

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное бюджетное государственное образовательное учреждение
высшего образования «Оренбургский государственный университет»
Химико-биологический факультет
Кафедра биохимии и микробиологии

Введение в профиль «Микробиология»

Микроорганизмы и эволюционный процесс

Лекция №7

Лектор:
Давыдова Ольга Константиновна
к.б.н., доцент

План:

- *Гипотезы о происхождении жизни и свойствах первичных организмов*
- *Предполагаемая эволюция микроорганизмов*
- *Реликтовые сообщества*
- *Теория возникновения эукариот*

Гипотезы о происхождении жизни и свойствах первичных организмов



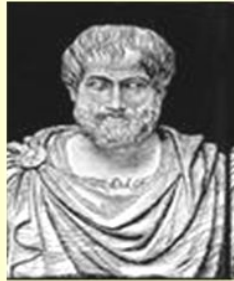
- система концепций, утверждающая историческое прогрессивное развитие биосферы Земли, которое может быть вписано в глобальный процесс эволюции Вселенной

- теологическая и мировоззренческая концепция, согласно которой основные формы жизни рассматриваются как созданные Богом

Гипотезы о происхождении жизни и свойствах первичных организмов

Теория самозарождения и ее критика

древнегреческие
ученые



Аристотель
Демокрит, Эмпедокл
зарождение жизни из
ила, воды, огня, воздуха

Опыт с сосудами (Ф. Реди):



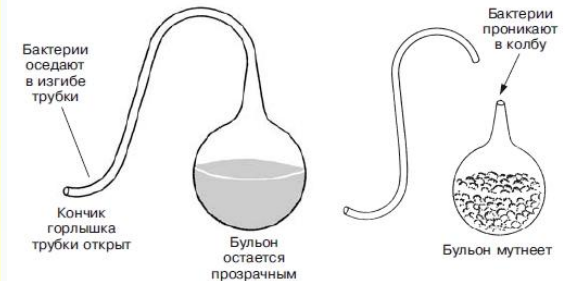
Парацельс

самозарождение
лягушек и мышей из
воды

Дж. Нидхэм

опыты по
самозарождению
микробов

Опыт Л.Пастера (1860 г.):
omne vivum ex vivo



© http://www.e-reading.club/chapter.php/1000778/18/Slavin_Stanislav_-_100_velikih_predskazaniy.html

© <http://www.physchem.chimfak.rsu.ru/Source/History/Persones/Aristoteles.html>

© <http://bio.1september.ru/article.php?ID=200202602>

© <http://bio.1september.ru/article.php?ID=200202602>

Гипотезы о происхождении жизни и свойствах первичных организмов

Гипотеза панспермии

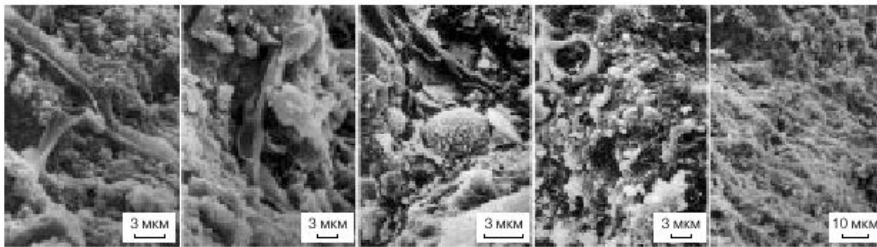


Рис. 1. Коккоидные и нитчатые цианобактерии из метеорита Мурчисон.

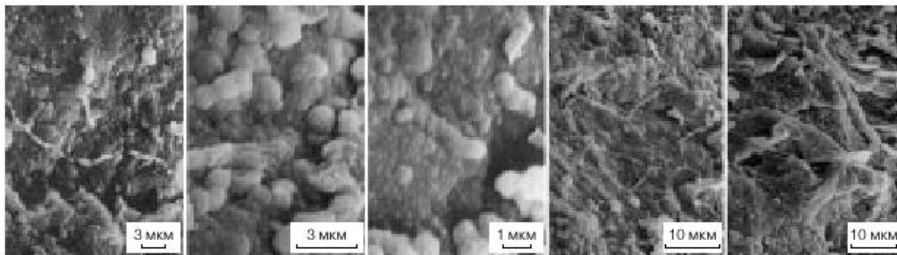


Рис. 2. Коккоидные и нитчатые цианобактерии и грибы из метеорита Ефремовка.

© <http://sакramento3.narod.ru/zerkalo/ciano/ciano.htm>

Панспермия (др.-греч. πανσπερμία — смесь всяких семян, от πᾶν (pan) — «всё» и σπέρμα (sperma) — «семя») — гипотеза о появлении жизни на Земле в результате занесения из космического пространства так называемых «зародышей жизни».

Основными химическими элементами везде являются O, H, C, N

Сложность живой материи

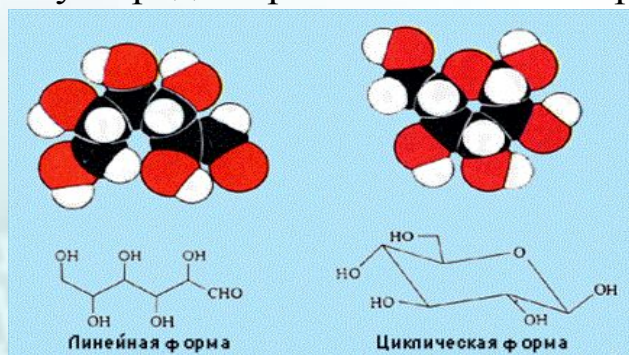
Малая вероятность ее случайного самозарождения

Неудачи экспериментального синтеза живого из неживого

Длительное пребывание в холоде, под действием УФ и при высоких температурах (при вхождении в атмосферу) должно быть губительно, но есть данные, что микроорганизмы могут при этом сохраниться

Центральная роль углерода в живых системах

Жизнь на планете Земля представлена только в углеродной форме. основой которой является способность атомов углерода образовывать полимерные молекулярные цепочки.



Первичным органическим веществом, в состав которого входит углерод, является глюкоза. Энергетической основой углеродной жизни являются реакции окисления углерода и углеводных соединений кислородом.

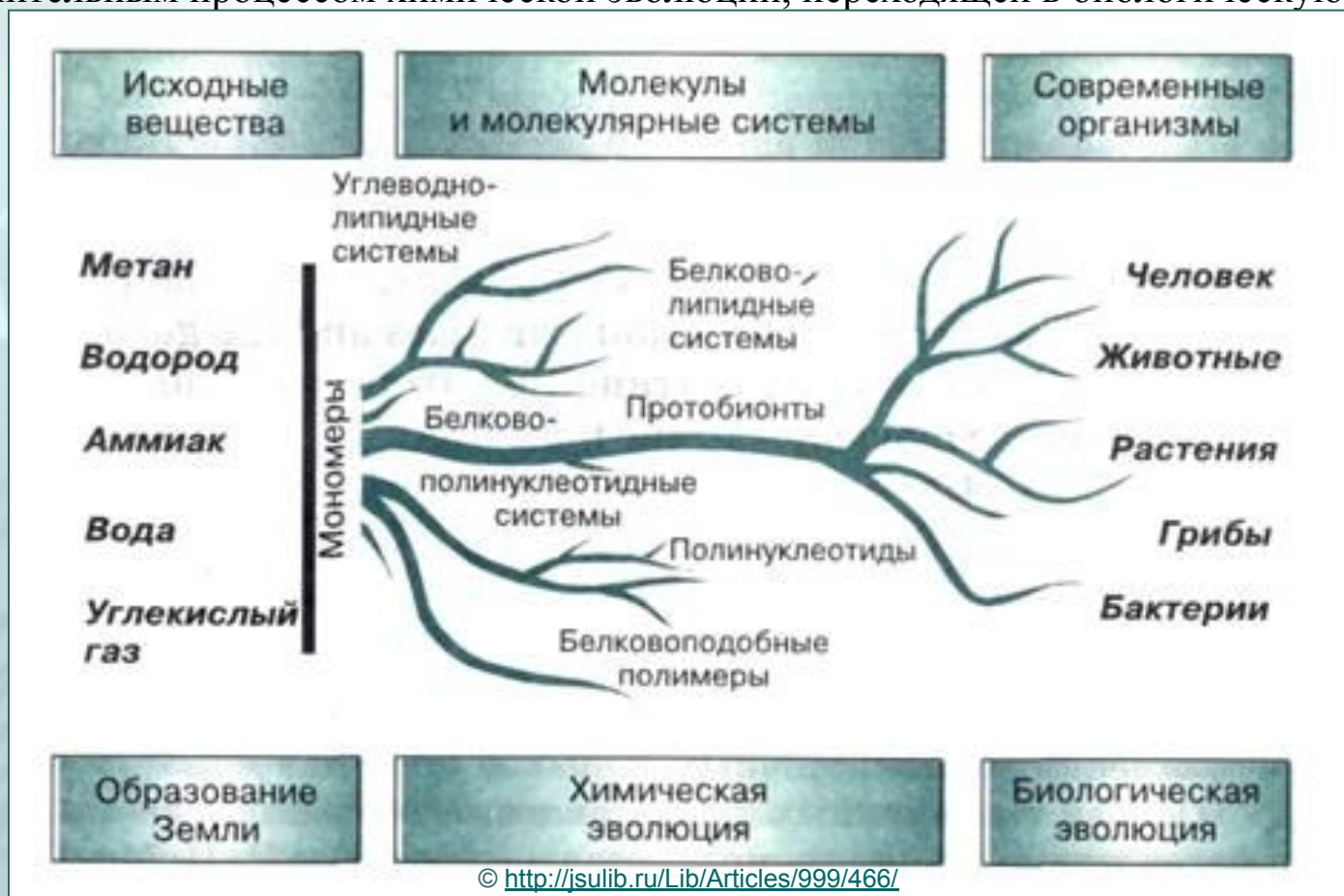
Углеродный «шовинизм» (К. Саган) — теория об универсальности водно-углеродной жизни, основанная на предположении, что инопланетная жизнь в случае её существования должна быть похожа на земную, а молекулы должны быть построены из углерода.

Гипотетическим аналогом углеродной жизни представляется жизнь на некоторых других элементах: Si, B, NH_3 и HF.

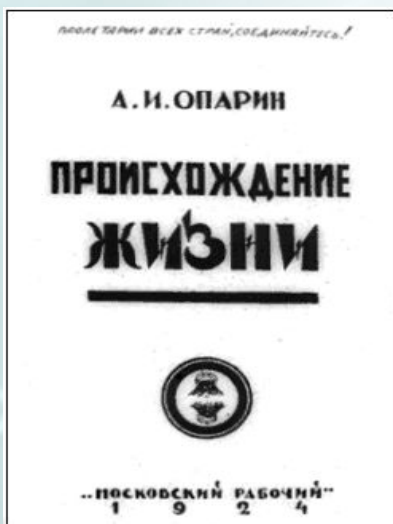
Кремнийорганическая жизнь сомнительна из-за образования нерастворимых силикатов кремния и невозможности образования пи-связей, придающих способность взаимодействия со светом для обеспечения фотосинтеза.

Возможность зарождения жизни

Возникновение жизни на Земле носит закономерный характер, и ее появление связано с длительным процессом химической эволюции, переходящей в биологическую.



Коацерватная теория происхождения протобиополимеров



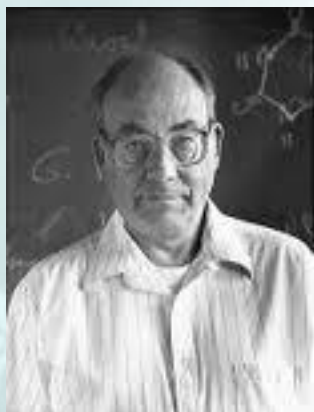
© <http://www.vokrugsveta.ru/vs/article/595/>



Александр Иванович Опарин в 1924 г. предложил первую концепцию химической эволюции, согласно которой в качестве отправной точки в лабораторных экспериментах по воспроизведению условий первичной Земли предлагалась бескислородная атмосфера. А переход от химической эволюции к биологической требовал обязательного возникновения индивидуальных фазово-обособленных систем, способных взаимодействовать с окружающей внешней средой, используя ее вещества и энергию, и на этой основе способных расти, множиться и подвергаться естественному отбору. Аналогичную гипотезу высказывал **Джон Бёрдон Сандерсон Холдейн**.

© <http://bse.sci-lib.com/particle030470.html>

Эксперимент Миллера-Юри



С.Л.Миллер
(1930-2007)

©<http://caleberobson.blogspot.ru/2014/05/a-sopa-primordial-o-caso-de-oparin-e.html>



Г.К.Юри
(1893-1981)

©http://www.peoples.ru/science/chemistry/harold_clayton_urey/urey_0501_101.shtml

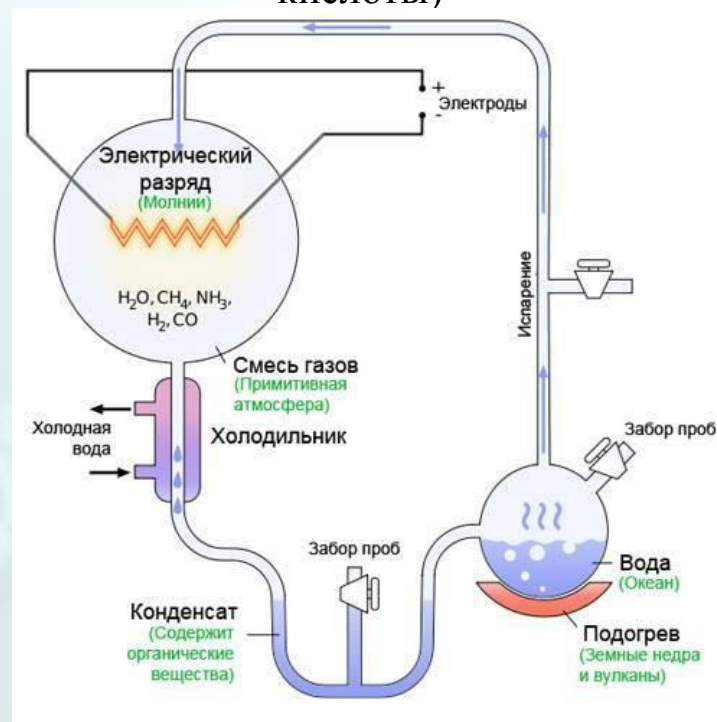
в осадке содержалось не более 2% аминокислот
возникло только четыре из двадцати
необходимых для синтеза белков
аминокислот

наиболее сложные молекулы состояли всего лишь
из 20 атомов.

образовывались D- и L- изомеры в соотношении
50:50

9

В 1953 г впервые с помощью эксперимента
среди полученных продуктов были
идентифицированы аминокислоты (глицин,
аланин, аспарагиновая и глутаминовая
кислоты)



© <http://www.sciteclibrary.ru/rus/catalog/pages/14923.html>

Этапы образования жизни на Земле

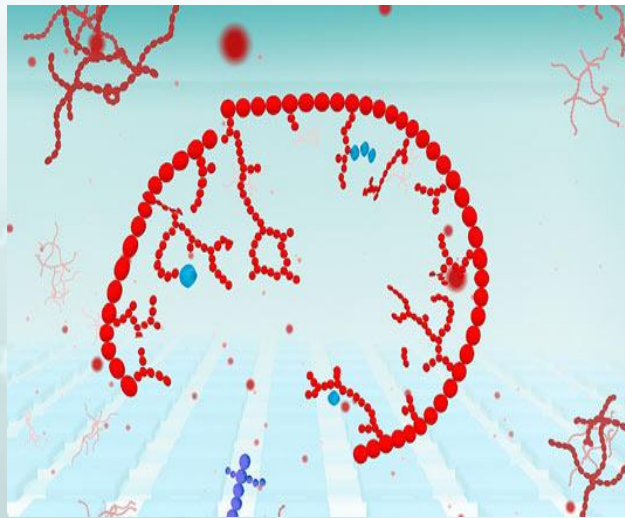
Опарин выделил 4 этапа возникновения жизни на Земле:

1. Образование органических веществ
2. Полимеризация мономеров
3. Появление коацерватов
4. Возникновение матричного синтеза



