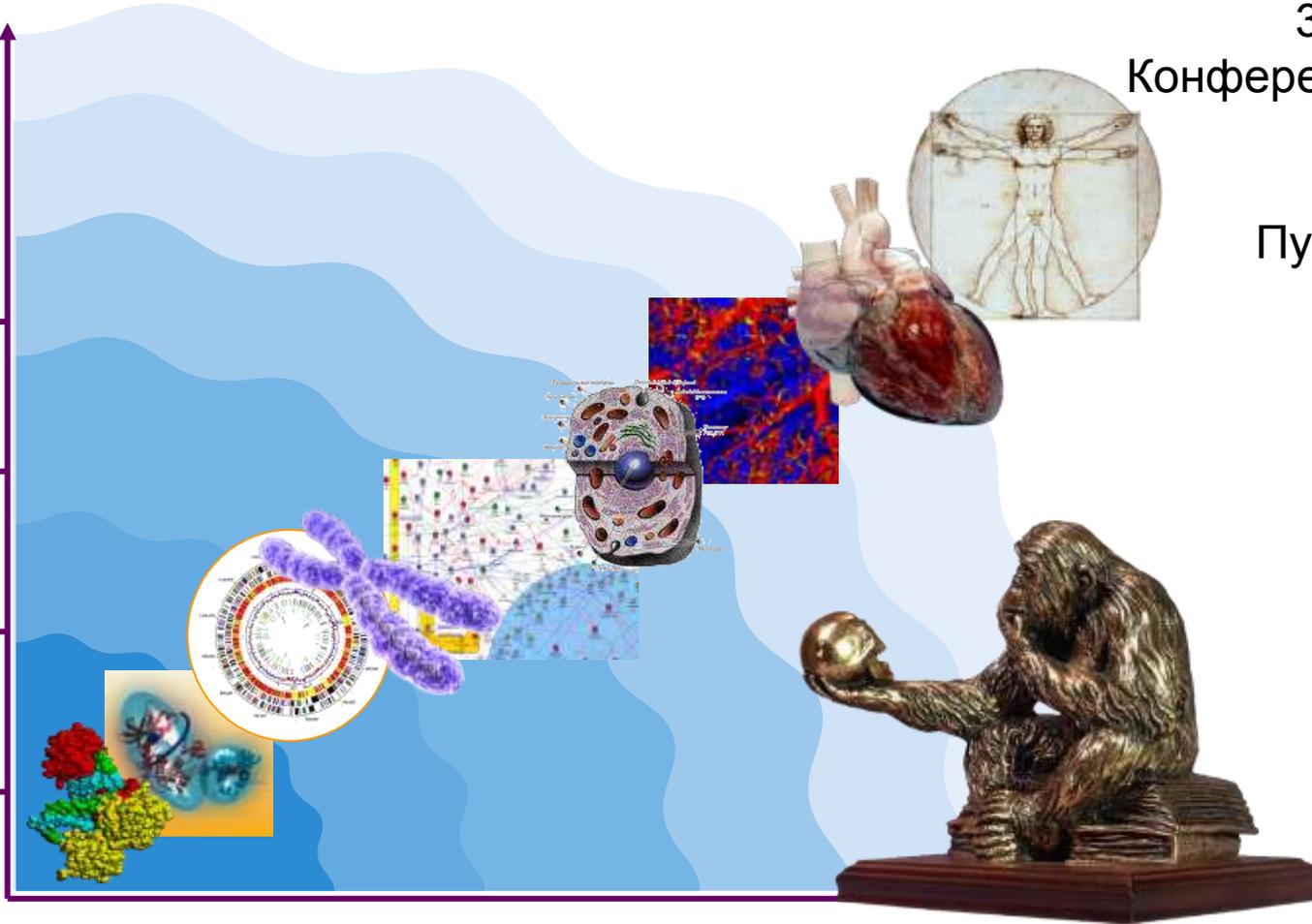
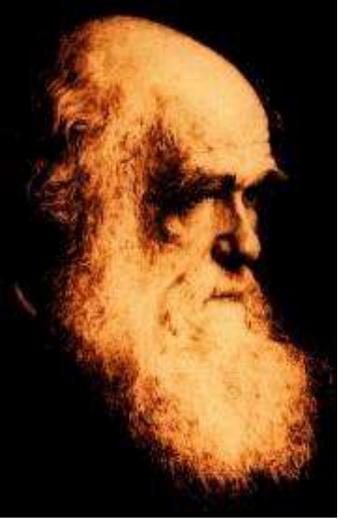


3 ноября 16:00
Конференц-зал ИЦиГ СО РАН

Лашин С.А.
Публичная лекция



Биологическая эволюция – вчера, сегодня, никогда?..
(или о чем поведала бы подшивка J. Theor. Biol. тому, кто
был бы в состоянии с ней ознакомиться)



НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПО ДАРВИНУ

по Дарвину:

- 1) **Непределенная изменчивость** - признаки с неустойчивым проявлением, варьирующим
 - а) в череде поколений;
 - б) от особи к особи (одного поколения);
 - в) в зависимости от факторов среды.
- 2) “Спорты” - внезапное, случайное изменение признака, константно наследуемое в череде поколений . При гибридизации спорты могут проявляться через поколение
- 3) Изменчивость, выявляемая при гибридизации .
- 4) Изменчивость “природу которой я затрудняюсь определить”

Современная интерпретация

Признаки с широкой нормой реакции;
 Признаки с неполной пенетрантностью;
 Реализационная изменчивость;
 Эпигенетическая изменчивость;
 Модификационная изменчивость.

Мутации

Рекомбинации, гетерозис



Ф. Дженкин

Ч. Дарвин

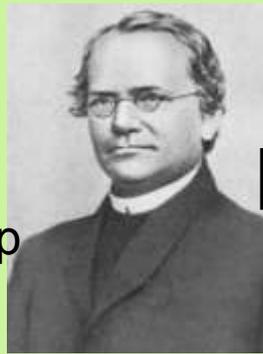
Эволюция -

преобразование в череде поколений неопределенной изменчивости “мало интересной для систематика” в изменчивость групповую (популяционную) и далее в константные таксономические признаки под действием отбора - дифференциального переживания, которое само есть следствие изменчивости.

Эволюция представлений генетиков о наследственной изменчивости до 30 гг. XX в.



К.-И. Доплер



Г. Мендель

Эволюция как комбинаторика нейтральных дискретных наследственных задатков при гибридизации

направленное изменение таких задатков в зависимости от силы и/или длительности действия внешней среды



К.-В. Негели



Г. де Фриз

Изменение задатков (мутации) ненаправлено и не зависит от действия внешней среды. Адаптивные мутации столь же часты, сколь и вредные.

Может измениться частота мутаций, но они остаются ненаправленными. Мутации редки, большинство из них вредны и выбраковываются отбором (поэтому большинство генов в гомозиготном состоянии). Эффект генов на признак в основном аддитивен



Т.Х. Морган



Дж. Х. Девей

Хотя мутации и редки, популяция как губка впитывает их, сохраняя в гетерозиготном состоянии.

В гетерозиготном состоянии рецессивный аллель в основном нейтрален, может быть полезен (гетерозис) и редко вреден.

От взаимодействия аллелей в одном локусе к взаимодействию генов в разных локусах. Эффект генов на признак эпистатичен. Аддитивный эффект – лишь

очень малая степень эпистаза



С.С. Четвериков

План лекции

- **Дарвиновские теории**
 - СТЭ
 - Теория нейтральной эволюции
 - Онтогенетические и evo-devo теории
 - Системная организмоцентрическая теория
 - Эпигенетическая теория
 - Экосистемная теория
- **Недарвиновские теории**
 - Ламаркизм
 - Номогенез
 - Автоэволюция

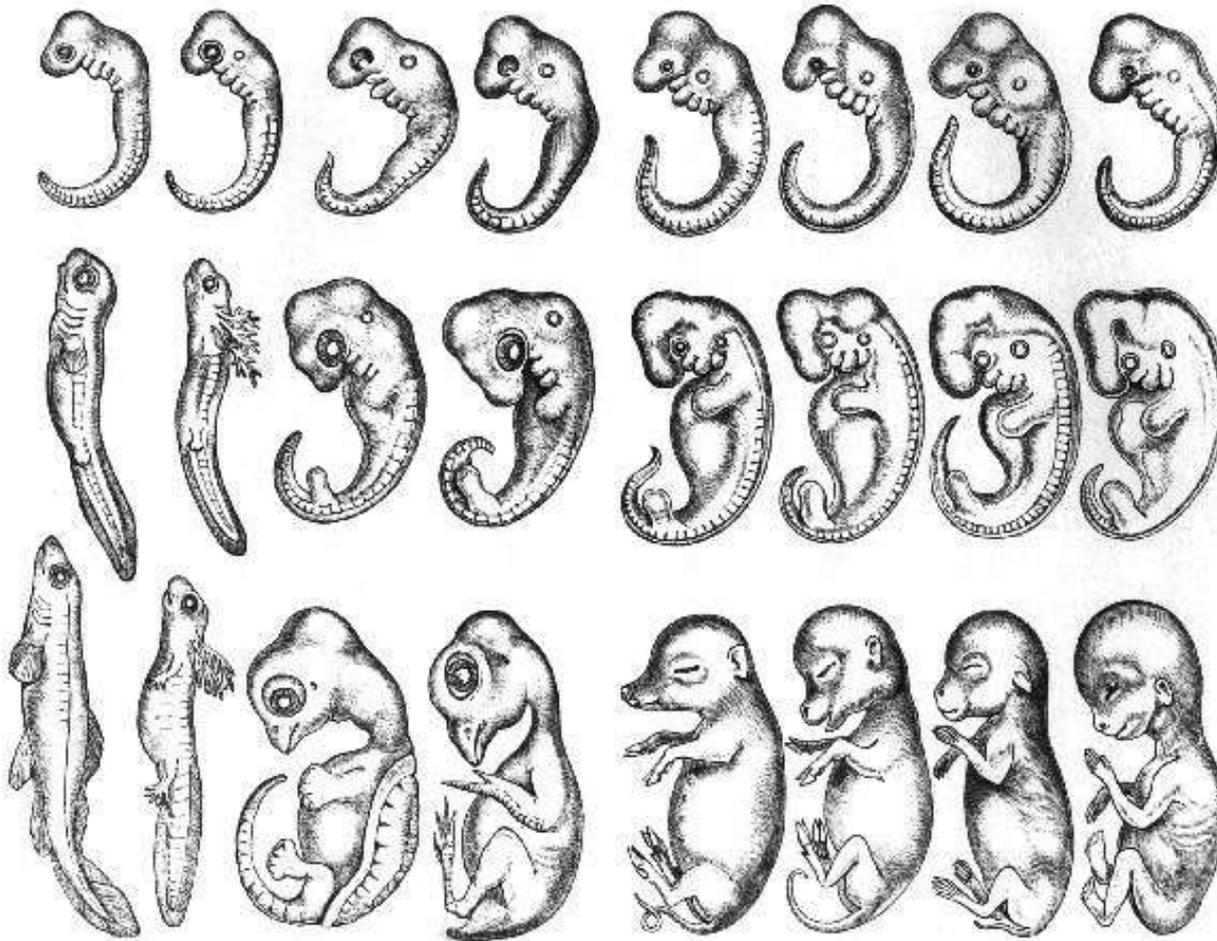
Что такое эволюция?

- **Эволюция** (от лат. *evolutio*-развертывание) – процесс изменения (развития) системы
- Эволюция состоит из постепенных изменений (в противовес революции)
- Эволюция *относительно* детерминирована исходным состоянием системы (эволюция звёзд, планет, химических элементов, климата, ландшафта и т.д.)
- Внешние события могут менять траекторию такого развития, но такие изменения *относительно* предсказуемы, если известны исходное состояние системы и характеристики модифицирующих воздействий
- Эволюционный процесс – детерминистически воспроизводим (???)

Биологическая эволюция

- Эволюция – естественный процесс развития жизни на Земле
- Эволюция включает:
 - Изменения и адаптации
 - Образование и вымирание видов
 - Преобразование экосистем
 - Преобразование биосферы в целом
- В биологии чётко различают два процесса:
 - **Онтогенез** – реализация уже существующей генетической программы в ходе развития организма
 - **Филогенез** – процесс возникновения и становления новой генетической программы
- Под **эволюцией** подразумевают именно **филогенез**.

Онтогенез и филогенез



Онтогенез – реализация уже существующей генетической программы в ходе развития организма

Филогенез – процесс возникновения и становления новой генетической программы

Дарвиновские и недарвиновские теории эволюции

- Дарвиновские – эволюция детерминистически невоспроизводима
 - Эволюционный материал возникает случайно
 - Отбор работает с тем, что есть (появившееся случайно)
 - В отдельных случаях идёт эволюция без отбора
- Недарвиновские – эволюция детерминистически воспроизводима
 - Взаимодействие «организм-среда»: механоламаркизм
 - Предопределяется самим организмом: психоламаркизм
 - Предопределяется структурой частей организма: номогенез
 - Предопределяется фундаментальными законами природы: автоэволюция

Макро- и микроэволюция

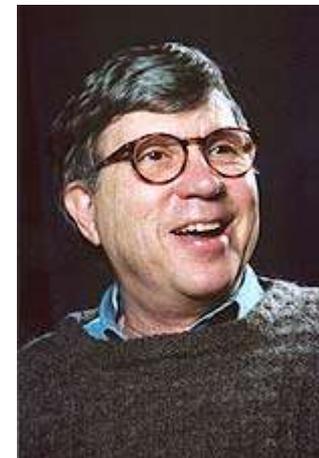
- *Микроэволюция* — протекание эволюционных процессов внутри популяций, рас и других объединений особей, вплоть до вида.
- Микроэволюция определяется *случайными факторами* [Дубинин, 1986]
 - генетическим дрейфом в малых популяциях
 - молекулярным драйвом, унифицирующим повторяющиеся последовательности в геномах за счёт неравного кроссинговера при мейозе, генной конверсии и транспозиции
- В ходе микроэволюции мутантные аллели могут [Ли, 1978; Левонтин, 1978].
 - Фиксироваться
 - Элиминироваться
 - когда отбор идет в пользу гетерозигот, возникает *сбалансированный полиморфизм*



Филипченко
Ю.А.



Дубинин Н.П.



Левонтин Р.



Ли Ч.Ч.

Макро- и микроэволюция

- *Макроэволюция* – протекание эволюционных процессов в репродуктивно изолированных таксонах (начиная от вида и выше).
- Макроэволюционные процессы *на много порядков более длительны*, чем микроэволюционные.
- На сегодняшний день *не существует* однозначного мнения по поводу сущности и механизмов макроэволюции [Иорданский, 2004].



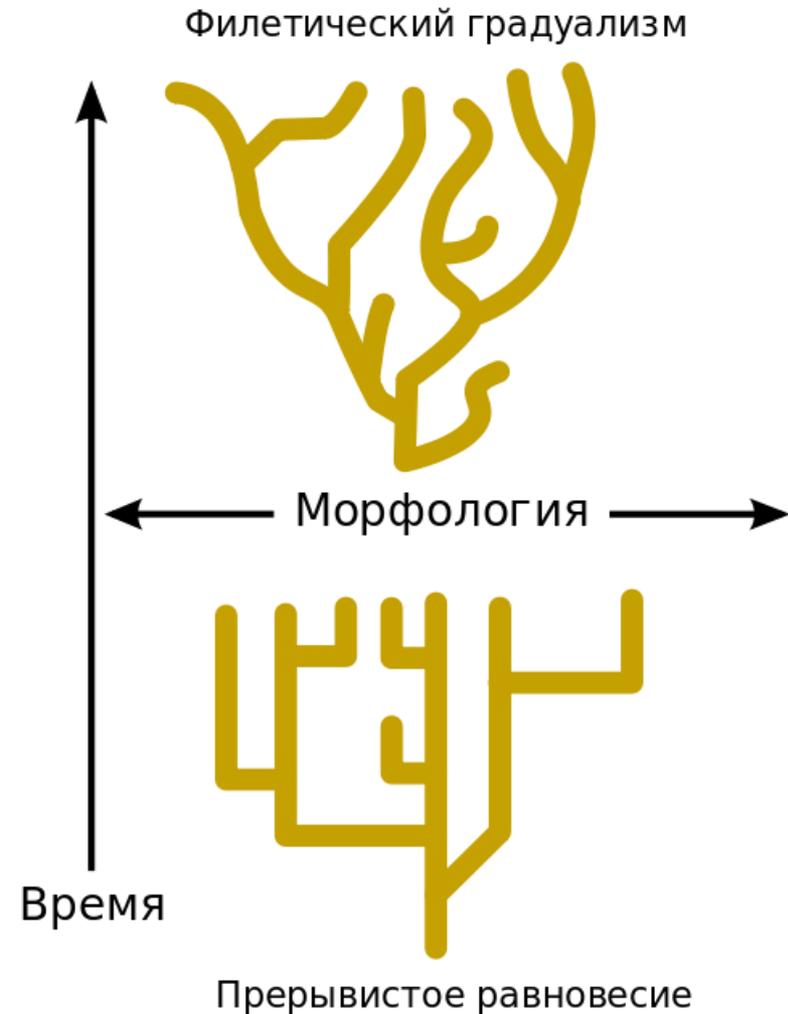
Филипченко Ю.А.



Иорданский Н.Н.

Градуализм

- «Природа не делает скачков» – постепенная дивергенция между родственными таксонами путём накопления небольших изменений (**пример Костерина про чаек**)
- Схематично:
 - происходит дивергенция
 - сперва на подвиды
 - затем на виды
 - а уже потом со временем разделившиеся виды накопят различия до уровня родов, семейств и т.д.



Синтетическая теория эволюции (СТЭ)



Добжанский Ф.Г.



Хаксли Дж.



Майр Э.



Фишер Р.



Холдейн Дж.



Райт С.



Тимофеев-Ресовский
Н.В.

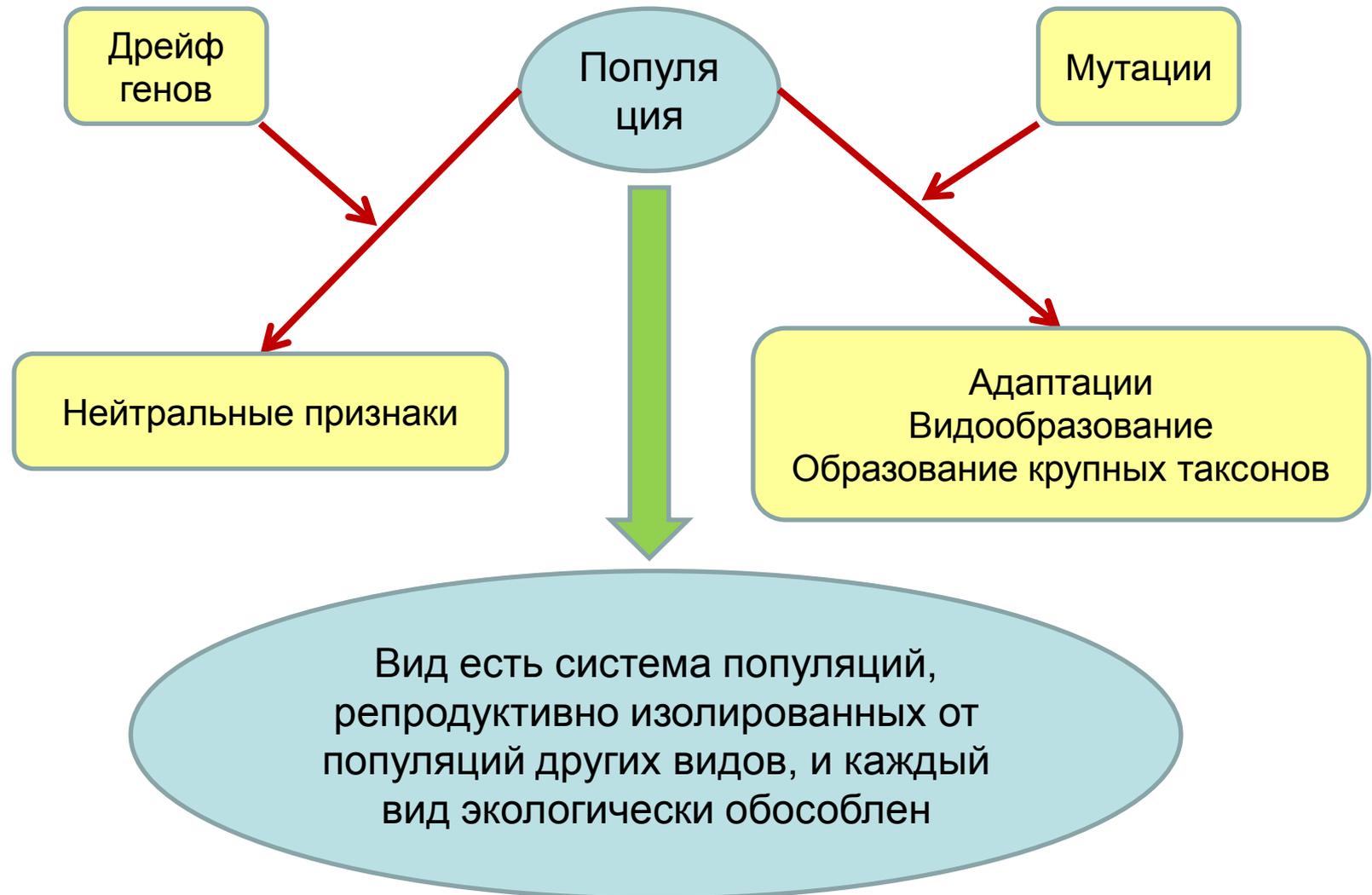


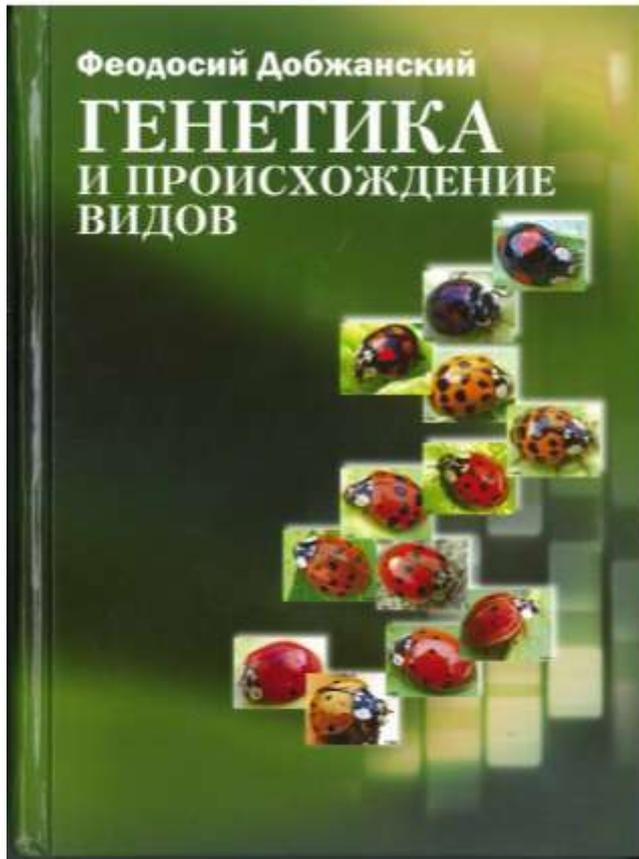
Гаузе Г.Ф.



