



ЭВОЛЮЦИЯ

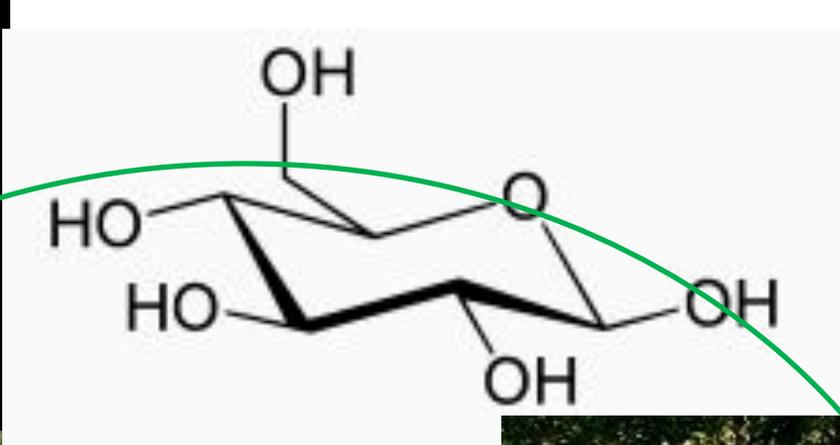
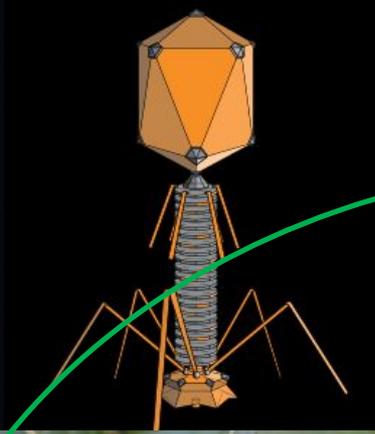
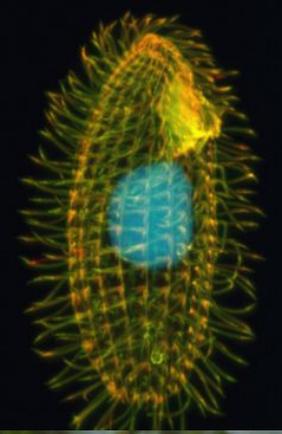
Бизяев Никита Сергеевич, студент 3 курса каф.
биохимии Биологического факультета МГУ им. М.В.
Ломоносова



Что такое эволюция?

Проблемы биологии:

- Возникновение сложных систем, биоразнообразия, прогресса
- Огромное разнообразие объектов
- Причина адаптированности
- Причина сходства (трансляция очень консервативна)
- Недостаточная связь с другими науками



**Nothing in
Biology Makes
Sense Except in
the Light of
Evolution**



- P. Dobzhansky

- Эволюция (лат. *evolutio* - «развёртывание»): открытие скрытых свойств



- 
- **Эволюция** – изменение системы во времени
 - **Биологическая эволюция**
естественный процесс развития живой природы, сопровождающийся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций, видообразованием и вымиранием видов, преобразованием экосистем и биосферы в целом. (wikipedia)



● **Биологическая эволюция:**

- Descent with modification – общность происхождения, сопровождаемая модификацией (Дарвин)
- Наследуемые изменения свойств групп организмов (популяции) в ряду поколений
- Изменение частот аллелей в популяции

Проблемы эволюции:

- Невозможность всеохватывающих экспериментов
- Косвенность исторических реконструкций
- Большая роль случайности в эволюции
- Неуниверсальность биологических законов
- Отношение к религии, общественные убеждения
- Отсутствие связи с другими науками
 - Концепция глобального эволюционизма: все системы (биологические, химические, физические, языковые, философские, общественные) эволюционируют

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК)

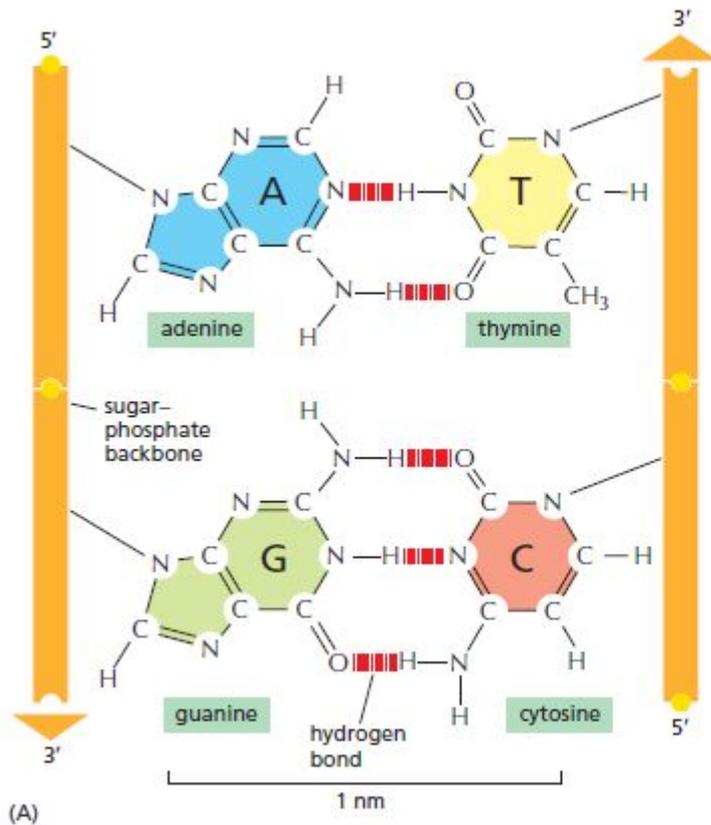
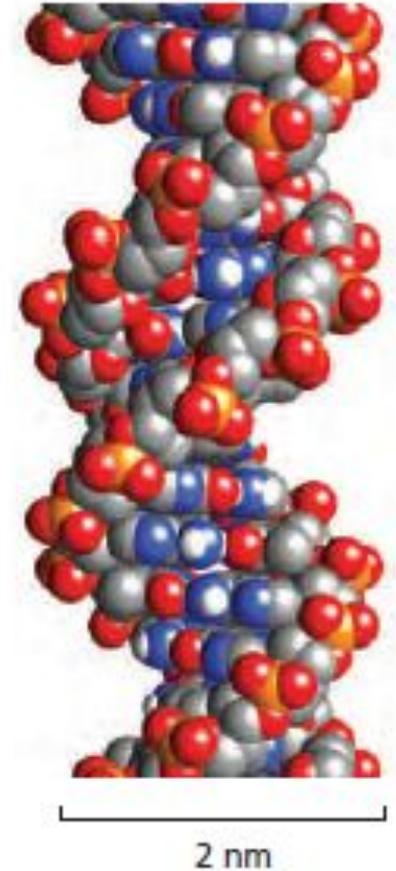
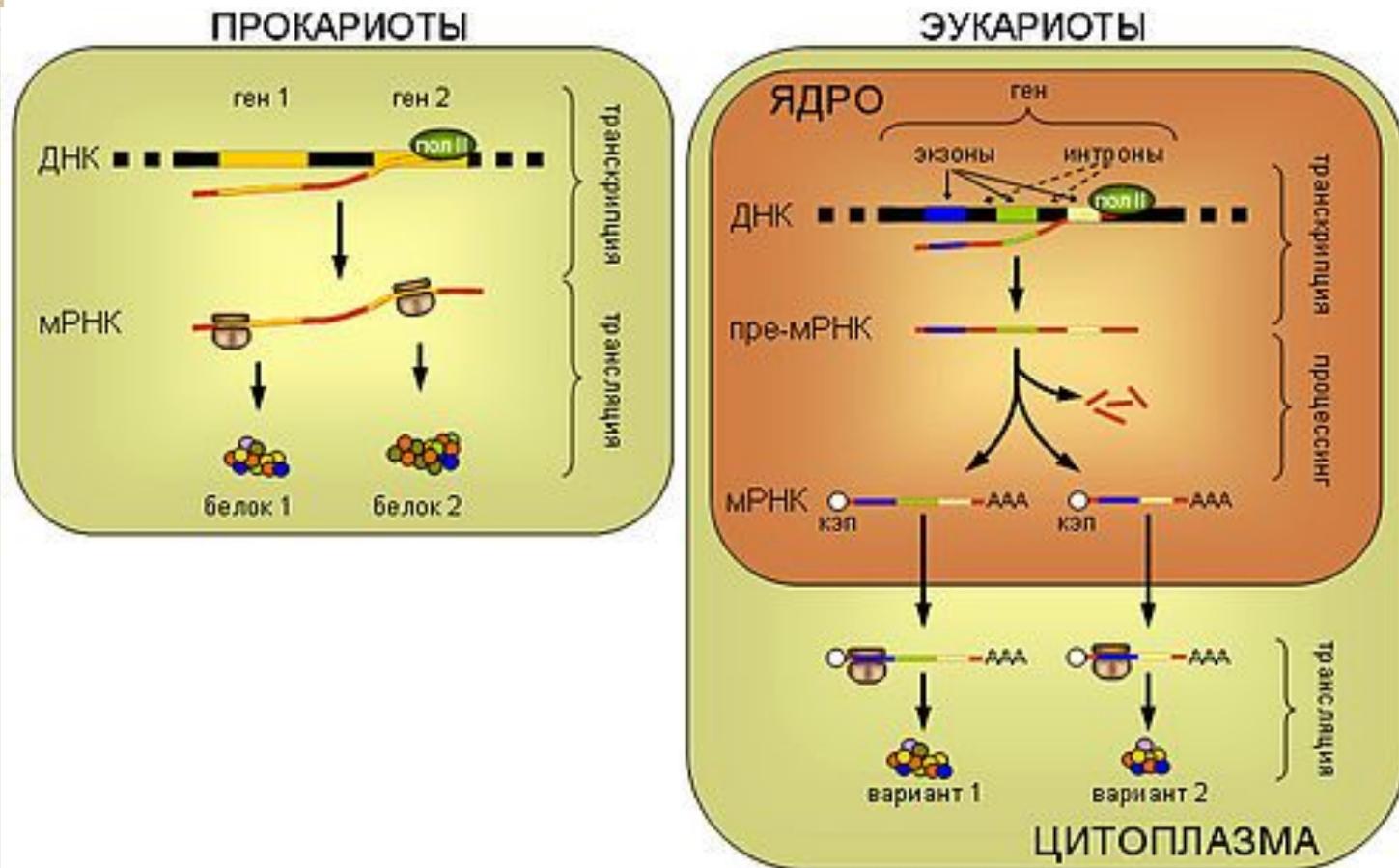


Figure 4-4 Complementary base pairs in the DNA double helix. The shapes and chemical structures of the bases allow hydrogen bonds to form efficiently only between A and T and between G and C, because atoms that are able to form hydrogen bonds (see Panel 2-3, pp. 94-95) can then be brought close together without distorting the double helix. As indicated, two hydrogen bonds form between A and T, while three form between G and C. The bases can pair in this way only if the two polynucleotide chains that contain them are antiparallel to each other.