Представления о протоклетке

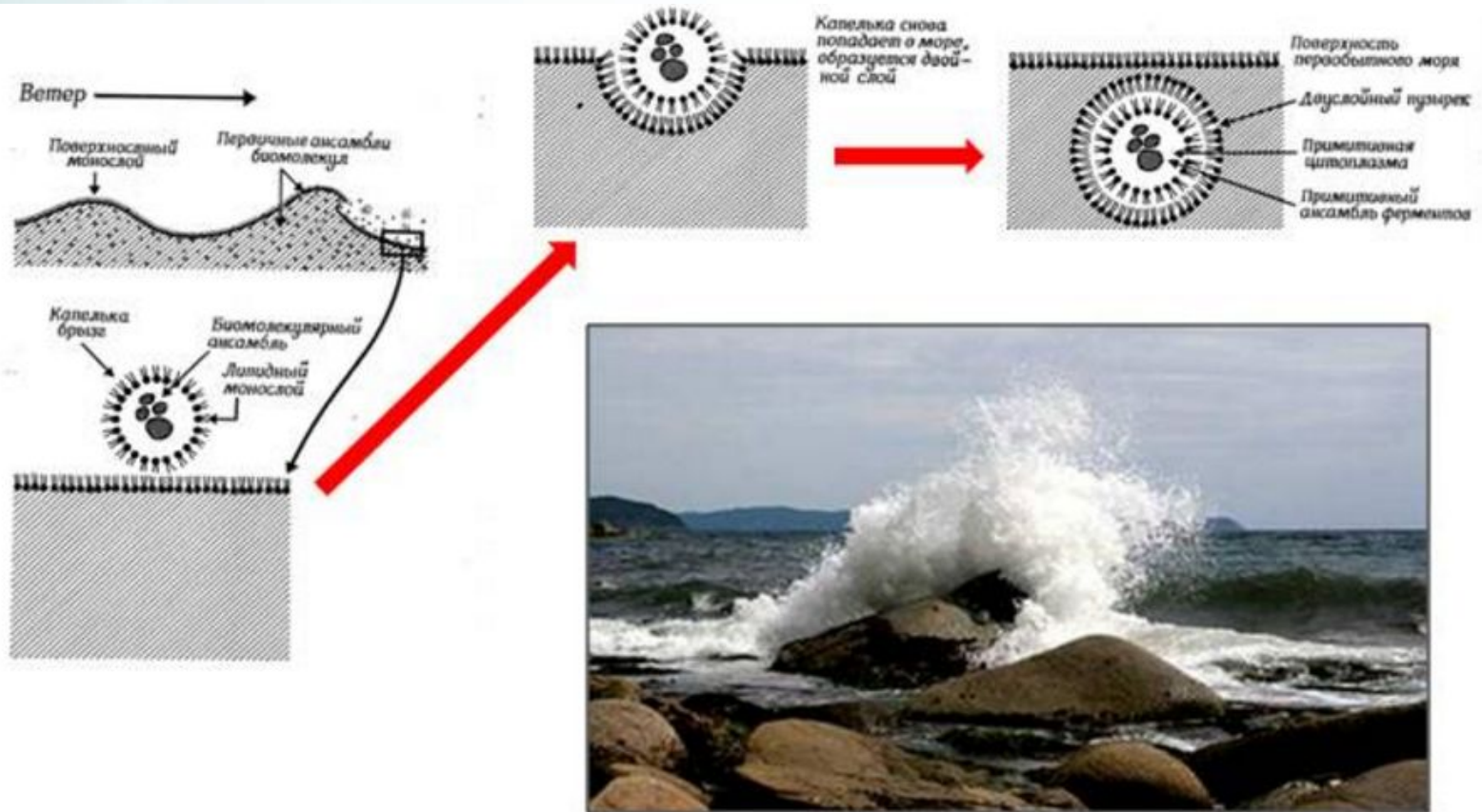
По гипотезе А. И. Опарина, в первичном бульоне длинные **нитеобразные молекулы белков** могли **сворачиваться в шарики**, «склеиваться» друг с другом, укрупняясь.



© <http://www.popmech.ru/science/9279-igr-y-v-boga-igrushechnaya-vselennaya/>

Белковые «шарики» в «первичном бульоне» притягивали к себе, связывали молекулы воды, а также жиров. Жиры оседали на поверхности белковых тел, обволакивая их слоем, структура которого отдалённо напоминала клеточную мембрану. Этот процесс Опарин назвал **коацервацией** (от лат. *coacervus* — «сгусток»), а получившиеся тела — коацерватными каплями, или просто **коацерватами**.

Образование двойных липидных мембран

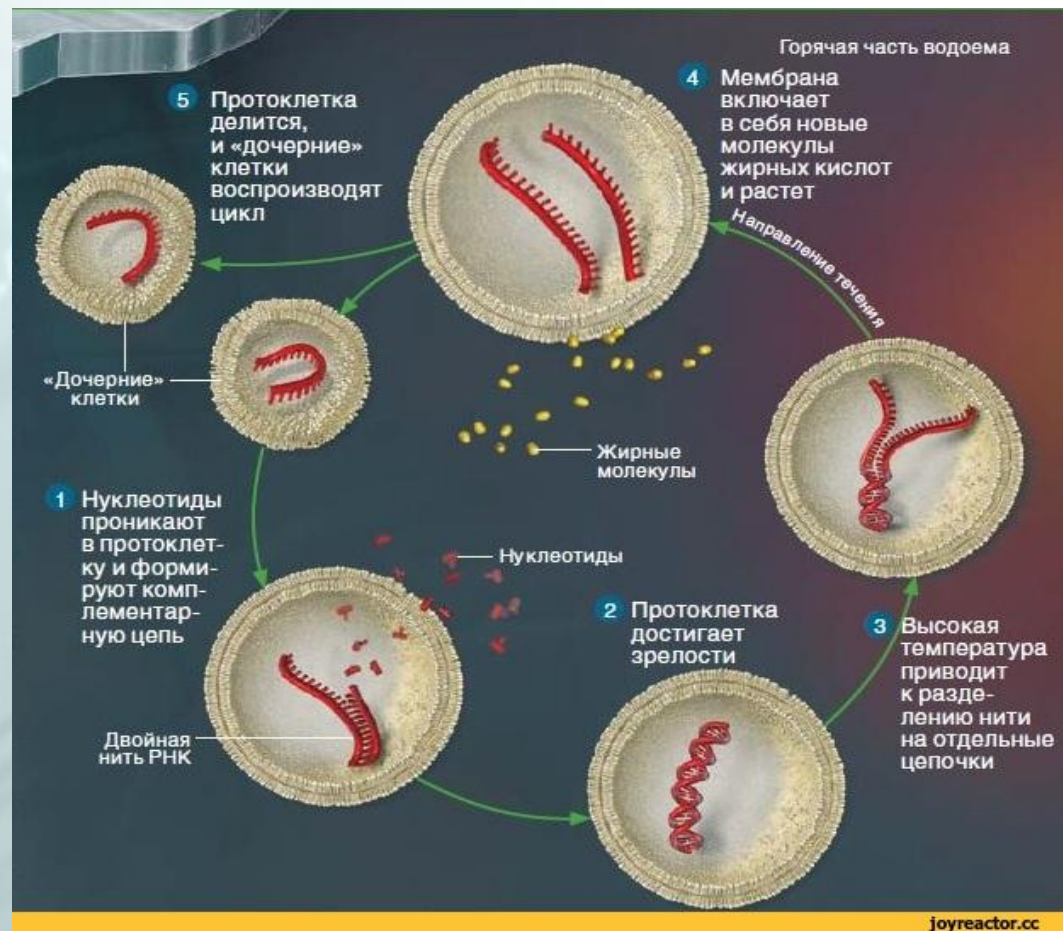


© © <http://mrmarker.ru/p/page.php?id=13913>

Для коацерватных капель также существовал процесс «естественного отбора», при котором в растворе сохранялись наиболее стабильные капли.

Современная теория первичности РНК-мира

На начальном этапе эволюции протоклетки могли воспроизводиться и передавать информацию потомству **без участия ДНК**



Современная теория первичности РНК-мира

Следы мира РНК остались в современных живых клетках, причём РНК участвует в критически важных процессах жизнедеятельности клетки:

Основной носитель энергии в клетках — АТФ — это рибонуклеотид, а не дезоксирибонуклеотид.

Биосинтез белка почти целиком осуществляется с помощью различных видов РНК:

- матричные РНК являются матрицей для синтеза белка в рибосомах;
- транспортные РНК доставляют аминокислоты к рибосомам и реализуют генетический код;
- рибосомная РНК составляет активный центр рибосом, катализирующий образование пептидной связи между аминокислотами.

Для репликации ДНК также критически важна РНК:

- для начала процесса удвоения ДНК необходима РНК-«затравка» (праймер);
- для бесконечного удвоения ДНК, не ограниченного пределом Хейфлика, в эукариотических клетках производится постоянное восстановление концевых участков хромосом (теломер) ферментом теломеразой, в состав которого входит РНК-матрица.

В процессе обратной транскрипции информация из РНК переписывается в ДНК.

В процессе созревания РНК используются различные РНК, не кодирующие белки, включая малые ядерные РНК, малые ядрышковые РНК.

Однако такие этапы становления жизни как появление РНК-мира, генетического кода и переход к ДНК-РНК-белковой жизни, к сожалению, не оставили внятных следов в земной коре

Предполагаемая эволюция микроорганизмов

- Первичную биосферу Земли составляли прокариоты— археи и бактерии, представить ее ранее, чем 3,5 млрд лет назад, крайне затруднительно из-за отсутствия соответствующих геологических данных.

Ранняя жизнь базировалась на окислительно-восстановительных реакциях веществ, поступающих из глубины Земли в гидротермальных источниках. Восстановителем служил H_2 , может быть CO , окислителем — CO_2 , S_0 ; продуктами реакции соответственно были — CH_4 и H_2S . Такие экосистемы не имели решающей роли в определении лика планеты, а простейшим микробным сообществом стали **гидрогенотрофные микроорганизмы**.

Со временем, некоторые микроорганизмы научились потреблять продукты обмена других. Так сформировались микробные сообщества с замкнутым круговоротом веществ - **фотоавтотрофы**. Это был принципиальный этап в создании биосферы и ее эволюции в целом.

Реликтовые микробные сообщества

На современной Земле есть некоторые местообитания, где процветают только бактерии и они могут служить моделью древнейшей биосферы:

- глубоководные гидротермы,
- термальные источники и
- гиперсоленые лагуны.

Все они интенсивно изучаются, а развивающиеся в них сообщества рассматриваются как реликтовые, которые выжили несмотря на изменения окружающей среды и появление высших организмов.

Пожалуй, лучшим аналогом ранних экосистем Земли можно считать глубоководные океанические выходы термальных вод.



Возникновение оксигенного фотосинтеза

Существующие данные указывают на то, что наиболее древними организмами, запасавшими энергию света в форме химической энергии были археи, осуществляющие бесхлорофилльный фотосинтез при котором не происходит образования восстановителя (НАДФН) и фиксации углекислого газа, а энергия запасается лишь в форме АТФ.

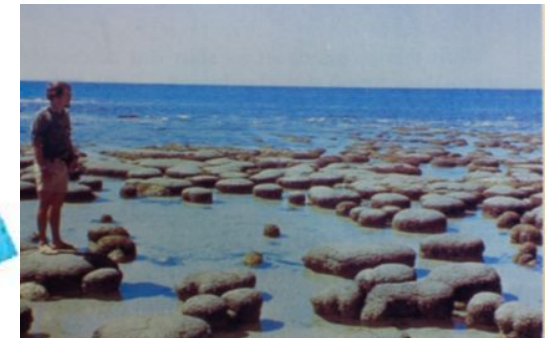
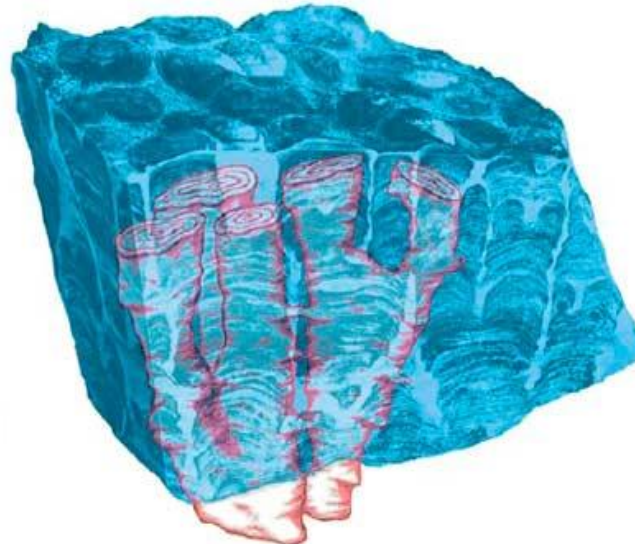
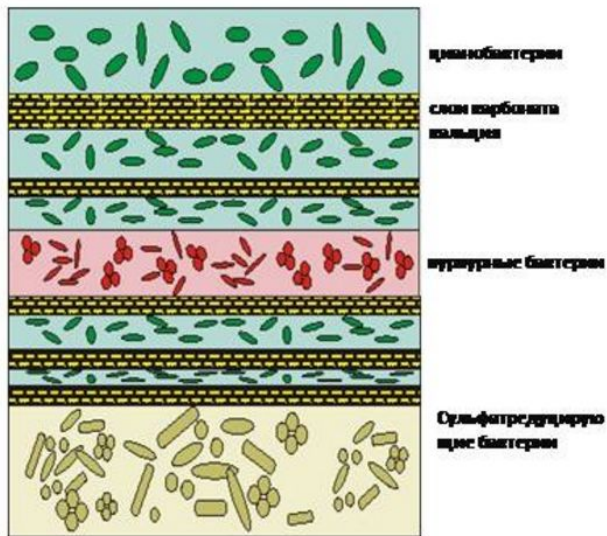
Несколько позже (3,7—3,8 млрд лет назад) независимо от архей и многократно в ходе эволюции возникали организмы (зеленые, пурпурные и другие группы эубактерий) с одной из фотосистем позволяющей осуществлять аноксигенный фотосинтез, при котором в качестве доноров электронов используются соединения с низким редокс-потенциалом (водород, сульфиды и сероводород, сера, соединения железа (II), нитриты).

Появление фотосистемы II позволило использовать в качестве неограниченного донора электронов воду — соединение с высоким редокс-потенциалом, то есть не склонное выступать в окислительно-восстановительных процессах в роли восстановителя, однако крайне распространенное на Земле. По-видимому, обе фотосистемы являются вариациями одной и той же базовой "модели". Скорее всего, предки цианобактерий приобрели вторую фотосистему от каких-то других фотосинтезирующих микробов путем горизонтального переноса генов. Объединившись в одной клетке, две фотосистемы со временем приспособились друг к другу, специализировались и разделили между собой функции.

Система оксигенного фотосинтеза характерная для цианобактерий и происшедших от них в ходе эндосимбиоза хлоропластов водорослей и высших растений, возникла в эволюции однократно по разным оценкам от 3,5 до 2,4 миллиардов лет назад.

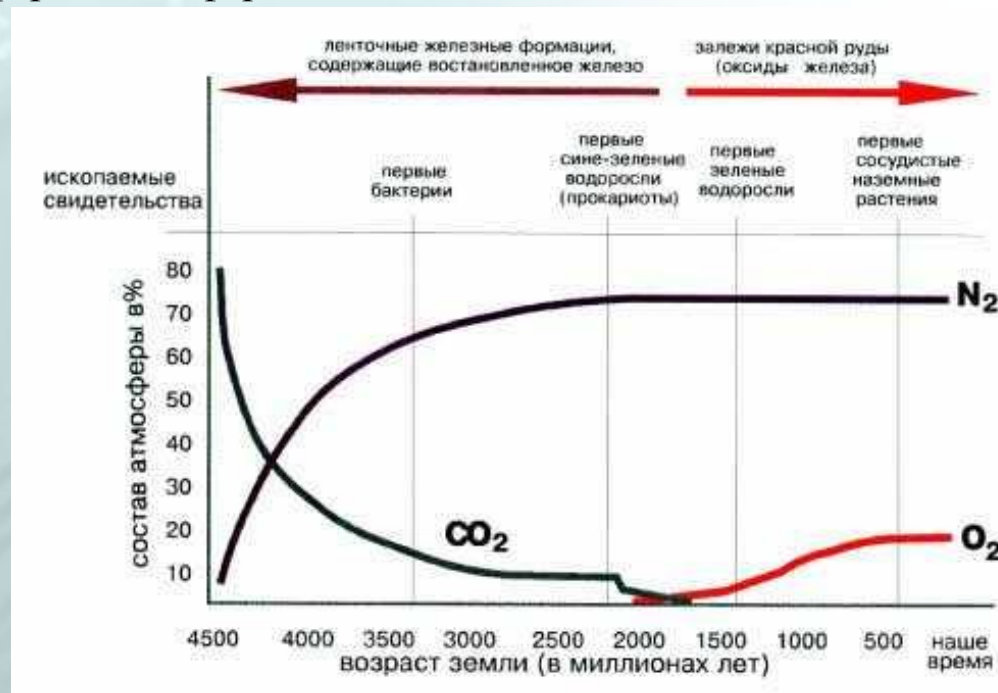
Циано-бактериальные маты – первые биоценозы

С появлением цианобактерий наша биотическая система становится автономной, с замкнутыми циклами всех биогенных элементов. Цианобактерии служат первичными производителями органического вещества и свободного кислорода в атмосфере, а хемотрофные бактерии — деструкторами, разрушающими органику и возвращающими её в биотический цикл. При этом неполное разрушение приводит к накоплению углерода осадочных горных пород. Так огромное количество CO_2 , находящегося в ранней атмосфере, оказывается связанными в виде строматолитов — слоистых отложений, представляющих собой окаменевшие продукты жизнедеятельности древних цианобактериальных сообществ. С этого момента, собственно, и начинается палеонтологическая летопись как таковая.



Возникновение оксигенного фотосинтеза

Фотосинтетический кислород, выделявшийся в результате жизнедеятельности цианобактерий, постепенно насыщал атмосферу. Примерно 2 млрд. лет назад уровень его содержания достиг 1% от современного, что считается началом атмосферы нового, окислительного типа. К середине протерозоя (1.7—1.8 млрд. лет назад) "кислородная революция" в целом завершилась, и атмосфера Земли стала аэробной. Этот глобальный процесс затронул перестройку всей геосферно-биосферной системы Земли.