Шмальгаузен И.И.

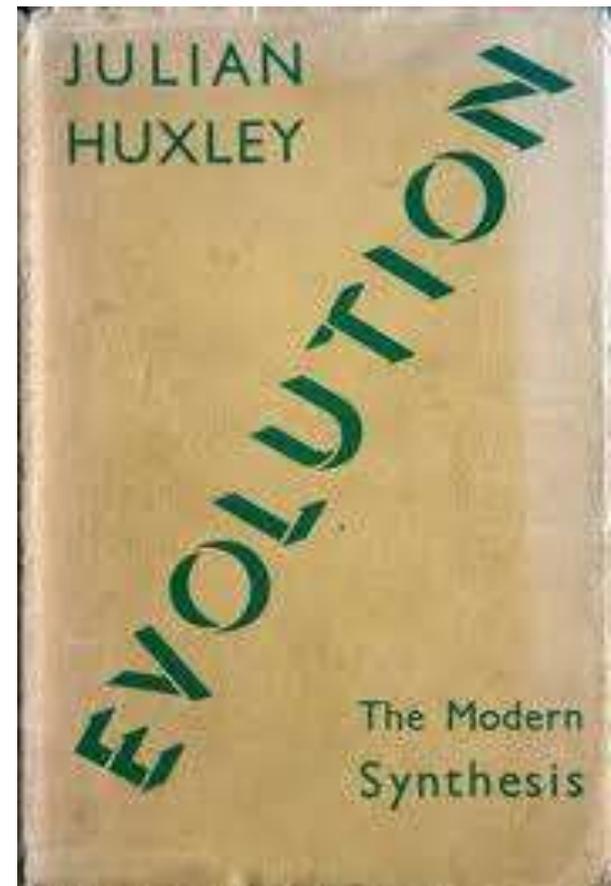
Синтетическая теория эволюции (СТЭ)





Добжанский Ф. Г. Генетика и происхождение видов. РХД. 2010 г. 384 стр.

Впервые издана на русском в 2010 году (впервые на английском в 1937).



Huxley J. 1942. Evolution: the modern synthesis (2nd ed 1963, 3rd ed 1974)

Генетическая изменчивость

Классическая



Т.Х.Морган



Дж.Г.Меллер

Работали с лабораторными популяциями дрозофилы

- Мутации редки, большинство из них вредны и выбраковываются отбором
- Поэтому большинство генов в гомозиготном состоянии, а большинство мутаций возникают как рецессивные
- Эффект генов на признак аддитивен

Балансовая

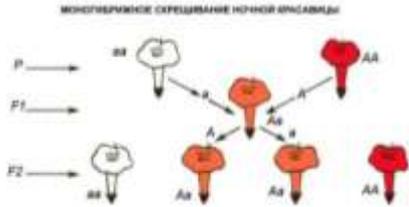
Впервые оценил изменчивость природной популяции дрозофилы



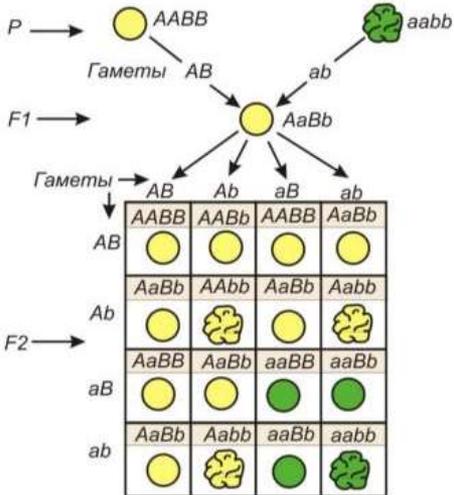
С.С. Четвериков

- Большинство мутаций действительно возникают как рецессивные
- Хотя мутации и редки, популяция как губка впитывает их, сохраняя в гетерозиготном состоянии
- В гетерозиготном состоянии рецессивный аллель в основном нейтрален, может быть полезен (гетерозис) и редко вреден
- От взаимодействия аллелей в одном локусе к взаимодействию генов в разных локусах. Эффект генов на признак эпистатичен. Аддитивный эффект – лишь очень малая степень эпистаза

Полимерия и плейотропия



Дигибридное скрещивание гороха



Исходные родительские формы отличаются по двум парам аллелей: желтая - зеленая окраска семян (A-a); гладкая - морщинистая форма семян (B-b).

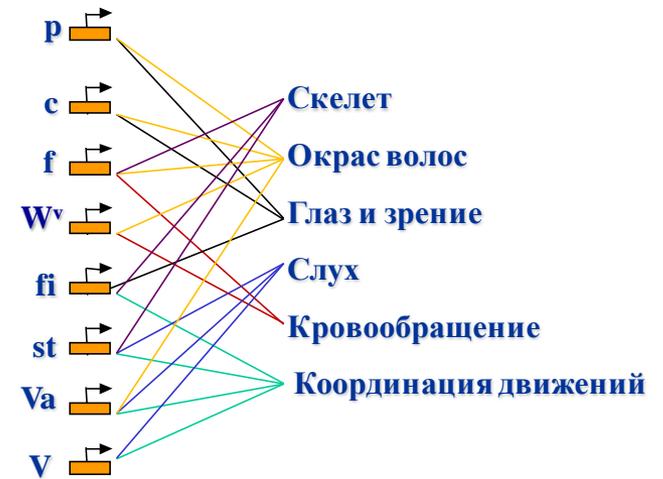
- **Вопрос о взаимодействии генов родился вместе с генетикой**

- **black или ebony?**



- **разные гены могут иметь одинаковое фенотипическое проявление**

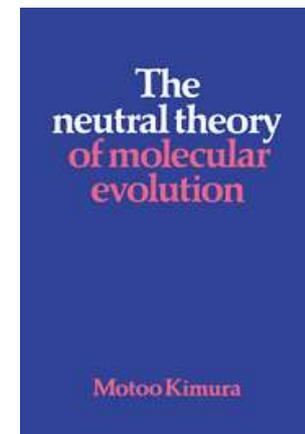
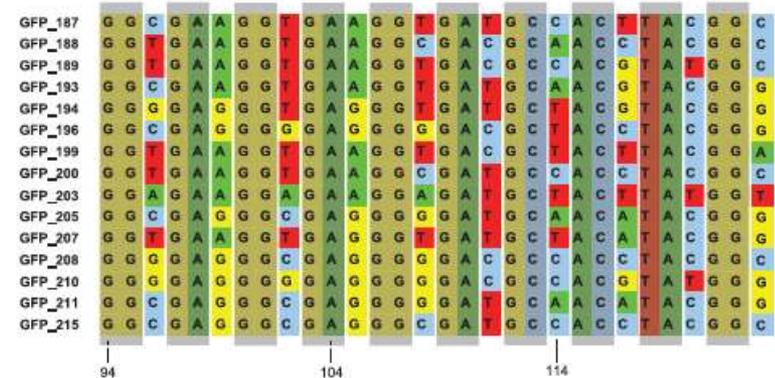
- **Большинство генов вносят вклад в развитии нескольких признаков (полимерия и плейотропия на примере мыши)**



- **p – красный цвет глаз; c – отсутствие меланина (альбинизм); f – согнутый хвост; W^v – доминантная пятнистость; fi – беспокойное поведение; st – трясучесть; Va – переваливающаяся походка; V – вальсирующие мыши**

Нейтральная эволюция

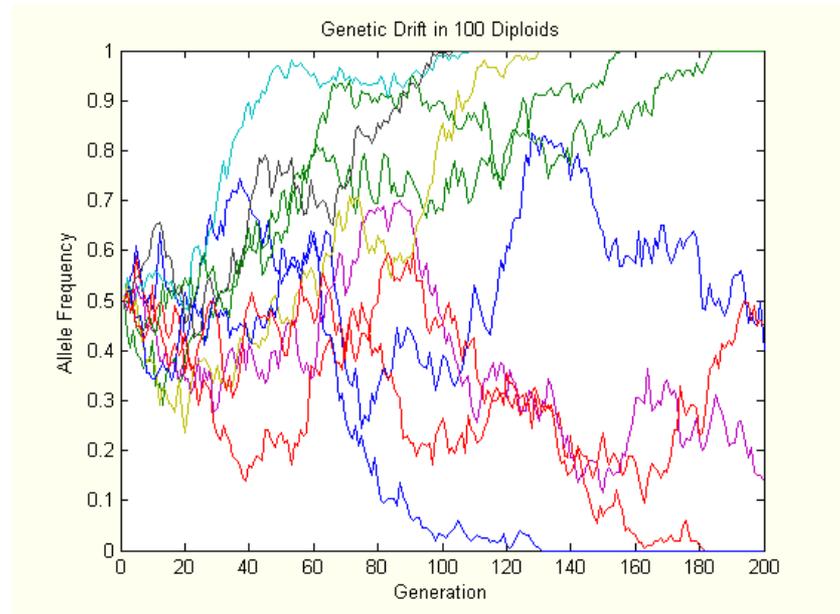
- Открытие высокого уровня полиморфизма изоферментов и других белков (60-е годы XX в.)
- Противоречие с дилеммой Холдейна
- Большинство изменений селективно нейтрально – М.Кимура (1983)



Кимура М.

Нейтральная эволюция

- Большая часть внутривидовой изменчивость определяется не отбором, а случайным дрейфом аллелей
- Концепция молекулярных часов

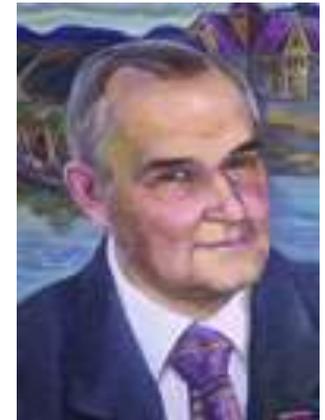


Генные сети

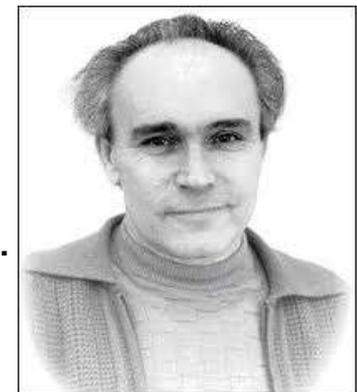
- Сложные признаки (биохимические, морфофизиологические) формируются в результате работы сложных коэкспрессирующихся комплексов генов, связанных общими регуляторными взаимодействиями (Кауфман, Камшилов, Ратнер)



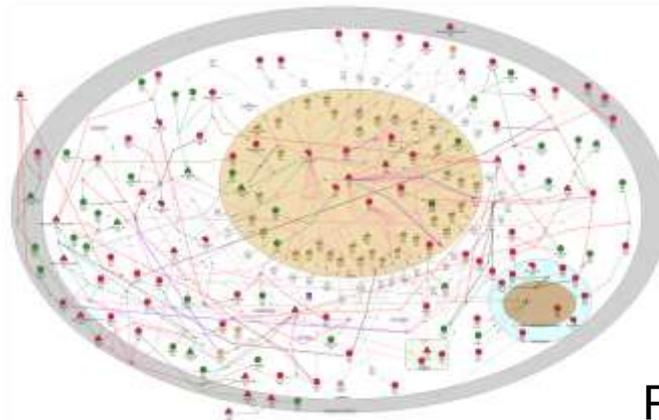
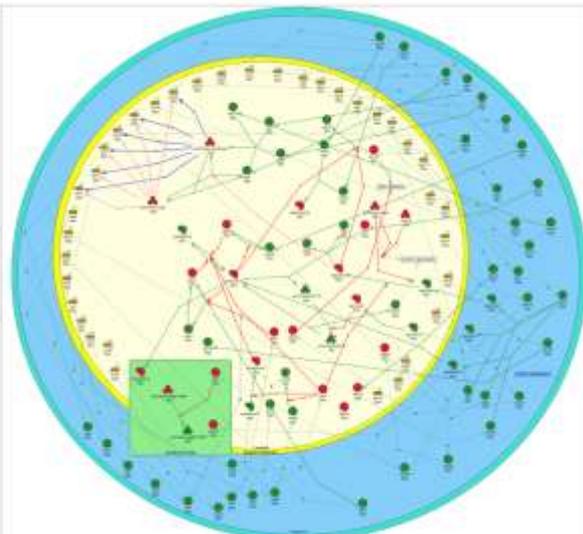
Кауфман С.



Камшилов М.М.



Ратнер В.А.



Генные сети

- 1) группа генов («ядро»), обеспечивающую выполнение её функций
- 2) центральные регуляторы – транскрипционные факторы, координировано регулирующие гены «ядра», взаимодействуя с сайтами связывания в их регуляторной областях
- 3) рецепторы, запускающие работу ГС в ответ на внешние сигналы
- 4) пути передачи сигналов с рецепторов ГС на её центральные регуляторы.
- 5) Часть продуктов генов «ядра» ГС также играют роль сигналов, взаимодействуя с рецепторами, как собственной ГС, так и других генных сетей и формируя регуляторные контуры с положительными и отрицательными обратными связями [Колчанов и др. 2000].

ГС развития цветка *A. thaliana*

A - подсеть контроля вегетативного состояния меристемы побега.

B - подсеть индукции цветения.

C - подсеть развития чашелистиков.

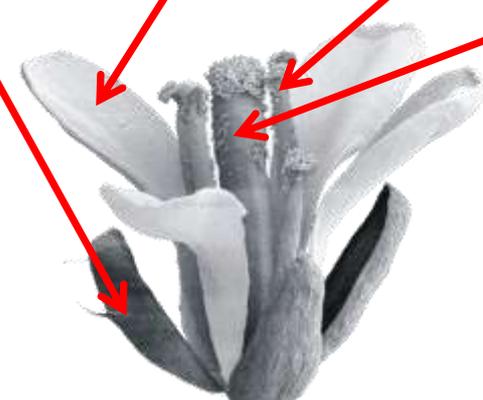
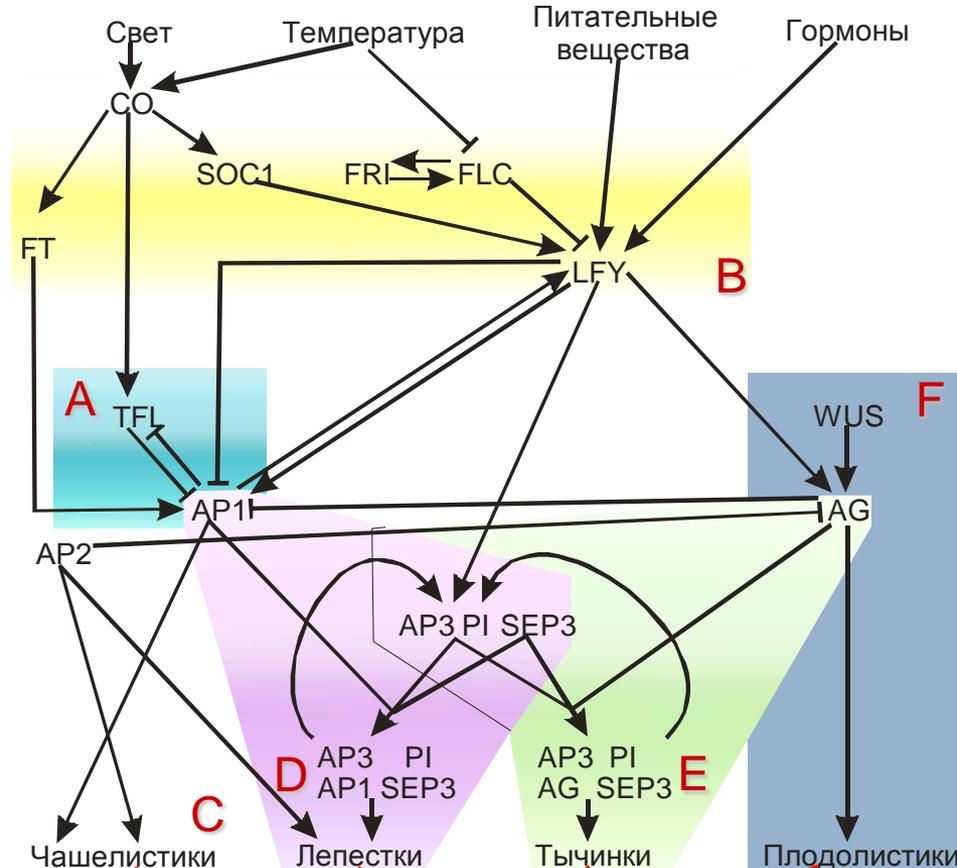
D - подсеть развития лепестков.

E - подсеть развития тычинок.

F - подсеть развития плодолистиков.

Стрелками с острым окончанием обозначены активирующие влияния,

стрелками с тупым окончанием - ингибирующие влияния.
В рамочку заключены названия генов, продукты которых образуют мультимеры.





которые здесь называются нитью (*filamentum*) и спайкой (*connectivum*) с пыльником (*anthera*). Листовое происхождение Т. легко доказать двумя способами: во-первых, существуют растения, у которых переход от довольно типичных зеленых листьев, чашелистиков, через белые лепестки к тычинной желтой Т. настолько постепенен, что границ совершенно нельзя установить. У белой кушанки (Фиг. 2), напр., этот переход был замечен еще Гёте и немало способствовал возникновению теории метаморфоз растений, изложенной великим естествоиспытателем и поэтом в прозе и стихах.



Фиг. 1. Тычинка снаружи и сонутри. Спайка / заметна только с одной стороны.

Фиг. 2. Постепенный переход лепестков в тычинки, в цветке белой кушанки (*Nymphaea alba*).

Фиг. 1. Тычинка снаружи и сонутри. Спайка / заметна только с одной стороны. Фиг. 2. Постепенный переход лепестков в тычинки в цветке белой кушанки (*Nymphaea alba*). Другим весьма доказательным подтверждением листового происхождения Т. являются случаи поземления цветков, т. е. непосредственного преобразования видоизмененного листа, Т., в типичный вегетативный зеленый лист (Фиг. 3).



Фиг. 3. Постепенное превращение тычинки в типичный лист у *Rosa chinensis*.

Фиг. 3. Постепенное превращение тычинки в типичный лист у *Rosa chinensis*.

Так назыв. маховые цветы оказываются там, где путем культурных опытов и искусственного опыления Т. превратились в лепестки. Из этого уже ясно, что хорошие маховые

Онтогенетические (evo-devo) теории

- В отличие от СТЭ признаётся качественное различие между микро- и макроэволюцией.
- Элементарным актом макроэволюции признается не образование репродуктивно изолированных популяций, а качественная перестройка архетипа (*интенционала*) организма [Васильева, 2002].
- Таким образом, могут появляться не только виды, но и надвидовые монотипические таксоны (вплоть до типа), которые затем уже дивергируют на отдельные виды и формируют репродуктивные барьеры.



