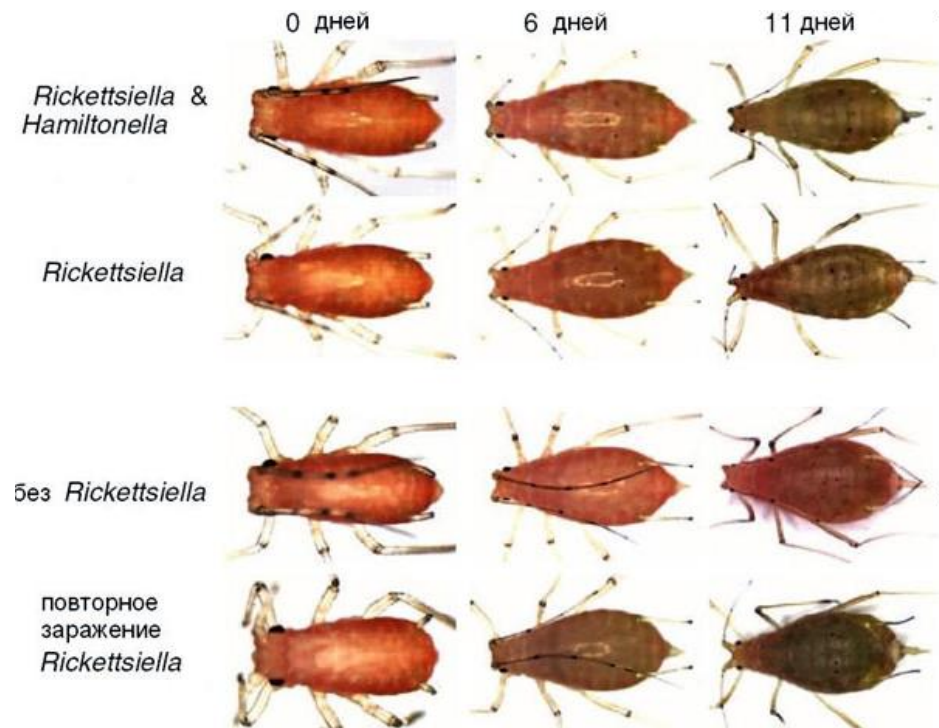
Наездник *Aphidius ervi* откладывает яйцо в тлю *Acyrthosiphon pisum*.

Симбиотическая бактерия *Hamiltonella defensa*, живущая в клетках некоторых тлей, вырабатывает токсины, смертельные для личинок наездников. Как выяснилось, защиту тлей от наездников обеспечивают не любые бактерии *H. defensa*, а только зараженные вирусом-бактериофагом APSE. Гены токсичных белков, необходимых для уничтожения личинок наездника, находятся в геноме вируса, а не бактерии. Мутуалистические (взаимовыгодные) отношения двух организмов (тли и бактерии) обеспечиваются благодаря вирусу, выступающему в роли необходимого третьего компонента симбиотической системы.

Эксперимент, доказывающий роль вируса APSE в способности бактерии *Hamiltonella* защищать тлю от наездника

- Вывели три линии **генетически идентичных** тлей:
 - 1) с гамильтонеллой, зараженной вирусом APSE,
 - 2) с **точно такой же** гамильтонеллой, но без вируса;
 - 3) без гамильтонеллы.
- Отдали этих тлей «на растерзание» наездникам.
- В линии 1 наездники сумели погубить только 6% тлей, в линиях 2 и 3 – по 80%.

Симбиотические бактерии перекрашивают своих хозяев в зеленый цвет



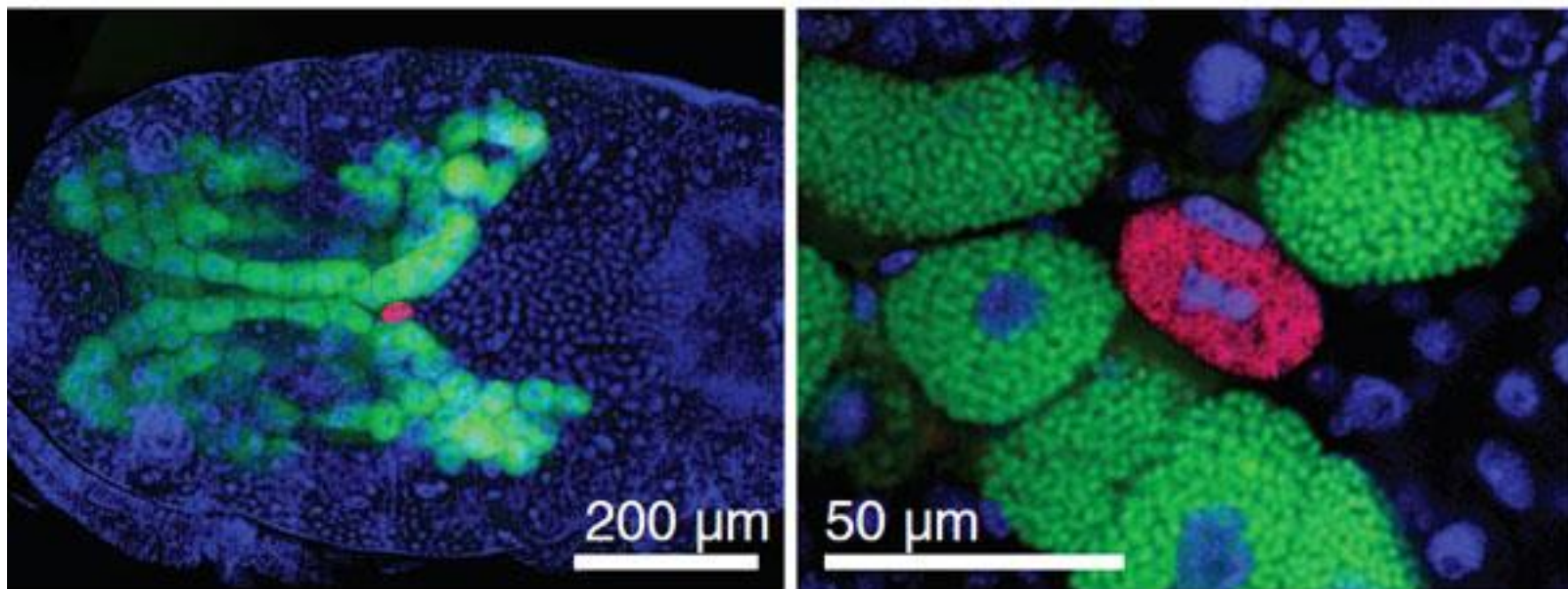
- гороховая тля *Acyrthosiphon pisum*
- наследств. изменчивость: красные и зеленые формы (красный цвет доминантный)
- каротиноиды и полициклические хиноны
- Гены синтеза каротиноидов – от грибов
- Нек. красные от рождения тли перекрашиваются из-за симбионтов

«Симбиотические сверхорганизмы»

Многие важные фенотипические признаки животных определяются генами симбионтов.

Пример: тля, красная от рождения, становится с возрастом зеленой, если в ней живет симбиотическая бактерия *Rickettsiella*.

Это может иметь адаптивное значение, т.к. божьи коровки чаще нападают на красных тлей, а наездники – на зеленых. Может быть, не случаен тот факт, что среди тлей, зараженных *Rickettsiella*, повышена зараженность бактериями *Hamiltonella* и *Serratia*, защищающими от наездников.



Эмбрион тли. Синим цветом показаны клетки собственно тли, зеленым – бактериоциты с симбиотической бактерией *Buchnera*, красным – бактериоцит с симбиотической бактерией *Rickettsiella*.

Симбиогенез: самые известные примеры

Группа	Симбиоз
Эукариоты	Архебактерия + бактерии
Фотосинтезирующие эукариоты	Гетеротрофные эукариоты + цианобактерии или одноклеточные эукариотические водоросли
Сосудистые растения, освоение ими суши	симбиоз с грибами (микориза), актинобактериями, ризобиями
Растительноядные животные (тли, термиты, жвачные и мн. др.)	симбиоз с бактериями, одноклеточными эукариотами, грибами
Вестиментиферы и др. обитатели гидротермальных оазисов	симбиоз с серными бактериями
Лишайники	гриб + водоросли, цианобактерии

О чем пойдет дальше речь

«секс в широком смысле»

Горизонтальный перенос генов, его формы и эволюционная роль (у прокариот, протистов, многоклеточных).

Внутри- и межвидовой ГПГ, различие их эволюционных последствий.

Гомологичная и «незаконная» рекомбинация.

Половое размножение, его происхождение и эволюционная роль.

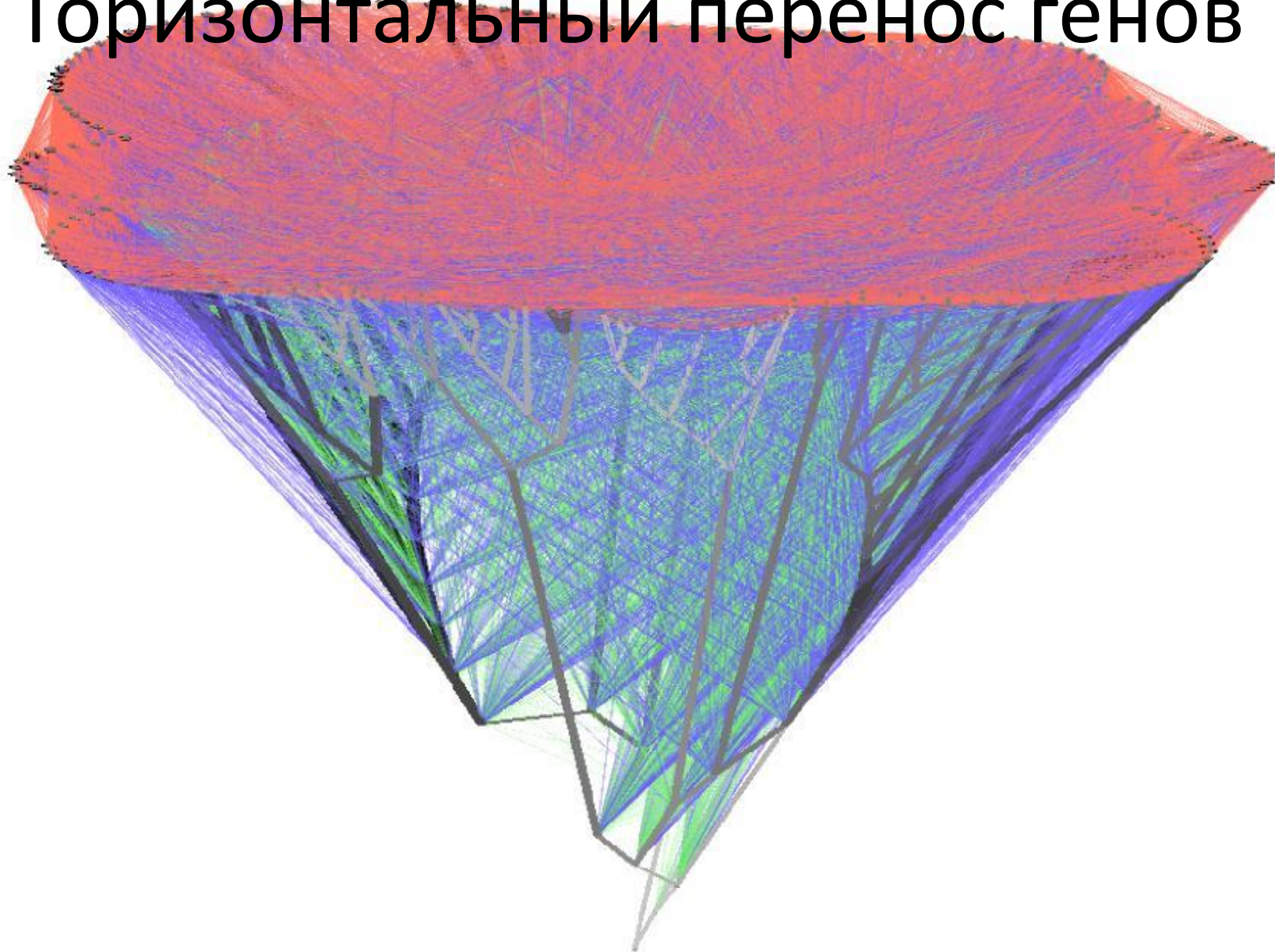
Парадокс бделлоидных коловраток. «Двойная цена самцов».

Накопление мутационного груза и храповик Мёллера. Клональная интерференция и эффект Фишера-Мёллера.

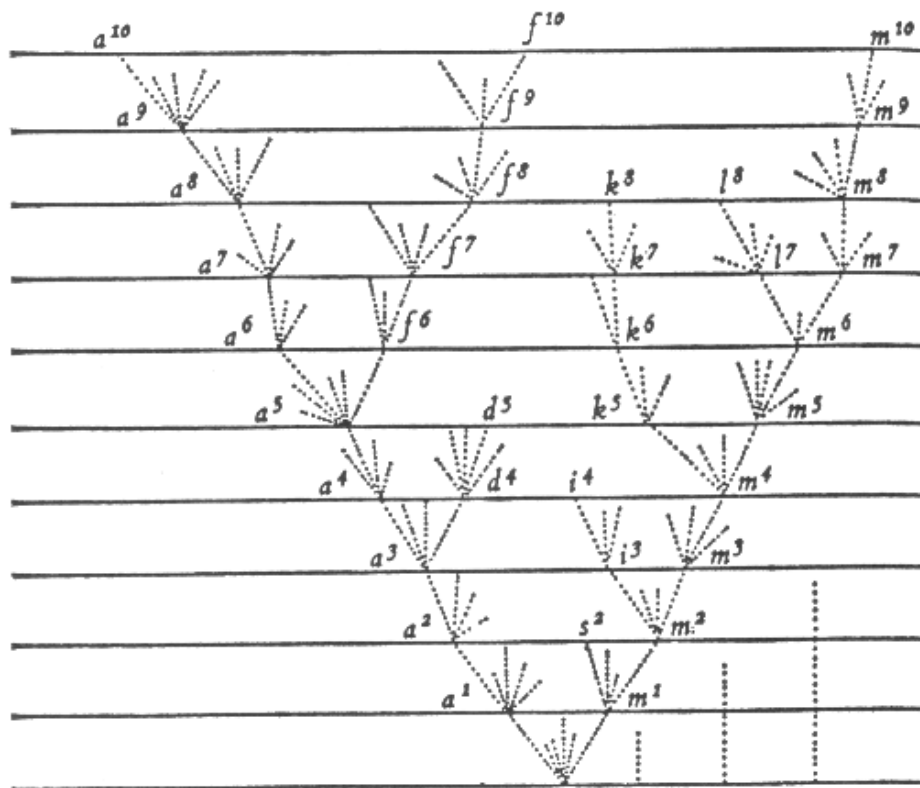
Различное влияние численности на адаптивный потенциал в половых и бесполовых популяциях.

Секс как защита от вырождения и ускоритель адаптивной эволюции: экспериментальные подтверждения (опыты на *C. elegans*, коловратках, хламидомонадах и др.)

Горизонтальный перенос генов

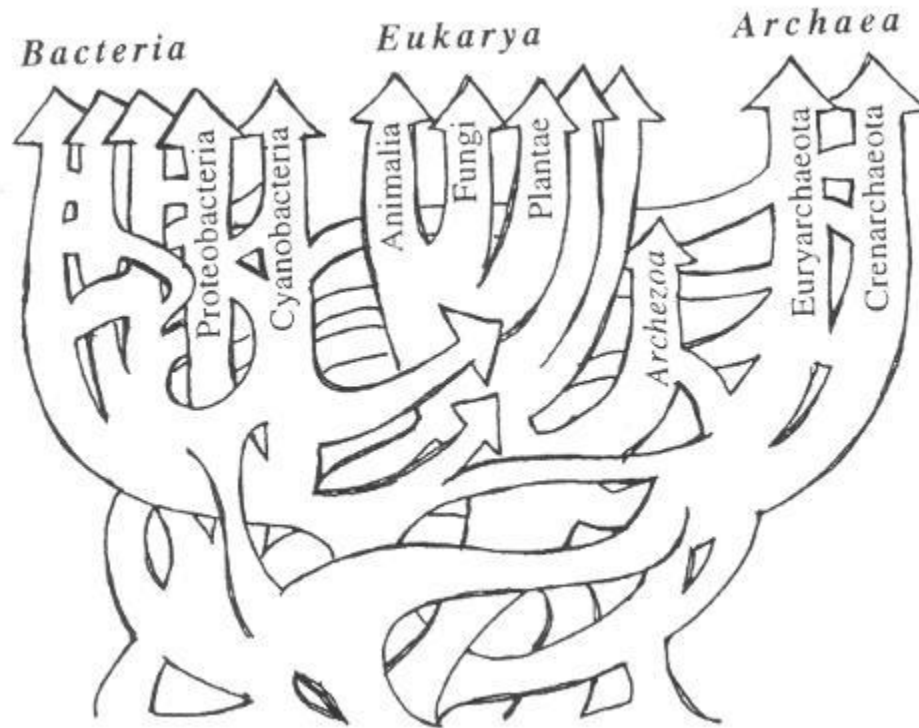


Традиционные представления об эволюции, базирующиеся на принципе дивергенции (расхождения), недостаточны для понимания генеалогии видов.



Дарвиновская схема дивергенции:
ветви древа расходятся, чтобы больше
никогда не сойтись.

Данные геномики позволяют утверждать, что в ходе эволюции происходили массивные генные переносы как внутри царств, так и между ними.



Картина эволюционных связей **в мире прокариот** представляет собой не столько ветвящееся дерево, сколько сеть: «ветви» сплетены друг с другом многократными переносами генов.

Из: W.F.Doolittle. **Phylogenetic Classification and the Universal Tree**. *Science*, 1999. Vol. 284. N. 5423. P. 2124-2128

Основные признаки, по которым можно выявить горизонтальный перенос:

- Отличия в нуклеотидном составе (% Г+Ц)
- Отличия в частоте использования кодонов
- Отличие в положении анализируемого гена на филогенетическом дереве от большинства других генов (высокое сходство с гомологичным геном из отдаленного таксона при отсутствии подобного гена у близких родственников)

Горизонтальный перенос генов у архей и бактерий

Вид	число генов в геноме	перенесенные гены	
		количество	% в геноме
АРХЕИ			
<i>Archaeoglobus fulgidus</i>	2407	179	8.4
<i>Methanococcus jannaschii</i>	1715	77	5.0
<i>Pyrococcus horikoshii</i>	2064	154	7.6
<i>Aeropyrum pernix</i>	2694	370	14.0
ПАТОГЕННЫЕ БАКТЕРИИ			
<i>Mycoplasma pneumoniae</i>	677	39	5.9
<i>Chlamydia trachomatis</i>	894	36	4.3
<i>Rickettsia prowazekii</i>	834	28	3.6
<i>Treponema pallidum</i>	1031	77	8.3
<i>Haemophilus influenzae</i>	1709	96	6.2
<i>Helicobacter pylori</i>	1553	89	6.4
<i>Mycobacterium tuberculosis</i>	3918	187	5.0
СВОБОДНОЖИВУЩИЕ БАКТЕРИИ			
<i>Aquifex aeolicus</i>	1552	72	4.8
<i>Thermotoga maritima</i>	1846	198	11.6
<i>Escherichia coli</i>	4289	381	9.6
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	4036	411	10.1
<i>Bacillus subtilis</i>	4110	537	14.8
<i>Synechocystis sp.</i>	3169	219*	7.5

Общие закономерности горизонтального переноса генов (ГПГ) у прокариот

- Доля генов, приобретенных путем горизонтального переноса, варьирует у разных видов и может достигать 10-20% от общего числа генов в геноме (так выглядела ситуация в начале 2000-х, сейчас ясно, что >>).
- Наибольшее количество переносов характерно для свободноживущих бактерий с широкими экологическими ареалами (т.е. имеющих разнообразные взаимоотношения со средой).
- Наименьшее число переносов обнаружено у патогенных бактерий, живущих в узких эконошах.
- Реже всего в ГПГ вовлечены гены информационных систем (транскрипции, трансляции, репликации) («центральные» системы клетки).
- Чаще всего в ГПГ участвуют гены, связанные с метаболизмом, транспортными путями, передачей сигналов («периферические» системы).
- В составе приобретенных сегментов ДНК часто обнаруживаются профаги (встроенные вирусы), гены белков, участвующих в процессах рекомбинации (обмена участками ДНК), обеспечивающие интеграцию "чужих" генов.

Основные механизмы горизонтального переноса генов:

«закономерный»
ГПГ

- **конъюгация** («целенаправленная» передача ДНК одним организмом другому). Однонаправленная! Донор активен, реципиент пассивен.
- **трансформация** (захват клеткой «чужой» ДНК из внешней среды). Тоже однонаправленная! Донор пассивен, реципиент активен.

«случайный» ГПГ

- **трансдукция** (перенос в составе вирусов, МГЭ). Тоже однонаправленная. Донор и реципиент пассивны, активен только переносчик – вирус, «эгоистичный репликатор».
- Вероятность ГПГ повышается в симбиотических и паразитарных системах при физическом контакте клеток.
- Иногда происходит «случайное» включение чужих генов в ходе репарации разрывов ДНК, особенно при нарушении целостности мембраны (через разрывы мембраны может попасть чужая ДНК)

эукариотический
секс

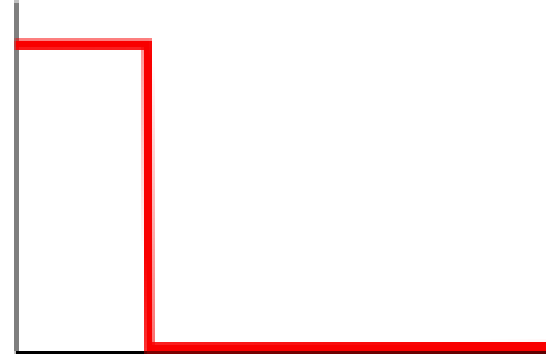
- **У эукариот главным механизмом перекомбинирования геномов является половой процесс** (слияние гамет + редукционное деление, кроссинговер). Взаимный, двусторонний обмен; оба участника одновременно являются и донорами, и реципиентами.

Основные отличия полового процесса (амфимиксиса) от ГПГ:

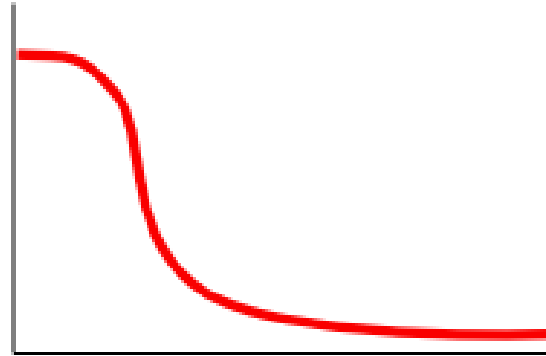
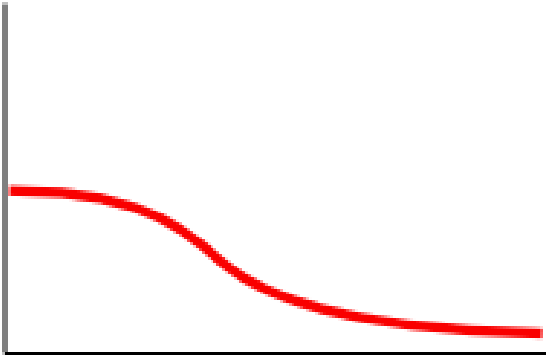
- Двусторонний, взаимный обмен генами (а не однонаправленная передача от донора к реципиенту)
- Полногеномная рекомбинация (а не перенос небольших фрагментов)
- Более строгая избирательность при выборе партнера (отсюда – «биологические виды»). Но это различие, возможно, не такое уж резкое

Зависимость вероятности (частоты) генетического обмена от генетической дистанции у прокариот и эукариот (схема)

думали...



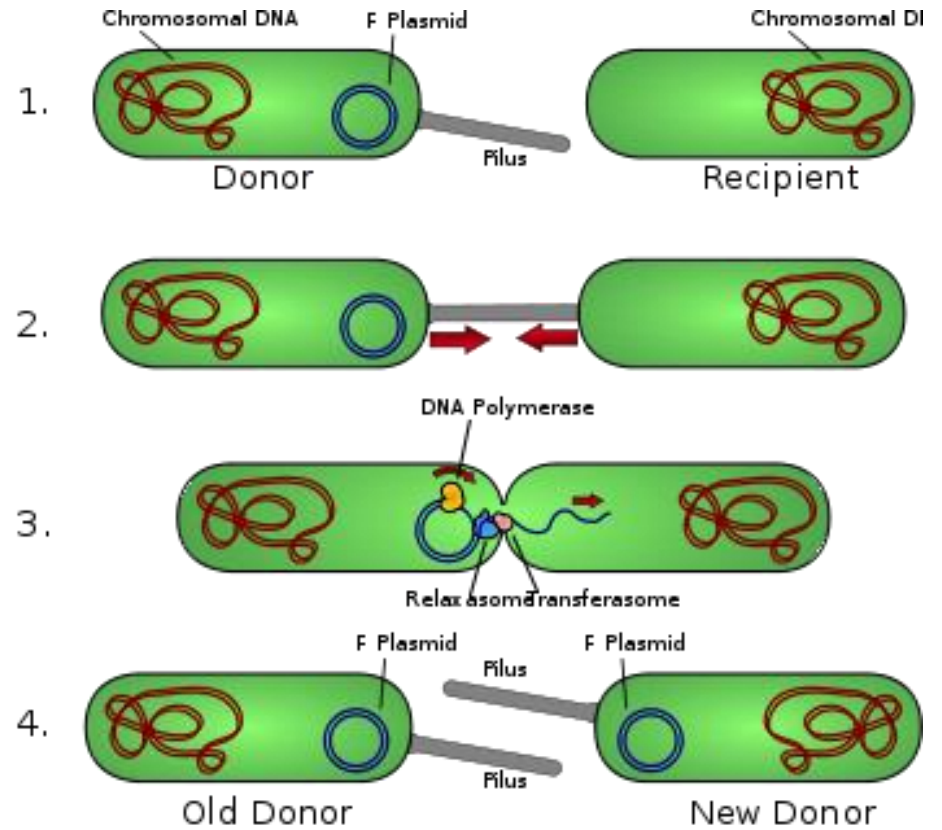
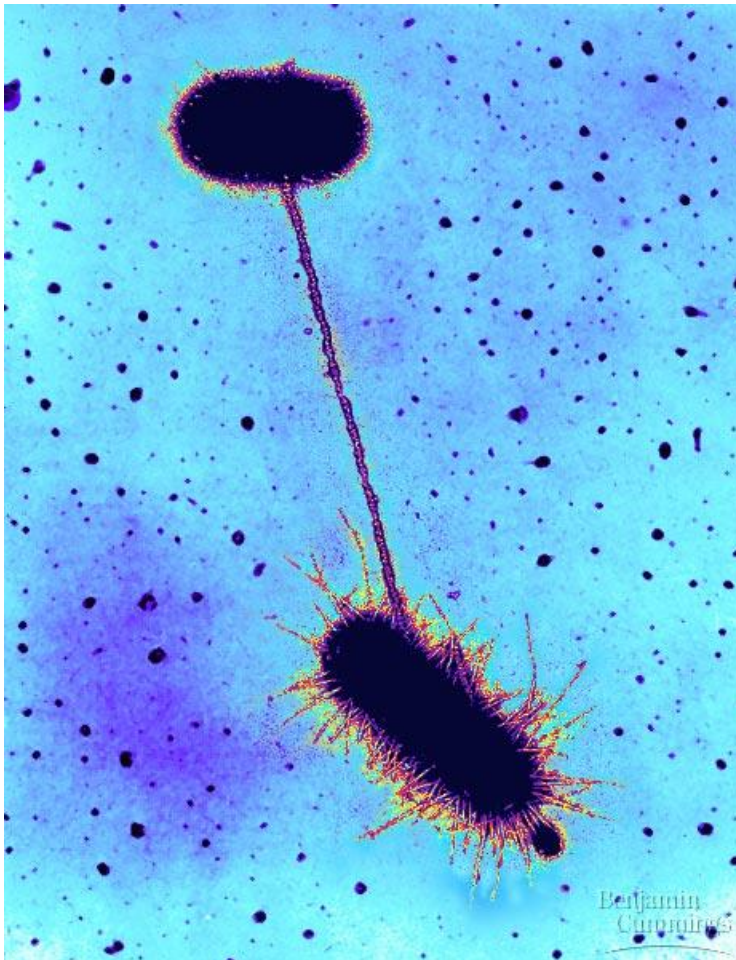
в действительности,
похоже, дело обстоит
примерно так...



прокариоты

эукариоты

Конъюгация



Agrobacterium tumefaciens

Природный генный инженер



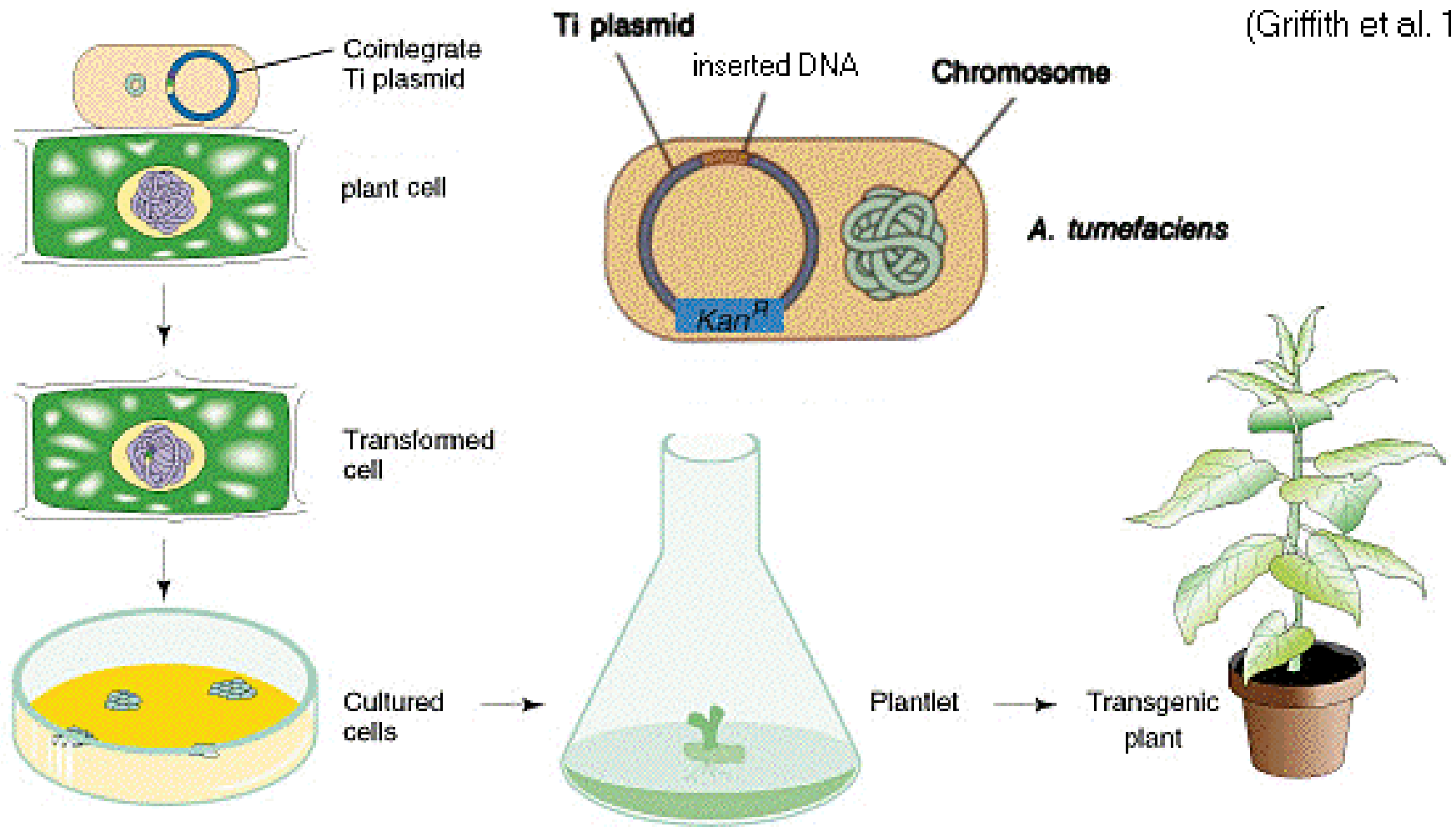
Опухоль, вызванная
внедрением бактериальной
ДНК в растительные клетки



Агробактерии на поверхности
растительной клетки

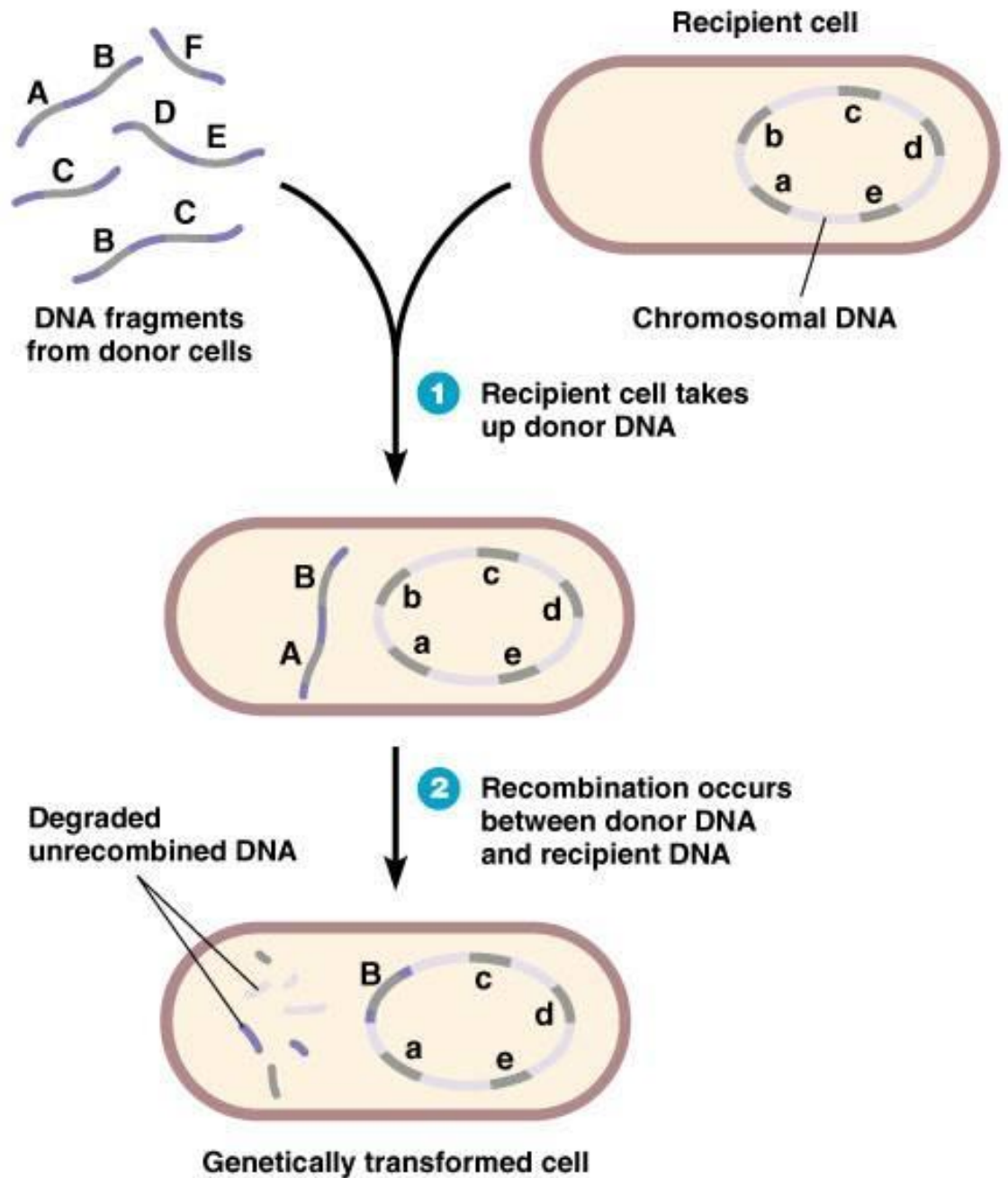
Type IV secretion system (T4SS) гомологична аппарату конъюгации

(Griffith et al. 1996)

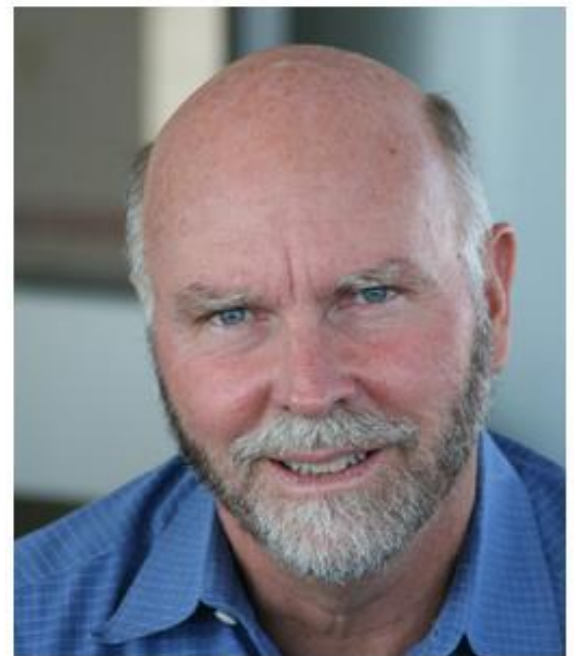


Использование агробактерии в генной инженерии (создание трансгенных растений)

Естественная трансформация



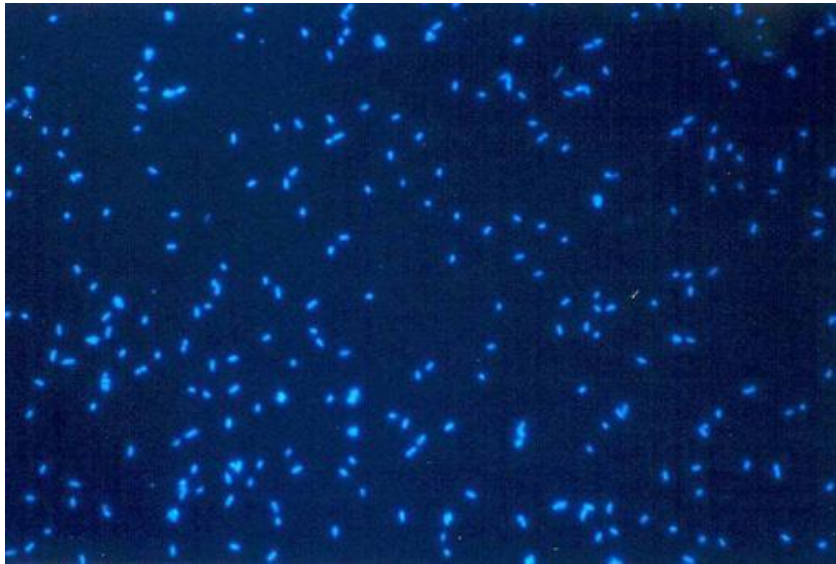
Возможен (в лабораторных условиях) даже перенос целого генома, что ведет к мгновенному превращению одного вида бактерий в другой



Крейг Вентер — основатель одноименного института, пионер геномных исследований и один из самых цитируемых ученых современности (фото с сайта www.harrywalker.com)

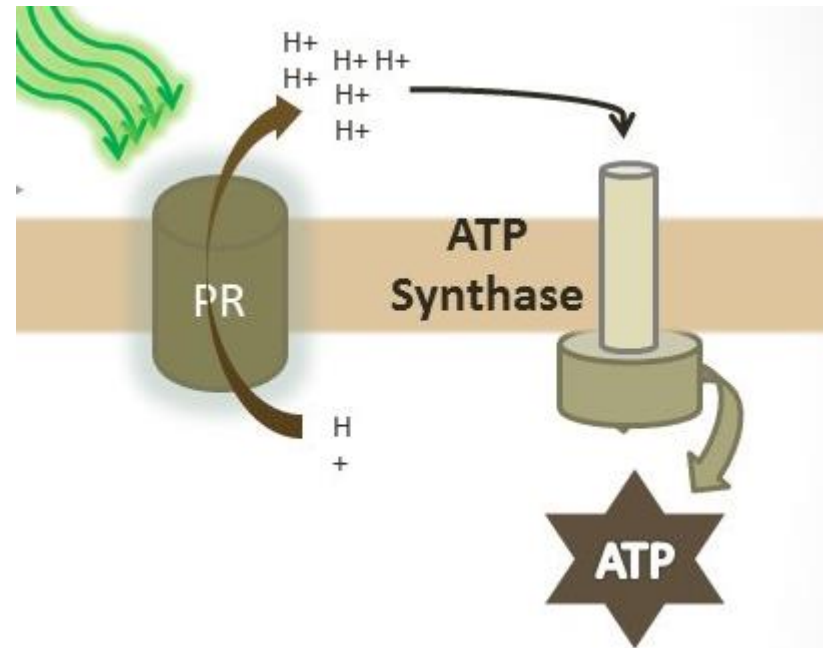
Carole Lartigue, John I. Glass, Nina Alperovich, Rembert Pieper, Prashanth P. Parmar, Clyde A. Hutchison, Hamilton O. Smith, J. Craig Venter. **Genome Transplantation in Bacteria: Changing One Species to Another** // Science. 2007.

Гены протейродопсинов – белков, позволяющих утилизировать энергию солнечного света – являются «коллективной собственностью» разнообразных прокариот, живущих в фотической зоне океана.



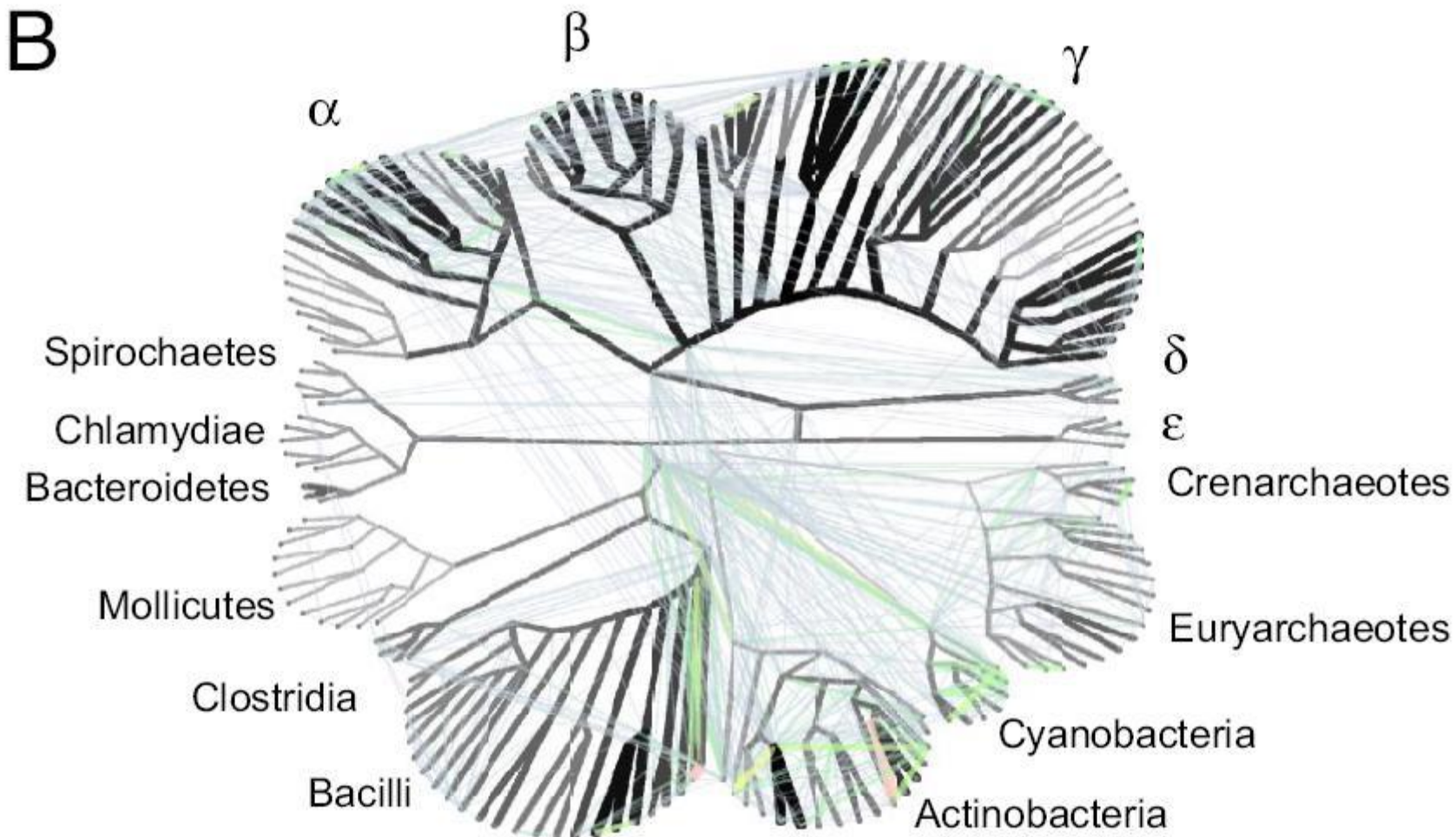
Epifluorescence microscopy picture of marine bacteria. Typical sizes are 0.8 μm .

<http://www.icm.csic.es/bio/images/mol3.jpg>



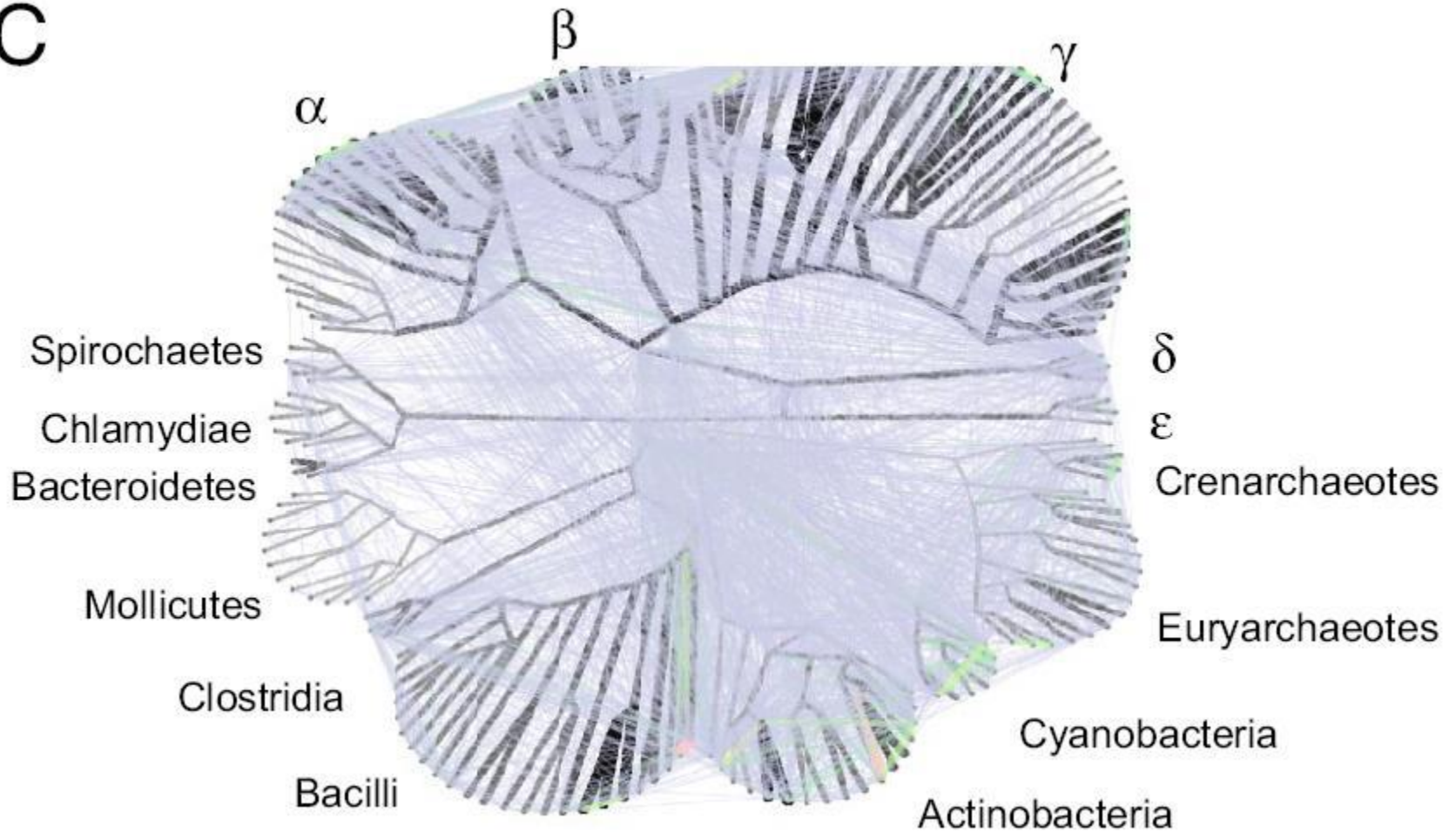
Niels-Ulrik Frigaard, Asuncion Martinez, Tracy J. Mincer and Edward F. DeLong.
Proteorhodopsin lateral gene transfer between marine planktonic Bacteria and Archaea // Nature, 2006

Анализ 180 прокариотических геномов показал, что **не менее 80% генов** в каждом геноме участвовали в процессе горизонтального переноса на том или ином этапе эволюции прокариот.

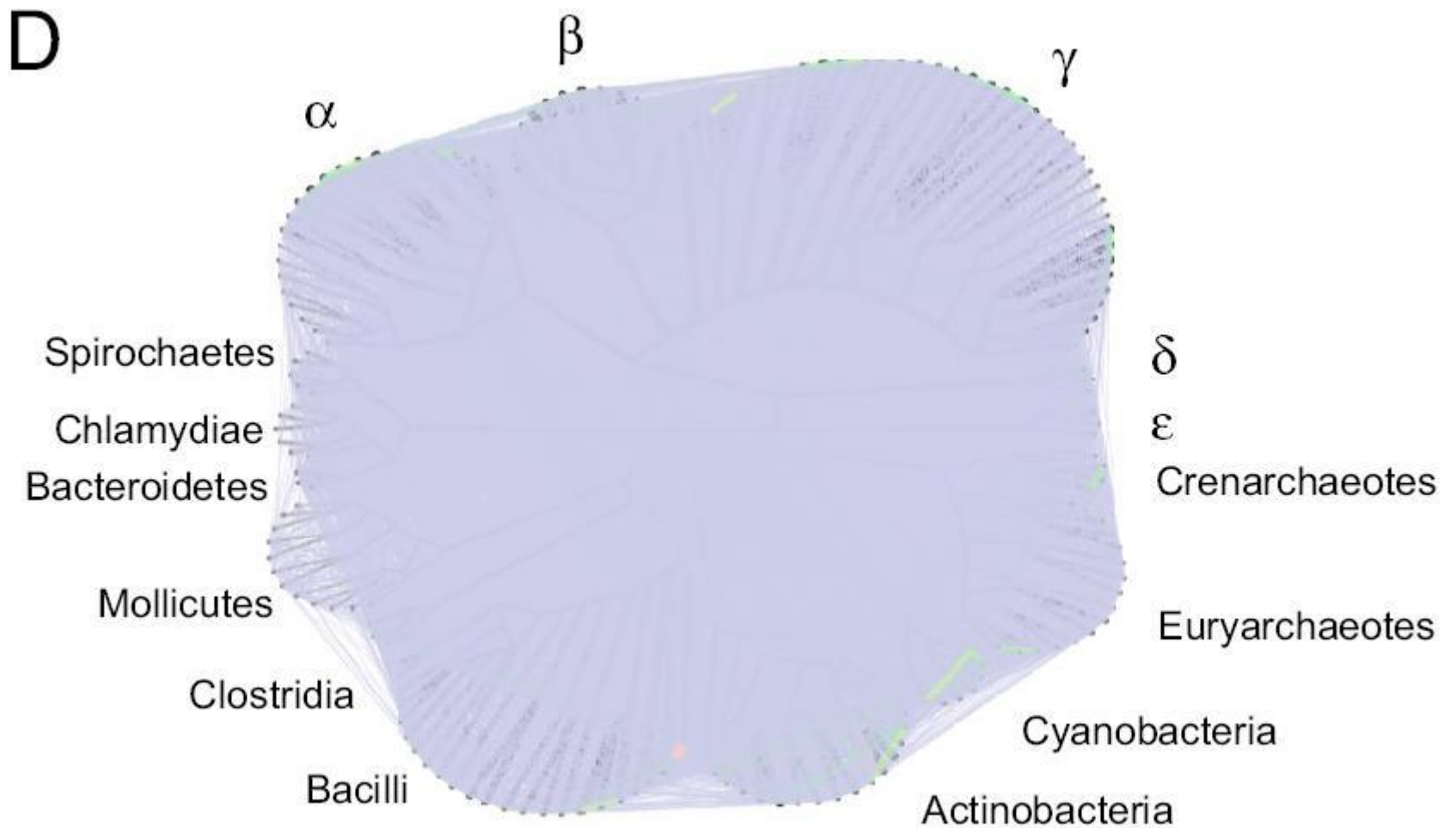


Эволюционное дерево прокариот с нанесенными «связями», отражающими перенос 20 или более генов (823 таких «связи»)

C



То же древо, показаны случаи переноса 5 или более генов (3764 случая).

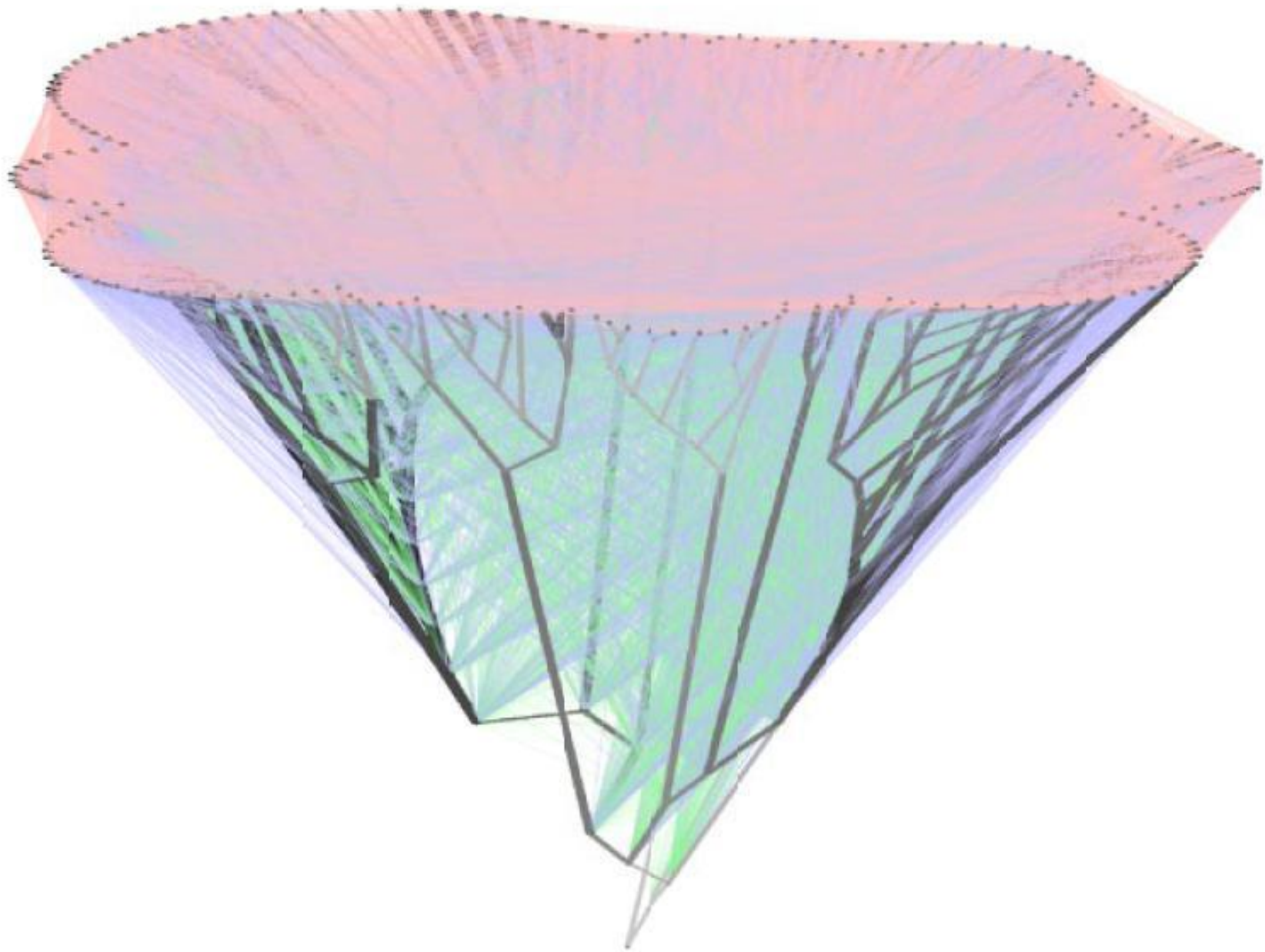


То же древо, показаны случаи переноса 1 или более генов (15127 случаев).

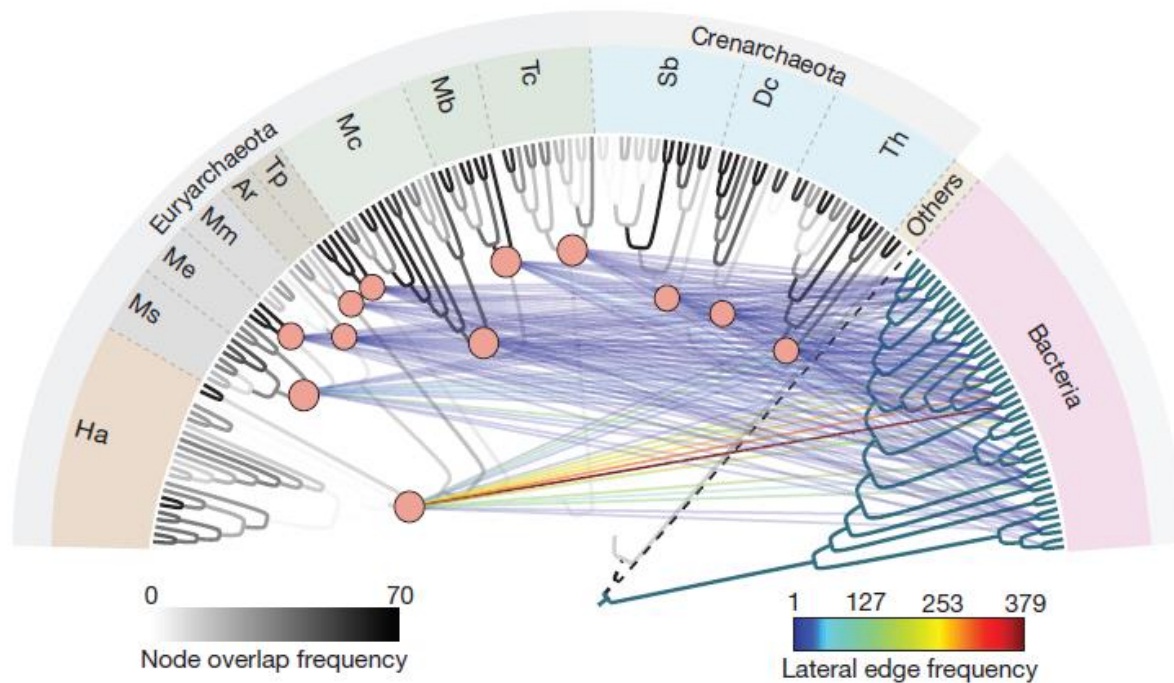
Table 2. Average \pm SD percent of genes involved in LGT per genome across lineages

Group	% acquired in genome	% acquired in lineage	Mean genome size
Epsilonproteobacteria	18 \pm 8	75 \pm 6	1,157 \pm 60
Deltaproteobacteria	34 \pm 2	98 \pm 1	1,694 \pm 222
Gammaproteobacteria	11 \pm 7	90 \pm 6	2,984 \pm 1,197
Betaproteobacteria	12 \pm 10	86 \pm 9	3,345 \pm 1,020
Alphaproteobacteria	13 \pm 11	83 \pm 13	2,177 \pm 1,346
Spirochaetes	13 \pm 16	60 \pm 25	1,001 \pm 1,28
Chlamydiae	4 \pm 7	49 \pm 15	850 \pm 61
Bacteroidetes	8 \pm 2	57 \pm 10	2,185 \pm 646
Mollicutes	11 \pm 6	72 \pm 12	429 \pm 46
Clostridia	24 \pm 4	89 \pm 5	1,891 \pm 83
Bacilli	14 \pm 11	87 \pm 9	2,498 \pm 966
Actinobacteria	21 \pm 19	82 \pm 12	2,227 \pm 1,283
Cyanobacteria	27 \pm 20	79 \pm 11	1,582 \pm 447
Euryarchaeota	19 \pm 16	69 \pm 13	1,403 \pm 539
Crenarchaeota	25 \pm 12	70 \pm 14	1,234 \pm 563
All	15 \pm 13	81 \pm 15	2,133 \pm 1,252

C



Трёхмерная схема эволюции прокариот



Ha - Haloarchaea (1,047)	Ar - Archaeoglobus (51)	Tc - Thermococcales (101)
Ms - Methanosarcinales (338)	Tp - Thermoplasma (49)	Sb - Sulfolobales (129)
Me - Methanocellales (83)	Mc - Methanococcales (100)	Dc - Desulfurococcales (40)
Mm - Methanomicrobiales (85)	Mb - Methanobacteriales (128)	Th - Thermoproteales (59)

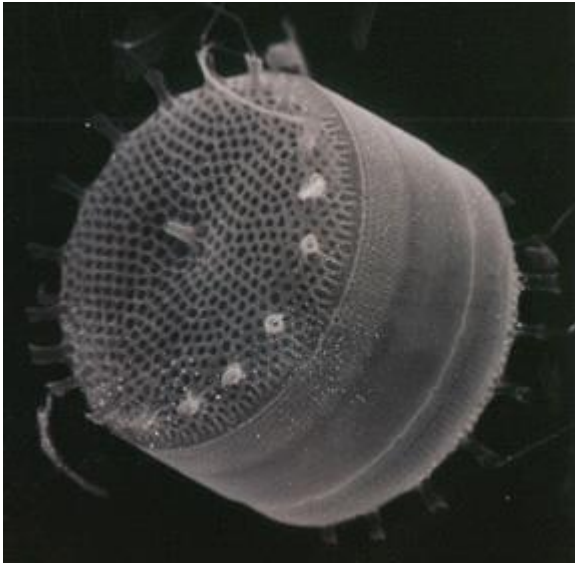
Появление практически всех крупных таксонов (клад) архей совпадает с множественными заимствованиями «периферических» генов у бактерий. Особенно сильно выражено в группах, произошедших от метаногенов (галоархеи и др.)

S. Nelson-Sathi, F.L.Sousa, W.F.Martin. Origins of major archaeal clades correspond to gene acquisitions from bacteria // Nature. 2014.

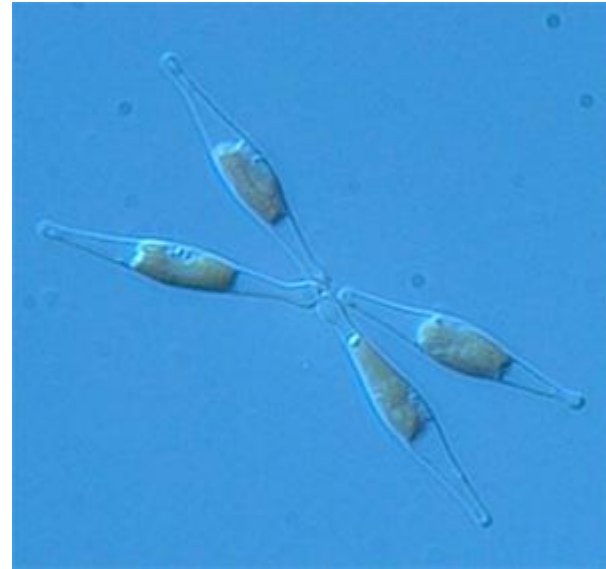
У одноклеточных эукариот ГПГ от неродственных организмов (в первую очередь от бактерий) тоже встречается, но гораздо реже, чем у прокариот (хотя тоже может иметь важные эволюционные последствия).

У многоклеточных эукариот – еще реже.

Диатомеи – рекордсмены среди эукариот по числу заимствованных прокариотических генов (у *Phaeodactylum* – 587 генов из 10402, или 5,6%)

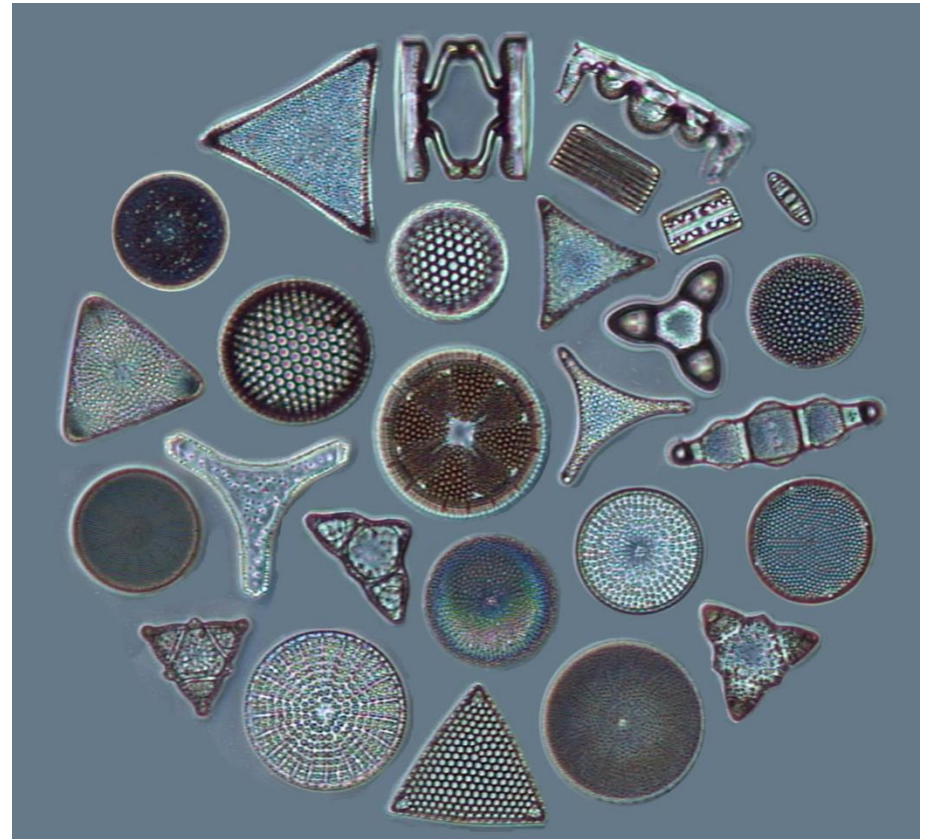
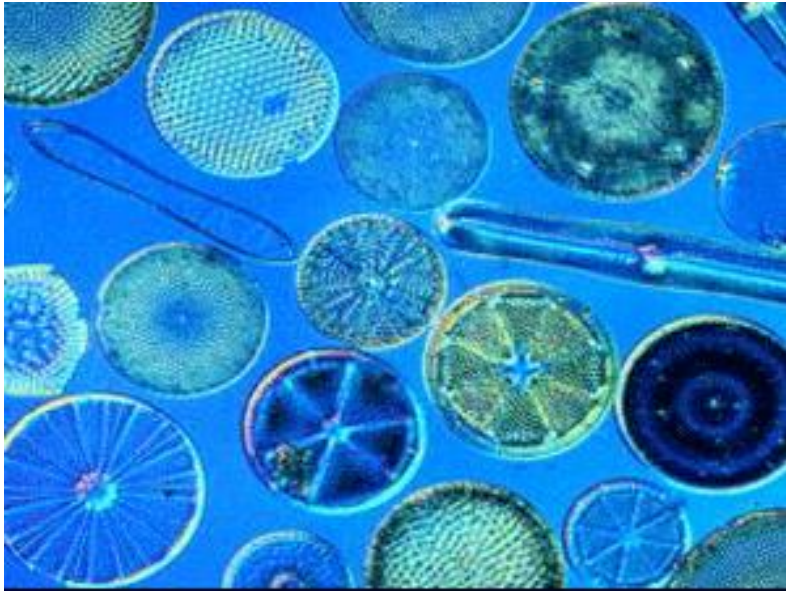


Центрическая диатомея *Thalassiosira*. Геном прочтен в 2004 году.



Пеннатная диатомея *Phaeodactylum*. Геном прочтен в 2008 году.

Диатомеи

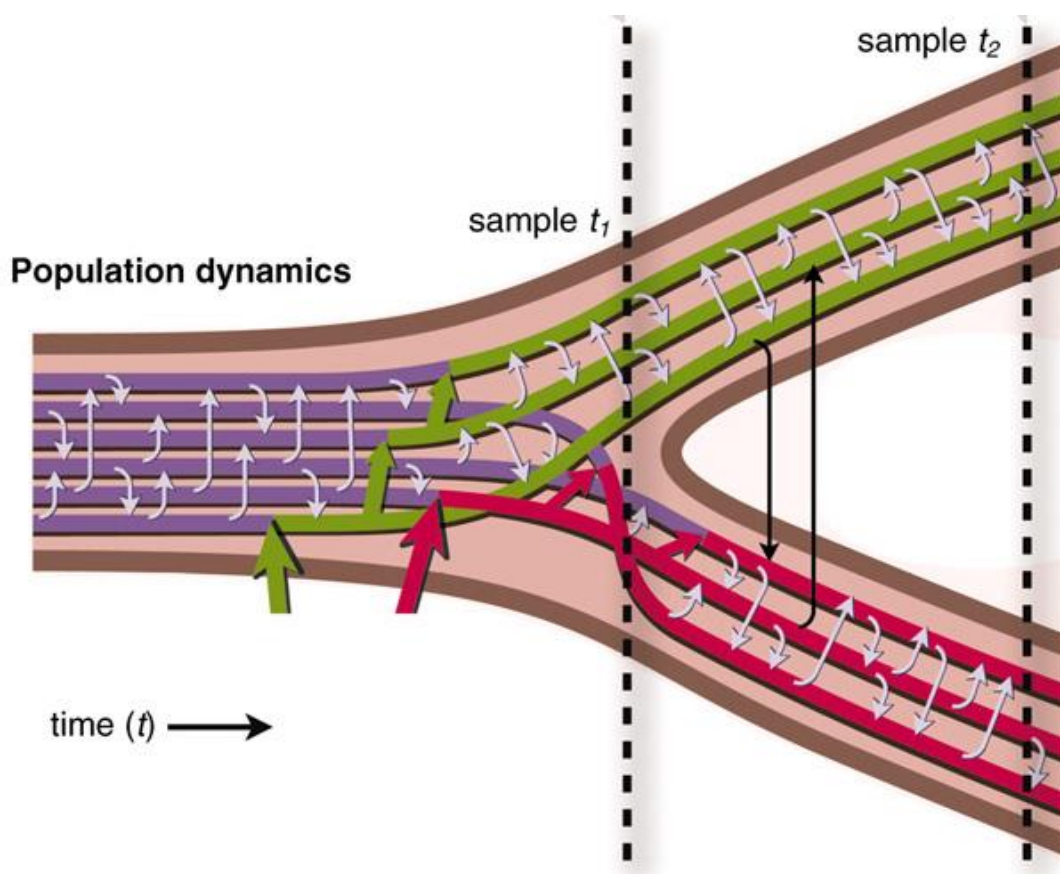


Удачные заимствования генов у неродственных организмов происходят очень редко

- Хотя мы видим в геномах прокариот множество генов, заимствованных у неродственных форм и оказавшихся полезными, это не значит, что неразборчивый перенос генов от кого попало – хорошая идея.
- Ведь мы видим не результат ГПГ в чистом виде, а результат ГПГ и отбора!
- У бактерий и одноклеточных эукариот удачные заимствования у неродственных форм происходят в среднем примерно 1-5 раз за миллион лет (в одной эволюционной линии).
- Неудачные переносы происходят (и отсеиваются отбором) на много порядков чаще.

Адаптивный смысл ГПГ наверняка связан с близкородственными переносами!

- Удачные неродственные переносы могут иметь важные последствия, но они слишком редки, чтобы создать давление отбора, достаточное для сохранения способности к ним.
- Е.о. не может поддерживать вредный признак (склонность к заимствованию чужих генов) ради такого «журавля в небе», как шанс один раз в 300 000 лет приобрести что-то полезное.
- Адаптивный смысл ГПГ кроется, конечно, в близкородственных переносах. Неродственные – побочный эффект. В чем польза близкородственных переносов – мы разберем чуть позже в рамках темы «зачем нужно половое размножение».



Две популяции морских планктонных бактерий *Vibrio cyclitrophicus* (L и S). Разделились недавно, адаптируются к разным нишам (приурочены к крупным (L) и мелким (S) частицам).

Что преобладает: клональный отбор (целых геномов) или отбор отдельных генов? Это можно определить по распределению сходств и различий по геномам (равномерное в первом случае, неравномерное во втором)

Оказалось: отбор в сочетании с ГПГ способствует распространению **отдельных генов с удачными мутациями, а не целых геномов**, причем в остальных участках сохраняется исходный полиморфизм, имевшийся у предковой популяции.

ГПГ происходит чаще внутри популяции, чем между популяциями.

Следовательно, у прокариот за счет близкородственного ГПГ тоже существует нечто похожее на хорошо перемешиваемые генофонды и «биологические виды». Локусы не сцеплены намертво. Отбираются отдельные гены, а не целые геномы.

Модель экологической дифференциации двух популяций *Vibrio cyclitrophicus*. Тонкие серые и черные стрелки – внутри- и межпопуляционный ГПГ. Толстые цветные стрелки – появление (в рез-те мутации или ГПГ) адаптивных аллелей, облегчающих жизнь в двух разных местообитаниях.

V.J.Shapiro et al. Population Genomics of Early Events in the Ecological Differentiation of Bacteria // Science. 2012.

Неродственный ГПГ у многоклеточных

Раффлезия – паразитическое растение, получившее один из митохондриальных генов от своего хозяина – лианы *Tetrastigma*



Charles C. Davis and Kenneth J. Wurdack. **Host-to-Parasite Gene Transfer in Flowering Plants: Phylogenetic Evidence from Malpighiales** // *Science*. 2004. V. 305. P. 676 – 678.

Amborella – примитивное цветковое растение из Новой Каледонии, рекордсмен по числу митохондриальных генов, заимствованных у других растений (24 гена)



Животные обмениваются генами с паразитическими бактериями



Бактерии *Wolbachia* в яйце наездника *Trichogramma*

Wolbachia – внутриклеточная бактерия, живущая в клетках членистоногих и нематод (уже 100 млн лет).

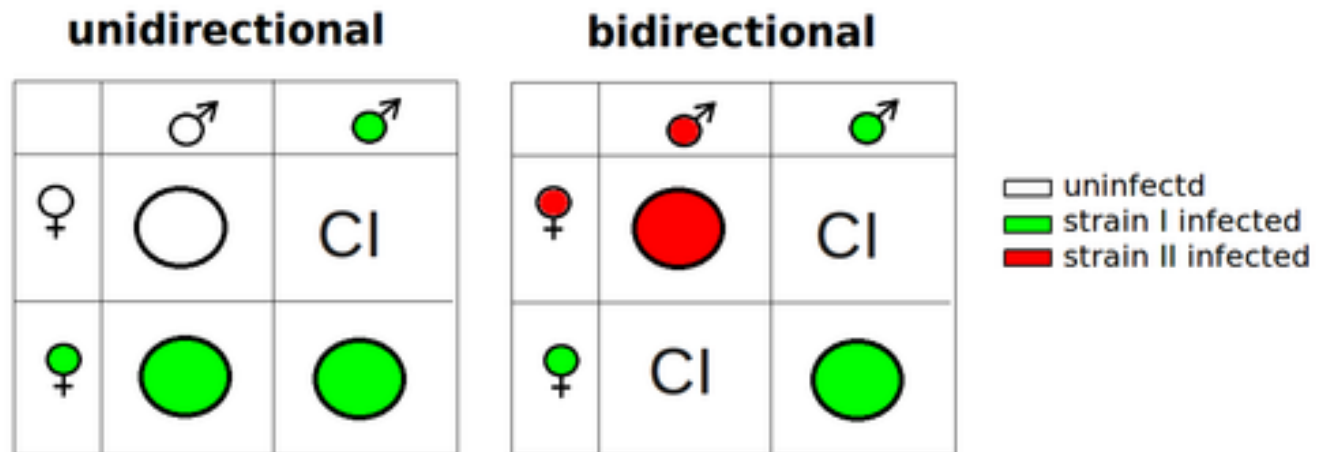
Альфапротеобактерия, т.е. родственница агробактерий, риккетсий и предка митохондрий.

Передается почти исключительно вертикально – от матери к ее потомству.

«Микроб-манипулятор». Е.о. поддерживает у разных штаммов вольбахии разнообразные причудливые адаптации, способствующие распространению инфекции в популяциях хозяев

Адаптации, помогающие вольбахии распространяться

- 1) Андроцид (избирательное уничтожение самцов; зараженным самкам достается больше пищи)
- 2) Индукция партеногенеза (у перепончатокрылых; повышает темп размножения зараженных самок – не тратятся ресурсы на производство сыновей)
- 3) Феминизация (превращение генетических самцов в самок)
- 4) Цитоплазматическая несовместимость: гибель потомства при скрещивании зараженного самца с незараженной самкой. Снижает плодовитость незараженных самок и тем самым уменьшает конкуренцию для потомства зараженных самок.
- 5) Принесение пользы хозяину (превращение в полезного симбионта)





Drosophila ananassae – вид, в геноме которого обнаружена копия генома вольбахии

Julie C. Dunning Hotopp et al. **Widespread Lateral Gene Transfer from Intracellular Bacteria to Multicellular Eukaryotes** // Science. 2007.

«Молекулярное одомашнивание» можно рассматривать как вариант ГПГ (животные и растения заимствуют полезные гены у вирусов или МГЭ).

ГПГ от бактерий сыграл роль в эволюции некоторых животных: пример фитопатогенных нематод

у нематод есть 6 семейств белков, помогающих растворять клеточную стенку

Семейство	Функция	Источник
Полигалактуроназы	Расщепление пектинов	микроб, близкий к бета-протеобактерии <i>Ralstonia solanacearum</i>
Пектат-лиазы	то же	Актинобактерии, многократные заимствования
Арабинаназы	Расщепление боковых цепей пектинов	Древние актинобактерии, однократно
Целлюлазы	Расщепление целлюлозы	бактерия, близкая к почвенной <i>Cytophaga hutchinsonii</i> (Bacteroidetes)
Ксиланазы	Расщепление гемицеллюлозы	микроб, близкий к почвенному <i>Clostridium acetobutylicum</i> (Firmicutes)
Экспансины	размягчают клеточную стенку, ослабляя нековалентные связи между ее составляющими	Актинобактерии, не менее двух независимых заимствований

Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

Лекция 7

markov_a@inbox.ru

Напоминание:

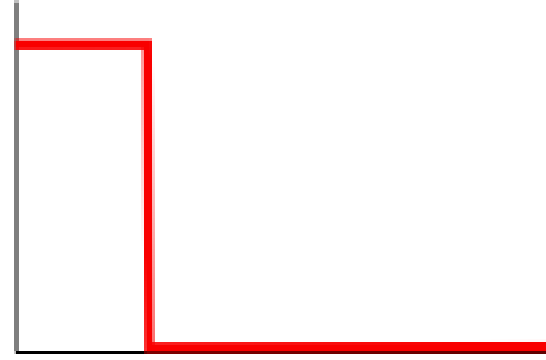
- Презентации к лекциям выкладываются на сайте кафедры <http://bioevolution-msu.ru/> («студентам» – «материалы к лекциям»).
- Там же, в «материалах к семинарам», «семинары Гринькова», можно (пока) скачать ценный учебник Футуямы.

Что вы должны были понять из предыдущей лекции

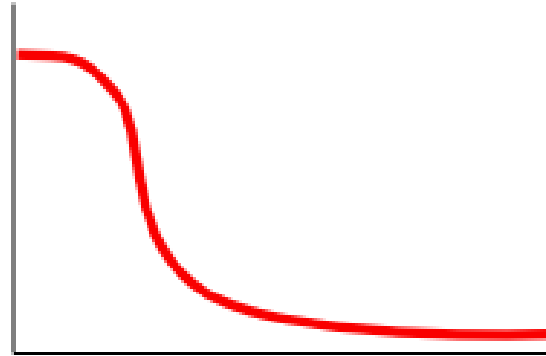
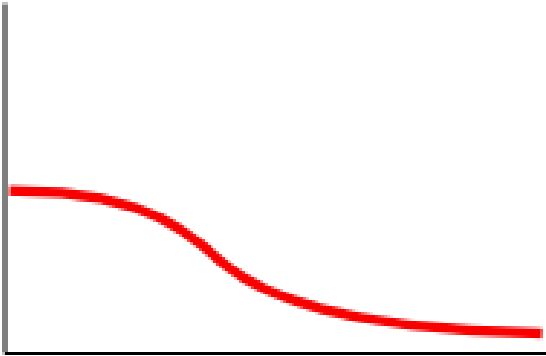
- Из-за межорганизменной рекомбинации структура родственных связей между организмами имеет не древовидную, а древовидно-сетевую структуру. Организмы (геномы, виды) эволюционируют не в одиночку. Они могут заимствовать наследственный материал из чужих геномов (обычно близкородственных, но не только). Что превращает биосферу (до некоторой степени) в единую «эволюционную лабораторию».
- Основные механизмы, обеспечивающие сетевую структуру родственных связей: 1) молекулярное одомашнивание вирусов и МГЭ, 2) симбиогенез, 3) горизонтальный перенос генов, 4) половое размножение.
- Механизмы ГПГ
- Удачные неродственные переносы – большая редкость (хотя за миллиарды лет их накопилось в геномах прокариот очень много). Если у ГПГ есть адаптивный смысл (т.е. если эта способность непосредственно поддерживается отбором, а не является побочным эффектом), то он должен быть связан с близкородственным ГПГ.

Зависимость вероятности (частоты) генетического обмена от генетической дистанции у прокариот и эукариот (схема)

дело обстоит не так, -



а скорее так:



прокариоты

эукариоты



Гастропода *Elysia chlorotica* (и близкие виды) – фотосинтезирующие животные.

Питается водорослью *Vaucheria litorea* и сохраняет ее пластиды живыми в своих клетках.



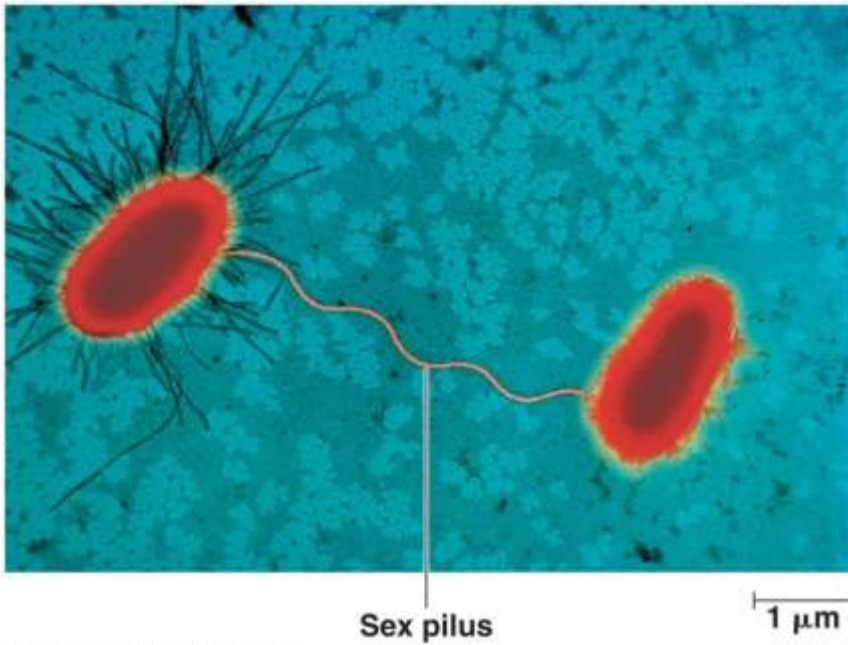
Elysia chlorotica заимствовала у водоросли вошерии ген *psbO* и, скорее всего, другие ядерные гены, необходимые для жизнеобеспечения пластид (в пластидном геноме закодирована лишь малая часть необходимых белков)

Один из редких примеров неродственного ГПГ между двумя эукариотами.

M.E.Rumpho et al., 2008. Horizontal gene transfer of the algal nuclear gene *psbO* to the photosynthetic sea slug *Elysia chlorotica*

Why sex?

Зачем нужно половое размножение и как оно появилось



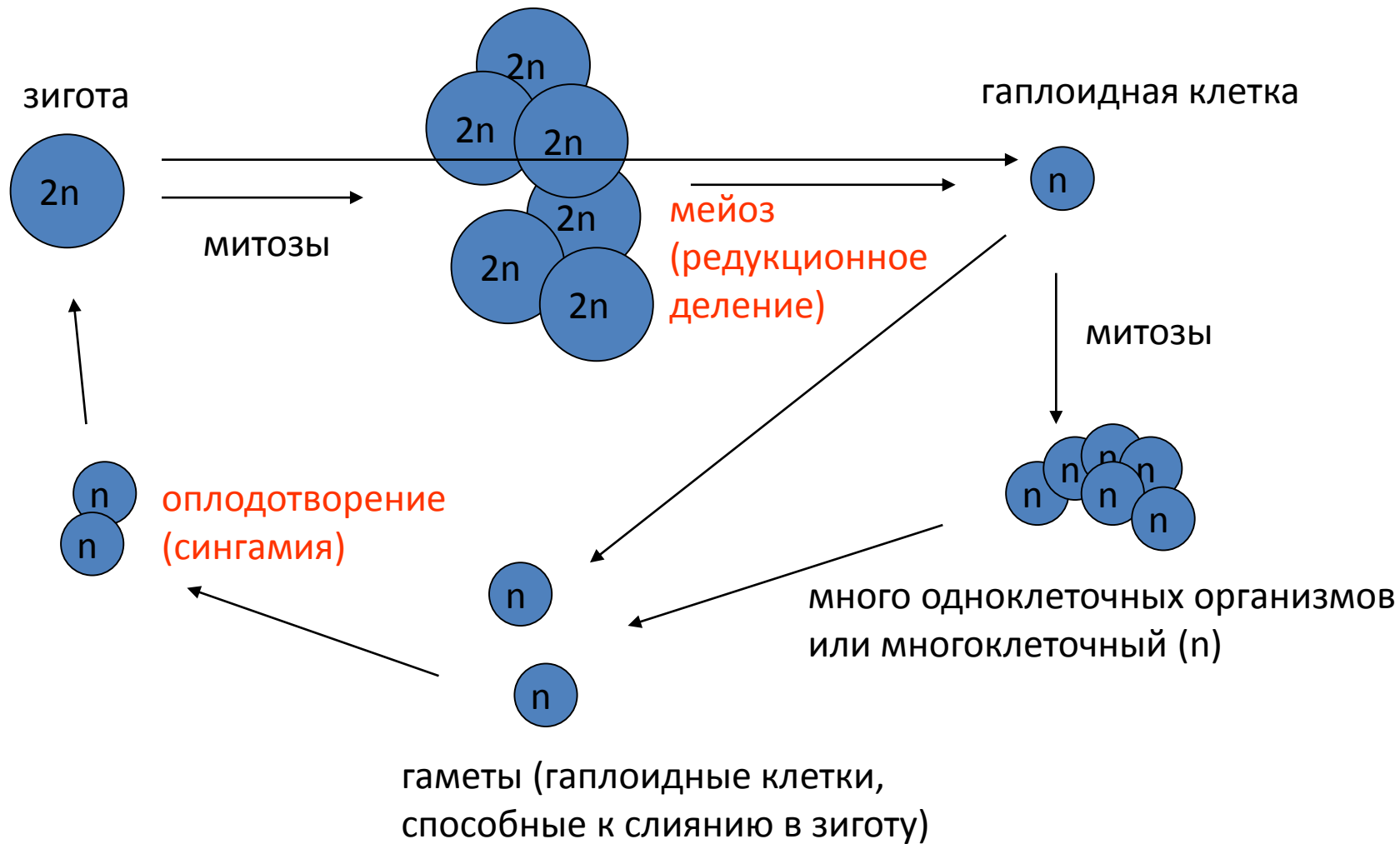
Конъюгация бактерий



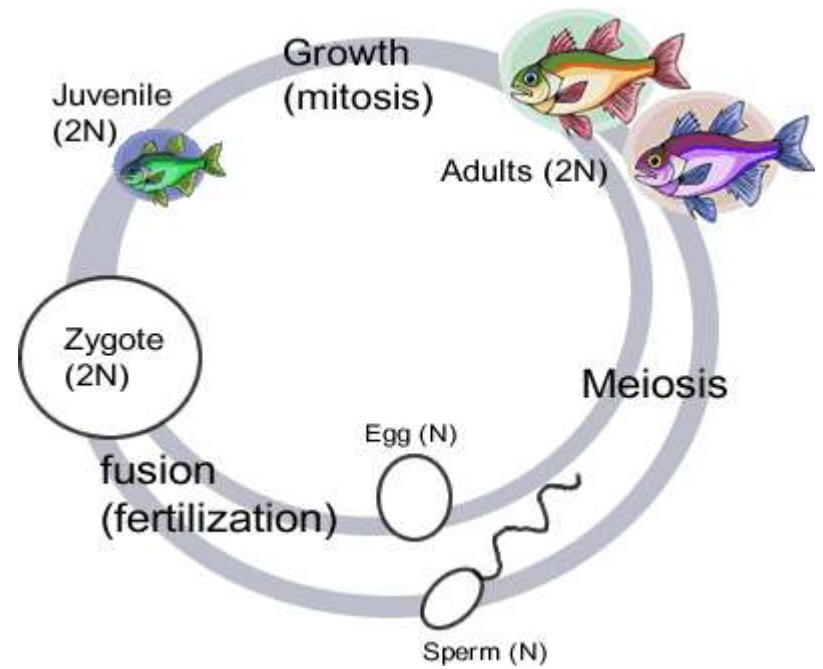
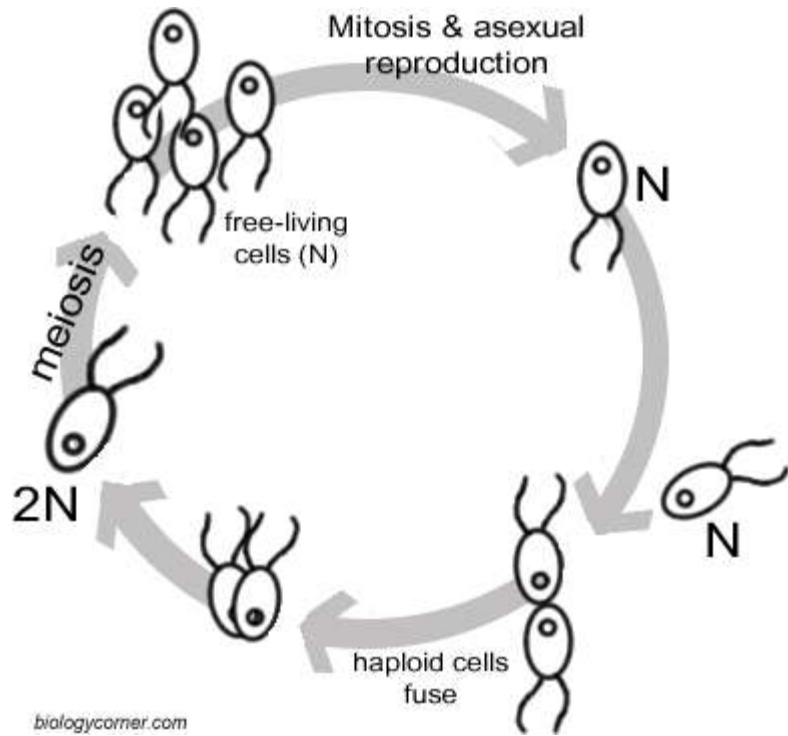
Конъюгация инфузорий

Жизненный цикл эукариот

много одноклеточных организмов
или многоклеточный ($2n$)

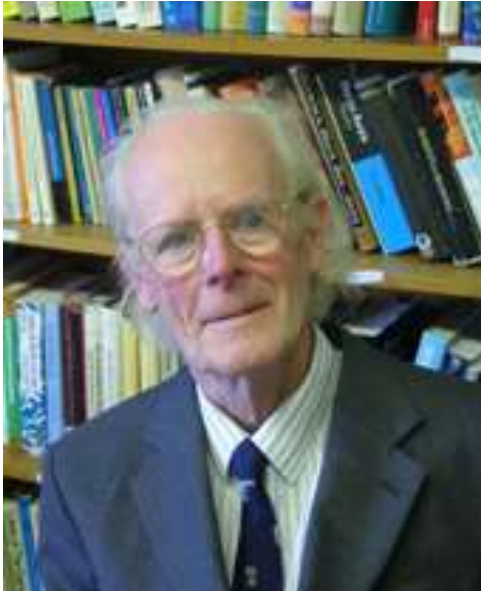


Амфимиксисом («половым размножением») мы будем называть чередование в жизненном цикле сингамии и мейоза, сопровождающегося гомологичной рекомбинацией (кроссинговером)



Two-fold cost of sex

Двойная цена пола (точнее, двойная цена самцов)

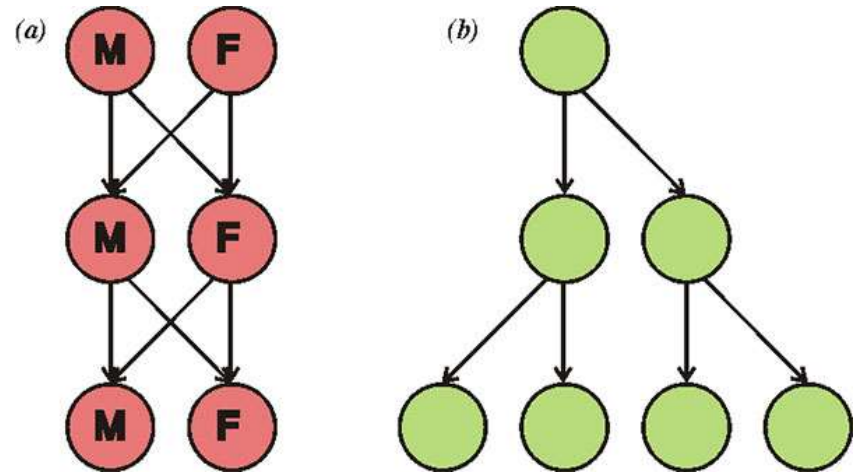


J. Maynard Smith (1920-2004)

Теоретико-игровой подход к изучению эволюции.

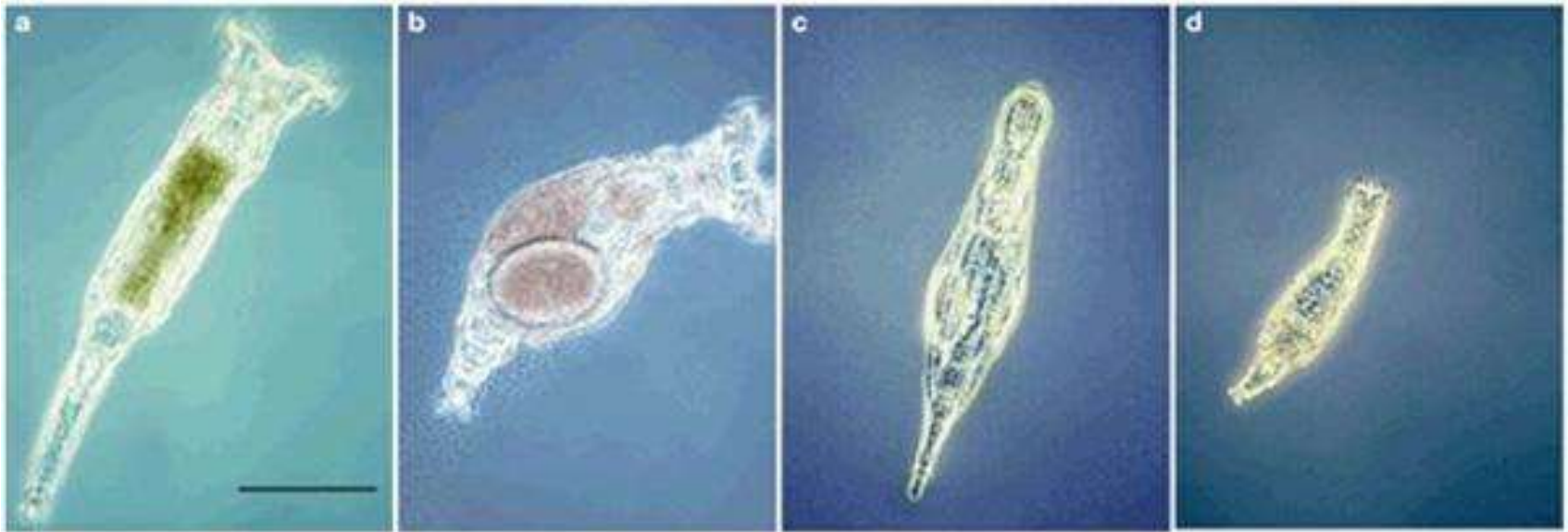
«**Эволюционно-стабильное состояние** (стратегия)» == Равновесие Нэша.

Это такое состояние признака, при котором никакая мутация, меняющая этот признак, не даст преимуществ своему носителю и не будет поддержана отбором.

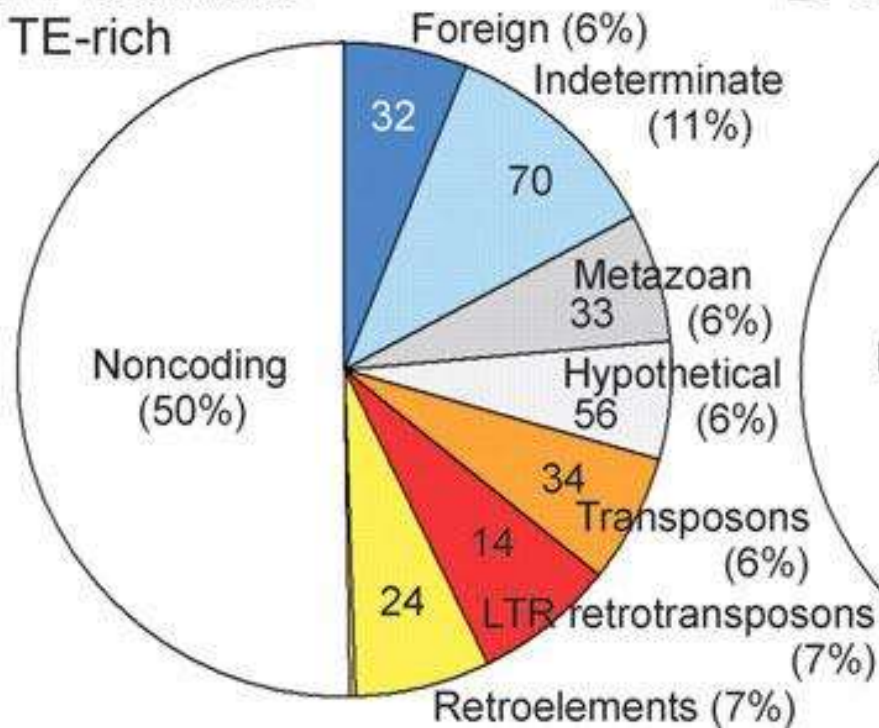
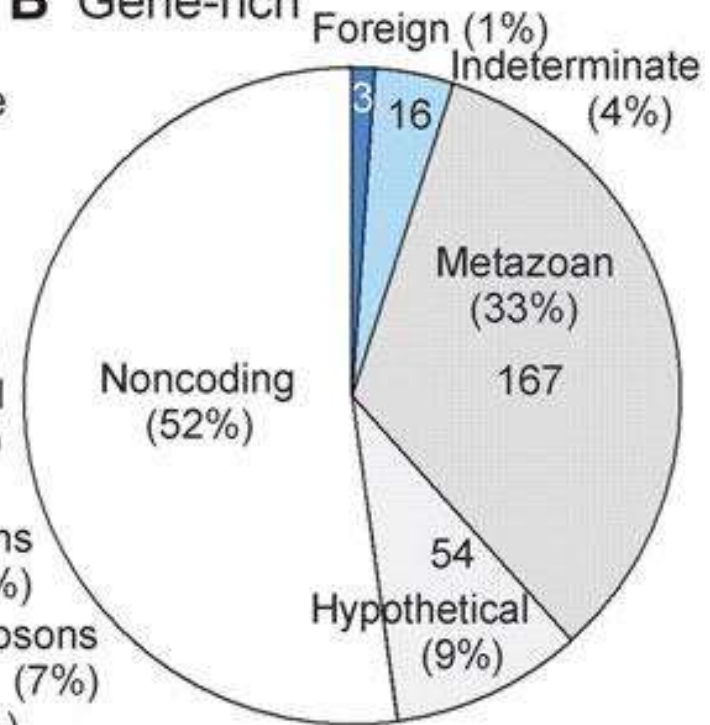


У раздельнополых организмов половину потомства каждой самки составляют самцы, которые сами потомства не производят. При бесполом размножении всё потомство состоит из самок. Поэтому при прочих равных бесполое размножение вдвое эффективнее, чем с самцами.

Бделлоидные коловратки – единственный класс животных,
полностью отказавшийся от полового размножения



Бделлоидные коловратки: a — *Philodina roseola*, b — *Macrotrachela quadricornifera*, c — *Habrotrocha constricta*, d — *Adineta vaga*. Длина масштабной линейки 0,1 мм. Фото с сайта www.nature.com

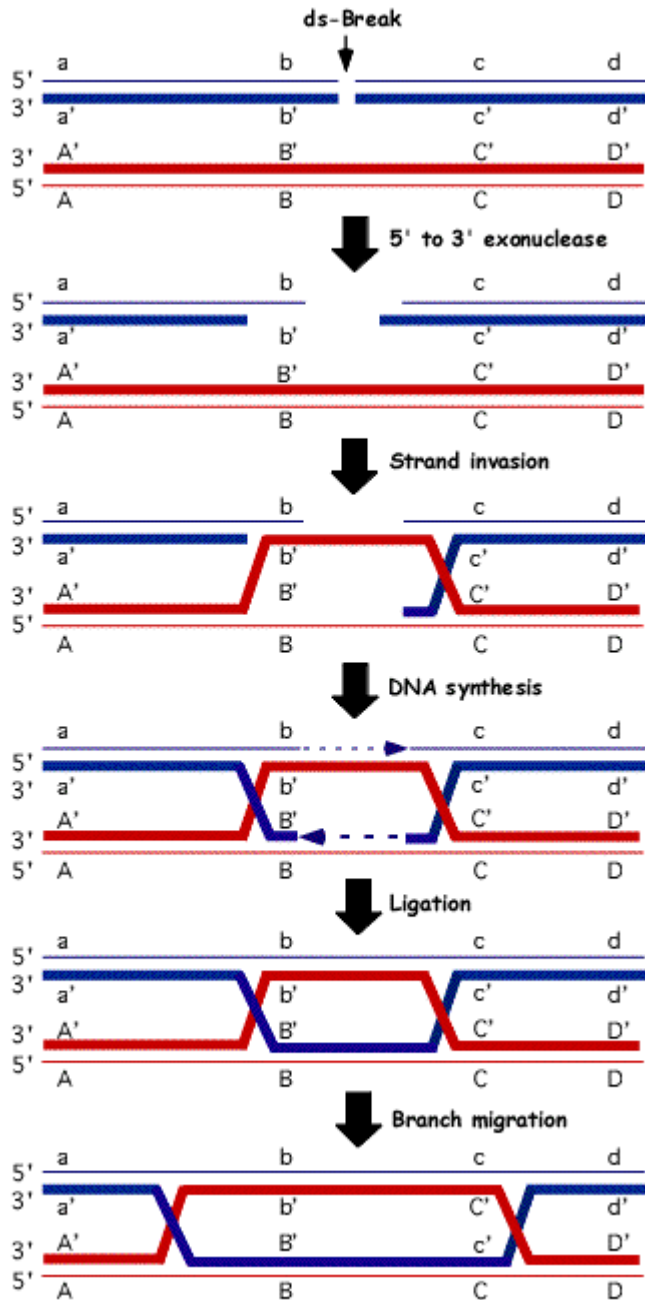
A Telomeric/
TE-rich**B** Gene-rich

Количество генов, заимствованных бделлоидной коловраткой *Adineta vaga* у представителей других царств, в приконцевых (A) и в центральных (B) участках хромосом. Noncoding — некодирующие участки ДНК; Foreign — гены, несомненно заимствованные у представителей других царств; Indeterminate — гены, чье «чужеродное» происхождение под вопросом; Metazoan — гены, явно имеющие животное происхождение, то есть либо «свои», либо заимствованные у других животных; Transposons, LTR retrotransposons, Retroelements — мобильные генетические элементы.

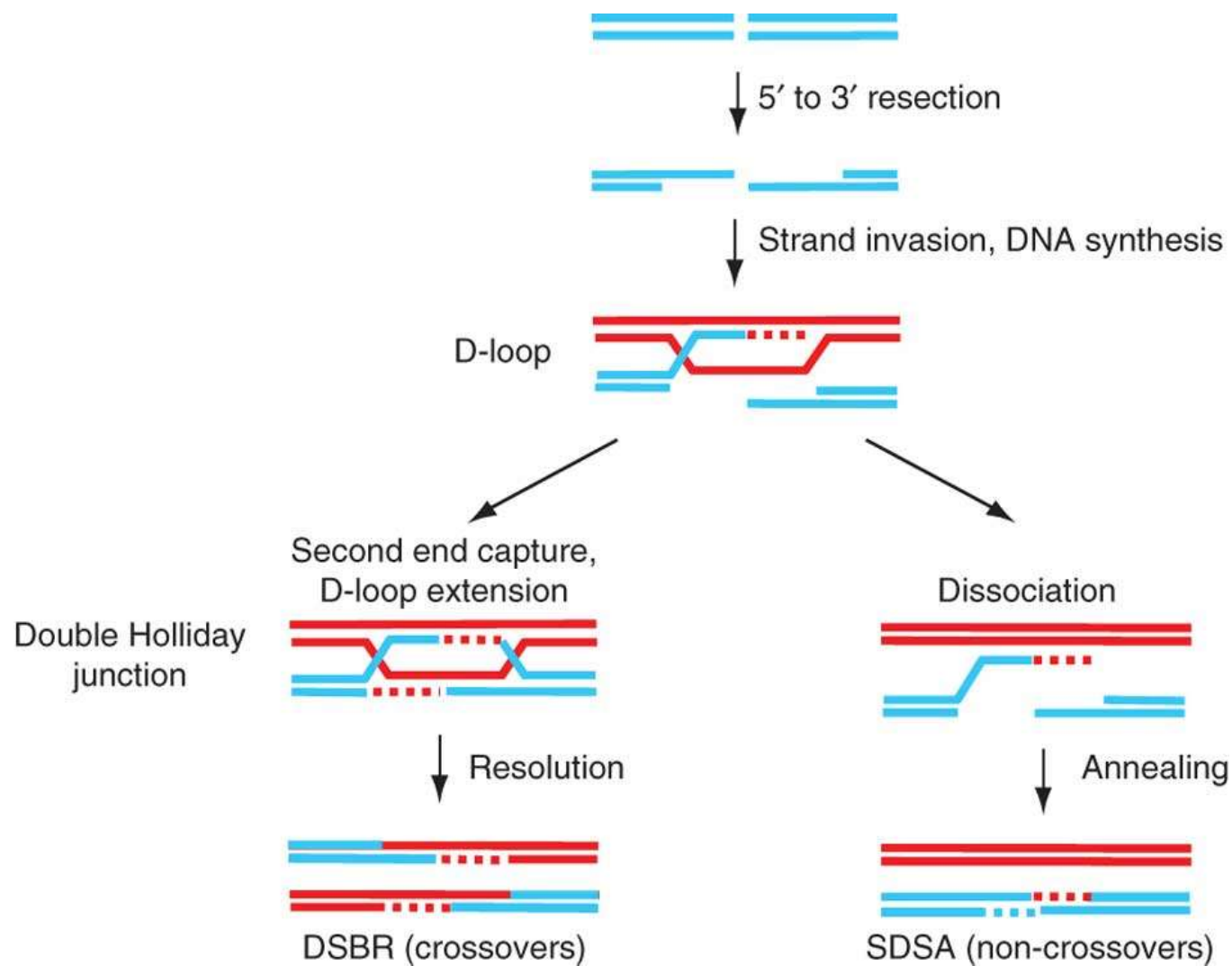
Почему у бделлоидных коловраток ослаблены барьеры, препятствующие ГПГ?

- Живут в мелких лужах, переносят высыхание, разносятся ветром (это, между прочим, помогает избавляться от паразитов, которые не так хорошо переносят высыхание).
- При этом могут повреждаться оболочки клеток и ядер (и туда могут попасть фрагменты чужой ДНК).
- Повреждаются также и хромосомы (double-strand breaks – разрывы двойной спирали)
- После размокания – репарация хромосом, в ходе которой чужие фрагменты могут случайно включаться в хромосомы.
- В том числе – путем **гомологичной рекомбинации**.

Гомологичная рекомбинация



- Обмен гомологичными участками между разными молекулами ДНК.
- Есть у всех (т.е. очень древний механизм).
- Появился как способ репарации (в т.ч. зашивания двойных разрывов).
- Кроссинговер – это одна из форм гомологичной рекомбинации.



Варианты ГР, начинающиеся с двойного разрыва:
 double-strand break repair (DSBR)
 synthesis-dependent strand annealing (SDSA)

Возможно, ГПГ в каком-то смысле заменяет бделлоидным коловраткам половое размножение?

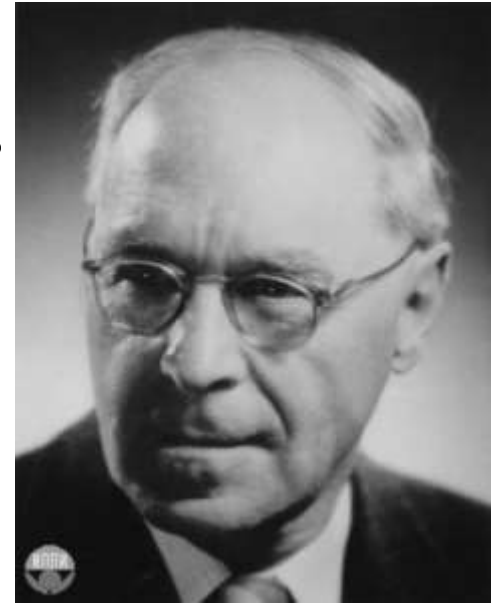
- Бделлоидные коловратки – единственная группа животных, которая давно отказалась от полового размножения и до сих пор не вымерла.
- Единственная группа животных, у которой обнаружен массовый ГПГ – это опять-таки бделлоидные коловратки.
- Вряд ли это случайное совпадение.

В чем преимущество?

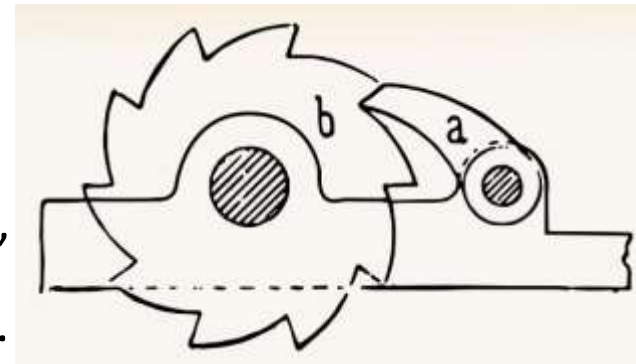
- Оно должно быть значительным (чтобы перевесить «двойную цену»)
- Оно должно быть быстрым (отбору нет дела до того, что будет через миллион лет)

Храповик Мёллера

- В бесполой популяции отбор может отбраковывать только целые геномы, но не отдельные гены.
- **Если у бесполого организма возникает вредная мутация, его потомки уже не могут от нее избавиться.** «Родовое проклятие».
- В бесполой популяции случайная гибель особи с наименьшим числом вредных мутаций – **необратимая потеря** («храповик повернулся»). Т.к. нельзя, не смешивая гены разных особей, сделать из плохих геномов геном лучше.
- Поэтому при определенных условиях в бесполой популяции будет идти неуклонное накопление вредных мутаций.
- Бесполое организмы не могут позволить себе иметь много полезных генов (отсюда – вынужденная простота строения).
- Бесполое организмы не могут себе позволить иметь маленькие популяции (и крупные размеры), малое число потомков (т.к. только очень эффективный очищающий отбор может их спасти).



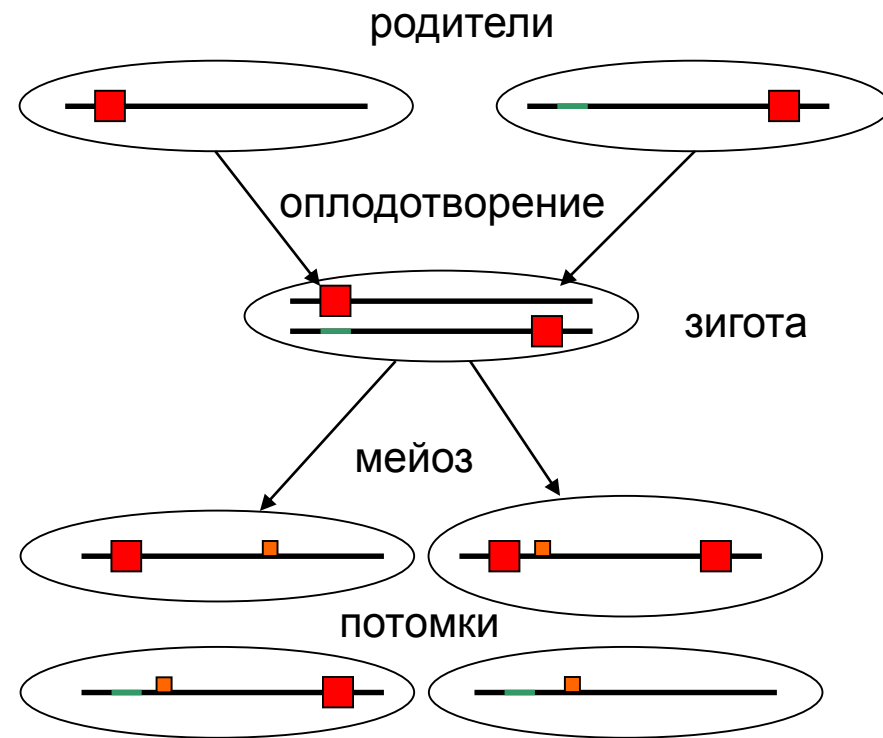
Герман Мёллер
(1890 – 1967)



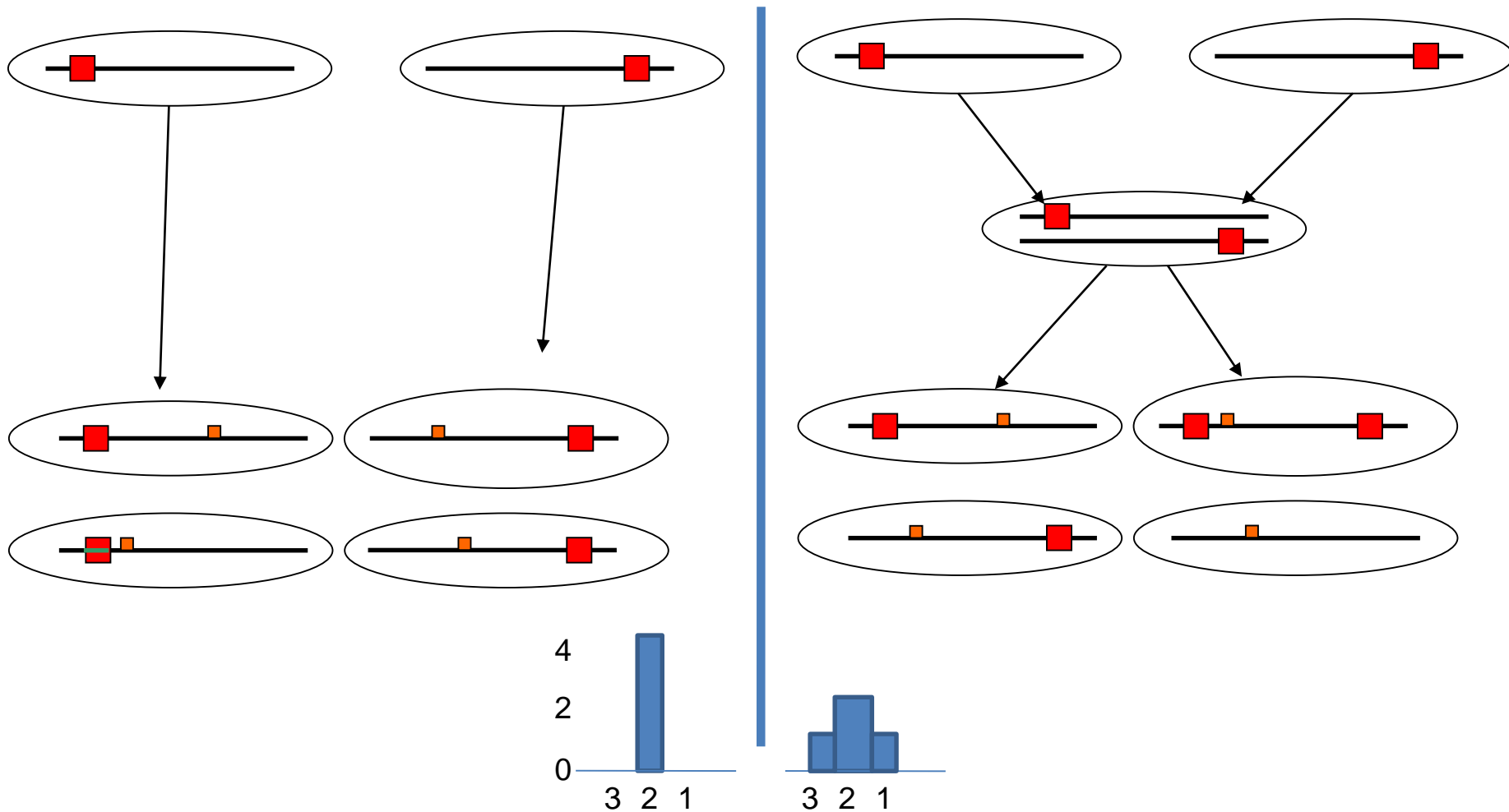
Рекомбинация «спасает» от храповика Мёллера

- При п.р. (или регулярном родственном ГПГ в сочетании с гомологичной рекомбинацией) индивидуальные геномы постоянно перемешиваются, а новые формируются из фрагментов.
- Благодаря рекомбинации из «отягощенных» геномов генерируются менее отягощенные.
- Утрата самой неотягощенной особи – обратима.
- Гены отбираются по отдельности, а не целыми геномами.
- Генофонд популяции – особая новая сущность, которой нет у бесполок организмов.

Идея №1: Половое размножение способствует очищению геномов от «генетического груза», то есть помогает избавляться от постоянно возникающих вредных мутаций, не допуская вырождения



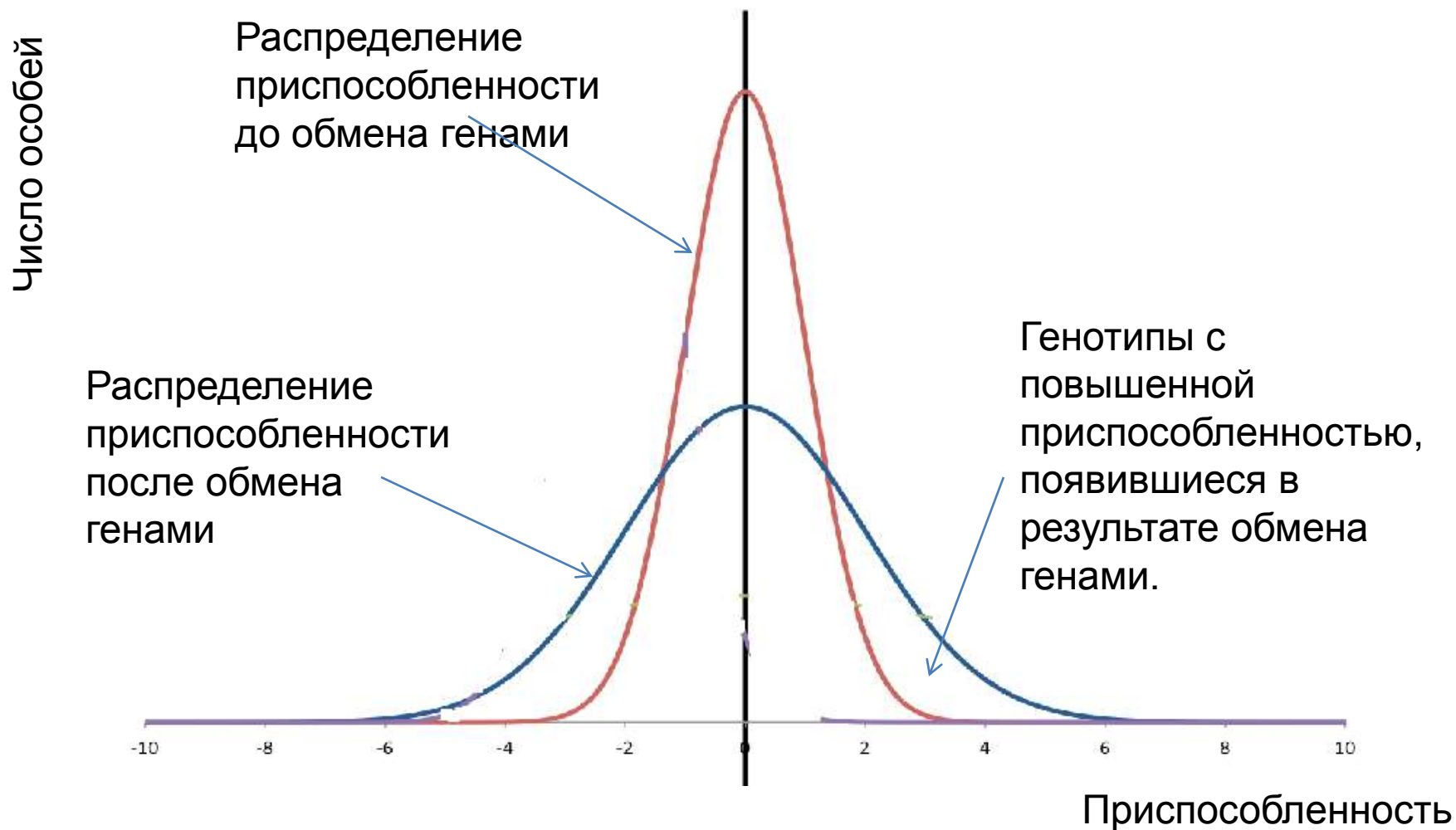
кроссинговер между мутантными локусами ведет к образованию гамет, отягощенных мутациями а) сильнее, б) слабее, чем родительские гаметы



Секс увеличивает дисперсию приспособленности. Средняя ω потомства будет такая же, как у бесполой родителей, но разброс – больше. Часть потомков будут более приспособлены, чем любой из потомков бесполой родителей. Они и унаследуют мир (передав следующим поколениям копии «генов п.р.»)

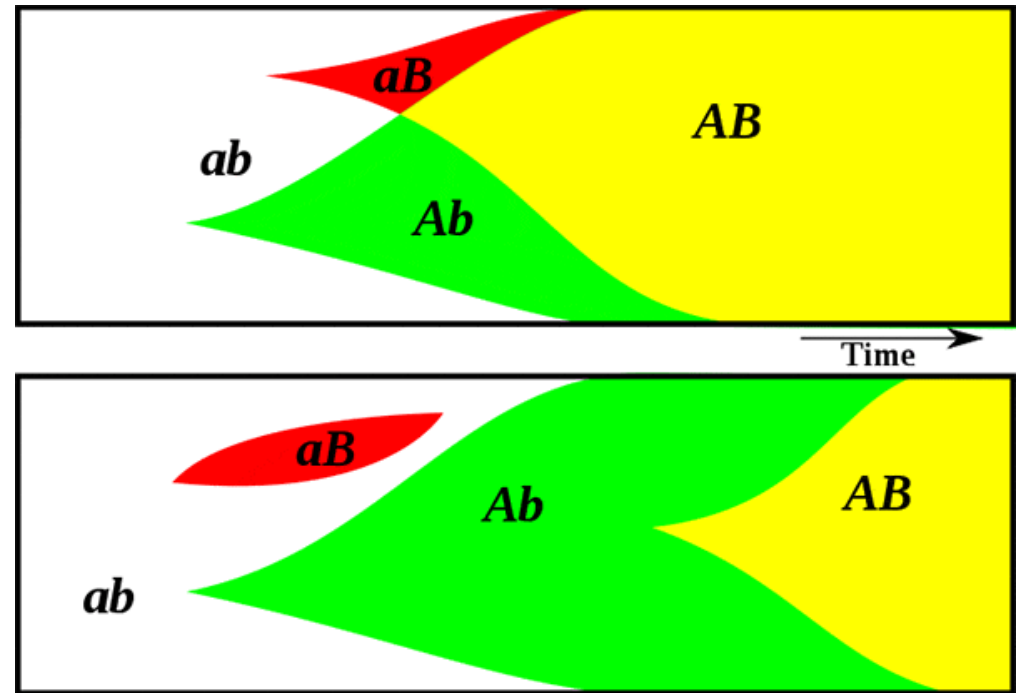
Отбор поддержит «ген полового размножения» не потому, что он защищает популяцию от вырождения. А потому, что среди потомков организмов с таким геном будут особи, более приспособленные, чем любой из потомков организмов без него.

Более общее объяснение: обмен генами увеличивает дисперсию приспособленности

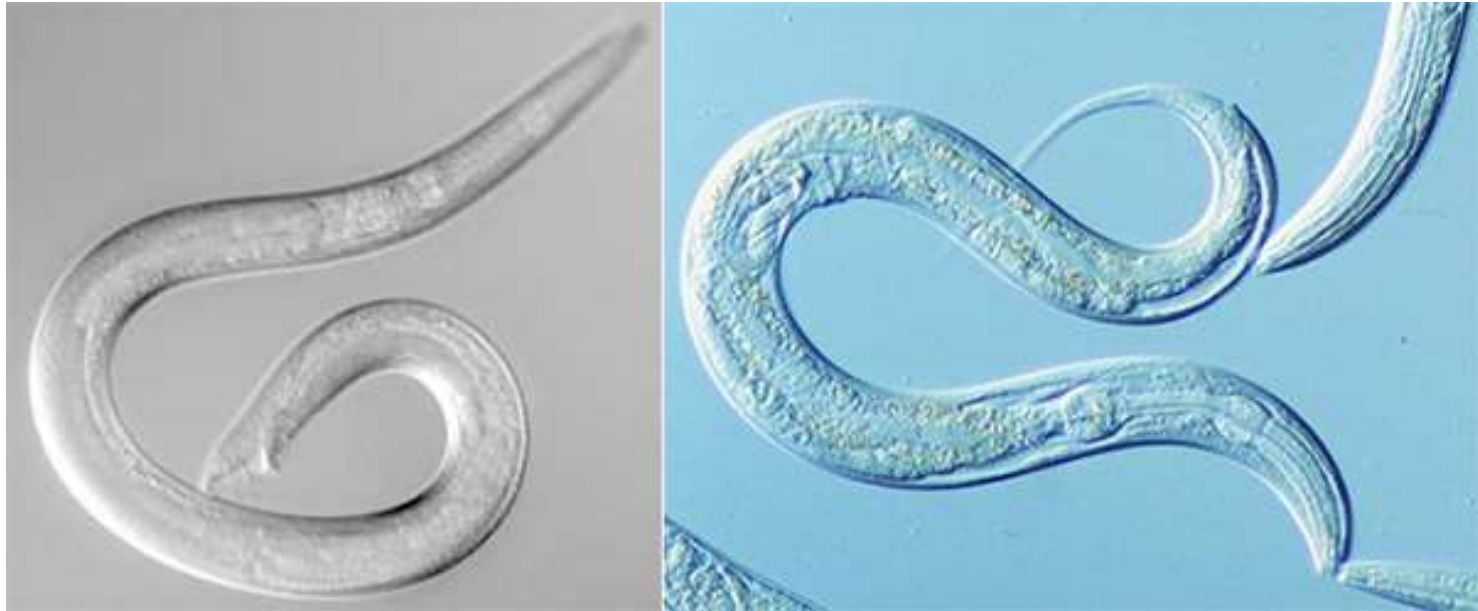


Идея №2: «Эффект Фишера – Мёллера». Половое размножение способствует более быстрому накоплению полезных мутаций

- Если в бесполой популяции возникает несколько полезных мутаций, потомки удачных мутантов конкурируют и вытесняют друг друга («клональная интерференция»). В итоге зафиксировается только одна мутация – самая полезная, а остальные будут вытеснены.
- В популяции, способной к сексу, полезные мутации объединятся в одном геноме. Зафиксируются все.
- Популяция, способная к сексу – единый генофонд, единая «эволюционная лаборатория». Бесполовая популяция – свора конкурирующих клонов.



Удобный объект для изучения эволюции пола



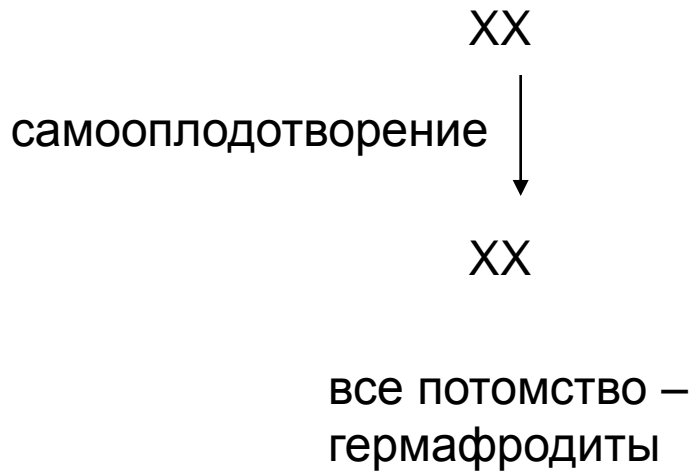
У круглых червей *Caenorhabditis elegans* нет самок, а есть только самцы (слева) и гермафродиты (справа). Гермафродитов можно отличить по тонкому длинному хвосту.

Levi T. Morran, Michelle D. Parmenter, Patrick C. Phillips. Mutation load and rapid adaptation favour outcrossing over self-fertilization // *Nature*. 2009.

Система определения пола у *C. elegans*

XX – гермафродит
яйцеклетки и спермии
сп-бен к самооплод.

X- (X0) – самец
может опл. герм.



Сравнивались 3 линии червей:

- «Дикий тип» (контроль). Частота перекрестного оплодотворения около 5%.
- Мутанты с облигатным самооплодотворением (самцов нет).
- Мутанты с облигатным перекрестным оплодотворением (обычная раздельнополая популяция).
- Мутагенез был ускорен в 4 раза при помощи химического мутагена (этилметансульфоната)

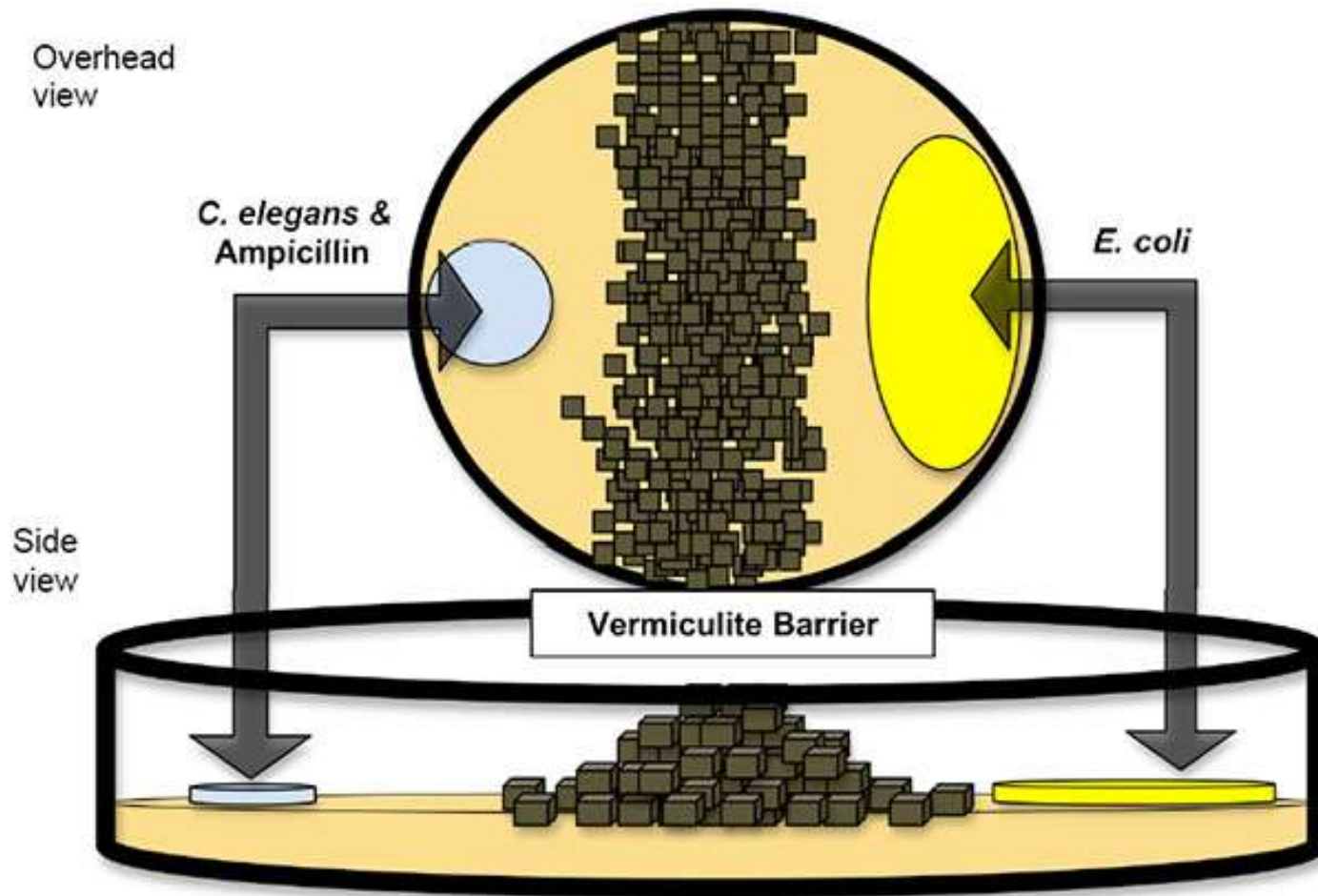


Схема экспериментальной установки. Молодых червей каждого нового поколения помещают в левую половину чашки (*голубой кружок*). Чтобы добраться до еды (*желтый овал*), они должны преодолеть вермикулитовый барьер. Слабые особи, перегруженные вредными мутациями, редко справляются с этой задачей.

Результаты эксперимента 1:

- За 50 поколений повышенная скорость мутирования привела к вырождению (снижению приспособленности) всех пород червей, кроме «облигатных перекрестников».
- Частота перекрестного оплодотворения у «диких» червей в ходе эксперимента увеличилась (стала выше исходных 5%). Это значит, что в жестких условиях эксперимента естественный отбор благоприятствовал особям, размножающимся путем перекрестного оплодотворения (по склонности к перекрестному/самооплодотворению есть наследственная изменчивость, поэтому признак может эволюционировать под действием отбора)
- Результаты подтверждают гипотезу о том, что **перекрестное оплодотворение помогает избавляться от вредных мутаций.**

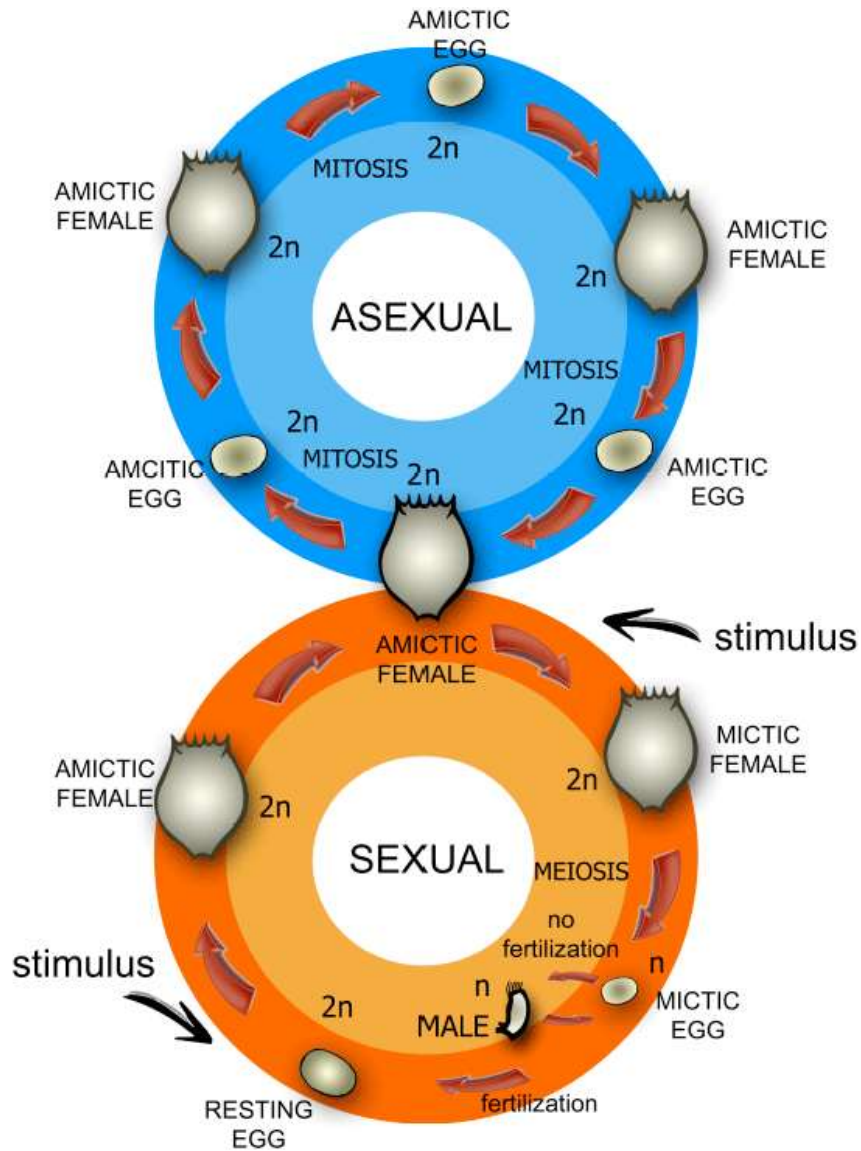
Эксперимент 2

- Помогает ли перекрестное оплодотворение вырабатывать новые адаптации путем накопления полезных мутаций?
- Теперь червям, чтобы добраться до пищи (*E. coli*), нужно было преодолеть область, заселенную патогенными бактериями (*Serratia*).

Эксперимент 2: результат

- За 40 поколений «облигатные перекрестники» приспособились к новым условиям лучше всех, «облигатные самооплодотворители» - не приспособились вовсе.
- У «диких» червей выросла частота перекрестного оплодотворения.
- Гипотеза о том, что **перекрестное оплодотворение помогает накапливать полезные мутации**, тоже подтвердилась.
- Т.о., эксперимент показал, что перекрестное оплодотворение дает немедленное адаптивное преимущество по сравнению с самооплодотворением. Это преимущество перевешивает «двойную цену самцов».

Коловратки класса Monogononta (которые, в отличие от бделлоидей, не отказались от полового размножения)



С ними тоже были проведены аналогичные эксперименты.

Оказалось, что в стабильных условиях отбор поддерживает склонность к бесполому размножению, в переменчивых условиях – к половому.

Как появилось половое размножение?

П.р. – характерная черта эукариот.

У прокариот есть аналог п.р. – горизонтальный перенос генов (ГПГ)

Моделирование дает косвенные аргументы в пользу гипотезы о том, что:

- Половое размножение эукариот могло развиться из прокариотического горизонтального переноса генов (ГПГ) под действием отбора на рост интенсивности (частоты) ГПГ.

Модель, показывающая влияние ГПГ на эффективность отбора

N
R
G
M
B
S

form1 : форма

Model: evolution of horizontal gene transfer

Population size:

Reproduction rate (number of offspring per generation):

Number of housekeeping genes:

Mutation Rate (per gene per individual):

Beneficial mutation rate (1 = all mutations are beneficial, 0 = all mutations are deleterious):

Selectivity of deaths (1 = absolute selectivity, strongest selection; 0 = all deaths are random, no selection):

Number of generations to run:

Transformation, no tr gene

Transformation Rate (per gene per individual):

Transformation, tr gene does not transform

Transformation, tr gene transforms

Initial % of transformers:

Results:

T

Механизмы ГПГ у прокариот: три способа переноса и два способа интеграции чужих генов в геном реципиента

Способы переноса

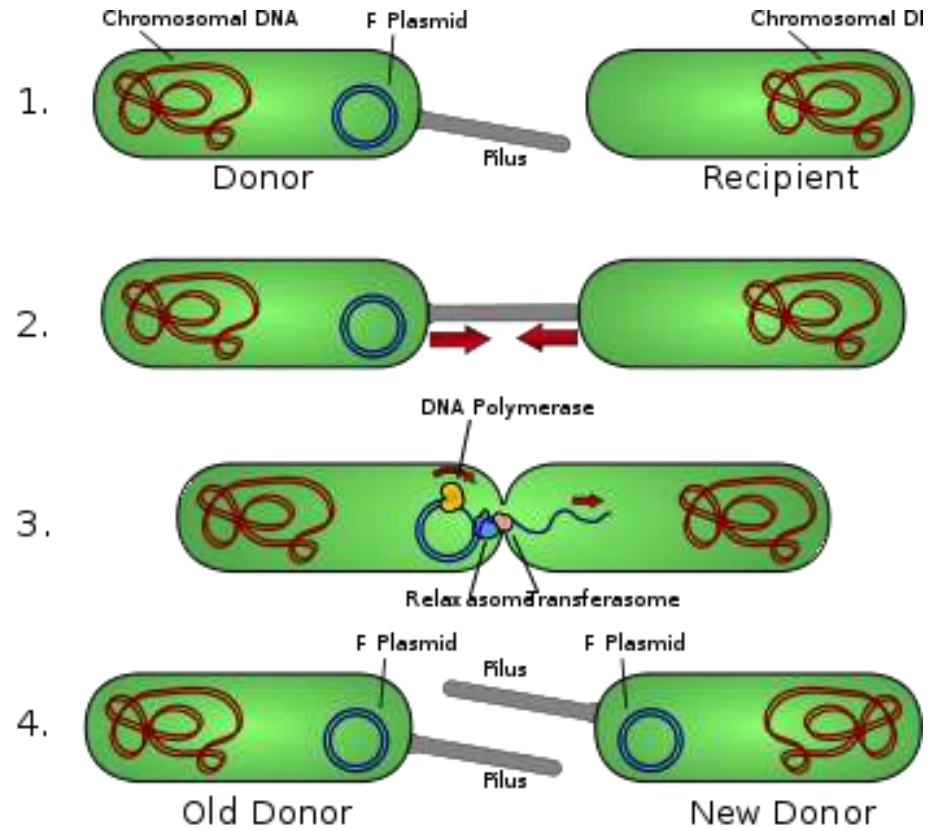
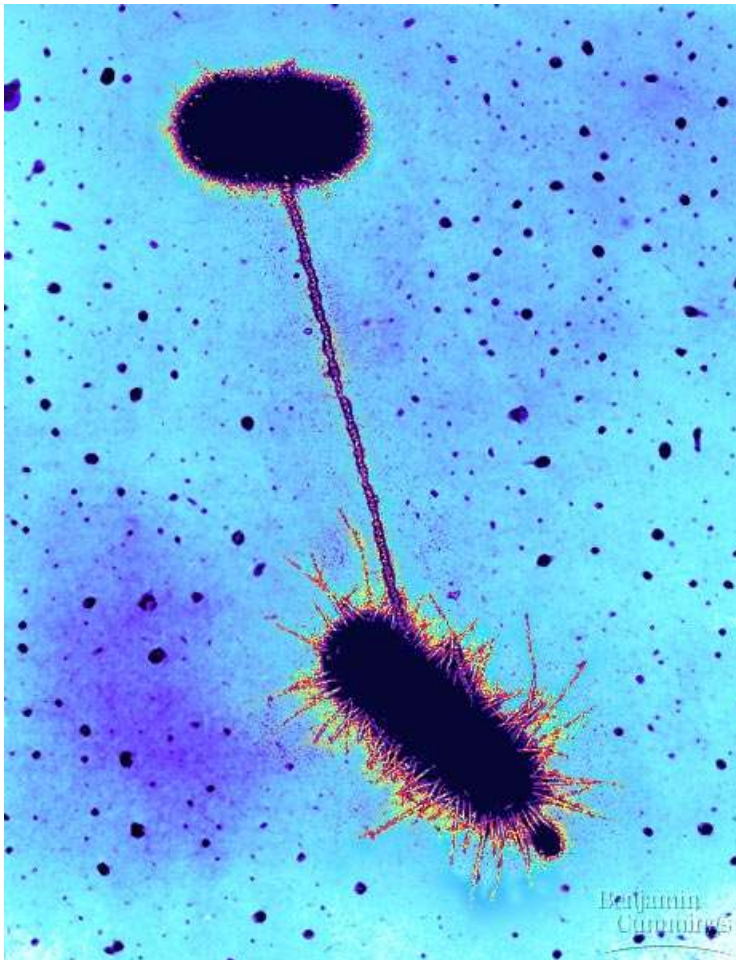
1. **Конъюгация:** передача ДНК одним организмом другому. Однонаправленная. Донор активен, реципиент относительно пассивен.
2. **Трансформация:** захват клеткой ДНК из внешней среды. Тоже однонаправленная. Донор пассивен, реципиент активен.
3. **Трансдукция:** перенос в составе вирусов, МГЭ. Тоже однонаправленная. Донор и реципиент пассивны, активен только переносчик – вирус, «эгоистический» репликатор.

Способы интеграции

1. **Добавление:** чужой ген вставляется в геном вдобавок к уже имеющимся. *Важен для макроэволюционных преобразований, не важен в контексте происхождения амфимиксиса.*
2. **Замена:** Гомологичная рекомбинация. Чужой ген вставляется в геном вместо своего гомологичного гена («свой» ген при этом уничтожается). *Широко распространен, важен для микроэволюционных процессов, мог стать основой для развития амфимиксиса.*

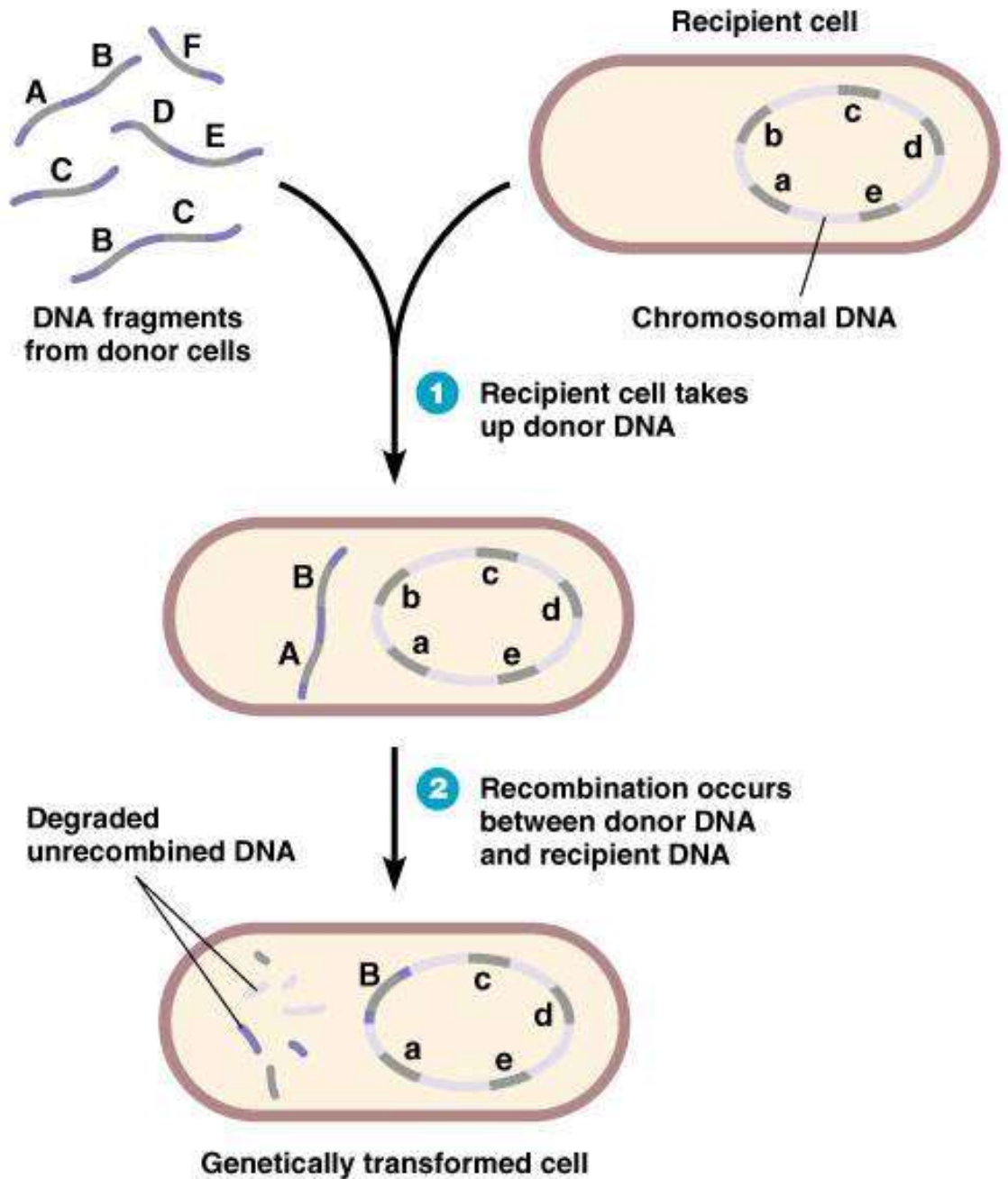
ГПГ, имитируемый в модели, соответствует варианту 2 + 2 (но может быть истолкован также и как вариант 1 + 2).

Конъюгация



Трансформация с гомологичной рекомбинацией

Именно этот вариант
ГПГ имитируется в
модели



ГПГ между родственными и неродственными организмами

- **Неродственный ГПГ** легче обнаружить, он играет важную в крупных эволюционных преобразованиях, его давно изучают. На самом деле это – редкость, и его последствия почти всегда вредны.
- **Близкородственный ГПГ** труднее обнаружить, изучать его начали лишь недавно. Но он происходит гораздо чаще, играет важную роль в микроэволюции и в среднем менее вреден.
- **В модели имитируется ГПГ между родственниками – микробами из одной популяции.**

Отличия эукариотического секса (амфимиксиса) от прокариотического (ГПГ):

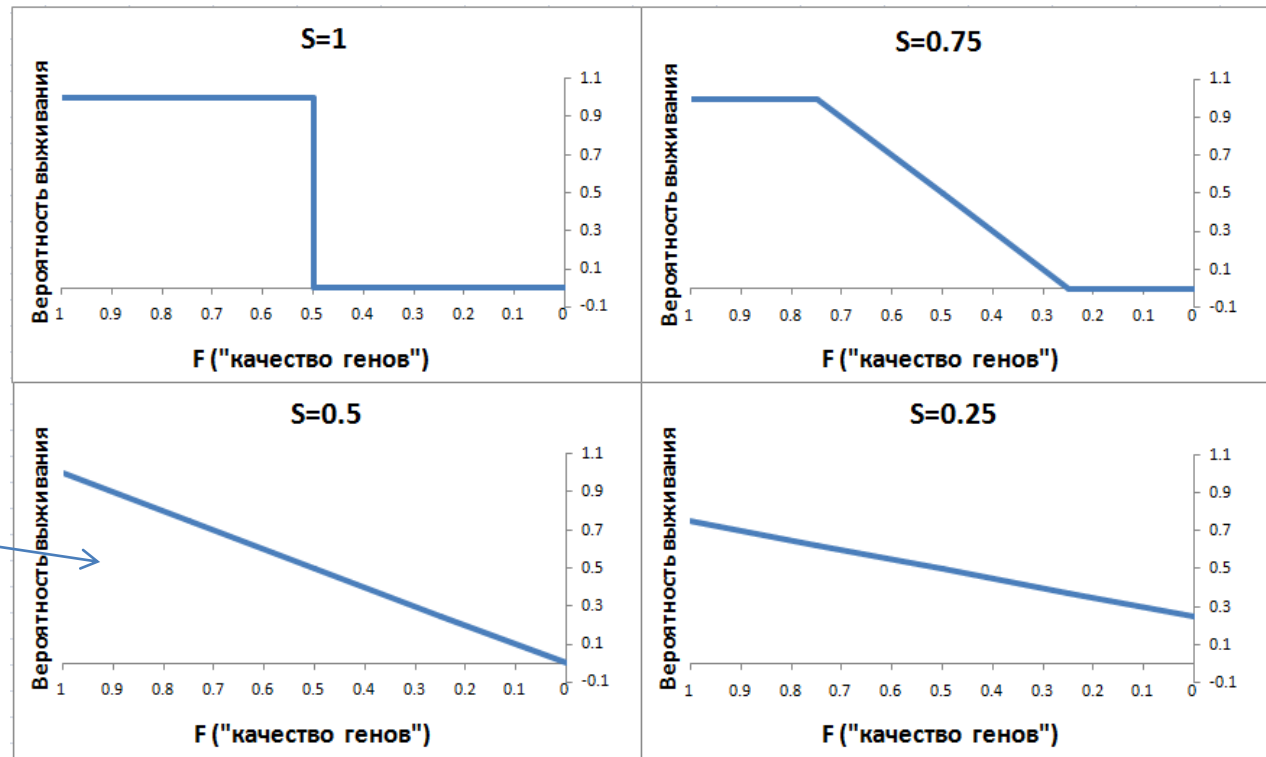
- **Обмен генами взаимный**, двусторонний: каждый участник является и донором, и реципиентом (у прокариот один участник – донор ДНК, другой – реципиент).
- **Полногеномная рекомбинация**: в обмене участвуют два полных генома (а не один полный геном и один фрагмент).
- **Все участвующие гены сохраняют шанс перейти к потомкам** (при ГПГ фрагмент ДНК, замененный заимствованным фрагментом, уничтожается).

Модель

- Моделируется популяция одноклеточных организмов, размножающихся делением.
- У каждой особи есть **геном из G генов**. Все гены изначально имеют одинаковую **«эффективность работы» (f)**.
- При делении клетки каждый ген может мутировать с вероятностью m . Мутации бывают вредные и полезные (снижают или увеличивают f). Вероятность того, что мутация окажется полезной, а не вредной, задается параметром b .

Модель - продолжение

- **Качество генов** особи равно средней f ее генов $F = (f_1 + f_2 + \dots + f_G) / G$
- **Отбор.** Вероятность выживания особи («эффективная приспособленность») зависит от F и случайности. Избирательность смертности определяется параметром S . При $S=1$ смертность зависит только от F , отбор максимально эффективен. При $S=0$ смертность зависит только от случайности; отбора нет.



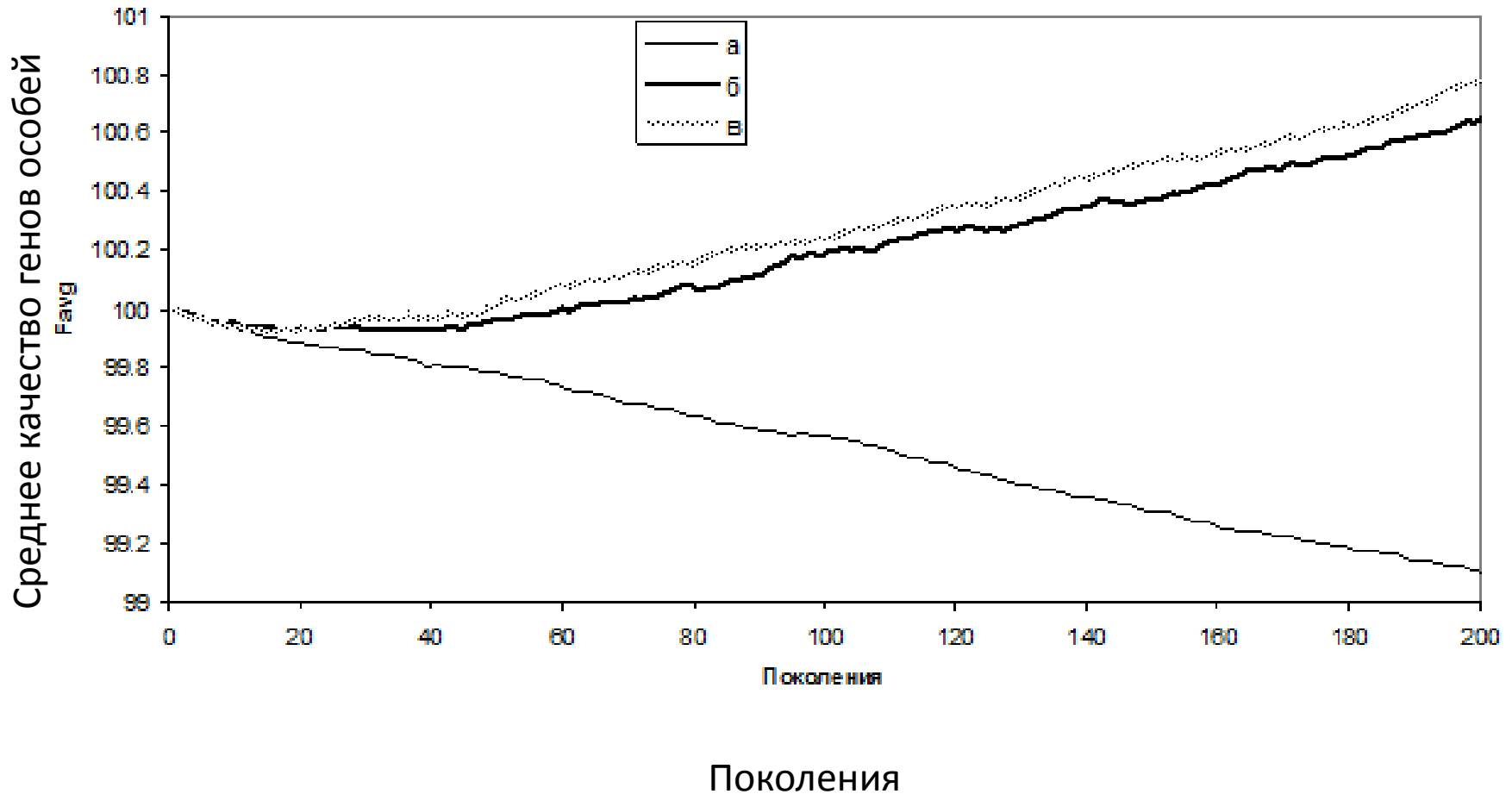
при $S=0.5$
«качество генов»
равно
приспособленности

Модель - окончание

- Организмы могут заимствовать гены других (случайно выбранных) особей и вставлять эти гены в свой геном, заменяя ими собственные гомологичные гены.
- Мы имитируем один из вариантов ГПГ – **генетическую трансформацию с гомологичной рекомбинацией** (особь берет фрагмент ДНК из генофонда и замещает им гомологичный участок своей хромосомы)

Результаты моделирования

В зависимости от параметров «качество генов» особей с течением поколений либо снижается (в), либо растет (а, б). Снижение – это *генетическое вырождение*.



Результат №1. Чем больше геном (G), тем хуже эволюционные перспективы популяции.

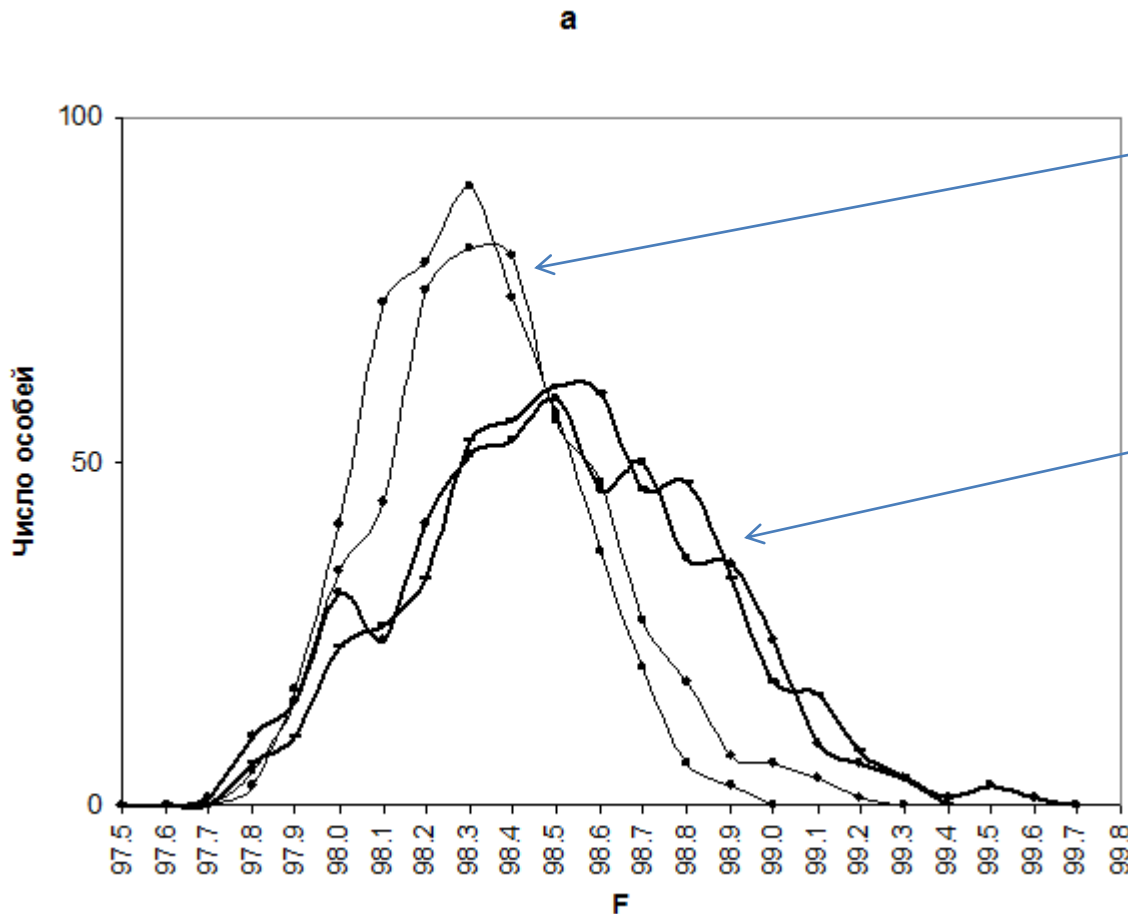
(здесь и далее речь идет только о полезной, функционально важной части генома, повреждение которой вредно для организма)

- Для каждого набора параметров (параметры – это скорость мутирования, доля полезных мутаций, эффективность отбора, размер популяции) существует **предельный размер генома G_{\max}** , при котором отбор еще справляется с отбраковкой вредных мутаций. При $G > G_{\max}$ популяция вырождается. Это важное ограничение для земной жизни!
- Эффективность накопления полезных мутаций тоже снижается при увеличении G .

Результат №2. ГПГ улучшает адаптивный потенциал

- Популяция особей, способных к ГПГ (генетической трансформации), эффективнее накапливает полезные мутации и избавляется от вредных, чем бесполоя популяция.
- Поэтому в широком диапазоне параметров без ГПГ популяция вырождается, а с ГПГ – процветает.
- Польза, приносимая ГПГ, имеет ту же природу, что и польза, приносимая половым размножением.

Моделирование подтвердило, что ГПГ увеличивает разброс по приспособленности, что в сочетании с отбором улучшает эволюционные перспективы популяции



Распределение приспособленности после одного раунда мутирования и отбора

То же, после одного раунда мутирования, ГПГ и отбора

Показано по две попытки для каждого случая.

$N=500$, $G=20$, $M=0.1$,
 $V=0.1$, $S = 0.7$

Итак:

1. Чем больше геном (G), тем хуже эволюционные перспективы популяции.

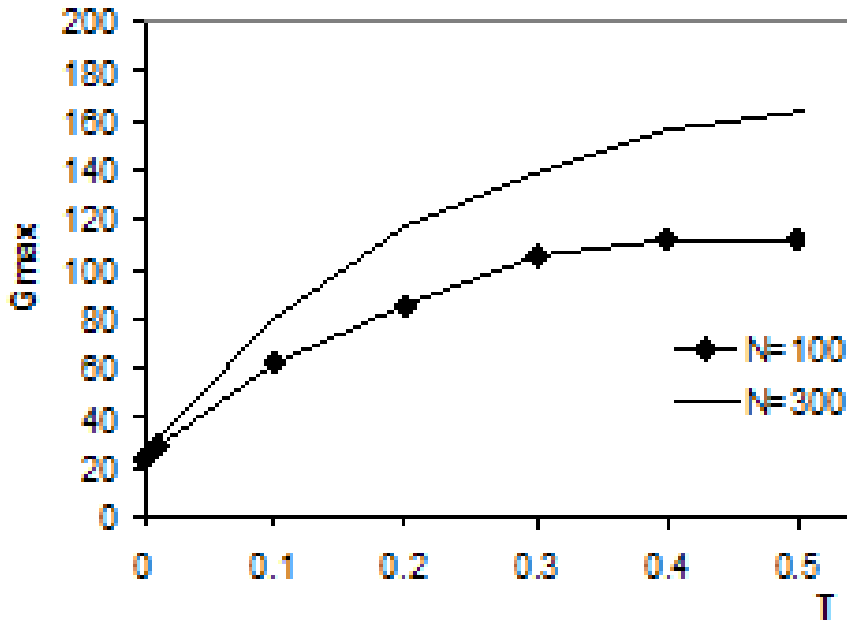
2. ГПГ существенно улучшает эти перспективы

- Таким образом, **ГПГ позволяет иметь больше полезных генов в геноме**, не подвергаясь риску вырождения.
- Моделирование подтвердило этот вывод: при одних и тех же параметрах у организмов, способных к ГПГ, величина G_{\max} значительно (в разы!) больше, чем у организмов, не способных к ГПГ (результат №3).

Результат №4. Чем больше численность популяции, тем полезнее ГПГ.

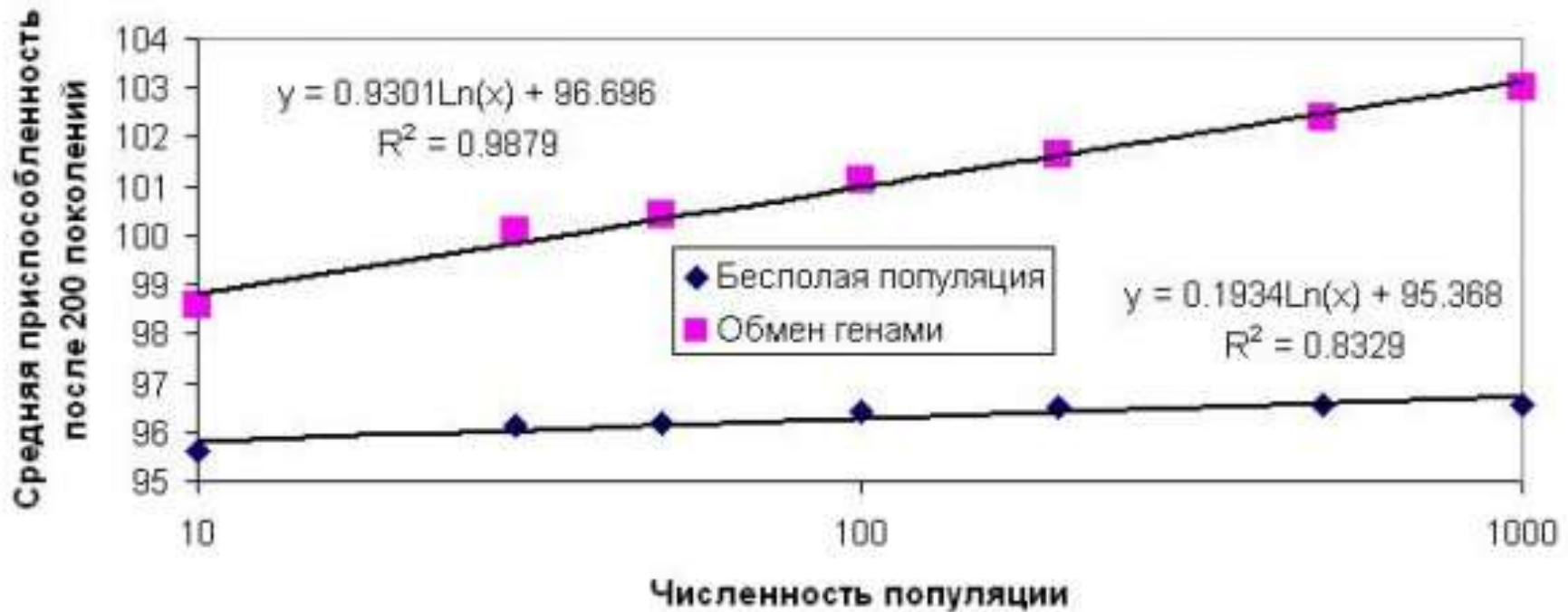
Результат №5. Даже редкий, эпизодический ГПГ полезен, однако *наибольший положительный эффект наблюдается при высокой частоте ГПГ.*

Максимальный размер генома, при котором популяция не вырождается

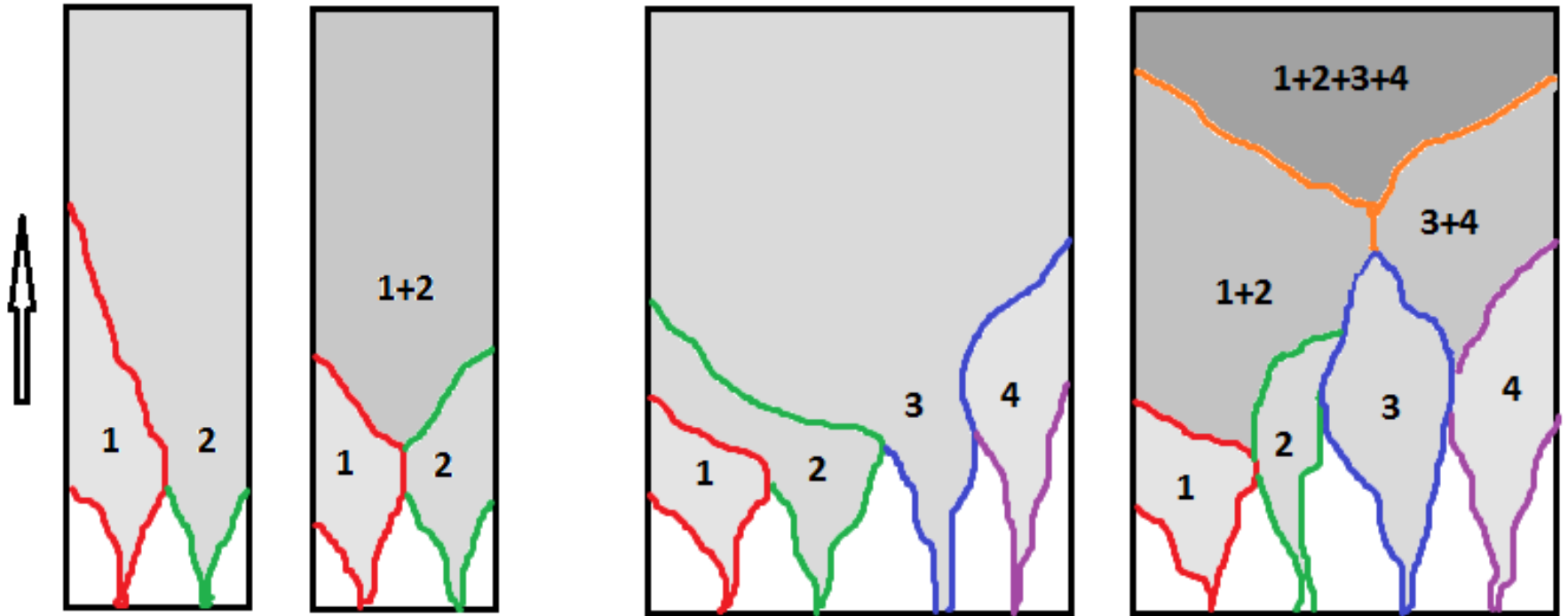


T - Частота ГПГ (доля генов, заменяемых чужими гомологичными генами каждой особью в каждом поколении). T = 0.5 – уровень межорганизменной рекомбинации, характерный для эукариот с облигатным амфимиксисом.

