

3. От альфы до омеги биологической эволюции: от гена до биосферы

Ответственный за МФК – Марков Александр Владимирович

ПРОГРАММА КУРСА:

Лекция 1. Что такое эволюция и как ее изучают.

Лектор: дбн проф. Марков Александр Владимирович

Книга Дарвина «Происхождение видов» и ее роль в развитии научного осмысления мира. Дарвиновский эволюционный механизм: наследственная изменчивость и дифференциальное размножение.

Минимальный набор условий, необходимых для эволюции.

Расшифровка структуры ДНК: «главная тайна жизни». Приспособленность; вредные, нейтральные и полезные мутации. Естественный отбор и генетический дрейф. Существует ли оптимальный темп мутагенеза?

Пространство последовательностей и ландшафт приспособленности. Методы изучения эволюции. Эволюционные эксперименты: можно ли воспроизвести в лаборатории процессы, которые в природе, как правило, требуют тысяч и миллионов лет?

Лекция 2. Доказательства эволюции

Лектор: кбн Гриньков Владимир Григорьевич

В водной части лекции отмечается, что часто при обсуждении биологической эволюции люди смешивают или путают два различных аспекта: с одной стороны, биологическую эволюцию, как процесс изменения во времени ныне живущих или вымерших организмов, а с другой, эволюционные теории, изучающие механизмы эволюции. В настоящее время биологическая эволюция считается доказанным фактом. Однако механизмы различных эволюционных процессов требуют дальнейшего тщательного исследования.

При доказательстве эволюции используется подход (логика) Ч.Дарвина, при котором из многочисленных фактов делаются выводы первого порядка, а затем логически выводятся заключения более высоких порядков.

Излагается доказательство Ч.Дарвина.

Анализ данных по изменчивости диких видов животных и растений позволил Ч.Дарвину показать, что все виды живых организмов изменчивы.

Далее, используя принцип единства формы и функции Ж.Л.Кювье, Ч.Дарвин приходит к выводу об относительности приспособленности: если особи одного вида чем-то отличаются друг от друга (изменчивы), а форма и функция связаны друг с другом, то разные особи одного вида будут в разной степени приспособлены к конкретным условиям обитания.

Затем, опираясь на многочисленные факты, Ч.Дарвин доказывает, что многие признаки наследуются. А если это верно, то существует наследственная изменчивость по приспособленности.

После этого, опираясь на геометрическую прогрессию размножения, характерную для живых организмов, и ограниченность средовых ресурсов (подавляющее большинство потомков одной пары особей гибнет), Ч.Дарвин делает вывод о том, что в природе постоянно происходит борьба за существование.

Следовательно, в борьбу за существование вступают особи, различающиеся по приспособленности, откуда в свою очередь следует неизбежность естественного отбора – особи, более приспособленные к конкретным условиям, имеют больше шансов оставить потомство.

Обзор данных по искусственному отбору показывает эффективность этого метода. Основной вывод Ч.Дарвина из этих данных состоит в том, что путем отбора уклоняющихся особей можно постепенно выйти за пределы изменчивости исходной формы.

В итоге, из идеи о постоянном действии естественного отбора, из данных о том, что отбор позволяет выйти за пределы изменчивости исходного вида, а также из данных о длительном существовании Земли, с неизбежностью следует вывод о существовании эволюции.

В лекции каждый постулат и вывод Ч.Дарвина сопровождается множеством конкретных примеров.

Лекция 3-4. Изменчивость как материал для эволюции: от генов к признакам. Механизмы действия естественного отбора

Лектор: доцент кбн Ивницкий Сергей Борисович

Соотношение между генотипом и фенотипом. Модель «один ген - один признак».

Условия реализации отбора. Понятие относительной приспособленности. Динамика частот генов и генотипов в популяции под действием отбора.

Мутационная и комбинативная изменчивость и их роль в эволюции. Количественные признаки, их изменчивость в популяции. Соотношение между генетической и негенетической изменчивостью, понятие наследуемости, сдвиг популяционной изменчивости под действием отбора.

Возникновение новых признаков под действием отбора. Типы естественного отбора и их последствия. Отбор как механизм поддержания изменчивости популяций. Особенности естественного отбора: непрерывность, экономность, неравномерность, оппортунизм, мягкость и разрешительный принцип.

Лекция 5. От популяции к виду

Лектор: доцент кбн Ивницкий Сергей Борисович

Что такое популяция. Равновесная популяция в отсутствии воздействия на нее факторов эволюции.