Геккель Э.
"ontogeny recapitulates phylogeny"



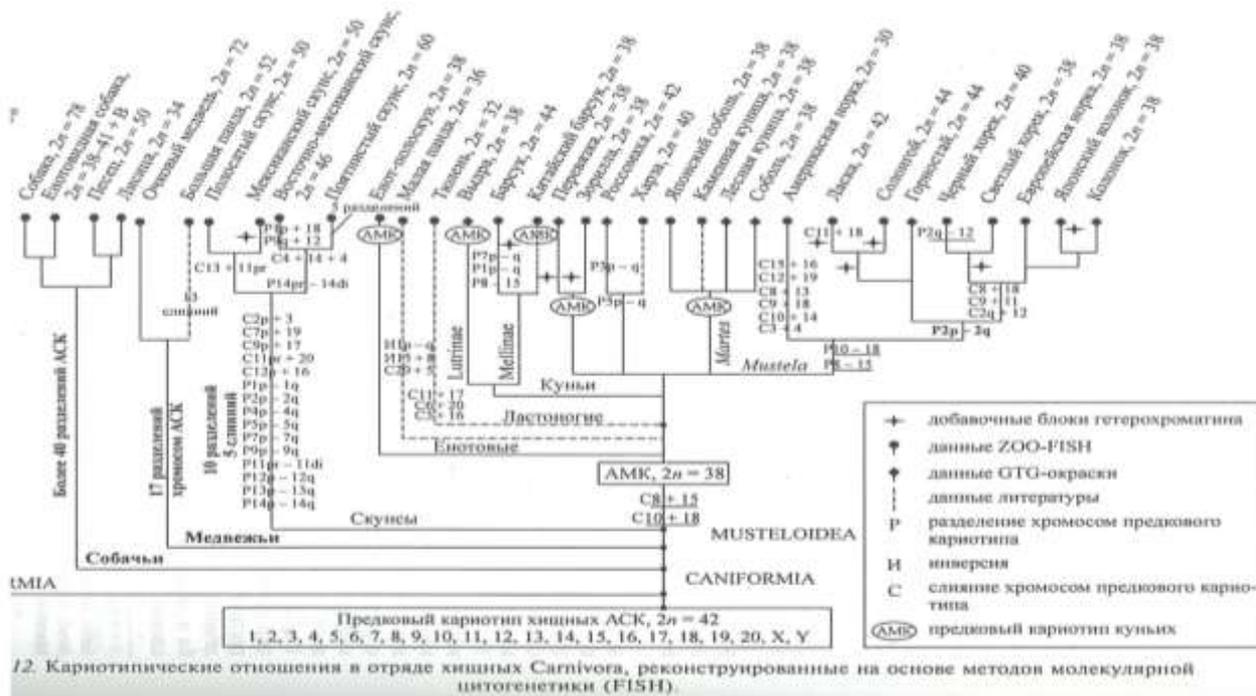
Льюис Э.



PNAS. 2000
Evo-devo spec. feat.

Онтогенетические (evo-devo) теории

- При этом преобразование архетипа рассматривается как очень быстрый процесс, протекающий в течение нескольких поколений за счёт так называемых *макромутаций* (системных мутаций), имеющих ярко выраженный фенотипический эффект.
- Формирование репродуктивных барьеров может быть либо следствием системных мутаций, например, при перестройках кариотипа [Стегний 2001, Трифионов и др., 2006]



Сальтационизм

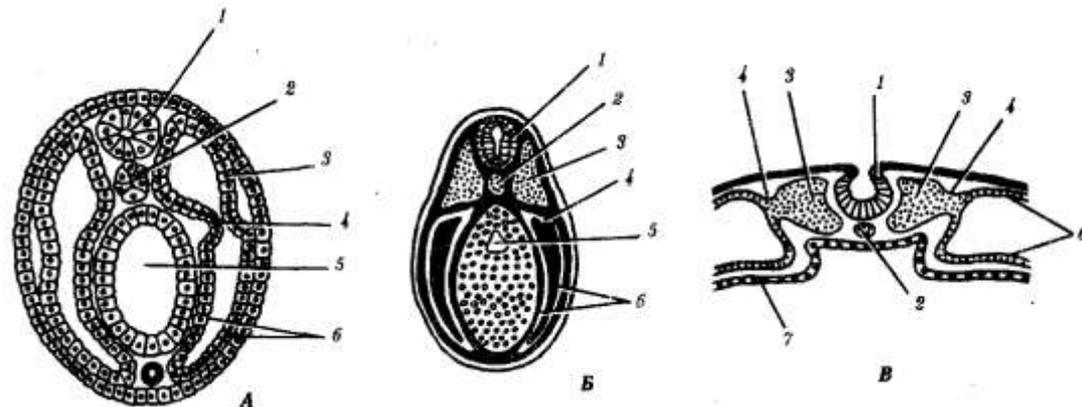
- А.Н. Северцов и Р. Гольдшмидт предполагали, что такие макромутации (филэмбриогенезы по Северцову) должны изменять либо расположение эмбриональных зачатков (гетеротопии), либо время их закладки (гетерохронии).



Северцов А.Н.



Гольдшмидт Р.



Гетерохрония: нейрулы различных хордовых животных. А — ланцетник; Б — лягушка; В — цыпленок (по Ярыгин и др., 2003)

Сальтационизм

- В обоих случаях мутации будут менять общерегуляторные системы организмов, изменяя, таким образом, экспрессию множества генов [Шмальгаузен, 1968].



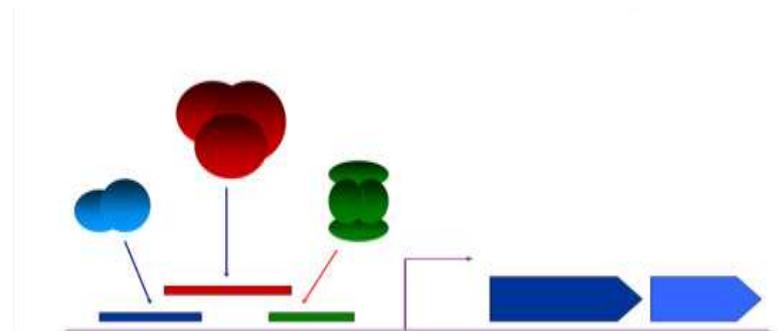
Шмальгаузен И.И.

Сальтационизм

- На язык молекулярной биологии эту идею перевёл Ф. Жакоб, предположив, что **микроэволюция** идет за счет **биохимических мутаций** (например, мутаций в структурной части оперона), а **системные мутации меняют регуляцию генов**, (например, возникая в регуляторных районах оперонов) [Jacob, 1977].



Жакоб Франсуа (1965, 1940)



Сальтационизм

- К аналогичным выводам пришел Уилсон, пытаясь объяснить противоречие между большой морфологической и малой адаптивной молекулярной дивергенцией, выявленной в эволюции
 - амфибий [Wilson et al., 1974a]
 - птиц [Prager et al., 1975]
 - млекопитающих [Wilson et al., 1974b]
 - человекообразных обезьян [King, Wilson 1975]
- С адаптивной эволюцией связаны лишь мутации в регуляторных районах генов. Мутации же в кодирующих районах генов эволюционируют в основном нейтрально и не играют существенной роли в эволюции.

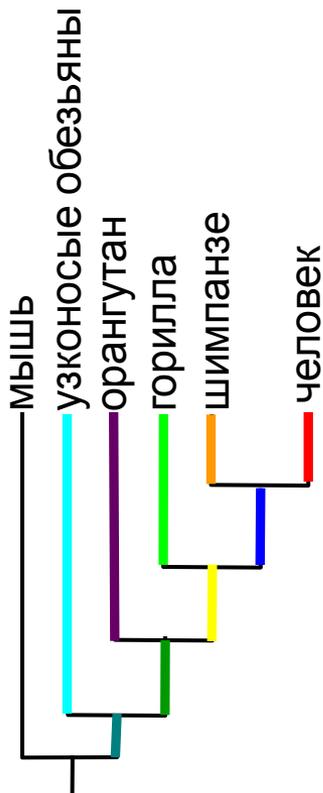


Уилсон А.

ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКООБРАЗНЫХ: ГЕНЫ И ВЕТВИ ЭВОЛЮЦИОННОГО ДЕРЕВА, НА КОТОРЫХ ОТМЕЧЕНА ИХ АДАПТИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

Implications of natural selection in shaping 99.4% nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: Enlarging genus *Homo*

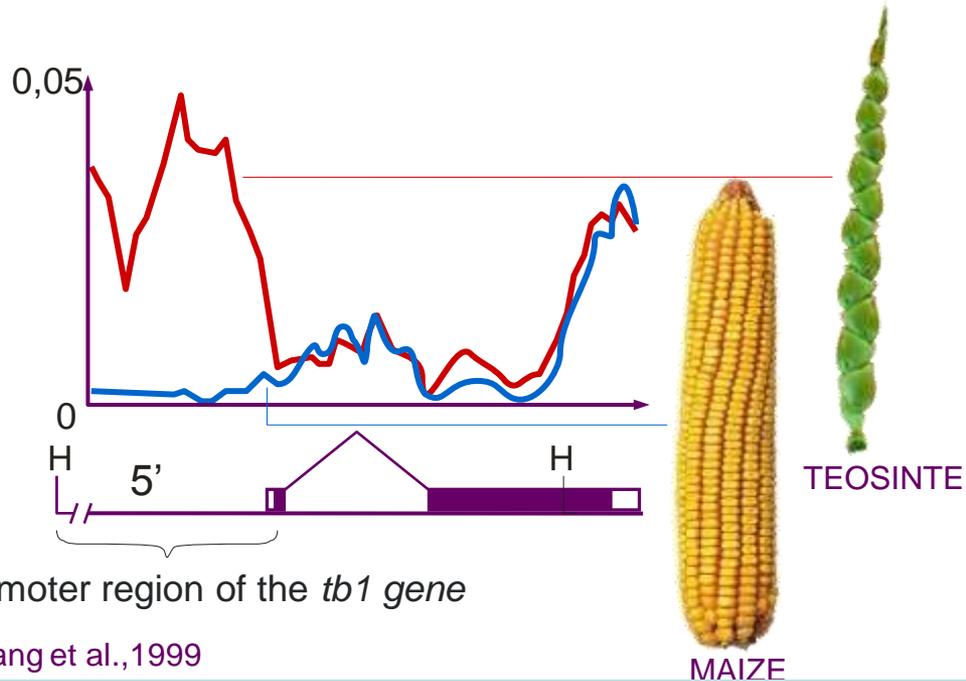
Derek E. Wildman¹, Monica Udén^{1*}, Guozhen Liu¹, Lawrence I. Grossman¹, and Morris Goodman^{2*}



Всего генов
Усредненное Ka
Усредненное Ks
Ka/Ks
P<%

Ген	№	человек	шимпанзе	общий предок чел./шимп.	горилла	общий предок шимп./гор.	орангутан	общий предок гор./оранг.	узконосые обезьяны	Биологическая функция
AH5G	NM_001622		X					X	Формирование скелета	
ANG	NM_001145		X					X	Катаболизм РНК	
APOE	NM_000041				X				Метаболизм холестерина	
BRCA1	NM_007294	X	X						Репарация ДНК	
COX4I1	NM_001861			X		X			Энергетические процессы	
COX7C	NM_001867					X		X		
COX8L	NM_004074	X			X			X		
DAF	NM_000574			X	X			X	Иммунитет (?)	
DAZ	NM_004081	X	X						Сперматогенез	
DRD4	NM_000797			X	X				Дофаминовый рецептор	
FPRL2	NM_002030	X			X				G-белки, рецептор	
HBA1	NM_000558			X				X	Транспорт O2	
ICAM1	NM_000201	X	X					X	Межклеточная адгезия	
IL3	NM_000588	X						X	Пролиферация клеток	
IL8RA	NM_000634	X	X	X					G-белки, рецептор	
IL8RB	NM_001557			X		X		X		
IL16	NM_004513							X	Иммунный ответ	
LEP	NM_000230				X			X	Жировые запасы, метаболизм	
LYZ	NM_000239				X	X		X	Воспалительный процесс	
NR0B1	NM_000475	X	X			X		X	Определение пола	
OR1E1	NM_003553		X		X				Ольфакторный рецептор	
OR1G1	NM_003555	X			X				G-белки, рецептор	
PRM1	NM_002761	X	X	X	X	X		X	Сперматогенез	
PRM2	NM_002762	X	X		X			X		
RHAG	NM_000324	X	X	X	X	X		X	Сборка белковых комплексов	
RNASE1	NM_002933			X			X	X	Панкреатическая рибонуклеаза	
RNASE3	NM_002935	X	X			X		X	Катаболизм РНК	
SP100	NM_003113		X	X					Регуляция транскрипции	
SRY	NM_003140	X	X			X			Определение пола у самцов	
ZNF80	NM_007136			X	X				Регуляция транскрипции	
	Всего генов	14	14	11	13	10	6	14	14	
	Усредненное Ka	0.68%	0.62%	0.44%	0.79%	1.39%	1.37%	1.96%	2.96%	
	Усредненное Ks	0.15%	0.21%	0.19%	0.32%	0.60%	0.69%	1.05%	1.75%	
	Ka/Ks	4.5	2.9	2.3	2.5	2.3	2	1.9	1.7	
	P<%	0.1	0.1	5	0.5	0.1	5	0.5	0.1	

Подтверждение взглядов Шмальгаузена, Жакоба и Уилсона



Promoter region of the *tb1* gene

Wang et al., 1999

- Известный пример быстрой морфологической эволюции из-за мутаций в регуляторном районе: селекция кукурузы из теосинта.
 - Около 7 тыс. лет назад селекционеры-индейцы подобрали из разных популяций теосинта комплекс мутаций в промоторе гена *tb1* (teosinte-branched1), давший строение початка, характерное для современной кукурузы.
 - Эти мутации до сих пор существуют в популяциях теосинтов-дикоросов, что позволяет экспериментально повторить процесс [Wang et al., 1999].



after John Doebley,
<http://www.wisc.eduTehuacana>



Tehuacana maize

Генные сети – блочно-модульный принцип организации

- Генные сети эмбриогенеза можно разбить на блоки – небольшие генные сети, выполняющие ту или иную элементарную функцию.
- Блоки несут различную эволюционную нагрузку [Cherdantsev, Skobeeva, 2009]:
 - в одних блоках изменчивость и вариабельность является важным условием развития
 - другие (в частности, регуляторные) блоки являются более консервативными [56]
- По-видимому, это связано с тем, что ряд ГС входят в качестве блоков во многие другие структуры.
- Например, ГС апоптоза функционирует в составе
 - ГС онтогенеза [Meier P., 2000]
 - ГС сети иммунного [Krammer, 2000]
 - противоопухолевого ответа [Lowe, Lin, 2000]
 - ...

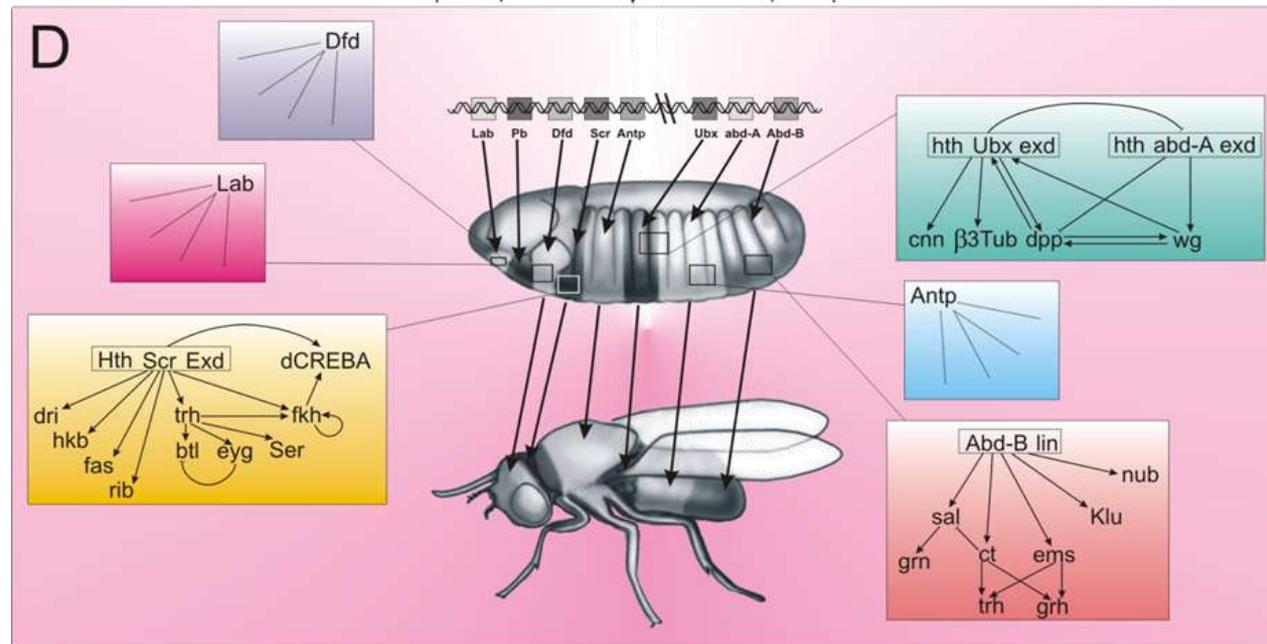
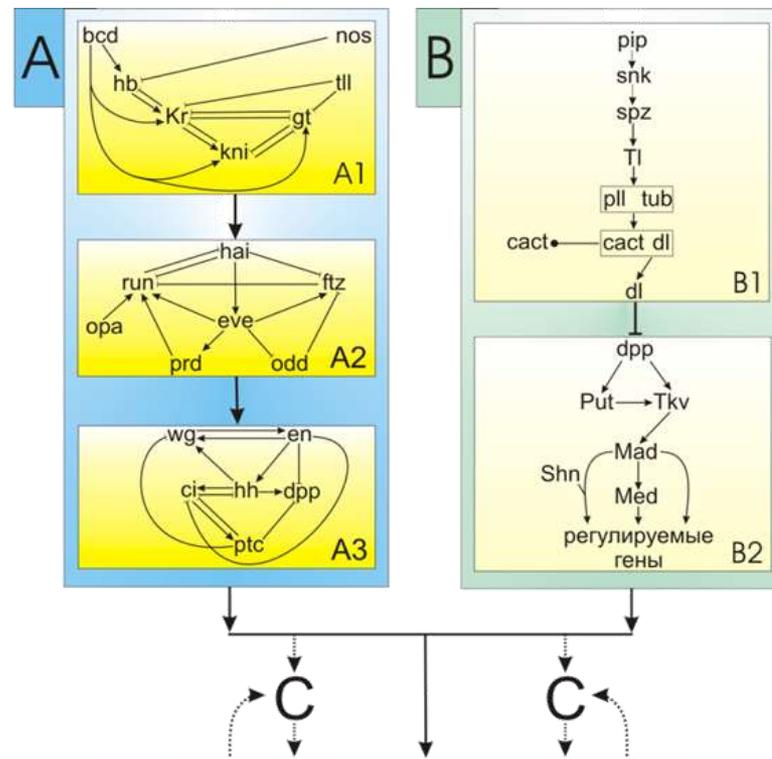
Общая схема генной сети эмбриогенеза *Drosophila melanogaster*

А - подсеть установления антерио-постериорной оси тела и ее спецификации.