Чем больше популяция, тем ощутимее польза, приносимая ГПГ



Этот эффект (ГПГ помогает извлекать пользу из численности) не проявляется при $V=0$, поскольку он основан на эффекте Фишера-Мёллера



Картинка, объясняющая, почему бесполоя популяция получает меньше пользы от большой численности, чем популяция, практикующая ГПГ.

(ГПГ позволяет полезным мутациям объединяться вместо того, чтобы конкурировать и вытеснять друг друга)

Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

Лекция 8

markov_a@inbox.ru

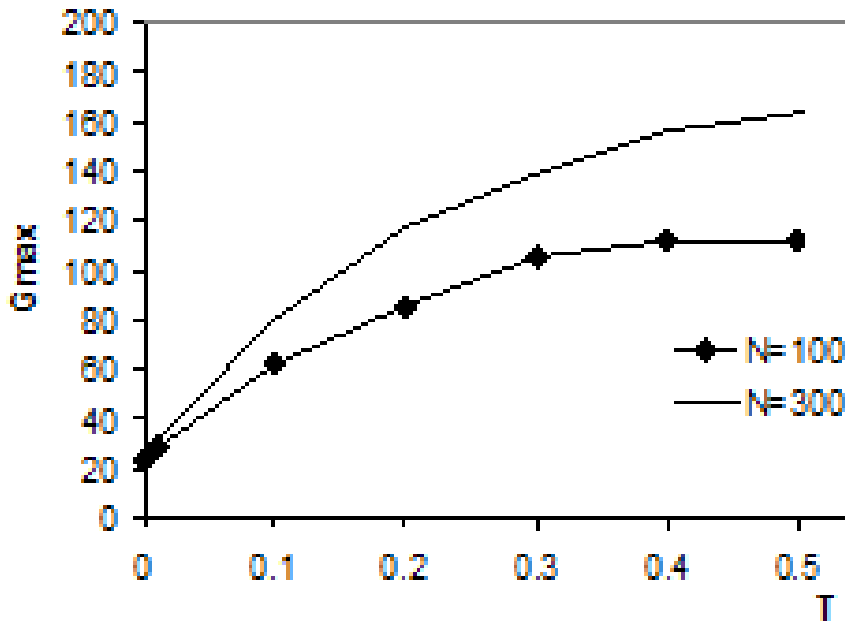
Что вы должны были понять из предыдущей лекции

- Амфимиксис (половое размножение) улучшает эволюционный потенциал популяции: вредные мутации эффективнее отбраковываются, полезные – эффективнее накапливаются. «Храповик Мёллера», «Эффект Фишера-Мёллера». Не только показано на моделях, но и подтверждено в эволюционных экспериментах.
- ГПГ (по крайней мере близкородственный ГПГ с гомологичной рекомбинацией, т.е. заменой своих генов чужими гомологичными) оказывает качественно такой же позитивный эффект, как и половое размножение.
- Чем больше геном (его полезная часть), тем ниже эволюционный потенциал. ГПГ (и амфимиксис) позволяют иметь намного больше полезных генов в геноме (по сравнению с бесполоыми организмами).

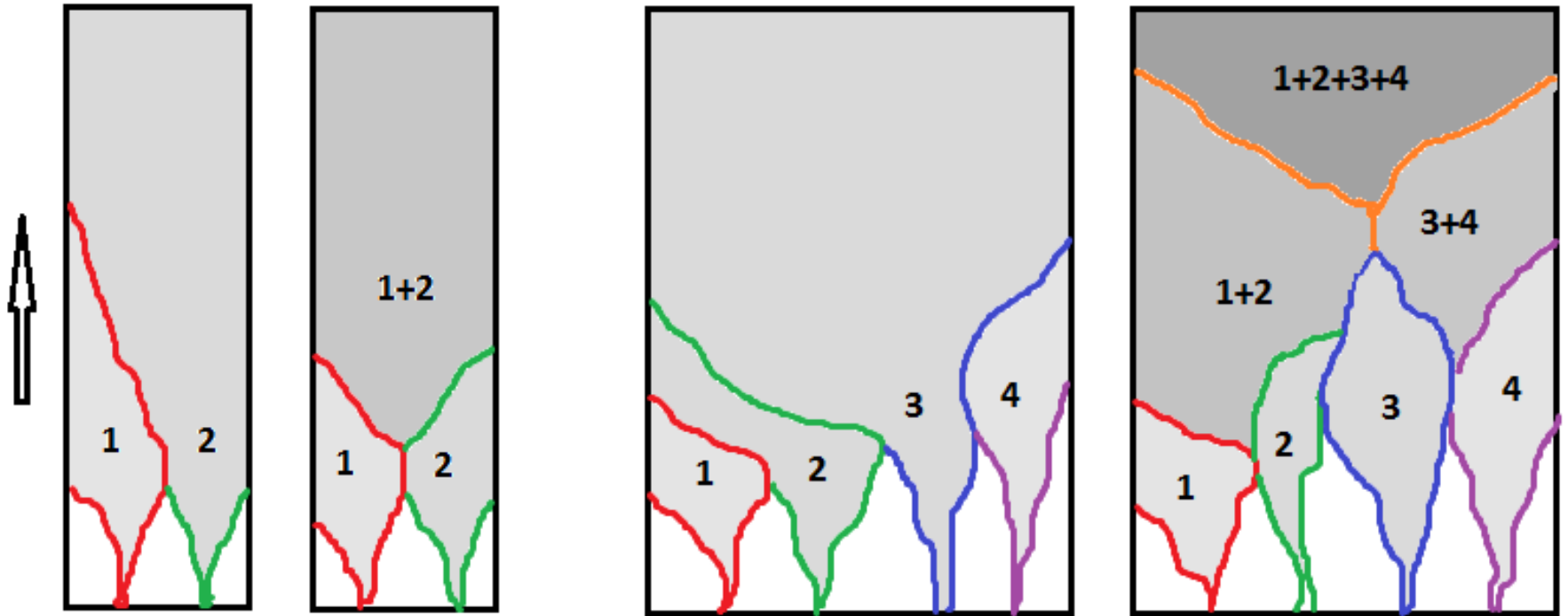
Результат №4. Чем больше численность популяции, тем полезнее ГПГ.

Результат №5. Даже редкий, эпизодический ГПГ полезен, однако **наибольший положительный эффект наблюдается при высокой частоте ГПГ.**

Максимальный размер генома, при котором популяция не вырождается



T - Частота ГПГ (доля генов, заменяемых чужими гомологичными генами каждой особью в каждом поколении). T = 0.5 – уровень межорганизменной рекомбинации, характерный для эукариот с облигатным амфимиксисом.

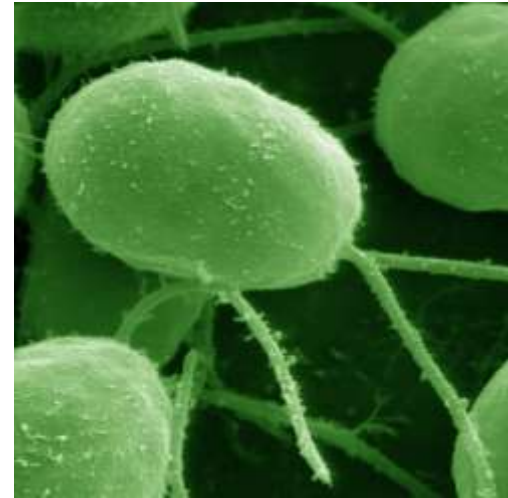


Картинка, объясняющая, почему бесполоя популяция получает меньше пользы от большой численности, чем популяция, практикующая ГПГ.

(ГПГ позволяет полезным мутациям объединяться вместо того, чтобы конкурировать и вытеснять друг друга)

Экспериментальное подтверждение.

- Жгутиконосцы *Chlamydomonas reinhardtii*.
- Могут размножаться бесполом путем и половым (гаметы, которые затем сливаются в зиготы).
- Половое размножение можно стимулировать (поместив в воду, не содержащую соединений азота), а можно заблокировать – поместив в аквариум жгутиконосцев только одного «пола» (т.с.)
- Популяции разного размера приспособлялись к неблагоприятным условиям. Одни популяции размножались как бесполом, так и половым путем, другие – только бесполом.
- Спустя 50 поколений измерили приспособленность (скорость разmn. по сравн. с предками).
- Все бесполое приспособилось почти одинаково плохо – большие лишь ненамного лучше маленьких.
- Популяции, практиковавшие секс, приспособились лучше. Чем выше численность, тем сильнее проявилось их преимущество. Маленькие популяции (1000 особей) приспособились на 2% лучше бесполой, 100 000 – на 7%, млн. – на 13%.
- Т.о., подтвердилось проверяемое следствие, вытекающее из модели Фишера-Мёллера.



Colegrave N. 2002. Sex releases the speed limit on evolution // Nature. V. 420. P. 664–666.

- Итак, ГПГ (трансформация) «полезен» для популяции (среднее качество генов в популяции становится выше).
- Отбор на уровне групп поддержал бы этот признак (т.к. признак помог бы группе побеждать в конкуренции с др. группами) Но эффективность группового отбора – предмет спорный.
- Отбор на индивидуальном уровне не обязательно будет поддерживать любой признак, полезный для популяции.
- Отбор на индивидуальном уровне поддерживает не признаки, полезные для популяции, а признаки, помогающие особям побеждать в конкуренции других особей той же популяции (распространять свои гены эффективнее, чем другие особи). Это далеко не всегда совпадает.
- Нужно проверить, поддержит ли индивидуальный отбор признак «способность к ГПГ (трансформации)».

Результат №6: Интенсивный ГПГ – признак, полезный не только на уровне популяции, но и на уровне особей (поддерживается не только групповым, но и индивидуальным отбором).

- Интенсивность ГПГ (трансформации) зависит от генов, как и любой фенотипический признак.
- Добавим в геном модельных организмов ген *tr*, влияющий на частоту трансформации (и не влияющий на приспособленность непосредственно). У гена два аллеля: *tr+* (способность к трансформации есть) и *tr-* (этой способности нет).
- **Если сам ген *tr* не трансформируется**, то отбор всегда поддерживает аллель *tr+*. То есть способность к ГПГ ведет себя как «полезный» признак. Он полезен не только на уровне популяции, но и на уровне особи.
- Причина в том, что, хотя *tr+* сам по себе не влияет на приспособленность, он комбинирует путем ГПГ удачные аллели других генов и распространяется на них «автостопом» (genetic hitchhiking)

Результат №7: Интенсивный ГПГ – эволюционно нестабильный признак! Он не может зафиксироваться из-за «суицидального эффекта» генов, влияющих на частоту ГПГ.

- До сих пор мы предполагали, что сам ген tr защищен от трансформации. В этом случае $tr+$ всегда побеждает (фиксируется), а $tr-$ проигрывает (элиминируется).
- Но это допущение совершенно не реалистично!
- Если мы уберем это допущение и позволим гену tr участвовать в ГПГ на общих основаниях, то отбор перестанет поддерживать $tr+$ и преимущество в конкуренции окажется, наоборот, на стороне $tr-$ ($tr+$ сможет победить только при очень низкой интенсивности ГПГ).
- Причина в том, что аллель $tr+$ систематически уничтожает сам себя! - «суицидальный эффект».

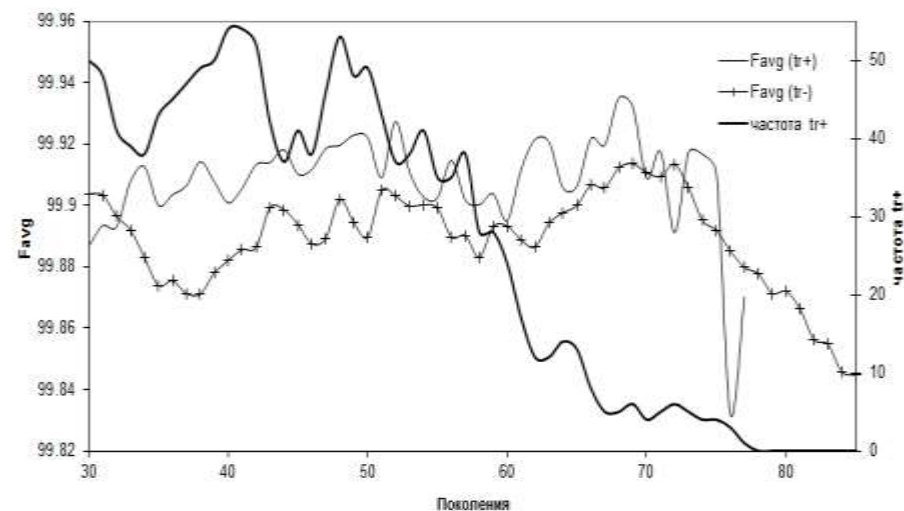
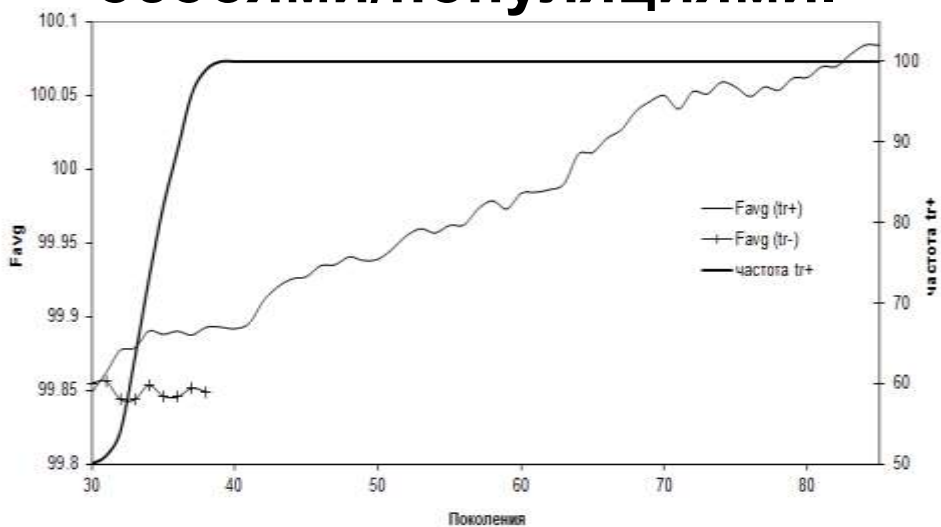
Суицидальный эффект аллелей, способствующих интенсивному ГПГ

- Аллель tr+ обеспечивают трансформацию, а значит, он будет систематически замещать сам себя конкурирующим аллелем tr-.
- Обратных замещений не будет, потому что аллель tr- блокирует трансформацию и, следовательно, никогда не замещает себя конкурирующим аллелем tr+.
- В результате tr+ будет элиминироваться, хотя он полезен особям и популяциям, а аллель tr- будет фиксироваться, несмотря на то, что он вреден.
- Аллель tr- ведет себя как «эгоистичный ген».

демонстрация

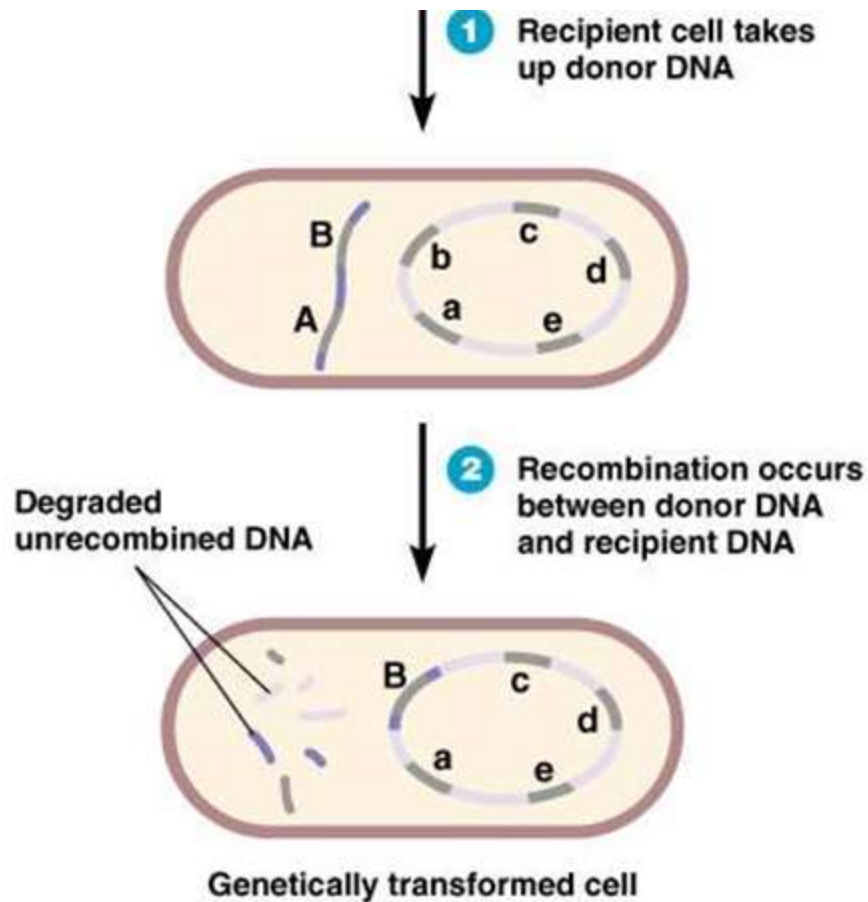
- 200, 2, 20, 0.1, 0.1, 0,7, 200, $T=0.3$
- При бесплатной трансформации побеждает $tr+$ (интересы особи и группы совпадают)
- При дорогой трансформации побеждает $tr-$, хотя для группы по-прежнему выгоднее $tr+$
- Ген tr должен трансформироваться сам! Если это учесть, даже бесплатная трансформация не может зафиксироваться при оптимальных T . «Суицидальный эффект»

- Моделирование подтвердило, что суицидальный эффект генов – модификаторов ГПГ весьма силен.
- Поэтому эволюционно стабильными оказываются только низкие (далекие от оптимальных) уровни интенсивности ГПГ.
- Таким образом, в однонаправленном прокариотическом ГПГ есть «встроенный дефект»: он не может достичь оптимального (т.е. высокого) уровня интенсивности из-за **конфликта «эволюционных интересов» между генами-модификаторами и особями/популяциями.**



Можно ли разрешить этот конфликт?

- По-видимому, есть только один способ разрешения данного конфликта.
- Нужно перейти от однонаправленного переноса фрагментов генома к взаимному (реципрокному) полногеномному генетическому обмену.
- В этом случае все гены-участники сохраняют шанс перейти к потомкам, никто из них не погибает. Тем самым снимается конфликт «интересов» и устраняются предпосылки для распространения эгоистичных генов-модификаторов.
- Взаимная полногеномная рекомбинация – это, собственно, и есть «половой процесс» эукариотического типа.

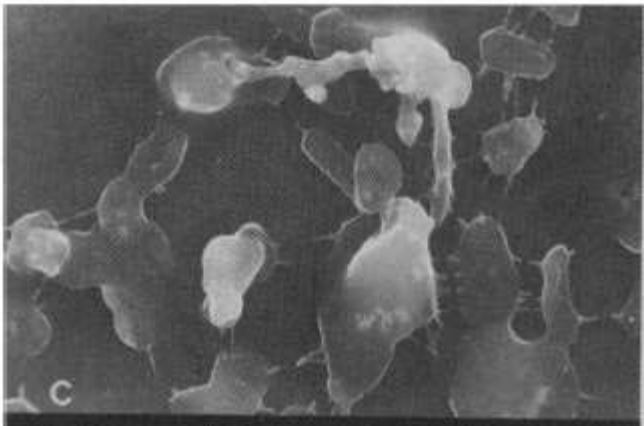
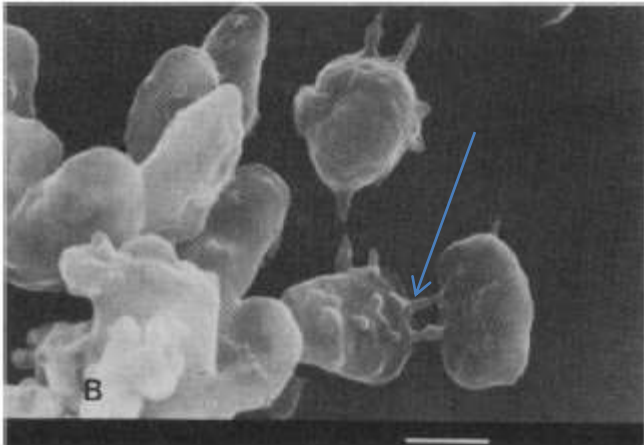
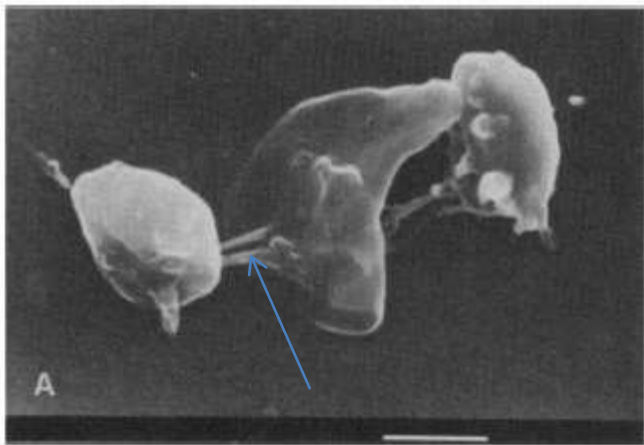


В примере, показанном на рисунке, аллель *b* погиб, заместившись аллелем *B*. Если бы в нем возникла мутация, блокирующая ГПГ, он бы не погиб. Отбор поддержал бы такую мутацию, хотя она вредна организму и популяции. При полногеномном взаимном обмене ген *b* не погибнет, а окажется в составе другого полного генома, участвующего в рекомбинации. В клетке тогда окажутся не 1 геном + обрывки, а 2 целых генома. Клетка поделится, и все гены останутся «живы».

В ходе эукариогенеза должны были возникнуть предпосылки для перехода к интенсивному генетическому обмену

- Симбиогенез привел к резкому увеличению генома (его функционально важной части), что, как мы видели, повышает риск вырождения.
- Скорее всего, эукариоты появились в условиях быстрого роста содержания кислорода, но озонового экрана еще не было. Поэтому под действием УФ на мелководье должна была вырасти концентрация активных форм кислорода (АФК) – сильных мутагенов.
- Инвазия мобильных генетических элементов из генома митохондриального симбионта тоже повысила темп мутагенеза и риск вырождения.

- Таким образом, риск вырождения у прото-эукариот должен был вырасти, а адаптивный потенциал – снизиться.
- В таких условиях отбор должен был способствовать росту интенсивности межорганизменной рекомбинации, которая, как мы видели, является мощным средством защиты от вырождения.
- «Чтобы» справиться с суицидальным эффектом, не позволяющим ГПГ достичь оптимальной интенсивности, прото-эукариоты, вероятно, перешли к полногеномной взаимной рекомбинации. То есть к примитивным формам «полового размножения».



- Вероятное промежуточное звено на пути от ГПГ к «половому размножению» - **реципрокная конъюгация**.
- У галофильных архей *Haloflex* (*Halobacterium*) *volcanii* описана конъюгация с образованием цитоплазматических мостиков, передачей геномной ДНК и с возможностью каждой клетки быть как донором, так и реципиентом (Rosenshine et al., 1989; Ortenberg et al., 1998).

Конъюгация архей *H. volcanii*. Стрелками показаны цитоплазматические мостики между клетками (Rosenshine et al., 1989).

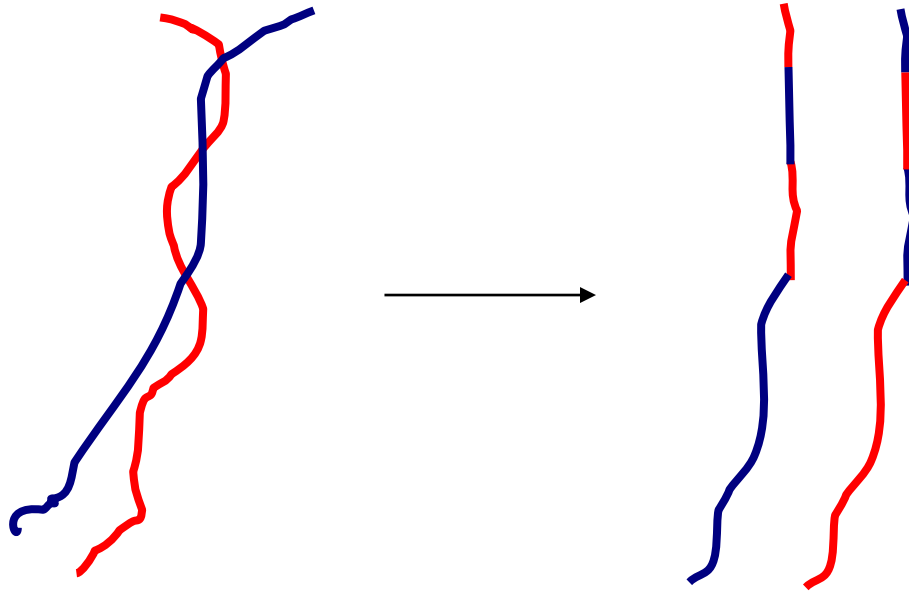
Заключение - 1

- Переход к амфимиксису мог быть естественным итогом эволюции ГПГ в условиях, когда отбор благоприятствовал росту интенсивности межорганизменной рекомбинации. Такие условия могли сложиться на заре эукариогенеза в связи с увеличением генома, ростом концентрации АФК и инвазией МГЭ, что повысило риск вырождения. Интенсивная рекомбинация нейтрализовала эту опасность.

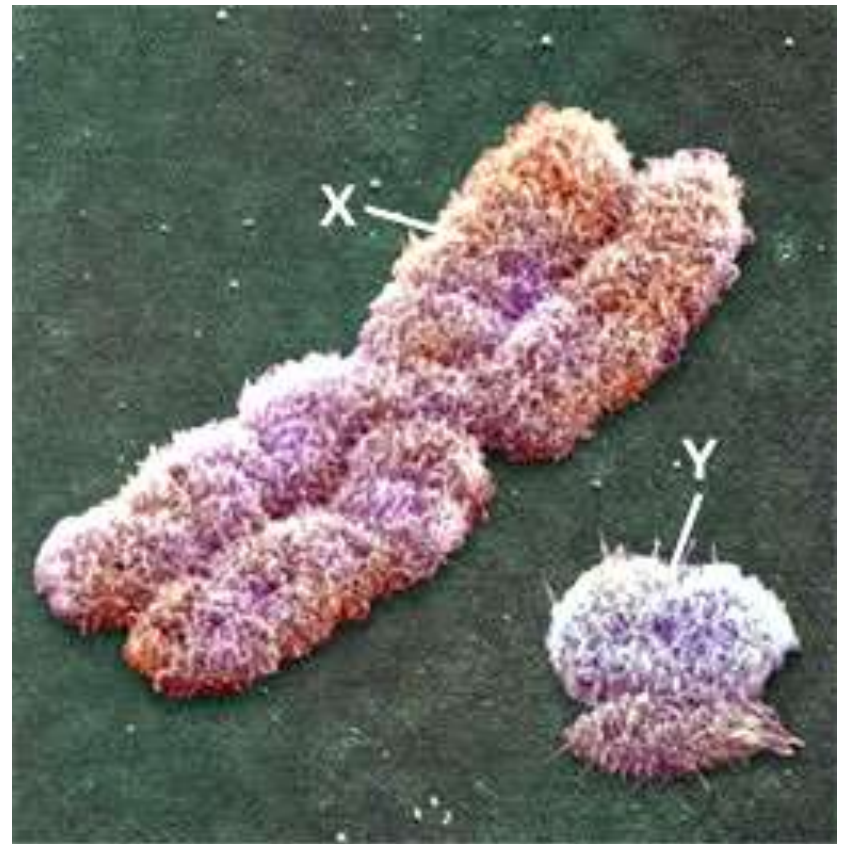
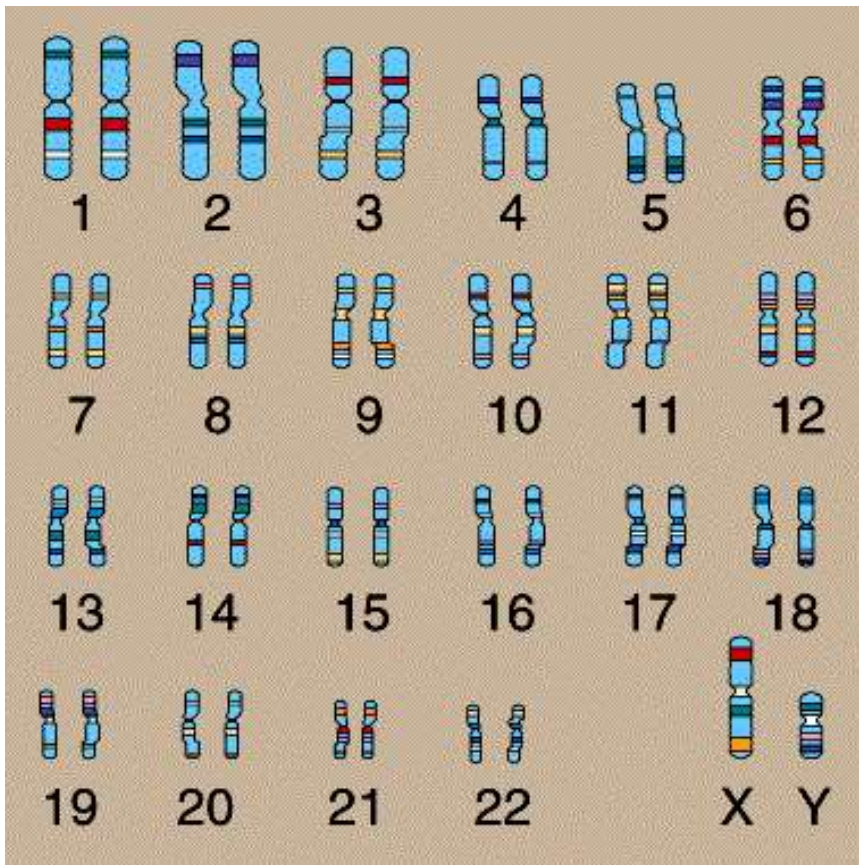
Заключение - 2

- Препятствием на пути интенсификации ГПГ является «суицидальный эффект» аллелей, повышающих частоту ГПГ. Обойти это препятствие можно путем перехода к полногеномной взаимной рекомбинации – ранним формам эукариотического полового процесса. При полногеномной рекомбинации никто из генов-участников не уничтожается. Тем самым устраняются причины для распространения эгоистичных модификаторов, что делает интенсивную межорганизменную рекомбинацию эволюционно стабильной.

Кроссинговер линейных хромосом



В чем состоит принципиальный «конструктивный дефект» идеи кроссинговера кольцевых хромосом?



- Почему Y-хромосома такая маленькая?

“Sex chromosomes are generally believed to have descended from a pair of homologous autosomes. Suppression of recombination between the ancestral sex chromosomes led to the genetic degeneration of the Y chromosome. Most proposed mechanisms for the degeneration of Y chromosomes involve the rapid fixation of deleterious mutations on the Y. Alternatively, Y-chromosome degeneration might be a response to a slower rate of adaptive evolution, caused by its lack of recombination”

D.Bachtrog & B.Charlesworth, 2002. Reduced adaptation of a non-recombining neo-Y chromosome

- Эволюцию можно рассматривать на разных уровнях: групповом, организменном (индивидуальном), генетическом.
- Нужно различать «пользу» для группы (то, что помогает группе побеждать в конкуренции с другими группами), особи (то, что помогает особи побеждать в конкуренции с другими особями) и аллеля (то, что помогает данному аллелю побеждать в конкуренции с другими аллелями).
- Об интересах группы «заботится» групповой отбор, об интересах особи – индивидуальный отбор, об интересах аллеля – отбор на уровне аллелей.

- Часто все эти интересы совпадают, но не всегда. На примере гена *tr* мы увидели, что один и тот же признак может быть 1) полезен группе и особи, 2) вреден для аллеля (гена-модификатора, от которого зависит состояние этого признака).
- Если интересы не совпадают, то (в простейшем случае) самым сильным оказывается отбор на уровне аллелей, т.е. «интересы гена» перевешивают интересы особи и группы.
- Иногда интересы аллеля совпадают с интересами группы «через голову» особи. Так появляется *альтруистическое поведение*: выгодно гену, выгодно группе, но вредно для особи.
- Очень часто интересы аллеля совпадают с интересами особи, но противоречат интересам группы (так появляется вредное для вида эгоистическое поведение, как у львов или новозеландских нелетающих попугаев *какапо*)

Соотношение «интересов» групп, особей и генов в ходе развития адаптаций

Интересы группы	Интересы особи	Интересы гена	Результат	Пример
+	+	+	Большинство адаптаций	Защитная окраска
+	-	+	Альтруизм	Забота о родственниках
-	+	+	Эгоизм, вредный для группы	Инфантицид у львов
-	-	+	«Эгоистичные гены»	tr-, нарушители мейоза, МГЭ, вирусы...

Соотношение «интересов» групп, особей и генов в ходе развития адаптаций

Интересы группы	Интересы особи	Интересы гена	Результат	Пример
+	+	+	Большинство адаптаций	Защитная окраска
+	-	+	Альтруизм	Забота о родственниках
-	+	+	Эгоизм, вредный для группы	Инфантицид у львов
-	-	+	«Эгоистичные гены»	tr-, нарушители мейоза, МГЭ, вирусы...

Остальные четыре варианта **невозможны** (не будут развиваться). Ведь если признак «не в интересах» генов, обеспечивающих его развитие, то эти гены («гены данного признака») будут исчезать из генофонда, проигрывая в конкуренции своим аллелям – «генам отсутствия данного признака». Следовательно, «гены признака» исчезнут, а с ними и признак.

До тех пор, пока генетическая наследственность остается единственным способом **запоминания** результатов эволюции, устойчивое сохранение признаков, противоречащих «интересам генов», невозможно. Это становится возможно только с появлением нового типа репликаторов (мемов) и нового типа негенетической (культурной) наследственности – и, соответственно, нового типа эволюции. Уже не биологической, а культурной.



Какапо, совиный попугай (*Strigops habroptila*)

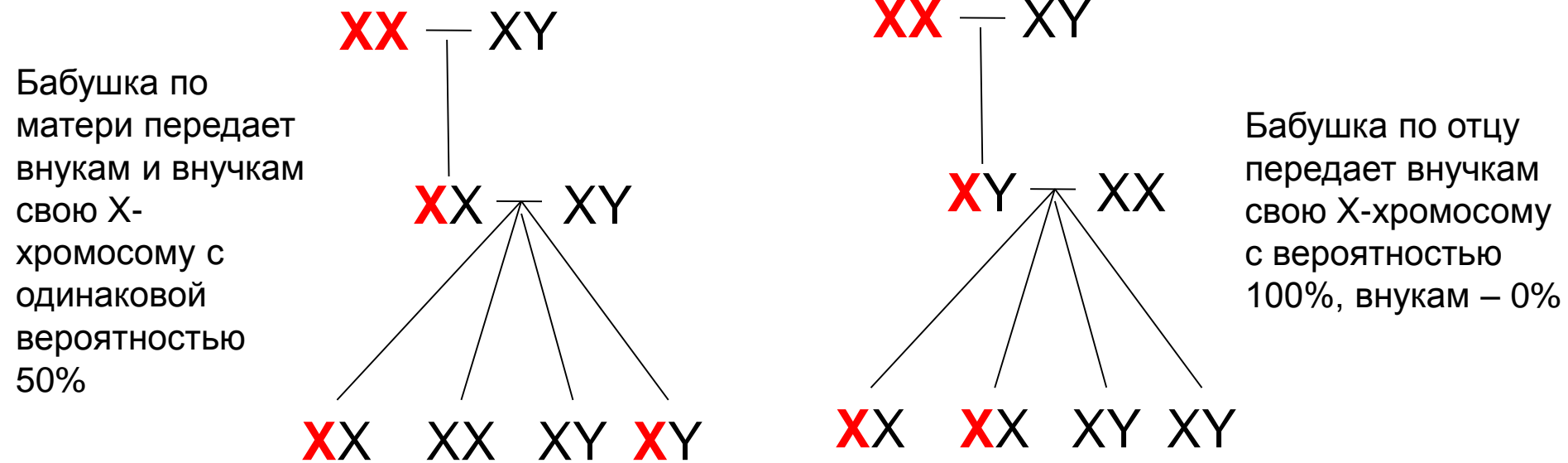
Пример «эгоистичного гена»: гаплотип t у мышей



- **«Смещение передаваемого соотношения»** (transmission ratio distortion, TRD; meiotic drive) - эгоистичный аллель манипулирует процессом распределения генов по гаметам, чтобы попасть в большее их число.
Гаплотип t – комплекс генов на 17-й хромосоме мыши.
- Самцы с генотипом $+/t$ (гетерозиготные по гаплотипу t), должны были бы, согласно законам генетики, передавать гаплотип t только половине своих потомков. В действительности гаплотип t наследуется большинством (до 99%) потомков такого самца. Это и есть TRD.
- Гаплотип t обездвиживает сперматозоиды, не имеющие гаплотипа t .
- Используется прием «яд – противоядие».

Еще пример: homing endonucleases
B-хромосомы

The Selfish Grandma Gene

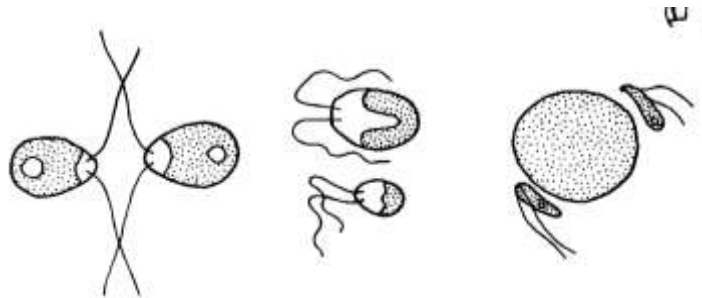


Если бы в X-хромосоме возникла мутация, «программирующая» женщин помогать дочерям сыновей больше, чем сыновьям сыновей, такая мутация вела бы себя как «эгоистичный ген», распространяясь независимо от того, полезно ли это для всего остального (вида, популяции, внуков, аутосомных генов бабушки).

Возможно, такие аллели действительно существуют.

Пример эволюционного рассуждения, основанного на логике «эволюционной стабильности» (а не «блага вида»)

- **Анизогамия.** Сперматозоиды как «социальные паразиты», яйцеклетки – как «адаптация к соц. паразитизму».



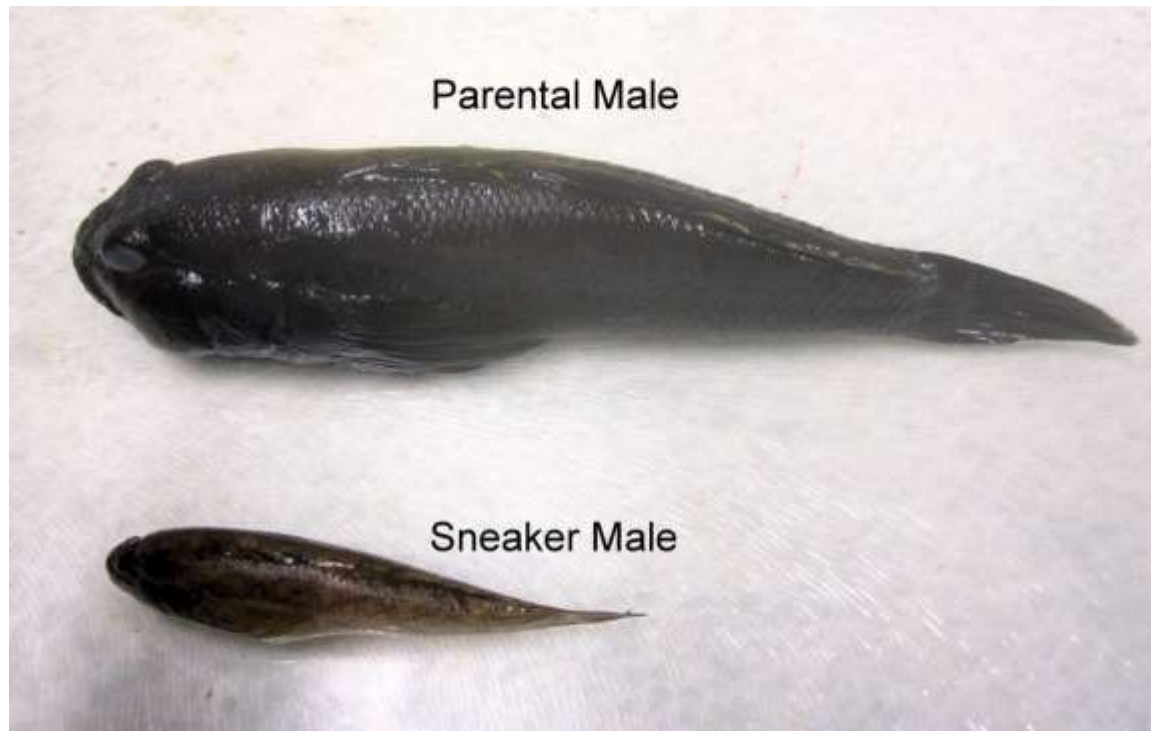
1. Представим себе популяцию, где все особи производят одинаковые (средние по размеру) гаметы. Будет ли такое состояние эволюционно стабильным?
2. Возможно, не будет, т.к. открываются прекрасные возможности для «жульничества»: производства большего количества мелких гамет (причем число гамет можно увеличить многократно, а запас пит. в-в в зиготе все равно не сократится более чем вдвое).
3. Засилье мелких гамет --> остальным придется к этому приспособливаться, т.е. станет выгодно быть крупнее. К тому же и мелким гаметам будет выгодно искать партнера покрупнее.
4. В итоге в проигрыше окажутся гаметы среднего размера.

- Почему соотношение полов почти всегда 1:1?

Балансирующий отбор

- Балансирующий (частотно-зависимый) отбор поддерживает редкие аллели. Если **аллель тем полезнее, чем реже он встречается**, значит, действует Б.О.
- Результат Б.О. - сохранение генетического разнообразия (полиморфизма). Если действует Б.О., эволюционно стабильным будет полиморфное состояние признака.
- Стабильность соотношения полов 1:1 – результат Б.О. (потому что при неравном соотношении полов выгодно быть представителем редкого пола; отбор поддержит мутации, повышающие долю этого редкого пола среди потомства).
- Стабильным будет не такое соотношение, которое оптимально для вида (группы), а такое, при котором приспособленности особей с альтернативными фенотипами одинаковы.
- Другие примеры: полиморфизм защитных белков (в системах врожденного иммунитета). Потому что инфекции (бактерии, вирусы) осуществляют балансирующий отбор (эпидемии выкашивают носителей массовых аллелей; выживают обладатели редких аллелей).
- «Заботливые отцы» и «проныры»
- Выбор самками самцов с редкими признаками, «оригинальных», отличающихся.

Бычок-кругляк
Neogobius melanostomus



- 1) A larger type with dark colour and large head, fighting for nesting sites and protecting eggs that females lay in his nest.
- 2) Sneaker males that are smaller, less coloured like females and with bigger sperm ejaculates. Sneaker males wait for a female to start mating with a larger male and then sneak into the nest and fertilize some of the eggs. With this method the sneakers avoid the cost of fighting for nests and guarding the eggs.

Раздельнополость

- Почему распространена раздельнополость, если гермафродитизм с перекрестным оплодотворением, казалось бы, более эффективен (все особи могут оставлять потомство).
- С позиций *пользы для вида* ответить на этот вопрос трудно.
- Зато можно предложить объяснение, основываясь не на логике *пользы для вида*, а на логике *эволюционно-стабильных стратегий*.
- Начнем с популяции перекрестно оплодотворяющихся гермафродитов и попробуем показать, почему такое состояние может оказаться эволюционно нестабильным.

Возможные подсказки:

- Сперматозоиды малы и дешевы, яйцеклетки – наоборот. Как это должно влиять на конкуренцию между особями?
- В какой роли – мужской или женской – будут стараться выступить гермафродиты при спаривании (если у них есть возможность выбора)?
- Раздельнополость, кажется, более характерна для активных, быстро передвигающихся организмов (хордовые, членистоногие, головоногие), гермафродитизм – для медленных и неподвижных (дождевые черви, улитки, многие кораллы, растения)

Перекрестно-оплодотворяющиеся гермафродиты (П.О.Г.)



У некоторых медлительных животных стратегия П.О.Г. , по-видимому, вполне устойчива; «конфликт полов» не проявляется (улитки)

Перекрестно-оплодотворяющиеся гермафродиты (П.О.Г.)

1. Производство сперматозоидов дешево, а яйцеклеток – дорого, особенно если о яйцеклетках нужно еще и заботиться (охранять кладку и т.п.)
2. Поэтому каждая особь потенциально может оставить гораздо больше потомков, выступая в роли отца, чем в роли матери.



3. Поэтому многие П.О.Г. при спаривании конкурируют за возможность выступить в роли самца и стараются не оказаться в роли самки (вплоть до попыток откусить партнеру пенис и фехтования на пенисах)



Two specimens of *Pseudobiceros bedfordi*
about to engage in penis fencing

4. Такое положение дел может оказаться эволюционно нестабильным, поскольку любая мутация, повышающая шансы особи на победу в конкуренции за право выступить в роли самца, с большой вероятностью будет поддержана отбором.

5. Логично предположить, что именно такой эффект с большой вероятностью будут иметь мутации, перераспределяющие ресурсы организма от женской репродуктивной функции в пользу мужской (те ресурсы, которые гермафродит тратит на производство яйцеклеток, можно использовать на увеличение скорости, силы и других качеств, повышающих шансы на победу в конкуренции за право выступить в роли самца).

6. Так в популяции могут распространиться мутанты, специализировавшиеся на мужской роли.

7. После экспансии таких мутантов остальные особи практически потеряют шанс выступить в роли самца (они будут заведомо проигрывать мутантам в конкуренции за мужскую роль), и им станет выгодно специализироваться на женской роли.

8. Специалисты-самцы и специалисты-самки будут иметь более высокую приспособленность, чем гермафродиты, и вытеснят их.

9. В этом рассуждении важную роль играет *активная* конкуренция между особями за право быть самцом. Может быть, именно поэтому раздельнополость более характерна для подвижных, активных животных, у которых такая конкуренция более вероятна.

10. Быстро передвигающимся животным легче найти партнера. Медлительным животным гермафродитизм может давать дополнительное преимущество, поскольку спаривание возможно с любой встреченной особью (у раздельнополых – только с особью противоположного пола, в среднем с каждой второй).

Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

Лекция 9

markov_a@inbox.ru

Что вы должны были понять из предыдущей лекции

- «Конструктивный дефект» однонаправленного фрагментарного ГПГ: возможность распространения «эгоистичных генов», нестабильность интенсивной рекомбинации.
- Гипотеза о происхождении амфимиксиса у ранних эукариот (т.к. критически выросла угроза вырождения, а другим способом повысить интенсивность рекомбинации нельзя)
- Рассмотрение эволюции на разных уровнях: группы, особи, гена. «Многоуровневый отбор». «Интересы» групп, особей, генов не всегда совпадают; интересы генов перевешивают все остальные. Примеры адаптаций, вредных для вида (группы). Примеры «эгоистичных генов».
- Балансирующий отбор.
- Примеры построения гипотез на основе логики «эгоистичных генов» и «эволюционно стабильных стратегий»: соотношение полов 1:1, анизогамия, раздельнополость.

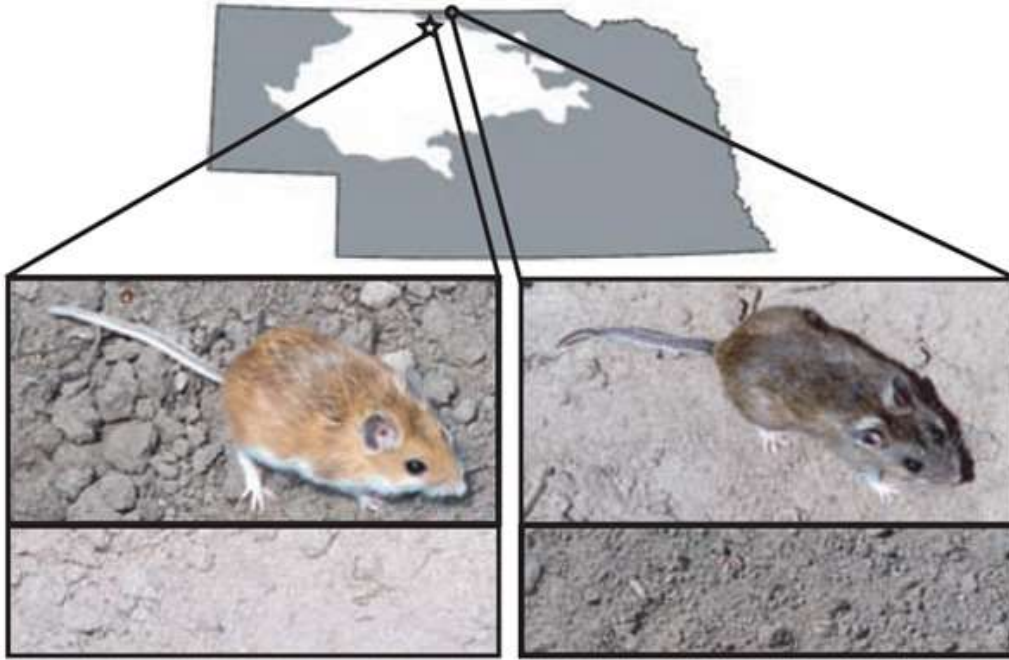
Генетические механизмы формирования эволюционных новшеств

Важнейшие генетические механизмы появления эволюционных инноваций (новых признаков)

- 1) Мутации в белок-кодирующих областях генов.**
- 2) Мутации в регуляторных областях генов**, приводящие к тому, что белок не меняется, но начинает синтезироваться в других количествах, при иных условиях, в других частях организма или на других стадиях развития.
- 3) Дупликация (удвоение) генов** с последующим разделением функций между копиями. Дупликация — частный случай амплификации. Бывают полногеномные дупликации, когда удваивается весь геном (полиплоидизация).
- 4) Горизонтальный перенос:** заимствование генов или генных комплексов у других организмов.
- 5) Симбиогенез:** объединение нескольких организмов в единый “сверхорганизм” (при этом может происходить массивный перенос генов одного из симбионтов в геном другого).

1) Мутации в белок- кодирующих областях генов

Защитная окраска



Белоногие хомячки *Peromyscus maniculatus*.

Песчаные холмы в штате Небраска (сформировались ок. 10 тыс. лет назад).

Светлая окраска. Адаптивное значение бесспорно (хищные птицы)

Доминантная мутация в кодирующей части гена *Agouti*. Выпало 3 нуклеотида, кодирующие серин.

Сигнальный белок, кодируемый геном *Agouti*, подает команду меланоцитам синтезировать феомеланин вместо эумеланина.

В рез-те мутации повысилась экспрессия *Agouti* у хомячат в 1-ую неделю жизни, когда растет шерсть

Полезная мутация появилась уже после формирования Песчаных холмов, а не существовала в популяции ранее как нейтральная (т.к. вокруг нее резко понижен полиморфизм – следы недавнего selective sweep ,«выметания полиморфизма отбором»)

Linnen C.R., et al. On the Origin and Spread of an Adaptive Allele in Deer Mice // Science. 2009.

Узкая экологическая специализация

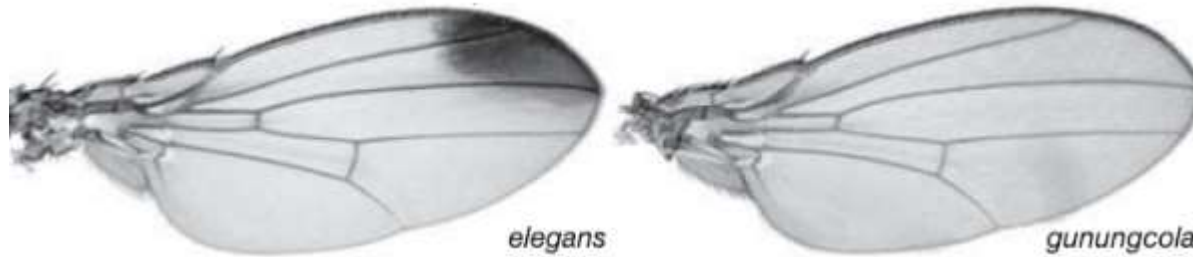


Кактус *Lophocereus schottii* и муха *Drosophila pachea*, которая не может без него жить.

- Личинки развиваются только на одном виде кактуса.
- Не могут синтезировать экдизон из холестерина, как другие мухи.
- Синтезируют его из латостерола, который содержится в кактусе (и ни в одном другом растении данного региона).
- В ферменте NVD, катализирующем первый этап превращения холестерина в экдизон, изменилось 5 консервативных аминокислот
- В результате фермент потерял способность работать с экдизоном, но сохранил (имевшуюся и раньше) способность работать с латостеролом
- Так возникла «кактусозависимость».
- Мутации, по-видимому, были полезными (высокая доля значимых + selective sweep)

2) Мутации в регуляторных областях генов

Узор на крыльях



Дрозофилы приобретали пятна на концах крыльев два раза независимо (и несколько раз утрачивали).

Наличие/отсутствие пятен определяется многофункциональным геном *yellow*, от кот. зависит окраска (управляет синтезом меланина).

Где экспрессируется *yellow* в зачатке крыла, там и будет пятно.

Пятнистость определяется не белок-кодирующим участком *yellow*, а двумя регуляторными участками (энхансерами). Один раз пятна появились благодаря модификации одного энхансера, во второй раз (у другой группы видов) тот же эффект был достигнут путем модификации другого энхансера. Утрата пятен тоже была связана с изменениями этих энхансеров.

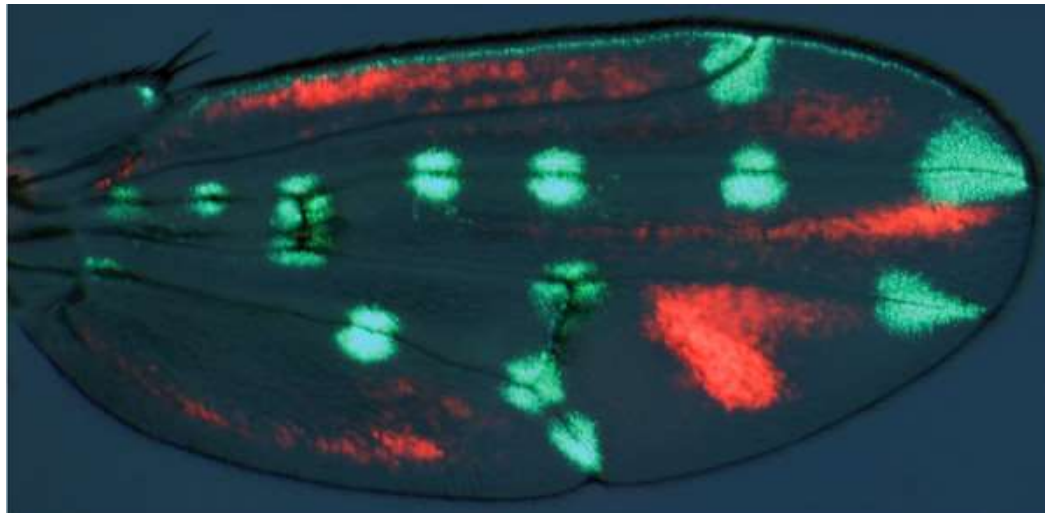
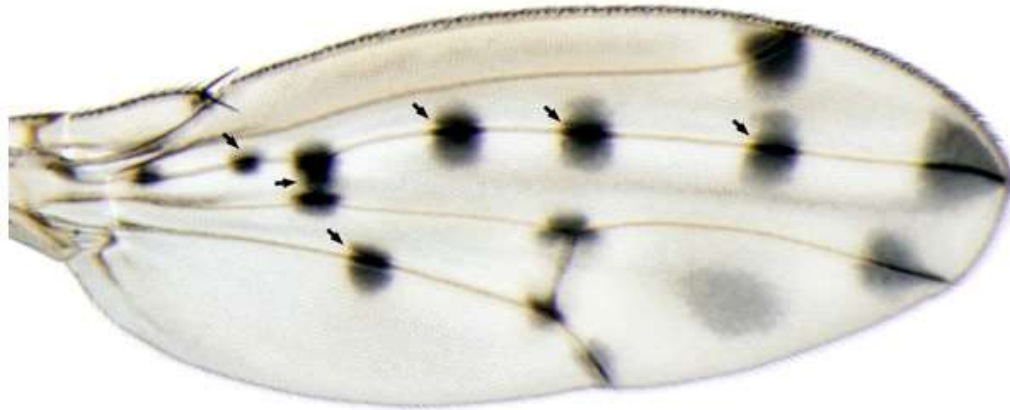
Т.о. независимое появление одного и того же признака было обеспечено *разными* генетическими изменениями, затронувшими один и тот же ген.

(Pudhomme et al., 2006).



Узор на крыле мухи *Drosophila guttifera* состоит из черных пятен, расположенных на продольных жилках, и серых «теней» между жилками. Стрелками показано положение шести колоколовидных сенсилл — рецепторов, реагирующих на изгибание кутикулы

Узор определяется двумя энхансерами *yellow*: *vs* перед началом гена (пятна на жилках) и *iv* в интроне (тени между жилками)



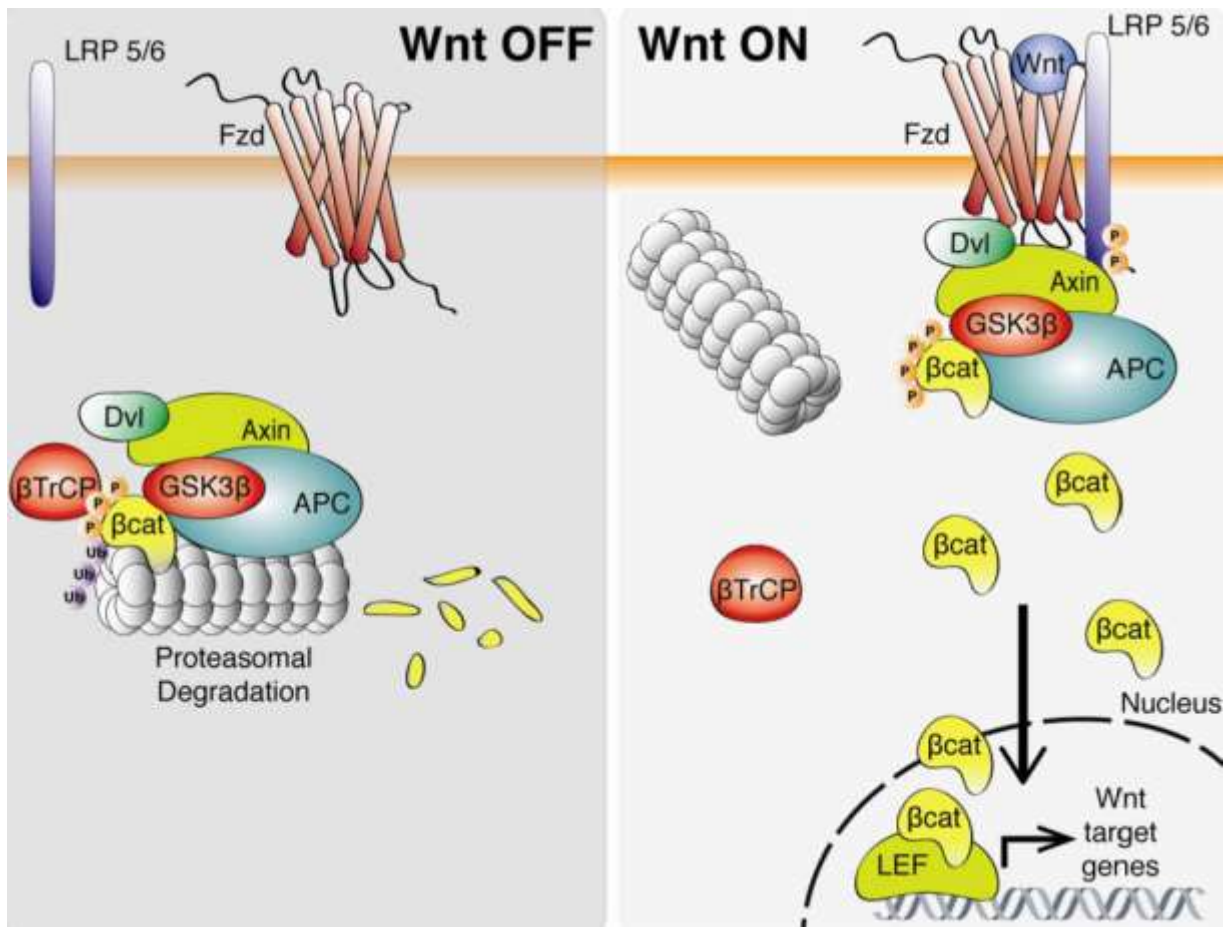
Крыло куколки генно-модифицированной мухи *D. guttifer*. Ген зеленого флуоресцирующего белка был объединен с энхансером *vs*, ген красного флуоресцирующего белка — с *iv*. Распределение зеленых и красных пятен совпадает с распределением пятен и «теней» на крыльях диких *D. guttifer*. Этот результат показывает, что *vs* управляет формированием пятен, а *iv* отвечает за «тени».

Удалось идентифицировать регуляторный белок, взаимодействующий с элементом *vs*. Им оказался многофункциональный сигнальный белок *wingless* (Wnt).

На ранних этапах онтогенеза членистоногих *wingless* участвует в глобальной разметке туловища, формировании конечностей, определяет границы и полярность сегментов. На поздних стадиях развития куколки *wingless* занят менее грандиозными проектами, участвуя в том числе в оформлении деталей строения крыльев.

Появление пятен на жилках у *D. guttifer* связано с тем, что у гена *yellow* появился энхансер *vs*, поставивший работу *yellow* в зависимость от *wingless*.

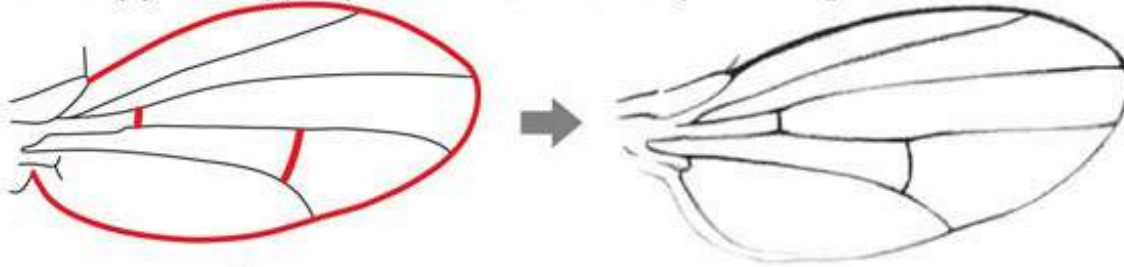
wingless – внеклеточный сигнальный белок. Он взаимодействует с энхансером не напрямую, а через посредников (каскад передачи сигнала, в котором участвует много других белков)



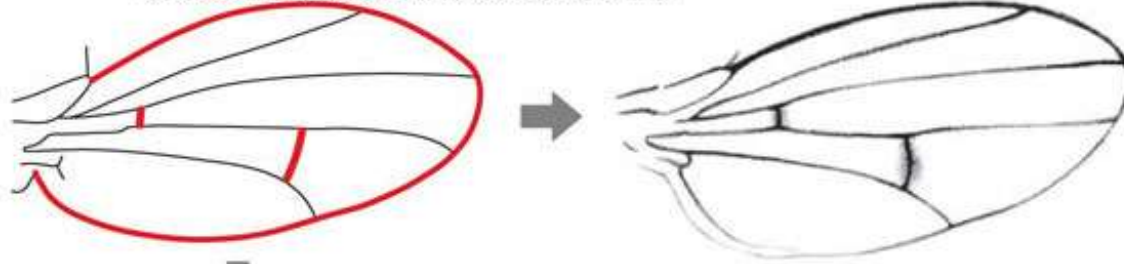
«Канонический» wnt – каскад.

Если wnt нет, бета-катенин уничтожается комплексом др. белков
 Если появляется wnt, он взаимодействует с рецептором (Frizzled), что приводит к инактивации этого комплекса. Тогда бета-катенин не разрушается, а идет в ядро и там взаимодействует с белками – регуляторами транскрипции (LEF), что в итоге приводит к включению подконтрольных (имеющих соотв. энхансеры) генов.

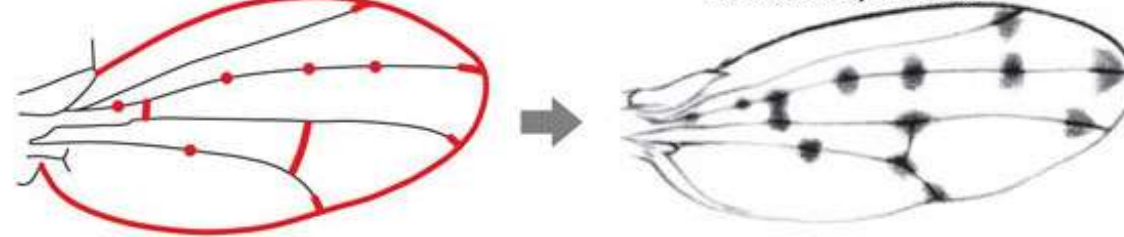
Исходное (предковое) распределение областей экспрессии *wingless*



Установление связи между *wingless* и пигментацией (появление регуляторного элемента *vs*)



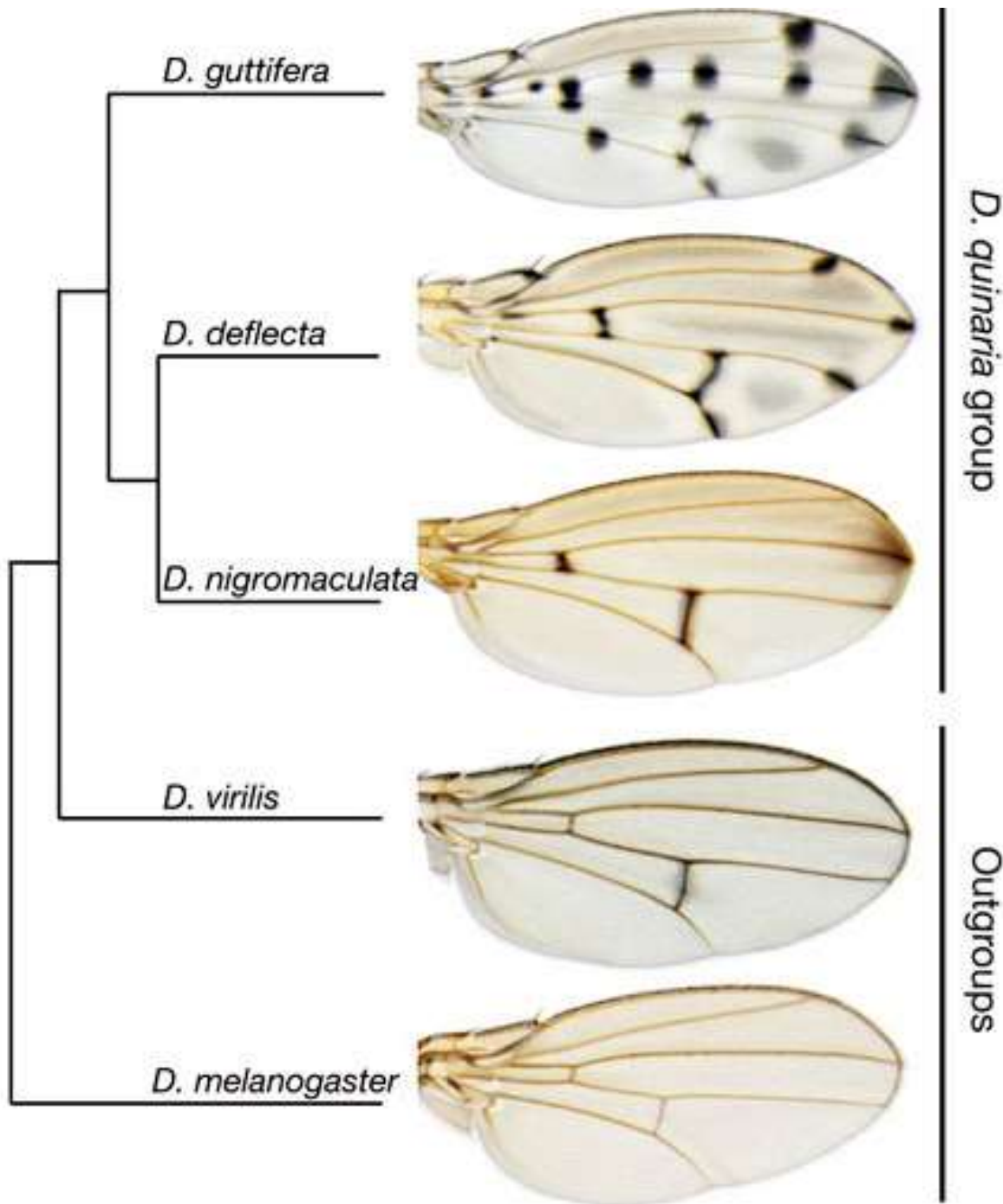
Появление новых областей экспрессии *wingless* приводит к формированию сложного орнамента



Исходно у дрозофил *wingless* экспрессировался вдоль поперечных жилок. В гене *yellow* не было регуляторного элемента *vs*, а крылья не имели орнамента.

Затем в одной из линий появился элемент *vs*, что привело к формированию связи между экспрессией *wingless* и пятнами на крыльях. Первые пятна поэтому появились там, где исходно экспрессировался *wingless* — вдоль поперечных жилок.

wingless имеет сложную систему регуляции, его работа ориентируется на базовую морфогенетическую «разметку». У некоторых видов появились новые области экспрессии *wingless* на концах продольных жилок, что сопровождалось формированием соответствующих пятен. Только у одного вида — *D. guttifera* — орнамент крыльев усложнился еще сильнее за счет появления дополнительных областей экспрессии *wingless* в шести колоколовидных сенсиллах.



4. Новые области экспрессии *wg* в шести колоколовидных сенсиллах

3. Появились новые области экспрессии *wg* на концах продольных жилок

2. Появился *vs.*
Появились пятна на поперечных жилках

1. *Wg* экспрессируется вдоль поперечных жилок.
Yellow: нет *vs.* Нет пятен.

Малави

Танганьика

Виктория



пелагические, питаются зоопланктоном



соскребают водоросли с камней



обкусывают чешую других рыб



разгрызают улиток



планктофаги, живущие на рифах



толстогубые поедатели насекомых



Обитатели рек

Параллельная эволюция:

сходные наборы
жизненных форм

независимо

сформировались в разных
озерах.

Поучительный факт:

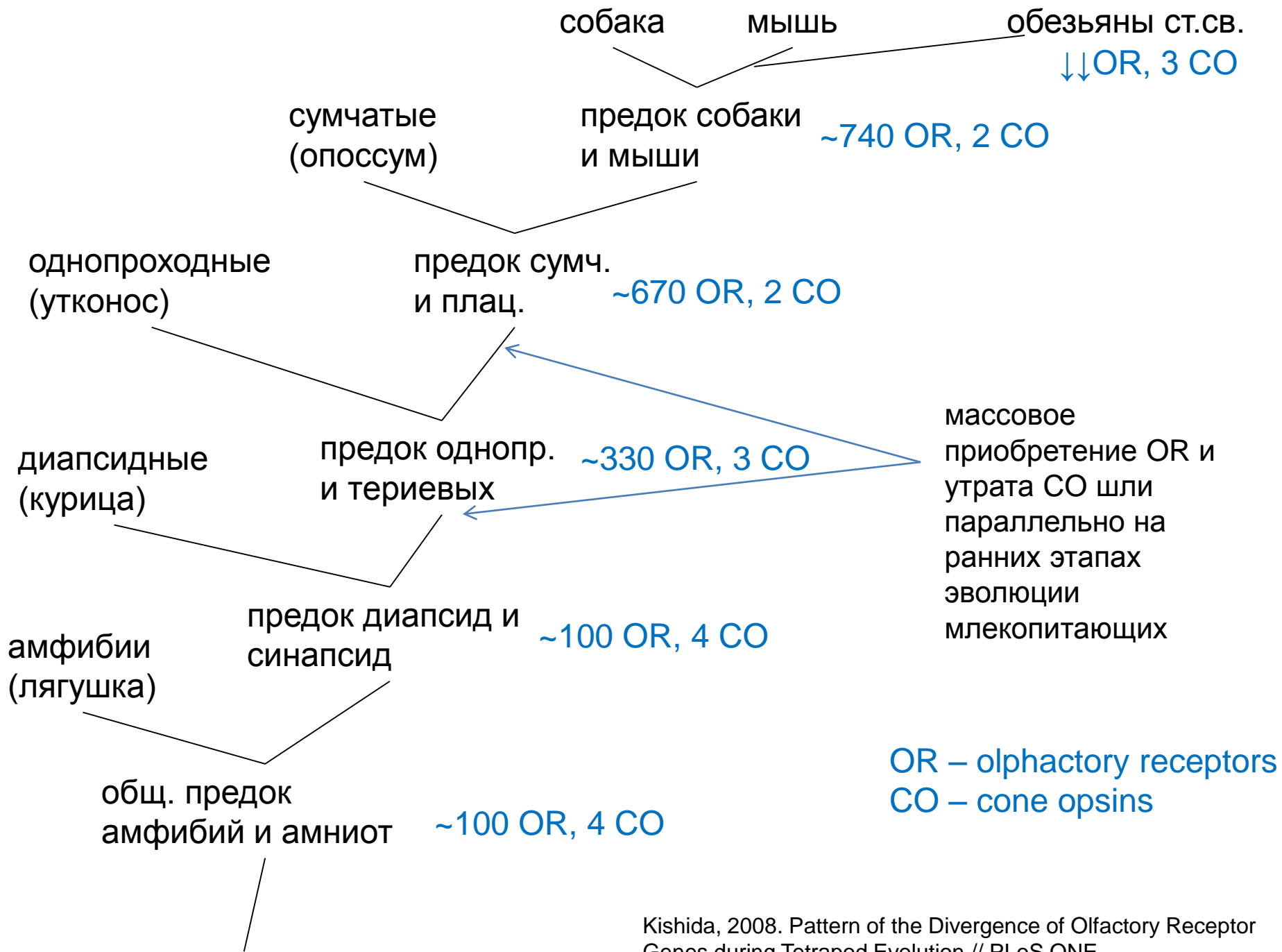
в Виктории в парах видов,
различающихся *только по*
окраске, значительная часть
генетических различий
приурочена к экзонам, тогда
как у видов со сходной
окраской, но различающихся
по морфологии и пищевым
адаптациям, различия
приурочены в основном
к интронам и другим
некодирующим участкам.

По-видимому, чем меньше у гена функций и чем непосредственнее его влияние на фенотип, тем больше вероятность, что адаптивная эволюция затронет кодирующие области. Например: опсины, обонятельные рецепторы, *Agouti*.

В противном случае (многофункциональные регуляторы развития) с большей вероятностью будут меняться регуляторные участки.



- * Самцы беличьей обезьяны *Saimiri sciureus* не различают красный и зеленый цвета, т.к. у них в колбочках только два вида опсинов (светочувствительных белков, реагирующих на свет с определенной длиной волны).
- * Удалось «вылечить» взрослых самцов саймири от дальтонизма при помощи искусственных вирусов, содержащих ген человеческого длинноволнового опсина (вводили в глаза; регуляторная область гена обеспечивала его экспрессию только в колбочках)
- * Т.о., для приобретения трихроматического зрения не нужно перестраивать нервную систему — достаточно лишь добавить в сетчатку новый рецепторный белок.



3) Дупликация генов (с последующим разделением функций)

модели:

Неофункционализация

Субфункционализация

«Бессмысленное усложнение»

Уход от адаптивного конфликта

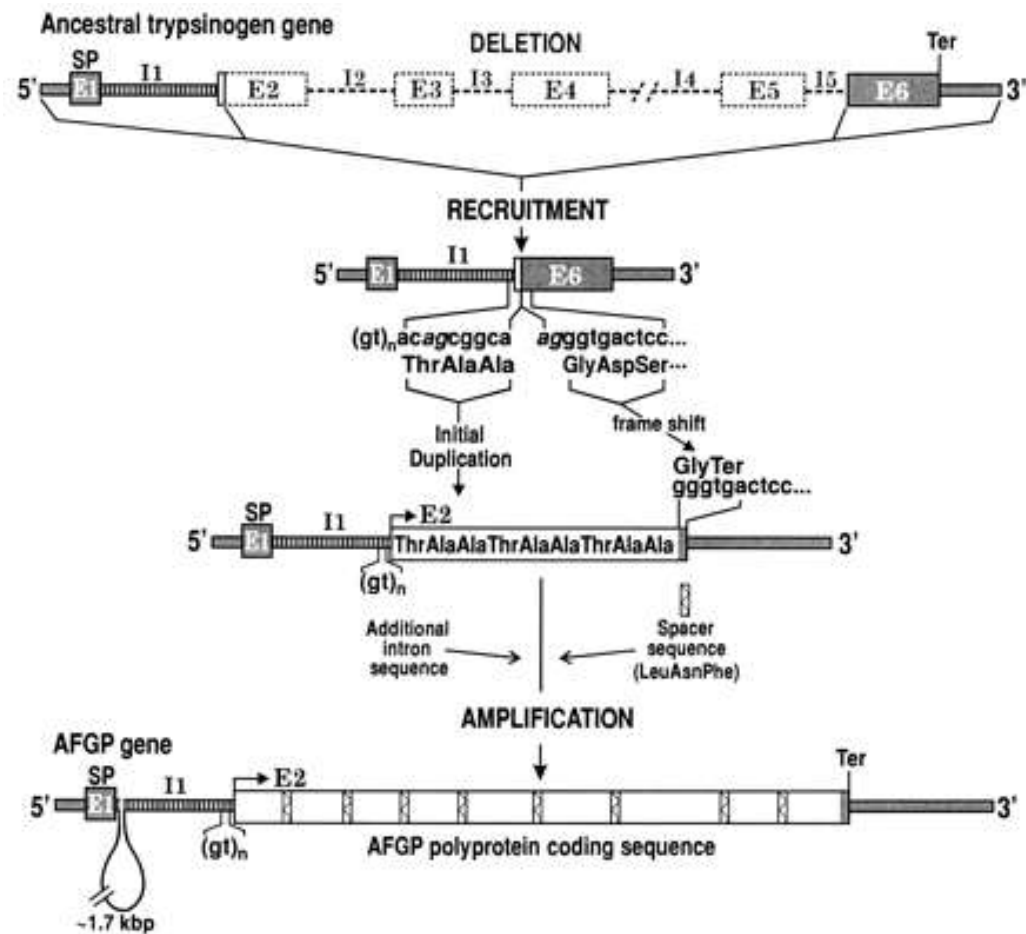
«Инновация – амплификация – дивергенция»

Антифризы



Pagothernia borchgrevinki

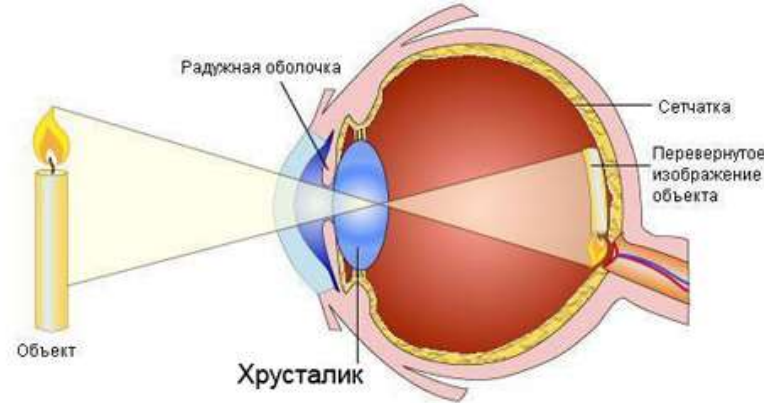
Nototheniidae — самая разнообразная группа рыб в Антарктике. Белки-антифризы: присоединяются к кристалликам льда и не дают им расти. Морская вода замерзает при $-1,9\text{ }^{\circ}\text{C}$, кровь обычных морских рыб при $-0,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ – $-0,1\text{ }^{\circ}\text{C}$.



Антифризы произошли от трипсина (фермента поджел. железы, расщепляющего белки). Все гены антифризов произошли путем дупликаций от предкового гена, который сформировался из дубликата гена, кодирующего трипсиноген. Начало и конец у генов антифризов – как у трипсинового гена, в середине – повторяющийся девятинуклеотидный фрагмент из средней части гена трипсина, кодирующий «тре-ала-ала».

Судя по мол. часам, первый антифриз появился 5–14 млн лет назад. Это совпадает с похолоданием в Антарктике (10–14 млн) и с началом адаптивной радиации нототениевых (Chen et al., 1997).

Кристаллины



Водорастворимость, прозрачность и устойчивость.

Разные типы кристаллинов формировались из разного «подручного материала».

дельта-кристаллин (прицы и рептилии) – аргининосукцинат лиаза
зета-кристаллин (нек. группы млекопитающих) – хинон-оксидоредуктаза
альфа-кристаллин (позв.) – белок теплового шока
эпсилон-кристаллин (птицы) – лактат-дегидрогеназа
тау-кристаллин (птицы) – альфа-энолаза
с-кристаллин (головоногие) – глутатион-S-трансфераза
эта-кристаллин (слоновые землеройки) – альдегид-дегидрогеназа
ро-кристаллин (лягушки) – альдо-кето редуктаза

Нек. кристаллины даже сохранили ферментативную активность (gene sharing, совмещение функций). Эпсилон-кристаллин у птиц одновременно является ферментом лактат-дегидрогеназой (Wistow, Piatigorsky, 1987; True, Carroll, 2002).

От «совместительства» их часто освобождают дубликации и суб-функционализация. У человека кристаллин альфа-В совмещает функции кристаллина и шаперона, а у данио этот ген дублировался, одна из копий (альфа-В1) «сосредоточилась» на оптической функции в хрусталике, а вторая (альфа-В2) – на функции шаперона в других тканях (Smith et al., 2006).

БЕССМЫСЛЕННОЕ УСЛОЖНЕНИЕ?

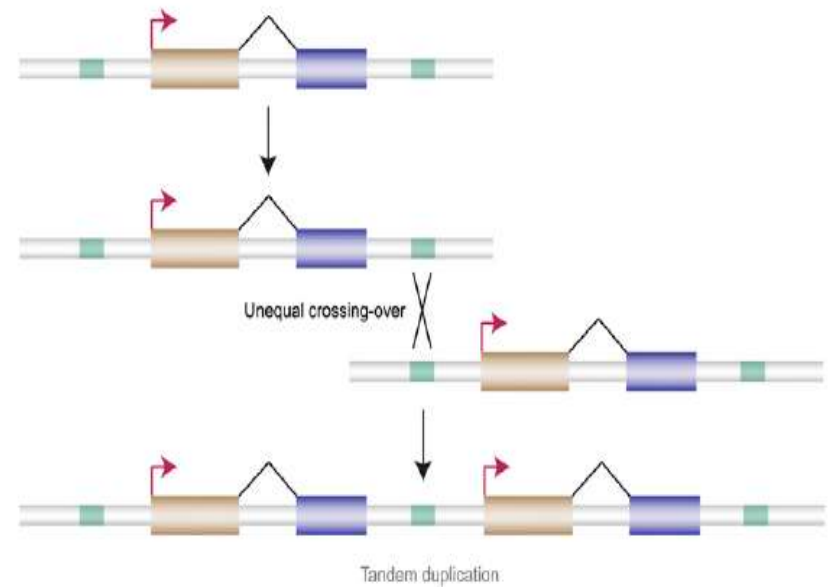
Допустим, произошла случайная дупликация бифункционального гена, и допустим, что никакой немедленной пользы от этого нет. В таком случае это очень слабо вредная мутация.

Затем в одной копии мутация может испортить одну функцию (не вредно), а в другой другую (тоже не вредно).

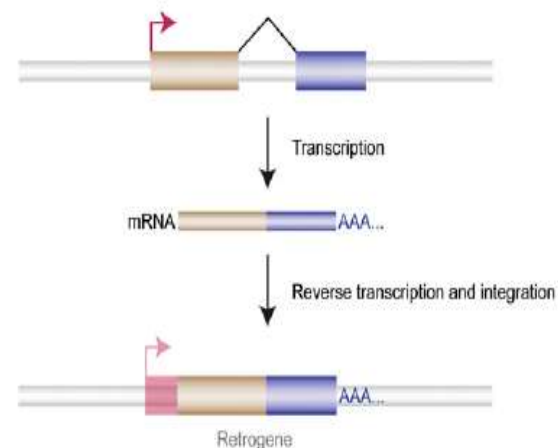
Получим два специализированных гена вместо одного «неразборчивого». Это — усложнение.

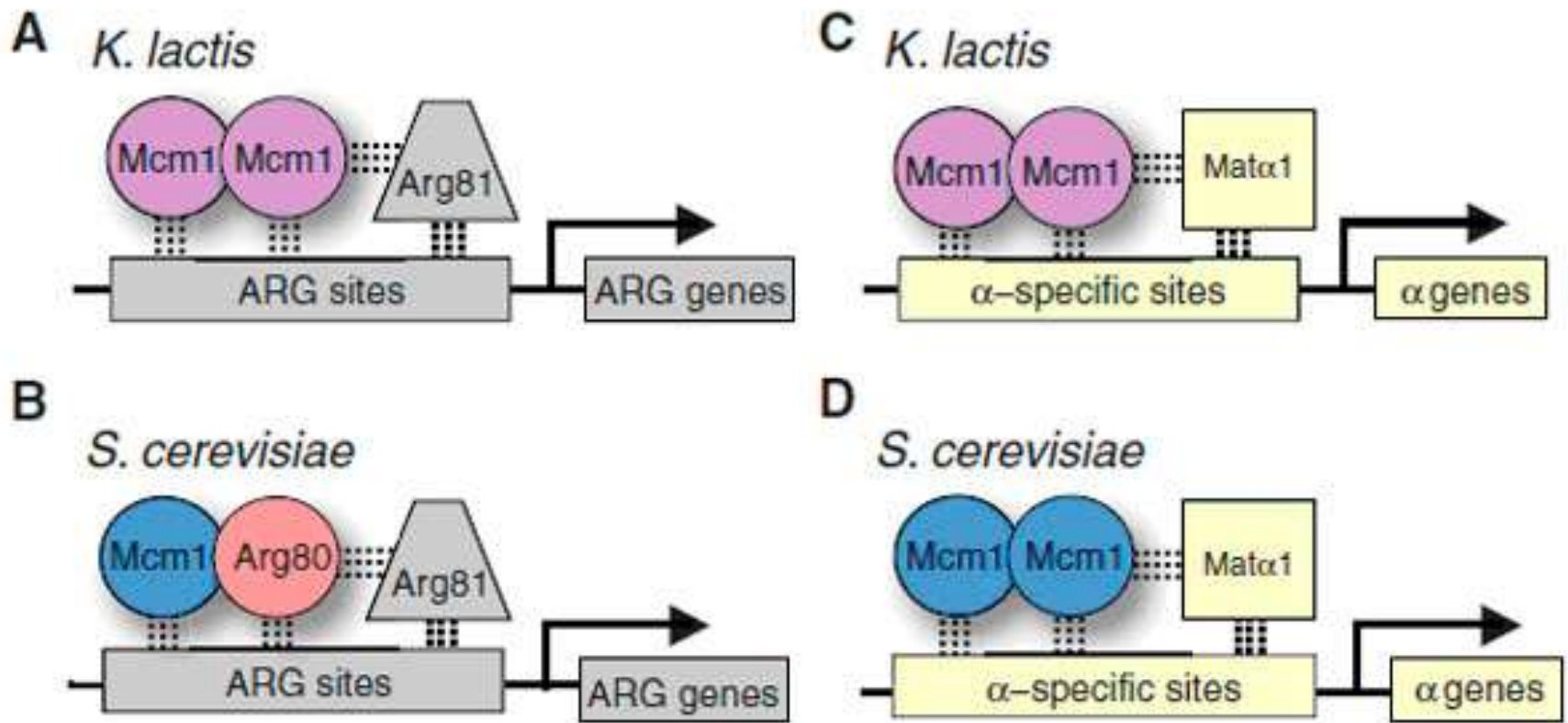
Такое должно происходить чаще у эукариот, потому что у прокариот (сильный отбор, слабый дрейф) лишняя копия с большей вероятностью будет быстро отбракована.

A



B





Регуляция генов метаболизма аргинина (*ARG genes*) и генов, связанных с половым размножением (*α genes*), у дрожжей *Kluyveromyces lactis* и *Saccharomyces cerevisiae*. У *K.lactis* обе группы генов (*ARG* и α) регулируются гомодимерами Mcm1. У *S.cerevisiae* гены α регулируются так же, а для регуляции генов *ARG* используется гетеродимер из Mcm1 и дополнительного белка Arg80, которого нет у *K. lactis*. Ген *Arg80* появился у предков *S. cerevisiae* в результате дубликации *Mcm1* и последующего разделения функций.

IAD (innovation-amplification-divergence, инновация — амплификация — дивергенция).

Похоже на «уход от адаптивного конфликта». Отличие: амплификация сразу полезна. Это дает копиям время.

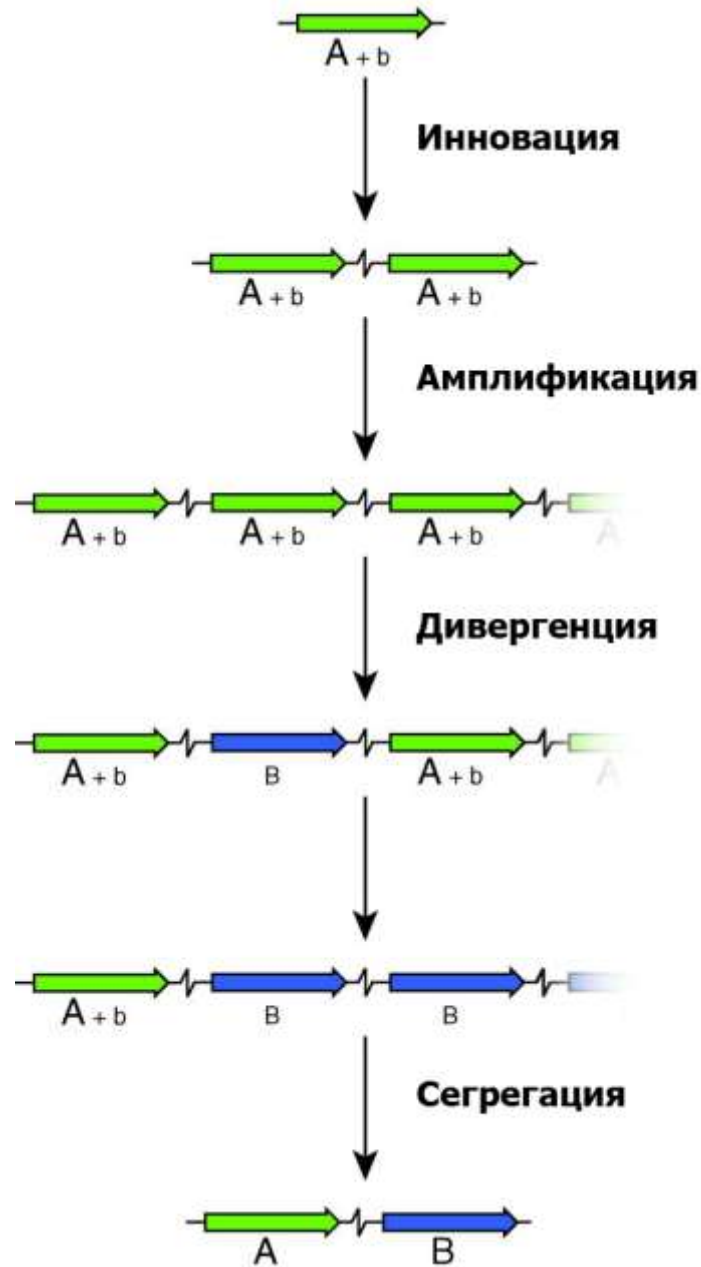
У гена с осн. ф-цией А появляется доп. функция В, которая осуществляется с низкой эффективностью.

Если В полезна, отбор поддержит мутации, усиливающие эту функцию. Простейший способ - амплификация. Чем больше копий гена, тем больше молекул белка и тем эффективнее будет осуществляться В.

Т.о., отбор поддерживает дубликации и защищает копии от мутационных повреждений.

Амплификация — распространенная категория мутаций. Например, у *Salmonella enterica* вероятность дубликации любого гена – ок. 10^{-5} на клеточное деление.

Затем копии могут специализироваться. После появления генов-«специалистов» остальные копии станут действительно лишними. Тогда они, скорее всего, быстро псевдогенизируются или будут утрачены.



Новый фермент

Эксперимент на сальмонеллах с удаленным *trpF* (синтез триптофана. Похожий этап в синтезе гистидина – *hisA*).

Выращивая сальмонелл в среде без триптофана, обнаружили бактерий с мутацией в *hisA*. В рез-те *hisA* приобрел сп-ть выполнять функцию *trpF* (с низкой эффективностью). Исходная ф-ция *hisA* пострадала. Всё же мутанты приобрели способность к медленному росту в среде, не содержащей ни триптофана, ни гистидина. - ИННОВАЦИЯ в сценарии IAD.

Неск. линий этих бактерий выращивали в среде без триптофана и гистидина. Мутантный *hisA* обе функции выполнял плохо: поначалу бактерии росли медленно.

Через неск. сотен поколений скорость размножения во многих линиях увеличилась за счет АМПЛИФИКАЦИИ гена. В нек. линиях – до 20 копий *hisA*. В рез-те обе аминокислоты стали синтезироваться быстрее.

За 3000 поколений в боль-стве линий – ферменты-«специалисты». Часто это сопровождалось потерей «лишних» копий.

Неожиданный рез-т: в нек. линиях – фермент-«генералист», хорошо справляющийся с обеими функциями одновременно.

Joakim Näsvall, Lei Sun, John R. Roth, Dan I. Andersson. Real-Time Evolution of New Genes by Innovation, Amplification, and Divergence // Science. 2012. V. 338. P. 384–387.

Примеры эволюционных траекторий.
 по горизонтальной оси эффективность синтеза гистидина, по вертикальной — эффективность синтеза триптофана.

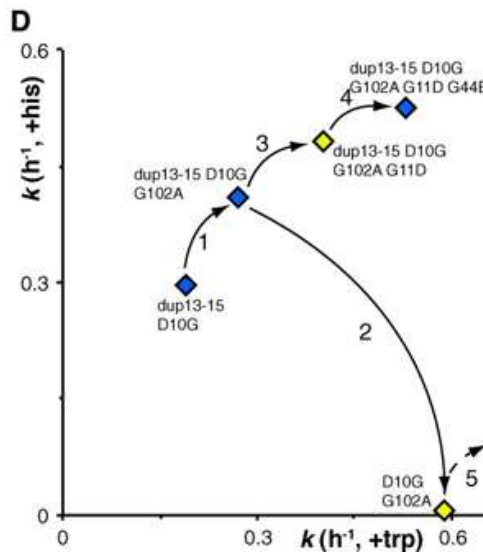
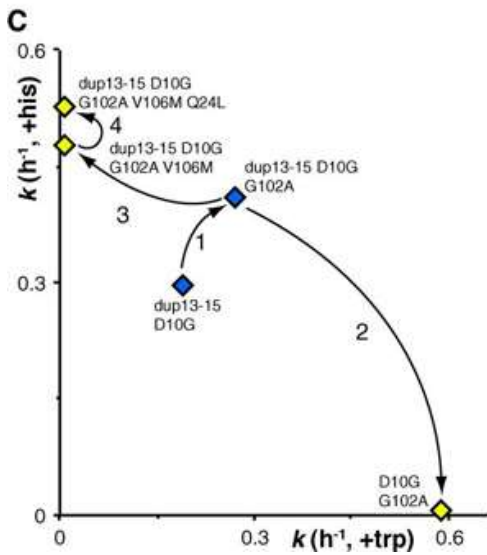
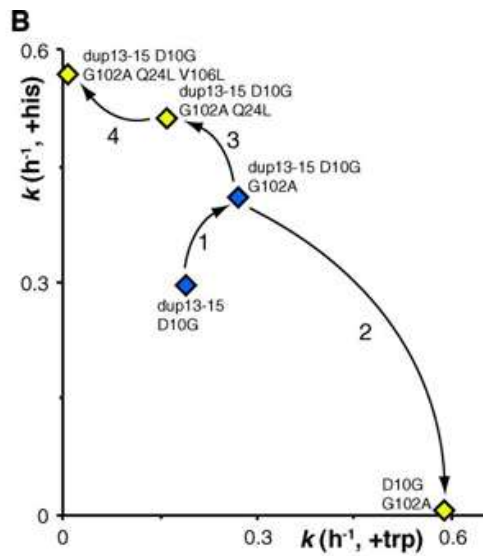
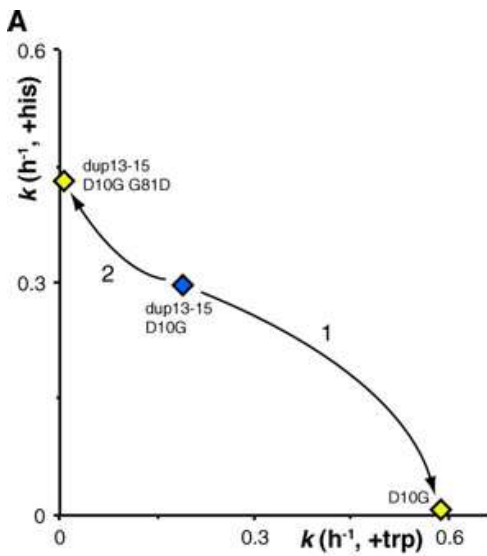
Все изначально имели 1 копию *hisA* с мутациями dup13-15 и D10G (выполняет обе функции с низкой эффективностью).

A: после амплификации одна копия оптимизировалась для синтеза гистидина, утратив сп-ть синтезировать триптофан, другая - наоборот.

B и C: исходный ген сначала приобрел мутацию, сделавшую его более эффективным «генералистом», но затем амплифицировался, и разные его копии специализировались.

D: сформировался эффективный фермент-генералист.

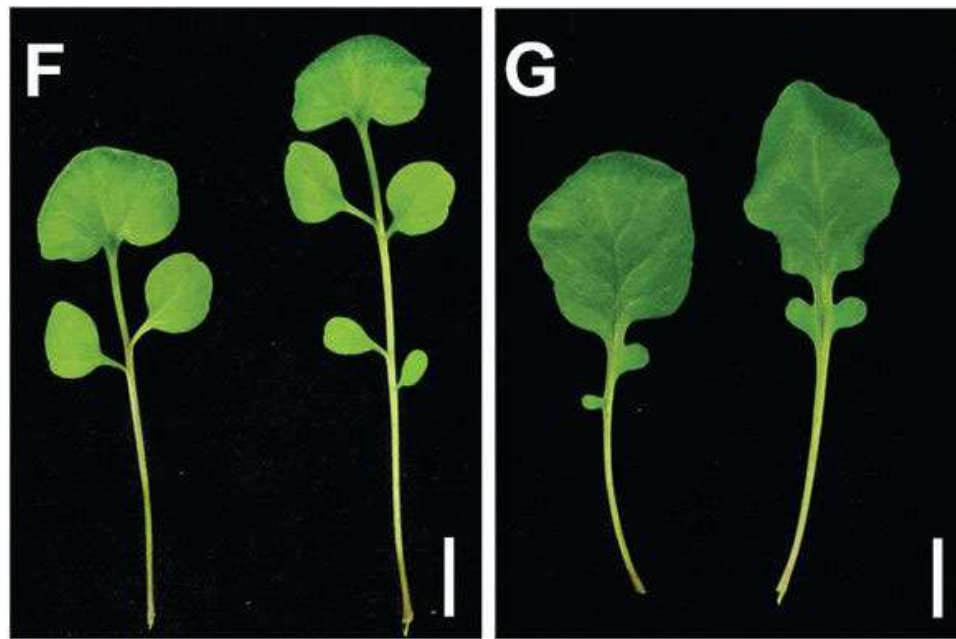
Синие ромбики - варианты, которые были единственными в своей популяции, *желтые* — те, вместе с которыми присутствовали другие варианты *hisA*.



Пример усложнения морфологии на основе дупликации и неофункционализации

Эволюция формы листа у Brassicaceae (капустные)

1. Сердечник шершавый (*Cardamine hirsuta*). Лист сложный. Были обнаружены мутанты с упрощенными листьями: вторичные листочки редуцировались до небольших выступов и пары лопастей.



норма

результат мутации *rco*

Мутация вывела из строя ген, получивший название *REDUCED COMPLEXITY (RCO)*. Кодирован ТФ.

Cardamine hirsuta



Arabidopsis thaliana

Сравнение геномов крестоцветных → *RCO* появился в результате дупликации *LMI1* (*LATE MERISTEM IDENTITY 1*). Гены, родственные *LMI1*, у ранних цветковых взяли на себя роль регуляторов развития цветков и листьев. В частности, *LMI1* необходим для формирования листьев с зубчатым краем.

Дупликация, породившая *RCO*, произошла у общих предков *Arabidopsis* и сердечника (и мн. др. крестоцветных, включая капусту) до их расхождения, но после отделения базальных крестоцветных, для которых характерны простые овальные листья (*Aethionema*).

У *Arabidopsis thaliana* листья простые, а *RCO* отсутствует. Однако у другого вида того же рода, *A. lyrata*, *RCO* есть, а листья более сложные, лопастные. По-видимому, *A. thaliana* произошел от предков, у которых *RCO* был, а листья имели более сложное строение.

Логично предположить, что усложнение листьев было связано с приобретением гена *RCO*, а их упрощение у *A. thaliana* — с его утратой.

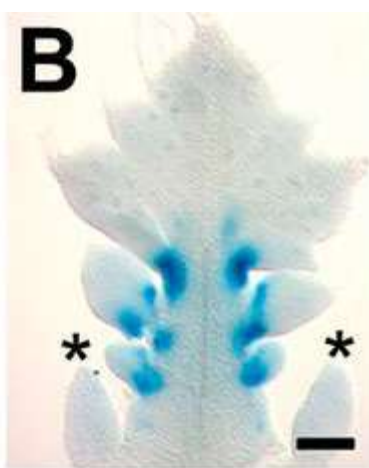
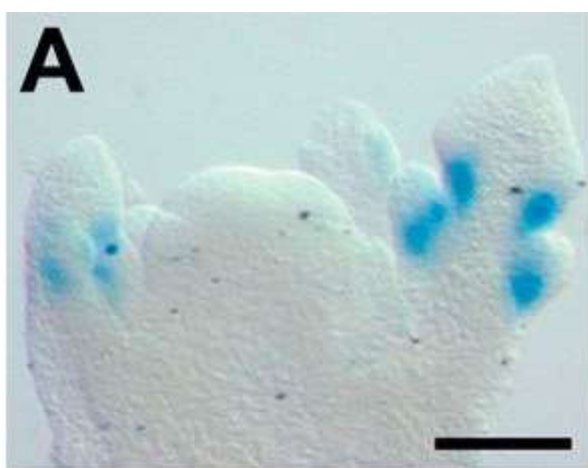
Как появление *RCO* привело к усложнению листьев?

Сначала он был просто копией *LMI1*. Но у трансгенных растений с дополнительными копиями *LMI1* листья не усложнились.

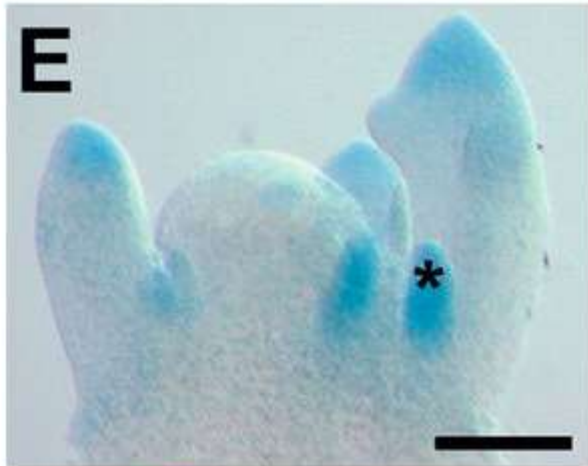
Значит, скорее всего, произошла неофункционализация.

Она могла произойти за счет мутаций: а) кодирующих или б) регуляторных областей *RCO*.

Эксперименты с трансгенными растениями показали, что изменения кодирующей части не влияют на форму листьев (белки *LMI1* и *RCO* сами по себе взаимозаменяемы).



регуляторная область *RCO* в зачатках листьев *Cardamine hirsuta* обеспечивает экспрессию в основаниях лопастей (будущих вторичных листочков).



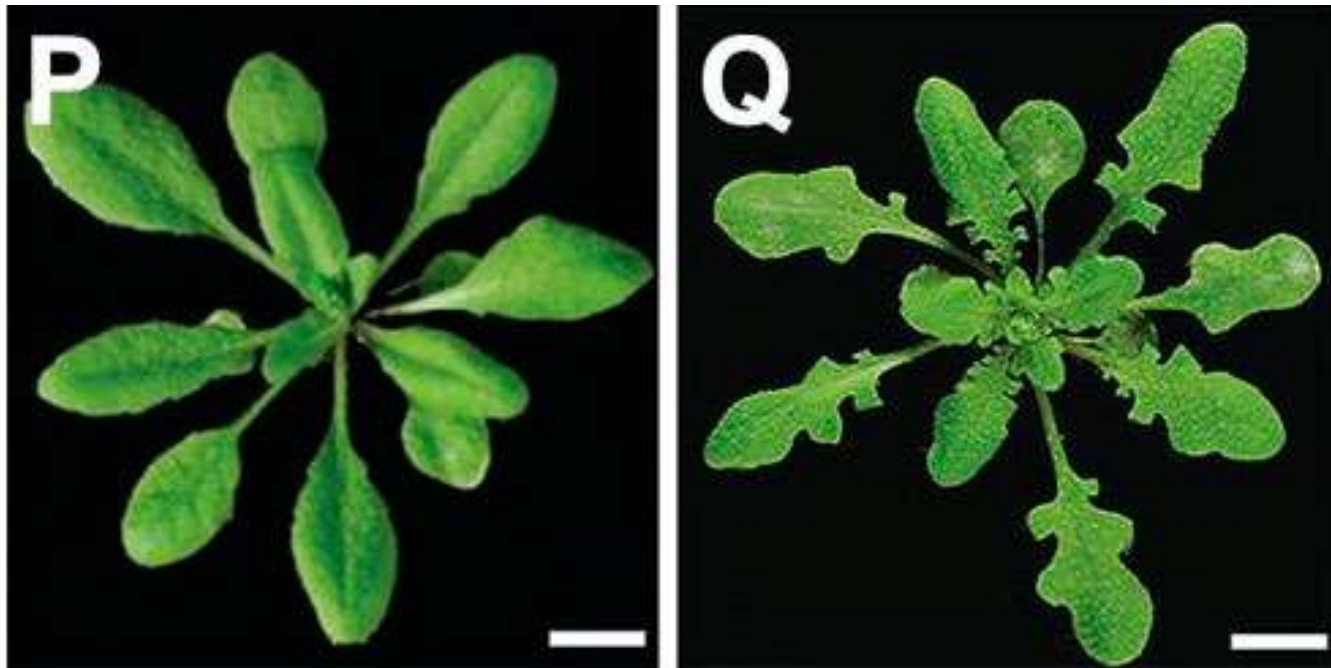
регуляторная область *LMI1* у *Cardamine hirsuta* срабатывает на концах лопастей.



A. thaliana. Регуляторная область *LMI1* (**H** — своя, **J** — взятая у *C. hirsuta*) обеспечивает экспрессию на конце листа и на вершинах мелких выступов по краю листовой пластинки; **I** — регуляторная область *RCO* *C. hirsuta* срабатывает во внутренних областях листовой пластинки у ее основания.

Итак, изменения регуляторного участка изменили области экспрессии *RCO* по сравнению с предковым *LM1*.

Проверка гипотезы о том, что упрощение листьев *A. thaliana* связано с утратой *RCO*: «возвращение» этого гена привело к усложнению листьев.



Правда, вторичные листочки (как у *Cardamine hirsuta*) не появились, но появились лопасти, как у *A. lyrata* (у которого сохранился *RCO*). Видимо, для вторичных листочков нужно что-то еще.

Дальнейшие опыты показали, что многие гомологи *LMI1*, взятые у разных крестоцветных (и даже у некоторых других двудольных), вызывают формирование лопастных листьев у *A. thaliana*, если кодирующие участки этих генов объединить с регуляторным участком *RCO*.

Итак, ключевое эволюционное новшество при формировании сложных листьев состояло в изменении регуляторного участка *RCO*, тогда как свойства самих белков, кодируемых генами этого семейства, консервативны.

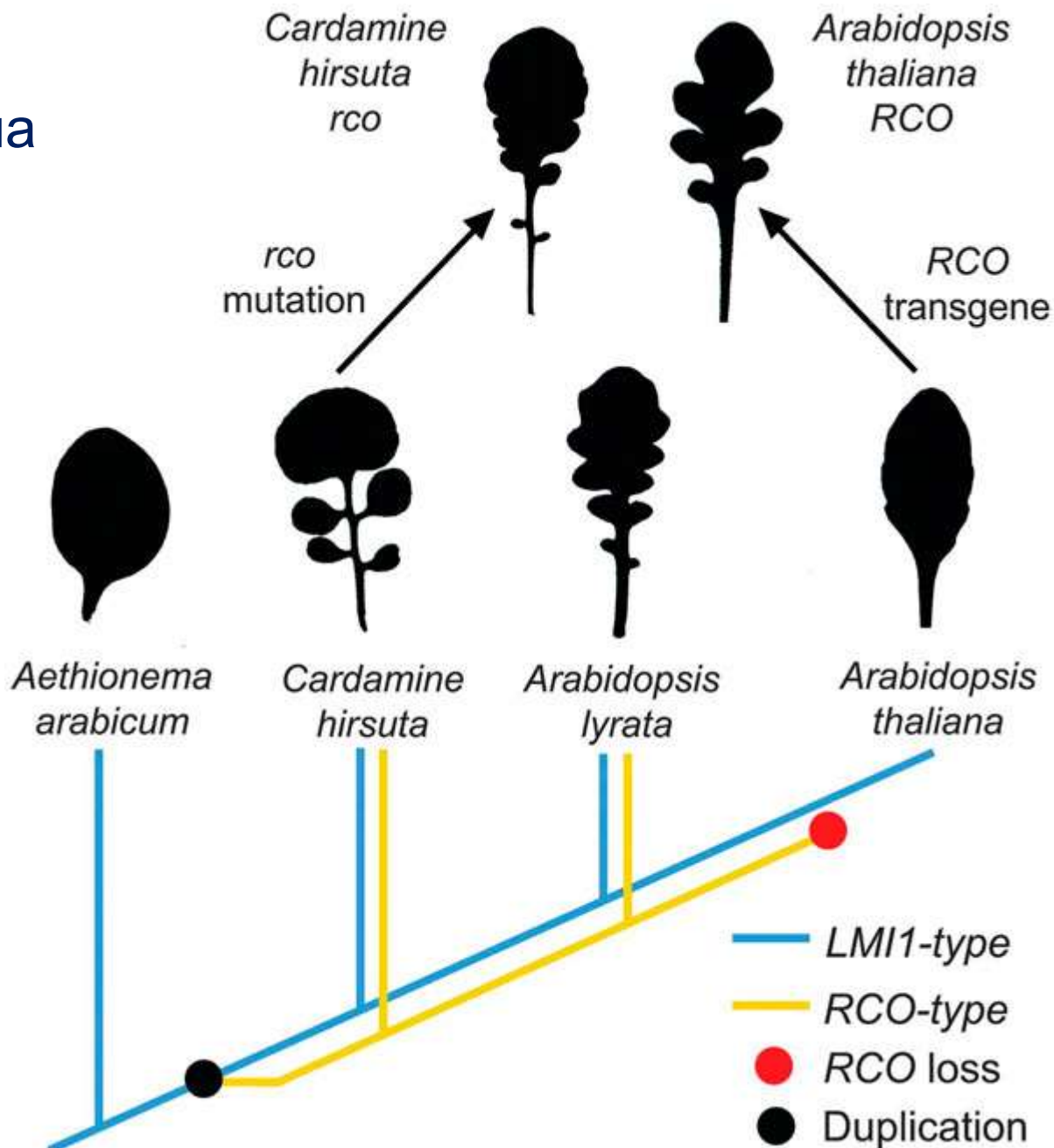
Как *RCO* превращает простой лист в лопастной или перистый?

Сравнили рост листовых зачатков у обычных *C. hirsuta* (с перистыми листьями) и у мутантов *rco* (с простыми листьями). В обоих случаях на краю листовой пластинки формируются выступы, расположение которых контролируется гормоном ауксином. Распределение ауксина не различается у обычных растений и мутантов (т.е. *RCO* не влияет на это распределение).

Рост выступов идет одинаково у обычных *C. hirsuta* и у мутантов *rco*. Различается поведение клеток в промежутках между выступами. В норме у *C. hirsuta* эти клетки не делятся → между растущими выступами формируются вырезы. У мутантов *rco* эти клетки делятся, поэтому край листового зачатка растет равномерно.

По-видимому, *RCO*, экспрессирующийся в основаниях выступов, подавляет деление клеток в промежутках между выступами.

Итоговая схема



Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

Лекция 10

markov_a@inbox.ru

Что вы должны были понять из предыдущей лекции

- Генетические механизмы появления эволюционных новшеств.
- Мутации кодирующих участков. Примеры: защитная окраска грызунов, узкая экологическая специализация (*D. pachea* и кактус). Легкость возникновения специфических взаимодействий и «неразрывных связей» между элементами биологических систем.
- Мутации регуляторных областей. Эволюция орнамента на крыльях дрозофил. Новые признаки «подвешиваются» к существующей генетической «разметке» организма.
- Приобретение и утрата генов обонятельных рецепторов и опсинов колбочек в эволюции тетрапод.
- Дупликация генов и возможные дальнейшие сценарии: неофункционализация, субфункционализация, уход от адаптивного конфликта, «инновация – амплификация – дивергенция». Антифризы, кристаллины; появление нового фермента в эксперименте.
- Усложнение морфологии в результате дупликации и неофункционализации: форма листа у крестоцветных.

Половой отбор





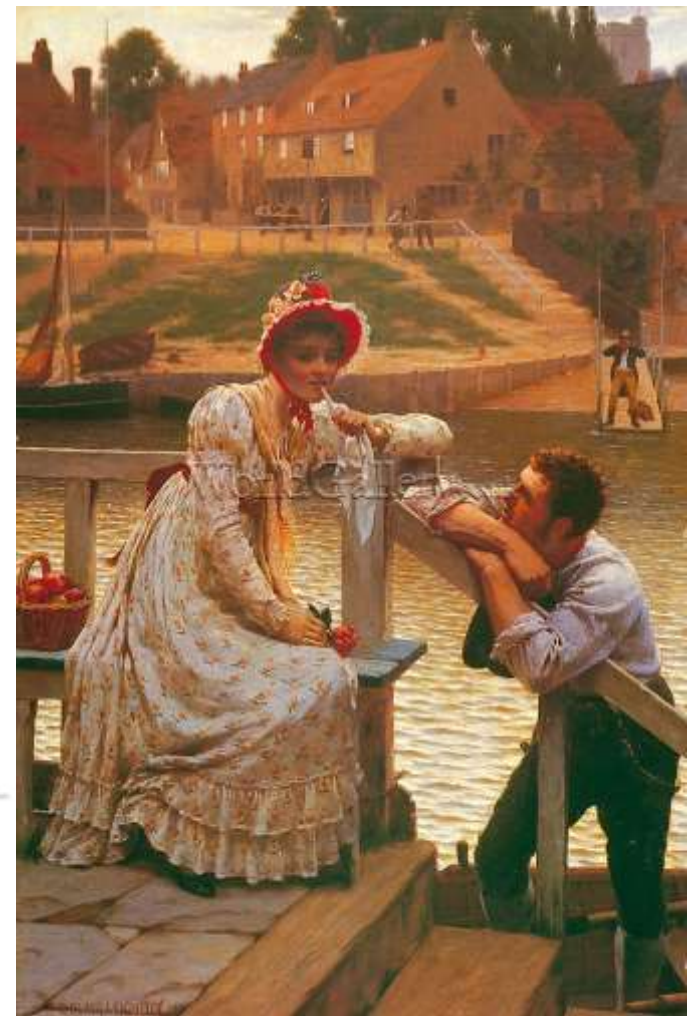
Дарвин о половом отборе:

«Эта форма отбора определяется не борьбой за существование в отношениях органических существ между собою или с внешними условиями, но соперничеством между особями одного пола, обычно самцами, за обладание особями другого пола».

Половой отбор «менее жесток», т.к. неудачники не погибают, а лишь оставляют меньше потомков.

1. Прямое соперничество между самцами → «оружие»
2. Выбор самцов самками → «украшения»

Современники Дарвина готовы были признать первый пункт, позволяющий объяснить «вооружение» вроде оленьих рогов. Но в активный выбор самками самцов многие не поверили (в частности, потому что викторианская мораль отводила женщине пассивную роль; «выбирающим полом» были в основном мужчины).



Какой из полов в действительности является «выбирающим», а какой «соблазняющим» у *Homo sapiens*?

В разных культурах разные обычаи, но, как правило, **оба** пола и соблазняют, и выбирают. Это характерно **для видов с ненулевым МВП**, в т.ч. для склонных к моногамии.

«Оружие» для брачных турниров



Ископаемый большерогий олень (*Megaloceros giganteus*; 400—8 т.л.н.) — типичная жертва полового отбора. Огромные рога, вероятно, помогали самцам побеждать в брачных турнирах, но сильно мешали жить и требовали значительных расходов (ежегодно сбрасывались и отрастали заново)



Рональд Фишер (1890-1962) -
один из создателей ГТЭ (СТЭ)

«It is easy to see...»

Но без идеи об **активном выборе** партнера (обычно самками) теория полового отбора многого не объясняет (почему развиваются украшения, различные бесполезные или вредные для выживания признаки).

Дарвин не дал четкого объяснения, откуда берутся предпочтения самок: почему им, например, нравятся самцы с какими-то украшениями? Врожденное чувство прекрасного? Выглядело неубедительно.

Дарвин понимал, что предпочтения могут быть наследственными, но не предложил убедительных моделей/механизмов эволюции предпочтений под действием е.о.

Теорию полового отбора развил Рональд Фишер.

Главная идея: предпочтения – точно такой же признак, как любой другой. Они точно так же эволюционируют под действием е.о.

Изменение брачных предпочтений в эволюционном эксперименте на мухах *Cyrtodiopsis dalmanni*

- В эксперименте в одних линиях отбирались самцы с максимальным расстоянием между глазами, в других - с минимальным.

- Оказалось, что в контрольных и "длинностебельковых" линиях самки предпочитают самцов с наибольшим расстоянием между глазами, но в "короткостебельковых" линиях предпочтения самок изменились на противоположные: они стали предпочитать самцов с самыми короткими глазными стебельками (Wilkinson, Reillo, 1994).



Вывод из опытов с *Cyrtodiopsis*:

- Естественный отбор по признаку создает предпосылки для развития соответствующих брачных предпочтений (т.к. если признак выгоден, то выгодно и выбирать партнеров с данным признаком). В этом случае п.о. должен усиливать действие е.о., что должно ускорять адаптивную эволюцию и видообразование.

противоположное действие е.о. и п.о.

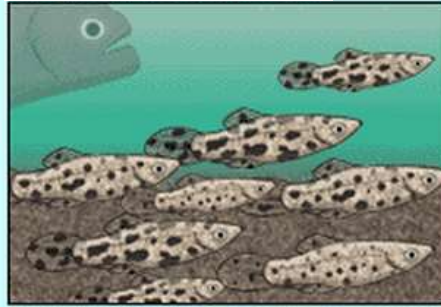
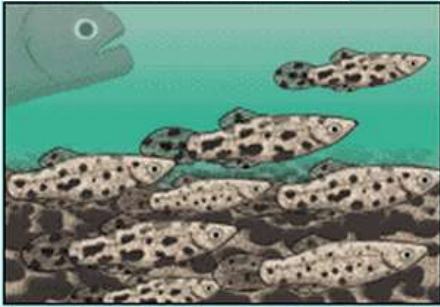
Опыты Джона Эндлера с гуппи

Пруды с хищниками

Пруды без хищников

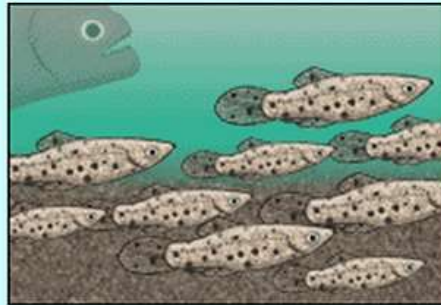
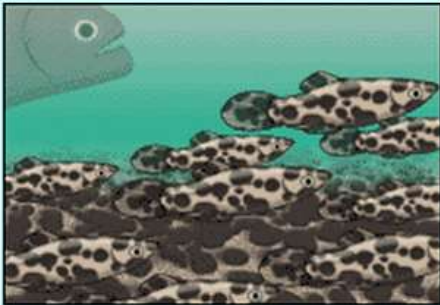
Крупный гравий

Мелкий гравий



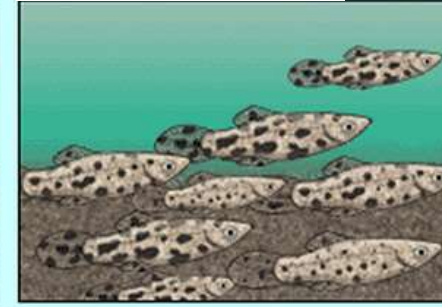
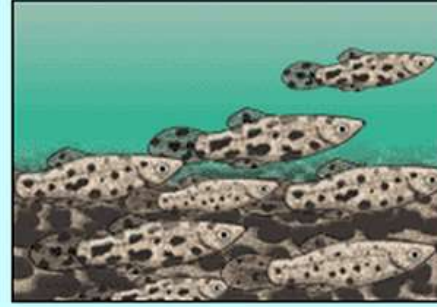
15 поколений отбора

15 поколений отбора



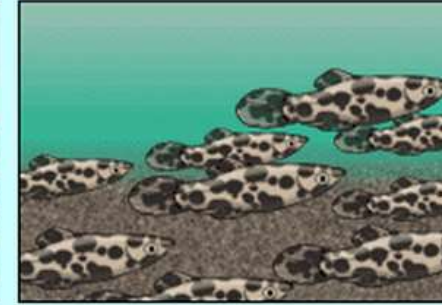
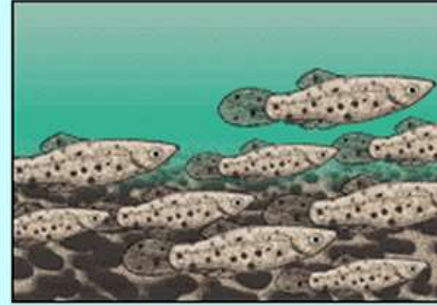
Крупный гравий

Мелкий гравий



15 поколений отбора

15 поколений отбора



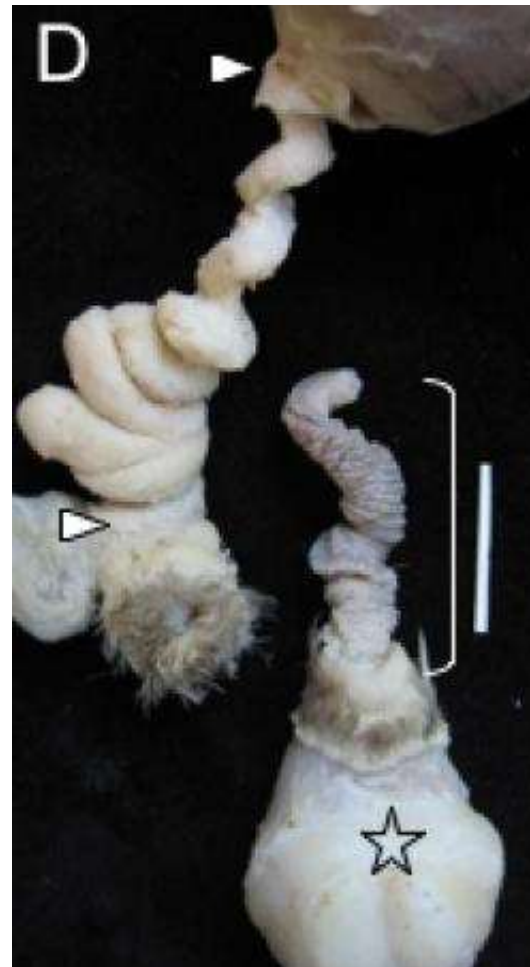
Под действием избирательного выедания хищниками самцы гуппи приобрели маскирующую окраску

Под действием полового отбора самцы гуппи приобрели максимально броскую окраску

«Конфликт полов»

- Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов и самок, различны, что порождает «конфликт интересов» между полами.
- Самка производит мало яйцеклеток и может вырастить ограниченное число потомков. Самец производит громадное количество сперматозоидов, может оплодотворить множество самок и, если повезет, оставить очень много потомков.
- Поэтому самцам, как правило, выгодно спариться с максимальным числом самок, вкладывая как можно меньше своих ресурсов в каждую связь.
- Самкам выгодно выбрать наилучшего партнера и получить от него какие-то ресурсы для себя и потомства.
- «Конфликт полов» – метафора, обозначающая ситуацию, когда адаптации, повышающие приспособленность одного из полов, снижают приспособленность другого.

- Конфликт полов приводит к выработке причудливых адаптаций, помогающих как самцам, так и самкам манипулировать своими партнерами с целью повышения своего репродуктивного успеха.



Вагина (слева) и пенис (справа) уток *Anas platyrhynchos*, у которых распространена насильственная копуляция

(Brennan et al., 2007. Coevolution of Male and Female Genital Morphology in Waterfowl)

Свадебные подарки

- Самцы некоторых насекомых и пауков склоняют самок к спариванию при помощи «свадебных подарков». Обычно это что-то питательное, но у некоторых видов самцы научились жульничать, предлагая в качестве подношений несъедобные, а то и вовсе оскорбительные предметы — напр., собственные испражнения, красиво упакованные в паутинку. Такие подарки называют «символическими».
- По-видимому, между самцами и самками идет «эволюционная гонка вооружений»: самцы совершенствуют способы обмана (что позволяет им экономить свои ресурсы), самки совершенствуют методы разоблачения обманщиков. Когда в этой гонке самцы вырываются вперед, в популяции получают распространение дешевые символические подарки. Когда опережают самки, вновь входят в моду дорогие вкусные подношения.





Albo et al., 2011. Worthless donations: male deception and female counter play in a nuptial gift-giving spider // BMC Evolutionary Biology. V. 11. P. 329.

- Самцы пауков *Pisaura mirabilis* тщательно упаковывают свои подарки в паутину. Красивая упаковка сама по себе привлекает самок + труднее понять, что внутри.
- Самки одинаково охотно спариваются с кавалерами, предлагающими настоящие и «символические» подарки (самцы без подарков имеют вдвое меньше шансов). Но самка, получившая несъедобный подарок, быстрее прекращает копуляцию, что снижает репродуктивный успех самцов-обманщиков: они успевают передать партнерше меньше спермы. По-видимому, этим объясняется тот факт, что большинство самцов *P. mirabilis* предпочитают дарить хорошие подарки.



Свадебные подарки: настоящие и «символические»

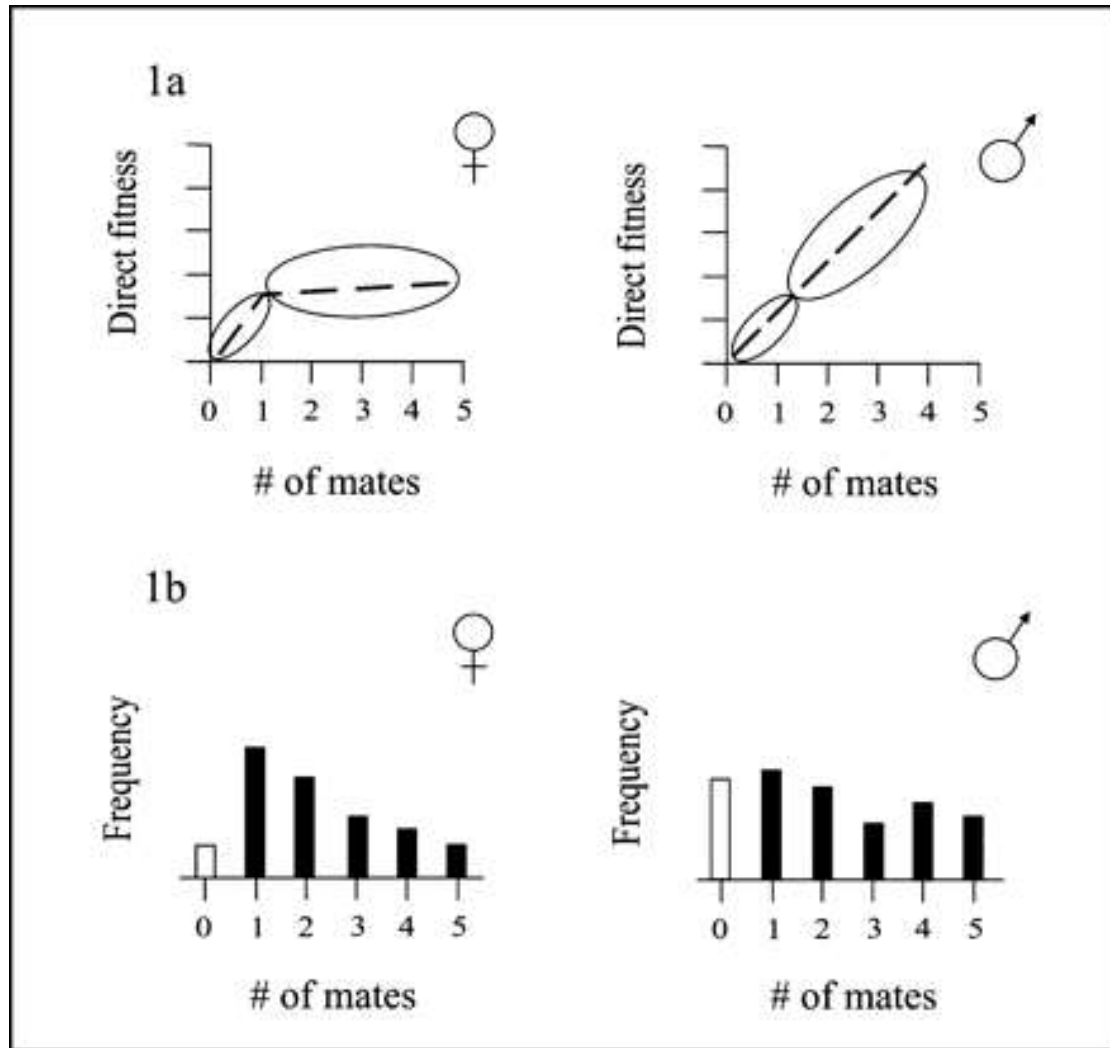
Спаривание мух *Rhamphomyia sulcata*: с ценным подарком (вверху) и с «символическим» (внизу). У этого вида мух маленький съедобный подарок обеспечивает самцам такой же репродуктивный успех, как и большой несъедобный (например, комок пуха из семян растений). Это способствует распространению мужского жульничества

Natasha R. LeBas, Leon R. Hockham. An Invasion of Cheats: The Evolution of Worthless Nuptial Gifts (PDF, 114 Кб) // Current Biology. 2005. V. 15. P. 64–67

Принципы Бейтмана

- Первые экспериментальные подтверждения теории П.О. получены Ангусом Бейтманом в опытах с дрозофилами (Bateman A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila* // *Heredity*. V. 2. P. 349–368). Бейтман обнаружил, что:
 - 1) **Вариабельность репродуктивного успеха (дисперсия числа потомков = дисперсия приспособленности) у самцов выше, чем у самок.**
 - 2) **Дисперсия числа половых партнеров у самцов тоже выше, чем у самок.**
 - 3) **У самцов есть значимая положительная корреляция между числом половых партнеров и числом потомков; у самок такой корреляции нет или она слабо выражена. Т.е. самец от спаривания с дополнительными партнершами получает ощутимый репродуктивный выигрыш, а самка — нет.**
- Из этих правил есть множество исключений (см. Оливия Джадсон «Каждой твари — по паре»). Например, самкам тоже нередко бывает выгодно иметь побольше половых партнеров. Тем не менее принципы Бейтмана адекватно описывают типичную ситуацию, характерную для многих животных, особенно для полигамных видов с минимальным МВП.

Принципы Бейтмана



следствие из принципов Бейтмана

Сильным родителям может быть выгоднее рожать

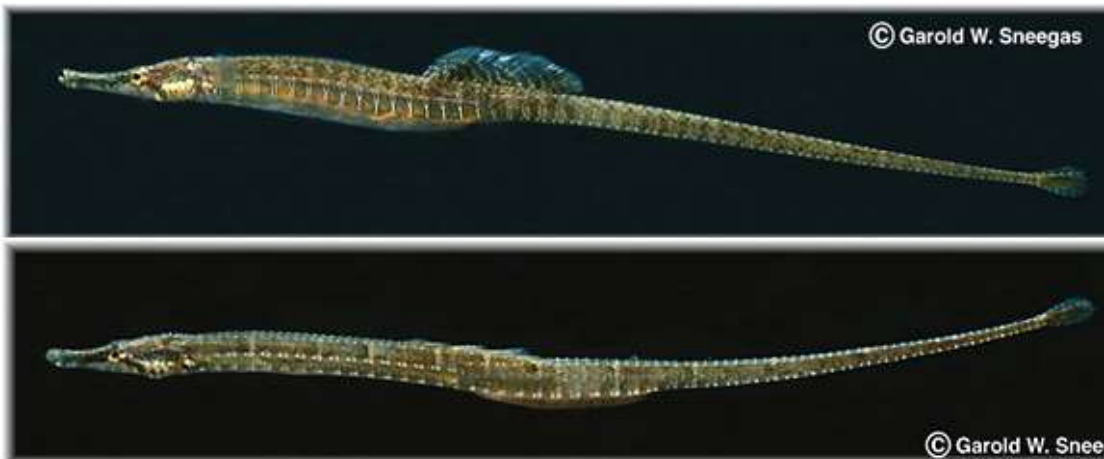
Слабым -

(Гипотеза Триверса-Уилларда. Пример: какапо)

- Закономерности, обнаруженные Бейтманом, объясняются тем, что «по умолчанию» (в типичной ситуации) самец вкладывает в потомство заведомо меньше ресурсов, чем самка (МВП << ЖВП). Сперматозоиды мелкие и «дешевые», яйцеклетки крупные и «дорогие». Соответственно, мужской репродуктивный ресурс обычно в избытке, женский – в дефиците.
- Поэтому самцу «выгодно» максимизировать число партнерш, а самке – выбирать партнеров с наилучшими генами.

- **Самцу «выгодно» максимизировать число партнерш, а самке – выбирать партнеров с наилучшими генами.**
- Иными словами, половой отбор действует на самцов и самок по-разному. Это – главная причина развития полового диморфизма (по морфологии и по поведению).
- Тот пол, чей ресурс в избытке, становится «соблазняющим» и «конкурирующим» (у него развиваются украшения, оружие для турниров, низкая избирательность).
- Тот пол, чей ресурс в дефиците, становится «выбирающим» (у него мало украшений и оружия, но высокая избирательность).

- Рост МВП всё меняет. В предельном случае (при МВП>ЖВП) может произойти инверсия ролей (страусы, морские коньки).



Самка *Syngnathus scovelli* с красивым спинным плавником и самец с выводковой сумкой на брюхе.



Hippocampus whitei

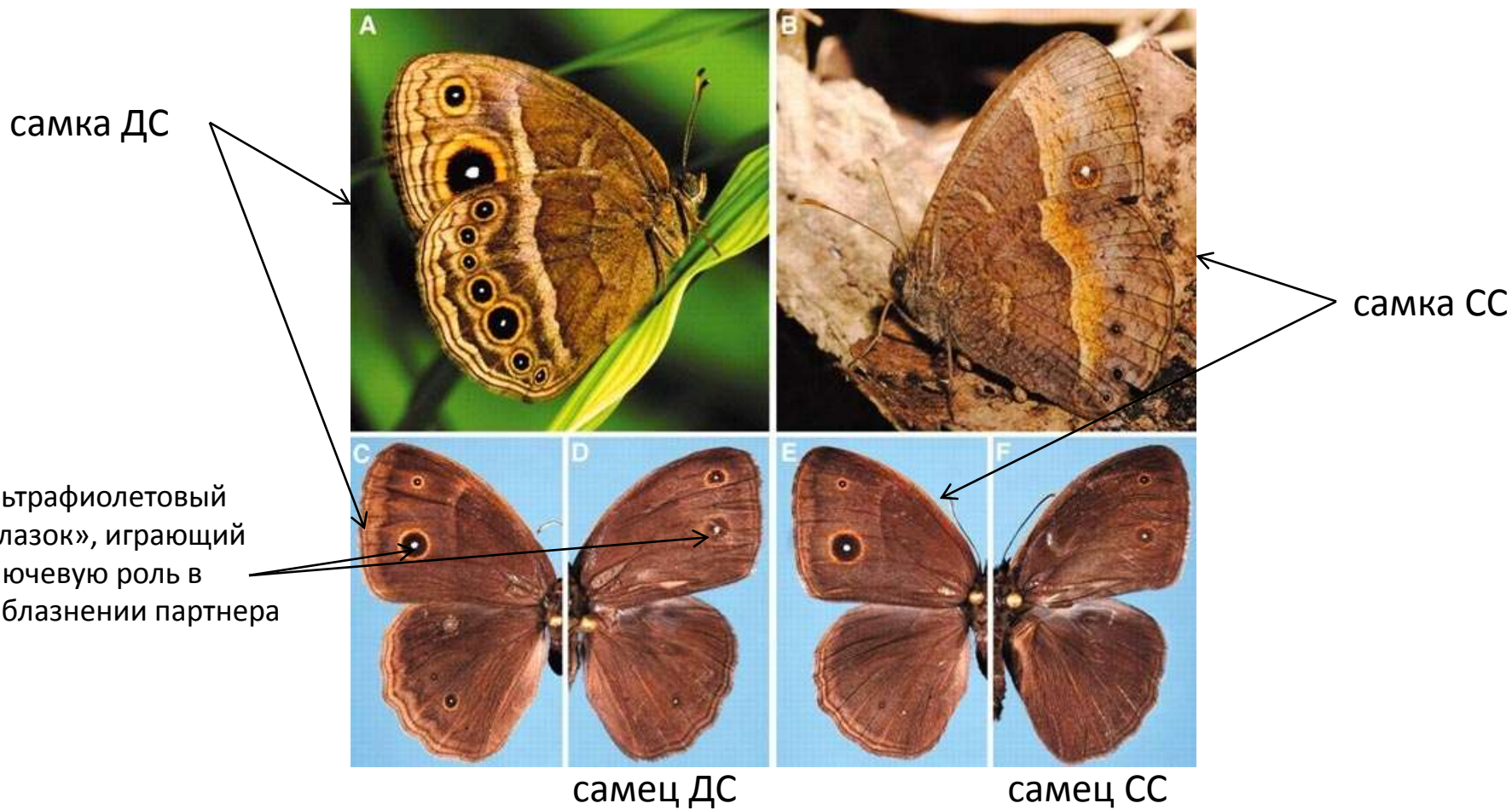
Неброско окрашенный самец демонстрирует ярко окрашенной самке свою сумку для вынашивания икры.

- При МВП≈ЖВП (при моногамии и совместной заботе о потомстве) оба пола и соблазняют, и выбирают (выбор взаимный); половой диморфизм может уменьшиться или сойти на нет.



Венценосный журавль *Balearica pavonina*. Половой диморфизм почти не выражен. «Украшения» у обоих полов. Выбор партнера взаимный; сложный танец.

Пример смены ролей при ухаживании в зависимости от условий: африканские бабочки *Viscclus anupama*



Сезонный полифенизм (наличие альтернативных фенотипов при одинаковом генотипе): бабочки, выросшие во время сухого и дождливого сезонов, различаются по окраске и поведению. Зависит от температуры (СС – менее 19°C, ДС – выше 24° С)

Пример смены ролей при ухаживании в зависимости от условий: африканские бабочки *Bicyclus anynana*

- ДС: стандартная ситуация. Самцы ухаживают (салятся перед самкой, открывают-закрывают крылья, демонстрируя УФ «глазки» на верхней стороне). Самки выбирают (самцы без глазка – непривлекательны). Самцы не проявляют избирательности.
- СС: всё наоборот!
- В чем причина инверсии ролей ???

В чем причина инверсии ролей у *Vicyclus anynana*?



- Как мы уже знаем, самки нек. насекомых получают при спаривании дополнительный «бонус»: съедобный подарок или полезные в-ва в составе семенной жидкости.
- По-видимому, самцы СС передают самкам некие ценные вещества. Это видно из того, что копуляция с самцом СС (но не ДС) продлевает жизнь самки, лишенной доступа к пище. На продолжительность жизни самца СС копуляции, наоборот, влияют отрицательно. Самцам ДС секс не сокращает жизнь, но и самки, спарившиеся с ними, живут не дольше девственниц.



В чем причина инверсии ролей у *Vicyclus anynana*?



- В сухой сезон, когда пищи мало, мужской «подарок» служит самке важным подспорьем, повышающим выживаемость потомства. Поэтому самцы в сухой сезон становятся «дефицитным ресурсом», за который самки конкурируют друг с другом, что и приводит к инверсии половых ролей.
- В дождливый сезон самка сама себя обеспечивает. Выживаемость потомства не так сильно зависит от МВП, поэтому самцам выгоднее соблазнить побольше самок, поменьше вкладываясь в каждую связь. В дефиците оказывается не мужской, а женский репродуктивный ресурс. Самцы начинают конкурировать за самок, которые теперь могут привередничать.

- Аналогичное явление (инверсия половых ролей и превращение самцов в «выбирающий» пол при недостатке пищи) экспериментально показано у кузнечиков, у которых питательный сперматофор является ценным подспорьем для голодающей самки (D. T. Gwynne & L. W. Simmons, 1990. Experimental reversal of courtship roles in an insect).



Amblycorypha alexanderi

The genitalia of the male (left) and the female (right) are engaged as the male attaches a small spermatophore (which contains the sperm and will empty into the female's sperm storage organ) and a larger spermatophylax (which is a nuptial meal that may function to delay the removal of the spermatophore by the female and to provide material that increases egg production or offspring survival). <http://entnemdept.ufl.edu/walker/buzz/001pmp.htm>

Высокий МВП меняет характер конфликта полов и стратегию брачного поведения

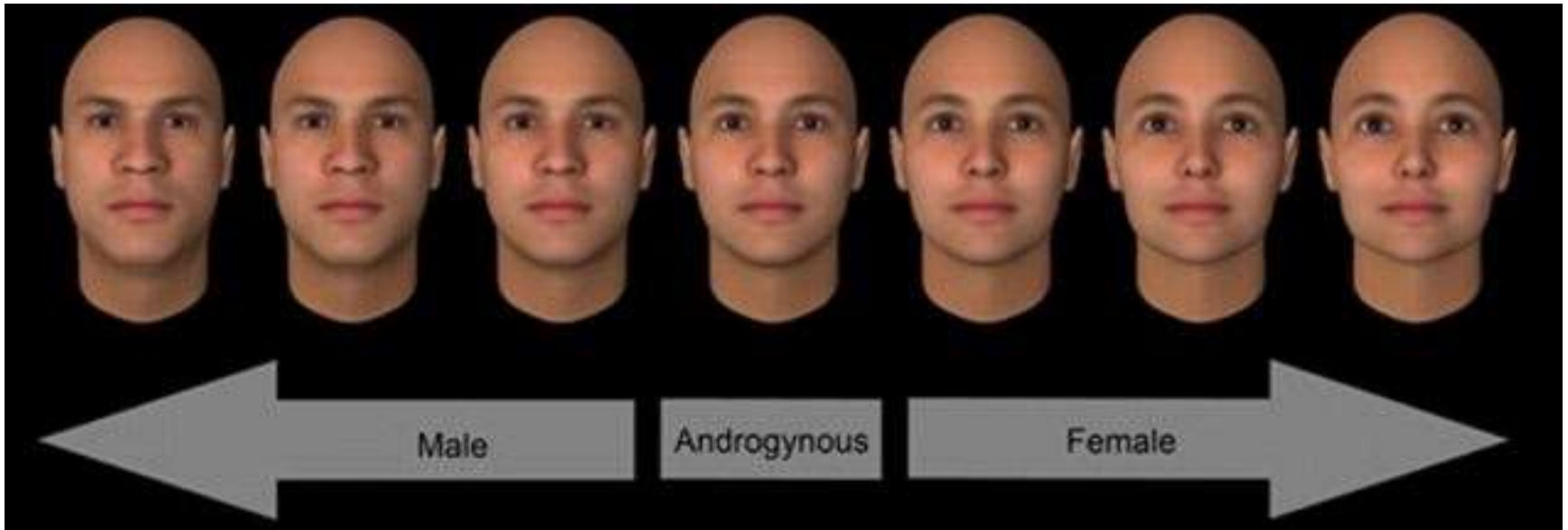
- Если самец не вкладывает своих ресурсов в потомство, предоставляя все заботы самкам, то он, как правило, не проявляет избирательности и гонится только за количеством. Самке же выгодно быть привередливой и выбирать партнера с хорошими генами.
- При высоком МВП между партнерами складываются сложные взаимоотношения, напоминающие рыночные. Самка оценивает не только качество генов ухажера, но и его желание и способность обеспечить ее и потомство ресурсами. Самец, со своей стороны, решает, стоит ли «вкладываться» в эту самку или поискать кого получше. Обоим полам приходится соизмерять свои претензии с собственной «рыночной стоимостью».



Предпочтения людей при оплате счета за совместный ужин соответствуют предсказаниям теории полового отбора (для видов с высоким МВП). Готовность раскошелиться отрицательно коррелирует с самооценкой – у обоих полов. С привлекательностью партнера коррелирует положительно у мужчин, отрицательно – у женщин.

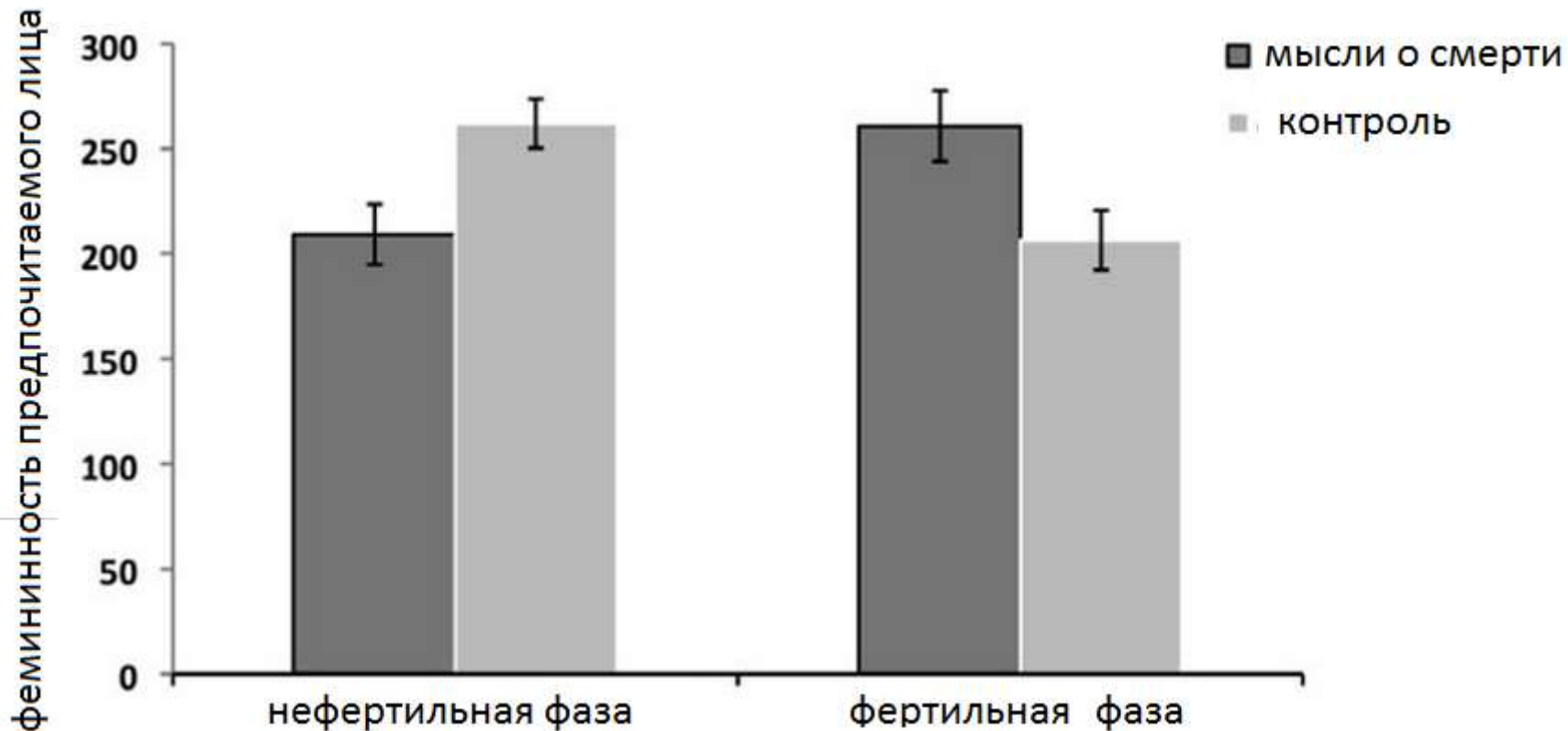
M. Stirrat, M. Gumert, D. Perrett. The Effect of Attractiveness on Food Sharing Preferences in Human Mating Markets // *Evol. Psychol.* 2011. V. 9(1). P. 79–91.

Алгоритм выбора брачного партнера может быть гибким (подстраиваться под ситуацию)



- У некоторых видов, включая воробьев и людей, показана отрицательная корреляция между степенью выраженности маскулинных признаков и склонностью заботиться о семье.
- В фертильной фазе цикла женщинам нравятся более маскулинные лица, в нефертильной – менее маскулинные.
- Речь идет о зачатии (нужны «хорошие гены») и отношениях (нужна забота, МВП). От фазы зависит баланс между этими интересами.

Самки в «плохом состоянии» предпочитают менее маскулинных партнеров в фертильной фазе



- ? Самка в плохом состоянии «делает ставку» на заботливого отца ?

Vaughn et al., 2010. The effect of mortality salience on women's judgments of male faces // Evolutionary Psychology. 2010. V. 8. P. 477–491.

Слабые воробьихи предпочитают самцов с менее выраженными маскулинными признаками



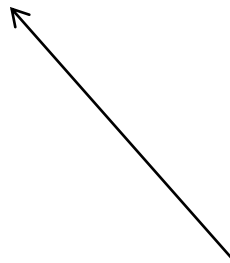
Griggio M., Hoi H. Only females in poor condition display a clear preference and prefer males with an average badge // BMC Evolutionary Biology. 2010. V. 10. P. 261.

Положительная ассортативность

- Предпочтения разные. Выбор «с оглядкой на себя» (предпочтение похожих)
- Предпочтения одинаковые. Активная конкуренция за партнеров (лучшим претендентам достаются лучшие партнеры)
- Предпочтения одинаковые, прямой конкуренции нет, но слабые особи более уступчивы

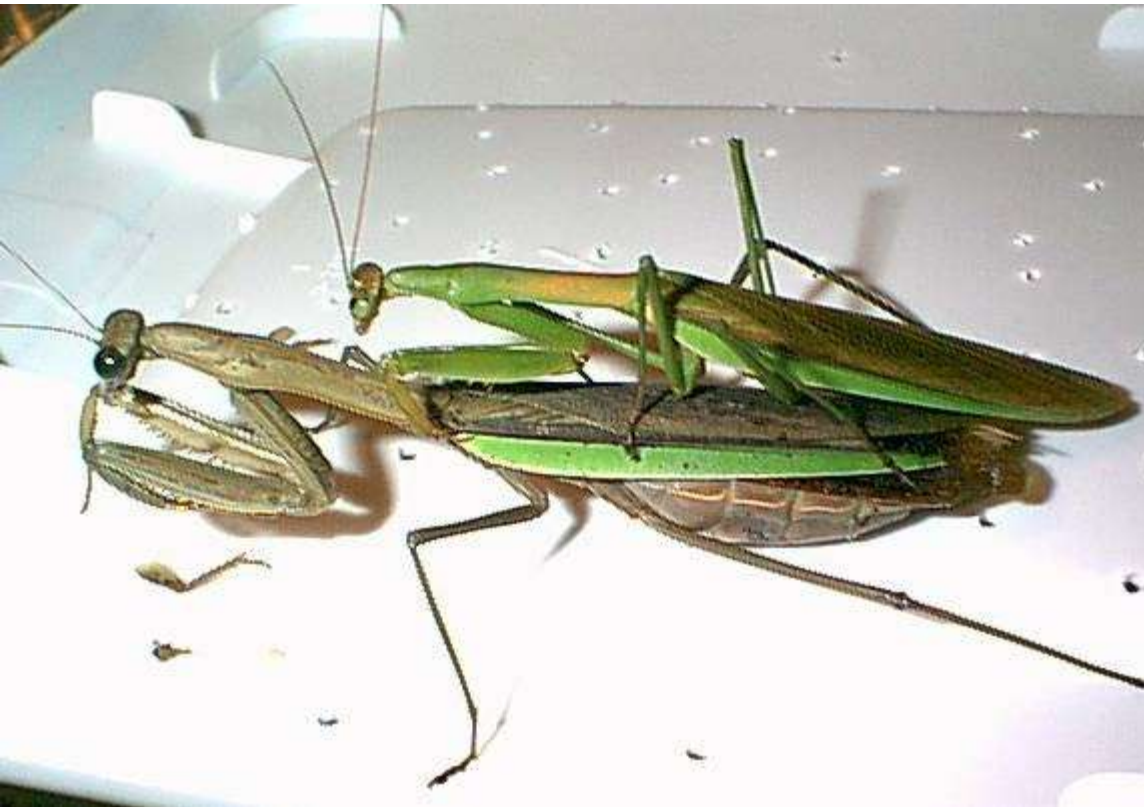


Pelvicachromis taeniatus



Есть ли связь между МВП и остротой «конфликта полов»?

- «Конфликт полов» – метафора, описывающая ситуацию, когда адаптации, повышающие приспособленность (репродуктивный успех) одного из полов, снижают приспособленность другого.
- Между МВП и остротой «конфликта полов» нет однозначной связи, потому что «конфликт» часто как раз и разворачивается вокруг вопроса о том, кто внесет больший вклад в потомство (пример: ценные и «символические» подарки).



Богомолы (Mantoptera). Если самец сумеет увернуться, он избежит смерти, и тогда его МВП будет низким, он повысит свой репродуктивный успех, но понизит р.у. партнерши. Если самка окажется ловчее, она его съест, тогда его МВП будет высоким, его р.у. понизится, а ее р.у. возрастет.



Жуки-плавунцы (Dytiscidae).

Пример острого конфликта полов не из-за вклада в потомство.

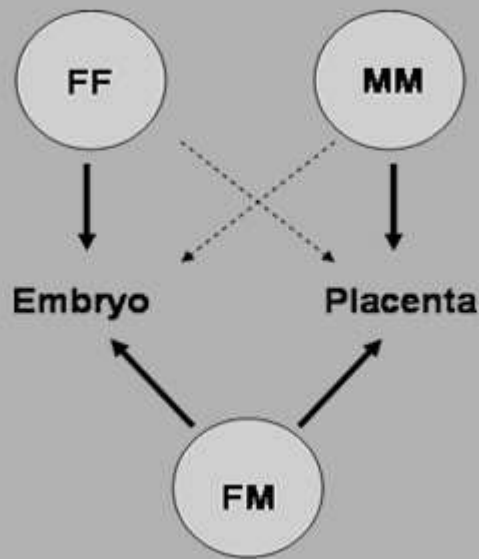
Спаривание опасно для жизни самки!
У самцов выработались присоски для удержания самок, у самок – ребристая поверхность надкрылий (помогает вырваться – присоски хуже держат)



Самец и самка плавунца окаймленного *Dytiscus marginalis*: гладкие надкрылья и расширенные передние лапки с присосками у самца и ребристые надкрылья у самки. Среди самок этого вида встречаются и гладкие, не имеющие ребрышек на надкрыльях, похожие на самцов, только лишенные присосок.

Гладкие самки рискуют быть утопленными, ребристые – остаться девственницами.

Геномный импринтинг: проявление «конфликта полов» на уровне взаимоотношений между матерью и эмбрионом («родительский конфликт»).



Barton S.C. et al. 1984. Role of paternal and maternal genomes in mouse development //Nature. V. 311. P. 374–376.

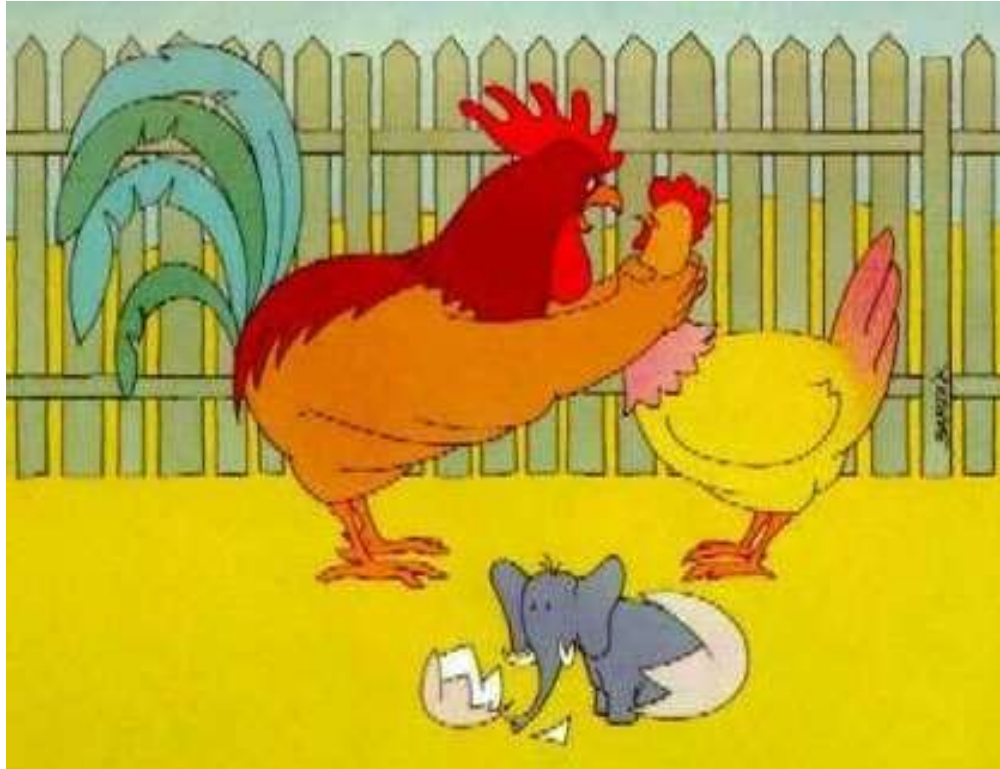
Отец заинтересован в том, чтобы эмбрион получал от матери как можно больше ресурсов (т.к. других детей она еще неизвестно от кого родит).

Мать заинтересована в том, чтобы сохранить силы и здоровье для рождения других детей.

Поэтому в материнских хромосомах отключаются гены, помогающие эмбриону вытягивать ресурсы из матери; в отцовских хромосомах отключаются гены с обратным эффектом.

Поэтому эмбрион с двумя отцовскими наборами хромосом имеет гипертрофированную плаценту, с двумя материнскими – недоразвитую.

Охрана партнера (mate guarding)



Ревность у птиц: самец может прогнать самку, если застанет ее с другим; самки атакуют своих мужей, если застанут их поющими на границе участка. То же у моногамных приматов (напр., гibbonы) и полигамных (напр., павианы).

Охрана партнера (mate guarding)

Моногамные американские обезьяны тити (*Callicebus*) даже спят в обнимку, сплетаясь хвостами.

У некоторых насекомых самец продолжает спаривание очень долго или просто преследует самку (чтобы другой самец не спарился с его партнершей). Это повышает риск обоим попасть на обед хищнику, зато гарантирует отцовство.



- какому самцу (привлекательному или непривлекательному) выгоднее вкладывать больше своих сил (ресурсов) в охрану партнера, а какому – в привлечение дополнительных партнеров?

В рамках теории полового отбора разработано несколько полезных идей (моделей), в том числе:

- **Фишеровское убежание (fisherian runaway)**
- **Индикаторы приспособленности**
- **Принцип гандикапа**

Фишеровское убежание

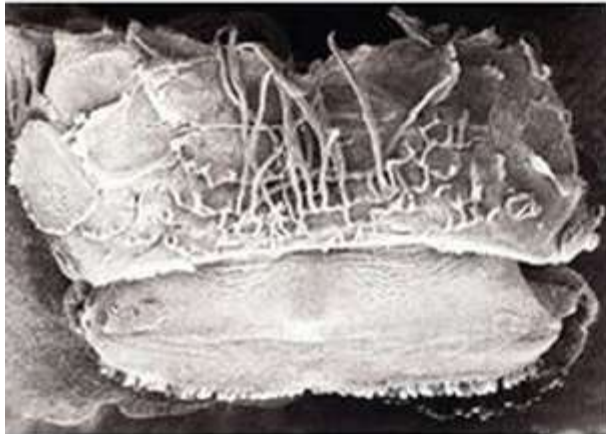
- Возможность взрывообразной (автокаталитической) согласованной эволюции произвольного признака и «моды» на этот признак среди особей противоположного пола.
- Сама мода на признак делает его адаптивно выгодным (полезным). Полезность признака, в свою очередь, делает адаптивно выгодной моду на него. Получается **положительная обратная связь**: чем большему числу самок нравятся самцы с этим признаком, тем выгоднее самцам иметь этот признак, а чем выгоднее признак, тем выгоднее для самок строго придерживаться этой моды (т.к. их сыновья в этом случае будут более привлекательными, и у самки будет больше внуков).

Фишеровское убежание

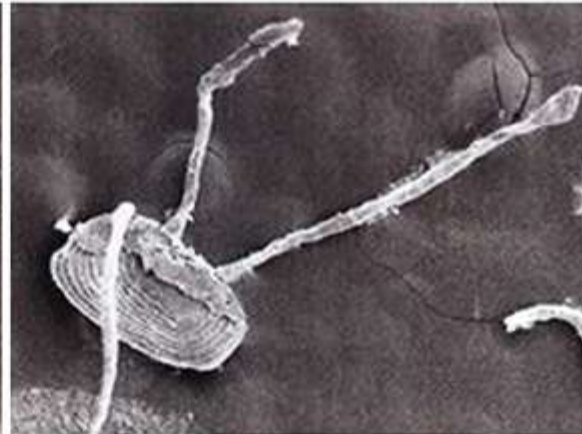


- Допустим, в популяции появилась мутация, обладательницам которой нравятся самцы с длинными ушами.
- Допустим, что эта безвредная (но и бесполезная) мутация за счет дрейфа достигла заметной частоты.
- Длинноухие самцы получают преимущество (им доступно больше самок, они оставят больше потомства).
- Раз длинноухость выгодна самцам, значит, самкам теперь уже **выгодно** выбирать таких самцов (их сыновья унаследуют длинноухость, и у самки будет больше внуков).
- «Случайная прихоть» (любовь к длинноухим) превращается в полезную адаптацию.
- Гены длинноухости и гены любви к длинноухим стремительно распространяются в популяции.

Пример «бесмысленного» признака, развившегося, скорее всего, благодаря фишеровскому убеганию: усы у самцов моллинезии (*Poecilia sphenops*)



1 mm



0.3 mm



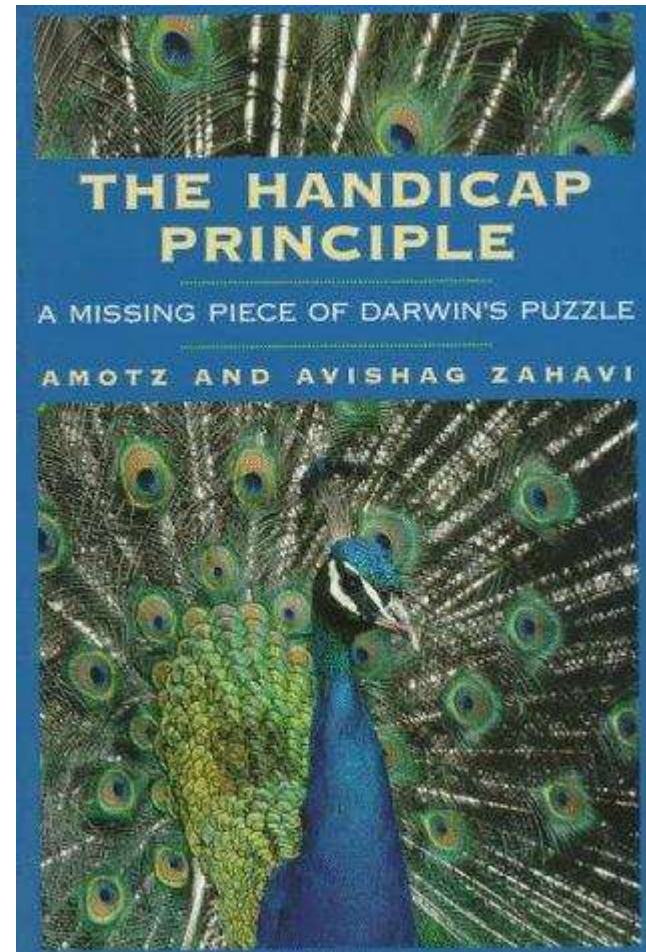
У многих животных признаки, привлекающие партнеров, вполне произвольны (не имеют очевидного приспособительного значения). С большой вероятностью эти признаки развились под действием «убегания».

Индикаторы приспособленности

- Самкам выгодно выбирать самцов по признакам, свидетельствующим о хорошем здоровье, а значит, о «качественных» генах.
- Поэтому в большинстве случаев фишеровское убежание подхватывает не бессмысленные признаки, а индикаторы приспособленности.
- «Универсальные» и.п.: размер, сила, энергичность, хорошая координация движений, чистая кожа, гладкий блестящий мех, симметричность.

Принцип гандикапа

- Если признак, привлекающий самок, обходится самцу слишком дешево, скоро все самцы приобретут этот признак, и выбирать по нему станет бессмысленно.
- Индикаторы приспособленности (и произвольные признаки) под действием убегания становятся обременительными, так что слабый самец не может их имитировать. Произвольный признак при этом превращается в и.п.
- **Обременительные индикаторы приспособленности более эволюционно стабильны, чем дешевые.** Дорогая реклама и «дешевая болтовня».



Половой отбор – усилитель «обычного» естественного отбора

- Если самки выбирают самцов не по произвольным критериям, а по индикаторам приспособленности, то тем самым самки ускоряют адаптивную эволюцию.
- Самец с пониженной приспособленностью не только имеет меньше шансов выжить, но и становится менее привлекательным для самок. *Ситуация «мало того, что здоровье слабое, так еще и девушки не любят».*
- Даже небольшие различия в приспособленности, едва заметные для обычного отбора, могут стать решающими, когда дело доходит до конкуренции между самцами в попытках очаровать привередливую самку.

Photo Courtesy of
Layne Gardner



Путем сознательного или бессознательного отбора люди создали декоративные породы голубей с причудливым оперением. Тем же самым способом самки райских птиц создали восхитительные наряды своих самцов.

Основной аргумент в пользу того, что половой отбор способствовал развитию уникальных особенностей нашего разума и психики:

- Эти особенности (интеллект, доброта, творческие таланты, остроумие, красноречие, чуткость-эмпатия-понимание и т.д.) – ценятся людьми, влияют на выбор партнера, *нравятся* людям (самых разных культур).
- Мы можем *влюбиться* в человека за эти черты. Это согласуется с гипотезой о влиянии п.о. на их развитие (J. Miller. The mating mind)

Примеры «сбывшихся предсказаний»:

- У мужчин (но не у женщин) щедрость/расточительность положительно коррелирует с сексуальными притязаниями/успехом
- Мужчины охотнее расстаются с деньгами после того, как им напомнили о симпатичных девушках
- Чувство юмора положительно коррелирует с интеллектом у обоих полов (согласуется с гипотезой о том, что ч.ю. развилось как средство демонстрации интеллекта)
- Мужчины при виде красивых девушек начинают чаще использовать редкие слова (согласуется с гипотезой, что избыточные лингвистические способности развились как средство демонстрации интеллекта)

Kruger D.J. Male Financial Consumption is Associated with Higher Mating Intentions and Mating Success // Evolutionary Psychology. 2008. V. 6. P. 603–612;

Howrigan D.P., MacDonald K.B. Humor as a mental fitness indicator // Evolutionary Psychology. 2008. V. 6. P. 652–666;

Rosenberg J., Tunney R.J. Human vocabulary use as display // Evolutionary Psychology. 2008. V. 6. P. 538–549

Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

Лекция 11

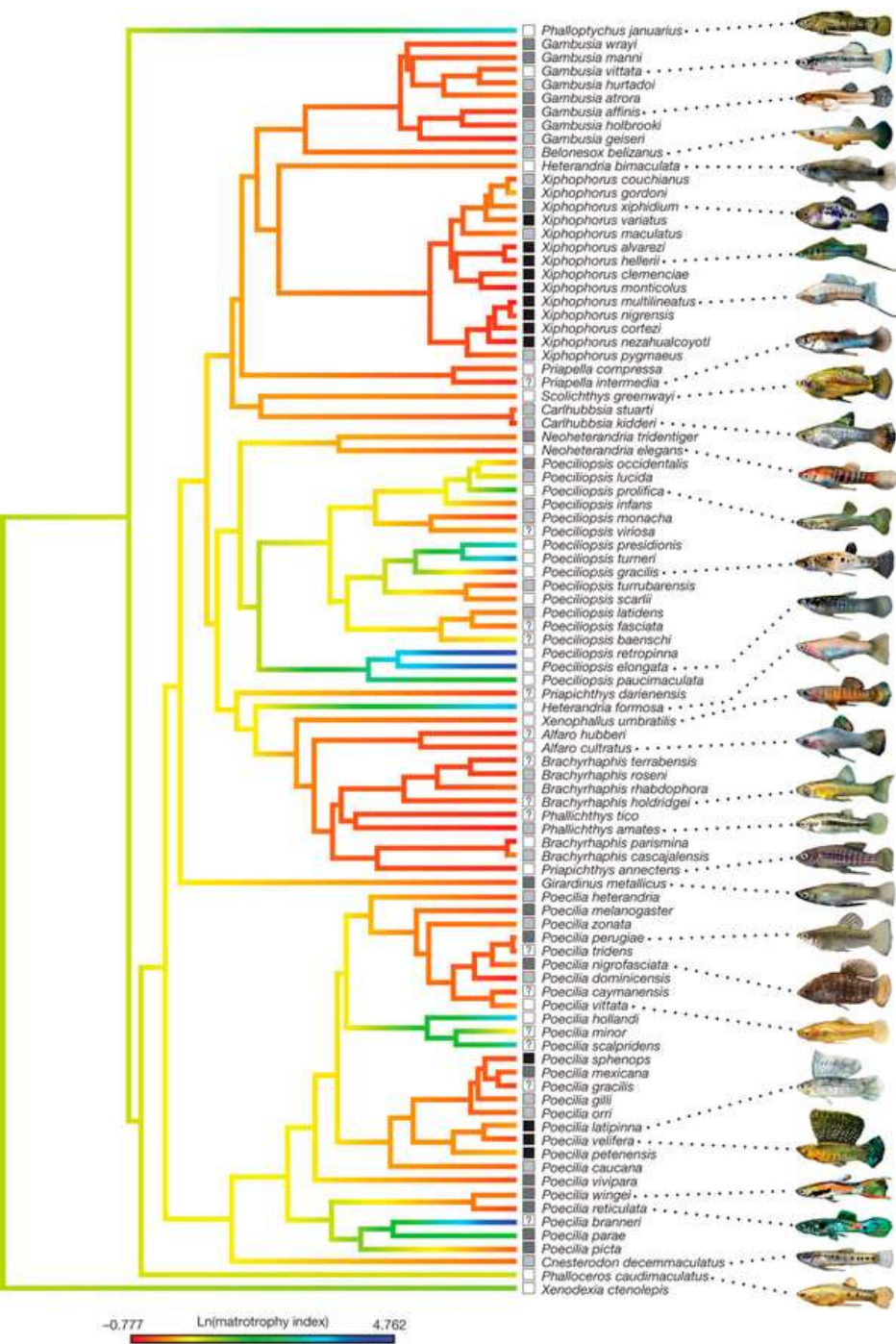
markov_a@inbox.ru

В предыдущей лекции:

- Дарвиновская теория полового отбора, ее последующее развитие. Брачные предпочтения (алгоритмы выбора) эволюционируют так же, как и другие признаки.
- Направленность полового и «обычного» естественного отбора: может совпадать (пример с *Cyrtodiopsis*), а может быть и противоположной (пример с гуппи). В первом случае п.о. работает как «усилитель» е.о.
- Базовая асимметрия родительского вклада (мало дорогих яйцеклеток или много дешевых сперматозоидов). Принципы Бейтмана. У самцов выше дисперсия числа потомков и числа половых партнеров; сильнее положительная корреляция между числом партнеров и числом потомков.
- Несовпадение оптимальных стратегий самцов и самок. Метафора «конфликта полов»: адаптации, повышающие приспособленность одного пола, могут снижать приспособленность другого. Антагонистическая коэволюция средств соблазнения и избирательности.
- Фишеровское убежание (Fisherian runaway), индикаторы приспособленности, принцип гандикапа.
- Влияние МВП на направленность полового отбора

Половой отбор





Характер полового отбора зависит от того, вкладывает ли самка свои ресурсы в потомство до оплодотворения (желток) или после (плацента). Плацента позволяет самке осуществлять посткопуляционный выбор, напр., вкладывая больше ресурсов в те эмбрионы, которые развиваются быстрее.