Кислородная катастрофа

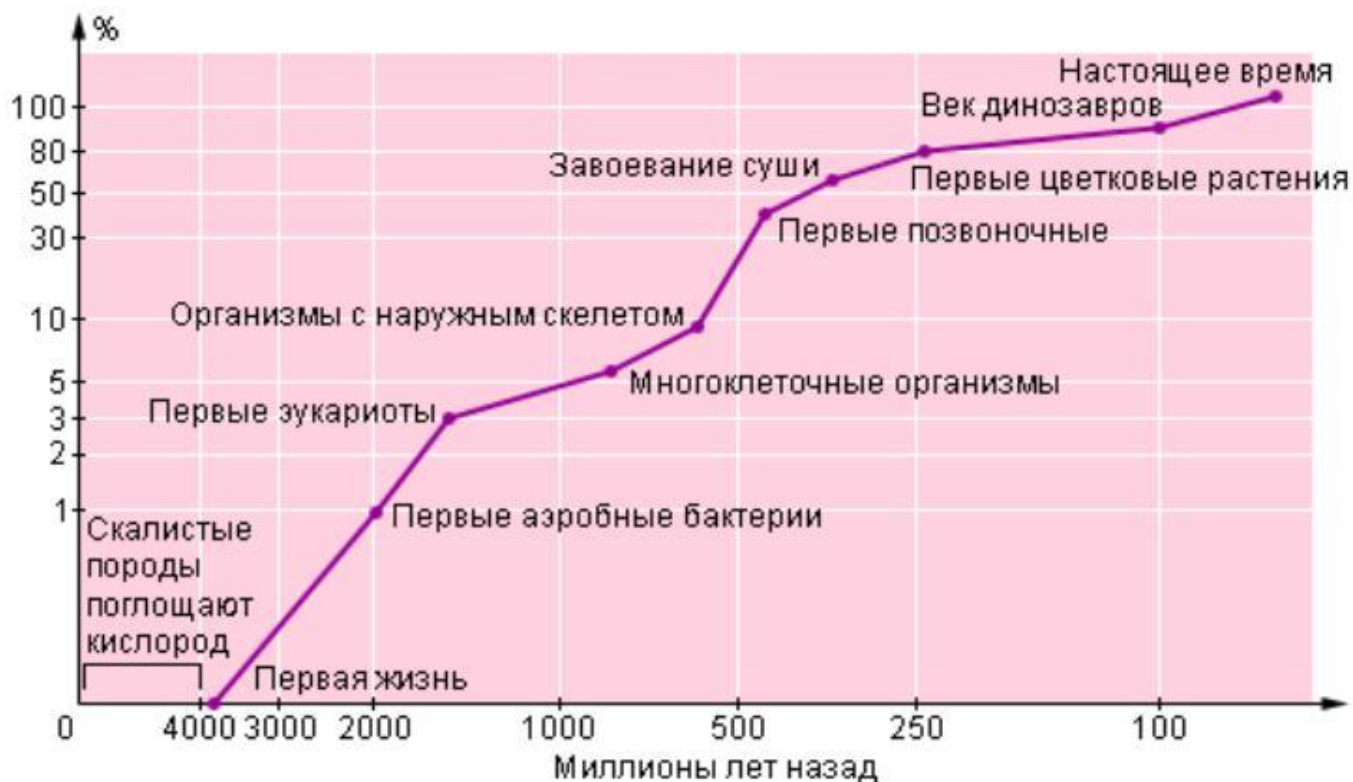
Кислородная катастрофа (кислородная революция) — глобальное изменение состава атмосферы Земли, произошедшее в самом начале протерозоя, около 2,4 млрд лет назад, когда уровень кислорода вырос почти с 0% до примерно 1% от нынешнего содержания кислорода. Причиной ее стал кислородный фотосинтез возникший у цианобактерий 2,7—2,8 млрд лет назад.

Первоначально высокая концентрация создавалась лишь локально, в пределах бактериальных матов (т. н. «кислородные карманы»). После того, как поверхностные породы и газы атмосферы оказались окисленными, кислород начал накапливаться в атмосфере в свободном виде. Поскольку подавляющая часть организмов того времени была анаэробной, неспособной существовать при значимых концентрациях кислорода, произошла глобальная смена сообществ: анаэробные сообщества сменились аэробными, анаэробные же сообщества, наоборот, оказались оттеснены в «анаэробные карманы» (образно говоря, «**биосфера вывернулась наизнанку**»).

В дальнейшем наличие молекулярного кислорода в атмосфере привело к формированию озонового экрана, существенно расширившего границы биосферы, и привело к распространению более энергетически выгодного (по сравнению с анаэробным) кислородного дыхания (получать 38 молекул АТФ вместо двух из одной молекулы глюкозы.). Все это дало возможность появлению высокоорганизованных эукариот, выходу жизни 470 млн. лет назад на сушу и появлению всех основных групп известных ныне животных и растений.

Возникновение оксигенного фотосинтеза

**Содержание кислорода в атмосфере Земли
(в процентах от концентрации в настоящее время)**



Кризис микробных сообществ

В ходе кислородного кризиса, когда древним микробам приходилось приспосабливаться к новому появившемуся яду, какие-то археи, по-видимому, активно заимствовали чужие гены, в том числе бактериальные, и в результате приобрели ряд бактериальных свойств. Получился некий химерный одноклеточный организм, способный, например, к заглатыванию других прокариот. Возможно, они перешли к хищничеству, возможно, они сливались с другими клетками с целью обмена генетическим материалом. Скорее всего, на этом этапе формировалось половое размножение.

Этот химерный организм в какой-то момент проглотил бактерии, представителей группы альфа-протеобактерий, которые стали предками митохондрий — органелл для кислородного дыхания. Тем самым этот организм, приобретя такого симбионта, защитился от токсического действия кислорода. После этого кислород утилизировался уже этими симбиотическими митохондриями. Свободноживущие предки митохондрий научились бороться с кислородом и изобрели систему кислородного дыхания. Вероятно, сначала они просто сжигали органику, чтобы обезвредить кислород, а потом научились извлекать из этого еще и пользу в виде энергии.

Теория возникновения эукариот

- У определенных прокариот некоторые биохимические процессы протекают без **кислорода**, у эукариот - требуют его наличия или хотя бы устойчивы к нему. Из этого вытекает, что эукариоты возникли позднее, после его появления в атмосфере.

Про- и эукариоты обнаруживают целый ряд важных **общих биохимических признаков**:

- генетическая регуляция внутриклеточных процессов;
- гены, состоящие из ДНК;
- синтез белков, закодированных в ДНК, с использованием РНК в качестве матрицы;
- АТФ как главный поставщик энергии;
- гликолиз;
- клеточное дыхание;
- липопротеиновые мембраны;
- белки-ферменты.

Было бы нереалистично думать, что столь сложные отношения могли возникнуть в ходе эволюции дважды независимо друг от друга. Считается, что биохимические процессы, раз возникнув, претерпели в эволюции лишь небольшие изменения, поскольку целостность структуры и функций клеток в высокой степени зависит от постоянства этих процессов.

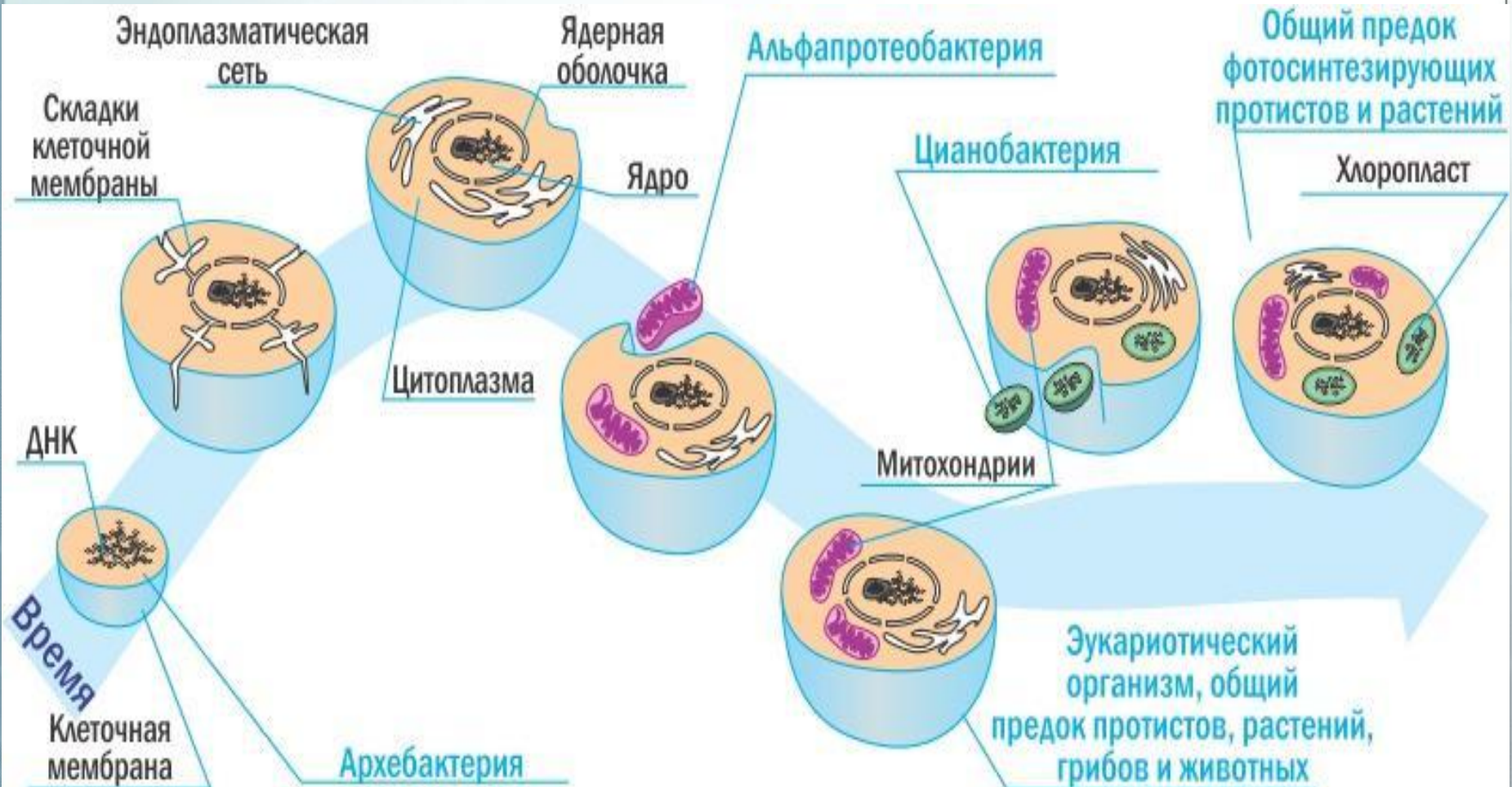
Этапы возникновения эукариот

На первом этапе эндосимбиогенеза аэробные палочковидные прокариоты были захвачены, но не переварены микоплазмоподобными прокариотами. Прокариоты не способны к фагоцитозу, но микоплазмы имеют только плазмалемму и поэтому - изменчивую форму тела. Благодаря обладанию эндосимбионтов циклом трикарбоновых кислот (циклом Кребса) они стали промитохондриями, а затем митохондриями. Анализ митохондриальных геномов показал монофилетическое происхождение митохондрий всех современных эукариот. Предком митохондрий были альфапротеобактерии (к которым относятся, в частности, некоторые пурпурные бактерии, осуществляющие бескислородный фотосинтез).

На втором этапе эндосимбиогенеза возникший дигеномый организм вступил в постоянный контакт с бактериями спирохетами, точнее, спироплазмами. Со временем они превратились в жгуты эукариотических клеток. Ядерная оболочка появилась как защита от богатых ферментами эндосимбионтов — митохондрий.

Становление растительной клетки произошло в три этапа. Тригеномый организм вступил в симбиоз с цианобактериями, которые со временем превратились в хлоропласты.

Этапы возникновения эукариот

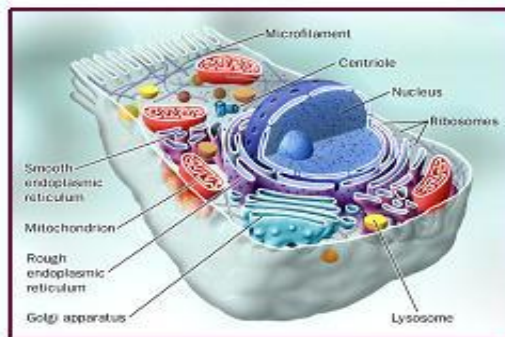


Теория симбиогенеза

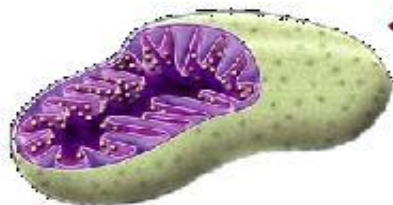


Линн Маргулис
(р. 1938)

Симбиогенез



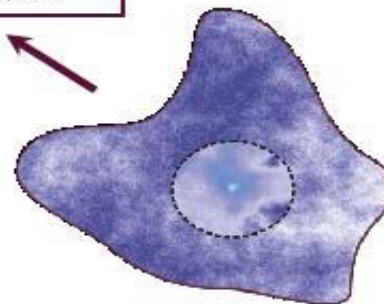
Константин Сергеевич
Мережковский
(1855-1921)



▪ Митохондрии
(альфапротеобактерии)



▪ Пластиды
(цианобактерии)



▪ Ядро и цитоплазма
? археи ?
? хроноциты ?
? химеры ?

Доказательства теории симбиогенеза

Точку зрения на митохондрии и хлоропласты, как на приобретенные клеткой симбиотические бактерии подтверждает ряд особенностей строения и физиологии этих органелл:

У них есть все признаки "элементарной клетки":

- полностью замкнутая мембрана;
- генетический материал - ДНК;
- свой аппарат синтеза белка - рибосомы и др.;
- размножаются делением (причем делятся иногда независимо от деления клетки).

У них есть признаки сходства с бактериями

- ДНК обычно кольцевая, не связана с гистонами;
- рибосомы прокариотические - 70S-типа и мельче. Нет 18S-рРНК, характерной для эукариот;
- рибосомы чувствительны к тем же антибиотикам, что и бактериальные.

Теория симбиогенеза: затруднения

- У хлоропластов и митохондрий нет клеточной стенки, характерной для предполагаемых предковых групп.
- Многие белки митохондрий и хлоропластов кодируются ядерными генами, синтезируются на рибосомах цитоплазмы и только потом доставляются аж сквозь две мембраны в органеллу! Как так могло получиться?
- Не решён вопрос о происхождении ядерно-цитоплазматического компонента (ЯЦК), захватившего протомитохондрии. Ни бактерии, ни археи не способны к фагоцитозу, питаюсь исключительно осмотрофно.

Гипотезы эндосимбиотического происхождения других органелл

Клеточное ядро, нуклеоцитоплазма

Смешение у эукариот многих свойств, характерных для архей и бактерий, позволило предположить симбиотическое происхождение ядра от метаногенной археобактерии, внедрившейся в клетку миксобактерии. В последнее десятилетие сформировалась также гипотеза вирусного эукариогенеза (англ. *viral eukaryogenesis*).

Жгутики и реснички

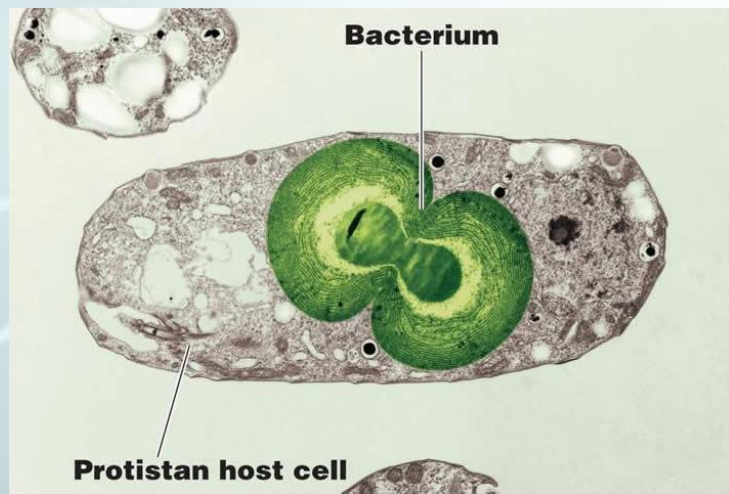
Линн Маргулис в книге *Symbiosis in Cell Evolution* (1981) предположила в том числе происхождение жгутиков и ресничек от симбиотических спирохет. Несмотря на сходство размеров и строения указанных органелл и бактерий и существование *Mixotricha paradoxa*, использующей спирохет для движения, в жгутиках не было найдено никаких специфически спирохетных белков. Однако известен общий для всех бактерий и архей белок FtsZ, гомологичный тубулину и, возможно, являющийся его предшественником.