(Alberts et al., 2015)

Центральная догма молекулярной биологии



(wikipedia)



(из презентации Шилова Е.С.)

- **Мутация** – стабильное, дискретное изменение наследственного материала
- Мутации не всегда приводят к изменению фенотипа, белка или активной части РНК
- Мутации – **«мотор ЭВОЛЮЦИИ»** с одной стороны и **разрушитель механизмов** с другой



Райтовский режим эволюции (почти нейтральная эволюция)

(Почти) нейтральная теория молекулярной эволюции



Мото Кимура

- Основной вклад в генное разнообразие вносят почти нейтральные мутации
- Удаление вредных мутаций преобладает над фиксацией полезных (стабилизирующий отбор над движущим)
- Скорость замены нуклеотидов постоянна в семействах генов
- Почти нейтральные мутации создают пул вариаций, который может в дальнейшем использоваться эволюцией
- 1 мутация на 100 Кб за 1 000 000 лет (Alberts et al., 2015)

Замены в разных генах

TABLE 10.3 Rates of synonymous and replacement (nonsynonymous) substitutions in some protein-coding genes, calculated from the divergence between humans and several rodent species

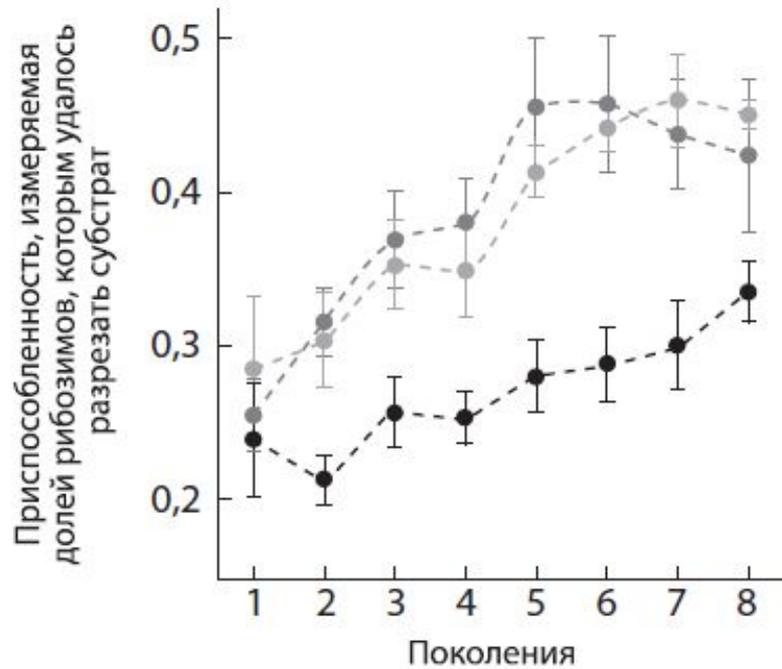
Gene	Number of base pairs compared	Replacement rate ^a	Synonymous rate ^a
Histone 3	135	0.00 ± 0.00	4.52 ± 0.87
Histone 4	102	0.00 ± 0.00	3.94 ± 0.81
Ribosomal protein S17	134	0.06 ± 0.04	2.69 ± 0.53
Actin α	376	0.01 ± 0.04	2.92 ± 0.34
Insulin	51	0.20 ± 0.10	3.03 ± 1.02
Insulin C peptide	31	1.07 ± 0.37	4.78 ± 2.14
α -globin	141	0.56 ± 0.11	4.38 ± 0.77
β -globin	146	0.78 ± 0.14	2.58 ± 0.49
Immunoglobulin κ	106	2.03 ± 0.30	5.56 ± 1.18
Interferon γ	136	3.06 ± 0.37	5.50 ± 1.45
Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase	332	0.20 ± 0.04	2.30 ± 0.30
Lactate dehydrogenase A	331	0.19 ± 0.04	4.06 ± 0.49

Source: From Li 1997.

^aThe rate is the number of substitutions per base pair per 10^9 years. A divergence time of 80 million (8×10^7) years between humans and rodents is assumed. Note that replacement rates vary far more than synonymous rates.

(Futuyama, 2005)

Пул нейтральных мутаций



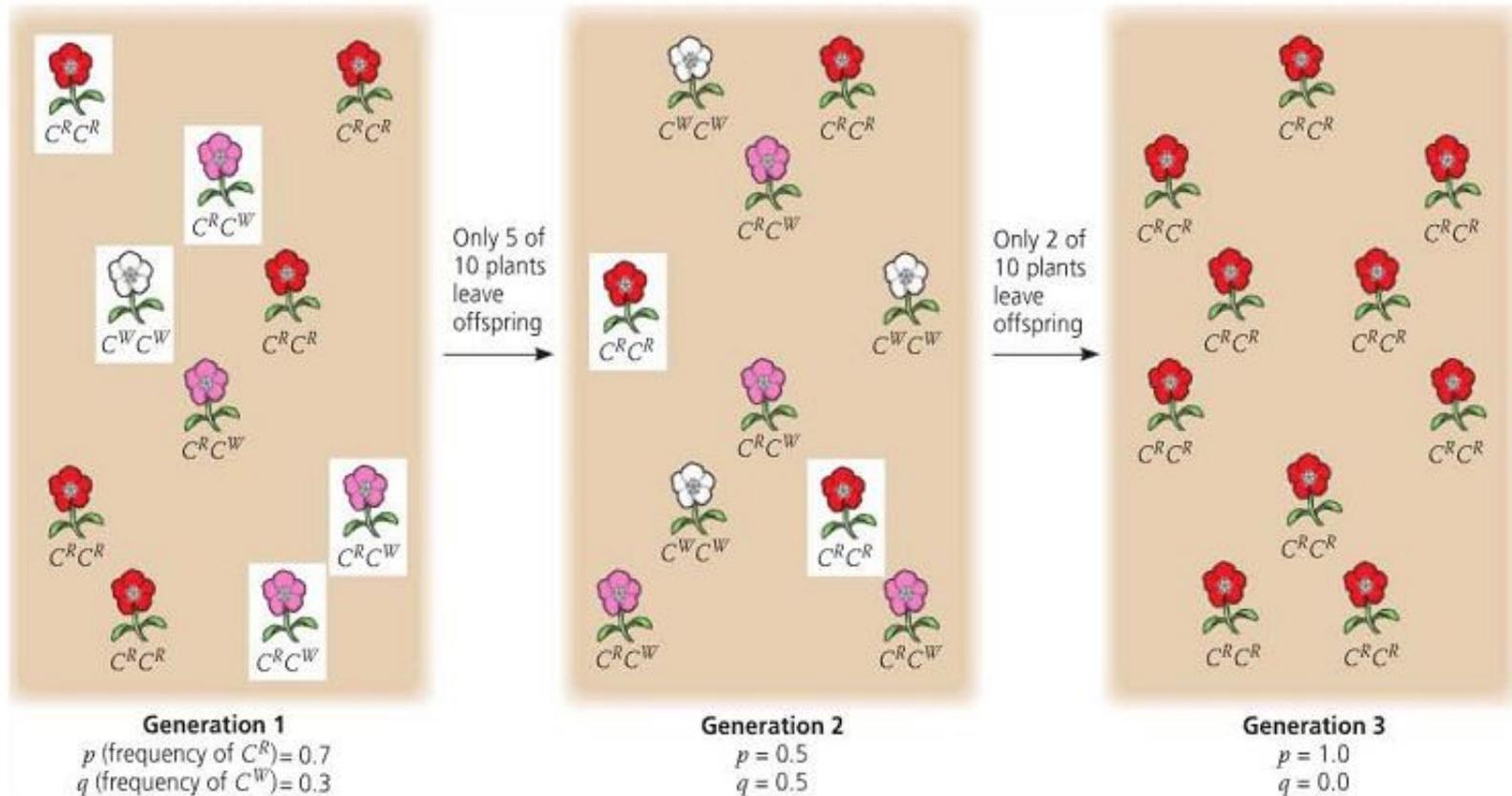
Приспособление популяций А (серые кружки), В (светло-серые) и WT (черные) к новому субстрату. По горизонтальной оси — поколения, по вертикальной — приспособленность, измеряемая долей рибозимов, которым удалось разрезать субстрат. По рисунку из Hayden et al., 2011.

популяции рибозимов отбирались по эффективности разрезания нетипичного субстрата.