Следствием появления плаценты м.б. снижение роли брачных нарядов и ритуалов при выборе самкой партнера, возрастание роли посткопуляционного выбора, развитие полиандрии, а также появление у самцов адаптаций для спаривания вопреки женским предпочтениям (т.к. украшения, танцы и т.п. теряют эффективность).

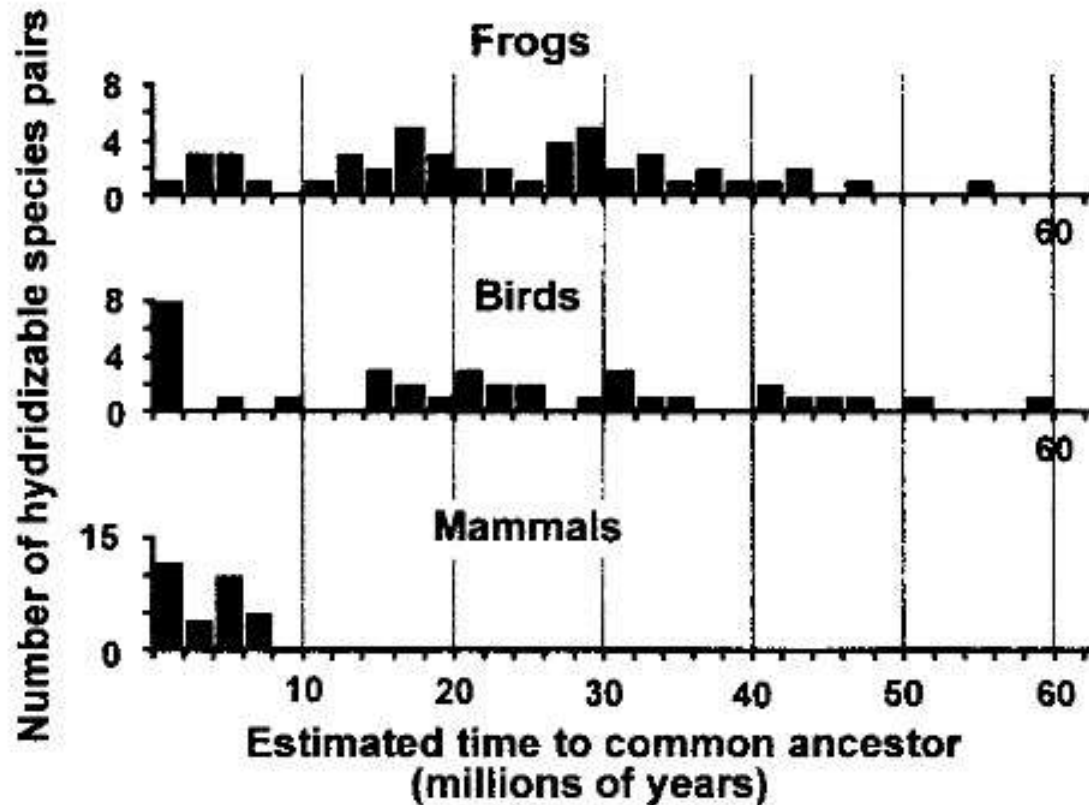
У живородящих рыб сем. пецилиевых с постзиготическим материнским вкладом отрицательно коррелируют такие признаки, как: 1) диморфизм по окраске, 2) сложное брачное поведение, 3) мужские украшения (гипертрофир. спин. плавник, меч, усы).

Pollux et al., 2014. The evolution of the placenta drives a shift in sexual selection in livebearing fish // Nature

Viviparity-driven conflict hypothesis

Постзиготический материнский вклад создает арену для «эволюционной гонки вооружений» между матерью и потомком за ресурсы материнского организма.

Козволюция средств «защиты» и «нападения» повышает вероятность возникновения несовместимых генотипов, что в тенденции должно ускорять видообразование.



У лягушек и птиц полная постзиготическая изоляция (неспособность производить живое гибридное потомство) развивается медленнее, чем у млекопитающих. По горизонтальной оси — время с момента разделения пары видов (в млн лет), по вертикальной — число пар, способных к гибридизации.

Учитывались только виды, способные к межвидовой гибридизации.

Из: D. W. Zeh, J. A. Zeh, 2000. Reproductive mode and speciation: the viviparity-driven conflict hypothesis

Половой отбор и видообразование



(a) Allopatric speciation

Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.



(b) Sympatric speciation

Два способа

видообразования:

- 1) аллопатрическое (популяция разделяется физическим барьером);
- 2) симпатрическое (экологическое) – без разделения.

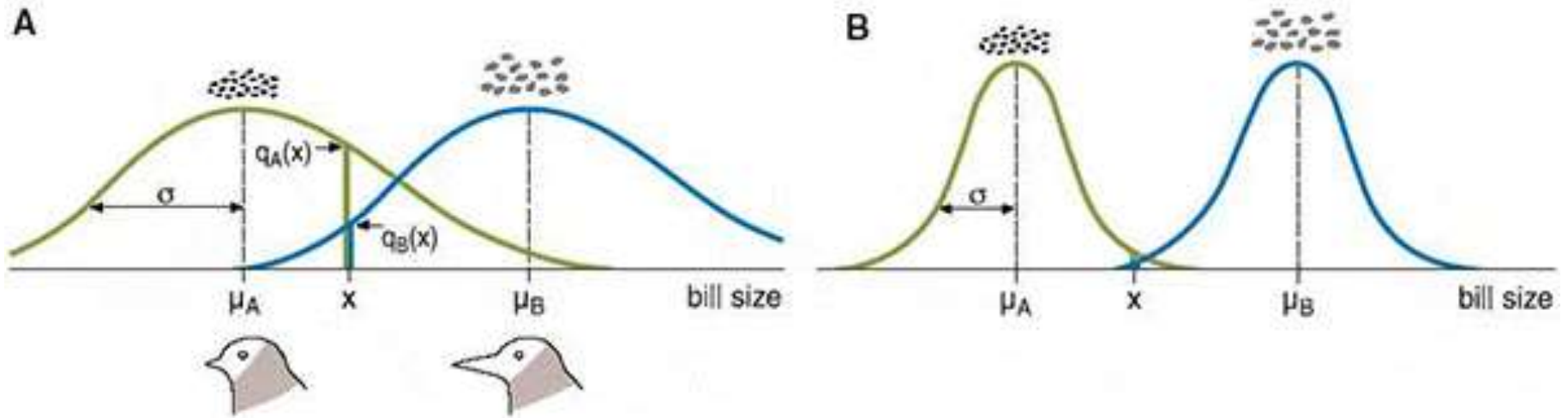
Половой отбор может способствовать симпатрическому видообразованию

Если у самок будут *разные* предпочтения, то понятно, что это может способствовать дивергенции (менее понятно, как могут возникнуть разные предпочтения). Но это – не единственная возможность.

П.о., как мы знаем, может усиливать действие «обычного» е.о. (если выбор осуществляется по индикаторам приспособленности).

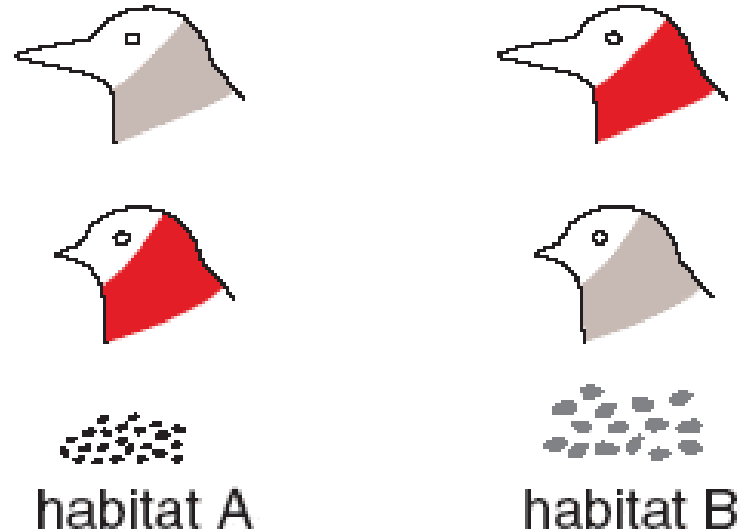
Этот усиливающий эффект п.о. может распространяться и на дизруптивный отбор.

При этом п.о. будет способствовать симпатрическому (экологическому) видообразованию даже если предпочтения у всех самок *остаются одинаковыми!*

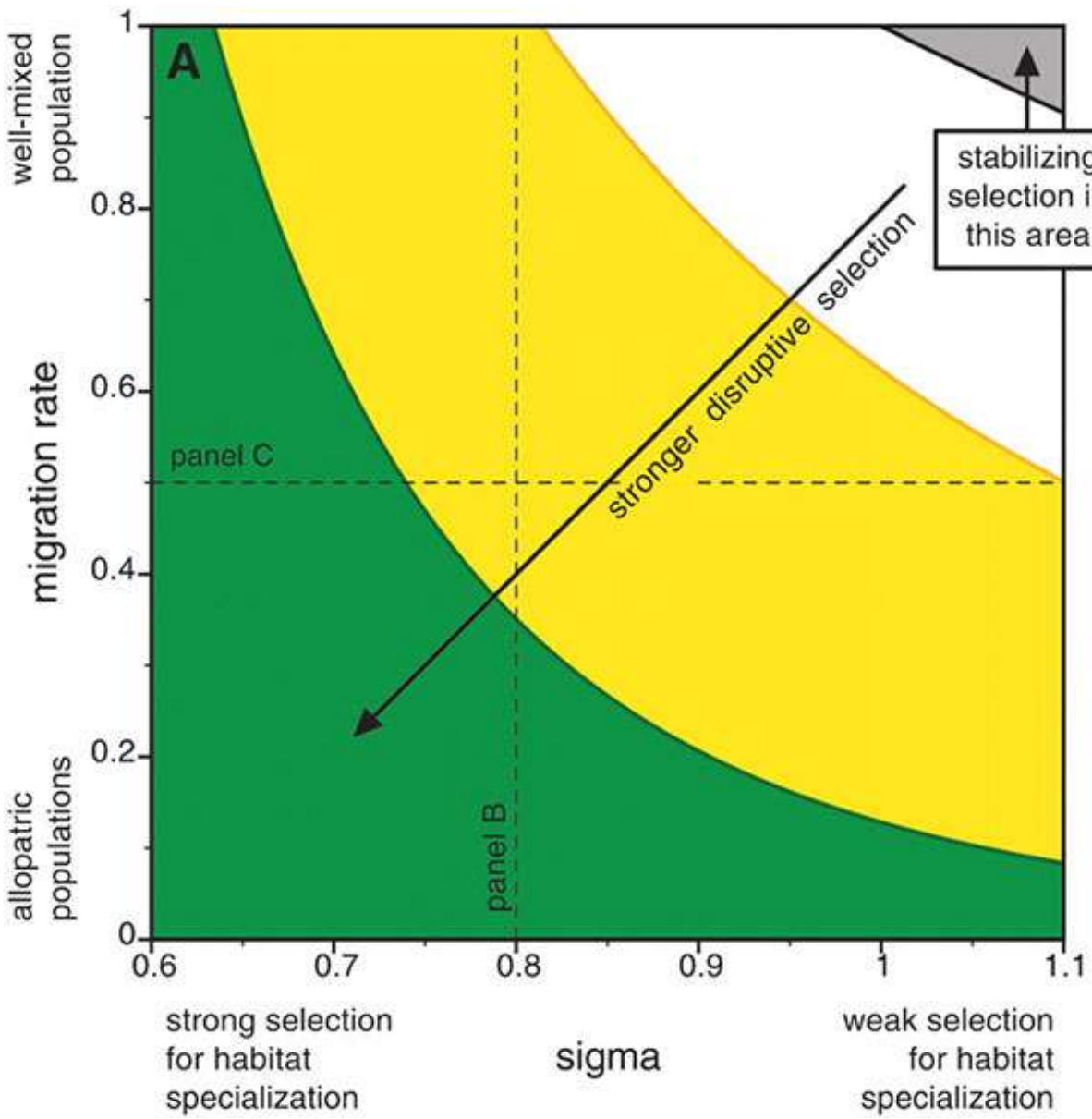


Основные принципы модели ван Дорна. Существуют участки с мелкими и крупными семенами. Для мелких семян наиболее эффективен клюв длиной μ_A , для крупных — μ_B . По горизонтальной оси — длина клюва, по вертикальной — приспособленность (эффективность питания при таком клюве) на участке с мелкими семенами (зеленые кривые) и с крупными (синие кривые). **A** — кривые приспособленности широкие (их ширину отражает величина σ), дизруптивный отбор действует слабо; **B** — кривые приспособленности узкие, дизруптивный отбор сильный.

G. Sander van Doorn, Pim Edelaar, Franz J. Weissing. On the Origin of Species by Natural and Sexual Selection // Science. 2009. V. 326. P. 1704–1707.



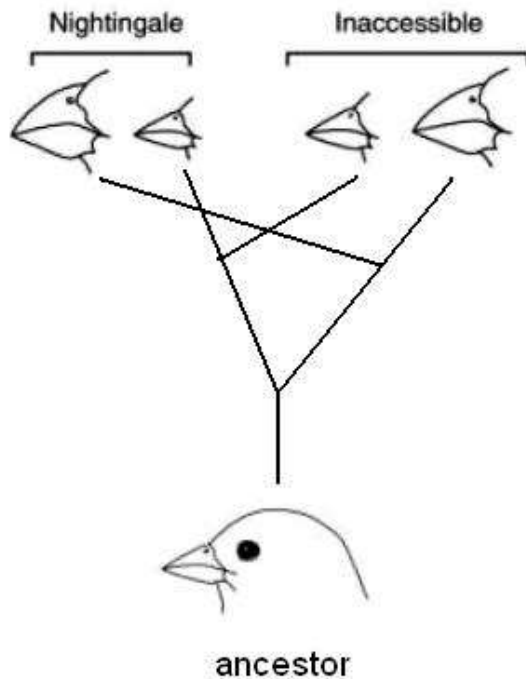
На участках с маленькими семенами лучше себя чувствуют самцы с маленькими клювами, поэтому у них хватает сил отрастить красивые, но дорогостоящие красные перья на шее — «индикатор приспособленности». На участках с крупными семенами лучше живется длинноклювым самцам, а короткоклювым украшения оказываются «не по карману».



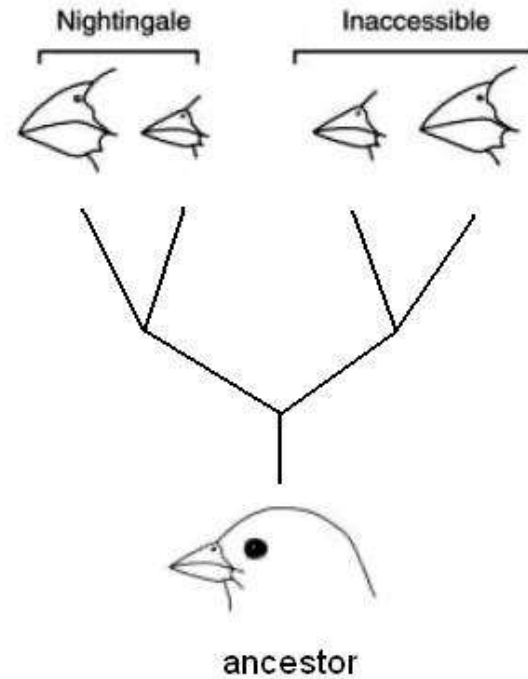
Результаты моделирования. По вертикальной оси — интенсивность миграций. По горизонт. оси — сигма. Зеленым цветом показана область, в которой симпатрическое видообразование происходит даже без помощи полового отбора. В пределах желтой области симпатрическое видообразование происходит только в том случае, если самцы имеют возможность обзавестись «индикатором приспособленности», а самки — половой избирательностью. Серым цветом отмечена область, в которой отбор является не дизруптивным, а стабилизирующим (особи с промежуточной длиной клюва имеют максимальную приспособленность).

Параллельное видообразование у вьюрков на двух островках архипелага Тристан да Кунья

Phylogeny inferred from morphology: large-beaked and small-beaked species evolved on separate islands and later spread to other islands



Phylogeny confirmed by DNA: two species, large-beaked and small-beaked, evolved independently on each of the two islands from the same ancestor



- Модель ван Дорна предполагает наличие сильного дизруптивного отбора при отсутствии положительной ассортативности скрещиваний (у всех самок одинаковые «вкусы», свободная гибридизация).
- Данные по гибридным зонам, очагам быстрого симпатрического видообразования показывают, что такая ситуация, по-видимому, не очень типична.
- Нередко мы видим презиготическую поведенческую изоляцию за счет *разных* брачных сигналов и предпочтений при отсутствии сильной постзиготической изоляции (отбора против гибридов).
- При отсутствии географических барьеров адаптация к разным нишам (напр., трофическим) не приведет к полному разделению генофондов, если ее не дополняет другой ключевой механизм – **ассортативное скрещивание**.
- Представители расходящихся субпопуляций должны начать предпочитать в качестве брачных партнеров «своих» (похожих), и отвергать «чужих» (эндогамия).
- Как могут сформироваться такие предпочтения?

Проблема согласованности изменений “сигнала” и “рецептора” при возникновении эндогамной группировки

- Если изменился “стиль” ухаживания самца, должны адекватно измениться и “вкусы” самки
- Если изменился феромон, должен адекватно измениться и рецептор, воспринимающий этот феромон
- Казалось бы, такие согласованные изменения должны требовать длительного времени, однако эксперименты показывают, что иногда это происходит очень быстро.



Mate choice

- Правильный выбор брачного партнера – одна из самых ответственных задач в жизни всякого организма, способного к такому выбору



И.Е.Репин «Садко в подводном царстве»

Дилемма выбора: “good genes versus genes that are a good fit”

- Задача выбора партнера часто приравнивается к выбору "наилучшего" генотипа.
- В общем случае задача формулируется шире: нужно выбрать партнера, наиболее подходящего именно для данной (осуществляющей выбор) особи; не "наилучший" вообще генотип, а наиболее комплементарный.
- Могут ли живые организмы (и если могут, то как) сравнить генотип потенциального партнера со своим, дабы оценить степень "генетической совместимости" ?



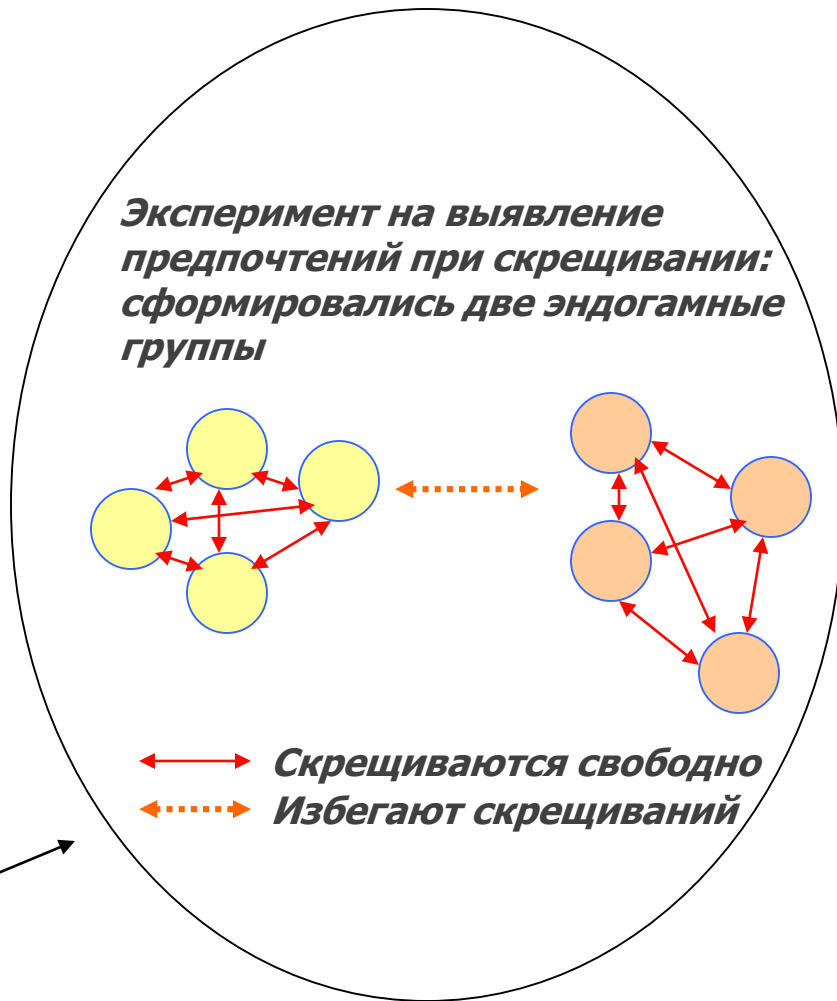
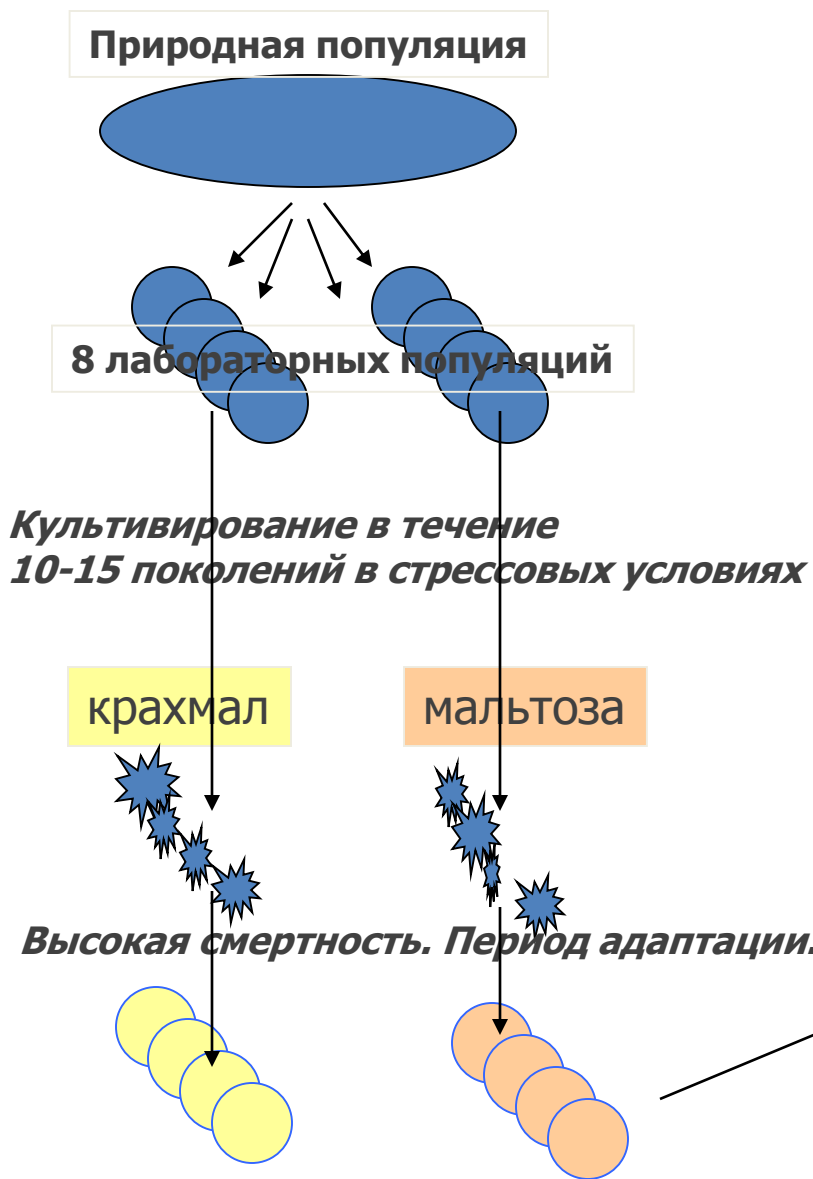
Выбор партнера: можно выбирать «лучшие гены», а можно – «гены, лучше всего сочетающиеся с моими»

- «Оптимальный аутбридинг». Самец может быть самым сильным и рогатым, но если он приходится самке родным братом (или, наоборот, представителем сильно отличающейся популяции, другого подвида и т.п.), то выбирать его – возможно, не самая хорошая идея. (инбредная депрессия, аутбредная депрессия)
- Выбор «хорошо сочетающихся генов» (выбор с оглядкой на себя, в т.ч. выбор партнеров, похожих на выбирающего по каким-то признакам) может способствовать симпатрическому видообразованию.
- В экспериментах способность избирательно скрещиваться с себе подобными (эндогамия) может возникать очень быстро — всего за десяток поколений — в ходе интенсивного отбора в стрессовых условиях.

Эксперимент D. Dodd (1989) на мухах



Drosophila pseudoobscura



Популяции адаптировались к стрессовым факторам

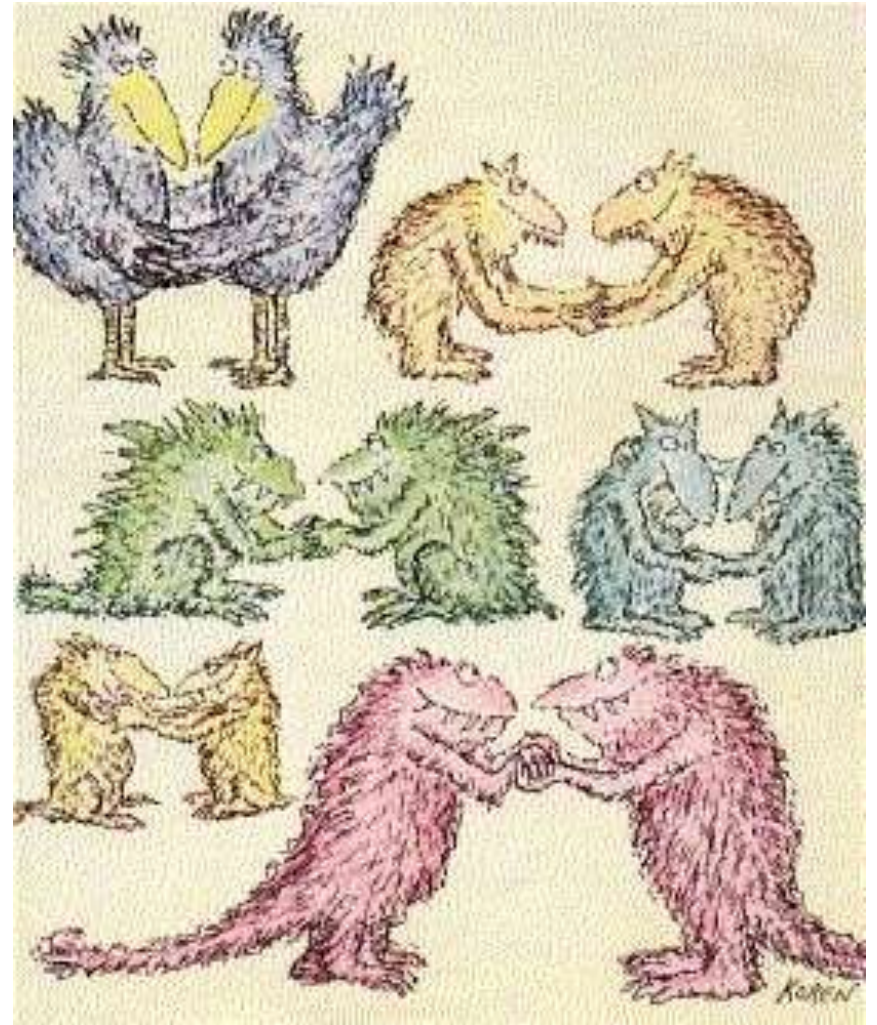
Недавно удалось выяснить, по какому признаку мухи в эксперименте Додд отличали своих от чужих.



- Подтвердились результаты Додд.
- Положительная ассортативность скрещиваний исчезает после обработки антибиотиком и восстанавливается, если «испачкать» мух соответствующими бактериями.
- Стало ясно, что мухи различают «своих» и «чужих» по микрофлоре, предпочитая партнеров с микрофлорой, похожей на свою собственную
- Осталось неясным (и хорошо бы это выяснить!), во-первых, **как** мухи различают своих и чужих (какие сигнальные в-ва, какие рецепторы и т.п.), во-вторых – **зачем** (случайный эффект или адаптация?)

- Выбор «с оглядкой на себя» (self-referential mate choice) – обычное явление, хотя и слабо изученное.
- Способность отличать “своих” от “чужих” – базовое свойство живых организмов (от гомологичной рекомбинации до иммунной системы)

- Усиление положительной ассортативности после воздействия стрессовых факторов может быть **адаптацией** (б-м универсальной?), позволяющей организмам, выжившим в неблагоприятных условиях, предотвратить распад своих удачных (позволивших выжить) аллельных комбинаций у потомства.
- В таком случае стрессирующие факторы должны усиливать склонность к предпочтению «своих». Это можно (и нужно) проверить экспериментально.
- Первый шаг был сделан, результаты согласуются с гипотезой (Markov et al., 2009. Symbiotic bacteria affect mating choice in *Drosophila melanogaster* // Animal behaviour)



Положительная
ассортативность:
предпочтение «своих»

Гипотеза об участии иммунной системы и ее аналогов в различении своих и чужих при выборе партнера

- Для выбора партнера по принципу «подходящих генов» животные могут использовать имеющиеся у них средства различения "своего" и "чужого", в том числе иммунную систему.
- Иммунная система – готовое эффективное средство для определения степени генетической близости (сходства, родства) потенциального партнера.
- Чтобы определять степень родства партнеров, не нужно создавать ничего нового! Достаточно вывести одни компоненты иммунной системы во внешнюю среду (это будет “уникальный персональный запах”), а другие “присоединить” к системе хеморецепции (это будет система восприятия и оценки данного запаха)

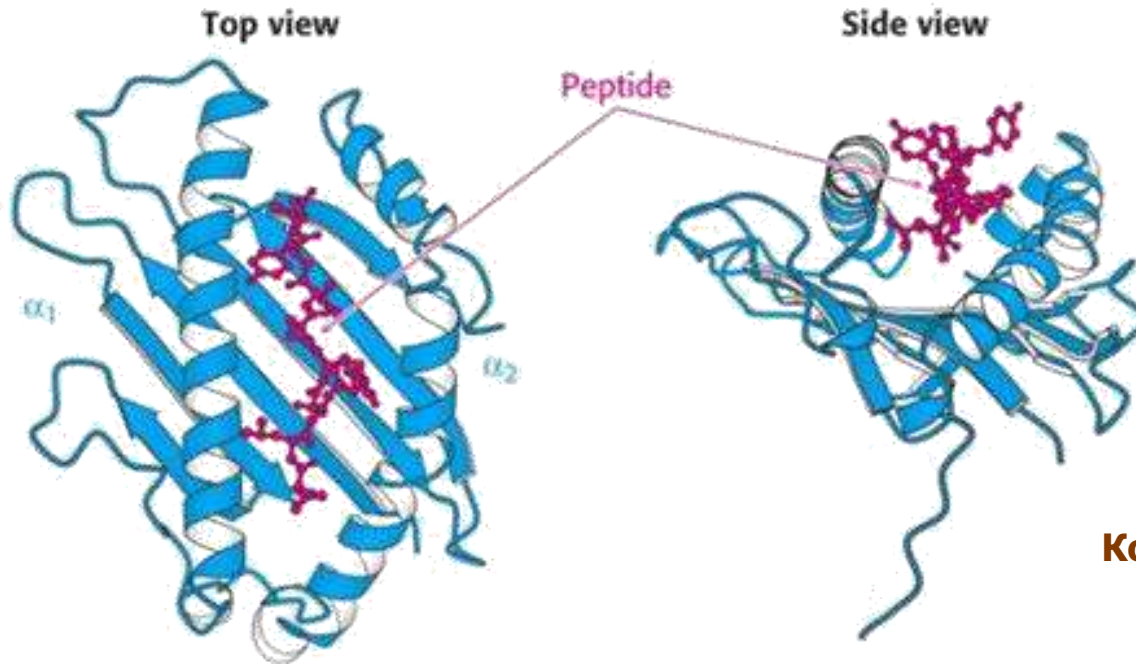
- Возможно, при формировании брачной пары животные тестируют потенциальных партнеров на степень генетической/биохимической близости при помощи систем различения своих и чужих, включая иммунную.
- Некое оптимальное число веществ (антигенов), идентифицированных как чужие, повышает привлекательность партнера. Слишком малое или слишком большое число чужих антигенов оказывает противоположный эффект («оптимальный аутбридинг»)
- Такой механизм способен обеспечить быстрое и совершенно автоматическое зарождение репродуктивной изоляции (поведенческой, презиготической) между группировками, подвергшимися разнонаправленному отбору.

Факты, согласующиеся с гипотезой

- Многие организмы выбирают партнеров на основе степени их генетической близости (родства).
- В общем случае существует некая оптимальная степень родства, которая воспринимается как наиболее привлекательная (организмы стараются избежать как инбридинга, так и слишком отдаленной гибридизации).
- В ряде случаев иммунная система непосредственно вмешивается в размножение (например, участвуя в выборе спермы при полиандрии).
- Иммунная система позвоночных идеально приспособлена для того, чтобы использовать ее для выбора брачного партнера. Однако и у беспозвоночных имеются аналоги ключевых компонентов иммунной системы позвоночных.
- Прослеживаются глубокие и разносторонние связи между иммунной системой, хеморецепцией и выбором брачного партнера.

- У позвоночных ключевую роль в выборе «хорошо сочетающихся» генов играют белки **главного комплекса гистосовместимости** (Major Histocompatibility Complex) (это часть иммунной системы, необходимая для борьбы с вирусами и раковыми клетками, которая по совместительству отвечает еще и за индивидуальный запах особи)

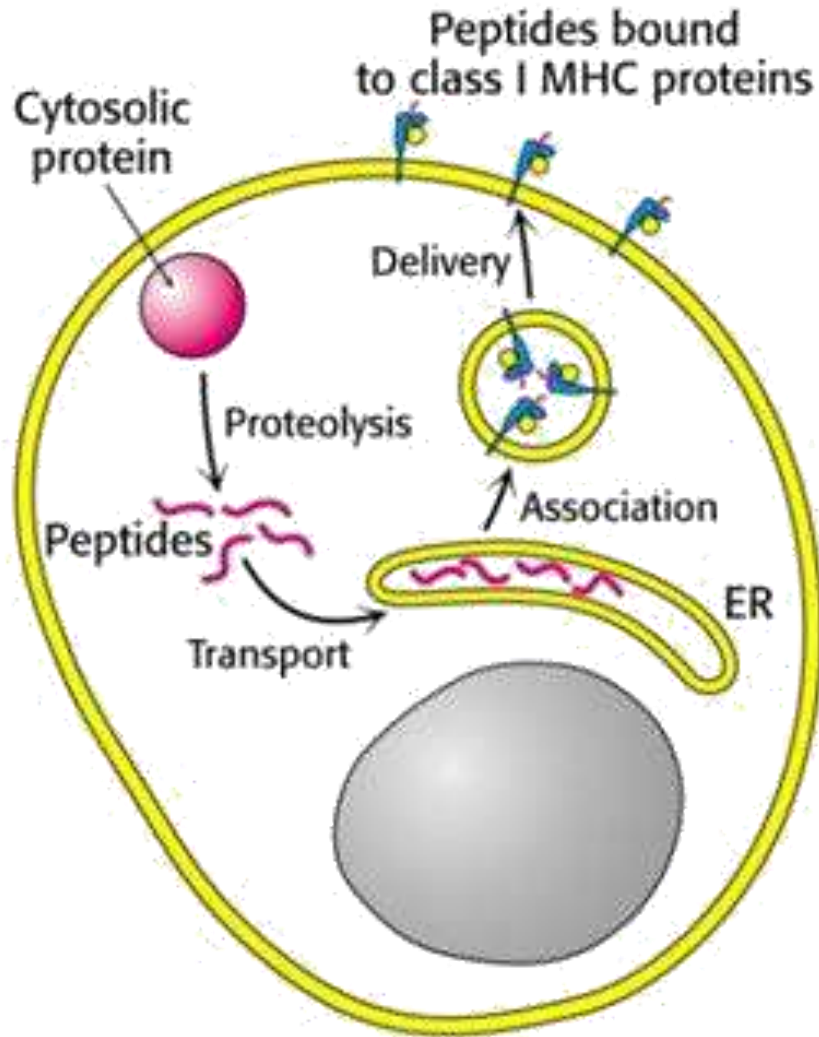
Белки и пептиды главного комплекса гистосовместимости (ГКГ) – уникальная “идентификационная карточка” особи



Комплекс из белка ГКГ и пептида

- Каждый из белков ГКГ образует комплекс с определенным классом коротких (9 аа) пептидов, образующихся в клетке результате расщепления белков (своих и чужих). Класс пептида определяется несколькими (2-4) аминокислотами, стоящими в определенных позициях.
- Комплексы из белков ГКГ и связанных с ними пептидов прикрепляются снаружи к клеточной мембране. Т-лимфоциты “сканируют” их, и при обнаружении “чужого” пептида включается иммунный ответ.
- Индивидуальный набор белков ГКГ и связывающихся с ними пептидов - уникальная идентификационная карточка особи, несущая полную информацию о ее генетическом и биохимическом статусе

Белки и пептиды главного комплекса гистосовместимости (ГКГ) – уникальная “идентификационная карточка” особи

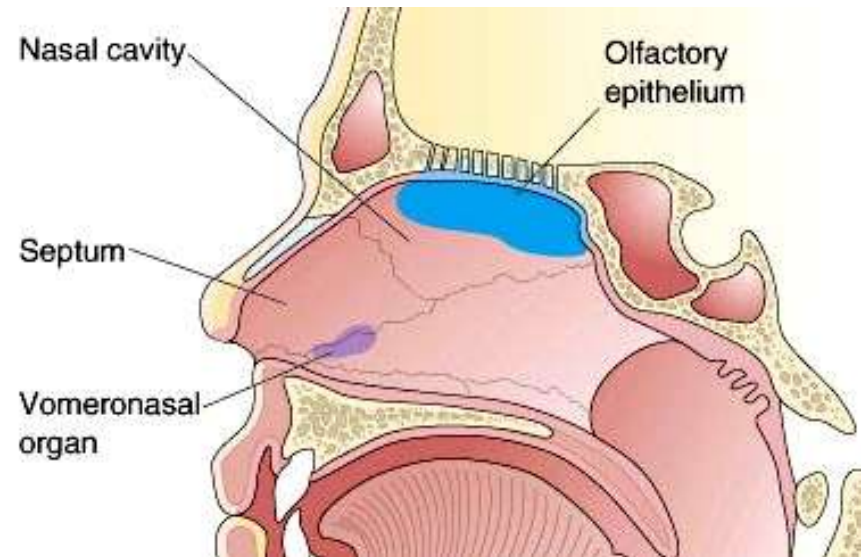


“Нарезка” белков на пептиды; образование комплексов из белка ГКГ и пептида; презентация комплексов на поверхности клетки для тестирования Т-лимфоцитами

- Самки трехиглой колюшки выбирают самцов по набору выделяемых ими компонентов иммунной системы – пептидов ГКГ
- По индивидуальному набору этих пептидов самка определяет степень своего генетического сходства с самцом
- Избираются самцы с оптимальным уровнем генетического сходства (не слишком близкие и не слишком дальние родственники) (Milinsky et al., 2005)



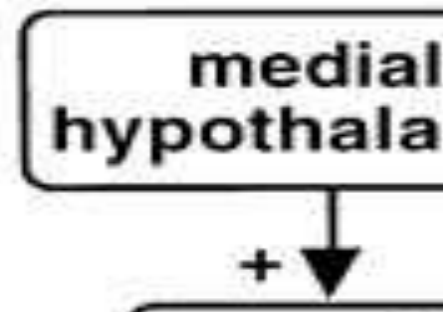
- Как позвоночные определяют набор пептидов ГКГ в чем-то запахе?
- Есть специальные рецепторы (V2R). У тетрапод они находятся в особом отделе обонятельной системы – вомероназальном органе («орган полового обоняния»).
- Экспериментально подтверждена (на мышах) способность вомероназальных нейронов, несущих рецепторные комплексы из белков V2R и ГКГ класса Ib, избирательно реагировать на пептиды ГКГ (Leinders-Zufall et al., 2004).
- Т.о., иммунная система позвоночных участвует и в **создании** персонального запаха (химических сигналов, несущих информацию о генетической индивидуальности), так и в его **восприятии**.



Нейроэндокринный путь от вомероназального органа, контролирующий половое поведение и способность к имплантации эмбрионов у мышей

- У мышей беременность блокируется запахом самца, имеющего иной статус ГКГ, чем отец ее будущих мышат. В этом механизме ключевую роль играют пептиды ГКГ, воспринимаемые вомероназальными рецепторами.
- Самка “сравнивает” иммуно-генетический статус ближайшего доминантного самца со статусом своего полового партнера
- Блокирование беременности – один из возможных механизмов ассортативности скрещиваний.

V2





- У людей тоже выявлены запаховые предпочтения по степени сходства аллелей ГКГ (вомероназальные рецепторы у людей тоже работают!)
- Девушки предпочитают запах неродственных мужчин (с аллелями ГКГ, отличающимися от их собственных)
- Беременные или принимающие гормональные противозачаточные таблетки, наоборот, предпочитают запах родственников (людей с такими же аллелями ГКГ)

Добросовестность	Физическая привлекательность
Склонность к сотрудничеству	Сексуальность
Надежность	Активность
Спокойствие	Экстраверсия
Нежность	Хорошее здоровье
Низкий кортизол	Сходство с запахом партнера
Высокий тестостерон	
	X
Трусость	Доминантность
Лень	Напористость
Агрессивность	Открытость опыту
Тревожность	Высокий тестостерон
Высокий нейротизм	
Склонность к риску	
Высокий кортизол	

Женщины, особенно в фертильной фазе, способны по запаху довольно точно угадывать качества мужчины, связанные с его положением в системе координат «заботливый отец – мачо».

Как наиболее привлекательный оценивается запах мужчин с низким уровнем кортизола и высоким – тестостерона.

Схема комплексов сопряженных признаков, выделенных на основе женских оценок образцов запаха пота мужчин: ось X – вектор нарастания качеств «мачо», ось Y – вектор нарастания качеств «хороший отец».

М. Л. Бутовская, Е. В. Веселовская, В. В. Ростовцева, Н. Б. Сельверова, И. В. Ермакова . Механизмы репродуктивного поведения человека: ольфакторные маркеры мужской привлекательности // Журн. Общей Биологии, 2012. Т. 73. № 4. С. 302-317

Эволюционная эстетика





How Sexual Choice Shaped the Evolution
of Human Nature

The
MATING MIND

—
GEOFFREY MILLER

"Integrating ... The discussion of the mind as a mechanism of attracting mates
is fascinating." —*The Washington Post Book World*
Columbian Magazine



Красота и симметрия

- Симметричные лица кажутся людям всех культур более привлекательными.
- Симметрия лица и тела – хороший индикатор приспособленности (вредные мутации, плохие условия развития ведут к снижению симметричности)
- Возможно, под действием полового отбора симметрия как таковая стала привлекательной для нас (картинка анализируется в мозге по частям, разбирается на отдельные свойства и компоненты).



Computer Generated Symmetrical Face

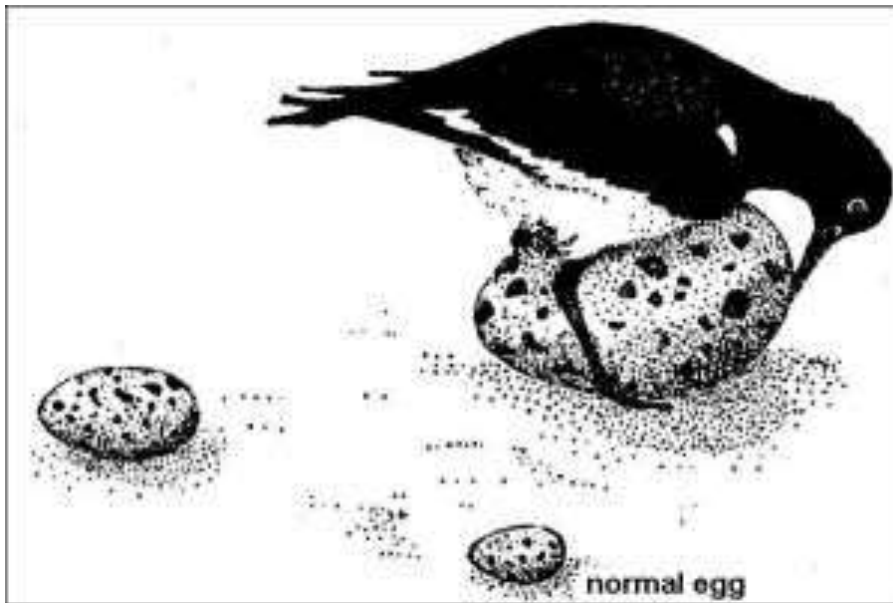
Actual Face- Lacking Symmetry



- Еще одно объяснение: мозгу проще обрабатывать симметричную картинку: быстрее получается удовлетворительная интерпретация/понимание, что и порождает чувство удовольствия

Сверхстимулы

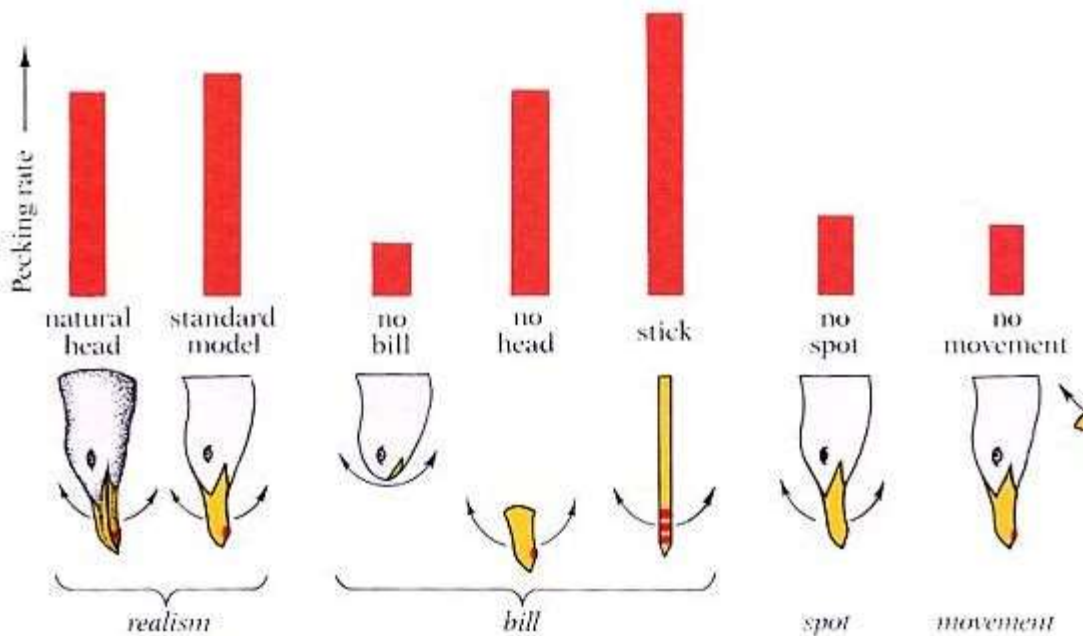
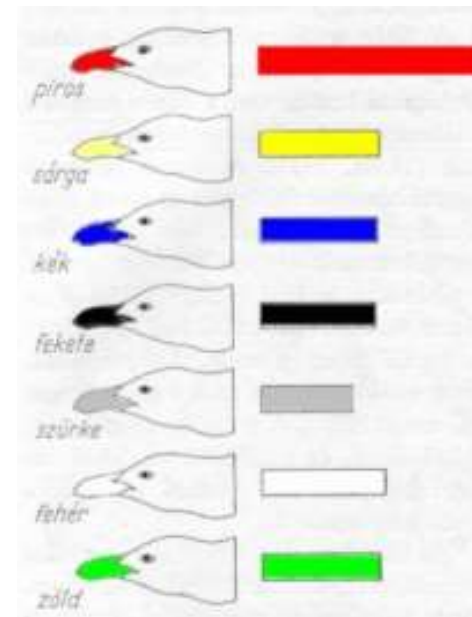
- Сверхстимулы – стимулы, преувеличенные по сравнению с реальностью (с типичными, нормальными стимулами). Могут сильнее воздействовать на психику, чем «естественные» возбудители. Поскольку в норме животные не сталкиваются с такими стимулами, верхнего предела возбудимости может не быть (это не вредит). Это можно использовать для манипулирования.



Кулик-сорока предпочитает поддельное огромное яйцо настоящему.



Гнездовой паразитизм (воловья птица *Molothrus ater*)



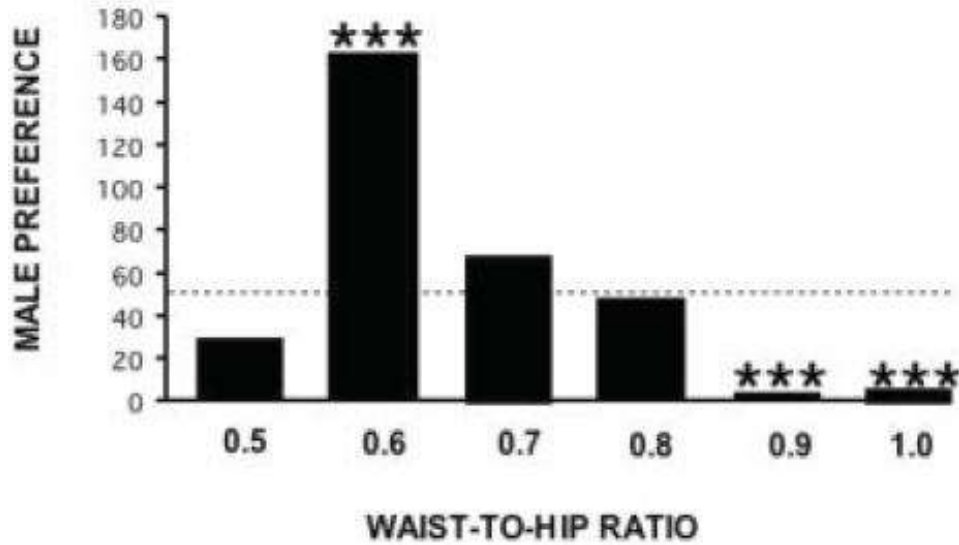
Опыты Н. Тинбергена и др. Птенец чайки охотнее клюет красную модель клюва, чем «реалистичную» желтую. Палочка с тремя красными точками эффективнее, чем реальный стимул.

Примеры сверхстимулов



Калейдоскоп: сверхстимул,
воздействующий на систему
восприятия симметрии?

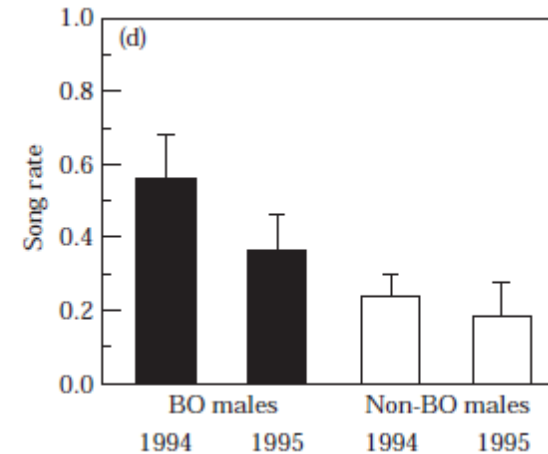
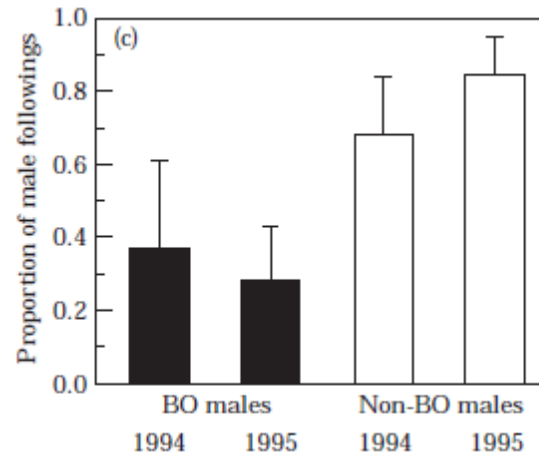
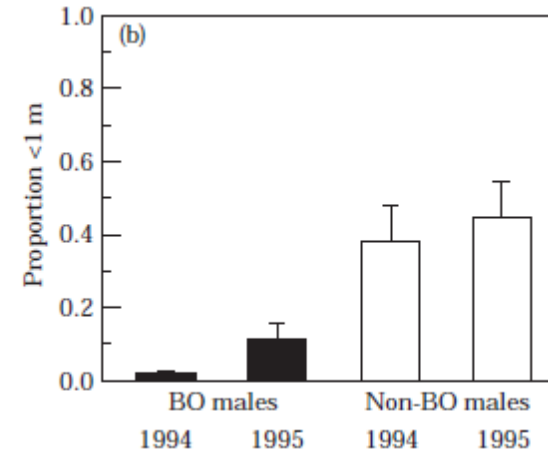
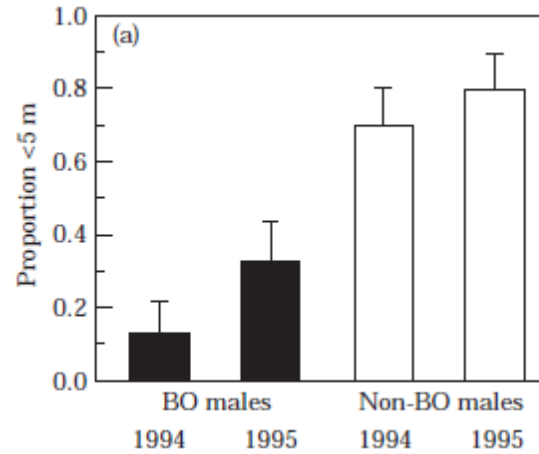
Преувеличенные черты
женственности у палеолитических
Венер



Зачем нужны украшения, в т.ч. искусственные? У некоторых птиц цветные кольца, надетые на ноги, влияют на репродуктивный успех (одни цвета – увеличивают, другие – снижают).



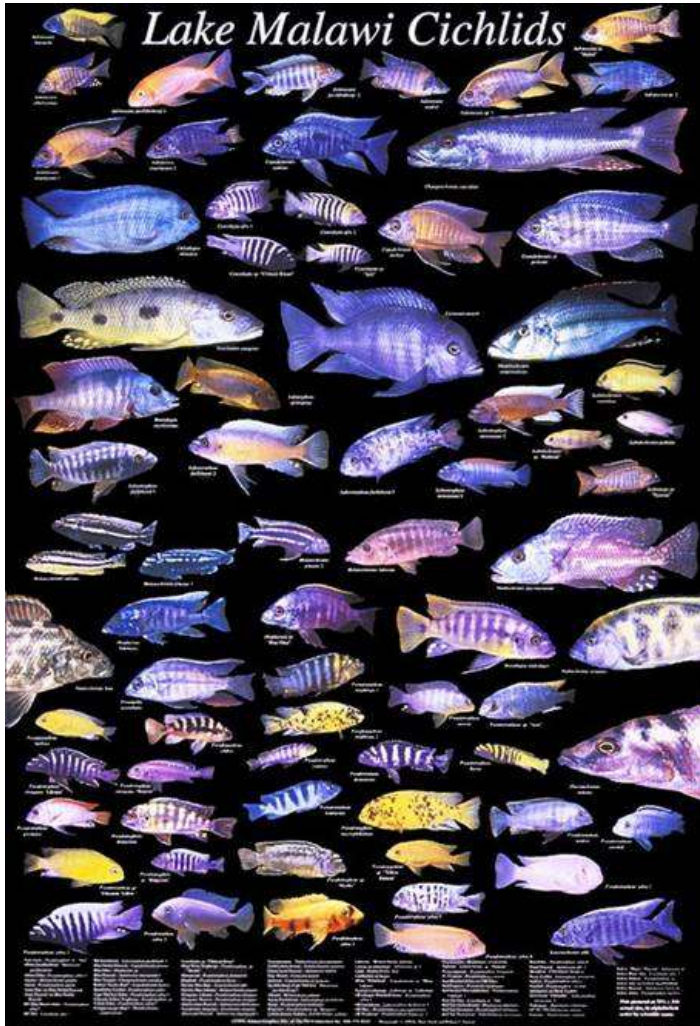
Варакушка (*Luscinia svecica*). Самец и самка



У варакушки цветные кольца на р.у. самца, возможно, не влияют, зато влияют на его самооценку! Самцы с синими и оранжевыми кольцами (BO-males) меньше времени проводили рядом с женами (a, b), реже следовали за ними (c) и больше пели (c), чем самцы с кольцами других цветов. Т.е. самцы с «красивыми» кольцами меньше вкладывались в mate guarding и больше – в привлечение дополнительных партнеров.

Сенсорное смещение (sensory bias)

- «Сенсорное смещение» (sensory bias, sensory drive): особенности сенсорной системы (например, сложившаяся в ходе эволюции повышенная чувствительность к определенным цветам или звукам) предопределяют направленность полового отбора (и развития искусства).



У цихлид больших африканских озер брачные наряды коррелируют с особенностями цветовосприятия

Восстановление трихроматического зрения у обезьян

- Способность различать цвета определяется светочувствительными белками колбочек — опсинами, которые могут быть «настроены» на световые волны разной длины
- Еще до выхода на сушу у позвоночных развилось тетрахроматическое зрение (4 опсина).
- Предки млекопитающих утратили два опсиновых гена в связи с «уходом в ночь». Дихроматич. зрение.
- Обезьяны: дневной образ жизни + необходимость хорошо отличать красное от зеленого.
- У узконосых — дупликация одного из двух сохранившихся опсиновых генов + положит. отбор.
- У некоторых широконосых — хотя дупликации не произошло, третий опсин появился как аллельный вариант. В X-хромосоме, поэтому трихроматы — только самки, и то не все (гетерозиготы)



How the spectrum looks to dogs and people

The Dog's View

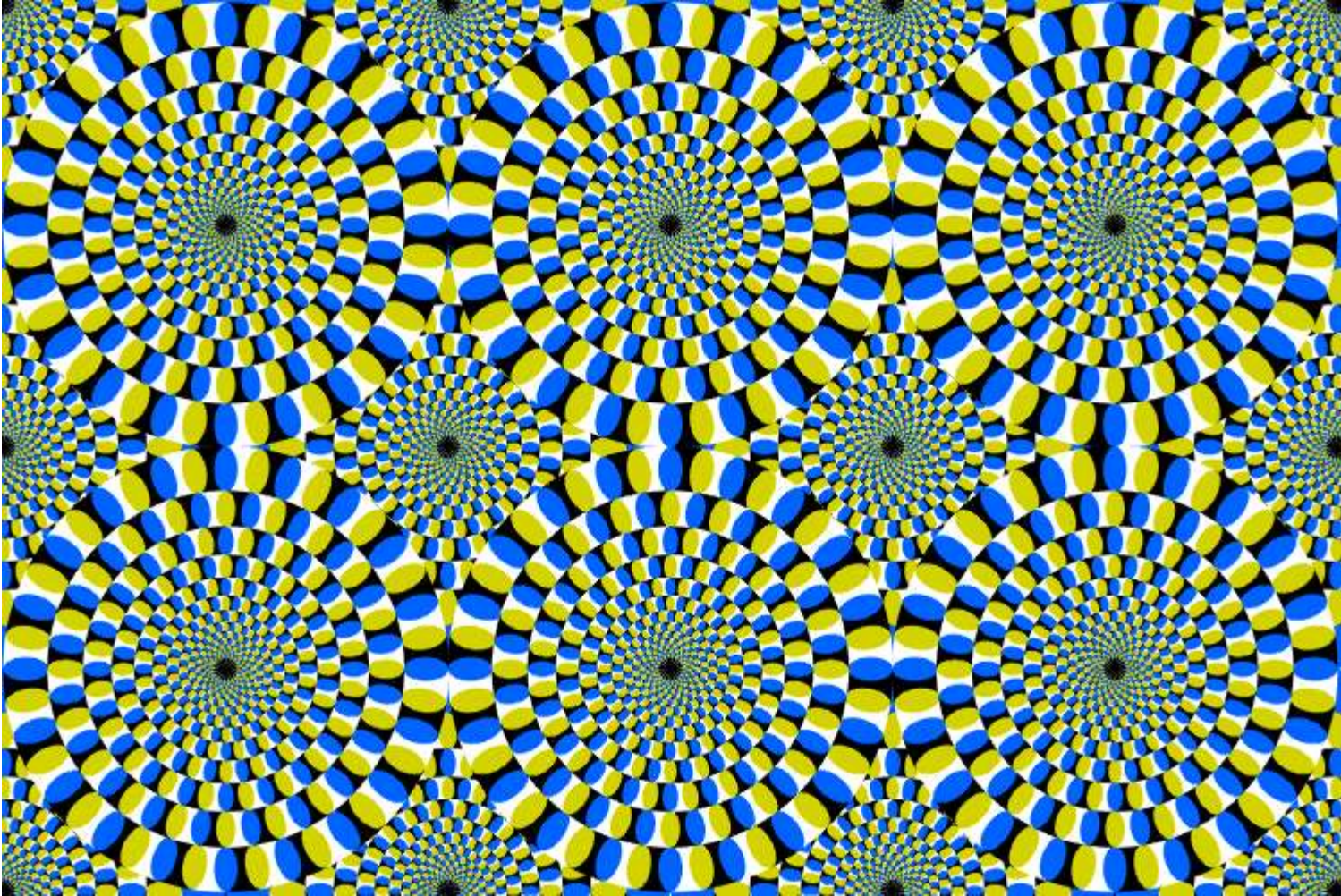


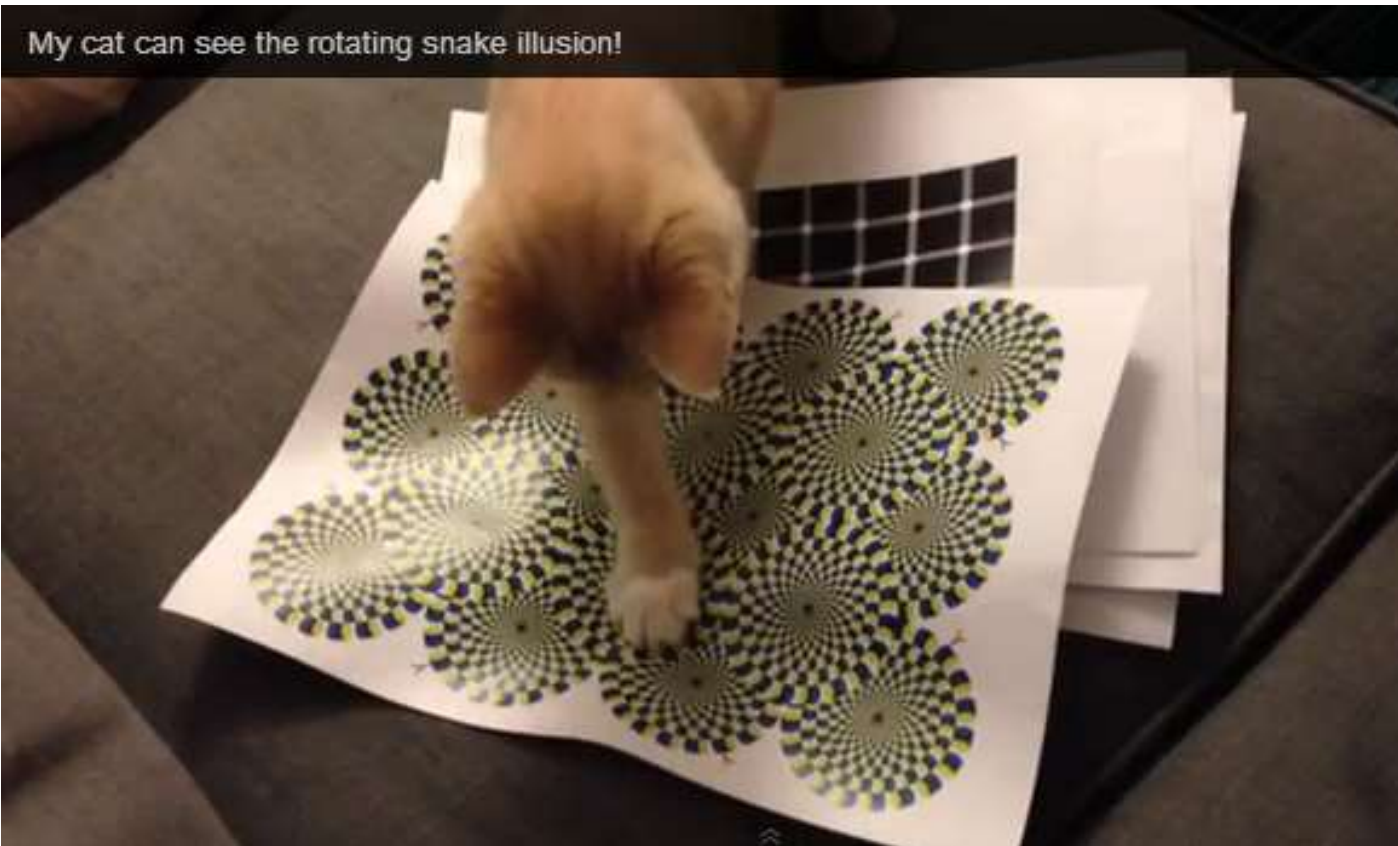
The Human's View



Мандрил (*Mandrillus sphinx*)



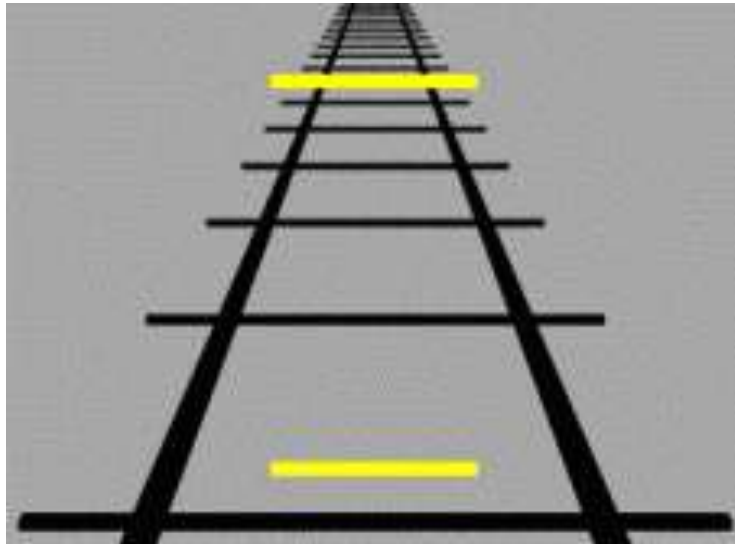




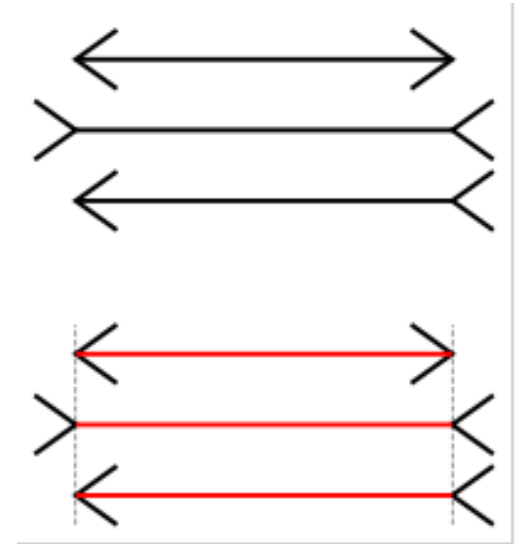
Кошка играет с оптической иллюзией «крутящиеся змеи»

Пример, показывающий, что не только органы чувств, но и системы обработки поступающих сигналов (анализа изображения и т.д.) у человека и др. животных сходны. Это помогает понять «сходство эстетических предпочтений», например, у людей, птиц, бабочек (яркие цвета, контрастный рисунок – привлекают внимание, т.е. «привлекательны»)

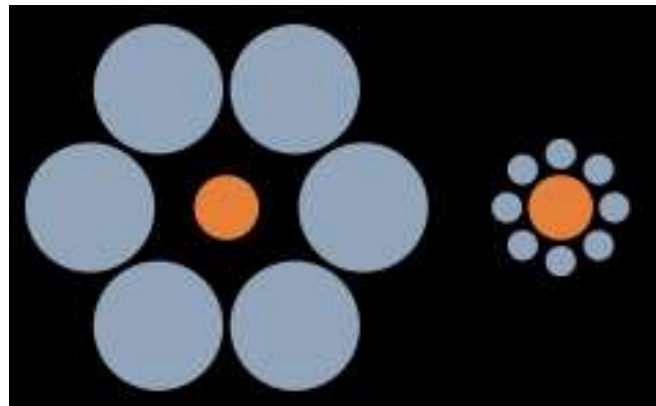
Примеры иллюзий, воспринимаемых одинаково людьми и многими другими животными



Иллюзия Понцо



Иллюзия Мюллера-Лайера

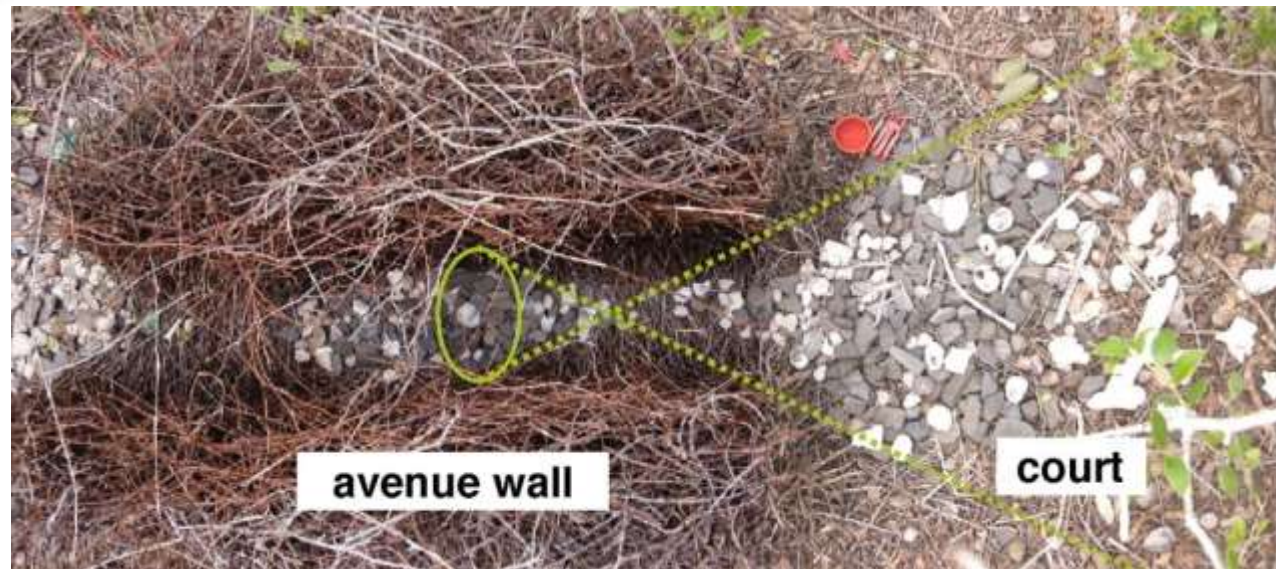


Иллюзия Эббингауза

Использование оптических иллюзий



Самцы больших серых шалашников (*Ptilonorhynchus nuchalis*) на площадке перед галереей раскладывают камушки по размеру, что создает для самки искаженную перспективу (ухажер кажется ей крупнее, чем на самом деле)







Uzbek Welsh West African Vietnamese Chinese Hungarian Japanese Korean Puerto Rican Spaniard



Thai African American Afghan Central African Burmese Cambodian English Ethiopian Filipino Swedish



Finnish French German Greek Indian Iranian Irish Israeli Italian Swiss

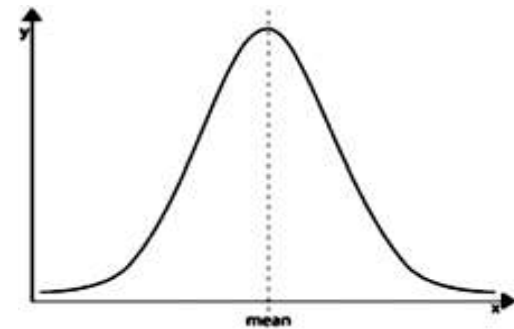


Mexican Latvian/Lithuanian Mongolian Peruvian Polish Romanian Russian Samoan South African Taiwanese

Почему усредненные лица кажутся самыми красивыми?

Возможные объяснения:

- 1) Потому что они более симметричны.
- 2) Потому что сглаживаются индивидуальные несовершенства.
- 3) Потому что близость к популяционному среднему сигнализирует о низкой отягощенности вредными мутациями.
- 4) Возможная обратная связь: привлекательные люди в силу своей привлекательности оставляют больше потомства, поэтому и популяционное среднее смещается туда, где выше привлекательность.
- 5) Усредненное лицо отражает «моду», т.е. общие представления о красоте, характерные для данной популяции в данный период. Выбирать таких партнеров выгодно из-за «фишеровского» механизма: дети получатся более привлекательными.





Представления о красоте могут сильно различаться в разных культурах



Дарвин предполагал, что межрасовые различия во многом объясняются половым отбором

У некоторых слабых (в военном отношении и др.) племен экстравагантные представления о красоте защищают от сильных соседей (их женщины непривлекательны для чужаков). Потенциально – репродуктивная изоляция.

Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

Лекция 12

markov_a@inbox.ru

В предыдущей лекции:

- Зависимость направленности п.о. от величины *постзиготического* материнского вклада. Гипотеза «конфликта, связанного с живорождением».
- П.о. и видообразование. П.о. по индикаторам приспособленности как усилитель дизруптивного отбора.
- Формирование положительной ассортативности и эндогамных группировок в условии симпатрии (self-referential mate choice, выбор себе подобных). Быстрое формирование эндогамии в эксперименте по адаптации к стрессовым условиям.
- Роль компонентов иммунной системы (белков и пептидов ГКГ) в различении «своих» и «чужих», в определении степени родства и в обеспечении оптимального аутбридинга у позвоночных.
- «Эволюционная эстетика». Возможная роль полового отбора в формировании «чувства прекрасного». Красота и симметрия. Сверхстимулы. Сенсорное смещение (пример: «автокаталитическая» коэволюция брачных нарядов и параметров зрительного восприятия).

Лекции, которых не будет, а жаль



1. Пути и механизмы видообразования (см. главу 6)
2. Онтогенез многоклеточных, его свойства и эволюционные следствия из них (см. главу 8)

ИСТОРИЯ ЗЕМЛИ И ЖИЗНИ НА НЕЙ

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА:

- К.Ю.Еськов. Удивительная палеонтология. История Земли и жизни на ней.
- А.В.Марков. Рождение сложности.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ



Невероятные события становятся неизбежными, если попыток очень много

- Мы не умеем интуитивно оценивать очень большие и очень малые величины.
- Одна авиакатастрофа примерно на 10^6 часов полета. Даже если мы летаем очень много, то за жизнь налетаем не более 5000 часов. Вероятность погибнуть в авиакатастрофе $1/200$ (пренебрежимо мало). Если бы мы жили по 100000 лет, летать самолетами было бы гарантированным самоубийством.

Невероятные события становятся неизбежными, если попыток очень много

- В Галактике $2-4 \cdot 10^{11}$ звезд. По современным оценкам, 10-20% из них могут иметь планеты, пригодные для жизни. В видимой Вселенной $1-5 \cdot 10^{11}$ галактик. Итого, получаем (по минимуму) $2 \cdot 10^{21}$ (2 миллиарда триллионов) пригодных для жизни планет.
- Даже если вероятность зарождения жизни на «подходящей» планете составляет всего лишь 0,000000000000000000000001 (одну стоквинтиллионную), то во Вселенной почти наверняка будет хотя бы одна планета с жизнью.
- Мы, разумеется, как раз на ней и живем («антропный принцип») (только в мире, где все условия подходят для появления разумного наблюдателя, появится такой наблюдатель, который начнет удивляться, почему все условия здесь так замечательно для этого подходят. Во всех остальных мирах удивляться некому)
- В обыденной жизни события с такой низкой вероятностью воспринимаются как **абсолютно невозможные**. Однако в масштабах Вселенной такое событие является **практически неизбежным!**
- Поэтому, в отличие от многих других биологических проблем, для решения проблемы происхождения жизни достаточно обнаружить даже крайне маловероятный механизм.

Инфляционная космология предполагает, что видимая Вселенная – лишь крошечная часть «домена», т.е. Мироздания, в котором соблюдаются знакомые нам физические законы

- Если верна *концепция инфляционной космологии* (сверхбыстрого расширения в первые мгновения после «Большого взрыва»), то «число попыток» зарождения жизни на той или иной планете было не $10^{20} - 10^{22}$, а порядка $10^{100\ 000} - 10^{100\ 000\ 000\ 000\ 000}$
- В таком случае разумные существа, возникшие где-то во Вселенной, могли бы видеть историю жизни на своей планете как последовательность совершенно необъяснимых чудес. И это не противоречило бы теории абиогенеза (самозарождения жизни)!

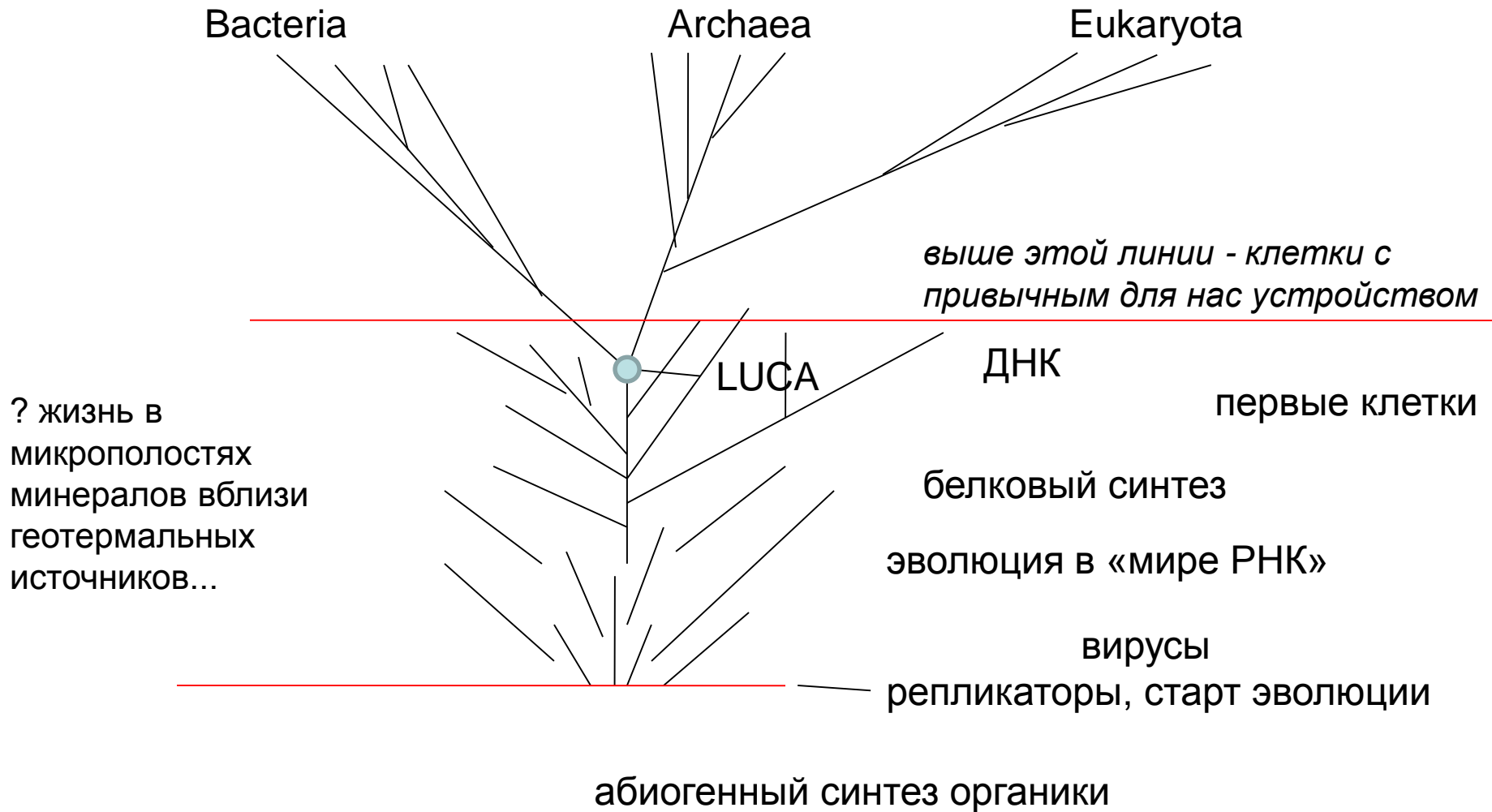
(Guth A. 1998. The Inflationary Universe. The Quest for a New Theory of Cosmic Origins; Линде А.Д. 1990. Физика элементарных частиц и инфляционная космология. М.: Наука. В.А.Мазур, 2010. Инфляционная космология и гипотеза случайного самозарождения жизни // ДАН, Т. 431, № 2, с. 183–187),

- Чем меньше похожа истории жизни на Земле на цепочку невероятных чудес, тем больше шансов найти жизнь на других планетах.
- Открывая всё более простые и высоковероятные способы абиогенного синтеза органики, поэтапного развития белкового синтеза и т.п., ученые не столько добывают новые доказательства принципиальной возможности абиогенеза (уже и так понятно, что принципиально он возможен), сколько повышают оценку вероятности встречи с инопланетянами. Новые открытия в изучении абиогенеза постепенно повышают вероятность существования «зеленых человечков».

Этапы зарождения жизни

- Абиогенный синтез простых органических соединений (*нет проблем*)
- Абиогенный синтез сложных органических соединений – «кирпичиков» жизни (*основные проблемы почти решены*)
- Появление **репликаторов** (РНК?) (*проблем еще много, но они постепенно решаются*)
- После этого все уже намного проще, потому что начинает работать «дарвиновский» эволюционный механизм (наследственность, изменчивость, отбор)
- Появление универсального механизма точного синтеза полипептидов (генетического кода и механизма трансляции), ДНК, липидных мембран и первых клеток.
- LUCA – Last Universal Common Ancestor

ПОЛОЖЕНИЕ LUCA НА ДРЕВЕ ЖИЗНИ



эта схема крайне упрощена! не отражает симбиогенез и ГПГ, которые играли важнейшую роль!

Историческая справка.

Самозарождение жизни. Витализм.

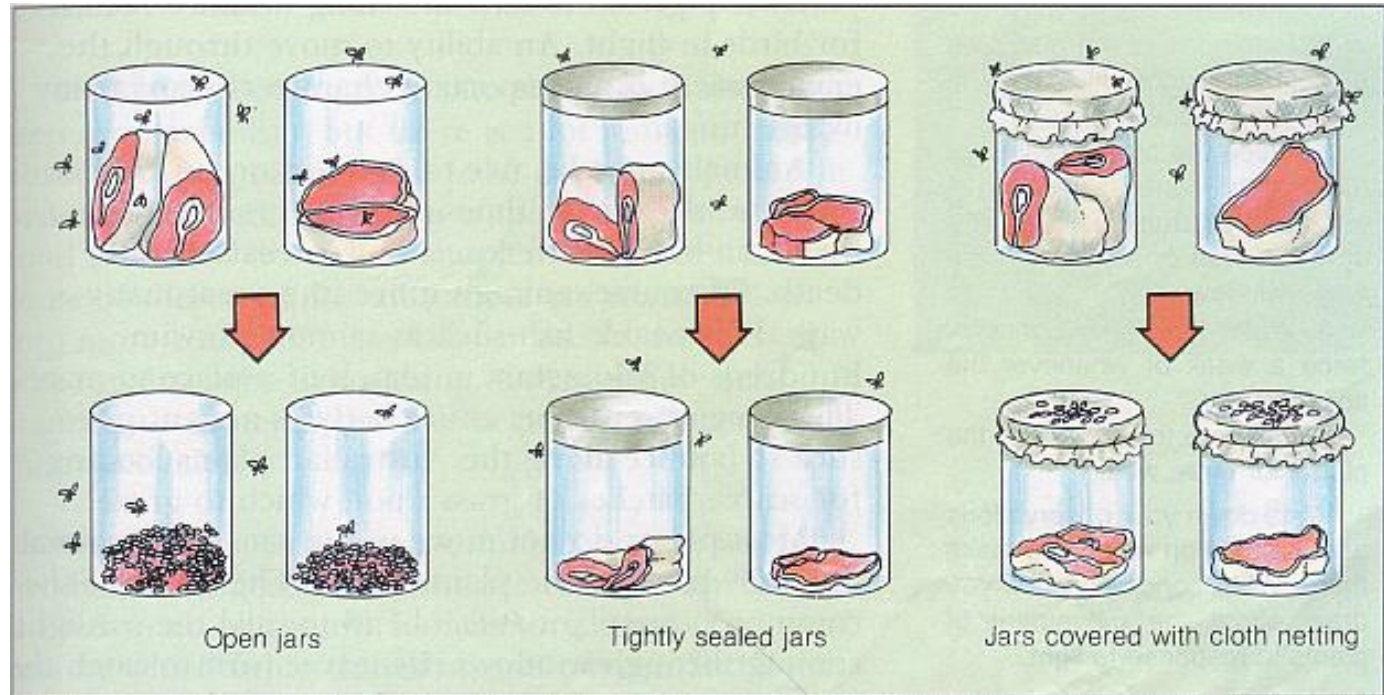


«Самозарождение» мышей в горшке с зерном

Крах теории самозарождения



Франческо Реди
(1626-1697)



1668

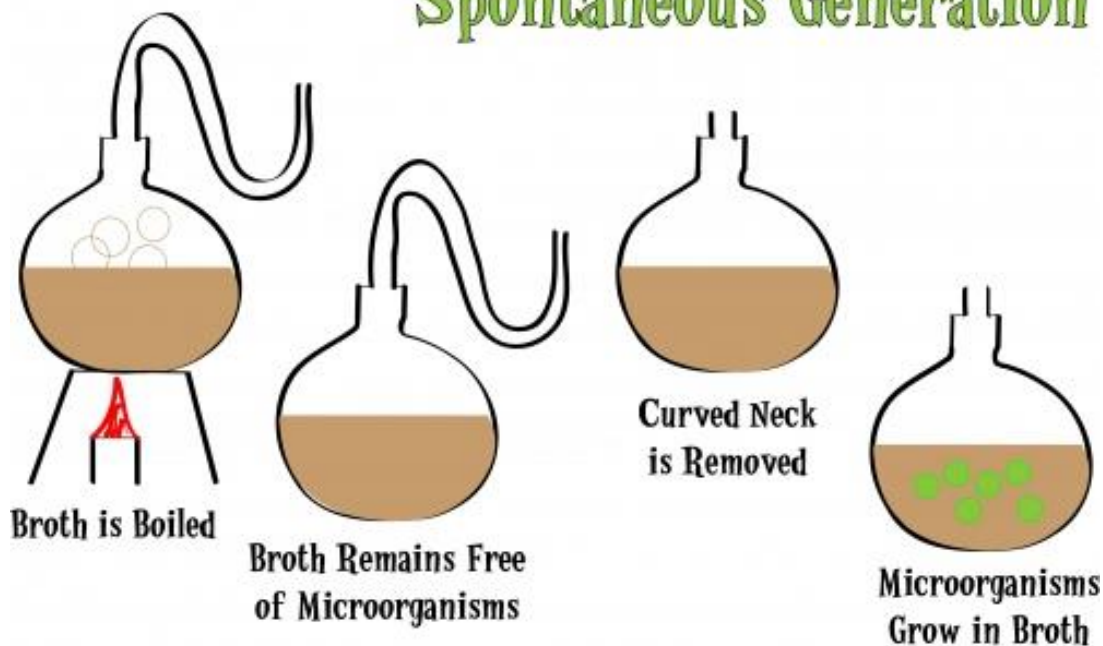
Ладзаро Спалланцани (1729 – 1799) обнаружил, что микробы не самозарождаются, если питательную среду прокипятить и закупорить. Так была опровергнута теория самозарождения и изобретены консервы.





Луи Пастер
(1822 – 1895)

Pasteur's Test of Spontaneous Generation

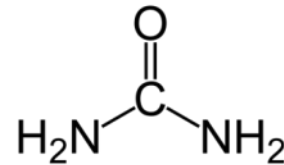


Опыт Пастера доказал, что микробы зарождаются от чего-то материального, весомого (скорее всего, от других микробов), а не от гипотетической бесплотной «жизненной силы», разлитой в воздухе.

Абиогенез – происхождение живого из неживого естественным путем

Первый успех: доказательство возможности синтеза органических веществ из неорганических
(органические вещества — класс соединений, в состав которых входит углерод, за исключением карбидов, угольной кислоты, карбонатов, оксидов углерода и цианидов)

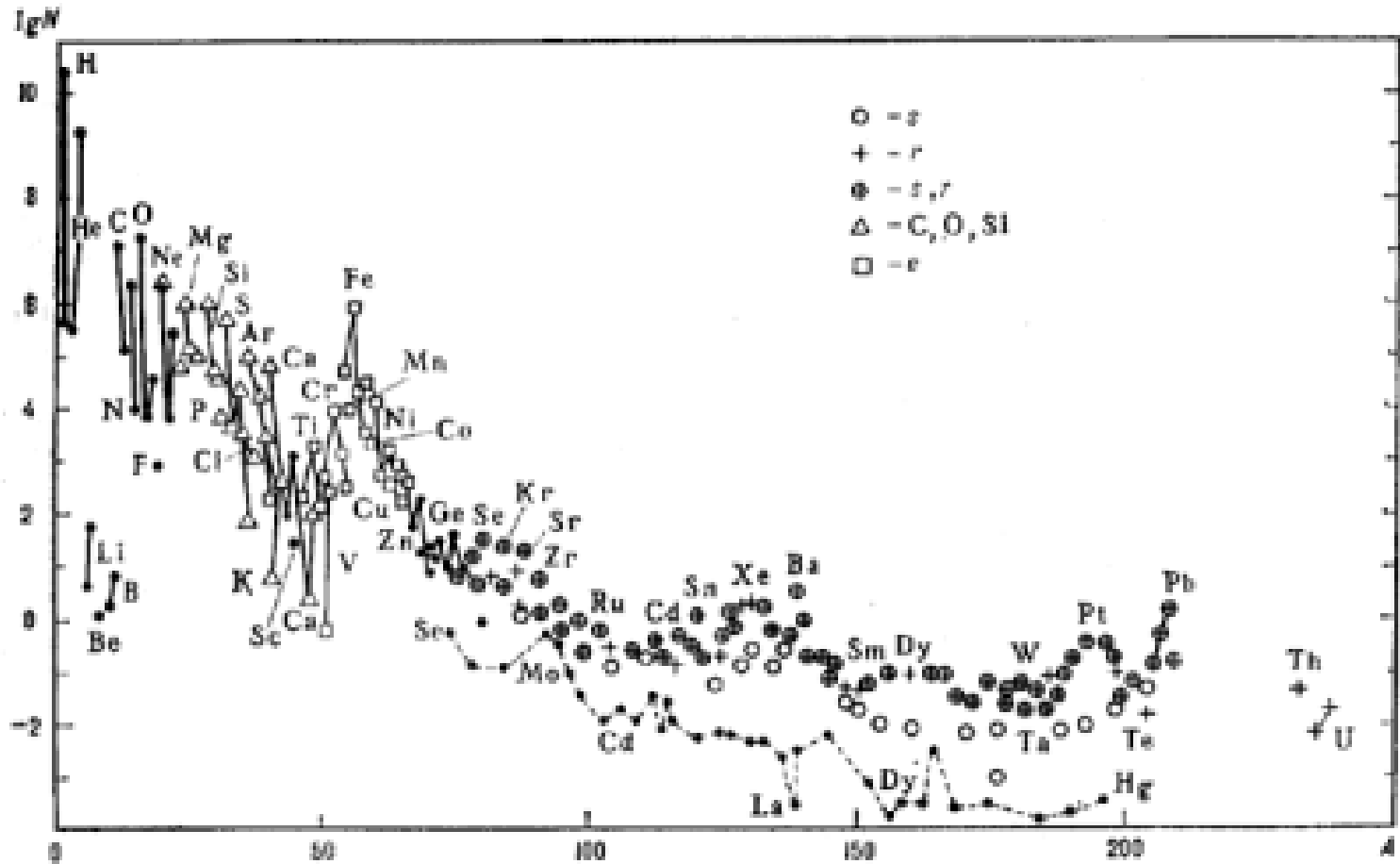
- Фридрих Вёлер, 1828: синтез мочевины
- Марселен Бертло, 1851-54:
углеводороды, спирты, липиды
- Александр Михайлович Бутлеров, 1864:
автокаталитическая реакция синтеза сахаров из формальдегида.



- 13,7 млрд лет назад – Большой взрыв
- Через 400 000 лет – атомы (водород, гелий, литий)
- Через 1 млрд лет – звезды первого поколения, галактики. В недрах звезд – синтез тяжелых элементов, в том числе С, N, O и других, необходимых для жизни.
- Взрывы сверхновых: синтез тяжелых элементов + рассеивание элементов в пространстве.
- Через 3 млрд лет – звезды второго поколения, содержащие тяжелые элементы.
- Около 4,6 млрд лет назад – наша Солнечная система.
- Синтез органики в протопланетных облаках звезд 2-го поколения



Распространенность элементов во Вселенной.
Жизнь основана на самых распространенных.



Установлено, что абиогенный синтез простой органики возможен:



1) В протопланетном облаке из водорода, азота, угарного газа, цианистого водорода и других простых молекул, обычных в космосе.

Катализаторы – твердые частицы, содержащие железо, никель, кремний).

Органику находят в метеоритах!

Т.о., молодая Земля могла иметь в своем составе большое количество органики с самого начала своего существования.

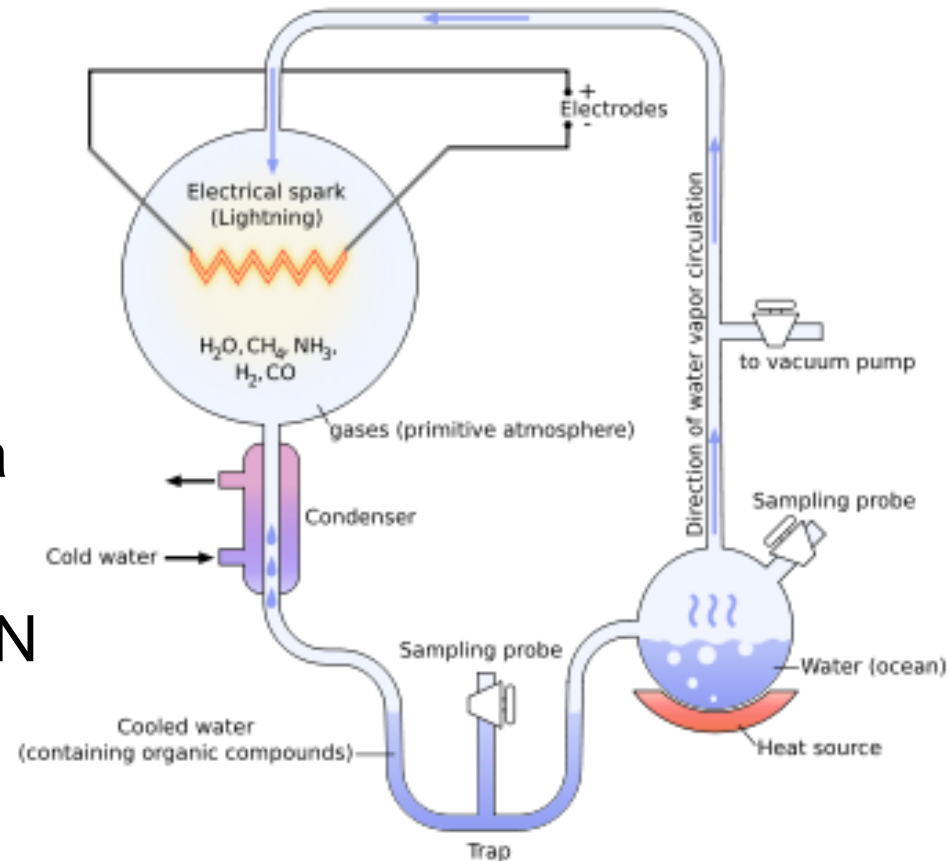
Абиогенный синтез органики продолжался уже на Земле.

Установлено, что абиогенный синтез простой органики возможен:

2) В атмосфере древней Земли и в вулканических газах под действием электрических разрядов (молний). Смеси H_2 , CH_4 , CO , NH_3 , H_2S , HCN .

Эксперимент Стэнли Миллера – 1953, аминокислоты (H_2 , CH_4 , CO , NH_3). Хуан Оро в 1961 г. добавил в смесь HCN и получил аденин.

Без CO_2 синтез идет легко. Если в смеси есть CO_2 – сложнее, требуется восстановитель.

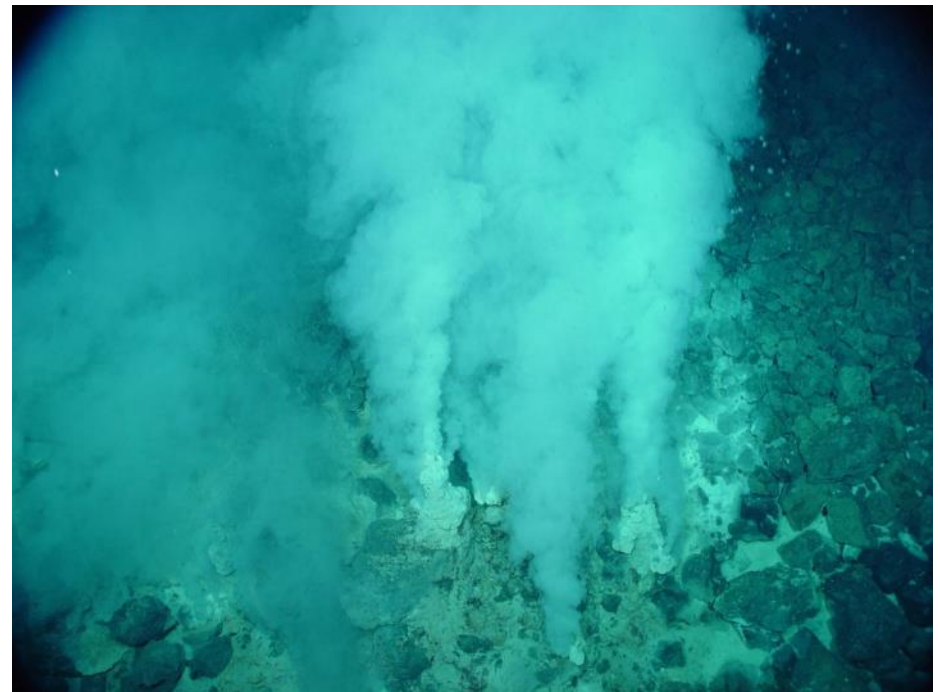
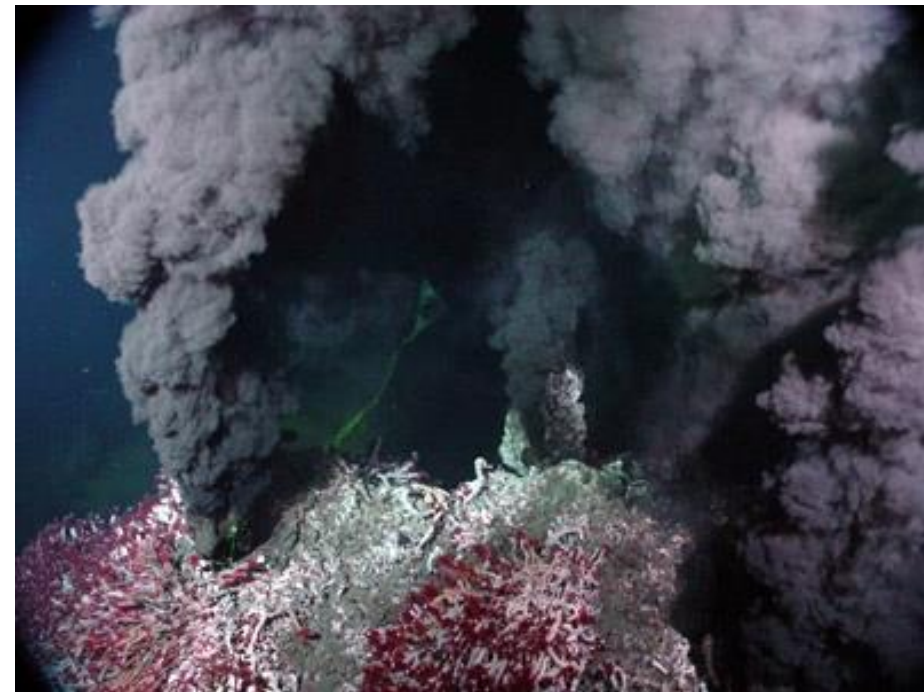


Установлено, что абиогенный синтез простой органики возможен:

3) В гидротермальных источниках из CO , HCN ; катализаторы – железо, никель. Реакции хорошо идут при температуре 80–120 градусов. Такие условия могли существовать в подводных вулканических источниках на молодой Земле. Осн. продукт – гидроксикислоты и аминокислоты. В небольших количествах – в-ва, из которых в иных условиях могут синтезироваться сахара и липиды (альфа-гидрокси- β -валериановая кислота, этиленгликоль) (C. Huber, G. Wächtershäuser. *α -Hydroxy and α -Amino Acids Under Possible Hadean, Volcanic Origin-of-Life Conditions* // Science. 2006. V. 314. P. 630–632.)

4) Абиогенный фотосинтез (фиксация CO_2) на поверхности частиц сульфида цинка при наличии ультрафиолетового излучения. Теория «цинкового мира».

На поверхности сульфида цинка, помимо синтеза разнообразной органики, может идти полимеризация РНК из рибонуклеотидов (Mulkiđjanian, A.Y., 2009. *On the origin of life in the zinc world*)



Черный и белый курильщики. Очень горячие, много металлов.

Черные: FeS , CuS , NiS («железный мир» Гюнтера Вехтерсхойзера)

Реакция Fe^{2+} с H_2S с обр. пирита FeS_2 с выдел. энергии, фиксация CO

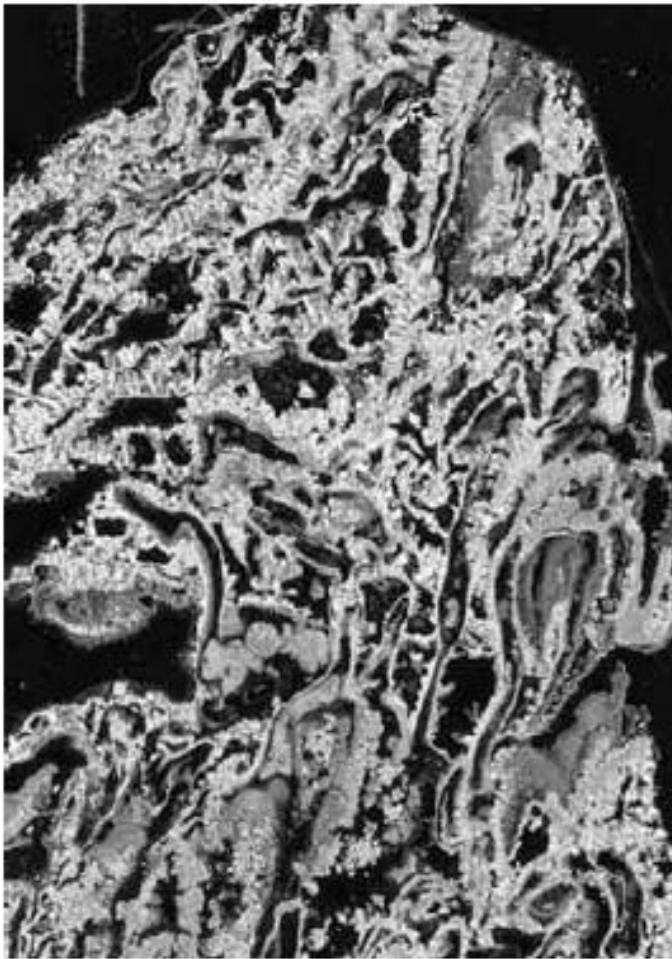
Белые: ZnS , MnS («цинковый мир» Армена Мулкиджаняна)

Абиогенный фотосинтез на ZnS ; д.б. высокое атмосферное давление, чтобы сульфид цинка не выпадал в осадок до того, как поднимется до освещенных верхних слоев воды.

“Lost City” hydrothermal field (третий тип подводных вулканических источников)



40-70⁰C. Щелочные, а не кислые. Мало металлов. Много H₂. Минеральные постройки – пористые. Микрополости, по размеру близкие к живым клеткам, с полупроницаемыми стенками, могли стать вместилищами первых квази-живых систем (гипотеза Майкла Рассела).



Микроскопическое строение щелочного источника, показанное на срезе шириной 1 см и толщиной 30 мкм. Видны связанные друг с другом полости, образующие идеальный инкубатор для возникновения жизни.

Ник Лейн. «Лестница жизни»

В моделях Вехтерсхойзера, Мулкиджаняна и Рассела много общего.

Жизнь зародилась в специфических местообитаниях, где были:

- 1) неорганические компартменты (микроролости), в которых могли накапливаться орг. вещества;
- 2) минеральные поверхности с каталитическими свойствами;

3) энергетические и химические градиенты, которые поддерживались благодаря постоянному притоку гидротермальных растворов из недр и позволяли идти реакциям абиогенного синтеза органики и др. (в спокойном океане первичного бульона, находящемся в состоянии термодинамического равновесия, жизнь никогда не зародилась бы)

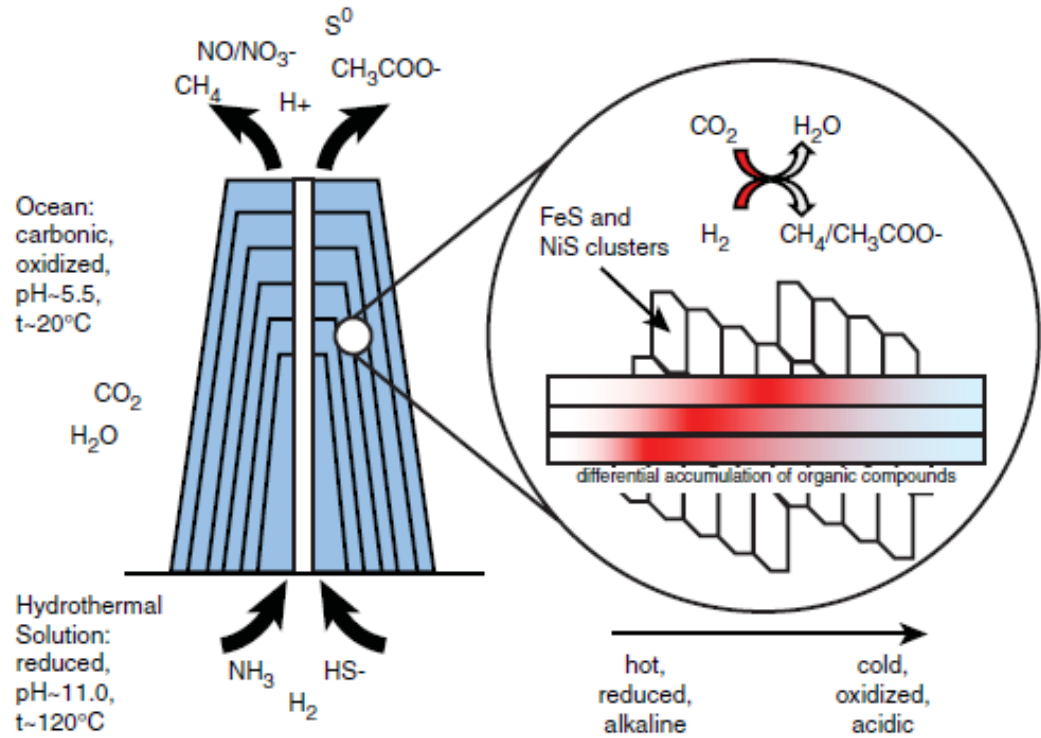


Figure 12-5 Networks of inorganic compartments: flow reactors for primordial chemistry and biochemistry. The data primarily comes from Martin and Russell, 2007.

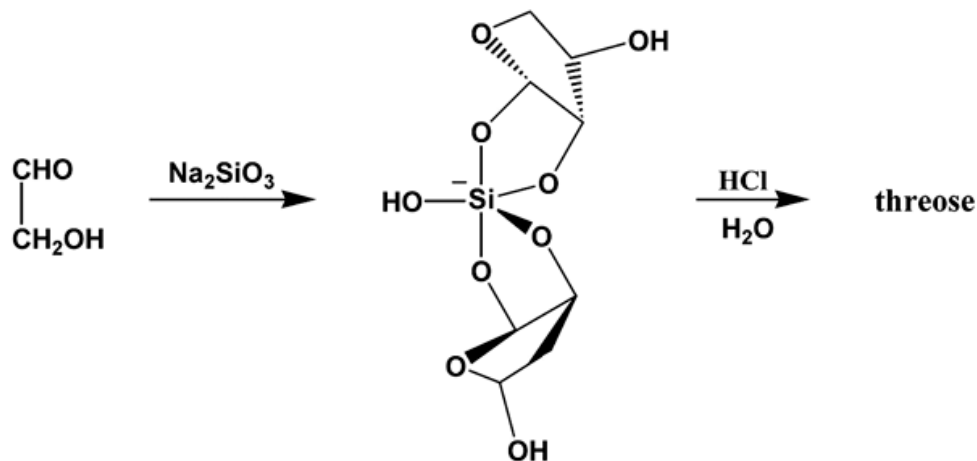
(E. Koonin, The Logic of Chance)

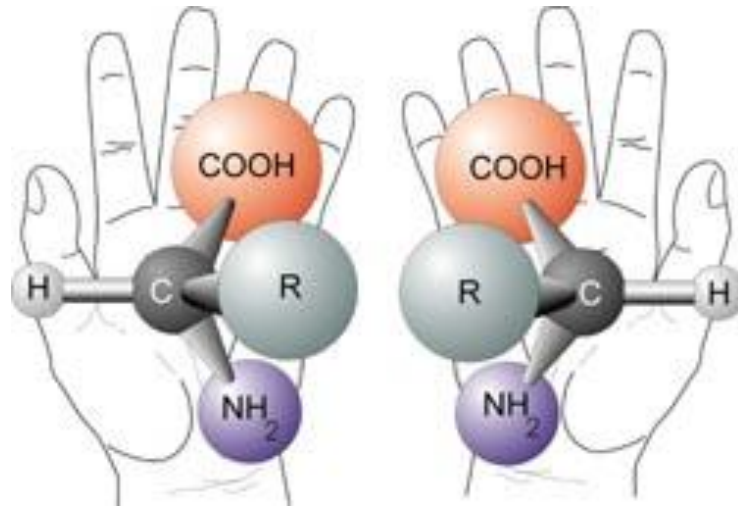
Абиогенным путем сравнительно легко (т.е. в правдоподобных, высоковероятных условиях) могут синтезироваться:

- Углеводороды
- Альдегиды, спирты
- Карбоновые кислоты
- Сахара (реакция Бутлерова)
- Аминокислоты
- Азотистые основания (в аппарате Миллера при добавлении синильной кислоты; кроме того, все четыре азотистых основания синтезируются с высоким выходом из формамида (NH_2CHO) на поверхности TiO_2 в отсутствие воды при ультрафиолетовом облучении. Такие условия существуют, например, в стратосфере, где и сейчас оксид титана составляет заметную долю пылевых частиц).

Проблема избирательного синтеза «нужных» молекул и их стабилизации

- Постепенно решается.
- **Реакция Бутлерова:** водный раствор формальдегида (CH_2O) с добавлением $\text{Ca}(\text{OH})_2$ или $\text{Mg}(\text{OH})_2$ при небольшом нагревании превращается в сложную смесь сахаров. Реакция катализируется собственными продуктами. В стандартных условиях производит смесь из множества сахаров, среди которых молекулы, необходимые для жизни, составляют доли процента и существуют недолго.
- Оказалось, что в присутствии силиката натрия (Na_2SiO_3) реакция становится более упорядоченной, а получающиеся сахара обретают стабильность. Силикат-анион образует комплексы с четырех- и шестиуглеродными сахарами, которые выпадают в осадок и не участвуют в реакции далее. Так накапливаются сахара, имеющие две соседние гидроксильные группы с одной стороны: эритроза, треоза, глюкоза, манноза.





Аминокислоты бывают «левые» и «правые».
Белки состоят из «левых».

Энантиомеры (оптические изомеры) — стереоизомеры, представляющие собой зеркальные отражения друг друга, не совмещаемые в пространстве.

Обладают свойством хиральности, т.е. не совпадают в пространстве со своим зеркальным отражением.

«Центр хиральности» – атом углерода, связанный с четырьмя различными заместителями.

Оптическая активность — способность вращать плоскость поляризации света (противоположные энантиомеры вращают свет в противоположных направлениях).

Проблема избирательного синтеза «нужных» молекул и их стабилизации (2)

- Если в реакционную смесь р-ции Бутлерова добавить гидроксиапатит ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot \text{Ca}(\text{OH})_2$), то на его поверхности избирательно осаждается **рибоза**.
- Еще один избирательный катализатор реакции Бутлерова — комплекс пролина с ионом цинка. Он тоже останавливает реакцию на стадии пяти- и шестиуглеродных сахаров + он стереоспецифичен! Комплекс «левого» пролина с цинком избирательно синтезирует «правые» сахара.
- Присутствие алюмосиликатов также способствует избирательному синтезу «правых» сахаров

Проблема избирательного синтеза «нужных» молекул и их стабилизации (3)

- Полимеризация аминокислот, сахаров и нуклеотидов на поверхности минералов (глина, пирит, апатит и др.) В такой ситуации, в отличие от раствора, могут преимущественно соединяться мономеры одной хиральности. В результате происходит обогащение одним оптическим изомером.
- Хиральное обогащение аминокислот может быть обеспечено фотохимическими процессами с участием поляризованного УФ-света. Поэтому в метеоритах встречаются аминокислоты с заметным избытком L-изомеров.

Биогеохимический круговорот.
Конкуренция между реакциями.
Каталитические циклы.



Но каталитический цикл – еще не жизнь. Чтобы стартовала эволюция, должны появиться катализаторы, обладающие наследственной изменчивостью. Такие как, например, молекулы РНК.

Теория РНК-мира

- Две ключевые функции живых организмов: 1) хранение, размножение и передача **наследственной информации**, 2) активная **работа** по получению энергии, синтезу необходимых молекул, построению и поддержанию всех структур организма.
- Три основных класса биополимеров: белки, ДНК, РНК
- Белки выполняют почти всю «работу», но не могут хранить наследственную информацию
- ДНК хранит наследственную информацию, но не может выполнять «работу»

Теория РНК-мира

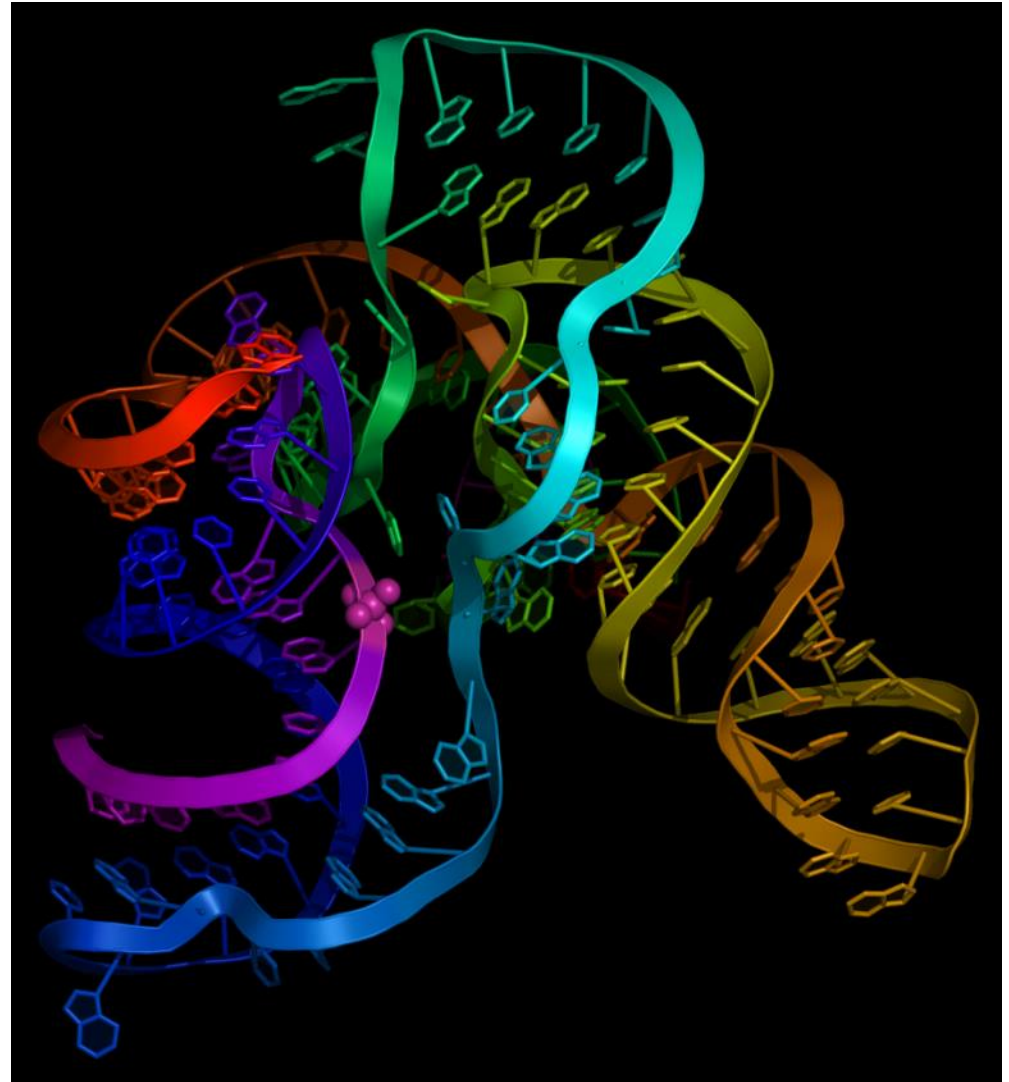
- Только РНК может выполнять обе ключевые функции в одиночку. Именно с нее могла начаться жизнь.
- Уже в 1967-1968 гг Френсис Крик, Лесли Оргел, Карл Вёзе предполагали, что РНК была «первой молекулой жизни»
- Открытие рибозимов (включая каталитическую функцию рРНК) немедленно привело к появлению и быстрому развитию теории РНК-мира (в середине 1980-х).

Методом искусственной эволюции легко выводятся рибозимы:

- лигазы (сшивают НК)
- нуклеазы (режут НК)
- транспептидазы (присоединяют аминокислоту, напр., к другой аминокислоте)
- аптамеры (избирательно связываются с какой-то молекулой)

Труднее (но можно) вывести:

- катализаторы о-в р-ций (нужны кофакторы, ионы металлов или поверхности минералов)
- полимеразы
- мн. др.



рибозим - лигаза

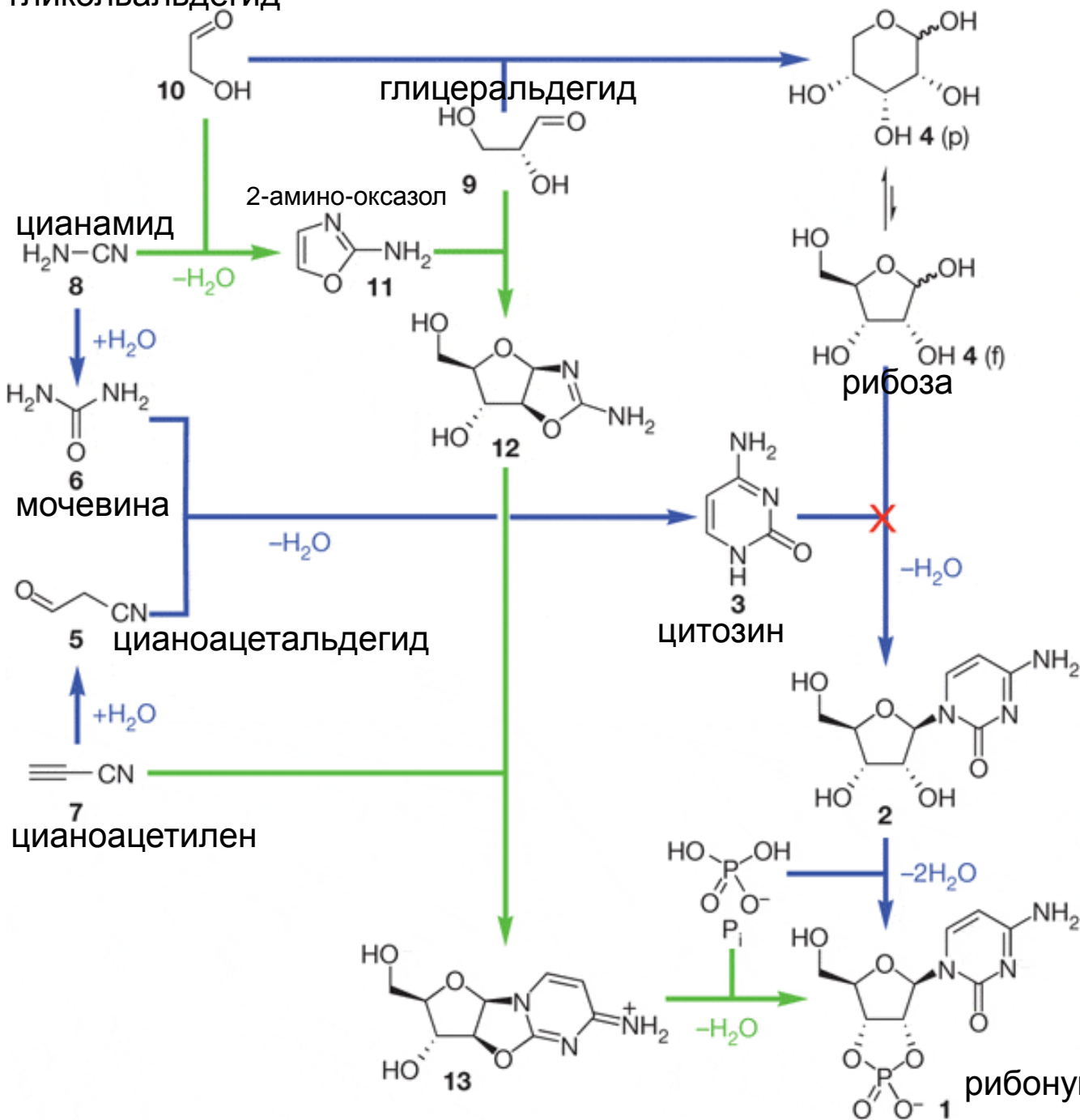
Как решаются проблемы теории РНК-мира

Пример 1: абиогенный синтез нуклеотидов

Проблема абиогенного синтеза нуклеотидов

- Азотистые основания и рибоза могут синтезироваться из простейшей органики в реалистичных условиях.
- Но вот объединяться вместе, чтобы образовать рибонуклеотид, они не хотят (точнее, А и Г синтезируются, хоть и с низкой эффективностью, а Ц и У не получаются совсем).
- Трудно получить рибозу и «правильные» азотистые основания в достаточно чистом виде.

гликольальдегид



Синтез цитидина (Ц) из простейшей органики. *Синими стрелками* показан путь, которым химики пытались идти раньше. Одна из реакций на этом пути оказалась невыполнимой в реалистичных условиях. Эта реакция — соединение рибозы (4) с азотистым основанием цитозином (3) — перечеркнута *красным крестиком*. *Зелеными стрелками* показан путь, найденный британскими химиками в 2009 г. M.W. Powner, B. Gerland, J.D. Sutherland. Synthesis of activated pyrimidine ribonucleotides in prebiotically plausible conditions // Nature. 2009. V. 459. P. 239–242.

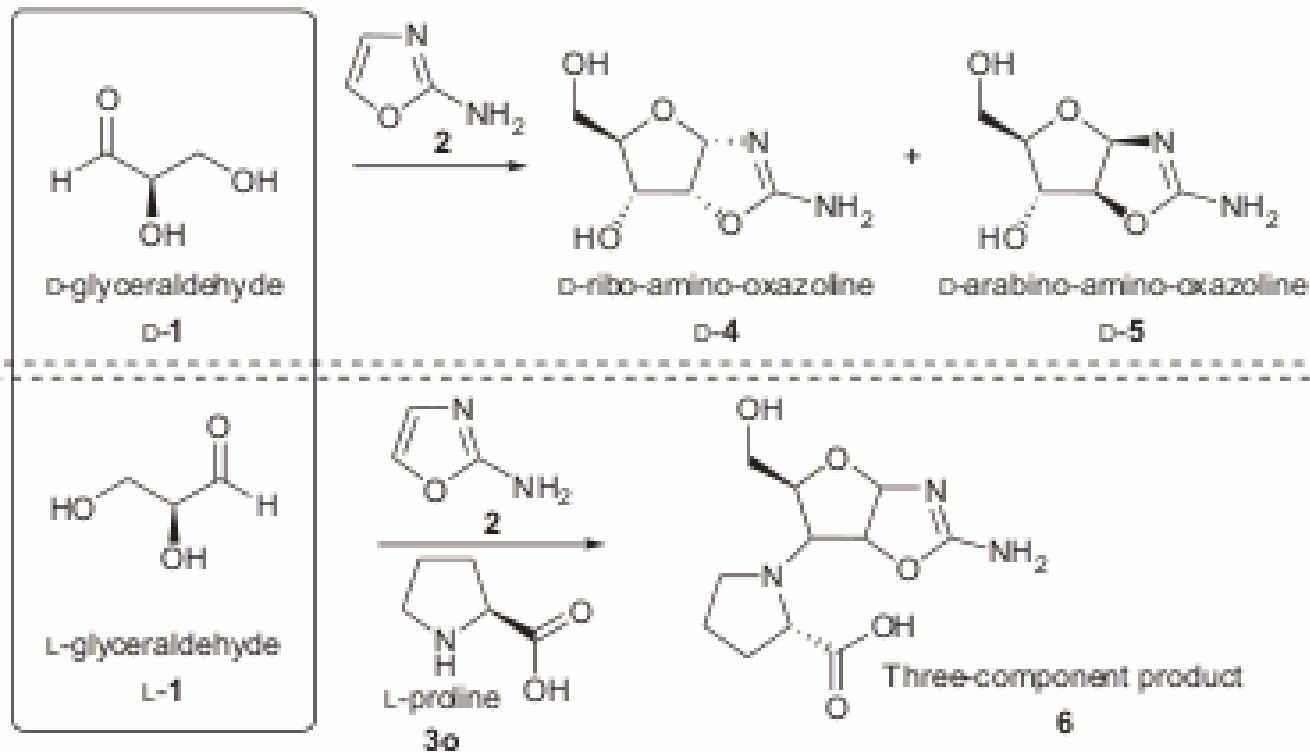
Ключевые особенности найденного способа абиогенного синтеза пиримидиновых нуклеотидов

- Фосфат присутствует в смеси с самого начала. Выполняет роль буфера, резко повышает выход «нужных» продуктов.
- В смеси сразу присутствуют и азотистые соединения, и простейшие углеводы.
- Побочный продукт (мочевина) играет роль катализатора на последующих этапах.
- Ультрафиолет превращает часть Ц в У и «отбирает» из всей массы получившихся разнообразных пиримидиновых нуклеотидов именно Ц и У (только они устойчивы к УФ).

Продолжение исследований в этом направлении: получение хирально чистых рибонуклеотидов

- Изящество открытого Сазерлендом пути наводит на мысль, что он не «придуман», а «угадан». В таком случае следует ожидать новых открытий.
- В 2011 вышла статья группы Джейсона Хейна из Калифорнии, где они, добавляя к системе Сазерленда различные аминокислоты, получили **стереоспецифический** синтез рибонуклеотидов.
- Более того, достаточно было небольшого избытка одного из стереоизомеров аминокислоты, чтобы в конце концов получились хирально чистые рибонуклеотиды!

Hein, J.E., Tse, E., Blackmond, D.G., 2011. A route to enantiopure RNA precursors from nearly racemic starting materials // Nat. Chem. 3, 704–706.



- Аминокислоты вмешиваются в синтез Сазерленда на стадии реакции 2-амино-оксазола с глицеральдегидом.
- Пара глицеральдегида с аминокислотой той же хиральности реагирует в 4 раза быстрее, чем разнохиральная. Избыток L-аминокислоты связывает L-глицеральдегид в побочный путь реакции, оставляя для синтеза рибонуклеотидов больше D-изомеров сахара
- Т.о., достаточно, чтобы в синтез Сазерленда попал раствор аминокислот, хотя бы немного хирально обогащенный (напр., в результате фотохимических процессов под действием УФ), чтобы в итоге получились хирально чистые рибонуклеотиды.

Солнечный ультрафиолет на заре «мира РНК» мог служить фактором отбора:

- Самых УФ-стойких азотистых оснований, образующих комплементарные пары (а это как раз **А, Г, У, Ц**)
- **Хирально чистых олигонуклеотидов** среди рацемических. Синтез коротких РНК из нуклеотидов идет на поверхности минералов (алюмосиликатные глины, сульфиды металлов) в присутствии пирофосфатов при упаривании воды и нагревании до 100-120 градусов. Хирально чистые олигонуклеотиды устойчивее к УФ. Олигонуклеотиды из 3-5 звеньев достаточно коротки, чтобы даже из рацемической смеси нуклеотидов случайно получались хирально чистые молекулы, и при этом достаточно длинны, чтобы стэкинг-взаимодействие (взаимная защита нуклеотидов от УФ) давало заметный бонус к защите. Присоединение к такой цепочке нуклеотида другой хиральности неустойчиво, т.к. он хуже вступает в стэкинг-взаимодействие и станет слабым звеном молекулы. По мере роста цепи этот эффект только усиливается.
- **Длинных молекул РНК** из более коротких.
- **Молекул РНК, содержащих локальные двуспиральные участки (шпильки)**, из молекул со случайными последовательностями. Это повышает вероятность возникновения активных рибозимов.
- + Возможность абиогенного фотосинтеза на ZnS
- + Хиральное обогащение аминокислот может быть обеспечено фотохимическими процессами с участием поляризованного УФ-света.
- **ВЫВОД:** жизнь почти наверняка зародилась на мелководье, скорее всего – в континентальных гидротермальных водоемах. В них к тому же и ионный состав ближе к характерному для живых клеток.



Путь абиогенного синтеза нуклеотидов, открытый Сазерлендом и его коллегами, хорошо идет при температурах и рН, встречающихся в небольших водоемах.

В письме своему другу Джозефу Хукеру Дарвин осторожно предположил, что жизнь могла зародиться из неживой материи в «маленьком теплом пруду». Вполне возможно, что он и на этот раз оказался прав.

*"It is often said that all the conditions for the first production of a living organism are now present, which could ever have been present. But if (and oh what a big if) we could conceive **in some warm little pond with all sorts of ammonia and phosphoric salts, - light, heat, electricity etc.** present, that a protein compound was chemically formed, ready to undergo still more complex changes, at the present day such matter wd be instantly devoured, or absorbed, which would not have been the case before living creatures were formed." Darwin, 1871*

Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

Лекция 13

markov_a@inbox.ru

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ (продолжение)

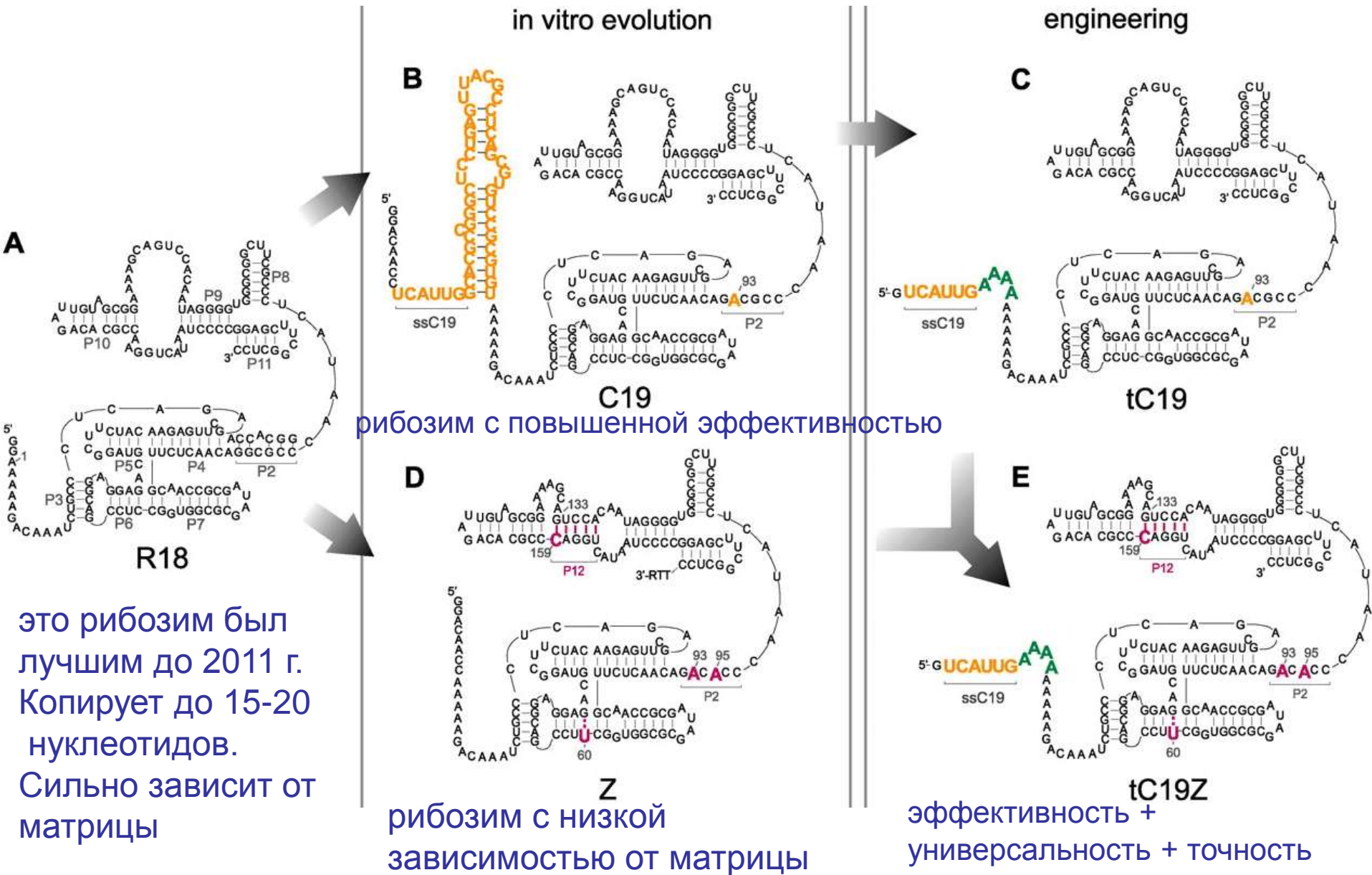


Как решаются проблемы теории РНК-мира

Пример 2: Рибозимы – РНК-полимеразы

- Ключевым компонентом РНК-мира предположительно были молекулы РНК с РНК-полимеразной активностью (рибозимы, катализирующие репликацию молекул РНК).
- Появление таких рибозимов обеспечило бы наследственность и старт «дарвиновской» эволюции.
- У современных организмов таких рибозимов нет (они были вытеснены более эффективными белковыми ферментами-полимеразами)
- Пытаются получить искусственно (разумное проектирование + искусственная эволюция)
- Проблемы: 1) трудно отбирать «удачных» мутантов, 2) пока нет способа точно предсказывать свойства молекулы РНК по ее первичной структуре.

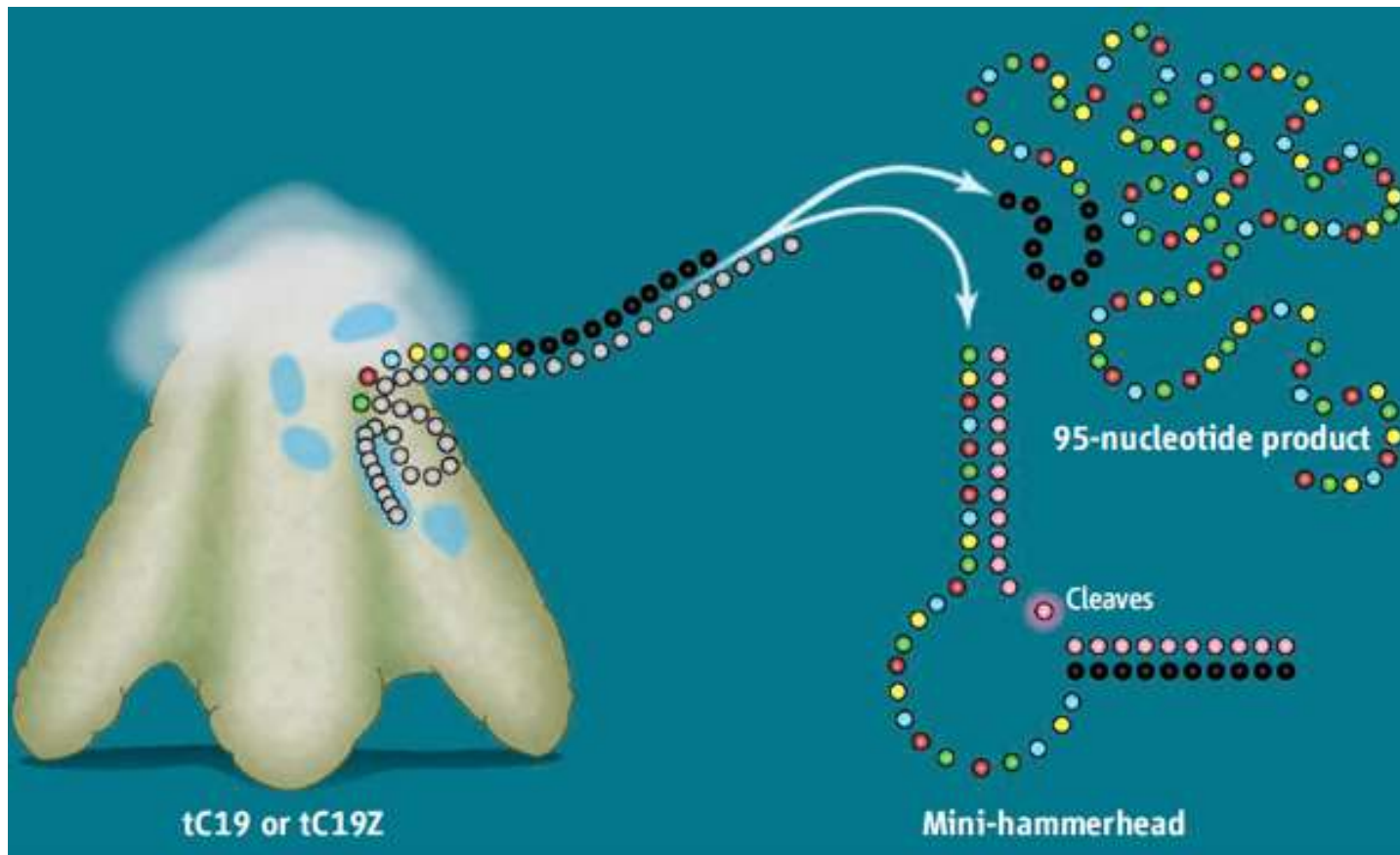
Рибозимы с РНК-полимеразной активностью



A. Wochner, J. Attwater, A. Coulson, P. Holliger. Ribozyme-Catalyzed Transcription of an Active Ribozyme // *Science*. 2011. V. 332. P. 209–212

Как удалось усовершенствовать R18:

- Новый метод отбора лучших РНК-полимераз: гены рибозимов прикрепляют к магнитным шарикам в водно-жировой эмульсии (каждый шарик оказывается в своей капле воды). Это позволяет затем отобрать те шарики, где рибозим синтезировал больше всего копий матрицы.
- Это позволило перепробовать десятки миллионов модификаций R18.
- Отбор вели в двух направлениях: 1) на эффективность копирования «самой удобной» матрицы (получили рибозим C19) и 2) на универсальность (снижение зависимости от матрицы). Получили рибозим Z.
- Объединили удачные мутации в одной молекуле РНК методом «разумного проектирования» и получили рибозим tC19Z.



Новый рибозим (tC19 или tC19Z) и его «достижений». Рибозим работает с матрицей (молекулой РНК, которую нужно копировать; *серые шарики*) с заранее приделанным праймером (*черные шарики*). Начиная от праймера, рибозим синтезирует на матрице комплементарную ей цепочку РНК, присоединяя нужные нуклеотиды по одному (*разноцветные шарики*). В результате могут быть скопированы молекулы РНК длиной до **95 нуклеотидов** (*справа вверху*), в том числе **активный рибозим Mini-hammerhead** (*справа внизу*), который умеет разрезать в определенном месте молекулы РНК с определенной последовательностью нуклеотидов (*розовые шарики*) **ВПЕРВЫЕ ПРОДЕМОНСТРИРОВАНА РЕПЛИКАЦИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОЛЕКУЛЫ РНК ПРИ ПОМОЩИ РИБОЗИМА – РНК-ПОЛИМЕРАЗЫ.**

Дальнейшее усовершенствования рибозимов-полимераз:

- Оказалось, что искусственную эволюцию удобно вести во льду; это позволило улучшить прежние показатели.
- Получены рибозимы, способные реплицировать длинные (до 206 нуклеотидов) молекулы РНК, но не любые, а лишь с определенными последовательностями нуклеотидов

(Attwater J., Wochner A., Holliger P. 2013. In-ice evolution of RNA polymerase ribozyme activity // Nature Chemistry)

- Таким образом, в «РНК-вселенной» уже найдены рибозимы, способные размножать другие рибозимы.
- Пока нет рибозимов, способных размножать самих себя.
- Но это и не обязательно! Могло быть «содружество» размножающихся рибозимов. **Одни** молекулы (рибозимы с РНК-полимеразной активностью) размножали короткие молекулы РНК, а **другие** (лигазы) собирали из коротких молекул более длинные, в том числе: 1) копии самих себя, 2) копии рибозимов-полимераз.
- Иными словами, возможна система поэтапной взаимной репликации.

Манфред Эйген (р. 1927) показал, что для устойчивого воспроизводства репликатора необходима достаточно высокая точность репликации (не более 1-10 мутаций на геном, в зав. от параметров) (Eigen threshold). Но чтобы обеспечить такую точность, геном должен быть большим, а для большого генома нужна еще большая точность.

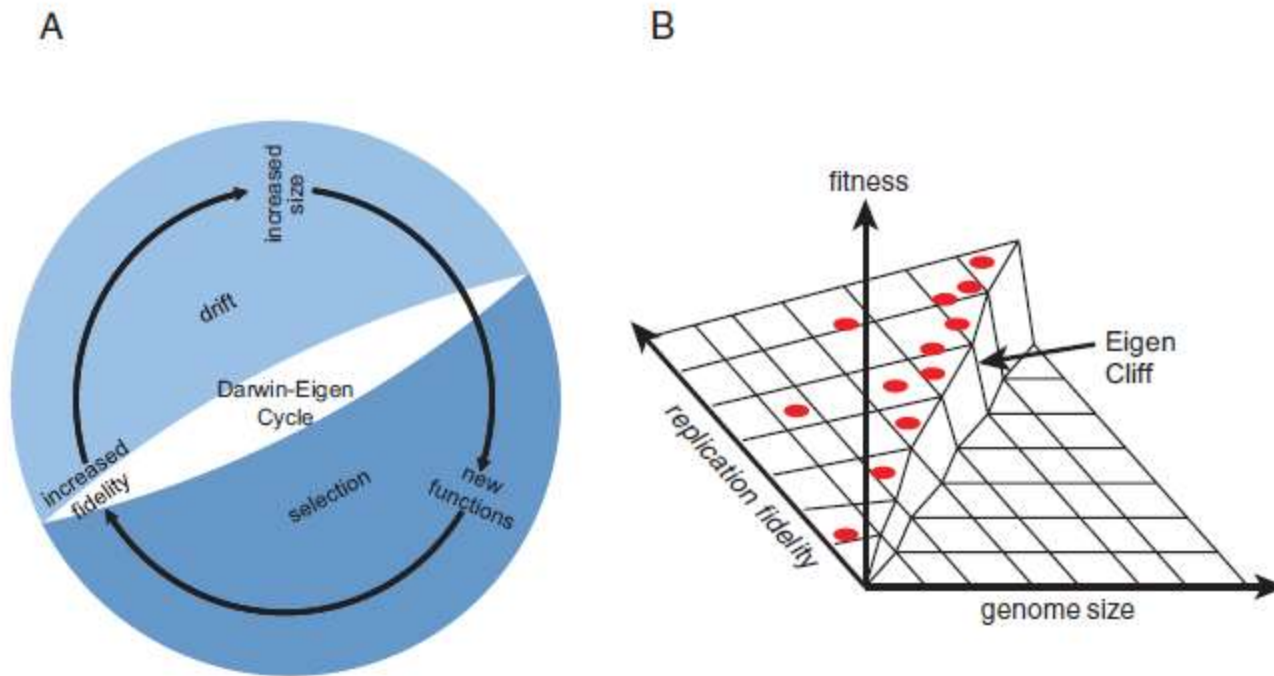


Figure 12-1 Replication fidelity and evolution: (A) The Darwin-Eigen cycle; (B) Evolution at the edge of the Eigen cliff.

Проблема мутационной деградации (преодоления эйгеновского порога)

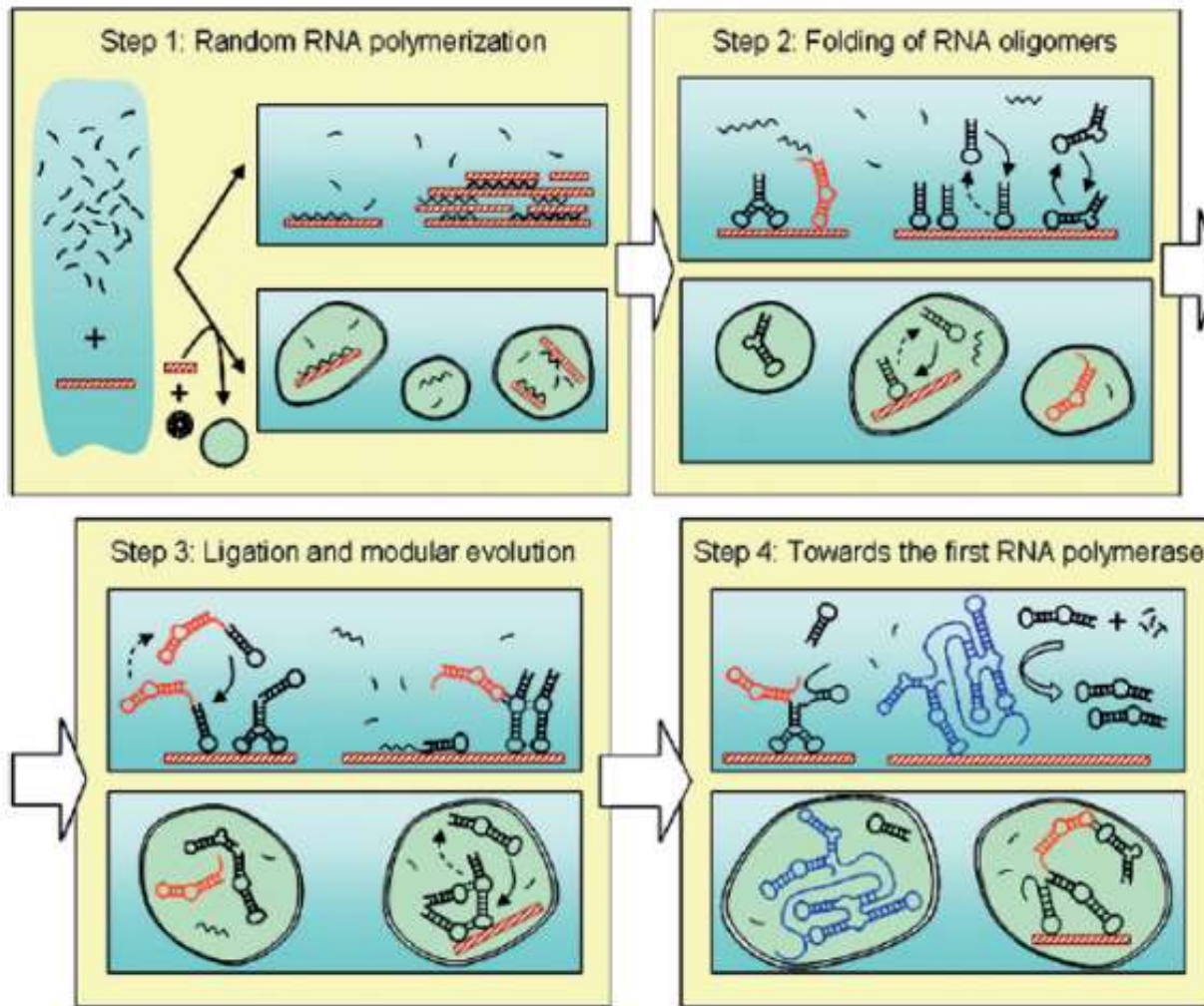
- Первые рибозимы-полимеразаы, по идее, были 1)большими и 2)очень неточными. Они не смогли бы синтезировать ни одной своей копии без множества вредных мутаций. Неизбежное вырождение и гибель.
- Справиться с проблемой мутационной деградации на ранних этапах РНК-мира могли помочь: 1)кооперация нескольких рибозимов, размножающих друг друга, 2)полимеризация только коротких олигонулеотидов, 3)использование рекомбинации (лигирования, сборки из кусочков) вместо полимеризации длинных молекул.

Рибозимы-лигазы – «мостик» на пути к первому репликатору

- *лигирование* (сшивание коротких РНК в более длинные) дается рибозимам куда лучше, чем репликация путем последовательного присоединения нуклеотидов (удлинения праймера). Рибозимы-лигазы получаются легко и в большом разнообразии из случайных, причем довольно коротких, последовательностей нуклеотидов.
- На этом основании предлагаются модели, в которых путь к эффективному рибозиму-полимеразе идет через два промежуточных этапа (Briones C., Stich M., Manrubia S.C. 2009. The dawn of the RNA World: Toward functional complexity through ligation of random RNA oligomers // RNA. V. 15. P. 743-749):

Рибозимы-лигазы – «мостик» на пути к первому репликатору

- **Случайная полимеризация коротких РНК на минеральных матрицах.** Хорошо показал себя в этом отношении монтмориллонит, на котором удается синтезировать (без помощи ферментов, из нуклеотидов, активированных имидазолом или 1-метиладенином) одноцепочечные РНК до 50 нт (это с разными хитростями, праймерами, и это обычно полимеры одного нуклеотида) или до 20 нт без хитростей и без праймеров, из всех четырех нт попеременно (Huang & Ferris, 2006).
- **Формирование больших и сложных РНК путем сшивания (лигирования) маленьких.** Этот процесс катализируют спонтанно возникающие (в результате полимеризации на минералах) простые рибозимы-лигазы. Ligation-based синтез сложных и больших РНК идет до тех пор, пока наконец не появится рибозим – РНК-полимераза (см. рисунок).



Stepwise process toward a template-dependent RNA polymerase. In every step we depict two possible and compatible scenarios: evolution on mineral surfaces (shown as brown rectangles) in bulk solution, as well as evolution inside vesicles that could also encapsulate mineral particles. Functional hairpin structures (with ligase activity) are shown in red. Solid and dotted arrows stand for the surface-bound to in-solution equilibria. The RNA polymerase emerging from this process is depicted in blue (из Briones et al., 2009).

Взаимное размножение двух рибозимов (в качестве «пищи» используются олигонуклеотиды).

Это не полимеразы, а лигазы (сборка из фрагментов)

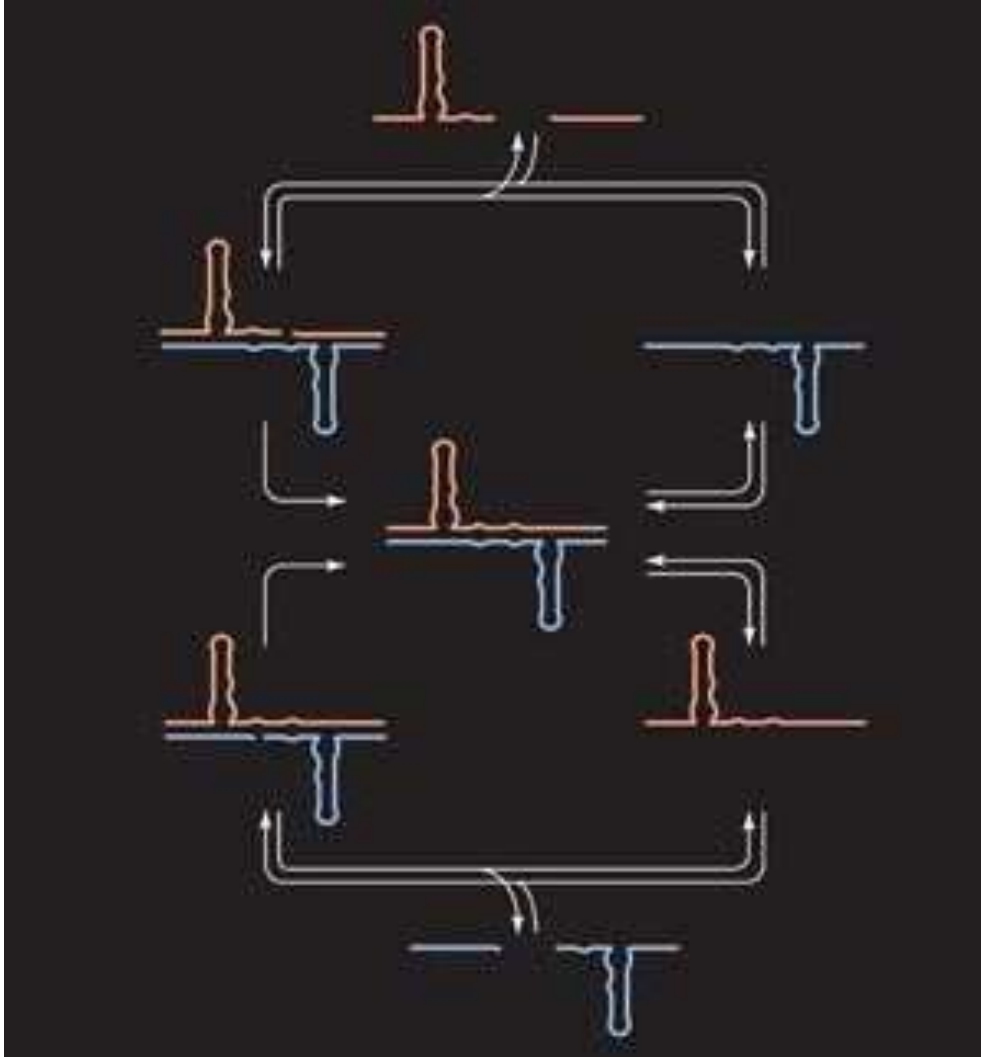
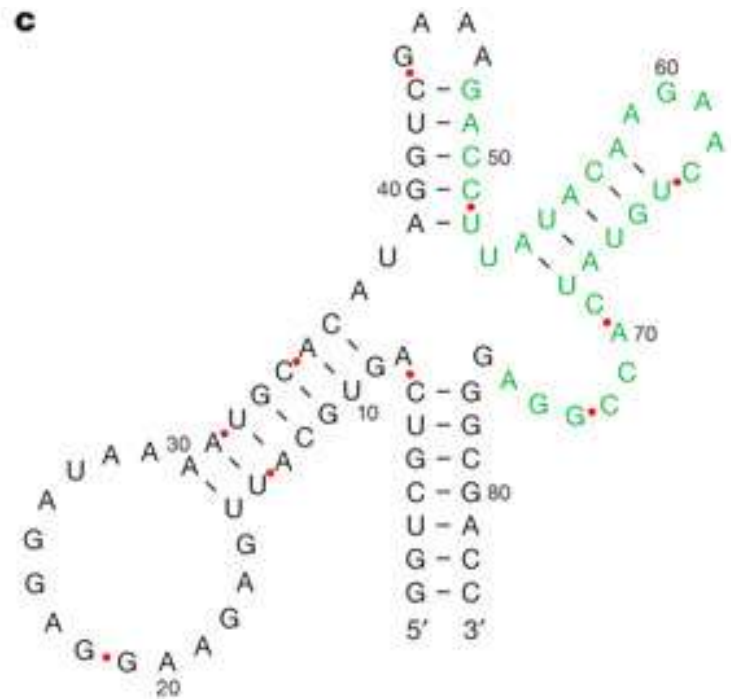
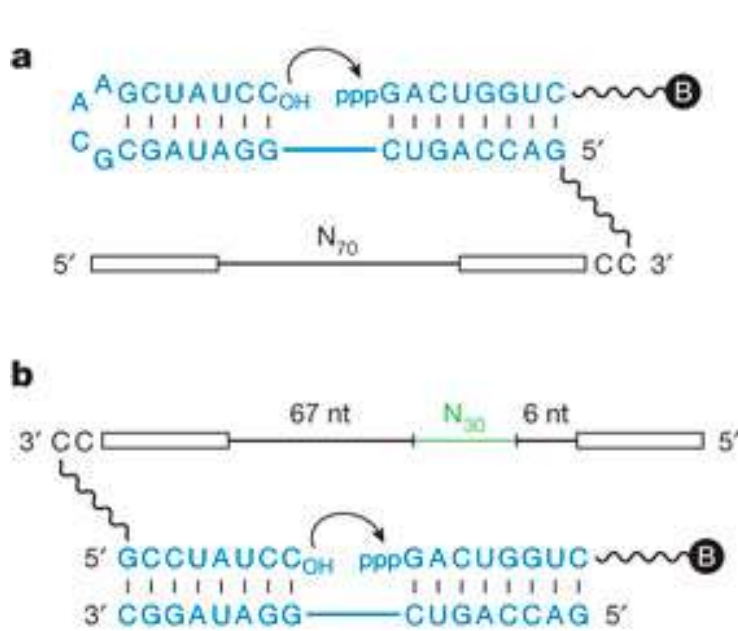


Схема репликации рибозимов в опыте Линкольн и Джойса (2009). Исходными субстратами служат 4 олигонуклеотида (два розовых и два голубых). Голубой рибозим служит матрицей для сборки розового рибозима из двух розовых олигонуклеотидов, а розовый рибозим — матрицей для сборки голубого рибозима из двух голубых олигонуклеотидов.

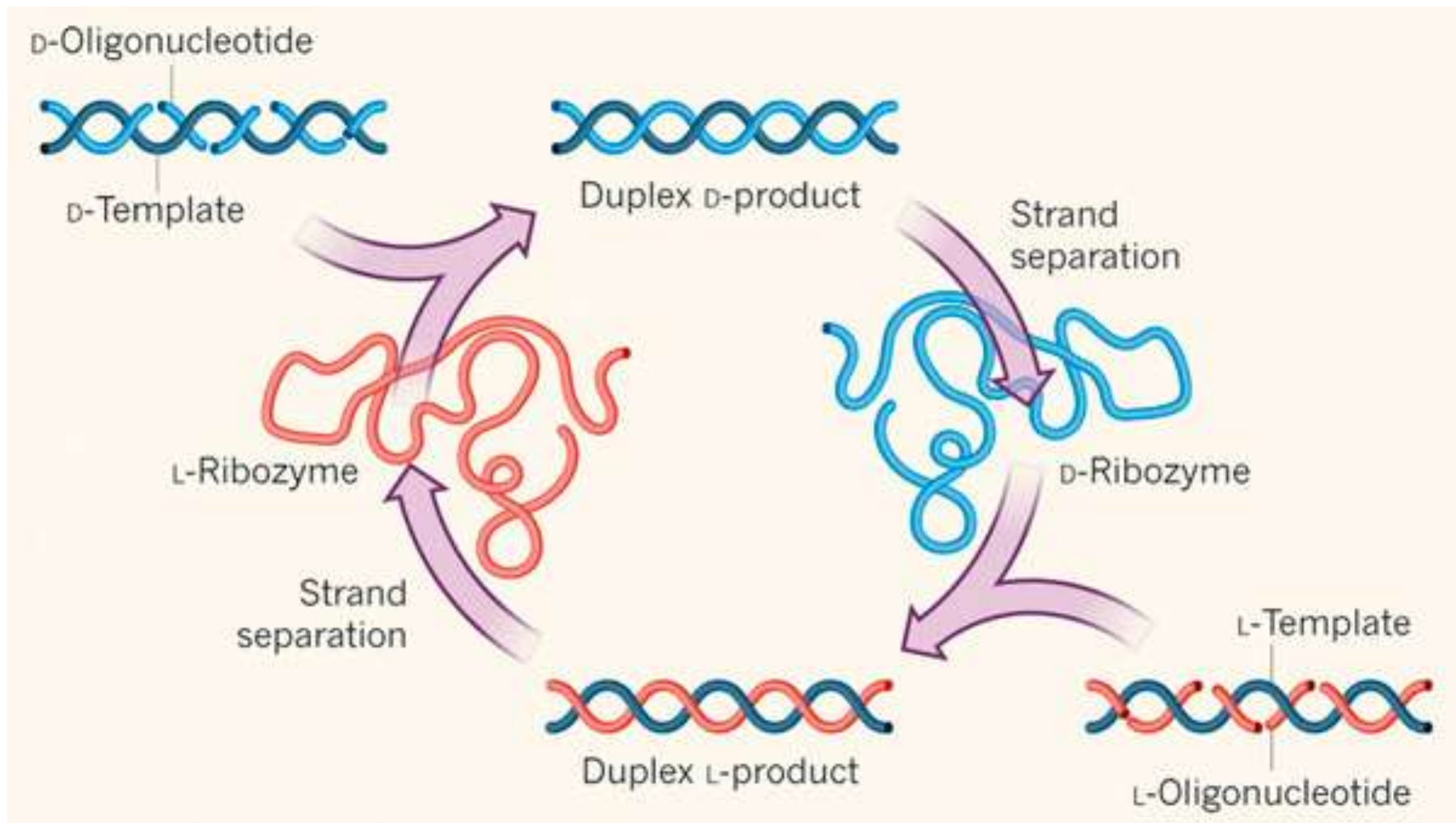
Это направление быстро развивается. Уже получены сообщества из 3-4 «помогающих» друг другу рибозимов, которые вместе размножаются эффективнее, чем рибозимы - «эгоисты», которые размножают только сами себя.

- T.A. Lincoln, G.F. Joyce. Self-Sustained Replication of an RNA Enzyme // Science, 2009
- Vaidya et al., 2012. Spontaneous network formation among cooperative RNA replicators // Nature 491 (7422): 72-7



Методом искусств. эволюции получены рибозимы, катализирующие матричный синтез молекул РНК противоположной хиральности (из активированных олиго- и мононуклеотидов). Эти рибозимы умеют синтезировать и собственные зеркальные копии, которые, в свою очередь, катализируют репликацию исходных рибозимов.

Это возможный путь решения двух проблем: 1) хирального ингибирования (работа новых рибозимов не тормозится в присутствии нуклеотидов противоположной хиральности) и 2) зависимости от матрицы. Левые и правые нити РНК не образуют друг с другом уотсон-криковских связей, поэтому эффективность работы новых рибозимов почти не зависит от последовательности нуклеотидов в реплицируемой матрице.



Так могла происходить взаимная репликация левых (L) и правых (D) рибозимов. Левый рибозим сшивает (лигирует) правые олигонуклеотиды, присоединившиеся к комплементарной правой матрице. В результате образуется двойная спираль из двух комплементарных нитей правой РНК. Затем она расплетается на две нити (Strand separation), одна из которых (D-Ribozyme) катализирует соединение левых олигонуклеотидов на левой матрице. После разделения нитей получившегося дуплекса образуется левый рибозим.

Получается, что все этапы в общих чертах уже расшифрованы:

- Проблема абиогенного синтеза простой органики решена;
- Найден правдоподобный путь абиогенного синтеза рибонуклеотидов из простой органики;
- Открытие рибозима tC19Z (в 2011 г.) показало, что рибозимы могут реплицировать олигонуклеотиды (короткие молекулы РНК длиной до 95 нуклеотидов); в 2013 г. новый рекорд: 206 нуклеотидов.
- Показано, что пары рибозимов могут размножать друг друга, используя олигонуклеотиды в качестве исходного субстрата.
- Таким образом, **весь путь от неорганических веществ до первого репликатора** (сообщества рибозимов, размножающих друг друга, с наследственностью и изменчивостью) практически разгадан. Осталось лишь доработать некоторые «стыки» (например, решить проблему праймеров в опытах с рибозимами – РНК-полимеразами).
- Как только появляется репликатор, дальше дело «само пойдет», потому что включится дарвиновский эволюционный механизм.
- Добавим к этому *«аргумент от миллиарда триллионов планет»*, и проблема происхождения жизни, кажется, решена!
- А может быть, и добавлять необязательно (в таком случае есть шанс найти жизнь на других планетах)

Неферментативная репликация РНК

- Путь от абиогенной органики до первого репликатора в рассмотренных моделях все-таки должен быть пройден (почти) без помощи дарвиновского механизма.
- Однако имеется процесс, привлечение которого позволяет **отодвинуть старт дарвиновской эволюции на более ранние этапы абиогенеза**. Это неферментативный матричный синтез (*неферментативная репликация*) РНК (или, возможно, другого полимера, который был предшественником РНК – например, ПНК, пептидо-нуклеиновые кислоты).

Неферментативная репликация РНК (НР РНК)

В 1980-е годы активно изучал Лесли Оргел (напр.: Inoue, Orgel, 1983). Он добился немалых успехов; в частности, удалось реплицировать матрицу из 14 нуклеотидов G и C (Acevedo, Orgel, 1987).

К концу жизни Оргел почти разочаровался в идее из-за многочисленных неразрешенных трудностей (Orgel, 2004).

Однако в наши дни дело Оргела продолжил Нобелевский лауреат Джек Шостак.

Особенностью его подхода является уверенность в том, что дело происходило внутри «протоклеток», окруженных липидными мембранами, а не в микрополостях минералов, как считают многие другие авторы (Adamala, Szostak, 2013).

8 проблем НР РНК

(Jack W Szostak. 2012. The eightfold path to non-enzymatic RNA replication // Journal of Systems Chemistry. V. 3. P. 2.)

Проблема 1: Региоспецифичность.

В ходе НР наряду с правильными связями (3'-5') образуются неправильные (2'-5').

Пути решения: 1) можно повысить долю правильных связей, используя в качестве катализатора НР ионы цинка (а не магния); 2) активировать нуклеотиды не имидазолом, а 2-метил-имидазолом.

Главное: такая *ненаследуемая* вариабельность связей (несовершенная региоспецифичность) не препятствует развитию наследуемых функций и эволюции функциональных рибозимов.

В 2013 году Шостак и его коллеги экспериментально показали, что функциональные РНК устойчивы к случайной ненаследуемой гетерогенности 2'-5' и 3'-5' связей (Engelhart et al., 2013).

Проблема 2: Высокая температура плавления РНК-дуплексов. В рез-те НР получается двойная спираль. Ее трудно разделить на две цепочки, чтобы цикл мог продолжиться (при условиях, совместимых с НР).

Предполагается, что условия в «колыбели жизни» чередовались (Ricardo, Szostak, 2009): то становилось горячо (напр., из-за геотермальных выбросов), и двойные спирали расплетались; то прохладно (выброс смешивался с окружающей водой), и НР могла продолжаться.

+ на помощь приходит несовершенная региоспецифичность! Примесь «неправильных» связей (2'-5') сильно снижает температуру плавления РНК-дуплексов.

+ несовершенная региоспецифичность могла помогать рибозимам совмещать каталитическую «работу» с функцией матрицы для НР. С каждой матрицы копировались варианты реплик с большей или меньшей долей неправильных связей. Первые хуже сворачивались в трехмерные структуры, но лучше выполняли функции матриц. Вторые хорошо работали рибозимами, но с трудом реплицировались. Гомогенные продукты не смогли бы справиться с обеими задачами одновременно.

Возможно, несовершенная региоспецифичность – не «проблема», а ценнейшее свойство, которое и позволило РНК стать «первой молекулой жизни».

Проблема 3: Низкая точность копирования (как преодолеть порог Эйгена?)

Чтобы эффективно копировать функциональные рибозимы до появления РНК-полимераз, НР должна иметь частоту ошибок не более 0,02 (примерно). Как правило, она выше: порядка 0,17. Можно снизить до 0,10 – 0,05, если брать матрицы с повыш. содержанием GC (бол-ство ошибок – при попытке присоединить U).