Пероксисомы

Кристиан де Дюв обнаружил пероксисомы в 1965 году. Ему же принадлежит предположение, что пероксисомы были первыми эндосимбионтами эукариотической клетки, позволившими ей выживать при нарастающем количестве свободного молекулярного кислорода в земной атмосфере.

Эндосимбиотические цианобактерии

Эндосимбиотическая гипотеза находит подтверждение в существующих и сейчас симбиотических ассоциациях между про- и эукариотами.



http://fmp.conncoll.edu/Silicasecchidisk/LucidKeys3.5/Keys_v3.5/Carolina35_Key/Media/Html/Cyanophora_Main.ht

Клетка жгутиконосца *Cyanophora*^{ml} содержит две цианобактерии. Когда цианофора делится, то каждой дочерней клетке достается по одной цианобактерии, которые потом также делятся, чтобы восстановить свое количество на клетку хозяина. Когда жгутиконосец содержит цианобактерии, он обладает фототаксисом, т.е. движением по направлению к свету или от него.

У одноклеточных жгутиконосцев фотосинтезирующие органеллы носят название «цианеллы». Они сохраняют характерную для цианобактерий муреиновую оболочку (т.е. механически прочный элемент клеточной стенки).

Древнейшие многоклеточные

Среди прокариот встречаются зачатки многоклеточности. Так, у некоторых нитчатых цианобактерий в нитях встречаются три типа четко дифференцированных клеток, а при движении нити демонстрируют высокий уровень целостности. Многоклеточные плодовые тела характерны для миксобактерий.

Прокариоты несколько раз пытались перейти к многоклеточности, но эти попытки не заходили далеко по ряду технических причин.

Например, в многоклеточном организме разные клетки выполняют разные функции, соответственно, в разных тканях у них работают разные гены. Геном эукариотического организма содержит все гены, необходимые для формирования всех тканей многоклеточного организма, но в каждой ткани работает только часть из них — та, которая нужна. Для того чтобы это работало, нужна очень сложная эффективная система регуляция работы генов. А для этого как раз очень важно иметь клеточное ядро, в котором гены изолированы от бурных биохимических процессов, происходящих в цитоплазме. Там можно развить эффективные системы регуляции работы генов, чего у прокариот нет, поскольку они имеют более простые регуляторные системы.

Древнейшие многоклеточные

Основные предпосылки для появления многоклеточности:

1. белки-заполнители межклеточного пространства, разновидности коллагена и протеогликана;
2. «молекулярный клей» для соединения клеток;
3. сигнальные вещества для обеспечения взаимодействия между клетками, возникли задолго до появления многоклеточности, но выполняли у одноклеточных другие функции. «Молекулярные заклёпки» предположительно применялись одноклеточными хищниками для захвата и удержания жертвы, а сигнальные вещества — для привлечения потенциальных жертв и отпугивания хищников.

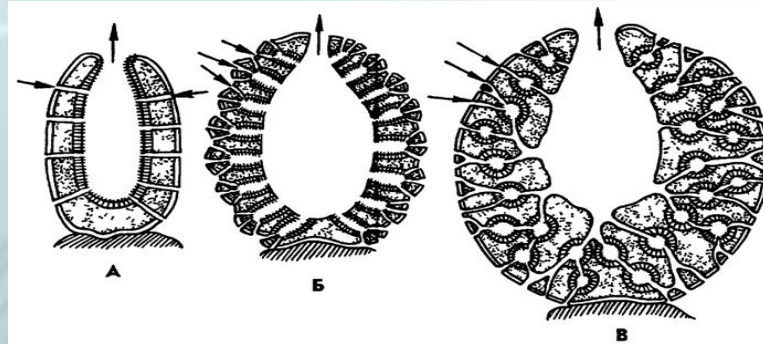
Причиной появления многоклеточных организмов считают эволюционную целесообразность укрупнения размеров особей, которая позволяет более успешно противостоять хищникам, а также поглощать и переваривать более крупную жертву.

Однако условия для массового появления многоклеточных появились только в Эдиакарском периоде, когда уровень кислорода в атмосфере достиг величины, позволяющей покрывать увеличивающиеся энергетические расходы на поддержание многоклеточности.

Древнейшие многоклеточные

В то же время отдельные клетки некоторых многоклеточных организмов обладают способностью к самостоятельному существованию.

Губки — значительную часть их тела составляют опорные структуры на основе силикатов или карбоната кальция, переплетённые волокнами коллагена. В начале XX века Генри ван Питерс Уилсон поставил классический эксперимент, во время которого он протирал тело губки через мелкое сито, разделяя его на отдельные клетки. Помещённые в стеклянные чашки и предоставленные самим себе эти амёбовидные клетки начинали группироваться в бесформенные комки красноватого цвета, которые затем обретали структуру и превращались в организм губки.

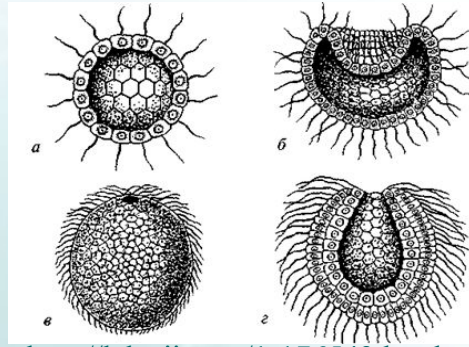


<http://sw.su/zooology/25-106.html>

У многих **бактерий**, например, стептококков, обнаружены белки, сходные с коллагеном и протеогликаном, однако не образующие канаты и пласты, как у животных. В стенках бактерий обнаружены сахара, входящие в состав протеогликанового комплекса, образующего хрящи.

Древнейшие МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ

Одни из самых примитивных многоклеточных животных кишечнополостные - произошли от древних многоклеточных животных, близких к **колониальным жгутиковым**. На это указывает наличие в их пищеварительном слое жгутиковых клеток. Это были **двухслойные животные**.



<http://lektsii.com/1-176543.html>

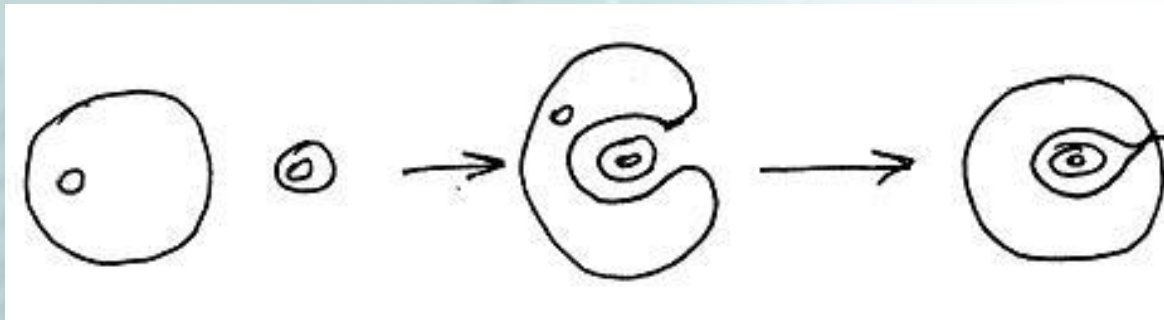
Дальнейшее развитие связано с появлением **трехслойных животных**, получивших прогрессивные особенности строения: мышечную систему (более быстрое передвижение животных) и паренхиму (более совершенные обмен веществ). К первым трехслойным животным относятся типы плоских и круглых червей.

Следующий этап - появление **трехслойных животных, имеющих полость тела**, в которой располагаются внутренние органы. У этих животных впервые появляется кровеносная система, органы выделения и нервная система. От примитивных форм полостных трехслойных животных произошли кольчатые черви, а от древних кольчатых червей - моллюски и членистоногие. От примитивных трехслойных полостных животных ведут свое начало и хордовые животные.

Симбиоз – магистральный ПУТЬ ЭВОЛЮЦИИ

Симбиоз – не просто очень широко распространенное явление, без которого прогрессивное развитие жизни на Земле было бы крайне затруднено, если вообще возможно.

В полной мере симбиотические взаимоотношения развились еще на ранних этапах развития жизни на земле, в том числе на уровне «бактерии – простейшие»



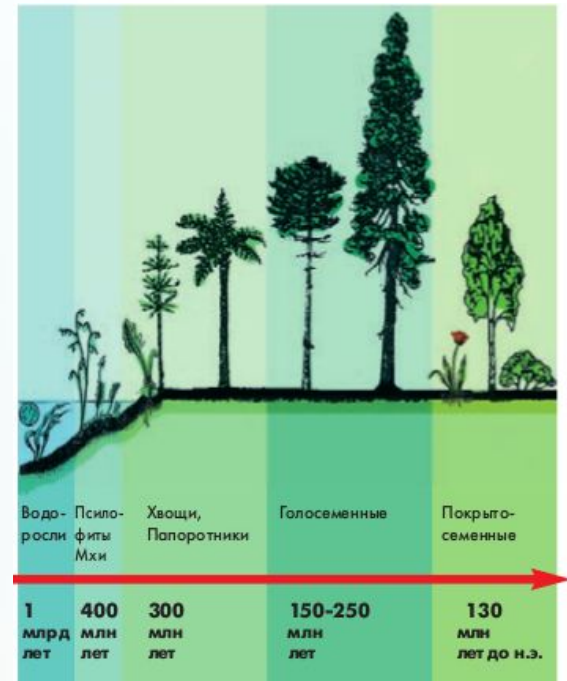
Фотоавтотрофные организмы

Растения как типичные представители фотоавтотрофных организмов нашей планеты возникли в ходе длительной эволюции, которая ведет свое начало от примитивных обитателей освещенной зоны моря - планктонных и бентосных прокариот.

По многим ультраструктурным и биохимическим признакам высшие растения очень близки именно к зеленым водорослям. Запасное вещество в обеих группах — крахмал, есть хлорофилл а и b, клеточная стенка у обеих групп из пектина и целлюлозы.

Хронологическая последовательность появления и развития растений:

- 1) бактерии и синезеленые водоросли (прокариоты) ;
- 2) водоросли циановые, зеленые, бурые, красные и др. (эукариоты, как и все последующие организмы) ;
- 3) мхи и печеночники;
- 4) папоротники, хвощи, плауны, семенные папоротники;
- 5) голосеменные (включая шишковые растения) ;
- 6) покрытосеменные, или цветковые, растения.



Основные эволюционно-экологические группы растений

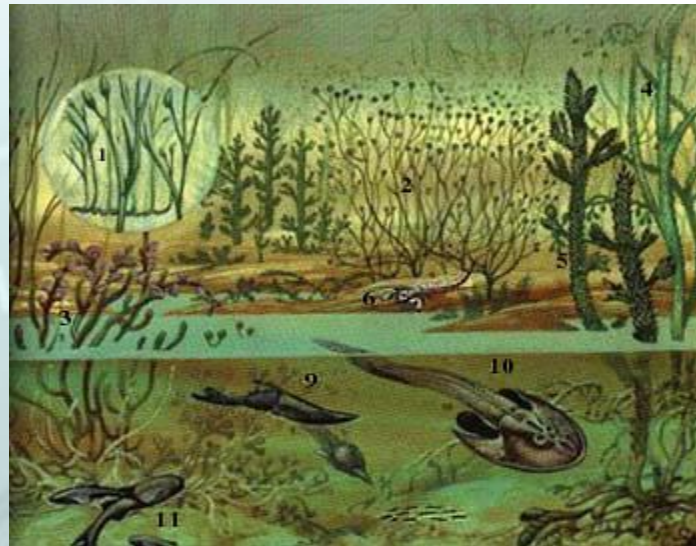
Именно в воде зародилась и прошла различные этапы развития водная растительность. Некоторые группы **зеленых водорослей** достигли большого развития в **триасовый период**.



Массовому **переходу растений на сушу** предшествовал длительный подготовительный период. Чтобы жить на суше, растения должны были не терять воду.

Основные эволюционно-экологические группы растений

Наиболее расцвела растительная жизнь на берегах лагунных озер и болот. Здесь появился тип растения, нижняя часть которого находилась в воде, а верхняя - в воздушной среде, под прямыми лучами солнца.

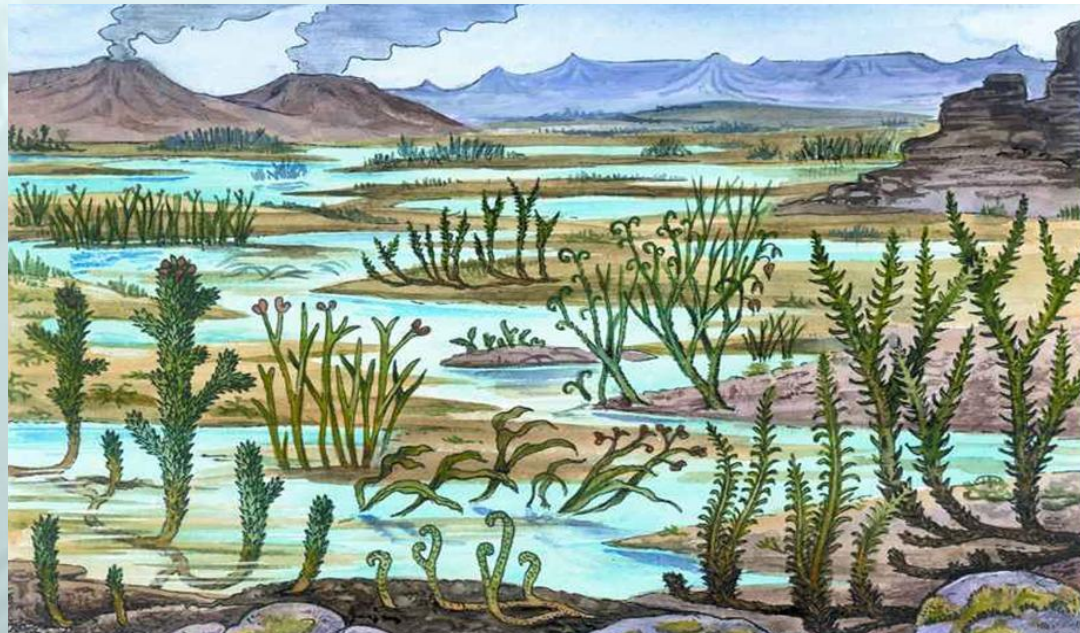


<http://www.evoluts.ru/2009-11-28-09-07-39/2009-11-28-09-21-45.html>

Несколько позже, с проникновением растений на незатопляемую сушу, самые первые их представители развили **корневую систему** и получили возможность потреблять грунтовые воды. Это способствовало их выживанию в засушливые периоды. Таким образом, новые обстоятельства привели к расчленению клеток растений на ткани и выработке защитных приспособлений, каких не было у обитавших в воде предков.

Основные эволюционно-экологические группы растений

Массовое завоевание континентов растениями произошло в силурийский период палеозойской эры. Прежде всего это были **псилофиты** - своеобразные споровые растения, напоминающие плауны. Часть извилистых стеблей псилофитов была покрыта щетинистыми листьями. Псилофиты были лишены корней, а в основном и листьев. Они состояли из ветвившихся зеленых стеблей высотой до 23 см и горизонтально тянувшегося в почве корневища.

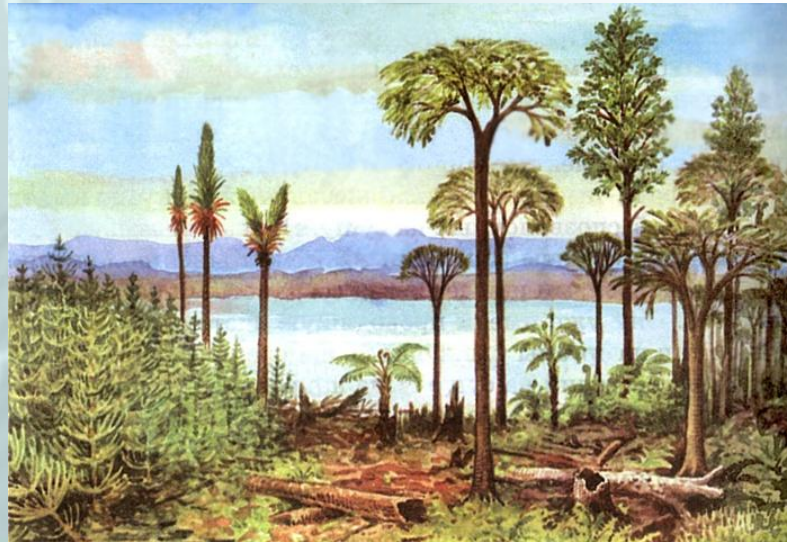


Интенсивное разделение растительных групп началось в девоне и продолжалось в последующее геологическое время.