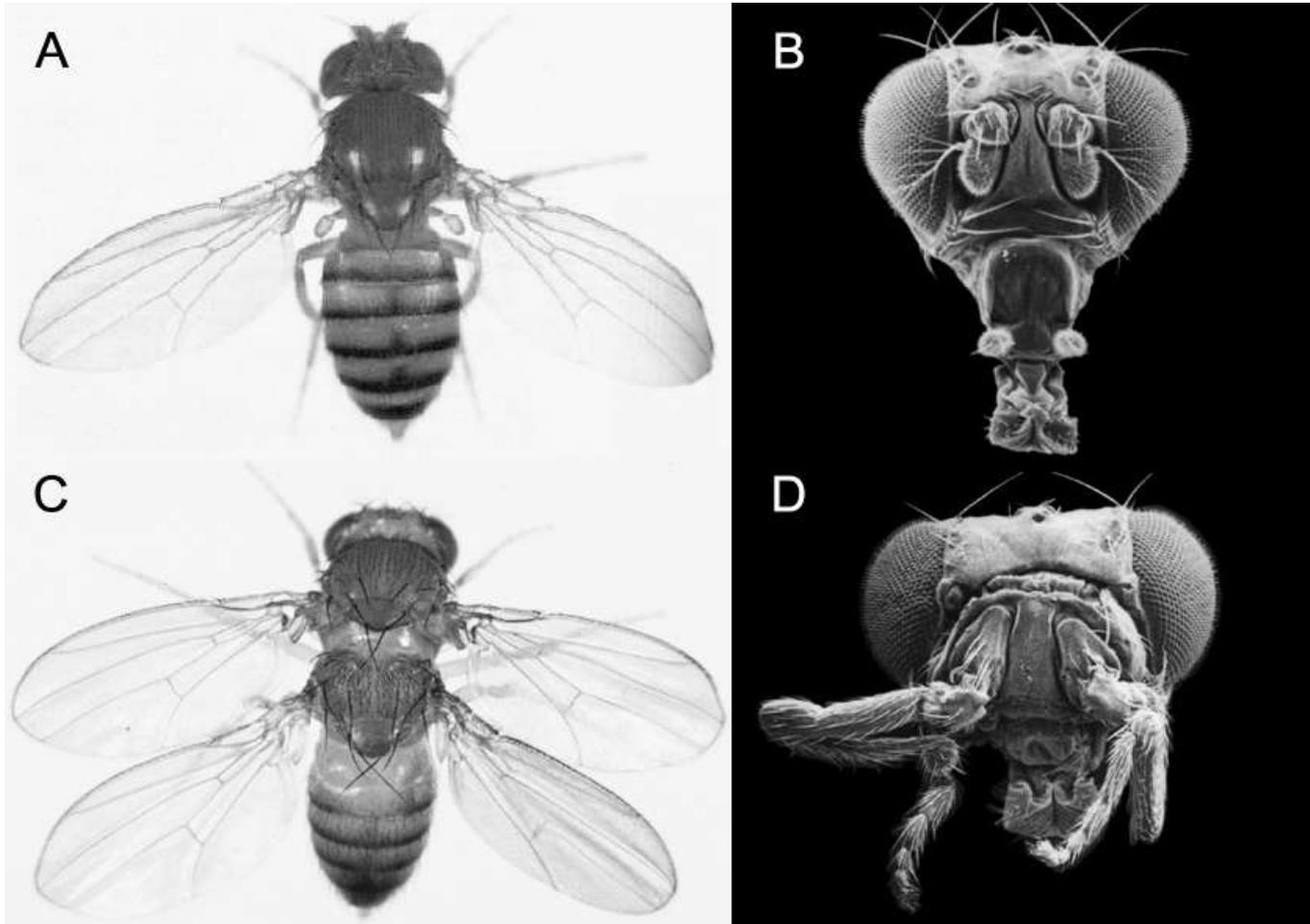
В - подсеть установления и спецификации дорзо-вентральной оси.

С - группа подсетей, контролирующих миграцию клеток.

Д - группа подсетей морфофункциональной спецификации сегментов тела.

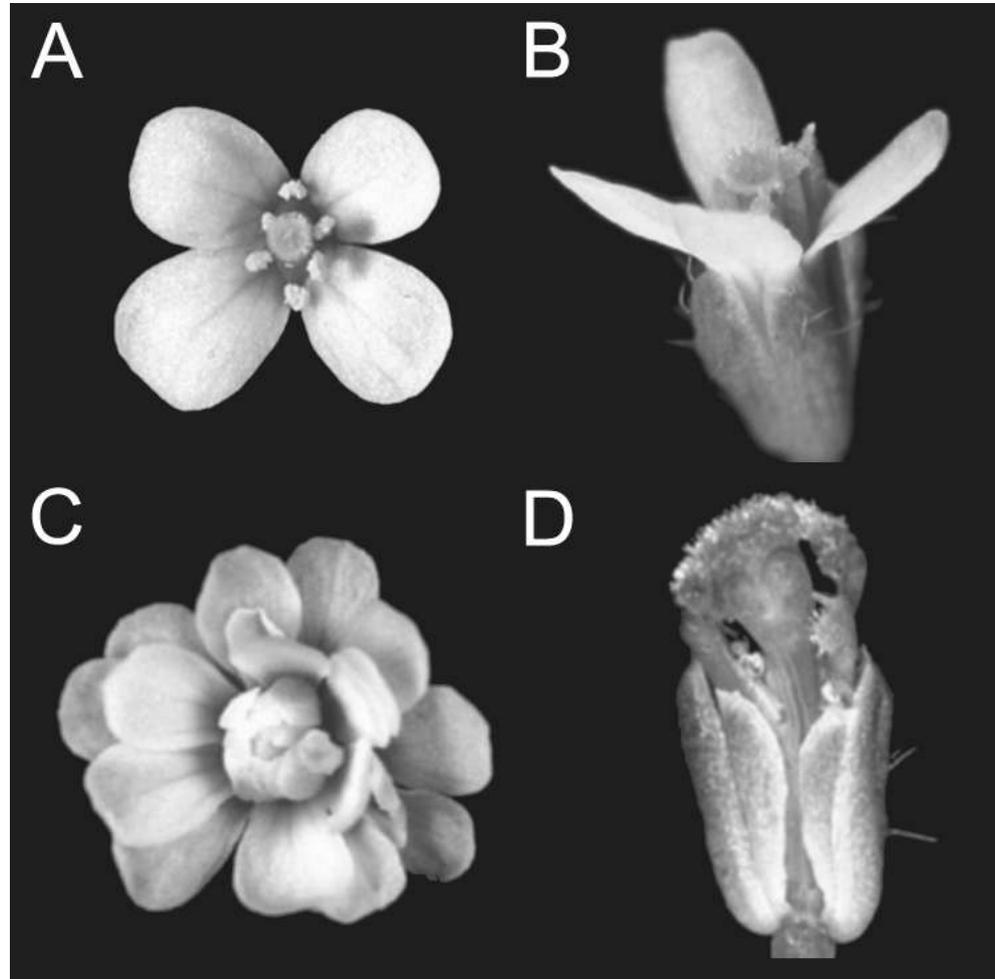


ГС гомеозисных генов – сети-интергаторы



. Гомеозисные мутации *D. melanogaster*. А – норма (вид с дорсальной стороны), С – мутация гена *Ultrabithorax* (фото Е. В. Lewis, [Brosius, 1999]). В – норма (фотография головы), D – мутация гена *Antennapedia* [Biehs et al., 1998].

ГС гомеозисных генов – сети-интергаторы



Гомеозисные мутации *A. thaliana* [Ayala et al., 1998]. А - норма (вид сверху), С - мутация гена AGAMOUS. В - норма (вид сбоку), D - мутация гена PISTILLATA

Влияние трансгенных MADS-белков на морфологию цветка арабидопсиса



SEP3;

Карлик, с ранним цветением, извитыми листьями и терминальным цветком

PI, AP3;

Цветок из двух рядов лепестков и тычинок (чашелистики замещаются лепестками и пестик тычинками)

PI, AP3, SEP3;

Первые истинные листья превращены в лепестки

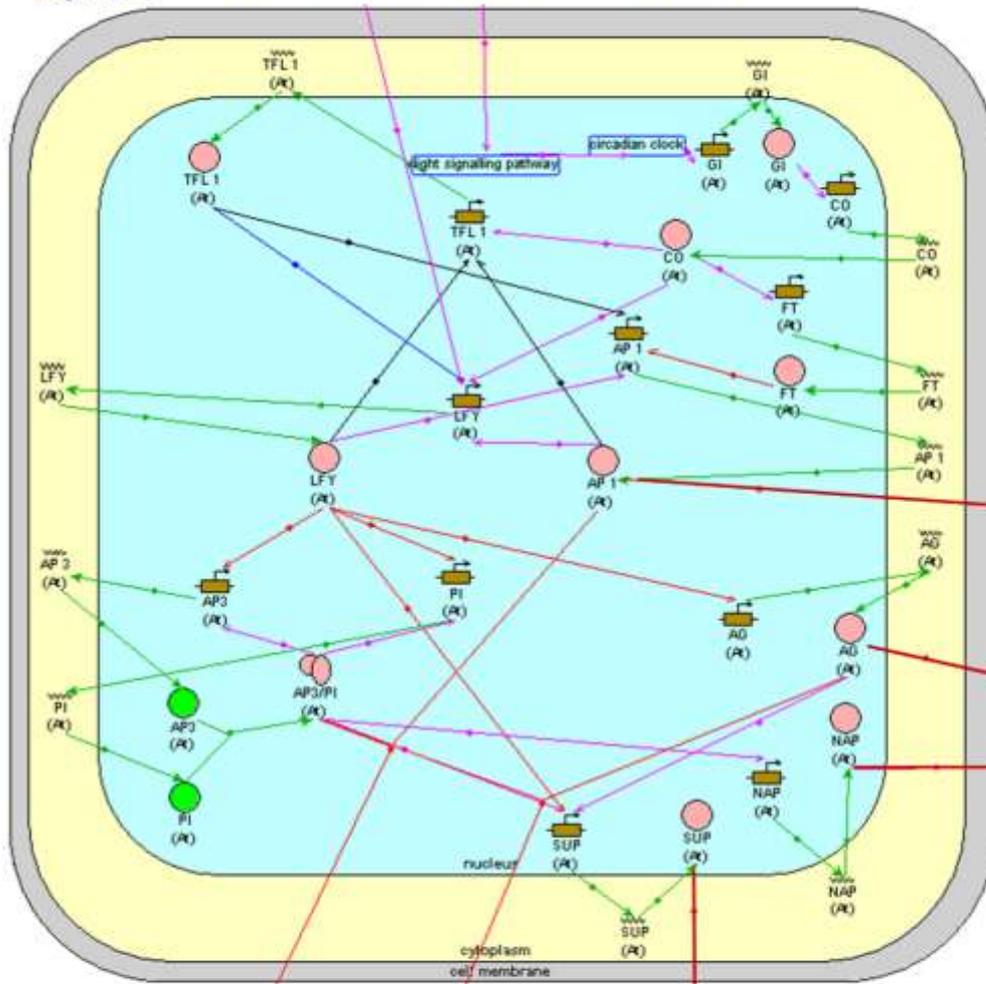
PI, AP3, AP1;

Стеблевые листочки превращены в лепестки

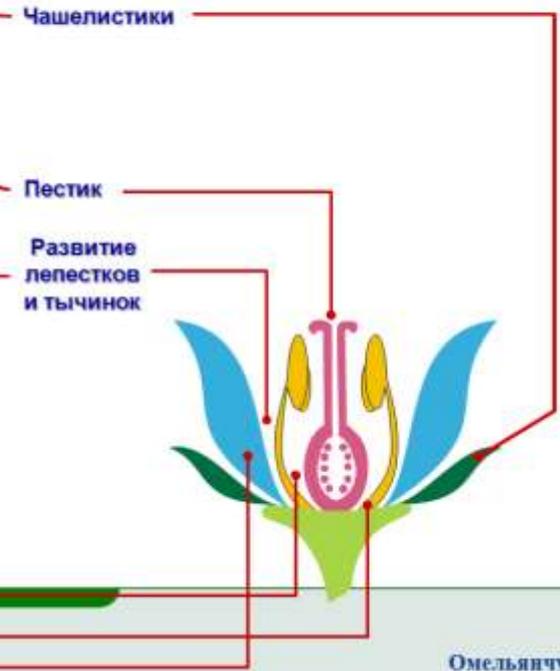
PI, AP3, SEP3, SAG;

Стеблевые листочки превращены в подобие тычинок, все органы цветка в тычинки или тычинко-подобные структуры