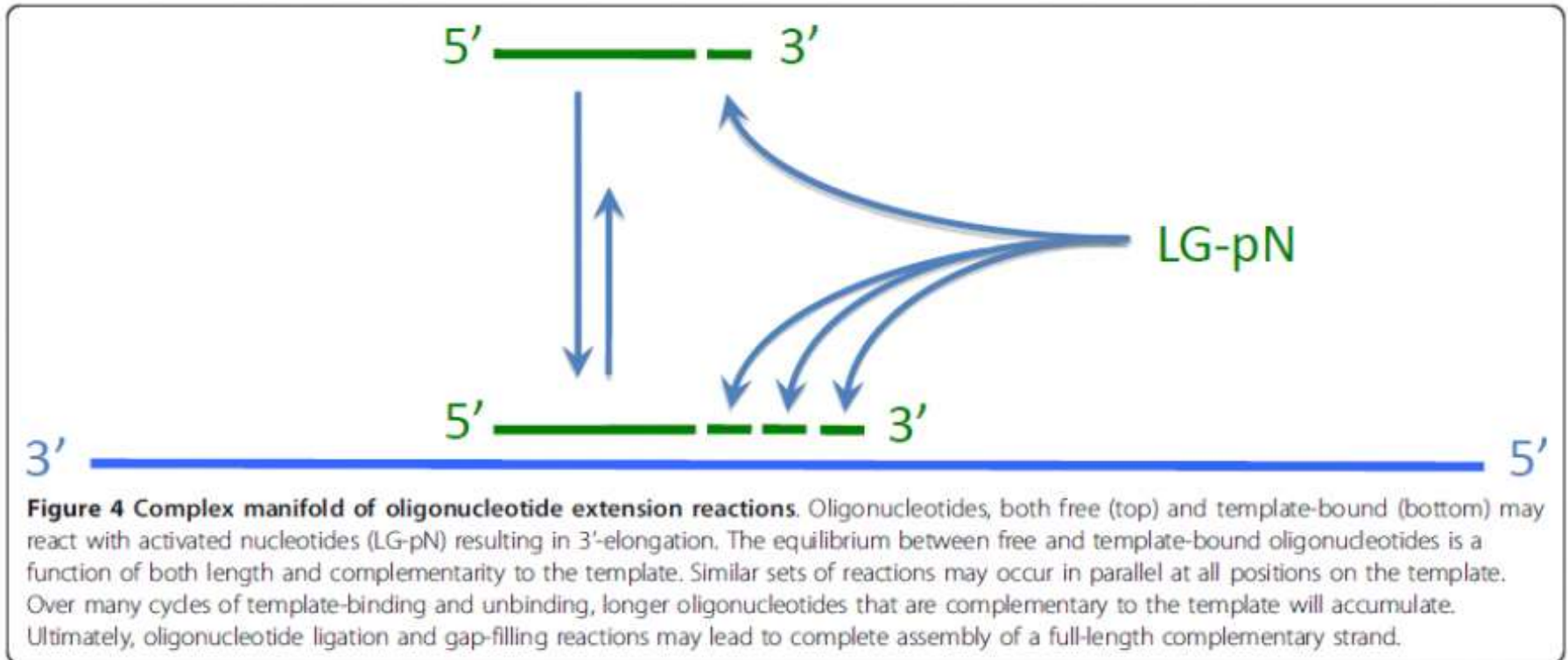
Пути решения: 1) замена У на 2-тио-У или 2-селено-У. Эти модифицированные нуклеотиды встречаются в тРНК у совр. организмов, в антикодонах: это повышает точность трансляции (2-тио-У реже образует «неправильную» пару с Г)! М.б. это древний рудимент из эпохи пре-РНК-мира?

Задержка после ошибки (post-mismatch stalling). НР замедляется после присоединения неправильного нуклеотида. *Поэтому те акты репликации, которые проходят без ошибок, заканчиваются быстрее.* Если нити быстро расплетаются и снова подвергаются НР, итоговая точность НР будет в 2-5 раз выше, чем кажется, когда ее (точность) измеряют единожды в конце опыта, после того, как все матрицы один раз отреплицировались. Так можно преодолеть барьер Эйгена, даже имея базовую частоту ошибок 0,05 – 0,08 вместо требуемых 0,02.

Проблема 4: Низкая скорость копирования (НР идет в том же временном масштабе, что и самопроизвольная деградация копируемой матрицы).

НР идет быстрее во льду при -20 градусах, но для Шостака это не подходит, т.к. в таких условиях разрушаются мембранные пузырьки.

Рассматривается возможность репликации путем присоединения коротких комплементарных олигонуклеотидов (из 2-5 нт) с последующим заполнением просветов и лигированием кусочков в единую комплементарную нить (James, Ellington, 1997). Короткие комплементарные олигонуклеотиды могут образовываться спонтанно на матрице, потом они отсоединяются от нее, потом могут снова присоединяться и т.д.



Проблема 5: реактивация.

Активированные нуклеотиды гидролизуются, что снижает эффективность НР, а как реактивировать гидролизованные нуклеотиды, не разрушив копируемую матрицу, непонятно. Существующие способы реактивации нуклеотидов портят матрицу.

Решение – перейти от замкнутой системы к проточной. РНК-матрицы (или мембранные пузырьки, их содержащие) нужно закрепить (например, на поверхности минералов) и поместить в проточную систему с постоянным притоком свежих активированных нуклеотидов (из близлежащего «маленького теплого пруда Сазерленда-Дарвина»)

Проблема 6: Двухвалентные ионы металлов, высокая концентрация которых необходима для НР, катализируют не только НР, но и деградацию одноцепочечных РНК и разрушение липидных мембран «протоцитов». Кроме того, они повышают температуру плавления РНК-дуплексов.

Решается путем добавления правильного хелатора (напр., цитрата; см. ниже)

Проблема 7: Обратное слипание комплементарных цепочек (strand reannealing) – идет быстрее, чем НР, и блокирует НР: получается стабильная двухцепочечная РНК, которая не может реплицироваться путем НР, пока цепочки не разъединятся.

Простейший путь решения – уменьшить концентрацию РНК (матриц). Т.к. скорость «обратного слипания» пропорциональна квадрату концентрации. Допустимые максимальные концентрации должны быть низкими: всего несколько молекул на протоклетку диаметром в несколько мкм. А несколько молекул примитивного рибозима едва ли могли сделать хоть что-то, приносящее пользу протоклетке.

Замедлить обратное склеивание может сложная вторичная структура РНК: если молекула свернется в клубок со шпильками, она уже не слипнется с комплементарной цепью – но, конечно, и реплицироваться путем НР такой клубок будет с трудом.

Возможный путь решения: быстрое прилипание коротких комплементарных олигонуклеотидов к разделившимся цепочкам может противостоять обратному склеиванию – а заодно и стимулировать дальнейшую НР, ведь такие прилипшие тут и там олигонуклеотиды – это промежуточные стадии НР, они могут затем нарастать на 3' концах, лигироваться и т.д. Для этого надо, чтобы коротких комплементарных олигонуклеотидов было достаточно много.

Проблема 8: праймеры. Откуда их брать? Особенно остро проблема стоит для «протоклеток» (олигонуклеотиды длинее 3 нт не проходят через мембраны).

По мнению Шостака, должен существовать способ «беспраймерной» НР: моно- или олигонуклеотиды комплементарно пристраиваются прямо посередине матрицы, потом к ним пристраиваются другие, кусочки лигируются, просветы заполняются... Эти возможности мало изучены.

Проблема праймеров в пре-РНК-мире могла привести к тому, что селективное преимущество получали (=быстрее размножались) те молекулы РНК, которым легче было найти себе праймер. То есть те, которые либо сами могли служить себе праймерами для само-удлинения (вариант «шпилька с хвостиком»), либо для которых в окружающей среде (протоклетке, минеральной микрополости) было много подходящих праймеров.

Удобнейшим вариантом была бы способность молекулы РНК служить праймером для репликации собственных копий и реплик. «Мир палиндромных повторов».

5'-GGACCU.AGGUCC-3' - короткий палиндром.

5' GGACCU.AGGUCC.GGAC 3'
3' CAGG.CCUGGA.UCCAGG 5'

НР не происходит, у молекул нет «недостроенных» 3'-концов.

5' GGACCU.AGGUCC.GGAC→ 3'
3' ←CAGG.CCUGGA.UCCAGG 5'

В этом случае в результате НР получим:

5' GGACCU.AGGUCC.GGACCU.AGGUCC 3'
3' CCUGGA.UCCAGG.CCUGGA.UCCAGG 5'

Затем эти две последовательности (они, кстати, одинаковые) разделятся в горячей фазе цикла, а потом смогут склеиться по разному:

1) по всей длине - НР не пойдет, придется ждать след. горячей фазы:

5' GGACCU.AGGUCC.GGACCU.AGGUCC 3'
3' CCUGGA.UCCAGG.CCUGGA.UCCAGG 5'

2) внахлест со свободными 3'-концами - НР тоже не пойдет:

5' GGACCU.AGGUCC.GGACCU.AGGUCC 3'
3' CCUGGA.UCCAGG.CCUGGA.UCCAGG 5'

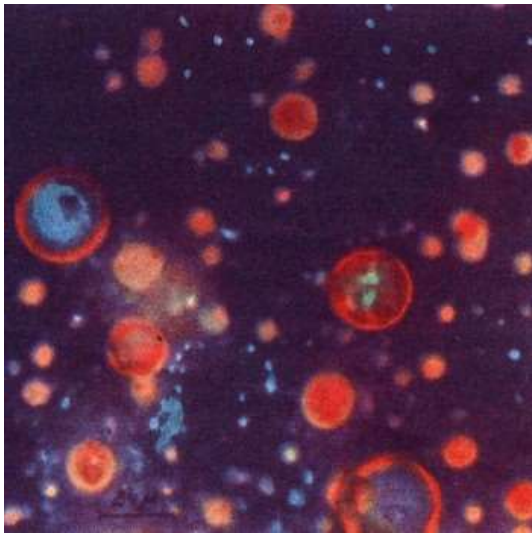
3) внахлест со свободными 5'-концами - взаимный прайминг, обе молекулы смогут удлиниться:

5' -GGACCU.AGGUCC.GGACCU.AGGUCC→ 3'
3' ←CCUGGA.UCCAGG.CCUGGA.UCCAGG 5'

Первыми функциональными рибозимами, по Шостаку, скорее всего были метаболические рибозимы: ускорявшие синтез фосфолипидов (что способствовало росту и делению протоклеток); реактивирующие рибозимы; нуклеазы, обрезающие перекрывающиеся концы у олигонуклеотидов (это ускоряло бы НР) и др.

В конце концов лигазы и полимеразы стали помогать репликации (ускорять ее), но нет оснований полагать, что эти функции появились первыми!

Оболочка



Коацерватные капли



А.И.Опарин
(1894-1980)

Две версии:

- 1) Основная. Репликаторы жили сначала в микрополостях минералов. Временно «заворачиваться» в липидные оболочки научились позже – для расселения. При этом оболочки могли быть изначально изобретены репликационными паразитами – вирусами (которые должны были появиться немедленно после появления репликаторов)
- 2) Дополнительная. Репликаторы зарождались прямо внутри мембранных пузырьков – коацерватов, которые при определенных условиях могут сами «расти» и «размножаться». Опарин, Шостаков.

Оболочка

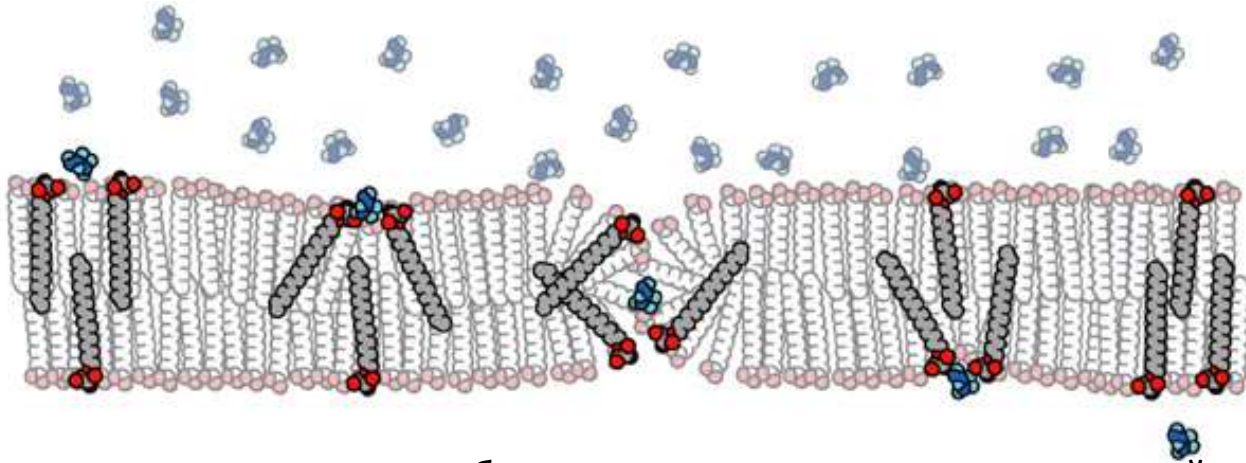
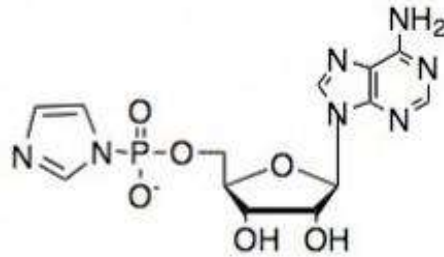


Схема прохождения полярных или слабозаряженных молекул сквозь двухслойную липидную мембрану. Молекула сначала прилипает к гидрофильным «головкам» липидов (выделены *красным*). Это приводит к изменению ориентации молекул липидов. При определенных условиях липиды могут «перекувырнуться» головками на другую сторону мембраны, увлекая за собой захваченную молекулу.

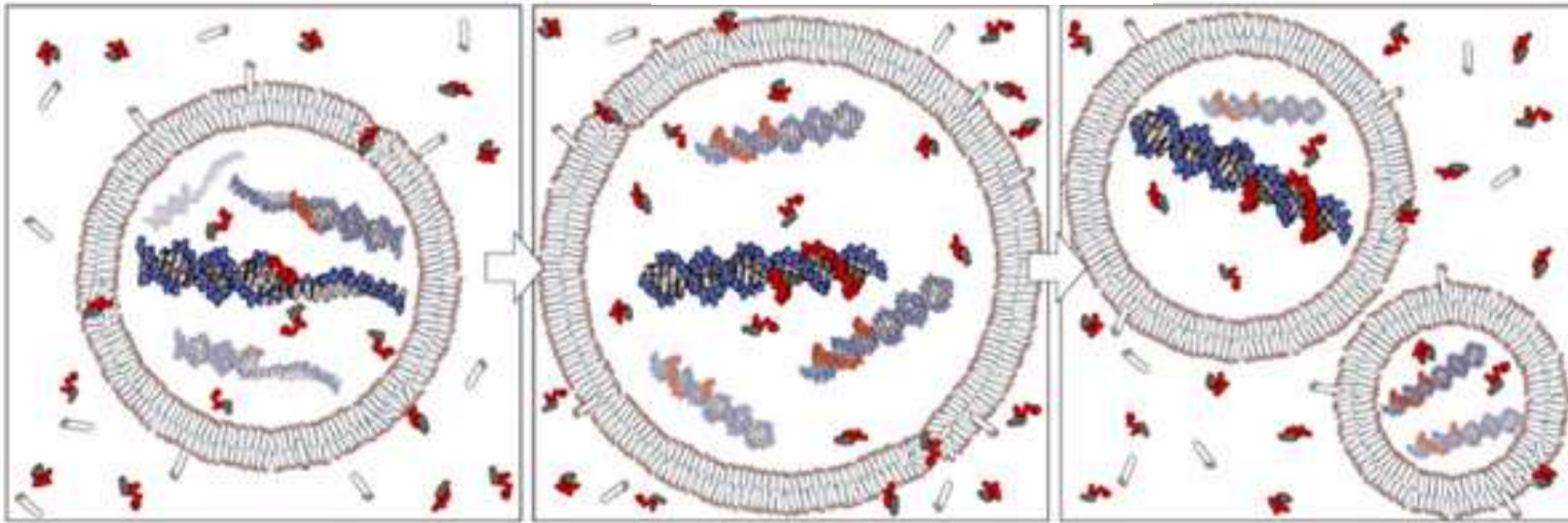
ПРОБЛЕМА: первые организмы должны были питаться готовыми крупными орг. молекулами, в т.ч. заряженными, а такие молекулы сквозь обычные липидные мембраны не проходят.

РЕШЕНИЕ: мембраны, построенные из более «пребиотически достоверных» молекул (с большими головами и короткими хвостами), более проницаемы для такой органики.

«Прото клетка»

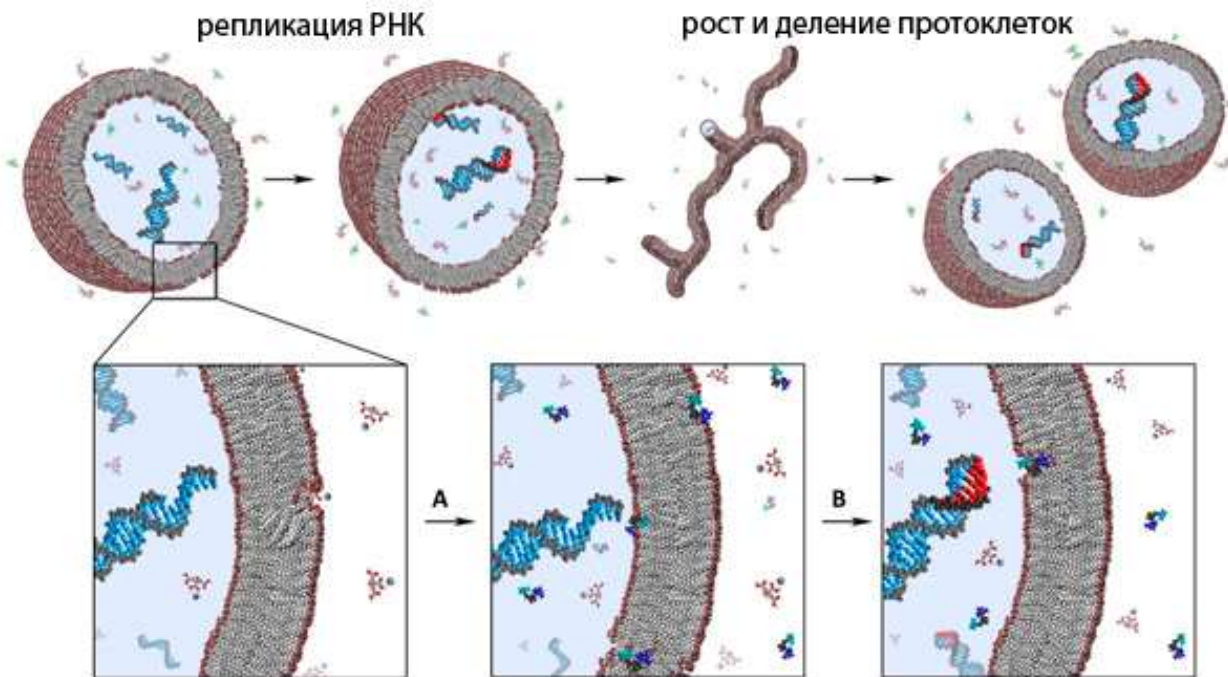


Нуклеотид А,
активированный
имидазолом
(решение проблемы заряда)



Искусственная прото клетка, питающаяся готовой органикой (активир. нуклеотидами).

Мембрана растёт за счёт включения подходящих молекул из внешней среды. Делится прото клетка простым «разваливанием пополам». Основную «пищу» её составляют активированные нуклеотиды. Они просачиваются сквозь мембрану и используются для **самопроизвольной (неферментативной) репликации ДНК.**



«Протоклетку», в которой идет неферментативная репликация РНК, оказалось трудно сделать, т.к. ионы магния, катализирующие репликацию РНК, разрушают липидные мембраны и способствуют распаду однонитевых молекул РНК.

Джек Шостак (Jack W. Szostak) и его ученики в 2013 г. преодолели это препятствие, добавив в среду хелатирующий агент — цитрат.

Ионы магния в комплексе с цитратом по-прежнему катализируют репликацию РНК, но уже не повреждают мембраны и однонитевые РНК. Это позволило получить протоклетки, внутри которых идет неферментативный синтез РНК.

Katarzyna Adamala and Jack W. Szostak. Nonenzymatic Template-Directed RNA Synthesis Inside Model Protocells // Science. 2013. V. 342. P. 1098–1100.

Мог ли присутствовать абиогенный цитрат в «колыбели жизни»?

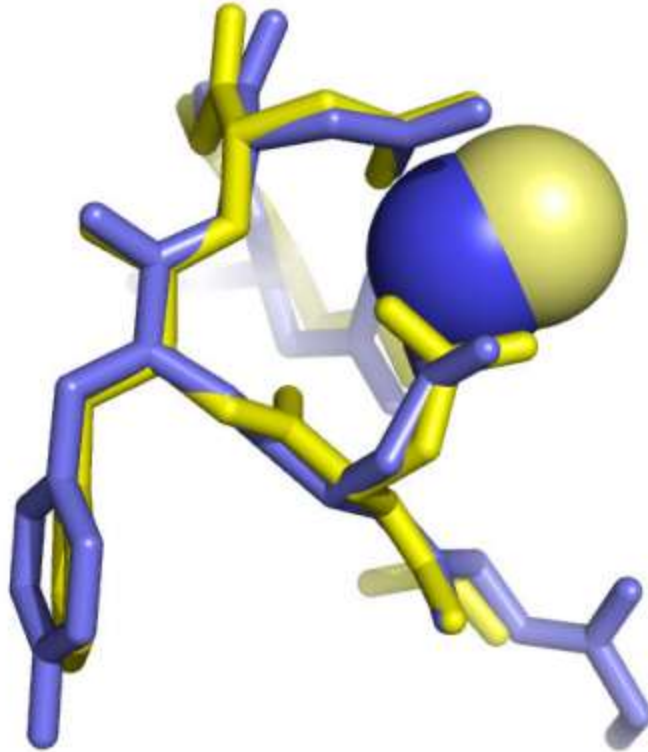
В 2013 г. найден реалистичный путь абиогенного синтеза щавелевоуксусной кислоты (оксалоацетата) (Butch et al., 2013). Отсюда до цитрата уже близко (они соседи по циклу Кребса).

Шостак и Адамала предлагают более интересную гипотезу: роль хелатора, подавляющего негативные эффекты ионов Mg^{2+} , могли взять на себя пептиды, состоящие из нескольких аминокислот с отрицательно заряженными радикалами, таких как аспарагиновая кислота.

Нек. совр. РНК-полимеразы имеют в активном центре ион магния, удерживаемый тремя остатками аспарагиновой кислоты. Эта аминокислота встречается в метеоритах и легко образуется в опытах по абиогенному синтезу органики (таких как опыт Стэнли Миллера). Наличие абиогенных аминокислот и простых пептидов в «колыбели жизни» считается высоковероятным.

С появления простых рибозимов, катализирующих соединение аминокислот друг с другом, скорее всего, началась эволюция белкового синтеза. Шостак и его коллеги пытаются найти простые пептиды, способные помочь магнию катализировать репликацию РНК лучше, чем это делает цитрат.

«Содружество» пептидов с РНК должно было сформироваться задолго до появления матричного белкового синтеза (трансляции).



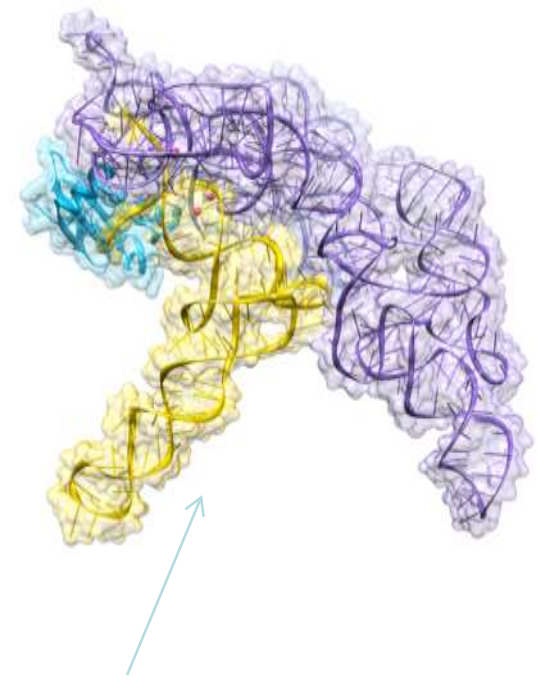
“пребиотические пептиды”:
DFDGD (желтый)
DYDGD (синий),
связывающие ион Mg^{2+}
(три остатка D – аспарагиновой
кислоты – держат ион магния)

Так устроены активные центры
некоторых DdRp и RdRP, и
похожие структуры есть в
активных центрах других
ферментов, манипулирующих
фосфатными группами.

??? возможно, подобные
пептиды катализировали
репликацию РНК на заре жизни

Явные следы РНК-мира

- РНК-праймеры при репликации ДНК
- Рибосома
- Самосплайсирующиеся интроны.
- РНК-переключатели
- Rnase P у бактерий (рибозим. Созревание тРНК).
- тРНК – они явно старше белкового синтеза. Нек. вирусы исп. тРНК как праймеры для репликации своих РНК-геномов.



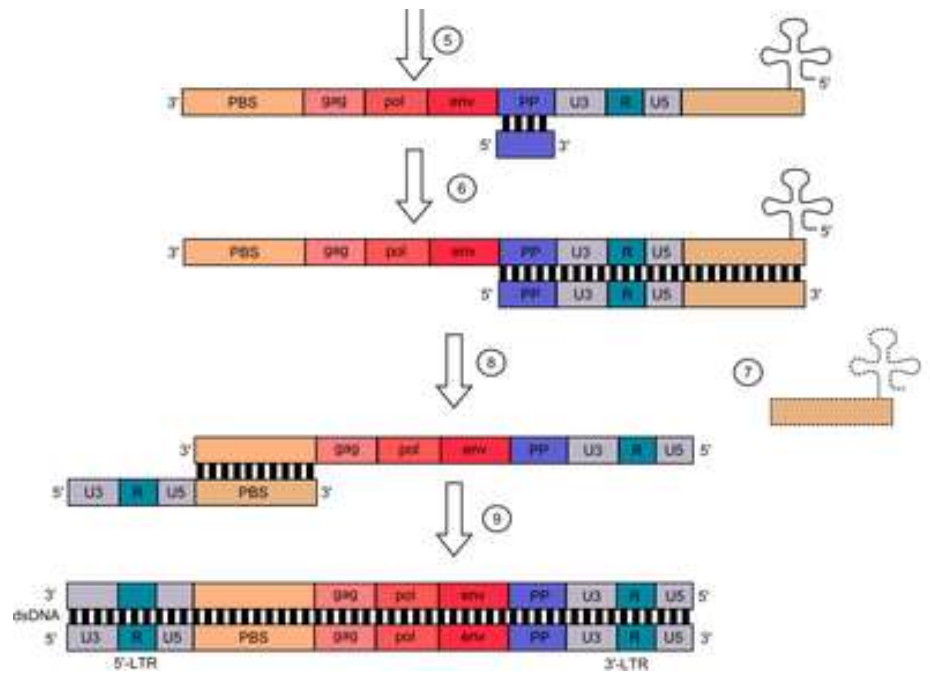
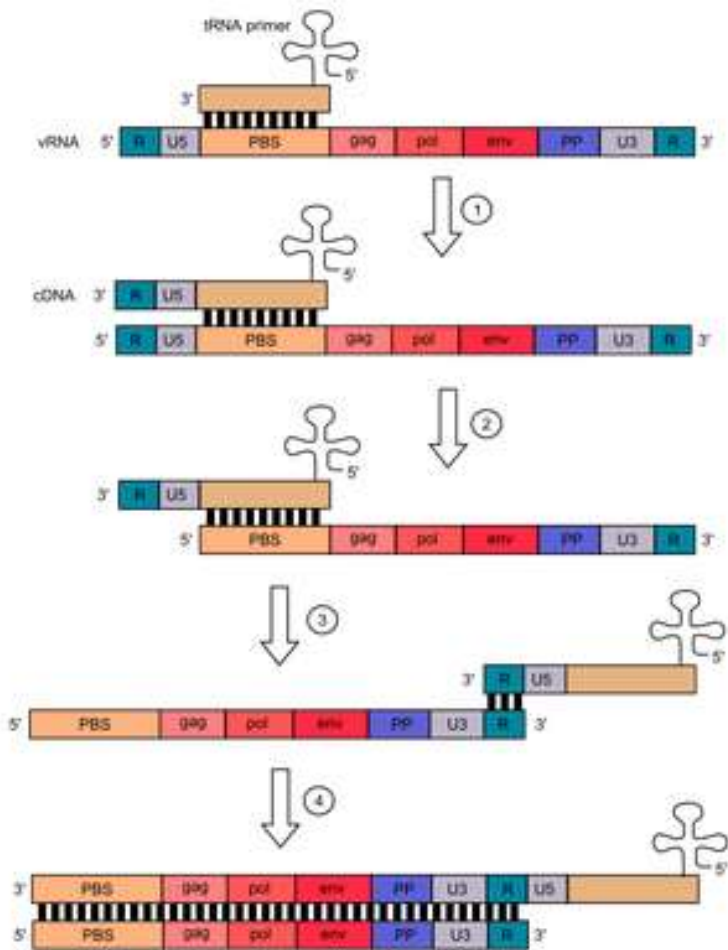


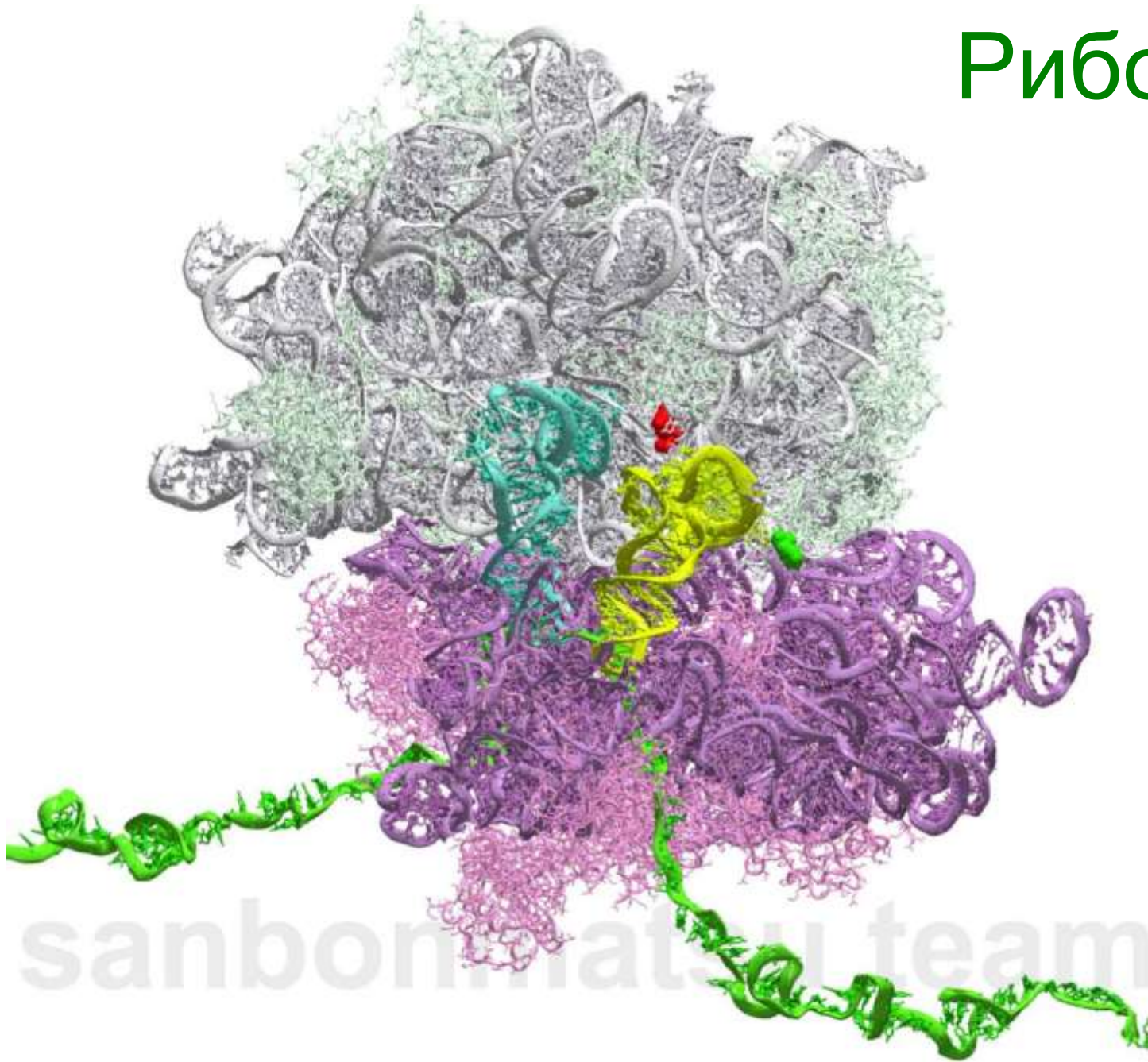
Схема обратной транскрипции ретровирусного генома с использованием клеточной тРНК в качестве праймера (PBS – primer binding site).

Возможно, в РНК-мире на концах молекул РНК, подлежащих репликации, находились тРНК-подобные структуры-праймеры. Они отрезались у молекул, «работающих» активными рибозимами. Отрезанные («мусор») оказывались свободны для приобретения новых функций. Например, удерживания АК.

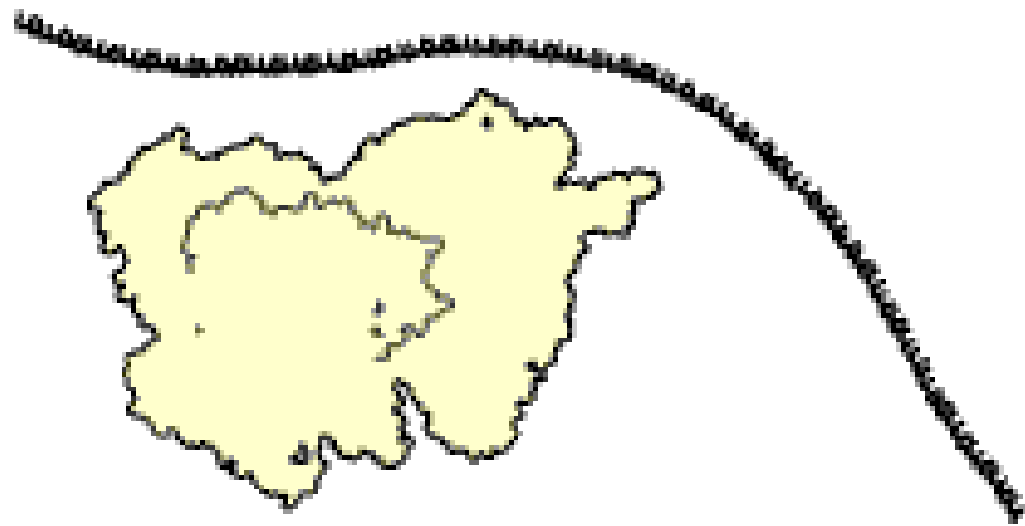
В дальнейшем РНК-организмы последовательно приобрели два важных усовершенствования:

- Сначала: специфический синтез пептидов (генетический код, механизм трансляции)
- Позже: ДНК (преимущества: 1) не режет сама себя – поэтому молекула может быть очень длинной, 2) спонтанное дезаминирование Ц сразу заметно, 3) устойчивее к гидролизу – т.к. нет 2' –ОН группы, это слабое место РНК

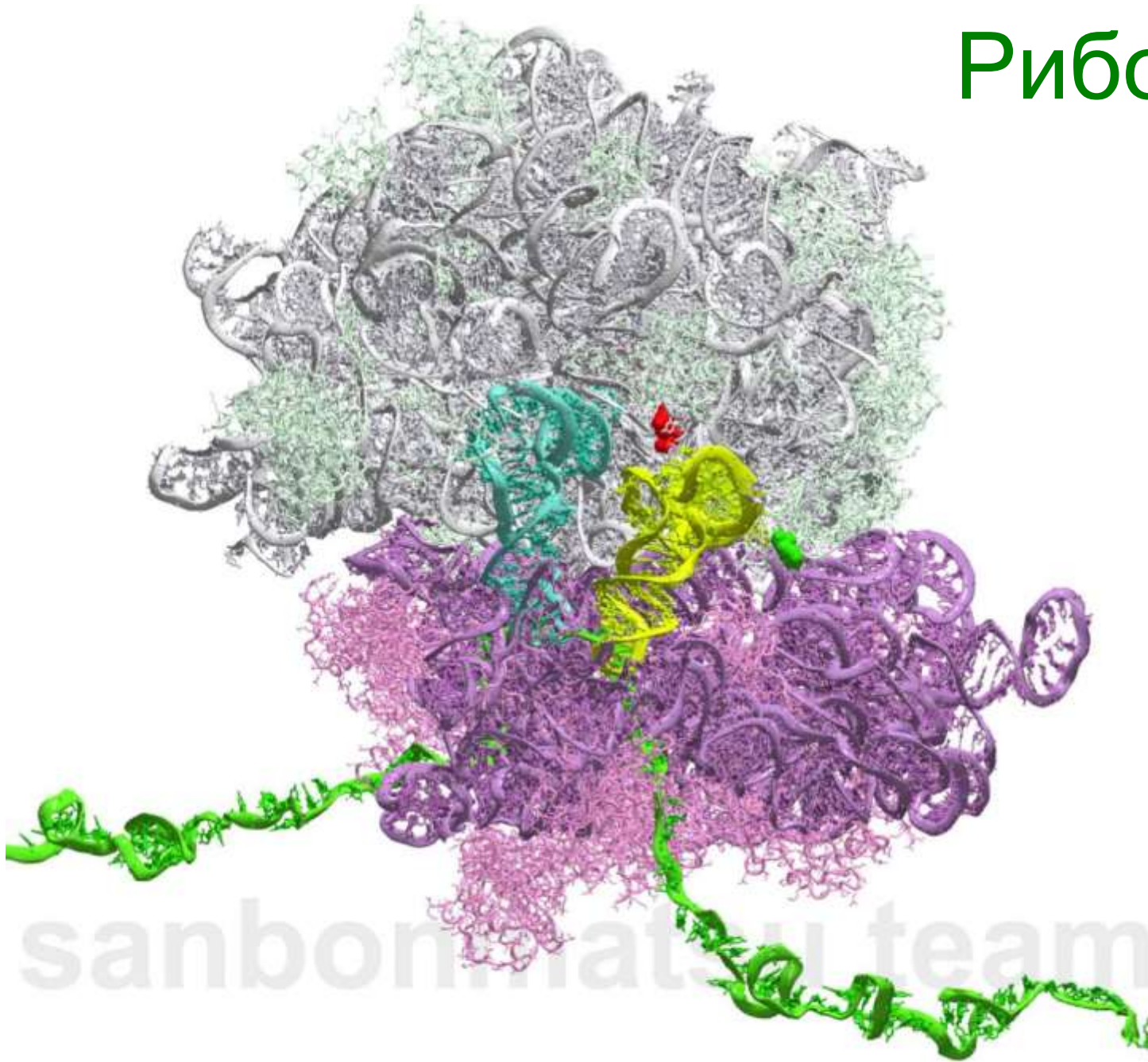
Рибосома



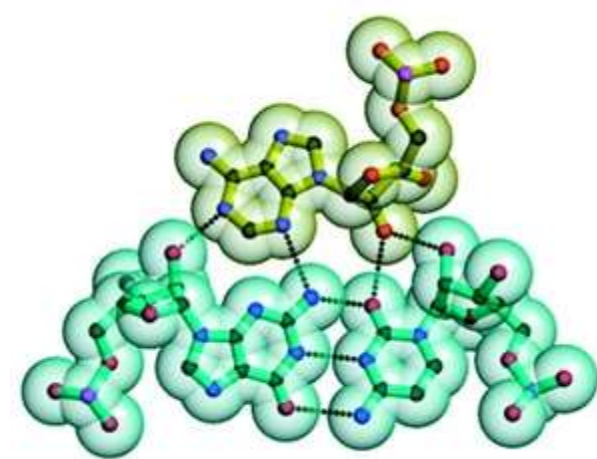
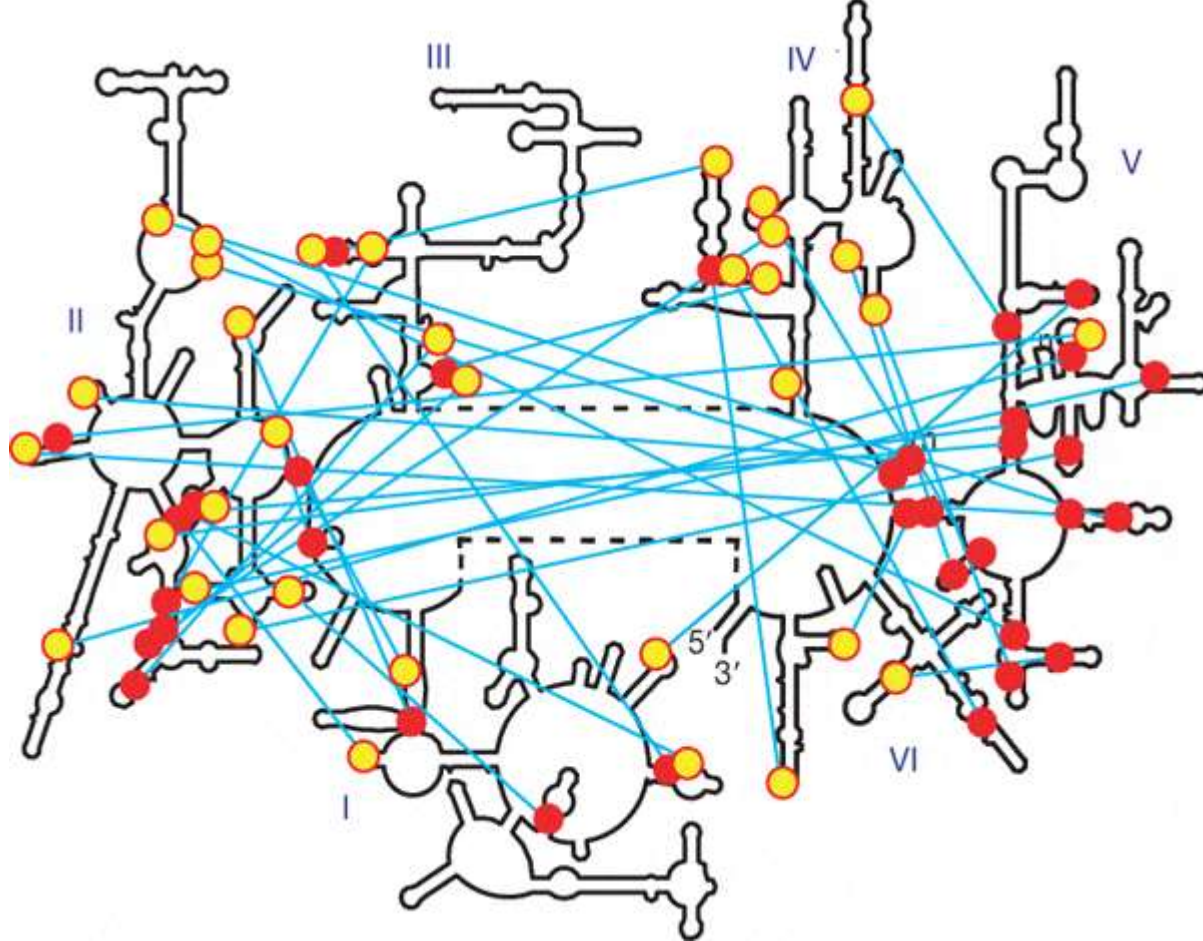
sanbonnatsu team



Рибосома



sanbonnatsu team

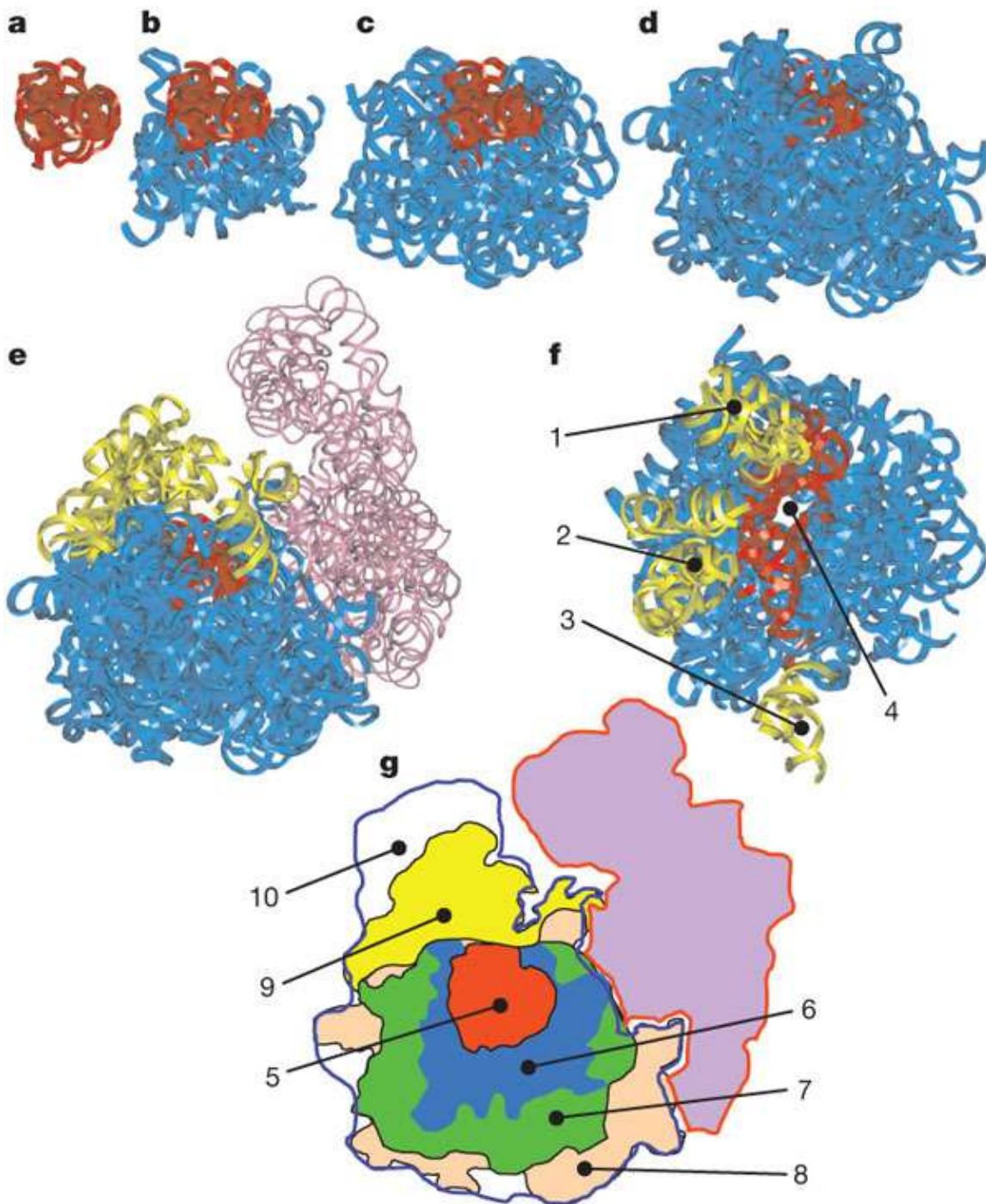


«А-минорное»
взаимодействие: аденозин
укладывается в малый
желобок двойной спирали
с образованием четырех
водородных связей.

Вторичная структура молекулы 23S-рРНК. Голубыми линиями показаны А-минорные связи, желтыми кружками — «стопки» аденозинов, красными — двойные спирали, участвующие в А-минорных связях. Домены с первого по шестой обозначены римскими цифрами. 5', 3' — концы молекулы. Видно, что в домене V много красных кружков и почти нет желтых.

Konstantin Bokov, Sergey V. Steinberg. A hierarchical model for evolution of 23S ribosomal RNA // Nature. 2009. V. 457. P. 977–980.

- Исходной «проторибосомой», с которой началась эволюция рибосомы, был каталитический центр молекулы 23S-рРНК, ответственный за соединение аминокислот.
- Рибозимы, похожие на «теоретически вычисленную» проторибосому, действительно способны соединять друг с другом аминокислоты.



Этапы эволюции рибосомы.

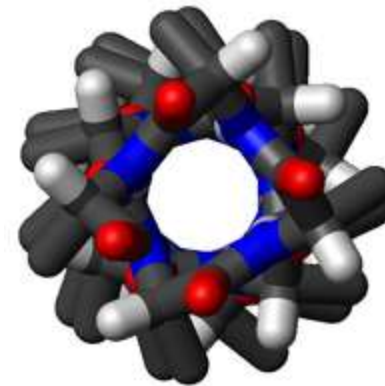
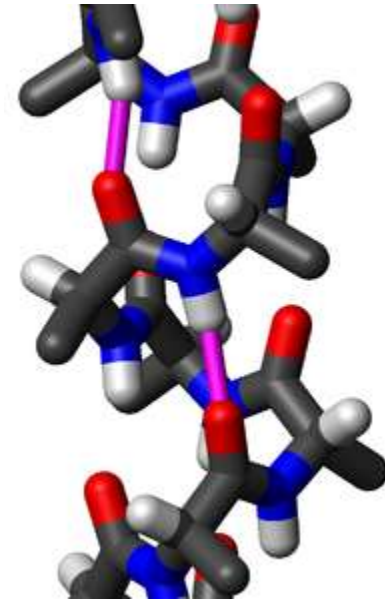
Красным цветом выделена проторибосома, сиреневым — малая субъединица. 4 — выходной канал для синтезируемого белка.

Проторибосома не связывала мРНК и не могла контролировать последовательность пептида. Это был простейший пептидил-трансферазный рибозим. Он синтезировал пептиды случайного состава без помощи мРНК (но с помощью прото-тРНК, вероятно).

Мог ли такой примитивный белковый синтез улучшать выживание рибозимов?

Да! Небольшие пептиды связываются с двухцепочечной РНК таким образом, что защищают ее от гидролиза щелочами и ферментами-РНКазами. **Пептид случайной последовательности или гомополимер одной аминокислоты** (напр., аргинина или лизина) уже обеспечивает заметную защиту.

Типичнейший элемент вторичной структуры белка – альфа-спираль – хорошо ложится в малый желобок двухспиральной РНК и прикрывает ее «уязвимые» для гидролиза места.



альфа-спираль поли-аланина (виды с разных сторон)

«Гонка вооружений» рибозимов-хищников и рибозимов-жертв могла стимулировать развитие белкового синтеза

С появлением размножающихся рибозимов нуклеотиды стали дефицитным ресурсом. Некоторые рибозимы стали получать их, гидролизуя соседей.

В таких условиях защитный пептид мог обеспечить большое преимущество и, главное, спровоцировать «гонку вооружений». «Хищные» рибозимы стали приобретать пептидазную активность, «жертвы» отвечали на это изменением и усложнением состава аминокислот в защитных пептидах.

На этом пути стал адаптивным переход от случайного или простого регулярного чередования аминокислот к сложным последовательностям.

мРНК появились для упорядочивания последовательности обработки проторибосомой несущих аминокислоты тРНК (появившихся намного раньше).

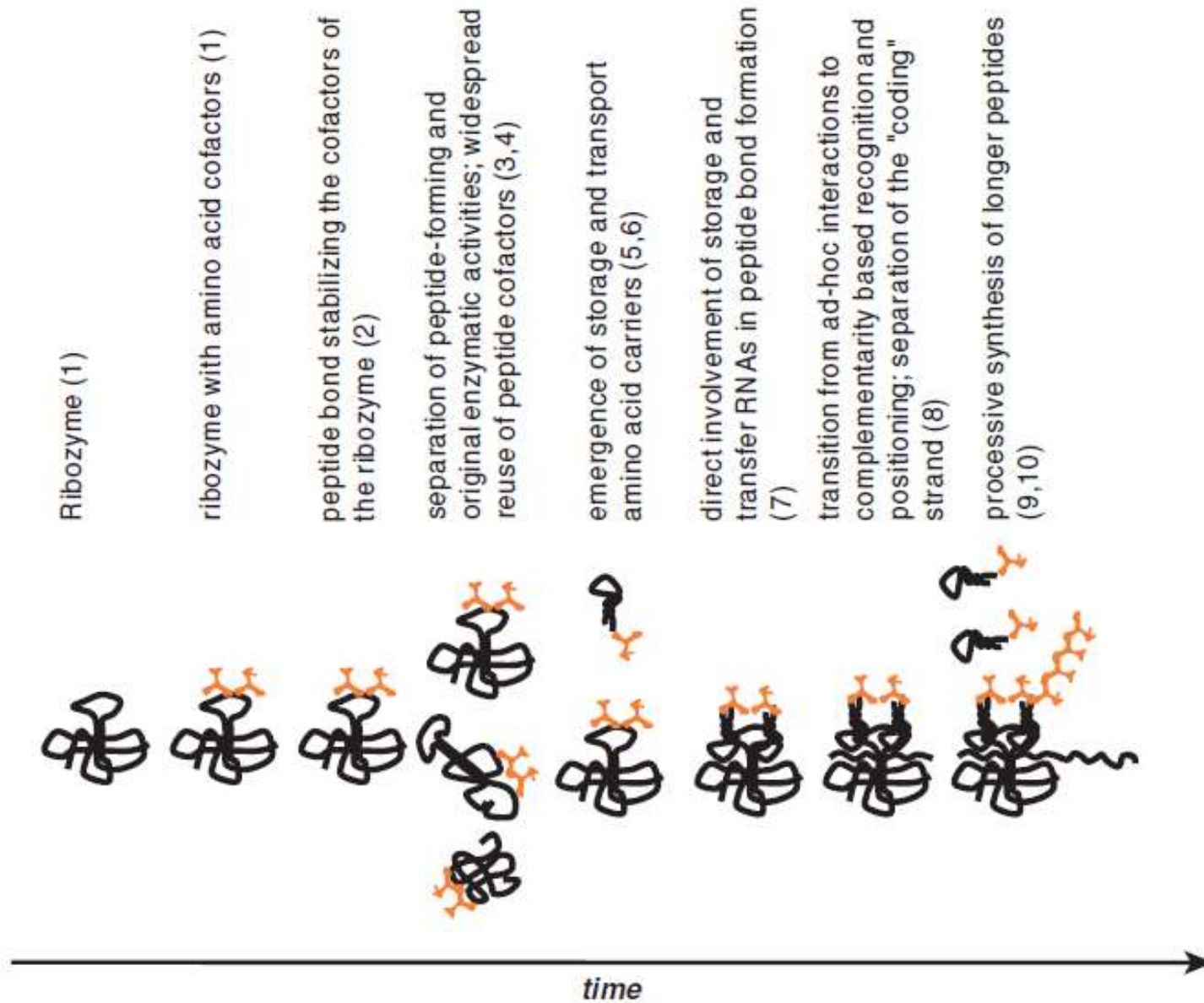
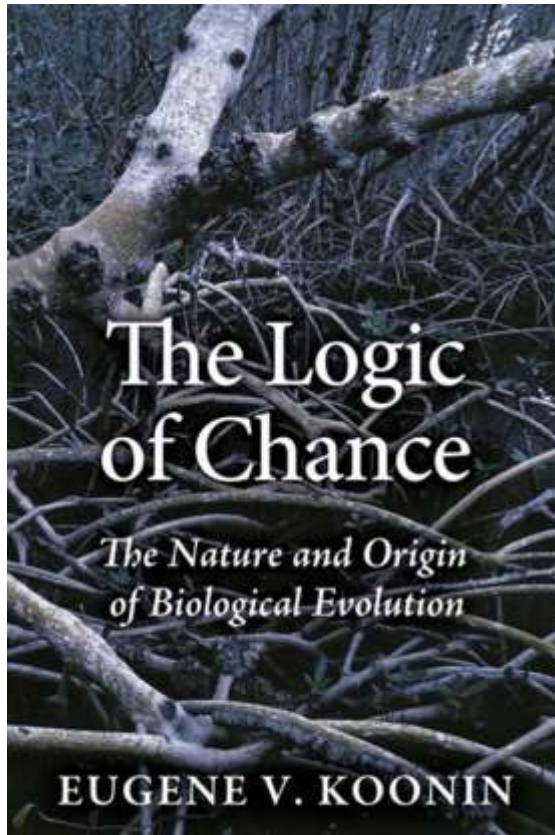


Figure 12-4 A conceptual scenario for the origin of the translation system by means of exaptation and subfunctionalization.



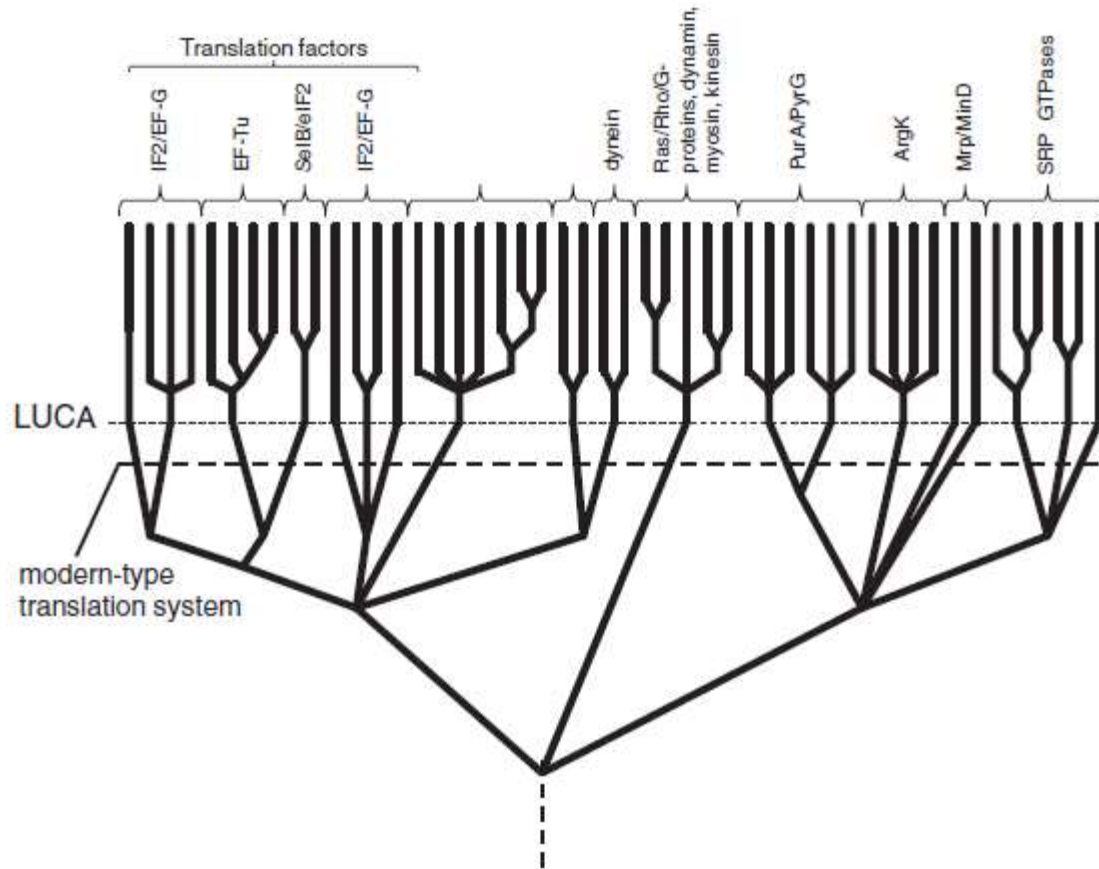


Figure 12-2B Evolution of the P-loop GTPase domains. Based on data from Leipe, et al, 2002. Only the better-known proteins are indicated. Dynein, dynein, and myosin are cytoskeleton-associated motor GTPases and ATPases; Ras/Rho are signaling GTPases associated in particular with the endomembrane system in eukaryotes; G-proteins are membrane-associated GTPases that function jointly with G-protein-coupled receptors; PurA and PyrG are enzymes of nucleotide metabolism; ArgK, arginine kinase, is an enzyme of amino acid metabolism; Mrp and MinD are ATPases involved in cell division in prokaryotes; and SRP is signal recognition particle. For details, see Leipe, et al., 2002.

Белки, ныне необходимые для трансляции, постепенно эволюционировали еще задолго до того, как появился механизм трансляции современного типа (использующий все эти белки).

Следовательно, РНК-организмы имели достаточно эффективный механизм белкового синтеза, который обходился без этих белков (очевидно, их заменяли рибозимы).

Появление белкового синтеза расширило спектр доступных ниш. Заселили разные слои геотермальных отложений сульфида цинка. Осваивали гетеротрофный и хемоавтотрофный варианты метаболизма.

Белковая RdRp сняла с рибозимов необходимость катализировать собственную репликацию и позволила увеличить количество генетической информации.

Жизнь перешла из двумерной формы адсорбированных на минеральной поверхности полимеров к трехмерной форме — скоплениям биополимеров во впадинах и полостях минеральных отложений, затянутых примитивными мембранами.

Появились первые структуры, похожие на клетки — мембранные пузырьки, плавающие в воде. Они поначалу были расселительными стадиями плоских, сидящих на минералах прото-организмов.

Геном прото-организмов состоял, вероятно, из множества разных молекул РНК, одно- или двухцепочечных, линейных и кольцевых.

Сразу после появления системы коллективной репликации должны были начать плодиться всевозможные эгоистичные генетические элементы. Вирусы тоже, скорее всего, появились очень рано.

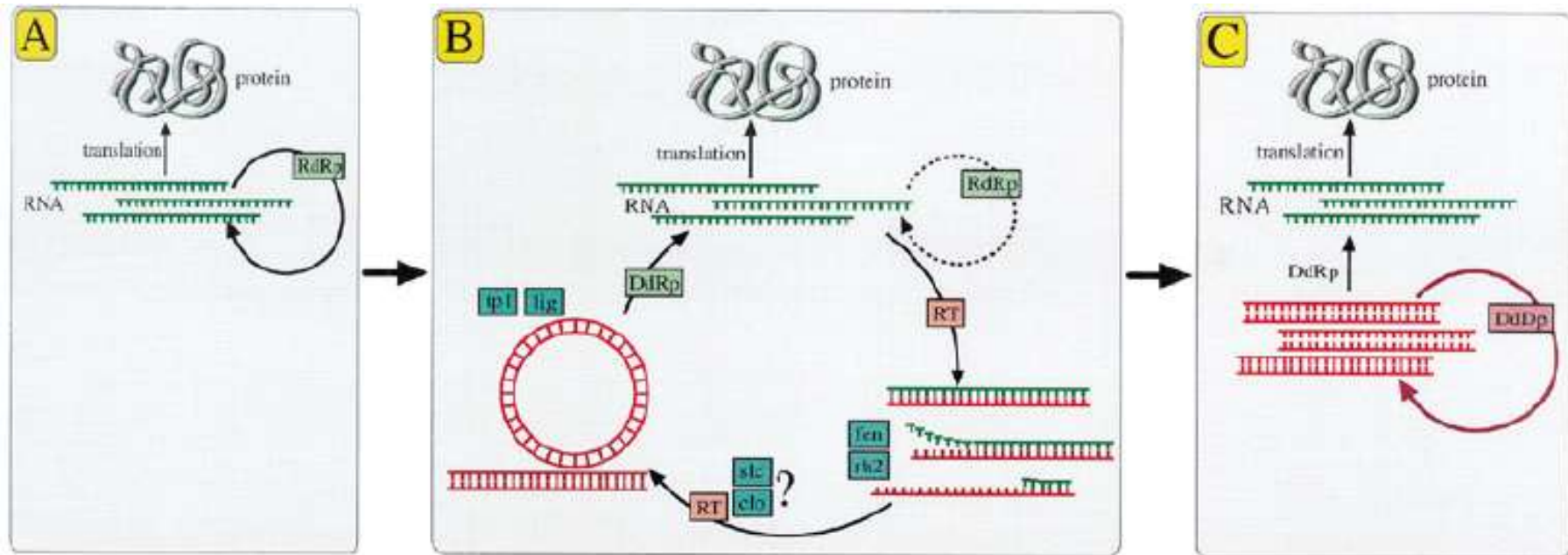
Приобретение ДНК

(РНК-организмом, уже имевшим белковый синтез)

РНК-организм:
Репликация РНК
(RdRp)

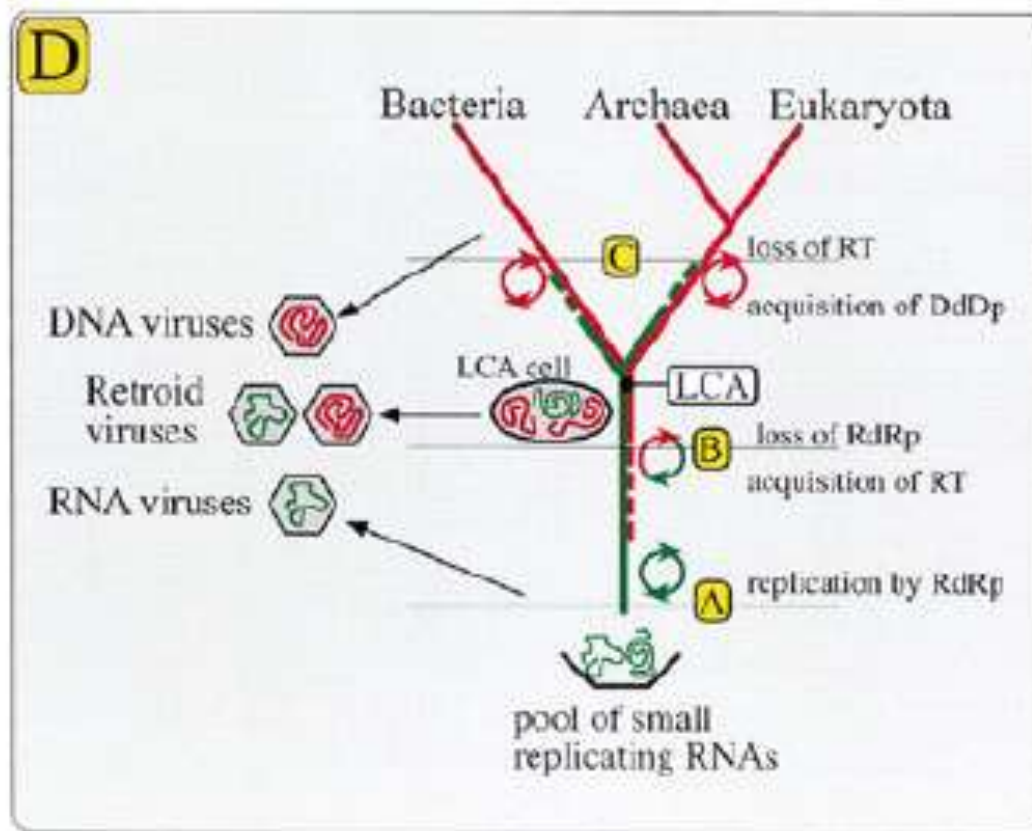
LUCA: Репликация РНК (RdRp)
(утрачивается) + обратная
транскрипция (RT) +
транскрипция (DdRp)

Бактерии, археи:
транскрипция (DdRp) +
репликация ДНК (DdDp)



Данные сравнительной геномики позволяют отчасти реконструировать LUCA . Похоже, у LUCA уже была ДНК, но еще не было репликации ДНК. ДНК производилась путем обратной транскрипции на матрице РНК. Обратная транскриптаза может и достраивать одноцепочечную ДНК до двухцепочечной (на рисунке в центре). (Leipe et al., 1999)

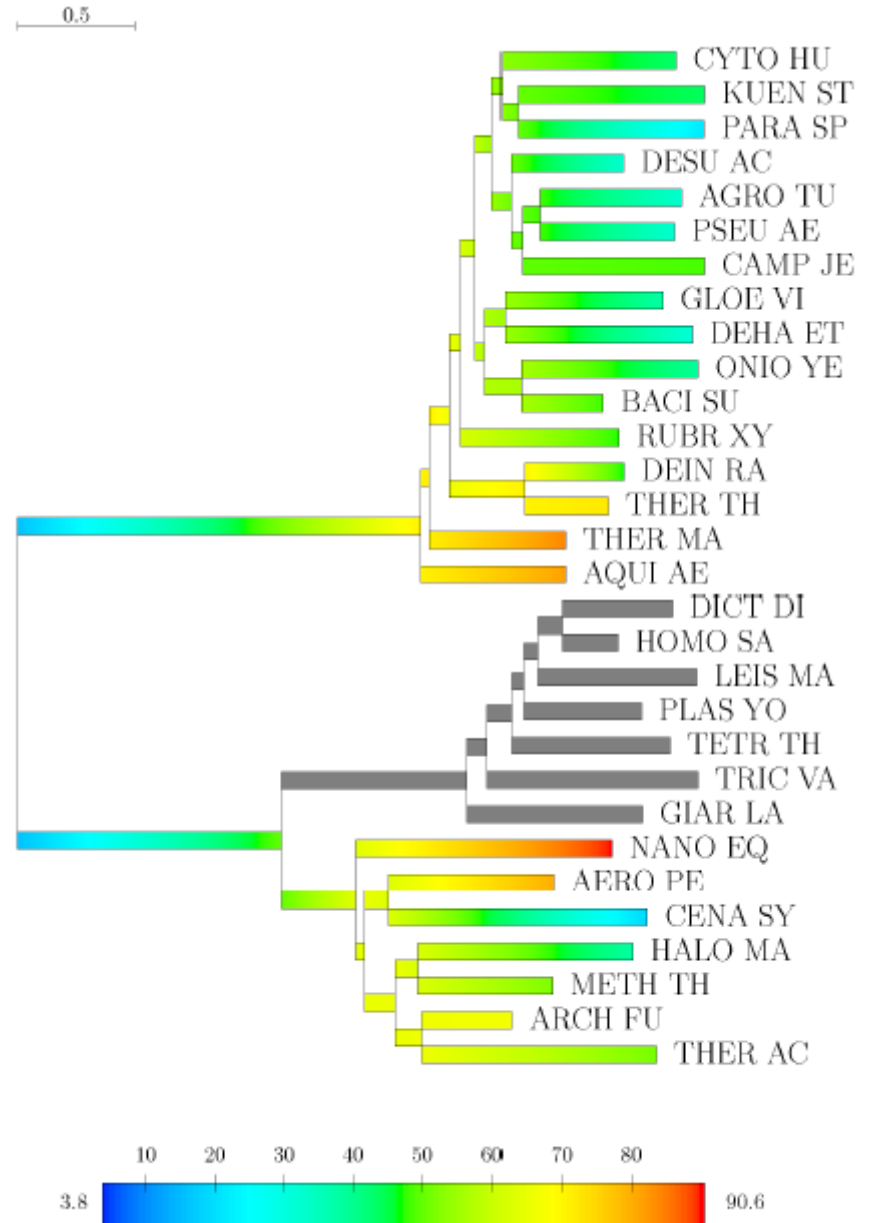
Вирусы сопровождали клеточную жизнь со времен РНК-мира



Скорее всего, «изобретателями» ДНК, обратной транскрипции и репликации ДНК были вирусы. ДНК устойчивее, что важно для распространения вирионов. Эксперименты с НК полезны вирусам для защиты от хозяйских нуклеаз. Малые геномы терпимее к высокой частоте мутаций, что неизбежно при экспериментах с новыми полимеразы. Организмы приобрели всё это путем заимствования вирусных генов («молекулярного одомашнивания»).

Реконструкция белков и рРНК LUCA и последних общих предков бактерий и архей показало, что LUCA был мезофилом, а последние общие предки бактерий и архей – термофилами.

Boussau et al., 2008. Parallel adaptations to high temperatures in the Archaeal eon // Nature. V. 456. P. 942-945



LUCA

- Реконструируется на основе сравнения геномов современных организмов.
- Имел ДНК, транскрипцию. Но не имел репликации ДНК. Т.к. ДНК-полимеразы у бактерий и архей не родственны друг другу, а другие ферменты для работы с ДНК – родственны. Ферменты для синтеза тимина тоже неродственны, т.е. ДНК у LUCA была еще с урацилом.
- Имел мембрану, но какую-то другую. Возм., мембраны изначально служили для расселения плоских РНК-организмов, распластанных на поверхности минералов.
- Имел не менее 1300 белковых семейств (как у современных прокариот; многовато для такого древнего примитивного существа).
- Очень много биохим. путей, в т.ч. таких, которые у совр. организмов не встречаются вместе.
- Скорее всего, он был не одним организмом, а целым сообществом, в котором шел активный ГПГ.
- Из-за активного ГПГ отдельные компоненты этого сообщества для нас уже неразличимы, и LUCA реконструируется как нечто цельное.

конформизм

- В полиморфном множестве репликаторов может сложиться ситуация, когда преимущество получают индивиды, наиболее похожие по каким-то ключевым параметрам на своих соседей.
- Этому должна способствовать интенсивная рекомбинация, обмен наследственной информацией.
- В этом случае отбор «на конформизм» будет вести к формированию постепенно увеличивающихся областей гомогенности с «гибридными зонами» на границах между ними.
- В пределе – полная унификация.

Автотрофы и гетеротрофы

- Автотрофы сами синтезируют органику из неорганики. Фиксация CO_2 : цикл Кальвина (рубиско), обратный цикл Кребса, фиксация при помощи ацетил-кофермента А.
- Автотрофы используют для фиксации энергию света (**фотоавтотрофы**, фотосинтез) или энергию окислительно-восстановительных реакций (**хемоавтотрофы**): метаногенез, сульфат-редукция, окисление метана, соединений железа, серы и мн. др.
- **Гетеротрофы** питаются готовой органикой.

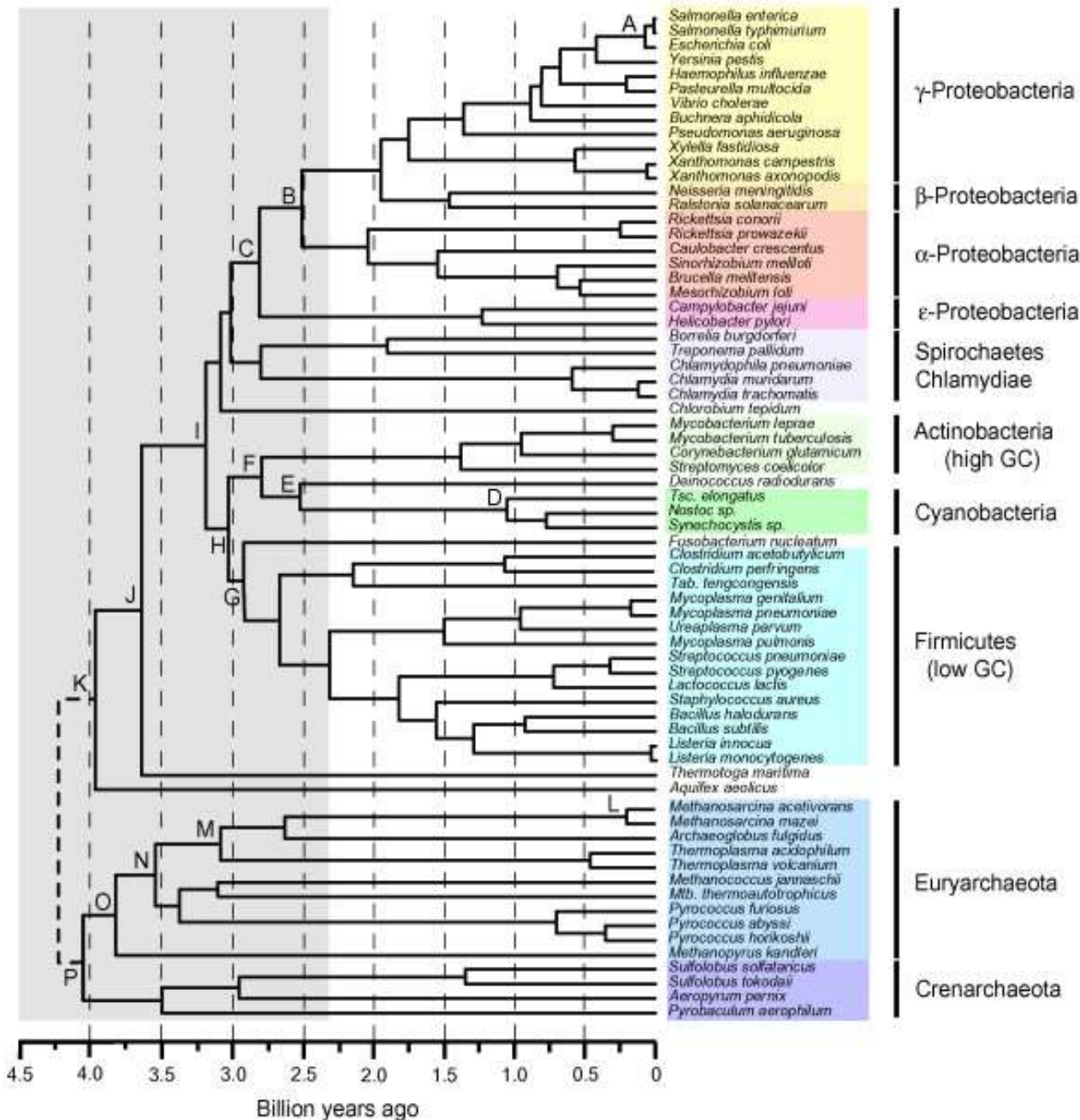
Кто появился раньше: гетеротрофы, фотоавтотрофы или хемоавтотрофы?

- Предположение о первичности гетеротрофов. Теория «первичного бульона» (Опарин, Холдейн). **«За»**: простые (теоретически). Но если совсем простые, как микоплазма, то очень требовательные. **«Против»**: 1) слишком быстро съели бы весь «первичный бульон» (впрочем, бульон мог пополняться – например, за счет абиогенного фотосинтеза на сульфиде цинка) 2) крупные заряженные органические молекулы не пролезают сквозь липидные мембраны.
- Предположение о первичности фотоавтотрофов. **«За»**: 1) древнейшие ископаемые микроорганизмы (3,5 млрд лет) напоминают цианобактерий (хотя внешнее сходство – плохой критерий) 2) самодостаточны (теоретически). Но нуждаются в доноре электрона. **«Против»**: 1) система фотосинтеза – сложная, а если используется легкодоступный донор электрона (вода), то совсем сложная, 2) сравнительная геномика не подтверждает.

Кто появился раньше: гетеротрофы, фотоавтотрофы или хемоавтотрофы?

- Предположение о первичности хемоавтотрофов.
«**За**»: 1) сравнительная геномика подтверждает очень большую древность; многие самые архаичные прокариоты (археи) – как раз хемоавтотрофы (метаногены), но есть среди них и гетеротрофы (напр., *Thermoplasma*, *Pyrococcus*); 2) действительно самодостаточны (например, могут жить в полной изоляции глубоко в недрах земли). «**Против**»: все-таки гетеротрофу нужно меньше биохимических путей.
- Все противоречия разрешаются, если предположить, что первые живые существа были гетеротрофами, которые жили в таком биотопе, где постоянно шел абиогенный синтез органики. Т.е. не в «первичном бульоне», а в «первичном биореакторе», напр., в гидротермальных источниках. В теории цинкового мира первичные гетеротрофы дали начало фотоавтотрофам – бактериям и хемоавтотрофам – археям.

Эволюционное дерево прокариот с датировками (по *Battistuzzi et al., 2004*)



(по 32 белкам, гены которых редко участвуют в горизонтальном обмене).

Это только один из вариантов (далеко не единственное из рассматриваемых в современной литературе деревьев).

ГПГ настолько распространен, что многие сейчас вообще склоняются к мысли, что древовидные схемы принципиально не в состоянии адекватно отразить эволюцию и родственные связи прокариот. Деревья адекватны только для отдельных генов.

Датировки основных событий (из той же работы)

Событие	Датировка (млрд. лет)	Прим.
Появление жизни (или, скорее, появление белкового синтеза).	4,1	<i>Поскольку анализ шел по белкам, имеется в виду, естественно, (ДНК)-РНК-белковая жизнь (а не РНК-организмы).</i>
Появление метаногенеза ($\text{CO}_2 + \text{H}_2 = \text{CH}_4 + \text{H}_2\text{O} + \text{энергия}$).	3,8 - 4,1	<i>Метаногены, действительно, могли быть первыми.</i>
Расхождение эволюционных линий архей	3,1-4,1	
Появление бескислородного фотосинтеза	3,2	<i>Архейские строматолиты были построены бактериальными сообществами, основу которых составляли анаэробные фотосинтетики.</i>
Появление анаэробной метанотрофии	3,1	<i>? соответствует изменениям изотопного состава углерода в породах возрастом 2,8 - 2,6 млрд. лет</i>
Заселение суши	2,8-3,1	<i>? актино- и цианобактерии могли быть первопоселенцами суши ?</i>
Появление цианобактерий	2,6	<i>Это противоречит общепринятым взглядам о более раннем появлении ЦБ! Скорее всего, ЦБ появились все-таки раньше.</i>
Появление аэробной метанотрофии	2,5-2,8	<i>? до цианобактерий? Откуда кислород?</i>
Расхождение крупнейших эволюционных линий бактерий	2,5 - 3,5	<i>Стали развиваться позже, чем археи.</i>

Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

Лекция 14

markov_a@inbox.ru

Геохронология



INTERNATIONAL STRATIGRAPHIC CHART

International Commission on Stratigraphy



eonothem Eon	erathem Era	system Period	series Epoch	stage Age	Age Ma	GSSP		
Phanerozoic	Cenozoic	Quaternary	Holocene		0.0117	🚩		
			Pleistocene	Upper		0.126		
				"Ionian"		0.781		
			Calabrian		1.806	🚩		
			Gelasian		2.588	🚩		
		Neogene	Pliocene	Placenzian		3.600	🚩	
				Zanclean		5.332	🚩	
			Miocene	Messinian		7.246	🚩	
				Tortonian		11.608	🚩	
				Serravallian		13.82	🚩	
	Langhian				15.97	🚩		
	Burdigalian				20.43	🚩		
	Aquitanian				23.03	🚩		
	Paleogene			Oligocene	Chattian		28.4 ± 0.1	🚩
					Rupelian		33.9 ± 0.1	🚩
				Eocene	Priabonian		37.2 ± 0.1	🚩
					Bartonian		40.4 ± 0.2	🚩
					Lutetian		48.6 ± 0.2	🚩
				Paleocene	Ypresian		55.8 ± 0.2	🚩
					Thanetian		58.7 ± 0.2	🚩
					Selandian		~ 61.1	🚩
		Danian			65.5 ± 0.3	🚩		
		Maastrichtian			70.6 ± 0.6	🚩		
	Mesozoic	Cretaceous	Upper	Campanian		83.5 ± 0.7	🚩	
				Santonian		85.8 ± 0.7	🚩	
				Coniacian		~ 88.6	🚩	
				Turonian		93.6 ± 0.8	🚩	
				Cenomanian		99.6 ± 0.9	🚩	
			Lower	Albian		112.0 ± 1.0	🚩	
				Aptian		125.0 ± 1.0	🚩	
				Barremian		130.0 ± 1.5	🚩	
Hauterivian					~ 133.9	🚩		
Valanginian					140.2 ± 3.0	🚩		
Berriasian		145.5 ± 4.0	🚩					

eonothem Eon	erathem Era	system Period	series Epoch	stage Age	Age Ma	GSSP			
Phanerozoic	Mesozoic	Jurassic	Upper	Tithonian		145.5 ± 4.0	🚩		
				Kimmeridgian		150.8 ± 4.0	🚩		
				Oxfordian		~ 155.6	🚩		
				Callovian		161.2 ± 4.0	🚩		
				Bathonian		164.7 ± 4.0	🚩		
			Middle	Bajocian		167.7 ± 3.5	🚩		
				Aalenian		171.6 ± 3.0	🚩		
				Toarcian		175.6 ± 2.0	🚩		
				Triassic	Lower	Pliensbachian		183.0 ± 1.5	🚩
				Sinemurian			189.6 ± 1.5	🚩	
		Hettangian		196.5 ± 1.0		🚩			
		Rhaetian		199.6 ± 0.6		🚩			
		Nonian		203.6 ± 1.5		🚩			
		Triassic	Upper	Carnian		216.5 ± 2.0	🚩		
				Ladinian		~ 228.7	🚩		
				Anisian		237.0 ± 2.0	🚩		
	Lower		Olenekian		~ 245.9	🚩			
			Induan		~ 249.5	🚩			
			Permian	Upper	Changhsingian		251.0 ± 0.4	🚩	
	Wuchiapingian		253.8 ± 0.7		🚩				
	Lopingian		260.4 ± 0.7		🚩				
	Guadalupian		265.8 ± 0.7		🚩				
	Wordian		268.0 ± 0.7		🚩				
	Paleozoic	Permian	Oisuralian	Roadian		270.6 ± 0.7	🚩		
				Kungurian		275.6 ± 0.7	🚩		
				Artinskian		284.4 ± 0.7	🚩		
				Sakmarian		294.6 ± 0.8	🚩		
				Asselian		299.0 ± 0.8	🚩		
			Carboniferous	Pennsylvanian	Upper	Gzhelian		303.4 ± 0.9	🚩
					Kasimovian		307.2 ± 1.0	🚩	
				Mississippian	Middle	Moscovian		311.7 ± 1.1	🚩
Lower					Bashkirian		318.1 ± 1.3	🚩	
Upper					Serpukhovian		328.3 ± 1.6	🚩	
Paleozoic	Ordovician	Lower	Tremadocian		478.6 ± 1.7	🚩			
			Stage 10		488.3 ± 1.7	🚩			
		Middle	Stage 9		~ 492 *	🚩			
			Paibian		~ 496 *	🚩			
			Stage 8		~ 499	🚩			
Upper	Stage 7		~ 503	🚩					
	Stage 6		~ 506.5	🚩					
	Stage 5		~ 510 *	🚩					
Paleozoic	Silurian	Lower	Stage 4		~ 515 *	🚩			
			Stage 3		~ 521 *	🚩			
		Upper	Stage 2		~ 528 *	🚩			
			Fortunian		542.0 ± 1.0	🚩			
Phanerozoic	Paleozoic	Devonian	Upper	Famennian		359.2 ± 2.5	🚩		
				Frasnian		374.5 ± 2.6	🚩		
				Furongian		385.3 ± 2.6	🚩		
			Middle	Givetian		391.8 ± 2.7	🚩		
				Eifelian		397.5 ± 2.7	🚩		
				Emsian		407.0 ± 2.8	🚩		
				Pragian		411.2 ± 2.8	🚩		
			Lower	Lochkovian		416.0 ± 2.8	🚩		
				Pridoli		418.7 ± 2.7	🚩		
				Ludlow		421.3 ± 2.6	🚩		
		Phanerozoic	Paleozoic	Cambrian	Upper	Ludfordian		422.9 ± 2.5	🚩
						Gorstian		426.2 ± 2.4	🚩
					Middle	Homertian		426.2 ± 2.3	🚩
						Sheinwoodian		428.2 ± 2.3	🚩
					Lower	Telychian		436.0 ± 1.9	🚩
						Aeronian		439.0 ± 1.8	🚩
Rhuddanian						443.7 ± 1.5	🚩		
Hirnantian						445.6 ± 1.5	🚩		
Phanerozoic	Paleozoic	Cambrian	Upper	Katian		455.8 ± 1.6	🚩		
				Sandbian		460.9 ± 1.6	🚩		
			Middle	Darriwilian		468.1 ± 1.6	🚩		
				Dapingian		471.8 ± 1.6	🚩		
			Lower	Floian		478.6 ± 1.7	🚩		
				Tremadocian		488.3 ± 1.7	🚩		
				Stage 10		~ 492 *	🚩		
				Stage 9		~ 496 *	🚩		
				Paibian		~ 499	🚩		
				Stage 8		~ 503	🚩		
Phanerozoic	Paleozoic	Cambrian	Series 3	Drumian		~ 506.5	🚩		
				Stage 5		~ 510 *	🚩		
			Series 2	Stage 4		~ 515 *	🚩		
				Stage 3		~ 521 *	🚩		
Terreneuvian	Stage 2		~ 528 *	🚩					
	Fortunian		542.0 ± 1.0	🚩					

This chart was drafted by Gabi Ogg. Intra Cambrian unit ages with * are informal, and awaiting ratified definitions.
Copyright © 2010 International Commission on Stratigraphy

eonothem Eon	erathem Era	system Period	Age Ma	GSSP GSSA			
Phanerozoic	Proterozoic	Neo-proterozoic	Ediacaran	542	🚩		
			Cryogenian	~ 635	🚩		
			Tonian	850	🚩		
		Meso-proterozoic	Stenian	1000	🚩		
			Ecstasian	1200	🚩		
			Calymmian	1400	🚩		
			Statherian	1600	🚩		
		Paleo-proterozoic	Orosirian	1800	🚩		
			Rhyacian	2050	🚩		
			Siderian	2300	🚩		
			Neoproterozoic	2500	🚩		
			Archean	2800	🚩		
		Phanerozoic	Proterozoic	Precambrian	Neoproterozoic	~ 2500	🚩
					Mesoarchean	~ 3200	🚩
					Paleoarchean	~ 3600	🚩
					Eoarchean	~ 4000	🚩
		Phanerozoic	Proterozoic	Precambrian	Hadean (informal)	~ 4600	🚩
						~ 4600	🚩

Subdivisions of the global geologic record are formally defined by their lower boundary. Each unit of the Phanerozoic (~542 Ma to Present) and the base of Ediacaran are defined by a basal Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP 🚩), whereas Precambrian units are formally subdivided by absolute age (Global Standard Stratigraphic Age, GSSA). Details of each GSSP are posted on the ICS website (www.stratigraphy.org).

Numerical ages of the unit boundaries in the Phanerozoic are subject to revision. Some stages within the Cambrian will be formally named upon international agreement on their GSSP limits. Most sub-Series boundaries (e.g., Middle and Upper Aptian) are not formally defined.

Colors are according to the Commission for the Geological Map of the World (www.cgmw.org).

The listed numerical ages are from 'A Geologic Time Scale 2004', by F.M. Gradstein, J.G. Ogg, A.G. Smith, et al. (2004; Cambridge University Press) and 'The Concise Geologic Time Scale' by J.G. Ogg, G. Ogg and F.M. Gradstein (2008).

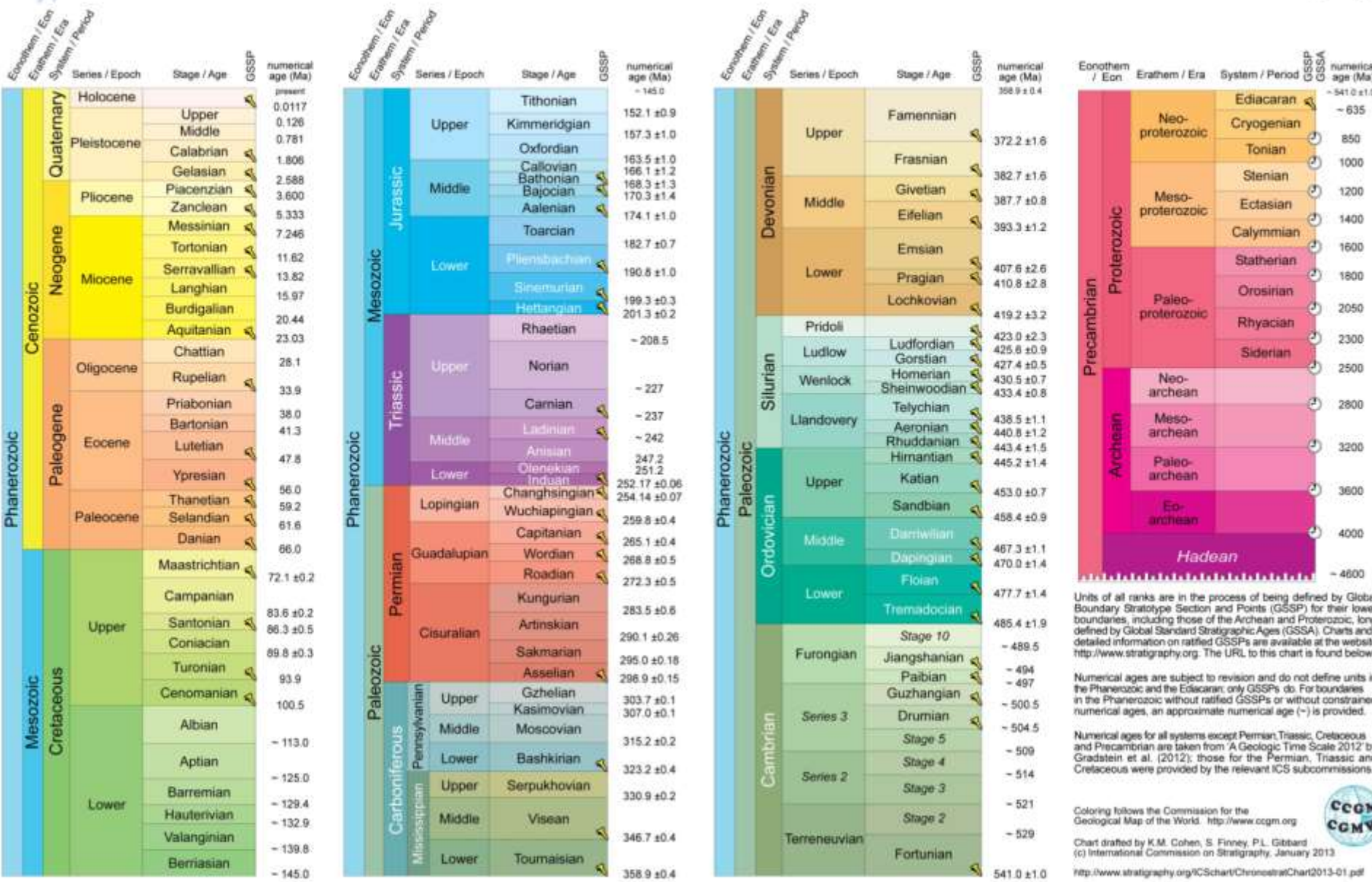


INTERNATIONAL CHRONOSTRATIGRAPHIC CHART

www.stratigraphy.org

International Commission on Stratigraphy

v 2013/01



Units of all ranks are in the process of being defined by Global Boundary Stratotype Section and Points (GSSP) for their lower boundaries, including those of the Archean and Proterozoic, long defined by Global Standard Stratigraphic Ages (GSSA). Charts and detailed information on ratified GSSPs are available at the website <http://www.stratigraphy.org>. The URL to this chart is found below.

Numerical ages are subject to revision and do not define units in the Phanerozoic and the Ediacaran; only GSSPs do. For boundaries in the Phanerozoic without ratified GSSPs or without constrained numerical ages, an approximate numerical age (~) is provided.

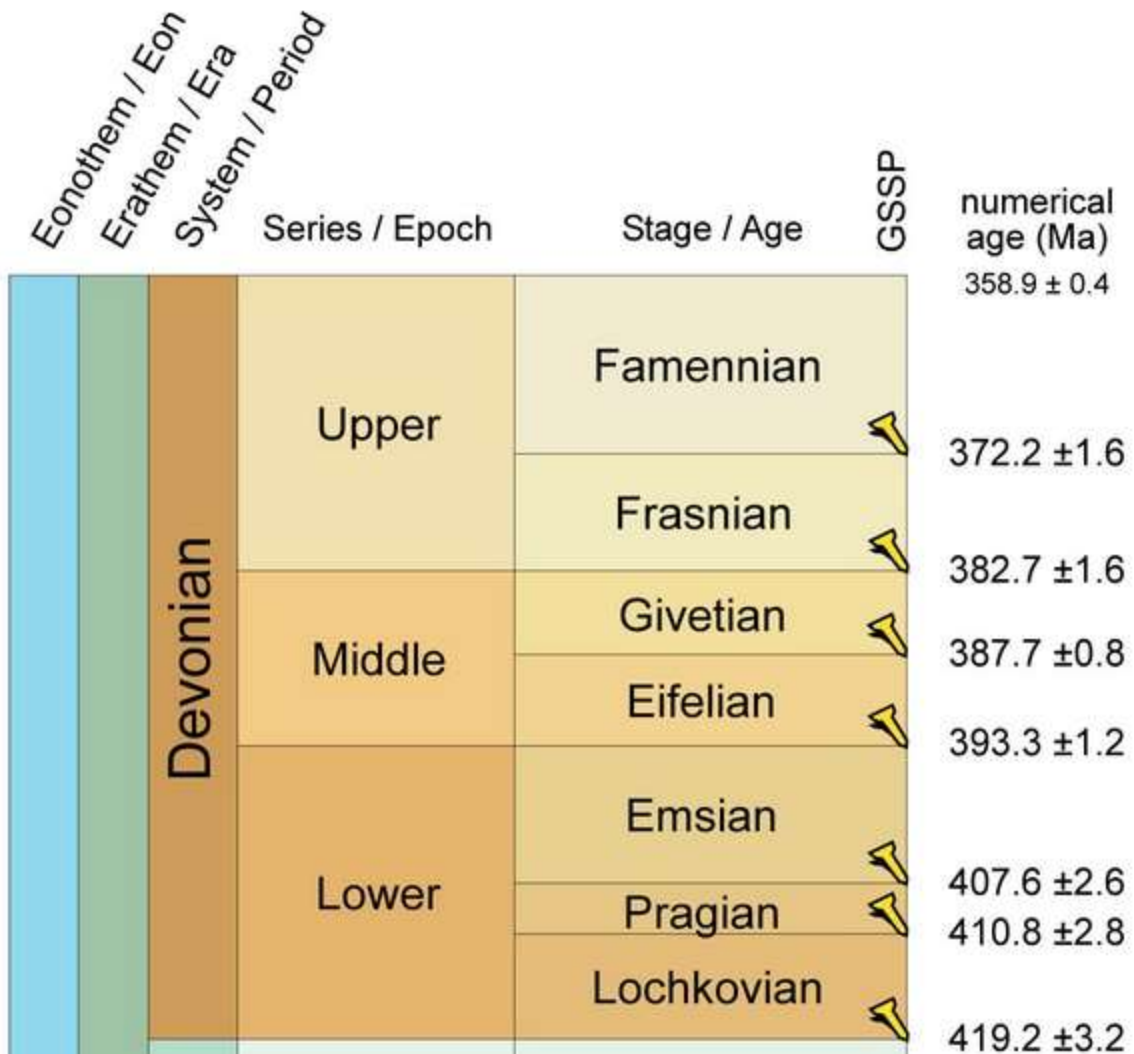
Numerical ages for all systems except Permian, Triassic, Cretaceous and Precambrian are taken from 'A Geologic Time Scale 2012' by Gradstein et al. (2012); those for the Permian, Triassic and Cretaceous were provided by the relevant ICS subcommissions.

Coloring follows the Commission for the Geological Map of the World. <http://www.ccgw.org>



Chart drafted by K.M. Cohen, S. Finney, P.L. Gibbard (c) International Commission on Stratigraphy, January 2013

<http://www.stratigraphy.org/ICSChart/ChronostratChart2013-01.pdf>



- У г-х шкалы два смысла:
- 1) геологический** (пласты пород, совокупности трехмерных геологических тел)
 - 2) хронологический** (отрезки времени, периоды истории Земли)

Поэтому подразделения шкалы имеют два параллельных ряда названий.
 «тетраподы появились в фаменском веке», но «остатки первых тетрапод происходят из пород фаменского яруса»

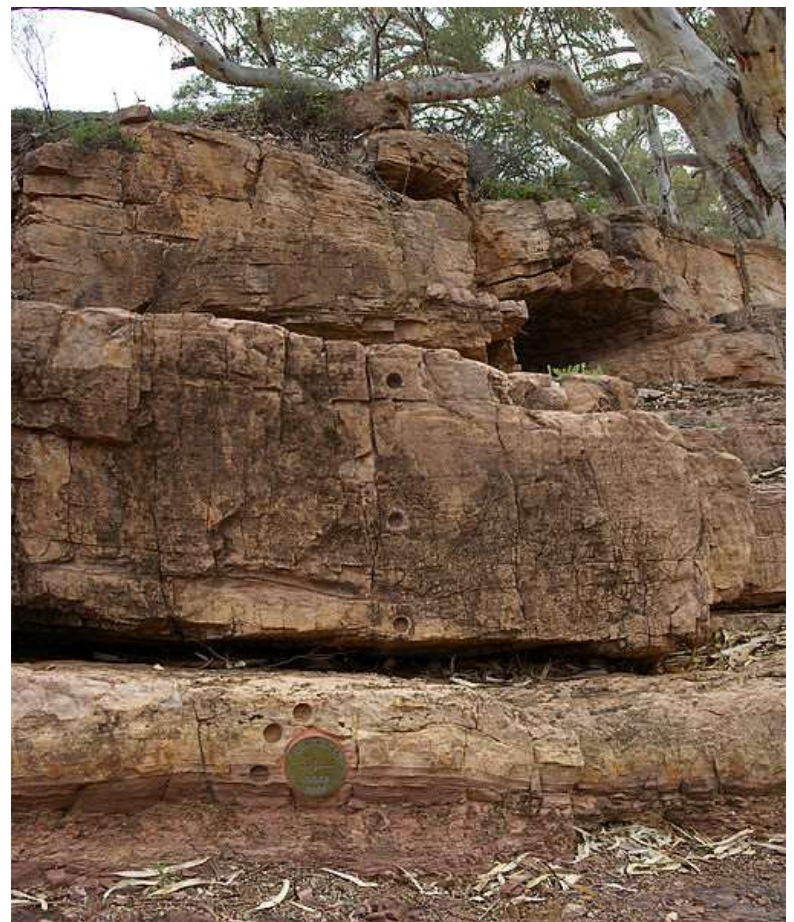
GSSP (Global Boundary Stratotype Section and Point), «золотой гвоздь» – утвержденная Международной Стратиграфической Комиссией эталонная точка в эталонном (стратотипическом) геологическом разрезе, соответствующая нижней границе яруса (stage) геохронологической шкалы.

геология	хронология
Эонотема / Eonothem	Эон / Eon
Эратема / Erathem	Эра / Era
Система / System	Период / Period
Отдел / Series	Эпоха / Epoch
Ярус / Stage	Век / Age
нижний, средний, верхний (Lower, Middle, Upper)	ранний, средний, поздний (Early, Middle, Late)

Криптозой и фанерозой

- Время «скрытой жизни» и «явной жизни». Представительность палеонтологической летописи резко возрастает в начале кембрия.
- Поэтому в криптозое границы – по абсолютным радиометрическим датировкам (часы на шкале), в фанерозое – биостратиграфические границы по появлению/исчезновению определенных организмов.

«Золотые гвозди»



«Золотой гвоздь», вбитый в границу отложений криогенового и эдиакарского (вендского) периодов в типовом разрезе в Австралии. Возраст границы - 635 млн лет. Ниже, в криогеновых отложениях, присутствуют следы величайшего в истории Земли оледенения (ледники доходили до экватора). В криогеновых отложениях обнаружены химические следы присутствия низших многоклеточных животных - губок. Выше, в эдиакарском периоде, появляются ископаемые эмбрионы многоклеточных, заключенные в сложные оболочки, и другие формы животной жизни.



Нижняя граница синемюрского яруса (нижняя юра, 199.3 млн. лет) в стратотипическом разрезе East Quantoxhead у г. Watchet, Западный Сомерсет, Юго-Восточная Англия. Характеризуется появлением аммонитов *Arietites bucklandi*. Ниже – геттангский ярус, начало которого маркируется появлением аммонитов *Psiloceras*.

Для начала запомним самые крупные геохронологические подразделения

<i>Эон</i>	<i>Эра</i>	<i>Начало (млн лет назад)</i>	<i>Конец (млн лет назад)</i>
Фанерозой	Кайнозой	66	продолжается сейчас
	Мезозой	252	66
	Палеозой	541	252
Протерозой	палео-, мезо-, нео-	2500	541
Архей	эо-, палео-, мезо-, нео-	4000	2500
Катархей		4600	4000

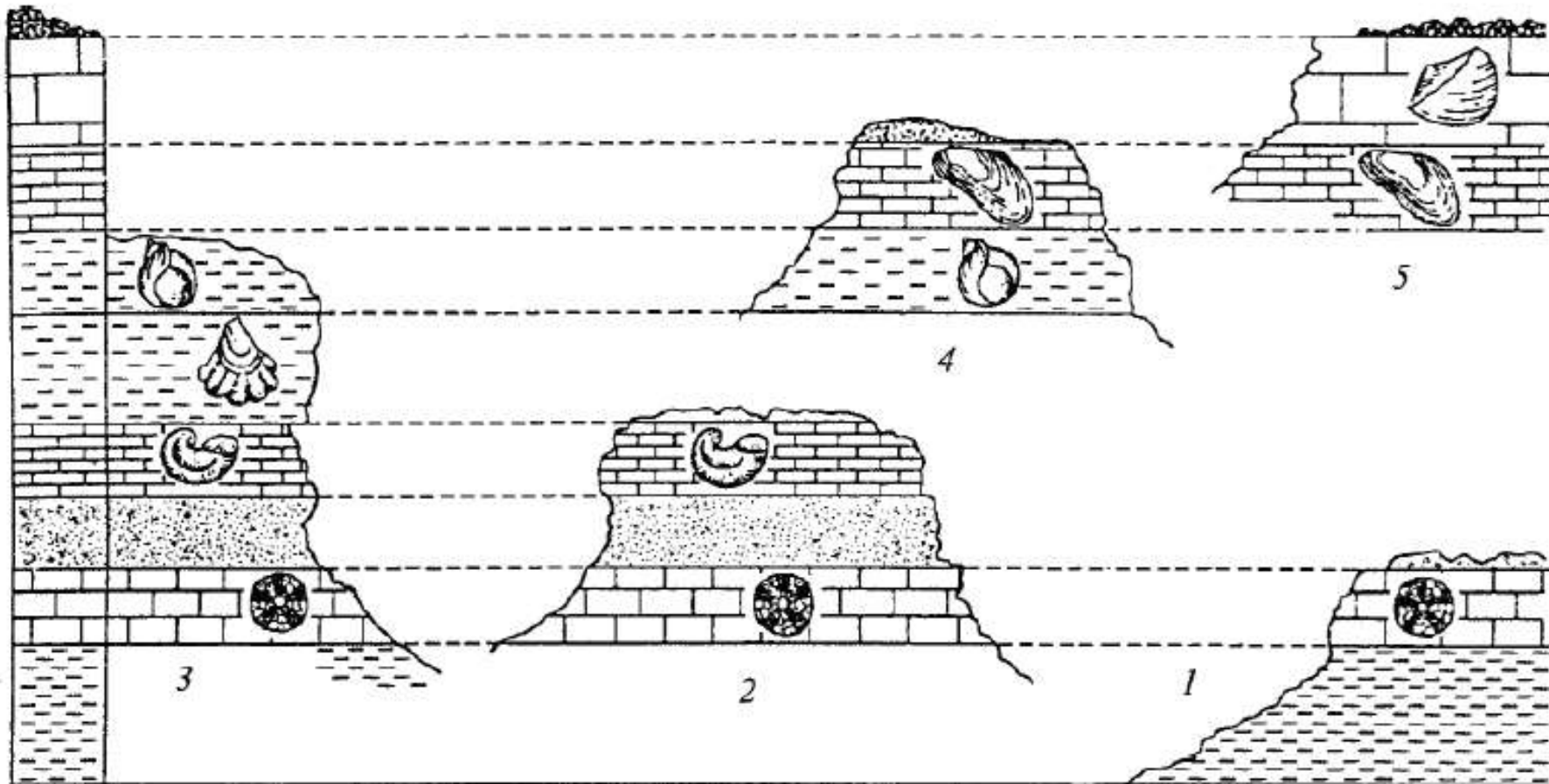
Методы геохронологии (датирования горных пород)

- Горные породы делятся на магматические, осадочные и метаморфические.
- Датирование бывает относительное (что было раньше, что позже) и абсолютное (возраст в годах).
- Методы относительного датирования – в основном для осадочных пород, абсолютного – для магматических.

1. Относительная геохронология

- **Стратиграфия** — наука, изучающая последовательность слоев земной коры
- Принцип суперпозиции (Николай Стенон, 1669): нижние слои образовались раньше **верхних** (в 1988 году Н.С. причислен Католической церковью к лику блаженных)
- Два этапа: 1) расчленение (описание слоев) и 2) геологическая корреляция (установление соответствия между слоями в разных районах)

Геологическая корреляция





Геологическое **обнажение** (разрез) палеозойских осадочных пород в Аризоне (США)

СИСТЕМА	ОТДЕЛ	ЯРУС	ГОРИЗОНТ	СВИТА, (ПОДСВИТА)	КОЛОНКА	ИНДЕКС	МОЩНОСТЬ м.	ХАРАКТЕРИСТИКА ПОРОД					
ОРДОВИКСКАЯ	СРЕДНИЙ	ПЛАНВИРНСКИЙ	КУНДАС- КИЙ	ОБУХОВ- СКАЯ		Q	>5	Суглинки с валунами кристаллических пород					
						O ₂ ob	>2	Ортоцератитовые известняки с прослоями глин и алевроитов					
						O ₂ vl	5,5	Нижний чечевичный слой Пестроокрашенные доломитизированные известняки с глинисто-алевроитовыми прослоями. "Желтяки" и "Фризы"					
							1,8	Толстоплитчатые доломитизированные известняки "Дикари"					
							O ₁ lt	0,8	Глауконитовые пески, глины и мергели				
						НИЖНИЙ	АРЕНИГ- СКИЙ	БЕЛЛИНГЕН- СКИЙ	ВОЛХОВСКИЙ	ЛЕДТОВСКАЯ	O ₁ ts	2-3	Бурые оболочевые пески и песчаники (верхние оболочевые пески)
										ТОСНЕН- СКАЯ	O ₁ ts	2-3	Бурые оболочевые пески и песчаники (верхние оболочевые пески)
										ЛАДОЖС- КАЯ	O ₁ ts	2-3	Бурые оболочевые пески и песчаники (верхние оболочевые пески)
										ПАКЕРОРТ- СКИЙ	O ₁ ts	2-3	Бурые оболочевые пески и песчаники (верхние оболочевые пески)
						КЕМБРИЙСКАЯ	СРЕДНИЙ	ТИСКРЕСКИЙ	САБЛИНСКАЯ	САБЛИНСКАЯ	E ₁ sb	10-15	Косослоистые светлоокрашенные пески и песчаники с редкими линзами кварцитовидных песчаников
НИЖЕСАБЛИНСКАЯ	E ₁ sb	10-15	Косослоистые светлоокрашенные пески и песчаники с редкими линзами кварцитовидных песчаников										
ЛАДОЖС- КАЯ	E ₁ sb	10-15	Косослоистые светлоокрашенные пески и песчаники с редкими линзами кварцитовидных песчаников										
ПИРИ- ТАССКИЙ	E ₁ sb	10-15	Косослоистые светлоокрашенные пески и песчаники с редкими линзами кварцитовидных песчаников										
ЛОНТОВАССКИЙ	E ₁ ln	>6	Паралельно-слоистые серые песчаники										
ЛОНТОВАССКАЯ	E ₁ ln	>6	Синие неслоистые глины										

Результат работы стратиграфов:

«стратиграфическая колонка» нижнепалеозойских отложений окрестностей Саблино (Ленинградская обл.). Сначала осуществляется **расчленение** геологического разреза и описание слоев (результаты отражены в столбцах «колонка», «мощность», «характеристика пород»). Затем производится **корреляция:** привязка разреза к **местной шкале** (столбцы «горизонт», «свита») и к **глобальной шкале** (столбцы «ярус», «отдел», «система»).

Корреляция

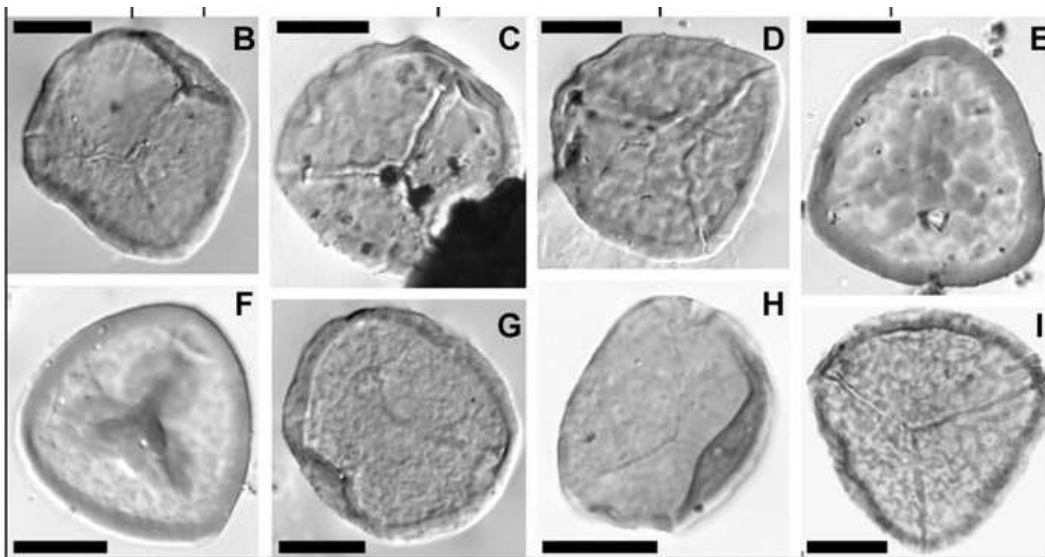
- Основной метод – палеонтологический или биостратиграфический (слои коррелируются по комплексам ископаемых)
- **Руководящие ископаемые** - организмы, дающие самые надежные относительные датировки.
- Требования к руководящим формам: 1) широкое распространение, 2) массовость, 3) хорошая сохраняемость, 4) быстрая эволюция (недолгий интервал существования), 5) желательна также встречаемость в отложениях разных типов (поэтому планктонные животные лучше бентосных, споры и пыльца – лучше, чем листья и корни).

Примеры руководящих ископаемых

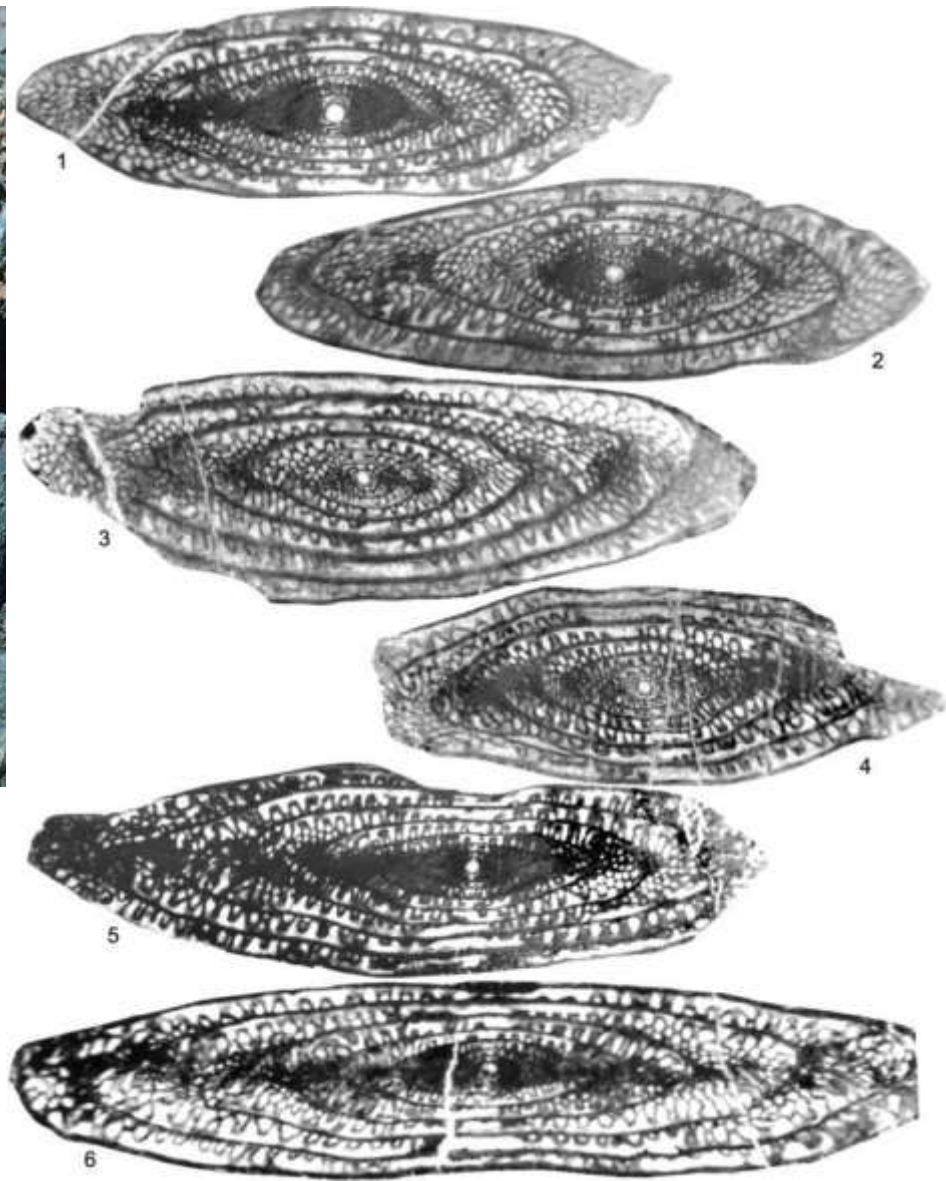
- споры и пыльца растений,
- мелкие планктонные организмы (**фораминиферы, радиолярии, кокколитофориды**),
- массовые планктонные и бентосные животные с твердым скелетом (**трилобиты, аммониты, конодонты, археоциаты, двустворчатые и брюхоногие моллюски, брахиоподы и др.**)
- Для разных отрезков Фанерозоя – разные комплексы руководящих форм.



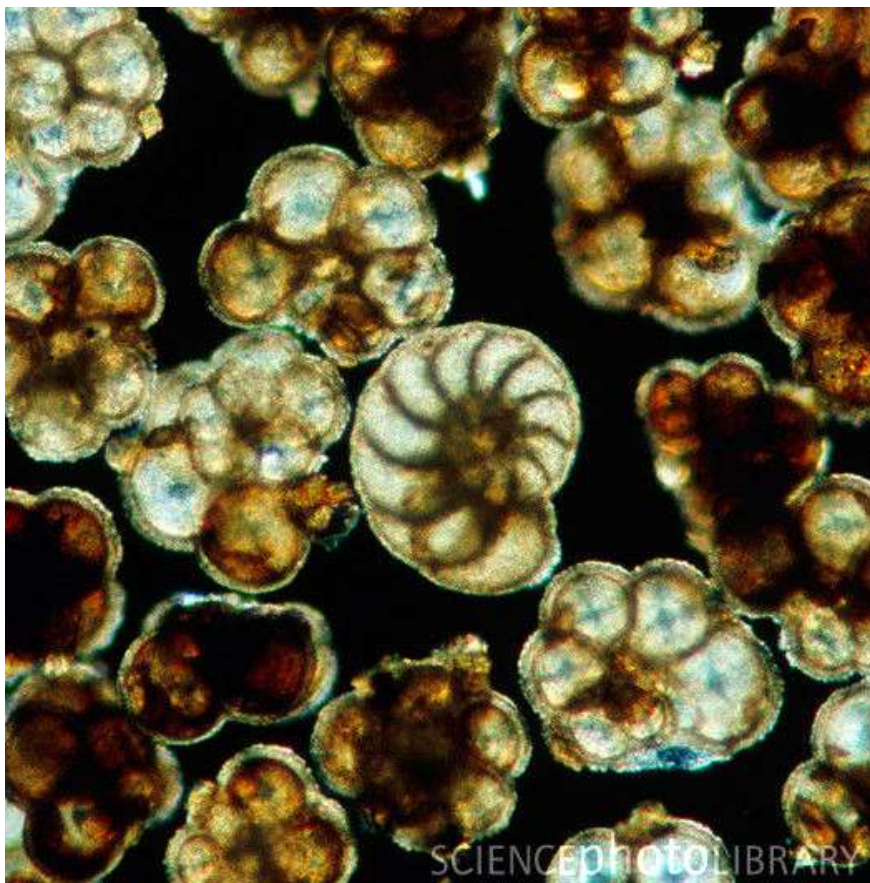
Древнейшие споры наземных растений – **мохообразных** («криптоспоры» печеночников). 473-471 млн лет (конец раннего ордовика), Южная Америка.



Древнейшие споры **сосудистых** растений – риниофитов. 450-444 млн лет (конец позднего ордовика), Аравия.



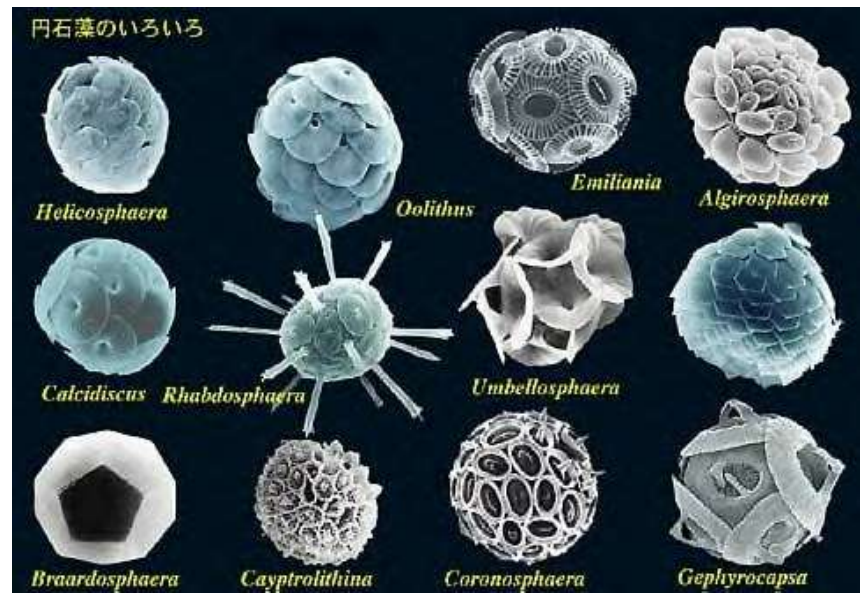
Фузулиниды (вымерший отряд фораминифер) – важны для стратиграфии верхнего карбона и перми.



Планктонные фораминиферы (отряд Globigerinida)
Юра – ныне. Важны для стратиграфии
позднемезозойских и кайнозойских морских отложений.



радиолярии (кембрий – ныне)



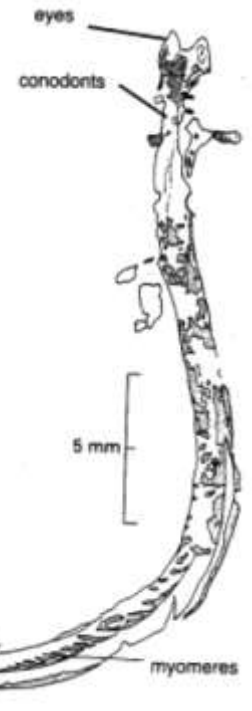
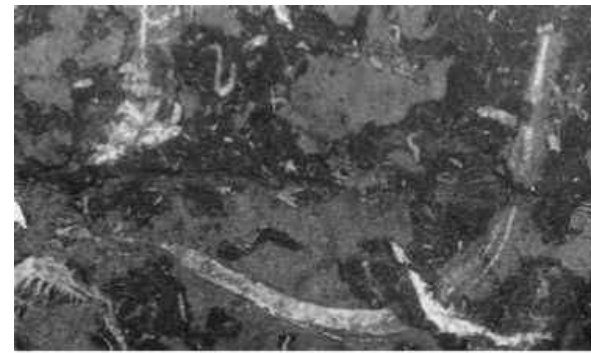
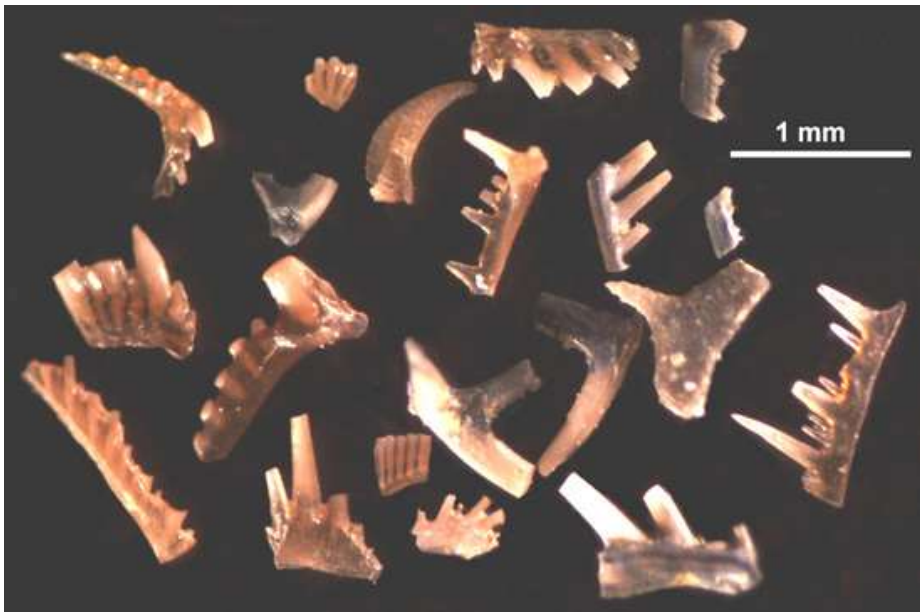
кокколитофориды (массовые планктонные водоросли, юра - ныне)



Агностиды – мелкие безглазые трилобиты, важны для стратиграфии среднего и верхнего кембрия



Аммониты (девон – мел, особенно важны для стратиграфии мезозоя)



Conodonta – большая вымершая группа планктонных хордовых животных (позвоночные?) Кембрий – триас.





Археоциаты – древние губки, формировавшие массивные рифы в раннем кембрии



Рудисты – рифообразующие двустворчатые моллюски позднего мезозоя (юра – мел)

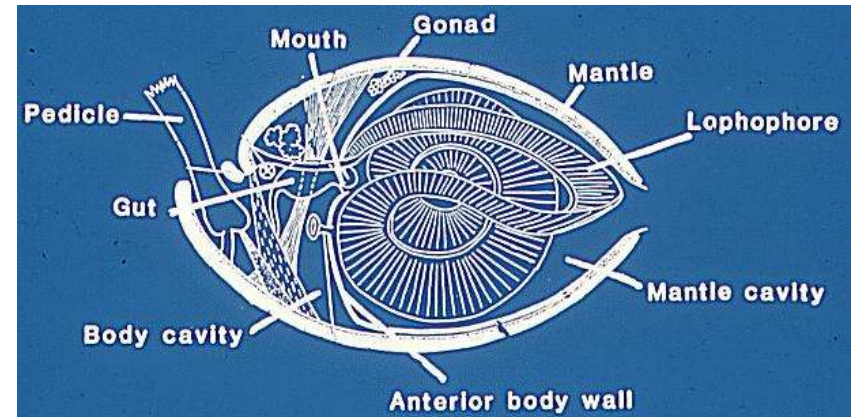


Potamides lapidum (Lamarck)
Lutétien - Maule (Yvelines)

Гастроподы: известны с раннего кембрия, но доминирующей группой морского бентоса стали только в мелу – кайнозое.

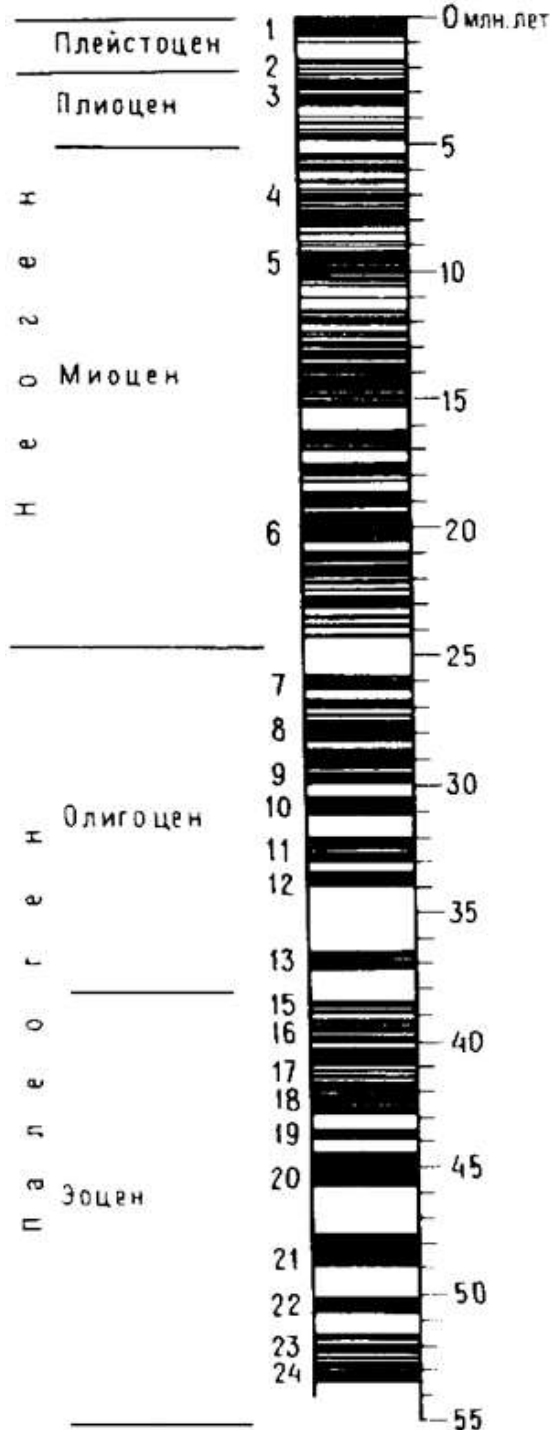


Мшанки (конец кембрия – ныне) в прошлом нередко образовывали рифы.



Примеры других (небиологических) маркеров, используемых в стратиграфии:

- Прослойки вулканического пепла (датируются радиометрическими методами),
- Колебания микроэлементного и изотопного состава (например, падение крупных метеоритов иногда приводит к «иридиевым аномалиям»)
- Литологические характеристики пород



Палеомагнитный метод

- При переходе железосодержащих веществ из жидкого состояния в твердое в образующихся минералах (магматических породах) сохраняется остаточная намагниченность. Ее вектор совпадает с ориентацией магнитного поля Земли в момент образования минерала.
- Магнитное поле Земли время от времени претерпевает инверсии
- Остаточная намагниченность позволяет определить, когда образовался данный слой: в эпоху «прямой» или «обратной» полярности.

Палеомагнитная шкала кайнозойской эры.
 Черный цвет — прямая намагниченность,
 белый — обратная

Абсолютная геохронология: радиометрическое датирование

Изотопы, используемые для определения абсолютного возраста

Материнский изотоп	Конечный продукт	Период полураспада, млрд лет
^{147}Sm	$^{143}\text{Nd} + \text{He}$	106,00
^{238}U	$^{206}\text{Pb} + 8\text{He}$	4,46
^{235}U	$^{207}\text{Pb} + 7\text{He}$	0,70
^{232}Th	$^{208}\text{Pb} + 6\text{He}$	14,00
^{87}Rb	^{87}Sr	48,80
^{40}K	$^{40}\text{Ar} + ^{40}\text{Ca}$	1,30
^{14}C	^{14}N	5730 лет

Абсолютная геохронология: радиометрическое датирование

Если в новообразовавшейся магматической породе:

- 1) изначально не было продуктов распада данного изотопа (или известно, сколько их было);
- 2) если изотоп и продукты его распада не вымывались, не улетучивались и не внедрялись извне,

то можно точно определить возраст породы, измерив соотношение масс изотопа и его продуктов.

Знать изначальное содержание изотопа в породе для этого не нужно!

Например, если в породе обнаружено соотношение ^{40}K и $(^{40}\text{Ar} + ^{40}\text{Ca})$, равное 1:1, то эта порода образовалась 1,3 млрд лет назад (1 период полураспада).

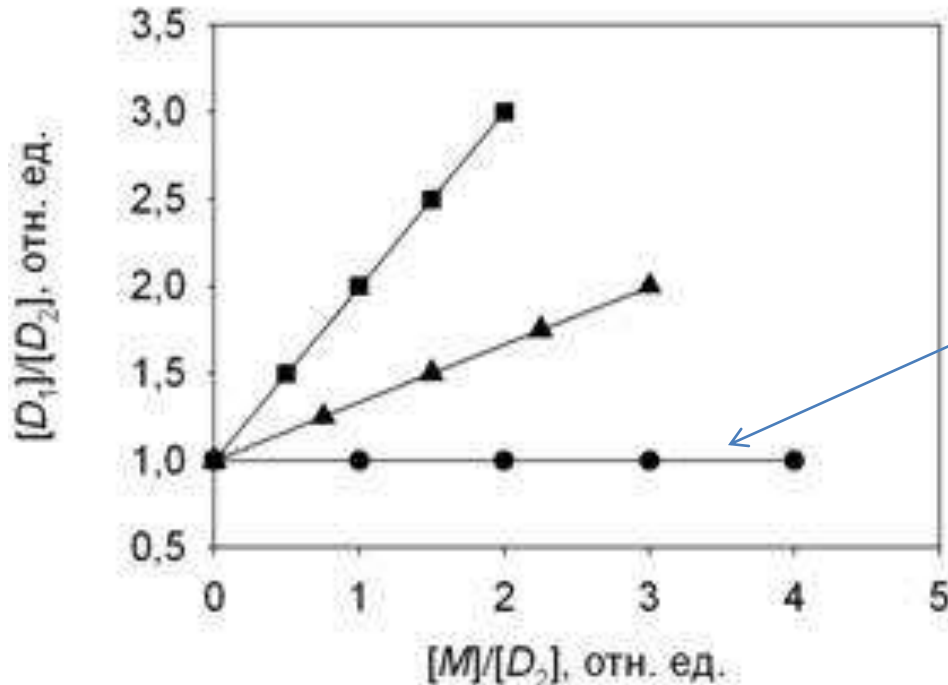
В действительности всё, как всегда, сложнее. Проблема 1: ^{40}Ca – обычный изотоп, он есть в породе с самого начала. Решение: известно, какая доля ^{40}K превращается именно в аргон-40 (10.72% атомов). Проблема 2: при застывании породы мог быть захвачен атмосферный аргон. Решение: в атмосферном аргоне есть другие изотопы (36 и 38) в известной пропорции; по их примеси можно рассчитать начальное содержание ^{40}Ar .

А если продукты распада данного изотопа были в породе изначально, и мы не знаем, сколько их было?

Тогда используют **метод изохрон**. Он основан на том, что в разных частях новообразовавшейся магматической породы химический и элементный состав разный, но соотношение изотопов каждого элемента – одинаковое.



Метод изохрон



В разных частях только что застывшего расплава (в разных минералах) элементный состав может быть разным ($M/D_2 \neq \text{const}$), но изотопный состав, как правило, одинаков ($D_1/D_2 = \text{const}$).

- Три нуклида: **M** (материнский, радиоактивный), **D1** (дочерний, радиогенный) и **D2** (нерадиогенный изотоп того же элемента, что и D1).
- Берут несколько образцов породы, различающихся содержанием M.
- Измеряют концентрации M, D1, D2. Строят график зависимости $[D_1]/[D_2]$ от $[M]/[D_2]$.
- При отсутствии выноса и привноса нуклидов такой график является прямой линией — *изохроной*. Ее наклон показывает возраст породы.

Круги - только что извернувшаяся порода, *треугольники* — порода возрастом в 0,5 периода полураспада M, *квадраты* — порода возрастом в 1 период полураспада M.

- ^{87}Rb превращается в ^{87}Sr
- Период полураспада 48.8 млрд лет
- $^{87}\text{Sr}_0 > 0$ (изначально присутствует, нельзя пренебречь)
- ^{86}Sr – не радиогенный изотоп
- Количество ^{87}Sr в соврем. минерале = радиогенный ^{87}Sr + $^{87}\text{Sr}_0$
- По одному образцу нельзя определить возраст
- Пользуются изохронами

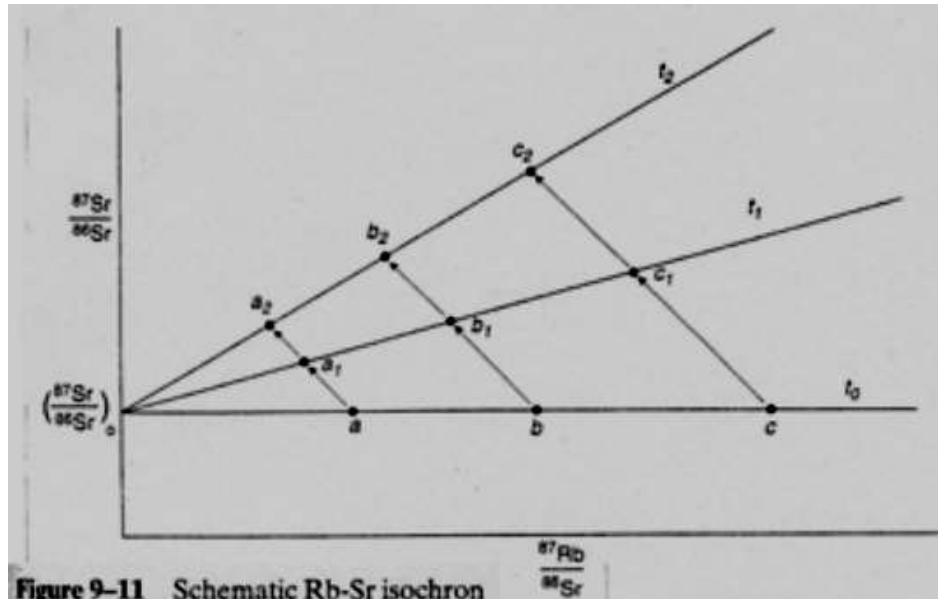
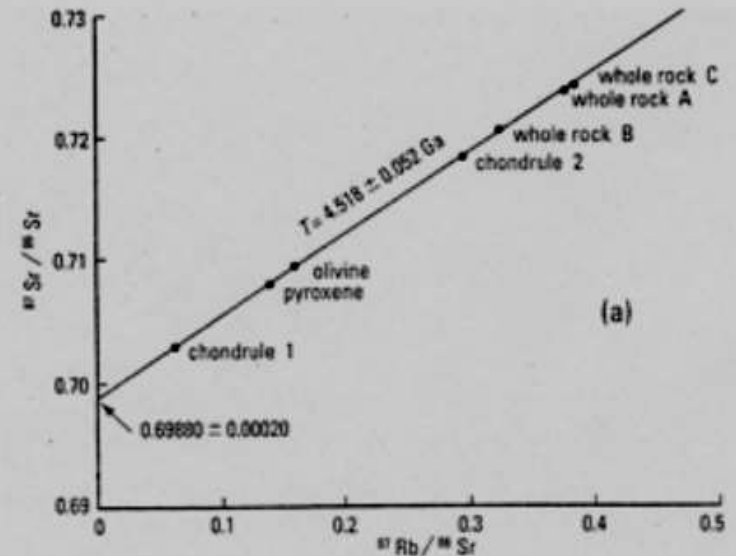
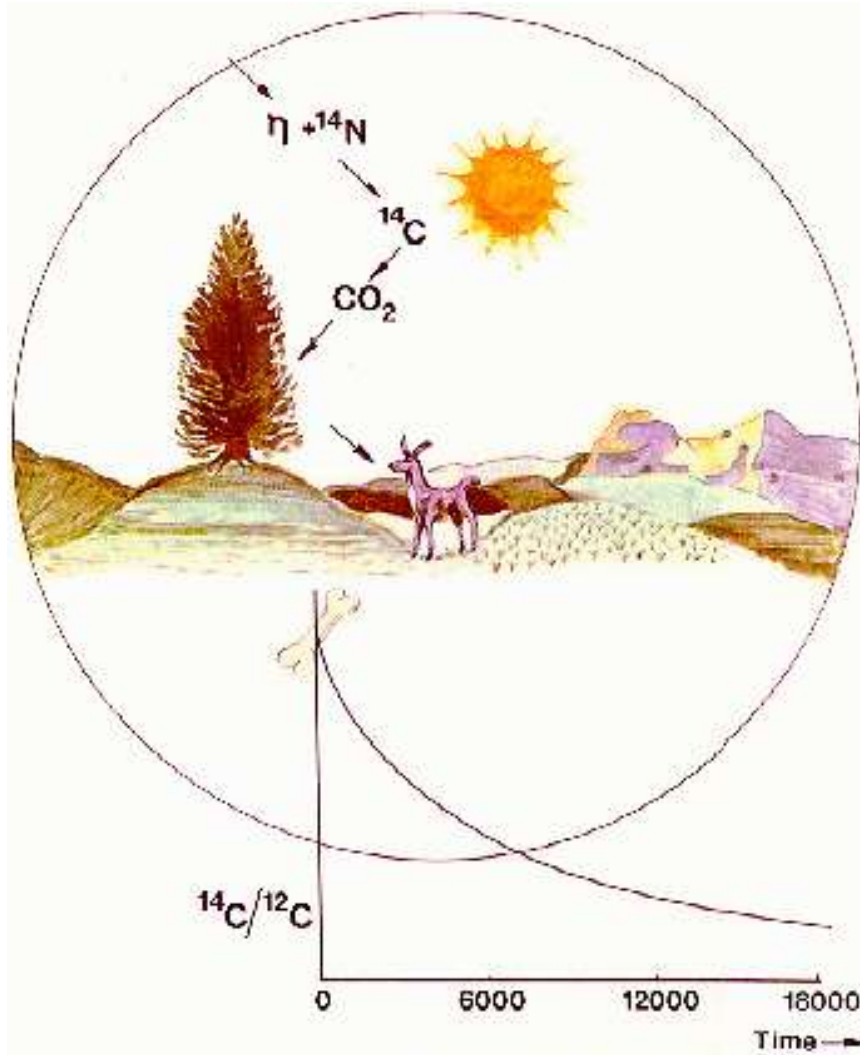


Figure 9-11 Schematic Rb-Sr isochron diagram showing the isotopic evolution over time of three rocks or minerals (a, b, and c) with different Rb/Sr ratios after their derivation from a homogeneous source at time t_0 .



определение возраста метеорита Tieschitz (хондрит, 28 кг, упал в Чехии в 1878 г.)

Радиоуглеродное датирование

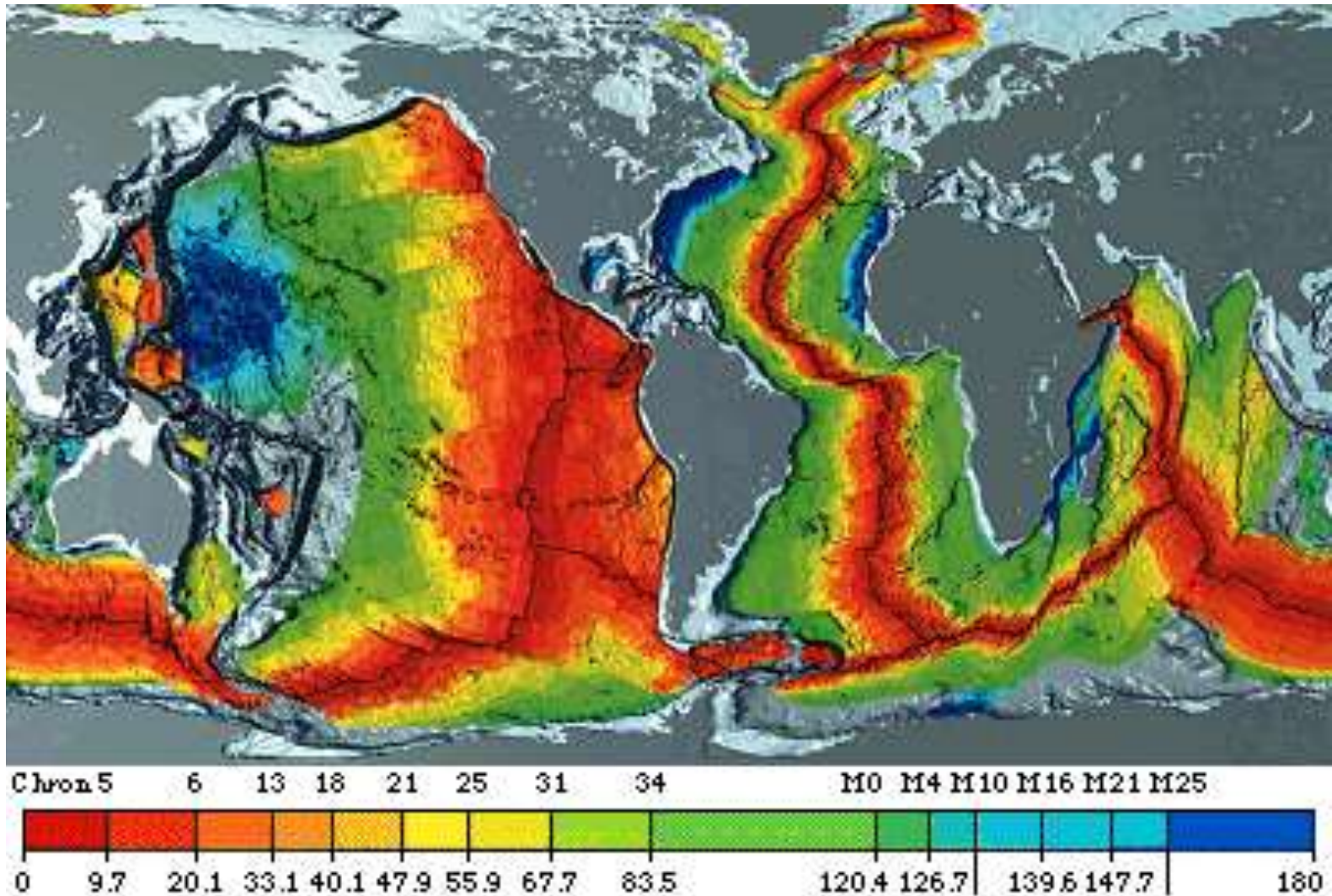


- $^{14}\text{N} + n \rightarrow ^{14}\text{C} + p$ (нейтроны космич. лучей)
- Отношение $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$ в живых организмах такое же, как в атмосфере (ок. 10^{-12})
- После смерти организма приток углерода в него прекращается (система становится замкнутой), и начинается неуклонное экспоненциальное снижение соотношения $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$ (уменьшается вдвое каждые 5730 лет).
- Проблемы: колебания уровня ^{14}C в атмосфере, загрязнение образцов «посторонним» углеродом. То и другое – решаемо.

- Есть много других методов (люминесцентные методы, дендрохронология, рацемизация аминокислот, метод молекулярных часов)
- Каждый метод по отдельности может дать ошибочный результат, поэтому стараются использовать сразу несколько независимых методов.
- См. также: Хронология далекого прошлого <http://elementy.ru/lib/430055>

Методы абсолютной геохронологии помогли
доказать, что континенты движутся

Возраст магматических пород океанского дна



Геологическая карта мира (цвета соответствуют цветам геохронологической шкалы)

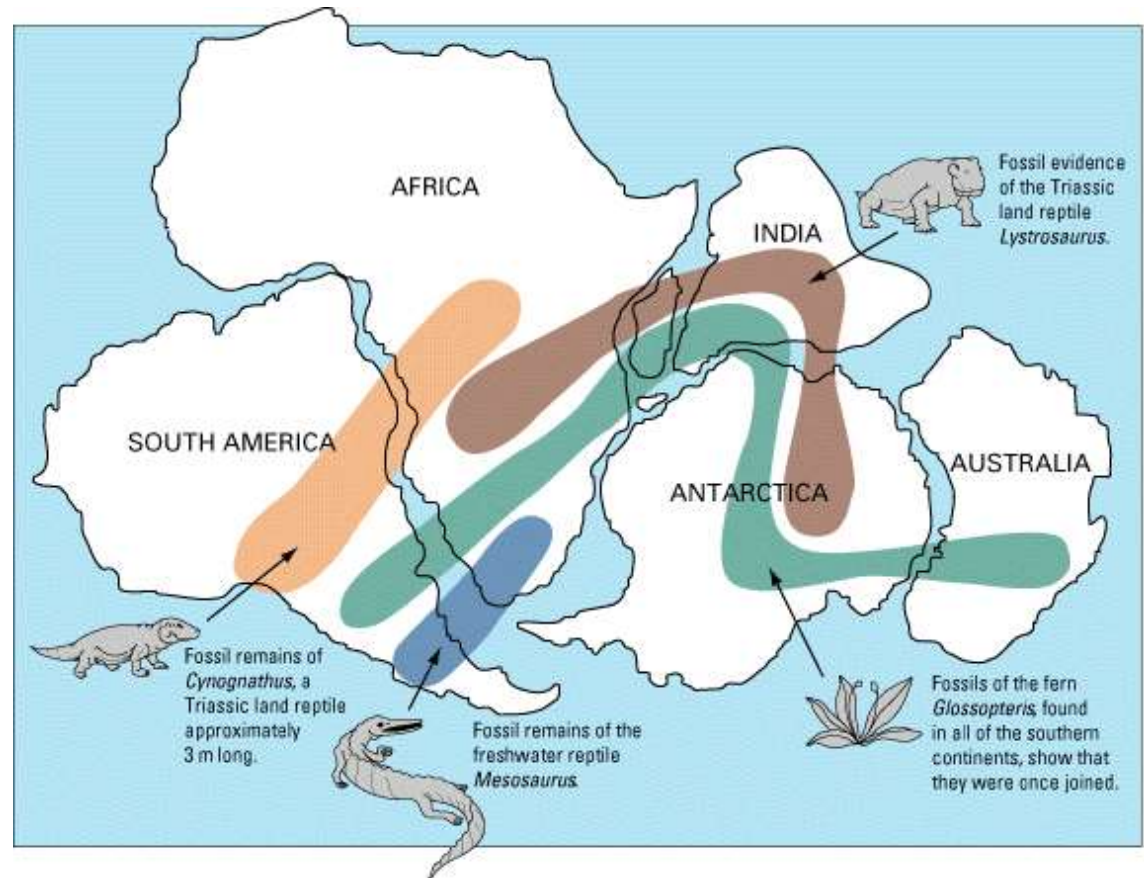
Видно, что на континентах выше разнообразие возрастов и нет четких закономерностей в их распределении



Альфред Вегенер и теория дрейфа континентов

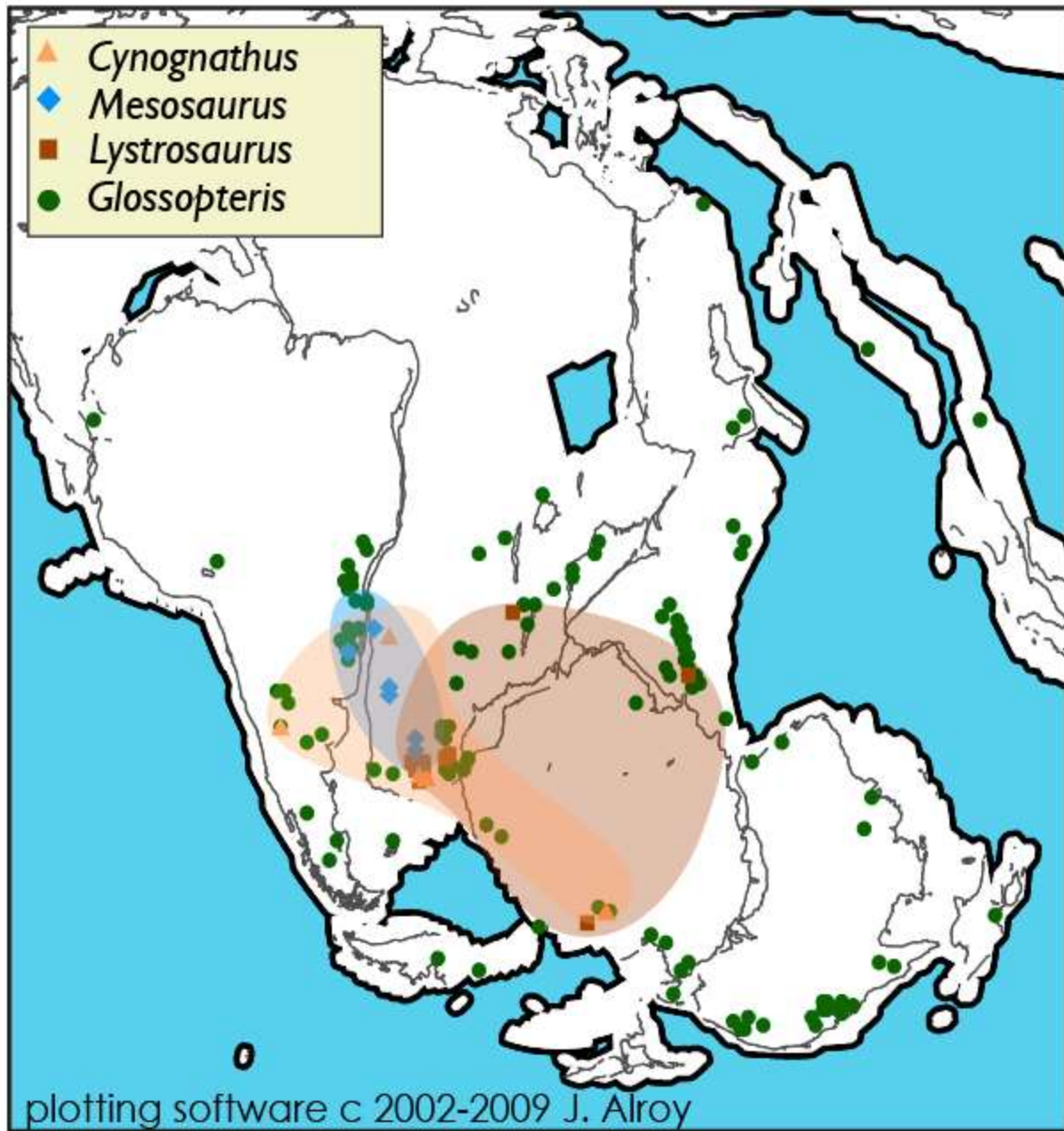
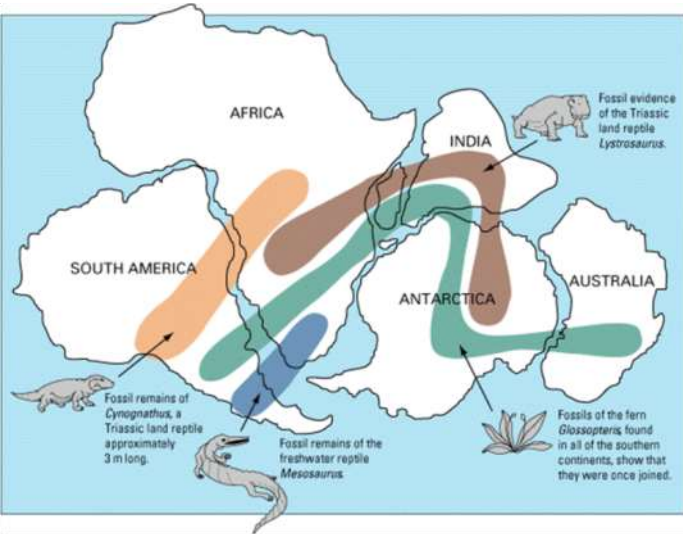


Альфред Вегенер
(1880-1930)



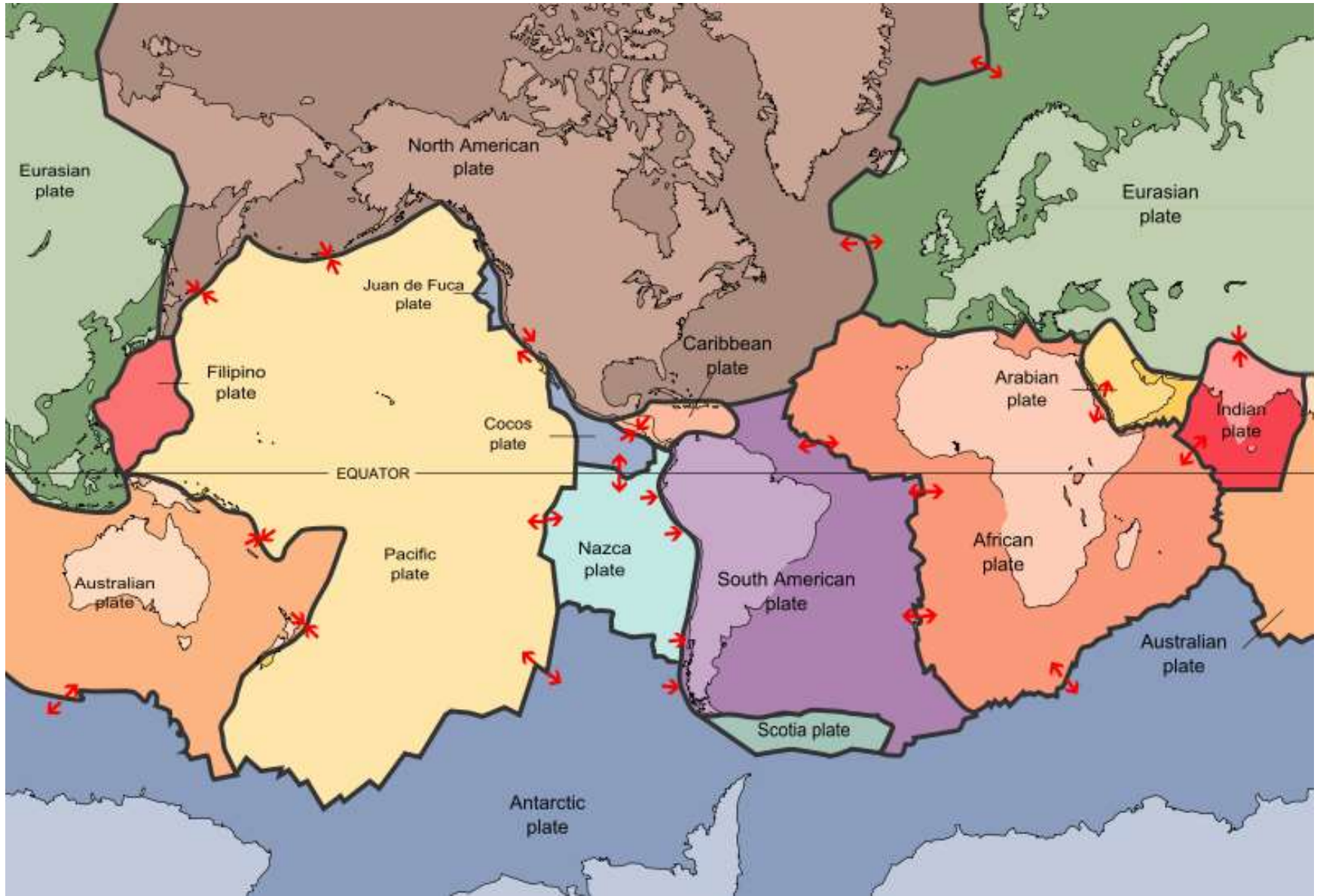
1912. Аргументы: 1) сходство очертаний, 2) геологическое сходство, 3) сходство ископаемых.

Недостаток: не объяснен механизм.



Тектоника плит

Литосфера (кора + верхняя мантия) состоит из литосферных плит. Под литосферой – горячая и вязкая астеносфера, в которой происходит конвекция. Токи мантийного вещества двигают л. плиты со скор. от неск. мм до 15 см в год.

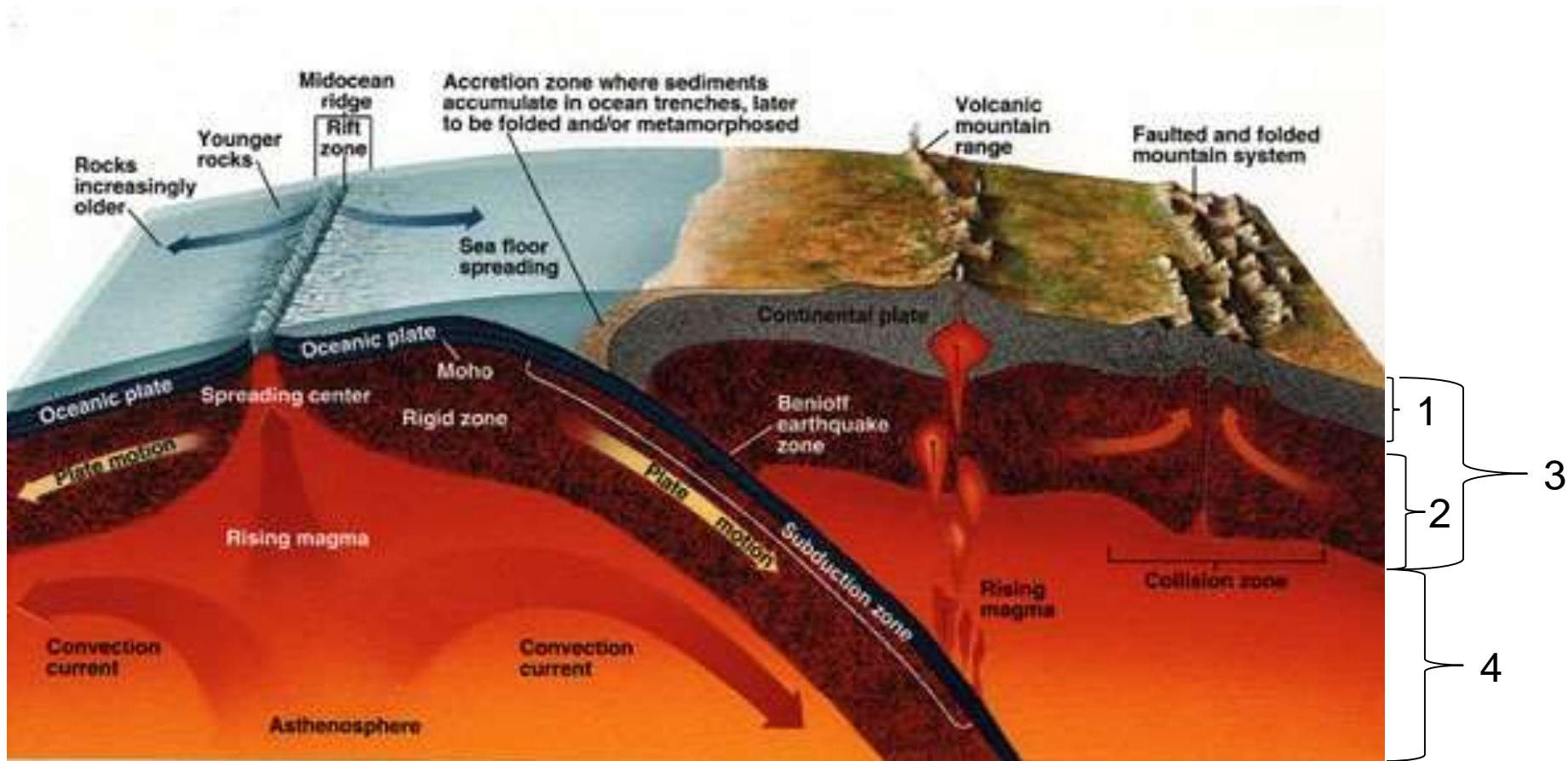




Скорость движения литосферных плит, измеренная напрямую при помощи GPS



Механизм движения литосферных плит – конвекционные токи в астеносфере

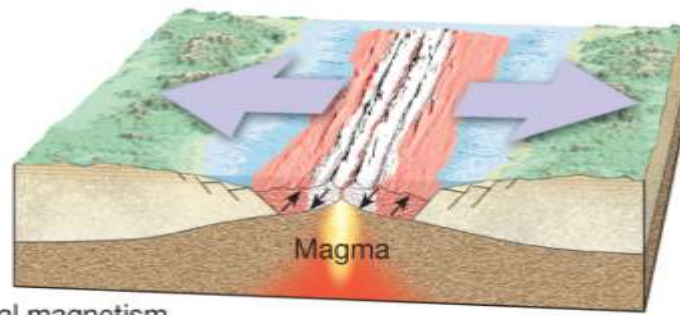


1 – кора (толщина 5-7 – 30-50 км),

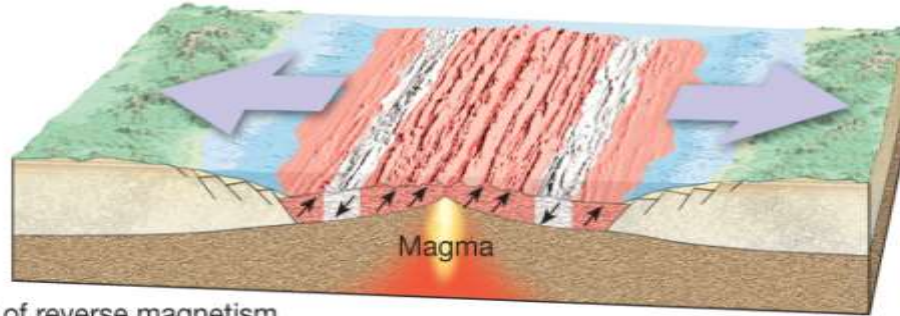
2 – верхняя мантия (твердая) (50-120 км)

3=1+2 – литосфера

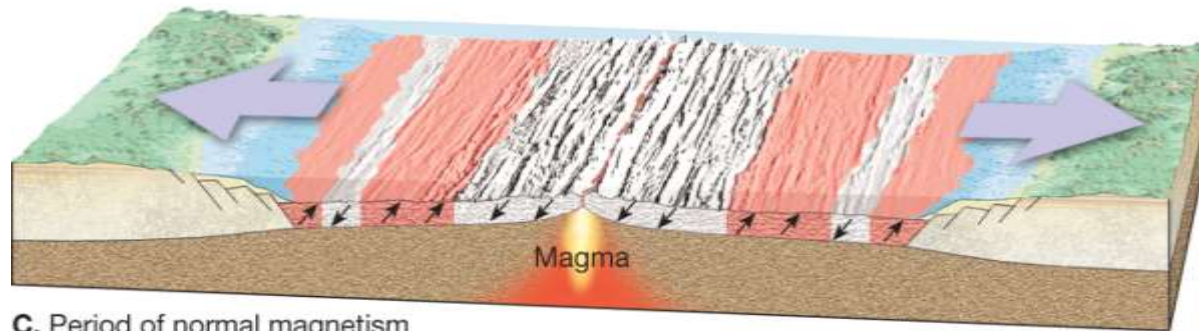
4 – астеносфера (200 км., более глубокая текучая часть мантии, в которой происходит конвекция)



A. Period of normal magnetism



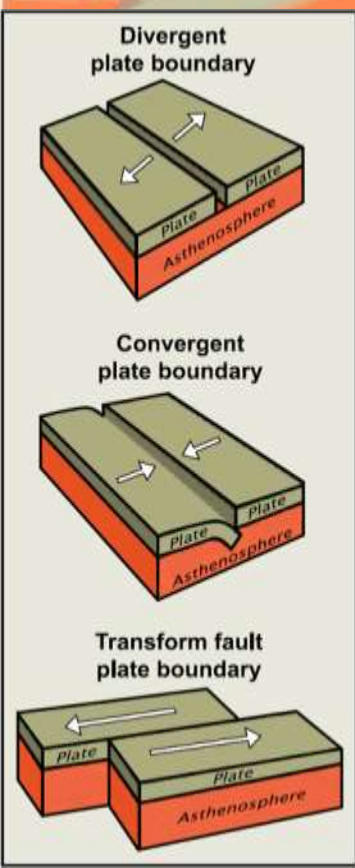
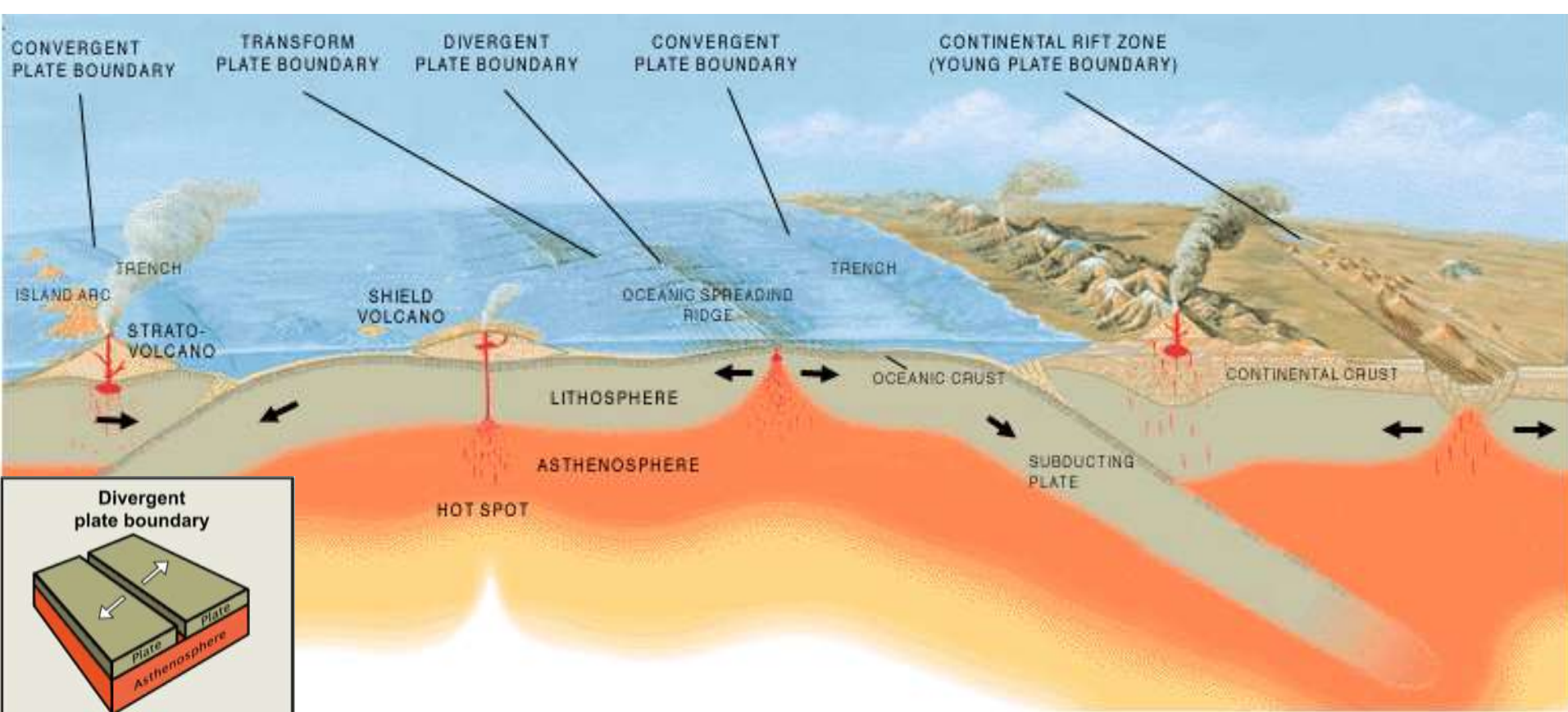
B. Period of reverse magnetism



C. Period of normal magnetism

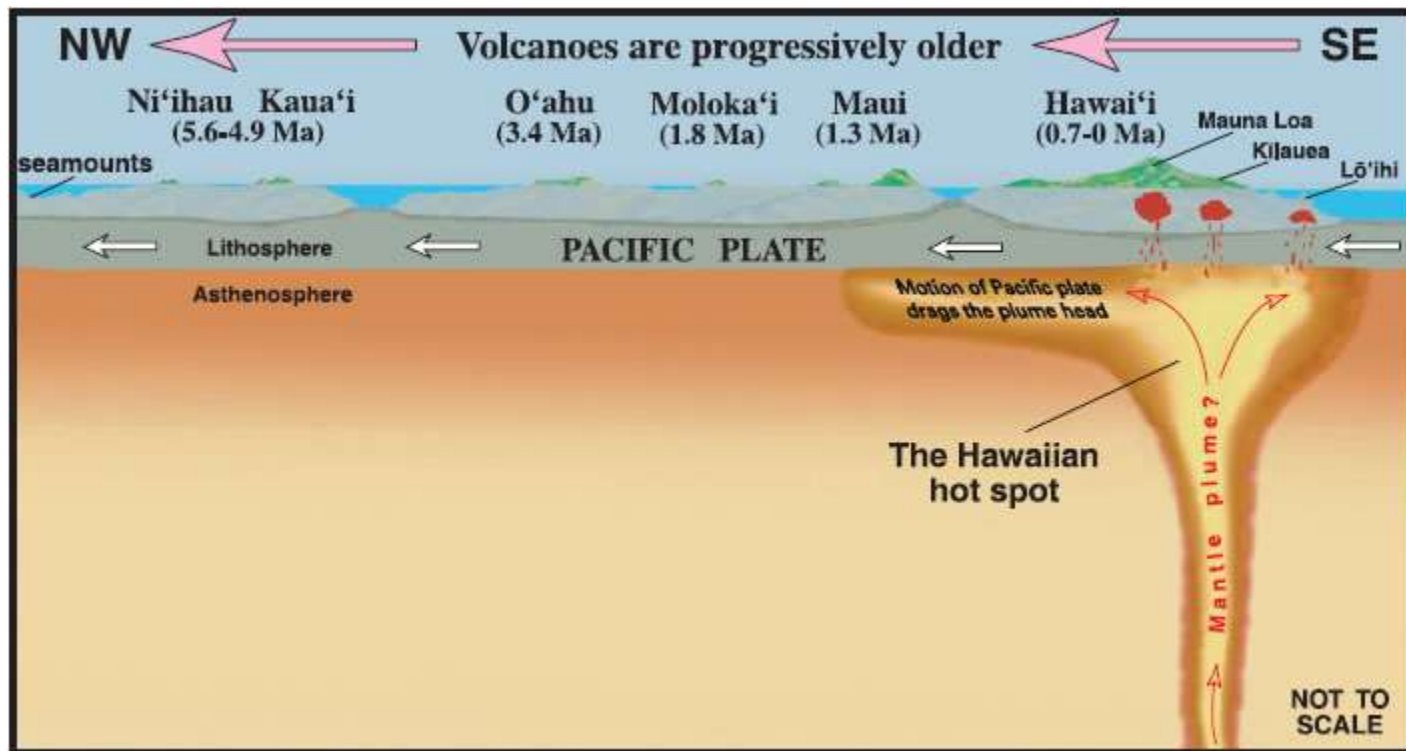
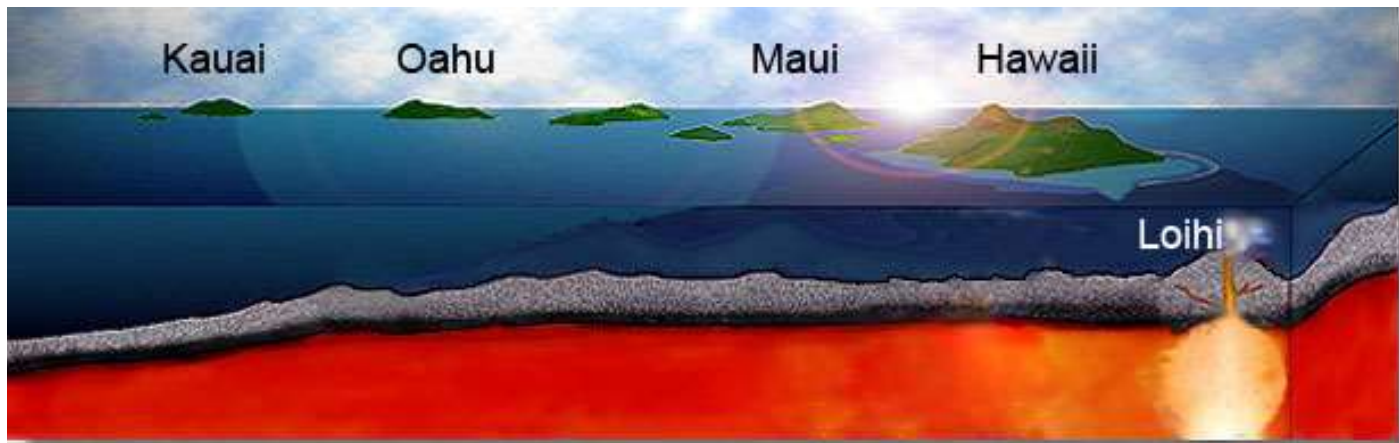
© 2009 Tasa Graphic Arts, Inc.