Основные эволюционно-экологические группы растений

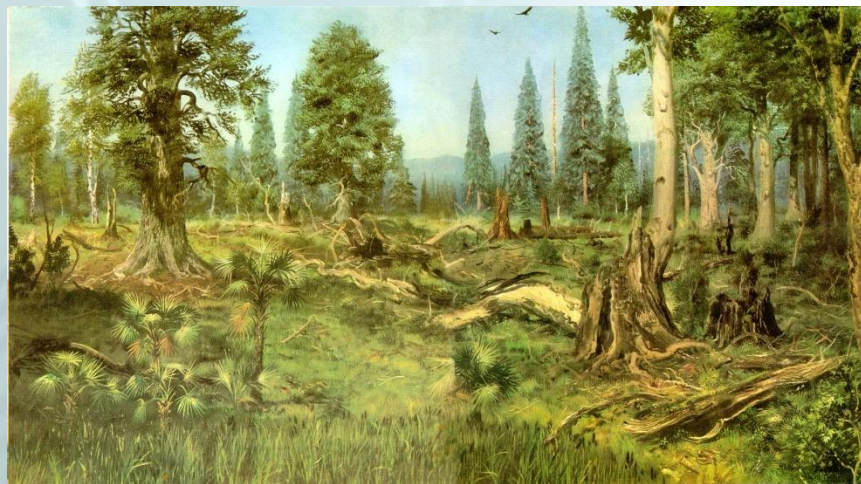
Господство псилофитов сменилось в **каменноугольный период** господством **папоротникообразных растений**, образовавших обширные леса на болотистых почвах, в результате чего добавилось существенное количество свободного кислорода и накопилась масса пищевых веществ, необходимых для возникновения и развития сухопутных позвоночных животных. В то же время были накоплены огромные массы каменного угля.

Каменноугольный период характеризовался исключительным расцветом наземной растительности. Возникли древовидные плауны, достигавшие в высоту 30 м, огромные хвощи, папоротники, начали появляться хвойные. В пермский период продолжалось развитие наземной растительности, которая значительно расширила места своего обитания.



Основные эволюционно-экологические группы растений

Период господства папоротникообразных сменился периодом **шишконосных хвойных растений**. В целом в наземной флоре происходит постепенная смена мезозойской растительности голосеменных (хвойных, цикадовых, гинкговых) растительностью кайнозойского облика. Растительность позднемеловой эпохи уже характеризуется присутствием значительного количества таких современных цветковых растений, как бук, ива, береза, платан, лавр, магнолия. Эта перестройка растительности подготовила хорошую кормовую базу для развития высших наземных позвоночных животных - млекопитающих и птиц. Развитие цветковых растений было связано с расцветом многочисленных насекомых, которые играли важную роль в опылении.



ОСНОВНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННО- ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ

Наступление нового периода в развитии растений не приводило к полному уничтожению древних растительных форм. Водоросли, папоротникообразные, хвойные изменялись и развивались наряду с цветковыми растениями. Таким образом, в настоящее время среди растительного мира сохранились "живые ископаемые" (папоротниковые пальмы, гинкговое дерево, араукарии).

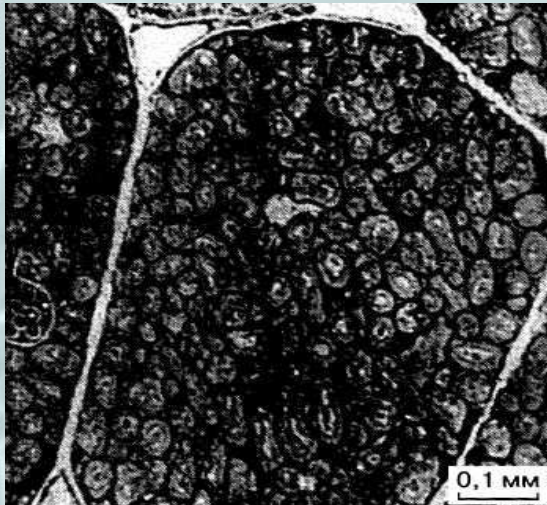
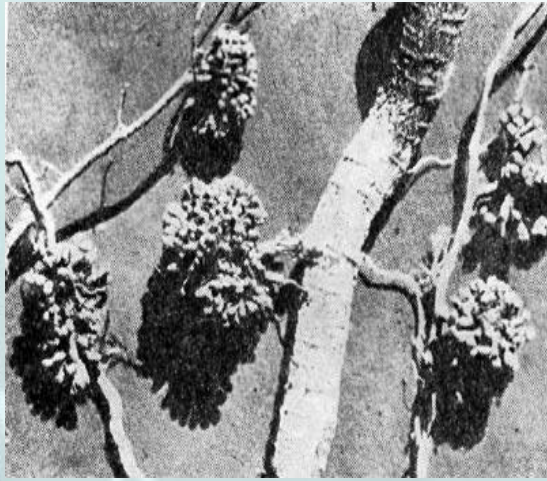


<http://indasad.ru/lekarstvennye-rasteniya/1909-golosemennye-rasteniya-poleznie-svoystva-efedri-i-ginkgo>

http://www.reznoe.ru/articles10_50.php

Наконец, следует отметить наличие персистентных форм в составе современной флоры. Наиболее персистентными оказались отдельные группы бактерий, практически не изменившиеся со времени раннего докембрия.

Азотфиксирующие симбиозы



Симбиотические азотфиксирующие бактерии живут в клубеньках, проникшая из почвы. Чтобы изолировать бактерии от кислорода растения синтезируют белок леггемоглобин, похожий по структуре на гемоглобин, который связывает кислород и защищает симбионтов от его действия.

Азотфиксирующие симбиозы – это кооперация растений с микроорганизмами, способными переводить молекулярный азот (N_2) в доступную для растений форму (аммоний, NH_4^+)

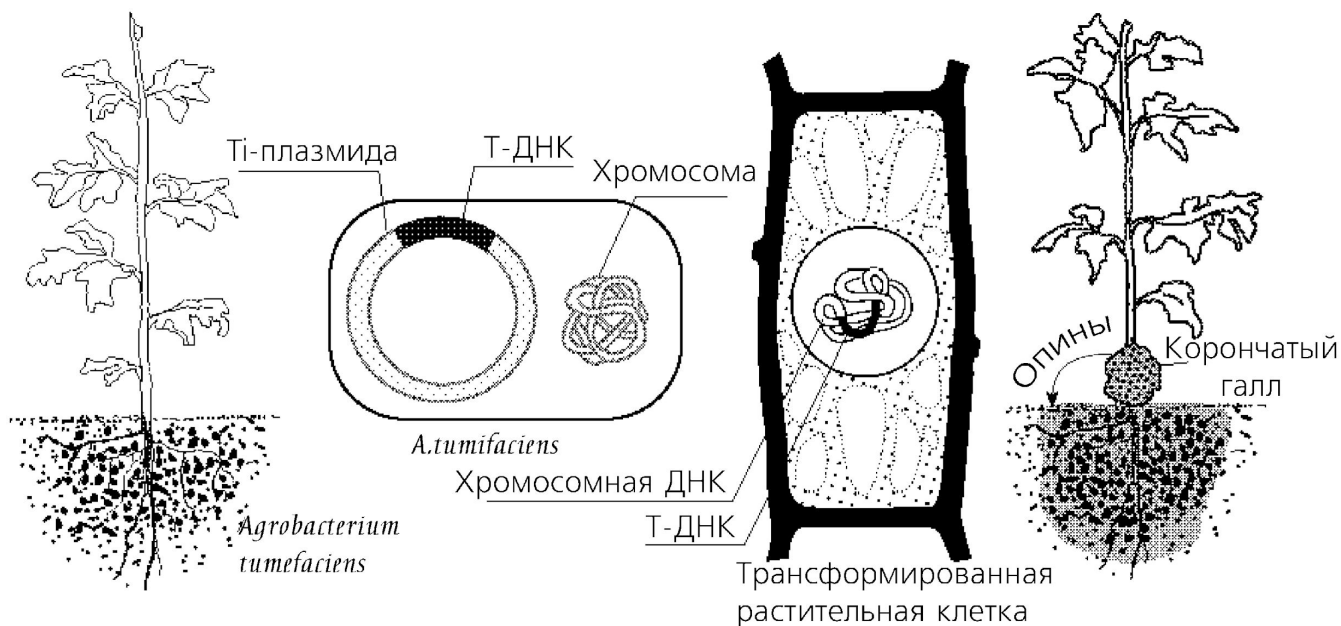
этой способностью обладают некоторые бактерии, у которых есть специальные ферменты – нитрогеназы

азотфиксирующие симбиозы образуют представители всех типов наземных растений с цианобактериями, актинобактериями и ризобиями (*Rhizobium*: от греч. *rhizo* — корень, *bio* — жизнь)

наиболее изучен симбиоз бобовых с клубеньковыми бактериями – ризобиями: клубеньки (сверху), внутриклеточно расположенные ризобии – т.н. «бактероиды» (снизу)

Природная генная инженерия

Взаимодействие видов *Agrobacterium* с растениями представляет особый интерес, так как при этом виде паразитизма один из партнеров специфически видоизменяет свойства хозяина, встраивая свои гены в его геном. Кроме того, это служит уникальным примером миграции ДНК прокариот в эукариотическую клетку, что используется в биотехнологии, в частности в генетической инженерии, с целью улучшения производительности растений.



Agrobacterium tumefaciens

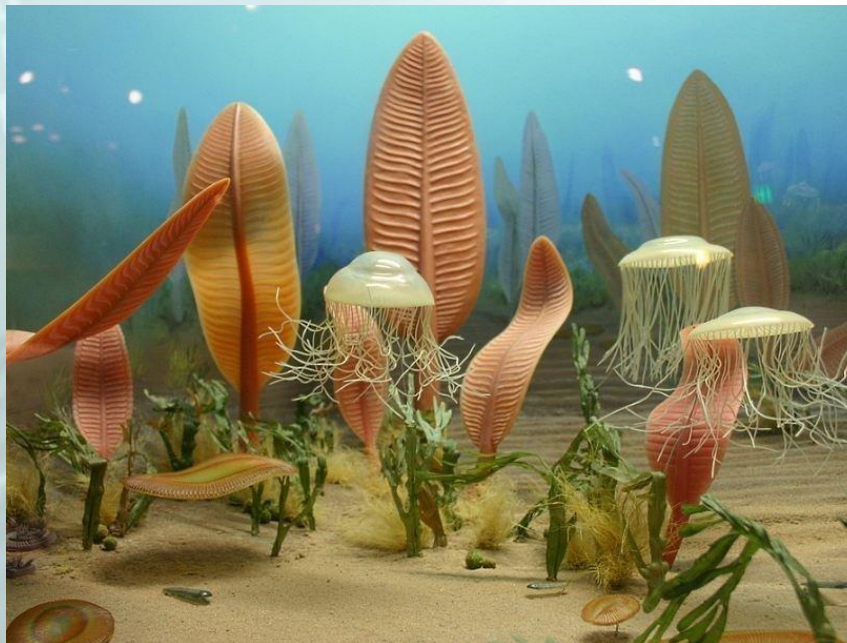
http://www.biotechnolog.ru/ge/ge12_4.htm

www.agroatlas.ru
<https://ru.wikipedia.org/wiki/Agrobacterium>

Вендобионты

Возникновение животных от их растительных предков, естественно, было связано с переходом от автотрофного способа питания к **гетеротрофному**. Этот переход, по-видимому, был постепенным, в течение длительного геологического времени.

В отложениях Вендского периода (последний период Протерозойской эры) были обнаружены отпечатки мягкотелых животных - сначала в Австралии (Эдиакарская фауна), а потом и в России, в окрестностях Белого моря. Это отпечатки мягкотелых существ, не имевших не только твердых скелетов, но и каких-либо органических покровов или внутренних структур.



Вендобионты



Отпечаток *Dickinsonia*

http://elementy.ru/novosti_nauki/431967/Mogli_li_ediakarskie_iskopaemye_zhit_na_sushe

Питаясь за счет диффузии через поверхность тела, эти существа не нуждались во внутренних органах.

Кроме того, эти плоские существа были буквально нашпигованы симбиотическими одноклеточными водорослями, что делало их практически независимыми от внешних источников пищи.

Зачастую у них наблюдались редкие типы симметрии: трехлучевая, скользящая, фрактальная.

Вендскую биоту часто называют «Сад Эдиакары» — по аналогии с райским садом, где никто никого не ел. В конце венда вендобионты полностью вымерли, не оставив после себя прямых потомков.



Отпечаток *Charnia*

https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%AD%D0%B4%D0%B8%D0%B0%D0%BA%D0%B0%D1%80%D1%81%D0%BA%D0%B0%D1%8E_%D0%B1%D0%B8%D0%BE%D1%82%D0%B0

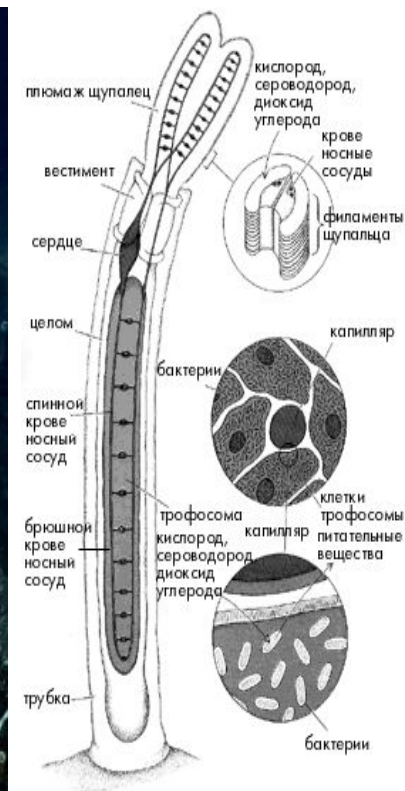
Животные-автотрофы

Современным экологическим аналогом эдиакарских существ могут служить так называемые «автотрофные животные» — глубоководные **погонофоры** и некоторые моллюски, использующие при питании симбиотических бактерий-хемоавтотрофов.

Самые крупные погонофоры из рода *Riftia* достигают длины 1,5 м при диаметре около 4 см.

Пищеварительный тракт у этого животного полностью отсутствует и обмен веществами с внешней средой осуществляется непосредственно через эпидермис.

В составе трофосомы клетки-бактериоциты с плотно упакованными метаноокисляющими или сероводородокисляющими бактериями



Погонофора *Riftia pachyptila*

<http://2010.extrememarine.org.uk/chemosynthesis/secondary-consu-ners-2/riftia-pachyptila/index.html>

Животные-автотрофы

Удачный симбиоз позволяет моллюску *Calyptogena magnifica*, обитающему вблизи гидротермальных источников на дне океана, достигать весьма крупных размеров в условиях, где ни одно животное не способно выжить без помощи автотрофных бактерий.

Пример симбиоза животного с фотосинтезирующими одноклеточными представляет моллюск тридакна. Мантия моллюска набита водорослями зооксантеллами. Причем их так много, что моллюск не может затащить мантию внутрь. Водоросли занимаются фотосинтезом, а моллюск обеспечивает их безопасность.

Кальмар *Euprymna scolopes* формирует специфический симбиоз со светящимися бактериями *Vibrio fischeri* для отпугивания хищников.



Среднеордовикские
брахиоподы

http://elementy.ru/novosti_nauki/430463/Prochten_genom_simbioticheskoy_bakterii_iz_kletok_gidrotermalnogo_mollyuska

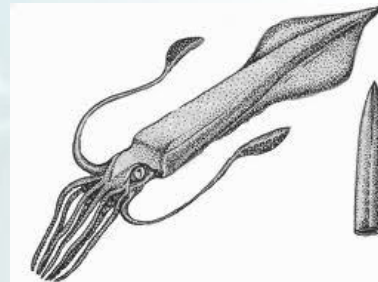


Моллюск *Calyptogena*



Моллюск тридакна

<http://ianimal.ru/topics/gigantskaya-tridakna>



Белемниты

каменноугольного периода

<http://www.jewellery.org.ua/stones/games109.htm>



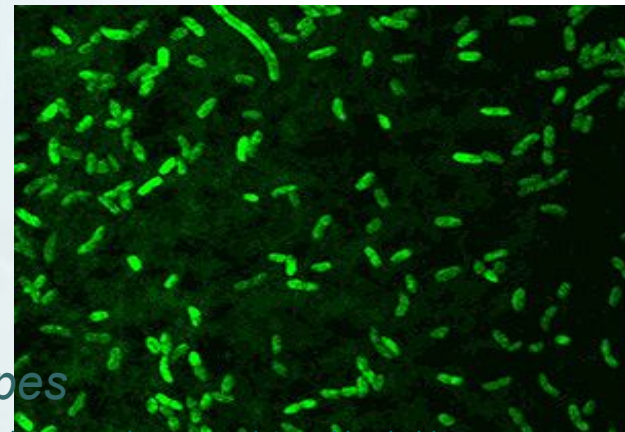
Кальмар *Euprymna scolopes*

<http://whyfiles.org/tag/euprymna-scolopes/>

Симбиотические сверхорганизмы

Симбиотические системы, или «сверхорганизмы», занимают в иерархии биосистем промежуточное положение между организмами и экосистемами. Важнейшую роль в функционировании симбиотических систем играет биохимическая интергация – тонкое разделение отдельных этапов обмена веществ между компонентами комплекса, в том числе интергация даже на уровне геномов – возникновению общих систем генетической регуляции.

Пример такого симбиоза: кальмар *Euprymna scolopes* использует светящихся симбиотических бактерий *Vibrio fischeri* для отпугивания хищников. Кальмар способен регулировать силу свечения, т.к. светящиеся бактерии в буквальном смысле настраивают моллюску его биологические часы.