Вегетативная меристема Гиббереллины Короткий световой день



Стадия вегетативной меристемы

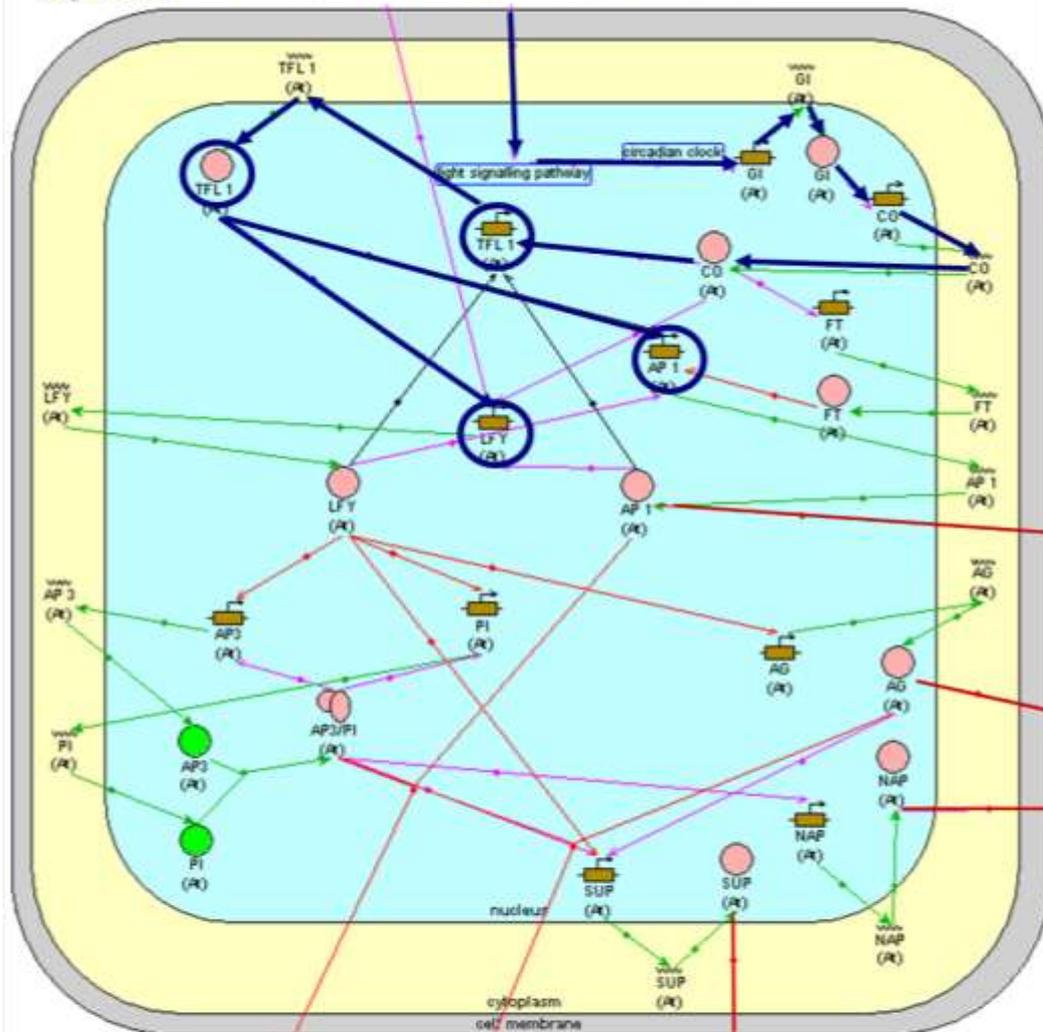


Лепестки Тычинки Граница между тычинками и пестиком

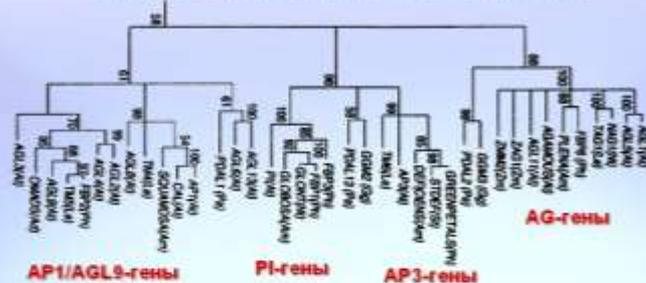
Вегетативная меристема

Гиббереллины

Короткий световой день



Филогенетическое дерево MADS-белков, контролирующих развитие цветка



Стадия вегетативной меристемы

Чашелистики

Пестик

Развитие лепестков и тычинок



Лепестки

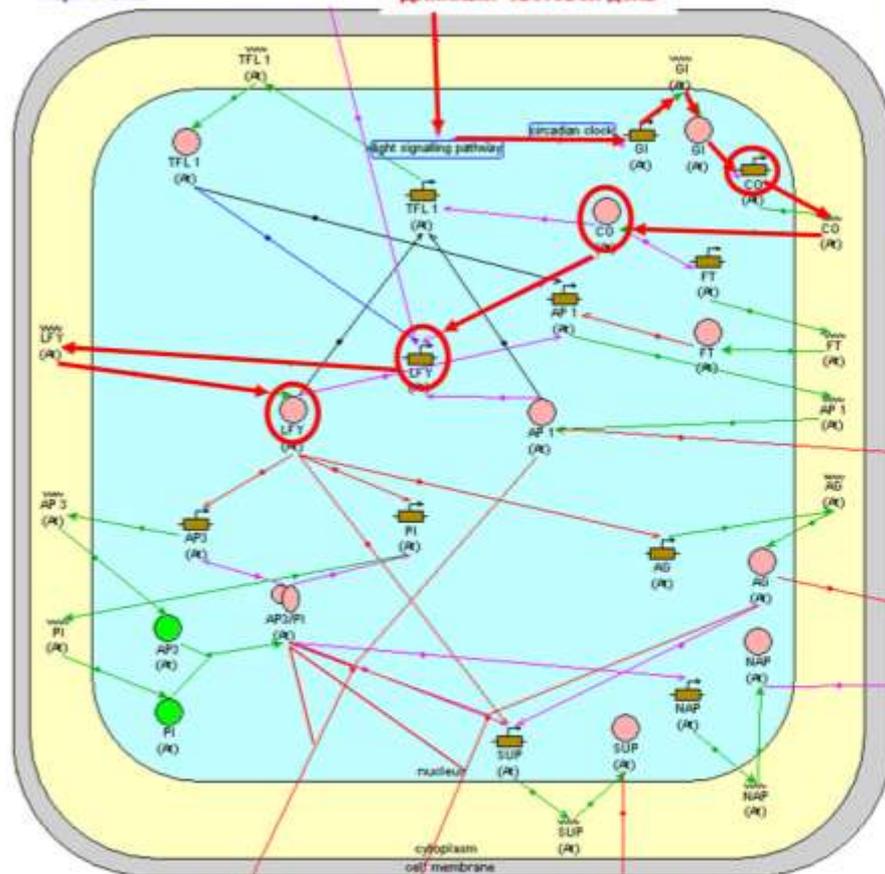
Тычинки

Граница между тычинками и пестиком

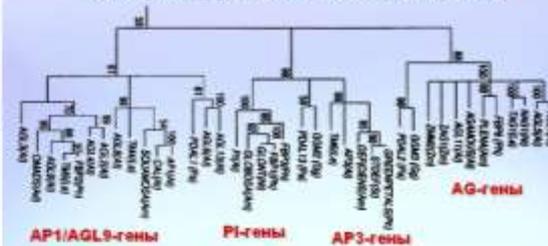
Вегетативная меристема

Гиббереллины

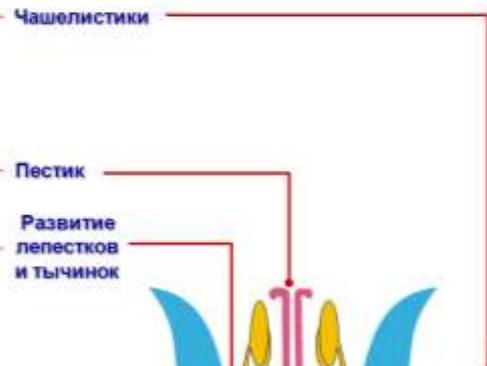
Длинный световой день



Филогенетическое дерево MADS-белков, контролирующих развитие цветка



Стадия вегетативной меристемы

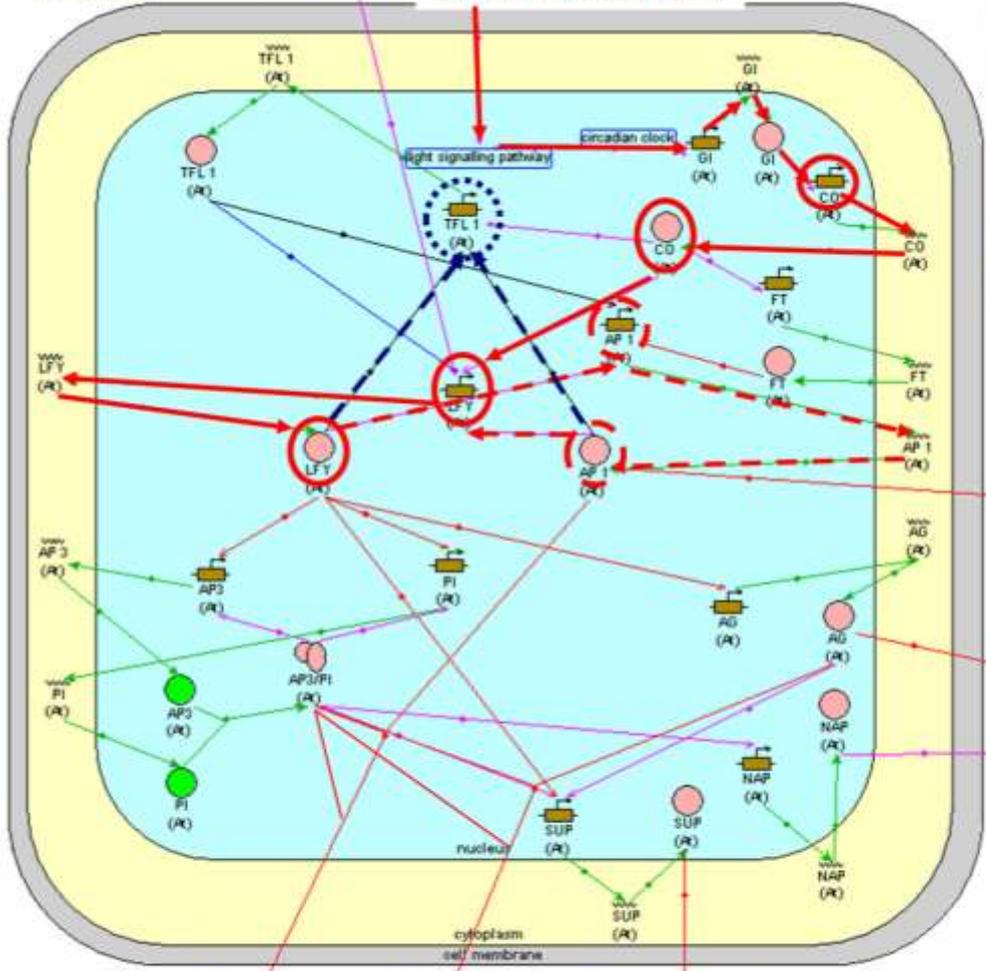


Лепестки

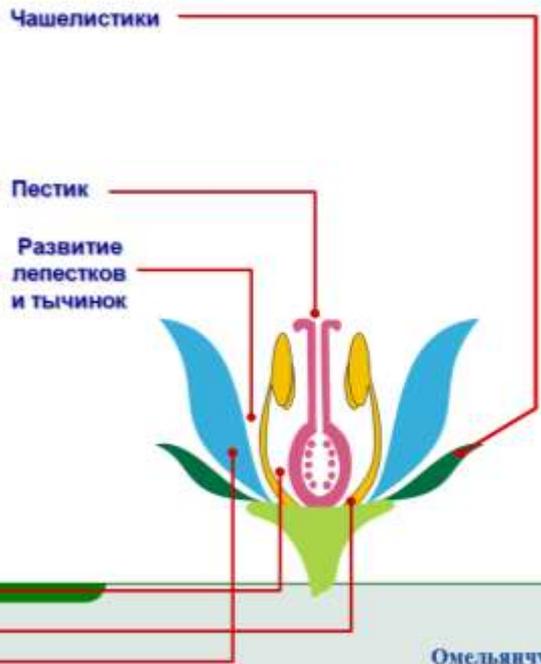
Тычинки

Граница между тычинками и пестиком

Вегетативная меристема Гиббереллины Длинный световой день



Стадия формирования цветка

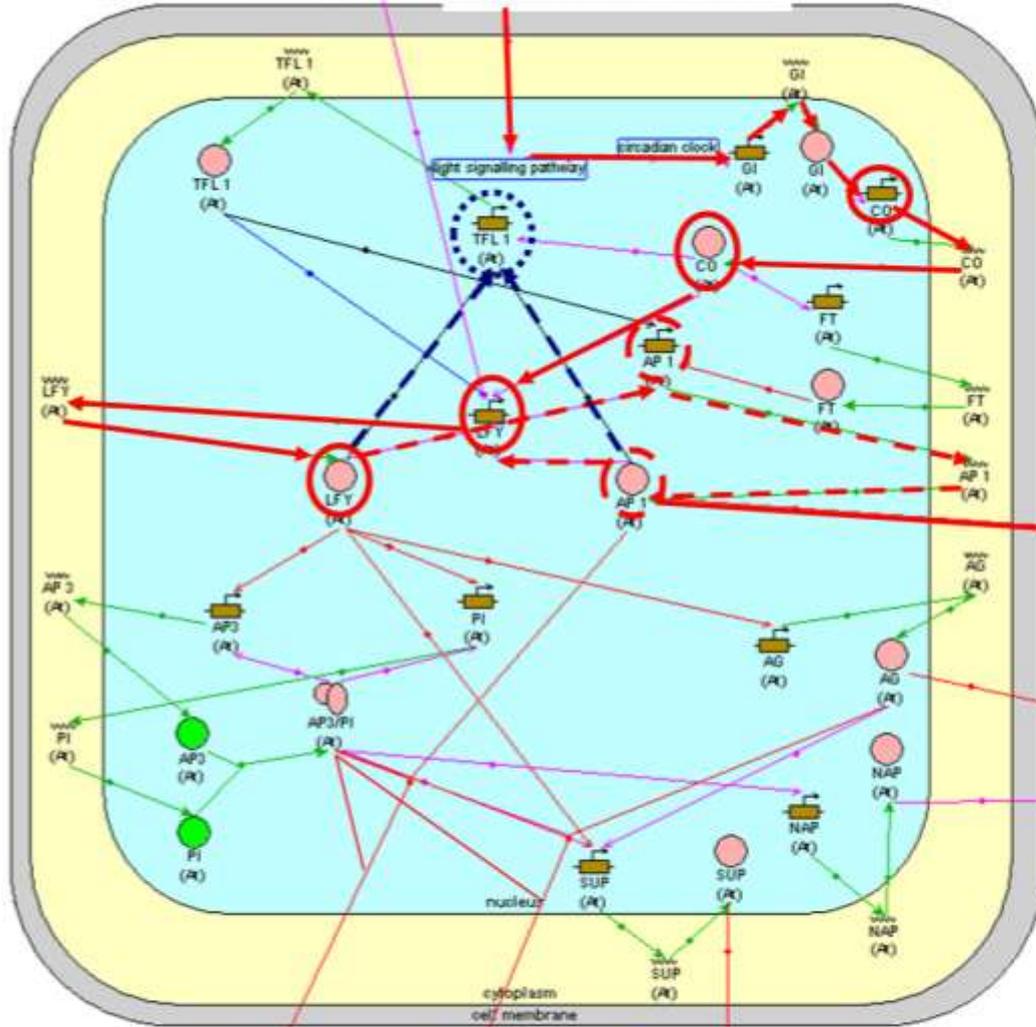


Лепестки Тычинки Граница между тычинками и пестиком

Вегетативная меристема

Гиббереллины

Длинный световой день



Стадия формирования цветка

Чашелистики

Пестик

Развитие лепестков и тычинок



Лепестки

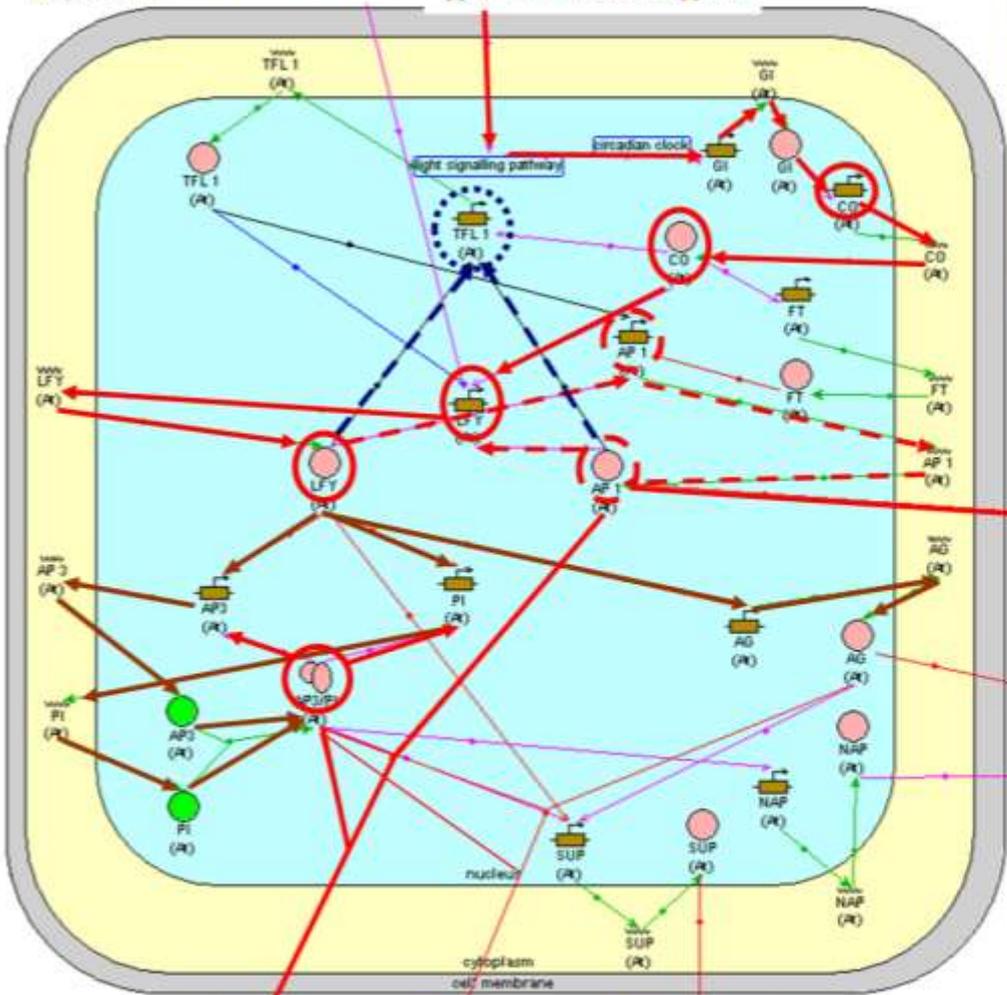
Тычинки

Граница между тычинками и пестиком

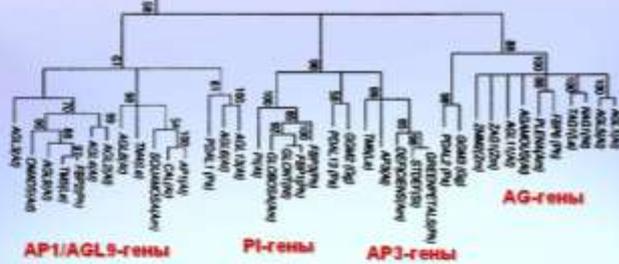
Вегетативная меристема

Гиббереллины

Длинный световой день



Филогенетическое дерево MADS-белков, контролирующих развитие цветка



Стадия формирования цветка

Чашелистики

Пестик

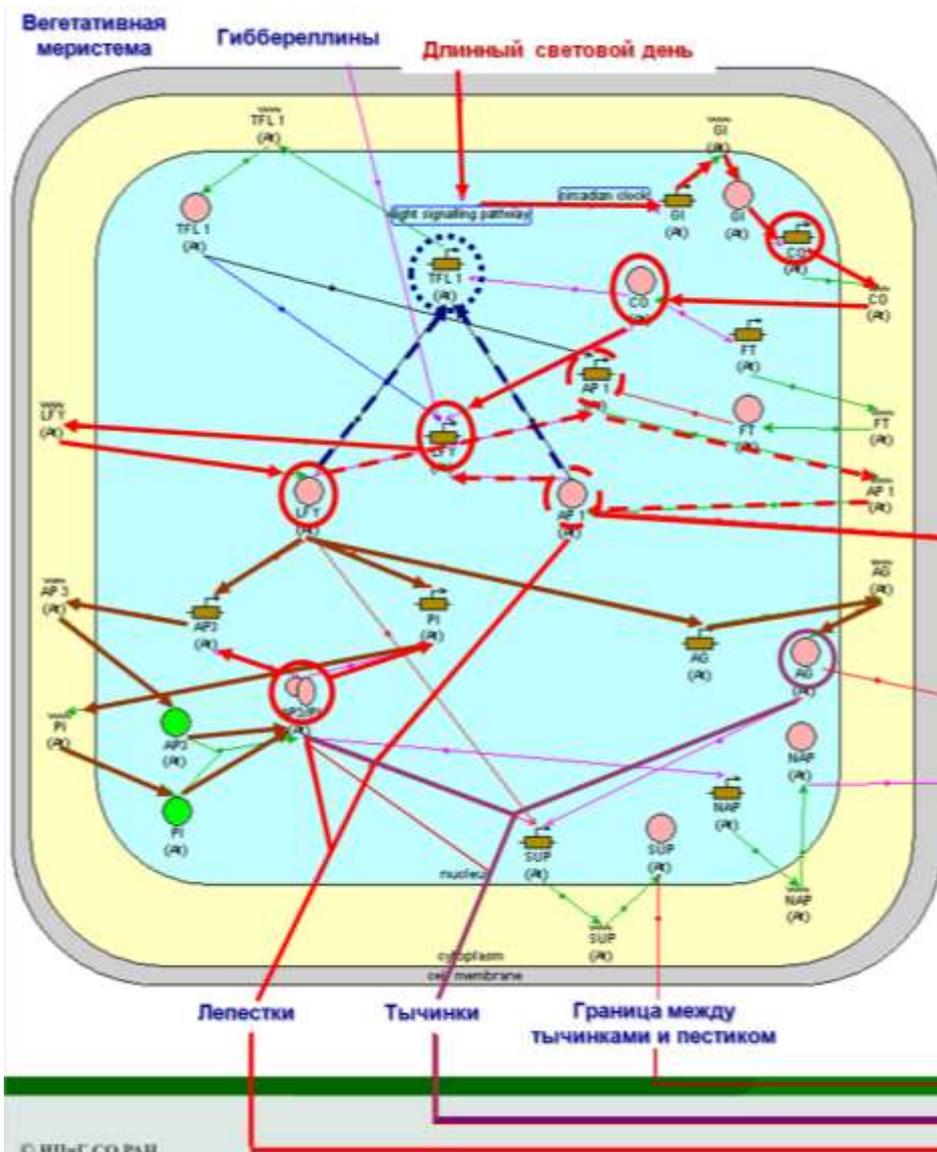
Развитие лепестков и тычинок



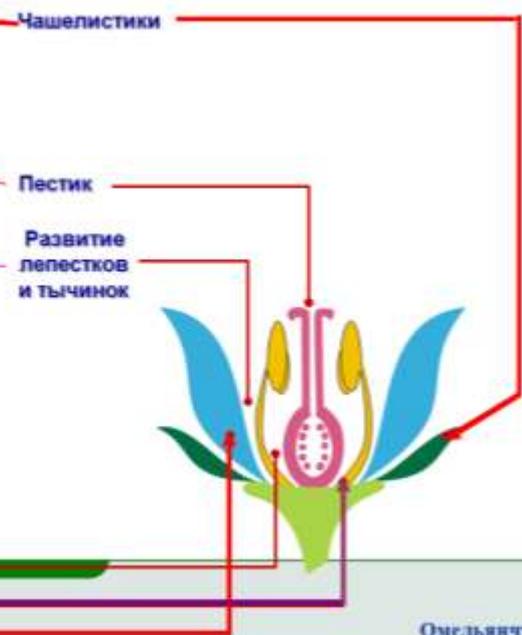
Лепестки

Тычинки

Граница между тычинками и пестиком



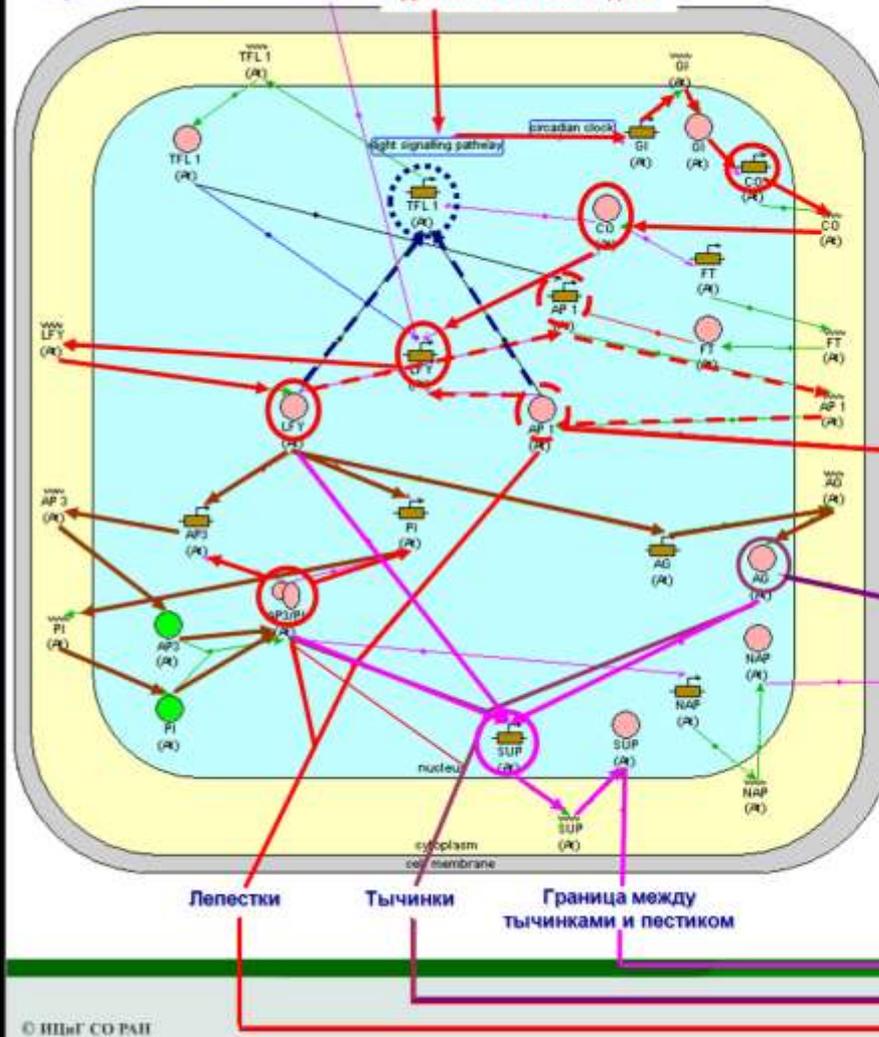
Стадия формирования цветка



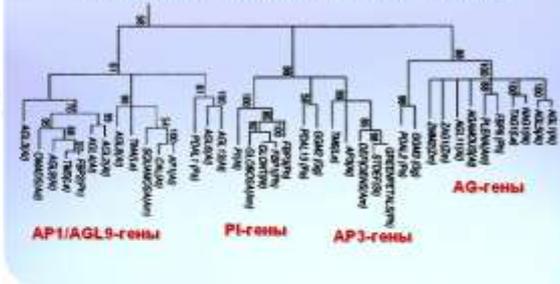
Вегетативная меристема

Гиббереллины

Длинный световой день



Филогенетическое дерево MADS-белков, контролирующих развитие цветка



Стадия формирования цветка

Чашелистики

Пестик

Развитие лепестков и тычинок



Лепестки

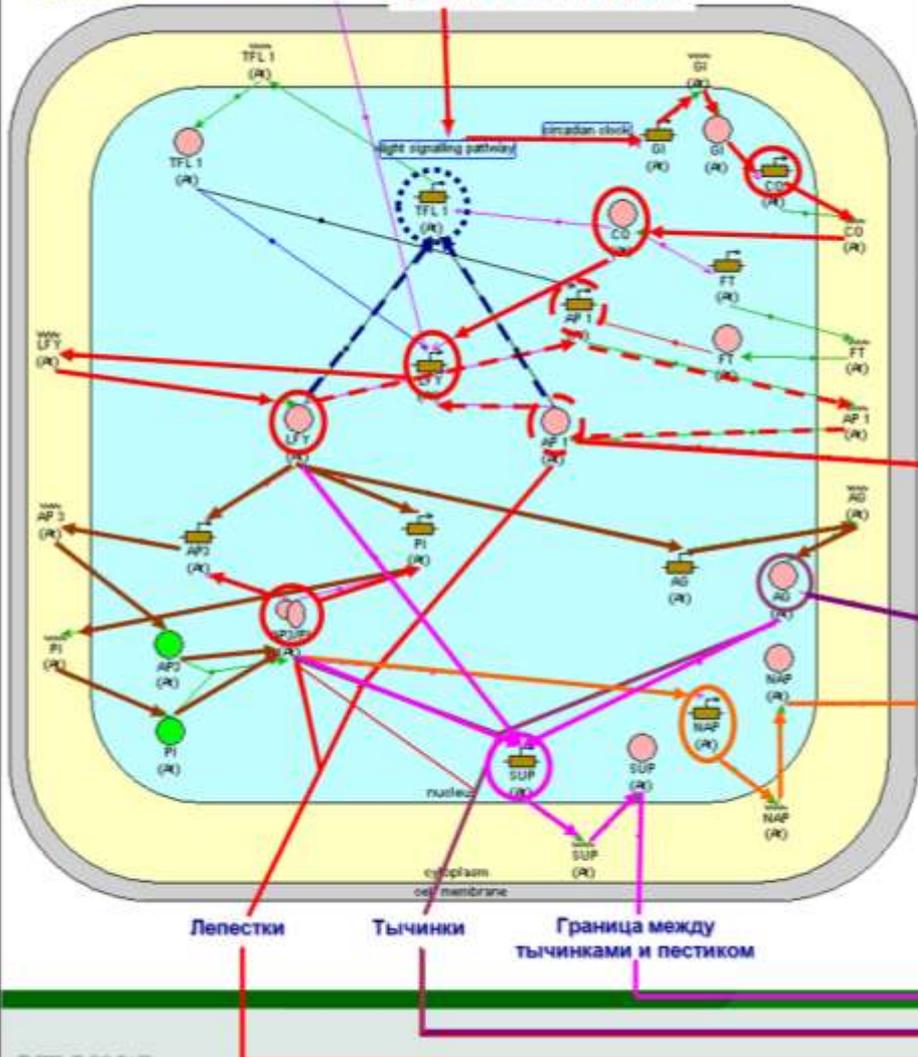
Тычинки

Граница между тычинками и пестиком

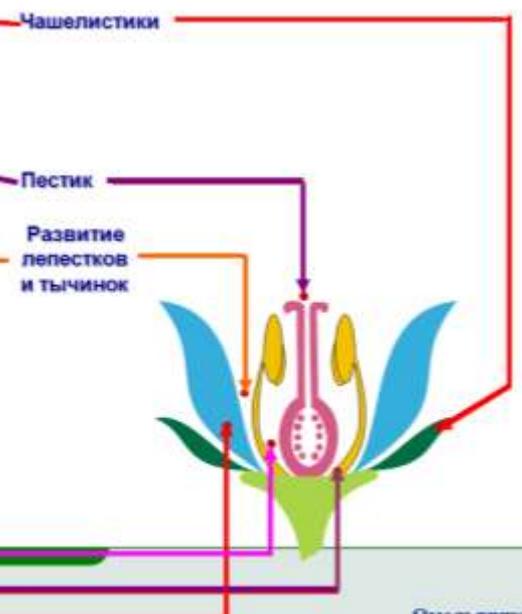
Вегетативная меристема

Гиббереллины

Длинный световой день



Стадия формирования цветка

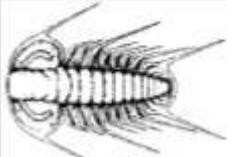
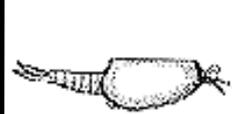
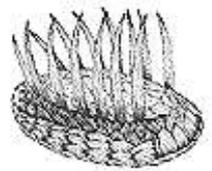