Еще одно доказательство спрединга океанского дна: симметричные полосы прямой и обратной намагниченности по обе стороны от срединно-океанических хребтов.



Три типа границ между плитами:

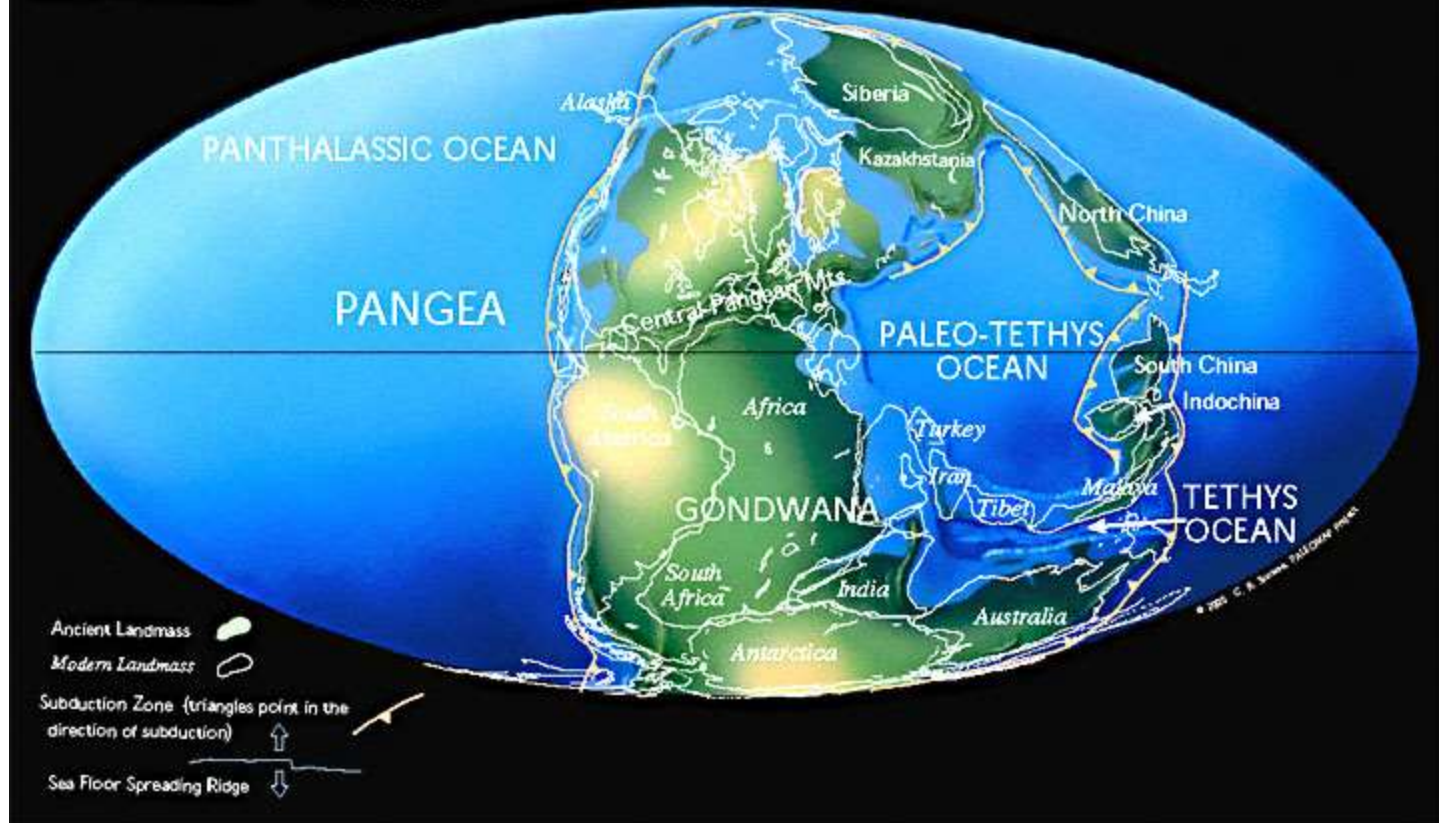
1. двигаются друг относительно друга в горизонтальном направлении,
2. расходятся (срединно-океанические хребты),
3. сходятся, формируя: а) зону субдукции (океаническая кора погружается под «наезжающий» на нее материк), б) горные хребты – складки коры



<http://geology.com/>

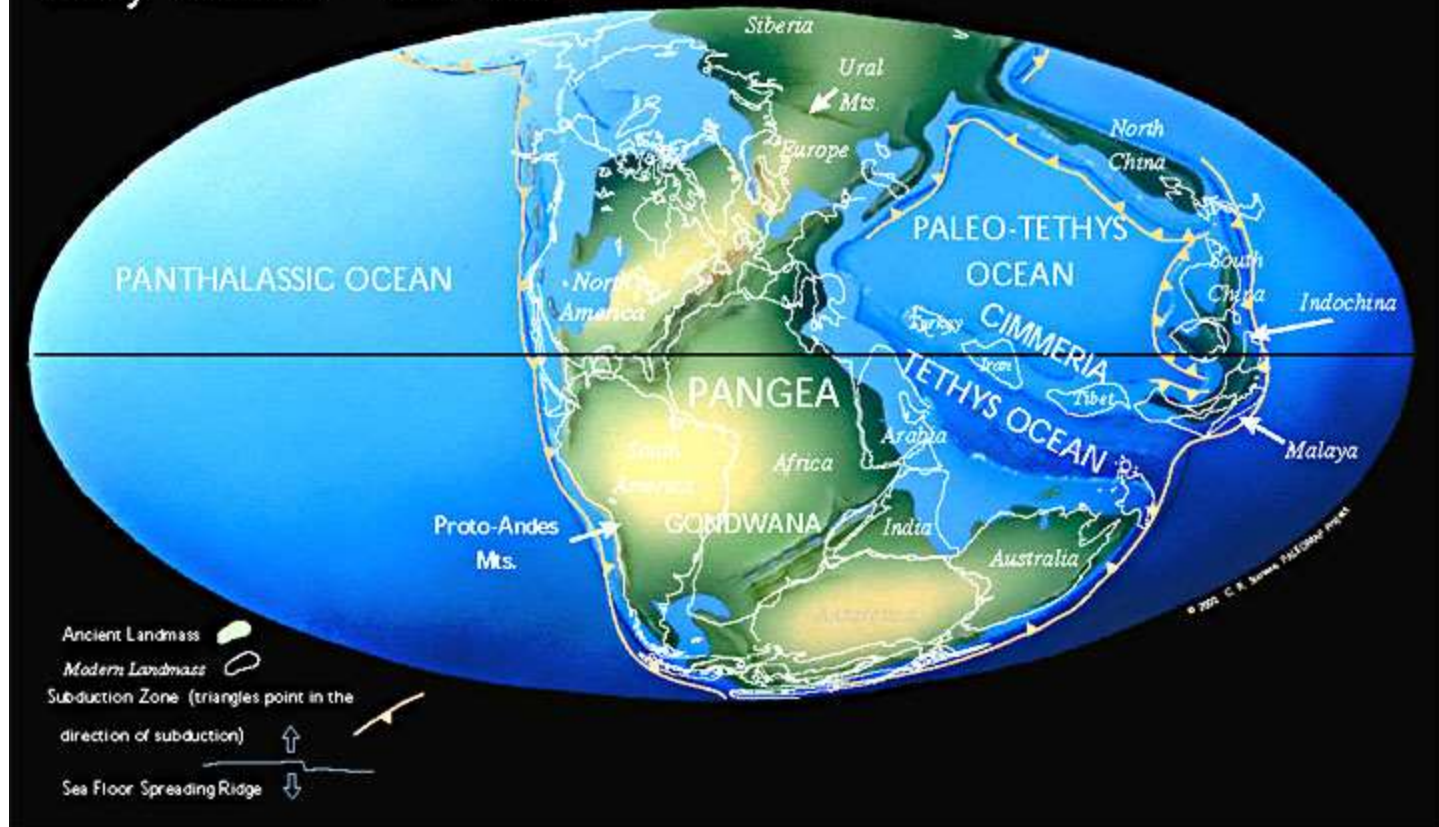
Гавайи образуются в результате движения тихоокеанской плиты над фиксированной «горячей точкой» (hot spot)

Late Permian 255 Ma

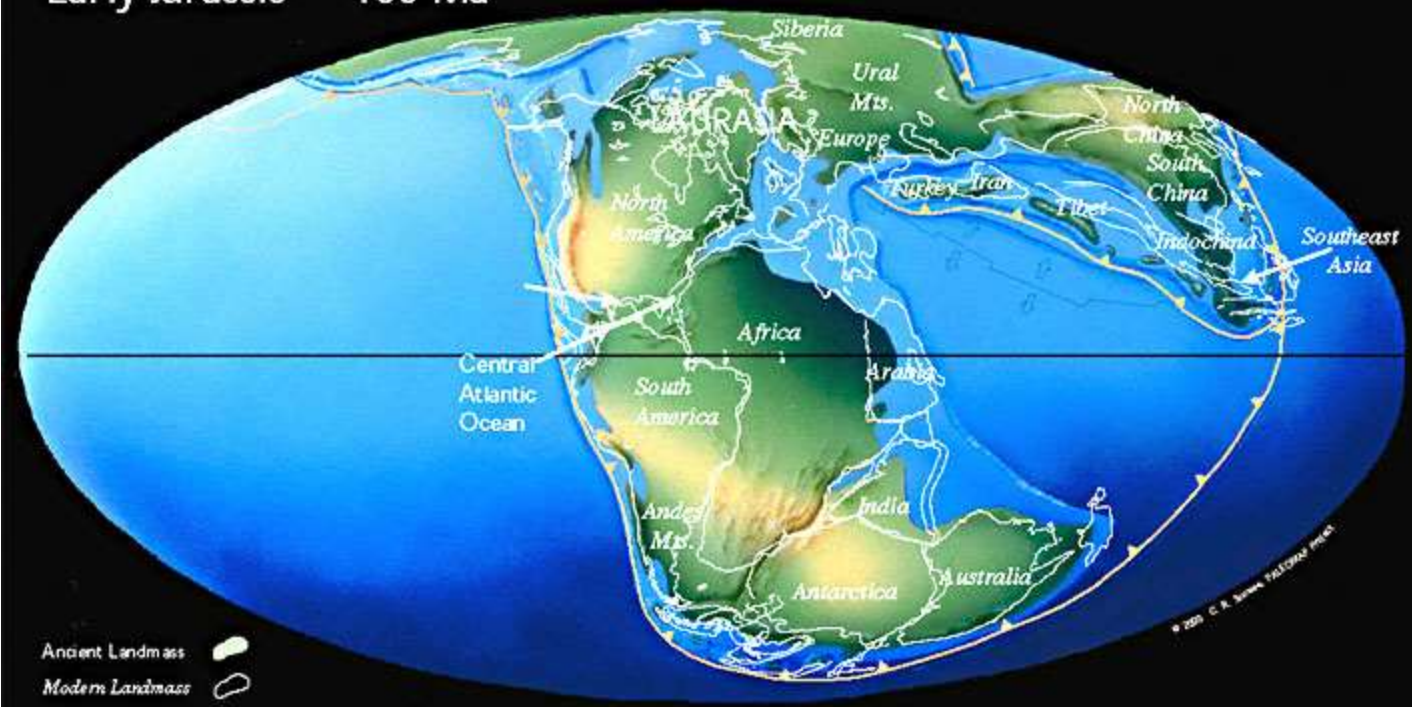






Christopher R. Scotese
<http://www.scotese.com/>

Early Triassic 237 Ma



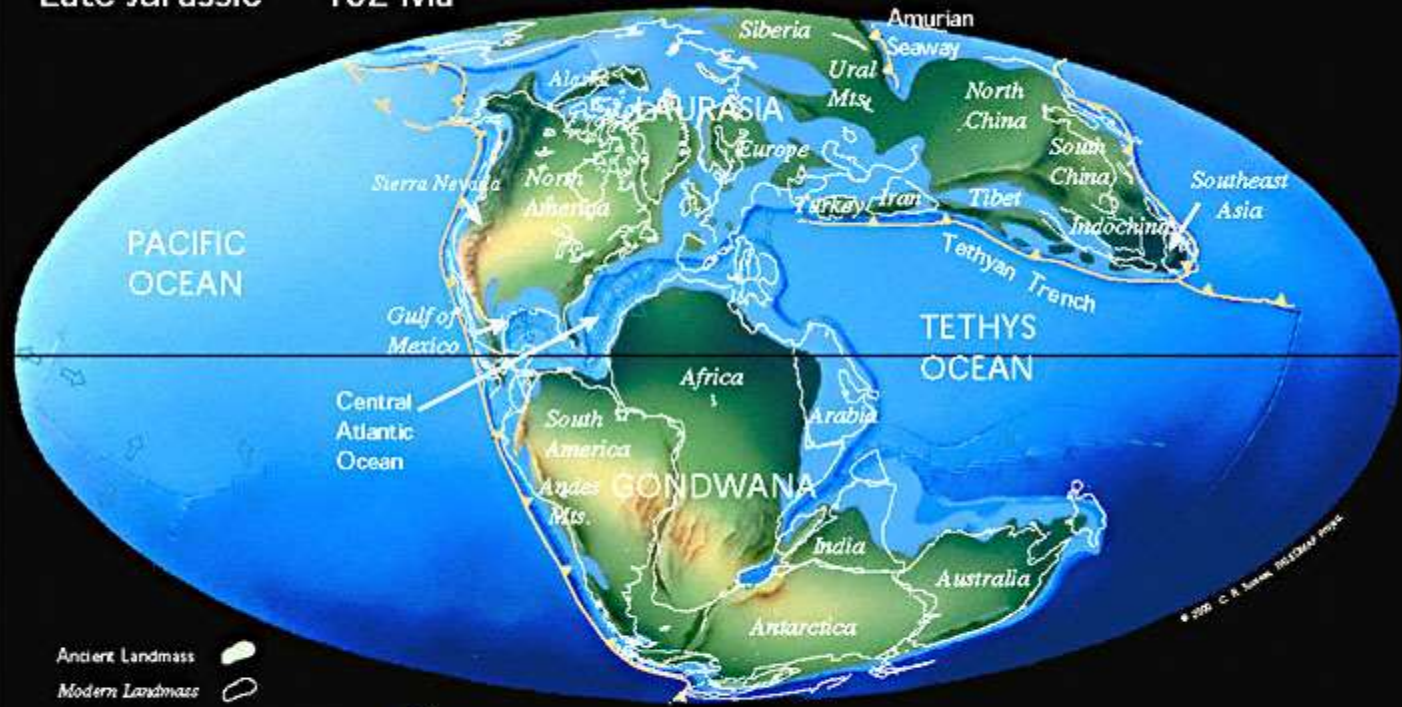
Early Jurassic 195 Ma



- Ancient Landmass 
- Modern Landmass 
- Subduction Zone (triangles point in the direction of subduction) 
- Sea Floor Spreading Ridge 

© 2001 C. R. Scotese, Paleogeographic Press

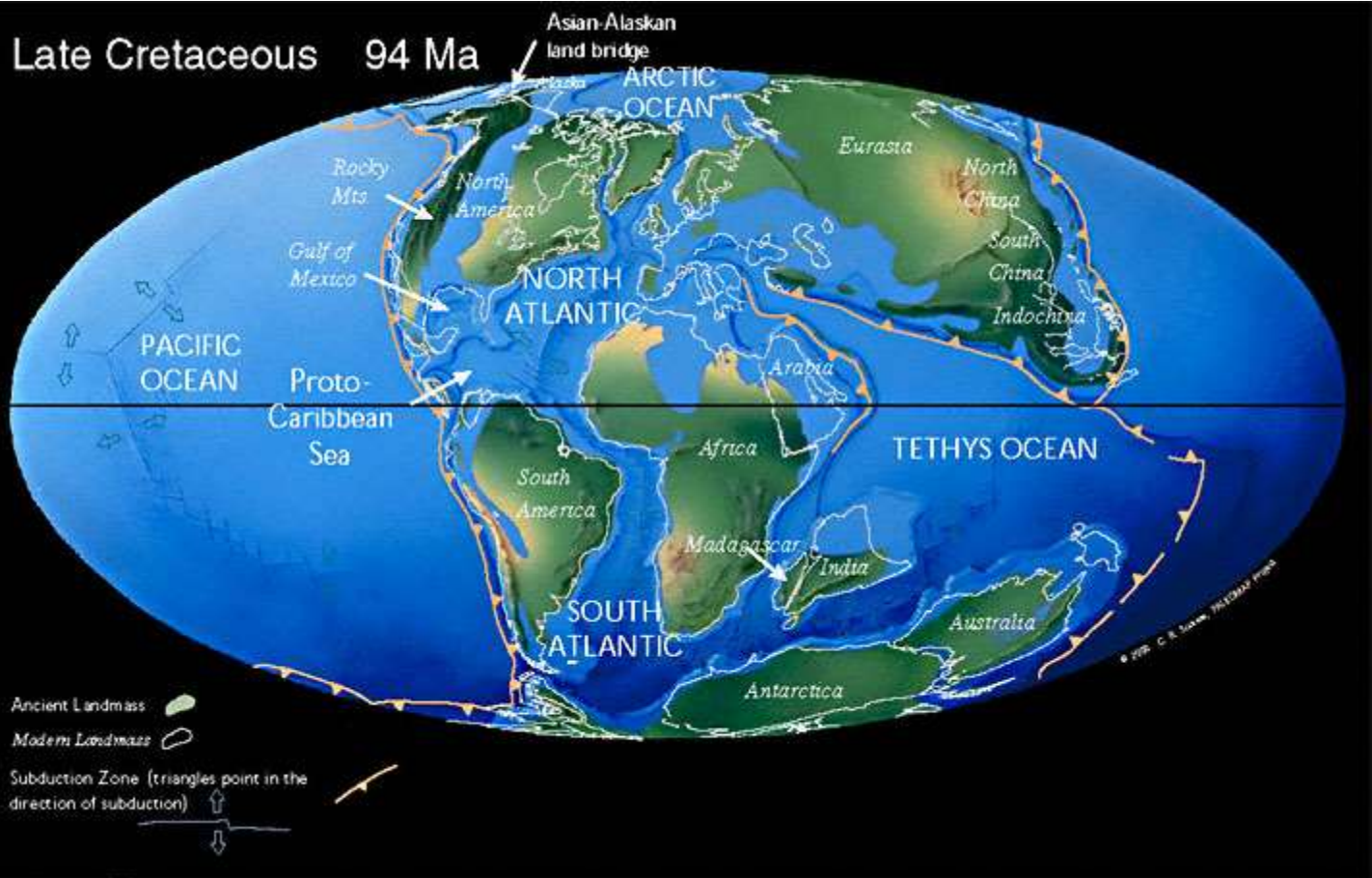
Late Jurassic 152 Ma



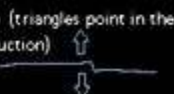


- Ancient Landmass 
- Modern Landmass 
- Subduction Zone (triangles point in the direction of subduction) 
- Sea Floor Spreading Ridge 

© 2000 C. R. Scotese, 100-EDR00010001

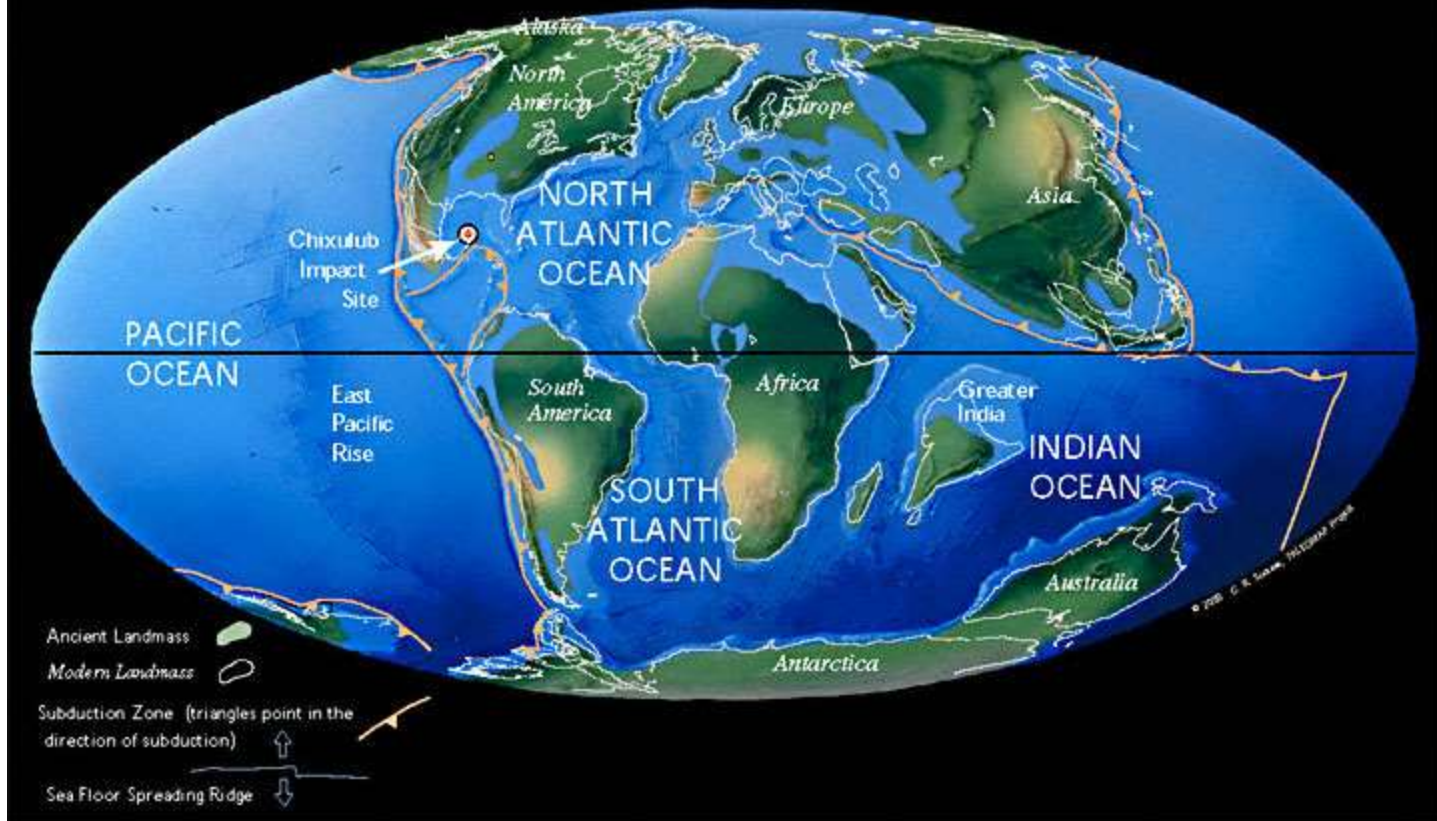
Late Cretaceous 94 Ma



Ancient Landmass 
Modern Landmass 
Subduction Zone (triangles point in the direction of subduction) 





© 2005 C. R. Scotese, THE CRETACEOUS

K/T Boundary 66 Ma



Middle Eocene 50.2 Ma







- Ancient Landmass 
- Modern Landmass 
- Subduction Zone (triangles point in the direction of subduction) 
- Sea Floor Spreading Ridge 

© 2005 C. R. Scotese, 11/20/2004 11:00 AM

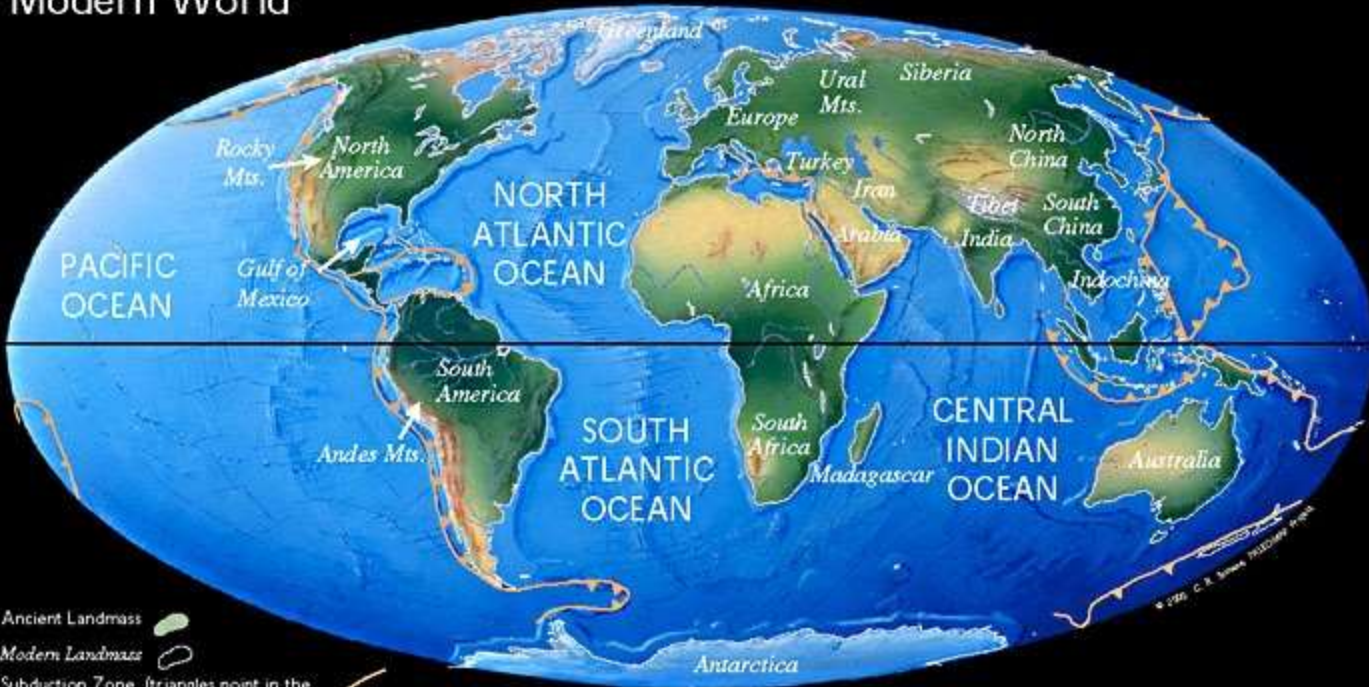
Middle Miocene 14 Ma




- Ancient Landmass 
- Modern Landmass 
- Subduction Zone (triangles point in the direction of subduction) 
- Sea Floor Spreading Ridge 

© 2001 C. B. Moore, The College of William and Mary

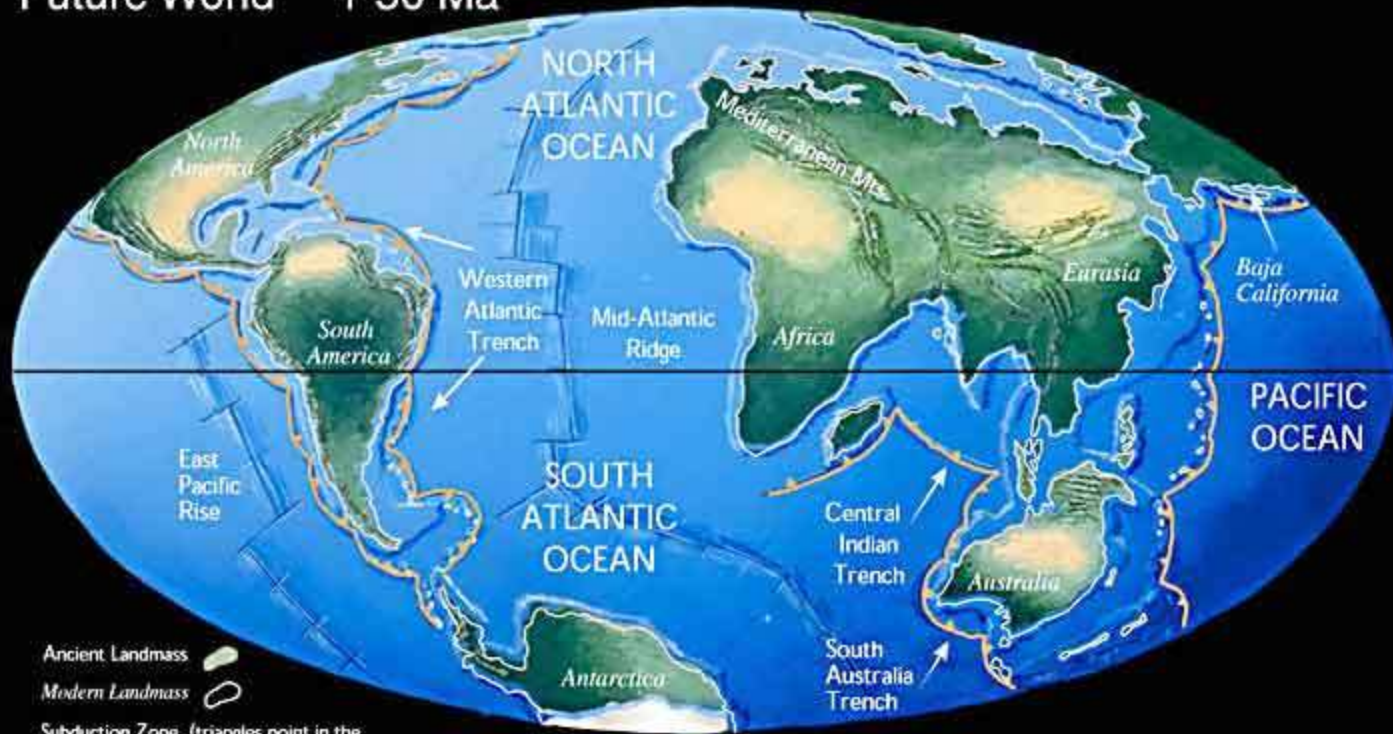
Modern World







- Ancient Landmass 
- Modern Landmass 
- Subduction Zone (triangles point in the direction of subduction) 
- Sea Floor Spreading Ridge 

© 1996 C. B. Smith, Princeton, NJ

Future World + 50 Ma



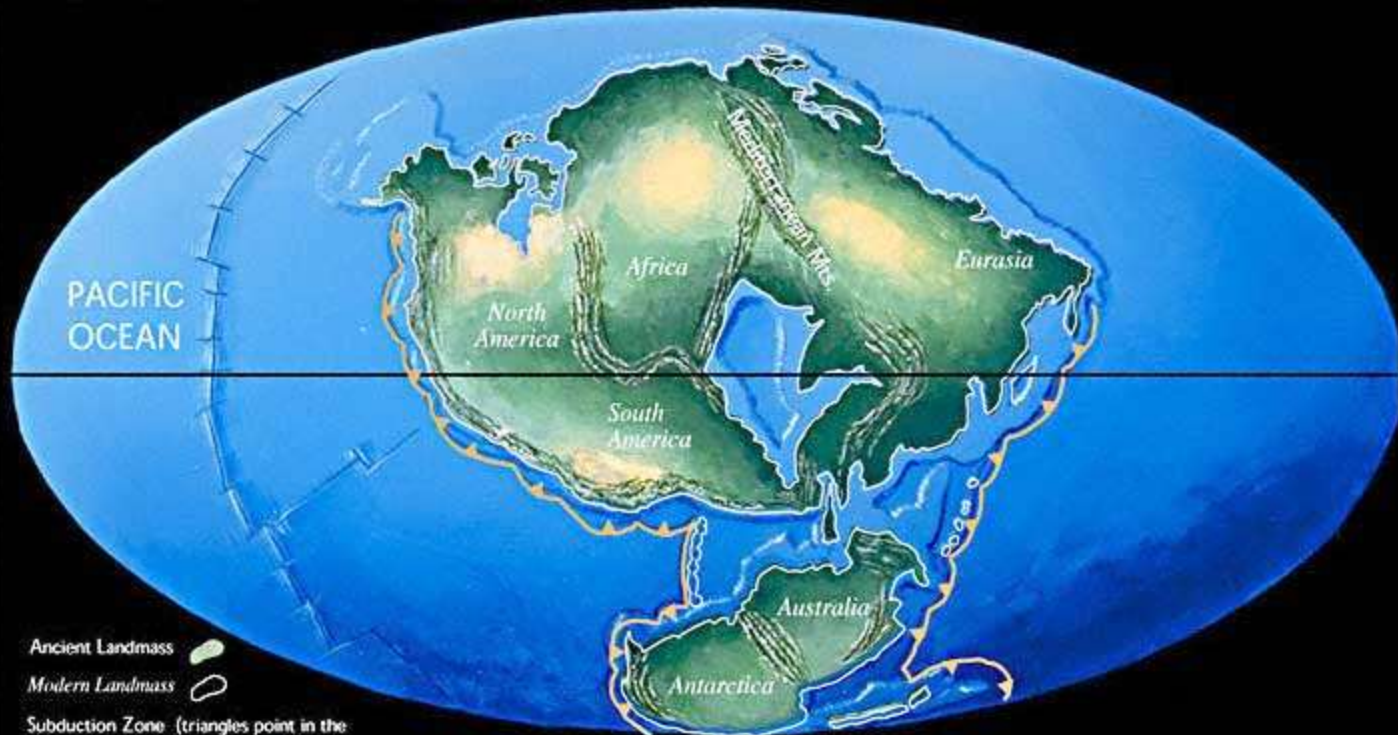
- Ancient Landmass 
- Modern Landmass 
- Subduction Zone (triangles point in the direction of subduction) 
- Sea Floor Spreading Ridge 

Future World + 150 Ma



- Ancient Landmass 
- Modern Landmass 
- Subduction Zone (triangles point in the direction of subduction) 
- Sea Floor Spreading Ridge 

Future World + 250 Ma



- Ancient Landmass 
- Modern Landmass 
- Subduction Zone (triangles point in the direction of subduction) 
- Sea Floor Spreading Ridge 



Мостик через срединно-атлантический рифт в Исландии

ДОКЕМБРИЙ (=КРИПТОЗОЙ)

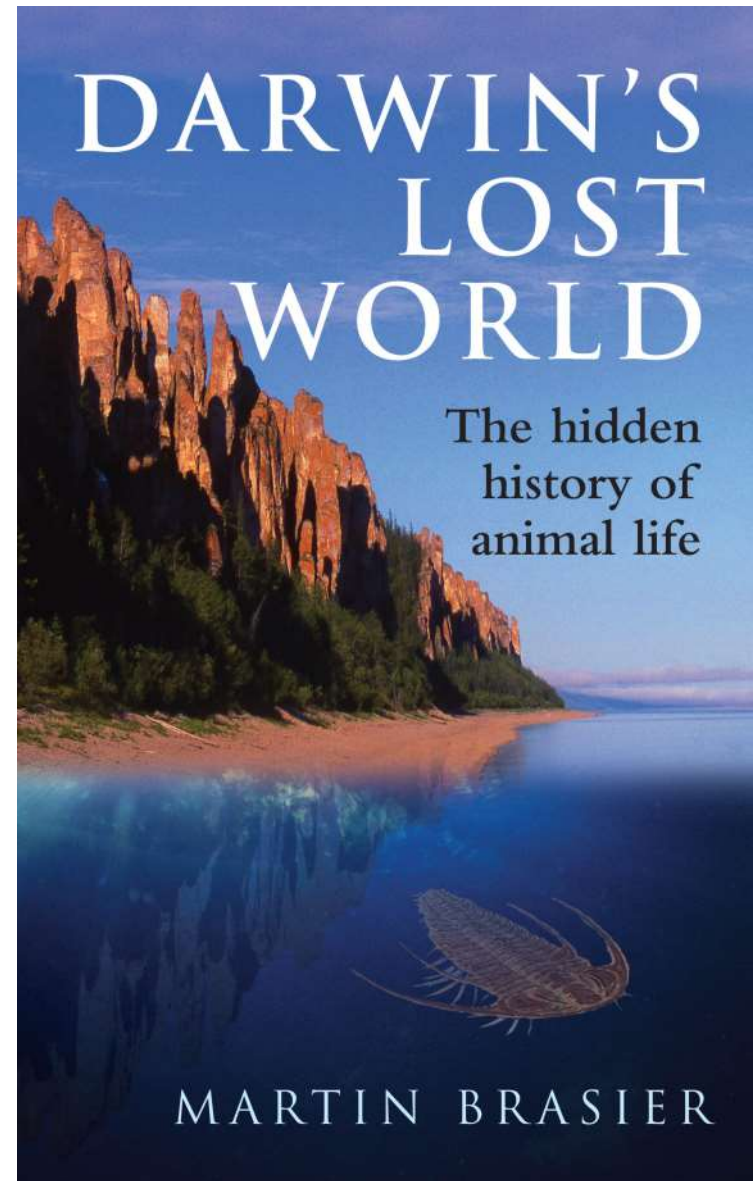
Три зона: Катархей, Архей, Протерозой

4600 – 541 млн лет назад

«Darwin's lost world»

Отсутствие ископаемых в докембрийских породах представлялось Дарвину и его современникам одним из главных аргументов против эволюции.

Их обнаружение – одно из сбывшихся предсказаний эволюционной теории.



Рекомендуемая литература по криптозою:

- К.Ю.Еськов. «История Земли и жизни на ней», главы 5-6
- А.В.Марков. «Рождение сложности», главы 2-3 (до стр. 156).

Катархей (4600-4000)

Англ. **Hadean** (от Hades «Аид», т.е. «адская эра»).
Иногда и по-русски говорят «Гадей»



Катархей: основные факты (1)

- Формирование Земли 4600 млн лет назад
- Гравитационная стратификация (расслоение)
- Формирование Луны (в рез-те импакта; поэтому Луна содержит мало железа) – 4500 млн.
- Раньше думали, что вся Земля в катархее была расплавлена, но в последнее время в этом сильно засомневались

Катархей: основные факты (2)

- В Австралии и Канаде найдены катархейские магматические породы (4.28 Sm-Nd age) и кристаллы циркона возрастом до 4.4
- Значит, литосфера в катархее не была полностью расплавлена

Катархей: основные факты (3)

- В кристаллах циркона возрастом 4.25 – графитовые и алмазные включения с **облегченным изотопным составом углерода** (возможный признак присутствия жизни уже в то время!)
- Рубиско фракционирует углерод, предпочитая CO_2 с обычным, легким изотопом ^{12}C , тяжелому изотопу ^{13}C . Другие ферменты, катализирующие фиксацию углерода, тоже фракционируют, но **иначе** (напр., PEP-carboxylase фракционирует гораздо слабее; обратный цикл Кребса тоже дает лишь слабое фракционирование).
- К сожалению, фракционирование происходит и при некоторых геохимических процессах.

Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

Лекция 15

markov_a@inbox.ru

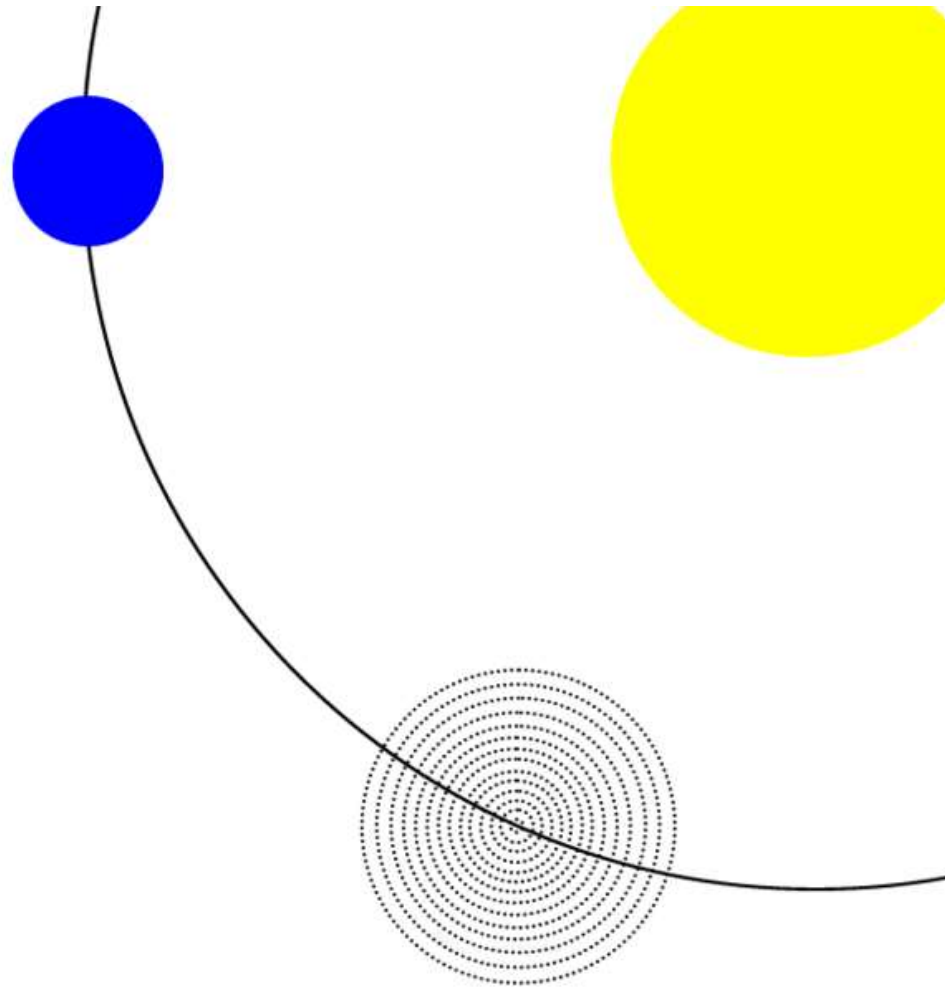
Циркон – древнейший минерал

$ZrSiO_4$



Кристаллы циркона возрастом до 4400 млн лет свидетельствуют в пользу того, что:

- 1) Земля имела твердую (не расплавленную) литосферу уже в катархее,
- 2) В катархее уже существовала гидросфера (мелководный океан?), т.к. эти кристаллы, по мнению большинства геологов, формировались в водной среде (об этом судят по изотопному составу кислорода).



Модель формирования Луны в результате столкновения Земли с протопланетой Тейей (ок. 4500 млн лет назад)

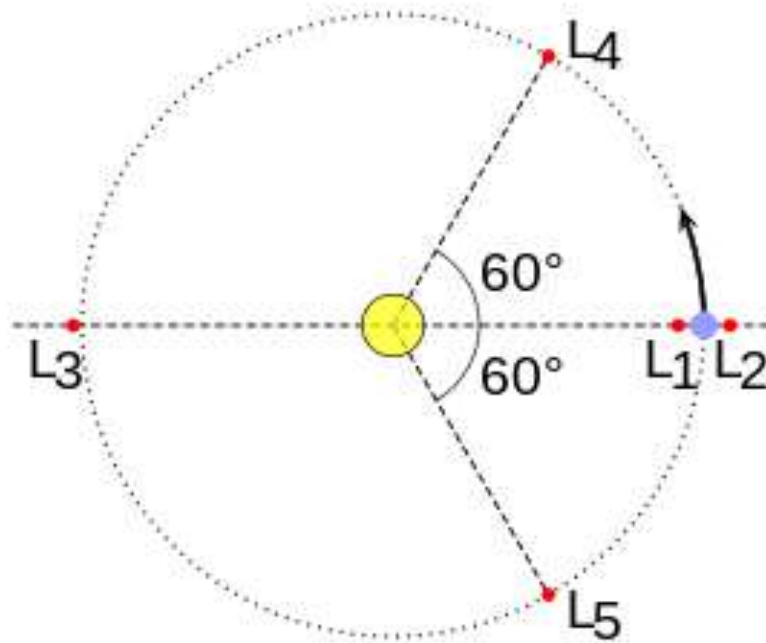


Схема пяти лагранжевых точек в системе двух тел, когда одно тело намного массивнее другого (Солнце и Земля). L1, L2 – много дальше от Земли, чем Луна (1,5 млн км; до Луны 384 тыс.)

Рубеж катархея и архея:

«Поздняя тяжелая бомбардировка»

(ок. 4.1 – 3.8 млрд лет назад, пик 3.85)

- Теория основана на датировках проб из лунных кратеров (impact melts): все импактные расплавы застыли в интервале от ~ 4.1 до 3.8 млрд лет.
- Если на Луну (а также Марс, Венеру, Меркурий) сыпались астероиды, то и Земле должно было достаться (хотя прямых свидетельств пока не нашли).
- Переплавилась почти вся древняя (катархейская) кора.
- До появления теории «поздней тяжелой бомбардировки» думали, что Земля пребывала в расплавленном состоянии с самого начала и до 3.8 млрд лет. Теперь склоняются к версии, что в катархее (до бомбардировки) условия на планете были более гостеприимными, была твердая литосфера и мелководные океаны.

Жизнь могла:

1. Зародиться в катархее, погибнуть в бомбардировке и зародиться снова уже в архее;
 2. Зародиться в катархее и пережить бомбардировку;
 3. Впервые зародиться в архее, вскоре после бомбардировки;
 4. Зародиться на какой-то другой (прото)планете и попасть на Землю с метеоритами в какой-то момент ближе к концу бомбардировки.
- Тот факт, что LUCA был приспособлен к невысоким температурам, а предковые бактерии и археи были термофилами, согласуется со второй версией. Впрочем, и с четвертой тоже.



Архей (4000 – 2500)

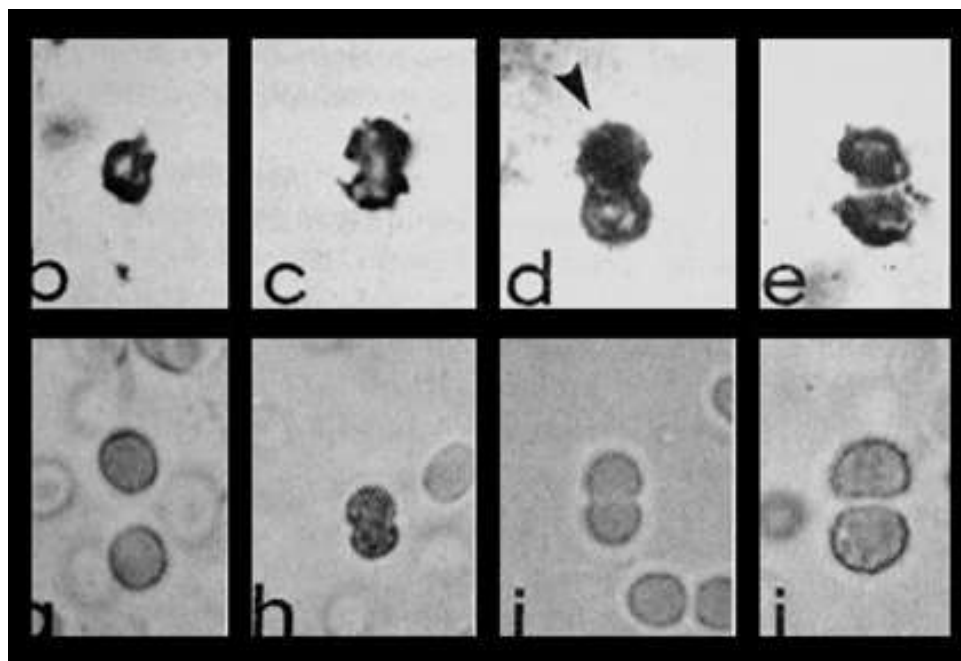
Бескислородный мир
прокариот и прокариотных
сообществ



Древнейшие бесспорные следы жизни. Начало палеонтологической летописи

- **Геологическая** летопись начинается «всерьез» около 3.8 млрд лет назад, по окончании бомбардировки. Древнейшие осадочные породы.
- 3.8 – 3.6: признаки жизни ограничиваются облегченным изотопным составом углерода в графитовых включениях в кристаллах апатита, циркона и др.
- Около 3.5: старт настоящей **палеонтологической** летописи. Первые фоссилизированные (окаменевшие) микроорганизмы и бесспорные следы их жизнедеятельности: строматолиты.

Древнейшие находки палеоархейских микрофоссилий
(старше 3,5 млрд лет) – спорны
(не исключено абиогенное происхождение этих структур)



Древнейшие беспорные микрофоссилии:
~ 3.465 млрд лет, зап. Австралия (Warrawoona group)



FIGURE 2.5 *Primaevifilum amoenum* (Warrawoona Group). Bar = 10 μ m. (Courtesy J. W. Schopf.)



FIGURE 2.7 Film-like microstructures with small sphere (arrow) (Warrawoona Group). Bar = 50 μ m. (Courtesy K. Sugitani.)

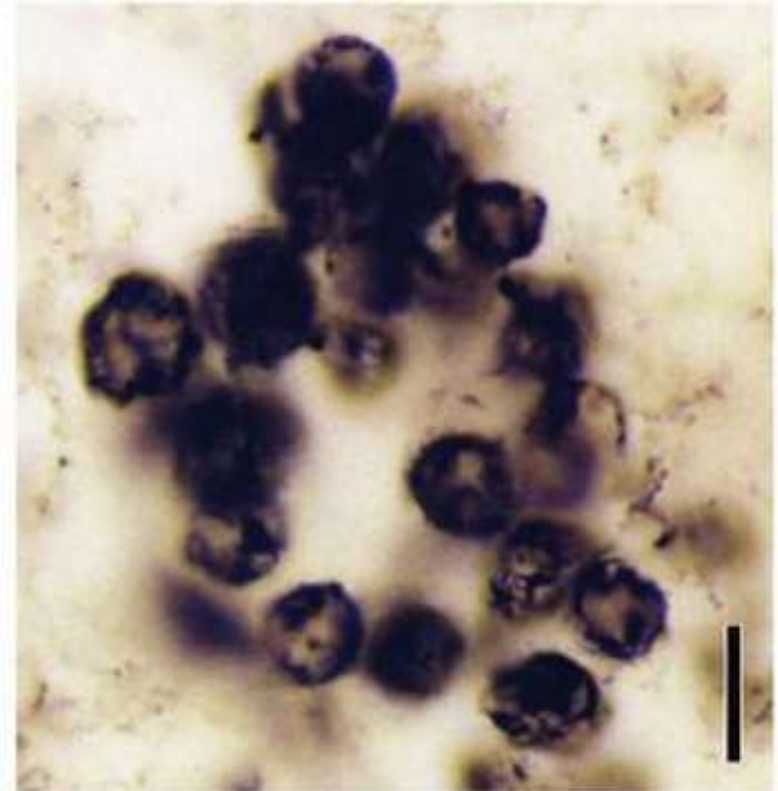


FIGURE 2.6 Colony-like aggregation of small spheroidal microstructures (Warrawoona Group). Bar = 10 μ m. (Courtesy K. Sugitani.)

Древнейшие беспорные микрофоссилии: ~ 3.465 млрд лет, зап. Австралия

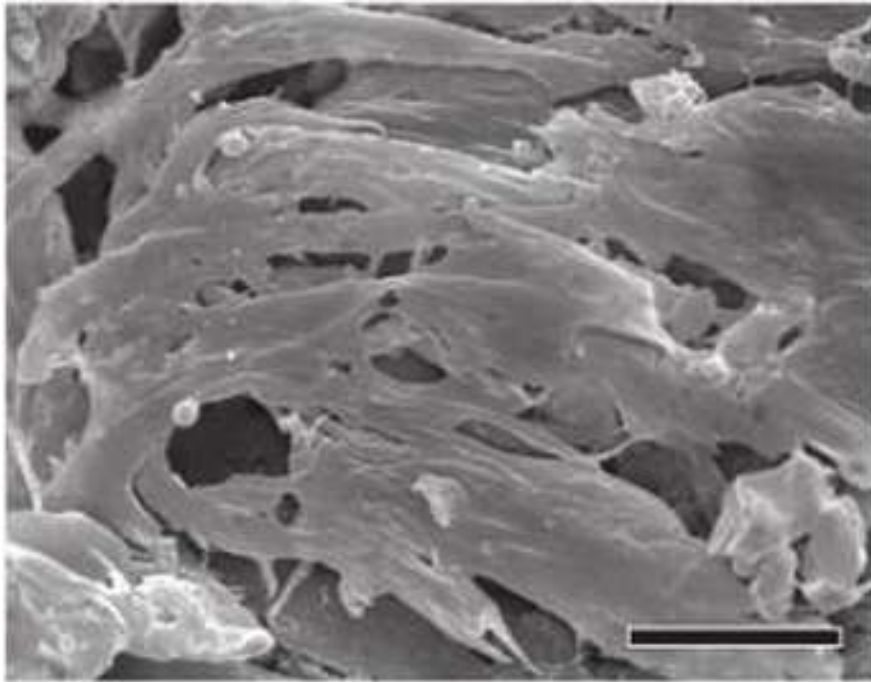


FIGURE 2.9 Parallel and overturned filaments in a microbial mat (Warrawoona Group). Bar = 10 μm . (From Westall et al., 2006b.)

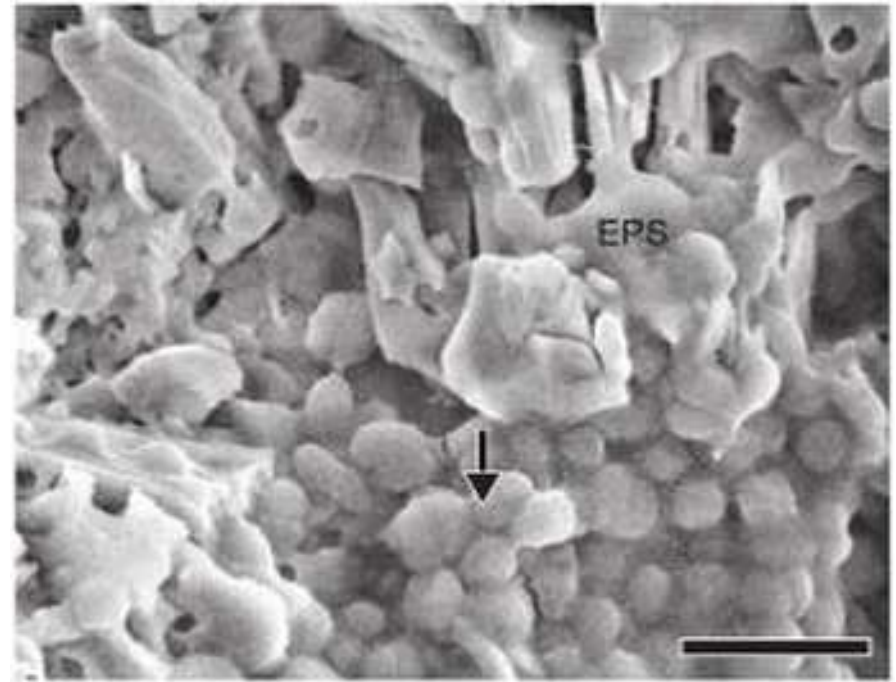


FIGURE 2.8 Colony of coccoidal microfossils and extracellular polymeric substances (EPS). Arrow indicates small coccoid (Warrawoona Group). Bar = 2 μm . (From Westall et al., 2006a.)

В 2011 г в Австралии найдены беспорные ископаемые бактерии возрастом 3.4 млрд лет. Скорее всего, сульфат-редукторы (соотношение изотопов серы указывает на существование сульфат-редукторов начиная с 3.5 млрд лет, хотя этот вывод был недавно оспорен)

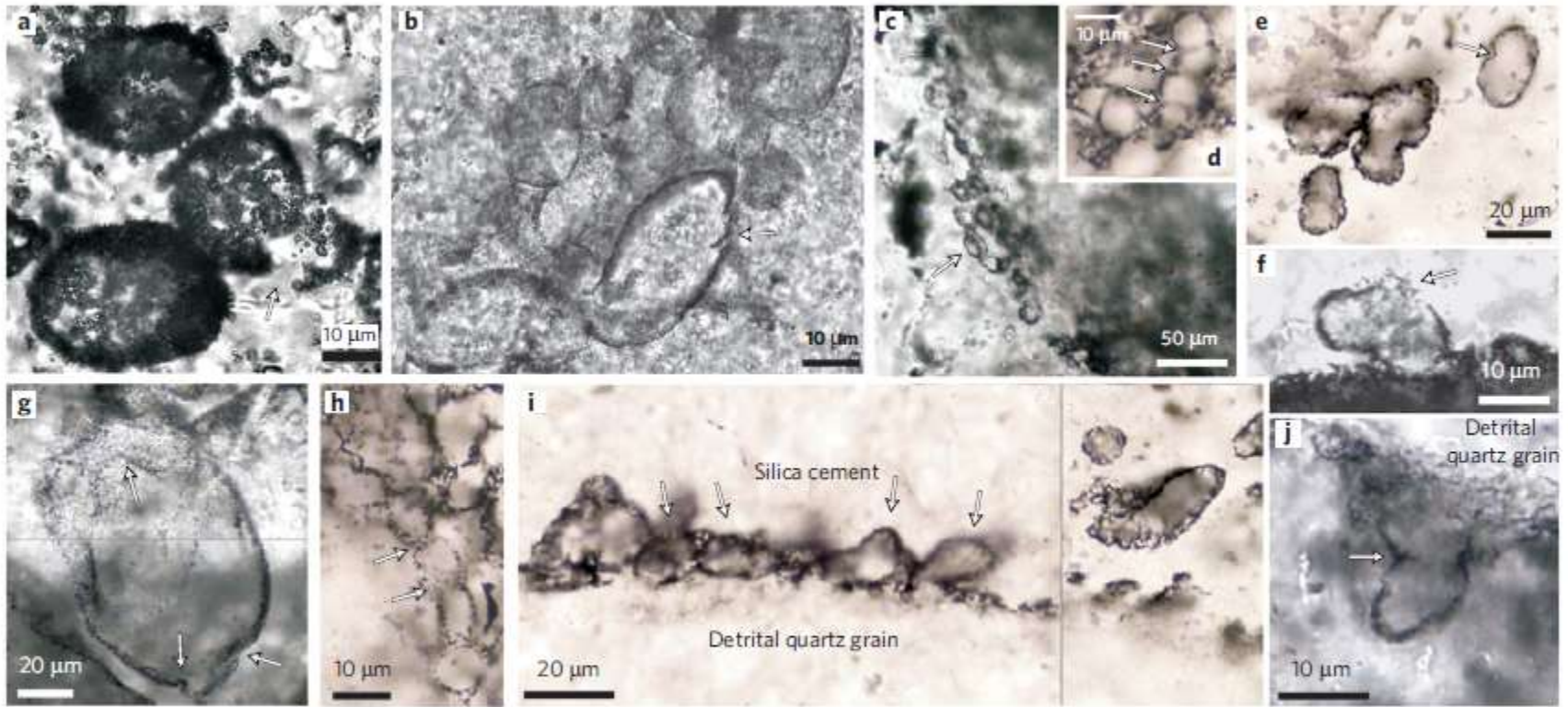
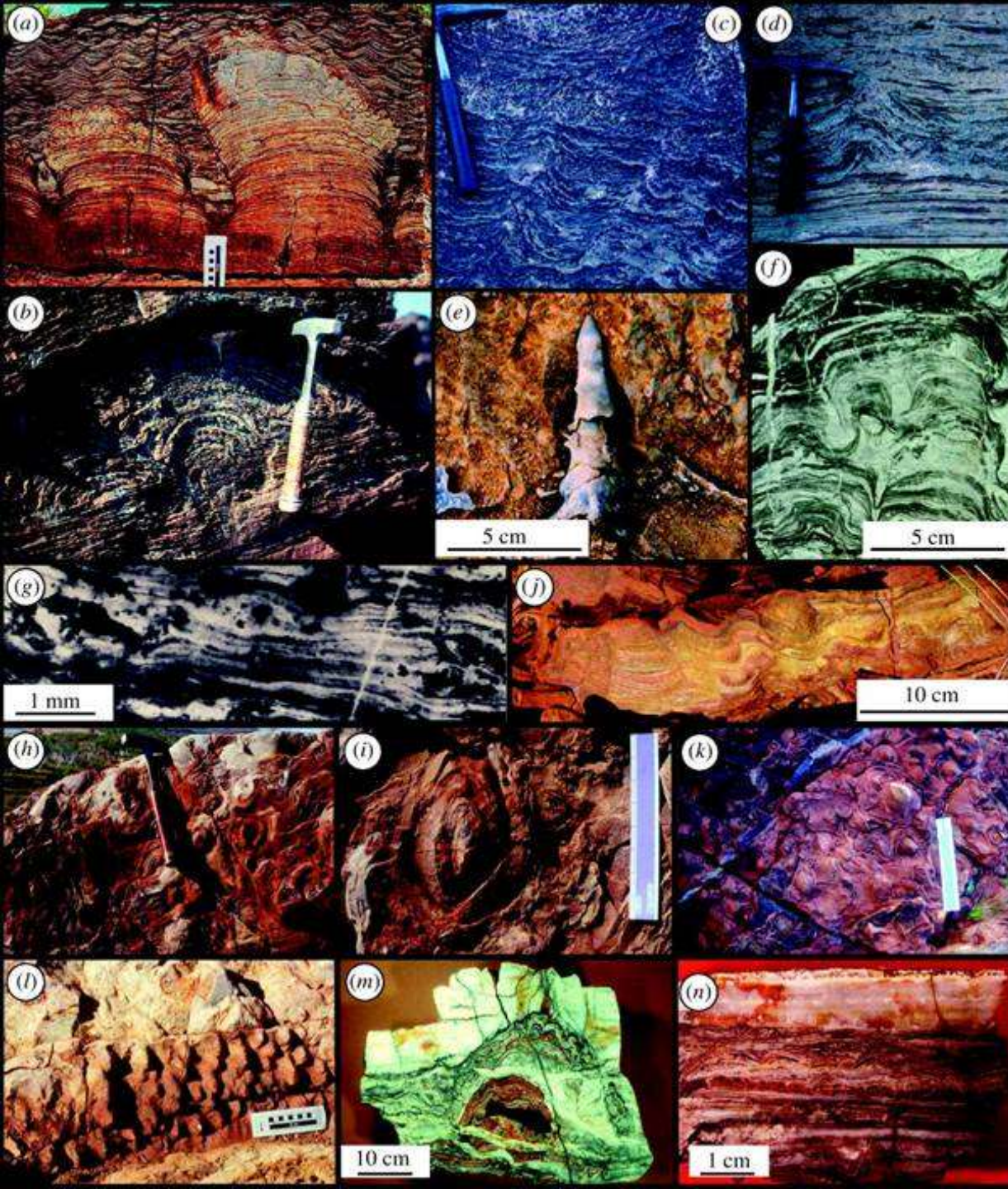


Figure 1 | Examples of spheroidal/ellipsoidal microfossils from the SPF (samples SP9D2, SPE1, SPV3a-c). a,b,e, Clusters of cells, some showing cell wall rupturing (arrows in a,b), folding or invagination (arrow in e). c,d,h, Chains of cells with cellular divisions (arrows). f,i-j, Cells attached to detrital quartz grains, exhibiting cell wall rupturing and putative escape of cell contents (arrow in f), preferred alignment of cells parallel to the surface of the quartz grain (arrows in i), and constriction or folding between two compartments (arrow in j). g, Large cellular compartment with folded walls (arrows).

Wacey et al., 2011. Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia // Nature geoscience



Архейские
строматолиты
(впервые
появляются около
3.55 млрд лет
назад или даже
раньше, но
древнейшие
находки спорны)



Fig. 4 Photomicrograph in transmitted plain light of fine (20–100 μm) stromatolitic laminae composed of ferruginous dolomitic chert. Scale bar, 5 mm.

Одна из древнейших более-менее достоверных находок строматолитов. Австралия, 3.4-3.5 млрд лет.

It seems that there was a benthic microbiota 3,400–3,500 Myr ago, but its biological affinities are unknown. The common opinion in the literature is that the presence of stromatolites establishes the former presence of cyanobacteria, but that is an unwarranted interpretation, especially for Archean stromatolites^{3,31}. There are living examples of bacterial stromatolites built by other than cyanobacteria, for example, by *Chloroflexus*, a green, photosynthetic, filamentous bacterium which presently constructs stromatolites in hot springs³¹⁻³³. Furthermore, it is reasonable to suggest that there was a time, before the advent of the appropriate cyanobacteria, when the dominant stromatolite-builders were organisms such as *Chloroflexus*. This is significant because among the bacteria only the cyanobacteria release oxygen during photosynthesis; so at

MR Walter, R Buick, JSR Dunlop. 1980. Stromatolites 3,400–3,500 Myr old from the North Pole area, Western Australia // Nature



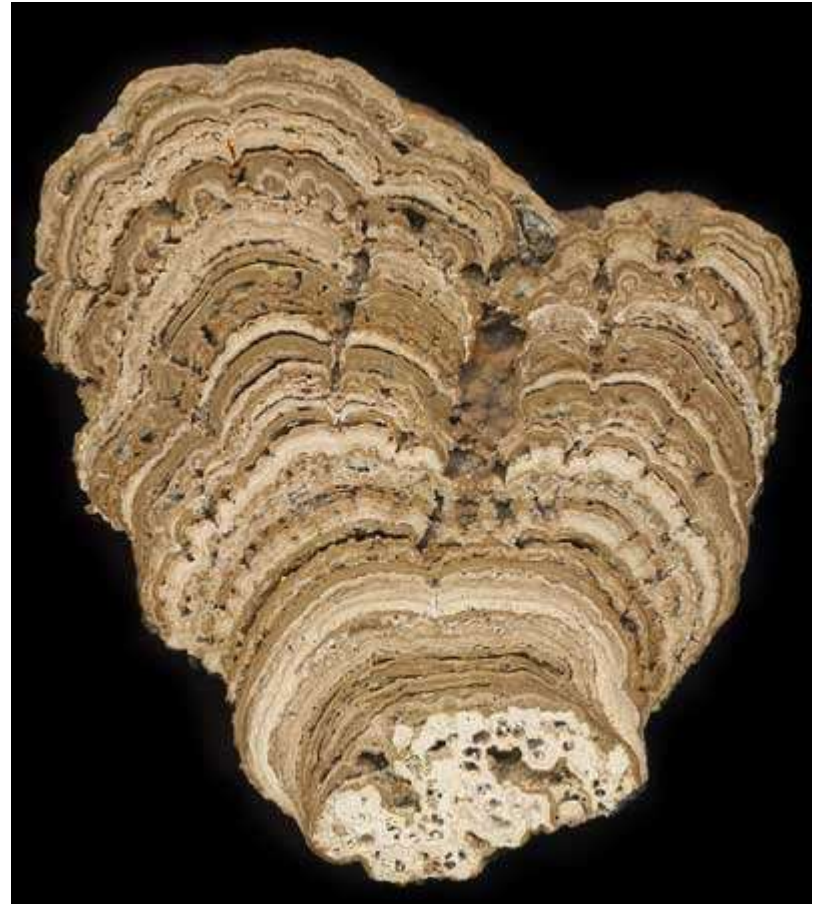
Позднепротерозойские
строматолиты (Таймыр,
Анабарское плато)

Современные строматолиты

- Залив Шарк-Бей (Австралия), Багамские острова



Живые строматолиты в заливе Шарк-Бей



Строматолит в разрезе





FIGURE 2.11 Modern stromatolites from Laguna Mormona, Mexico. (Courtesy J. W. Schopf.)

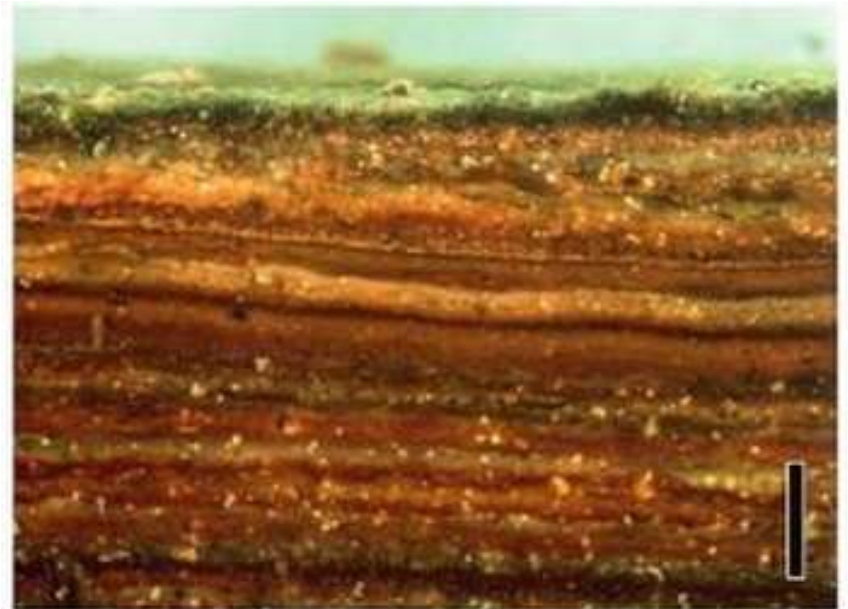


FIGURE 2.12 Modern stromatolite from Laguna Mormona, Mexico, showing lamellae of cyanobacterial colonies. Bar = 3.5 mm (Courtesy J. W. Schopf.)

Бактериальные маты



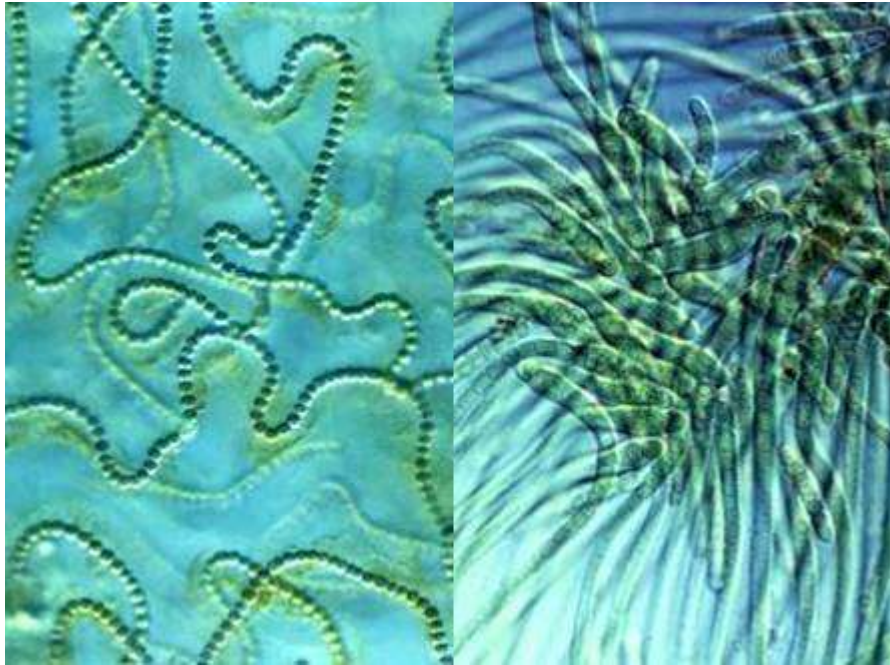
Структура типичного современного цианобактериального мата

- **Верхний слой – зеленый.** Цианобактерии: кислородный фотосинтез ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{свет} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} (\text{органика}) + \text{O}_2$). Аэробные гетеротрофы ($\text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{энергия в форме АТФ}$).
- **Средний слой – розовый.** Пурпурные бактерии: бескислородный фотосинтез ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{S} + \text{свет} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{S}, \text{SO}_4^{2-}$)
- **Нижний слой – черный (анаэробный).** Гетеротрофы – бродильщики ($\text{CH}_2\text{O} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2 + \text{АТФ}$), автотрофы – сульфат-редукторы ($\text{SO}_4^{2-} + \text{H}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{S} + \text{H}_2\text{O} + \text{АТФ}$), автотрофы – метаногены ($\text{CO}_2 + \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + \text{H}_2\text{O} + \text{АТФ}$)

- Строматолит образуется за счет: 1) структуризации осадка, падающего на мат сверху; 2) отложения минералов (CaCO_3) – «биоминерализация» в результате жизнедеятельности микробов, особенно сульфатредукторов третьего слоя.
- Далеко не всякий мат строит строматолит! Для этого нужны определенные условия.
- Строматолитообразующее микробное сообщество может быть устроено проще (достаточно одного слоя цианобактерий?).
- Все строматолиты образуются при обязательном участии фотосинтезирующих бактерий, обычно – цианобактерий.
- Значит ли это, что цианобактерии (и свободный кислород) появились уже 3.5 млрд лет назад?
- Нет, не значит, т.к. строматолиты могут образовываться микробными сообществами без цианобактерий (их место занимают аноксигенные фотосинтезирующие бактерии, например, зеленые бактерии *Chloroflexus*).

Появление цианобактерий и оксигенного фотосинтеза

Весь свободный кислород атмосферы и гидросферы произведен цианобактериями!

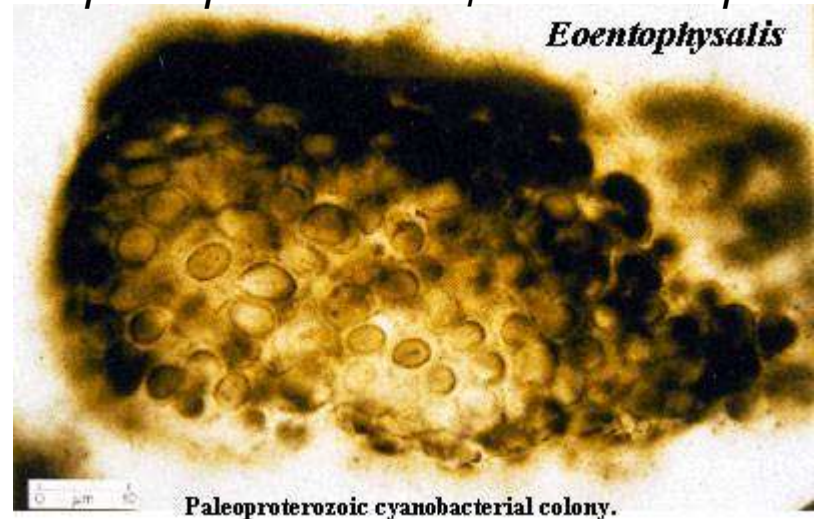


Современные цианобактерии

Цианобактерии – «изобретатели» оксигенного фотосинтеза и единственные организмы, способные его осуществлять (поскольку пластиды растений – это симбиотические цианобактерии)

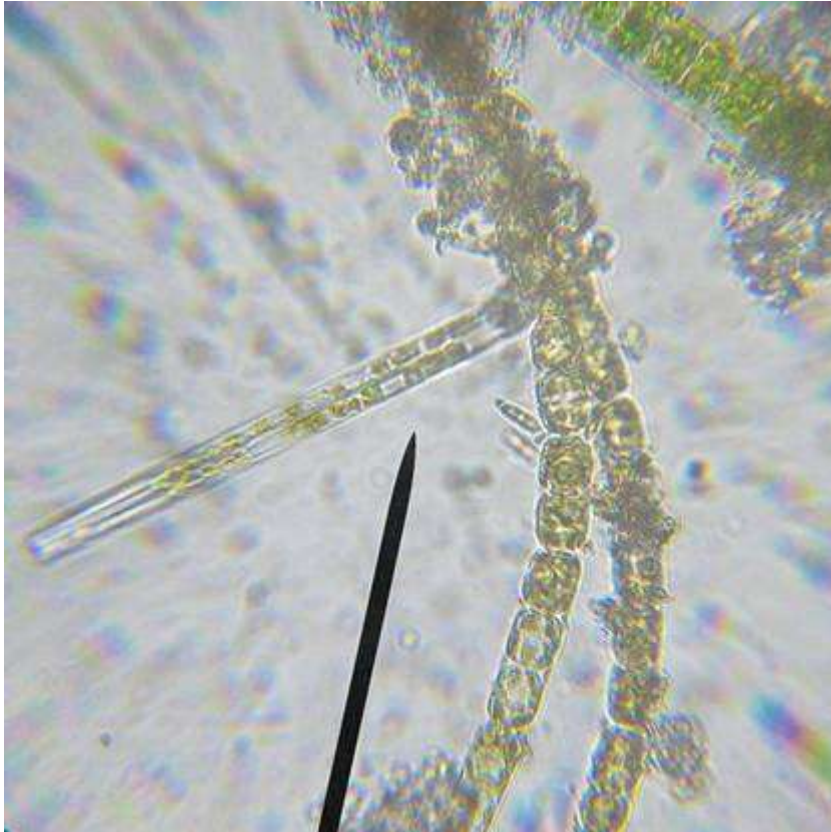


*Ископаемые архейские и протерозойские цианобактерии
*Eoentophysalis**

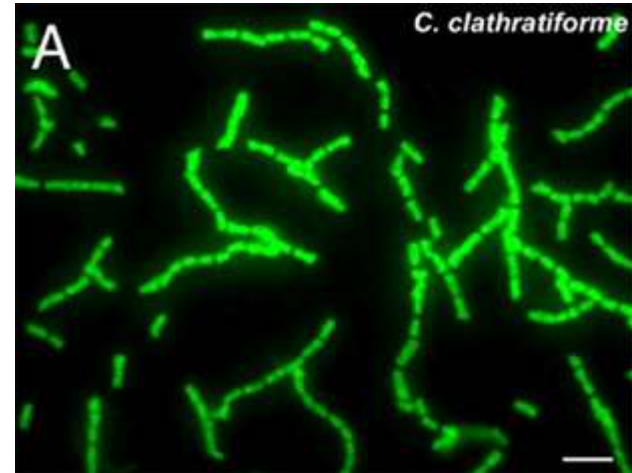


Paleoproterozoic cyanobacterial colony.

Скорее всего, основу архейских микробных сообществ составляли все-таки не цианобактерии, а другие нитчатые фотосинтезирующие бактерии – аноксигенные фотосинтетика.



Chloroflexus – нитчатая фотосинтезирующая зеленая «несерная» бактерия (выделяет не серу, а сульфат)



Chlorobium – еще одна зеленая бактерия, аноксигенный фотосинтетик

На ископаемом материале отличить нитчатую цианобактерию (оксигенного фотосинтетика) от нитчатой зеленой бактерии (аноксигенного фотосинтетика) крайне трудно.

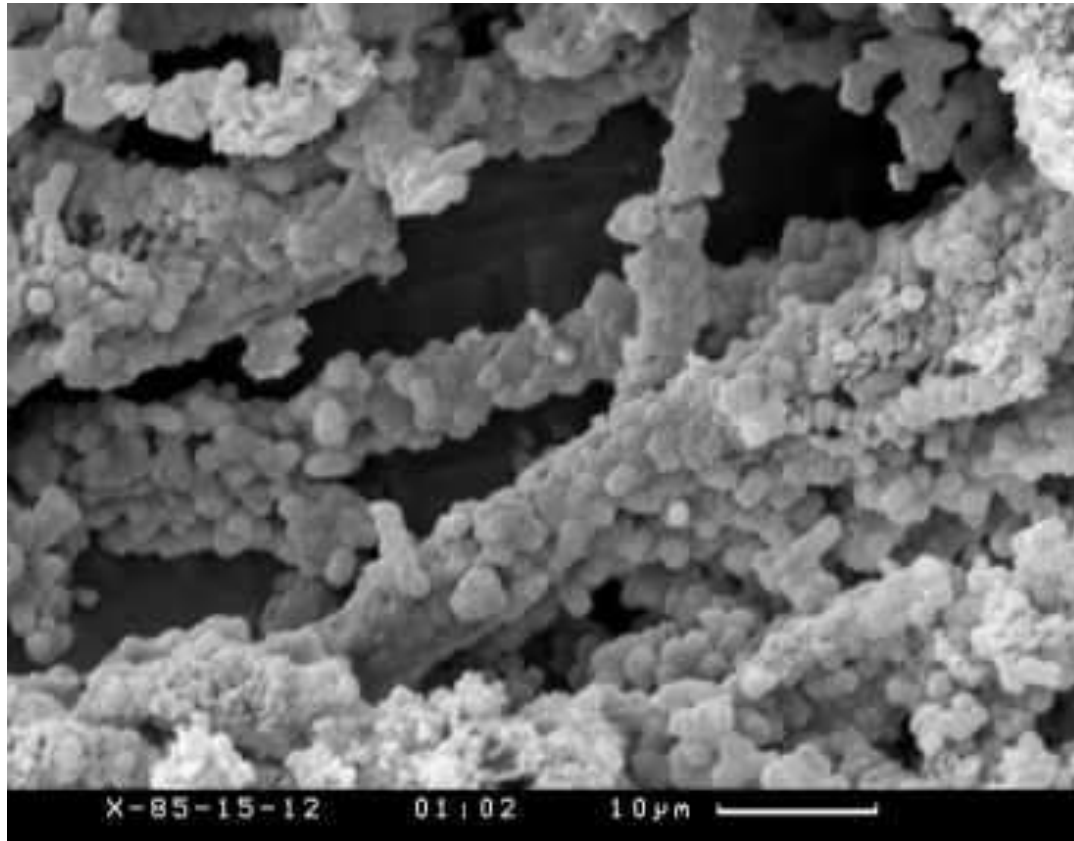
Но молекулярно-генетические данные указывают на существенно более позднее появление цианобактерий по сравнению с аноксигенными фотосинтетиками



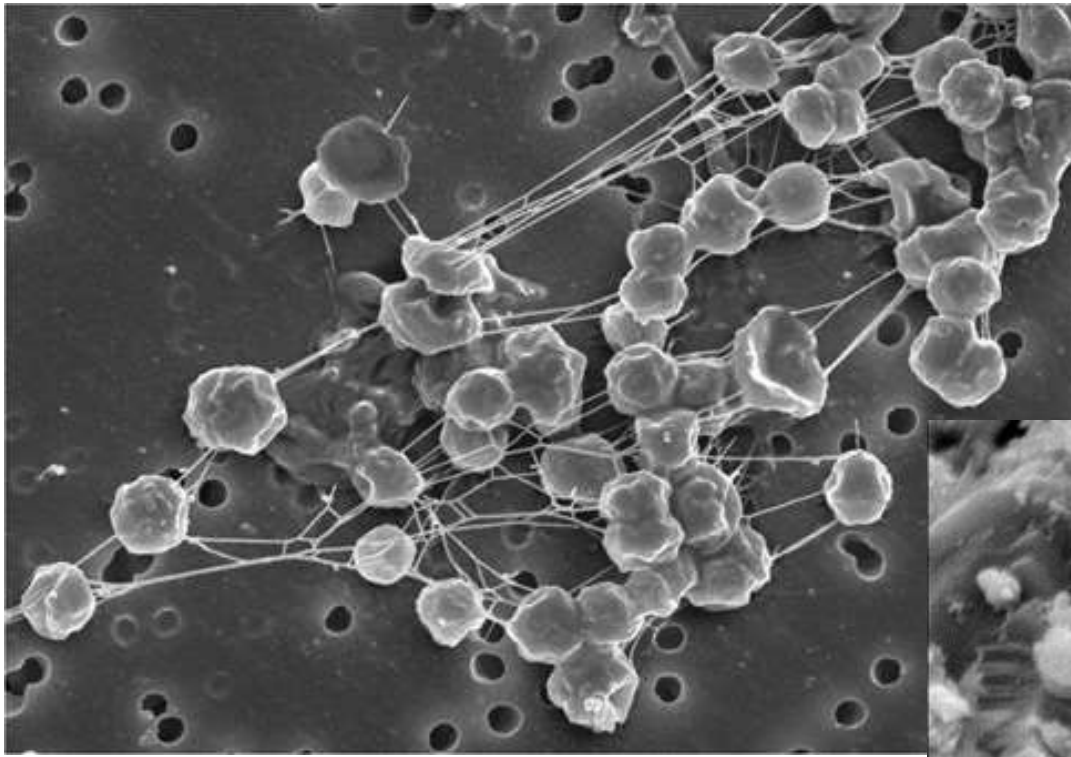
Время появления цианобактерий остается спорным: оценки варьируют от 3500 до 2500 млн лет назад.

Скорее всего они появились примерно 3000 – 2700 млн лет назад.

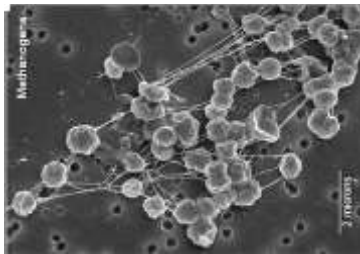
Сергеев В.Н. 2003.
Окремненные микрофоссилии докембрия



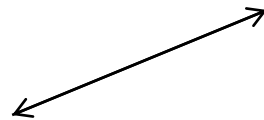
Раннекембрийский (~520-530 млн лет) ископаемый циано-
бактериальный мат (трактуются как нити цианобактерий,
облепленные пурпурными бактериями)



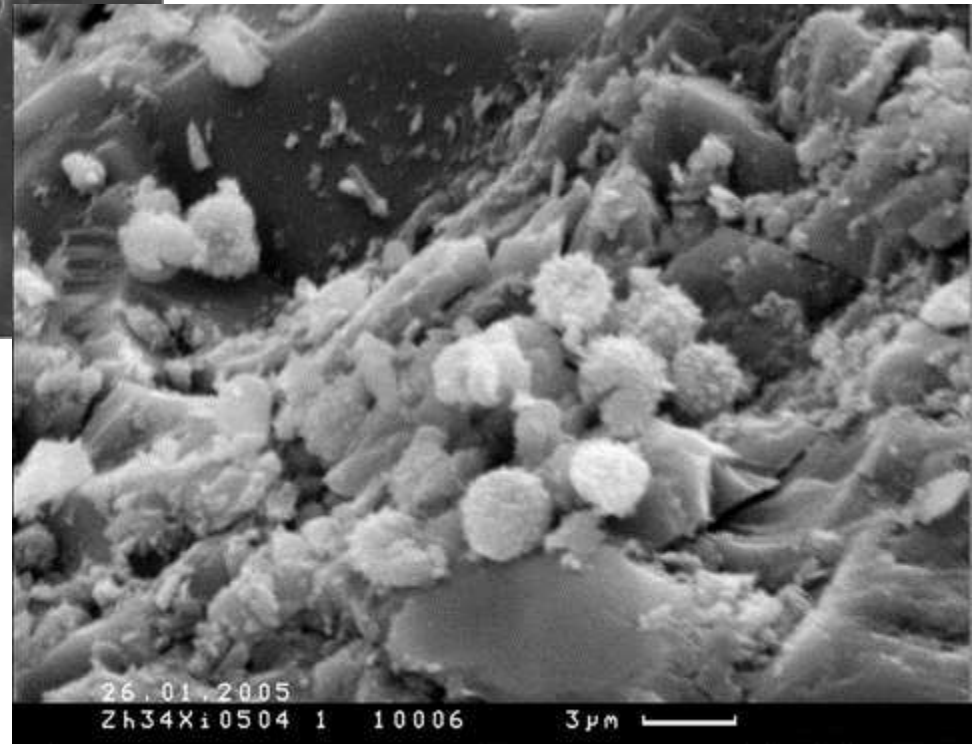
археи-метаногены (современные)



в том же масштабе



По внешнему виду ископаемого микроба трудно понять, что это за микроб. Один из самых информативных признаков – размер.

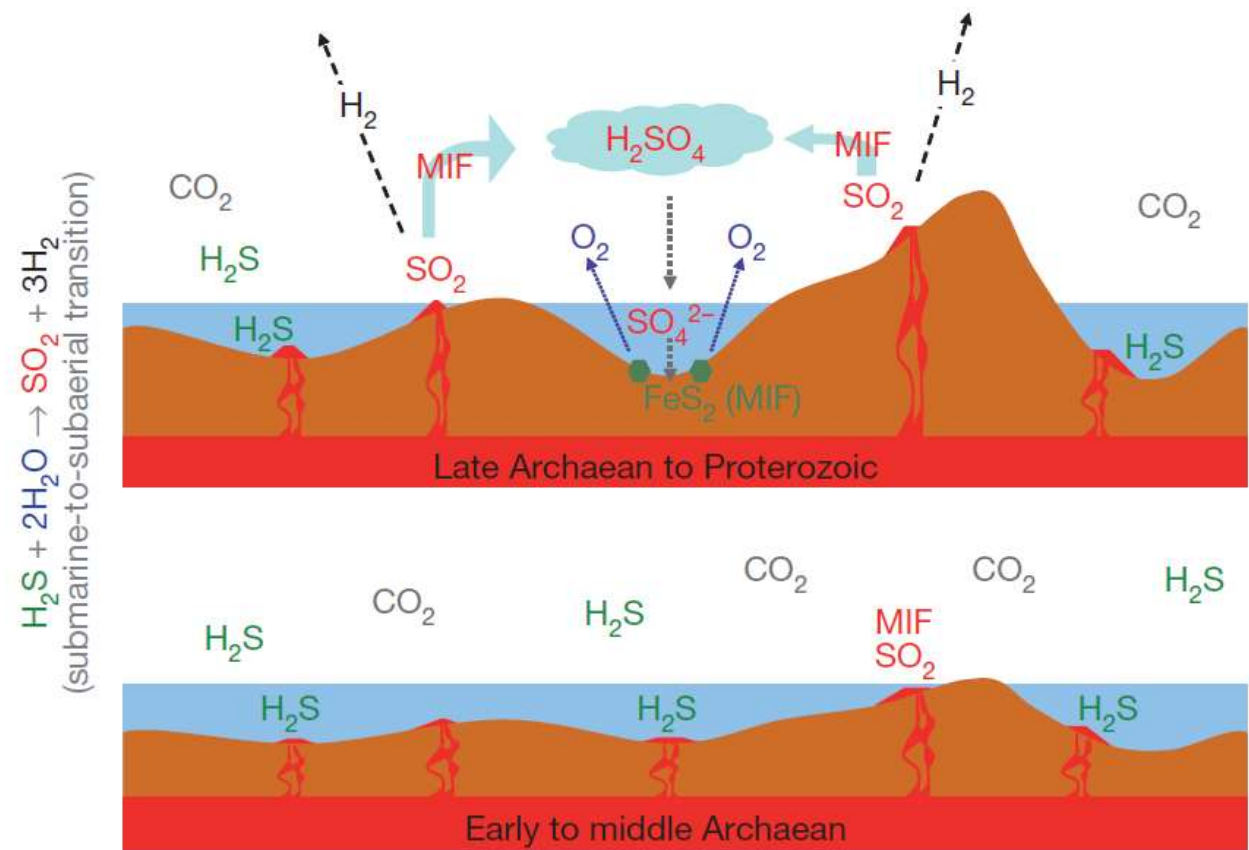


Позднеархейские (2700 млн лет) ископаемые прокариоты

Рубеж архея и протерозоя (2500 млн лет назад)

- ? Завершение гравитационной стратификации недр
- Завершение формирования континентов (континентальной коры). В конце архея шло ускоренное формирование континентальной коры (видно по возрасту пород, слагающих континенты)

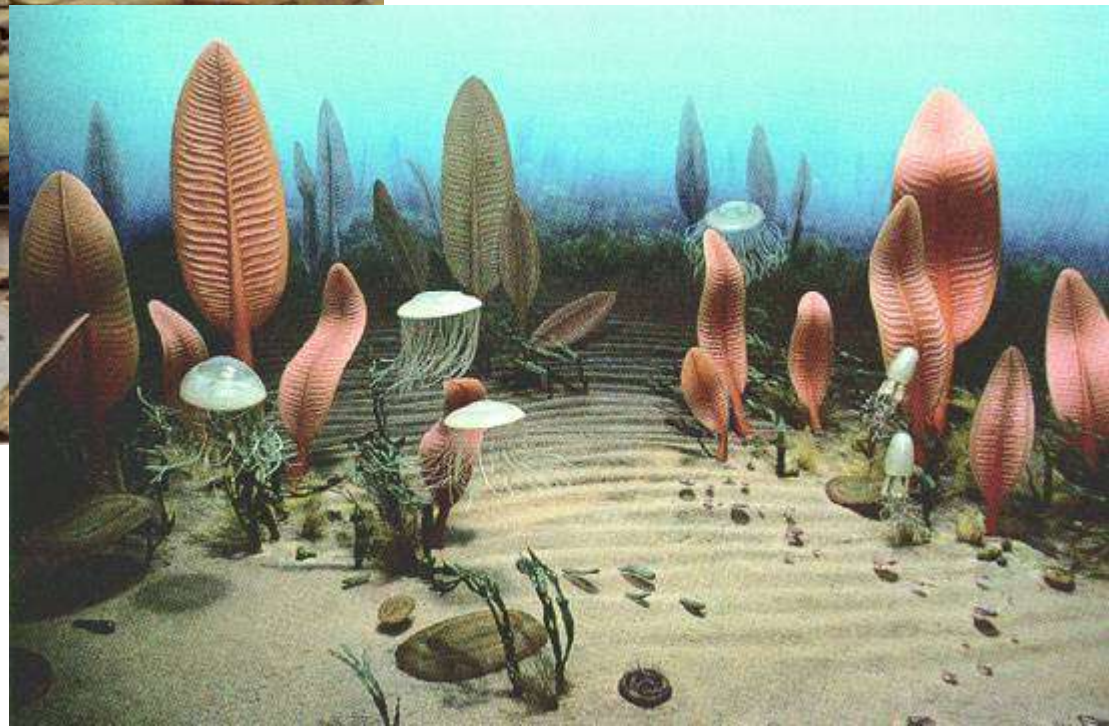
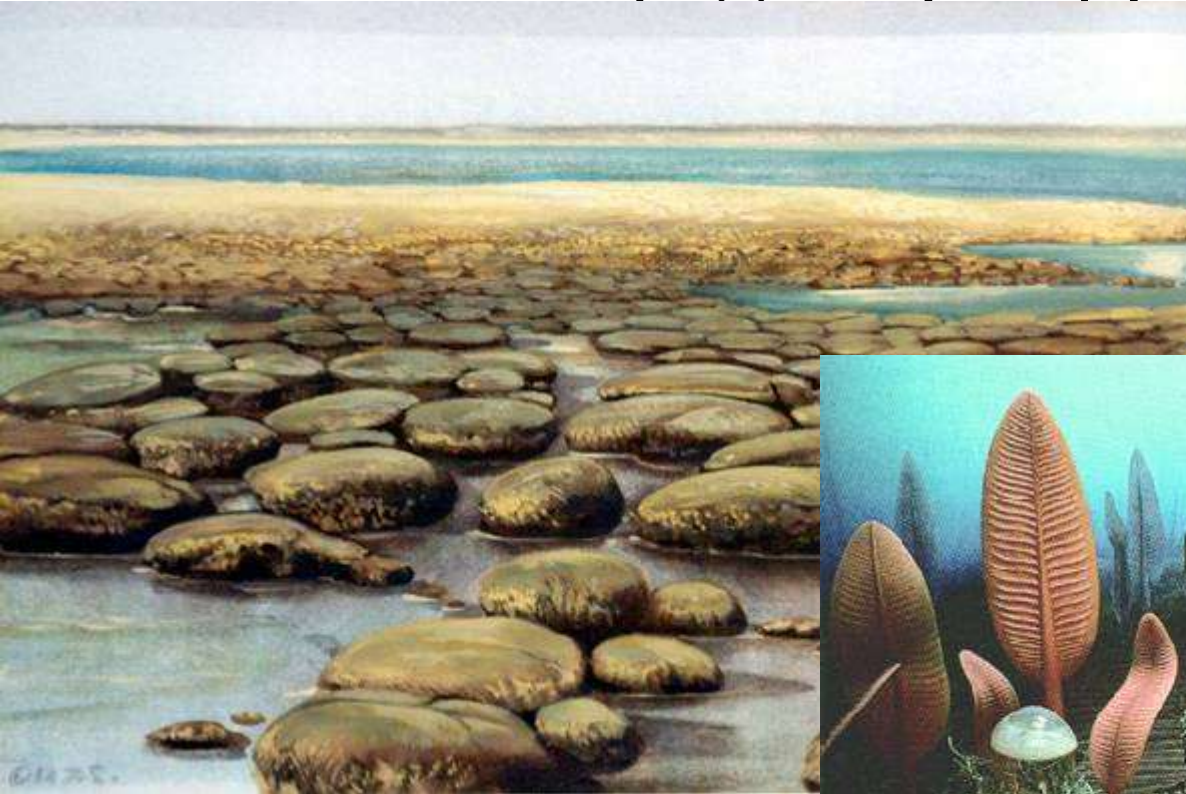
- Формирование континентов → переход от преимущественно подводного к преимущественно наземному вулканизму → в ходе дегазации магмы при наземном вулканизме выделяется больше SO_2 → в атмосферу поступает меньше H_2S и больше SO_2 → в бескислородных усл. происходит фракционирование изотопов серы → SO_4^{2-} растворяется в океане → железо осаждается в форме пирита → кислород, производимый ц-б, перестает расходоваться на окисление железа и начинает накапливаться.



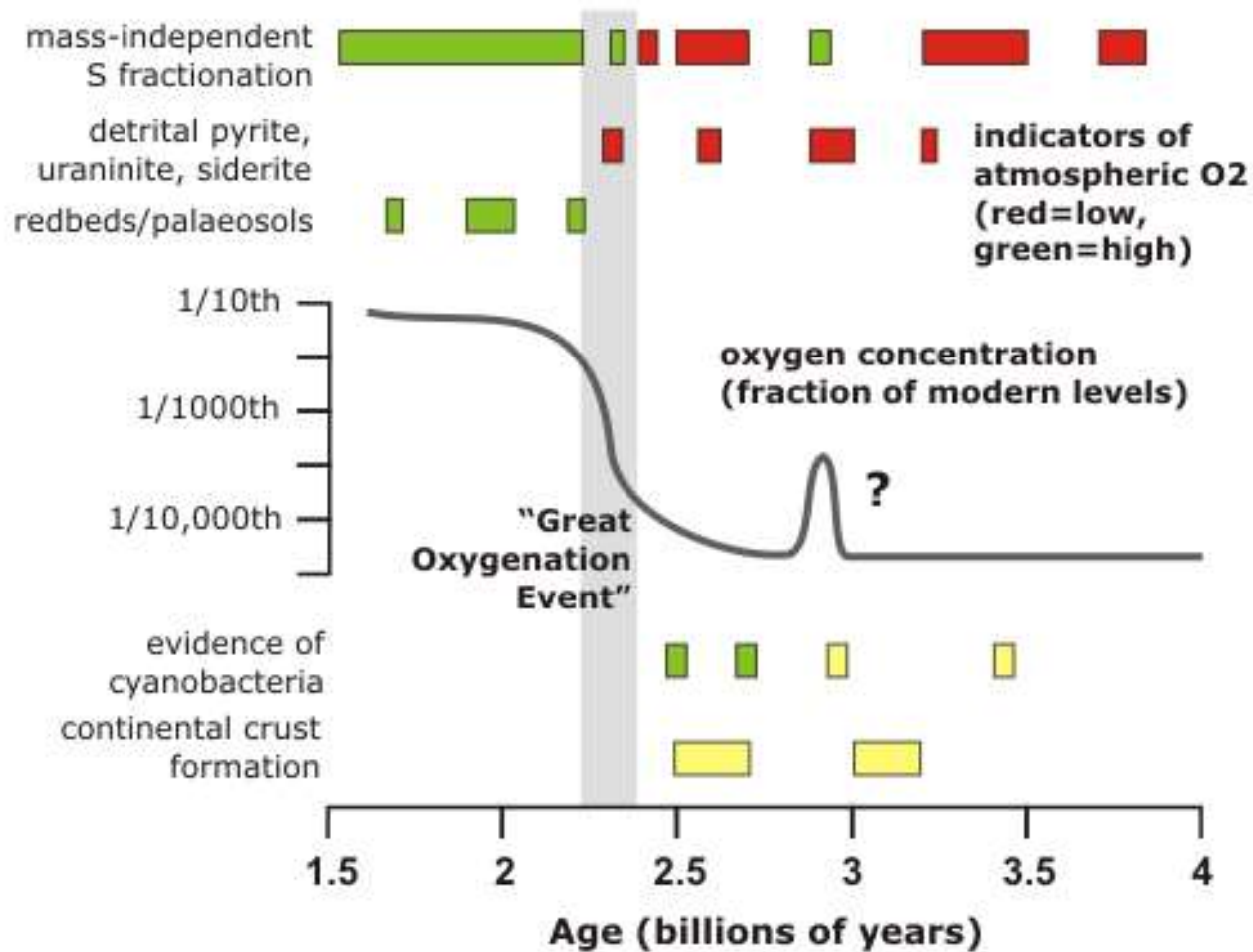
Gaillard et al., 2011. Atmospheric oxygenation caused by a change in volcanic degassing pressure // Nature

Протерозой (2500 – 542)

от бескислородного мира прокариот – к
кислородному миру эукариот



Оксигенизация атмосферы



Great oxygenation event – начиная с 2.45 млрд. Возм. причины: распространение цианобактерий, истощение запасов растворенного железа в океане, изменение состава вулканических газов, подъем континентов и поступление оксидов серы в атмосферу.

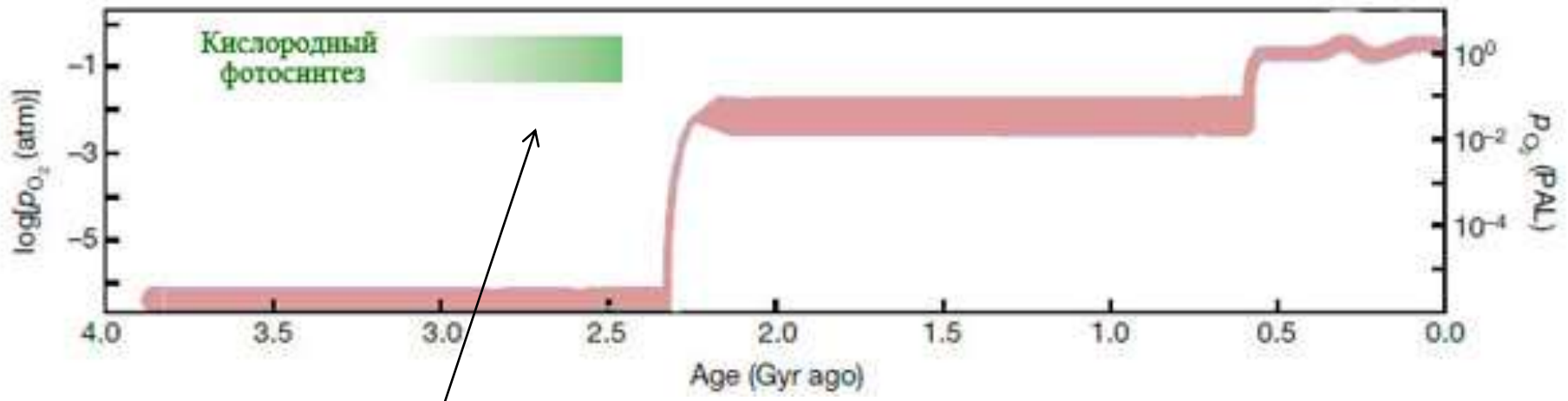
Полосчатые железные руды



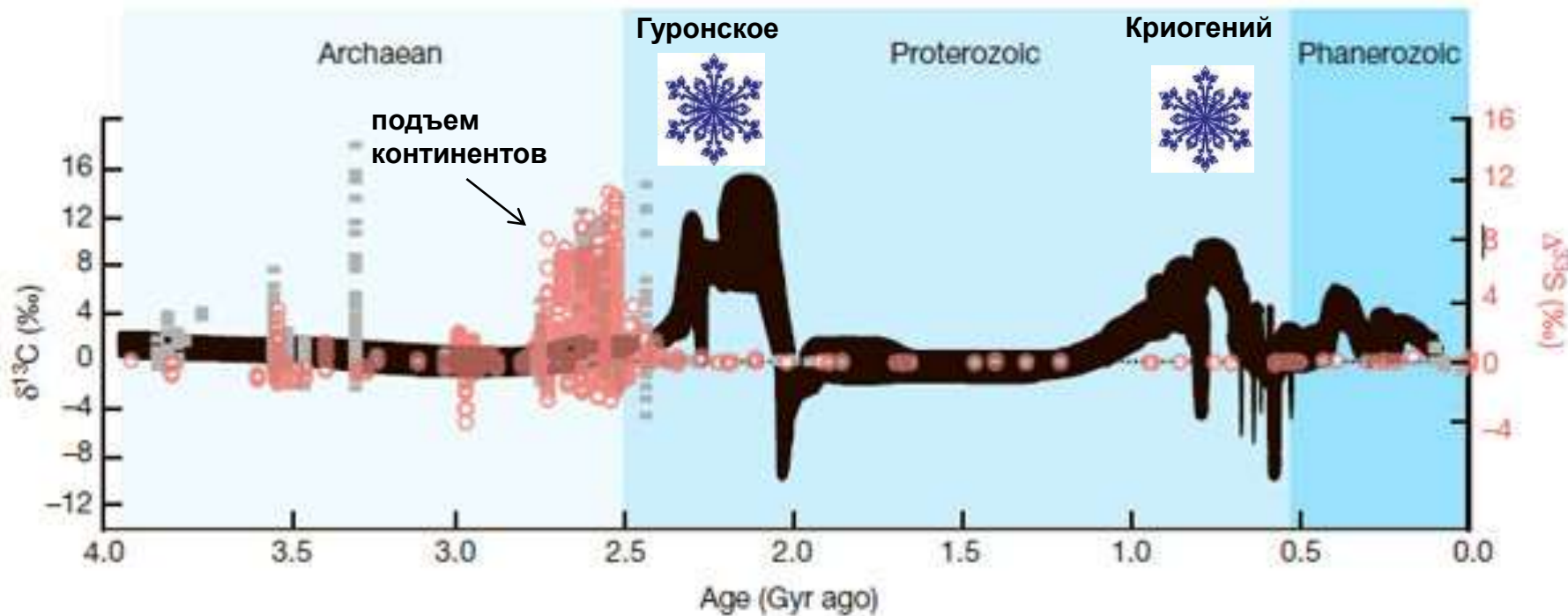
Формировались в докембрии (3.8 – 1.8 млрд лет назад; максимум около 2.5 + поздний эпизод 0.8 – 0.6 млрд лет назад). Возможно, сформировались в результате «популяционных волн» древних фотосинтетиков: сначала аноксигенных, а затем и оксигенных.

Интерпретации: первые – аноксигенное фотоокисление; максимум – великое кислородное событие; поздний эпизод – второй период резкого роста кислорода (?).

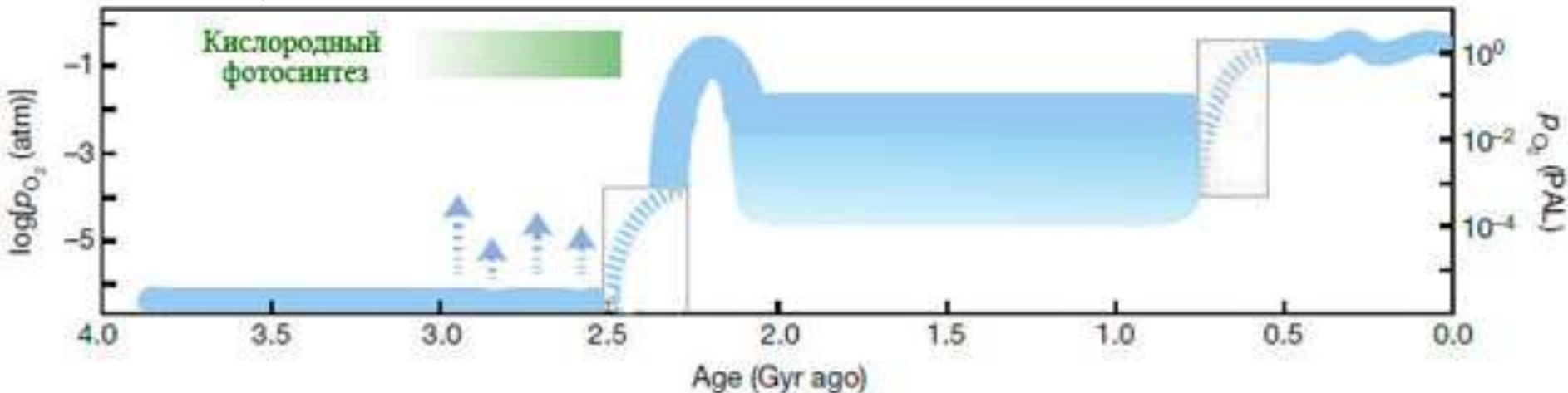
Динамика содержания кислорода в атмосфере (упрощенная, устаревшая схема)



кислород уже
производится ц-б,
но тратится на
окисление железа



Изотопные кривые углерода-13 (черная; подъемы, возможно, соответствуют периодам бурного роста продуктивности и биомассы автотрофов) и серы-33 (розовые и серые точки; подъемы свидетельствуют о бискислородной атмосфере)



Современные представления об истории кислорода на Земле.

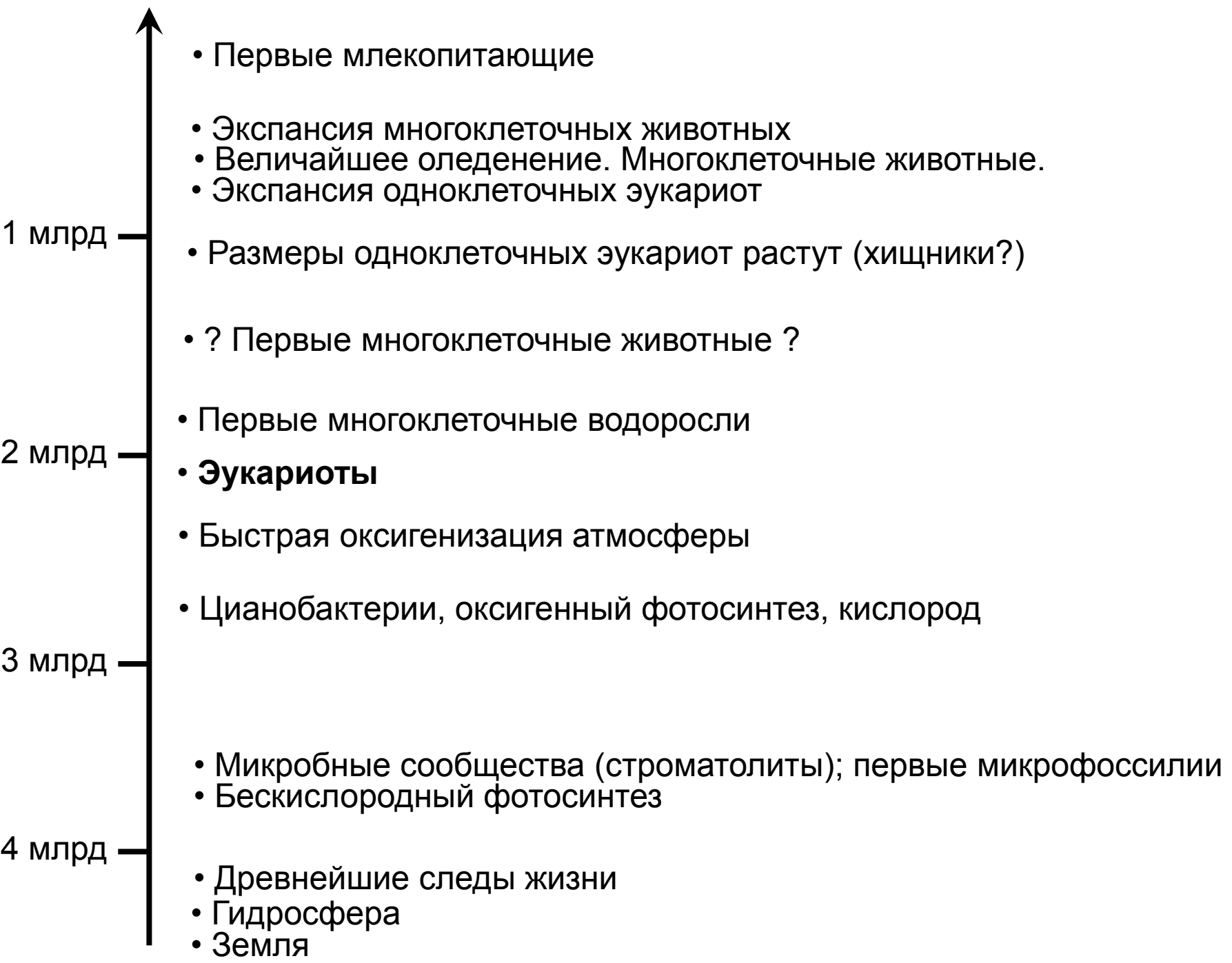
Происхождение эукариот

(около 2000 млн лет назад, хотя некоторые авторы предполагают более раннее происхождение)

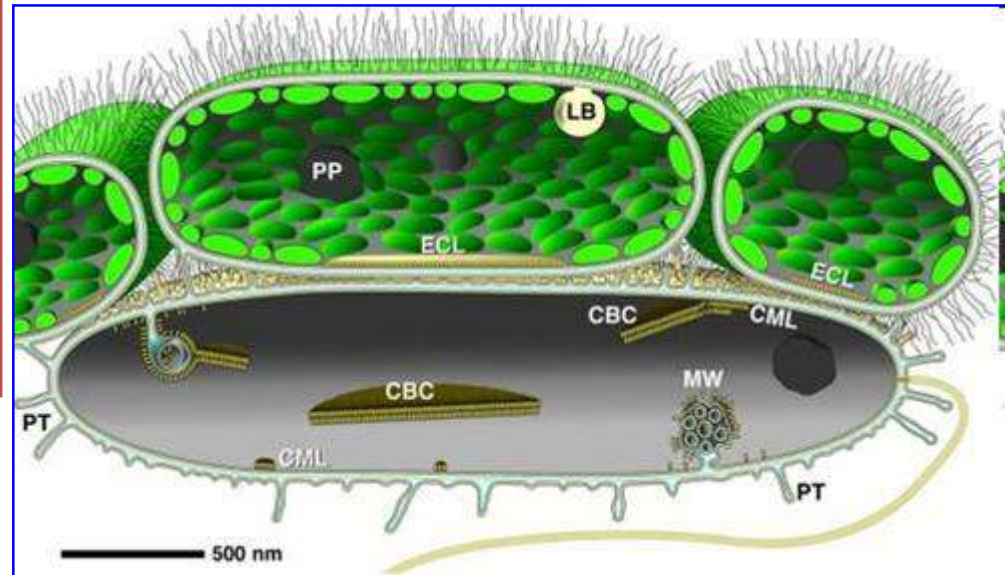
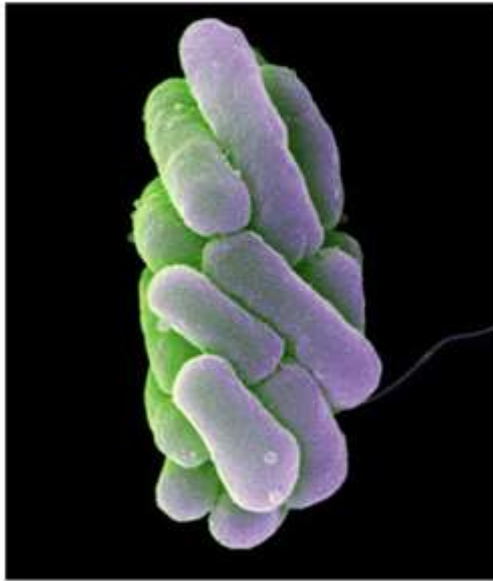


<http://cstaff.hinsdale86.org/~kgabric/DIMACS/amoeba.jpg>

- Величайшее событие. Уникальное?
- Открыло принципиально новые возможности для эволюции (регуляция работы генов, возможность построения сложных многоклеточных тел).
- Результат долгой предшествующей эволюции мира прокариот.



Фотосинтезирующий прокариотический комплекс *Chlorochromatium aggregatum* (встречается в бескислородных условиях на дне глубоких озер)



Комплекс состоит из центральной подвижной гетеротрофной анаэробной бета-протеобактерии и 10-60 периферических зеленых серных бактерий, которые осуществляют бескислородный фотосинтез.

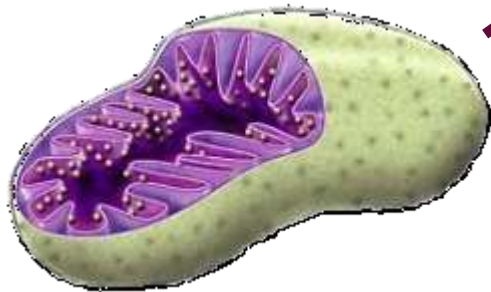
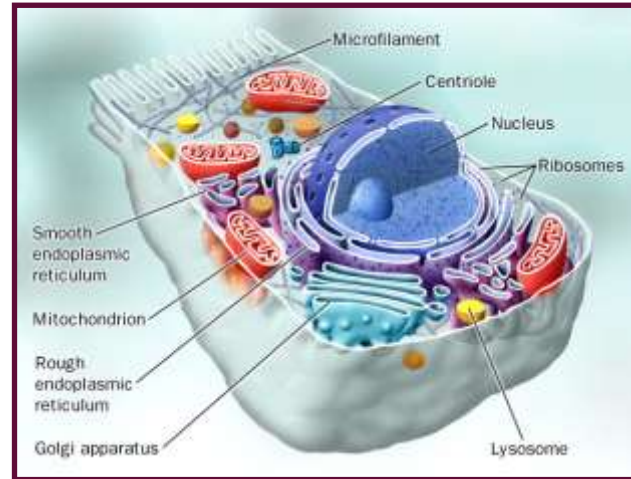
Симбиогенез



Линн Маргулис
(1938-2011)
отвергли в 15 журналах
1967 jtб



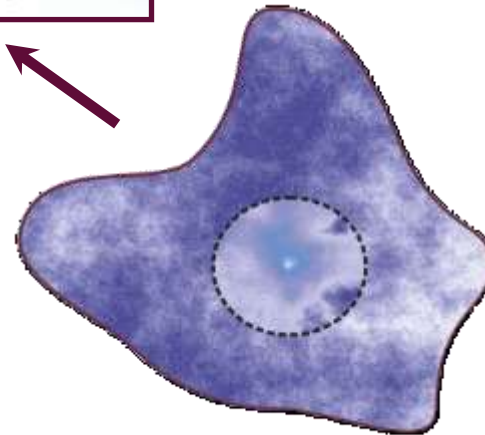
Константин Сергеевич
Мережковский
(1855-1921)



- Митохондрии
(альфапротеобактерии)



- Пластиды
(цианобактерии)

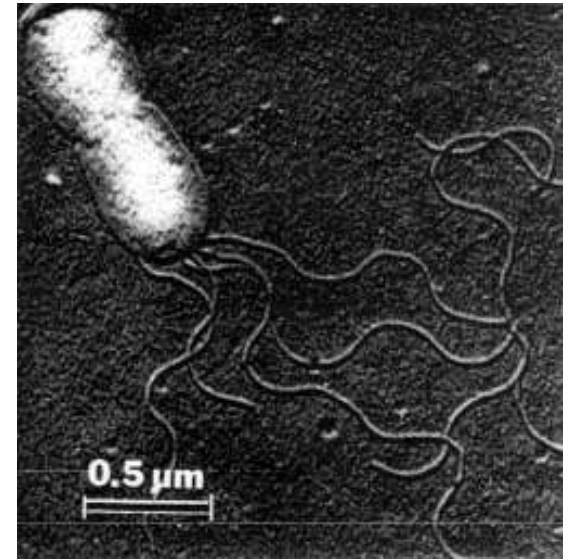
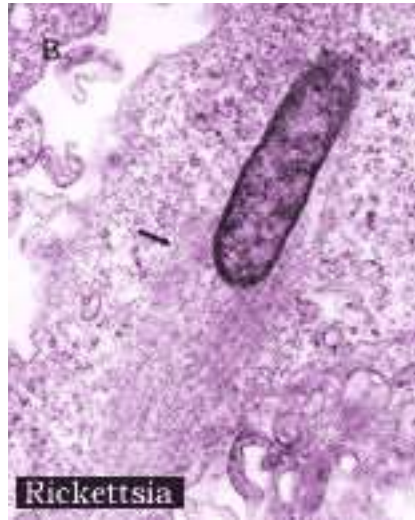


- Ядро и цитоплазма
? археи ?
? хрооциты ?
? химеры ?

Приобретение митохондрий

- Возможно, именно это было ключевым событием (а не появление ядра). Эукариоты были аэробными с самого начала.
- Митохондрии аэробны и служат для кислородного дыхания, у цитоплазмы – анаэробный метаболизм. Скорее всего, первичной функцией мт-симбионта была защита хозяина от токсичного кислорода.
- Большинство генов мт-симбионта были перенесены в ядро.
- Ядерные гены митохондриального происхождения кодируют не только белки митохондрий, но и множество белков, работающих в цитоплазме. Т.е. симбионт дал больше, чем просто органеллы для дыхания.
- Сосуществование двух геномов в одной клетке требовало развития систем генной регуляции. Это могло стать стимулом для формирования ядра (чтобы отделить геном от бурных химических процессов цитоплазмы).
- Чтобы избежать необратимого накопления вредных мутаций из-за резкого увеличения генома, необходимо было перейти к половому размножению.

Альфапротеобактерии

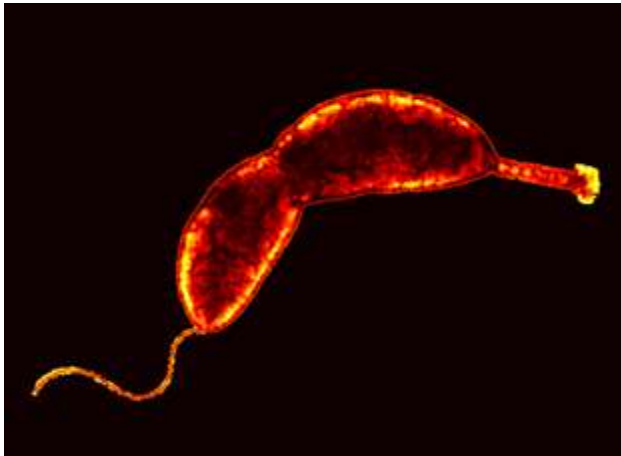


Фотосинтетики

(*Rhodospirillum rubrum* – универсальный. М. жить как фотосинтетик, анаэробный гетеротроф, хемоавтотроф – окисляет CO)

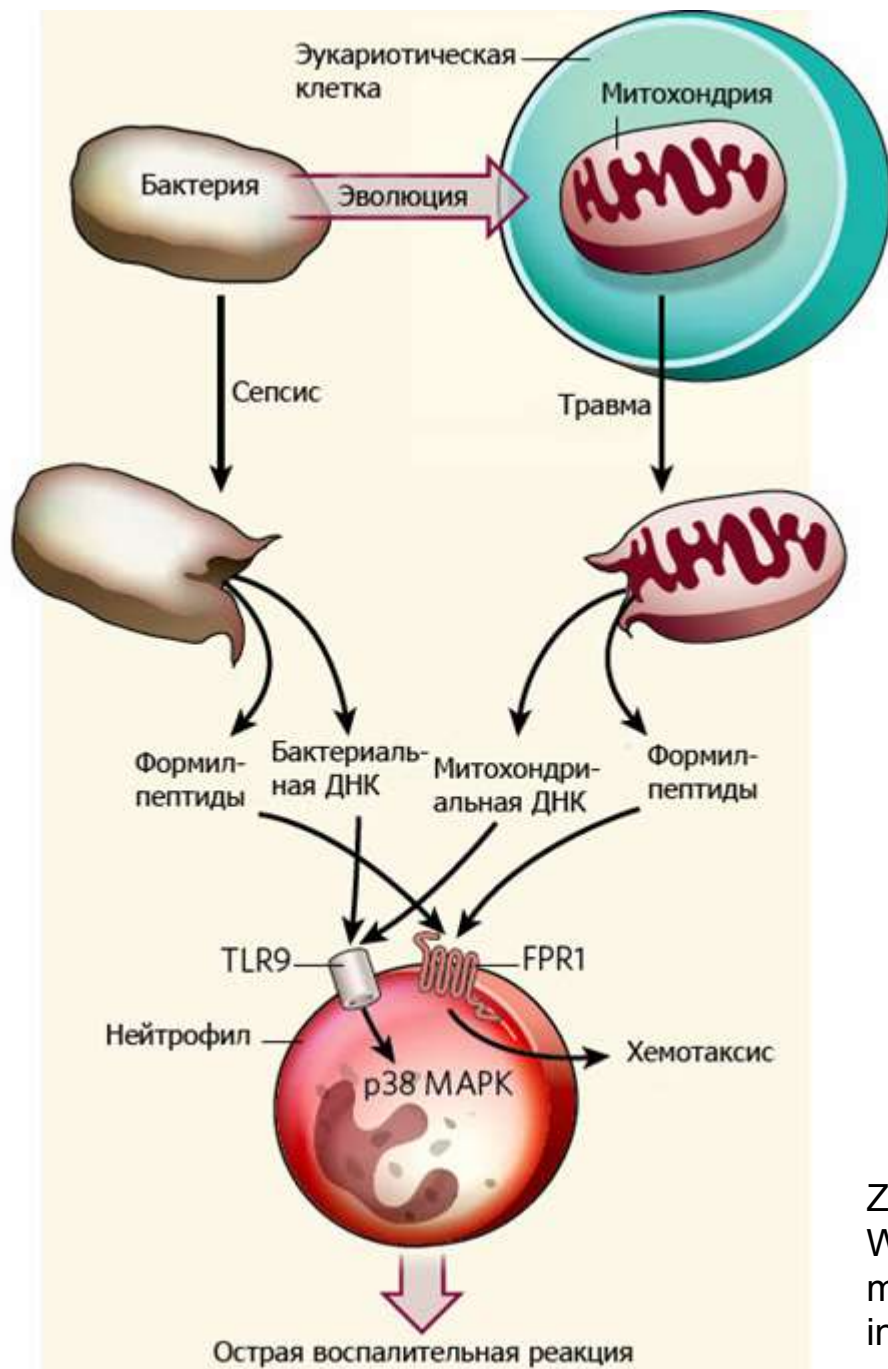
Облигатные внутриклеточные паразиты (*Rickettsia*)

Факультативные внутриклеточные паразиты (*Bartonella bacilliformis*)



Свободноживущие аэробные гетеротрофы (*Caulobacter*)

Азотфиксаторы – симбионты растений (*Rhizobium*)



Иммунная система до сих пор принимает митохондрии за бактерии

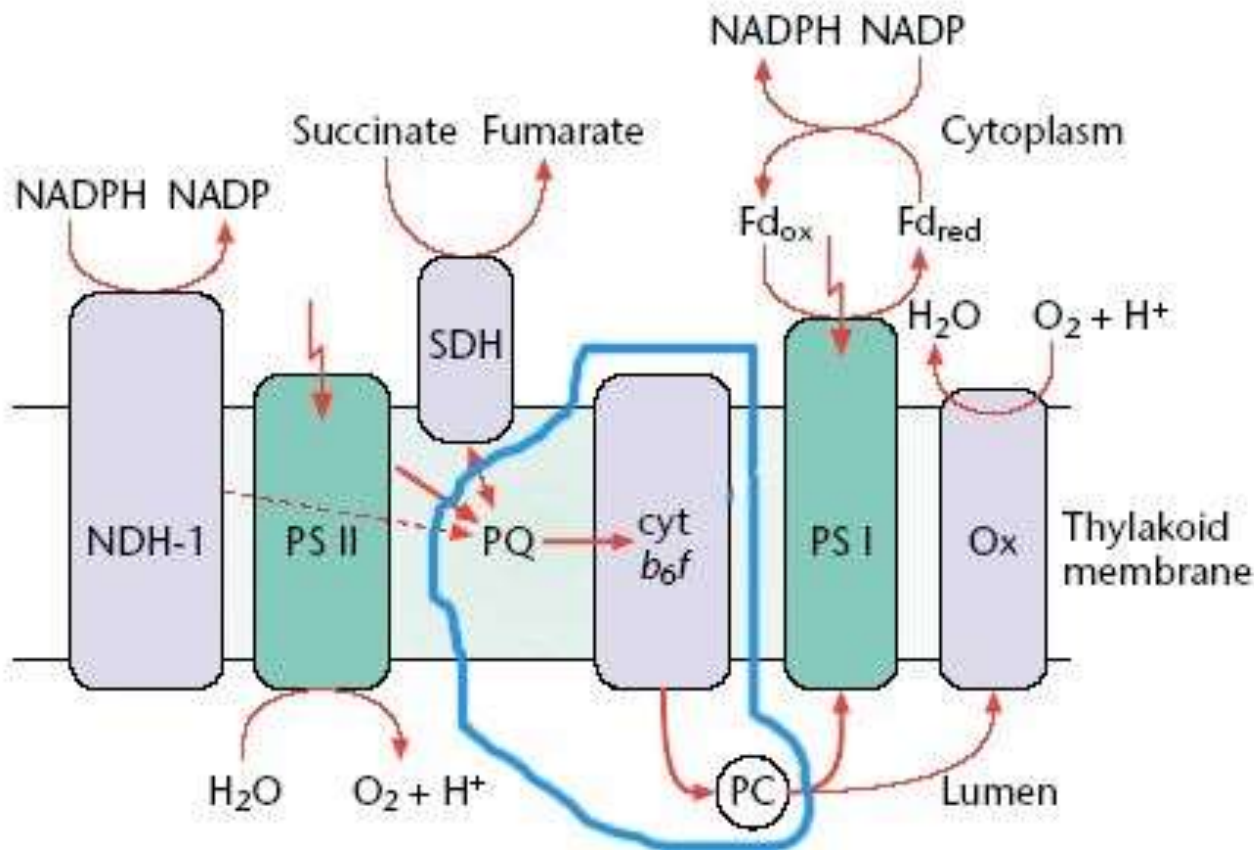
(поэтому сильная травма может вызвать сепсис даже в отсутствие инфекции)

У митохондрий сохранились кольцевые хромосомы, как у бактерий, и бактериальный аппарат синтеза белка – поэтому образуются пептиды с формилметионином на конце

Zhang Q., Raouf M., Chen Y., Sumi Y., Sursal T., Junger W., Brohi K., Itagaki K., Hauser C.J. Circulating mitochondrial DAMPs cause inflammatory responses to injury // Nature. 2010. V. 464. P. 104–107.

Электронно-транспортные цепи у цианобактерии *Synechocystis* (перекрывание фотосинтетических и дыхательных цепей).

Возможно, дыхательная электронно-транспортная цепь мтх – модификация фотосинтетической. Возм., предок мтх – аэробный гетеротроф, произошедший от anoxygenic photosynthetic bacteria вроде *Rhodospirillum*.



Обведены
компоненты,
используемые и в
дыхании,
и в фотосинтезе

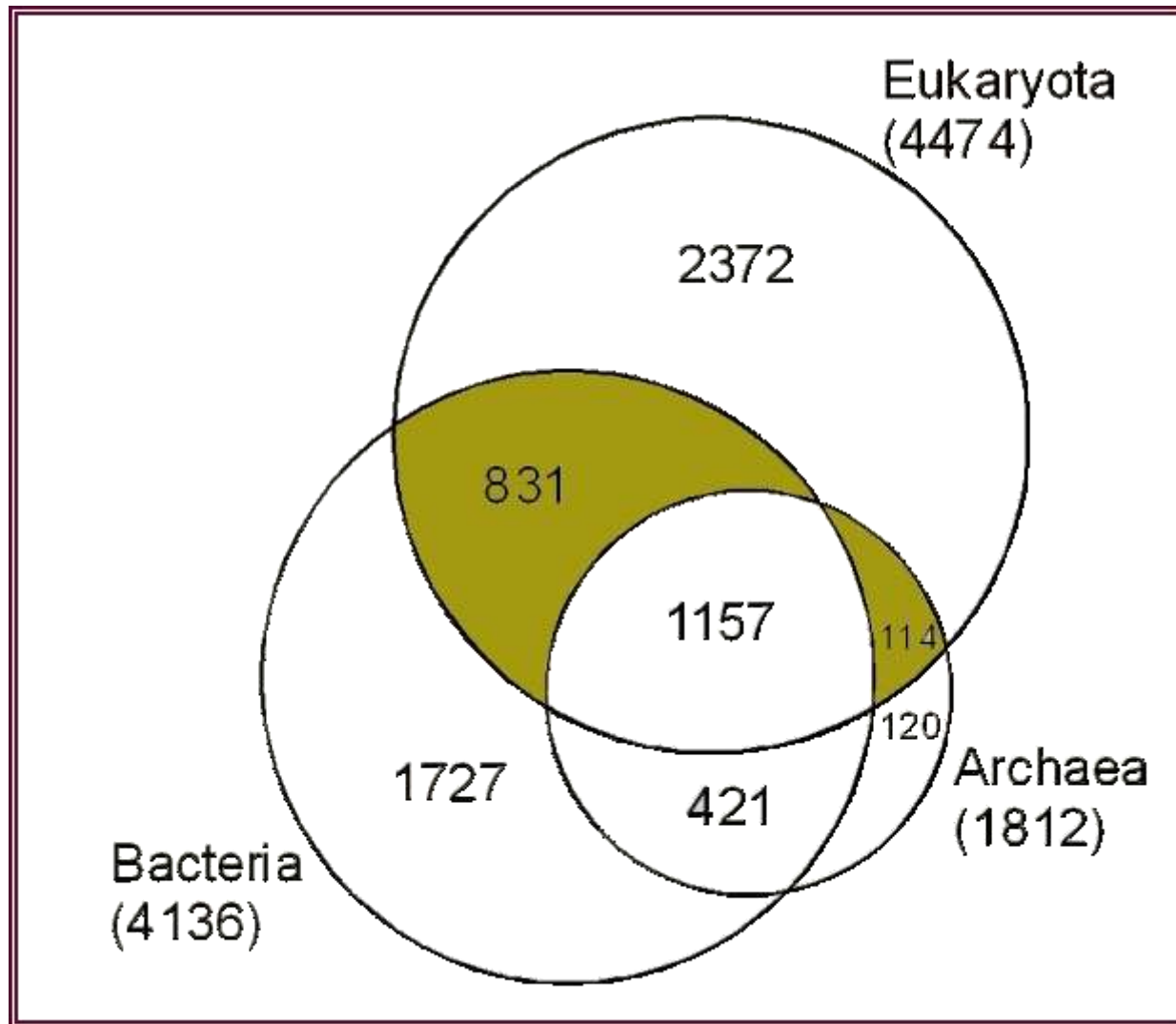
cyt b₆f – комплекс цитохрома b₆f

Fd_{ox}, Fd_{red}, - ферредоксин окисленный и восстановленный

NDH-1 – NADH-дегидрогеназа; OX – терминальная оксидаза

PC – пластоцианин; PQ – пластохинон; PS I, II - фотосистема I, II;

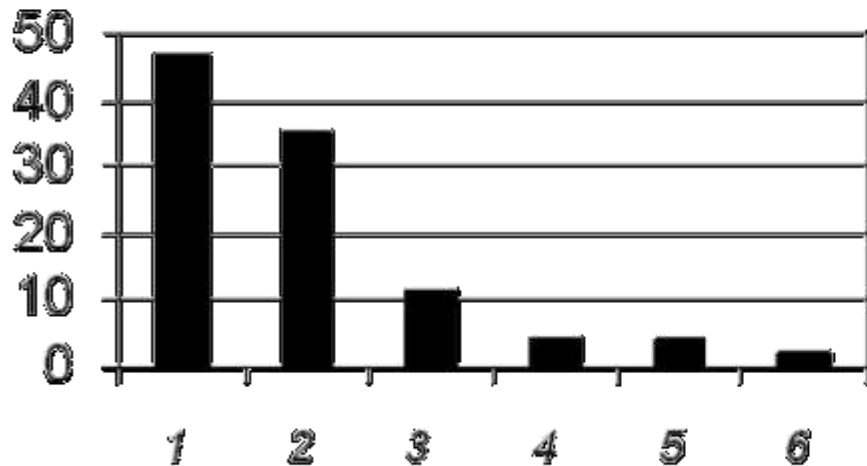
SDH – сукцинат-дегидрогеназа.



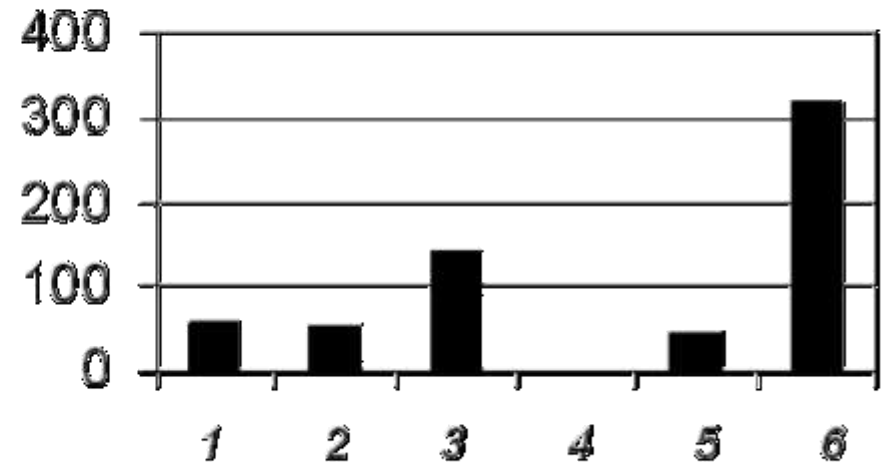
Число общих и уникальных белковых доменов у архей, бактерий и эукариот

Функциональные спектры эукариотических доменов архейного и бактериального происхождения

Домены архейного происхождения



Домены бактериального происхождения



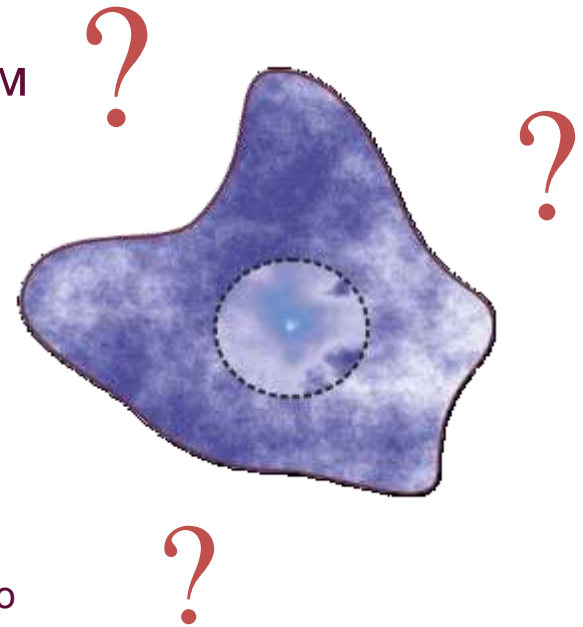
1 – синтез белка, 2 – репликация, транскрипция, модификация НК, 3 – сигнально-регуляторные, 4 – мембранные пузырьки, 5 – транспорт, сортировка, 6 – метаболизм.

Эукариоты имеют:

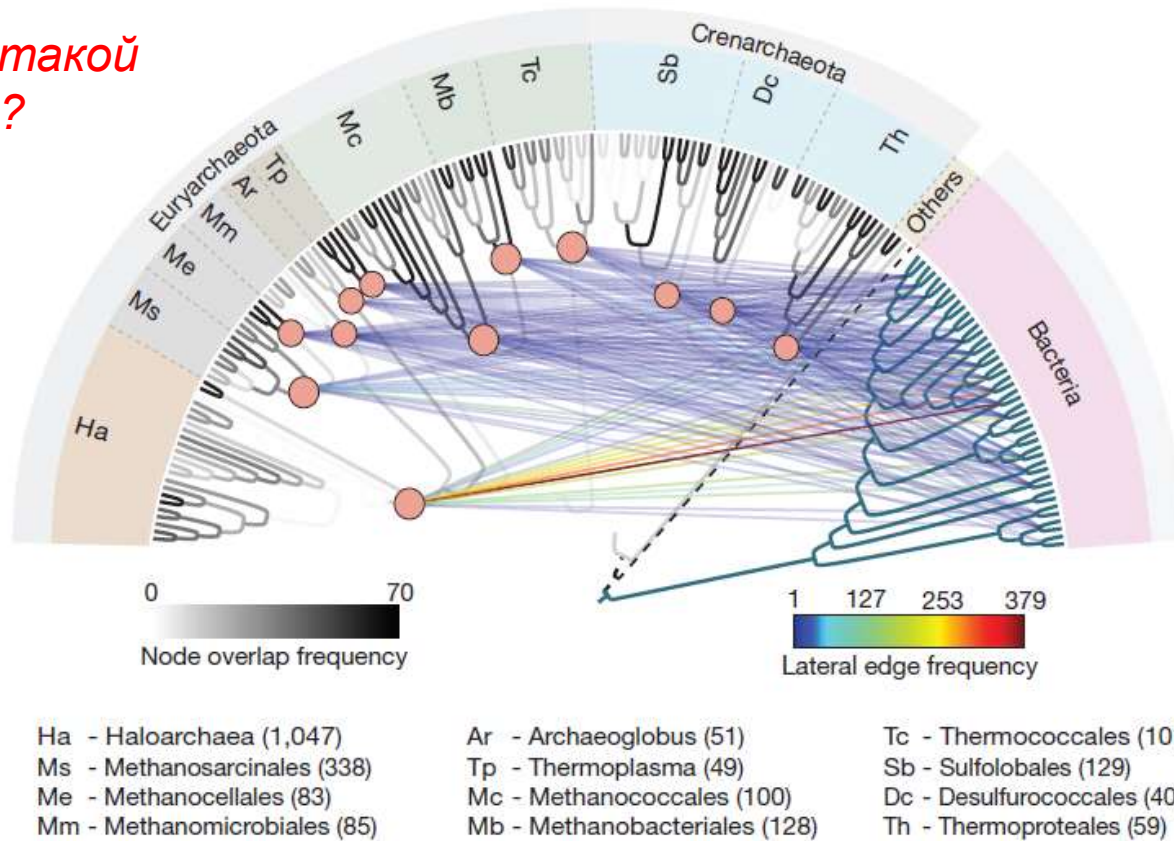
- **Архейную «сердцевину»** (механизмы работы с генетической информацией и синтеза белка). Архейные рибосомы в цитоплазме.
- **Бактериальную «периферию»** (обмен веществ и сигнально-регуляторные системы). Бактериальные рибосомы в органеллах.
- **Простейший сценарий:** АРХЕЯ проглотила БАКТЕРИЙ (предков митохондрий и пластид) и все свои бактериальные признаки приобрела от них.
- **Этот сценарий, по-видимому, слишком прост,** потому что у эукариот много бактериальных белков, которые не могли быть унаследованы от предков митохондрий или пластид.

Кто же был предком ядра и цитоплазмы?

- Архейная «сердцевина», бактериальная «периферия»
- Многие «бактериальные» черты ядра и цитоплазмы были необходимы для захвата эндосимбионтов: предшественники цитоскелета, биосинтез стеролов, метаболизм углеводов, регуляторные и сигнальные белки
- Много из этого было заимствовано у бактерий, отличных от предков органелл (и, вероятно, до их приобретения)
- Предок ядра и цитоплазмы, видимо, был близок к археям и имел повышенную склонность к инкорпорации чужих генов (начало перехода к пол. размн.?) Нахватал бактериальных генов еще до приобретения органелл. Это был странный, уникальный микроб, не имеющих прямых аналогов в современном мире.



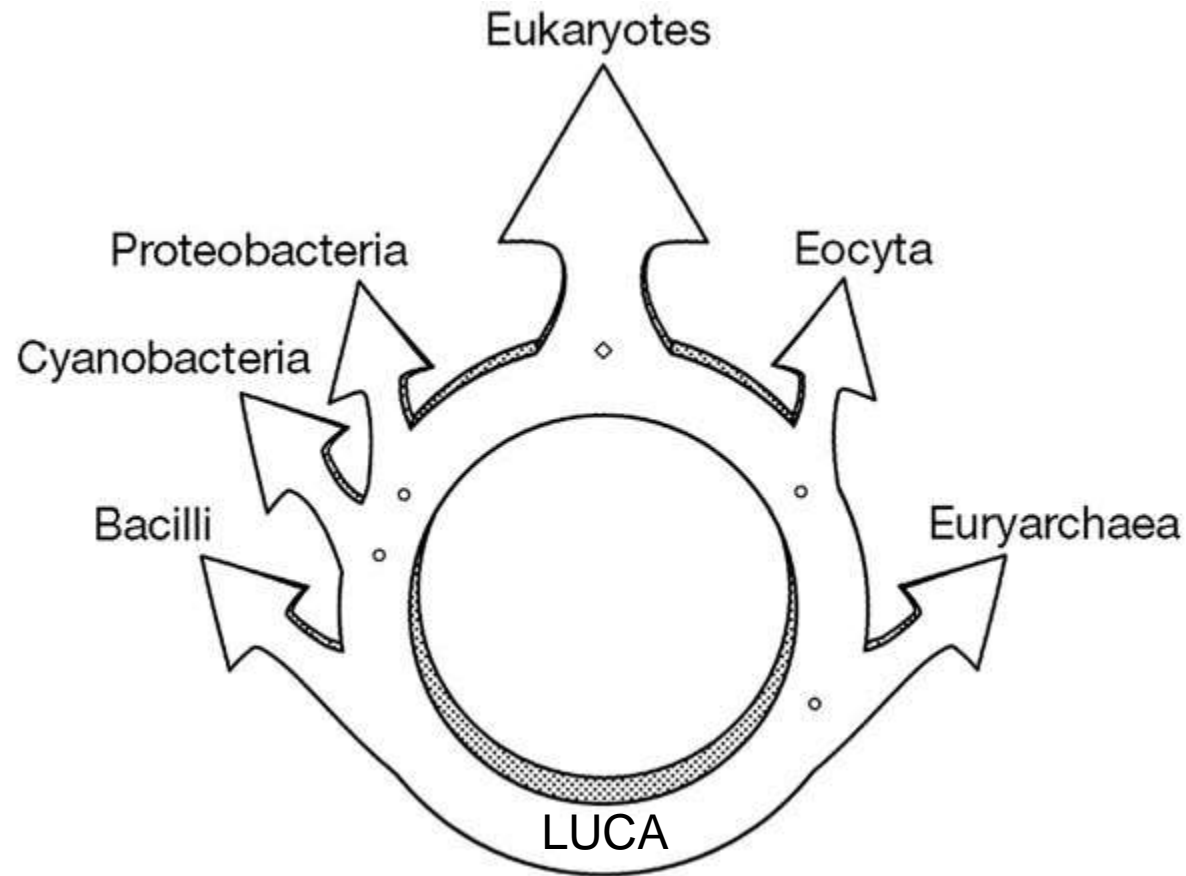
А может, и не такой уж уникальный?



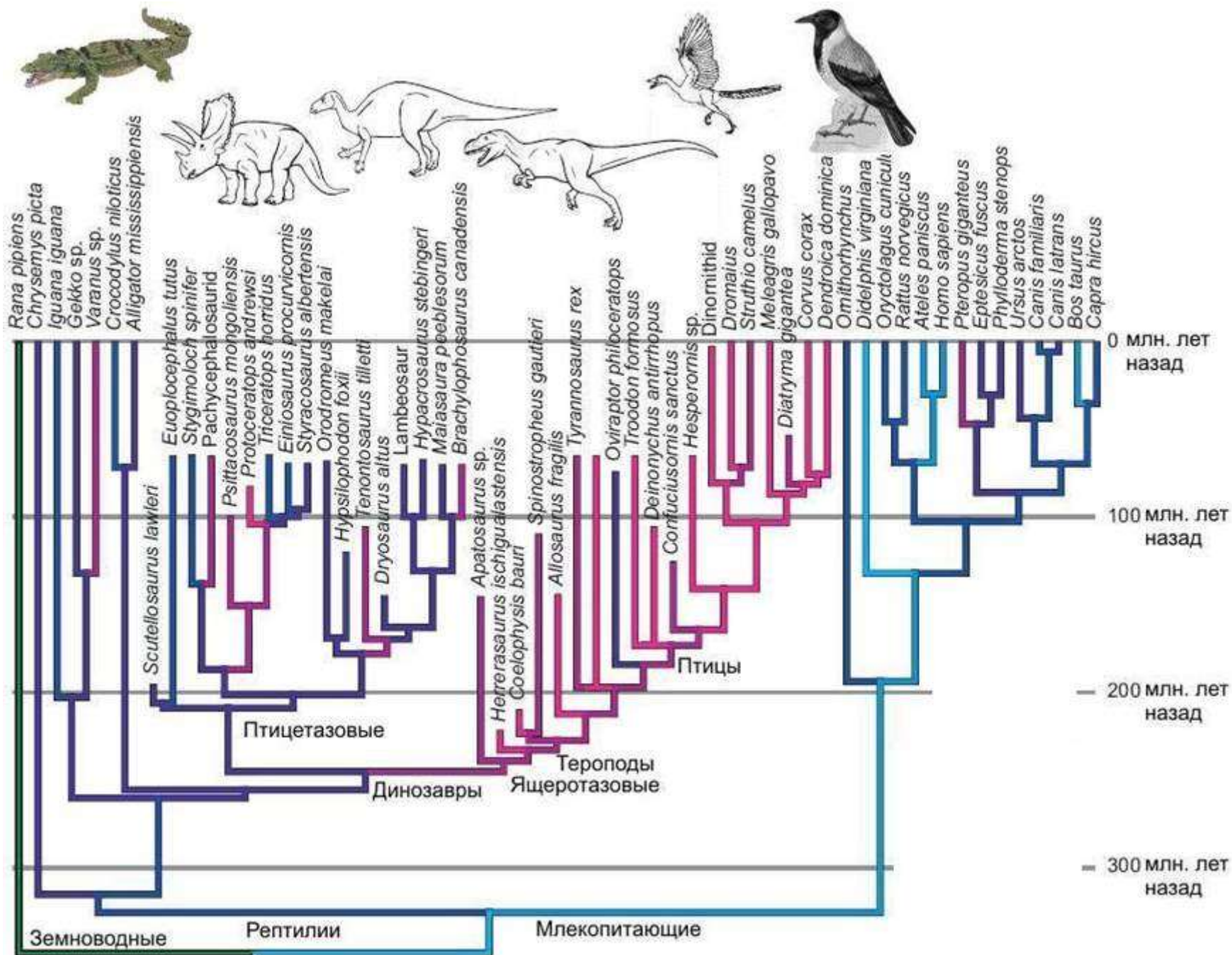
Появление практически всех крупных таксонов (клад) архей совпадает с множественными заимствованиями «периферических» генов у бактерий. Особенно сильно выражено в группах, произошедших от метаногенов (*галоархеи*)

S. Nelson-Sathi, F.L.Sousa, W.F.Martin. Origins of major archaeal clades correspond to gene acquisitions from bacteria // Nature. 2014.

«КОЛЬЦО ЖИЗНИ»



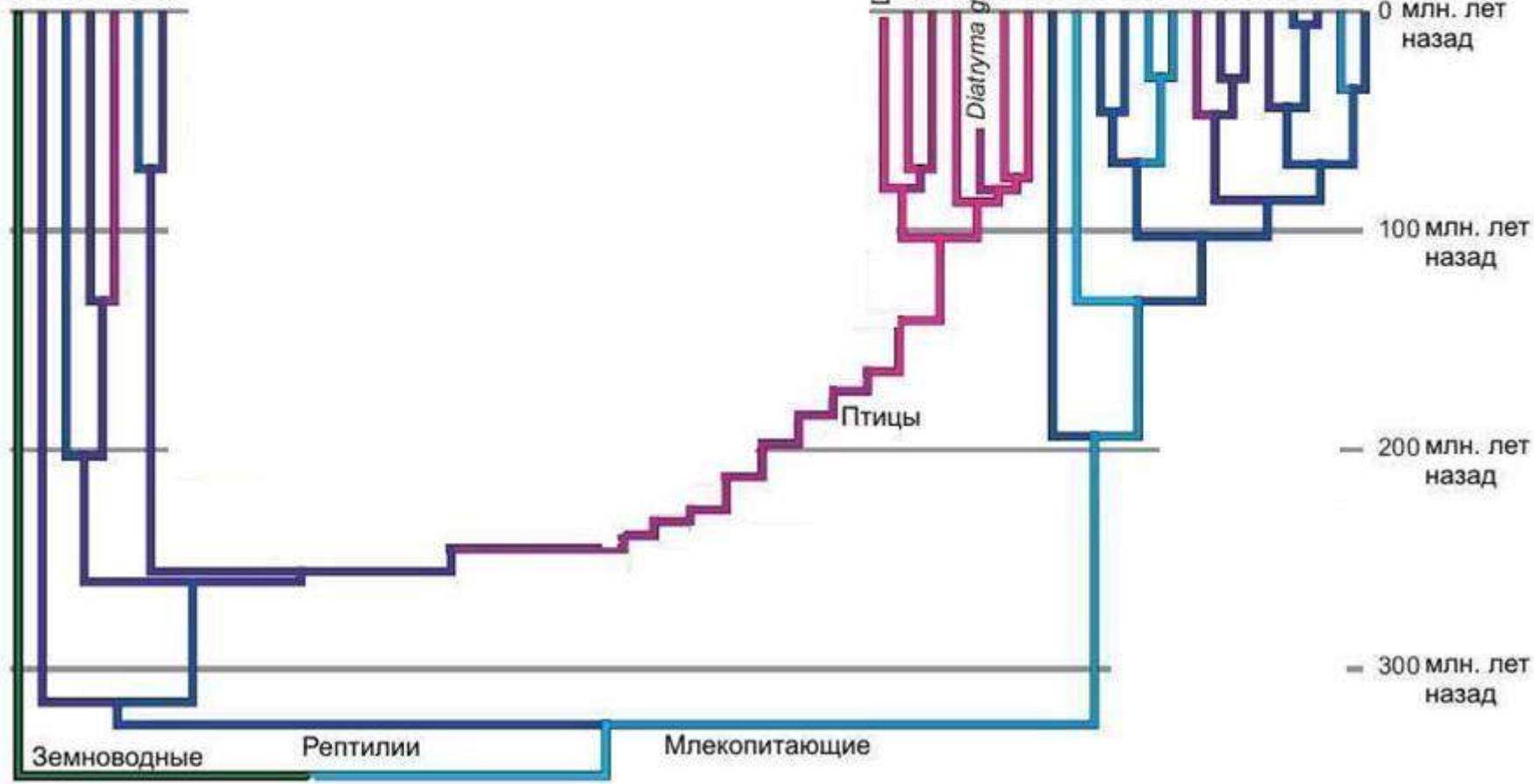
Maria C. Rivera and James A. Lake. 2004. The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes // Nature 431, 152-155.





Rana pipiens
Chrysemys picta
Iguana iguana
Gekko sp.
Varanus sp.
Crocodylus niloticus
Alligator mississippiensis

Dinornithid
 Dromaius
 Struthio camelus
 Meleagris gallopavo
 Corvus corax
 Dendroica dominica
 Omithorhynchus
 Didelphis virginiana
 Oryctolagus cuniculi
 Rattus norvegicus
 Ateles paniscus
 Homo sapiens
 Pteropus giganteus
 Eptesicus fuscus
 Phyloderma stenops
 Ursus arctos
 Canis familiaris
 Canis latrans
 Bos taurus
 Capra hircus



Земноводные

Рептилии

Млекопитающие

0 млн. лет
назад

100 млн. лет
назад

200 млн. лет
назад

300 млн. лет
назад

Птицы

Diatryma gigantea

Предок ядра и цитоплазмы эукариот был прокариотическим «динозавром», не оставившим после себя внятных следов в палеонтологической летописи. Поэтому его трудно реконструировать.

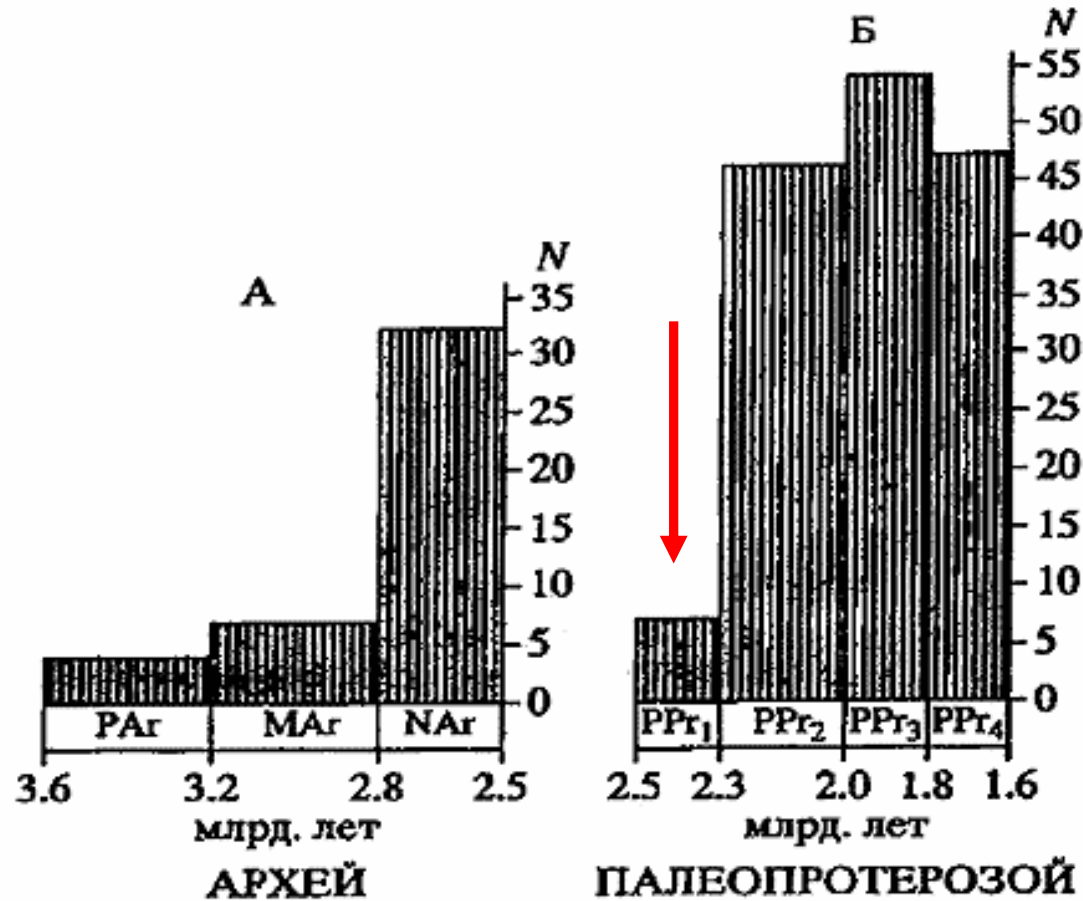


Conical branching Mesoproterozoic stromatolites from the Atar Formation of Mauritania. From the website of Prof. Linda Kah, Univ. Tennessee.



Протерозойские строматолиты были намного сложнее и разнообразнее современных. Строматолиты – продукт жизнедеятельности микробных сообществ. Не значит ли это, что и протерозойские микробы были разнообразнее современных, и что многие группы протерозойских микробов просто не дожили до наших дней?

Гистограммы изменения количества строматолитовых формаций в архее (А) и протерозое (Б), по М.А. Семихатову и его коллегам (1999): N — количество свит (формаций) со строматолитами.



Резкий упадок строматолитообразующих микробных сообществ в начале протерозоя (2,5 – 2,3 млрд лет назад) совпадает с периодом быстрой оксигенизации. Возможно, причиной кризиса было отравление кислородом? Примерно в это время появились и первые эукариоты.

Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

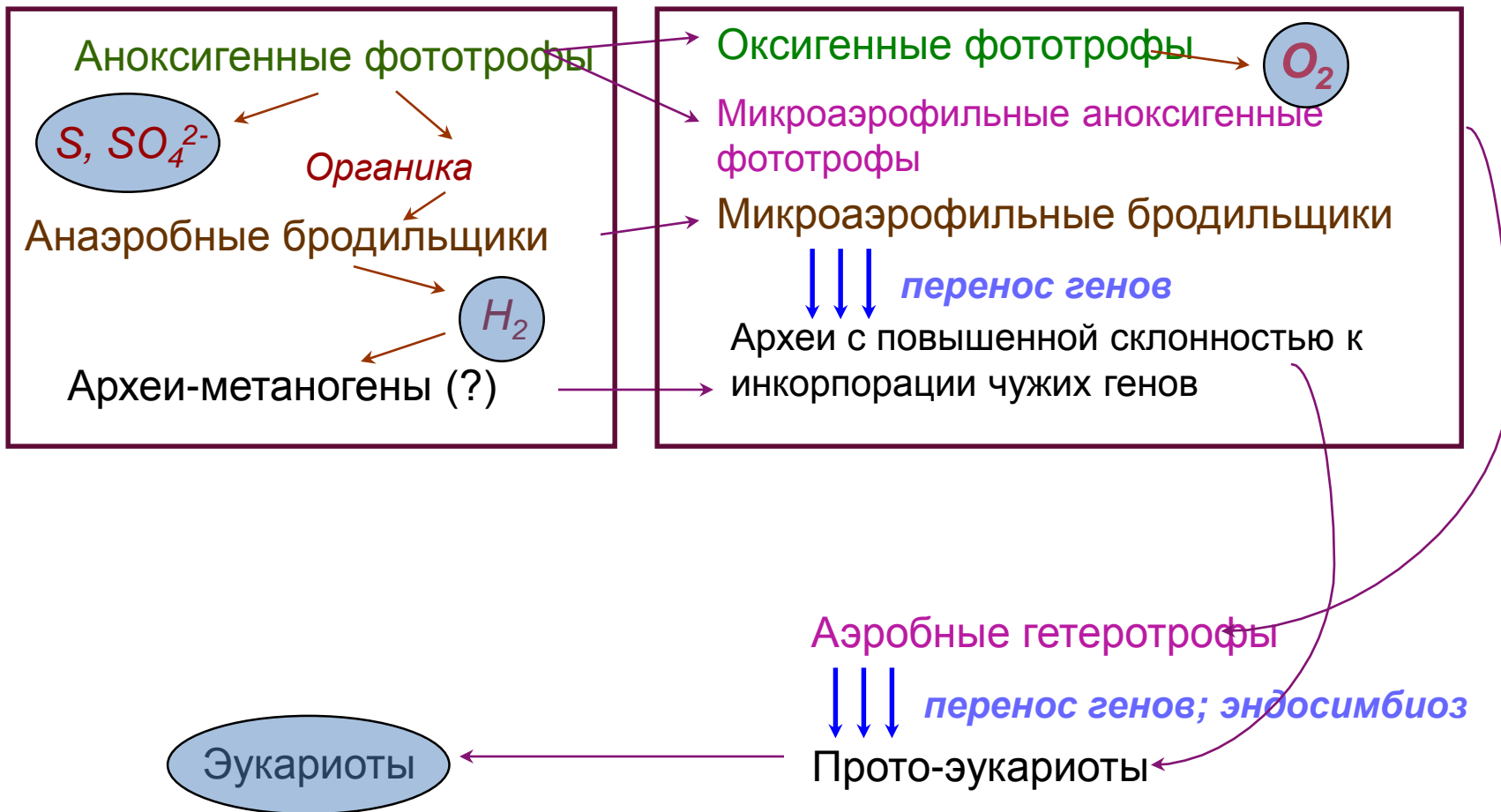
Лекция 16

markov_a@inbox.ru

Предковое сообщество эукариот и происхождение эукариотической клетки (возможный сценарий)

предковое сообщество

переход цб к кислородному фотосинтезу. Кризис.

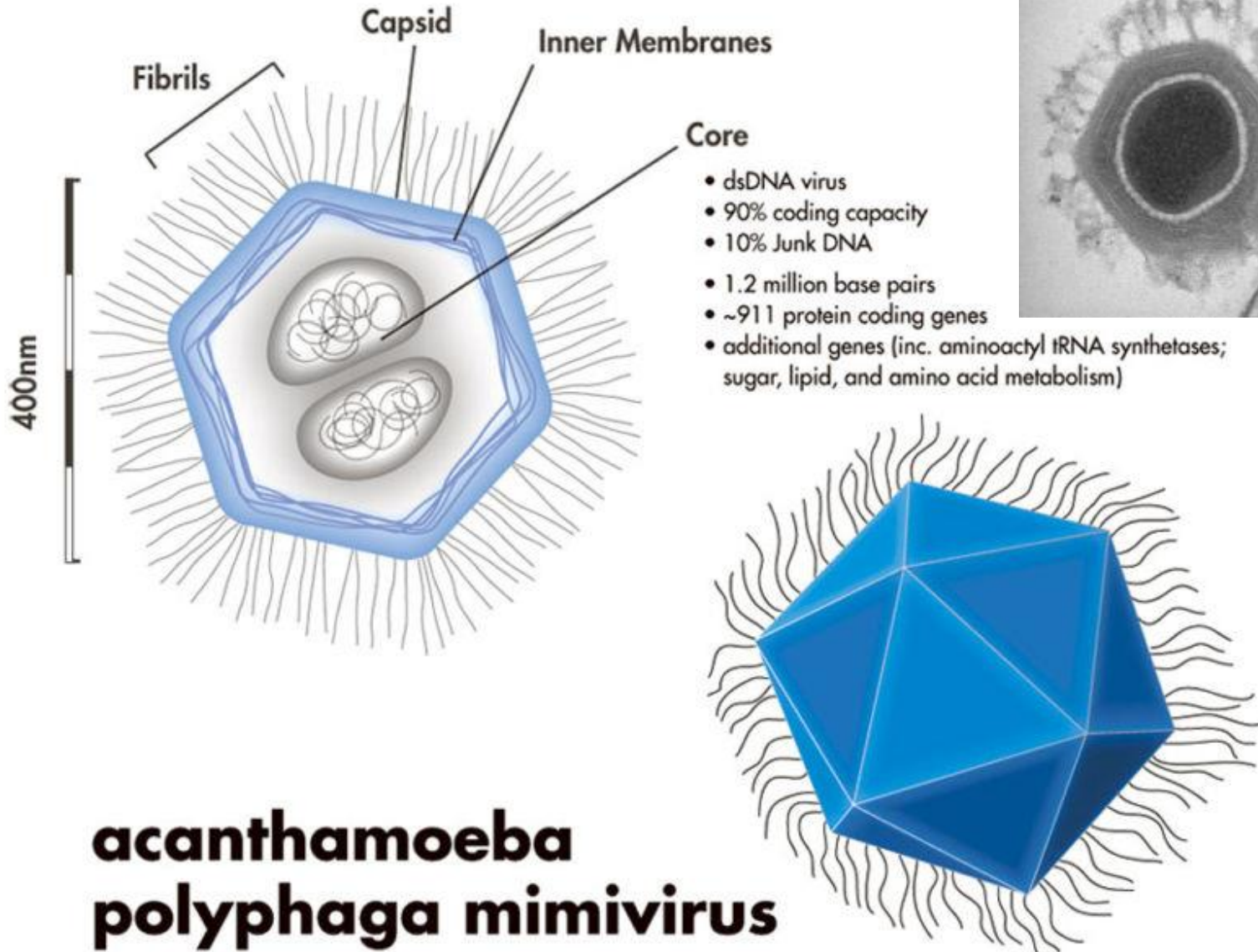


Происхождение эукариот

- От архей эукариоты унаследовали многие компоненты информационных систем ядра и цитоплазмы.
- Бактериальные симбионты внесли вклад в формирование метаболических и сигнально-регуляторных систем не только в органеллах, но и в цитоплазме.
- Еще до приобретения симбионтов прото-эукариоты заимствовали у разных бактерий ряд генных комплексов с метаболическими и сигнально-регуляторными функциями.
- По-видимому, в эволюции прото-эукариот был период активной инкопорации чужих генов (м.б., это был период становления полового размножения?)
- В роли «спускового крючка» цепочки событий, приведших к появлению эукариот, выступил кризис микробных сообществ, вызванный переходом цианобактерий к кислородному фотосинтезу.