Euprymna scolopes

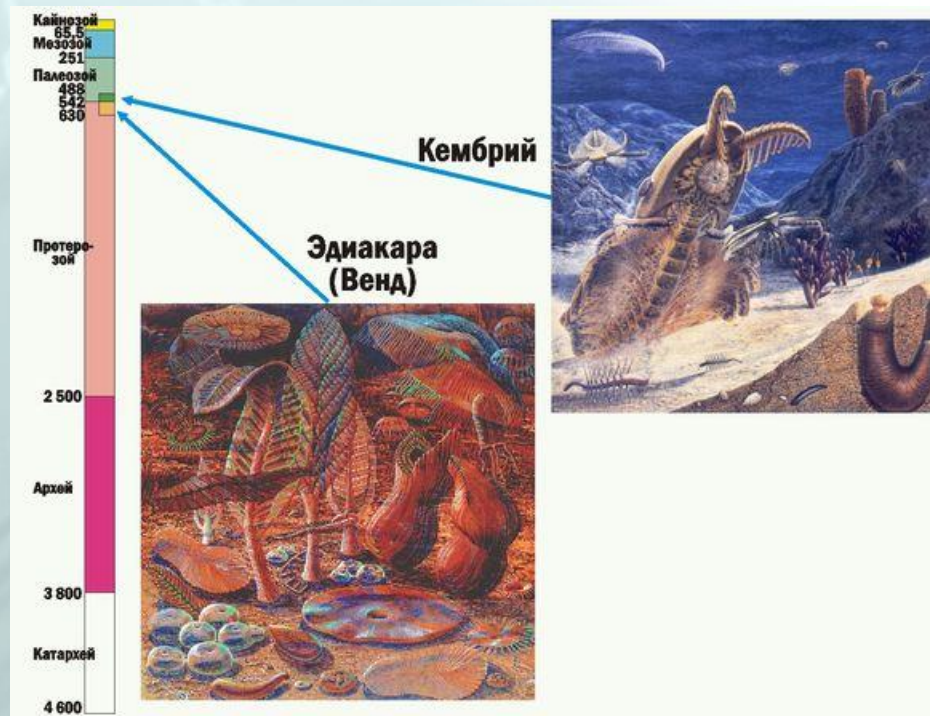
http://elementy.ru/genbio/synopsis/43/Metabolicheskaya_integratsiya_organizmov_v_sistemakh_simbioza

http://elementy.ru/novosti_nauki/430992/Simbioz_kalmarov_so_svetlyashchimisya_bakteriyami_zavisit_ot_edinstvennogo_gena

Кембрийский взрыв

Наиболее существенные изменения в истории развития мира животных произошли на границе венда и кембрия. характеризовалась тем, что у морских животных стали формироваться твердые части тела: покровы, раковины, внутренний скелет.

Термин «взрыв» отчасти оправдан тем, что внезапно появившиеся в это время организмы не являлись потомками исчезнувшей вендской биоты.



Кембрийский взрыв

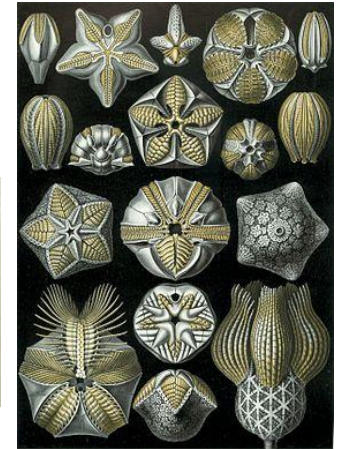
Рост биологического разнообразия на протяжении Кембрийского взрыва был беспрецедентным и не наблюдался ни до, ни после того времени.

Происходит развитие твердых частей тела у таких животных как моллюски, иглокожие, морские лилии и членистоногие (самой известной группой членистоногих из нижнего палеозоя являются трилобиты)

Морские лилии



Морские бутоны



51
Трилобиты



Эволюционная голика

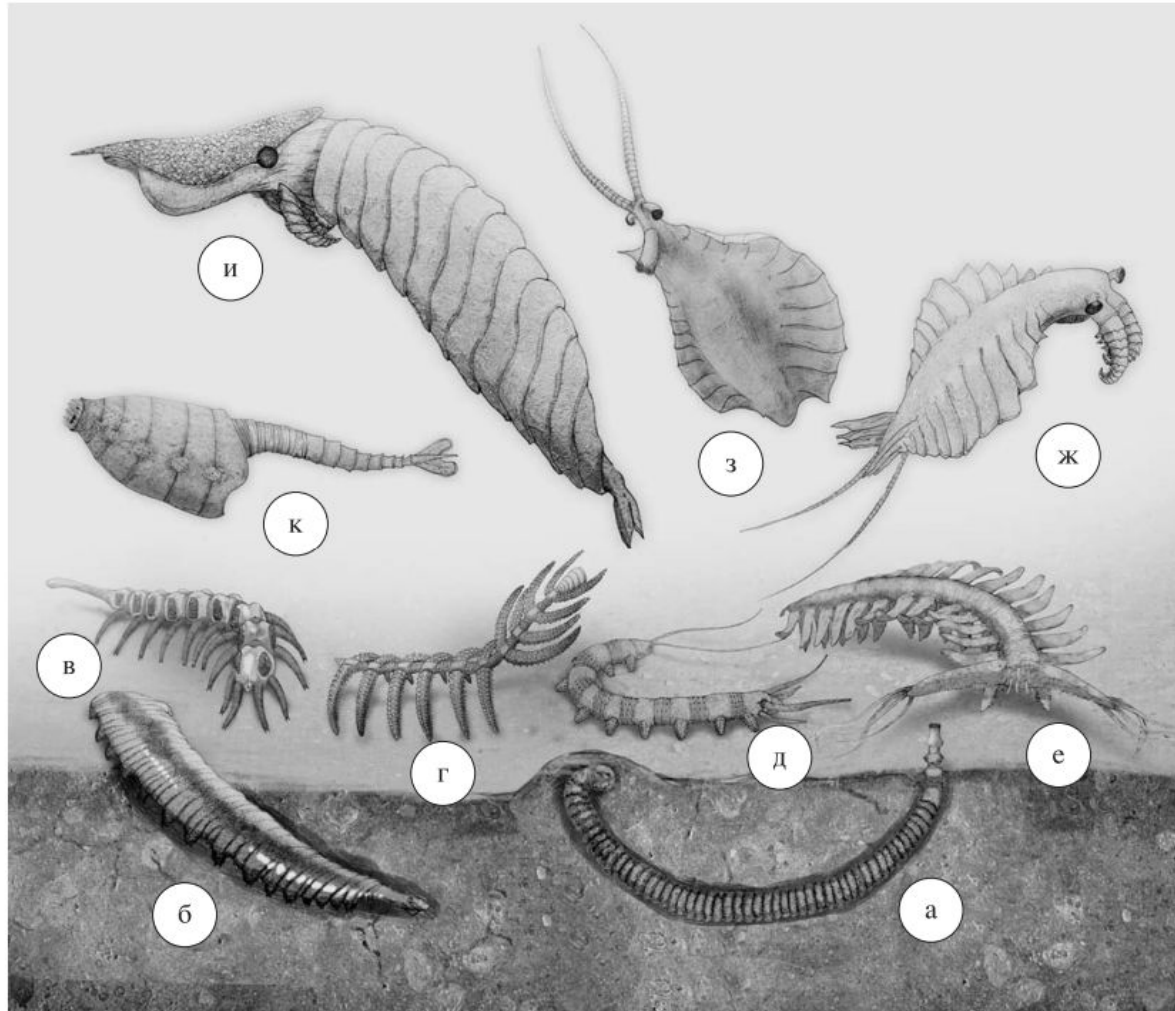
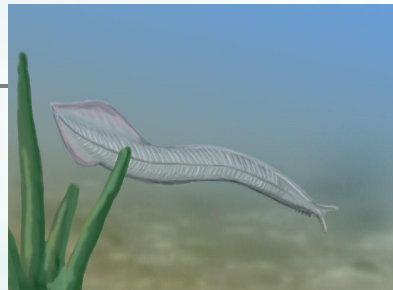


Рис. 2. Кембрийские Ecdysozoa: а – палеосколецидный червь, (б–е) – ксенузии: б – *Mureropodia*, в – *Microdictyon*, г – *Diania*, д – *Antennacanthopodia*, е – *Pambdelurion*, (ж–к) – аномалокариды: ж – *Amplectobelua*, з – *Nectocaris*, и – *Hurdia*, к – ветуликолия (*Vetulicola*). Реконструкции животных с изменениями даны по Budd (1998); Hou et al. (1999); Aldridge et al. (2007); Delgado et al. (2009); Smith-Cowan (2010); Gilmour, Vignati et al. (2011); Jönvall et al. (2011); O'Neill et al. (2011); Zhuravlev et al. (2011).

http://istina.msu.ru/media/publications/article/bab/3a5/7334902/Zhuravlev_2014_Metazoa_origins.pdf

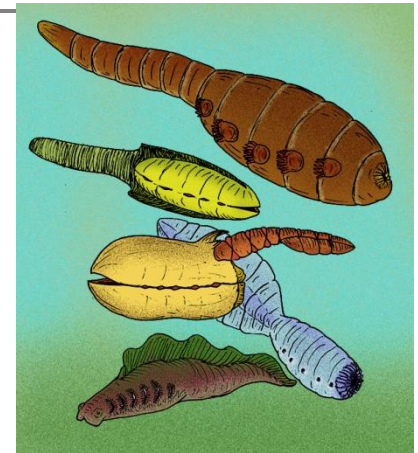
Эволюционная гонка вооружений



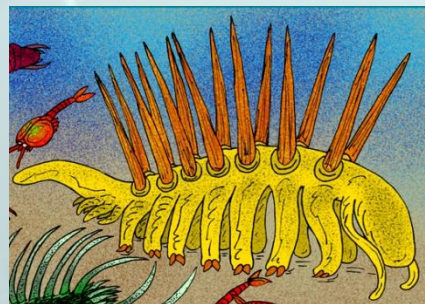
Пикайя



Виваксия



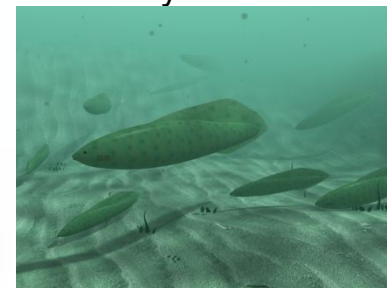
Ветуликолии



Галлюцигения



Опабиния



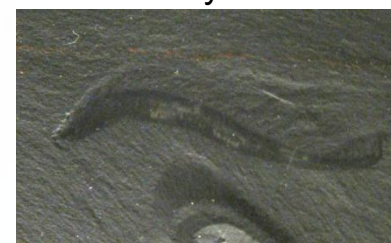
Хайкоуихтис



Аномалокарис



Хватательная конечность
Anomalocaris



Выход на сушу

Древнейшие паукообразные - морские скорпионы.

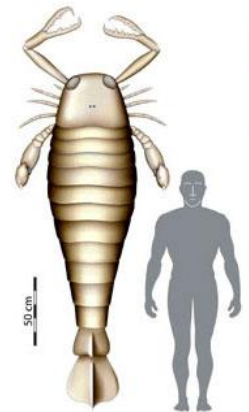
Ракоскорпионы, самые опасные морские хищники тех времен. Возможно, первые рыбы были "панцирными" для защиты от ракоскорпионов.

Представители паукообразных уже в девоне приспособились к наземному образу жизни. У них возникли органы воздушного дыхания (легкие, трахеи).

Позже насекомые приспособились к полету.

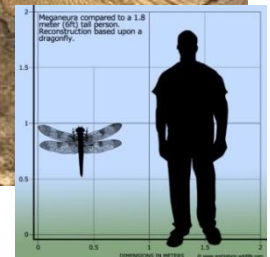
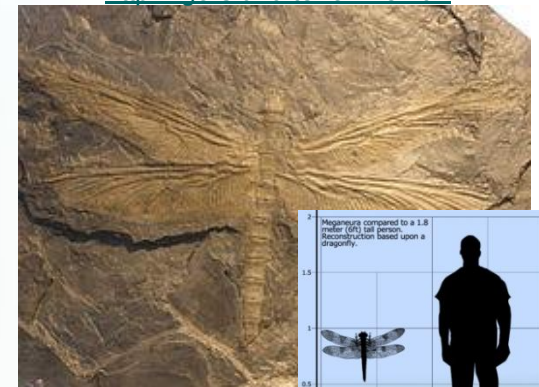
Стрекозоподобные насекомые, жившие в каменноугольном периоде, достигали гигантских размеров.

Кислород у насекомых доставляется тканям системой трахей. В связи с чем было высказано предположение, что атмосфера каменноугольного периода содержала больше кислорода, чем современная, благодаря чему снабжение их тканей было более эффективным.



Ордовикский ракоскорпион

<http://rgo-sib.ru/terra/175.htm>



Меганевра

Скелетная революция

Первоначальное усвоение кальция организмами было связано с их физиологическими функциями, и лишь впоследствии он стал осаждать фосфатные и карбонатные ионы, растворенные в морской воде, образуя твердые части тела. Однако до сих пор нет полной ясности в механизме построения твердых частей тела у организмов.

Твердый скелет должен был служить **опорой** для организма и способствовать увеличению его размеров. У других животных скелет увеличил их **прочность** в качестве жесткой конструкции и стали служить **защитой** от хищников, которые появились позднее.

В результате образования скелетов в **кембрии** возникли новые способы обитания в области морских мелководий. Губки приобрели возможность фильтровать бактерии, трилобиты - зарываться в донные отложения, моллюски - ползать по поверхности морского дна. Брахиоподы и иглокожие с помощью скелетов смогли подниматься из воды, держась над ее поверхностью, что позволило более эффективно фильтровать воду с микроорганизмами в целях получения пищи.

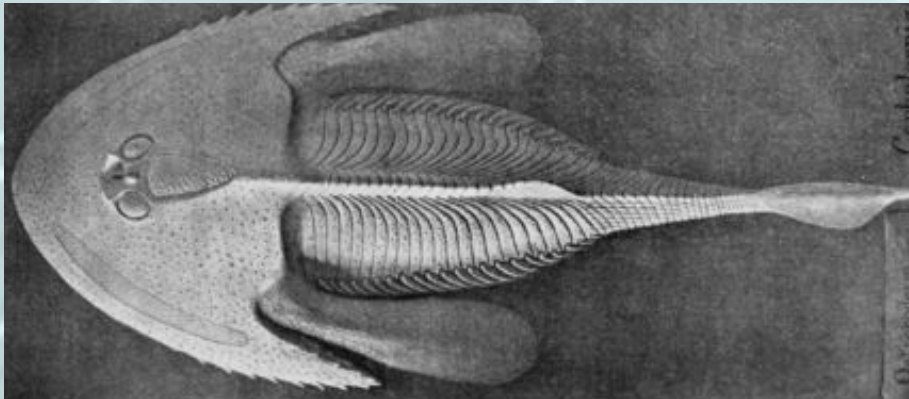
Появление в начале фанерозоя скелетов отражает в основном возникновение хищничества.

В **ордовике** появляются первые бесчелюстные рыбообразные с двухкамерным сердцем и просто устроенным головным мозгом, защищенным впервые возникшей мозговой капсулой. Дальнейшее развитие морских позвоночных шло по пути усложнения головного мозга (цефализация), кровеносной системы и всех остальных органов. Значительно развилась цефализация у рептилий. Нервная система разделилась на головной и спинной мозг.

Заселение суши

Дальнейшее эволюционное развитие позвоночных связано с возникновением челюстного аппарата, который дал возможность активизировать процесс захвата пищи и значительно повысить таким путем обмен веществ и все другие жизненные процессы.

Особенно характерно для **девона** появление и быстрое развитие рыб (панцирных, лучепёрых, кистепёрых, двоякодышащих), в связи с чем девонский период иногда называют «**веком рыб**».



Остракодерма, силурийский период

<https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%9E%D1%81%D1%82%D1%80%D0%B0%D0%BA%D0%BE%D0%B4%D0%B5%D1%80%D0%BC%D1%8B>



Панцирные рыбы

<http://www.zoofirma.ru/knigi/zoologija-pozvonocnyh/3387-pantsirnye-ryby.ht>

Заселение суши

В конце девона от кистепёрых произошли первые наземные четвероногие — **лабиринтодонты**, относимые к земноводным; по-видимому, их размножение, так же как у современных форм, было тесно связано с водой; газообмен осуществлялся примитивными лёгкими и влажной кожей; передний отдел головного мозга, возможно, был разделён на два полушария.

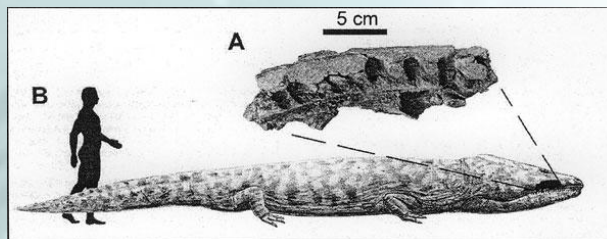
Древние представители кистеперых дали начало первым земноводным — **стегоцефаллам**, которые с конца девонского периода стали осваивать сушу.

Почти 75 млн. лет господствовали амфибии на суше.

Такое направление эволюции было возможно потому, что кистеперые обладали определенным строением скелета плавников, образовавших пятипалые конечности, легочными мешками, сделавшими возможным переход к дыханию воздухом.