Системы скрещивания в популяциях, их влияние на генетическую изменчивость. Репродуктивная изоляция, ее формы. Механизмы возникновения постзиготической и презиготической репродуктивной изоляции, их роль в дифференциации популяций.

Выбор среды, экологическая сегрегация, их роль в дифференциации популяций. Основная модель эколого-генетической структуры популяций и условия ее распада. Реалистический и номиналистический подход к понятию вида.

Морфологическая и биологическая концепция вида. Механизмы возникновения фенотипической дискретности видов и их генетической изоляции. Понятие эволюционной устойчивости вида. Симпатрическое и аллопатрическое видообразование, общая модель видообразования.

Лекция 6. Множественность путей повышения приспособленности

Лектор: кбн Гриньков Владимир Григорьевич

Цель лекции продемонстрировать, что повышение приспособленности может быть достигнуто достаточно большим числом способов.

Попытаемся ответить на вопрос, в чем причина возможности выработки разных способов адаптации к факторам среды и разных способов повышения приспособленности.

Эффект множественности путей повышения приспособленности возникает из-за того, что приспособленность (количество полноценных потомков,

производимых особью) является интегральной характеристикой организма, на которую могут оказывать влияние множество процессов внутри организма.

В водной части лекции также объясняется, что множественность путей повышения приспособленности необходимо рассматривать в зависимости от уровня организации биологических систем, так как на каждом из них возникают разные причины, приводящие к альтернативным способам адаптации к среде.

Предлагается рассматривать следующие, достаточно условные, уровни рассмотрения факторов, приводящих к множественности способов повышения приспособленности:

- 1) биохимический;
- 2) уровень органов и систем органов;
- 3) популяционный;
- 4) видовой.

Биохимический уровень и уровень органов и систем органов.

На основе рассмотрения биосинтеза пигментов у дрозофилы, основных механизмов регуляции метаболических процессов, гормонального контроля расщепления гликогена, доказывається, что основной причиной, приводящей к возможности возникновения разных путей повышения приспособленности, является «сетчатая» структура биохимических связей, а также сложная система связей органов и систем органов.

В качестве конкретных примеров множественности путей повышения приспособленности рассматриваются:

- 1) устойчивость комнатной мухи (*Musca domestica*) к пестицидам;
- 2) устойчивость клопа *Cimex lectularius* к пиретроидам.

Рассмотренные примеры ясно показывают, как в различных популяциях одного вида в выработку приспособлений вовлекаются разные гены, т.е. разные биохимические механизмы, а также разные системы органов.

Популяционный уровень.

На популяционном уровне в основе множественности путей повышения приспособленности лежит мозаичная организация условий экологической ниши вида. Причем, универсальная стратегия адаптации к разным факторам

среды часто невозможна из-за противоречивых (взаимоисключающих) требований, которые данные факторы предъявляют к адаптационным стратегиям особи.

На примере полиморфизма рогов у одичавших овец на острове Хирта в архипелаге Сент-Килда, а также на примере изменчивости окраски брачного наряда самцов мухоловки-пеструшки, демонстрируется наличие различных стратегий адаптации к среде в рамках одной популяции вида.

Видовой уровень.

На уровне взаимодействия различных видов причинами различных путей повышения приспособленности являются как различия в экологических условиях тех территорий, на которых происходят межвидовые взаимодействия, так и различия в эволюционной судьбе разных популяций.

На примере «простой» системы хищник-жертва – коэволюции обыкновенной подвзюточной змеи (*Thamnophis sirtalis*) и желтобрюхого тритона (*Taricha granulosa*) на западном побережье Северной Америки – демонстрируется различный уровень взаимной коадаптации хищника и жертвы на разных территориях.

На макроэволюционных временах, основную роль в формировании разных путей повышения приспособленности играют полифункциональность большинства биологических органов и множественное обеспечение биологически важных функций.

Лекция 7. Половой отбор

Лектор: кбн Скобеева Виктория Александровна

Причины введения специального вида отбора.