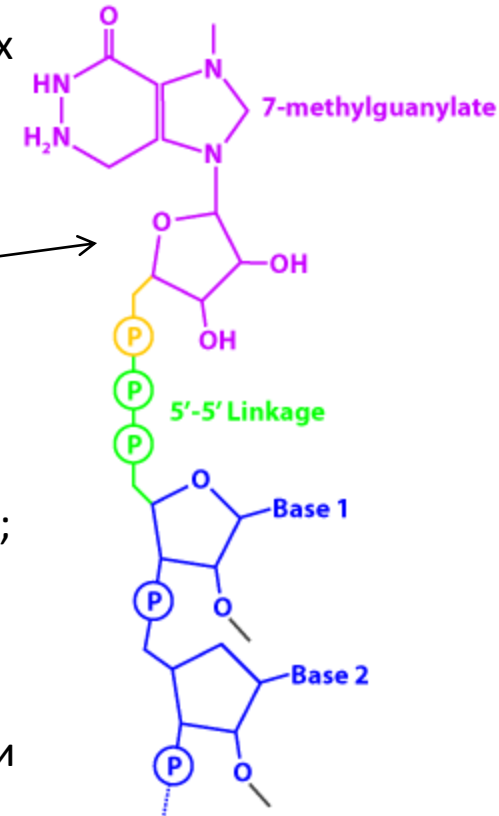
Происхождение эукариот (заключительные замечания)

Гипотеза вирусного происхождения ядра (Philipp Bell). Есть гигантские вирусы (мимивирусы, поксвирусы), по некоторым признакам похожие на клеточное ядро



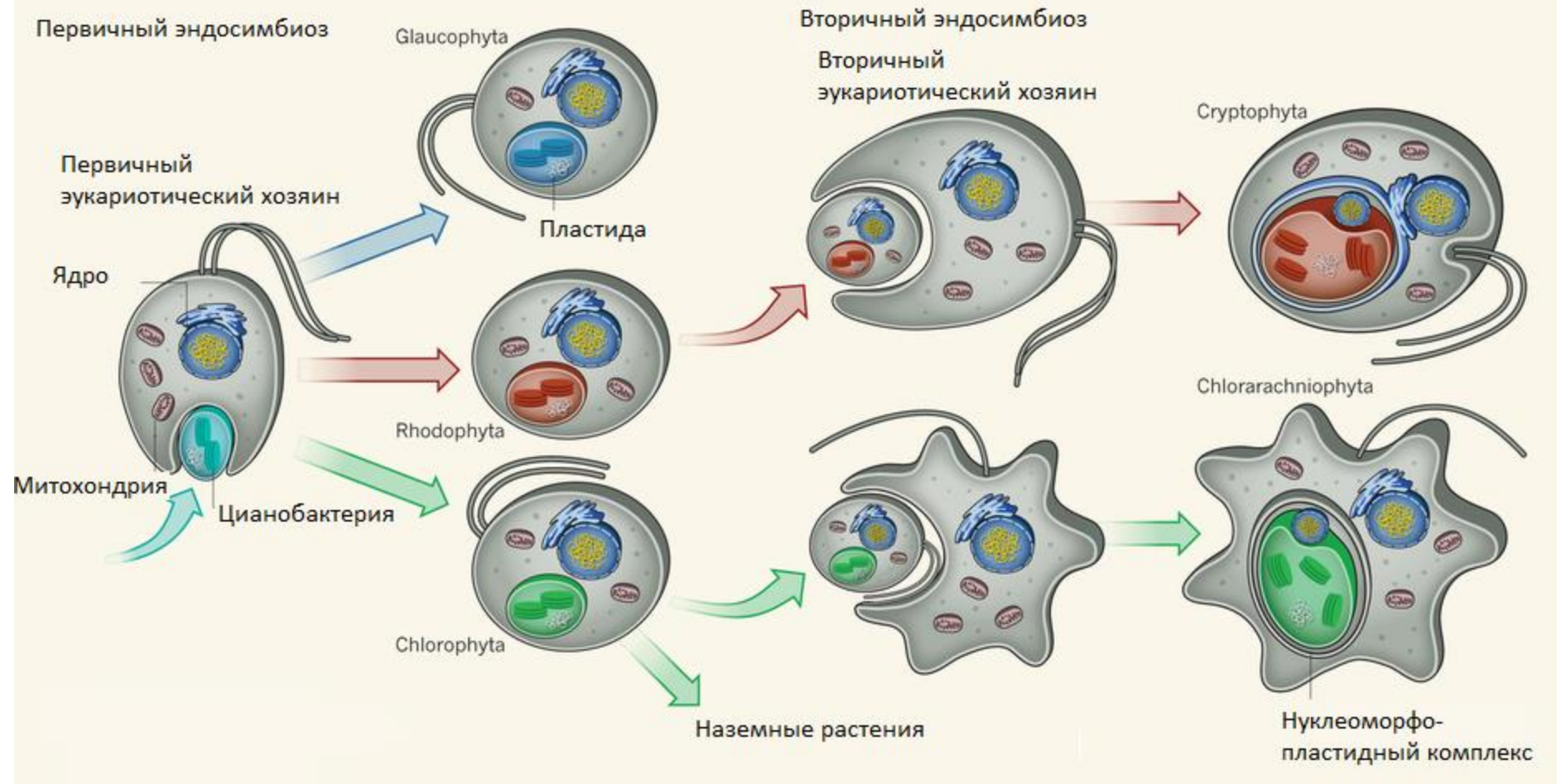
Свойства гигантских вирусов, наводящие на мысль, что от них могло произойти ядро

- Внешняя мембрана, способная сливаться с мембраной клетки при заражении (это свойство потом передалось мембранам эукариот). Две внутр. мембраны местами сливаются, образуя подобие ядерных пор. Вирион, окруж. внут. мембранами, проникает в цитоплазму.
- Геном из линейных молекул двухцепочечной ДНК, теломеры
- Внутренние мембраны, образующие нечто наподобие ядерных пор
- Кэпирование мРНК. Зачем оно понадобилось эукариотам – непонятно, а вот вирусам оно было нужно, чтобы переключить рибосомы на синтез вирусных белков. Когда сложился симбиоз, пришлось и хозяйским генам перейти к кэпированию
- Транскрипция вирусных генов, кэпирование мРНК – внутри вириона; транспорт мРНК в цитоплазму через «поры»
- Чтобы аккуратно распределять свои геномы по дочерним клеткам, вирусы выработали специальные белки, напоминающие белки митоза (сократимые нити, прикрепляющиеся к центромерам, и сами центромеры). Возможное происхождение митоза.
- Для репликации ДНК вирусы избавляются от оболочки. Аналогичным образом и оболочка ядра разрушается во время митоза, а потом формируется заново.

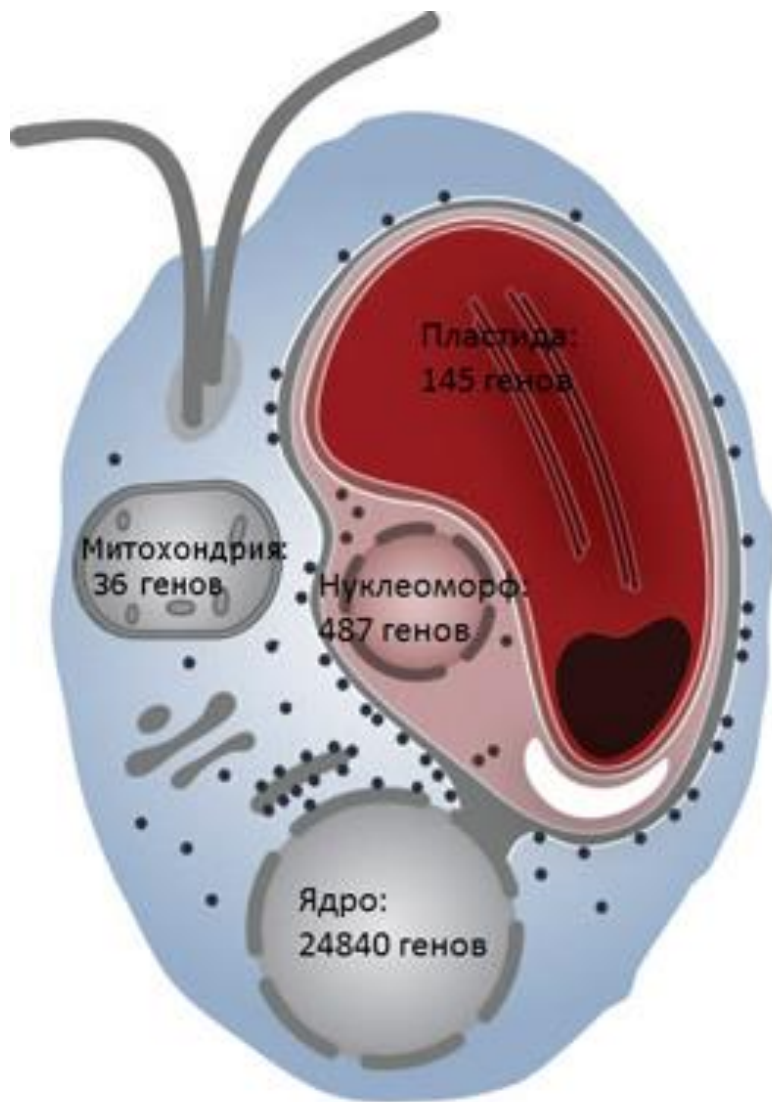


Происхождение фотосинтезирующих эукариот (водорослей и высших растений)

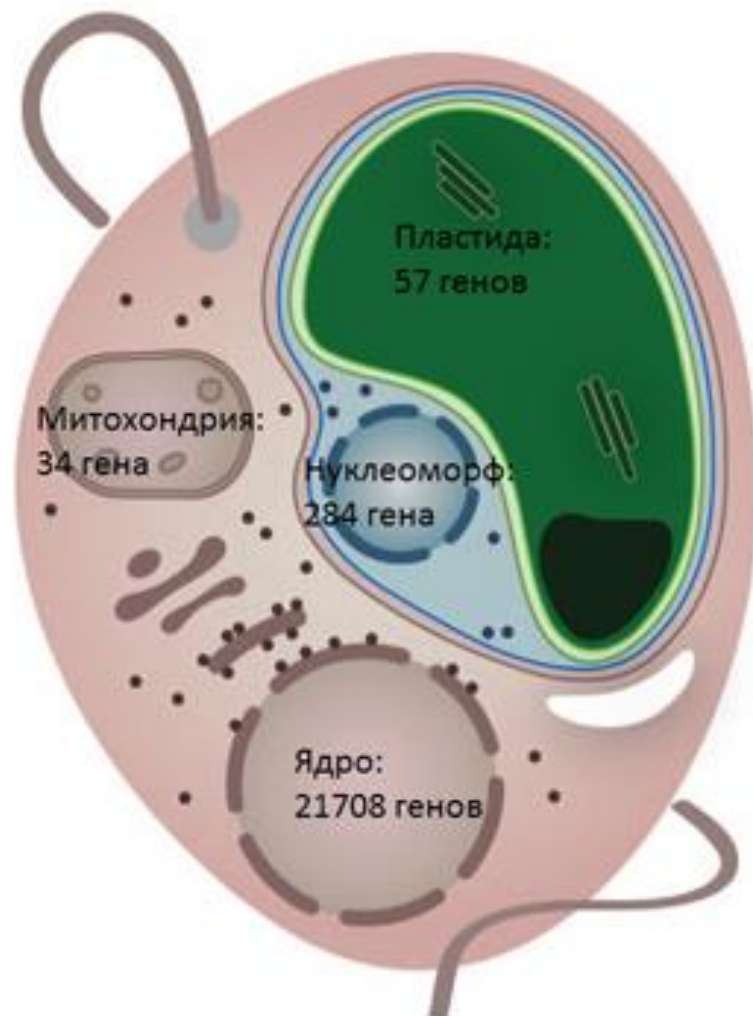
первые одноклеточные водоросли – не ранее 2.0, не позднее 1.2 млрд лет назад



4 генома и 4 системы синтеза белка (и рибосомы четырех сортов) в одной клетке!



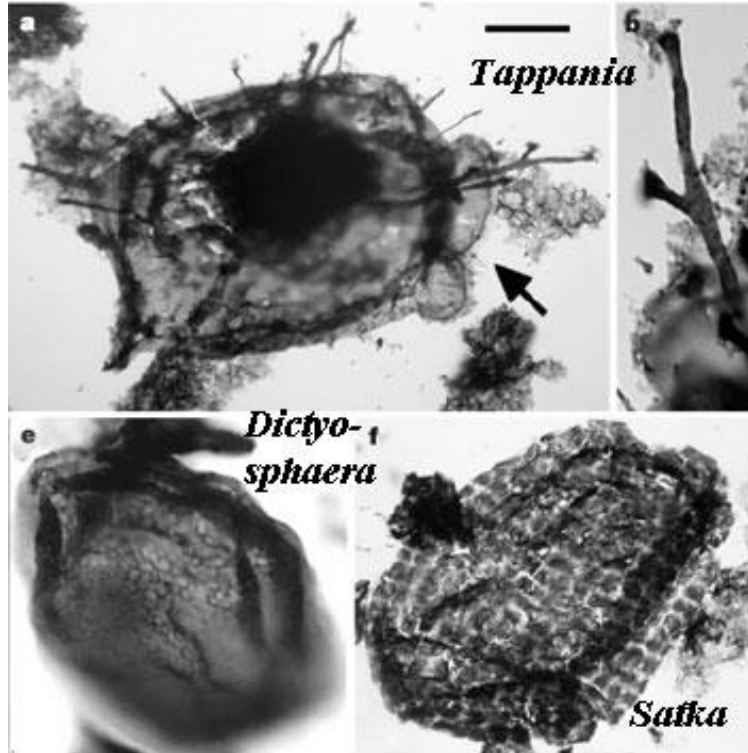
Криптофитовая водоросль *Guillardia theta*



Хлорархниофитовая водоросль *Bigeloviella natans*

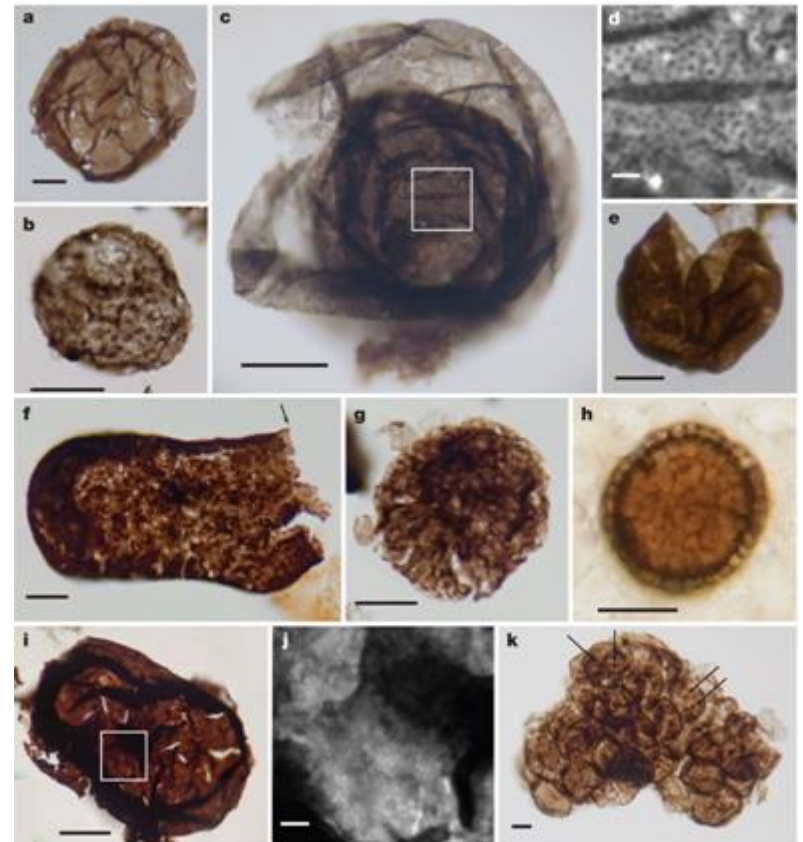
Акритархи

ископаемые оболочки планктонных прокариот и одноклеточных эукариот (водорослей и, возможно, грибов). Встречаются начиная с 3200 млн лет назад. С 2000-1800 – крупные (эукариотические), с 1200-1000 – резкий рост размеров и появление шипов (появились хищники?)



Acritarchs from the Mesoproterozoic Roper Group. Javaux et al. (2001). Bar = 35, 10, 15 & 40 μ .

Tarrania – возможно, гриб



пресноводные мезопротерозойские (1200-1000 млн лет) акритархи и колониальные формы из Шотландии

Резкий рост разнообразия микрофоссилий около 2 млрд лет назад

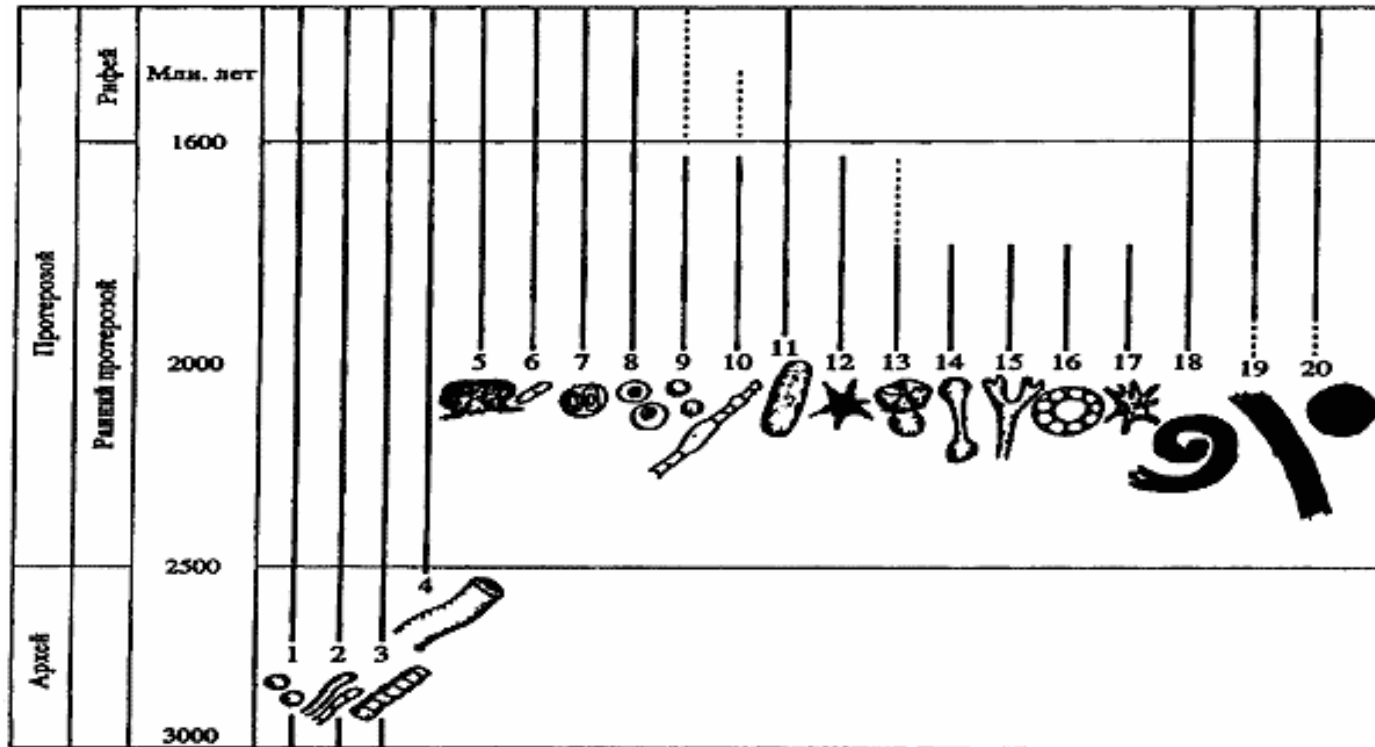
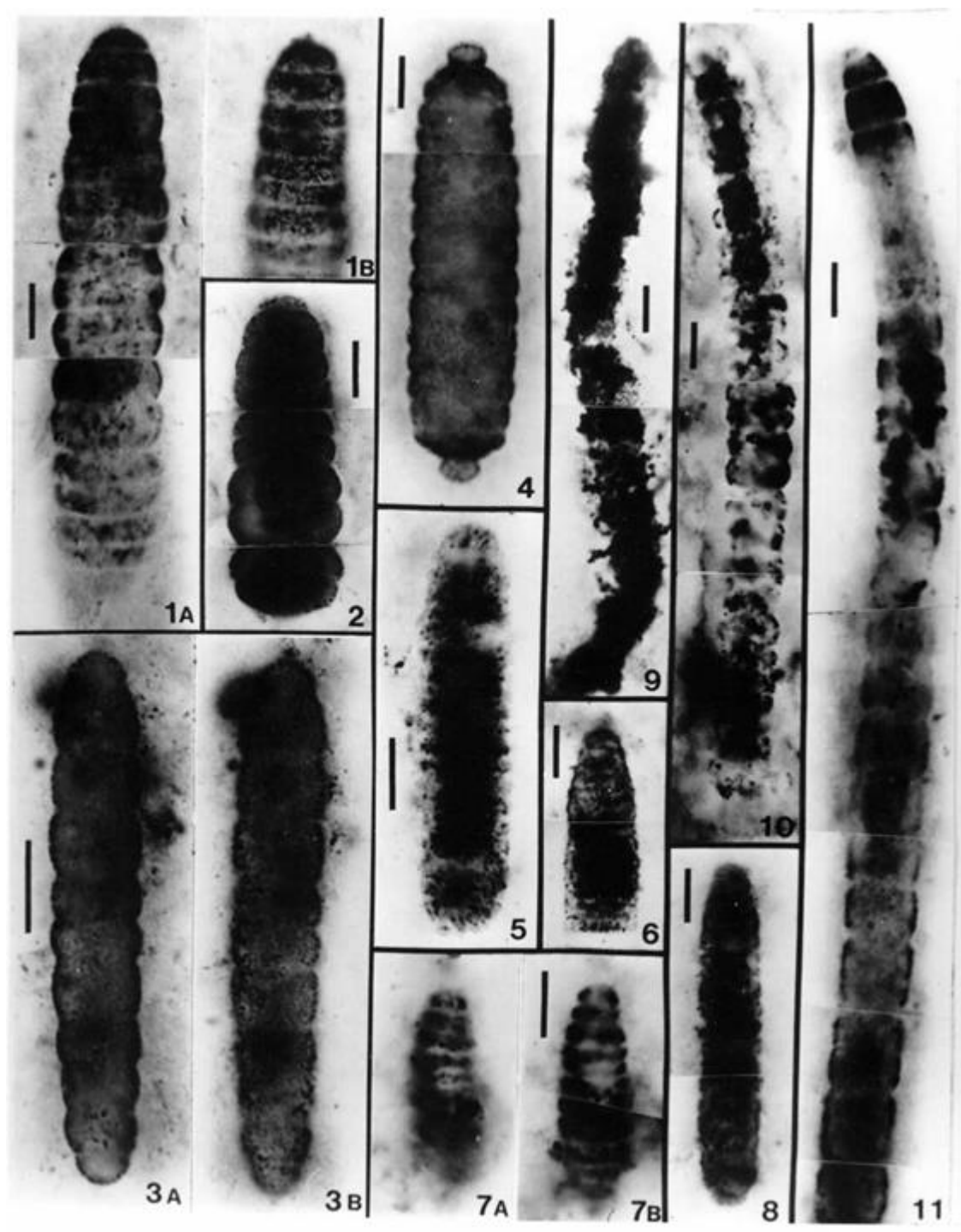
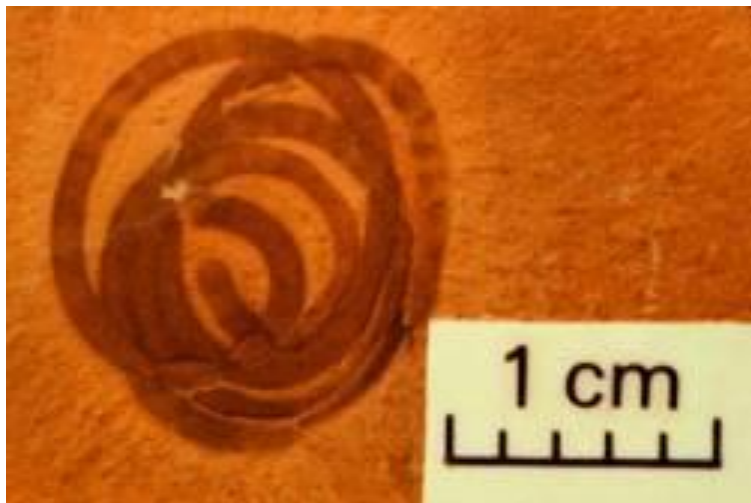


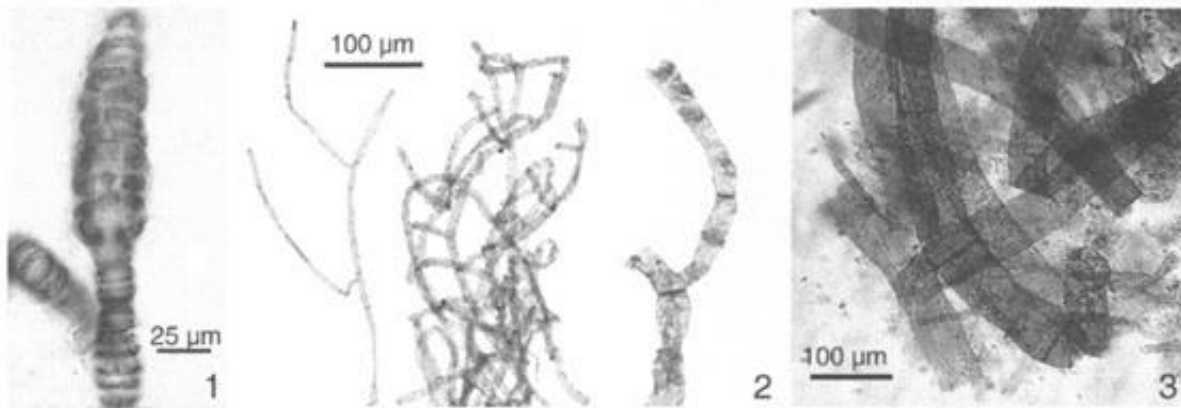
Схема распределения основных типов микрофоссилий в архее и раннем протерозое, по М.А. Семихатову и др. (1999). В архее были распространены в основном одиночные сферические и нитчатые нанобактерии (1, 2), трихомы (3) и, возможно, нити цианобактерий (4). Разнообразие раннепротерозойских микрофоссилий простирается от цианобактерий (5–7), коккоидных форм (8, 9), трихом (10) до отпечатков крупных морфологически сложных (11–17) спиральных (18), лентовидных (19), круглых и сферических (20) форм.



Окремненные мезопротерозойские (1350 - 1250 млн лет) микрофоссилии (нитчатые цианобактерии). Масштаб 10 мкм.

Gyrodia spiralis – один из кандидатов на роль древнейшего многоклеточного (водоросль?). Древнейшие образцы – 1870 млн лет (палеопротерозой)



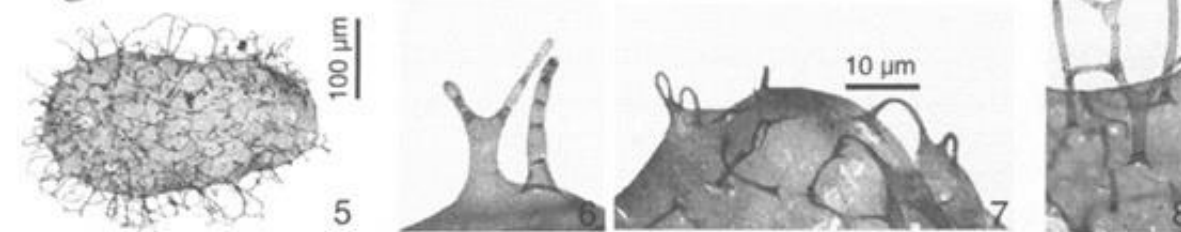


Многоклеточные эукариоты появились не позднее мезопротерозоя (1200 млн лет или раньше).

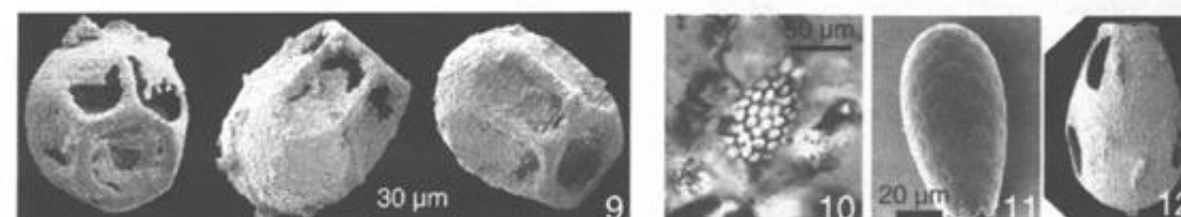
(1) *Bangiomorpha pubescens*, ~1200 млн. лет, красная водоросль (Bangiophyta)



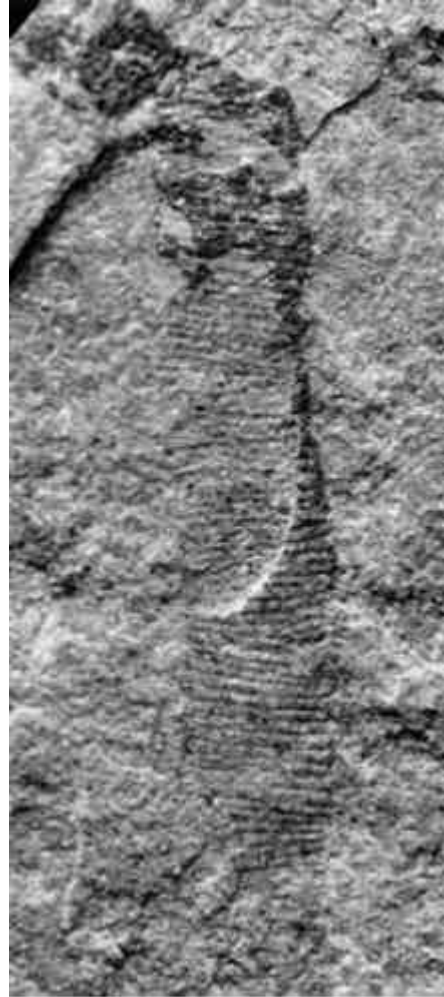
(2) *Proterocladus sp.*, ~750 млн. лет, нитчатая зеленая водоросль



3-4) *Paleovaucheria clavata*, ~1000 млн лет, желто-зеленая водоросль



Parmia – многоклеточная водоросль
(или древнейшее червеобразное животное?)
Около 1000 млн лет, северо-восток Русской платформы



Протерозойский эон, Неопротерозойская эра

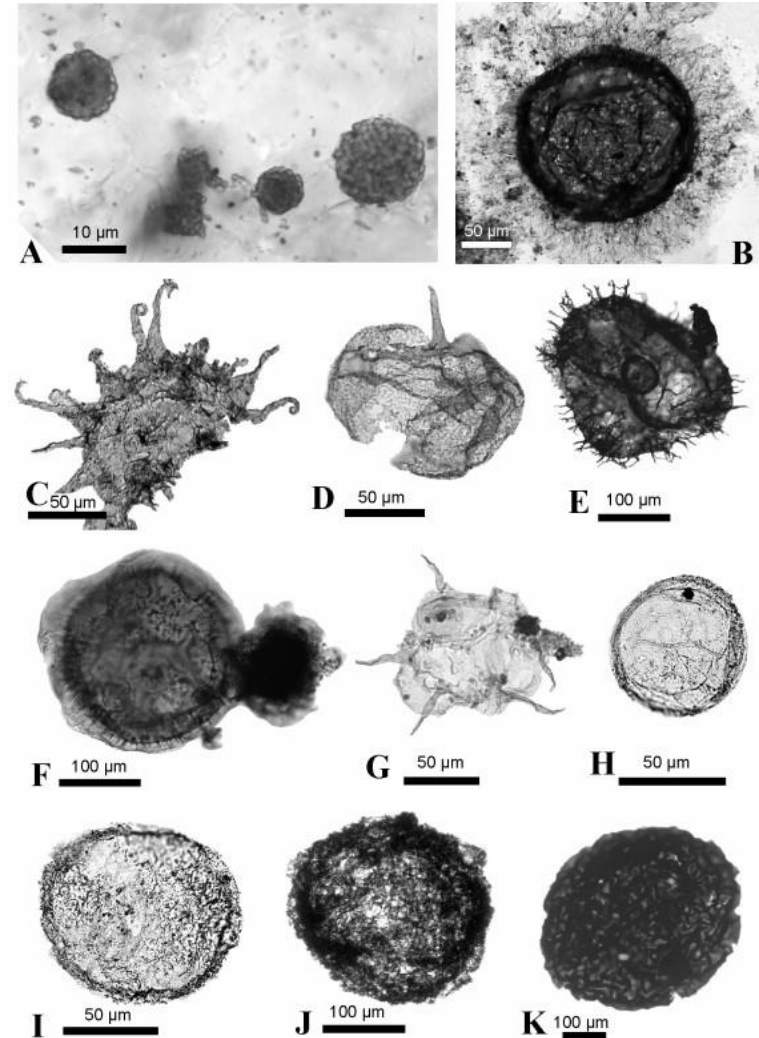
три периода:

- 1) Тонский (1000 – 850 млн лет назад)
- 2) Криогеновый (850 – 635)
- 3) Эдиакарский (Вендский) (635 – 542)

***** рубеж докембрия и фанерозоя *****

Тонский период (1000 – 850 млн лет, первый период неопротерозойской эры)

- Бурное развитие эукариотического фитопланктона. Многочисленные **крупные акритархи**, в том числе **акантоморфные** (с шипами) – возможно, результат «гонки вооружений» с несохранившимися хищниками.
- Рост продуктивности планктонных экосистем → много углерода изъято из атмосферы (подтверждается повышенным соотношением $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в осадочных породах) → **обратный парниковый эффект** → в следующем, криогеновом периоде началась серия величайших оледенений в истории Земли.



Неопротерозойские акритархи

Криогеновый период: 850 – 635 млн лет, второй период неопротерозоя

- Серия величайших оледенений в истории Земли. Ледниковые отложения в экваториальной зоне.
- Первые *бесспорные* следы присутствия животных (Metazoa) относятся к криогеновому периоду.
- Новейшие молекулярно-филогенетические реконструкции, «откалиброванные» по палеонтологическим находкам, указывают на то, что ранняя дивергенция Metazoa (в т.ч. появление билатерий и их разделение на вторичноротых и первичноротых) происходила в криогеновом периоде.

Цикл углерода

Процессы, в результате которых CO_2 поступает в атмосферу:

- 1) Вулканизм. При дегазации магмы выделяется много CO_2 . Запасы углерода в мантии пополняются за счет субдукции.
- 2) Окисление органики гетеротрофами (дыхание: $\text{C}_{\text{орг}} + \text{O}_2 = \text{CO}_2$).
Дополнительный фактор парникового эффекта: метаногенез, в том числе в кишечнике травоядных.

Цикл углерода

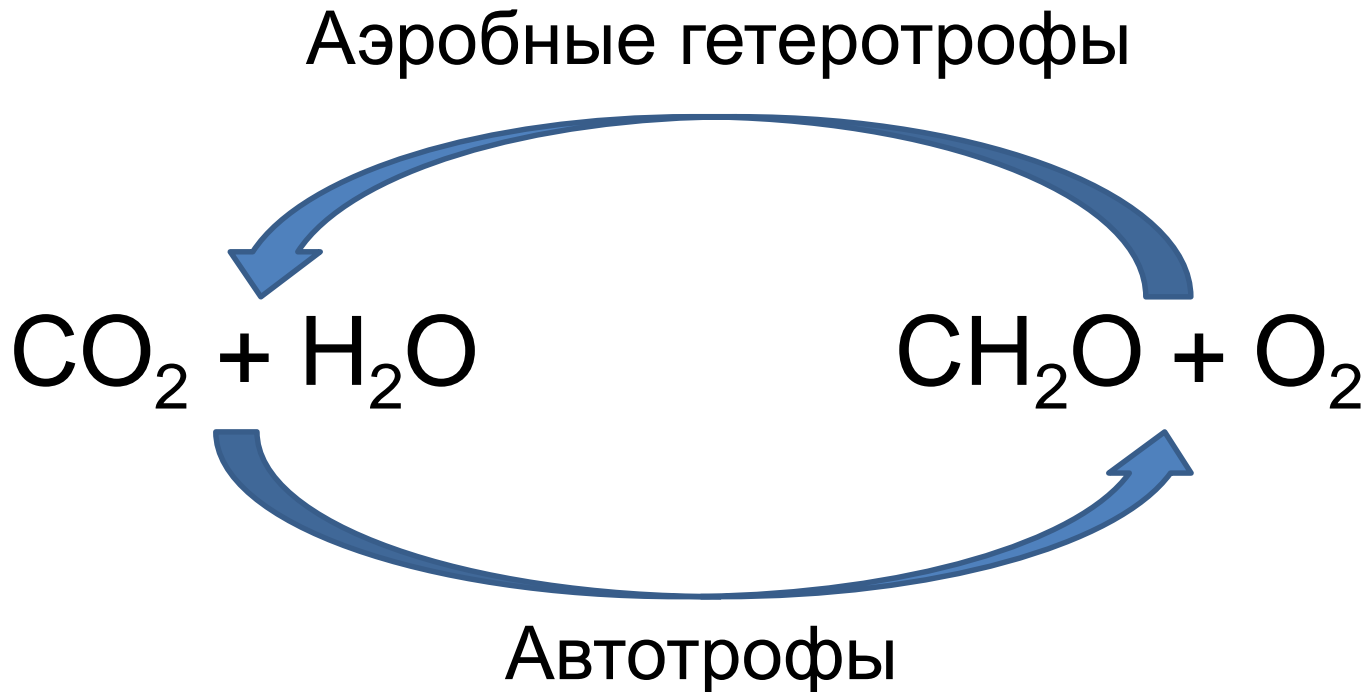
Процессы, в результате которых CO_2 изымается из атмосферы:

- 1) Выветривание. Континентальная кора в основном состоит из базальтов, в которых много силиката кальция. Силикат кальция реагирует с CO_2 с образованием CaCO_3 , значительная часть которого затем смывается в океаны. Выветривание усиливается при горообразовании (подъем Гималаев, начавшийся в эоцене ок. 50 млн лет назад в результате движения австралийско-индийской плиты на север, считается одной из причин нынешнего ледникового периода).
- 2) Фиксация CO_2 автотрофами (кислородный фотосинтез: $\text{CO}_2 = \text{C}_{\text{орг}} + \text{O}_2$). Биологический цикл несовершенен: не вся органика перерабатывается гетеротрофами, часть ее захоранивается в земной коре (уголь, нефть).
- 3) Биогенное осаждение CaCO_3 : от строматолитов до животных с карбонатными скелетами (моллюски, фораминиферы, кораллы и мн. др.). Океанические карбонатные осадки затем отправляются на «переплавку» в астеносфере (в зонах субдукции).

События, влияющие на парниковый эффект:

- Усиленный вулканизм (напр., при расколе материков или при формировании «мантийных плюмов»).
- Эволюционные «успехи» гетеротрофов (что ведет к более безотходному биогенному циклу углерода: меньше органики захоранивается). Пример: появление в карбоне грибов, способных переваривать лигнин, положило конец массовому захоронению органики -> кончился ледниковый период.
- Горообразование, усиление выветривания.
- Эволюционные «успехи» автотрофов. Древнейшее (Гуронское) оледенение в начале протерозоя (ок. 2,4 – 2,1 млрд лет назад) предположительно было вызвано «кислородной катастрофой». Рост содержания кислорода обязательно сопровождается захоронением органики! (если вся органика успешно окисляется гетеротрофами и не захоранивается, то весь кислород уходит на дыхание, и концентрация кислорода в атмосфере не растет).
- Эволюционные «успехи» организмов с карбонатными скелетами (например, планктонных фораминифер и кокколитофорид в мезозое)

Биогенный цикл углерода



Если эти два процесса не полностью уравновешены, то происходит одно из двух:

- 1) Углерод захоранивается, кислорода в атмосфере становится больше, углекислого газа меньше, парниковый эффект слабеет.
- 2) Углерод возвращается в круговорот, кислорода становится меньше, углекислого газа больше, парниковый эффект усиливается

Кроме парниковых газов, на климат

ВЛИЯЮТ:

- **Система океанских течений, определяемая конфигурацией материков.** Потеплению способствует свободная циркуляция (небольшие разобщенные материки), похолоданию – затрудненная циркуляция в низких широтах и «застой» холодных вод в высоких широтах (например, циркумантарктическое течение и полузамкнутый северный океан).
- **Колебания параметров земной орбиты** («циклы Миланковича»: объясняют цикличность оледенений и межледниковий *внутри* ледникового периода, но не наступление самого л.п.)
- **Альbedo:** белый снег и лед способствуют дальнейшему похолоданию. Это дает положительную обратную связь при наступлении ледников.
- **Количество осадков.** Когда океан покрывается льдом, испарение уменьшается, и рост ледников замедляется. Это дает отрицательную обратную связь.
- Важнейшая ООС: когда значительная часть планеты покрывается льдом, уменьшается площадь, пригодная для фотосинтезирующих организмов. Уменьшается фотосинтез – снижается биогенный отток углерода из атмосферы – углекислый газ начинает накапливаться (из-за вулканов) – усиливается парниковый эффект.

Ледниковые отложения - тиллиты

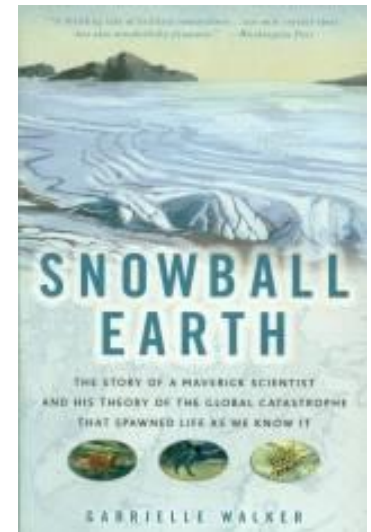
- **Тиллиты** – грубообломочные осадочные образования. Свидетельства ледникового происхождения тиллитов: разнообразная форма, состав и размеры обломков, слабая сортировка компонентов, разнообразная степень окатанности и округлённости, присутствие валунов в форме утюга, штрихованные грани обломков, отполированные поверхности со штрихами и бороздами.



Тиллиты, образовавшиеся во время древнейшего (Гуронского) оледенения в палеопротерозое (ок. 2,4 – 2,1 млрд лет назад, во время «великой оксигенизации»). Восточная Канада.

Криогеновый период (850 – 635 млн лет): Земля – снежок

Оледенение началось, возможно, из-за обратного парникового эффекта, вызванного бурным развитием фитопланктона. Когда планета покрылась льдом, биогенный цикл углерода почти прекратился. Углекислый газ перестал выводиться из атмосферы фотосинтетиками и стал накапливаться благодаря вулканам. Парниковый эффект резко усилился, лед растаял, наступила теплая эпоха.



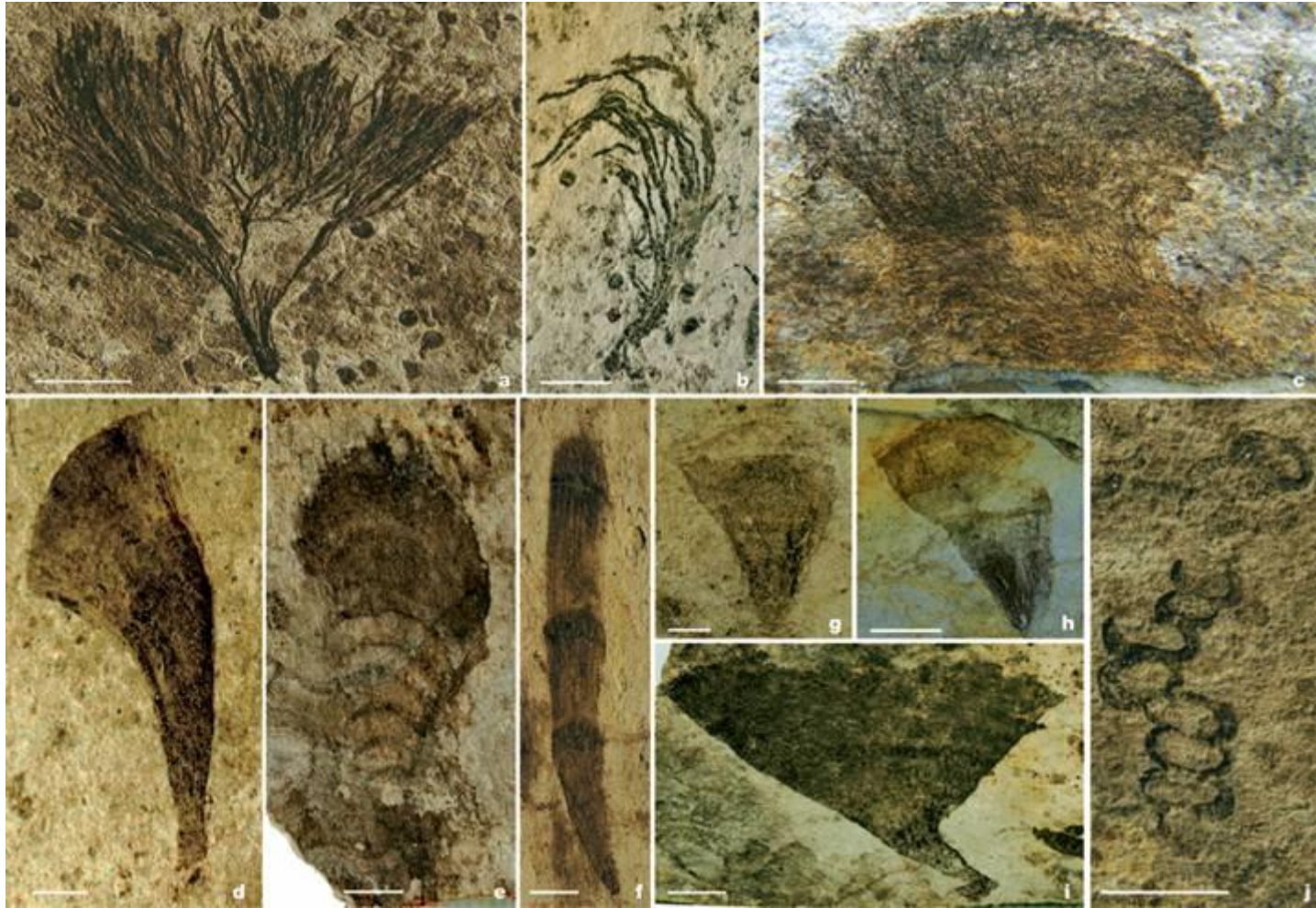
расположение материков здесь нарисовано неправильно: ок. 750 млн лет назад начал распадаться суперконтинент Родиния, располагавшийся в основном в Южном полушарии.

Вендский (эдиакарский) период.

Последний период неопротерозоя, протерозоя и докембрия,
635 – 541 млн лет

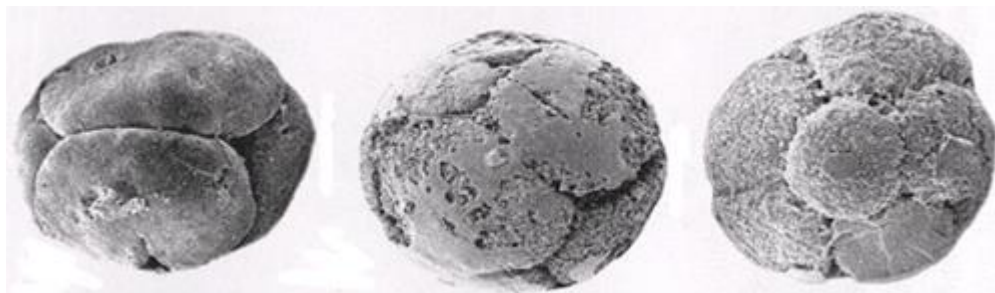
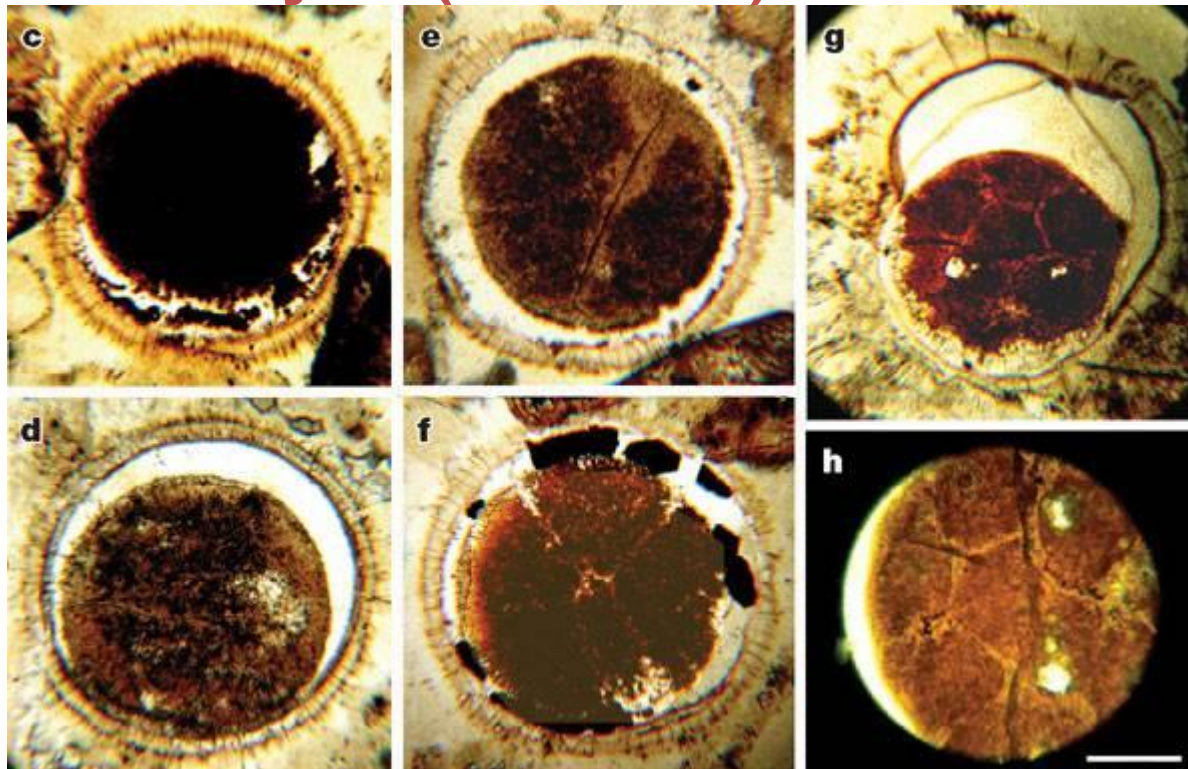
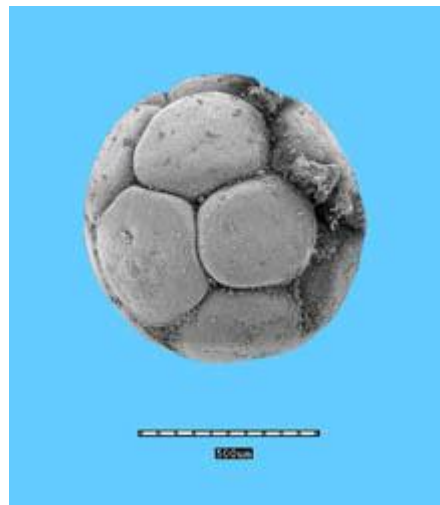
- Вскоре после окончания величайшего оледенения начинается бурное развитие многоклеточных животных (хотя в криогеновом периоде уже были как минимум губки)
- Переход от доминирования микробных сообществ (бактериальных матов и т.п.) к доминированию сообществ «нового типа» с крупными многоклеточными формами
- Палеонтология вендских многоклеточных: 1) разнообразные **эмбрионы** на ранних стадиях дробления в плотных оболочках; 2) отпечатки странных мягкотелых **вендобионтов**, мало похожих на более поздних животных; 3) следы ползания, норки, трубочки и даже отпечатки ножек (ближе к концу венда); 4) отпечатки макроскопических водорослей.

Отпечатки ранневендских (старше 580 млн лет) многоклеточных водорослей из Южного Китая



Венд
635-541

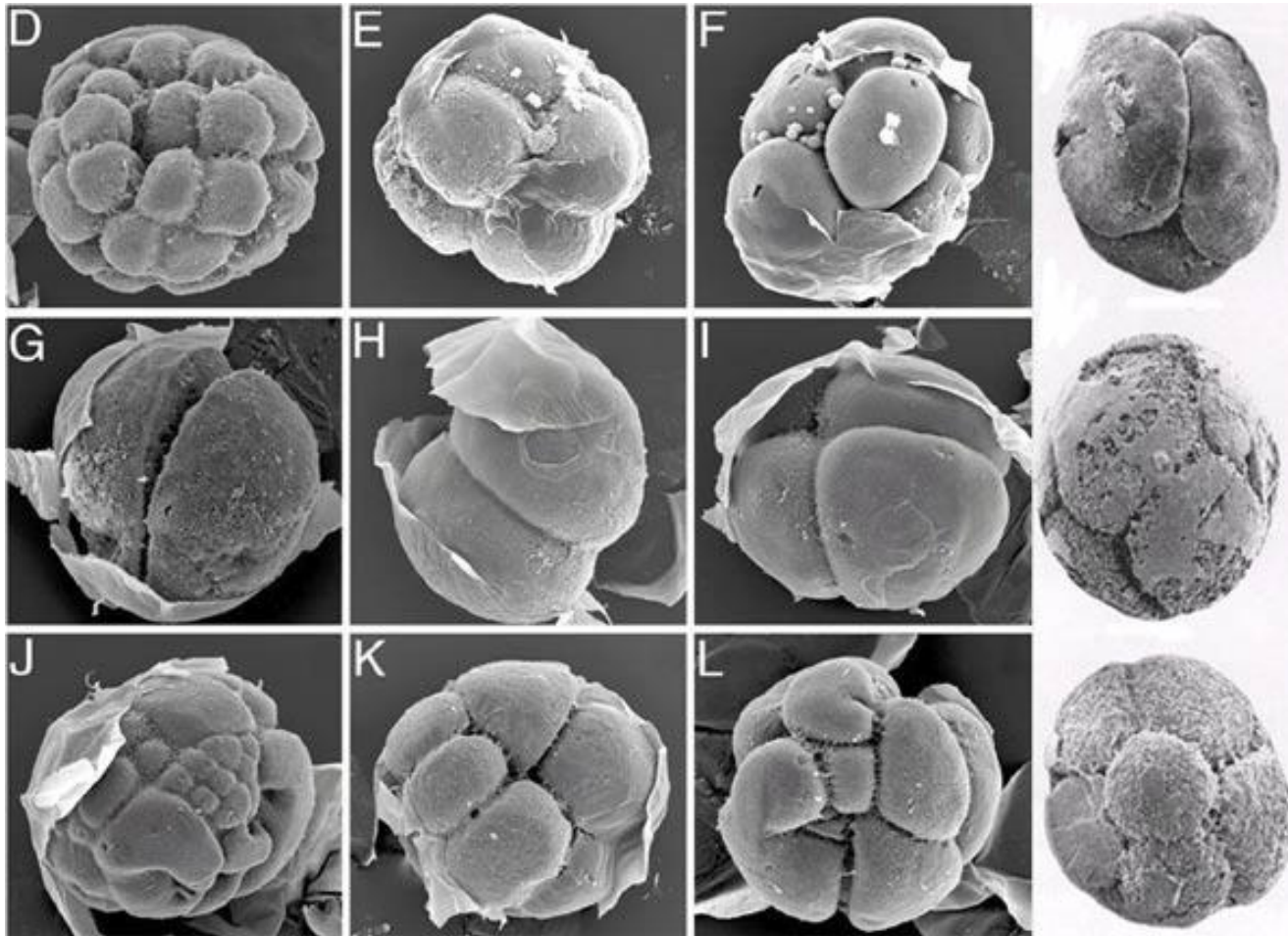
Фосфатизированные эмбрионы из Доушаньтуо (Китай)



Венд
635-541

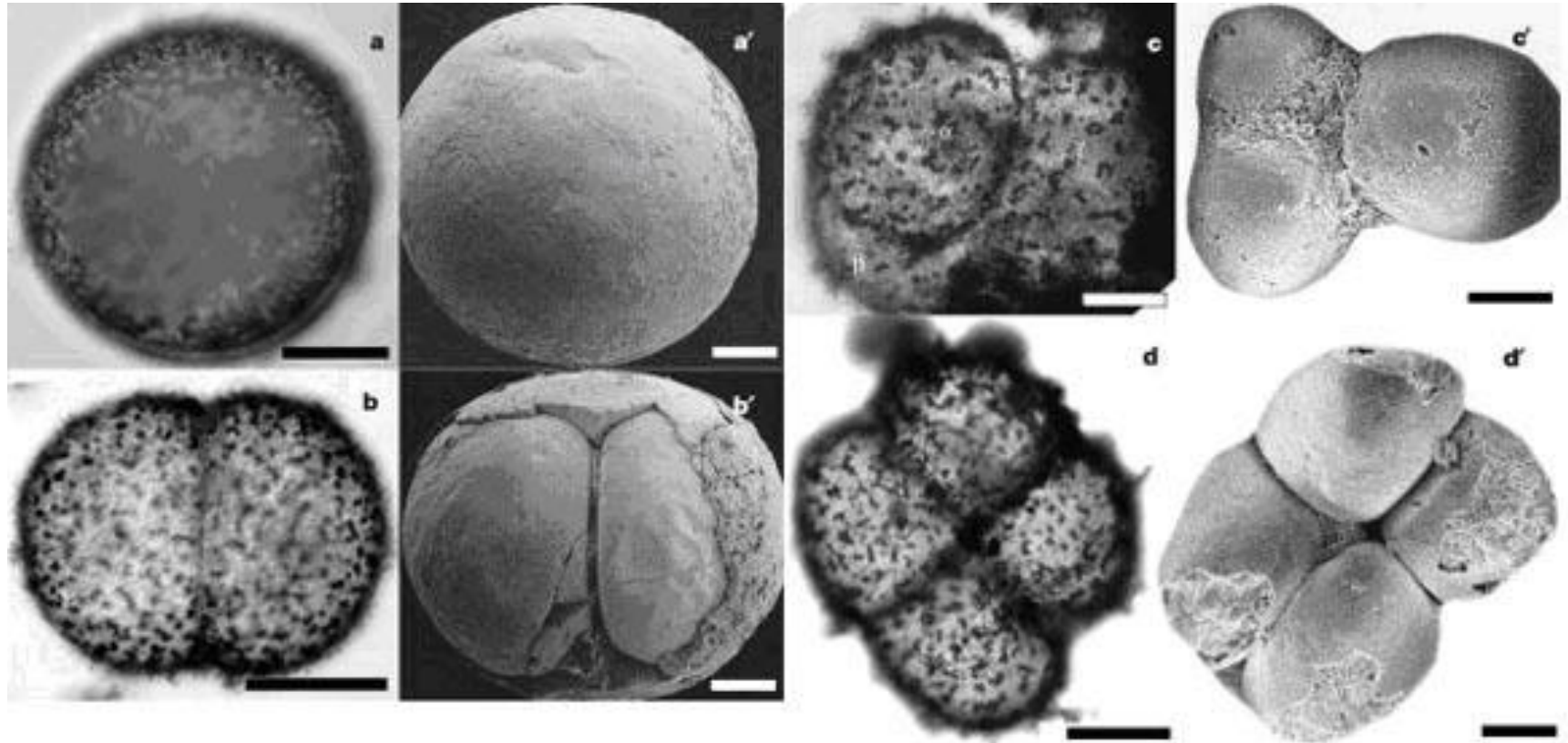
Версия 1: эмбрионы животных

Венд
635-541



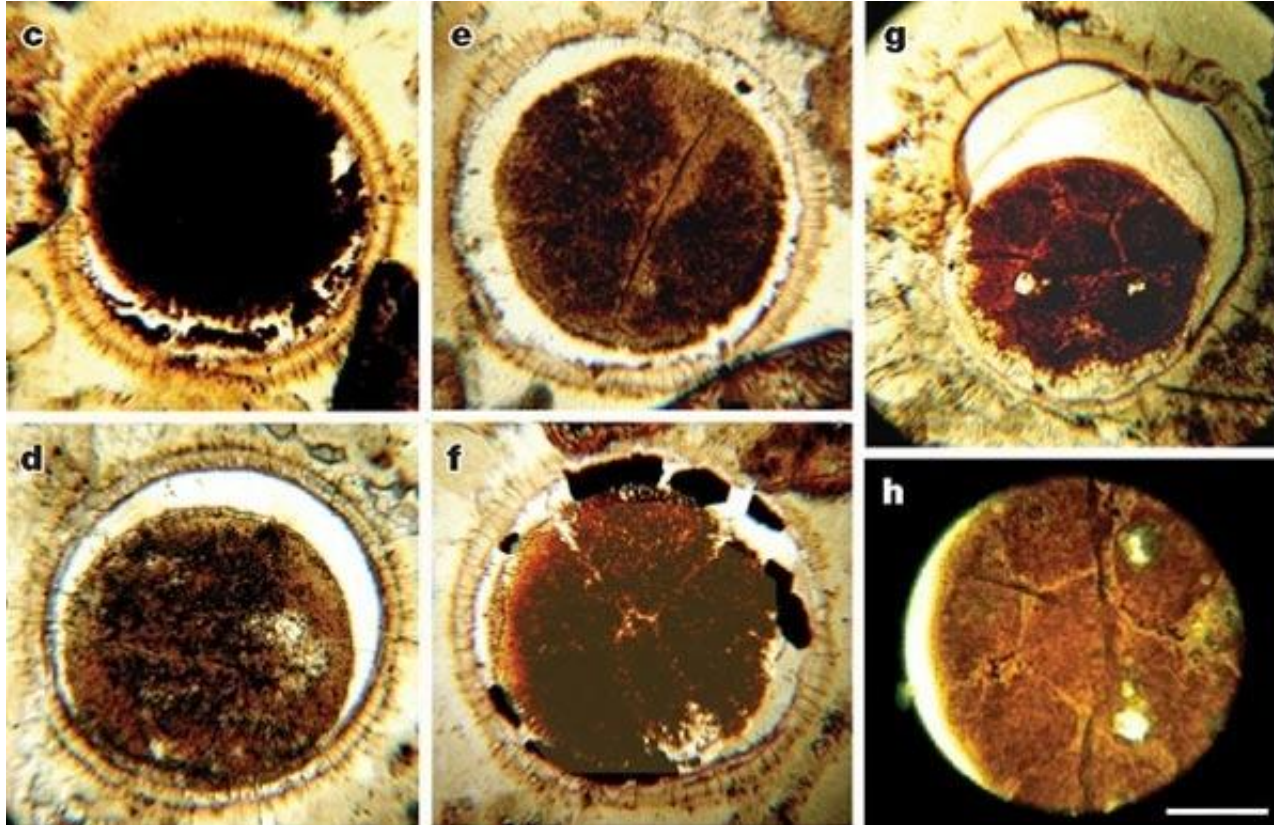
Так сохраняются в сероводородных условиях эмбрионы морских ежей (три левых столбца, из Elizabeth C. Raff et al. Experimental taphonomy shows the feasibility of fossil embryos // PNAS. 2006. 103(15): 5846-5851) и окаменевшие эмбрионы из Доушаньтуо (правый столбец, из Jun-Yuan Chen et al. Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian // Science. 2004. 305: 218–222)

Версия 2: гигантские серные бактерии



Сравнение серобактерий и эмбрионов из Доушаньтуо. Слева в каждой паре (a, b, c, d) — серобактерия *Thiomargarita*, справа (a', b', c', d') — окаменелые яйца и эмбрионы. Длина масштабных линеек: b' — 150 мкм, остальные — 100 мкм. Из Jake V. Bailey et al. Evidence of giant sulphur bacteria in Neoproterozoic phosphorites // Nature. 2007. 445: 198-201

Версия 3: все-таки эмбрионы животных, заключенные в сложные оболочки!



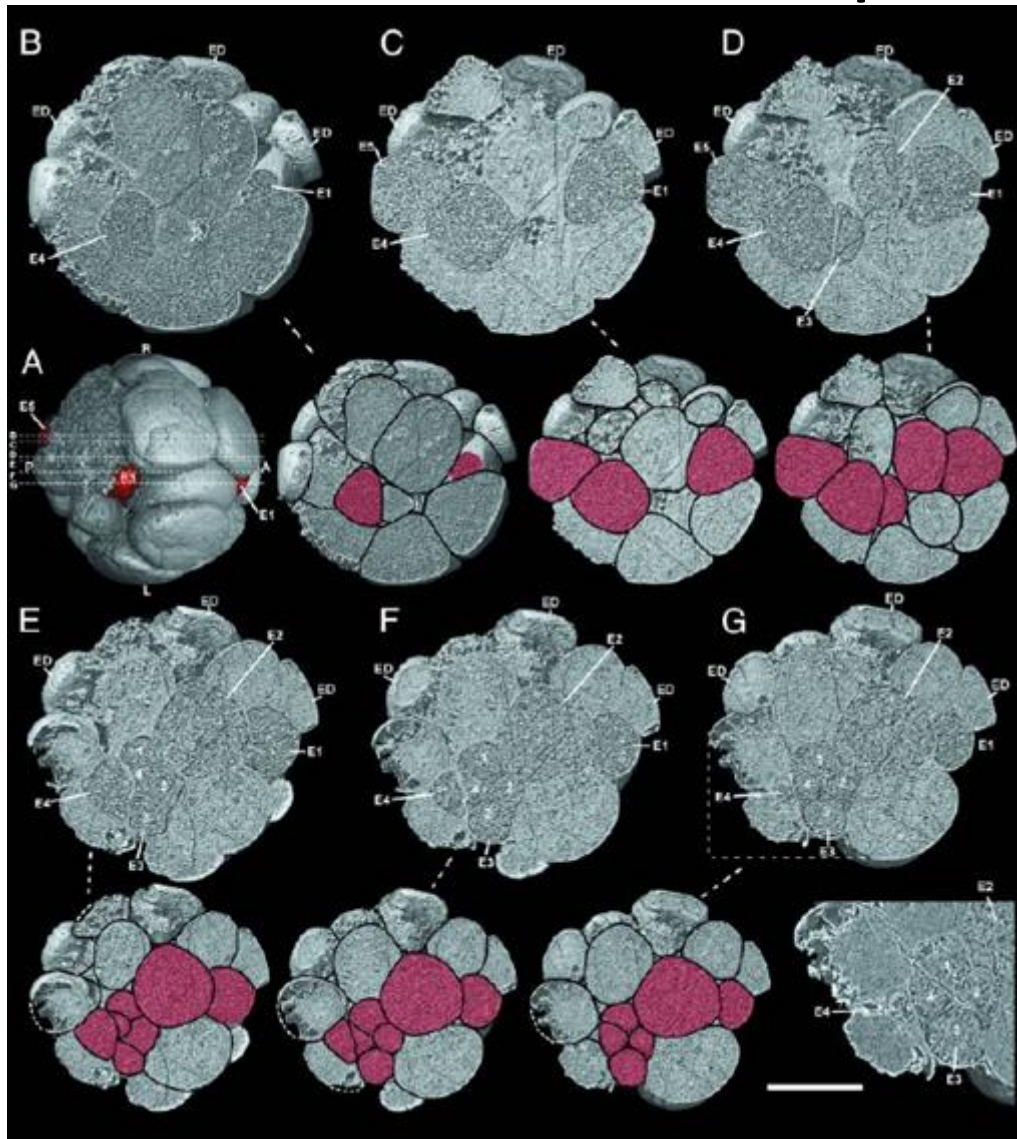
Орнаментированная оболочка у некоторых эмбрионов Доушаньтуо. Из Leiming Yin et al. Doushantuo embryos preserved inside diapause egg cysts // Nature. 2007. 446: 6611–6663.

Венд
635-541

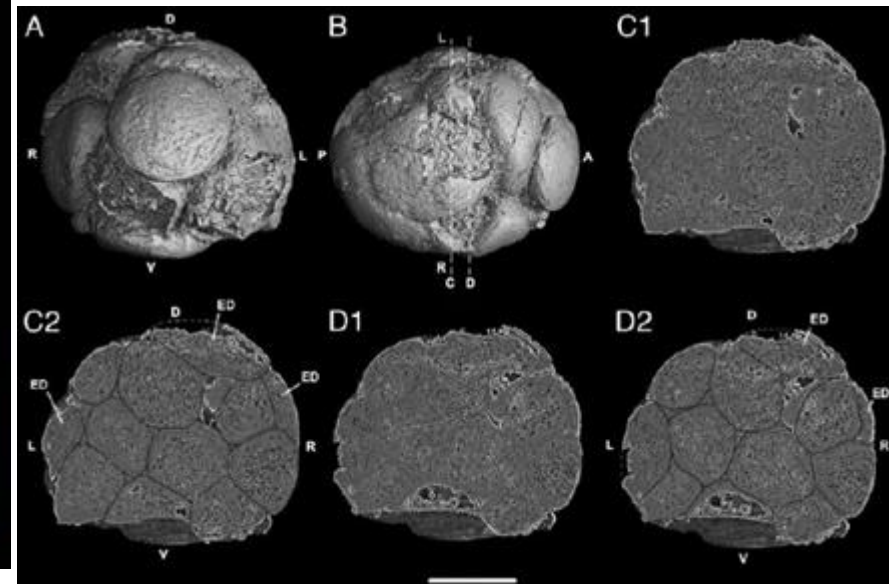
Версия 4: Некоторые эмбрионы принадлежат билатериям

Венд
635-541

В 2008 году нашли два эмбриона возрастом **580-600 млн лет**, принадлежащие билатериям, причем двум разным группам билатерий! Это значит, что дивергенция билатерий началась как минимум за 40 млн лет до «кембрийского взрыва».



Это эмбрион, уже прошедший гаструляцию. Красным выделены предполагаемые энтодермальные клетки



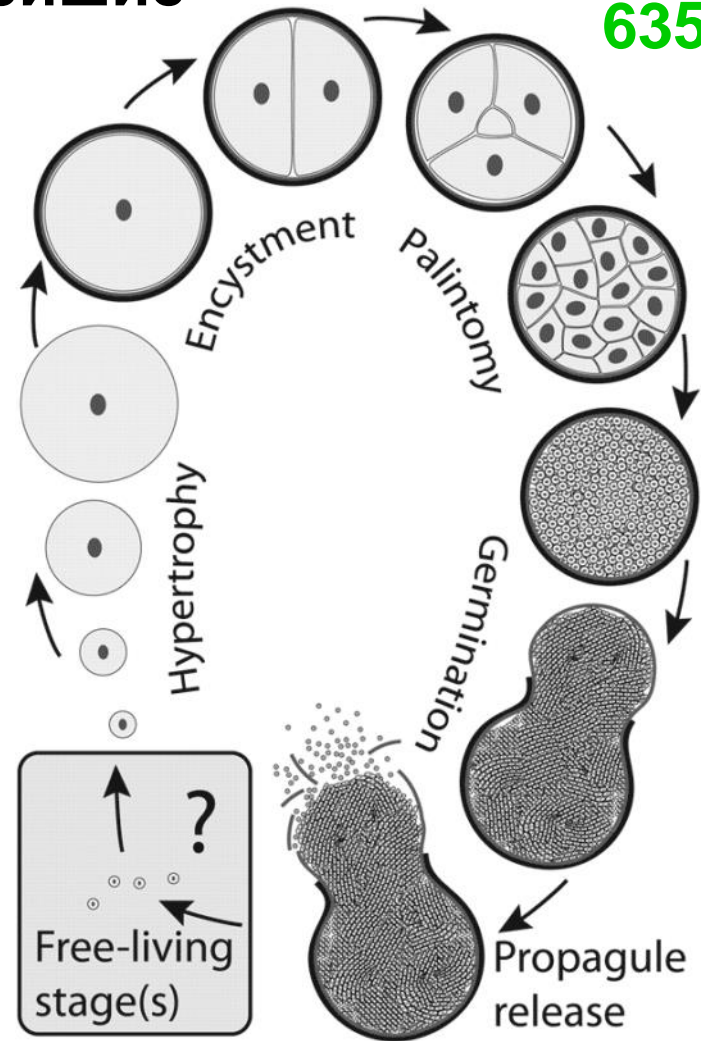
Chen et al., 2009. Complex embryos displaying bilaterian characters from Precambrian Doushantuo phosphate deposits, Weng'an, Guizhou, China

Версия 5: колониальные простейшие

Венд
635-541



A — обычный шарообразный «эмбрион». B–J — «эмбрионы» с нарушенной округлой формой. G и J — увеличенные изображения участков с F и I соответственно, на которых видны клеточные элементы. Стрелочкой на J указаны элементы, напоминающие эндоспоры.

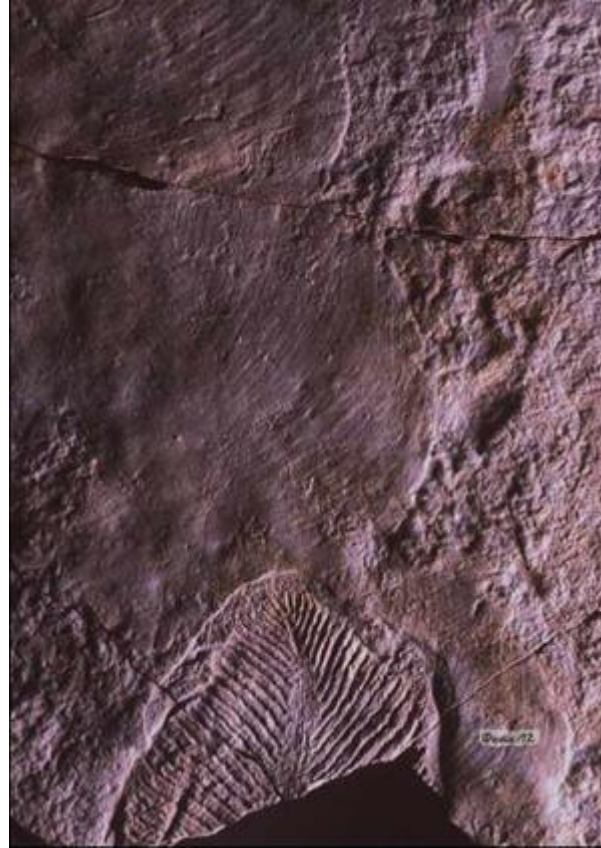


Предполагаемый жизненный цикл простейших, образовавших «эмбрионы».

Вендобиионты



Трибрахидиум



Ергия +
следы ее
перемещений



Археаспис

Венд
635-541

Vendia



«Симметрия
скользящего
отражения»

«Проартикуляты»

**Венд
635-541**

Spriggina



Венд
635-541

Dickinsonia: another Ediacaran fossil with alternating segmentation



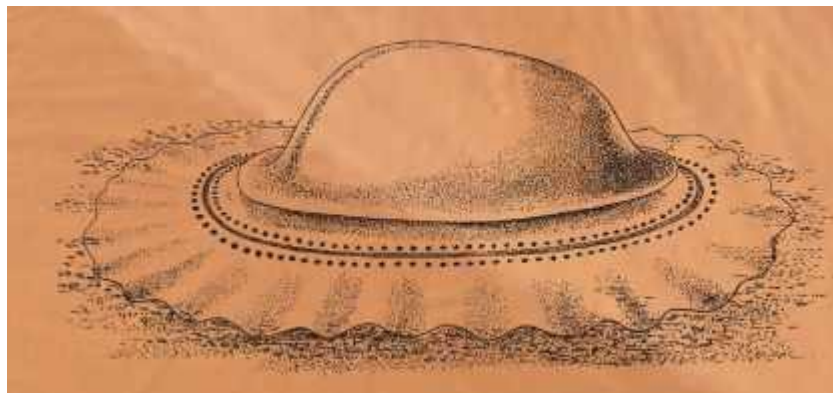
Пищеварительная система?

Венд
635-541

Кимберелла – древнейший моллюск или форма, близкая к общему предку Lophotrochozoa?



Три кимбереллы +
следы ползания

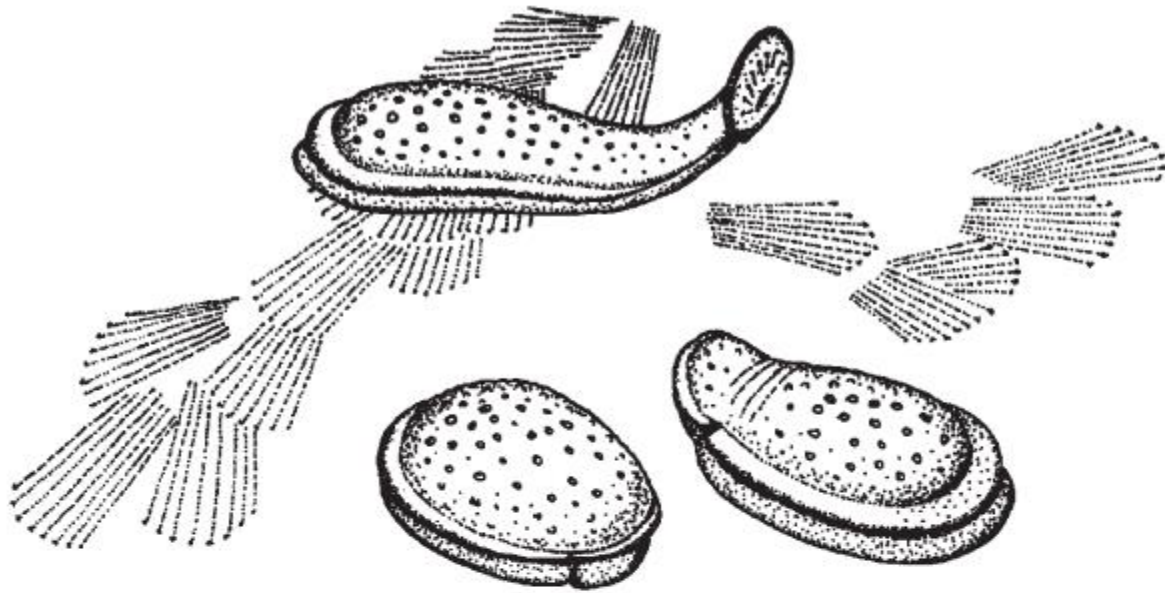


Реконструкция кимбереллы в
виде моллюскоподобного
существа, имевшего
колпачковидную органическую
раковину и широкую,
гофрированную по краям мантию



Отпечаток
кимбереллы со
следами питания

Венд
635-541



Позднее были найдены более полные отпечатки кимбереллы, показавшие, что у нее была голова на мускулистой, вытягивающейся шее, а снизу на голове – зубчики, которыми она скребла бактериальную пленку, покрывавшую дно.



Т.о., полностью подтвердилась принадлежность кимбереллы к Bilateria.

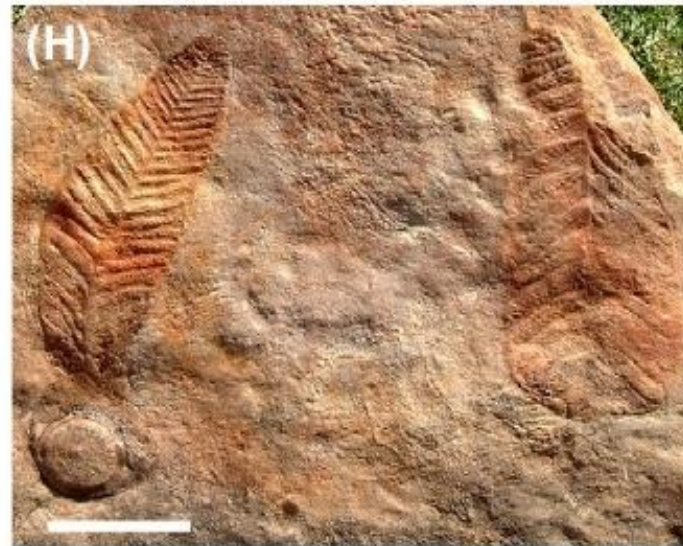
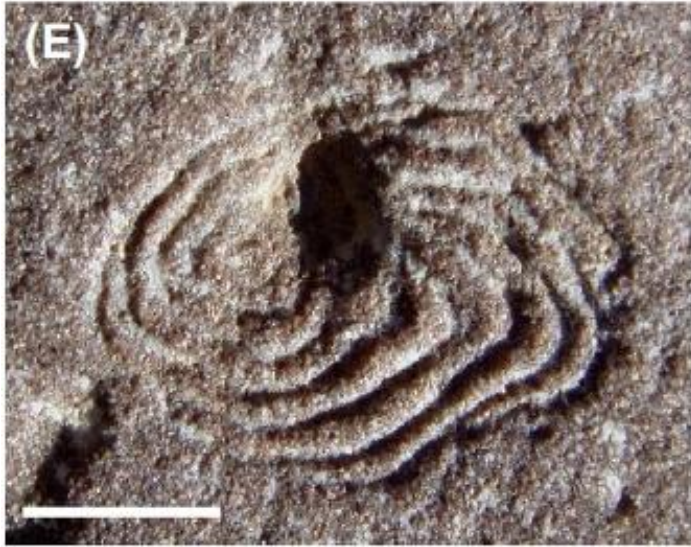
(А.Ю.Иванцов, 2013)

Петалонамы.
Чарния.
Прикрепитель-
ные диски
петалонам
трактовались
как отпечатки
медуз.

Предполагают,
что подобные
организмы
могли питаться
растворенной
органикой
(осмотрофное
питание)



Венд
635-541

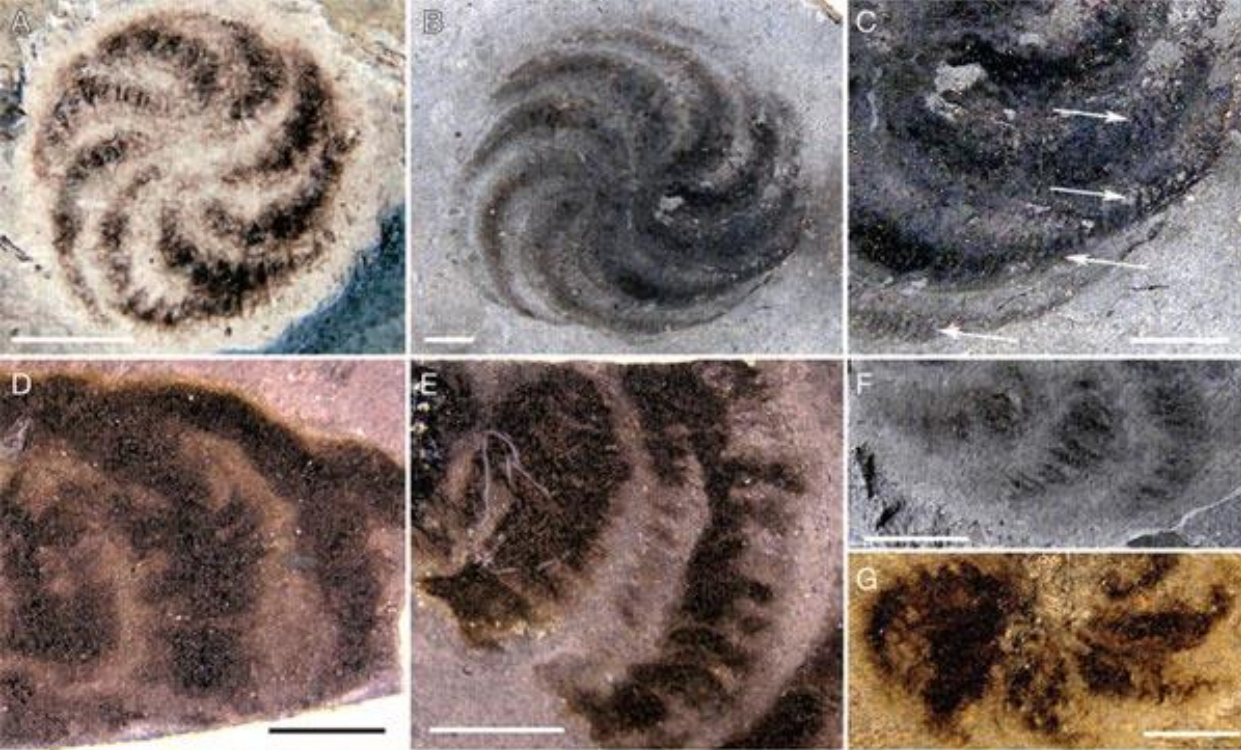


(E) *Eoandromeda octobrachiata*;

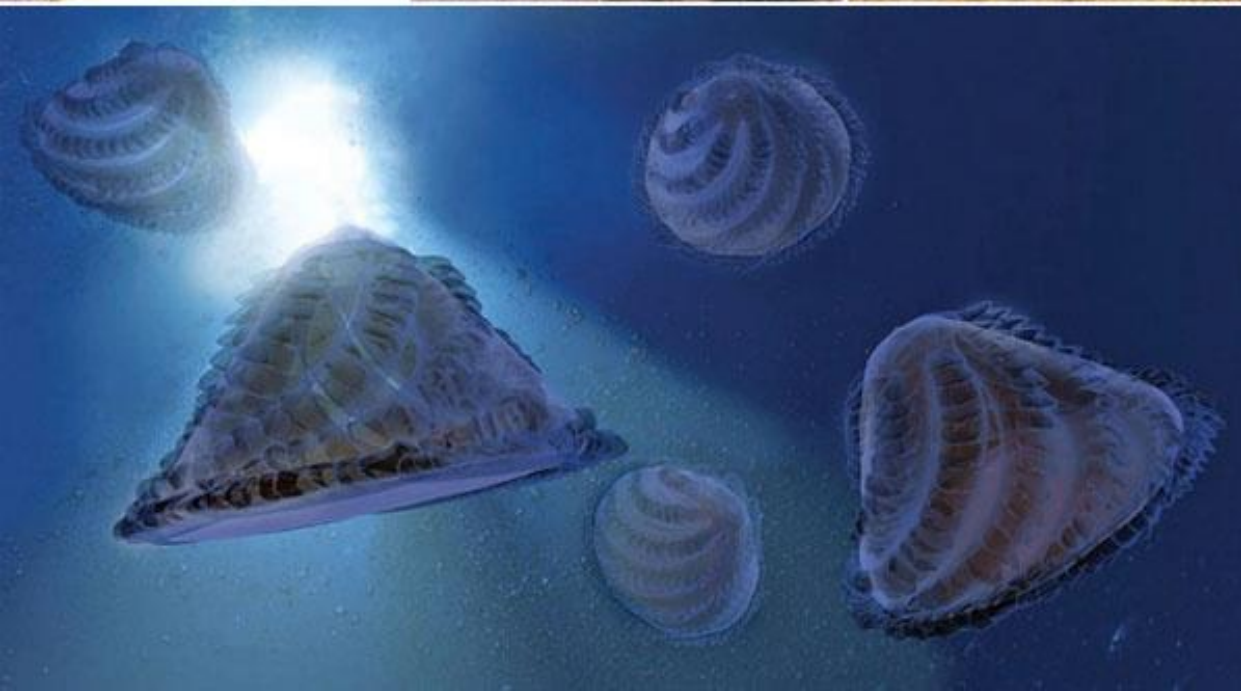
(F) *Tribrachidium heraldicum*;

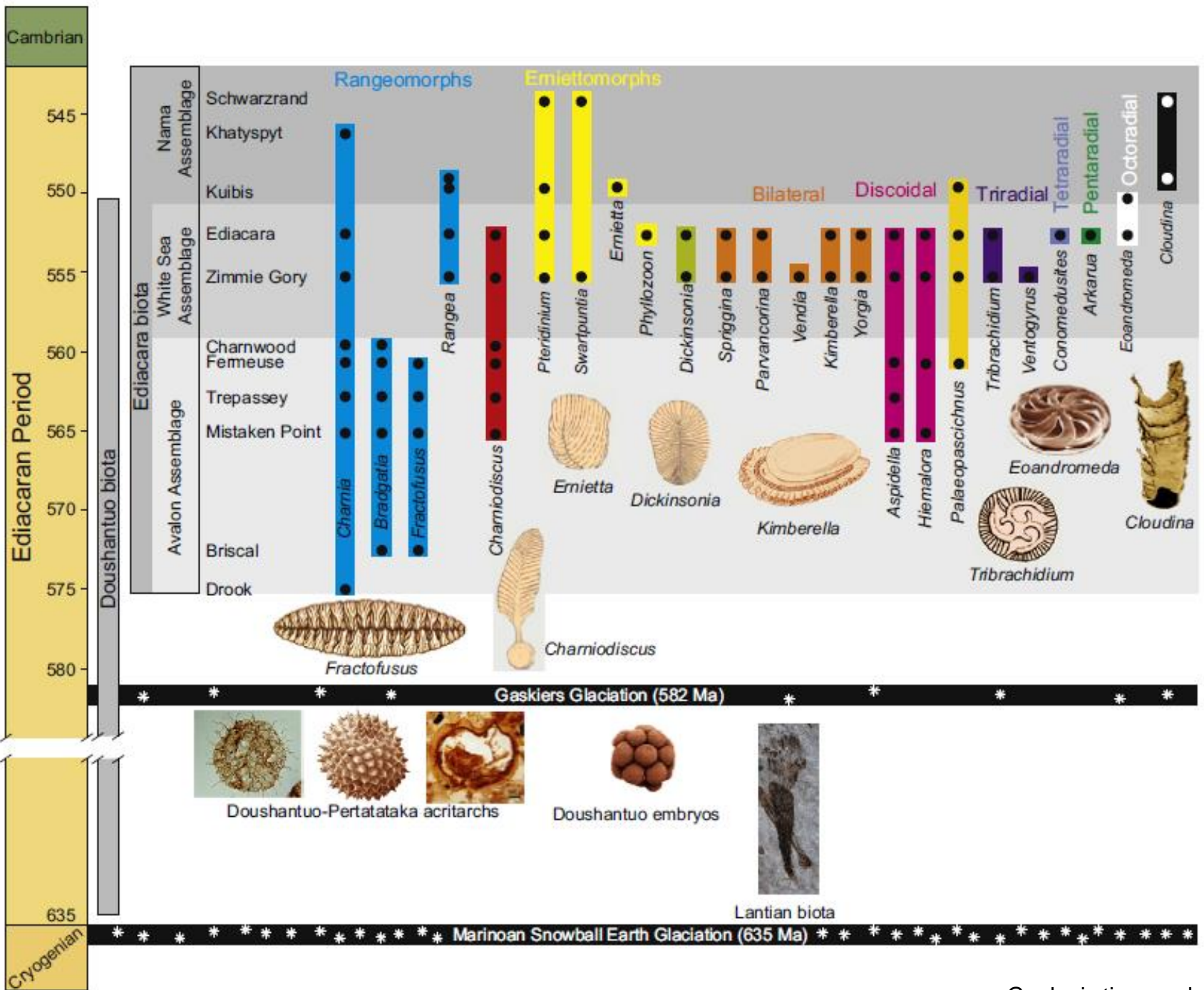
(G) *Fractofusus misrai*;

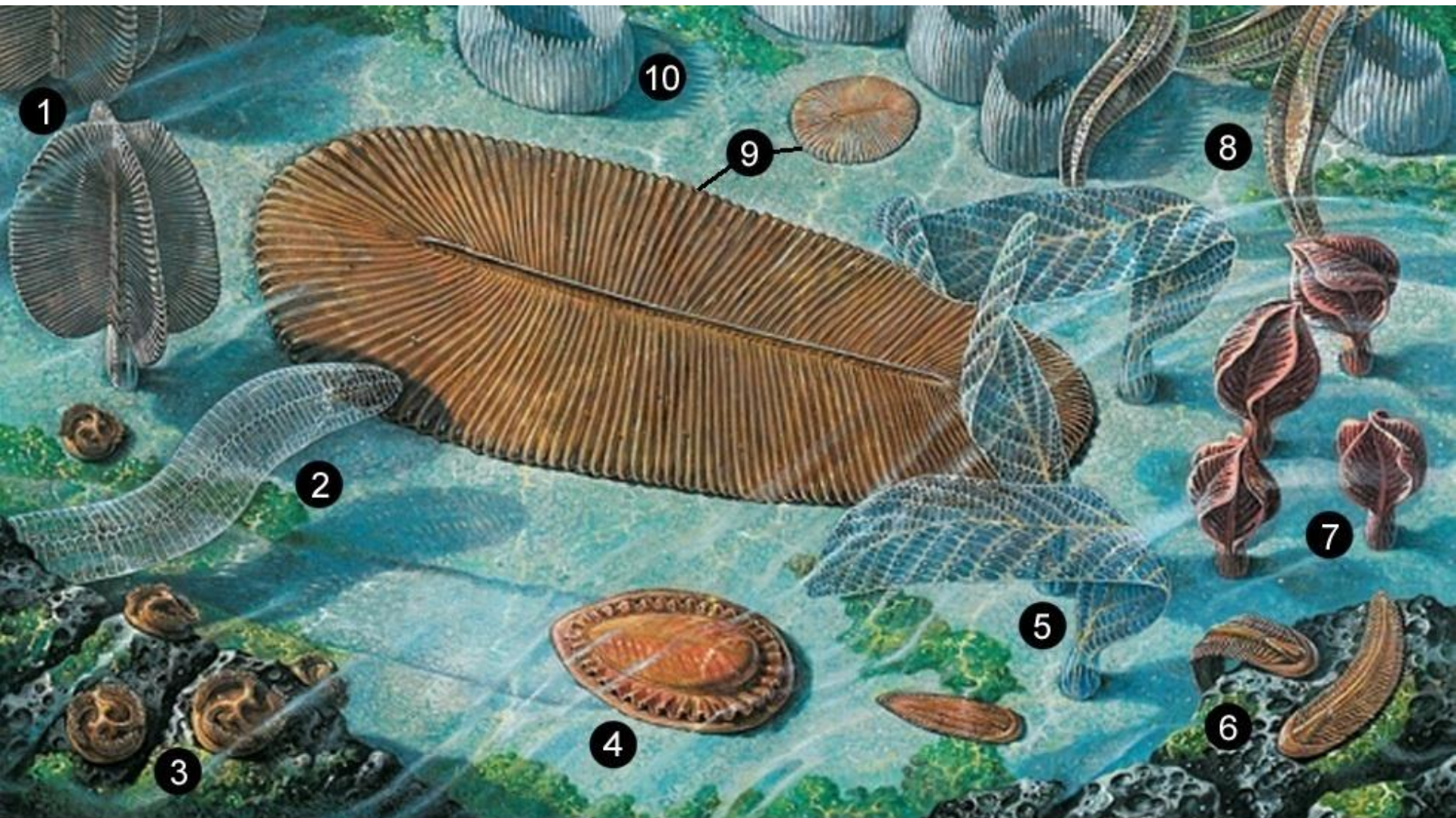
(H) *Charniodiscus arboreus*.



Eoandromeda octobrachiata -
гребневик???







1. Swartpuntia
2. Phyllozoon
3. Tribrachidium
4. Kimberella
5. Charnia

6. Spriggina
7. Rangea
8. Pteridinium
9. Dickinsonia
10. Ernietta

Конец венда: массовое вымирание?

- Исчезновение вендобионтов
- Уменьшение разнообразия акритархов, фитопланктонный кризис (? появились более крупные планктонные фитофаги ?)
- Резкие колебания $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в отложениях конца венда – начала кембрия. В течение всего венда захоранивалось много органики → содержание кислорода в атмосфере и гидросфере должно было расти.

ФАНЕРОЗОЙ

Палеозой, Мезозой, Кайнозой

Фанерозой 541

Палеозойская эра 541

Кембрий 541

Ордовик 485

Силур 443

Девон 419

Карбон 359

Пермь 299

Мезозойская эра 252

Триас 252

Юра 201

Мел 145

Кайнозойская эра 66

Палеоген 66

Неоген 23

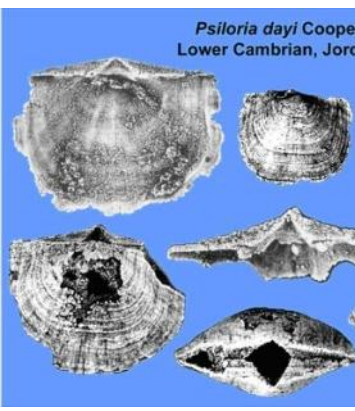
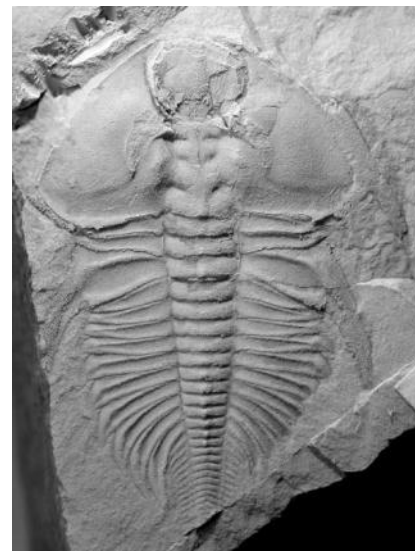
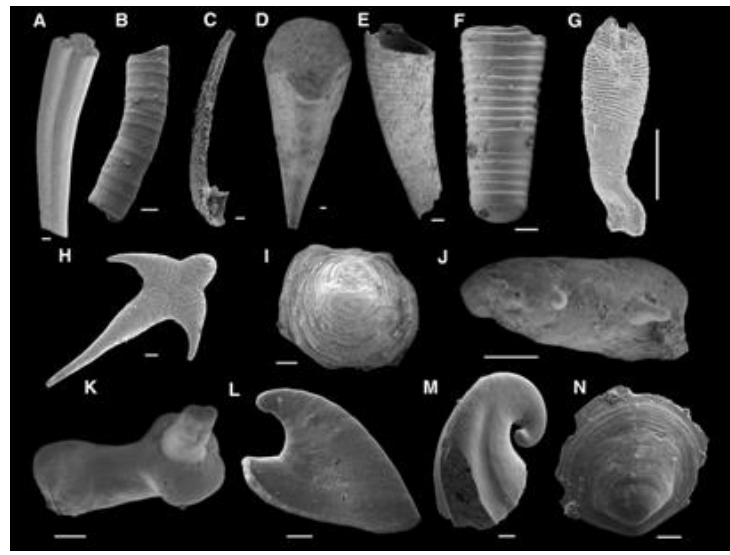
Четвертичный 2,6

Кембрийский взрыв

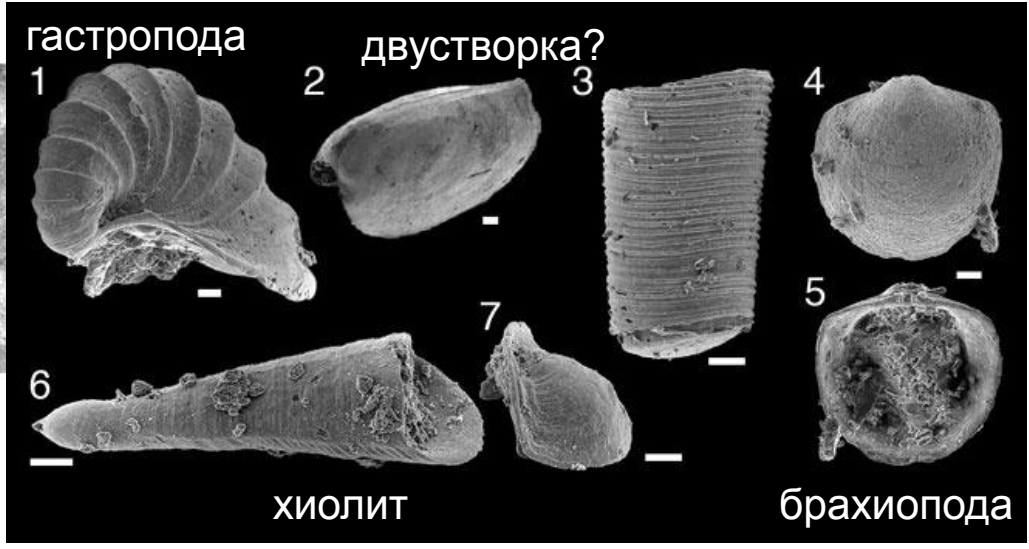
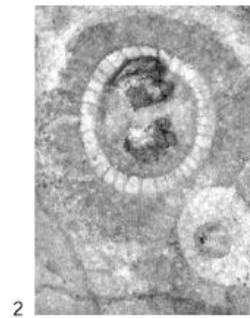
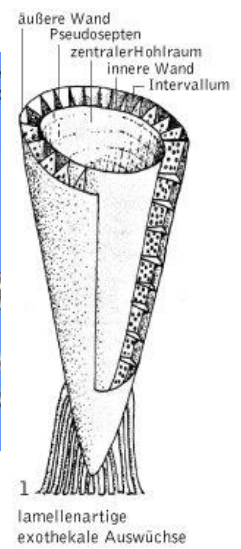
- Животные, большинство из которых уже можно отнести к тому или иному современному типу, начинают обзаводиться минеральными скелетами – и попадать в палеонтологическую летопись.
- Возможный механизм (подробнее см. в учебнике Еськова, стр. 135): планктонные фильтраторы → пеллетный транспорт → вода становится прозрачнее → больше фитопланктона → резкий рост продуктивности экосистем. Рост содержания кислорода → возможность более активного метаболизма (это позволяет перейти к хищничеству и обзавестись минеральным скелетом) → многоклеточные хищники → массовое появление скелетов.

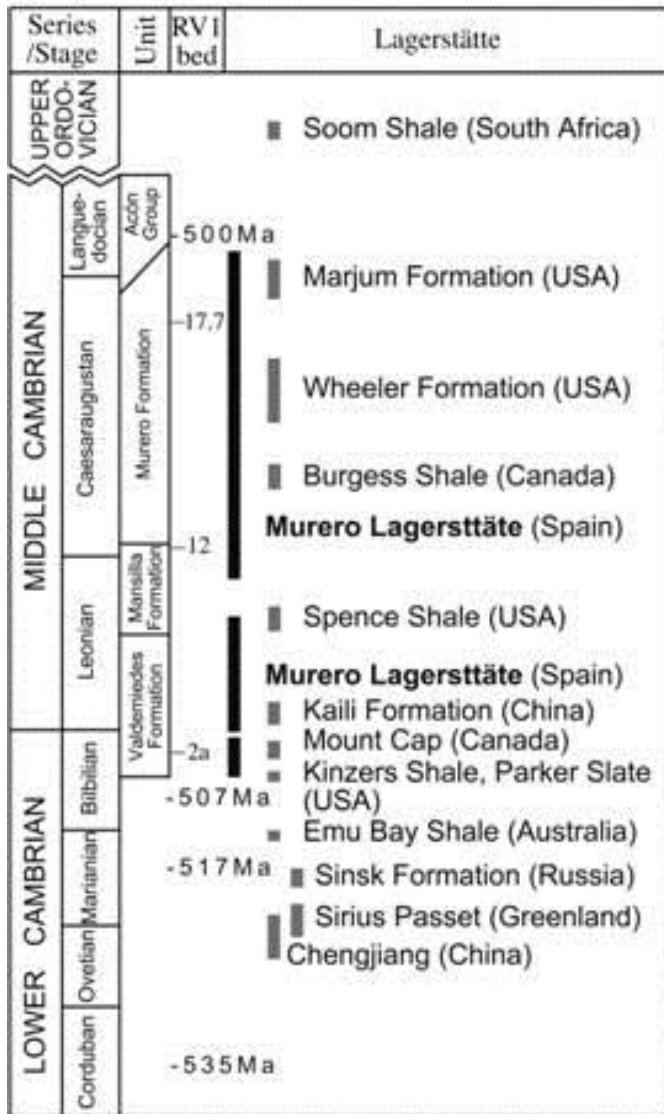
Важнейшие группы скелетных организмов, появляющиеся в раннем кембрии:

- «Small shelly fossils» (по последним данным, появляются чуть раньше начала кембрия)
- Брахиоподы
- Трилобиты
- Археоциаты
- Брюхоногие моллюски
- Двустворчатые моллюски
- Все это появляется не совсем одновременно, а на протяжении пары десятков миллионов лет



**Кембрий
542-488**





КЕМБРИЙСКИЕ ЛАГЕРШТЕТТЫ

Лагерштетты – местонахождения ископаемых организмов экстраординарной сохранности.

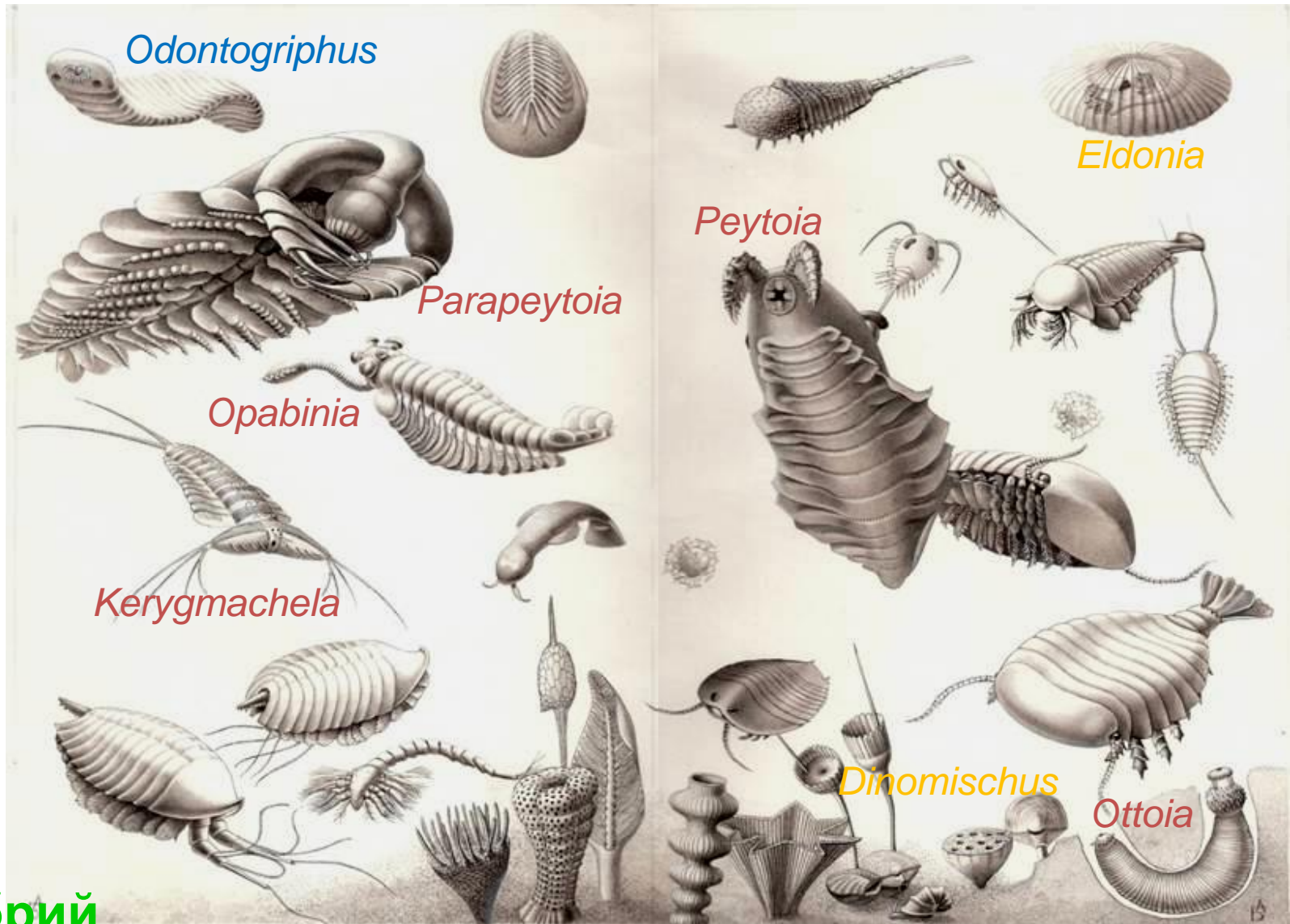
Сохраняются остатки целых особей, иногда с мягкими тканями, в которых просматриваются тонкие структуры вплоть до клеточного строения.

Большинство лагерштеттов приурочено к морским, относительно глубоководным отложениям средней части кембрия (520-500 млн лет назад) и озерным отложениям юры и мела (180-90 млн лет назад).

Основные лагерштетты кембрия
(Gámez Vintaned, Liñán, Zhuravlev
2011)

Лагерштетты и кембрийское «тафономическое окно»

(тафономия – наука о том, как живые организмы превращаются в окаменелости)



Кембрий
542-488

Переходные формы между типами ЖИВОТНЫХ

- Традиционно считалось, что большинство типов животных появляется в кембрии «в готовом виде», причем переходы между типами отсутствуют.
- Сейчас в кембрии уже найдено много переходных форм, сочетающих признаки разных типов.
- Общие предки не всегда выглядят так, как предполагалось на основе данных сравнительной анатомии и эмбриологии. Предковая группа может быть давно и хорошо известна, просто никто не догадывается, что это и есть предковая группа.

Родословное древо животных (Metazoa)

Lophotrochozoa:

кольчатые черви,
моллюски,
брахиоподы, мшанки,
плоские черви,
коловратки

Ecdysozoa («линяющие»):

членистоногие, онихофоры,
тихоходки, нематоды,
головохоботные черви

Вторичноротые: иглокожие,
полухордовые, хордовые

Первичноротые

Билатерии

Eumetazoa

Metazoa (=животные)

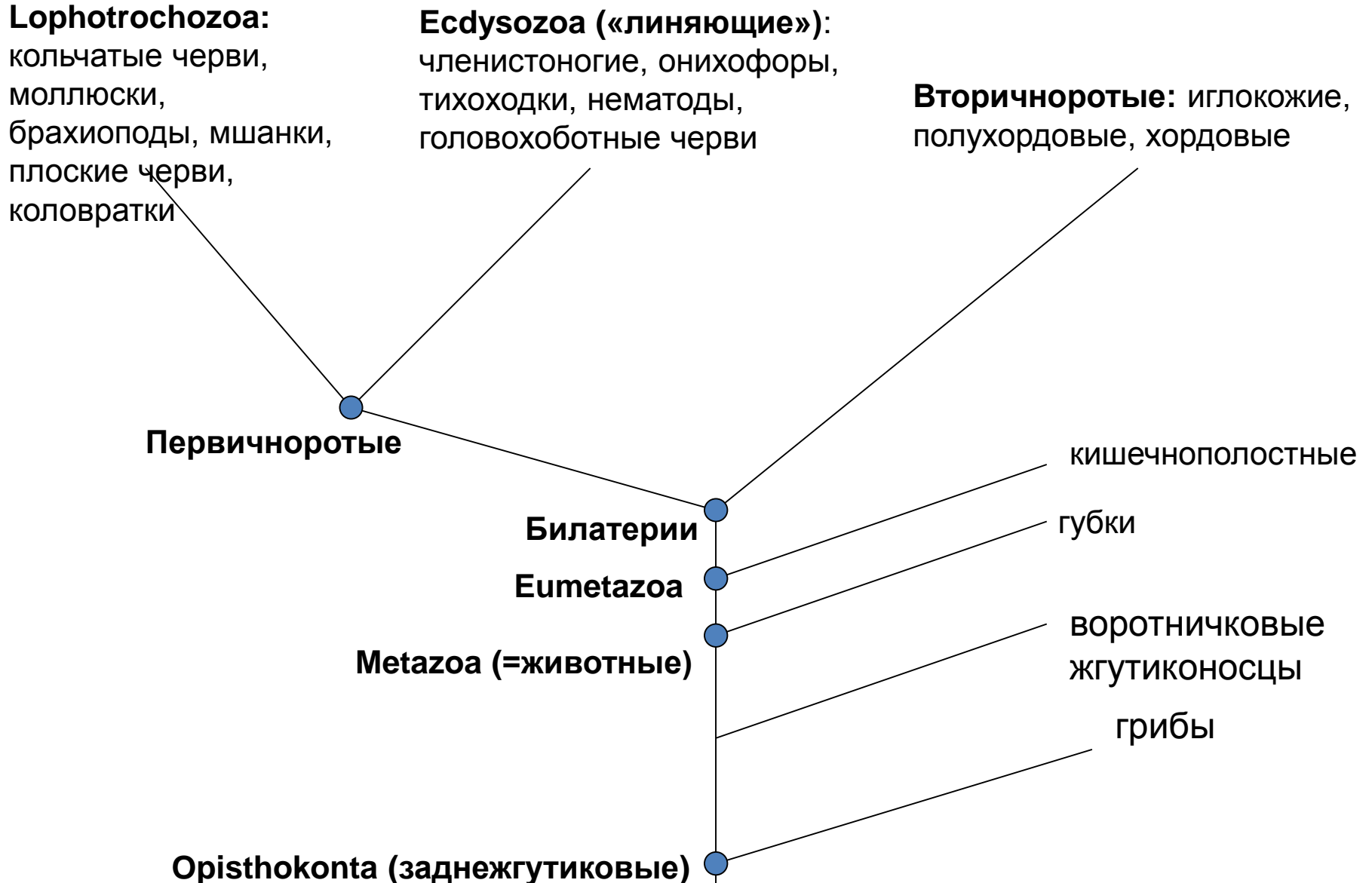
Opisthokonta (заднежгутиковые)

кишечнополостные

губки

воротничковые
жгутиконосцы

грибы



Палеонтология в целом подтверждает «новую» систему животных

- Клады Ecdysozoa и Lophotrochozoa были выделены на основе молекулярно-генетических реконструкций, которые сильно отличаются от «классических» (сравнительно-анатомических).
- Кембрийская ископаемая летопись свидетельствует в пользу новой систематики животных.
- Например, не найдено переходных форм между аннелидами и артроподами, зато найдены базальные Ecdysozoa (в некотором смысле переходные между артроподами и головохоботными).

Ecdysozoa

членистоногие, онихофоры, тихоходки,
нематоды, головохоботные черви

трехслойная органическая кутикула,
рост сопровождается линьками,
нет ресничек и жгутиков,
минеральные раковины и склериты не
характерны

Ксенузии (Xenusia)

- Большая и разнообразная группа кембрийских морских животных
- Бентосные червеобразные животные с хоботком, терминальными ртом и анусом, с втяжными телескопическими конечностями, похожими на лобоподии онихофор.
- По-видимому, это предки всех **Ecdysozoa** (членистоногих, онихофор, тихоходок, головохоботных, нематод)



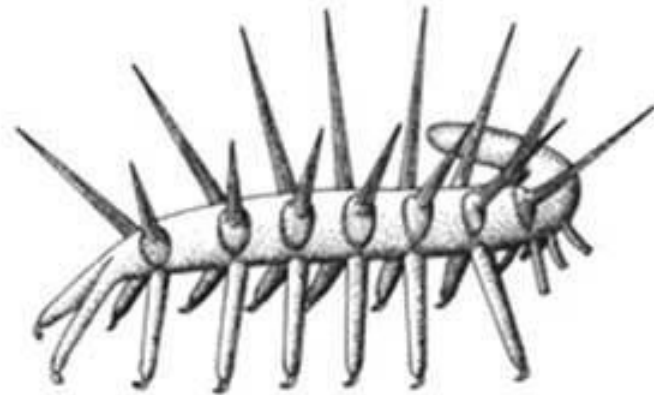
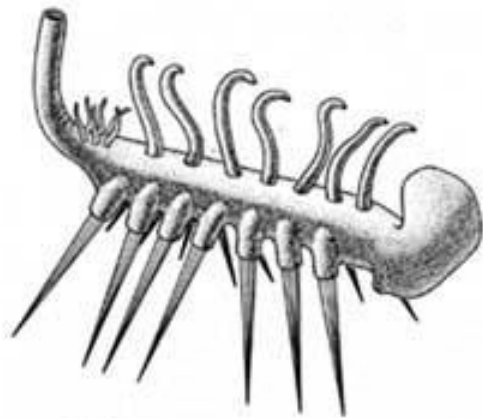
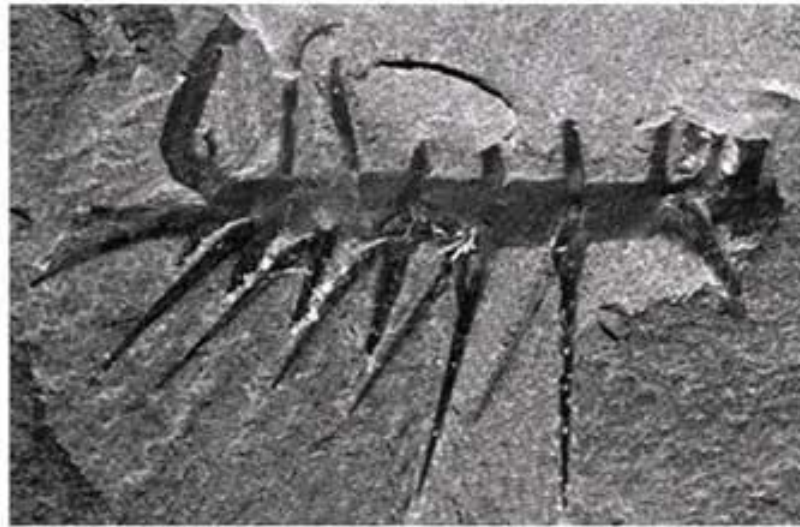
современная онихофора



реконструкция кембрийской ксенузии *Aysheaia*

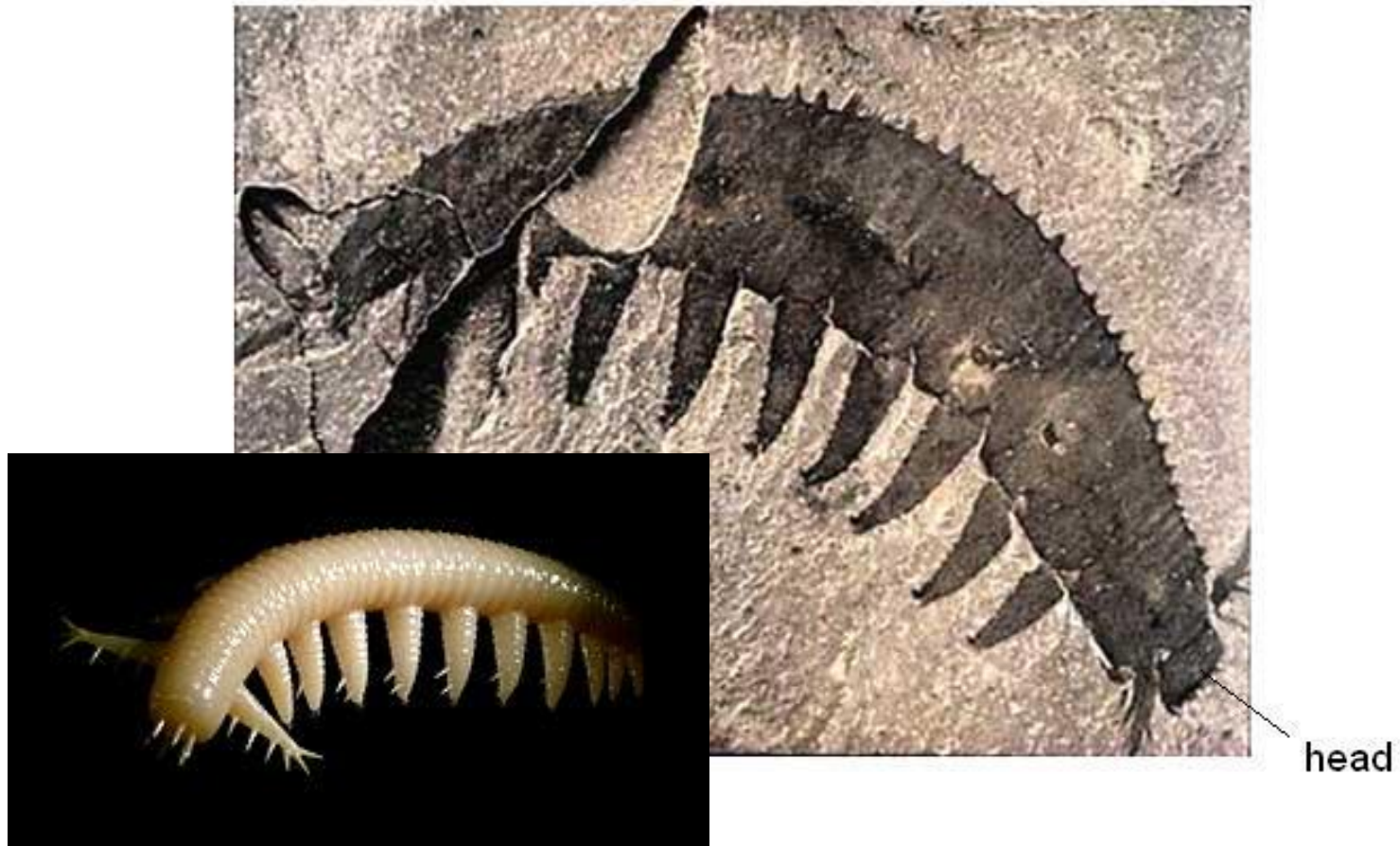
Кембрий
542-488

Hallucigenia (Burgess Shale, Middle Cambrian)



Кембрий
542-488

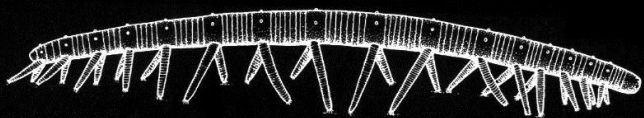
Aysheaia, an onychophoran from the Burgess Shale (Middle Cambrian)



Aysheaia probably fed on sponges (it is often found together with the spicules of the sponges)

Кембрий
542-488

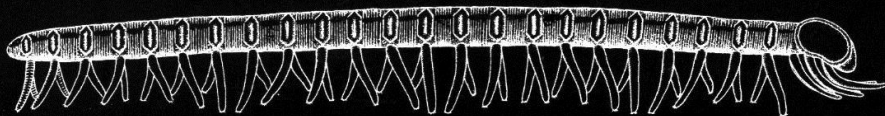
Кембрийские ксенузии



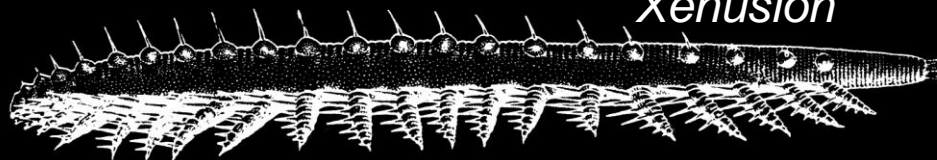
Luolishania



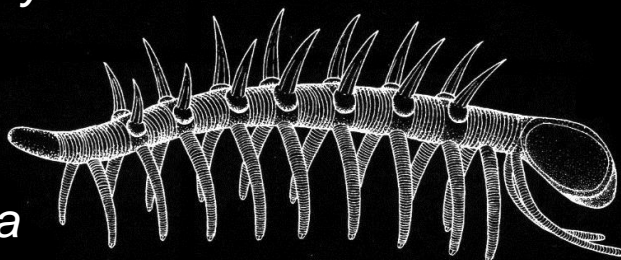
Xenusion



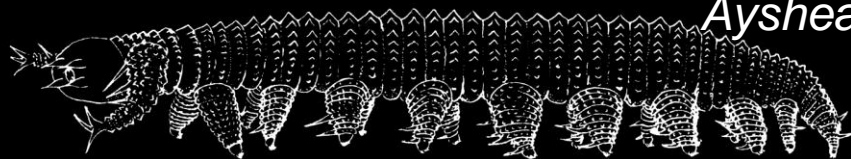
Cardiodictyon



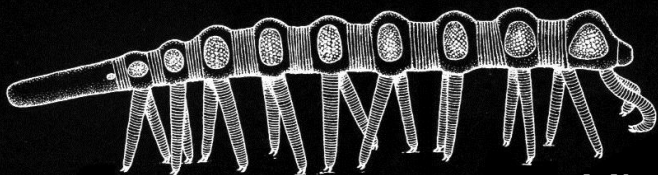
Aysheaia



Hallucigenia



Paucipodia



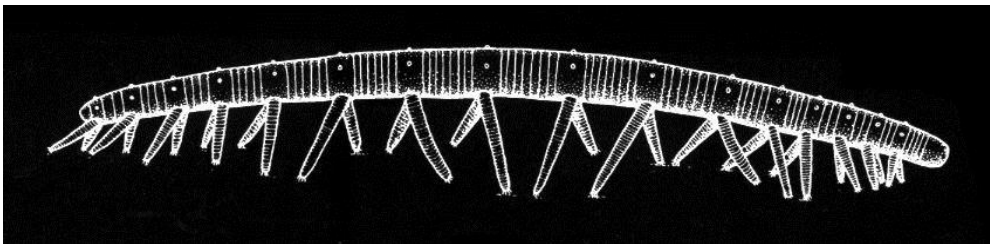
Microdictyon

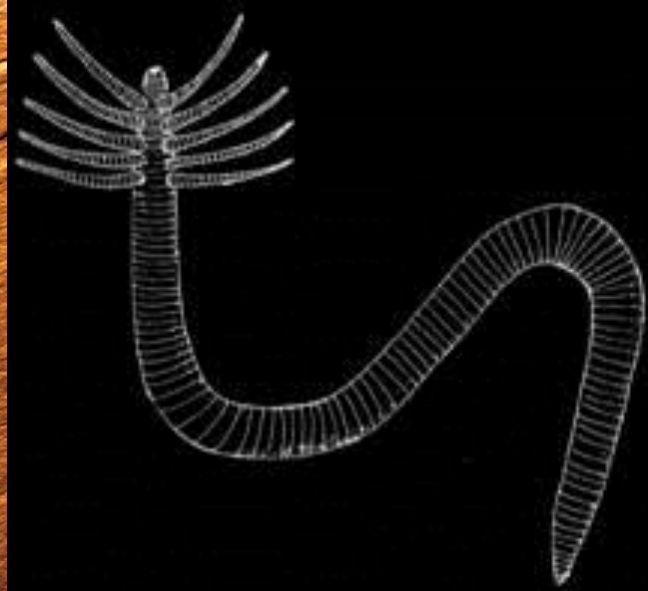




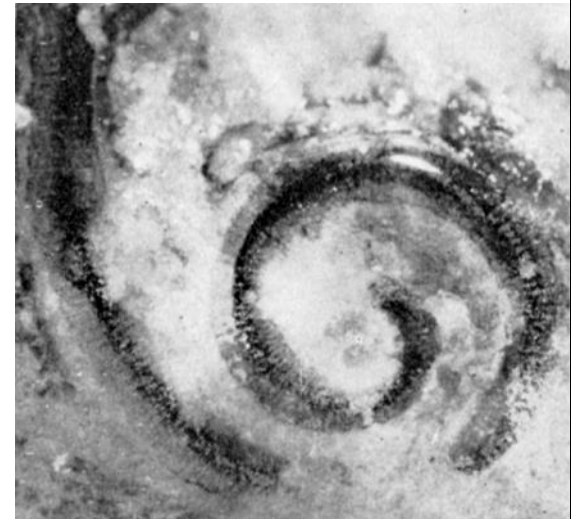
Телескопические конечности — лобоподии у многих кембрийских ксенузий в разных отделах тела имели разную длину (гетерономная метамерия).

Luolishania (Hou *et al.* 2004).





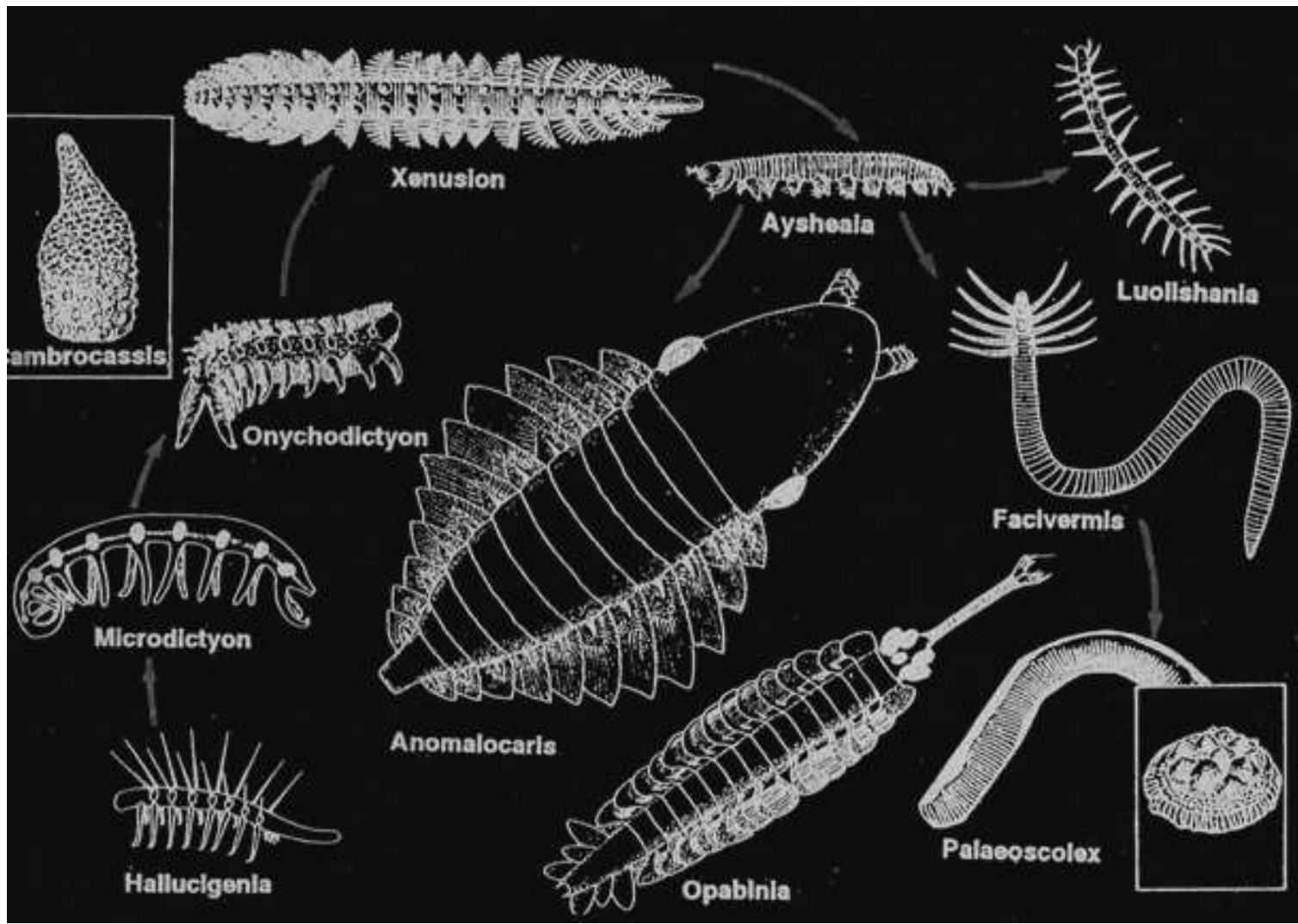
У *Facivermis* конечности располагались только в передней части тела (Delle Cave & Simonetta 1991; Liu *et al.* 2006), а задняя часть тела морфологически была сходна с таковой у палеосколецид (Барсков & Журавлев 1988; D, Han *et al.* 2007).



Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

Лекция 17

markov_a@inbox.ru



Возможные родственные связи некоторых кембрийских беспозвоночных (Журавлев 1995)

Anomalocaris (Burgess Shale, Middle Cambrian)



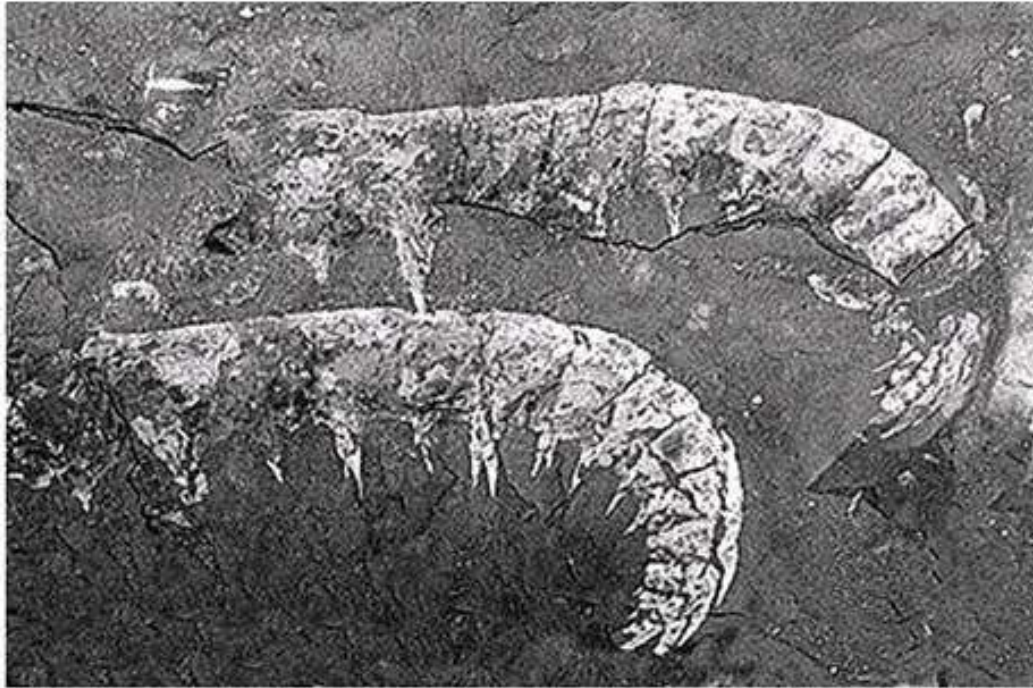
Jellyfish with a hole in the middle?



Teeth at the margin of the hole

Кембрий
542-488

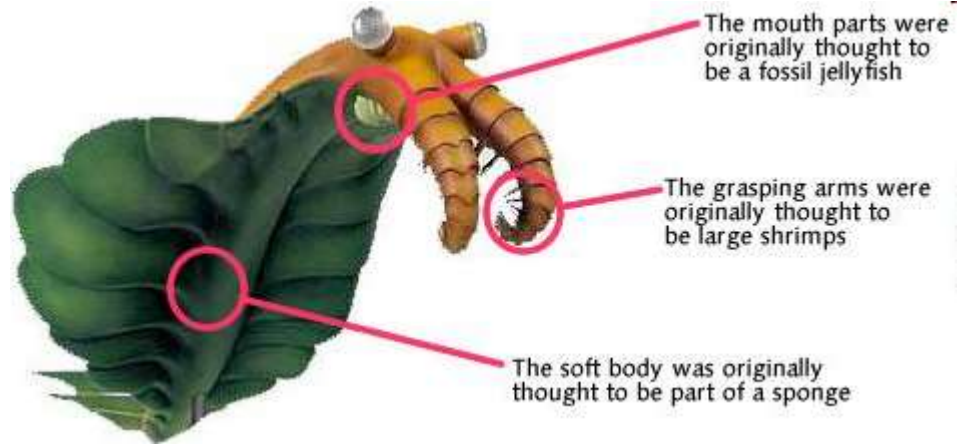
Anomalocaris



"shrimps"

Кембрий
542-488

Anomalocaris: complete specimens & reconstruction



Кембрий
542-488

Opabinia (Middle Cambrian)

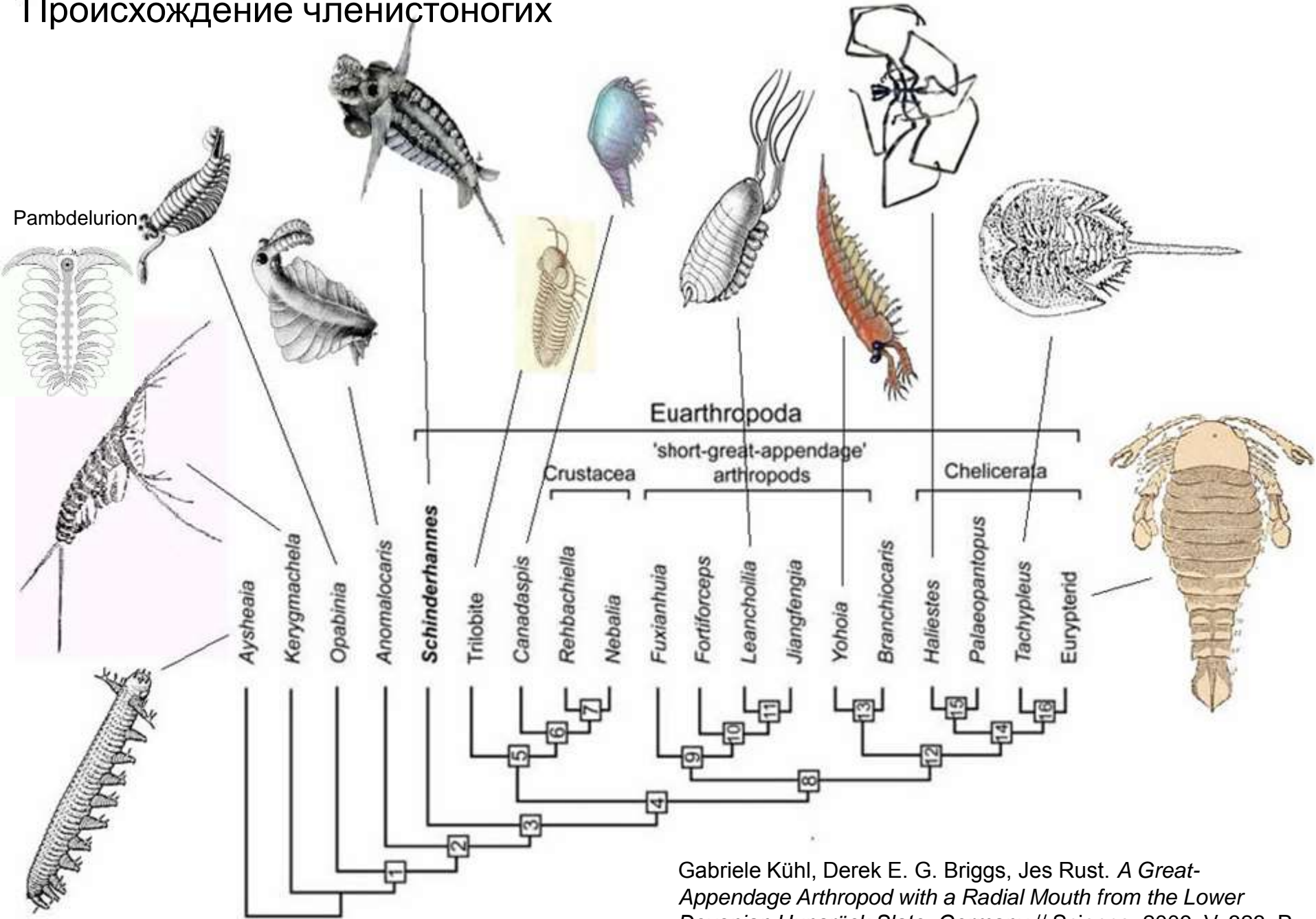


Опабиния явно близка к аномалокарису, но: 5 глаз, а вместо хватательных конечностей – складной хоботок, что сближает с типичными ксенузиями.

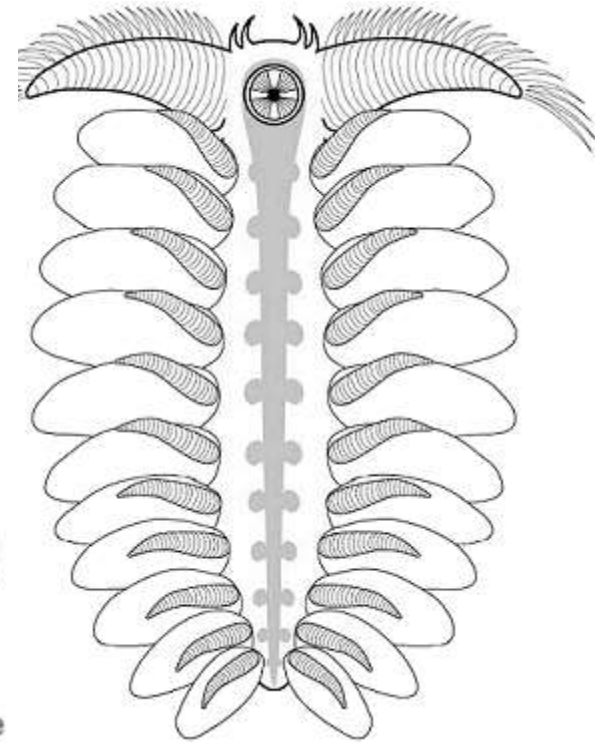
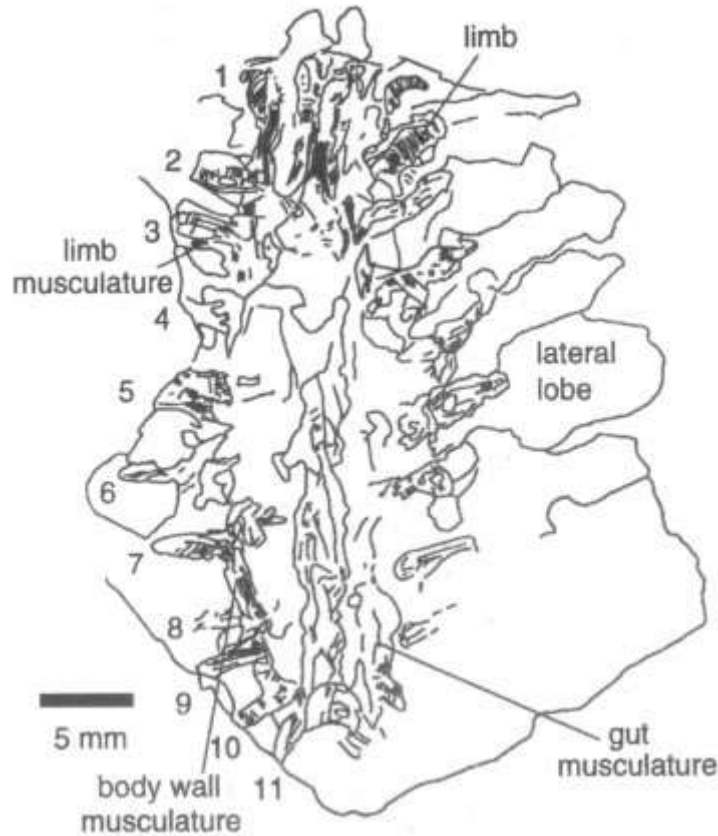


Кембрий
542-488

Происхождение членистоногих

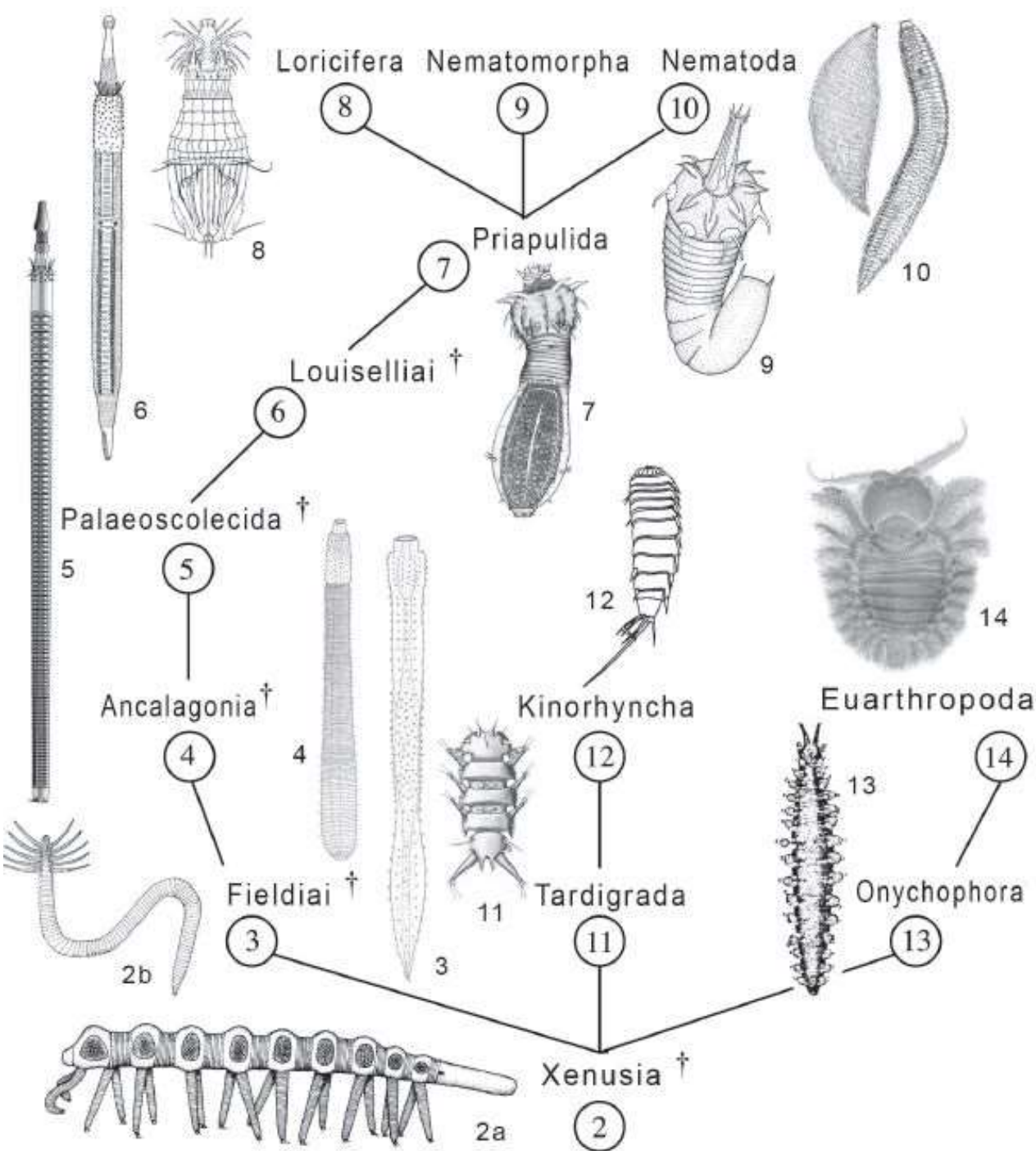


Gabriele Köhl, Derek E. G. Briggs, Jes Rust. *A Great-Appendage Arthropod with a Radial Mouth from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany* // Science. 2009. V. 323. P. 771–773.



Pambdelurion (лагерштетт Сириус Пассет, Сев. Гренландия)

Одна из переходных форм между типичными ксенузиями (конечности - лобоподии!) и аномалокаридами (рот, боковые плавательные лопасти, огромные передние хватательные конечности).



General phylogeny of the Ecdysozoa

2a. xenusian *Microdictyon*, Lower Cambrian

2b. xenusian *Facivermis*, L.Cambrian

3. *Fieldia*, Middle Cambrian

4. *Ancalagon*, M. Cambrian

5. palaeoscolecid *Cricocosmia*, L. Cambrian

6. *Louisella*, M.Cambrian

7. priapulid larva *Halicryptus*, extant (modified from Malakhov & Adrianov, 1995)

8. loriciferan larva *Pliciloricus*, extant

9. nematomorph larva *Gordionus*, extant

10. nematodes *Greeffiella*, *Criconema*, extant

11. tardigrade *Stygarctus*, extant

12. kinorhynch *Centroderes*, extant

13. onychophoran *Peripatopsis*, extant ;

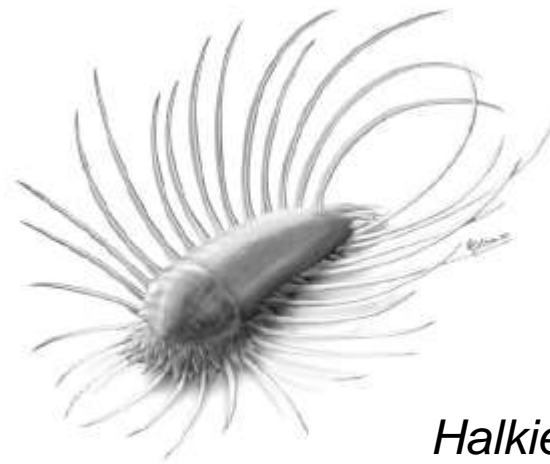
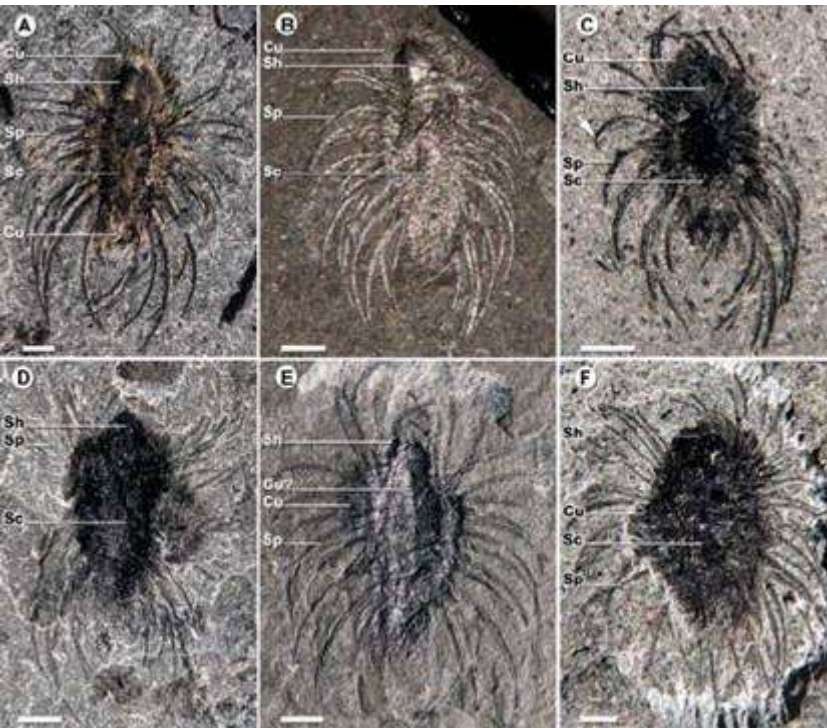
14. larval euarthropod *Ascalaphus*, extant

Lophotrochozoa

кольчатые черви, моллюски,
брахиоподы, мшанки и др.

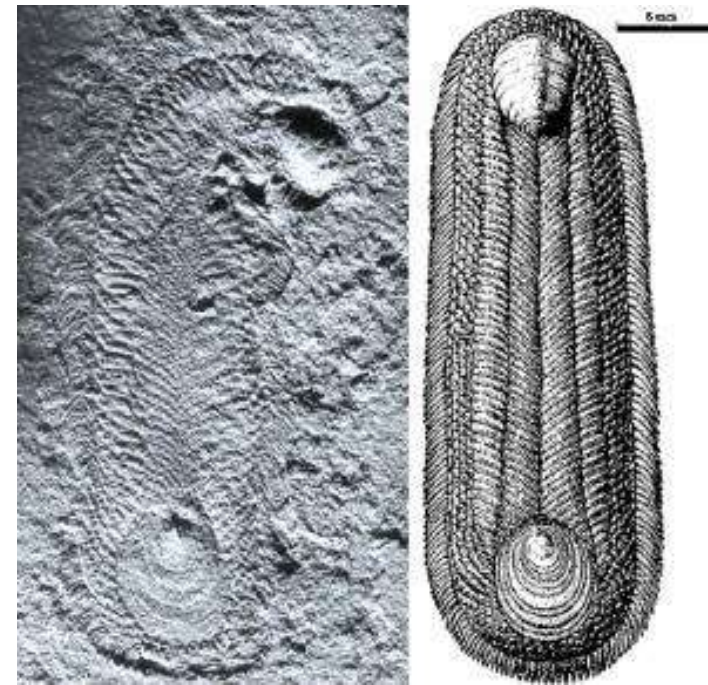
рост без линек, реснички,
трохофора, минеральные
раковинки и склериты

Архаичные Lophotrochozoa: формы, сочетающие признаки моллюсков, кольчатых червей, брахиопод



Halkieria (признаки моллюсков и брахиопод)

Orthrozanclus reburrus — морское животное, жившее 505 млн лет назад, — по-видимому, является родственником общего предка моллюсков и кольчатых червей

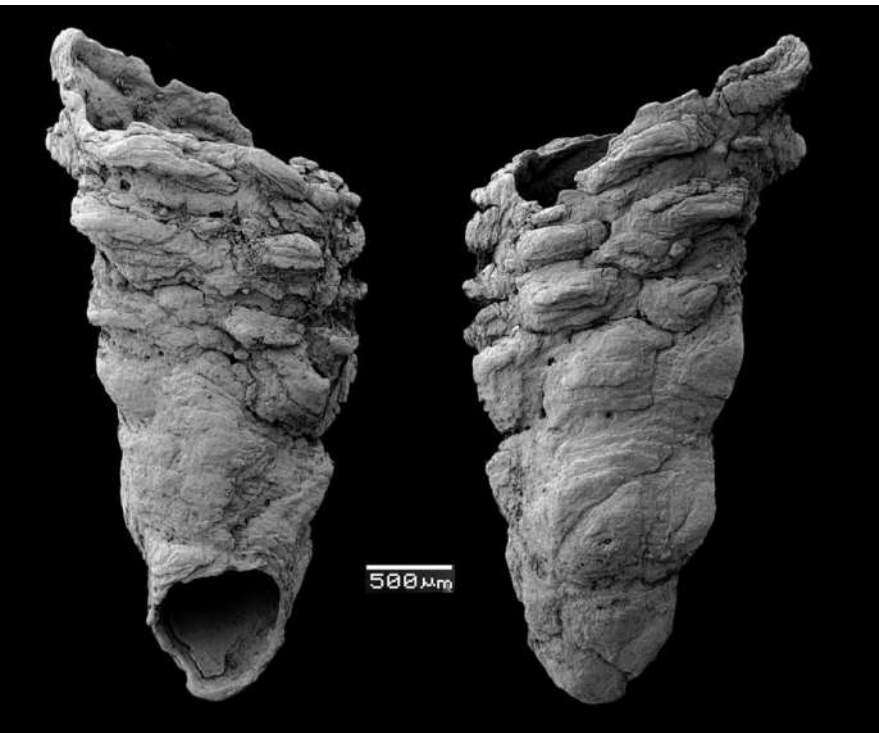


Кембрий
542-488

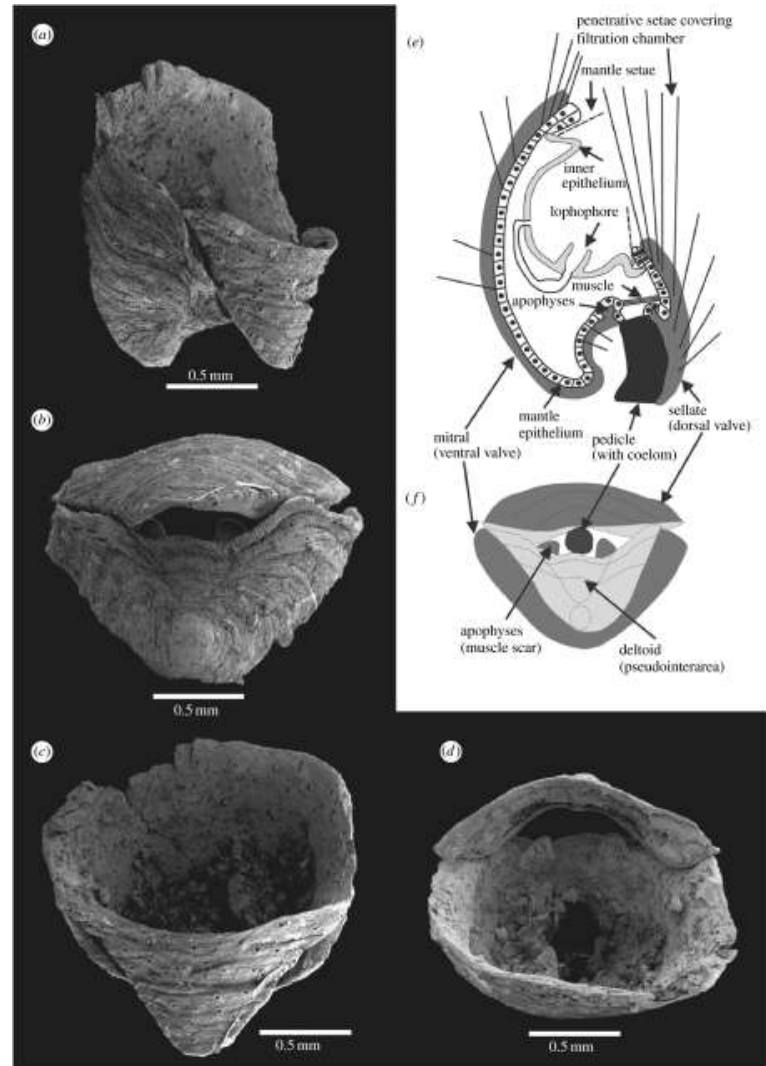


Paterimitra

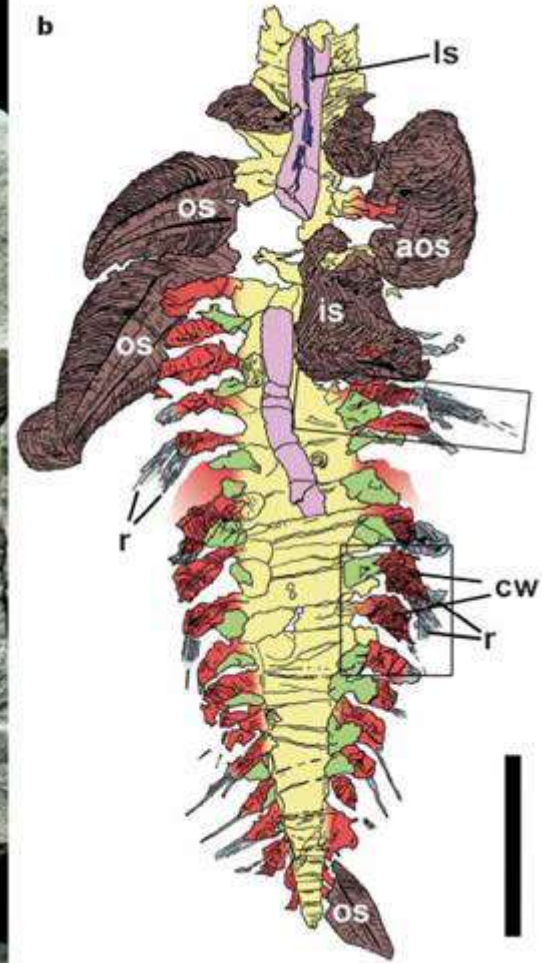
Tomotiida – раннекембрийская группа с фосфатным склеритомом. Предки брахиопод.



Eccentrotheca



Micrina – двустворчатая томмотида (брахиоподы могли произойти от их личинок)



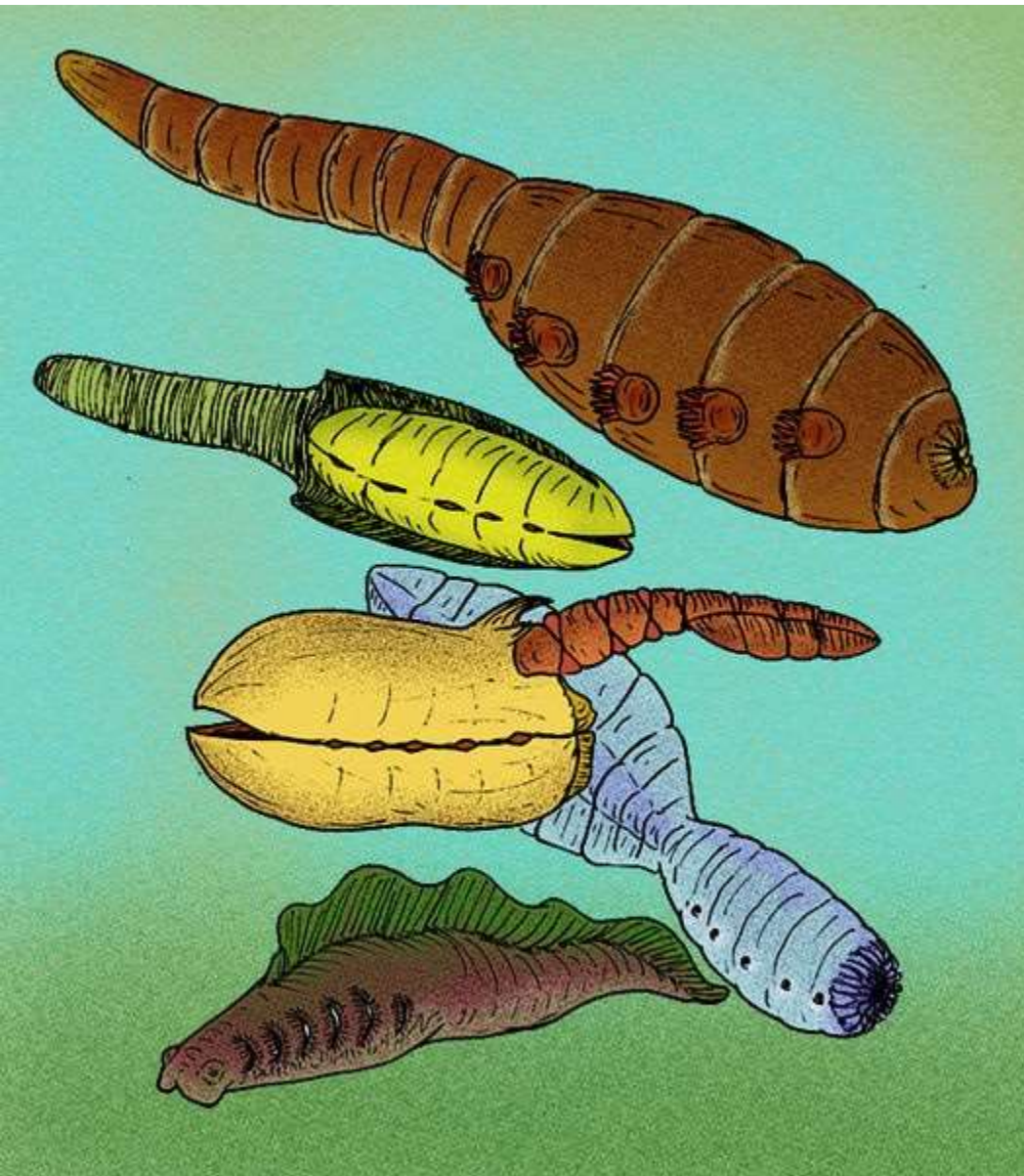
Machaeridia – кольчатые черви с известковыми пластинками
(ордовик – девон)

Deuterostomia

хордовые (позвоночные,
оболочники, ланцетник),
иглокожие, полухордовые

особенности эмбрионального
развития, жаберные щели,
нервная трубка, etc.

Vetulicolia – вымерший тип примитивных кембрийских вторичноротых (?)

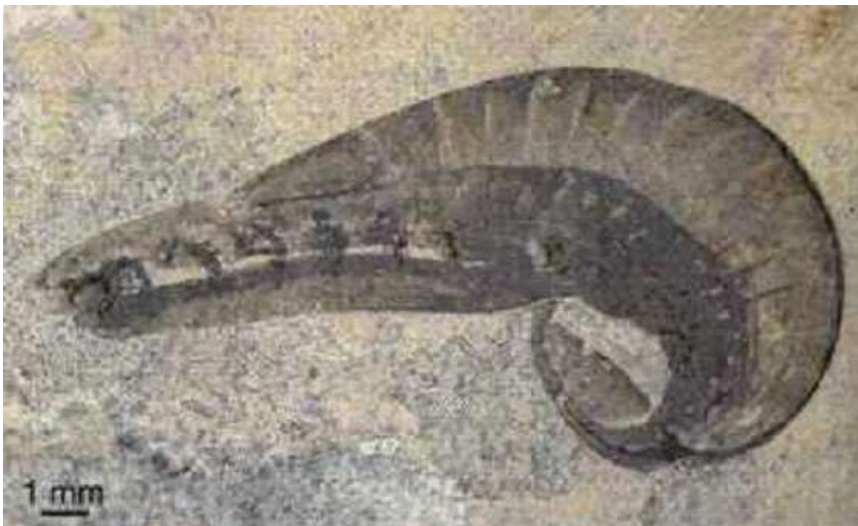


Three vetulicolians. Front to back: Vetulicola, Xidazoon, Didazoon



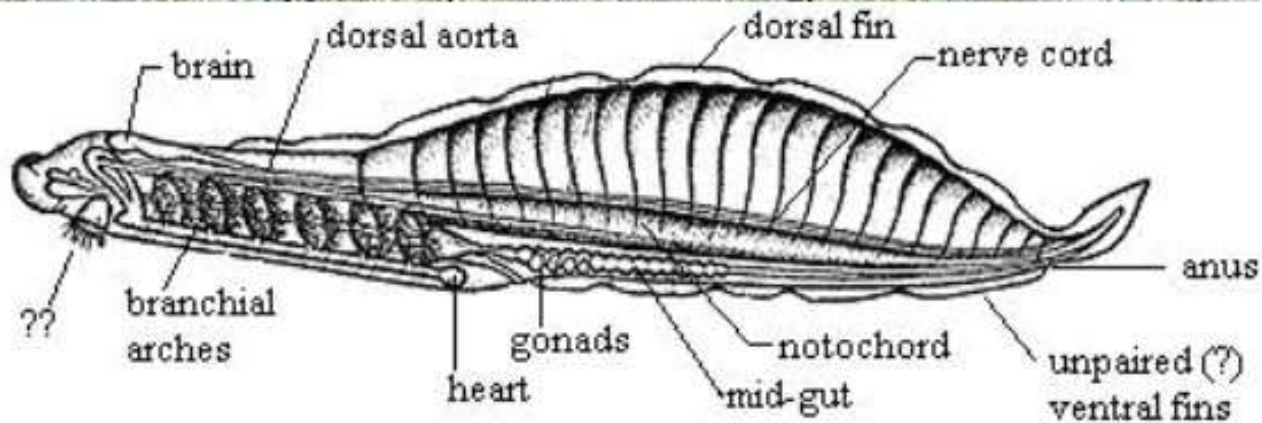
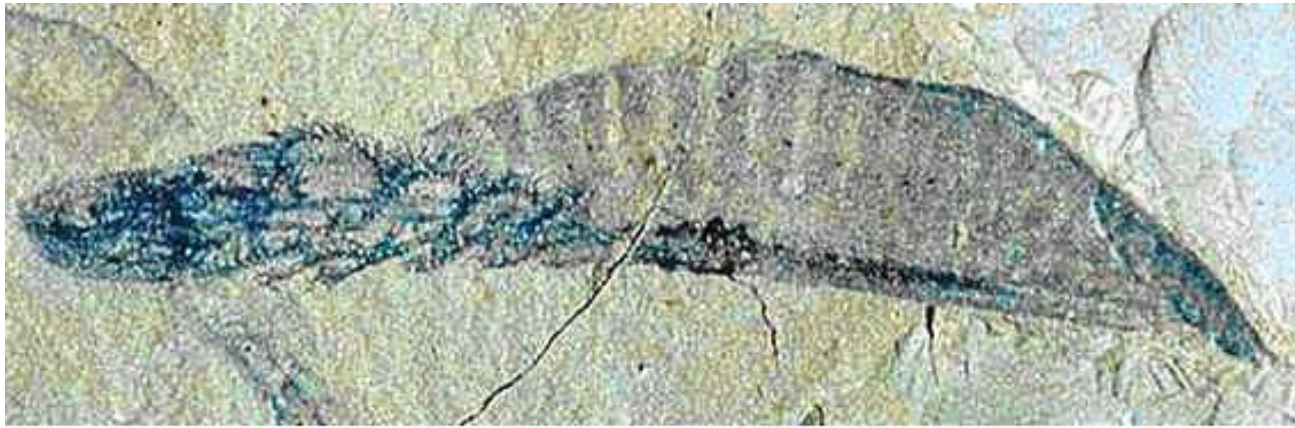
Skeemella clavula, ср. кембрий, Юта

Yunnanzoon: раннекембрийский представитель вторичноротых



- Жаберные щели и дуги
- Сегментированная кутикула на спинной стороне
- Хорда???
- Миомеров нет

Раннекембрийский представитель вторичноротых: *Haikouella*

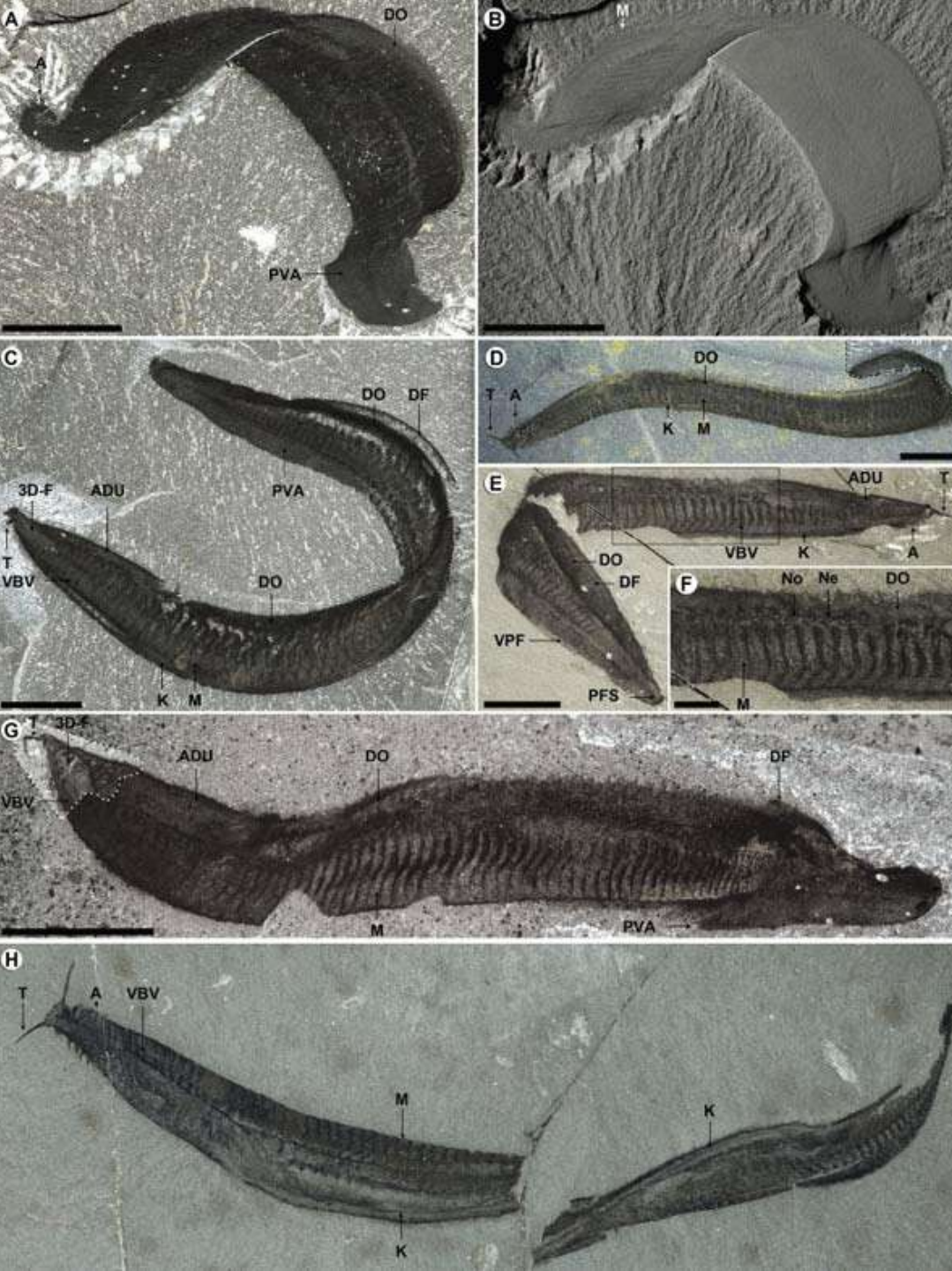


Haikouella lanceolata: modified from Chen et al. (1999)

Эта схема трактует *Haikouella* как хордовое, что спорно.