в популяциях А, В (серые и светло-серые кружки) предварительно создано разнообразие нейтральных мутаций

(Марков, 2015)

Дрейф генов – случайные изменения частот аллелей в популяции

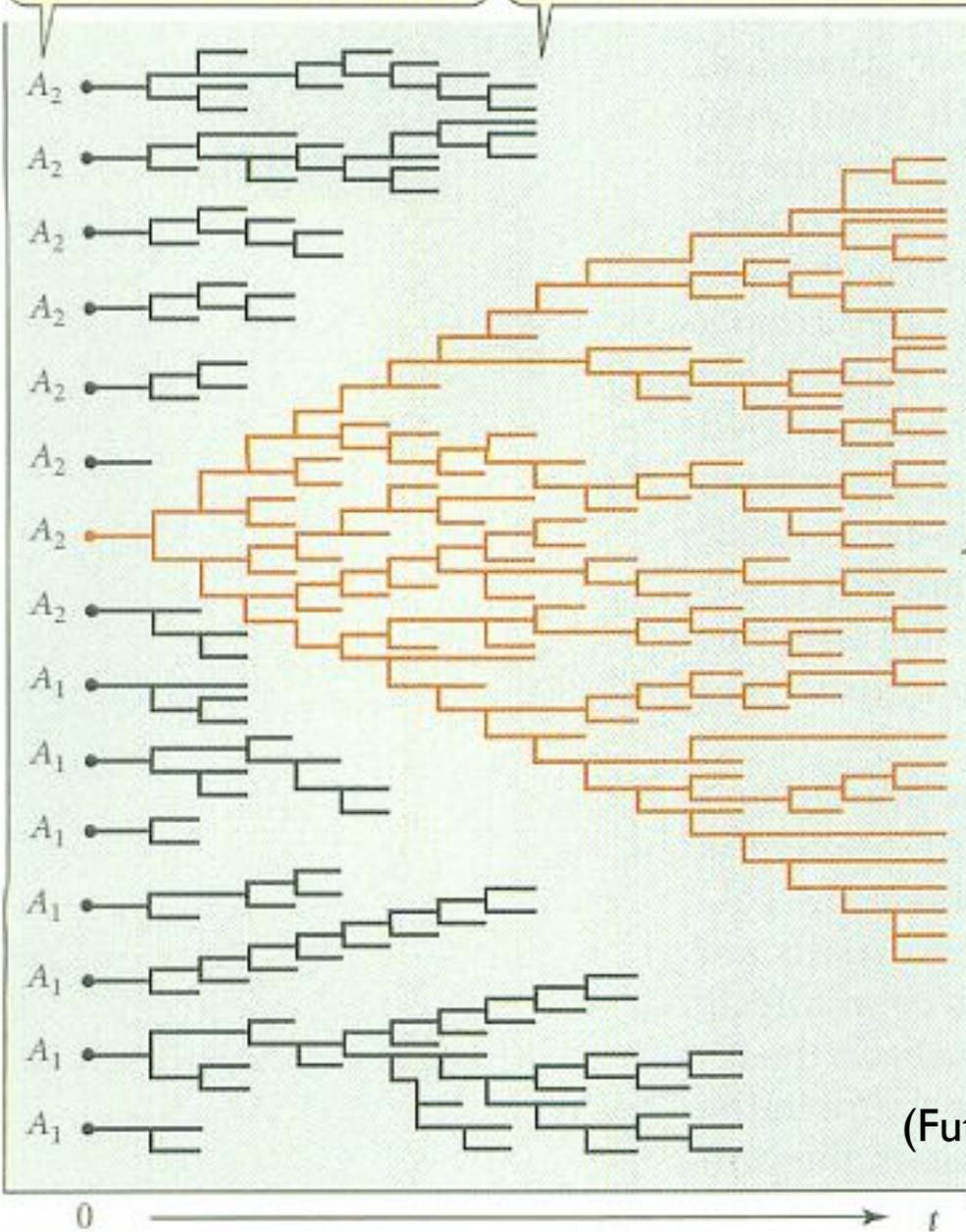


▲ **Figure 23.8 Genetic drift.** This small wildflower population has a stable size of ten plants. Suppose that by chance only five plants (those in white boxes) of generation 1 produce fertile offspring. This could occur, for example, if only those plants happened to grow in a location that provided enough nutrients to support the production of offspring. Again by chance, only two plants of generation 2 leave fertile offspring. As a result, by chance alone, the frequency of the C^W allele first increases in generation 2, then falls to zero in generation 3.

(Campbell, 2009)

Initially (time 0) the population has 15 copies of gene A.

Most of the copies become extinct over several generations.

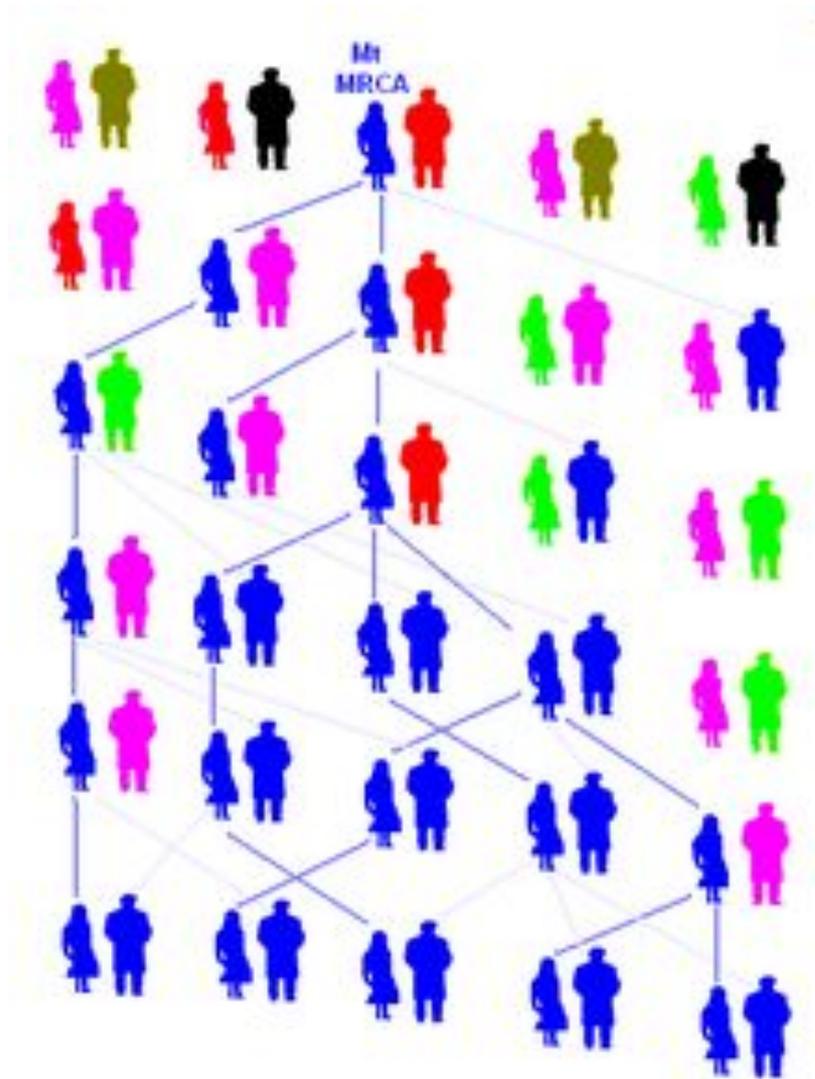


**Теория
коалесценции – все
вариации гена
развились из одной
«предковой» вариации**

**Вероятность
фиксации аллеля равна
его частоте в
исходной популяции**

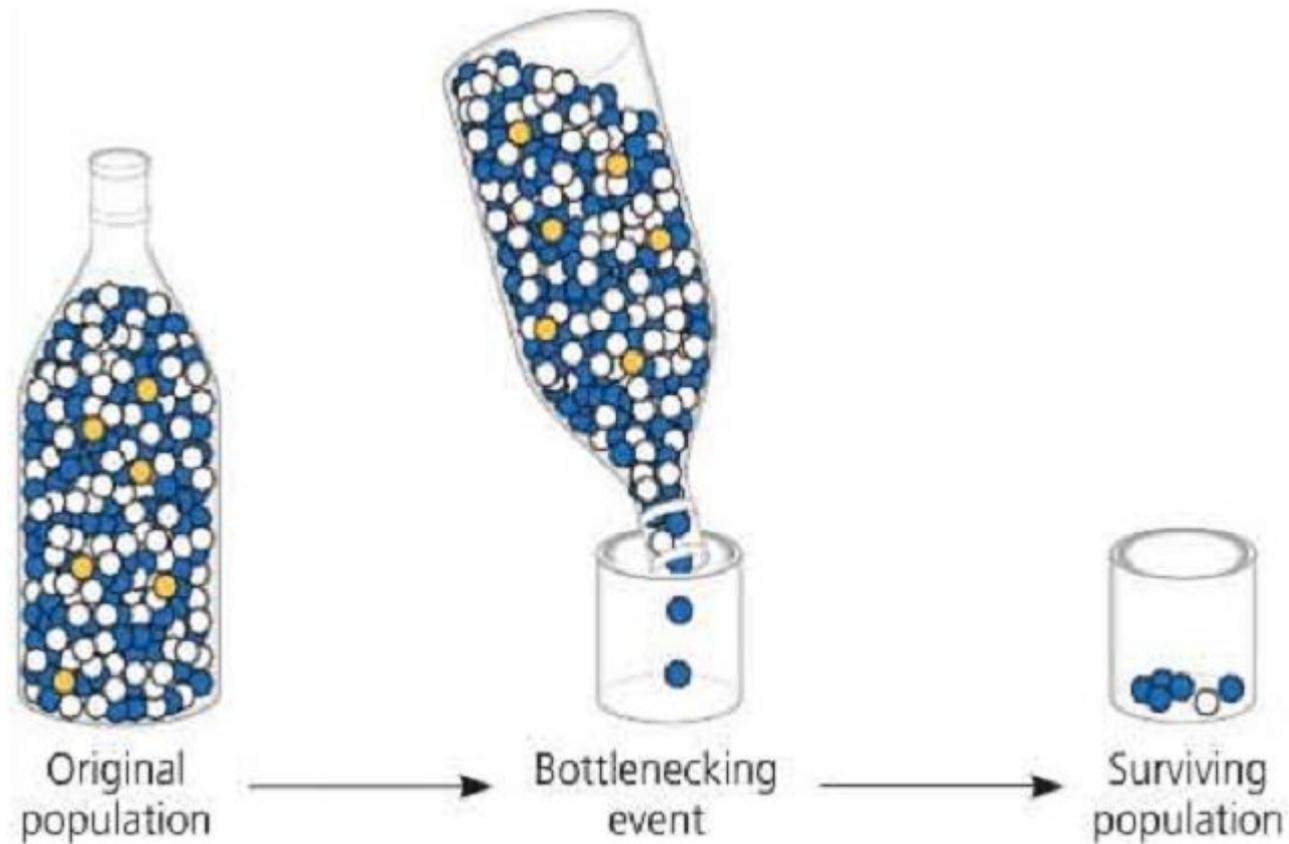
(Futuyama, 2005)

Митохондриальная Ева



(wikipedia)