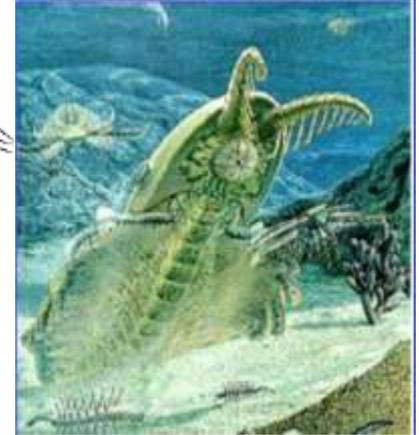
Кембрийский взрыв – множественные дубликации гомеозисных генов

- Молекулярная филогения свидетельствует, что множественные дубликации Нох-генов предшествовали «кембрийскому взрыву», в ходе которого в палеонтологической летописи появилось всё разнообразие свободноживущих типов билатеральных животных (Bilateria)
 - [Ferrier, Holland, 2001; Balavoine et al., 2002; Peterson, Eernisse, 2001].
- Сходная картина выявлена и для растений – дубликации MADS-генов, ответственных за формирование цветка, предшествовали возникновению цветковых растений
 - [Lawton-Rauh, 2000].

Адаптивная эволюция гомеозисных генов во время Кембрийского взрыва

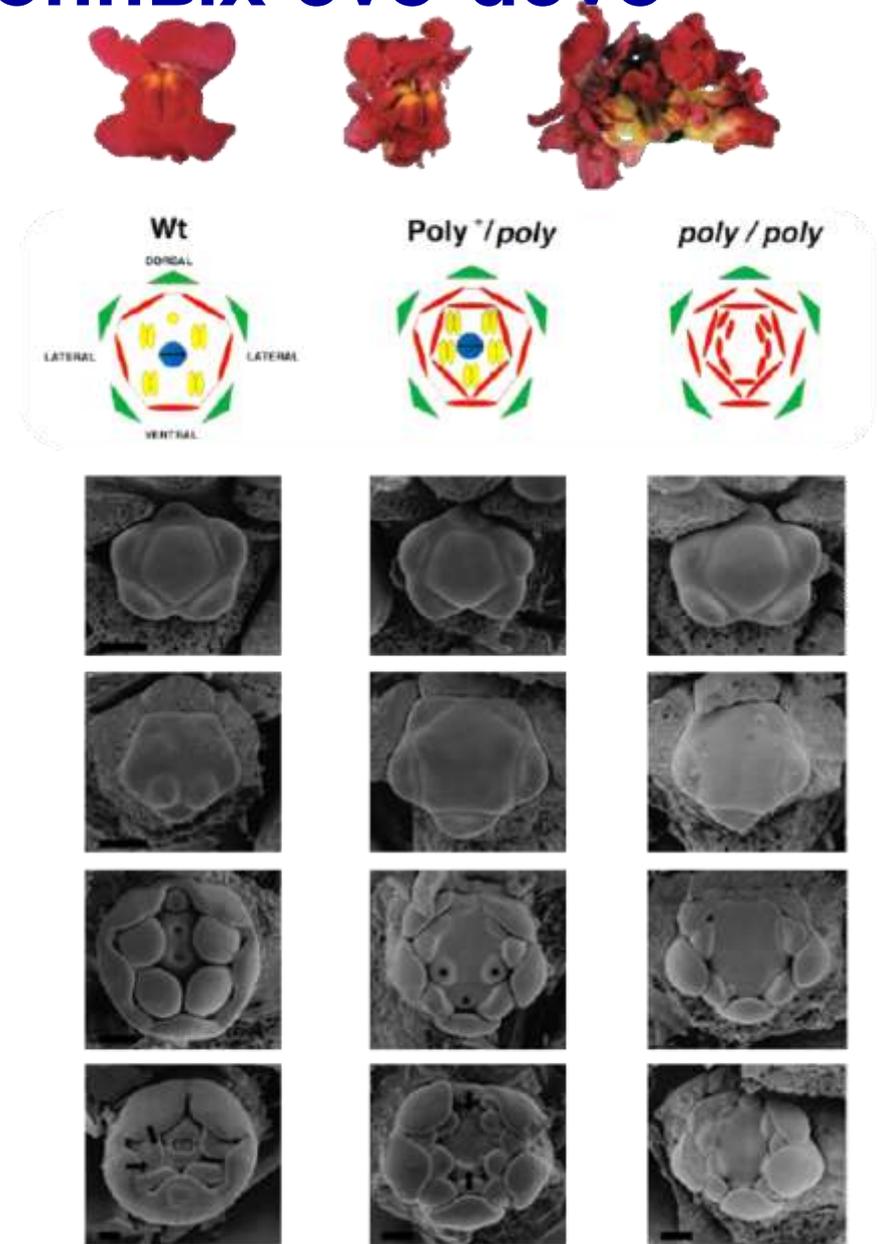


 Annelida <i>Canada</i>	 Velvet worm(?) <i>Aysheaia</i>	 Arthropoda <i>Sidneya</i>	 Arthropoda <i>Leanchoilia</i>
 Priapulida <i>Ottoia</i>	 Trilobita <i>Albertella</i>	 Crustacea <i>Perspicularis</i>	 Crustacea <i>Canadapsis</i>
 Chordata <i>Pikaia</i>	 Trilobita <i>Olenoides</i>	 Crustacea <i>Waptia</i>	 ? <i>Hallucigenia</i>
 ? <i>Opabinia</i>	 ? <i>Amiskwia</i>	 ? <i>Anomalocaris</i>	 ? <i>Wiwaxia</i>



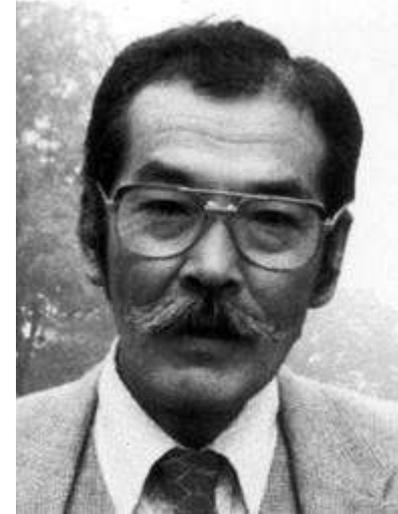
Проблемы сальтационных evo-devo теорий

1. Мутация *polypetala* изменяет паттерн экспрессии гена *Plena*.
2. В результате формируется цветок с несколькими рядами лепестков.
3. В верхнем ряду показаны цветы *Antirrhinum* (слева – направо: дикий тип, *Poly+ / poly*, *poly / poly*).
4. Ниже даны схемы строения цветов и стадии их развития.



Проблемы сальтационных evo-devo теорий и сценарии их преодоления - дупликации

- Решение: дупликации, мегадупликации и полиплоидизация
 - Дуплицированная копия может приобрести новые свойства, в то время как её паралог продолжает выполнять прежние функции ([Оно, 1973] – ещё в рамках СТЭ)
 - Дупликация может уменьшить степень интегрированности геной сети, когда одни и те же гены участвуют в нескольких блоках, и снизить плейотропный эффект мутаций ([Шмальгаузен, 1968], [Уоддингтон, 1975])



Оно С.

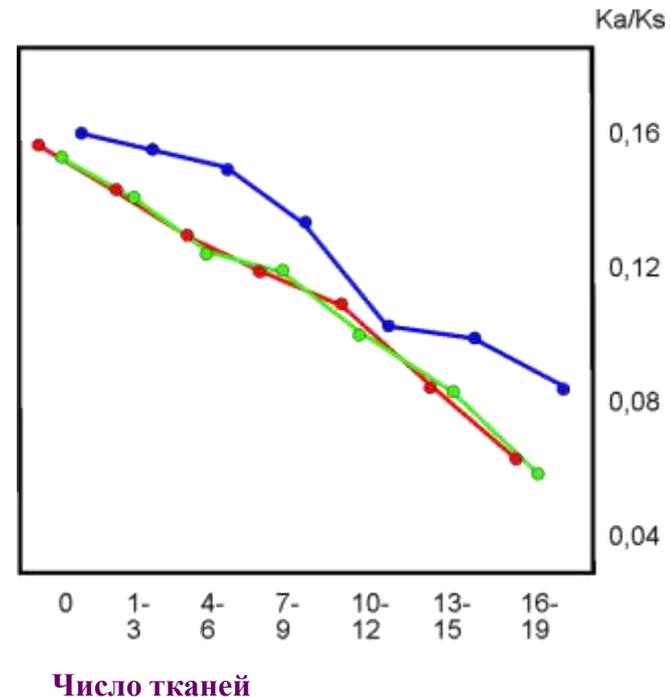


Уоддингтон К.

Проблемы сальтационных evo-devo теорий и сценарии их преодоления - дупликации

- Экспериментальное подтверждение
 - у млекопитающих гены, экспрессирующиеся в одной ткани, в 3-4 раза чаще фиксируют несинонимичные замены, чем гены, экспрессирующиеся в остальных 16 и более тканях [Duret, Mouchiroud, 2000]

Красная линия – Ka человек-грызуны;
зеленая линия – Ka/Ks человек-грызуны;
синяя линия Ka/Ks мышь-крыса



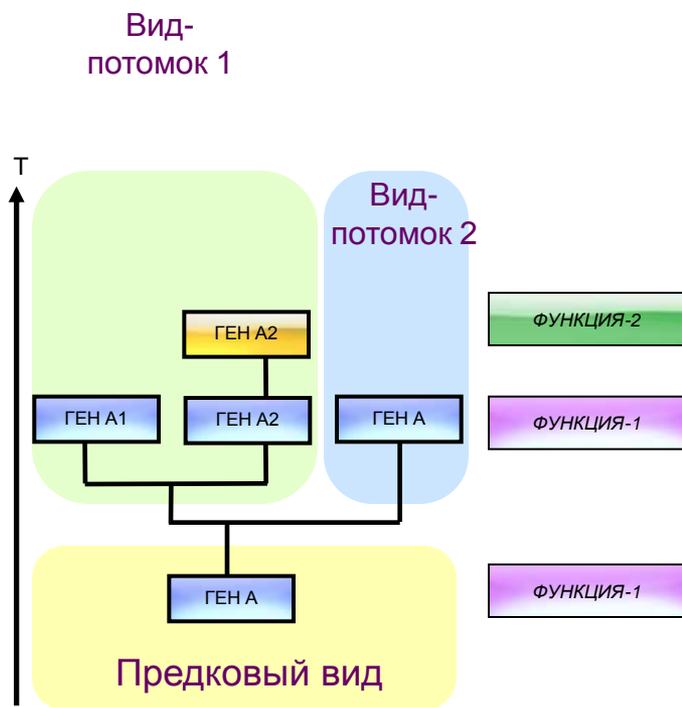
Проблемы сальтационных evo-devo теорий и сценарии их преодоления - дупликации

- В то же время
 - если мутации не подвержены отбору, с высокой вероятностью одна из копий станет псевдогеном
 - необходима функциональная нагрузка обеих копий, например разнесение их экспрессии во времени (экспрессия на разных стадиях развития) и в пространстве (экспрессия в разных органах и тканях) [Родин и др., 2005; Liu et al., 2005; Klüver et al., 2005]
 - У многоклеточных с их обилием тканей и большими размерами гораздо больше шансов разнести экспрессию паралогов во времени и пространстве: лишь 8% генов у дрожжей остаются дублированными, остальные 92% возвращаются к состоянию одной копии, а у позвоночных, в среднем, остаются дублированными 50% генов [Prince, Pickett, 2002].

Проблемы сальтационных evo-devo теорий и сценарии их преодоления - дупликации

Эволюционная дивергенция приматов сопровождалась многократными дупликациями гена morpheus и его адаптивной эволюцией. Критерий адаптивной эволюции: $Nn/Ns > 1$ (Кимура, 1984)

Схема приобретения геном новой функции в результате дупликации



Отношение Nn/Ns количества несинонимических (Nn) и синонимических (Ns) замен, фиксировавшихся в ходе эволюционной дивергенции последовательностей гена morpheus приматов.

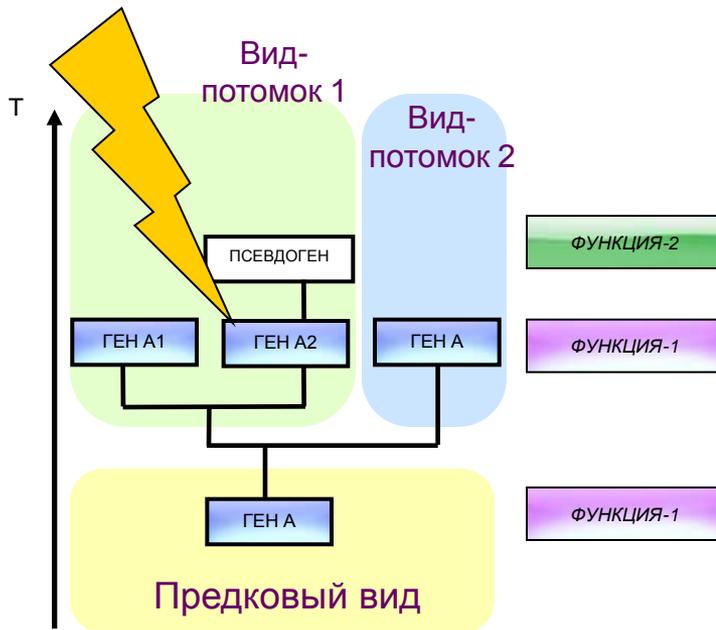
Сравнимая пара последовательностей		Nn/Ns
HSA	PRT	4.5
HSA	PPY	3.61
HSA	HKL	3.52
HSA	OW	13.00
PTR	OW	11.75
PTR	OW	7.78
HSA	HAS	4.75

HSA –Homo sapiena, PTR –Pan troglodytes, GGO –Gorilla gorilla, PPY – Pongo pygmaeus, HKL –Hylobates klossi, OW –Old World monkeys.

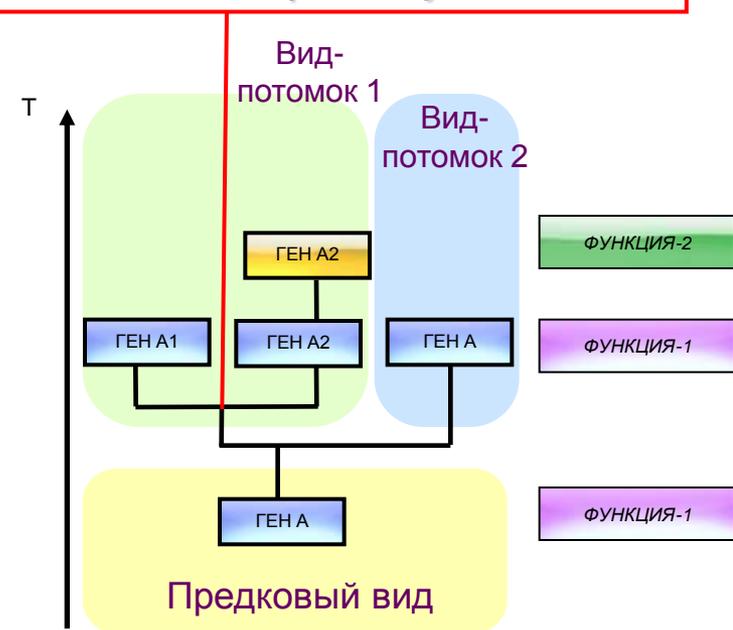
ДУПЛИКАЦИЯ КАК МЕХАНИЗМ ПРОГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Эволюционная дивергенция приматов сопровождалась многократными дупликациями гена *torpheus* и его адаптивной эволюцией. Критерий адаптивной эволюции: $Nn/Ns > 1$ (Кимура, 1984)

Мутации, не элиминируемые отбором



Разнесение экспрессии во времени (по разным стадиям онтогенеза) и/или пространстве (по разным тканям или органам)

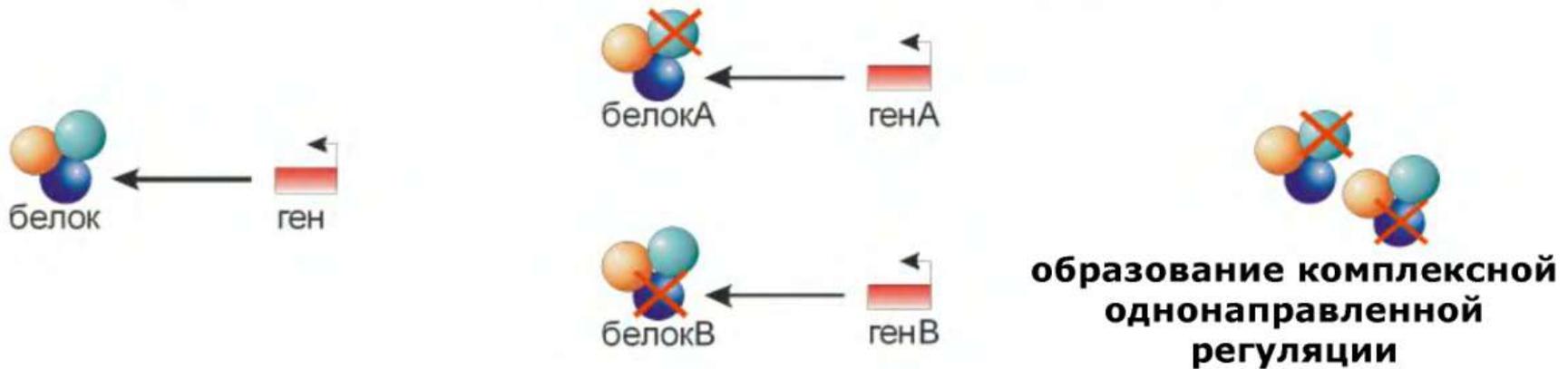


Проблемы сальтационных evo-devo теорий и сценарии их преодоления - субфункционализация