Определение полового отбора, данное Дарвиным в книге «Происхождение человека и половой отбор»

Возникновение анизогамии и полов

Половое размножение не является обязательным условием выживания.
Бесполое коловратки

Преимущества полового размножения и его распространенность

Какой пол вырабатывает специфические черты

Затраты на выбор партнера

Выгоды, которые дает правильный выбор:

1) Прямая

2) Непрямые выгоды

а) Фишеровская лавина

б) Большая жизнеспособность потомства привлекательных самцов

в) Гипотеза гандикапа

3) Предпочтения органов чувств

4) Как половой диморфизм зависит от брачной и социальной структуры

Лекция 8. От генов к организмам - эволюция морфологических признаков.

Лектор: кбн Краус Юлия Александровна

1) Анализ сложных признаков на разных уровнях организации - от морфологических структур до белковой молекулы.

Что имеется в виду, когда мы говорим о функции признака? Сколько функций выполняет один признак? Многофункциональность признаков. Может ли существовать признак, не имеющий функции? Сколько признаков выполняют одну и ту же функцию? Надежность и избыточность биологических систем.

2) Функциональная дифференцировка организма.

Что понимается под этим процессом. Примеры функциональной дифференцировки. Изменение числа степеней свободы организма — сколько возможных направлений эволюции «открывается» или «закрывается» в результате одного события функциональной дифференцировки.

3) Онтогенез.

Онтогенез как реализация фенотипа на основе генотипа. Основная идея — фенотип взрослого организма может измениться только в том случае, если изменится онтогенез этого фенотипа.

Неоднозначность соответствия генотипа и фенотипа. Может ли признак быть «записан» в генотипе? «Простые» и «сложные» (глаза, голова и т.п.) признаки, признаки прокариот и многоклеточных эукариот. Что, кроме генотипа, определяет результат онтогенеза?

4) Откуда в онтогенезе и эволюции берутся новые признаки?

Что такое новый признак и почему 4 крыла у мутантной дрозофилы это не новый признак? (по статье Moczek, 2008 “On the origins of novelty in development and evolution”). Концепция «успешных монстров», почему она нереалистична. Проблема: как может под действием отбора совершенствоваться новый признак, если он еще не способен выполнять никакой функции?

5) «Рога жуков» и «Глаза пещерных рыб» - любимые модели современной биологии развития.

На этих моделях объясняется связь между эволюционными изменениями различных признаков организма, в т.ч. ограничения, накладываемые эволюцией одного признака, на возможное число направлений эволюции системы как целого. Рассматривается связь между эволюцией жизненной стратегии и эволюцией признаков, необходимых для реализации этой стратегии. Здесь вводится понятие косвенных эффектов отбора и рассматривается возникновение новых признаков с этой точки зрения.

6) Эволюция сложной многокомпонентной структуры на примере глаз позвоночных и беспозвоночных животных.

Схематизированная эволюция глаза (Gehring, 2005; 2012). Концепция модульной организации сложных структур. Основные идеи: постепенность изменений; возможность отслеживания всего спектра усложнений организации; наличие «элементарных единиц», которые являются основой строения любого глаза и имеются даже у простейших. Вывод — ненужность «макромутаций» для возникновения и эволюции сложных признаков.

Лекция 9. Система живого мира и происхождение крупных таксонов.

Лектор: кбн Лысенков Сергей Николаевич

Биологическая классификация: основные принципы систематики, таксономии и филогенетики. Моно-, поли- и парафилия. Проблема объективности таксонов.

Понятие «плана строения». Ароморфозы: определение, современное понимание. Становление ароморфозов и полифилетическое происхождение крупных групп: «защиты».

«Кембрийский взрыв» и происхождение типов животных. Артроподизация и ангиоспермизация как макроэволюционные и экологические явления.

Проблема равномерности эволюции.

«Глубокая» филогения.

Лекция 10. Козволюция.

Лектор: кбн Лысенков Сергей Николаевич

Разные подходы к определению коэволюции. Козволюция на разных уровнях организации жизни: от молекул до популяций. «Принцип Черной королевы» и коэволюция. Географическая мозаика коэволюции.

Типы взаимодействий: антагонистические и мутуалистические, возможность перехода между этими режимами.

Антагонистическая коэволюция.

Кокурентная дивергенция. «Гонка вооружений». Разные стратегии инфекционных агентов и стратегии защиты от них. Иммунная система как результат коэволюции.

Эволюционные механизмы перехода от антагонизма к мутуализму. Симбиотический мутуализм. Мутуализм между свободноживущими видами.

Концепции коадаптивных комплексов и «ядерных» признаков. Особенности сетей мутуалистических взаимодействий.

Лекция 11. Эволюция экосистем.