Эффект бутылочного горлышка



N_1

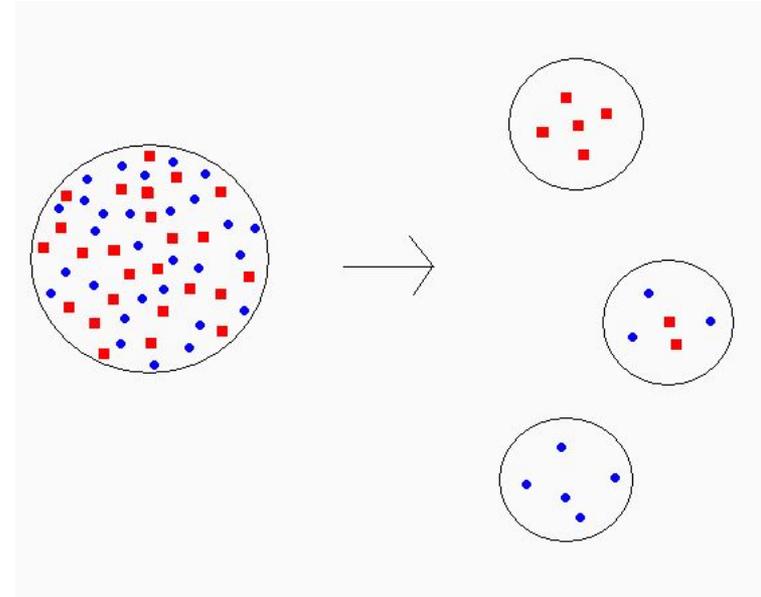
\gg

N_2

(Campbell, 2009)

Эффект основателя

- **Эффект основателя**
— явление снижения и смещения генетического разнообразия при заселении малым количеством представителей рассматриваемого вида новой географической территории.
-



(wikipedia)



Дарвиновский режим эволюции (естественный отбор)

- **Естественный отбор** – преимущественное выживание и размножение более приспособленных особей.

– статистическое различие в размножении между организмами (генами, популяциями) (Futuyma, 2005)

- «Классический» ЕО действует на уровне индивидумов, но эволюционные изменения проявляются на уровне популяции.
- Эффективность ЕО прямо пропорциональна эффективному размеру популяции

- 
- **Адаптация** – изменение характеристики организма, повышающая успех в размножении и выживании
 - **Приспособленность** = репродуктивный успех:
«выживание – предпосылка к размножению» (Futuyma, 2005)

selection OF vs. selection FOR

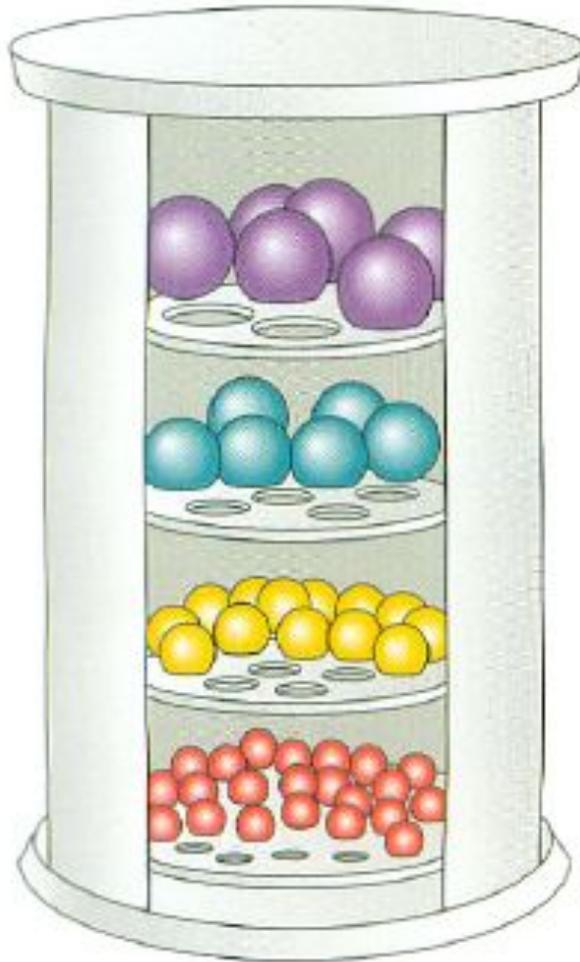
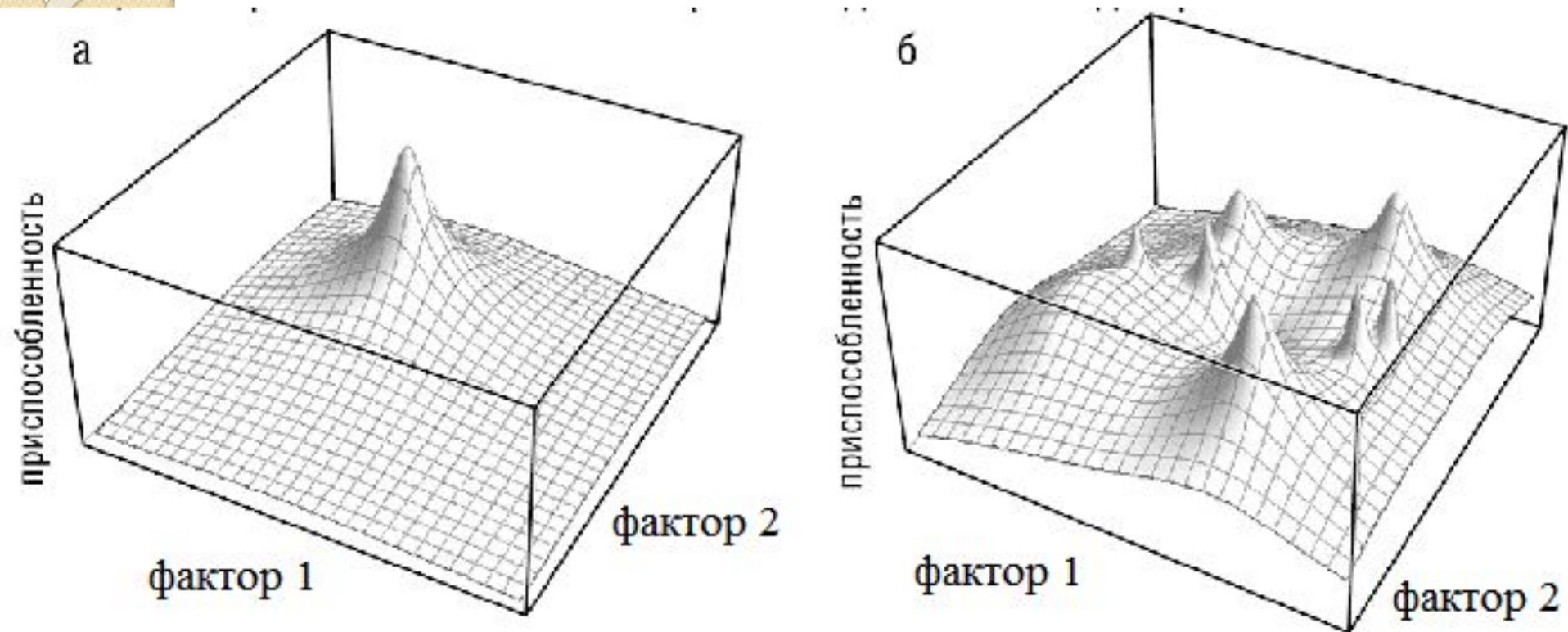


Figure 11.5 A child's toy that selects small balls, which drop through smaller and smaller holes from top to bottom. In this case there is selection *of* red balls, which happen to be the smallest, but selection is *for* small size. (After Sober 1984.)

(Futuyama, 2005)

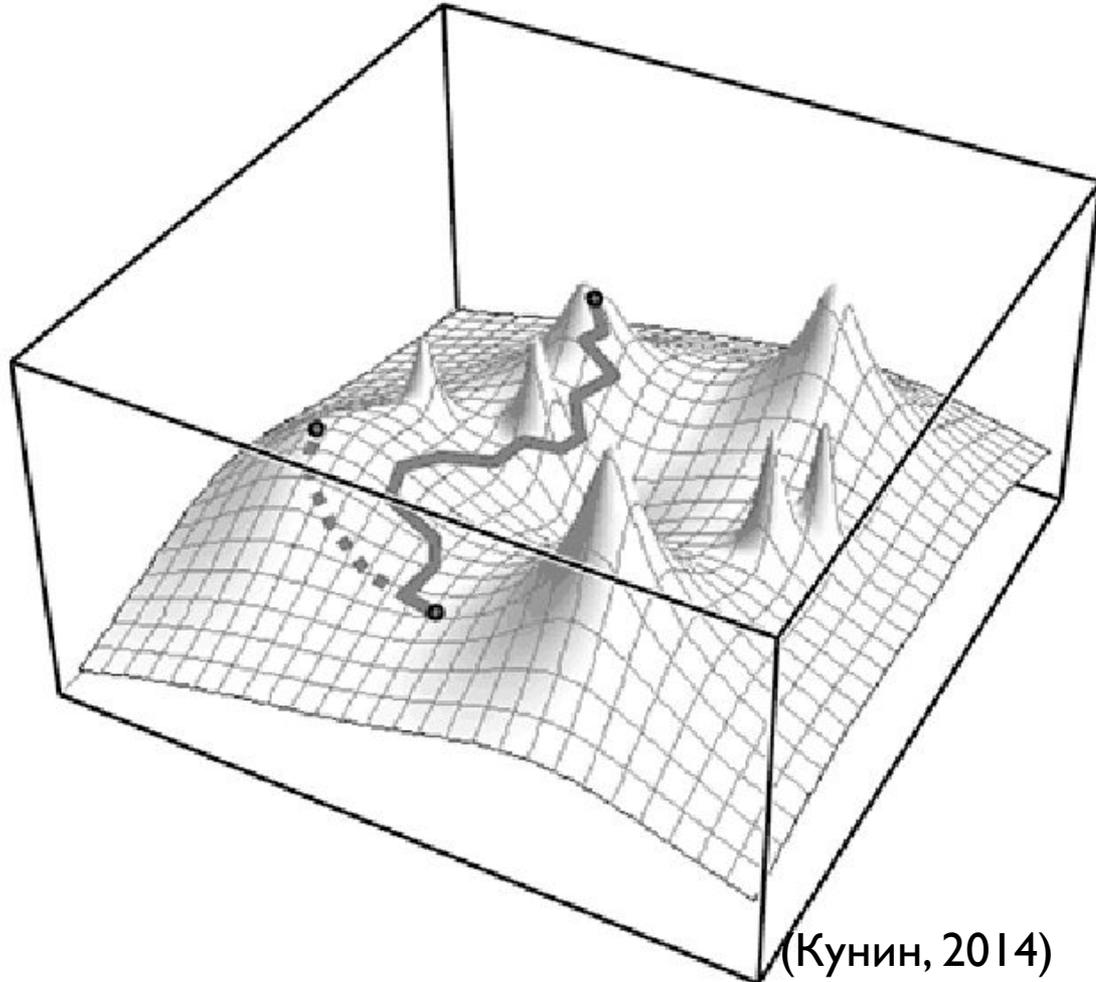
Концепция адаптивных ландшафтов



(Кунин, 2014, с доп.)