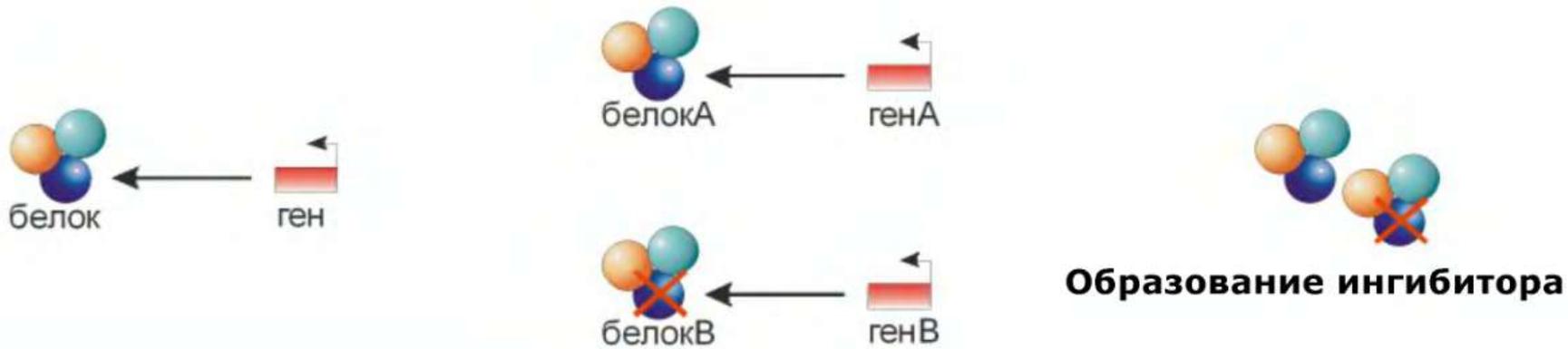
- оба паралога фиксируют мутации, повреждающие комплементарные функции
- оба паралога выполняют функцию, с которой раньше справлялся единственный предковый ген (модель DDC – duplication, degradation, complementation) [Lynch, Force, 2000]

Проблемы сальтационных evo-devo теорий и сценарии их преодоления - субфункционализация

Дупликация – деградация – комплементация



Дупликация – деградация – аттенуация



(по Turnaev et al., 2010)

Решение проблем сальтационизма с точки зрения теории генных сетей

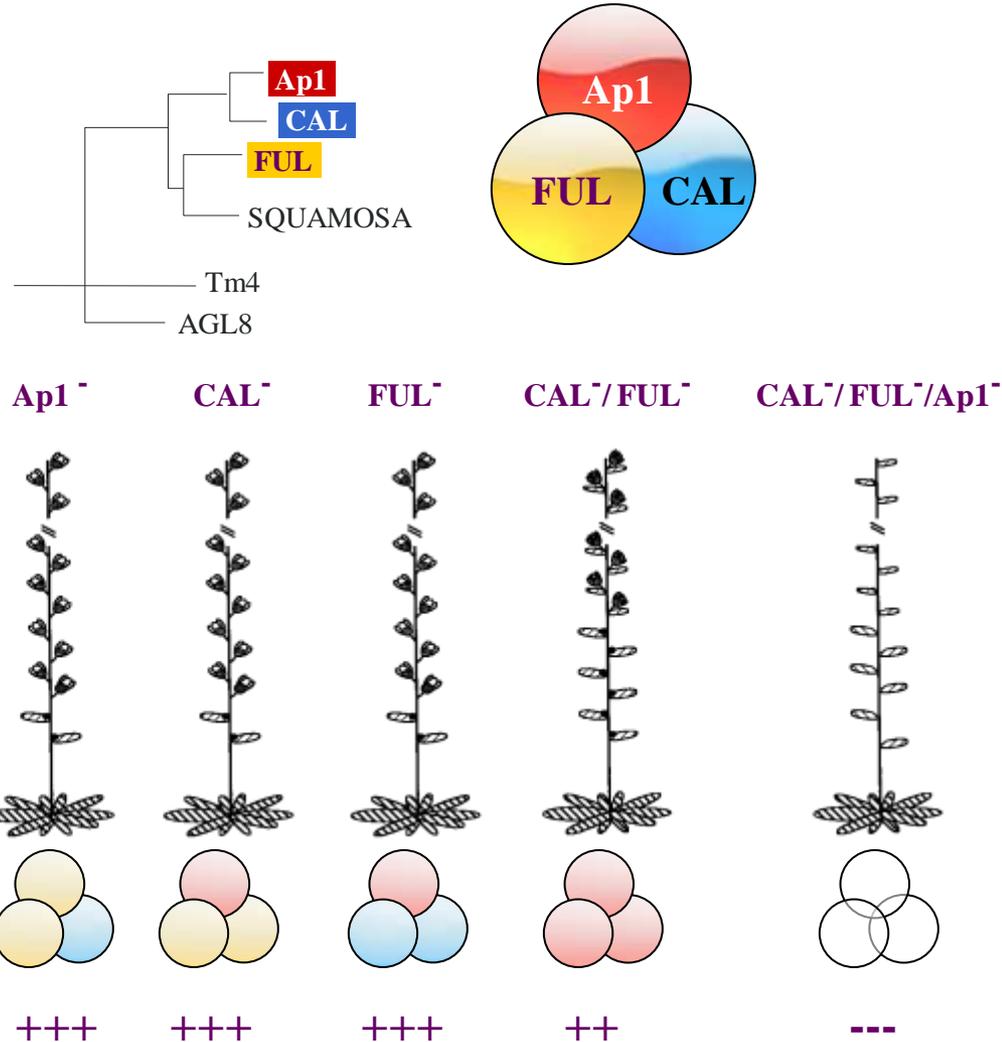
- Одна макромутация с ярко выраженным фенотипическим эффектом заменяется на серию последовательных мутаций, постепенно всё более и более (лавинообразно???) реорганизующих генные сети [Akam, 1998]

Development. 1993. 119 (3): 721-743,

Cell. 1992. 69 (5): 843-859,

Plant Cell. 1990. 2 (8): 741-753,

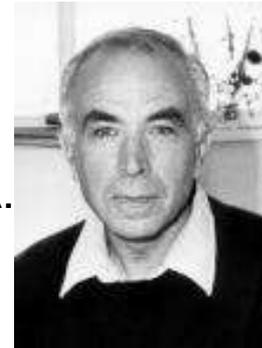
Development. 2000. 127 (4): 725-734



Эпигенетическая теория ЭВОЛЮЦИИ

- Два способа образования новых структур:
 - Силовой – изменение в системе является однозначным отображением мутации и, следовательно, может быть протестировано отбором непосредственно. Это соответствует эволюции биохимических признаков
 - Параметрический – мутация переводит систему в неустойчивое состояние, изменяя таким образом вероятность осуществления того или иного варианта её функционирования. Таким способом эволюционируют сложные морфофизиологические признаки
- При этом непосредственным предметом эволюции являются не отдельные гены, а целостные системы развития (генные сети)

Шишкин М.А.

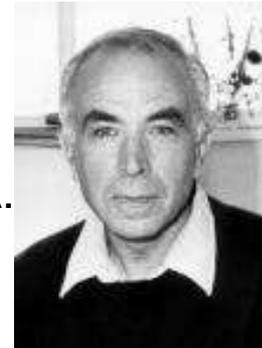


- *Шишкин М.А.* Эволюция как эпигенетический процесс. // В кн.: Современная палеонтология. Ред. Меннер В.В., Макридин В.П. М.: Недра, 1988. С. 142-169.
- *Шишкин М.А.* Закономерности эволюции онтогенеза. // В кн.: Современная палеонтология. Ред. Меннер В.В., Макридин В.П. М.: Недра, 1988. С. 169-209.

Эпигенетическая теория ЭВОЛЮЦИИ

- Фенотип – основной субстрат отбора
- Отбор не только фиксирует полезные изменения, но и принимает участие в их создании
- основополагающее влияние на наследственность оказывает не геном, а эпигенетическая система (ЭС) — совокупность факторов, воздействующих на онтогенез
- Наследуется общая организация ЭС, формирующая организм в ходе его развития, причём отбор ведёт к стабилизации ряда последовательных онтогенезов, устраняя отклонения от нормы (**морфозы**) и формируя устойчивую траекторию развития (**креод**).

Шишкин М.А.

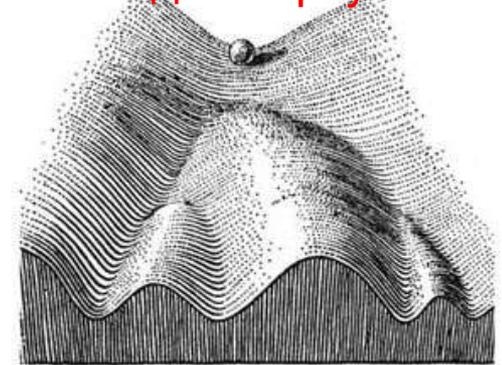


- *Шишкин М.А.* Эволюция как эпигенетический процесс. // В кн.: Современная палеонтология. Ред. Меннер В.В., Макридин В.П. М.: Недра, 1988. С. 142-169.
- *Шишкин М.А.* Закономерности эволюции онтогенеза. // В кн.: Современная палеонтология. Ред. Меннер В.В., Макридин В.П. М.: Недра, 1988. С. 169-209.

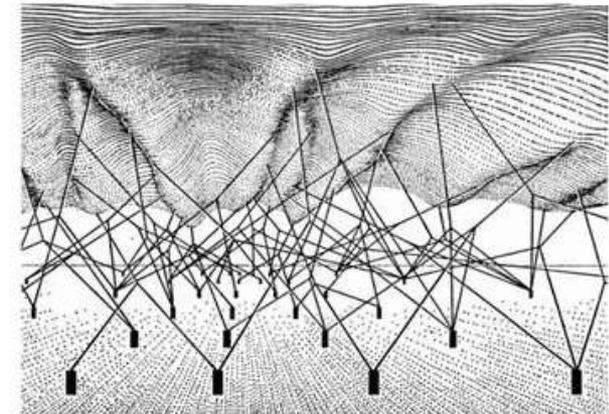
Эпигенетическая теория эволюции

- Эволюция же по ЭТЭ заключается в преобразовании одного креода в другой при возмущающем воздействии среды.
- В ответ на возмущение ЭС дестабилизируется, в результате чего становится возможным развитие организмов по отклоняющимся путям развития, возникают множественные морфозы.
- Некоторые из этих морфозов получают селективное преимущество, и в течение последующих поколений их ЭС вырабатывает новую устойчивую траекторию развития, формируется новый креод.

вид «сверху»



а

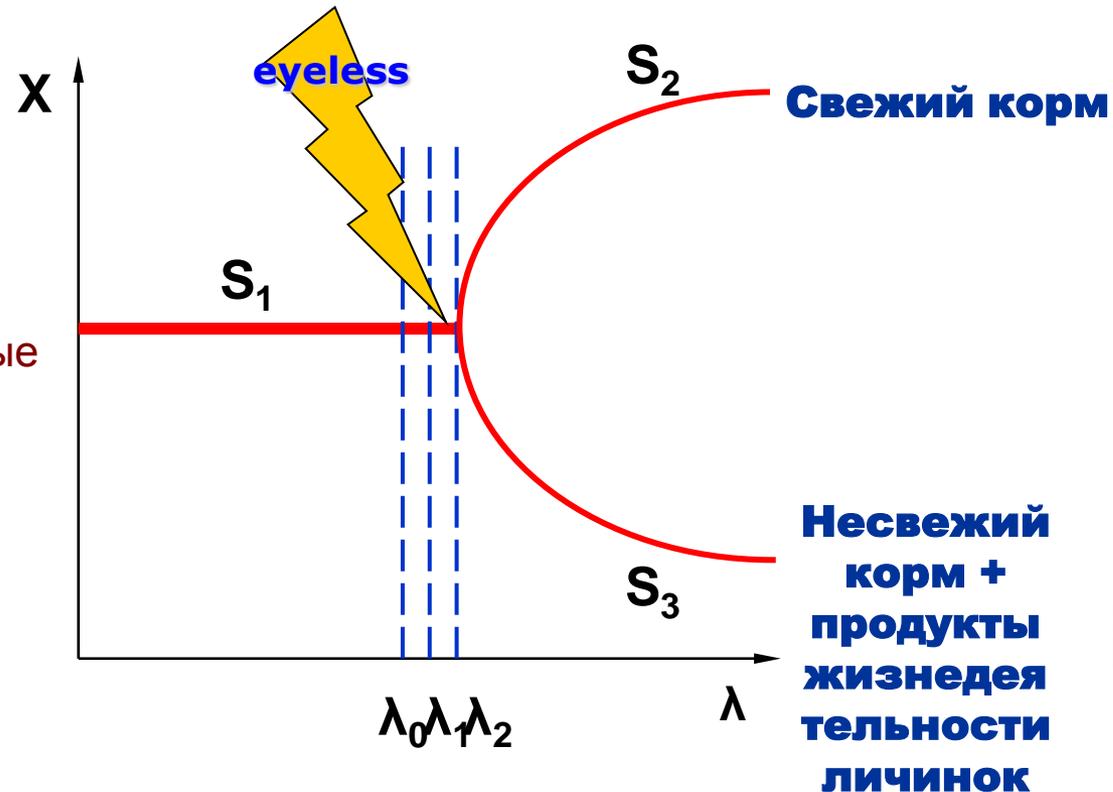


б

вид «снизу»

а) система развития в виде «эпигенетического ландшафта», показывающего возможности траектории онтогенеза
б) нелинейная природа соотношению между ролью индивидуальных генов, функционирующих в ходе развития, и структурой эпигенетического ландшафта (по Waddington, 1957) [Шишкин, 2011]

Синтез эпигенетических и мол.-ген. данных

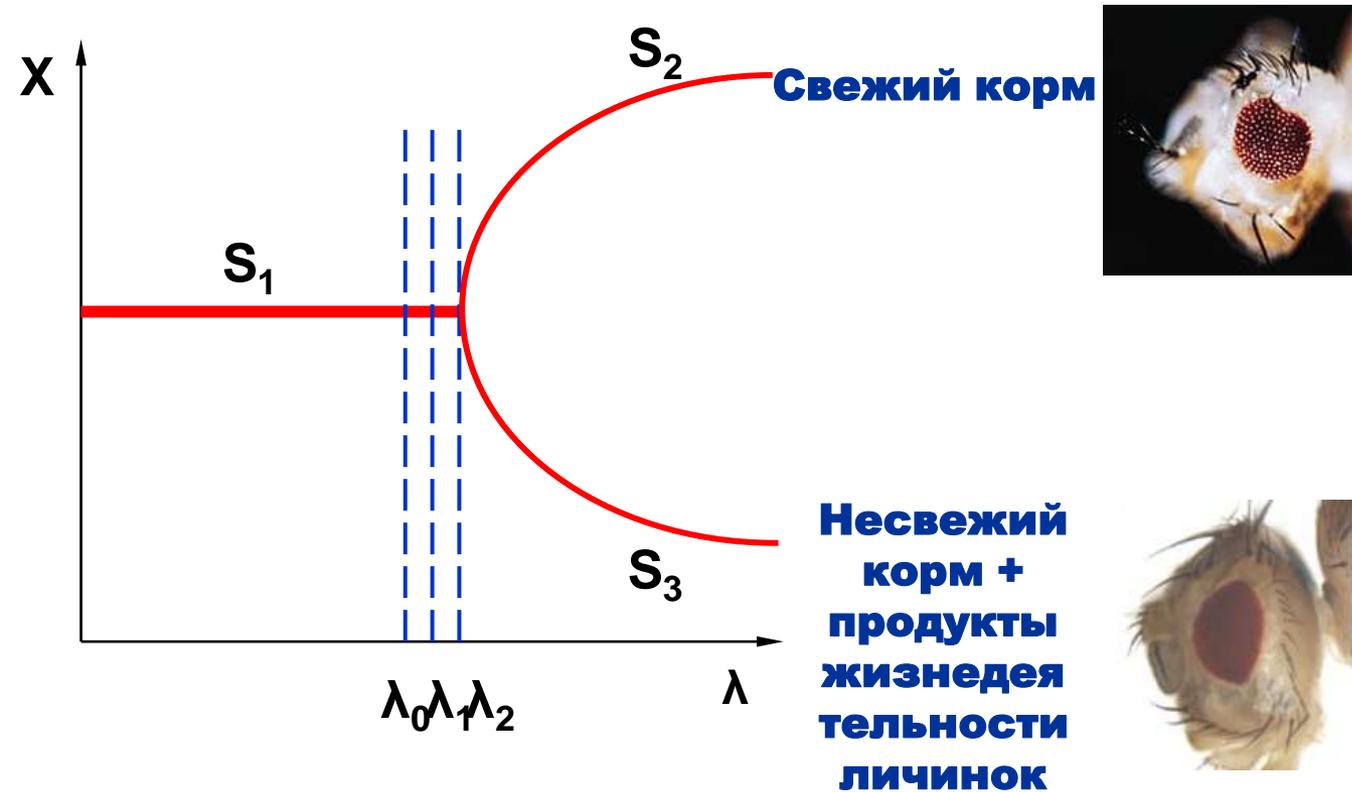


S_1 – автономная траектория развития;

S_2 и S_3 – альтернативные траектории развития, реализующиеся от значения регуляторного параметра λ .

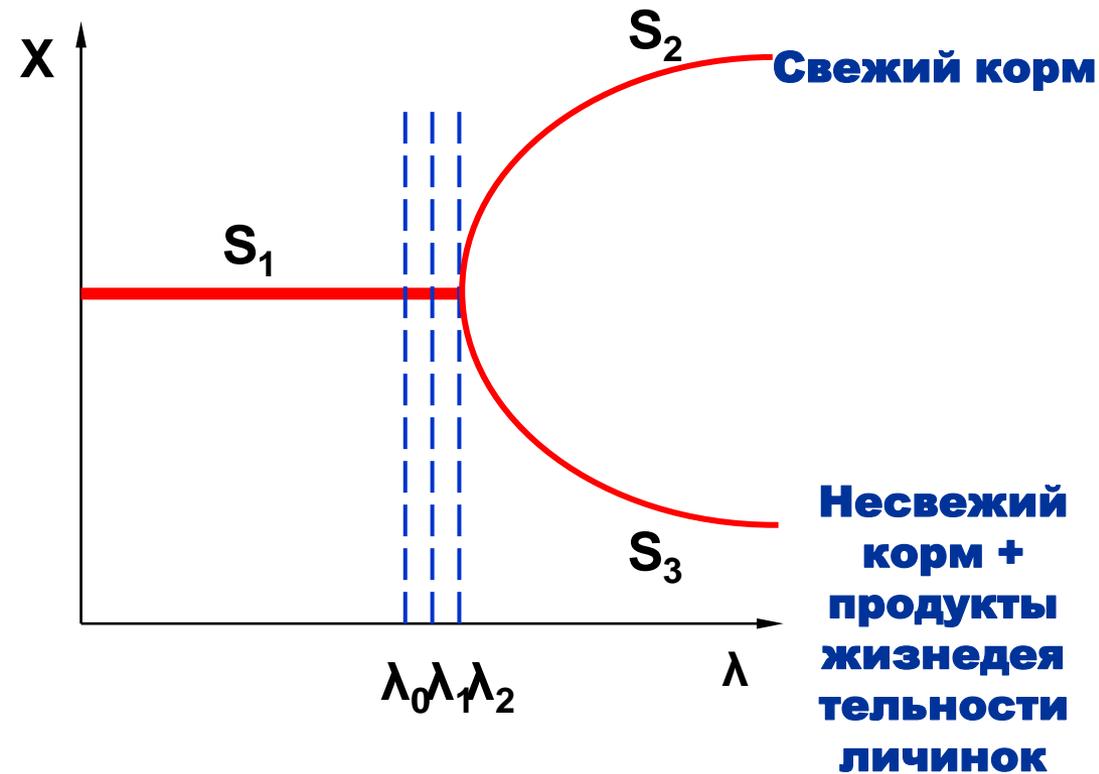
- Мутация *eyeless* – развитие глаза стало зависимым от внешней среды.
- Несвежий корм защищает от безглазости.
- Наиболее безглазые самки наименее плодовиты.

Синтез эпигенетических и мол.-ген. данных



- Отбор на безглазость на свежем корме не менял фенотип при пересадке на несвежий

Синтез эпигенетических и мол.-ген. данных



- Отбор на безглазость на несвежем корме менял норму реакции – несвежий корм из фактора, супрессирующего безглазость стал фактором, её провоцирующим!

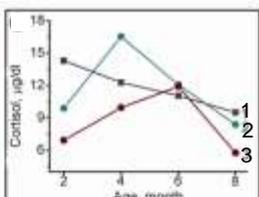
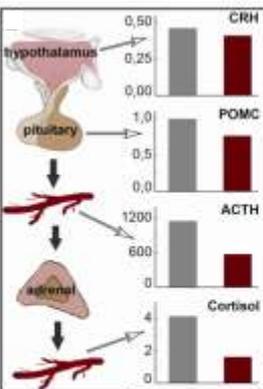


Д.К. Беляев: дестабилизирующий отбор при доместикации лис (отбор на дружественное поведение по отношению к человеку)

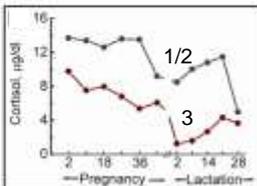
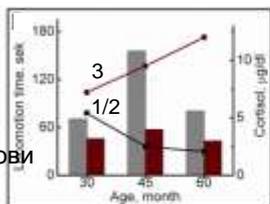
исследовательская
активность (график) на
фоне уровня кортизола в
плазме крови (столбцы)

возраст 1–2 мес.