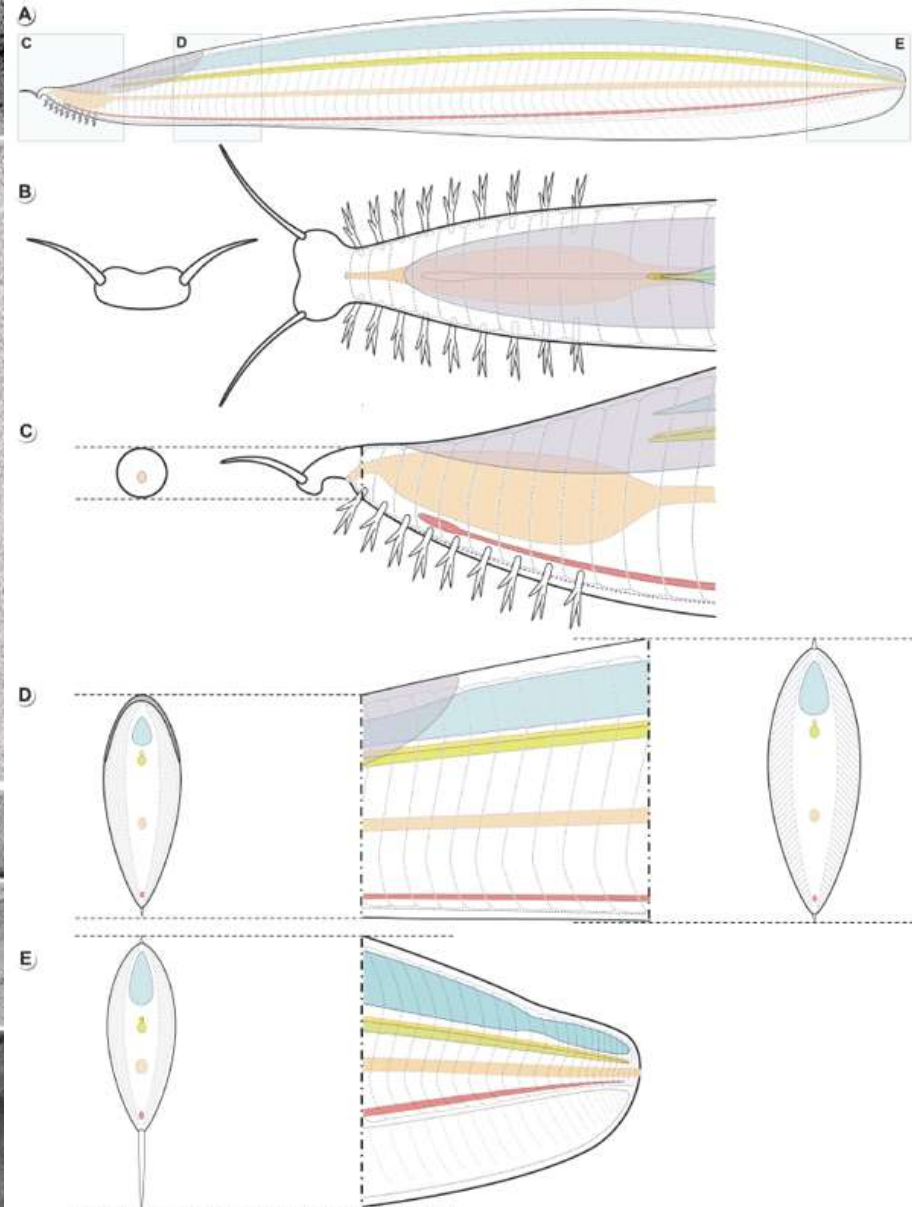
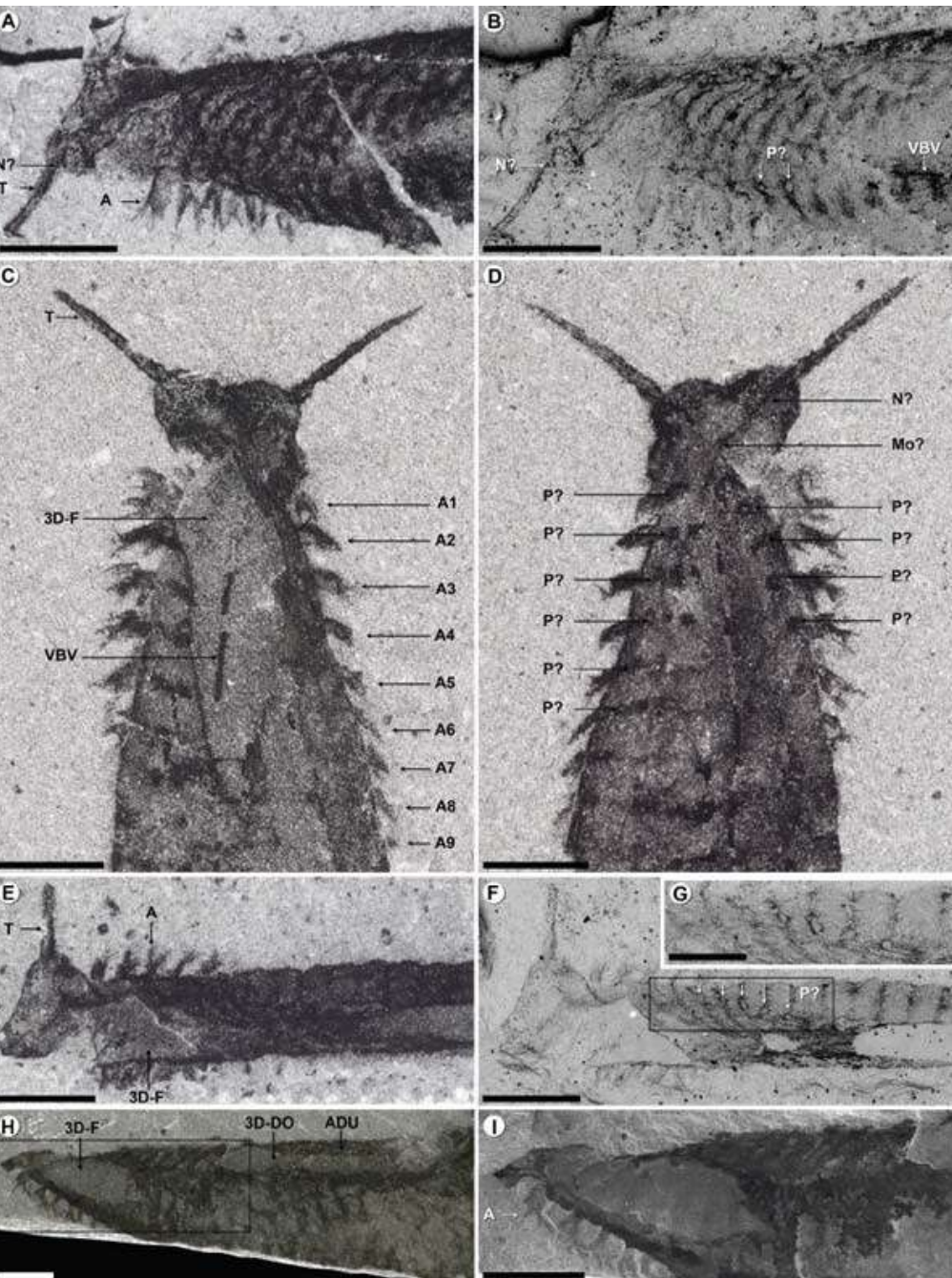
***Pikaia* – возможно, самое примитивное («базальное») из известных хордовых. 505 млн лет, средний кембрий, сланцы Бёрджесс, Западная Канада**

- До 6 см длиной, напоминает ланцетника.
- Признаки хордовых: миомеры, хорда, глоточные поры. Фильтратор. Плавало, изгибая тело.
- Необычные признаки: голова с парой усиков-антенн, 9 пар ветвистых придатков в передней части тела (наружные жабры?)
- Возможно, первые хордовые произошли от форм, близких к *Yunnanzoon* и *Haikouella*, в результате совершенствования локомоторного аппарата: плавание при помощи волнообразных изгибов тела; редукция сегментированной упругой кутикулы, развитие миомеров и «внутренней пружины» - хорды.

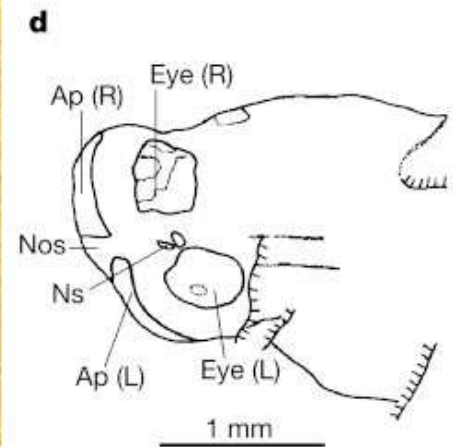
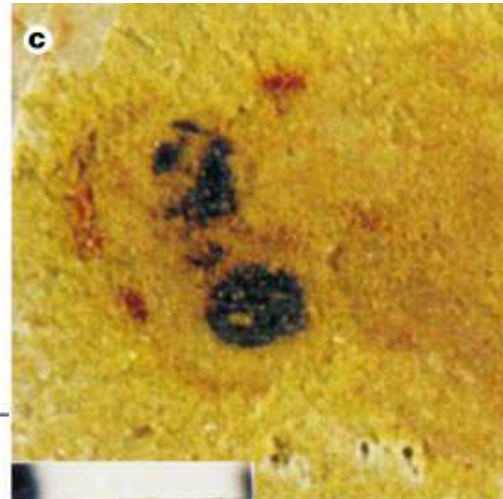
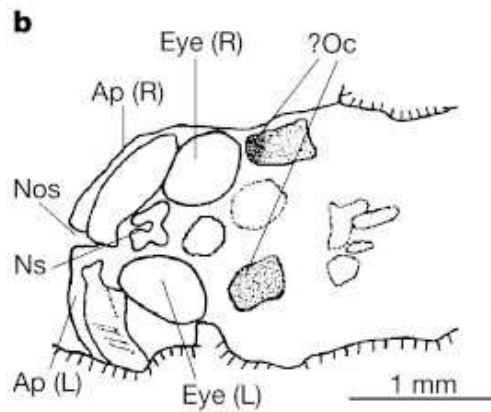
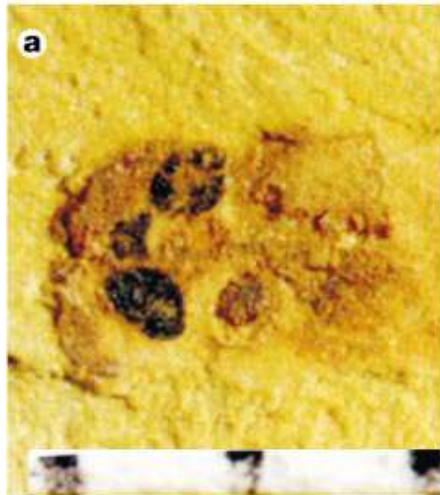
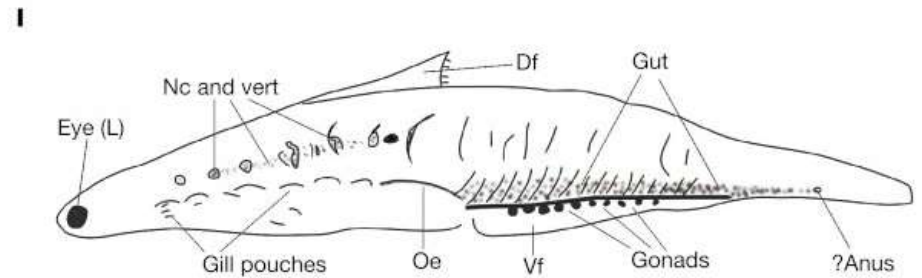


Simon Conway Morris, Jean-Bernard Caron. *Pikaia gracilens* Walcott, a stem-group chordate from the Middle Cambrian of British Columbia // Biological Reviews. 2012.

Pikaia: передний конец тела и
схема строения



Naikouichthys – древнейшее позвоночное?



Ранний кембрий. Череп, позвоночник, жаберные дуги, спинной плавник.

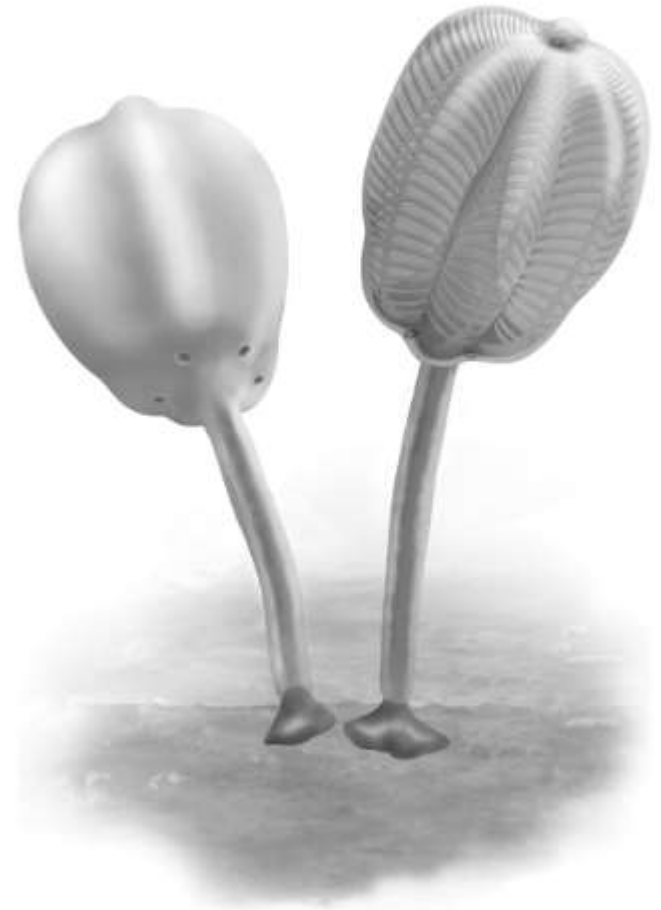
Shu et al., 2003

Многие кембрийские животные не поддаются однозначной трактовке (некоторые из них могут представлять вымершие типы)

Прикрепленный фильтратор, похожий на тюльпан - *Siphusauctum*



Siphusauctum gregarium



O'Brien LJ, Caron J-B (2012) A New Stalked Filter-Feeder from the Middle Cambrian Burgess Shale, British Columbia, Canada. PLoS ONE 7(1): e29233.

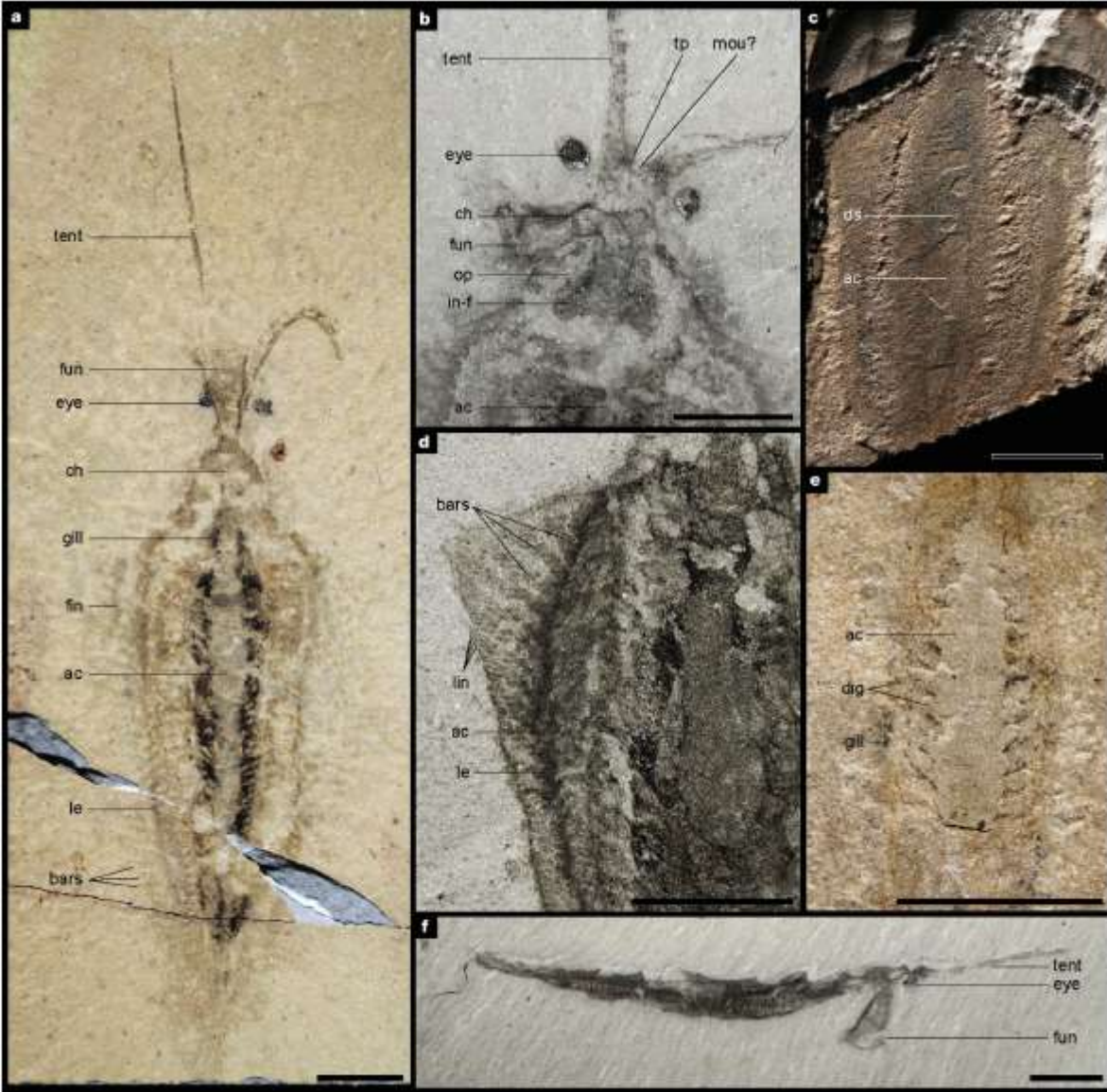
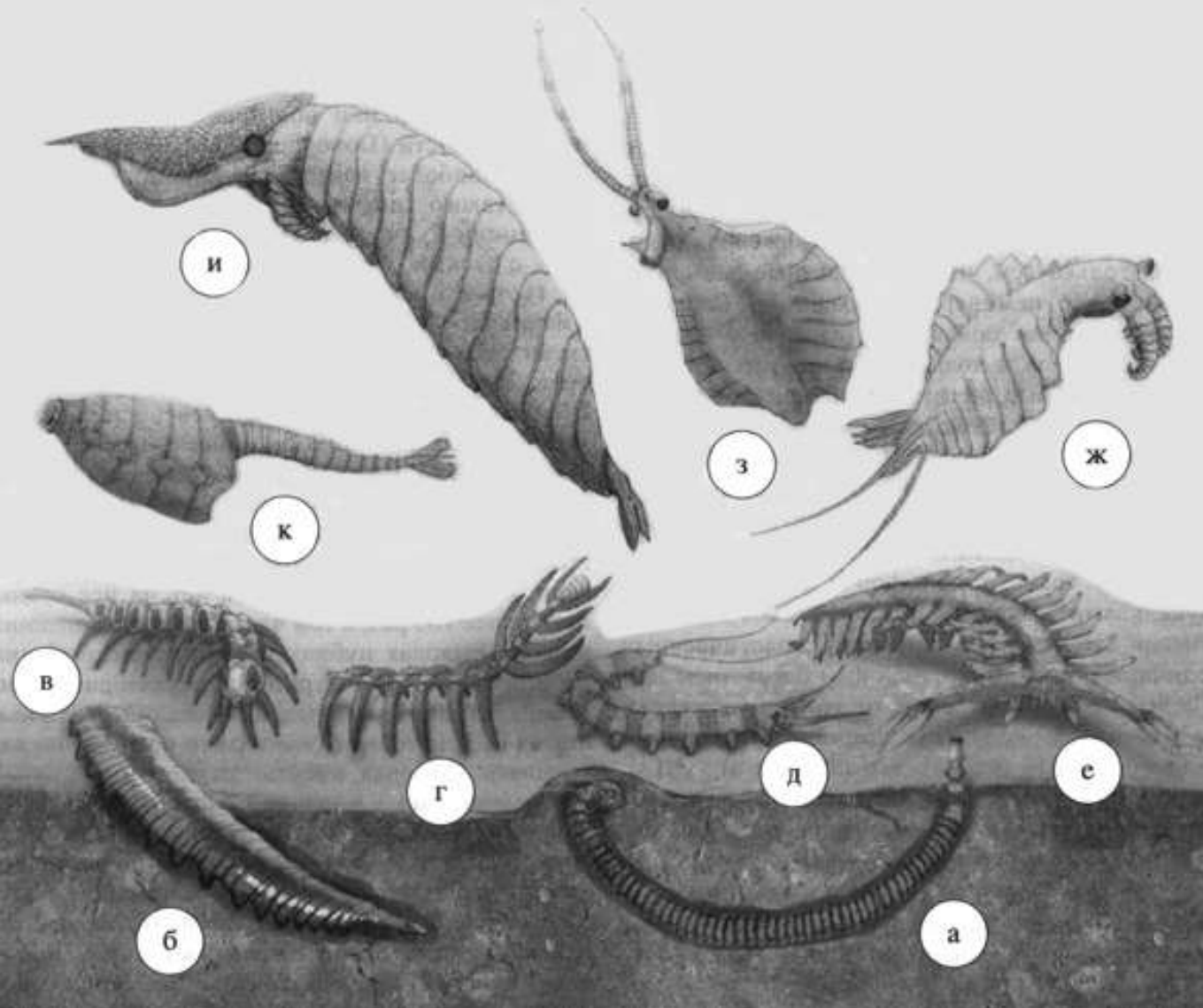


Figure 2 | Reconstruction of *Nectocaris pteryx*. ©2010 Marianne Collins.

Nectocarys pteryx, ранний и средний кембрий

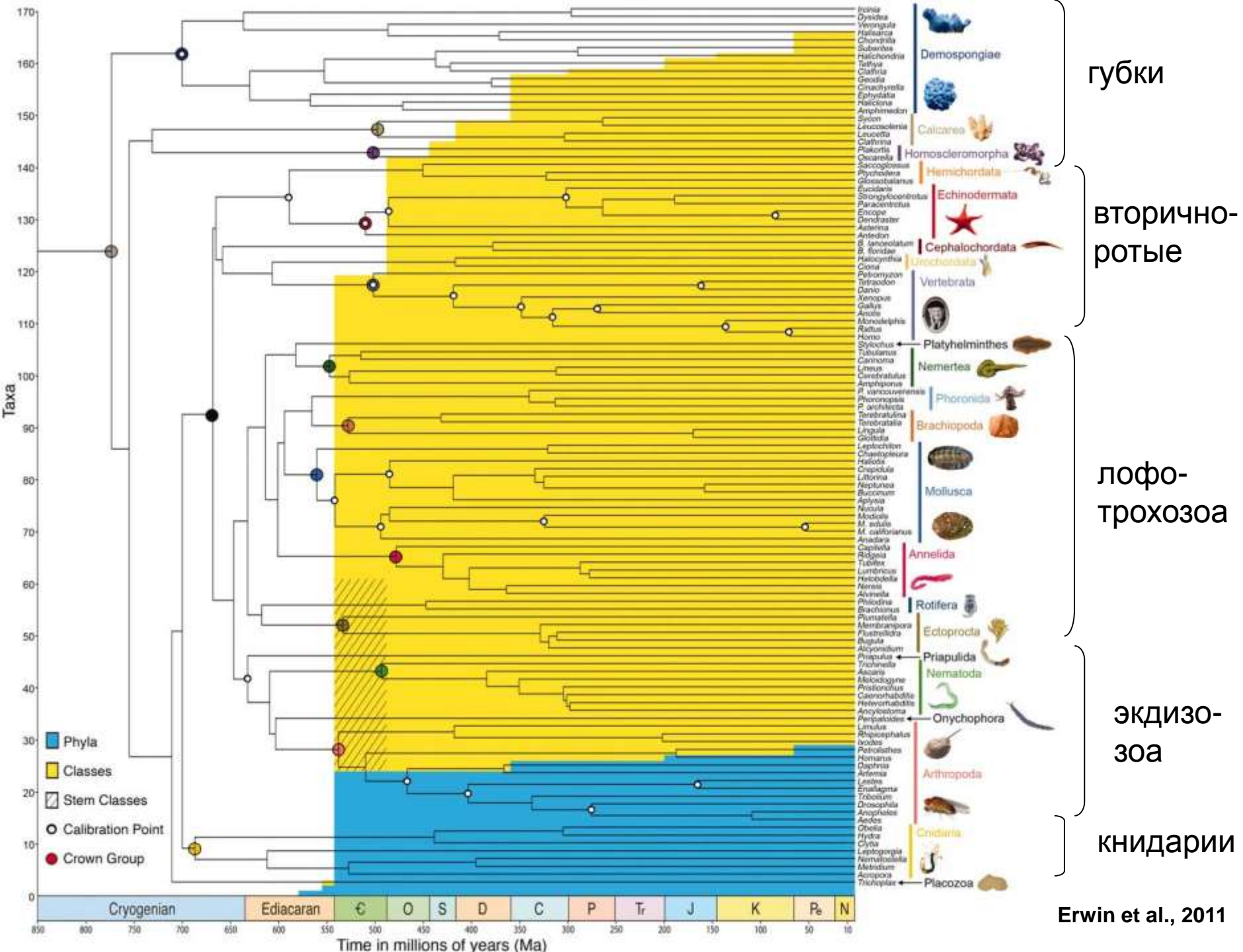
Трактовался как:

- 1) Членистоногое,
- 2) Хордовое,
- 3) Головоногий моллюск.



здесь ветуликолия и
нектокарис
трактуются как
аномалокарииды
(Ecdysozoa)

Кембрийские Ecdysozoa (линяющие животные): а - палеосколецидный червь, (б-е) ксенузии: б - *Mureropodia*, в - *Microdictyon*, г - *Diania*, д - *Antennacanthopodia*, е - *Pambdelurion*, (ж-к) - аномалокарииды: ж - *Amplectobelua*, з - *Nectocaris*, и - *Hurdia*, к - ветуликолия (*Vetulicola*). Реконструкции по Budd (1998); Hou et al. (1999); Aldridge et al. (2007); Daley et al. (2009); Smith, Caron (2010); Gamez Vintaned et al. (2011); Liu et al. (2011); Ou et al. (2011); Zhuravlev et al. (2011b); Ma et al. (2014). ©Художник Всеволод Абрамов. Из: Журавлев, 2014.



Заключение по кембрийскому взрыву (Erwin et al., 2011)

- Появление и ранняя дивергенция животных – в криогеновом периоде. Но добились успеха они много позже (между «изобретением» и «инновацией» прошло 150-200 млн лет. Та же история с млекопитающими)
- В эдиакарии появилось большинство современных типов, однако эдиакарские ископаемые в основном относятся не к ним. Не было активных хищников, кроме книдарий.
- В эдиакарии шел рост концентрации кислорода.
- Это позволило некоторым билатериям в самом конце эдиакария перейти к хищничеству (первые раковинки, трубки, спикулы + следы сверления).
- На рубеже эдиакария и кембрия произошла **перестройка донных экосистем, обусловленная сопряженной эволюцией хищников и их жертв**, а также появлением роющих грунтоедов, которые впервые стали копать в грунте вертикальные ходы, что вело к обогащению кислородом верхнего слоя осадка и открывало новые возможности для других донных обитателей.
- Эволюционная «цепная реакция»: положительная обратная связь между появлением новых видов животных (хищников, роющих грунтоедов, организмов со скелетом) и новых экологических ниш, которые этими животными невольно создавались для следующих «поколений» новых видов.

Адаптивная диверсификация (адаптивная радиация) и «цепные реакции» видообразования

- Кембрийский взрыв – яркий (возможно, самый яркий) пример адаптивной радиации
- Адаптивная радиация – быстрая дивергенция после проникновения в обширную свободную область адаптивного пространства.
- Такое проникновение м. произойти в рез-те эволюционного «изобретения», изм. условий среды (напр., рост O_2 , хардграунды, травяные биомы), заселения нового озера, острова и т.п.)
- Ускорение за счет «цепных реакций»: новые виды 1) создают ниши для будущих новых видов, 2) стимулируют «гонку вооружений».
- Видообразование – самоускоряющийся процесс (возможен гиперэкспоненциальный рост числа видов).

Видообразование у мух-пестрокрылок: незапланированный эволюционный эксперимент



Мухи *Rhagoletis* «боярышникового» вида спариваются исключительно на боярышнике.

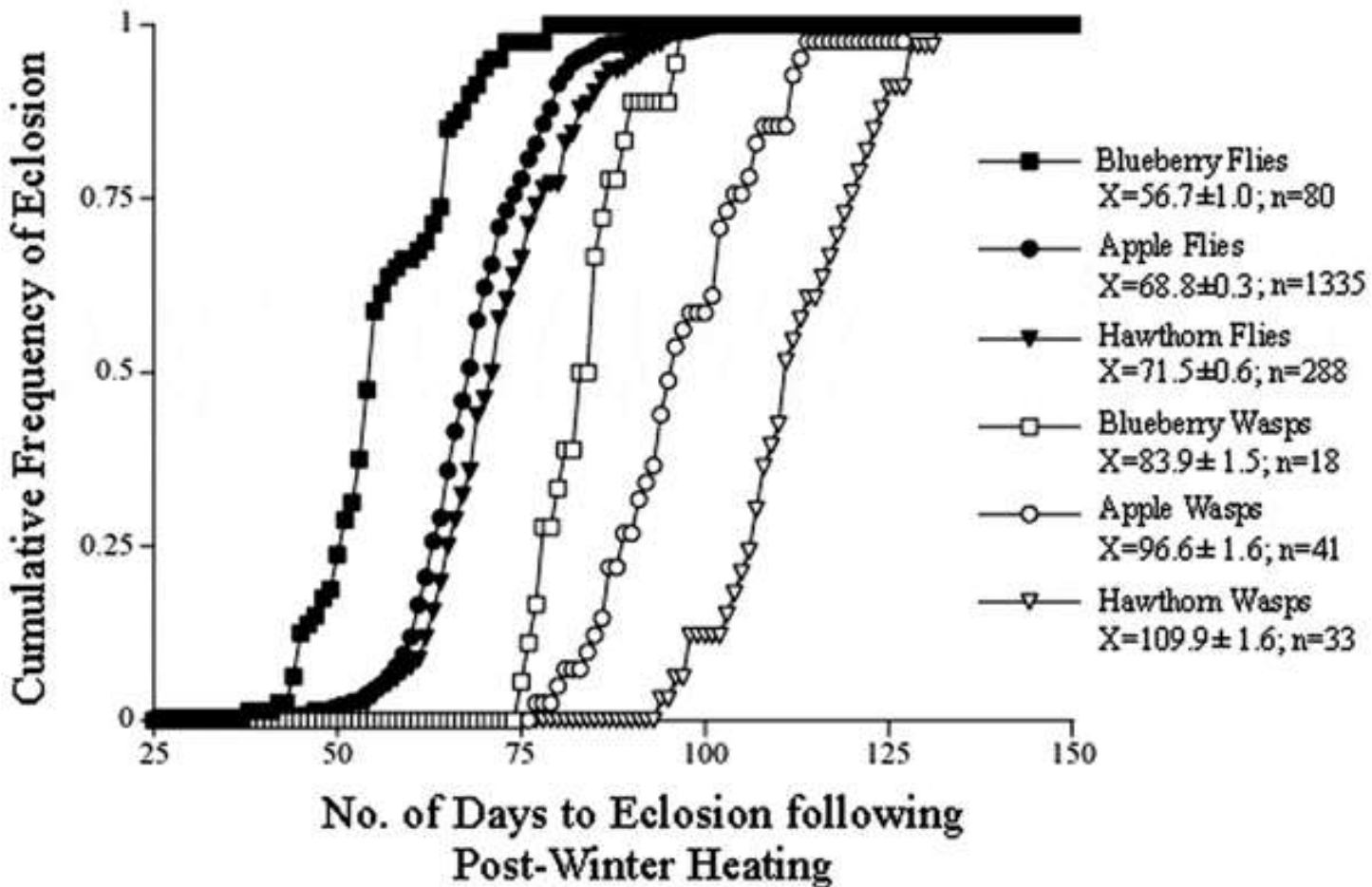
1647 г. – первое упоминание о яблонях в Америке

1864 г. – началось вот что:





Наездник *Diachasma alloeum* на яблоке, зараженном личинками мух *Rhagoletis pomonella*.



Согласованные различия в сроках выхода из куколки у трех видов мух и трех пород (зарождающихся видов) наездников. *По горизонтальной оси:* время в днях от момента вынимания куколок из холодильника («конца зимы») до вылупления взрослого насекомого. *По вертикальной оси:* доля вылупившихся насекомых. *Черные значки — мухи, белые — наездники* (Forbes et al., 2009)

- Появление нового кормового растения стало стимулом для видообразования у мух *Rhagoletis*
- Видообразование у мух *Rhagoletis* стало стимулом для видообразования у их паразитов — наездников *Diachasma*
- Наездники, скорее всего, стимулировали видообразование у мух, т.е. влияние взаимное

Антагонистическая коэволюция может приводить к формированию сверхразнообразных сообществ

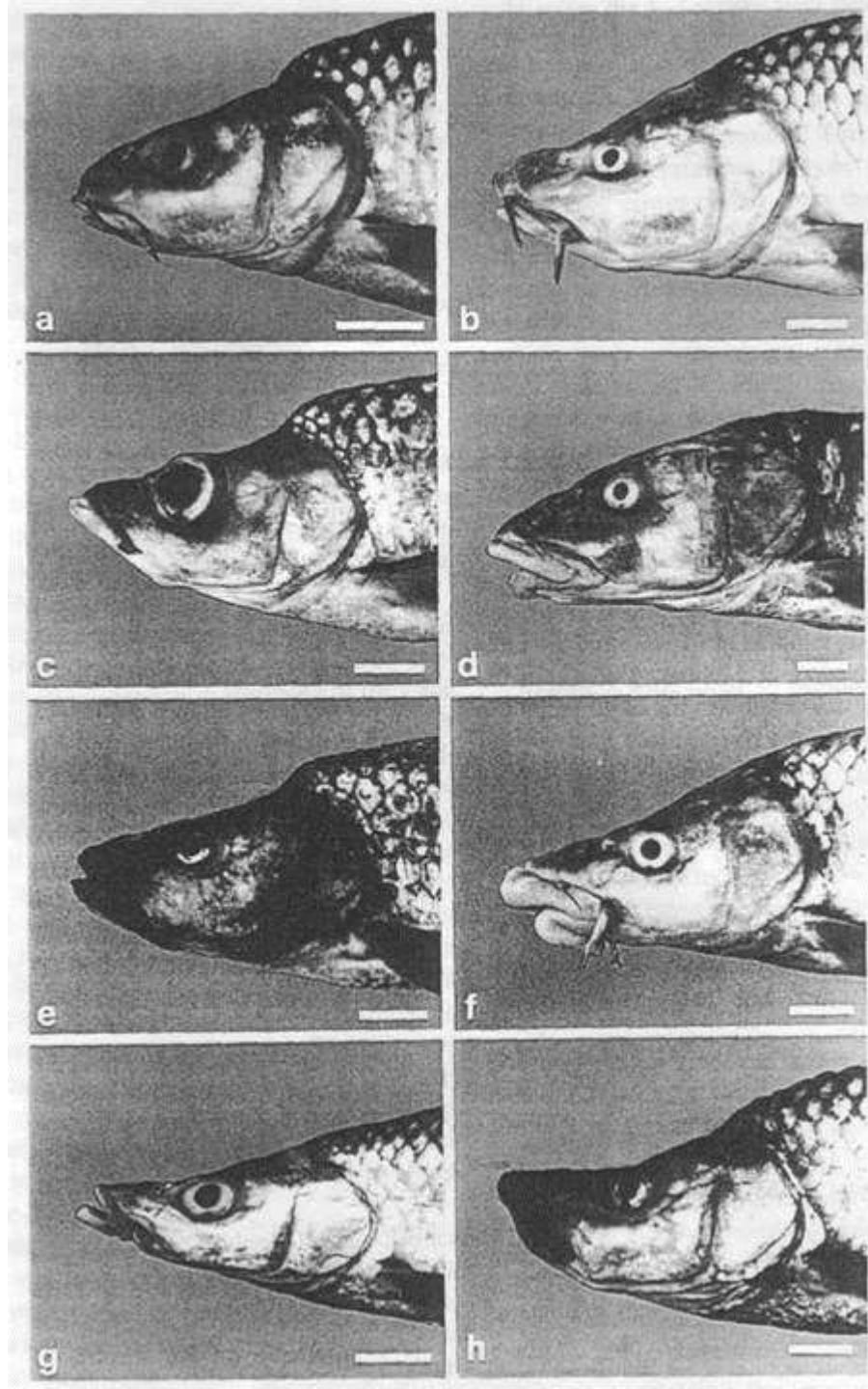


муха *Blepharoneura* sp., цветы *Gurania acuminata* (левее — мужские, правее — женские), наездник на мужском цветке *Gurania spinulosa*.

В цветах двух видов *Gurania* (всего 4 типа цветов) обитает сверхразнообразное сообщество насекомых: 14 видов мух *Blepharoneura* (личинки развиваются в чашелистиках) и 18 видов наездников (развиваются в личинках мух). Личинки большинства наездников успешно развиваются только в одном виде мух, большинство мух уязвимы только для одного вида наездников и защищены от остальных. Постоянные попытки спастись от паразитов стимулируют видообразование у мух, что, в свою очередь, подстегивает видообразование у наездников. Эволюционная гонка вооружений между паразитами и хозяевами приводит к узкой специализации (дробному делению ниш) и способствует формированию сверхразнообразных сообществ на одном и том же кормовом растении (Condon et al., 2014).

Быстрое симпатрическое формообразование в природе: усачи озера Тана

- Менее, чем за 30 тысяч лет из единственной формы (а, *Barbus intermedius*) образовалось 14 форм.
- Генетический анализ подтверждает их эндогамию. Гибриды сравнительно редки.
- Различия между формами сопоставимы с межродовыми
- 8 из 14 морфотипов стали хищниками (уникальный случай для карповых рыб)



Большие африканские усачи оз. Тана



B. acutirostris



B. brevicephalus



B. megastoma



B. nedgia



B. crassibarbis



B. dainellii



B. platydorsus



B. surkis



B. gorgorensis



B. gorguari



B. truttiformis



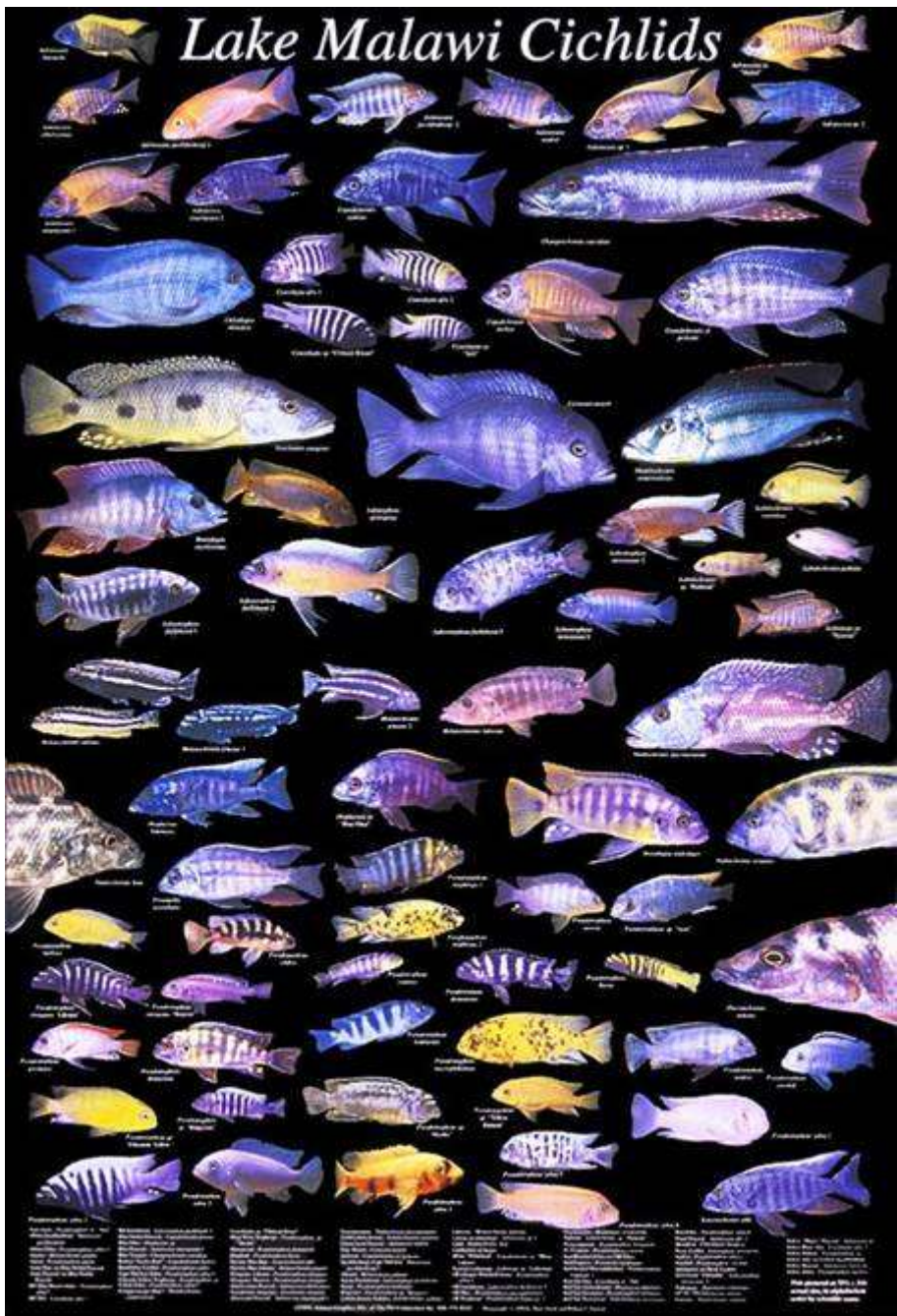
B. tsanensis



B. longissimus

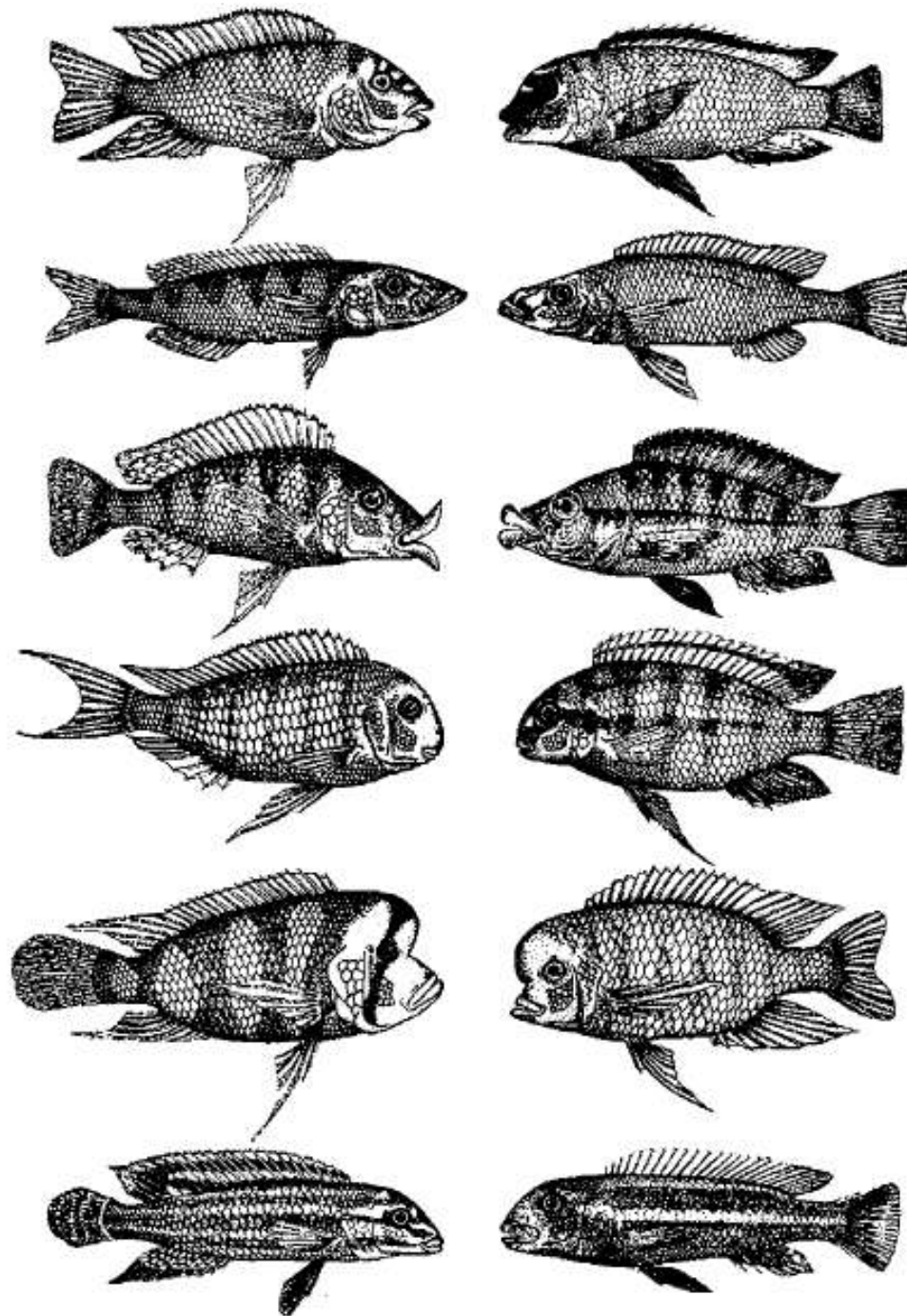


B. macrophthalmus



Сотни видов цихлид возникли в оз. Малави за 2 млн. лет, в оз. Виктория – за 120 тыс. лет. Окраска связана с прозрачностью воды (в Виктории – более мутная, коротковолновый свет не проходит).

Параллельная эволюция сходных экоморф (морфологических типов, связанных с определенным типом питания) у цихлид из озер Танганьика (слева) и Малави (справа). Виды, живущие в одном озере, более родственны друг другу, чем любому виду из другого озера, хотя внешне пары экоморф из разных озер очень похожи. Из *Albertson, Kocher, 2006.*



Динамика биоразнообразия в фанерозое

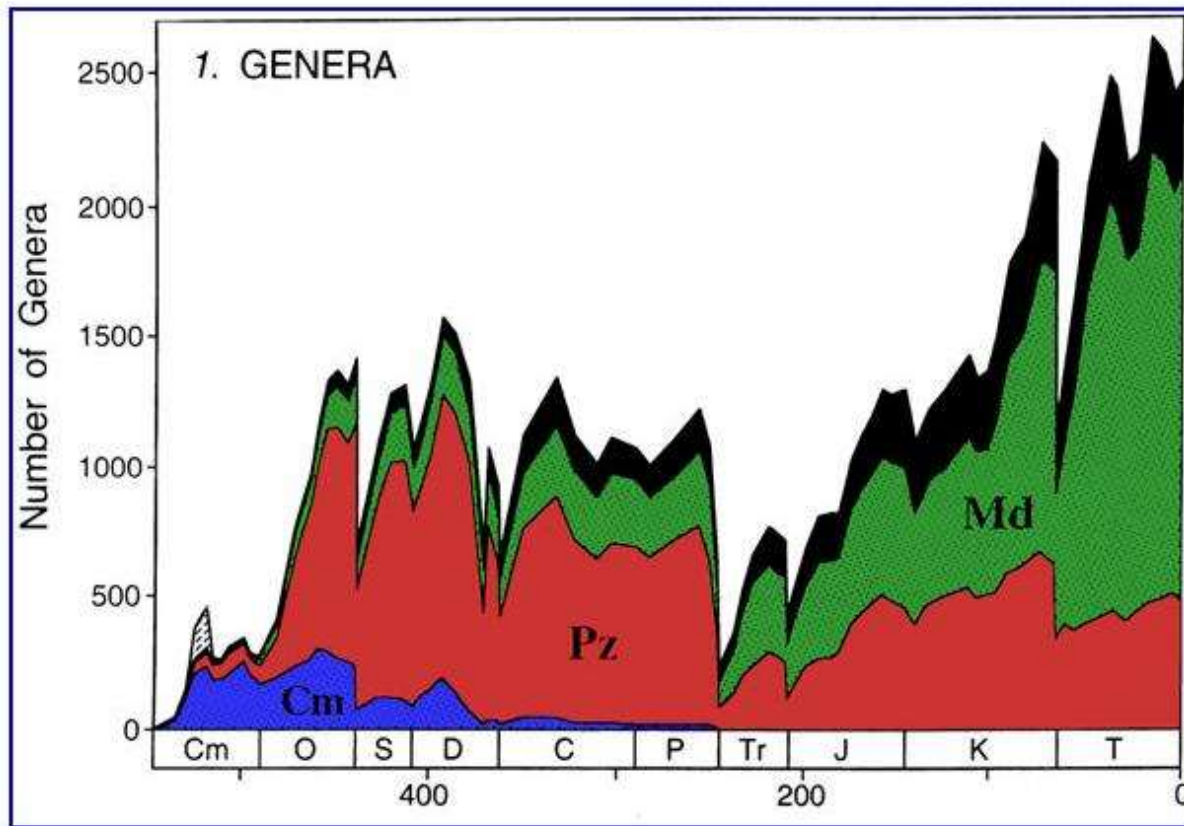
- большие международные базы данных по пространственно-временному распространению ископаемых организмов позволяют (для фанерозоя) проводить количественный анализ эволюции биоразнообразия



Jack Sepkoski (1948-1999)

База данных Дж. Сепкоски: стратиграфическое распространение свыше 35000 морских родов

Welcome to Sepkoski's Online Genus Database!



<http://strata.geology.wisc.edu/jack/>

База данных М. Бентона: стратиграфическое распространение свыше 5500 морских и континентальных семейств

THE FOSSIL RECORD HOME DOWNLOAD SUMMARIES SEARCH PLOT CONTACT

Recording the history and d
30 phyla, 122 classes, i

HOME

- ▶ [INTRODUCTION](#)
- ▶ [SPREADSHEET KEY & CONVENTIONS](#)

***The Fossil Record 2* by Benton, M. J. (editor) 1993. Chapman & Hall, London, 845 pp.**
The Fossil Record 2 is a near-complete listing of the diversity of life through time, compiled at the level of the family. We have made the basic data available in various forms so you can download all or part of the listing, or search for particular families, orders, phyla. More interactive versions are currently being developed.

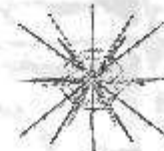
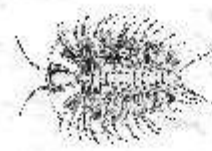
Introduction to the database
The family range data from *The Fossil Record 2* (Benton, M. J., ed., Chapman & Hall, London, 845 pp.) were compiled in Excel by Dr Mary Benton. She has recorded all families, or family-surrogates (plesions, undivided orders, unassigned species and genera), one per line. Additional data on major suprafamilial assignments and broad habitat designations (marine, continental, littoral, etc.) are noted in columns 2-5. The recorded range of each family is then indicated in the subsequent columns 6-91, which correspond to the Hadean to Holocene time divisions used in *The Fossil Record 2*.

Each phylum, or class, is recorded independently in its own file, and these may be located on the contents page. There are two files for angiosperms since the stratigraphic range data have been recorded in several different ways. The file 'Angiosperms 1' is based on macroplant remains. The plant part that gives the oldest record is indicated in column 4. Where there is no fossil record, NFR is entered in column 92. Ranges in 'Angiosperms 1' begin with earliest mention in the Plant Fossil Record, and not with the earliest mention in the comments section in the text of *The Fossil Record 2*. The file 'Angiosperms 2' contains age evidence from macroplant remains and palynomorphs as well, based on data from Muller, given in *The Fossil Record 2*. Where some family pollens are identical to another, and cannot be exclusively identified, the age range of that which can be identified is included; e.g. Amaranthaceae is the same as Chenopodiaceae, so that the Muller first for Amaranthaceae is given as that for Chenopodiaceae, i.e. col. 77.

<http://www.fossilrecord.net/fossilrecord/index.html>



The Paleobiology Database

[Home](#)[Search](#)[Download](#)[Analyze](#)[About](#)[Log in](#)[+ Distribution](#)[+ Taxonomy](#)[+ Stratigraphy](#)[+ Tools](#)[+ Explore](#)[+ Activities](#)[+ Info](#)

New collections

Westmoreland State Park,
Eastover Formation

Cat Creek

Sierra Hermosa de Santa
Rosa [upper La Péna
Fm]

Guemdae-chon

Kyesan-ch'on/Dongjeom-ni

TU 1278, Río Gurabo
[Gurabo Fm]

Locality J89105, small
tributary of Hwangji
River in Jangseong

Dodge's Creek

Borsbeek, Pleistocene

Dongjeom, DJ 500

Sud-Sacaco West

Svatá Dobrotivá

Loc. 36, Bow River
[Leyland Mbr, Cardium
Fm]

NYSM locality 5933

Nkalagu quarries [Agwu
Shale]

USGS D13294, Judith
River [Kevin Mbr,
Marias River Shale]

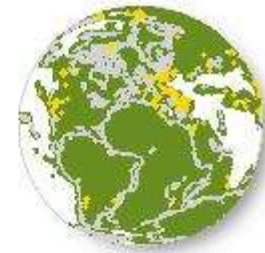
NYSM locality 5898

Ringerike

Erratic block from Orłowo

Welcome to the PaleoDB

The Paleobiology Database is a scientific organization run by paleontological researchers from around the world. We are bringing together taxonomic and distributional information about the entire fossil record of plants and animals. Everyone is welcome to use our data.



This hour's totals

29959 references
147607 taxa
89371 collections
803429 occurrences
221 contributors
96 institutions
17 countries

Site addition

Find out what topics
go together and
figure out where to
publish by
analyzing words in
paper titles

Featured publication

A. J. W. Hendy. 2009.
The influence of
lithification on Cenozoic
marine biodiversity
trends. *Paleobiology*
35:51-62 (#87)

→ [see more](#)

New members

Björn Kröger,
Museum für
Naturkunde, Berlin

Marc Laflamme,
Yale University

Alex Lin, Yale
University

Now entering data

Austin Hendy
Yale University

Wolfgang Kiessling
Museum für Naturkunde

Björn Kröger
Museum für Naturkunde

Torsten Liebrecht
Museum für Naturkunde

Uta Merkel
Museum für Naturkunde

Phil Novack-Gottshall
University of West Georgia

Carrie Schweitzer
Kent State University

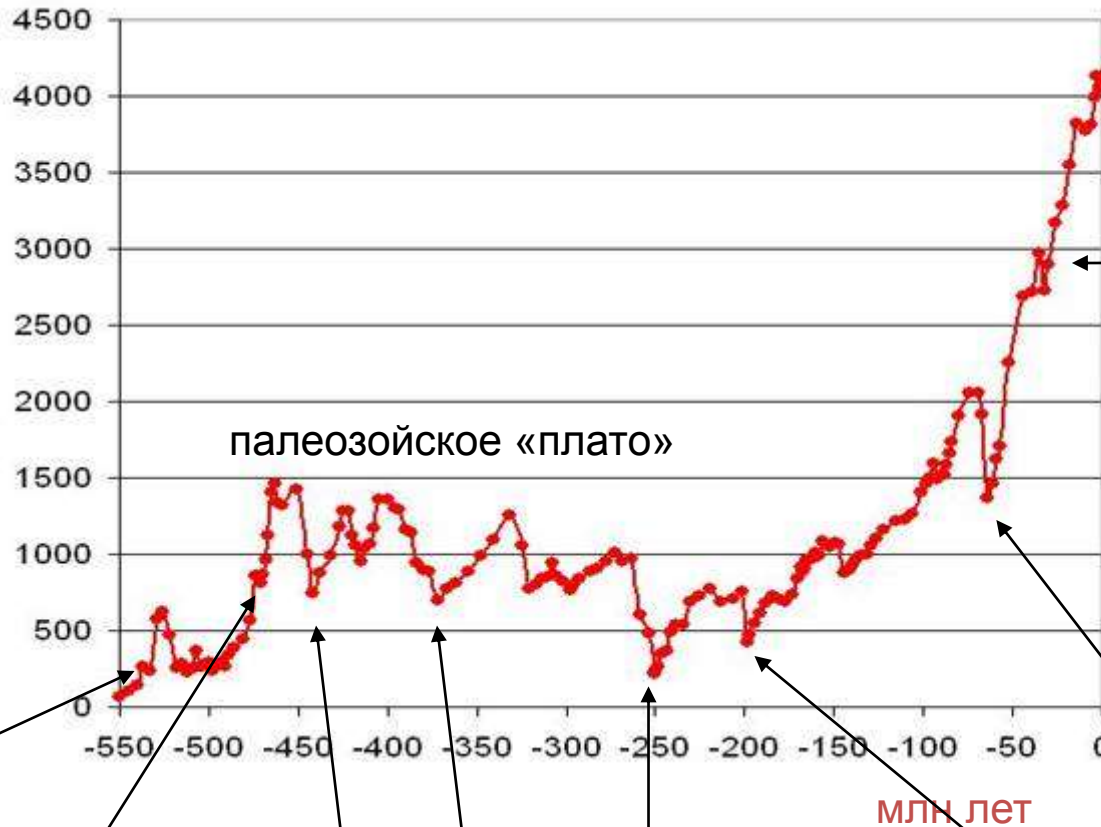
Mark Uhen
University of Alabama

Loic Villier
Université de Provence

Pete Wagner
Smithsonian Institution

<http://paleodb.org/>

Разнообразие фанерозойских морских животных (число родов)



кембрийская радиация

ордовикская радиация

вымирание в конце ордовика. На суше - первые сосудистые растения.

вымирание в конце девона. Первые тетраподы

великое пермотриасовое вымирание

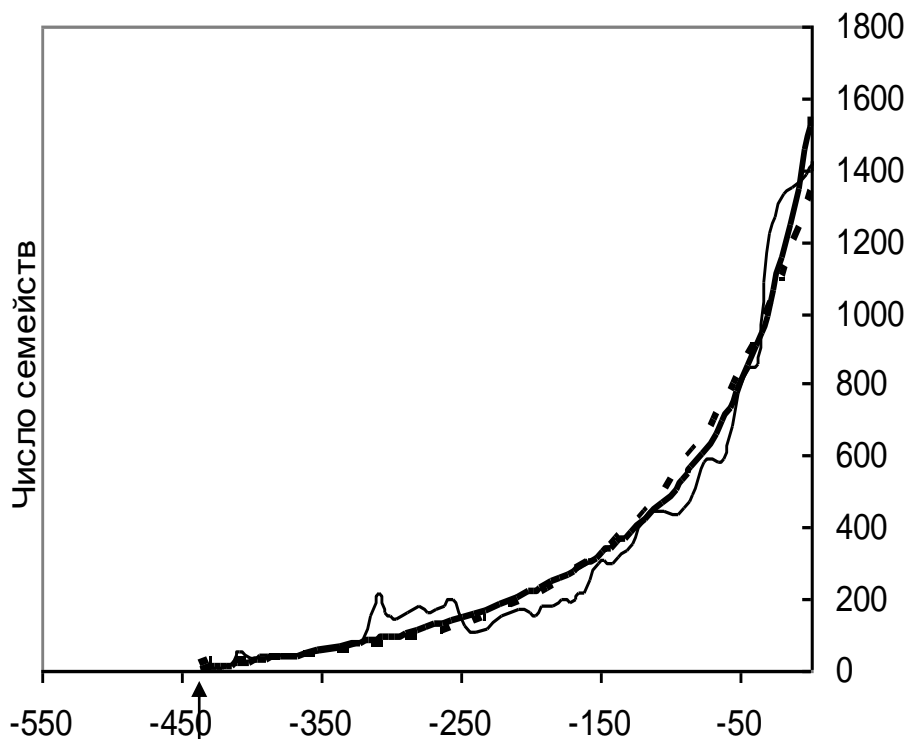
вымирание в конце триаса. На суше - первые млекопитающие и динозавры.

мел-палеогеновое вымирание

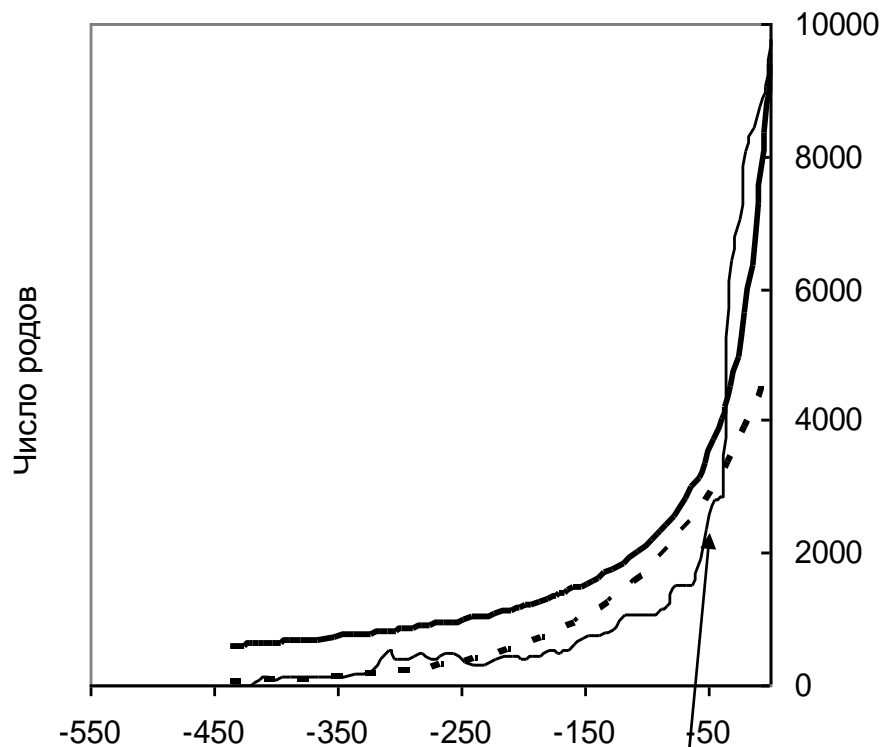
кайнозойский рост (за счет гастропод, двустворок, ракообразных, костистых рыб)

Динамика разнообразия континентальной биоты хорошо описывается экспоненциальной или гиперболической моделью (на уровне семейств и родов).

пунктир - экспоненциальный тренд,
сплошная линия - гиперболический тренд

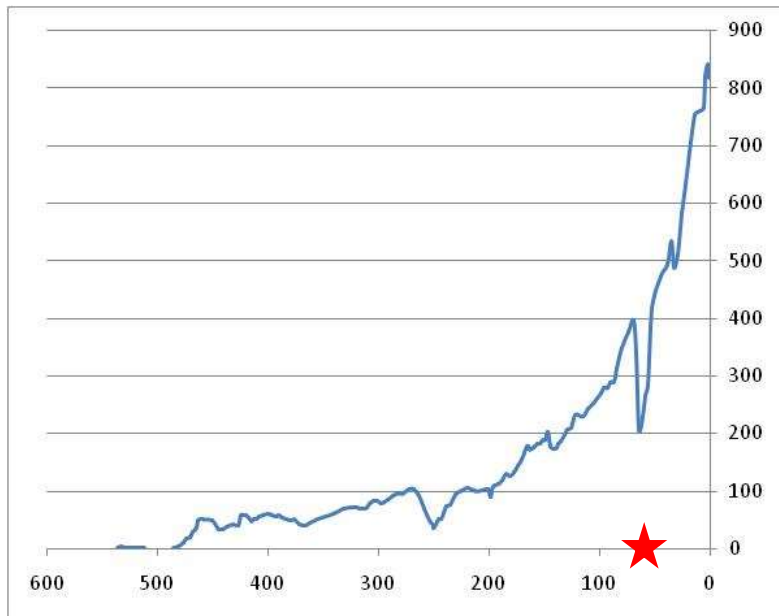


ранний силур: начало интенсивного освоения суши, экспансия сосудистых растений

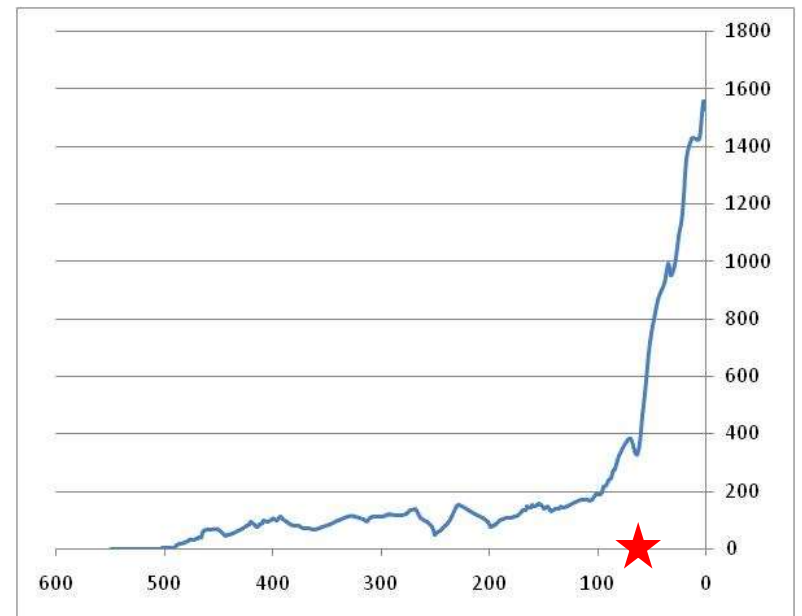


стремительный рост в кайнозое – за счет экспансии покрытосеменных и тех животных, которые с ними коэволюционировали: насекомые, птицы, млекопитающие

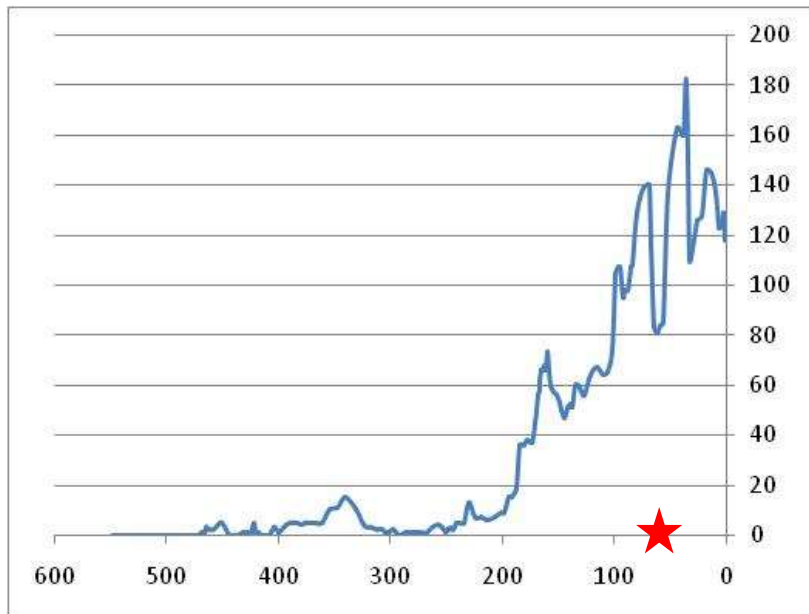
Bivalvia



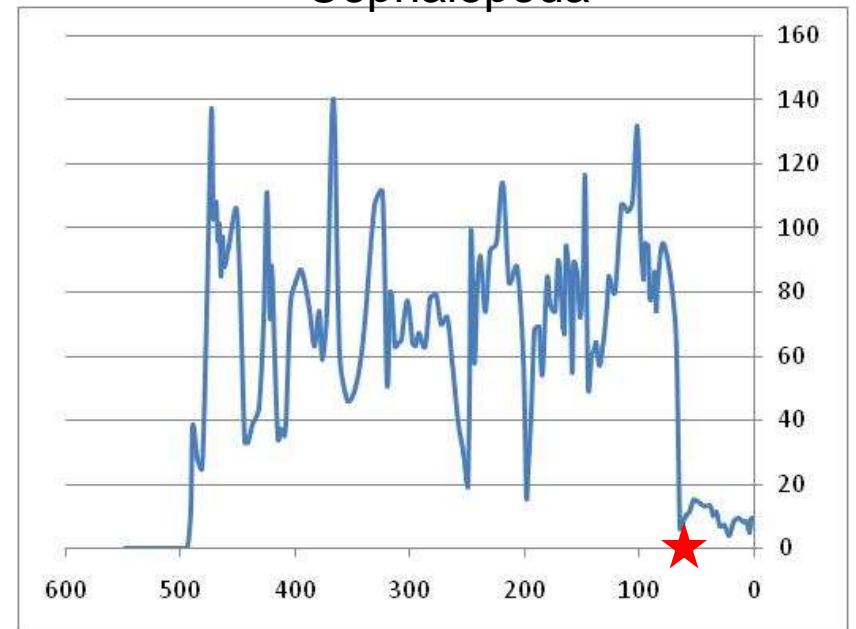
Gastropoda



Echinoidea



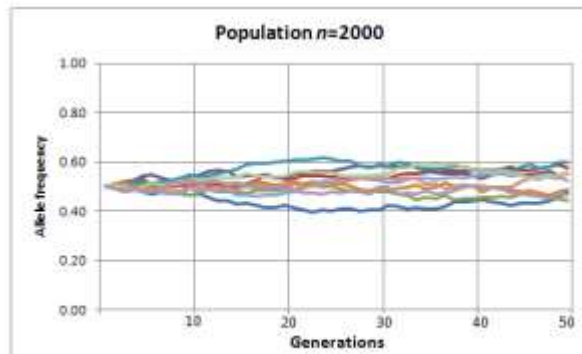
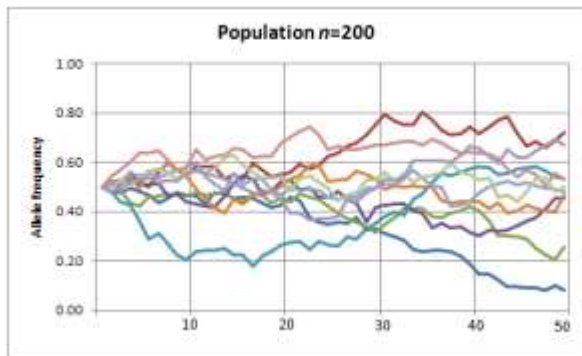
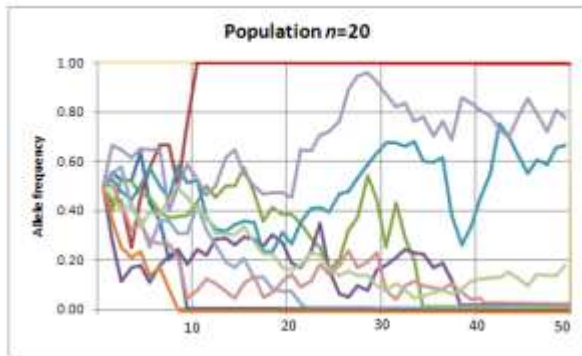
Cephalopoda



Методы детекции следов отбора

на основе анализа соотношения
синонимичных и несинонимичных
нуклеотидных различий

Даже в отсутствие отбора в геноме накапливаются изменения!



H0: «нейтральная эволюция», только под воздействием генетического дрейфа!

H1: «ннейтральная эволюция», под воздействием естественного отбора. Однако схожий эффект может давать сложная популяционная история.

Многие тесты, позволяющие отличить H0 от H1, дают одинаковые значения при действии естественного отбора и изменении параметров популяции (дистанция D по Таджиме < 0 при движущем отборе и при резком увеличении численности, $F_{st} < 0$ при инбридинге и при подразделенности популяций)
То есть применять лучше несколько тестов.

Отбор бывает разный:

Движущий (положительный, positive selection)

«Стабилизирующий», или очищающий (отрицательный, negative, or purifying selection)

Балансирующий

Методы детекции отбора на уровне последовательностей

Отношение несинонимичных замен к синонимичным (Ka/Ks)

ratio of the number of nonsynonymous substitutions per non-synonymous site (Ka) to the number of synonymous substitutions per synonymous site (Ks)

Ka (или K_N) – среднее число несинонимичных замен на несинонимичный сайт (т.е. по отношению к общему числу возможных)

Ks – среднее число синонимичных замен на синонимичный сайт

$Ka/Ks > 1$ – положительный отбор

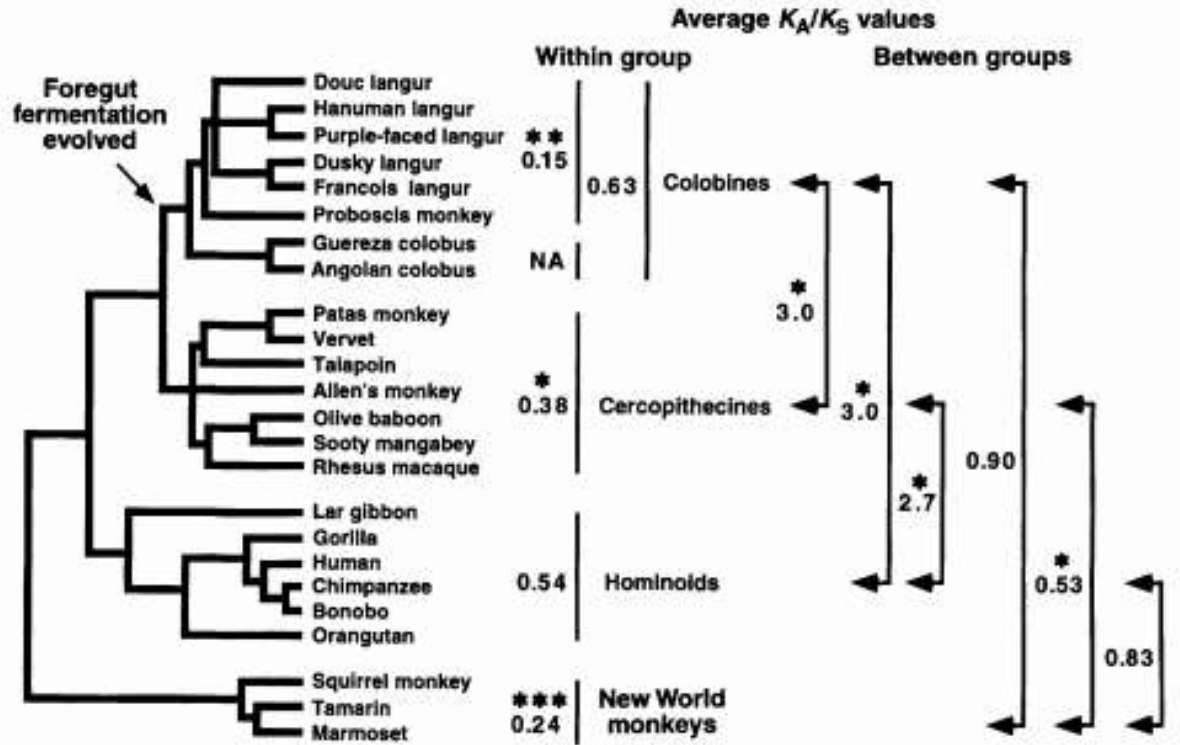
$Ka/Ks \approx 1$ – нет отбора, нейтральная эволюция

$Ka/Ks < 1$ – очищающий отбор

Применяется при сравнении разошедшихся гомологичных последовательностей – ортологов или паралогов.

LETTERS TO NATURE

FIG. 1 Phylogeny of the primate species used in this study, showing average K_A/K_S ratios within and between groups. K_A and K_S group averages were calculated as described¹⁷ using the SEND computer program. The within-group average from the two African colobus species could not be calculated because the two sequences are identical. Statistical significance was calculated by t-tests, with P values as follows: *, <0.05; **, <0.01; ***, <0.005. The branching order of the major groups of anthropoid primates (New World monkeys, hominoids and Old World monkeys) has been established by numerous studies. The well-supported mitochondrial DNA phylogeny of the hominoids is presented. The cercopithecine phylogeny represents a combination of molecular and morphological studies. The overall colobine phylogeny is consistent with both our mtDNA phylogeny of this group (R.V. Collura and C.-B.S., manuscript in preparation) and phylogenetic analysis of the complete coding region of the lysozyme sequences (data not shown). Those branching orders shown as multifurcations were not resolved by available sequence data; however, changing the branching



order of these lineages did not change the results of our analyses in any meaningful manner, because the DNA sequences from the species involved are so similar.

Лизоцимы — белки антимикробной защиты — быстро эволюционировали в отряде приматов.

Надо смотреть на звездочки, уровень значимости. Почти все K_A/K_S значимо отличаются от нейтрального. Особенно большое K_A/K_S в линии лангуров — приобретение лизоцимами ферментативной функции. Все это пример быстрой эволюции белков антимикробной защиты

TABLE 2 Number of replacement and synonymous substitutions for fixed differences between species and polymorphisms within species

	Fixed	Polymorphic
Replacement	7	2
Synonymous	17	42

A G-test of independence (with the Williams correction for continuity)¹ was used to test the null hypothesis, that the proportion of replacement substitutions is independent of whether the substitutions are fixed or polymorphic. $G=7.43$, $P=0.006$.

Фиксированные Полиморфные

Синонимичные

D_s

P_s

Несинонимичные

D_n

P_n

$D_n/D_s > P_n/P_s$ – указание на положительный отбор

Фиксированные Полиморфные

Синонимичные

17

42

Несинонимичные

7

2

$7/17 > 2/42$

Данные из статьи McDonald, Kreitman, 1991 по заменам в гене алкогольдегидрогеназы у дрозофил.



Reconstructing the evolutionary history of *microcephalin*, a gene controlling human brain size

Patrick D. Evans^{1,2}, Jeffrey R. Anderson¹, Eric J. Vallender^{1,2}, Sun Shim Choi¹ and Bruce T. Lahn^{1,*}

¹Howard Hughes Medical Institute, Department of Human Genetics and ²Committee on Genetics, University of Chicago, Chicago, IL 60637, USA

Received February 24, 2004; Revised and Accepted March 25, 2004

Один из генов, сильно менявшихся на протяжении истории отряда приматов - микроцефалин



Нонсенс-мутации в этом гене вызывают первичную микроцефалию

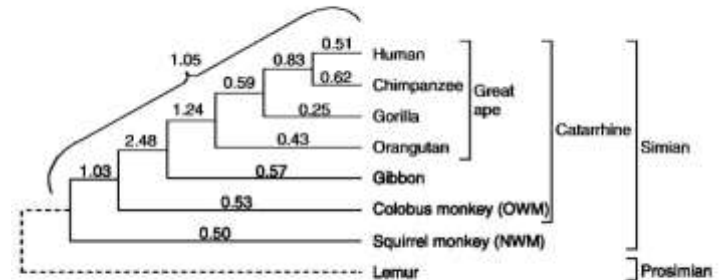
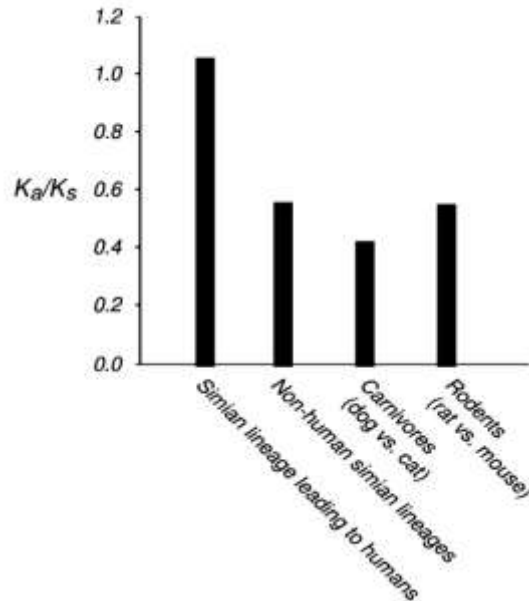


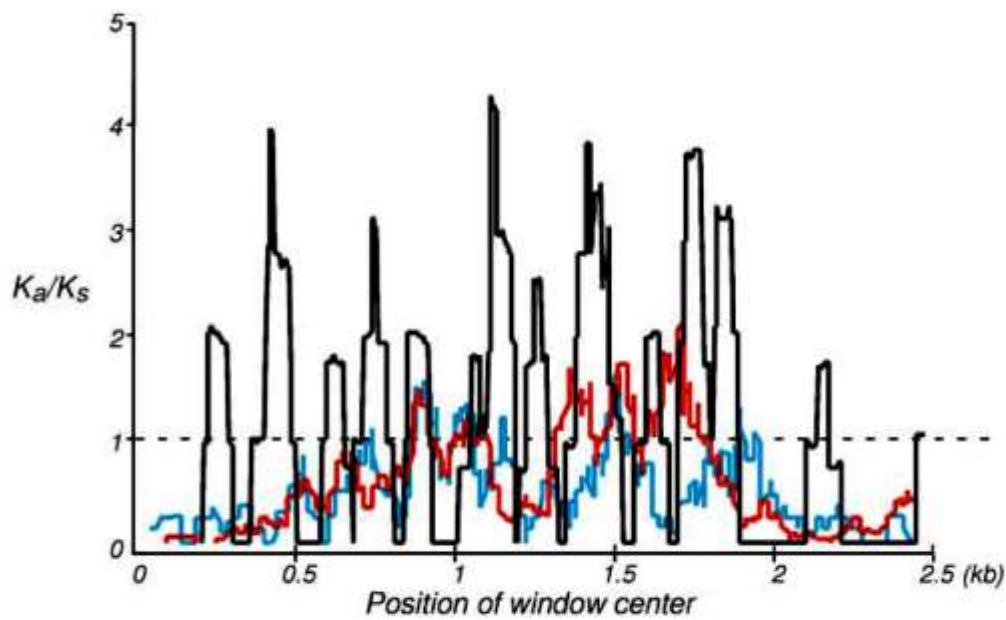
Figure 1. Evolution of *microcephalin* within primates. The K_a/K_s ratios of individual phylogenetic segments are indicated. The K_a/K_s of the entire lineage from simian progenitors to humans is also indicated. OWM: Old World monkey; NWM: New World monkey.

Это применили тест М-К
 $Dn/Ds > Pn/Ps$ – указание на
 положительный отбор.
 $64/19 > 11/11$, т.е. был положит. отбор

Table 1. Numbers of non-synonymous (N) and synonymous (S) changes in *microcephalin*

	N	S	P -value
Polymorphism within humans ($n = 54$)	11	11	
Divergence between simian progenitors and humans	64	19	0.015

n is the number of haploid human genomes sampled; P -value is calculated from Fisher's exact test.

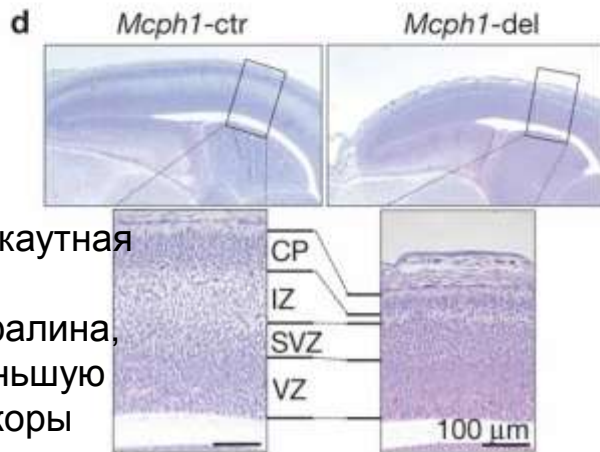
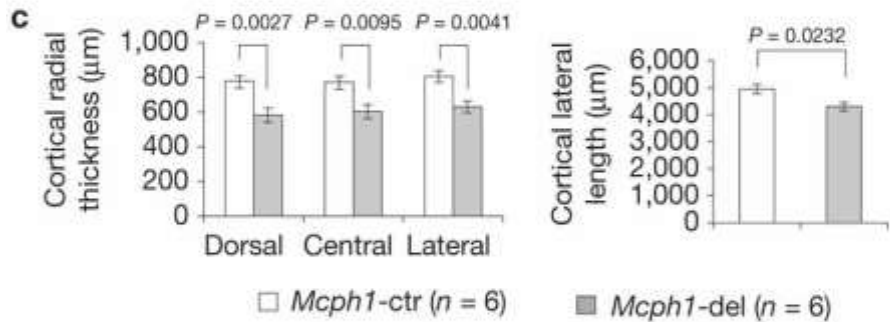
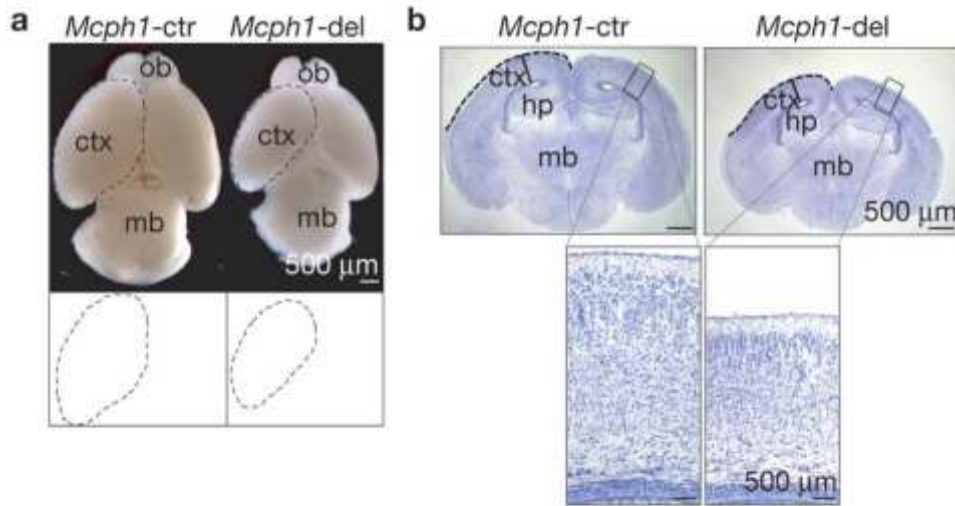


— Catarrhine ancestors to humans
 — Carnivores (dog vs. cat)
 — Rodents (rat vs. mouse)

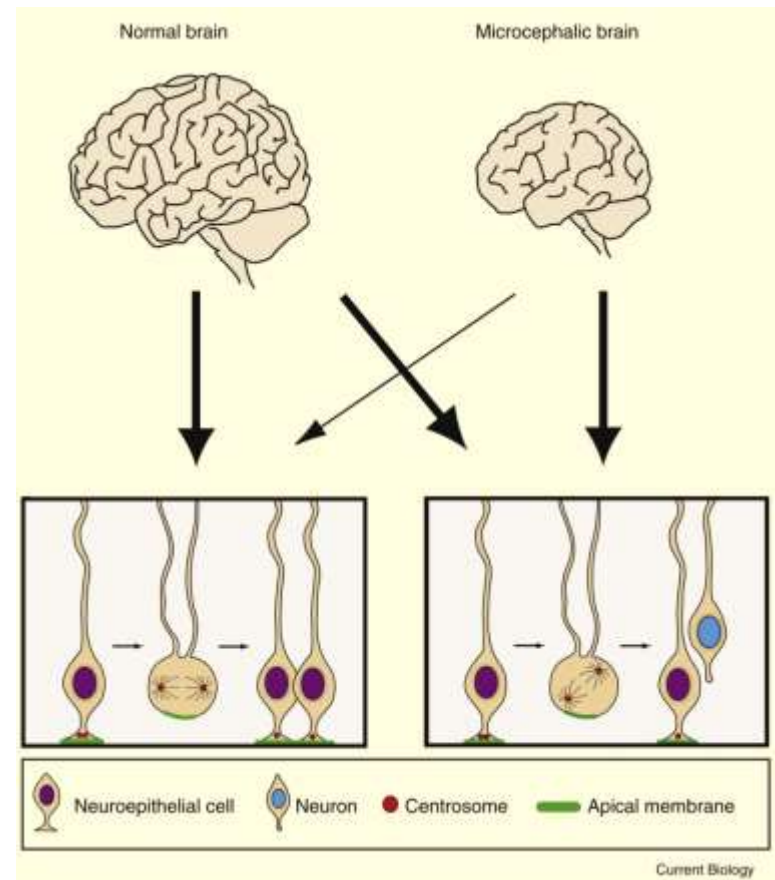
Это применили тест Ka/Ks

Размер окна здесь брали
 25 пар оснований

В человеческой линии
 закреплялись полезные
 мутации в нескольких
 сайтах, зато в других –
 сильный очищающий
 отбор. У человека тоже
 глубокие ямы. Одни
 позиции под + отбором,
 другие — под -



Мышь, нокаутная по гену микроцефалина, имеет меньшую толщину коры



Микроцефалин и еще несколько генов, претерпевших быструю адаптивную эволюцию в линии гоминид, связаны с регуляцией клеточного деления в нейроэпителиальных клетках. При симметричном делении нейроэпителиальная клетка делится на две нейроэпителиальные, при асимметричном — на нейроэпителиальную и нейробласт. Чем больше симметричных делений — тем толще получится кора.

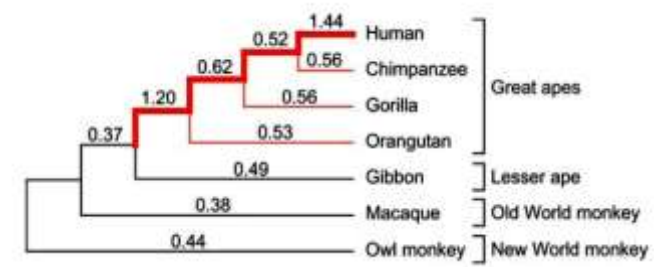
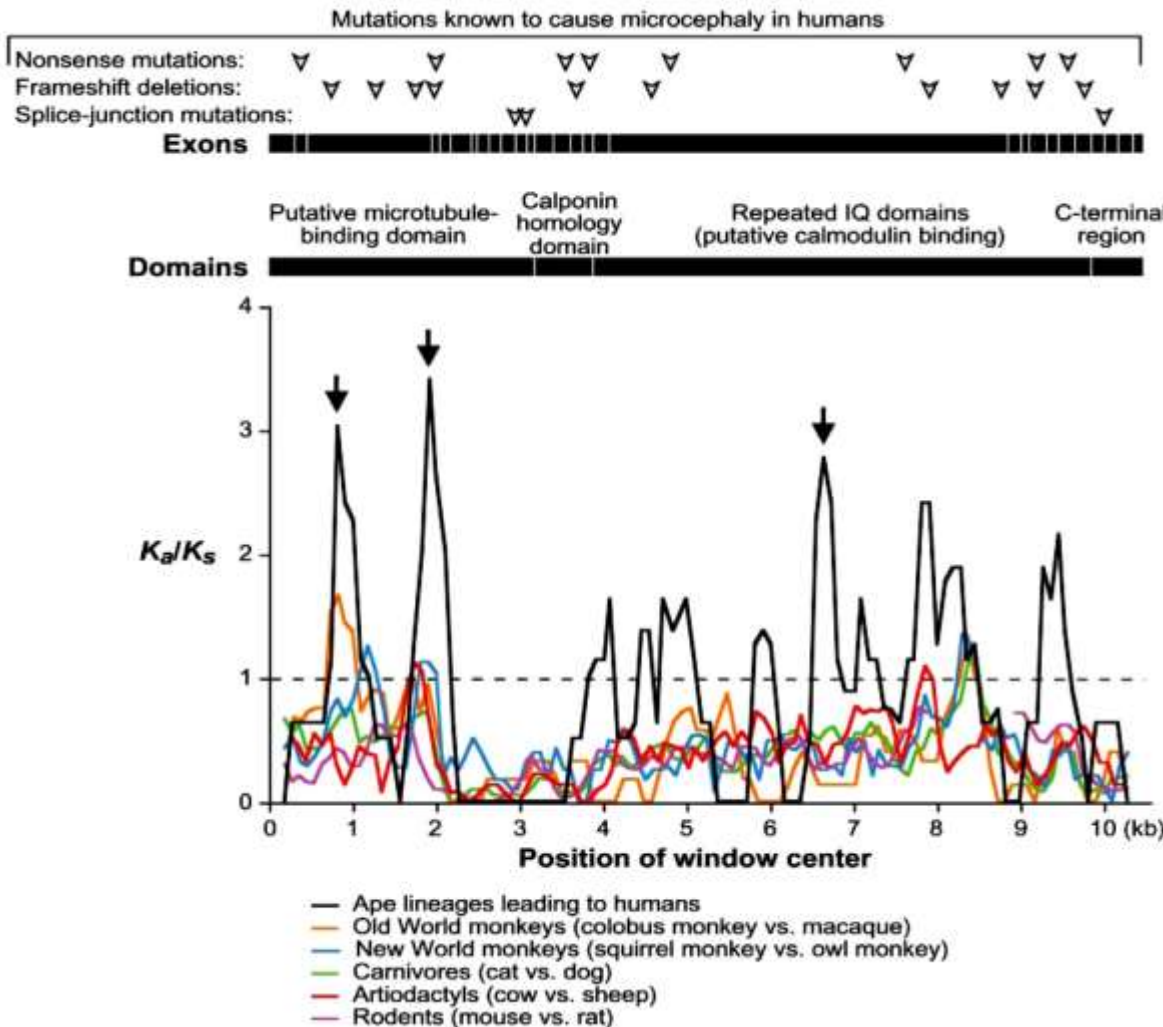
Еще один ген, влияющий на толщину коры — ASPM (abnormal spindle-like microcephaly) Мутации в нем также служат причиной первичной микроцефалии у человека. Он также претерпел быструю адаптивную эволюцию в линии ГОМИНИД

Table 1. The numbers of non-synonymous (*N*) and synonymous (*S*) nucleotide changes in *ASPM*

	<i>N</i>	<i>S</i>	<i>P</i> -value
Polymorphism within human populations (<i>n</i> = 80)	6	10	
Divergence between human and last human/chimpanzee ancestor	19	7	0.025

n denotes the number of haploid genomes sampled; *P*-value is from Fisher's exact test.

19/7 > 6/10 - +отбор



Красным выделены ветви, в которых K_a/K_s значимо отличается от нейтрального. **Отбор все-равно движущий. $K_n/K_s < 1$, но больше, чем в других ветвях (Li, 1993).** Основная адаптивная эволюция, в отличие от микроцефалина — на участке от шимпанзе к человеку

Мутации в генах микроцефалин и ASPM, вызывающие первичную микроцефалию у человека

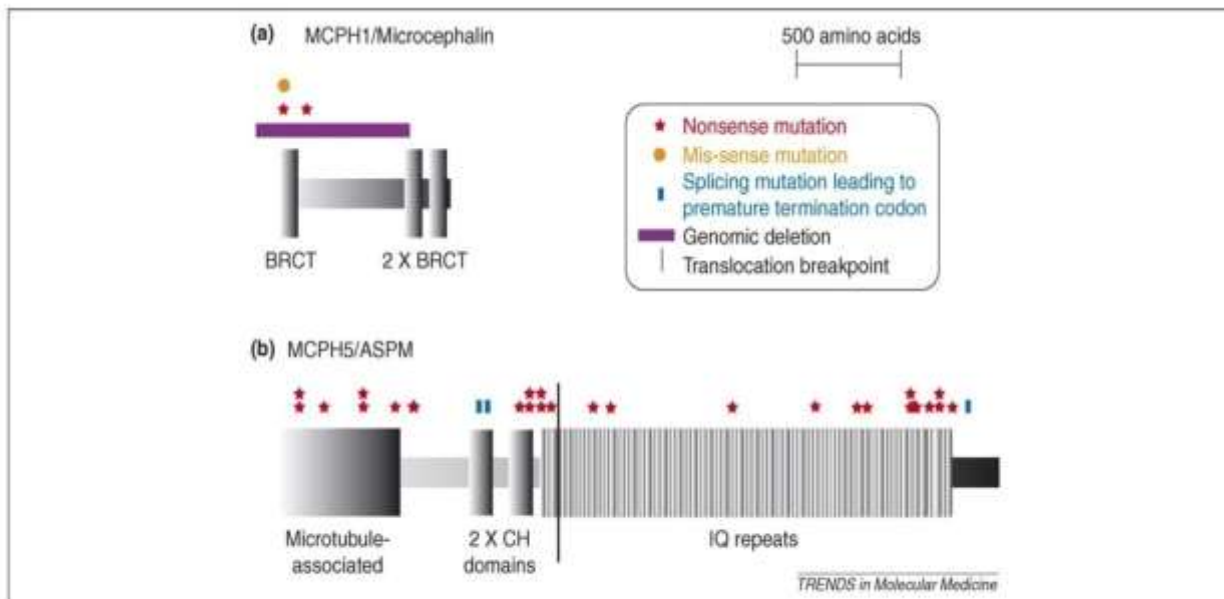


Figure 3. Mutations reported in *MCPH1* (a) and *ASPM* (b). A microdeletion that includes the promoter region and first nine exons of *MCPH1* is indicated by a horizontal line [20]. The translocation breakpoint in the *ASPM* gene described by Pichon *et al.* [70] is depicted by a vertical line. Recurrent mutations are denoted by an additional star.

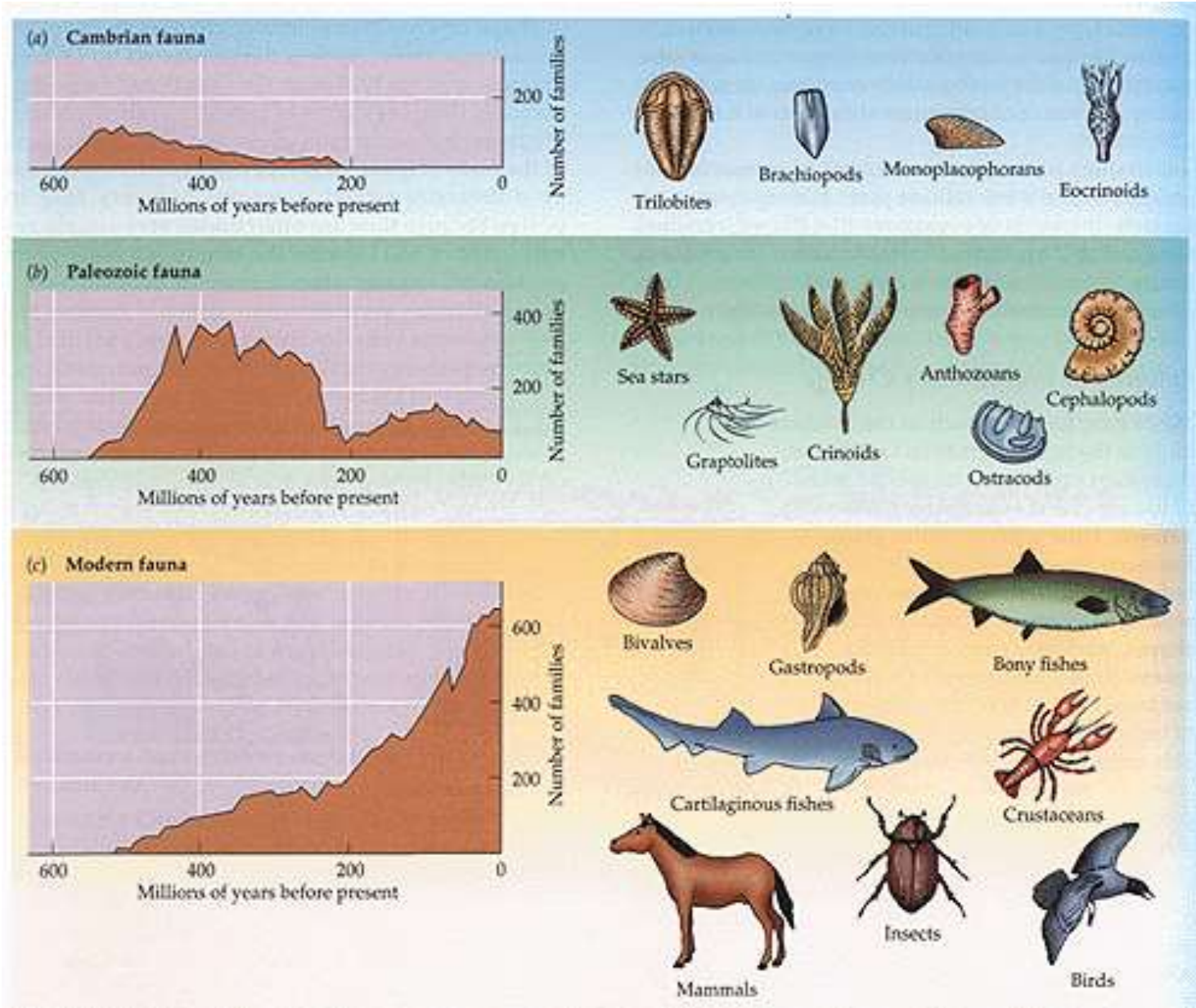
Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

Лекция 17+
(дополнительная)

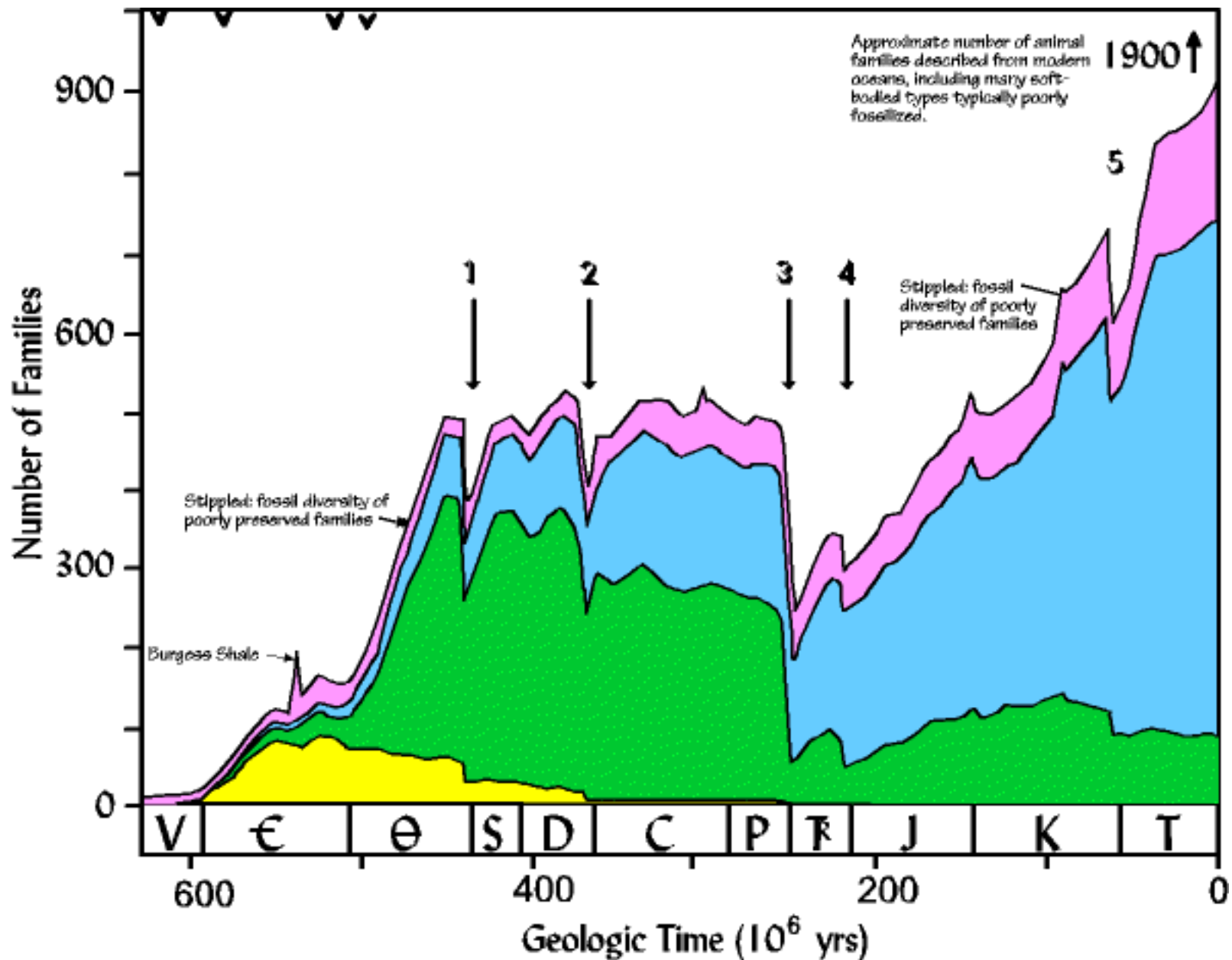
markov_a@inbox.ru

Динамика биоразнообразия в фанерозое

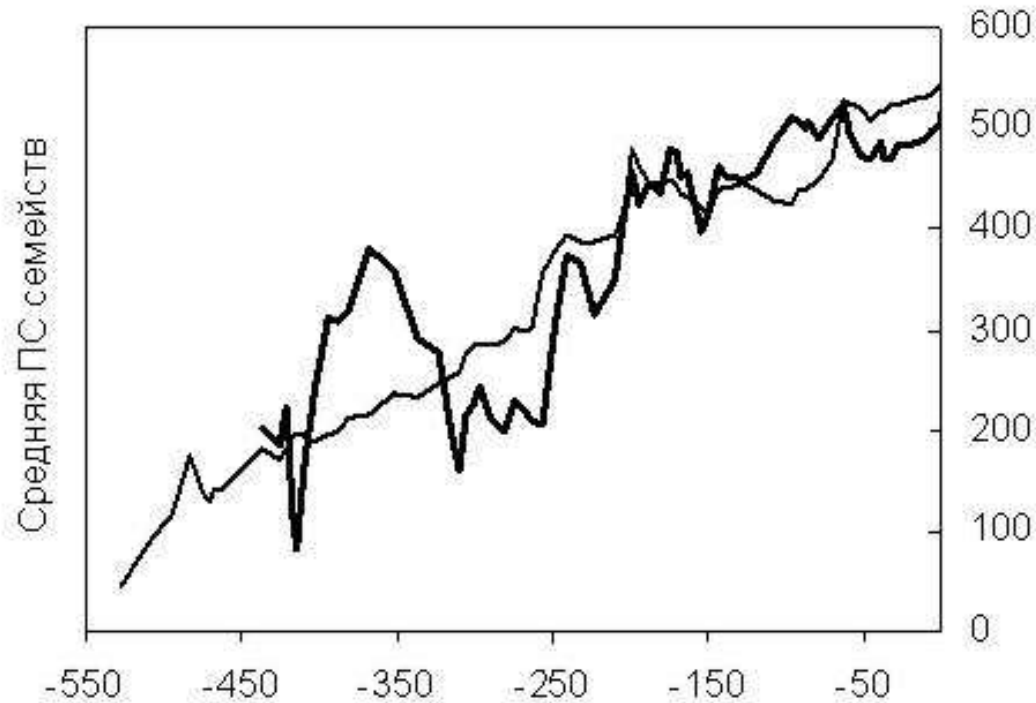
- большие международные базы данных по пространственно-временному распространению ископаемых организмов позволяют (для фанерозоя) проводить количественный анализ эволюции биоразнообразия



Три «эволюционные фауны». Различаются по исторической динамике разнообразия и темпу смены таксономического состава.

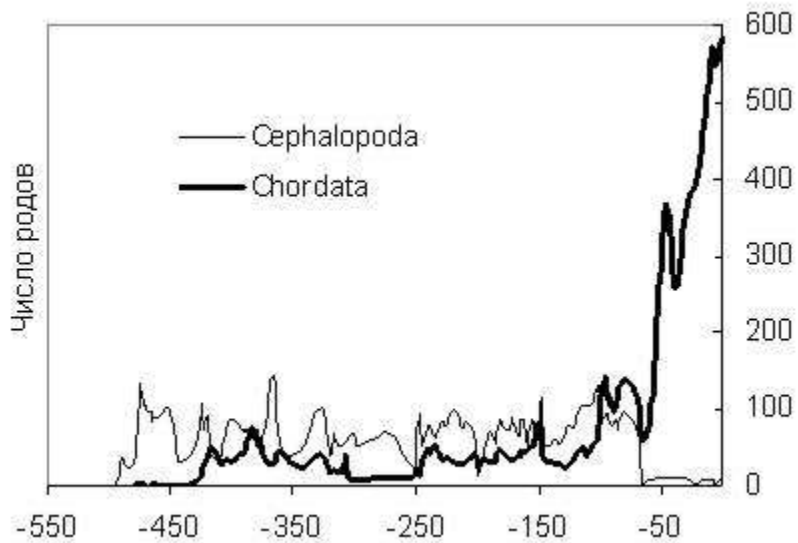


Рост средней продолжительности существования семейств происходил как в морской, так и в континентальной биоте. П.с. родов тоже росла. Это свидетельствует о **росте устойчивости** организмов и экосистем.

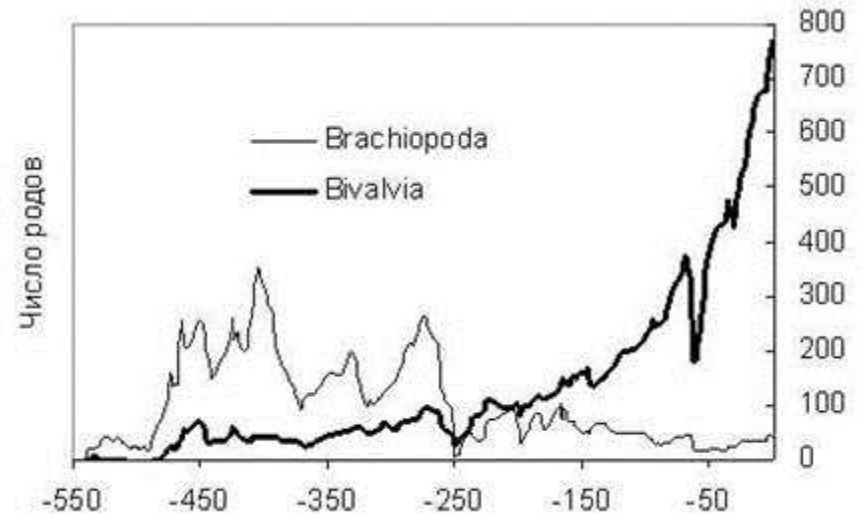


тонкая линия – морская биота,
толстая линия – континентальная биота

Примеры смены доминирующих групп в морской биоте

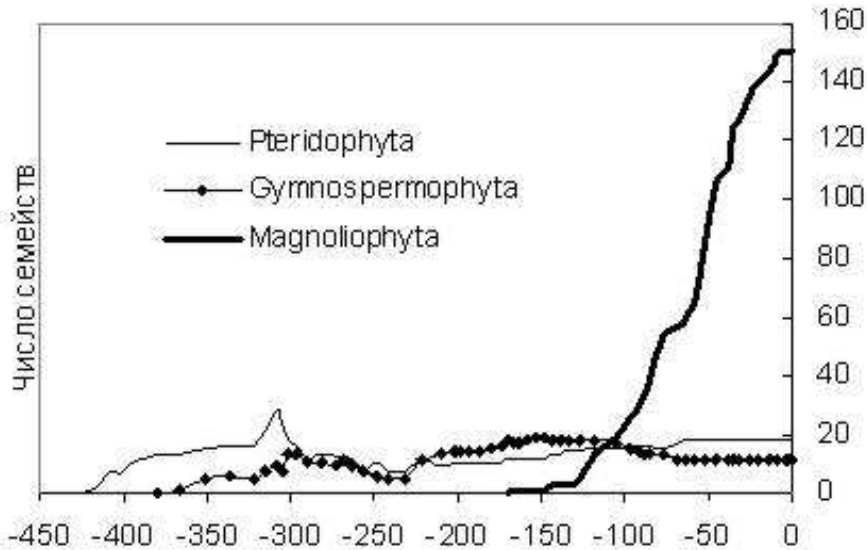


Активно плавающие крупные хищники: наружнораковинные головоногие и рыбы.
Радикальная смена – после мел-палеогенового вымирания.

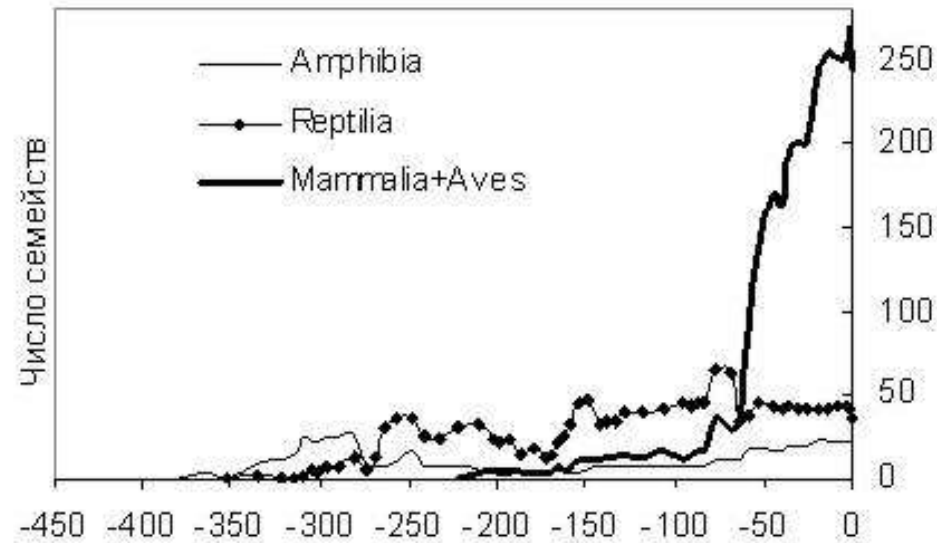


Малоподвижные фильтраторы с двустворчатой раковиной: брахиоподы и двустворчатые моллюски.
Радикальная смена – после пермо-триасового вымирания.

Смена доминирующих групп в континентальной биоте



Наземные растения. Новые группы не вытесняют старые, а добавляются к ним. Самые радикальные перемены произошли в мелу (ок. 100 млн лет) без помощи массовых вымираний.

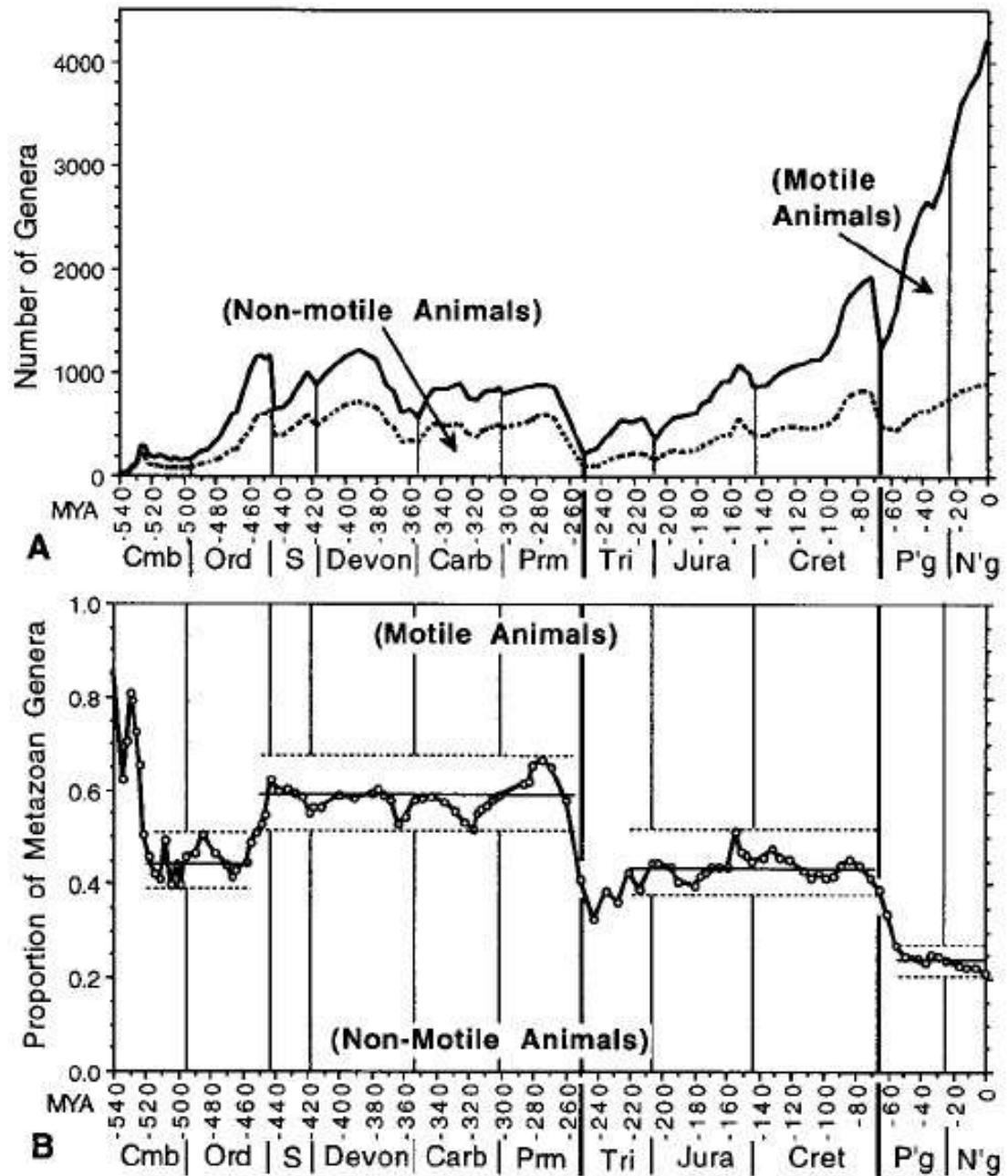


Тетраподы. Радикальные перемены начались в мелу (вслед за сменой растительности) и резко ускорились после мел-палеогенового вымирания (которое было избирательным).

В фанерозое происходил **ступенчатый** рост доли: 1) подвижных животных, 2) хищников, 3) «физиологически забуференных», устойчивых к колебаниям среды (Bambach, Knoll, Sepkoski, 2002)

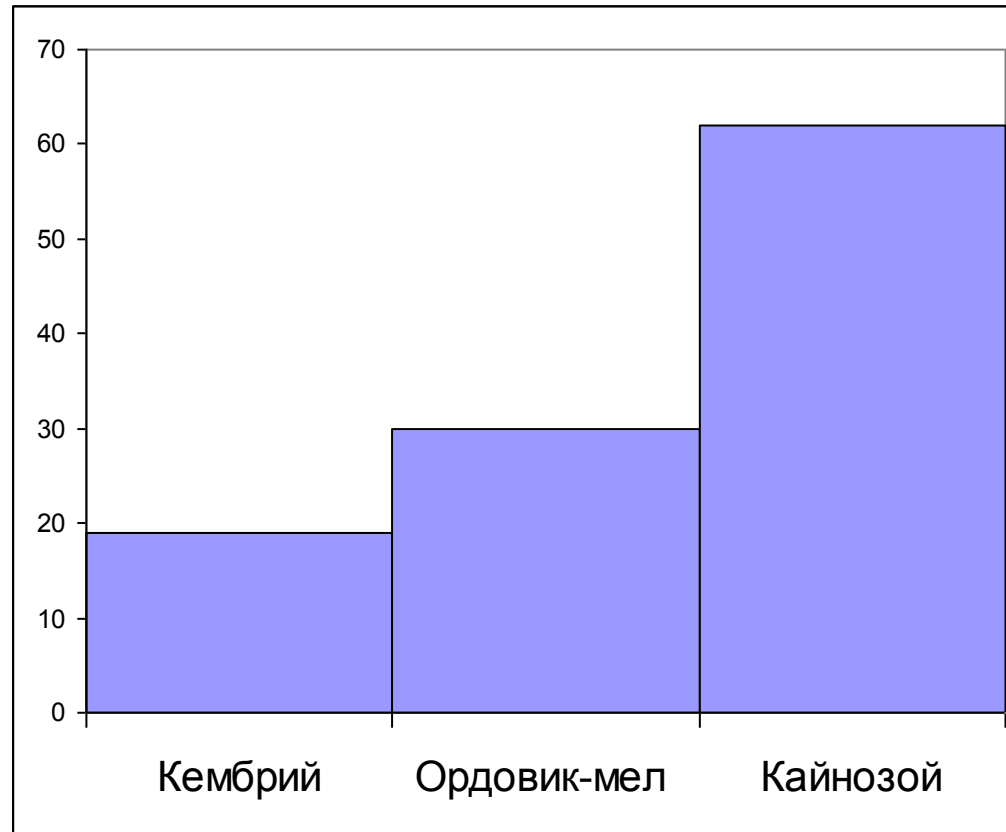
Сравнение числа родов подвижных и неподвижных морских животных в течение фанерозоя. В мезозое подвижных стало больше, чем в палеозое. В кайнозое – еще больше. Массовые вымирания этому явно способствовали: неподвижные страдали от них сильнее.

Источник: R.K. Bambach, A.H. Knoll, and J.J. Sepkoski. Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm // PNAS. 2002. V. 99. P. 6854-59.



Альфа-разнообразие = число видов
(или родов) в сообществе

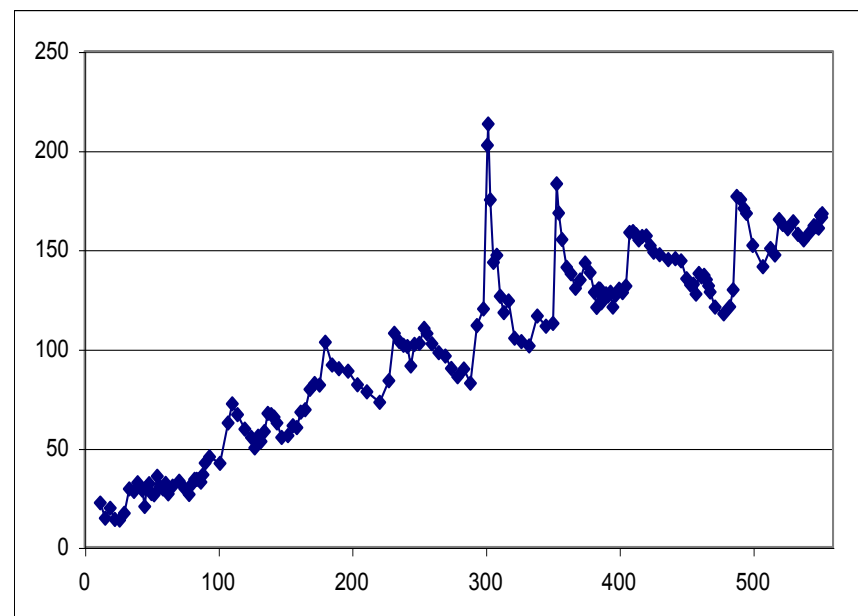
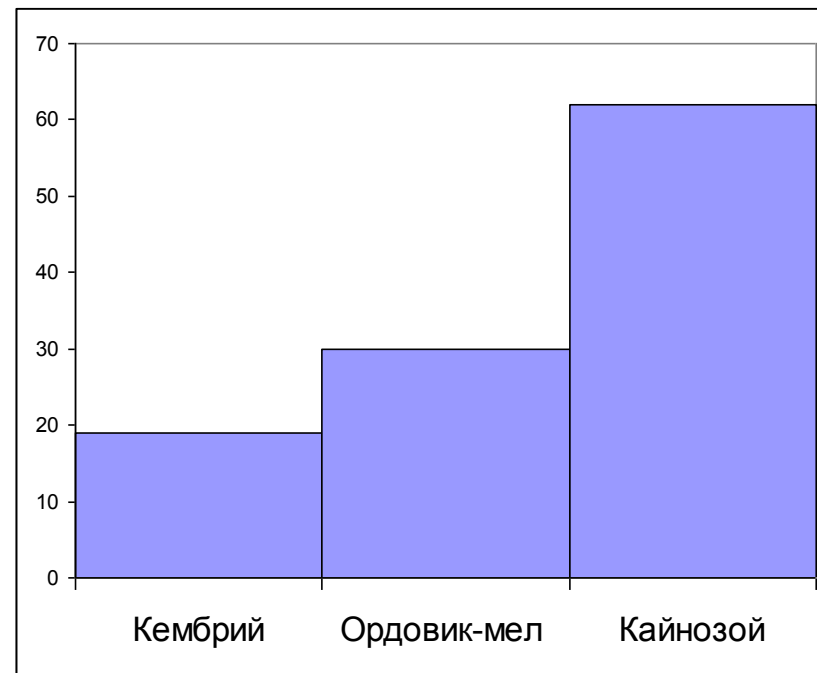
Ступенчатый рост альфа-разнообразия морских сообществ в фанерозое



- Так, по данным R. Bambach (1977), менялось среднее альфа-разнообразие открыто-морских сообществ в течение фанерозоя.

В течение фанерозоя
росло не только альфа-
разнообразие,

Но и средняя
продолжительность
существования
родов.



Дискуссия о связи разнообразия сообществ с их устойчивостью:

- Простой монотонной зависимости нет, однако большинство экспертов согласны с тем, что высокое разнообразие может во многих случаях способствовать стабильности сообществ (McCann 2000; Naeem, Wright 2003).



insight review articles

The diversity–stability debate

Kevin Shear McCann

1205 Docteur Penfield Avenue, Department of Biology, McGill University, Montreal, Quebec, Canada H3A 1B1

There exists little doubt that the Earth's biodiversity is declining. The Nature Conservancy, for example, has documented that one-third of the plant and animal species in the United States are now at risk of extinction. The problem is a monumental one, and forces us to consider in depth how we expect ecosystems, which ultimately are our life-support systems, to respond to reductions in diversity. This issue — commonly referred to as the diversity–stability debate — is the subject of this review, which synthesizes historical ideas with recent advances. Both theory and empirical evidence agree that we should expect declines in diversity to accelerate the simplification of ecological communities.

We now realize that the world's flora and fauna are disappearing at rates greater than the mass extinction events whose collapses punctuate the fossil record^{1–3}. It is also true that species invasions have been elevated to unprecedented rates accompanying the increased globalization of our world^{4,5}. These high rates of extinction and invasion put ecosystems under enormous stress, making it critical that we understand how the loss, or addition, of a species influences the stability and function of the ecosystems we rely on. We are, in a very real sense, deconstructing the Earth under the implicit

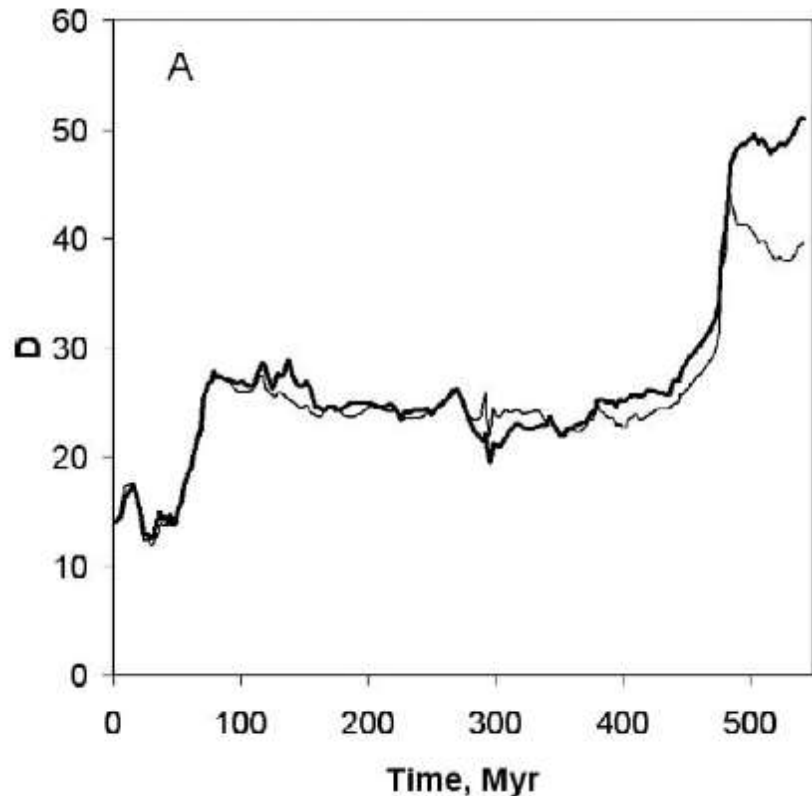
complex communities, constructed from many predators and parasites, prevented populations from undergoing explosive growth. His ideas were closely akin to MacArthur⁷, who reasoned that multiplicity in the number of prey and predator species associated with a population freed that population from dramatic changes in abundance when one of the prey or predator species declined in density.

These early intuitive ideas were challenged by the work of Robert May¹⁰ in 1973. May turned to mathematics to rigorously explore the diversity–stability relationship. By using linear stability analysis on models constructed from a statistical universe (that is, randomly constructed communities

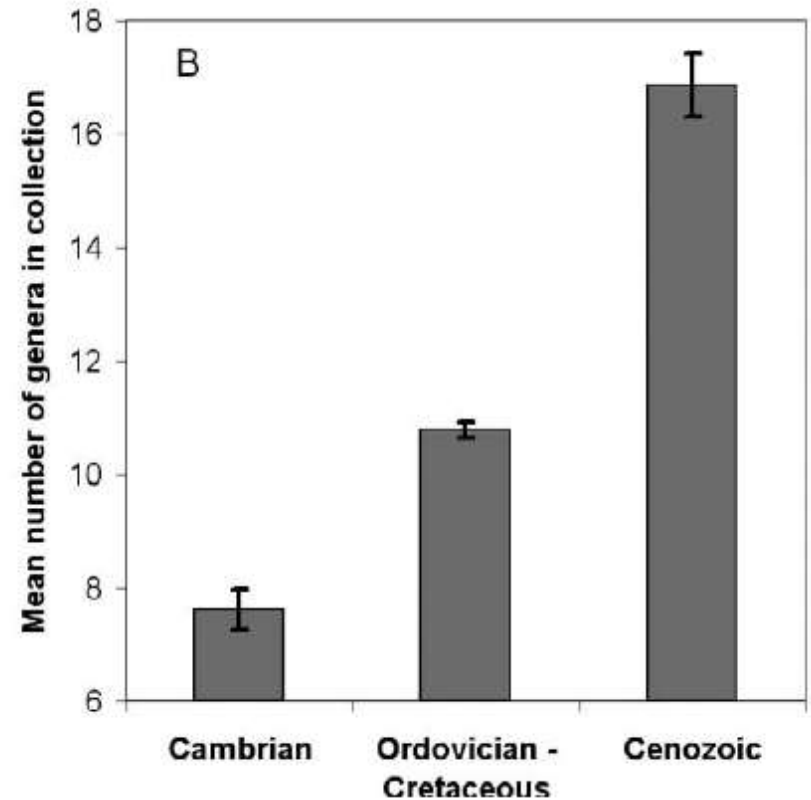
Используемые количественные показатели:

- L – продолжительность существования рода (млн лет)
- D – среднее число родов в тех коллекциях, где есть данный род

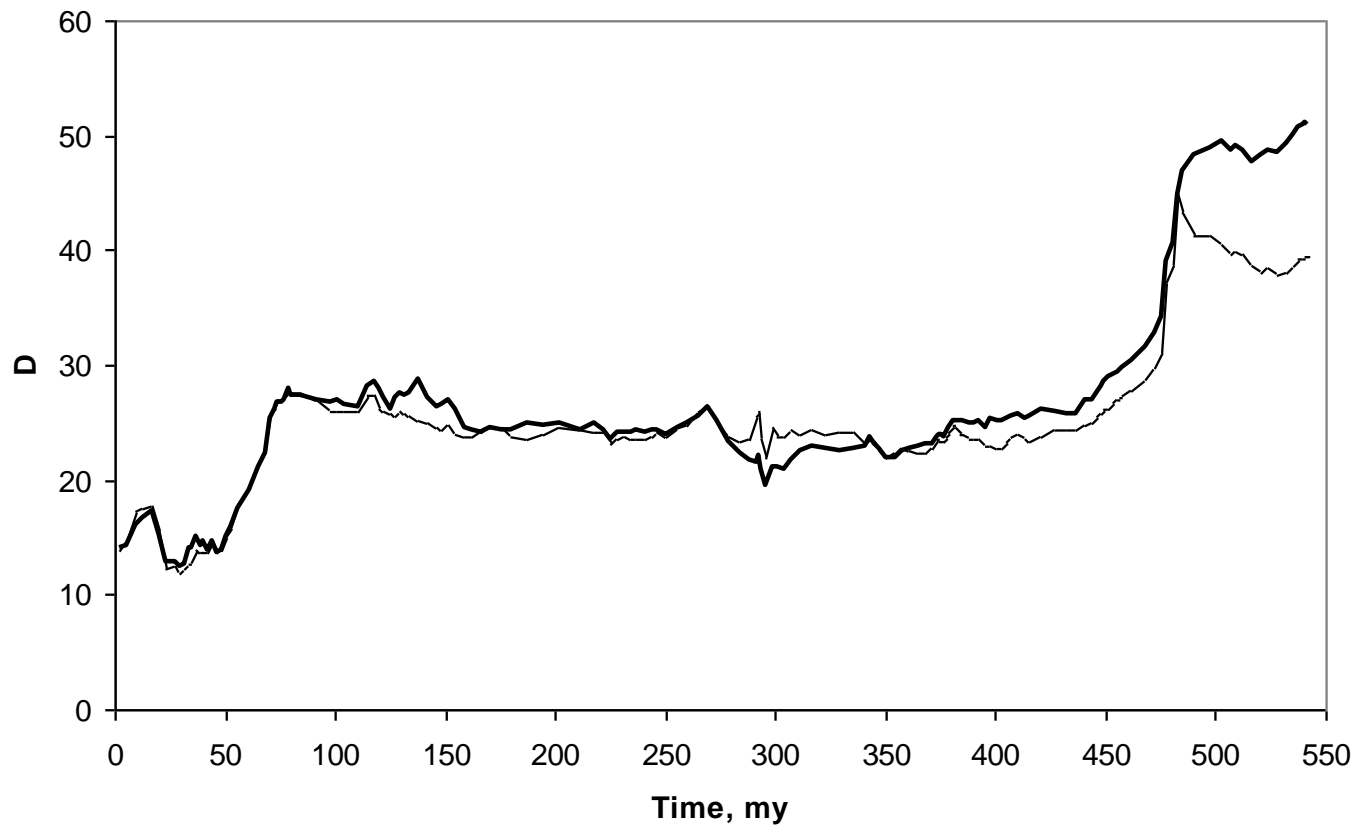
Ступенчатое усложнение морских сообществ в фанерозое (рост альфа-разнообразия)



D – показатель, отражающий «склонность» родов встречаться в коллекциях с высоким или низким родовым разнообразием. Среднее значение D характеризует альфа-разнообразие в данную эпоху



Среднее число родов, приходящихся на одну палеонтологическую коллекцию («ориктоценоз» - выборка из одного или нескольких палеосообществ)



Рост среднего значения D в фанерозое.

График в точности воспроизводит «три ступени» роста альфа-разнообразия, выявленные Бамбахом и Сепкоски!

(*толстая линия*: все роды, *тонкая линия*: роды, встреченные только в «литифицированных коллекциях»).

Морские сообщества в течение фанерозоя в целом усложнялись



Между L и D имеется слабая, но значимая
положительная корреляция

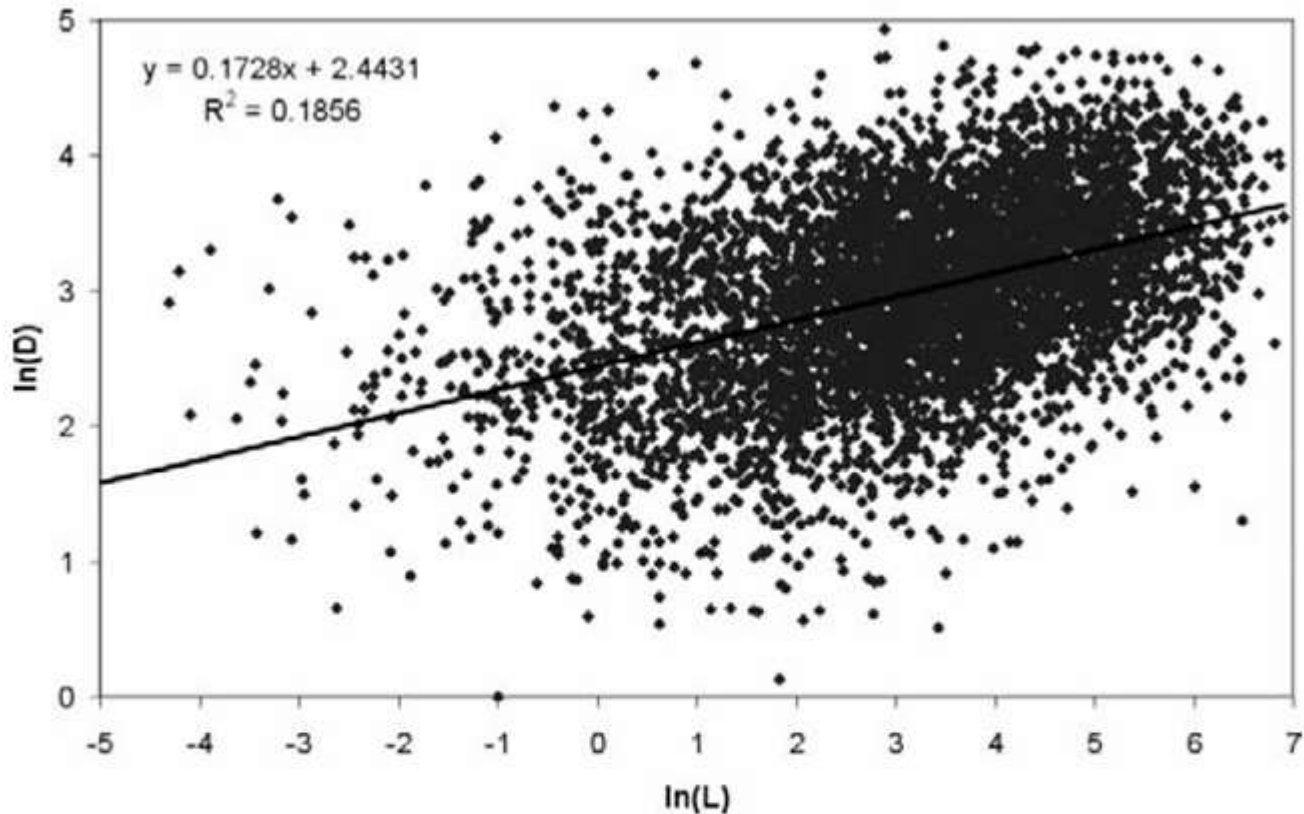
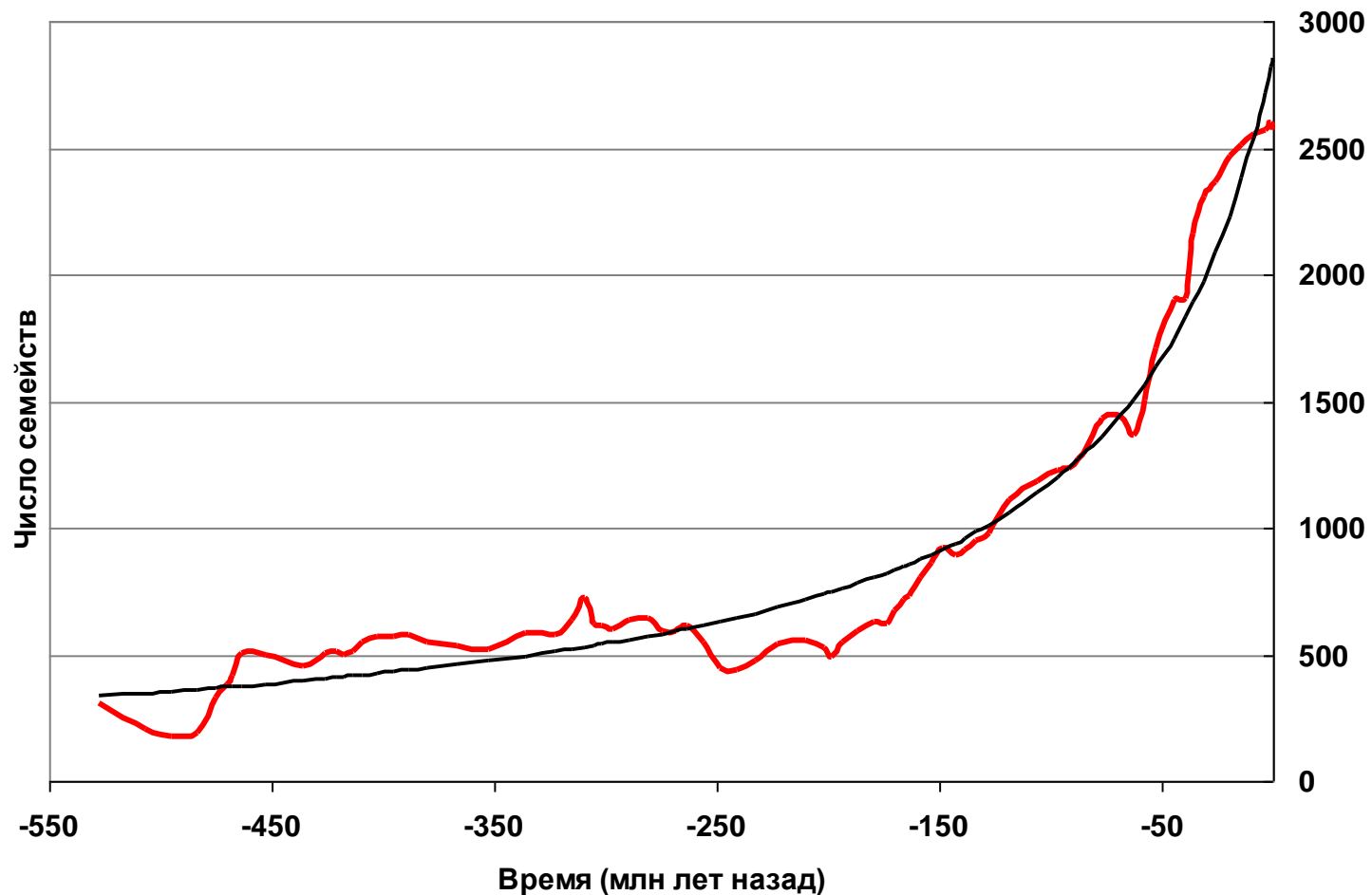


FIGURE 2. Relationship between $\ln(L)$ and $\ln(D)$ for genera found in ten or more PBDB collections ($N = 5569$). Linear regression parameters: $R = 0.431$, $p \ll 0.00001$.

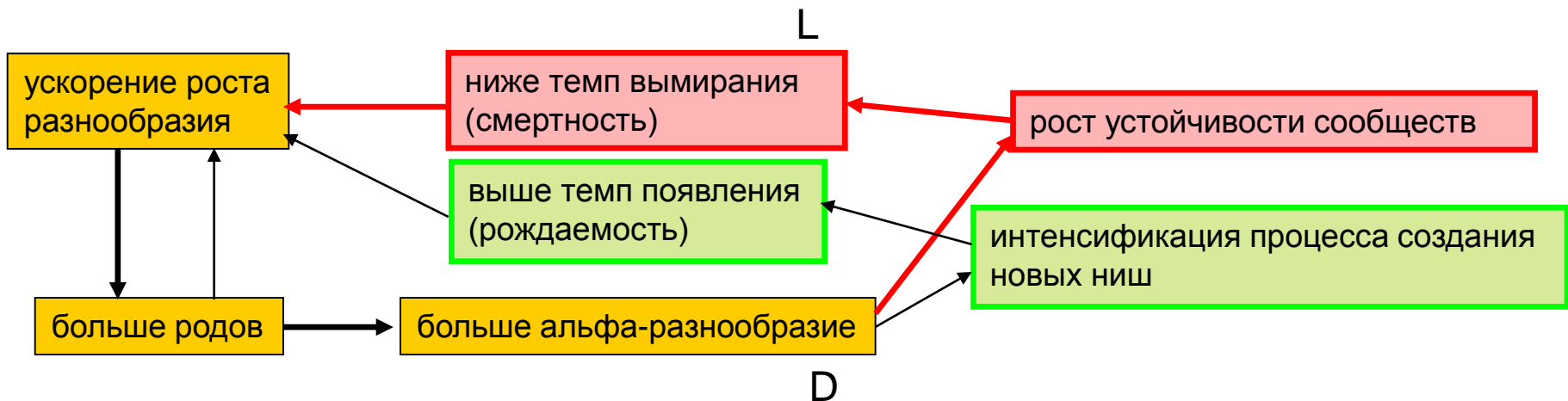
Динамика разнообразия морской и континентальной биоты фанерозоя соответствует модели гиперболического роста



Это позволяет предположить наличие положительных обратных связей (рост разнообразия должен каким-то образом ускорять сам себя)

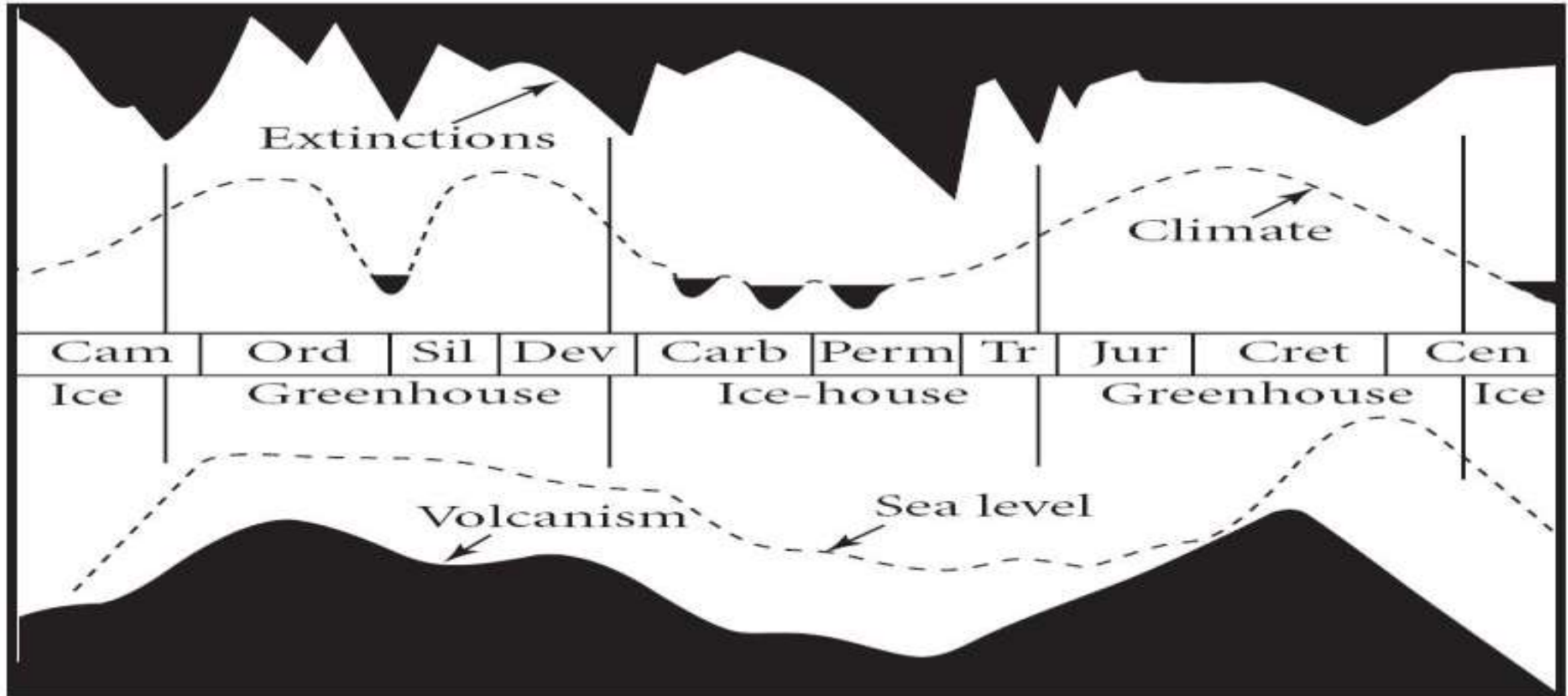
Мы предположили, что гиперболический рост разнообразия обусловлен положительной обратной связью между разнообразием и структурой сообществ.

Две возможных ПОС: 1) через «создание ниш», 2) через рост устойчивости сообществ.

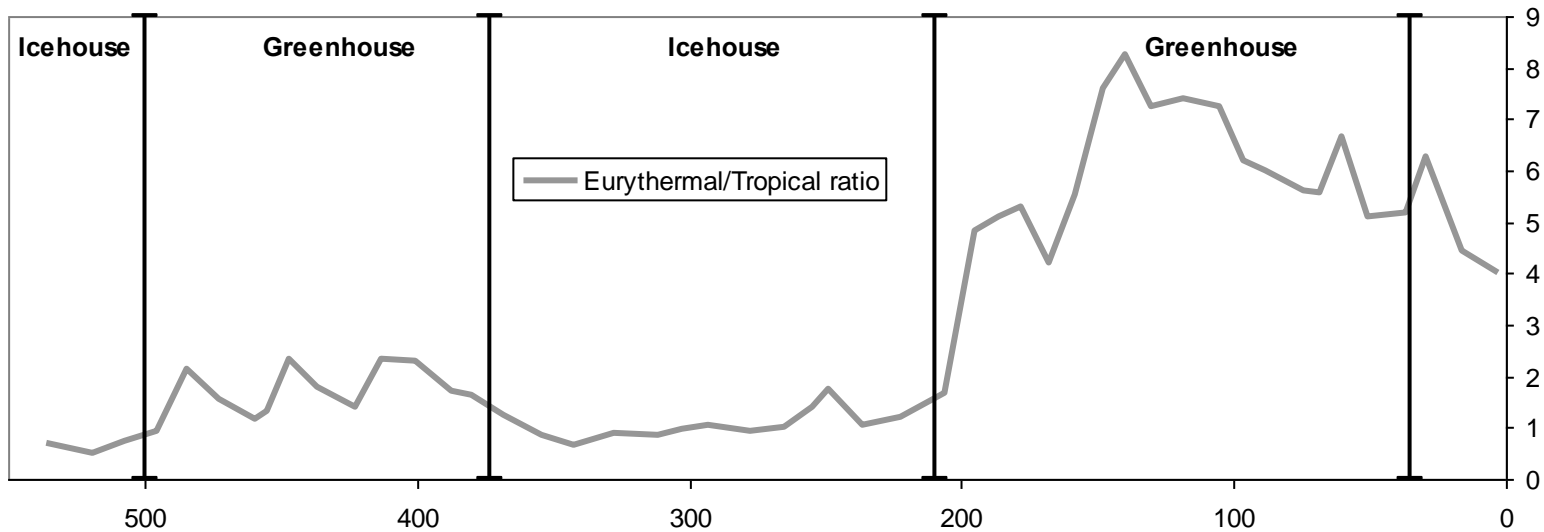
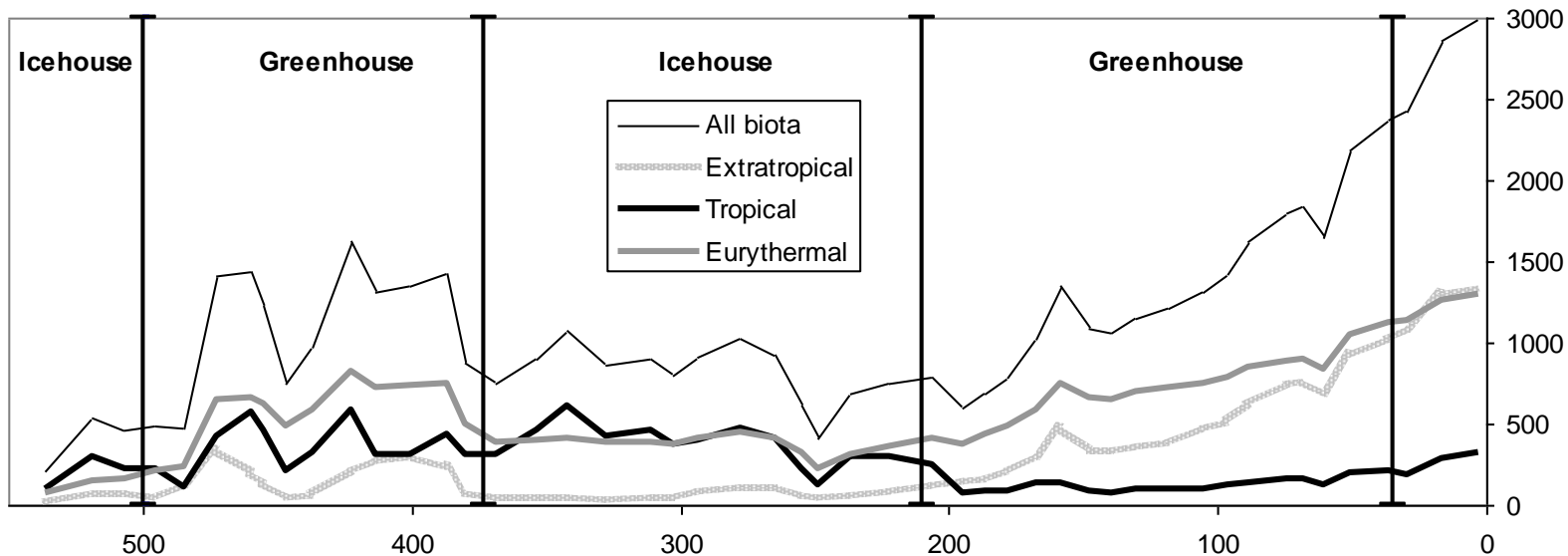


Из этой схемы вытекает проверяемое следствие: должна быть положительная корреляция между L и D (которая и была нами выявлена).

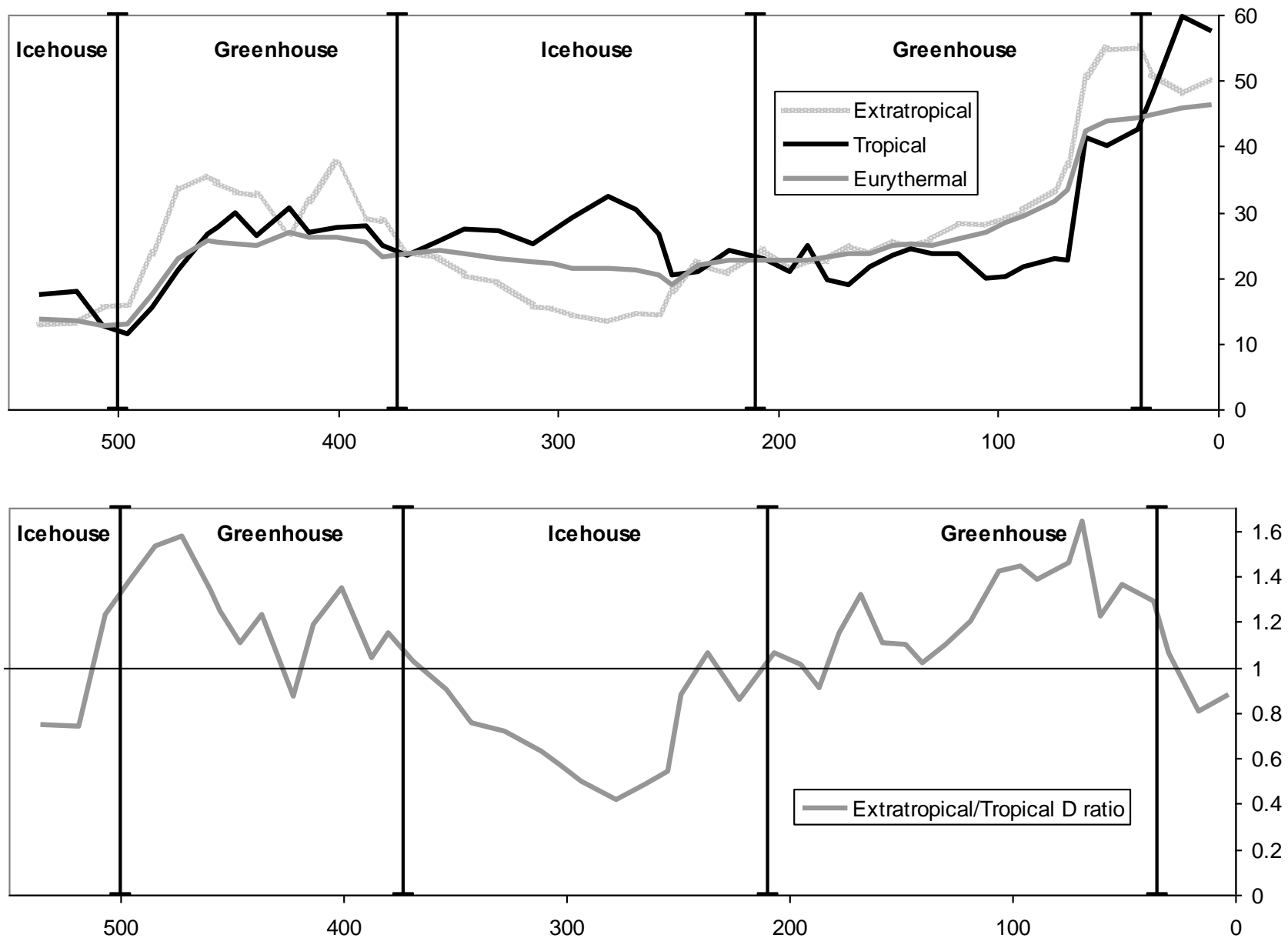
Цикличность глобальных изменений климата: последовательность холодных и теплых эпох (Fischer, 1984)



(Рисунок из: Benton & Harper 2009, p. 110)



В холодные эпохи в тропиках доля родов, живущих также и за пределами тропиков, снижается, а в теплые – растет.

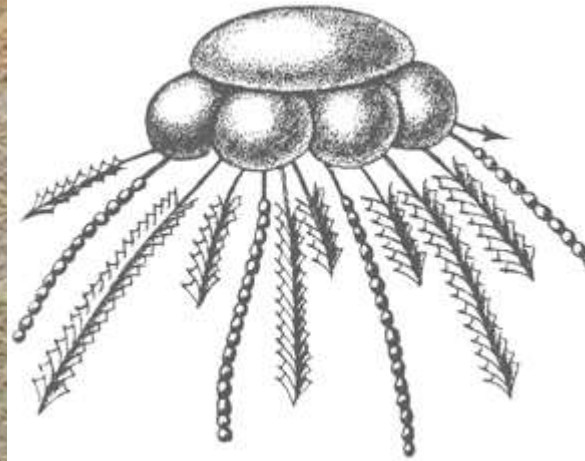


Соотношение тропического и внетропического альфа-разнообразия колеблется в строгом соответствии с глобальными изменениями климата.

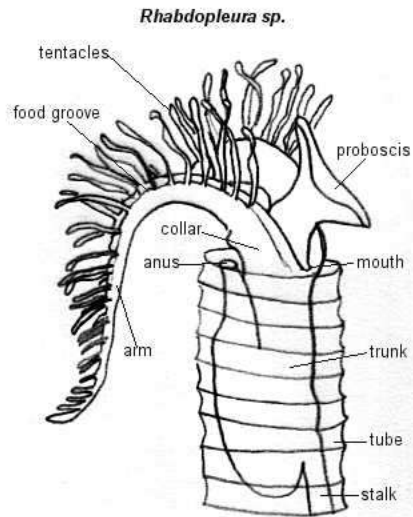
Ордовик – современность: календарь важнейших событий

- **Ордовик (485-443).**
- В начале периода – «великая ордовикская радиация». Появление многих классов и отрядов. Бурное развитие брахиопод, иглокожих, мшанок, кораллов.
- Появляются обширные участки твердого дна (хардграунды), в формировании которых важную роль играют карбонатные скелеты вышеперечисленных животных. *Это создает ниши для разнообразных прикрепленных и подвижных форм (ПОС – механизм взрывной адаптивной радиации)*
- Фильтраторы приподнимаются надо дном на стебельках (морские лилии и др. сидячие иглокожие): возможно, планктон в верхних слоях стал более ценным пищевым ресурсом. Планктонные граптолиты. Кембрийские «трилобитовые» сообщества с низким родовым разнообразием сменяются «брахиоподовыми» сообществами с более высоким альфа-разнообразием.
- Хищники – эвриптериды, панцирные бесчелюстные рыбы - остракодермы.
- В начале периода – первые наземные растения (споры мохообразных). В конце периода – первые сосудистые растения (найден только их споры).
- В конце периода – оледенение и крупное вымирание.

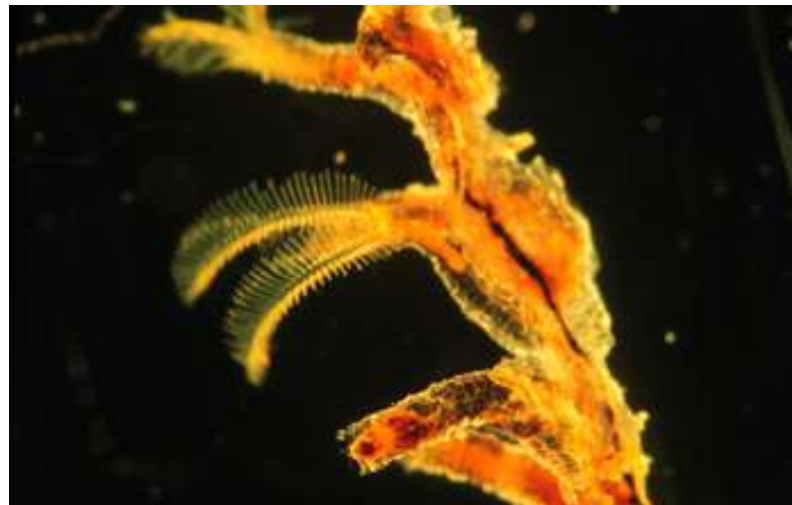
Граптолиты – пассивно плавающие колониальные полухордовые (кембрий – карбон, расцвет в ордовике – силуре)



Ртеробранчия – совр. родственники граптолитов



www.bumblebee.org



такие беззащитные существа могли процветать только благодаря отсутствию эффективных нектонных хищников, таких как челюстноротые рыбы или аммониты.

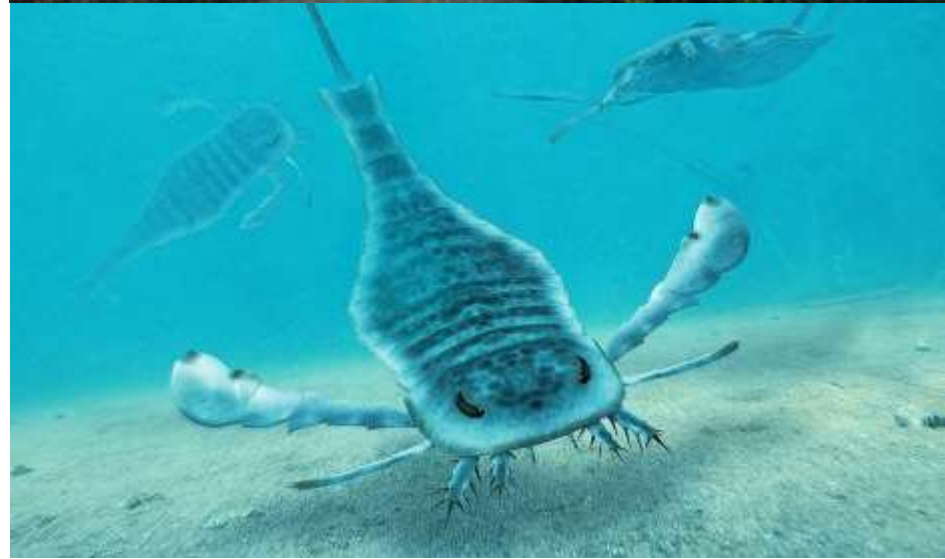
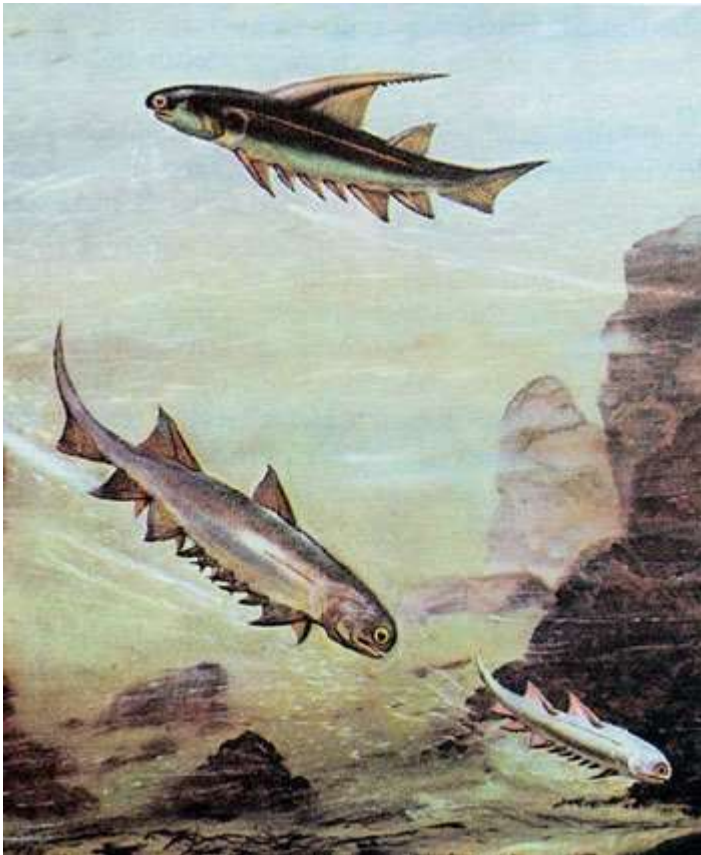
Ордовикское море



Гигантские головоногие с прямыми наружными раковинами. Кораллы. Трилобиты. Стебельчатые иглокожие (морские лилии + несколько вымерших классов)

календарь событий

- **Силур** (443-419)
- Появление челюстноротых (хрящевые и костные рыбы)
- На суше – экспансия сосудистых растений (риниофиты). Микориза!

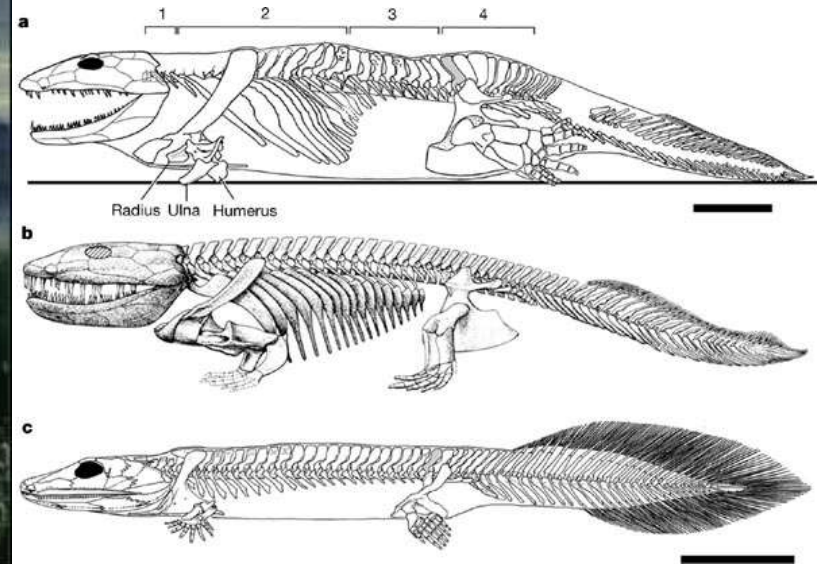


календарь событий

- **Девон (419-359)**
- «Век рыб».
- Появление тетрапод.
- Первые голосеменные растения («семенные папоротники»), первые деревья. Появление лесных экосистем.