- **Вертикальная ось:** приспособленность
- **Горизонтальные оси:** факторы
- $t = \text{const}$

приспособленность



(Кунин, 2014)

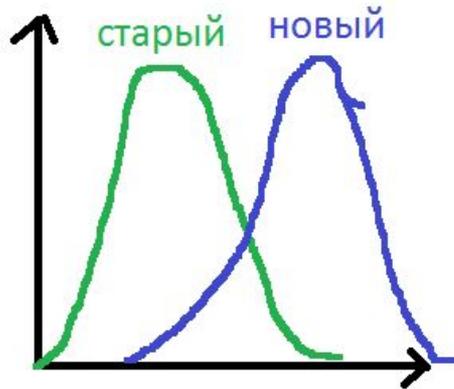
- *пунктирная линия* – высокое значение N_e
- *сплошная линия* – низкое значение N_e

- **ЕО может двигать популяцию только к увеличению приспособленности**
- **Перескок между пиками: дрейф, тяга, макромутации**

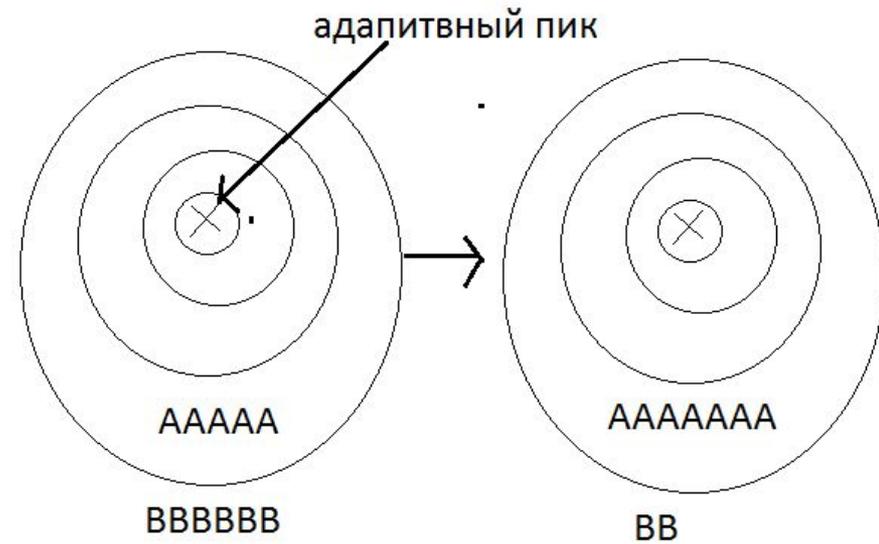
Движущий отбор

- Форма ЕО, сдвигающая средние и крайние значения признаков у популяции в одну из сторон.

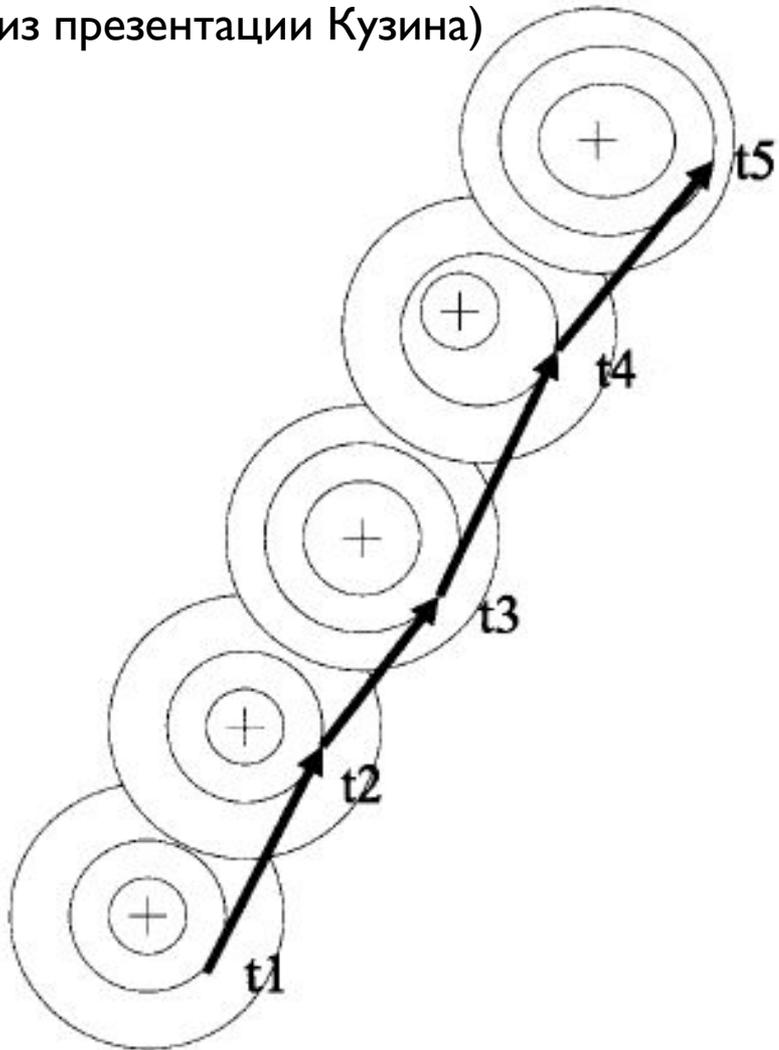
частота особей



значение признака



(из презентации Кузина)



Morphological Trait 1

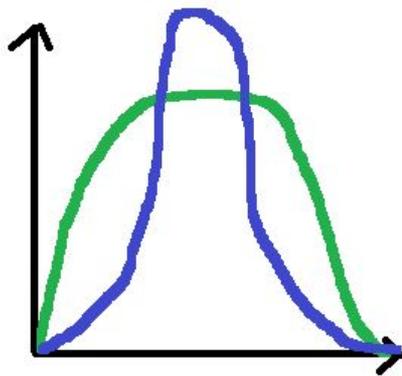
Morphological Trait 2

- Популяция всегда стремится к адаптивному пику, но никогда не достигнет его.
- **«Гонка вооружений»** между 2 видами – гипотеза Красной королевы

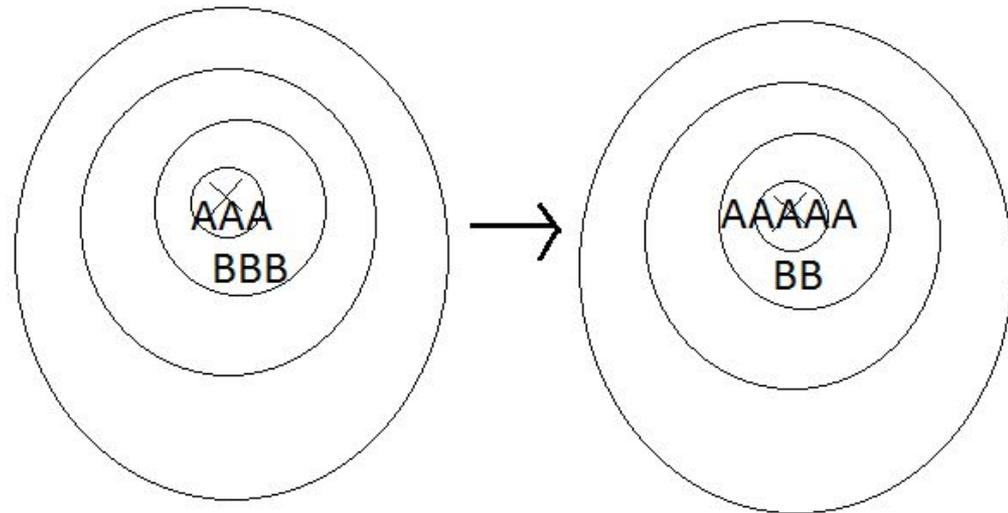
Стабилизирующий отбор

- форма ЕО, при которой его действие направлено против особей, имеющих крайние отклонения от средней нормы, в пользу особей со средней выраженностью признака.