Латимерия



Лабиринтодонт

Заселение суши

В **карбоне** появились **котилозавры** — древнейшие пресмыкающиеся. В процессе эволюции котилозавры дали зверозубых рептилий (предков млекопитающих), архозавров (предков динозавров, птерозавров, крокодилов, птиц), эозухий (предков ящериц, змей) и черепах.

Птицы тоже потомки древних рептилий, которые передвигались на задних ногах. Некоторые из них обитали на деревьях и могли планировать в воздухе. Ближайшие родственники птиц — крокодилы и динозавры.

Млекопитающие произошли от древних зверозубых ящеров (териодонтов). Раннее ответвление млекопитающих — однопроходные, яйцекладущие млекопитающие (ехидна, утконос). Предками сумчатых и плацентарных млекопитающих были вымершие цинодонты — зверозубые рептилии с трехбугорчатыми зубами. Древнейшим отрядом плацентарных являются насекомоядные. От этого отряда в результате адаптивной радиации появились отряды приматов, грызунов, рукокрылых, древних хищников. От последних произошли современные хищные, ластоногие, китообразные и примитивные копытные. Приматы в своем происхождении связаны с древними насекомоядными, обитавшими на деревьях.

Массовые вымирания

Известно о пяти массовых вымираниях старых форм, которые открыли дорогу многим животным, долгое время остававшимся в тени.

Ордовикско-силурийское вымирание. Вымерло 60% морских беспозвоночных.

Девонское вымирание - Земля лишилась 50% всех существовавших родов и почти 20% всех семейств. Во время девонского вымирания исчезли почти все бесчелюстные.

Массовое пермское вымирание — крупнейшее вымирание в истории земной биосферы, разделяющее палеозой — пермский период и мезозой — триасовый период, около 250 млн лет назад. Вымерло примерно 96 % всех морских и 70 % наземных позвоночных видов. Также единственное массовое вымирание 83 % видов насекомых.

Триасовое вымирание - погибло около 20% всех морских животных, множество архозавров (получившие широкое распространение после Пермского вымирания), и большинство видов земноводных. Ученые подсчитали, что половина всех известных нам животных, живших в то время, погибло во время триасового вымирания.

Мел-палеогеновое вымирание - самое знаменитое вымирание. Погибло более 15% семейств морских животных и 18% семейств сухопутных животных.



Инфекционная изоляция насекомых

Вольбахии и их предки являются облигатными внутриклеточными симбионтами уже в течение 100 миллионов лет, и за это время они утратили многие гены, необходимые для синтеза нормальной клеточной стенки.

Обнаружены в клетках почти 70% беспозвоночных.

Потомство вольбахии передаются с яйцами, то есть по материнской линии.

Вольбахии микробы-манипуляторы.



http://baylab.ucoz.com/publ/prototyping_and_modelling/dinopark_chast_1/1-1-0-17

СТРАТЕГИЯ:

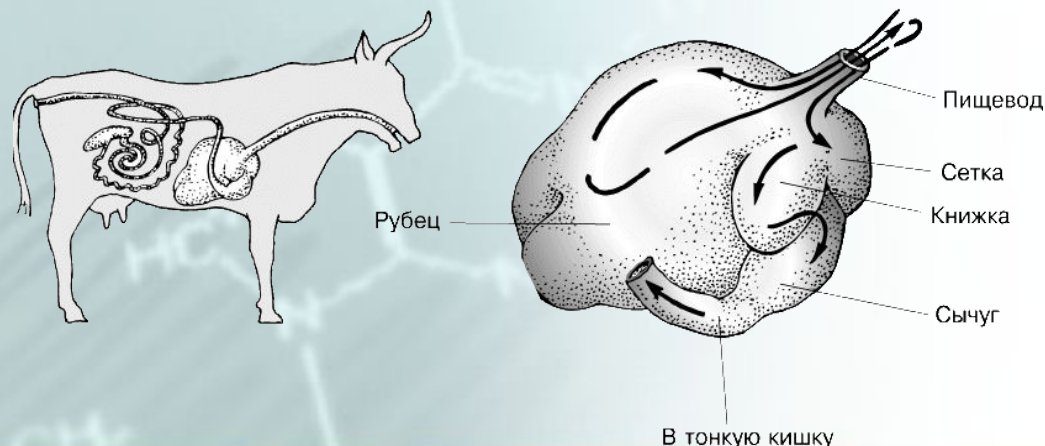
- 1) Проникнуть по возможности в каждое яйцо, откладываемое зараженной самкой.
- 2) Причинить как можно меньше вреда зараженной самке, а по возможности - даже повысить ее жизнеспособность;
- 3) Повысить плодовитость зараженных самок, а если возможно - еще и снизить плодовитость незараженных самок (чтобы доля зараженного потомства в популяции хозяев росла).
- 4) Самцы - ненужный балласт. Бактерии, попавшие в организм самца, обречены умереть вместе с ним - у них нет никаких шансов передать свое потомство следующему поколению хозяев. Вольбахия не может передаваться со сперматозоидами, которые для этого слишком малы. Значит, с точки зрения вольбахии, нужно либо сократить численность самцов в популяции (чтобы не конкурировали с самками за ресурсы), либо вообще от них избавиться, если возможно; либо, наконец, использовать их в своих целях - как орудие воздействия на самок.

Взаимоотношения позвоночных животных с бактериями

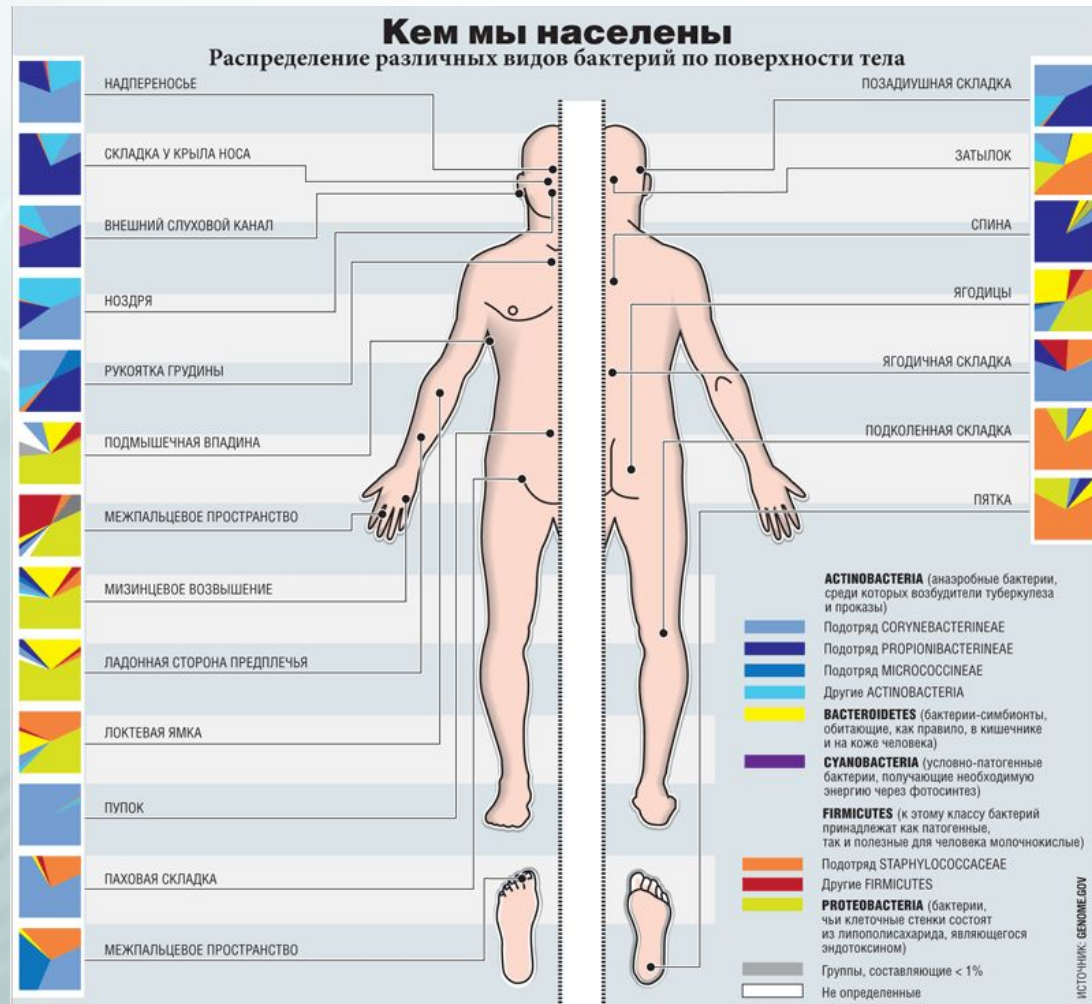
Не менее важны бактерии и для позвоночных. Пример – **гнотобионты** (от греческого gnotos - известный, определенный и bion, родительный падеж biontos - живущее) безмикробные животные, выращенные в условиях полной стерильности.

У быков, баранов, оленей и антилоп желудок состоит из четырех отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга. Быстро поедаемый корм попадает в рубец, где из него формируются небольшие порции жвачки, которые животное отрывает в ротовую полость и снова пережевывает. Затем эта пища попадает в книжку и после переваривания в сычуге поступает в тонкую кишку.

У взрослой коровы вместимость рубца около 100 л. В рубце желудочный сок не выделяется, а возможность переваривания обеспечивает сложный микробиоценоз.



Взаимоотношения позвоночных животных с бактериями

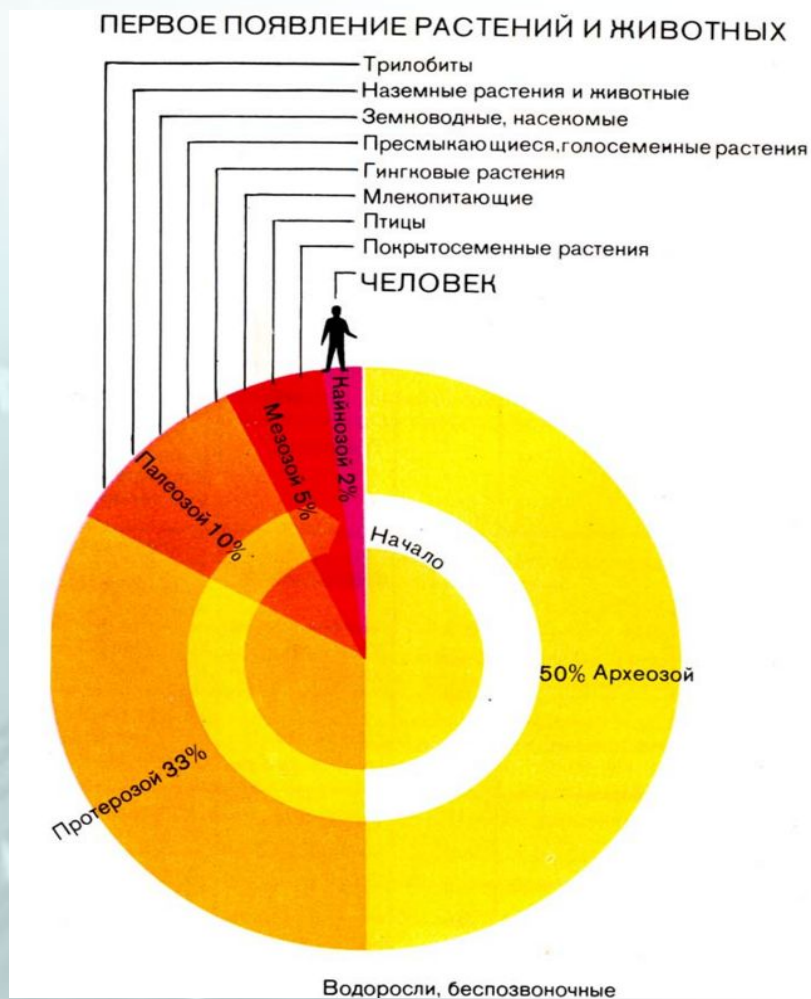


Симбиотические сверхорганизмы

Изучение микробной ДНК, выделенной из содержимого человеческого кишечника, позволило показать высокое видовое разнообразие кишечной флоры и ее важную роль в обмене веществ. По мнению исследователей, человек вместе с живущими в его кишечнике микробами также представляет собой единый «сверхорганизм». Обмен веществ этого сверхорганизма в значительной степени определяется ферментами, гены которых локализованы не в человеческих хромосомах, а в геномах симбиотических микробов.



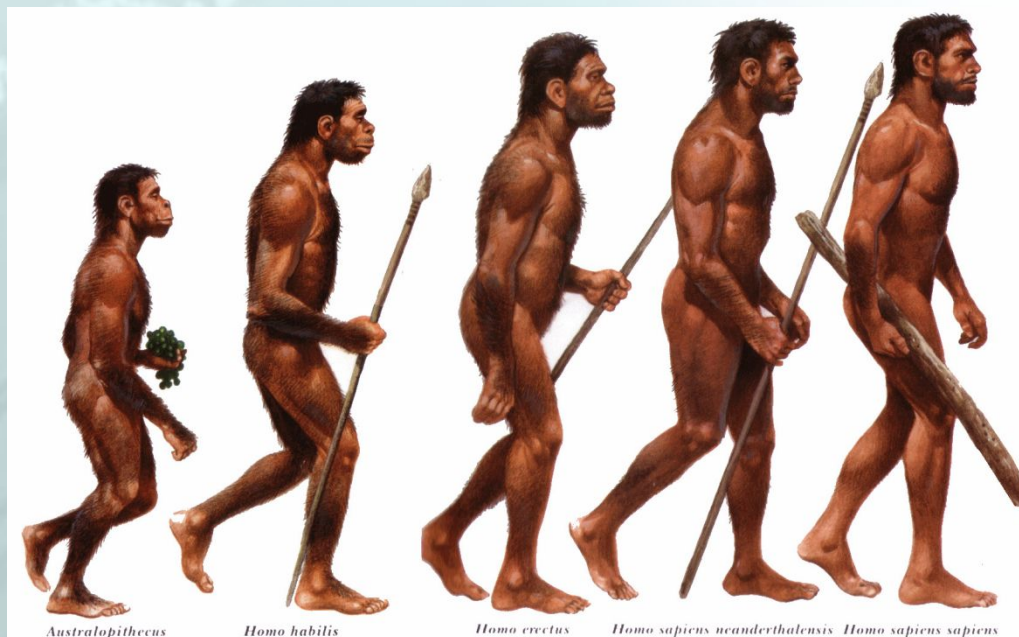
Геохронологическая шкала



Этапы антропогенеза

Антропогенез – процесс биологической эволюции предшественников современного человека и происхождения *Homo sapiens*.

Теория антропогенеза базируется на гипотезе Ч. Дарвина о происхождении человека от древней человекообразной обезьяны. Процесс перехода от обезьяны к человеку – **гоминизация** (от лат. homo – человек) был длительным и сложным.



Этапы антропогенеза

Стадия антропогенеза	Представители, ископаемые формы	Время существования, годы до н.э.	Объем мозга, см ³	Рост, см	Распространение по планете	Признаки, характерные для людей
Предгоминидная	Австралопитек – <i>Australopithecus sp.</i>	4,5–1,75 млн. лет	Ок. 500	100–150	Юг Африки	Прямохождение, использование различных предметов.
	Человек умелый – <i>Homo habilis</i>	2 млн. лет	750		Африка	Изготовление орудий труда (чопперы)
Архантропы (древнейшие люди)	Человек прямоходящий – <i>Homo erectus</i> (питекантроп, синантроп), Человек гейдельбергский – <i>Homo heidelbergensis</i>	Ранние формы – 2,6 млн. лет, расцвет – 600–400 тыс. лет	850–1100	150–160	Африка, западная и Центральная Европа, Восточная Азия, Индонезия	Речь (примитивная, состоящая из отдельных выкриков). Простые формы коллективной деятельности, поддержание огня
Палеоантропы (древние люди)	Человек неандерталец – <i>Homo neanderthalensis</i>	Ранние формы – 1,5 млн. лет, расцвет – 250–40 тыс. лет	До 1500	160–170	Европа, Азия, Африка	Речь (продвинутые формы типа лепета). Сложные формы коллективной деятельности (загонная охота), забота о ближних. Добывание огня.
Неоантропы (новые люди)	Человек разумный – <i>Homo sapiens</i> (кроманьонец)	Появление – 70 тыс. лет, расцвет – с 40–35 тыс. лет	Ок. 1400	180–182	Всесветное	Настоящая речь. Мышление, искусство. Развитие сельского хозяйства, ремесел, религии.

Теория Оуэна Лавджоя

Лавджой предположил, что моногамия могла развиваться на основе поведения, встречающегося у некоторых приматов. Речь идет о «взаимовыгодном сотрудничестве» полов на основе принципа «секс в обмен на пищу».

Если самцы гоминид взяли за правило носить пищу самкам, то со временем должны были развиваться адаптации, облегчающие такое поведение. Добытую пищу нужно было переносить на значительные расстояния. Лавджой считает, что двуногость развилась в связи с установившимся обычаем снабжать самок продовольствием.

По мере укрепления парных связей предпочтения самок должны были постепенно сместиться от самых агрессивных и доминантных самцов к самым заботливым. Отцовская забота о потомстве в корне меняет ситуацию. Теперь самке важнее, чтобы самец был надежным кормильцем. Внешние признаки агрессивности (например, крупные клыки) начинают не привлекать, а отталкивать самок.