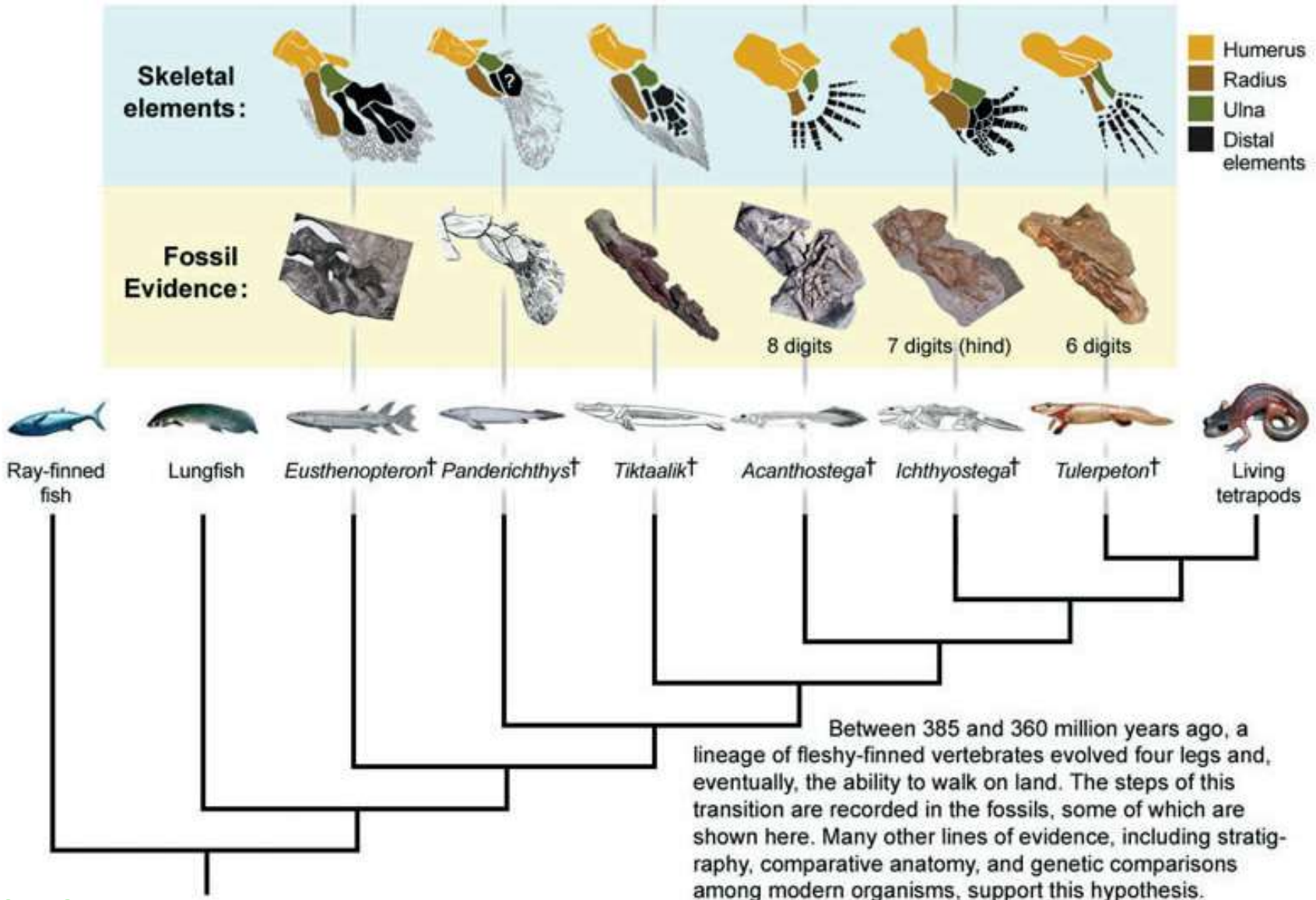


Prototaxites – гигантский гриб до 8 м высотой



Древнейшие тетраподы

Выход рыб на сушу – появление тетрапод – конец девона (380-360 млн)



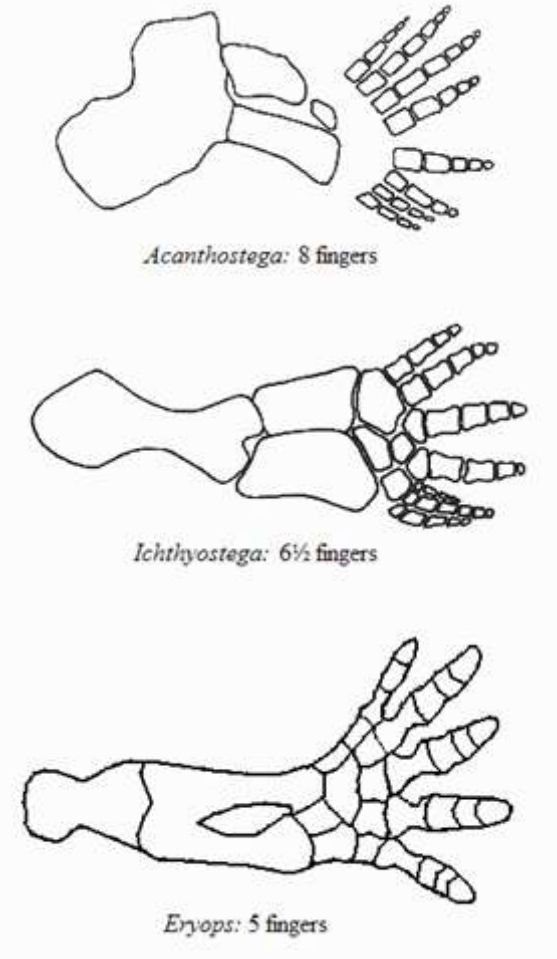
Девон
419-359



пандерихт



тиктаалик



Acanthostega: 8 fingers

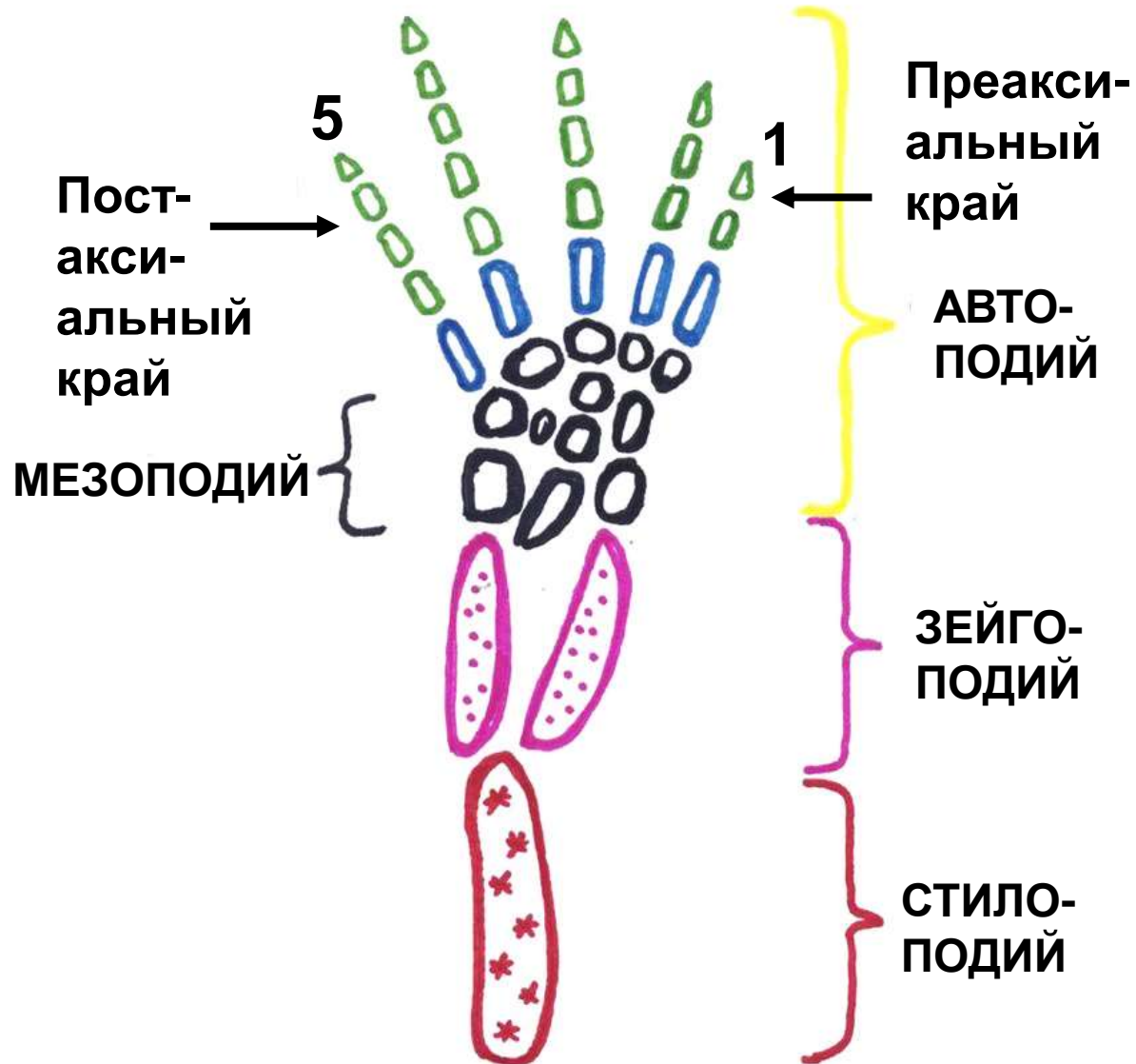
Ichthyostega: 6½ fingers

Eryops: 5 fingers

первые тетраподы имели по 7-8 пальцев на ногах

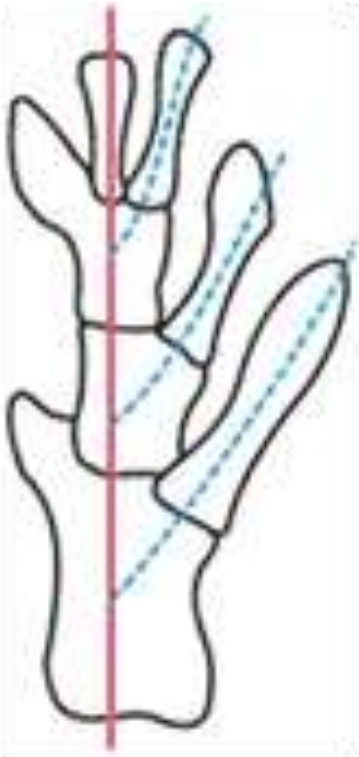
Девон
419-359

Схема строения тетраподной конечности

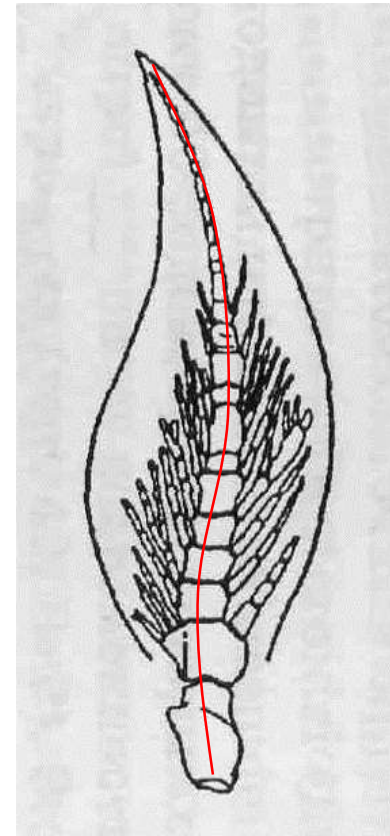


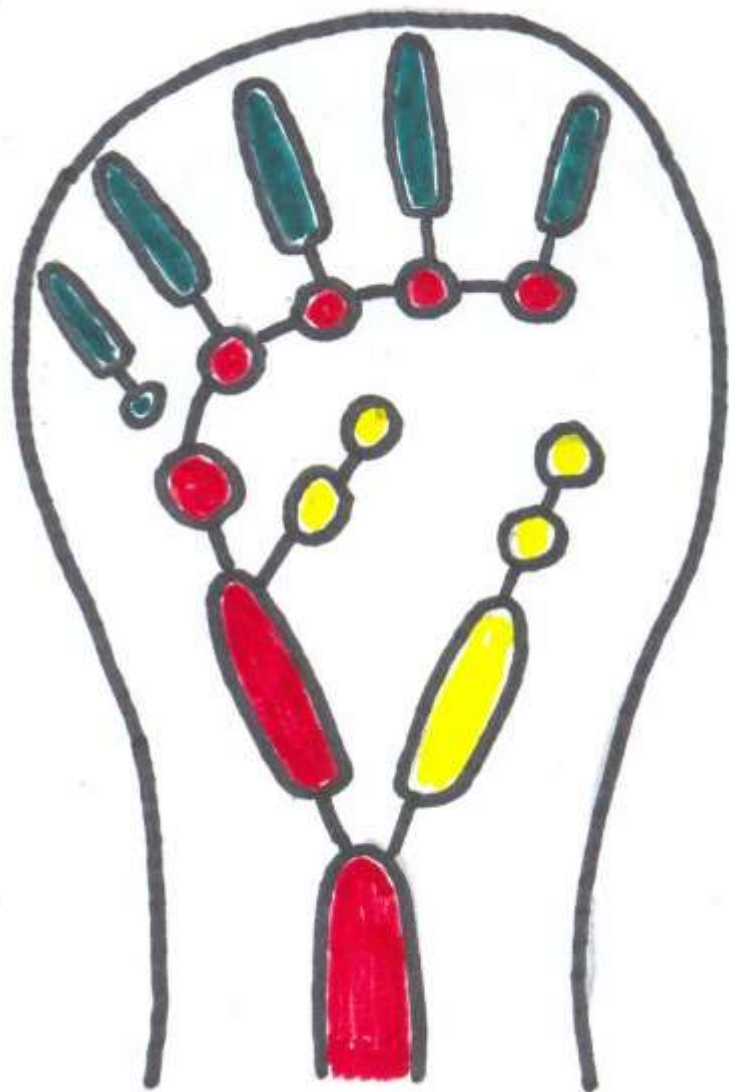
В плавниках родственных тетраподам лопастеперых рыб
обычно четко выражена метаптеригиальная ось,
состоящая из нескольких или многих элементов –
мезомеров

**Унисериальный тип плавника:
боковые лучи отходят с одной
стороны от оси**



**Бисериальный тип плавника:
боковые лучи отходят с двух
сторон от оси**

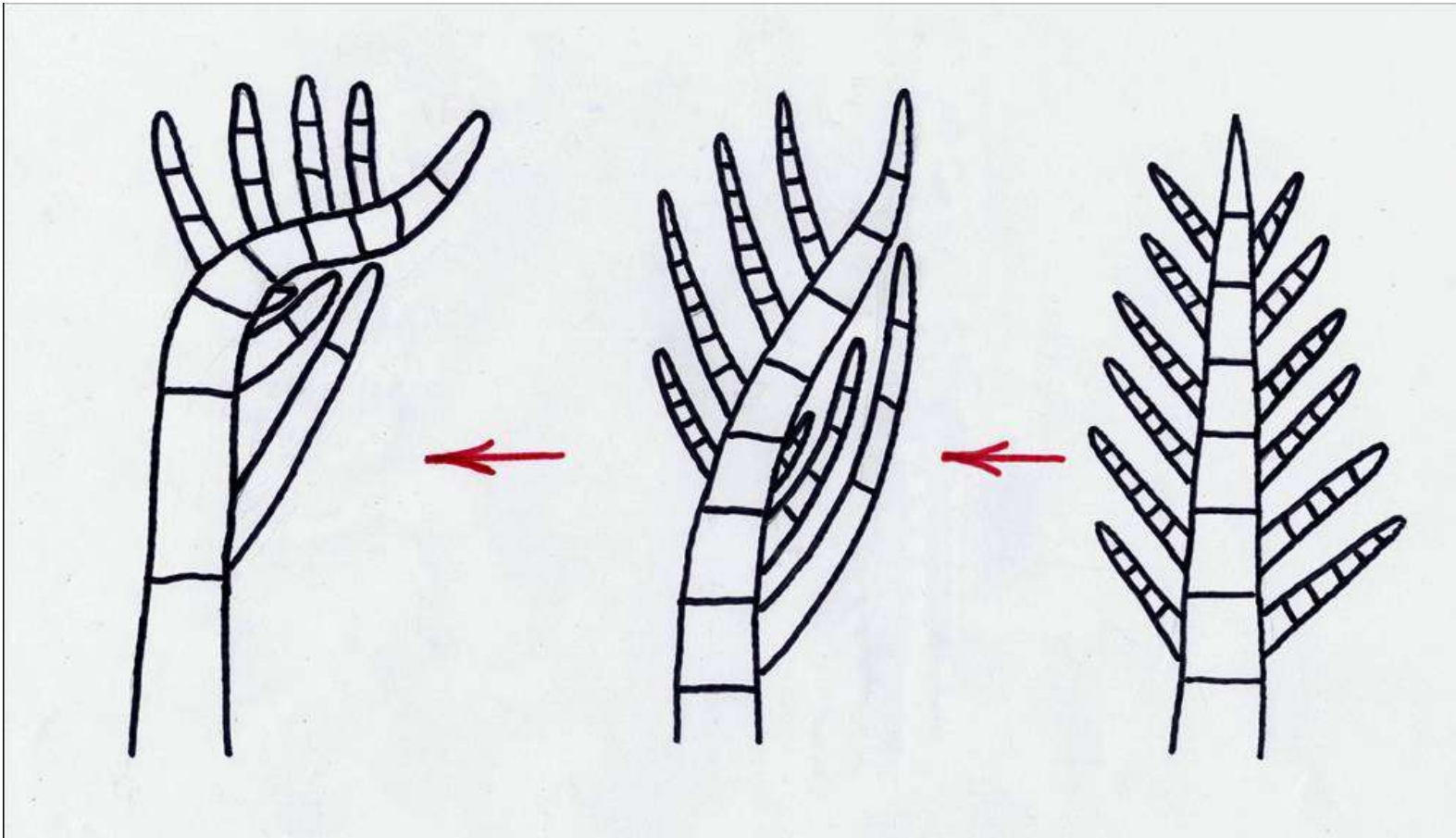




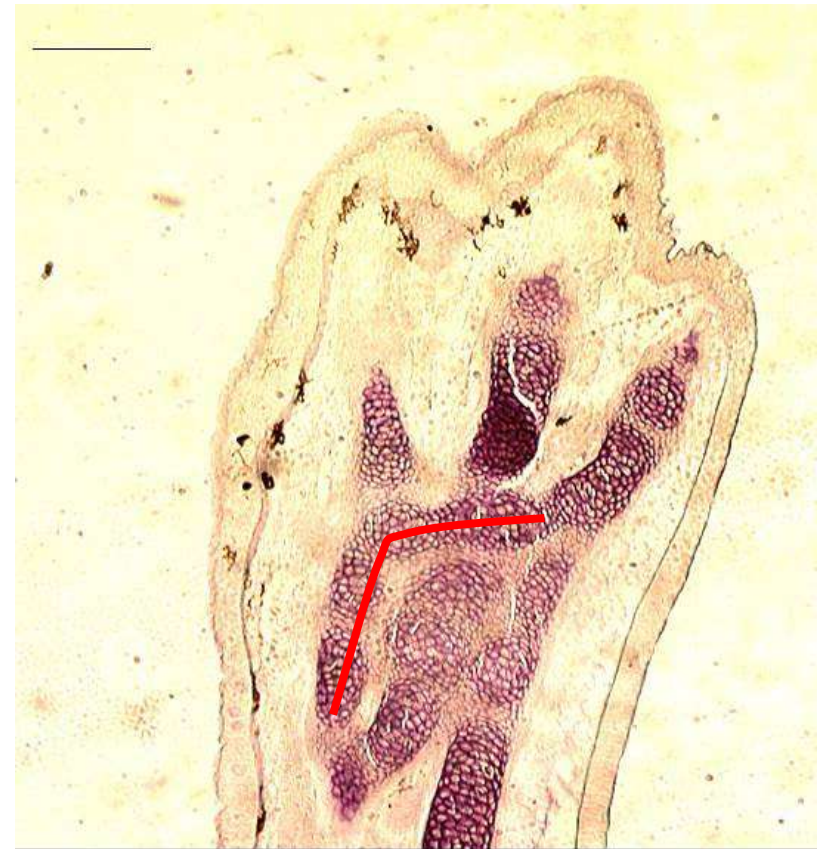
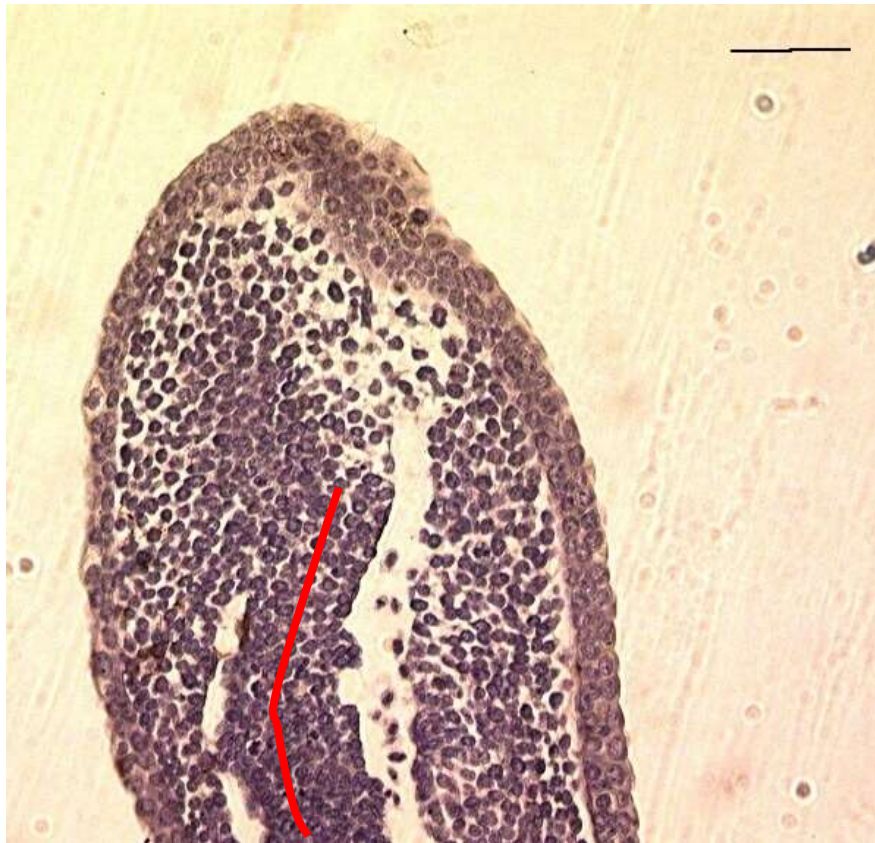
В 1986 году вышла статья Нила Шубина и Пьера Ольберча, в которой авторы предположили, что продолжением метаптеригиальной оси в автоподии тетрапод является дугообразно изогнутый ряд дистальных элементов мезоподия, который они назвали, вслед за И.И. Шмальгаузенем, пальцевой дугой – “digital arch”

Здесь и далее метаптеригиальная ось выделена красным цветом, преаксиальные лучи – желтым, а постаксиальные лучи – зеленым

Но если пальцевая дуга – метаптеригиальная ось, то в результате тетраподизации она должна была изогнуться



Следы этого процесса могут сохраняться в развитии самых примитивных современных четвероногих

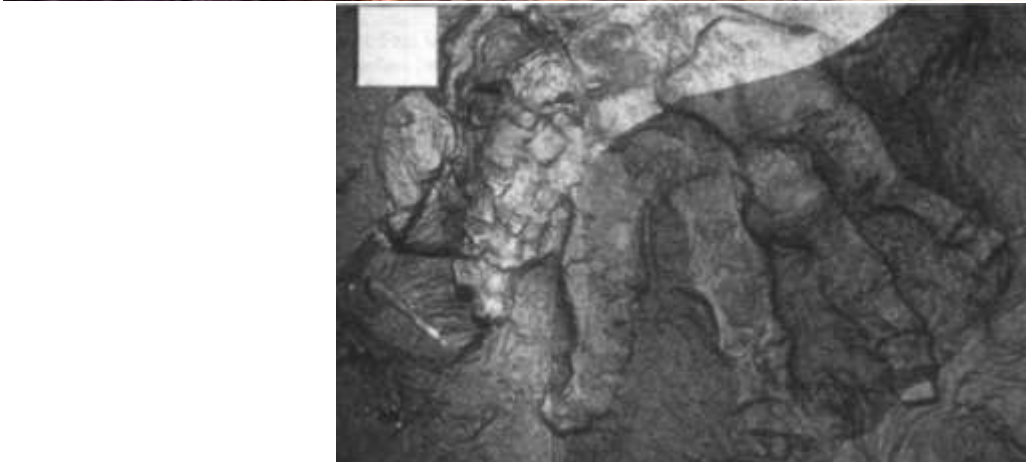


К более поздним стадиям развития пальцевая дуга семиреченского лягушкозуба постепенно загибается преаксиально

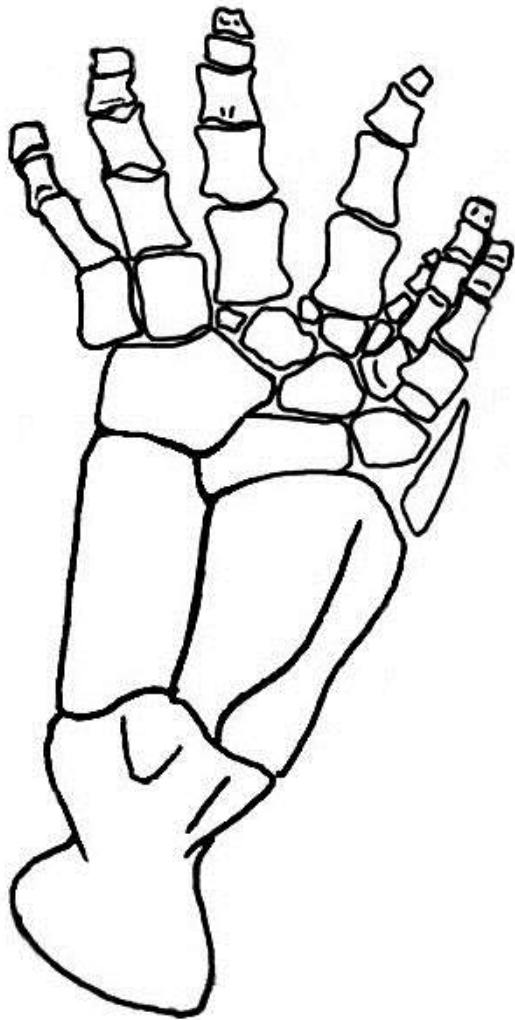
Поскольку из гипотезы пальцевой дуги=метаптеригиальной оси вытекает, что предковым для тетраподной конечности был бисериальный плавник, возможно, существовала фаза бисериальной переходной лапы с двумя группами пальцев – преаксиальной и постаксиальной

В свете этого становятся более понятными странные задние конечности девонской амфибии ихтиостеги

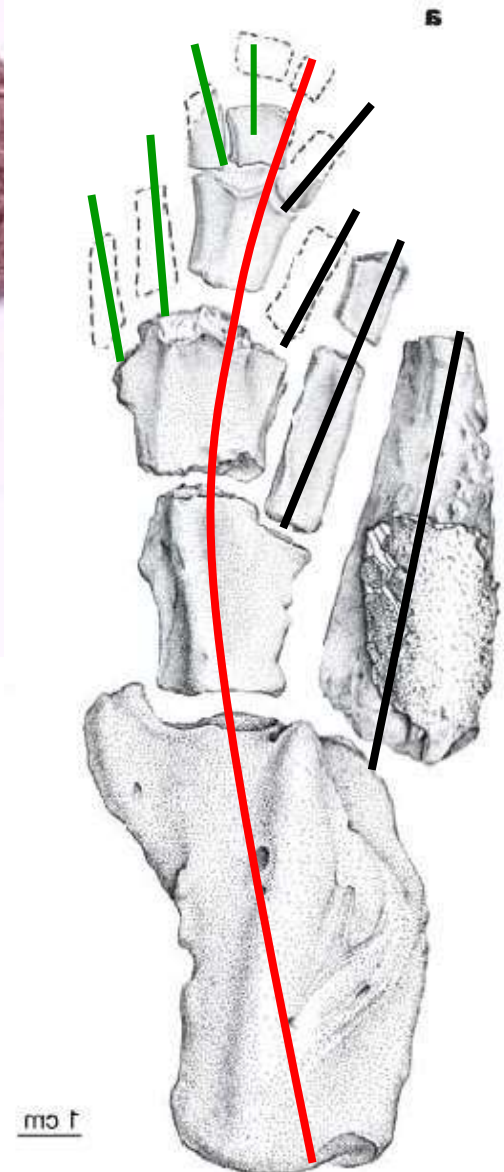
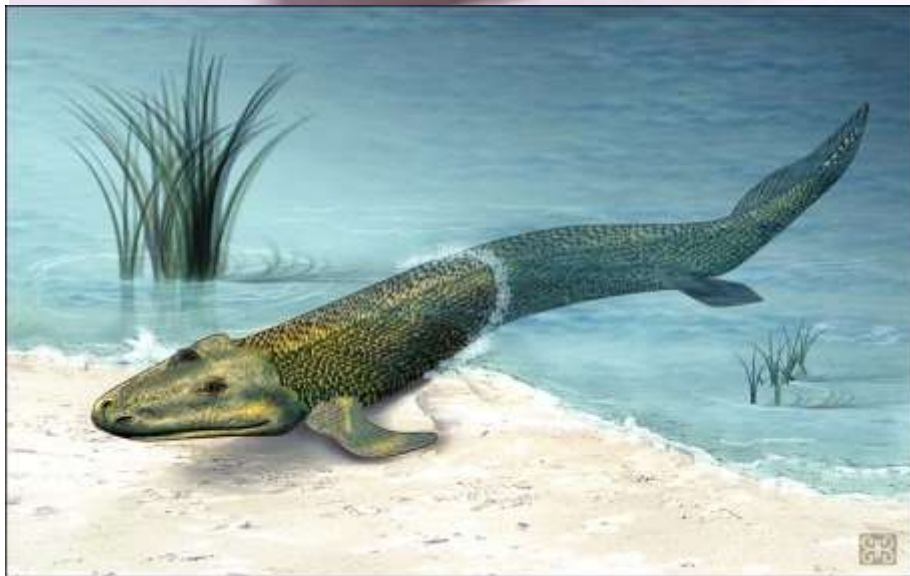
В 1987 году в Гренландии были
найжены новые фрагменты
скелетов ихтиостеги, один из
которых включал почти полностью
сохранившуюся заднюю
конечность



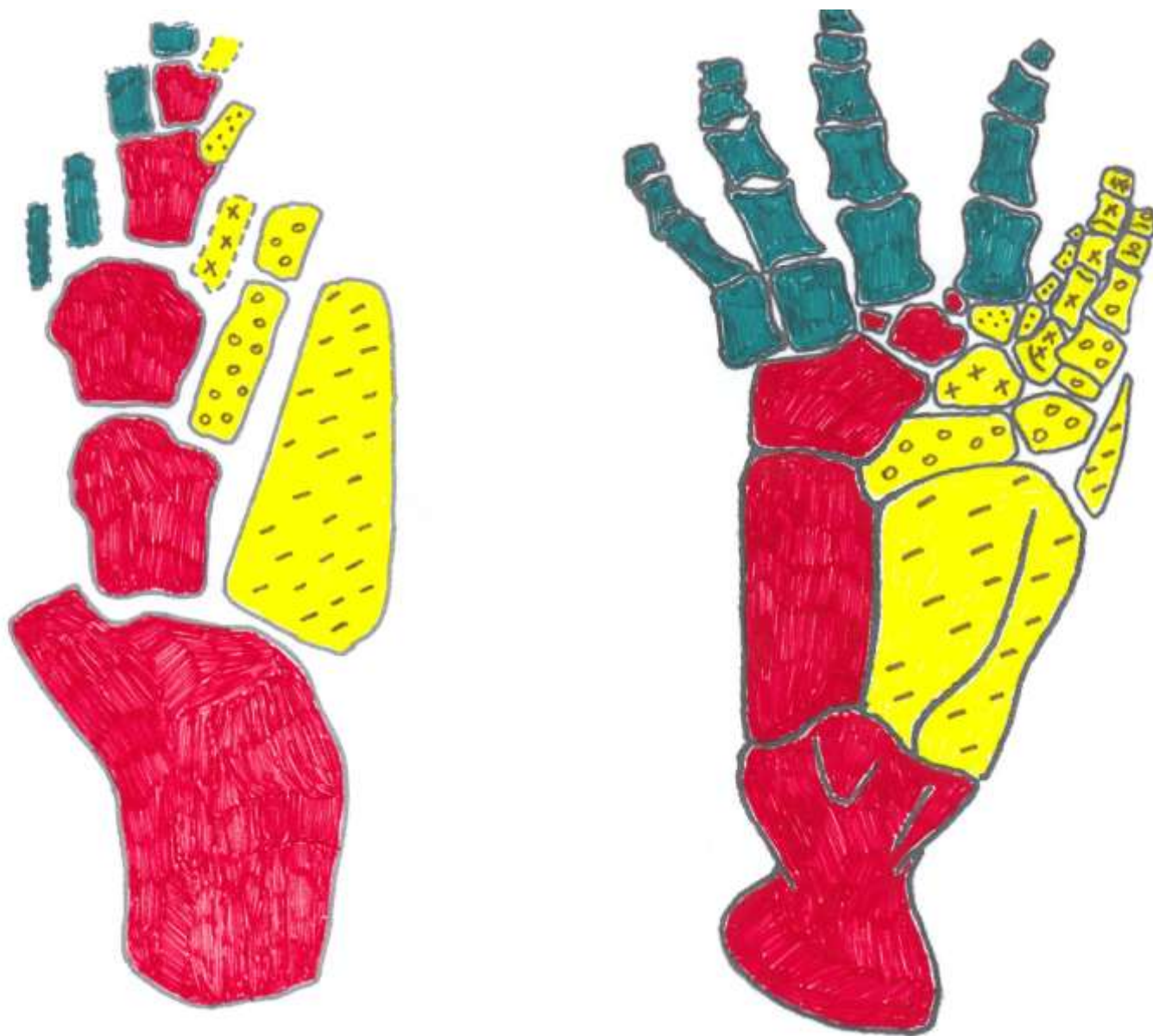
Задняя лапа ихтиостеги обладает бисериальным строением



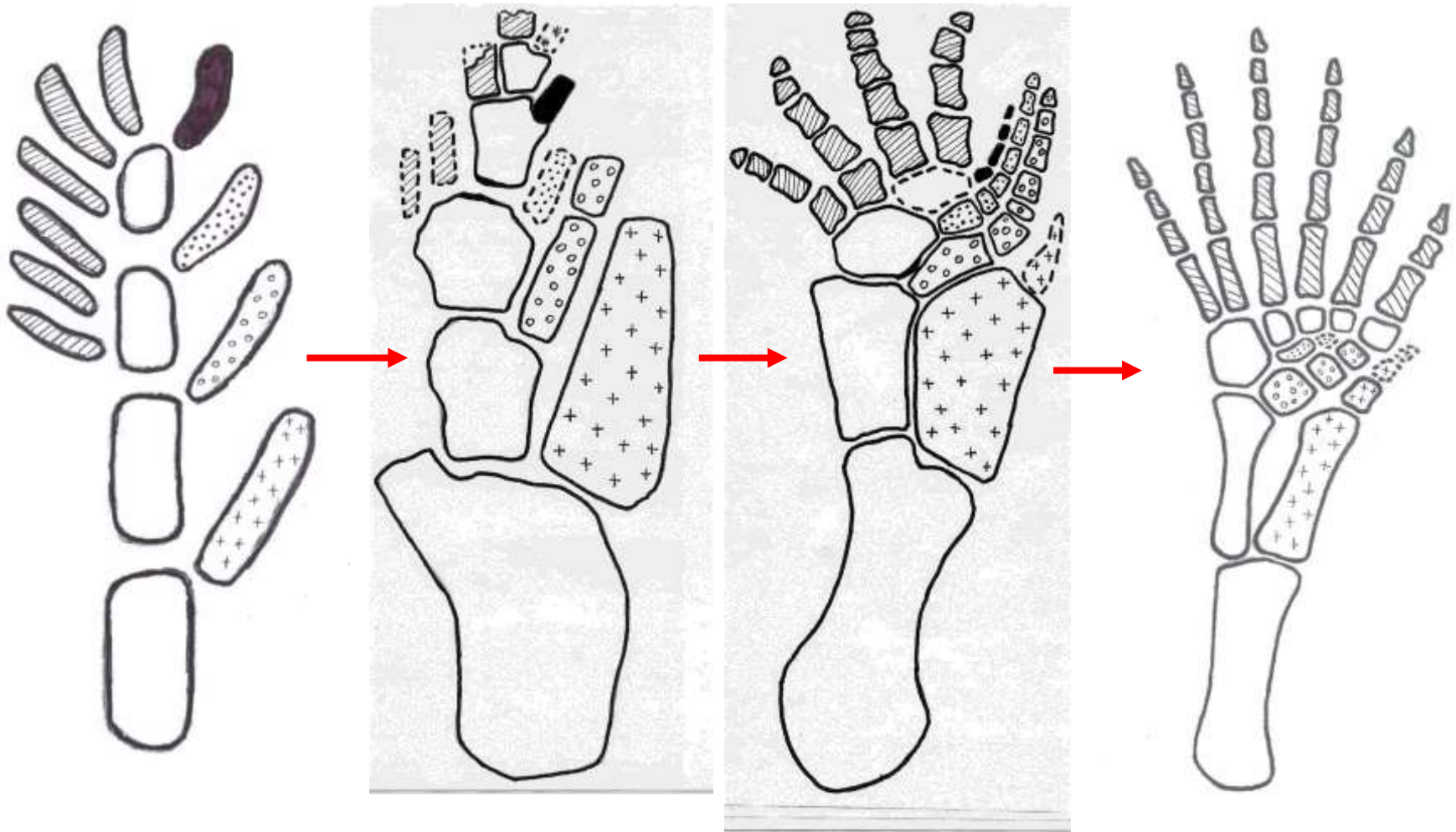
Тиктаалик



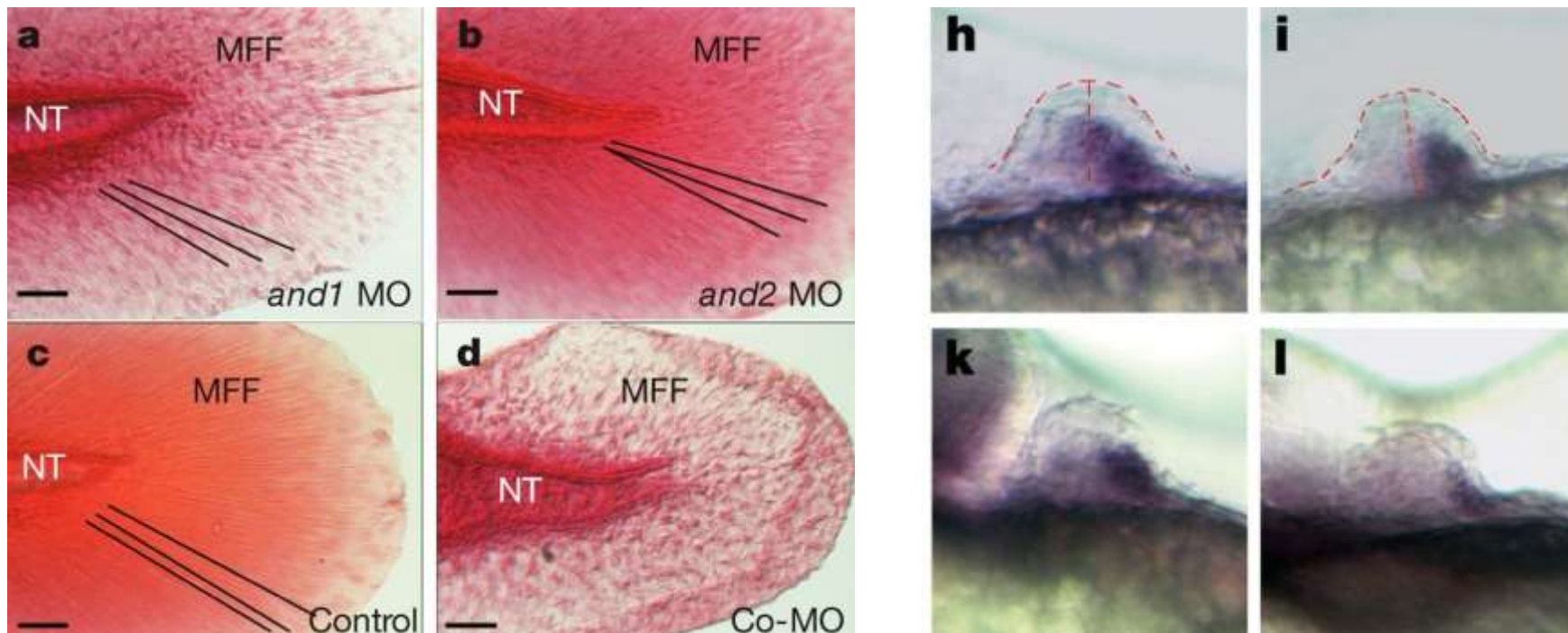
Сравнение грудного плавника тиктаалика и задней конечности ихтиостеги



Гипотетическая схема трансформации предкового плавника в тетраподную конечность



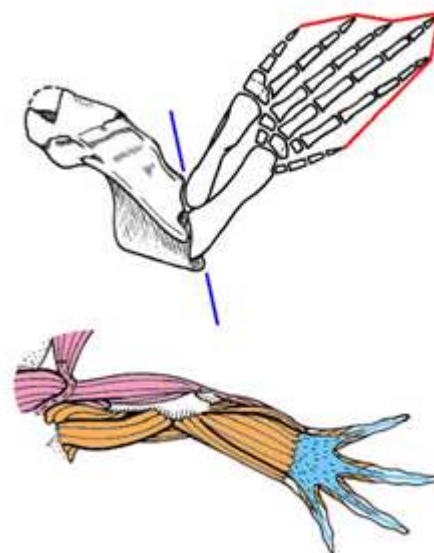
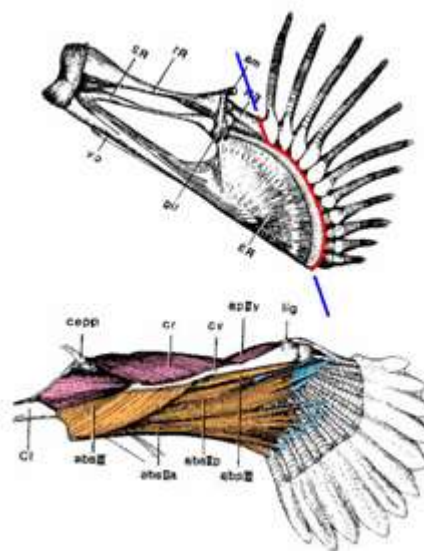
Многопалость ранних тетрапод и последующий быстрый переход к пятипалости – возможно, побочные эффекты утраты плавниковых лучей



Отключение генов *actinodin* (*and1*, *and2*) у рыбы *Danio rerio*:

- 1) блокирует формирование актинотрихий – зачатков плавниковых лучей (a, b, d),
- 2) «сглаживает» передне-заднюю полярность зачатков конечностей, расширяя области экспрессии генов *hoxd13a* (h по сравнению с i) и *sonic hedgehog* (k по сравнению с l). У современных тетрапод такие изменения ведут к полидактилии.

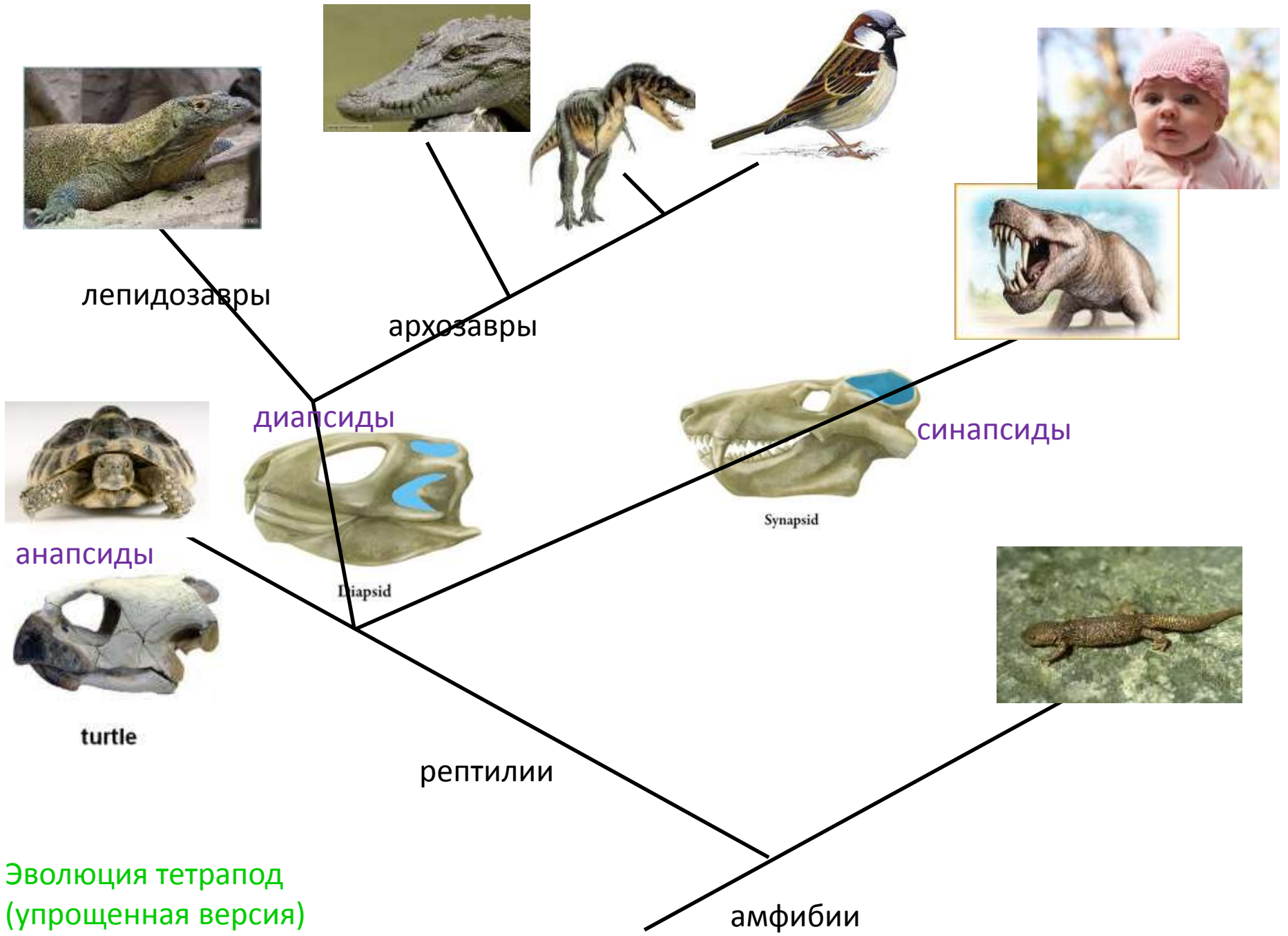
Преобразование грудных плавников в ходильно-хватательные «лапы» у мелководных удильщиков *Antennarius*



календарь событий

- **Карбон** (359-299)
- Буйные леса из древовидных споровых и голосеменных («палеофит»).
- Расцвет амфибий, первые рептилии.
- Появление насекомых. Высасывали семязачатки + хищники. Гигантские размеры – возможная связь с повышенным содержанием кислорода.
- Оледенение (не хватало деструкторов – много CO_2 изъято из атмосферы, уголь).
- Возможно, цикл углерода стабилизировался с появлением грибов, способных расщеплять лигнин





Эволюция тетрапод
(упрощенная версия)

календарь событий

- **Пермь (299-252).**
- Пангея. Климат стал суше.
- Расцвет синапсидных рептилий. Первые архозавры.
- Величайшее вымирание в конце периода.



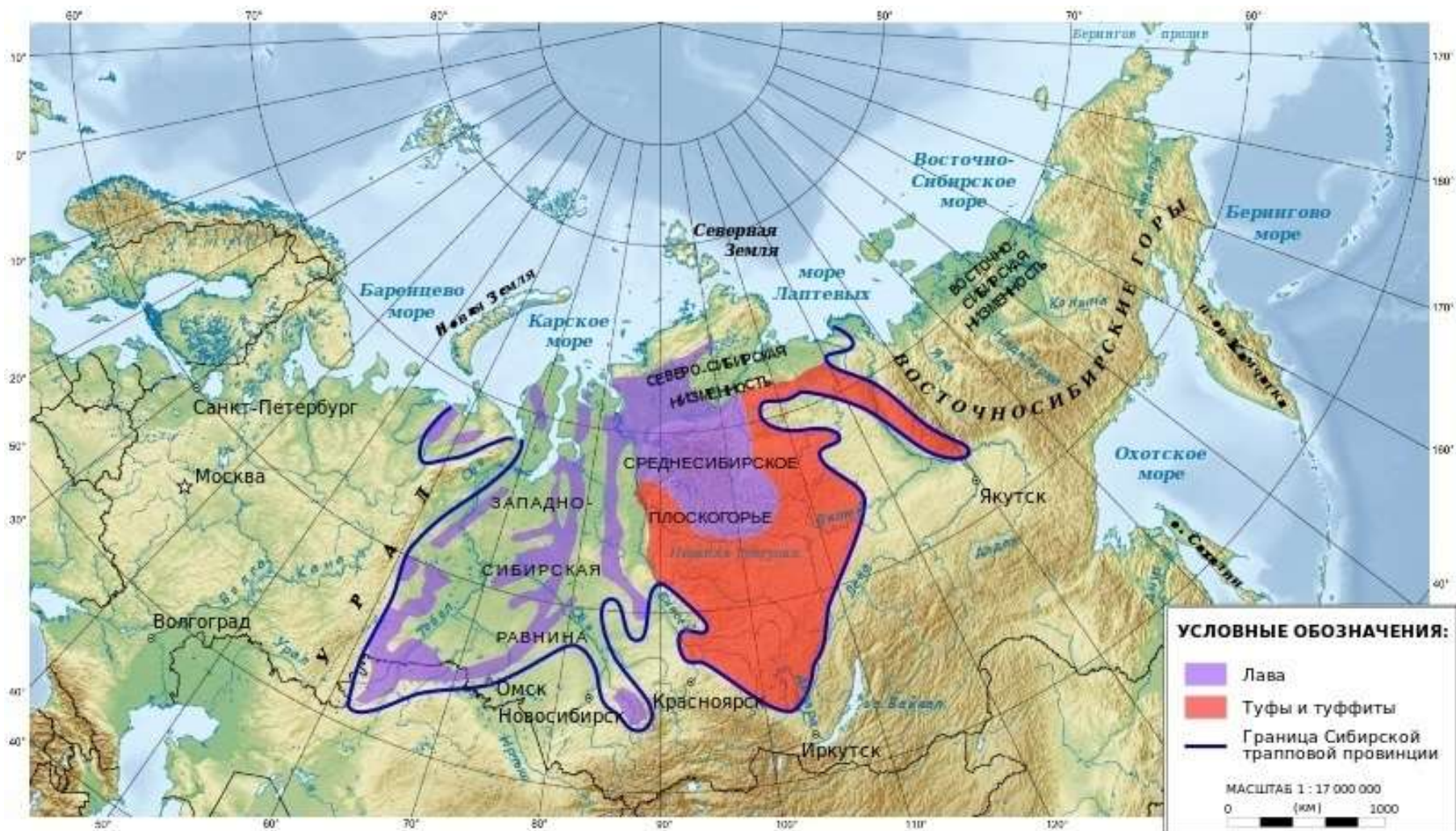
Трапповый вулканизм

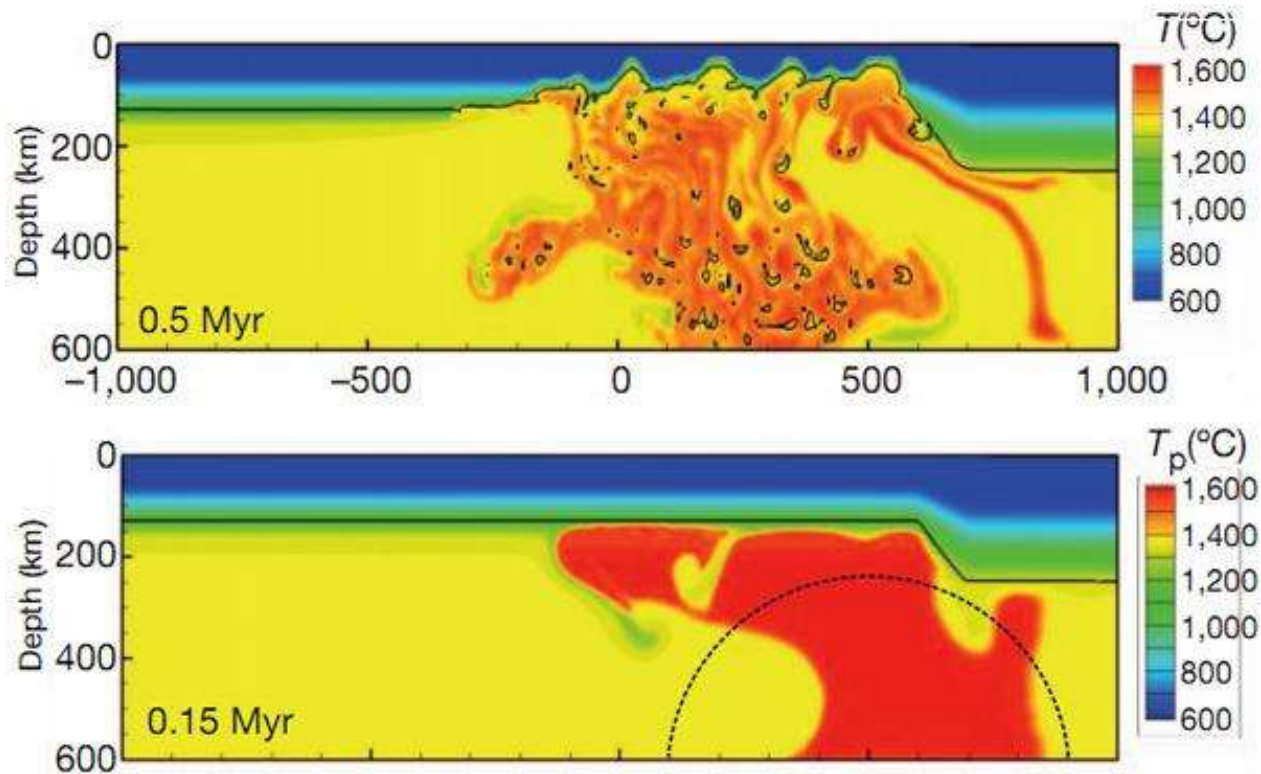


Плато Путорана на Таймыре образовано базальтовой лавой и представляет собой часть сибирской трапповой провинции, сформировавшейся около 252 млн лет назад в результате подъема «мантийного плюма» — потока раскаленных пород из мантии.

2 млн кв. км.

Сибирская трапповая провинция





Реконструкция начальных этапов образования сибирских траппов. По вертикальной оси — глубина (км). Разными цветами показана температура пород.

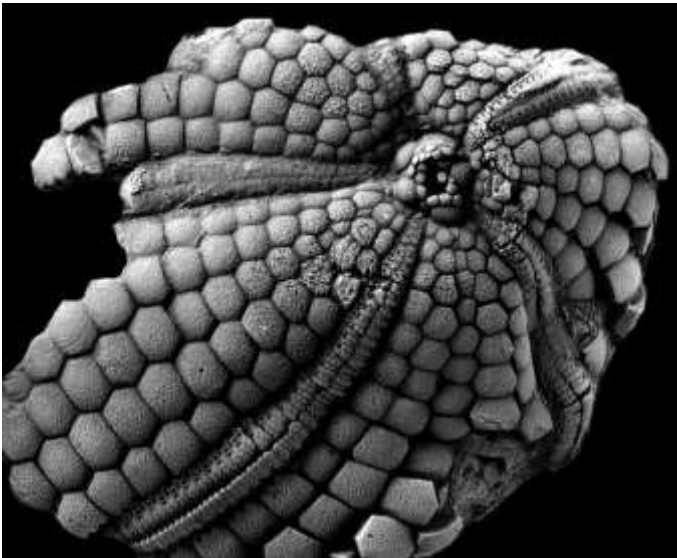
Внизу: через 0,15 млн лет после начала процесса (исходное положение вершины мантийного плюма показано пунктирным полукругом) плюм подходит к нижней границе литосферы (сплошная черная линия) и «растекается» под ней.

Вверху: через 0,5 млн лет вершина плюма за счет эрозии (видны погружающиеся в недра обломки литосферы) проложила себе путь сквозь верхнюю мантию к земной коре. Это соответствует началу основной фазы траппового вулканизма.

- Главной причиной вымирания, по-видимому, был быстрый выброс в атмосферу огромного количества CO_2 и HCl .
- Основная масса газов должна была прорваться в атмосферу еще до того, как расплавленная магма поднялась до глубины 50 км, то есть до основной фазы траппового магматизма.
- Оценка времени этого события — ок. 252,4 млн лет назад — совпадает с современными датировками момента массового вымирания.

календарь событий

- **Триас** (252-201).
- Ранний триас: восстановление биоты после вымирания
- Радикальная смена морской фауны на уровне отрядов и классов.
- Становится больше хищников и подвижных животных.
«Брахиоподовые» палеозойские сообщества сменяются сообществами с преобладанием двустворчатых моллюсков.
- “Lazarus taxa” (кораллы). «Эффект основателя» на макроэволюционном уровне (морские ежи: *Miocidaris*)



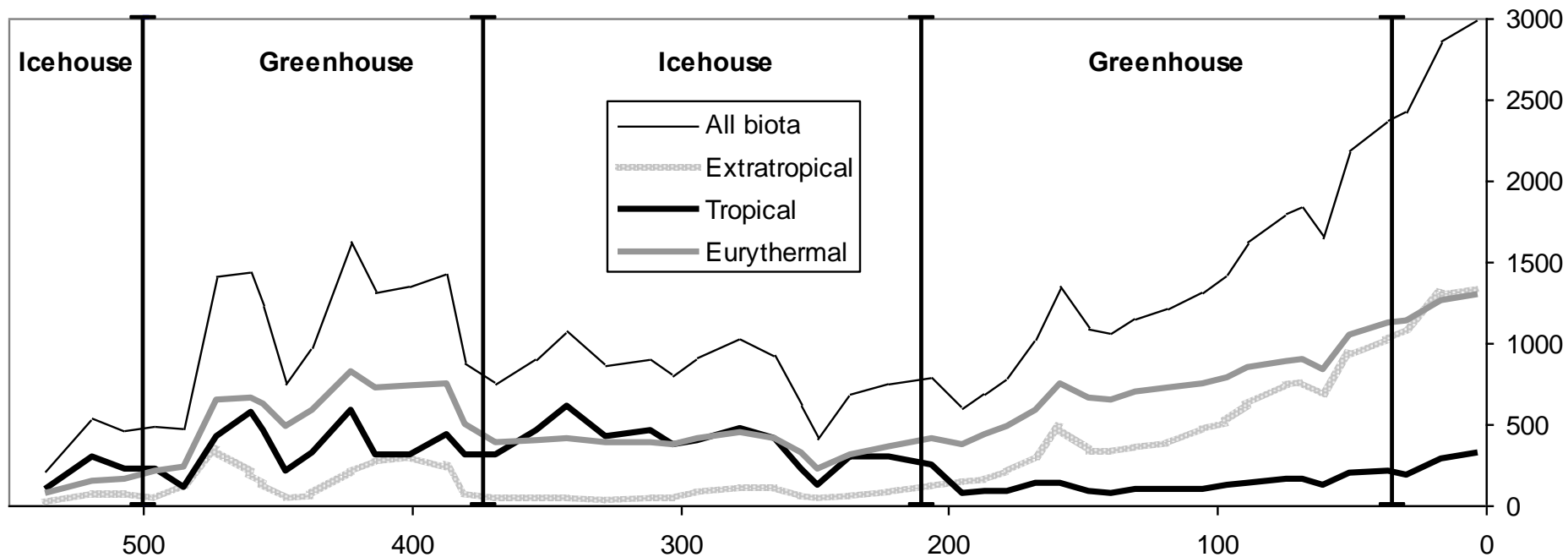
Массоуа (карбон)



Соврем. представитель *Cidaroida*

- **Триас (252-201).**
- «Мезофит»: новая флора с преобладанием голосеменных.
- Конкуренция архозавров-текодонтов (первыми научились бегать) и синапсид (проиграли в конкуренции, измельчали и стали ночными).
- Поздний триас: появление первых млекопитающих (от зверозубых синапсид – териодонтов) и динозавров (от текодонтов).
- Жаркий климат.
- Вымирание в конце периода.
- Начало раскола Пангеи, сопряженное с трапповым вулканизмом (Сев.-Атл. магм. провинция).



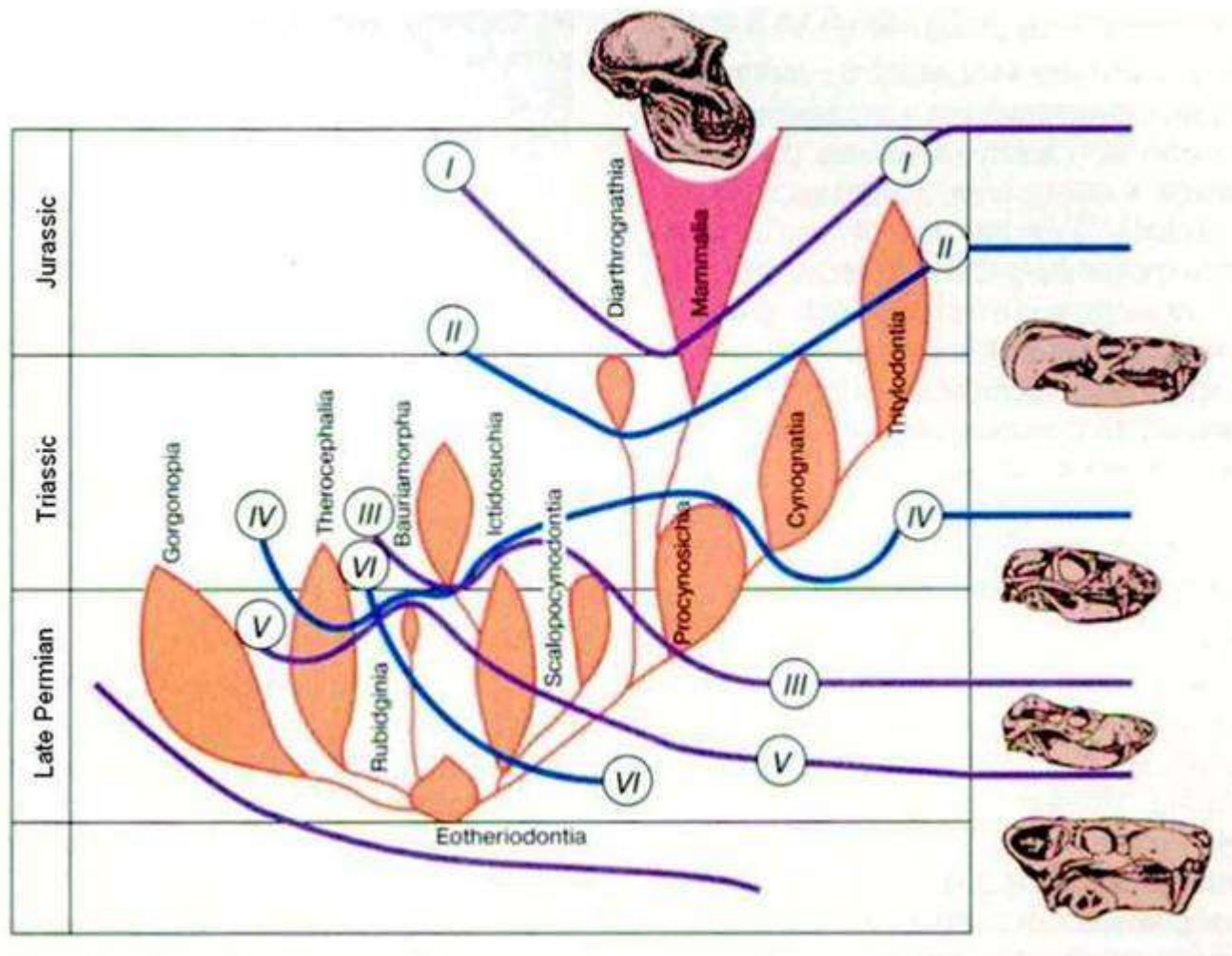


Динамика разнообразия “тропических”, “внетропических” и “полизональных” родов в морской биоте фанерозоя.

Сплошными вертикальными линиями показаны приблизительные границы холодных и теплых периодов по Фишеру (Fischer 1982, 1984).

В холодные эпохи доля тропических родов растет, в теплые снижается. Вымирание в конце триаса затронуло в первую очередь тропические роды (?перегрев тропиков).

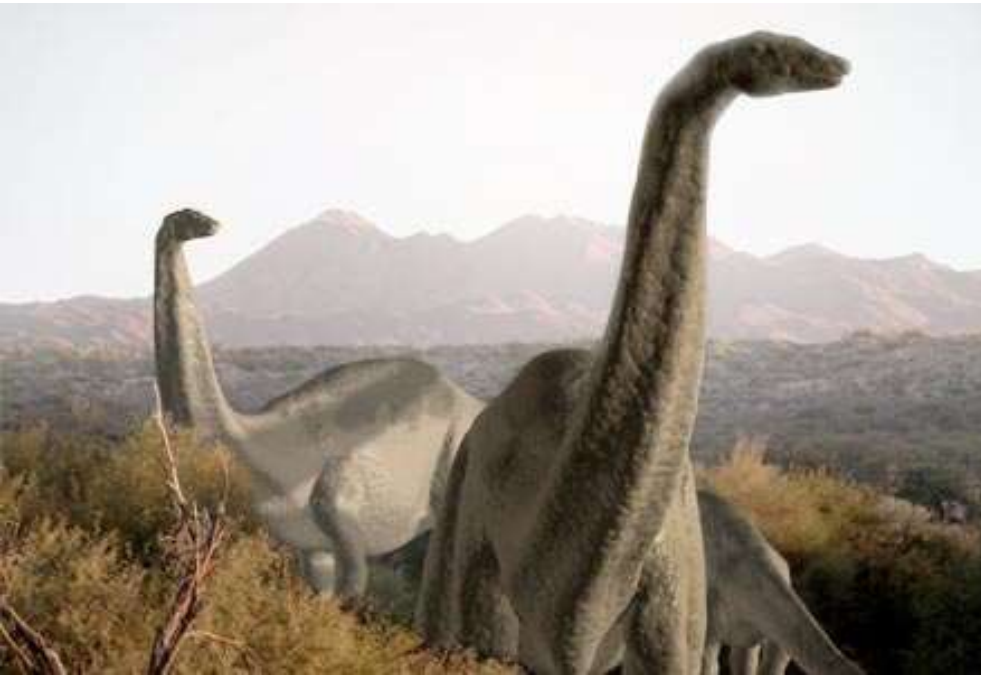
Происхождение млекопитающих: «маммализация» зверозубых рептилий – териодонтов (по Л.П.Татаринову). Параллельное появление признаков млекопитающих в разных группах териодонтов.



I – три косточки среднего уха; II – челюстной сустав между *dentale* и *squamosum*; III – мягкие губы с мышцами; IV – увеличение полушарий мозга; V – вибриссы; VI – моляры с тремя бугорками; VII – верхняя носовая раковина

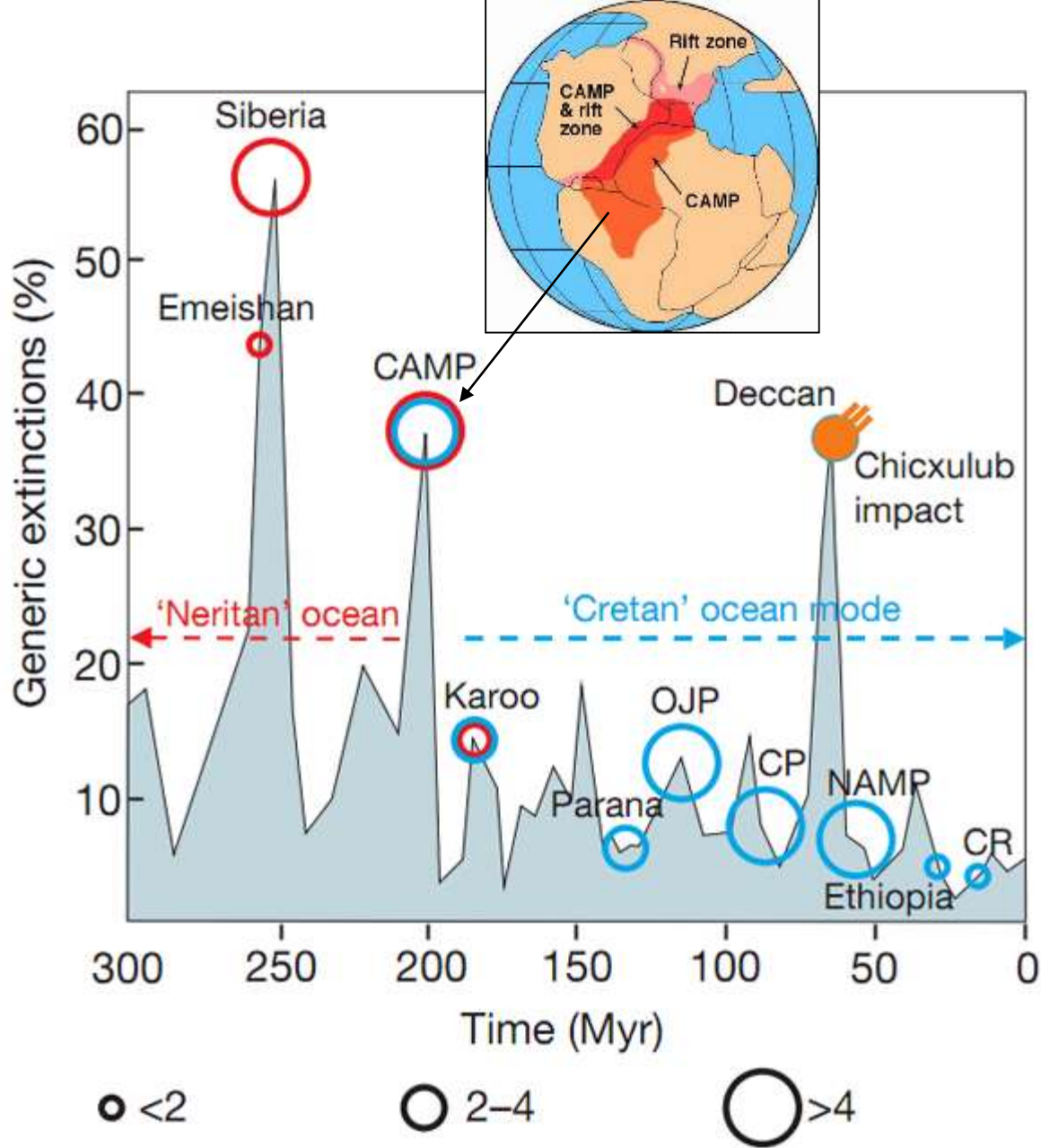
календарь событий

- **Юра** (201-145).
- Расцвет динозавров; Ихтиозавры, птерозавры.
- Появление птиц.
- Млекопитающие мелкие и малочисленные. Мультикуберкуляты: первые эффективные мелкие фитофаги (но юрские представители еще были всеядными).
- Важные изменения в морском планктоне: бурное развитие планктонных фораминифер и кокколитофорид.



«Мезозойская морская революция»

- В юре размножились планктонные организмы с известковым скелетом (фораминиферы, кокколитофориды).
- С тех пор они работают в качестве «буфера»: избыток CO_2 не приводит к резкому падению pH океана, потому что идет на построение карбонатных скелетов этих организмов и захоранивается в донных осадках.
- Может быть, поэтому с тех пор эпизоды траппового вулканизма уже не вызывают грандиозных вымираний.



Скорость вымирания родов животных и растений (*голубая область*) и формирование крупных трапповых провинций (*круги*). Размер кругов отражает объем трапповых провинций (в млн куб. км).

Самое крупное вымирание совпадает с образованием сибирских траппов (*большой красный круг*).

Массовое вымирание на рубеже триаса и юры (ок. 200 млн лет назад) совпадает с образованием Центрально-Атлантической магматической провинции (*CAMP*).

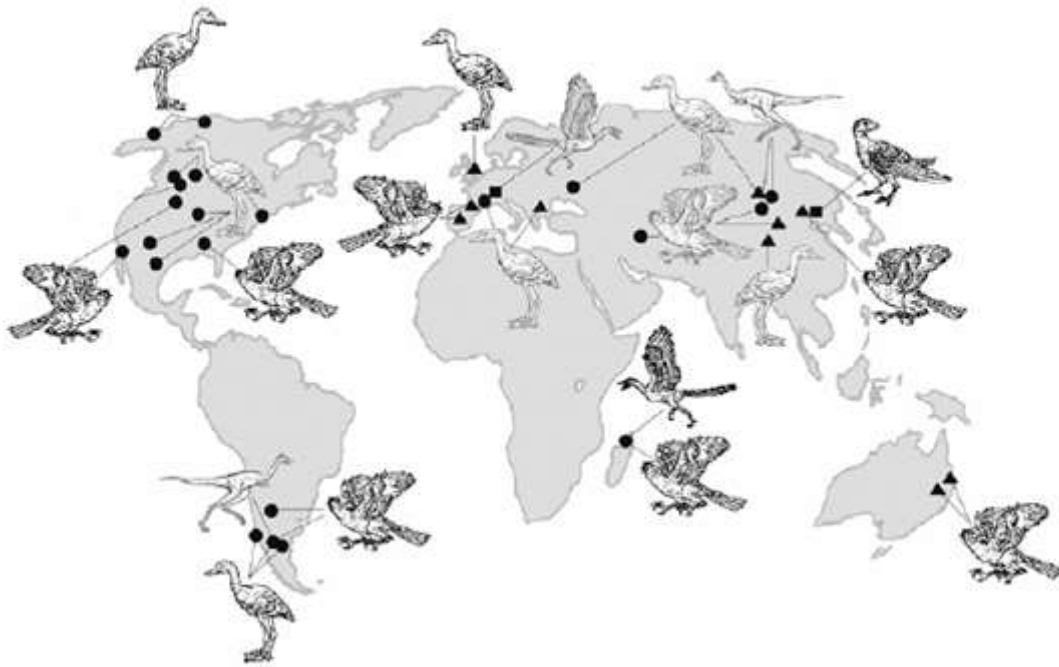
Происхождение птиц

Archaeopteryx (Late Jurassic, 150 Ma)



Distribution of Mesozoic birds

(from: Walker et al., 2007)



Confuciusornis

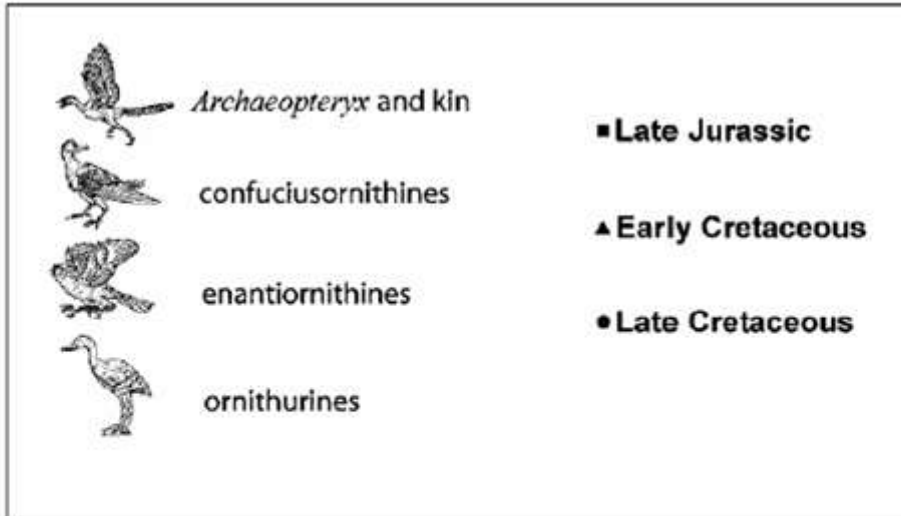


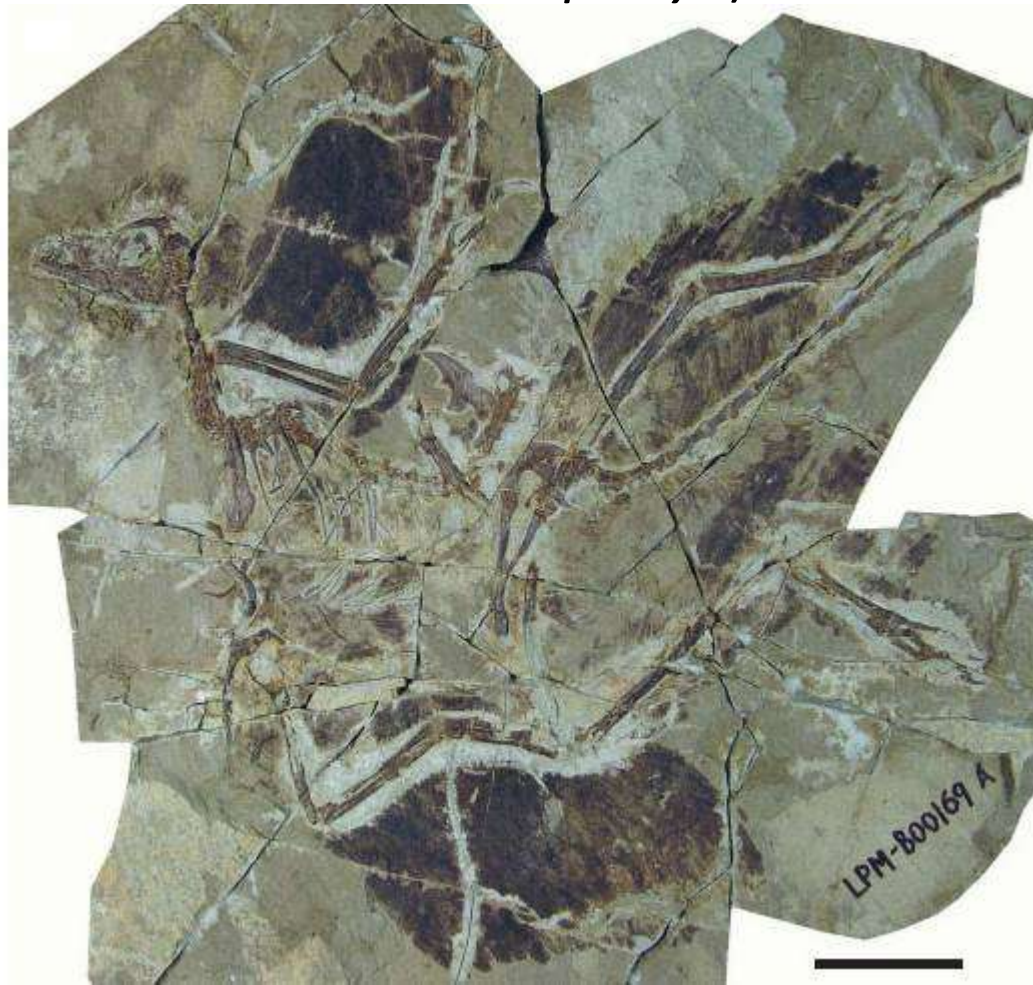
Figure 3. Map to show the known geographic distribution and relative ages of Enantiornithes alongside the other main lineages of Mesozoic birds (re-drawn from Chiappe & Dyke, 2002).

Epidexipteryx, a flightless scansoriopterygid dinosaur who used long feathers on its tail to attract females. 152-168 Ma. “*Epidexipteryx* is characterized by an unexpected combination of characters seen in several different theropod groups”



From: Fucheng Zhang, Zhonghe Zhou, Xing Xu, Xiaolin Wang, Corwin Sullivan. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers // Nature. 2008. V. 455. P. 1105–1108.

Anchiornis huxleyi: A troodontid dinosaur with pennaceous feathers on all four limbs. 151-155 Ma (older than *Archaeopteryx*)

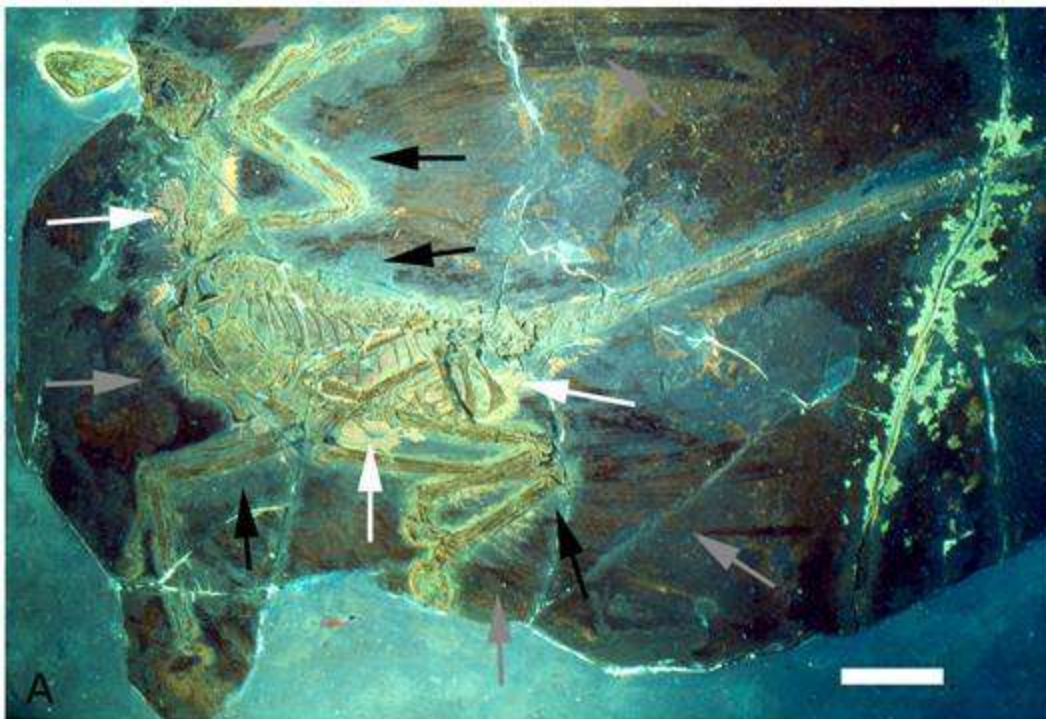


From: Dongyu Hu, Lianhai Hou, Lijun Zhang, Xing Xu. A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus // Nature. 2009. V. 461. P. 640–643.



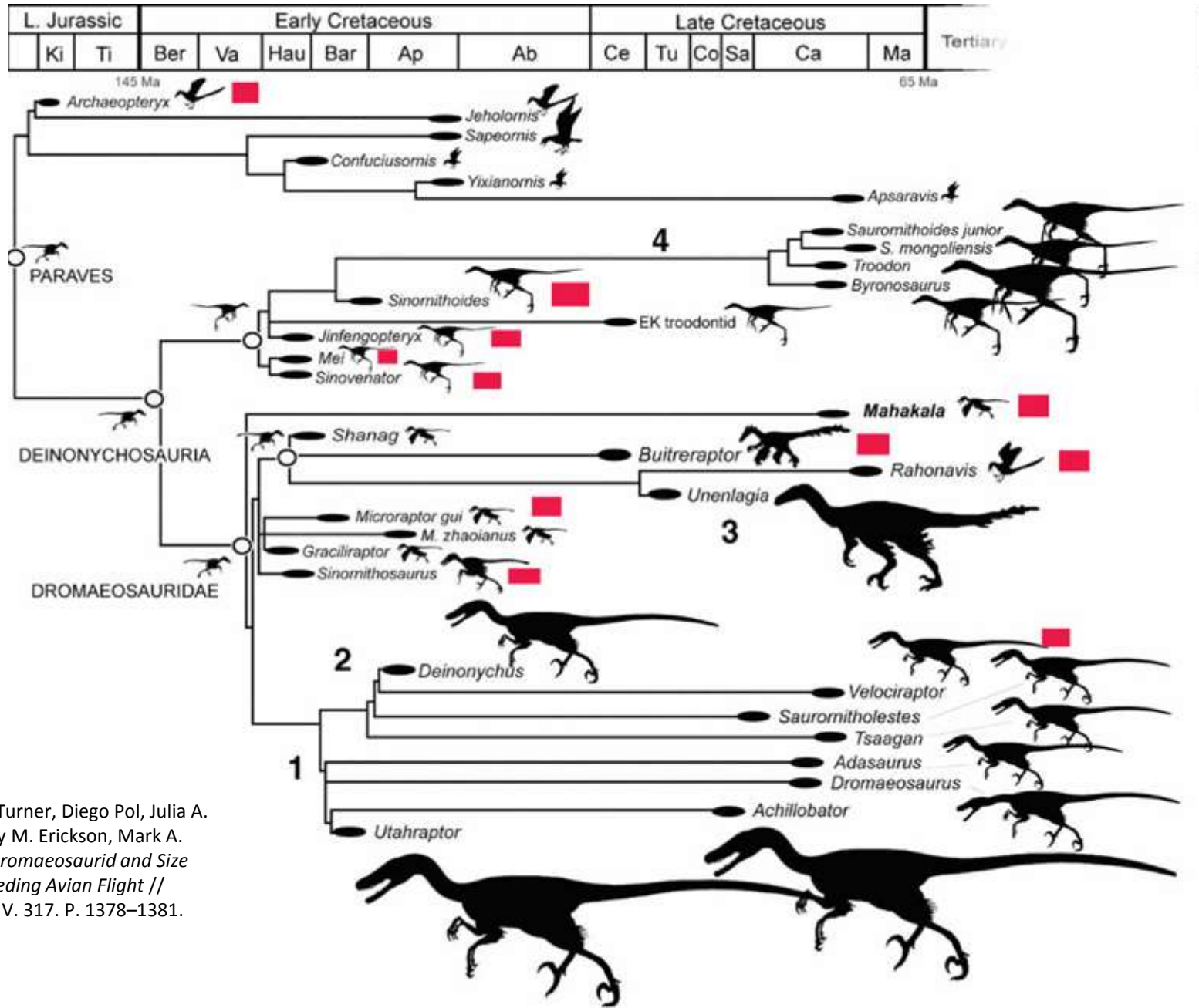
Microraptor gui, a dromaeosaurid dinosaur with four wings. 120 Ma (Aptian).

From: Hone D.W.E., Tischlinger H., Xu X., Zhang F. (2010) *The Extent of the Preserved Feathers on the Four-Winged Dinosaur Microraptor gui* under Ultraviolet Light. PLoS ONE 5(2): e9223.



Мел
145-66

Параллельное появление перьев (красные прямоугольники) и полета у динозавров – дромеозаврид, троодонтид и Avialae



From: Alan H. Turner, Diego Pol, Julia A. Clarke, Gregory M. Erickson, Mark A. Norell. *Basal Dromaeosaurid and Size Evolution Preceding Avian Flight* // Science. 2007. V. 317. P. 1378–1381.

календарь событий

- **Мел (145-66)**
- Появление цветковых. В середине периода – глобальная смена флоры («кайнофит»). Быстрая согласованная диверсификация цветковых и насекомых.
- Дивергенция основных групп млекопитающих. Первые плацентарные.
- Фауна крупных рептилий постепенно приходит в упадок.
- В конце периода – массовое вымирание.



Причины массовых вымираний

- Многие крупные вымирания коррелируют с резкими изменениями климата и уровня моря, с периодами усиленного вулканизма (образование трапповых провинций), с падением астероидов.
- В некоторых случаях есть основания предполагать также «внутренние», биотические причины кризиса (*«млекопитающие размножились и съели детенышей динозавров, которые и без того были в упадке из-за смены растительности»; «растения затормозили эрозию и смыв биогенных элементов в море, что привело к краху планктонных сообществ»* и т.п.).
- Всем хочется найти одну-единственную «главную» причину, да еще и общую для всех вымираний.
- Это было бы очень удобно (мы любим, когда все просто и красиво), но мир устроен не так.
- Массовые вымирания обычно происходят, если сразу несколько «неприятных случайностей» совпадут во времени.
- Например, на рубеже мела и палеогена был и назревавший с середины мела «внутренний» биотический кризис, и трапповый вулканизм (деканские траппы в Индии), а вдобавок еще и астероид упал.

Многобугорчатые (Multituberculata) – первые успешные мелкие фитофаги

Occlusal



- Появились в юре. Первые представители – всеядные, предпочитали животную пищу.
- Стремительный рост разнообразия - в позднем мелу, за 20 млн лет до вымирания динозавров.
- Адаптивная радиация многобугорчатых была связана с распространением цветковых растений и совершенствованием адаптаций к **растительной диете**.
- Мало пострадали во время великого вымирания 65,5 млн лет назад и продолжили свою экспансию в кайнозое.
- Лишь около 35 млн лет назад (в конце эоцена) они пришли в упадок и вымерли, вероятно проиграв в конкуренции грызунам.

нижние щечные зубы четырех мультитуберкулят. вид сверху (жевательная поверхность).
Wilson et al., 2012.

Многобугорчатые: косвенная причина упадка динозавров?



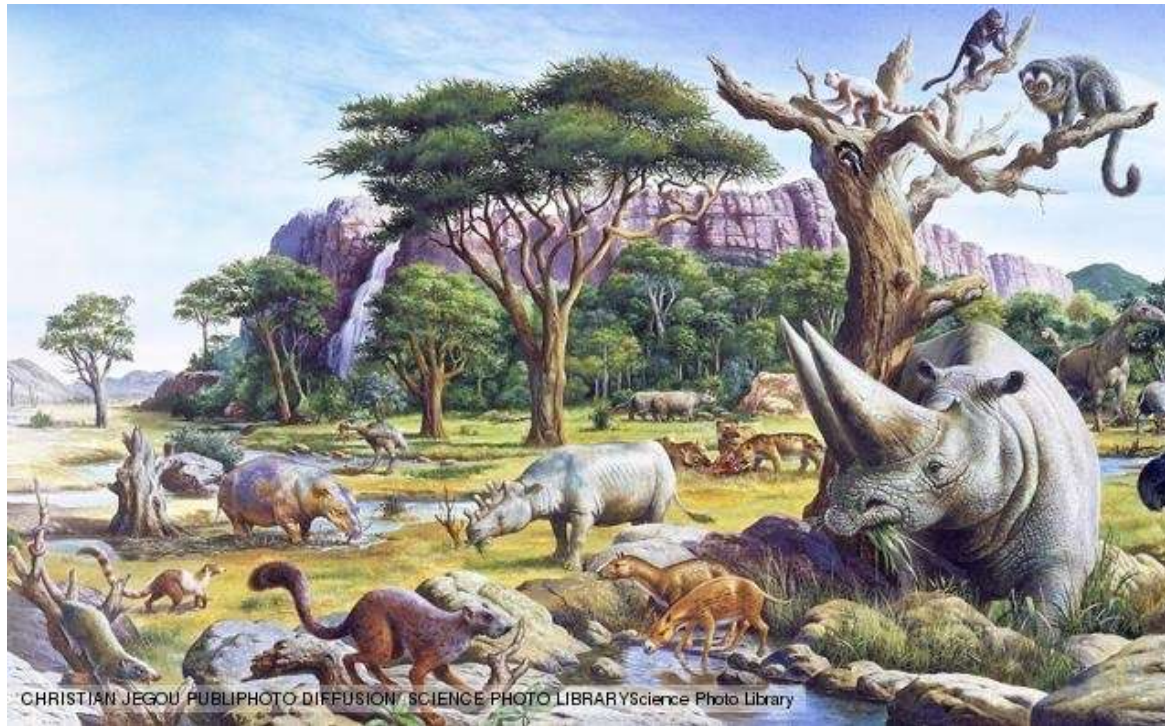
Раннепалеоценовый (~63 млн лет назад) лес в Вайоминге. На стволе секвойи вниз головой сидит *Ptilodus*, представитель многобугорчатых, по образу жизни напоминавший белку.

На него оскалился всеядный *Chriacus* из группы кондилартр. Выше на ветке — сумчатый *Peradectes*, похожий на опоссума.

- Многобугорчатые были первыми эффективными мелкими фитофагами среди наземных позвоночных.
- Поскольку растительной пищи в общем случае гораздо больше, чем животной, популяции мелких фитофагов могут достигать очень высокой численности (подобно совр. грызунам).
- Появление множества мелких млекопитающих создало предпосылки для эволюции хищников, специализирующихся на мелкой четвероногой добыче.
- Однажды появившись, такие хищники стали представлять смертельную угрозу для детенышей динозавров, которых гигантские родители не могли эффективно охранять.
- Подтверждается недавней находкой крупного раннемелового хищного млекопитающего — триконодонта *Repenotatus*, который незадолго до своей гибели пообедал детенышем пситтакозавра.

календарь событий

- **Палеоген (66–23)**
- Стремительная диверсификация млекопитающих, птиц. Продолжается начавшаяся в мелу быстрая диверсификация цветковых растений и сопутствующих насекомых (опылителей, фитофагов и др.)
- Климат очень теплый, но затем Антарктида отделяется от Южной Америки и начинает покрываться льдом.



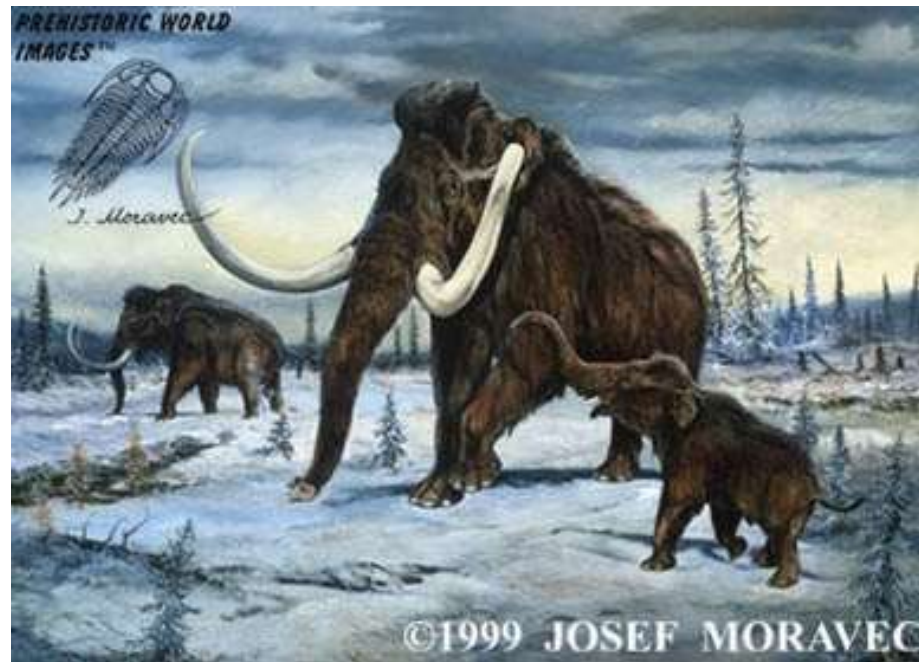
календарь событий

- **Неоген (23-2,6).**
- Постепенно холодает.
- Широкое распространение травяных биомов (саванн и степей) с богатой фауной травоядных.
- Появление человекообразных обезьян. 6-7 млн. лет назад - ГОМИНИДЫ.

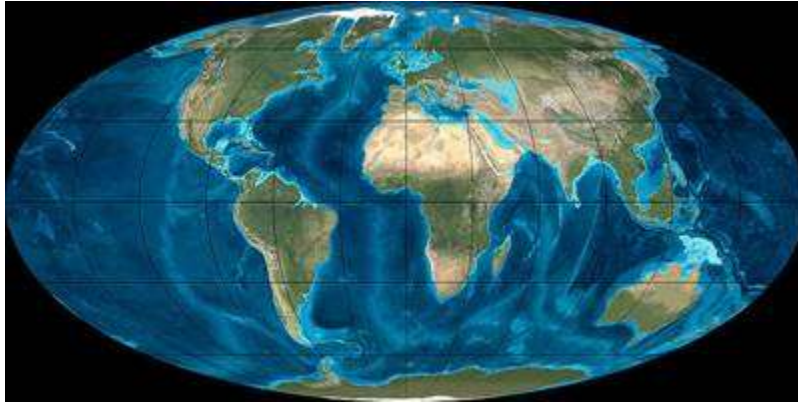


календарь событий

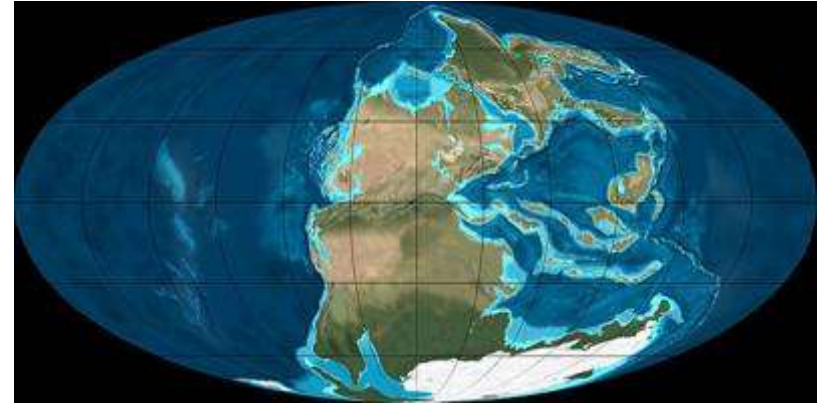
- **Четвертичный** (2,6 – ныне)
- Оледенение в Северном полушарии.
- Появление и быстрая эволюция *Ното*.
- Вымирание мегафауны на рубеже плейстоцена и голоцена (10-12 тыс. лет назад).



Палеогеография



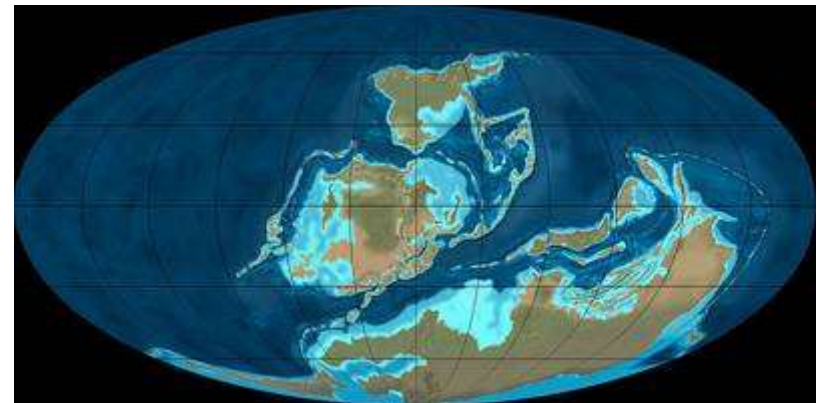
неоген



пермь



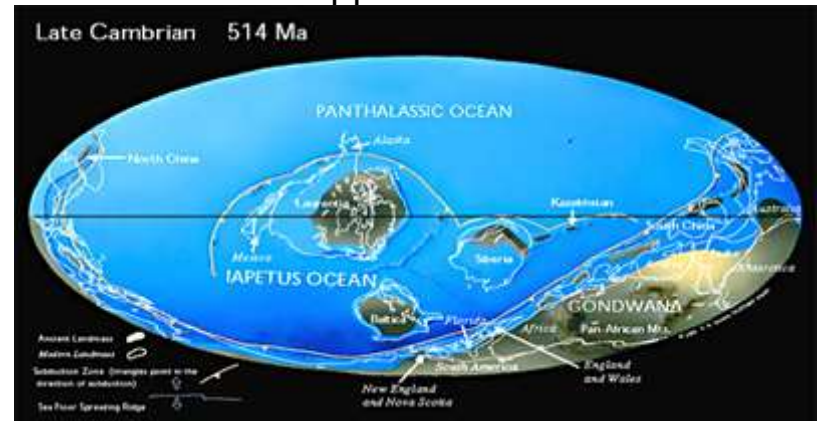
палеоген



девон



юра



кембрий

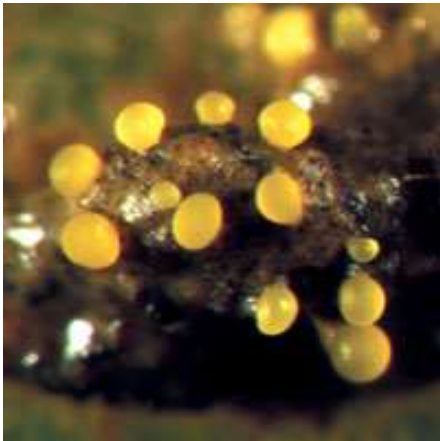
Теория эволюции (введение в эволюционную биологию)

Лекция 18

markov_a@inbox.ru

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭТИКА

Эволюция кооперации и альтруизма





Zwei Dinge erfüllen das Gemüt mit immer neuer und zunehmender Bewunderung und Ehrfurcht, je öfter und anhaltender sich das Nachdenken damit beschäftigt: Der bestirnte Himmel über mir, und das moralische Gesetz in mir.

Две вещи наполняют душу всегда новым и все более сильным удивлением и благоговением, чем чаще и продолжительнее мы размышляем о них, — это звездное небо надо мной и моральный закон во мне.

Иммануил Кант (1724-1804)

Череп беззубого старика из Дманиси (~1.7 млн. лет)
– возможно, древнейшее свидетельство
альтруистического поведения гоминид



- Альтруизм (лат. Alter — другой) в этике — нравственный принцип, предписывающий бескорыстные действия, направленные на благо других людей; Способность приносить свою выгоду в жертву ради общего блага.
- В биологии: поведение, ведущее к повышению приспособленности (репродуктивного успеха) других особей в ущерб своим собственным шансам на успешное размножение

ТЕОРИЯ РОДСТВЕННОГО ОТБОРА (kin selection)

«Эгоизм» на уровне гена может вести к «альтруизму» на уровне организма

- На уровне аллелей альтруизма быть не может. «Добренький» аллель будет вытеснен из генофонда и исчезнет. Ген всегда эгоистичен.
- На уровне организма возможен альтруизм, который фактически является проявлением «генетического эгоизма».
- Это возможно, поскольку аллель – не единичный объект. У всех его копий, присутствующих в генофонде, «корыстный интерес» один и тот же, **общий**.
- Аллелю как множественному объекту иногда бывает выгодно пожертвовать одной-двумя своими копиями, чтобы дать преимущество другим своим копиям, заключенным в других организмах (**теория родственного отбора**).

Соотношение «интересов» групп, особей и генов в ходе развития адаптаций

Интересы группы	Интересы особи	Интересы гена	Результат	Пример
+	+	+	Большинство адаптаций	Защитная окраска
+	-	+	Альтруизм	Забота о родственниках
-	+	+	Эгоизм, вредный для группы	Инфантицид у львов
-	-	+	«Эгоистичные гены»	tr-, нарушители мейоза, МГЭ, вирусы...

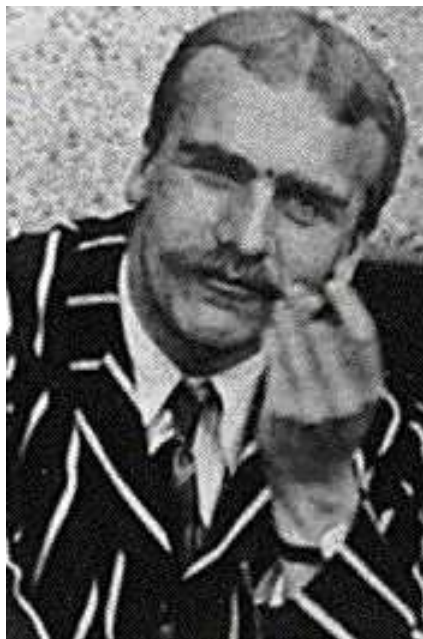
Остальные четыре варианта **невозможны** (не будут развиваться). Ведь если признак «не в интересах» генов, обеспечивающих его развитие, то эти гены («гены данного признака») будут исчезать из генофонда, проигрывая в конкуренции своим аллелям – «генам отсутствия данного признака». Следовательно, «гены признака» исчезнут, а с ними и признак.

До тех пор, пока генетическая наследственность остается единственным способом **запоминания** результатов эволюции, устойчивое сохранение признаков, противоречащих интересам генов, невозможно. Это становится возможно только с появлением нового типа репликаторов (мемов) и нового типа негенетической (культурной) наследственности – и, соответственно, нового типа эволюции. Уже не биологической, а культурной.

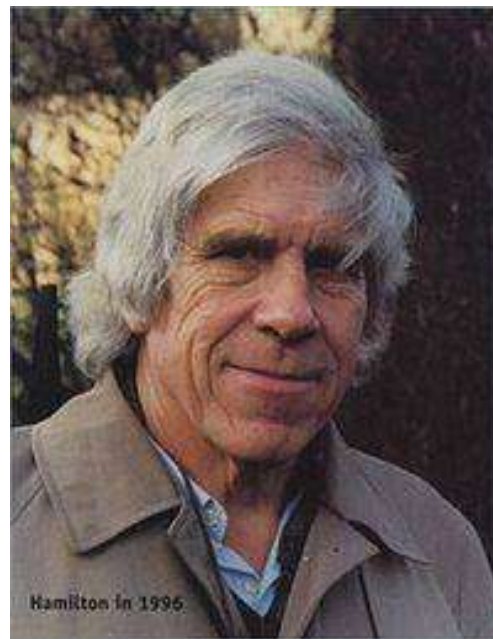
Создатели теории родственного отбора



Рональд Фишер
(1890-1962)



Джон Холдейн
(1892-1964)



Уильям Гамильтон
(1936-2000)

*«Я бы отдал жизнь за двух братьев или восьмерых кузенов»
(Дж. Холдейн)*

Правило Гамильтона:

«Ген альтруизма» будет поддержан отбором и распространится в популяции, если

$$RB > C$$

- R - степень генетического родства «жертвователя» и «принимающего жертву»
- B – репродуктивное преимущество, полученное адресатом альтруистического акта
- C – репродуктивный ущерб, нанесенный «жертвователем» самому себе

Если от акта альтруизма выигрывает не одна, а несколько особей:

«Ген альтруизма» будет поддержан отбором и распространится в популяции, если

$$NRB > C$$

- N – число «принимающих жертву»

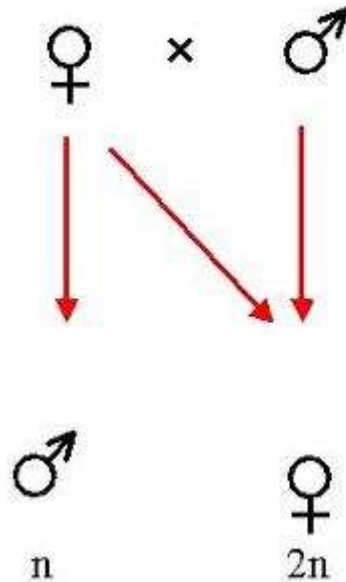




Перепончатокрылые – группа, в которой эволюция альтруизма зашла особенно далеко (эусоциальность у многих представителей)

Гаплодиплоидная детерминация пола

$NRB > C$



В отряде перепончатокрылых у родных сестер $R=3/4$, тогда как у большинства других животных у сестер $R=1/2$ (так же, как у родителей и их детей).

Поэтому самкам перепончатокрылых, при прочих равных, **выгоднее выращивать сестер, чем дочерей.**

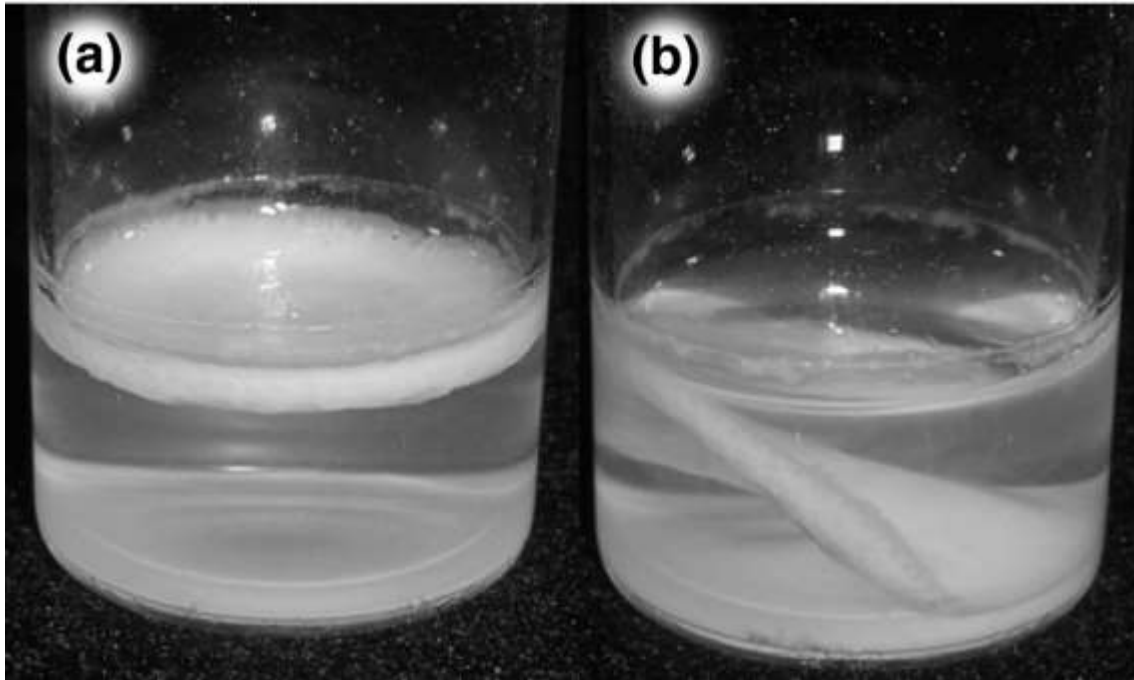


Эволюция «альтруистов» и «обманщиков» в пробирке:
опыты Пола Рейни с бактерией *Pseudomonas fluorescens*



Pseudomonas fluorescens

Эволюция «альтруистов» и «обманщиков» в пробирке: опыты Пола Рейни с бактерией *Pseudomonas fluorescens*

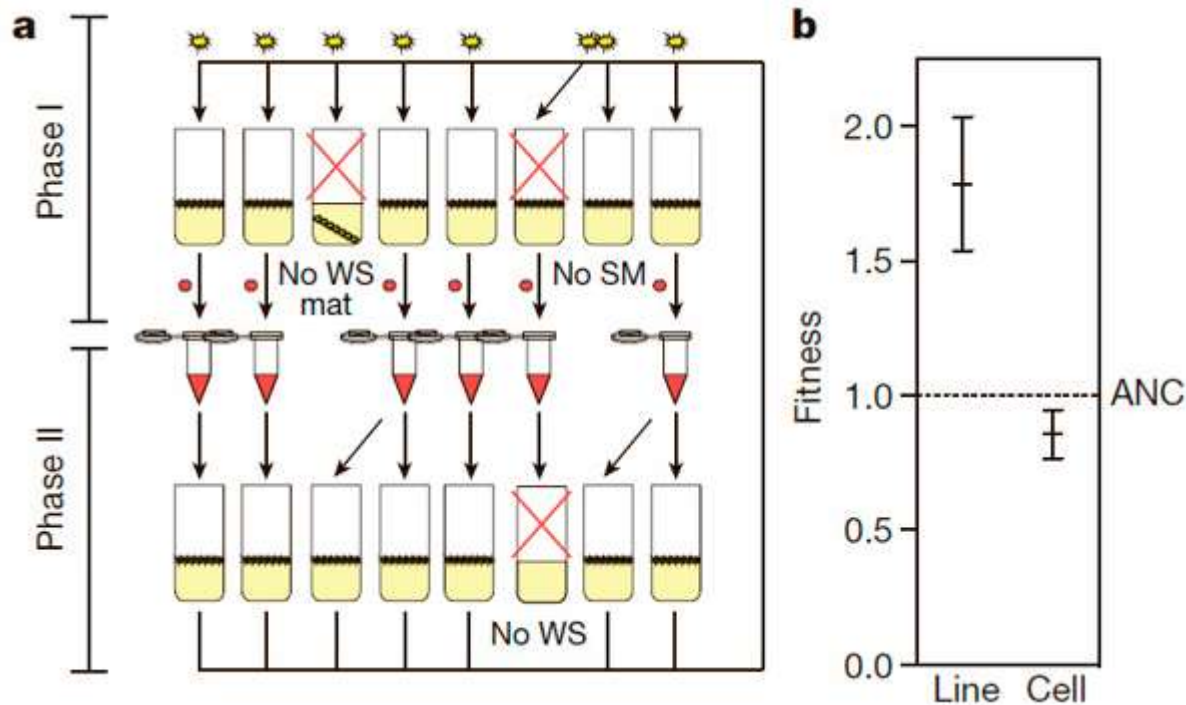


Колония бактерий *Pseudomonas fluorescens* (мутантов, производящих «клей») на поверхности питательной среды

Размножение «обманщиков» (обратных мутантов) приводит к тому, что колония разрушается и ТОНЕТ (из Nadell et al., 2008)

- Сначала развиваются как одиночные клетки.
- Когда остается мало кислорода, преимущество получают мутанты, выделяющие «клей». Группы таких бактерий склеиваются и всплывают на поверхность, где кислорода больше.
- В колониях появляются «обманщики» - обратные мутанты, которые не производят клей, но пользуются преимуществами жизни в группе.
- Ничто не препятствует размножению обманщиков, поэтому колония в конце концов разрушается.
- Дальнейшее развитие кооперации оказывается невозможным из-за социального паразитизма.

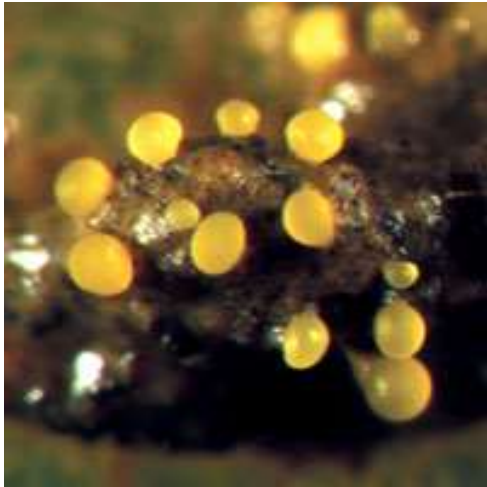
Впрочем, путем искусственного отбора за полгода удалось вывести:



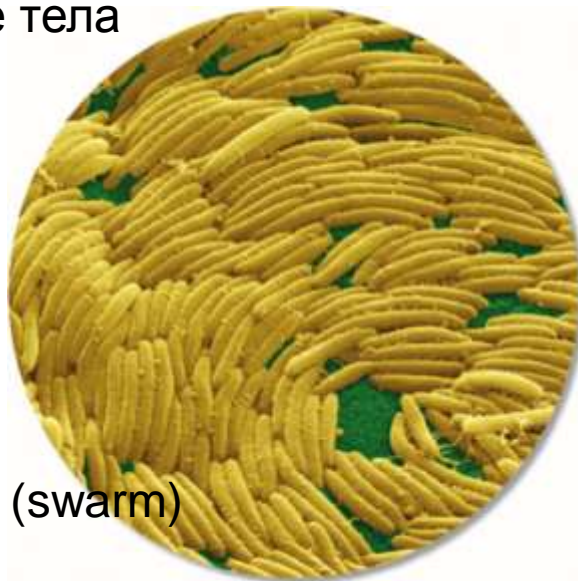
a — схема эксперимента: в каждую пробирку сажали клетку, производящую клей («коллективиста»). Ее деление вело к формированию плавающих колоний (WS, 'wrinkly spreader'; черные полосы в пробирках), а также к появлению мутантов — «обманщиков» (SM, 'smooth'; красные точки), способных к быстрому делению. Через 6 дней из массы клеток выбирали обманщиков и пересаживали в новую среду. Те пробирки, где таких клеток не было, выбраковывались, также как и линии, где не сформировались плавающие колонии. Во время второй фазы эксперимента (3 дня) обманщики должны были быстро произвести мутантов-коллективистов, которые бы сформировали колонии. Клетки из этих новых колоний становились прародителями следующих линий в новом цикле. **b** — оценка приспособленности отдельных клеток в колонии (Cell) и целой колонии (Line) по отношению к прародителям (ANC): приспособленность всей колонии выросла, отдельных клеток — упала.

1. линии, способные ограничивать размножение обманщиков,
2. линии с повышенной частотой «переключения» в обе стороны — развился механизм генной регуляции (это была имитация появления многоклеточного организма, в котором «честные» клетки играют роль соматических, а «обманщики» - генеративных)

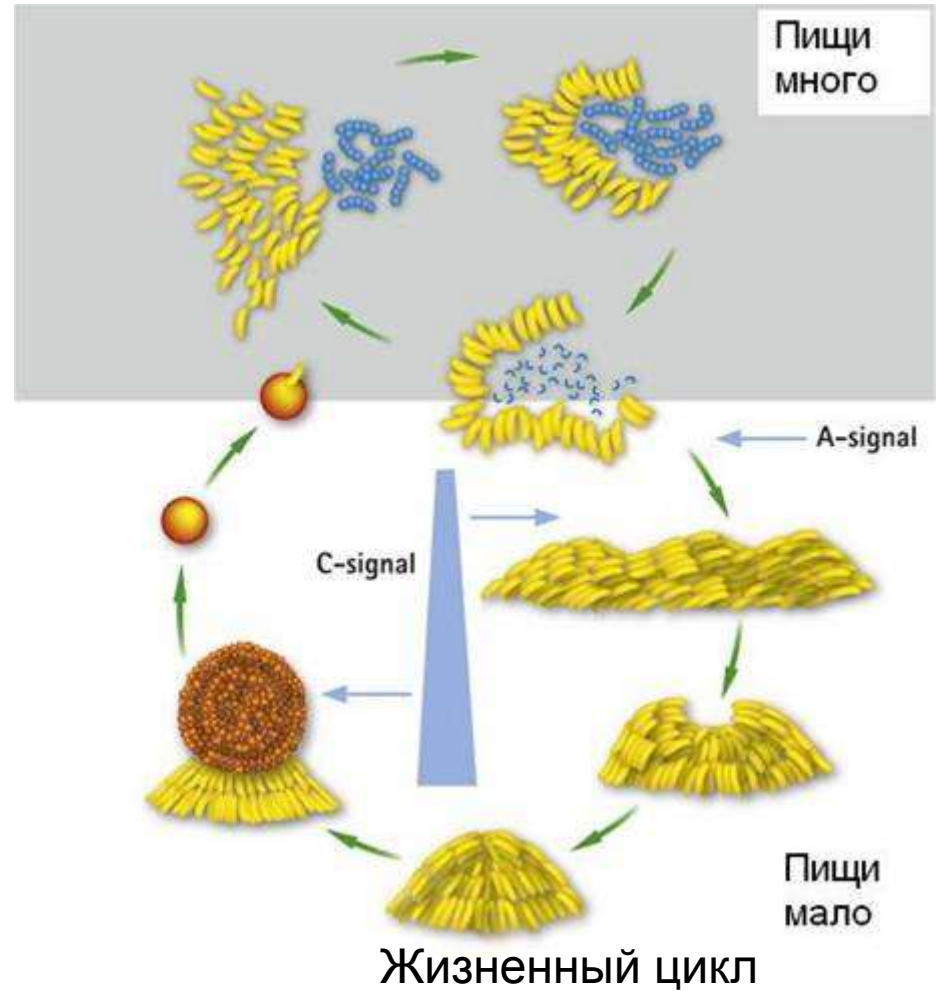
Альтруисты и обманщики у бактерий *Mucococcus xanthus*



Плодовые тела



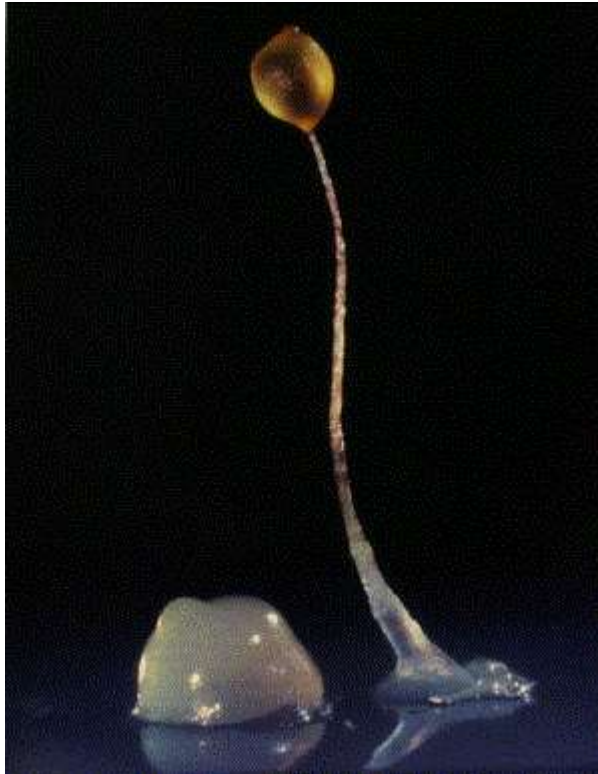
Скопление (swarm)



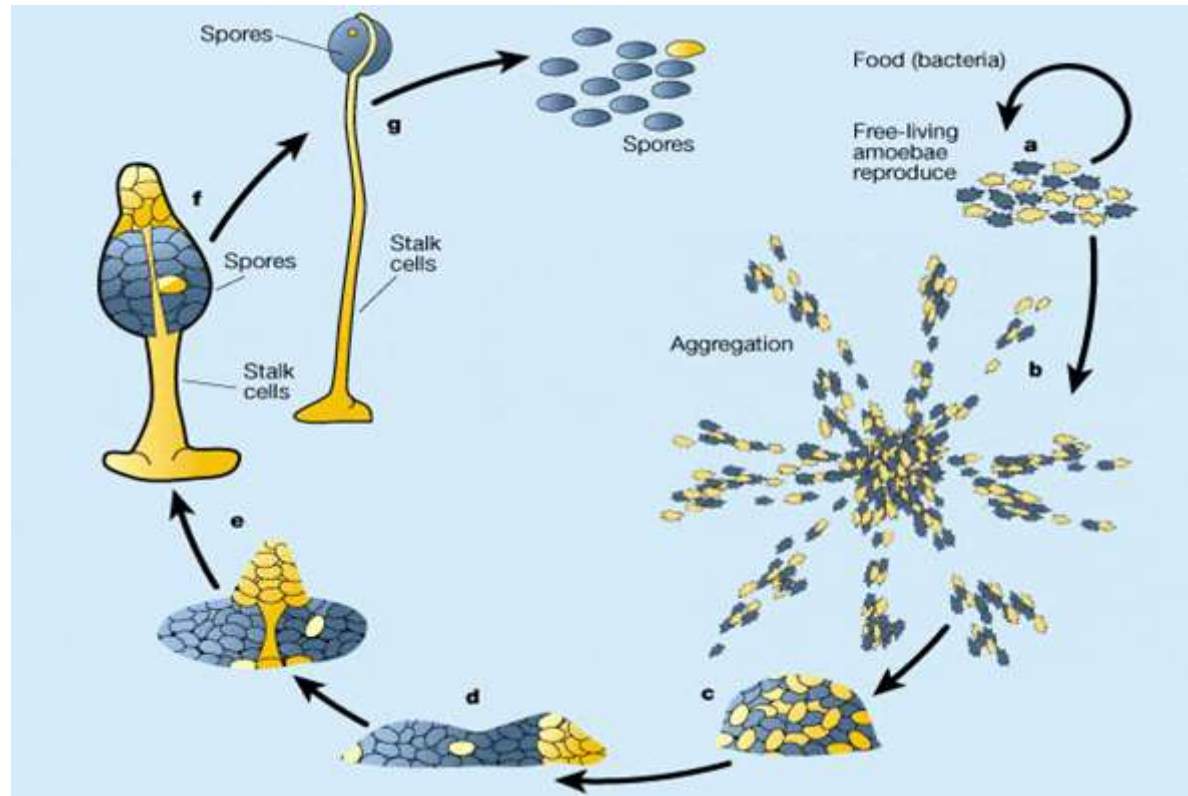
Жизненный цикл

- Социальный паразитизм (free rider problem) – главное препятствие на пути развития кооперации.
- В смешанных культурах миксококков доля «обманщиков» неуклонно растет, культура деградирует и погибает.
- Однако у «честных» иногда появляются мутации, позволяющие прогонять «обманщиков», не принимать их в свое скопление.
- У «обманщиков», в свою очередь, отбор поддерживает мутации, помогающие преодолеть защитные механизмы «честных».
- Нескончаемая эволюционная гонка вооружений.

Социальный паразитизм у амёб *Dictyostelium*



Амёбы *Dictyostelium* при недостатке пищи собираются в многоклеточные агрегаты, из которых затем образуются плодовые тела на длинной ножке.



Синие — «обманщики», желтые — «честные». **a** — при избытке пищи амёбы живут поодиночке, размножаются делением; **b–c** — при недостатке пищи амёбы собираются в скопления. **d** — образуются многоклеточные агрегаты, которые могут ползать на манер слизней; **e–g** — «Слизень» превращается в плодовое тело. Видно, что «обманщики» захватили лучшие места в плодовом теле и превратились в споры, предоставив работу по созданию ножки «честным».

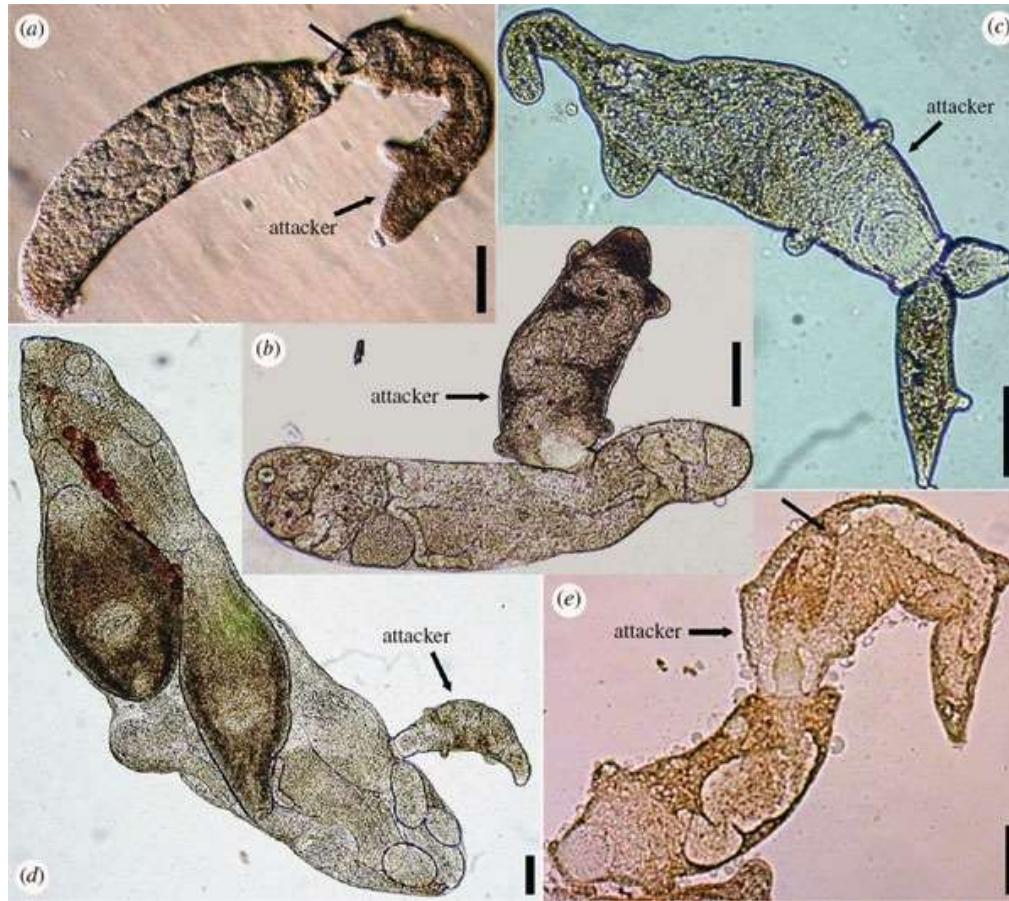
Два способа перехода к МНОГОЛЕКТОЧНОСТИ

- В многоклеточном организме одни клетки (соматические) проявляют альтруизм, отказываясь от собственного размножения ради других (половых клеток).
- Есть два способа создания многоклеточного организма: 1) из скопления разнородных клеток, 2) из потомков одной клетки.
- Первый способ оказался тупиковым: «получаются» в лучшем случае простые плазмодии и плодовые тела.
- Все сложные многоклеточные организмы в ходе эволюции произошли вторым способом.
- Почему?

Лучший способ не допустить появления обманщиков – свести генетическое разнообразие к нулю (чтобы R было равно 1)

- Эволюция неоднократно «пыталась» создать многоклеточный организм из социальных бактерий (таких как *Mucococcus*) и одноклеточных эукариот (таких как *Dictyostelium*). Но эти попытки оказались неудачными (из-за обманщиков).
- Настоящие сложные многоклеточные организмы получились только из клонов – потомков одной клетки с $R=1$.

Эусоциальность у паразитических червей (трематод)



«Солдаты» сосальщика *Himasthla* нападают на конкурентов, относящихся к другим видам сосальщиков или к другому клону того же вида. Атакующие солдаты помечены стрелочками с подписью «attacker».

Эусоциальность (высшая форма социальности, при которой часть особей полностью отказывается от размножения) обнаружена у сосальщиков *Himasthla*, паразитов морской улитки. В теле моллюска паразиты размножаются бесполом путем, образуя клоны ($R=1$). Особи делятся на две касты: крупных «цариц» и мелких, неспособных к размножению «солдат». Солдаты блюдают интересы клона, нападая на конкурентов — других паразитов, пытающихся проникнуть в улитку, в том числе на представителей других клонов того же вида сосальщиков.

Hechinger R.F., Wood A.C., Kuris A.M., 2010. Social organization in a flatworm: trematode parasites form soldier and reproductive castes // Proceedings of the Royal Society B.

Эусоциальность у тлей



Личинка златоглазки
поедает тлю



Тли-солдаты *Tuberaphis styraci*
атакуют личинку златоглазки

У некоторых тлей самка, размножающаяся партеногенетически, производит два типа генетически идентичных ($R=1$) личинок: обычных, которые будут продолжать род, и «солдат», которые имеют более прочную кутикулу, не размножаются и защищают клон от врагов.

- Тли, у которых нет эусоциальности, при нападении наездника выделяют липкие вещества, что не приносит пользы им самим, но спасает других членов клона. Это поведение усиливается с ростом N (Wu et al., 2010).
- Эусоциальность у термитов: моногамия (поэтому $R=0,5$).
- Забота о потомстве ($R=0,5$)
- В целом, как правило, альтруизм развивается в группах родственных особей, что подтверждает действенность теории родственного отбора.
- Однако не всё можно объяснить этой теорией. Есть и другие факторы, помимо родства, влияющие на вероятность развития альтруизма и кооперации.



Альтруизм у общественных насекомых не бескорыстен

- 1) Родства недостаточно, чтобы объяснить отказ рабочих особей от откладывания собственных яиц: «эгоизм» чаще встречается не там, где ниже степень генетического родства между рабочими в гнезде, а там, где применяются менее жесткие «полицейские» меры (уничтожение незаконных яиц). (впрочем, тем самым уменьшается C)
- 2) Осы, ведущие общественный образ жизни, тем охотнее выкармливают сестер, чем ниже их шансы занять место «царицы» и произвести на свет собственных детей. Высокоранговые осы, которые с большой вероятностью скоро сами станут матерями, предпочитают беречь себя и отлынивают от общественно-полезных работ. **Какая переменная в формуле Гамильтона соответствует вероятности стать царицей у этих ос?**



1) Wenseleers T., Ratnieks F.L.W. Enforced altruism in insect societies // Nature. 2006. V. 442. P. 50.

2) Field J., Cronin A., Bridge C. Future fitness and helping in social queues // Nature. 2006. V. 441. P. 214-217.

Теория группового отбора

- Под «г.о» обычно понимают селективное выживание/размножение целых групп, хотя есть и другие, более тонкие интерпретации (см. учебник А.С.Северцова)
- Классическая т.г.о. предполагает, что признак, вредный для индивида, но полезный для группы, может распространяться просто за счет того, что он полезен для группы (т.к. группы, где много «альтруистов», будут лучше размножаться или реже вымирать).
- Была популярна вплоть до 1970-х годов. Потом пришла в упадок (особенно после книг: Williams G.C., 1966. *Adaptation and Natural Selection*; Dawkins R., 1976. *The selfish gene*). Сейчас наметилось некоторое «возрождение».
- Моделирование показало, что классический г.о. «срабатывает» только в некоторых специфических ситуациях, а в общем случае индивидуальный отбор берет верх над групповым и альтруисты вымирают.
- Показано, что большинство работающих моделей г.о. в действительности сводятся к р.о.

Парадокс Симпсона

(проявляется в одной из тех редких ситуаций, когда г.о. все же работает)

- В каждой отдельной выборке (подгруппе) может наблюдаться нечто прямо противоположное тому, что наблюдается во всех подгруппах в целом.
- Например, новое лекарство в каждом из двух городов, где проводилось тестирование, снизило смертность. Однако при суммировании данных по двум городам оказалось, что лекарство, наоборот, повысило смертность.

Пример парадокса Симпсона

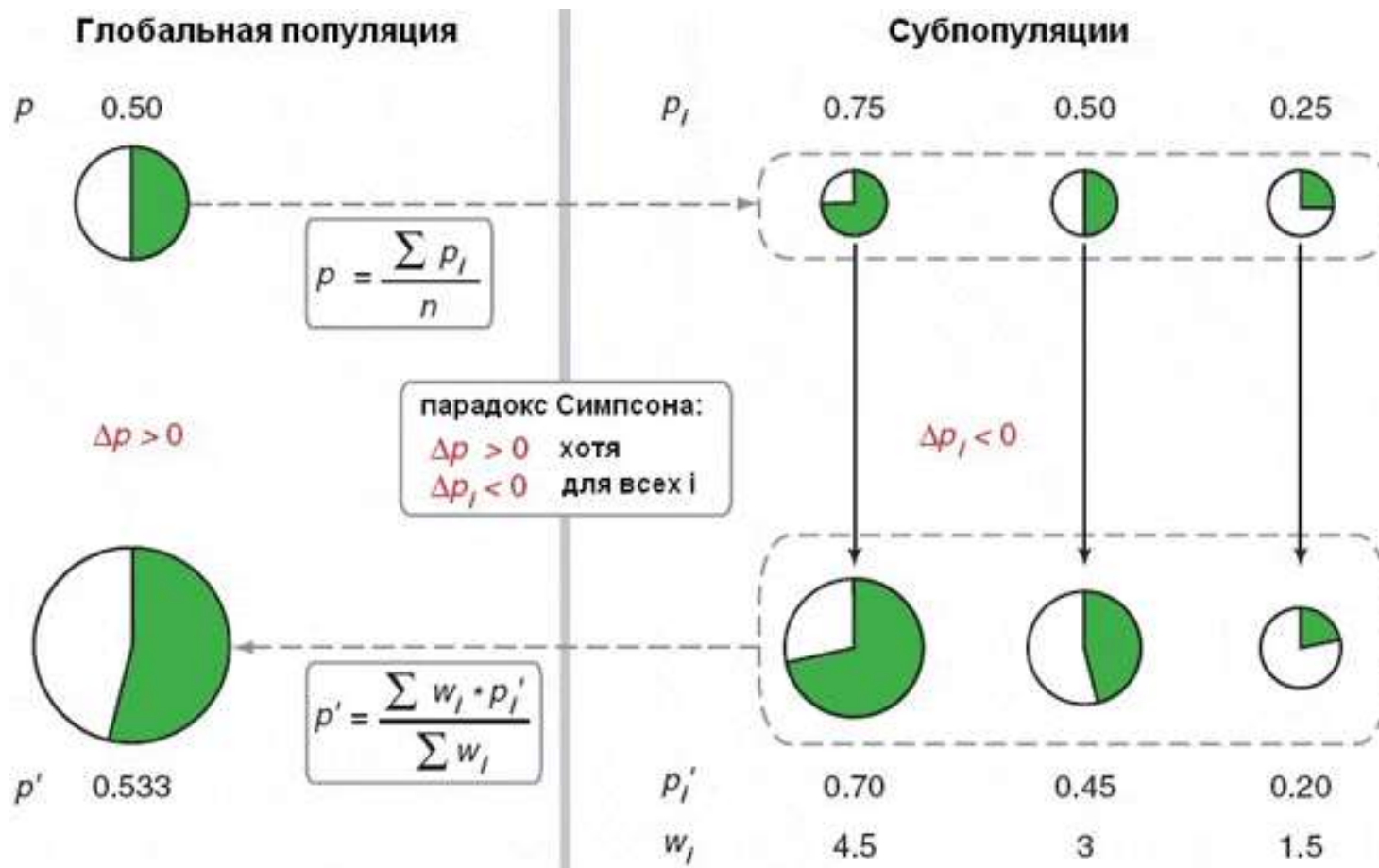
Суммарная статистика:

	Старое лечение	Новое лечение
Умерло	5950	9005
Выжило	5050 (46%)	1095 (11%)

Отдельно по двум городам:

	В городе А		В городе Б	
	Старое	Новое	Старое	Новое
Умерло	950	9000	5000	5
Выжило	50 (5%)	1000 (10%)	5000 (50%)	95 (95%)

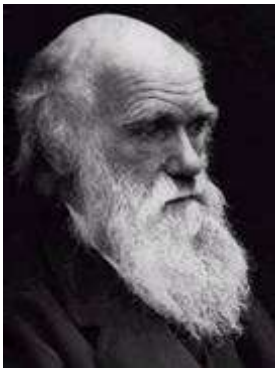
Парадокс Симпсона: при определенных условиях глобальный процент альтруистов в группе популяций может расти, хотя в каждой отдельной популяции он неуклонно снижается.



p — доля альтруистов, w — численность популяции.

Условия, необходимые для того, чтобы сработал парадокс Симпсона

1. Новые популяции должны создаваться очень маленькими группами основателей. Только в этом случае есть шанс, что в некоторых из этих групп процент альтруистов случайно окажется существенно более высоким, чем в родительской популяции (*«эффект основателя»* – одно из проявлений генетического дрейфа)
2. Популяции не должны долго расти в спокойной обстановке. Иначе различия между популяциями с разным процентом альтруистов сгладятся (а если подождать еще дольше, альтруисты вообще вымрут)
 - Если хоть одно из условий не выполняется, альтруисты в итоге вымрут, несмотря на всю пользу, которую они приносят популяции.
 - В природе эти условия едва ли выполняются часто.



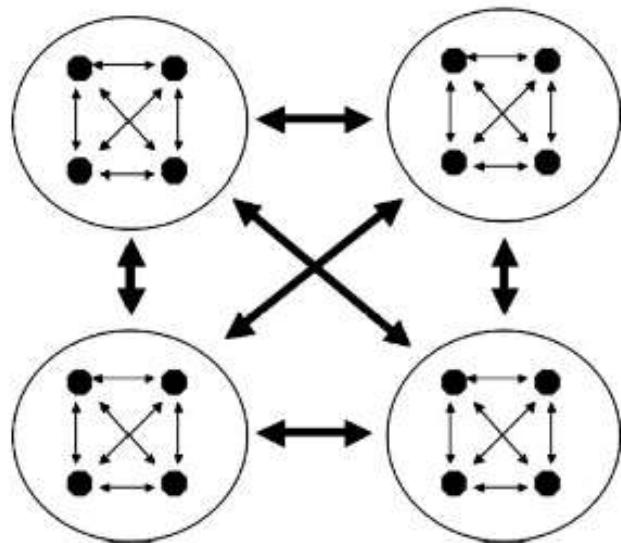
Дарвин об эволюции морали:

«Когда два племени первобытных людей... сталкивались между собой, то племя, которое... заключало в себе большее число храбрых, верных и преданных членов... должно было иметь больше успеха и покорить другое... Но с течением времени оно, как показывает история всех прошедших веков, будет, в свою очередь, покорено каким-либо другим, еще более одаренным племенем. Таким образом общественные и нравственные качества развиваются и распространяются мало-помалу по всей земле »



Это похоже на «наивный групповой селекционизм». Но Дарвин и на этот раз угадал: он привлек для объяснения г.о. **острую межгрупповую конкуренцию или вражду** – фактор, который действительно способен сделать г.о. эффективным.

Межгрупповая конкуренция способствует внутригрупповой кооперации



«Вложенное перетягивание каната». Члены группы соревнуются за свою долю общественного пирога. Размер пирога зависит от успешности группы в соревновании с другими группами. Чем больше сил тратят особи на внутригрупповую борьбу, тем меньше их остается на общественно-полезную деятельность.

Анализ этой модели показал, что **межгрупповая конкуренция может быть мощным стимулом для развития внутригрупповой кооперации даже при низком уровне внутригруппового родства.**

Теория сопряженной эволюции парохиального альтруизма и войн

- Предполагается, что альтруизм у наших предков развился в результате острой межгрупповой конкуренции.
- А. был направлен только на «своих» и развивался в комплексе с враждебностью к чужакам.
- Такой альтруизм называют **парохиальным** (местническим, узким, «только для своих»).
- Мат. модели показывают, что без враждебности к чужим любовь к своим не развивается. Только вместе. Иначе не дает репродуктивного преимущества.
- Получается, что самые лучшие наши качества (доброта, верность и т.п.) могли развиваться только в комплексе с худшими (воинственность, ксенофобия).
- Мы помним, что биология вообще и эволюционная психология в частности **не** отвечают на вопрос, что хорошо, а что плохо. Такие ответы нужно искать в области культурной эволюции, а не биологической.

Межгрупповые войны — причина альтруизма?



Уровень межгрупповой агрессии у палеолитических охотников-собирателей был достаточно высок (**5-30% смертей приходилось на вооруженные конфликты**), чтобы обеспечить распространение генов, ответственных за внутригрупповой альтруизм.

Хотя носители «генов альтруизма» чаще погибали и оставляли меньше потомства по сравнению со своими соплеменниками-эгоистами, «гены альтруизма» всё равно должны были распространяться, если присутствие в племени героев-альтруистов повышало шансы на победу в войне с соседями.

The world seems more violent today than ever before. Yet quantitative studies of body counts, such as the proportion of prehistoric skeletons with axe and arrowhead wounds, suggest that prehistoric societies were far more violent than our own (Pinker, 2007)... Estimates show **that if the wars of the twentieth century killed the same proportion of the population as ancient tribal wars, then the death toll would have been 20 times higher — 2 billion rather than 100 million (Pinker, 2007)**. More recent data also show that violence is decreasing over time. European murder rates have decreased dramatically since the Middle Ages (e.g., Eisner, 2001; Gurr, 1981). For example, **estimated murders in England dropped from 24 per 100,000 in the fourteenth century to 0.6 per 100,000 by the early 1960s**. The major decline in violence seems to have occurred in the seventeenth century during the “ Age of Reason, ” beginning in the Netherlands and England and then spreading to other European countries (Pinker, 2007). Global violence has also been steadily falling since the middle of the twentieth century (Human Security Brief, 2007). For example, **the number of battle deaths in interstate wars has declined from more than 65,000 per year in the 1950s to less than 2,000 per year in the 2000s**. There also are global declines in the number of armed conflicts and combat deaths, the number of military coups, and the number of deadly violence campaigns waged against civilians.

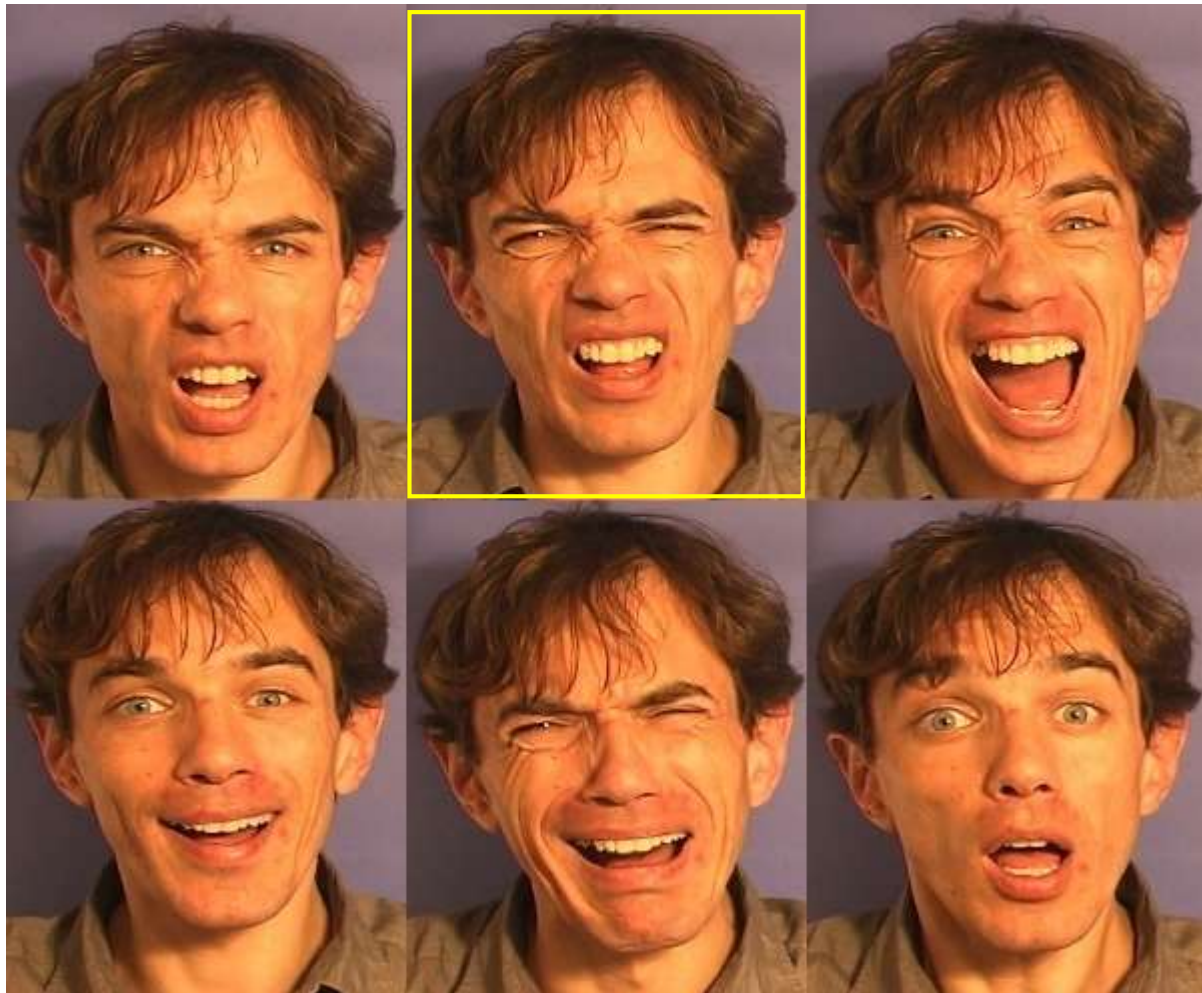
Pinker (2007, p. 18) notes: *Cruelty as entertainment, human sacrifice to indulge superstition, slavery as a labor - saving device, conquest as the mission statement of government, genocide as a means of acquiring real estate, torture and mutilation as routine punishment . . . all were unexceptionable features of life for most of human history. But, today, they are rare to nonexistent in the West, far less common elsewhere than they used to be, concealed when they do occur, and widely condemned when they are brought to light .*

In today’s digital age we certainly are more informed about wars and other acts of violence than in past ages. In the media, if it bleeds it leads. Because violent images are more available to us now than ever before, we might assume that violence levels are also higher. However, while terrible violence still kills thousands or even millions in places like Cambodia, Croatia, Chechnya, and Rwanda, it seems that **over time this planet is actually becoming a less violent place to live**.

гнев

отвращение

страх



радость

горе

удивление

Отвращение – специфическая эмоция *H.sapiens*, почти не развитая у др. животных.

Возможно, изначально выполняла чисто гигиеническую функцию («первичное отвращение»), но может привлекаться для поддержания ксенофобии и п.а.

Отвращение отключает эмпатию и теорию ума и способствует дегуманизации «иных».

Реципрокный (взаимный) альтруизм



Груминг (взаимное выбирание паразитов из шерсти) превратился у обезьян в средство поддержания товарищеских отношений. Стимулирует выделение окситоцина и дружбу.

Стратегия:

Помоги другому, и он в будущем поможет тебе. А если не поможет, то больше ему не помогай (или накажи).

«Золотое правило»
ЭТИКИ:

Поступай с другими так же, как хочешь, чтобы поступали с тобой

Взаимный альтруизм

- Требуется умения выделять из числа сородичей тех, кто зарекомендовал себя как эгоист, и не иметь с ними никаких дел. Для этого нужен неплохой социальный интеллект и память.
- Так достигаются сразу две цели: эгоизм оказывается «наказан» (снижается выгодность эгоистического поведения), а особь, избегающая общения с эгоистами, повышает свои шансы не быть обманутой.
- Можно предположить, что ЕО должен был выработать психологические адаптации, помогающие выявлять и запоминать обманщиков.

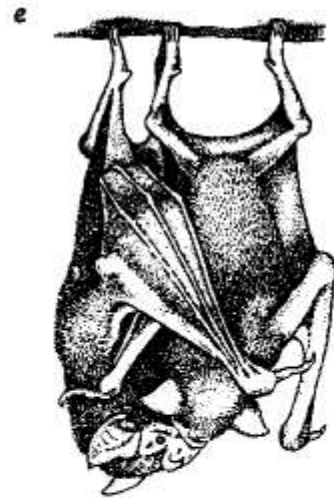
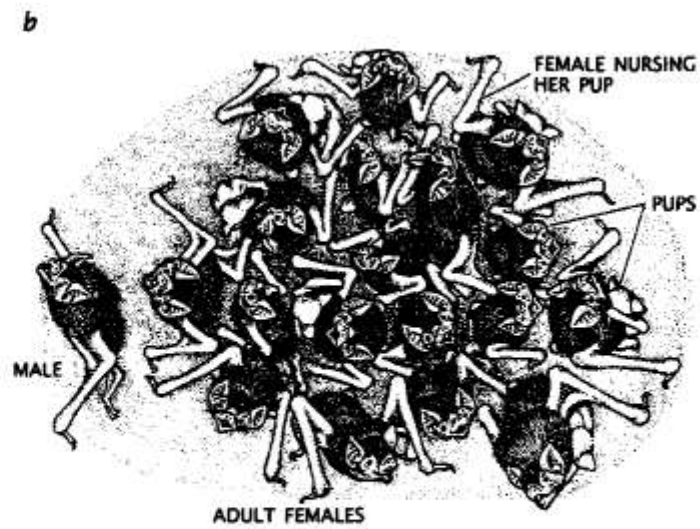
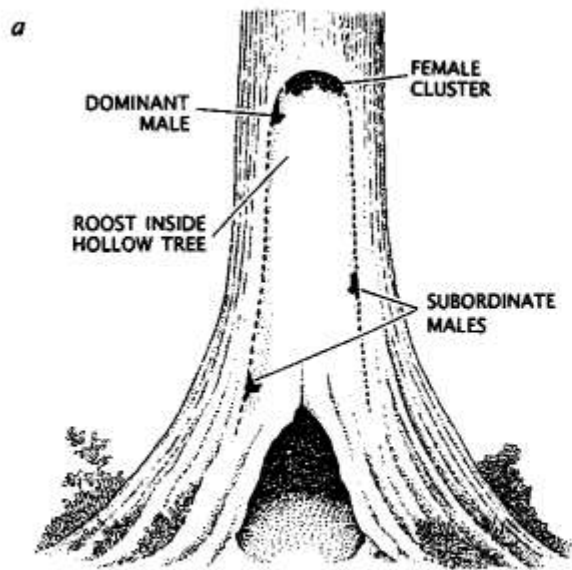
Взаимный альтруизм

- Мы действительно лучше запоминаем информацию о дурных поступках других людей, чем о хороших или нейтральных.
- Люди лучше справляются с разнообразными задачами, если условие задачи подается в контексте обмана, жульничества и нарушения моральных норм.
- Наша психика проявляет повышенную чуткость к информации об обманщиках и нарушителях общественных норм. И нам нравится их выводить на чистую воду, разоблачать и наказывать. Не отсюда ли популярность детективного жанра?

Летучие мыши-вампиры



- *Desmodus rotundus*. Кровь млекопитающих, предпочитают лошадей.
- Если две ночи подряд не смогла напиться крови – умрет от голода, если не получит помощь от сородича. Без взаимопомощи смертность взрослых особей составляла бы 82% в год, в действительности – 24%.
- Группы по 8-12 самок с детенышами; самцы охраняют территорию (свое дерево) и конкурируют друг с другом. Матрилокальность (родств. отбор)
- Помогают не только родне, но и неродственным особям из своей группы (но незнакомцам - никогда).
- Формируют пары «друзей», помогающих друг другу (реципрокность).
- Узнают друг друга, издают индивидуальные звуковые сигналы.



MALE AND FEMALE vampire bats often roost in the same tree (*a*). Females cluster near the top of the cavity, some 12 or more feet from the ground, where they are guarded by a single dominant male. Two or three subordinate males occupy the same tree but roost closer to the ground. As many as 12 females, each with a young pup (the pups differ in size because births occur throughout the year), may gather in one tree (*b*). Although the composition of the roosting groups varies from

day to day, some females associate for many years and regurgitate blood to one another, a behavior that is a form of reciprocal altruism. A hungry bat solicits regurgitated blood from a roostmate first by grooming (*c*), which consists of licking the potential donor under her wing, and then by licking the donor's lips (*d*). If the donor is receptive, she responds by regurgitating blood (*e*). Only bats who are close relatives or who have had a long-term association give blood to each other.

G.S.Wilkinson, 1990.
Food sharing in vampire bats.

Моделирование развития кооперации на основе «разумного эгоизма».

Дилемма заключенного

		Player A	
		Cooperate	Defect
Player B	Cooperate	3 / 3	1 / 4
	Defect	4 / 1	2 / 2

Суммарный выигрыш максимален, когда оба игрока «сотрудничают» (оба получают +3).

Но каждому игроку всегда выгоднее «предать», чем «сотрудничать», независимо от решения партнера.

- Одноразовая игра: эволюционно стабильная стратегия «Всегда предавай»
- Многократная игра с запоминанием: ЭСС «Око за око»

Анализ повторяющейся д.з. показал, что успешная стратегия должна быть:

- **Доброй**: не предавать, пока этого не сделает оппонент.
- **Мстительной** (не мстительная стратегия «always cooperate» вытесняется эгоистами).
- **Прощающей**: отомстив, вернуться к сотрудничеству, если оппонент не продолжает предавать. Это предотвращает бесконечное мщение.
- **Не завистливой**: не пытаться набрать больше очков, чем оппонент.

*Речь идет о самом **выгодном** способе игры, т.е. всё это никакой не альтруизм, а «разумный эгоизм»*

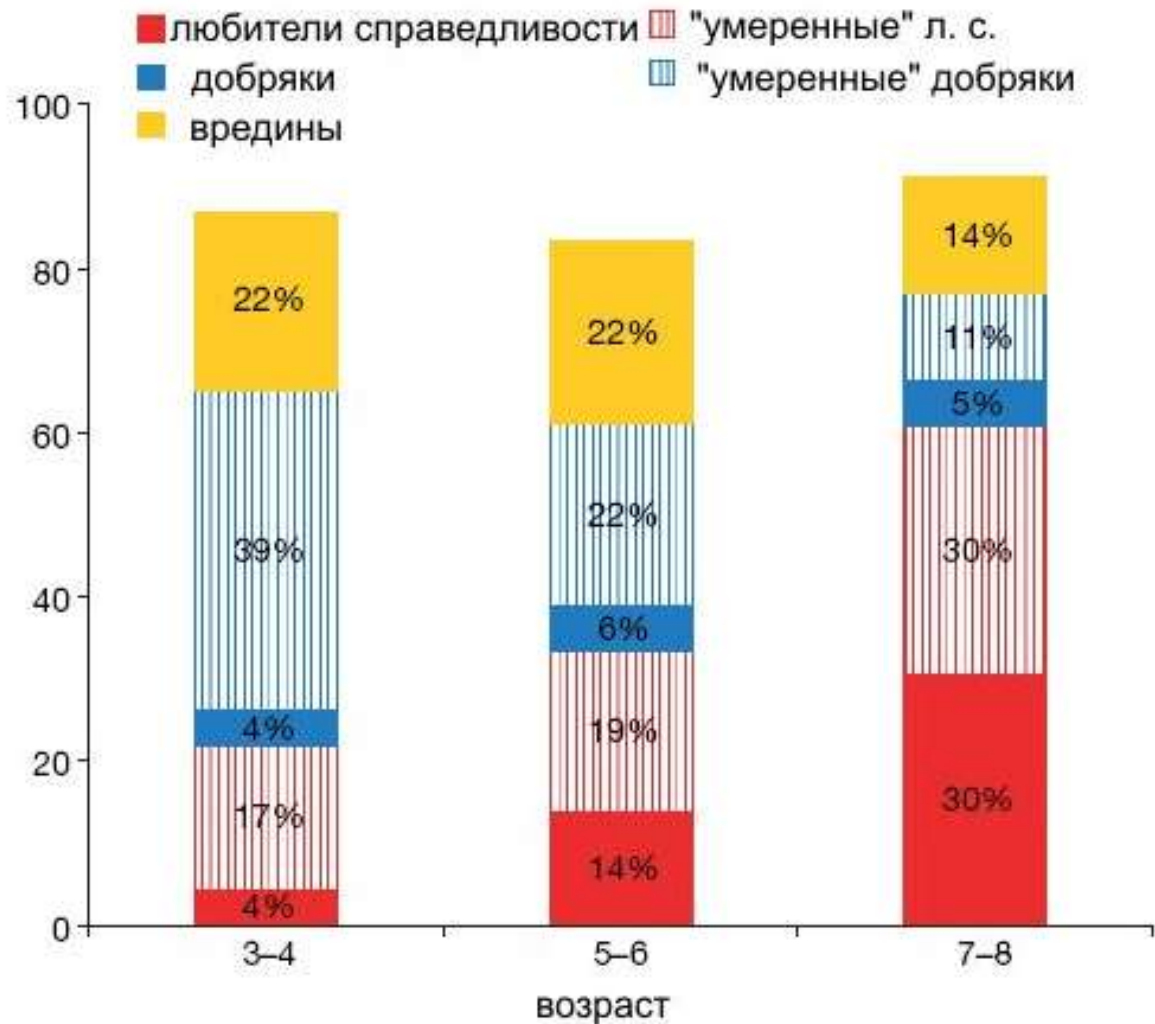


Альтруизм среди «своих» и враждебность к чужакам: две стороны одной медали



Умение делиться пищей и другими ресурсами с неродственниками — одна из важных особенностей человека.

- Дети до 3–4 лет ведут себя как абсолютные эгоисты. К 7–8 годам они начинают думать и о других.
- Забота о ближнем у детей связана с эгалитаризмом — стремлением к равенству.
- Одновременно с эгалитаризмом у детей развивается парохиализм — преимущественная забота о "своих", причем у мальчиков эта черта выражена сильнее (связь с патрилокальностью?)
- Возможно, у первобытных людей альтруизм, эгалитаризм и парохиализм развивались параллельно под действием одного и того же фактора — частых межгрупповых конфликтов.



Распределение детей по «нравственным категориям»

Эгалитаризм (стремление к равенству, чувство справедливости)

- В простых формах встречается у обезьян. *Справедливость первого порядка*: не допустить, чтобы другому досталось больше, чем мне. У обезьян хорошо развита. *Справедливость второго порядка*: «даёте мне – дайте и им тоже». Единичные наблюдения у гоминоидов, обученных человеческому языку (Панбаниша). Скорее всего, происходит из опасения, что сородичи будут разгневаны несправедливостью.
- Эгалитаризм мог дополнительно развиться у людей как одно из средств борьбы с социальным паразитизмом.
- Возможно, развивался в комплексе с парохиализмом (среди «своих» всё должно быть по справедливости, а что до «чужих», то на них мораль не распространяется)
- Кора островка: часть «эмоционального» и «социального мозга», переживание боли (на досознательном уровне, осознание происходит в передней поясной коре); здесь же, по-видимому, обрабатывается информация о несправедливости. Чувство отвращения тоже связано с возбуждением нейронов островка и ОФК.

Непрямая реципрокность («забота о репутации»)

- Не все альтруистические поступки людей можно объяснить **р.о.** (помогаем не только родне), **реципрокностью** (помогаем тем, кто заведомо не сможет отблагодарить) и **парохиальностью** (помощь голодающим детям из далекой страны).
- Такое поведение тоже может иметь эволюционные корни, т.к. оно приносит пользу альтруисту через повышение его репутации в глазах соплеменников (**непрямая реципрокность**).
- Подтверждения: 1) отсутствие реального интереса к тому, дойдет ли пожертвование до адресата; 2) резкое снижение частоты альтруистических поступков по мере роста анонимности ситуации.

Непрямая реципрокность (indirect reciprocity)

альтруистическое поведение как средство повышения своей репутации и социального статуса



- Автор идеи – Richard Alexander (The biology of moral systems, 1987)
- Характерна не только для человека

У дроздовых тимелий (*Turdoides squamiceps*) только высокоранговые самцы имеют право кормить своих сородичей. Эти общественные птицы конкурируют за право совершить «добрый поступок» (посидеть над гнездами в роли «часового», помочь ухаживать за птенцами, накормить товарища).

Альтруистические акты служат для демонстрации и поддержания собственного статуса (A.Zahavi, 1990).





Эффективная система коммуникации (речь) способствует развитию не прямой реципрокности, а также средств обуздания «обманщиков». Есть мнение (R. Dunbar), что главным стимулом для развития речи у наших предков была необходимость посплетничать.



Люди крайне чувствительны к
малейшим намекам на то, что
кто-то может узнать об их
поступке!

- Люди, проходящие в условиях полной анонимности тест «Диктатор», ведут себя более альтруистично, если на рабочем столе компьютера присутствует стилизованное изображение двух глаз (Haley, Fessler, 2005).

Люди крайне чувствительны к малейшим намекам на то, что кто-то может узнать об их поступке!

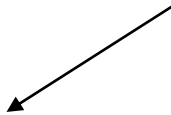
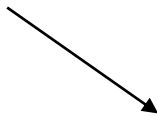
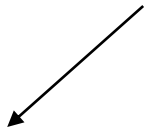
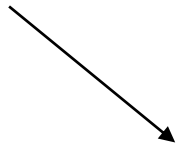
- Достаточно разместить в интерьере три точки, расположенные в виде перевернутого треугольника: , чтобы испытуемые начали вести себя более альтруистично по сравнению с контрольной ситуацией, когда точки расположены наоборот: .
- Человек едва ли может когда-либо быть уверен на 100%, что о его поступке никто не узнает.

Демонстративное потребление (conspicuous consumption) и демонстративный альтруизм

1. Демонстрирует богатство. Может служить индикатором приспособленности и поддерживаться половым отбором.
2. Акт бескорыстного альтруизма – более эффективное средство саморекламы, потому что демонстрирует также щедрость и доброту.

Бывает ли «настоящий», подлинно бескорыстный альтруизм?

- По-видимому, да (те 5% беззаветных добряков?). Некоторым просто **приятно** делать добрые поступки.
- Это не противоречит «циничным» теориям происхождения доброты: р.о., п.о., взаимному альтруизму, не прямой реципрокности.
- Эволюция поведения у позвоночных – это эволюция эмоциональной регуляции поведения. Под действием отбора закреплялись мутации, которые повышали вероятность того, что человеку будет приятно вести себя по-доброму в тех или иных ситуациях.
- Всю «циничную» часть работы взял на себя естественный отбор. Это им руководили «корыстные интересы генов», семейственность и реципрокность. Но он свое дело сделал. Он обеспечил нас генами, которые заставляют нейроны мозга связаться в такие сети, чтобы система внутреннего подкрепления выделяла дофамин, когда мы делаем что-то хорошее.
- Мы сами при этом можем быть по-настоящему искренними.



- Эволюционное **объяснение** не является «эволюционным **оправданием**». Исторически альтруизм был направлен только на членов собственной группы, а к чужакам наши предки испытывали отвращение и вражду. Сегодня мы не можем назвать это образцом нравственности, которому следует подражать.
- К счастью, человек обладает разумом, позволяющим ему подняться над своими биологическими корнями и пересмотреть устаревшие этические рамки, которые биологическая эволюция навязала нашим предкам.

Некоторые специалисты по эволюционной этике выделяют пять основ человеческой морали:

- 1. Справедливость** (эгалитаризм, правосудие, «золотое правило»: идеалы *взаимного альтруизма*)
- 2. Забота, защита уязвимых** (родственный альтруизм, развитие любви, расширение ее на всех окружающих и т.п.: *родственный отбор, эволюция семейных отношений у гоминид*)
- 3. Верность группе** (развилась из долгой истории *конкуренции между группами*)
- 4. Уважение к авторитетам** (старшим, вождям, богам...) развилась из долгой истории *иерархических взаимоотношений у приматов*.
- 5. Чистота, святость** (развилась на основе уникальной человеческой эмоции *отвращения*, которая дает людям чувство, что одни способы жизни и поведения – чистые и возвышенные, а другие – грязные, низменные, отталкивающие). Пищевые и др. табу, отвращение к «поганым язычникам» и т.п.

1. **Справедливость**
2. **Забота, защита уязвимых**
3. Верность группе
4. Уважение к авторитетам
5. Чистота, святость

- **Основы 1-2 – «индивидуальные».** Они позволяют людям спокойно жить и ладить с окружающими в обстановке ослабленной межгрупповой вражды. В современной цивилизации они, кажется, выходят на первый план (в связи с глобализацией, международной торговлей, общим снижением агрессии и конфликтности). Их больше всего изучают. Они доминируют в психике либерально настроенных людей. Их происхождение объясняется механизмами родственного отбора, взаимного альтруизма, взаимовыгодной кооперации.

1. Справедливость
2. Забота, защита уязвимых
3. **Верность группе**
4. **Уважение к авторитетам**
5. **Чистота, святость**

- **Основы 3-5 – «связывающие», «объединяющие».** Они обеспечивают сплоченность и единство коллектива в мире, разделенном на враждующие группировки (на «своих» и «врагов»). В современном мире они по-прежнему очень важны для значительной части цивилизованного населения (консерваторы, «охранители», фундаменталисты), а также для доиндустриальных «традиционных» народов. Их происхождение объясняется механизмом сопряженной эволюции пароксиального альтруизма и войн (межгрупповой вражды).
- Возможна ли обратная связь? Может быть, чем больше людей будет ценить основы 1-2 выше, чем 3-5, тем скорее мир перестанет делиться на враждующие группировки?

Голые землекопы – эусоциальные млекопитающие



- Роющие грызуны; группы по 70-80 особей; размножается одна «царица» и 2-3 самца (у потомства при одном «царе» $R=0,5$, при двух $0,375$, при трех $0,333$); рабочие и солдаты; живут до 20-30 лет, не болеют раком; после смерти царицы самки дерутся за право стать новой царицей.
- Были **предсказаны** Ричардом Александером в 1970-х. Семья (большое R); жилище, которое можно охранять только сообща; роющие; есть каста солдат; питаются большими сочными корнями; есть каста рабочих; смена сухого и влажного сезонов; вражда между колониями; трудно основать новую колонию (низкое C).

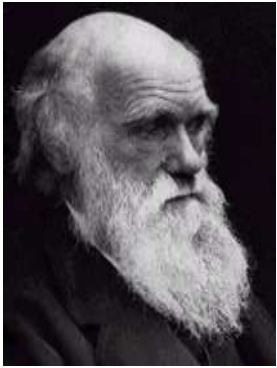


Конфликт рабочих из разных колоний

* * *

Суеверия. Эволюционное религиоведение.





Дарвин о «вредных суевериях»:

«Эти печальные и косвенные результаты наших высших способностей можно сравнить с побочными и случайными ошибками инстинктов низших животных»



«Эволюционное религиоведение»

две основных идеи:

- Религия — случайный **побочный продукт** (не обязательно полезный) эволюционного развития каких-то других свойств человеческого мышления.
- Склонность человеческого мозга к генерации и восприятию религиозных идей — **полезная адаптация**, развившаяся в ходе эволюции наряду с другими адаптивными свойствами мышления.

Ara Norenzayan, Azim F. Shariff. The Origin and Evolution of Religious Prosociality // Science. 2008. V. 322. P. 58–62.

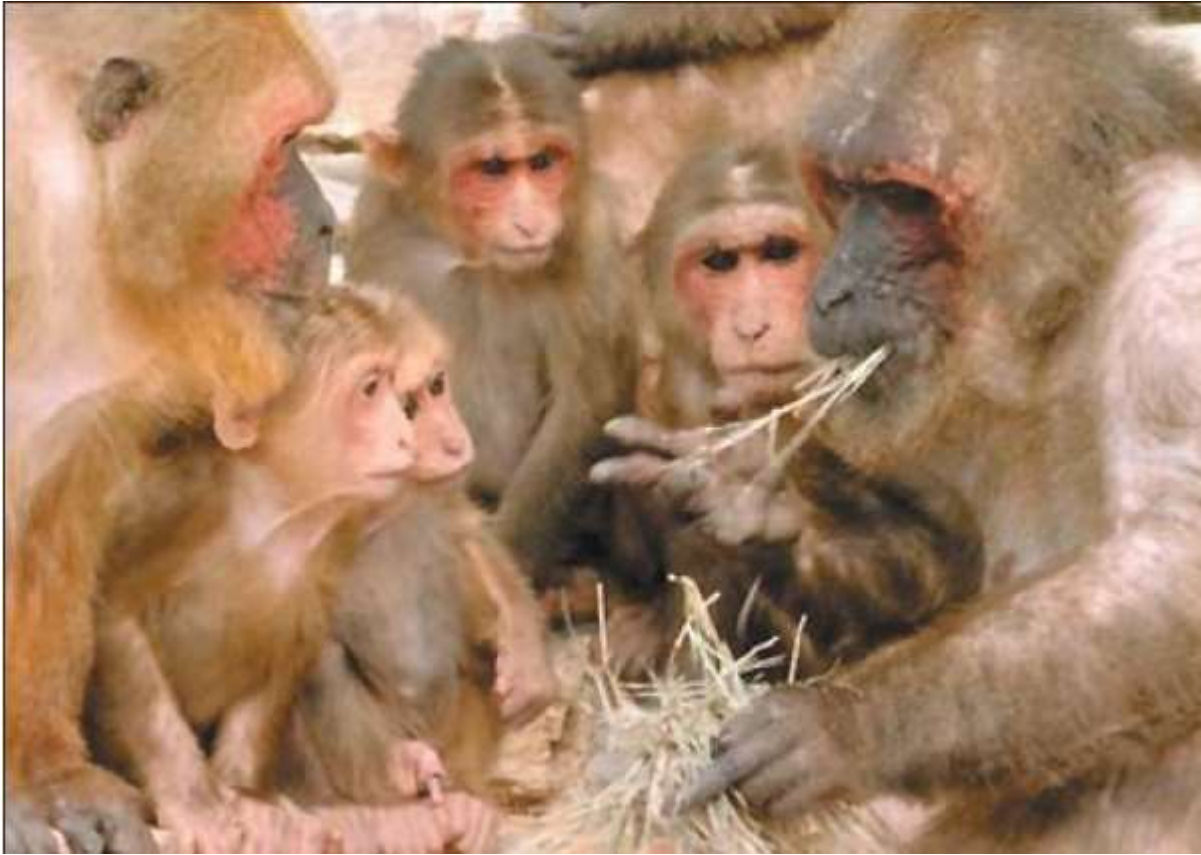
Pascal Boyer. Religion: Bound to believe? // Nature. 2008. V. 455. P. 1038–1039.

Если побочный продукт, то чего?

- Развитие способности к социальному обучению (обеспечивает легкость распространения «эгоистичных мемов»)
- Гипертрофированная *theory of mind* и интенциональная установка (приводит к одушевлению природных сил, мы начинаем видеть в случайных событиях проявление чьей-то воли и т.п.)
- Простейшие алгоритмы обучения без понимания причин: приметы, суеверия, ритуалы (голуби Скиннера)
- Потребность всё объяснять + отсутствие контроля со стороны ЕО, т.к. мировоззрение мало влияет на приспособленность + ПО на способность сочинять волшебные, захватывающие истории

«Социальное обучение»

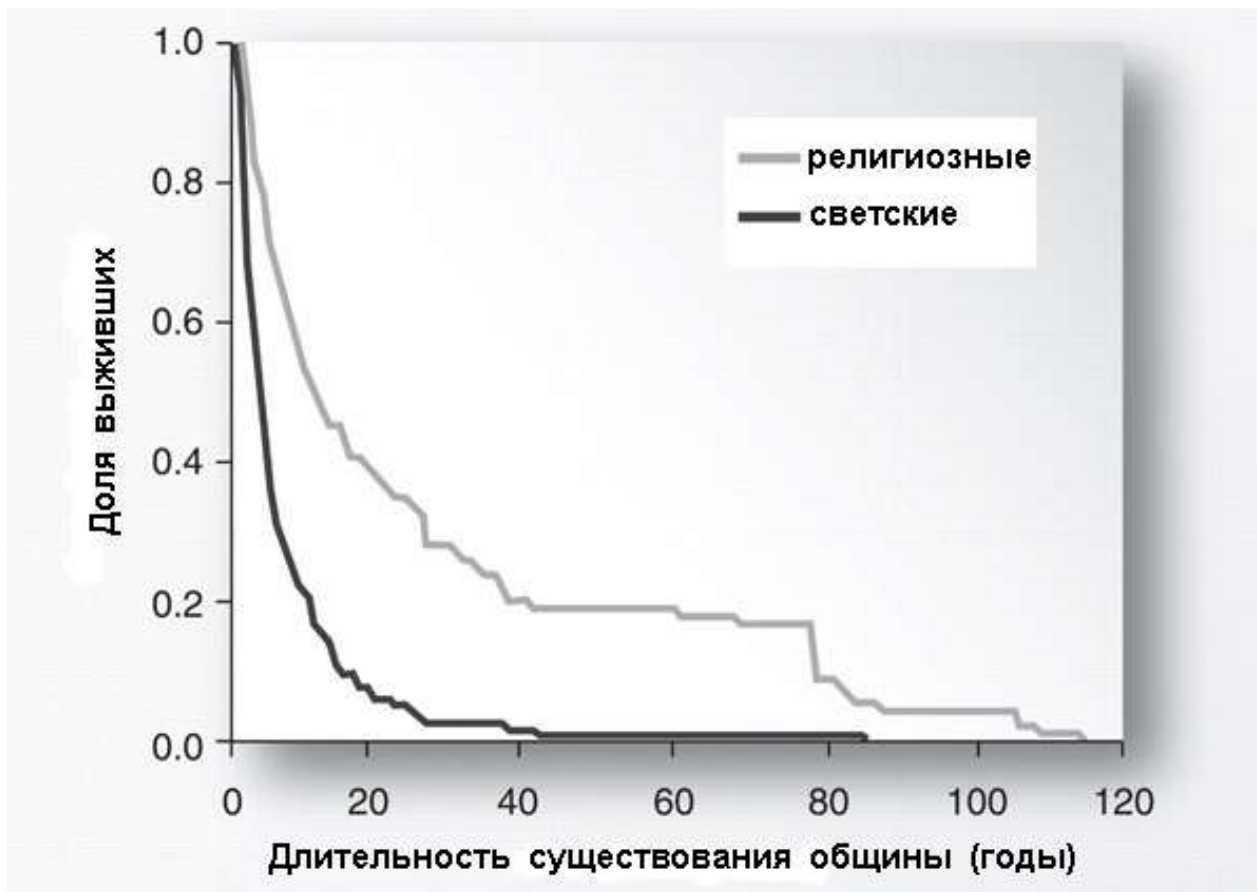
Учиться у взрослых – быстрее и безопаснее, чем на собственном опыте



Дизайн эксперимента, в котором была показана склонность детей делать слишком далеко идущие выводы из сигналов, подаваемых взрослыми



Религия – полезная адаптация?



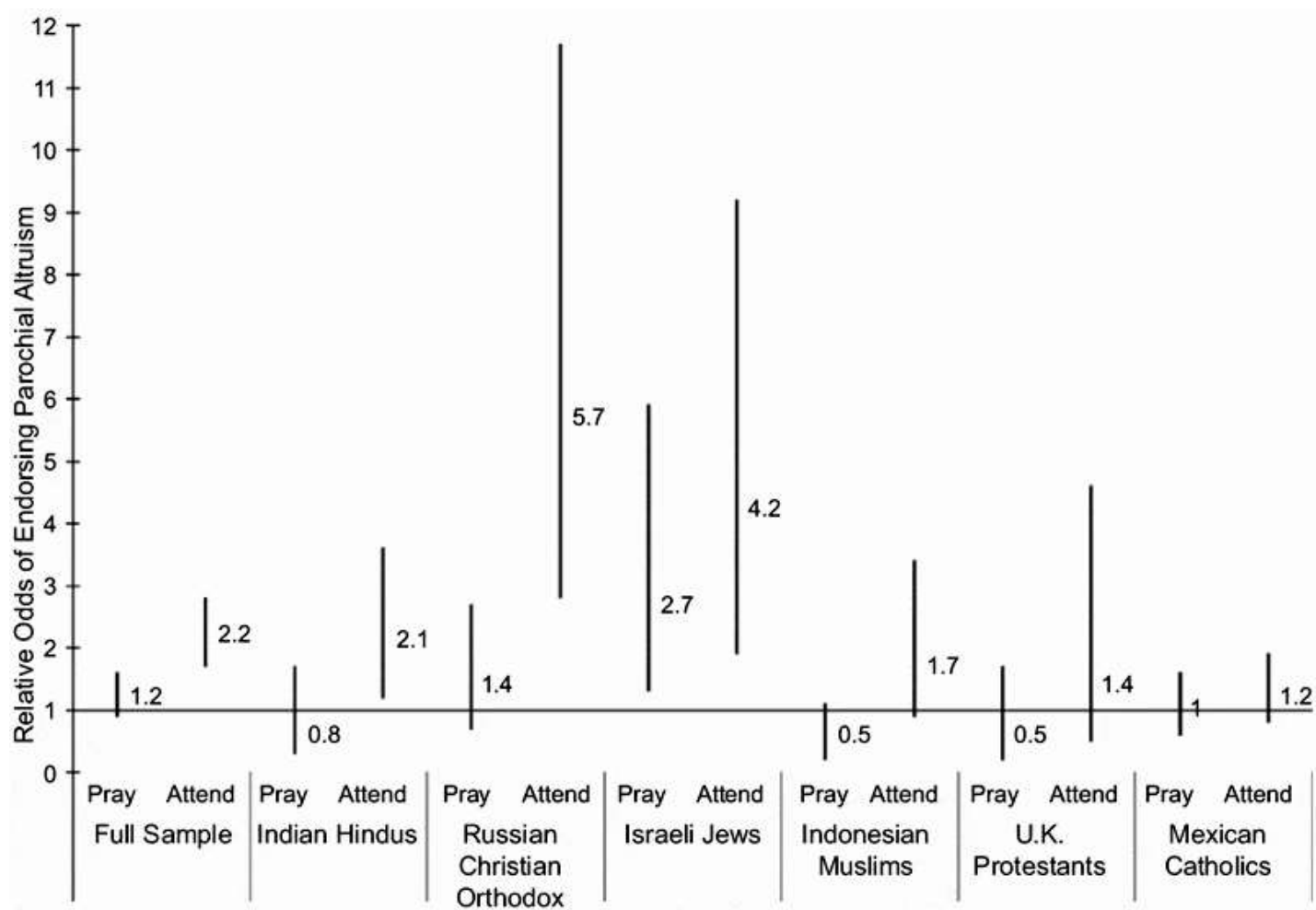
Выживаемость 200 замкнутых общин, возникших в Америке в XIX веке.

Жестокие ритуалы могут выполнять разные общественно-полезные функции, в т.ч.: демонстрация лояльности группе, защита группы от притворщиков и нахлебников. Плюс тренировка выносливости, умения терпеть боль ради идеалов, индикатор приспособленности, etc.





Коллективные ритуалы издавна служили мощным средством сплочения человеческих групп, воспитывая в людях преданность «своим» и одновременно — враждебность к «тем, кто не с нами».



Степень поддержки парохияльного альтруизма в зависимости от частоты молитв (Pray) и посещения богослужений (Attend) во всей выборке (Full Sample), а также по отдельности в шести группах верующих. Числа показывают, во сколько раз чаще люди, регулярно молящиеся или посещающие богослужения, обнаруживали склонность к ПА по сравнению с людьми, которые молятся или посещают богослужения нерегулярно.