частота особей



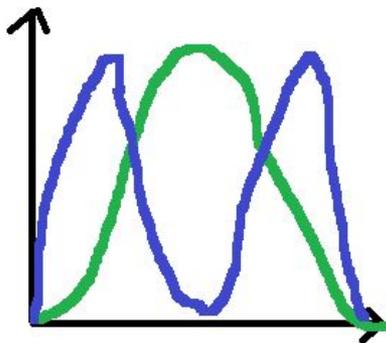
значение признака



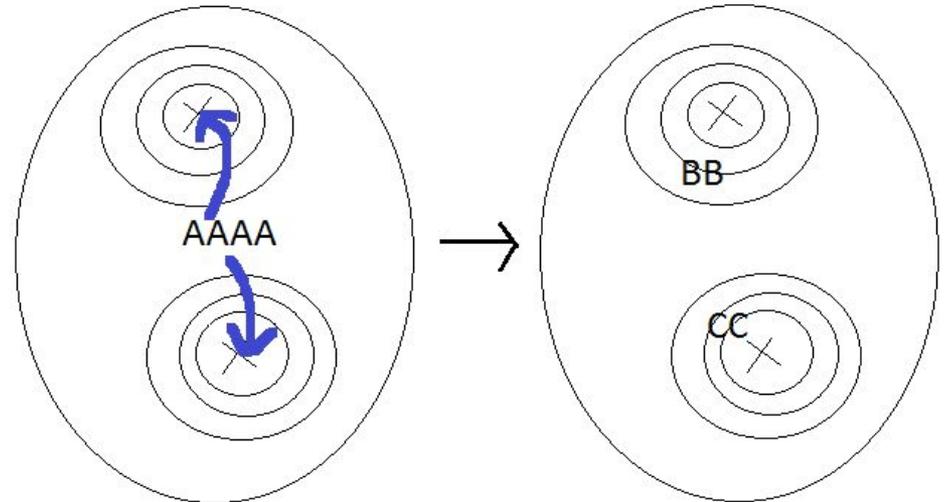
Дизруптивный (разрывающий) отбор

- форма ЕО , при которой условия благоприятствуют двум или нескольким крайним вариантам (направлениям) изменчивости, но не благоприятствуют промежуточному, среднему состоянию признака. В результате может появиться несколько новых форм из одной исходной

частота особей



значение признака



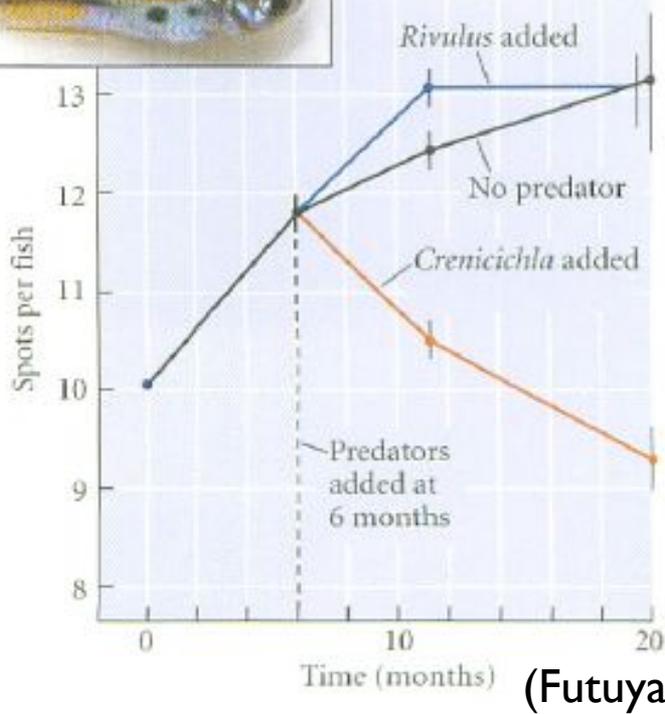
Половой отбор

- ЕО на успех в размножении.
- Важным компонентом является привлекательность для особей противоположного пола.



▲ **Figure 23.15 Sexual dimorphism and sexual selection.** Peacocks (above left) and peahens (above right) show extreme sexual dimorphism. There is intrasexual selection between competing males, followed by intersexual selection when the females choose among the showiest males.

(Campbell, 2009)



(Futuyama, 2005)

Figure 11.10 Evolution of male color pattern in experimental populations of guppies. Six months after the populations were established, some were exposed to a major predator of adult guppies (*Crenicichla*), some to a less effective predator that feeds mainly on juvenile guppies (*Rivulus*), and some were left free of predators (controls). Numbers of spots were counted after 4 and 10 generations. The vertical bars measure the variation among males. (After Endler 1980; photo courtesy of Anne Houde.)

- В отсутствие хищников число пятен у гуппи росло (половой отбор)
- при появлении «сильного» хищника - падало (движущий отбор)
- при появлении «слабого» хищника вышло на плато (стабилизирующий отбор)

Кин-отбор

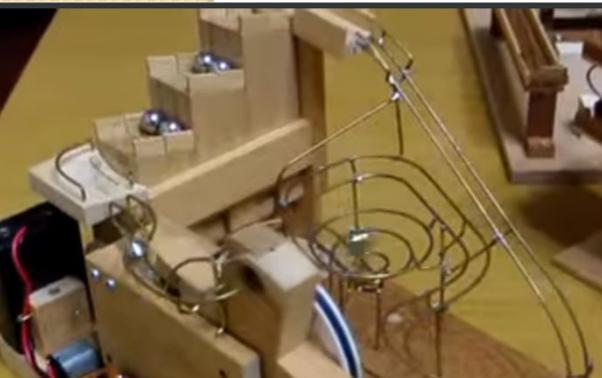
Жертвуя благополучием себя, помогаем организмам, имеющим с нами высокое родство (часть своих же генов)





Эволюция как ремесленник

- «...Однако, если очень хочется поиграть в сравнения, то можно сказать, что естественный отбор работает не как изобретатель или инженер. Он работает как дилетант – мастер на все руки, который не знает точно, что он собирается создать, и при этом использует всё, что подвернётся под руку...; короче, он действует как тот мастерской, который использует все, что есть в его распоряжении, чтобы сделать хоть что-то, лишь бы работало» - **Jacob, 1977 (цит. по Кунину, 2014)**



Снимается «проблема нередуцируемой сложности»

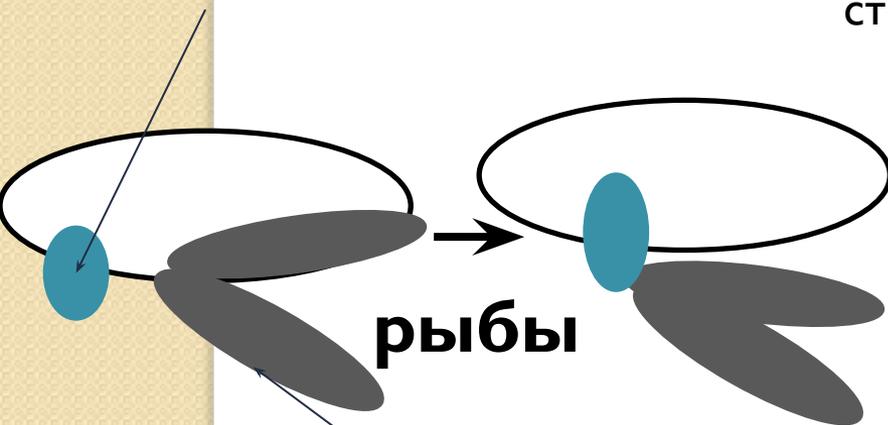
- Вытекает непредсказуемость эволюции и её близорукость

Эволюция среднего уха



Череп бобра

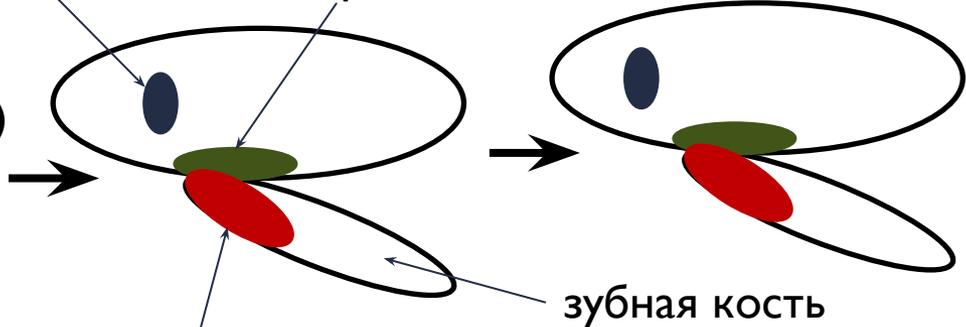
гиомандибуляре



хрящевые челюсти

стремечко

квадратная кость



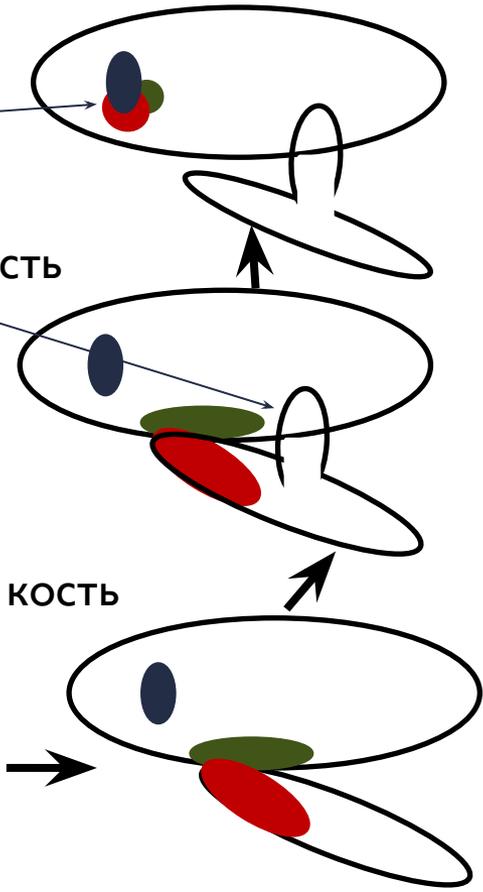
зубная кость

сочленовная кость

млекопитающие

слуховые косточки

чешуйчатая кость





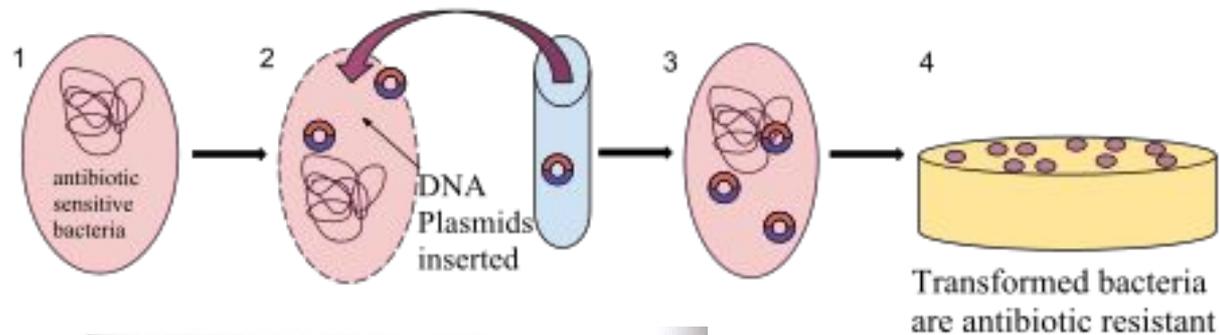
Ламарковский режим эволюции (приобретенные признаки)