Эволюция мозга человека

Мозг и огонь



- Резкое увеличение мозга -> рост энергозатрат. Чем компенсировать?
- Ранние зрелусы: рост доли мяса в рационе.
- Приготовление пищи на огне – один из способов повышения калорийности питания?
- Шимпанзе тратят на жевание в среднем 5 часов в сутки, а современные охотники-собиратели, готовящие пищу на огне, — только один час.
- Древнейшее *бесспорное* кострище обнаружено в Палестине и имеет возраст 790 тыс. лет.

Эволюция мозга человека

65 млн лет эволюция приматов шла без скачков. Мозг весил до 300 граммов.

Под воздействием среды у приматов радикально меняются зубы — теперь они для того, чтобы жевать пищу, а не рвать ее. Этот период продолжался 12–13 млн лет.

Апогей развития человеческого мозга пришелся примерно на период 250–200 тыс. лет тому назад, когда возникли неандертальцы и кроманьонцы. Эти две популяции почти не отличались по размерам мозга — 1560–1580 граммов (у современного человека около 1320 граммов).

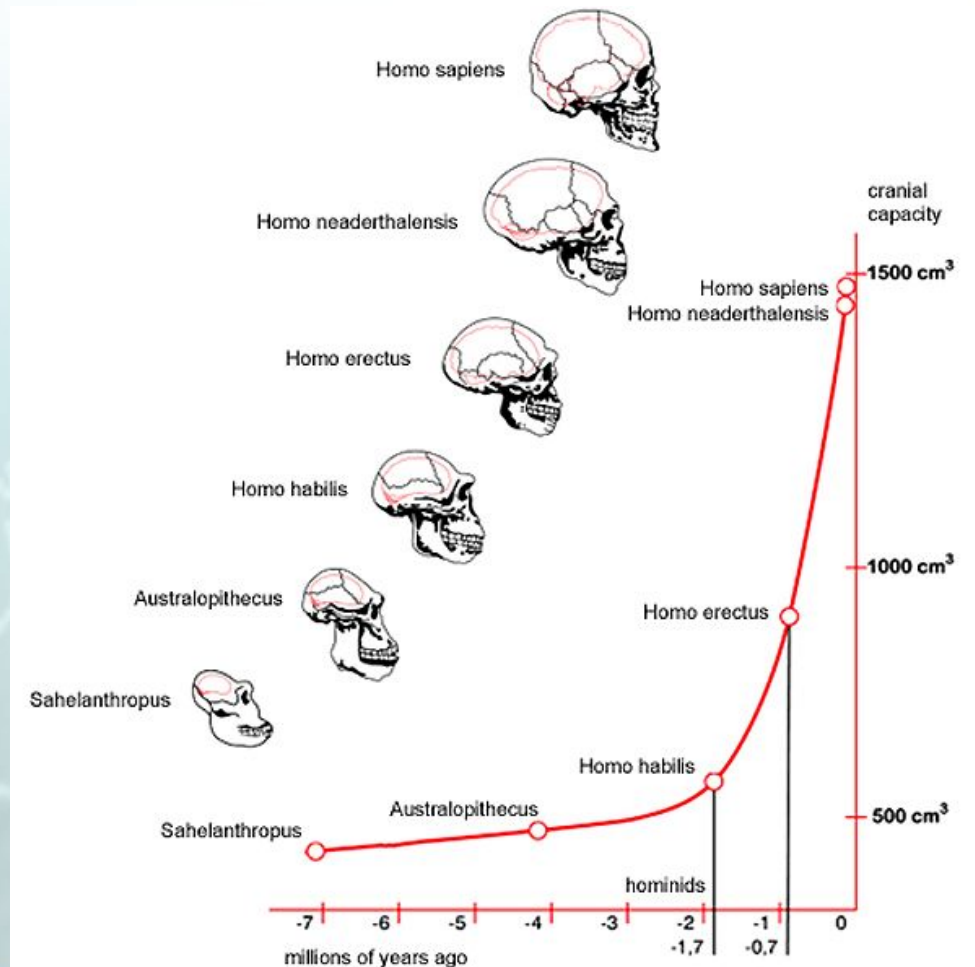
При изменении типа питания от растительной пищи к всеядности произошло уменьшение челюстей, жевательной мускулатуры и костей черепа, а при уменьшении объема кости на единицу объем мозга увеличивается на две единицы при сохранении общей массы головы вследствие разности их плотностей. Другими последствиями всеядности стали повышение калорийности пищи, усложнение поведения, появление орудий труда.

Эволюция мозга человека

В ходе антропогенеза происходило стремительное, по эволюционным меркам, увеличение мозга. Важным стимулом этого процесса было усложнение общественной жизни и необходимость понимать мотивы соплеменников.

Объем мозга представителей рода *Homo* устойчиво увеличивался в течение двух миллионов лет с более-менее постоянной скоростью порядка 0,8 - 0,9% за 1000 поколений.

Удивительно упорное, непрекращающееся двухмиллионлетнее разрастание крайне дорогостоящего, энергоемкого органа. Вес мозга составляет только 2 процента от веса нашего тела, но он потребляет 20 процентов расходуемой нами энергии.



Генетические аспекты антропогенеза

В ходе эволюции возникали новые функциональные гены. Наилучший пример — ген трехцветного зрения у приматов. Удвоение зеленого опсина, а затем мутации и отбор привели к возникновению красного опсина у приматов. Эволюционное преимущество цветного зрения могло быть в том, что давало возможность отличать красные, зрелые фрукты от зеленых, незрелых.

Происходила также и утрата генов. У мыши 1 200 генов рецепторов запаха, у человека же осталось лишь 350. Утрата человеком одного из этих генов (MUN16), возможно, косвенно способствовала увеличению его мозга. Экспрессия этого гена выражалась в мощной мускулатуре челюстей наших предков. Исчезновение его сделало возможным увеличение размеров черепа человека в качестве адаптации к увеличению мозга.

Эволюция социальных отношений

Современные антропологи считают, что главную роль в превращении обезьяны в человека сыграли социальные отношения. Это подтверждается исследованиями интеллекта современных обезьян.

Разум и интеллект развивались не для того, чтобы эффективнее срывать бананы с дерева, а для того, чтобы эффективно функционировать в коллективе. Размер мозга коррелирует с размером группы.

С возникновением *homo sapiens* примерно 100 – 120 тысяч лет назад произошло укрупнение коллективов и перестройка систем коммуникации: возник язык, развилась речь.



Доказательства эволюции

Чтобы получить сведения об эволюционной истории жизни, палеонтологи анализируют ископаемые останки организмов. Степень родства между современными видами можно установить сравнивая их строение, геномы, развитие эмбрионов (онтогенез).

Помимо этого эволюционные процессы наблюдаются как в естественных условиях, так и в лаборатории

(Описание результатов долгосрочного эксперимента на *E.coli*

http://elementy.ru/novosti_nauki/431543/V_dolgosrochnom_evolyutsionnom_eksperimente_vyyavlen_otbor_na_evolyutsionnyuyu_perspektivnosthttp://elementy.ru/novosti_nauki/431543/V_dolgosrochnom_evolyutsionnom_eksperimente_vyyavlen_otbor_na_evolyutsionnyuyu_perspektivnost
<http://elementy.ru/news/431179>).

Долговременный эксперимент по эволюции *E. coli*

В ходе эксперимента Ричарда Ленски, длящегося с 1988 года, удалось детально проследить эволюционные изменения, происходившие в популяции кишечной палочки в течение 60 000 поколений, показавшие способность естественного отбора поддерживать мутации, которые не дают максимального выигрыша «здесь и сейчас», но обеспечивают наилучшие возможности для дальнейшей эволюции.

Идеей Ленски было поместить клетки в среду, не самую благоприятную, но пригодную для роста, и проследить за их адаптацией к новым источникам углерода и энергии. Со временем клетки начали развивать новые свойства, а технологии секвенирования и заморозка аликвот для анализа (через каждые 500 делений) позволили восстановить генетическую историю популяций с точностью до нуклеотида.



Долговременный эксперимент по эволюции *E. coli*

Результаты:

В шести линиях из 12 в результате поломки генов белков, обеспечивающих удвоение ДНК или/и «исправление опечаток» в ней, резко возросла частота мутаций — любых, но в том числе и полезных. Кстати, доля полезных мутаций оказалась не такой ничтожной, как это обычно принято думать: в разных линиях и на разных этапах эксперимента они составляли от 10 до 20% от общего числа мутаций.

Возникла способность *E. Coli* после ~33.000 поколений медленного роста в бедной среде питаться не только глюкозой, но и лимонной кислотой, соли которой присутствовали в питательной среде в качестве химического стабилизатора. Включение в «рацион» цитрата позволило этой линии увеличить свою численность и в скором времени их популяция стала доминировать над другими кладами культуры.

После этого рост прекратился: соотношение «нормальной» и мутантной форм колебалось вокруг некоторого равновесного состояния — ни одна из них не вытесняла другую. Детальный анализ показал, что эти формы сумели стать полезными друг другу. В результате оказалось, что пары клад, устойчиво сосуществующие друг с другом на протяжении многих поколений, сформировались по крайней мере в 9 из 12 экспериментальных линий. То есть самоусложнение эволюционирующей монокультурной популяции и ее превращение в простейшую экосистему — не редкий выверт, а наиболее вероятный (если не неизбежный) эволюционный сценарий.

Долговременный эксперимент по эволюции *E. coli*



Ричард Ленски (справа) и его аспирант Захария Блаунт валяют дурака рядом с чашками Петри, использовавшимися в ходе работы по изучению Ara-3 и развитой ею способности питаться лимонной кислотой

Влияние паразитов на эволюцию ХОЗЯЕВ

Считается, что эволюция паразитов направлена на уменьшение летальности своих хозяев от заражения, настоящим паразитам выгодно долго эксплуатировать хозяев, а не убивать их. На начальном этапе коэволюции паразитов и хозяев происходит «гонка вооружений». Форма «паразитирования на убой» свойственна лишь некоторым (например, перепончатокрылым насекомым наездникам).



Влияние паразитов на эволюцию хозяев

Организмы-хозяева обычно в ходе эволюции также изменяются; у них появляются защитные механизмы против паразитов. Растения часто продуцируют токсины, которые могут одновременно наносить эффективное воздействие на паразитических грибов, бактерий и растительноядных животных. Иммунная система позвоночных способна нейтрализовать большинство паразитов.

С другой стороны, большинство паразитов, особенно микроорганизмов, также приобретают защитную адаптацию для противодействия защитным механизмам хозяев.

Эволюция микроорганизмов в плане адаптации к жизни в сложных системах многоклеточных организмов и паразитизма шла, вероятно, в следующем направлении: свободно живущие сапрофиты -> эпифитные и полостные комменсалы и симбионты -> внеклеточные (включая тканевых) паразиты -> внутриклеточные паразиты -> внутригеномные паразиты.

При описанном типе взаимодействия оба вида (хозяин и паразит) обычно совместно эволюционируют к более-менее стабильному состоянию, когда их влияние на численность друг друга становится минимально возможным.

Экспериментальное изучение коэволюции паразитов и хозяев

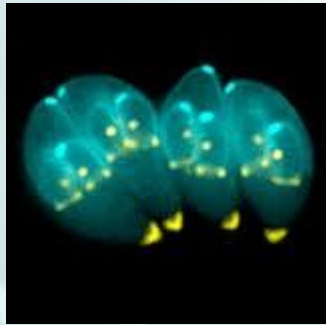
Показательный эксперимент был проведен при выделении яиц дафний (*Daphnia magna*) и спор их паразитов — бактерий *Pasteria ramosa* из слоев донных отложений, сформировавшихся за 30 лет в небольшом пруду.

Были взяты 8 слоев, по 2 см толщиной, с расчётом того, что каждый такой слой формировался из органических осадков за 2-4 года, срок, в течение которого сменялось 10-20 поколений дафний. Три группы из каждого слоя инфицировали бактериями из того же, выше лежащего и ниже лежащего слоя.

Результат наблюдений полностью соответствовал теории об «эволюционной гонке вооружений»: только 35 % дафний оказались устойчивы к заражению паразитами-«современниками», 43 % — к заражению паразитами из вышележащего позднего слоя и 45 % были устойчивы к паразитам из нижележащего раннего слоя.



Влияние паразита на поведение хозяина



Toxoplasma gondii



Влияние паразита на поведение хозяина

Toxoplasma gondii — это паразитическое простейшее, жизненный цикл которого проходит через двух хозяев: промежуточного (любое теплокровное позвоночное, например мышь) и конечного (любой представитель семейства кошачьих, например домашняя кошка). Находясь в промежуточном хозяине, паразит способен к бесполому размножению. Чтобы кошка с большей вероятностью съела зараженную мышку, *Toxoplasma gondii* изменяет поведение мышей — они становятся более активными и смелыми, не боящимися ни кошек, ни их запаха, а также в них пробуждается интерес исследования новых территорий. В результате кошки съедают зараженных смельчаков, и паразит достигает своей цели — попадая в конечного хозяина, он приступает к половому размножению.

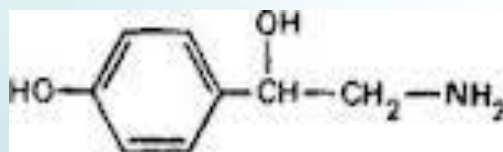
зараженность токсоплазмозом в человеческой популяции в среднем около 35%. Если токсоплазма в небольшом количестве попадает в здорового человека, она покрывается оболочкой (превращается в цисту) и более для человека не опасна. Помимо чисто физического вреда, наносимого токсоплазмой при инцистировании в тканях организма, существует и другой вред, определяемый взаимодействием паразита с иммунной системой организма-хозяина. Например, при инцистировании в головном мозге, токсоплазма вызывает локальный иммунный ответ хозяйского организма, в результате которого увеличивается уровень дофамина — нейромодулятора, влияющего на активность некоторых отделов лимбической системы — отдела головного мозга, отвечающего за эмоциональный настрой. У человека искусственно вызванный избыток дофамина (при принятии стимулирующих веществ, таких как производные амфетамина) приводит к психозам, проявления которых практически не отличаются от симптомов шизофрении, или же обостряет латентную или уже начавшуюся шизофрению.

Влияние паразита на поведение хозяина



Ampulex compressa

Октопамин



Periplaneta americana



Влияние паразита на поведение хозяина

Для изумрудной осы *Ampulex compressa* зомбирование тараканов – испытанное средство, позволяющее обеспечить едой ее собственные прожорливые личинки: приведя жертву в гнездо, она откладывает ей в брюшко яйцо. Вылупляющаяся впоследствии личинка пожирает таракана.

Оса жалит дважды, причем второй раз точно направляет свое жало в мозг таракана. Яд осы блокирует нейромедиатор октопамин, который вовлечен в подготовку такого сложного процесса, как хождение. Она превращает их в самых настоящих зомби, которые готовы идти за своим создателем куда угодно, даже в его логово.

Рекомендуемые источники:

- Факты об абиогенезе <https://postnauka.ru/faq/12511> Факты об абиогенезе <https://postnauka.ru/faq/12511> видео <https://postnauka.ru/video/10757> Факты об абиогенезе <https://postnauka.ru/faq/12511> видео <https://postnauka.ru/video/10757> <https://postnauka.ru/video/5602>
- Видеолекция о механизмах естественного отбора ДНК <https://postnauka.ru/longreads/47451>
- Видеолекция о вероятности неуглеродных форм жизни: <https://postnauka.ru/faq/43328>
- Отрывок из книги о происхождении жизни <https://postnauka.ru/longreads/38345>
- Видеолекции о первых РНК-организмах <https://postnauka.ru/talks/36256> Видеолекции о первых РНК-организмах <https://postnauka.ru/talks/36256> <https://postnauka.ru/video/11620>
- Видеолекция об эволюции бактериальных геномов <https://postnauka.ru/lectures/32926>
- Видеолекция о древнейших следах жизни <https://postnauka.ru/video/23902>
- Видеолекция о многоклеточных и биоценозах <https://postnauka.ru/video/38508>
- О микроорганизмах докембрия <https://postnauka.ru/faq/17357> О микроорганизмах докембрия <https://postnauka.ru/faq/17357> <https://postnauka.ru/video/16825>
- Видеолекции о палеонтологических доказательствах эволюции <https://postnauka.ru/video/48341> Видеолекции о палеонтологических доказательствах эволюции <https://postnauka.ru/video/48341> <https://postnauka.ru/lectures/28240>
- Видеолекция «Обезьяночеловек» <https://postnauka.ru/longreads/52269>
- Видеолекция о социальной эволюции <https://postnauka.ru/longreads/48108>
- Видеолекции о мозге человека <https://postnauka.ru/faq/44422> Видеолекции о мозге человека <https://postnauka.ru/faq/44422> <https://postnauka.ru/video/36264> Видеолекции о мозге человека <https://postnauka.ru/faq/44422> <https://postnauka.ru/video/36264> <https://postnauka.ru/longreads/25924> Видеолекции о мозге человека <https://postnauka.ru/faq/44422> <https://postnauka.ru/video/36264> <https://postnauka.ru/longreads/25924>