Лектор: кбн Лысенков Сергей Николаевич

Экосистема и функциональные группы организмов в ней. Специфика биологической эволюции и ее применимость к экосистемам.

Специогенез и экогенез. Сукцессии. Усечение сукцессий как механизм эволюции экосистем.

Проблема «массовых вымираний». Импактные гипотезы. Концепция «биоценологических кризисов».

Среднемеловой кризис наземной биоты как пример биоценотического кризиса, не вызванного внешней катастрофой.

Фазы экологических кризисов (по Жерихину): подготовительная, парадоксальная, драматическая.

12. Биологическая эволюция за пределами биологии

Основные идеи, значимые для общекультурного контекста

- 1) Идея развития
- 2) Идея отбора
- 3) Идея биологической обусловленности

Применение идеи отбора для борьбы с вредителями сельского хозяйства и болезнетворными бактериями. Искусственный мутагенез для продукции полезных штаммов. Эволюционные алгоритмы для распознавания образов и оптимизации. Генетические алгоритмы, эволюционные алгоритмы, нейронные сети. Спенсер и идея развития. Некорректные применения идеи естественного отбора. Социал-дарвинизм. Евгеника положительная и отрицательная. Отрицательная евгеника на примере нацизма. Корректное применение – удаление из популяций не аллеля, а генотипа. Концептуальная база идеи возможности кооперации в социуме. Концепция отбора родичей. Эусоциальность. Реципрокный альтруизм. Социобиология. Многоуровневый отбор.

Вопросы для подготовки к зачету

Доказательства эволюции.

1. Как Ч.Дарвин доказывал существование эволюции в природе (воспроизведите схему его логических построений)?
2. Какие факты и данные биологии являются доказательствами эволюции?

Механизмы действия естественного отбора / От популяции к виду

1. В популяции генотипы A_1A_1 , A_1A_2 и A_2A_2 имеют разную частоту, а их относительные приспособленности, соответственно, обозначены как W_1 , W_2 и W_3 , причем $W_1 > W_2 < W_3$. Как будет меняться частота генотипов в ряду поколений?
2. В популяции генотипы A_1A_1 , A_1A_2 и A_2A_2 имеют разную частоту, а их относительные приспособленности, соответственно, обозначены как W_1 , W_2 и W_3 , причем $W_1 < W_2 > W_3$. Как будет меняться частота генотипов в ряду поколений?
3. Перечислите основные формы естественного отбора.

4. В чем состоит биологическая концепция вида? Морфологическая концепция вида?
5. Что такое репродуктивная изоляция, какие ее формы Вы знаете?
6. Какие системы скрещивания могут наблюдаться в популяциях?
7. Какова связь между наследуемостью признака и эффективностью отбора?
8. Какова структура фенотипической изменчивости?

Множественность путей повышения приспособленности

1. В чем заключаются принципиальные различия механизмов, приводящих к разным способам повышения приспособленности, на видовом и экосистемном (межвидовом) уровнях организации биологических систем?
2. Что лежит в основе возникновения разных способов повышения приспособленности (множественности путей повышения приспособленности)?

Половой отбор

1. В чем преимущества и в чем недостатки полового размножения по сравнению с бесполом?
2. Что такое гипотеза «сексуальных сыновей»? Опишите механизм возникновения привлекательных признаков в рамках этой гипотезы.
3. Что такое «гипотеза гандикапа»? Каков механизм формирования привлекательных признаков в рамках этой гипотезы?

От генов к организмам - эволюция морфологических признаков

1. Почему неверно утверждение «1 ген = 1 признак».
2. Перечислите критерии гомологии.
3. Приведите примеры гомологичных структур (признаков); аналогичных структур (признаков).
4. Почему сложно объяснить появление эволюционно новых признаков фенотипа?

Система живого мира и происхождение крупных таксонов

1. "Зации": определение, причины.
2. Равномерна ли эволюция?
3. Основные принципы биологической систематики

Козволюция

1. Охарактеризуйте особенности коэволюции свободноживущих мутуалистов
2. Симбиотический мутуализм и его взаимосвязь с антагонизмом
3. "Гонка вооружений" в антагонистических системах: варианты протекания, примеры
4. Географическая мозаика коэволюции

Эволюция экосистем

1. Соотношение сукцессий и эволюции экосистем
2. Экогенез и специогенез
3. Основные фазы экологических кризисов
4. Особенности экосистемного уровня организации жизни