Приобретенный признак

- Факторы окружающей среды вызывают изменение генома
- Мутации затрагивают конкретный ген или группы генов
- Индуцированные изменения обеспечивают адаптацию к первоначально причинному фактору

(по Кунину, 2014)

Горизонтальный перенос генов



(wikipedia)

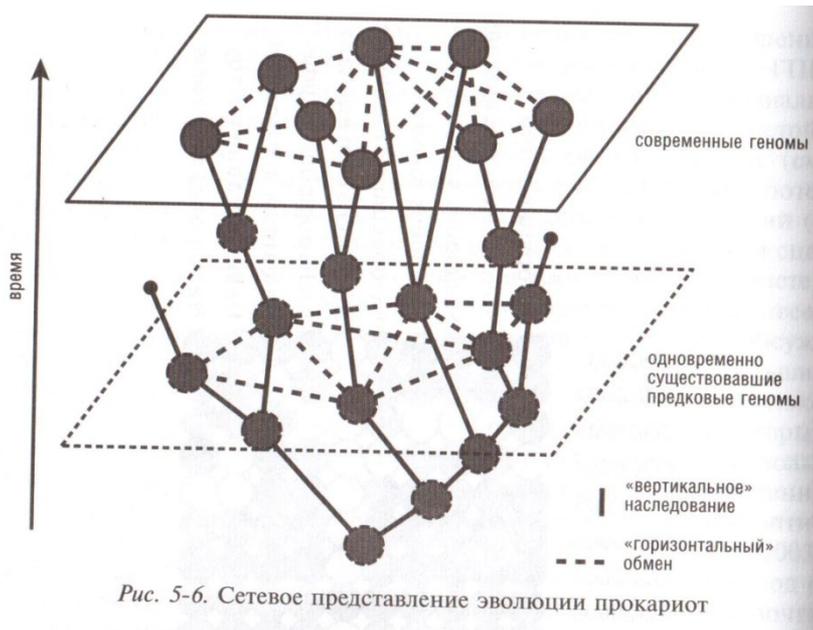


Рис. 5-6. Сетевое представление эволюции прокариот

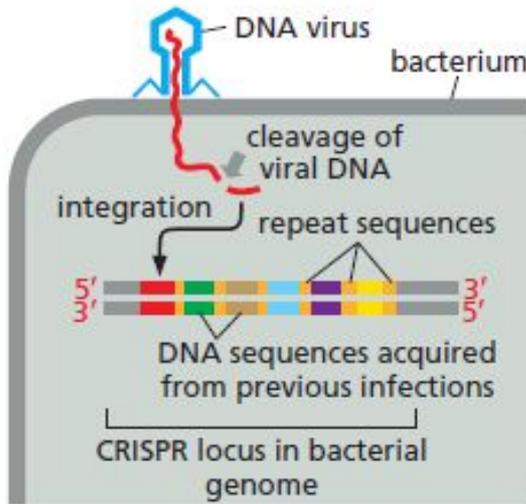
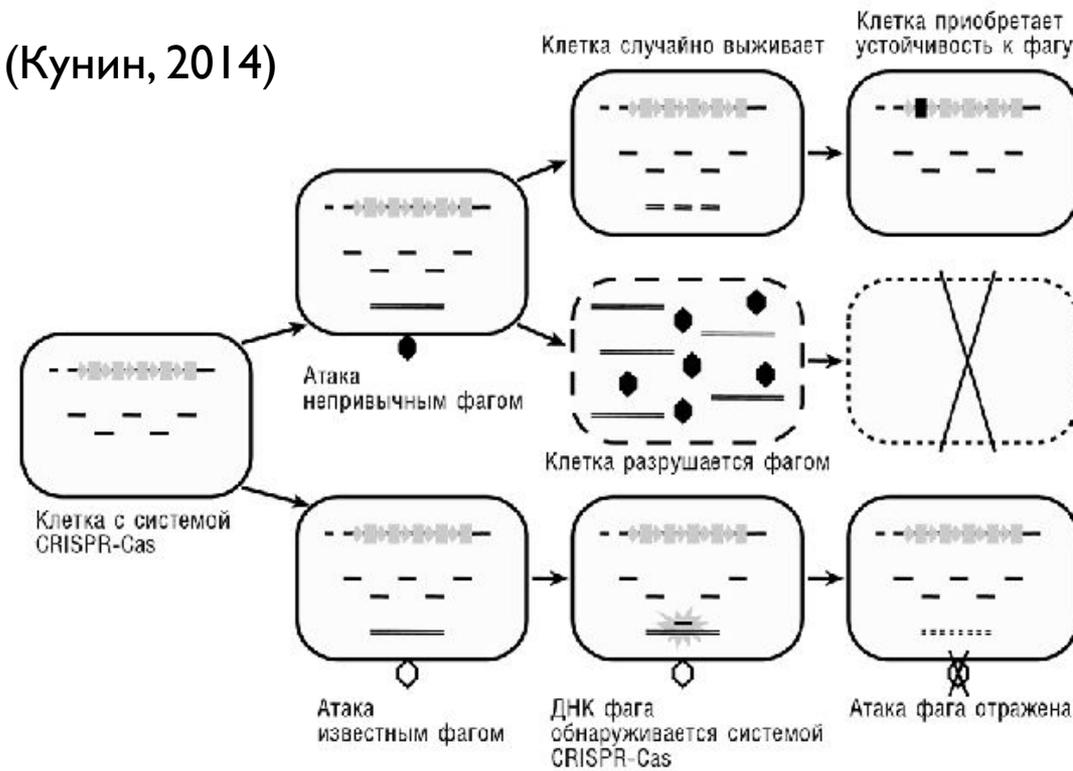
(Кунин, 2014)

- Не всегда адаптивны и идут в специфичные локусы
- Бактерии, Археи, Протисты

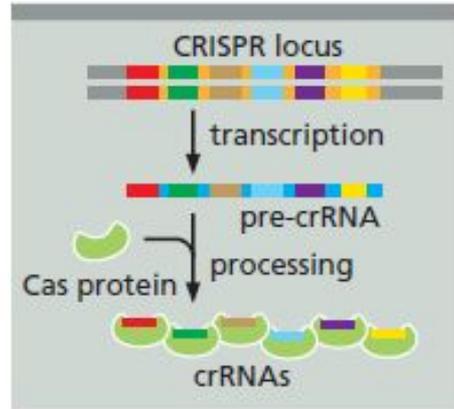
CRISPR-Cas

Система адаптивного иммунитета против вирусов у бактерий и архей

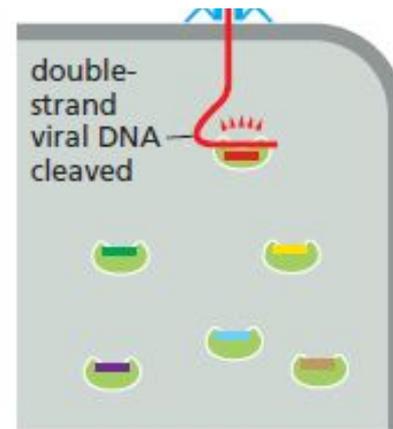
(Кунин, 2014)



STEP 1: short viral DNA sequence is integrated into CRISPR locus



STEP 2: RNA is transcribed from CRISPR locus, processed, and bound to Cas protein



STEP 3: small crRNA in complex with Cas seeks out and destroys viral sequences

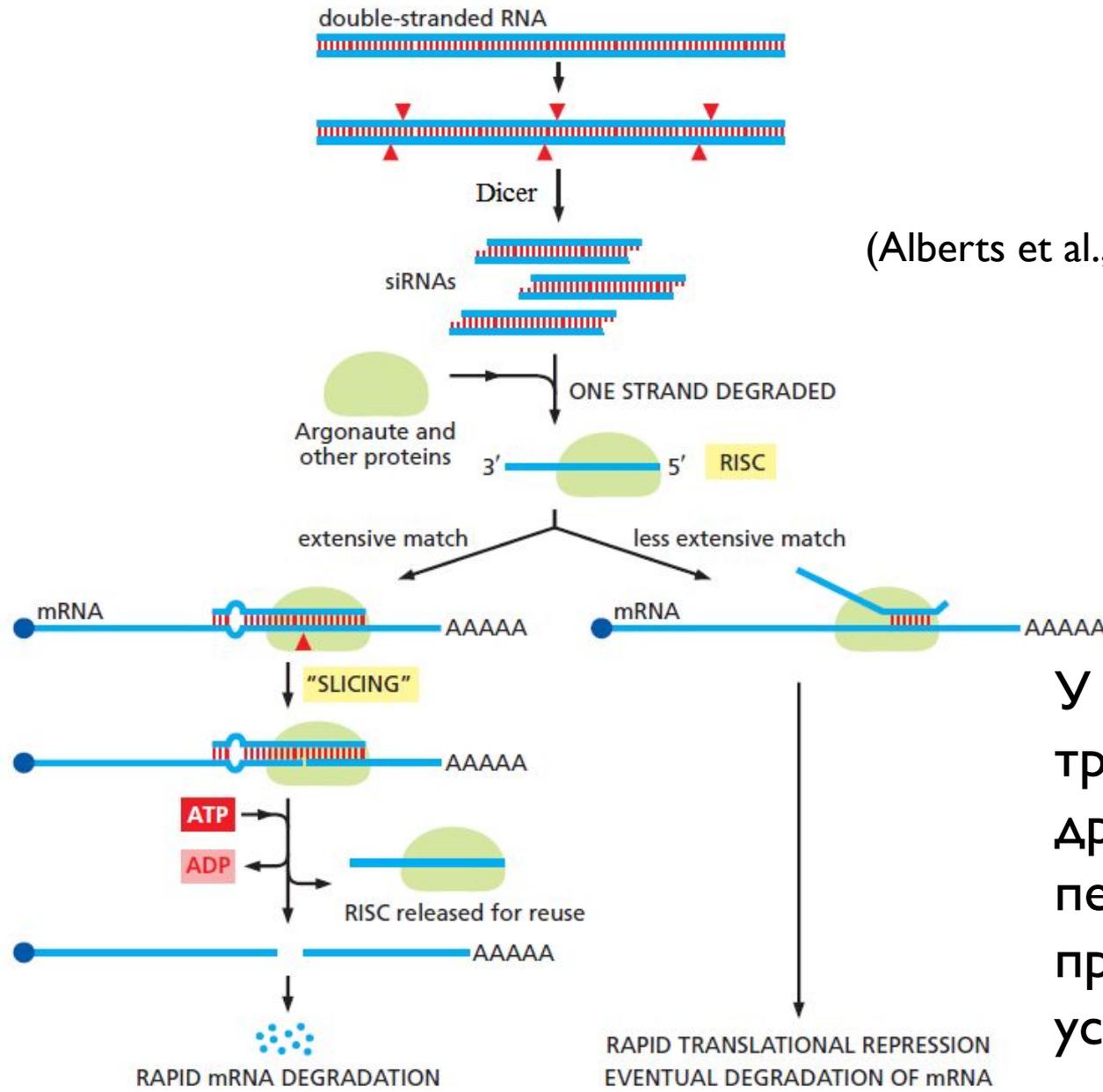
**Встраивает
фрагменты
вирусной
ДНК в геном**

(Alberts et al., 2015)

Эпигенетика

- **Эпигенетика** – генетика вне последовательностей ДНК.
- Передача последующим линиям клеток приобретенных признаков (РНК, прионы, митохондрии, гистоновый код)
- Зародышевая линия: piRNA

РНК-интерференция: siRNA



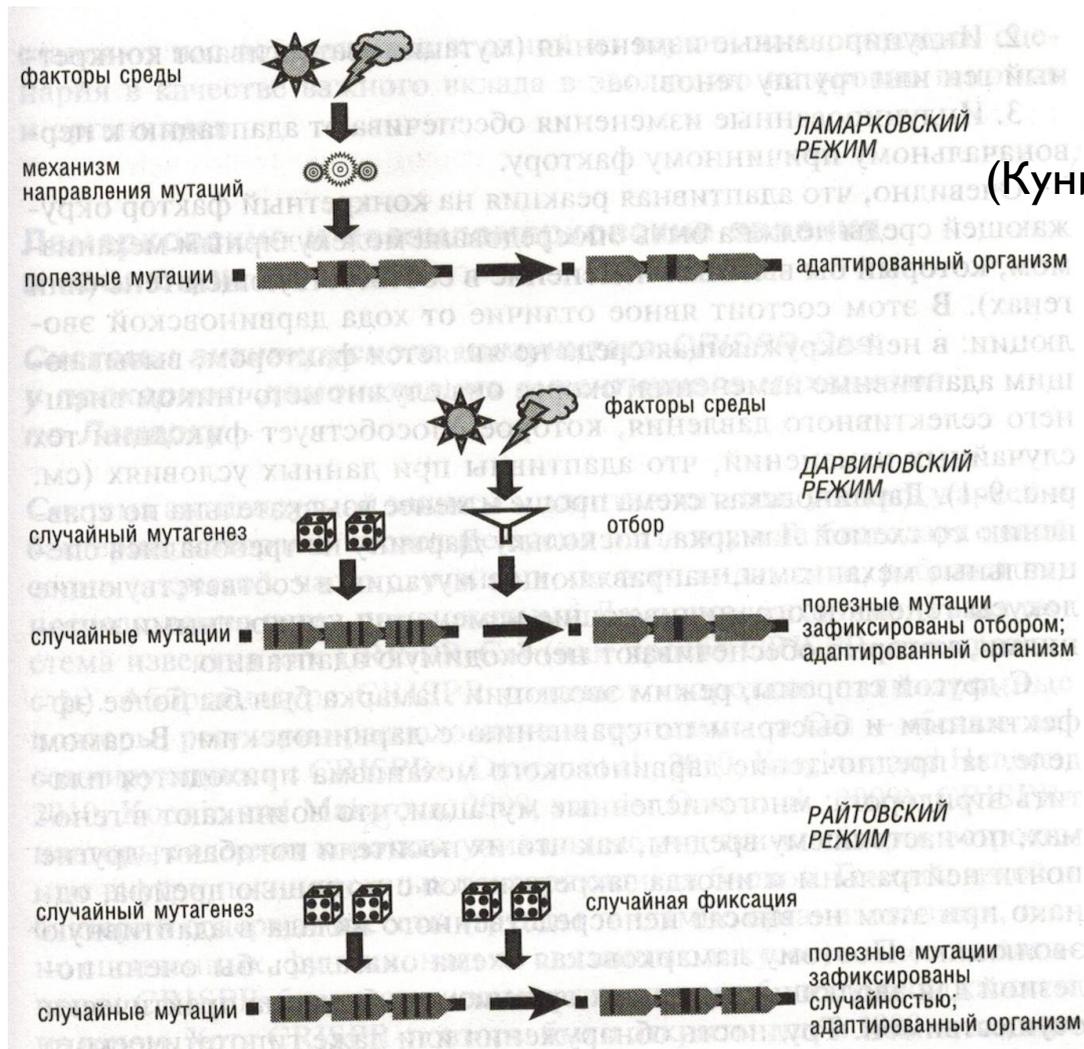
(Alberts et al., 2015, с изм.)

У растений РНК может транспортироваться к другим клеткам, передавая приобретенную устойчивость к вирусам



Режимы эволюции

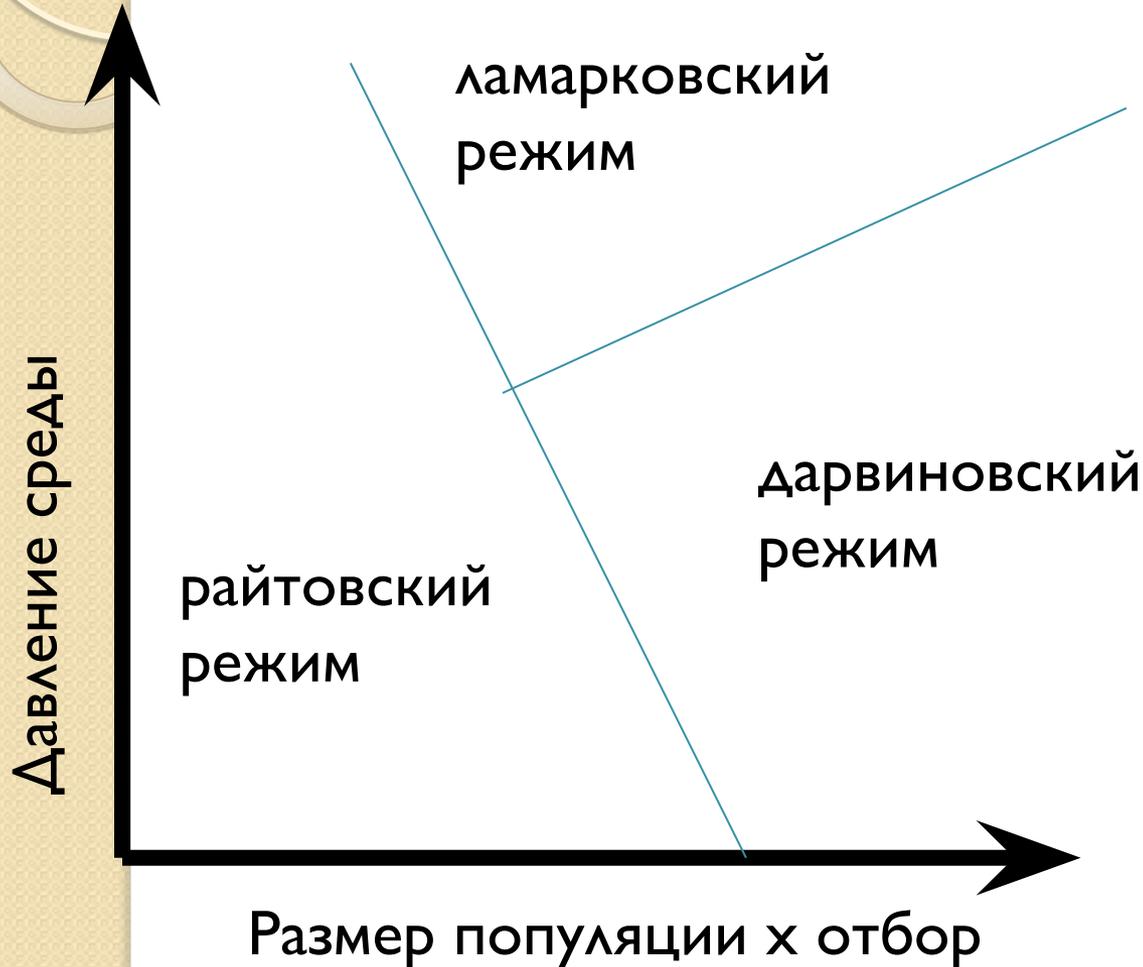
Схема эволюции в разных режимах



(Кунин, 2014)

Рис. 9-1. Ламарковский, дарвиновский и райтовский режимы эволюции. Заимствовано из Koonin and Wolf, 2009b

Структура эволюционного процесса (из Кунина, 2014)



ОСНОВНЫЕ ИСТОЧНИКИ:

- Alberts et al. Molecular biology of the cell / Bruce Alberts, Alexander Johnson, Julian Lewis, David Morgan, Martin Raff, Keith Roberts, Peter Walter ; with problems by John Wilson, Tim Hunt. -- Sixth edition, 2015 Garland Science New York
- Cambell Biology / J.B. Reece, Lisa A. Urry, Michael L. Cain, Steven A. Wasserman, Peter V. Minorsky, Robert B. Jackson – 9th edition, 2009 Pearson
- Color Atlas of genetics/Eberhard Passarge; with 202 color plates prepared by Jürgen Wirth. – 3rd ed., rev. and updated. Thieme Stuttgart · New York
- Futuyma, Douglas J. Evolution / 2005
- Кунин Е.В. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции/Пер. с англ. – М.: ЗАО Издательство Центр-полиграф, 2014 – 527 с.
- Марков, Александр Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий / Александр Марков, Елена Наймарк; — Москва : АСТ: CORPUS, 2014. — 656 с.
- Презентации Е.С. Шилова из ЛМШ-2012
- Презентации И.А. Кузина из ЛМШ-2012, ЛМШ-2013