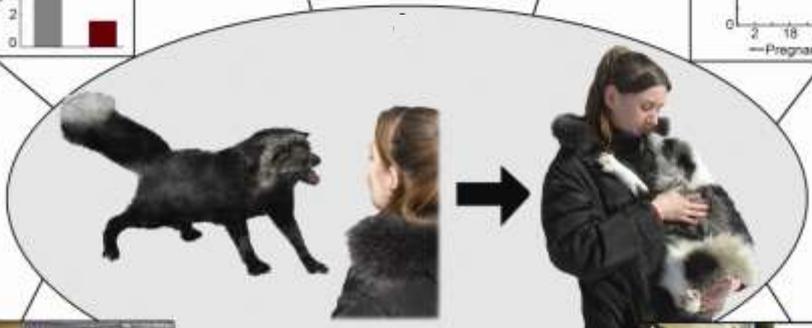
уровень
кортизола в
плазме крови
при
беременности и
лактации



возрастная динамика
кортизола в плазме крови



показатели
активности
ГГНС



1- агрессивные } дикие
2- не агрессивные }
3- ручные } ■



по О.В.Трапезов,
2006, ИЦиГ СО РАН

Изменения пигментации и архитектоники у
доместцированных лисицы, соболя и
норки демонстрируют хорошие
гомологические ряды с давно
одомашненными
видами.

по Л.Н.Трут, 2008, ИЦиГ СО РАН

Дестабилизирующий отбор: при доместикации лис (отбор на дружелюбное поведение по отношению к человеку)



Дружелюбное поведение по отношению к человеку

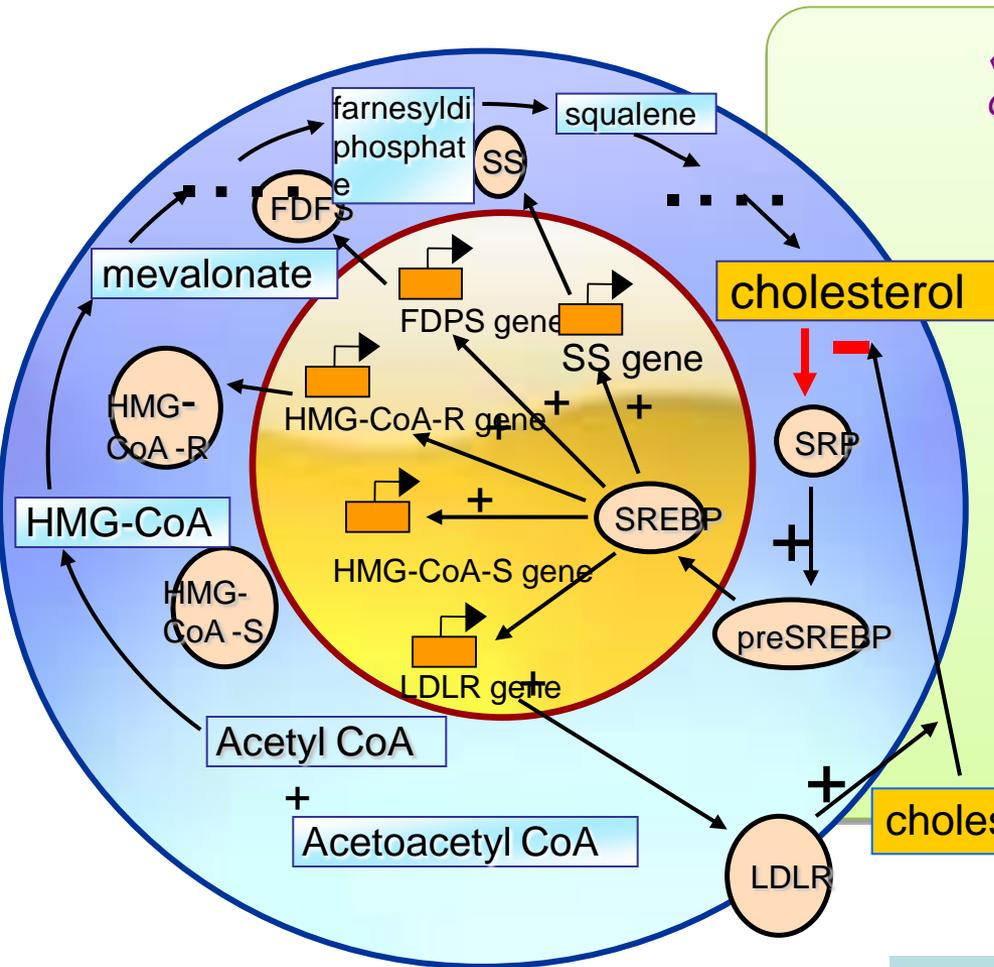


Звездочка на лбу – характерный признак у ряда доместцированных животных

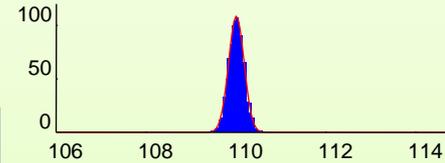


Асимметрия ряда морфологических признаков (эта особенность проявляется при доместикации как лисы, так и норки)

Эволюция регуляторных контуров ГС

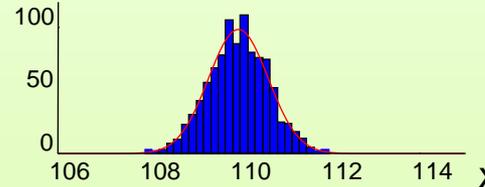


«НЕЙТРАЛИЗАЦИЯ» мутационного спектра под действием отрицательной обратной связи



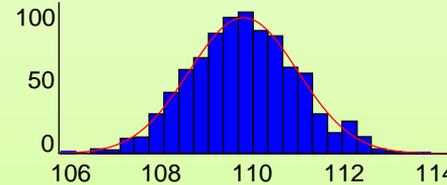
$kf=1$

Очень сильная отрицательная обратная связь



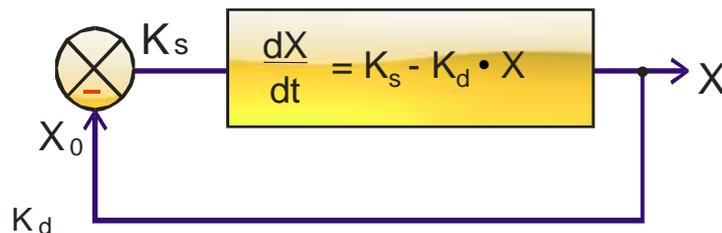
$kf=0.1$

Отрицательная обратная связь умеренной силы



$kf=0.03$

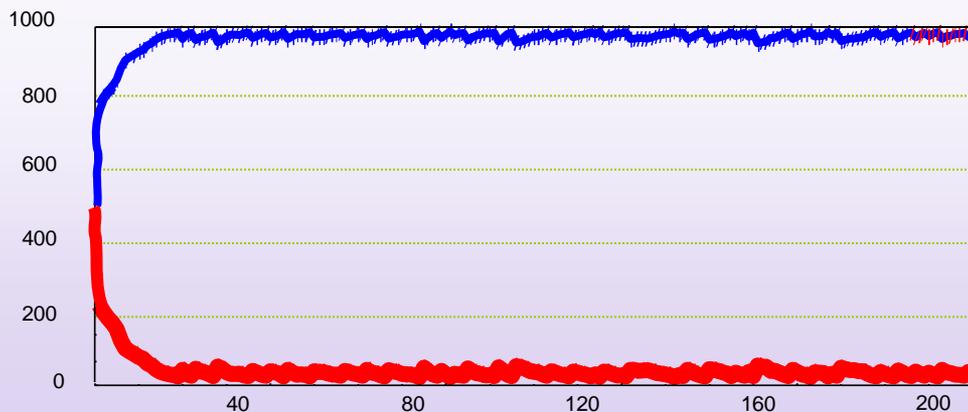
Очень слабая отрицательная обратная связь



Отрицательная обратная связь

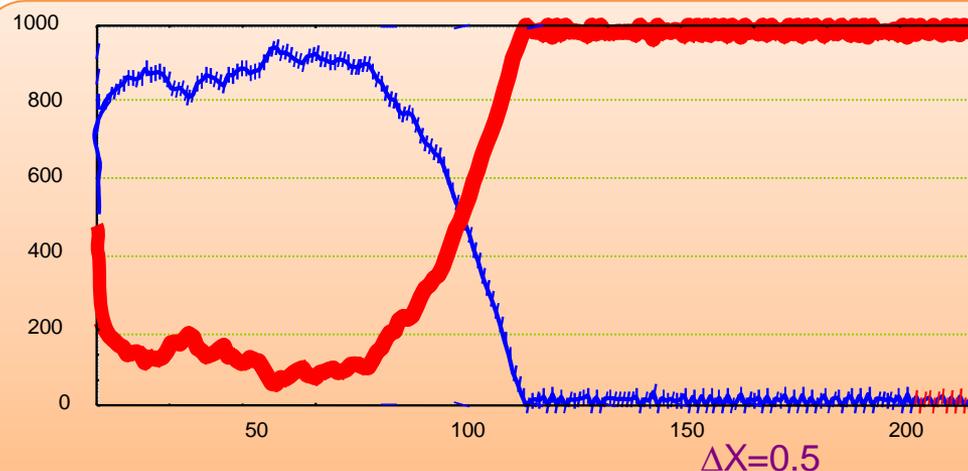
Центральный фрагмент геной сети биосинтеза холестерина в клетке с регуляцией по механизму отрицательной обратной связи
[Игнатъева, Колчанов, 2008, ИЦиГ СО РАН]

Эволюция регуляторных контуров ГС



СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР :

- 1) усиление регуляторного контура.
- 2) норма в популяции - особи с отрицательной обратной связью.

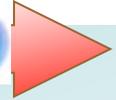


ДВИЖУЩИЙ ОТБОР:

1. Ослабление регуляторного контура.
2. Норма в популяции - особи без отрицательной обратной связью.



Эволюционные качели: чередование стабилизирующего и движущего отбора

СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР 

ОСЛАБЛЕНИЕ или полное
РАЗРУШЕНИЕ отрицательных
обратных связей



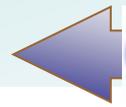
Регуляторные
механизмы

ВОЗНИКНОВЕНИЕ (или УСИЛЕНИЕ ранее
существовавших) регуляторных контуров с
отрицательными обратными связями.

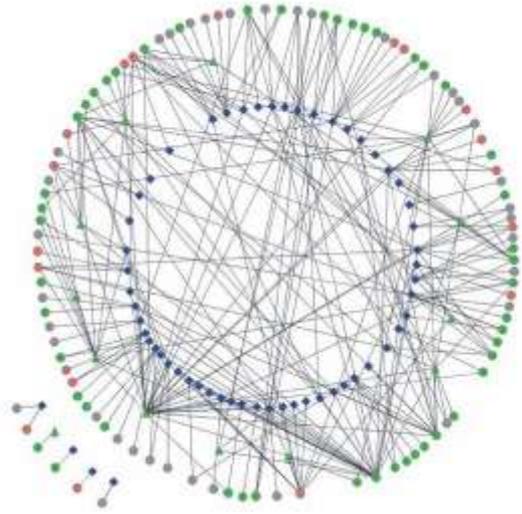
ВСКРЫТИЕ ранее замаскированной
фенотипической изменчивости.



НЕЙТРАЛИЗАЦИЯ мутационных спектров и
минимизация размаха фенотипической
изменчивости

 ДВИЖУЩИЙ И ДЕСТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР

Суслов,
Колчанов,
Сергеев, 2006, ИЦиГ
СО РАН, НГУ



Иерархическая
слоистая структура
графа сети
регуляции
транскрипции генов
кишечного тракта
S.elegans



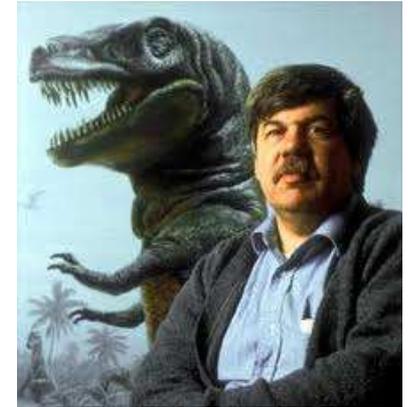
по Walhout,
2006

Пунктуализм

- В 1972 была предложена *теория прерывистой эволюции (пунктуализм)*, занимающая промежуточное положение между сальтационизмом и классическим градуализмом.
- Согласно этой теории, становление новых таксонов происходит в ходе редких периодов интенсивной дивергенции (*эволюционный взрыв, кладогенез*), чередующимися с длительными периодами – стазисами, в которых существенных изменений не происходит [Eldredge, Gould, 1972].



Элдридж Н.



Гулд С.Дж.

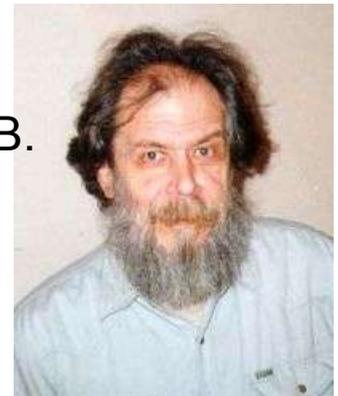
Отметив явление стазиса, Элдридж и Гулд не предложили механизмов этого явления. Различные объяснения механизмов стазиса были предложены в рамках *эпигенетической концепции эволюции (см. выше) и экосистемной теории эволюции.*

Экосистемная теория эволюции

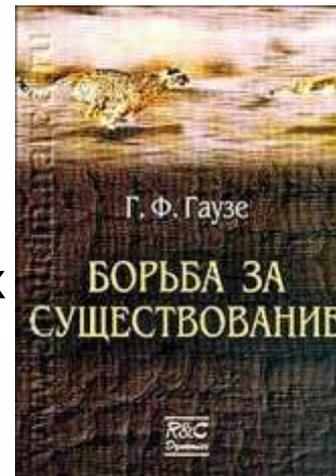
- синтез экологии и эволюционного течения
- основывается на работах советских и российских учёных-эволюционистов В.А. Красилова, С.М. Разумовского, В.В. Жерихина и других.
- Макроэволюция - формирование *биогеоценозов и биомов*, что активизирует диверсификацию таксонов (по правилу ниш Гаузе)
- не интересуется механизмами преобразования генетической информации, но ставит скорость и масштаб этих преобразований в зависимость от филоценогенетических процессов – процессов закономерного изменения (эволюции) *экосистем* разного уровня.



Красилов В.А.



Жерихин В.В.



Гаузе Г.Ф.
Борьба за существование.
РХД. 2002. 160 с.

Экосистемная теория ЭВОЛЮЦИИ

- позволяет объяснить множество противоречий между данными экспериментальной и популяционной генетики и полевыми исследованиями
- скорость эволюции согласно данным генетики, должна в первом приближении положительно коррелировать
 - со скоростью размножения и «оборота» жизненного цикла [Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Грант, 1991]
 - с размером и структурированностью популяций [Колмогоров, 1938, Майр, 1974]

Экосистемная теория эволюции

- Между тем, количественный подсчет «времени полураспада таксона» по данным палеонтологии показал, что быстрее всех формировались роды и семейства мегафауны (хоботные, носороги), немного медленнее — крупных копытных и далее [Расницын, 1987] вплоть до прокариот, формирование основных систематических групп которых завершилось в докембрии и с тех пор практически не менялось [Заварзин, 2001, 2003].
- А.П. Расницын объяснил это противоречие, связав скорость эволюции с экологической пластичностью таксона. Пока вид в состоянии найти себе пригодный для жизни биотоп, он не эволюционирует [Расницын, 1987].



Заварзин Г.А.



Расницын А.П.

Экосистемная теория ЭВОЛЮЦИИ

- Таким образом, именно формирование и эволюция экосистем определяют скорость и канализирование эволюции популяций, видов и надвидовых таксонов [Красилов, 1986; Старобогатов, 1988; Заварзин, 2001].
- Эволюция рассматривается как процесс создания и/или диверсификации экологических ниш. Процесс эволюции в равной степени зависит как от генетических факторов (популяционная генетика, микро- и макромутации и т.д.), так и от экологических (сбалансированность сукцессионных процессов в масштабе биогеоценоза, биома, биосферы) [Gunter, 1949; Левченко, 1993; Старобогатов, 1985; Старобогатов, Левченко, 1993, 1999, Заварзин, 2001].

Освоение незаполненных экониш

Пастбищники в саванне Африке – пример заполненной лицензии.

(по Родригес де ла Фуэнте, 1978)



Пастбищники в прерии Америки – пример незаполненной лицензии (к бизону без проблем добавился мустанг и на короткое время - верблюд).



Кардинальные биологические инновации и изменения пространственных параметров биоферы (докембрий - палеозой)

Кардинальные биологические инновации

Пространственная экспансия живых систем

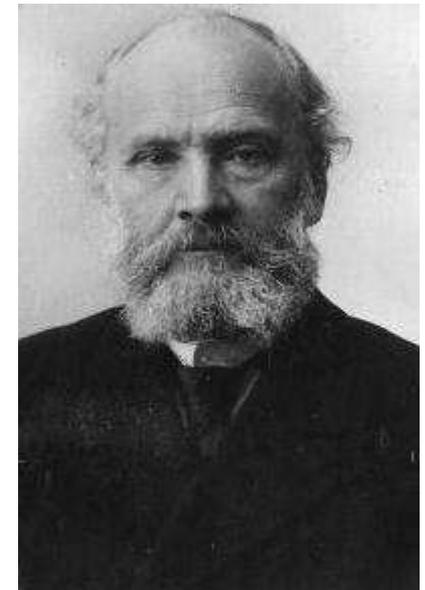
295 D-C 410	<p>стабилизация озонового экрана генерация избыточного O₂</p> <p>Новые формы жизни в пелагиали и на суше</p>	<p>Расцвет зоопланктона нектона, заселение континентов сосудистыми растениями, пресноводными гидробионтами, земноводными, насекомыми</p>	<p>Заселение суши, перестройка пелагиали</p>
S 435	<p>начало стабилизации озонового экрана генерация избыточного O₂</p> <p>Стабилизация экосистем</p>	<p>Закрепление инноваций</p>	<p>Глобализация пелагиали</p>
O 500	<p>возникновение метастабильного озонового экрана генерация избыточного O₂</p> <p>Оксифильные гидробионты, доминирование фильтраторов</p>	<p>Ценотические инновации на основе ранее возникших морфо-физиологических элементов (трофические адаптации).</p>	<p>Возникновение зоопелагиали</p>
e 540	<p>Скелетные гидробионты, доминирование илоедов генерация избыточного O₂</p>	<p>Инновации на организменном уровне, появление основных типов метазойных гидробионтов</p>	<p>Массовая колонизация шельфов бентосом</p>
V 650	<p>Многочеточные (Metazoa) в холодном поясе морей генерация избыточного O₂</p>	<p>Инновации на морфо-физиологическом уровне в гетеротрофном звене экосистем при дефиците кислорода в среде.</p>	<p>Двухярусная биосфера в морском секторе</p>
Pr 2500	<p>Одноклеточные эукариоты, начало жизни в кислородной среде (около 2 млрд лет) генерация избыточного O₂</p>	<p>Инновации на клеточном и генетическом уровнях (новый репродуктивный механизм).</p>	<p>Возникновение фитопелагиали</p>
Ar 3800	<p>Прокариоты, восстановительная среда min биогенная генерация O₂</p>	<p>Инновации на геномном и экосистемном уровнях.</p>	<p>Циано-бактериальные маты, экосистемный механизм кислородного гомеостаза</p>

Симбиогенетическая ЭВОЛЮЦИЯ

- *Симбиогенез* – происхождение новых таксонов путём аккумуляции геномов разных, ранее репродуктивно изолированных ветвей
- Впервые сформулированы в начале XX века [Мережковский, 1909; Фаминцын, 1907; Воронцов, 1999].
- Гипотеза симбиогенетического происхождения клеток зелёных растений.
 - Мережковский предположил, что клетки цианобактерий могли быть вероятными предшественниками хлоропластов и, соответственно, фотосинтезирующая клетка зелёных растений имеет симбиогенное происхождение.
- Следствием симбиогенетической теории является (частичное???) признание полифилии органического мира как минимум на уровне царств.



Мережковский К.С.



Фаминцын А.С.

Симбиогенетическая ЭВОЛЮЦИЯ

- Дальнейшее развитие данной теории произошло в 50-60 гг. XX века и было связано с развитием генетики и средств электронной микроскопии. Было обнаружено принципиальное различие в строении ядерной ДНК эукариот и кольцевой ДНК прокариот, а также сходство ДНК внеядерных органелл с ДНК прокариот. Более того, органеллы оказались способными к авторепродукции [Margulis, 1970; Райков, 1978].



Маргулис(-Саган) Л.

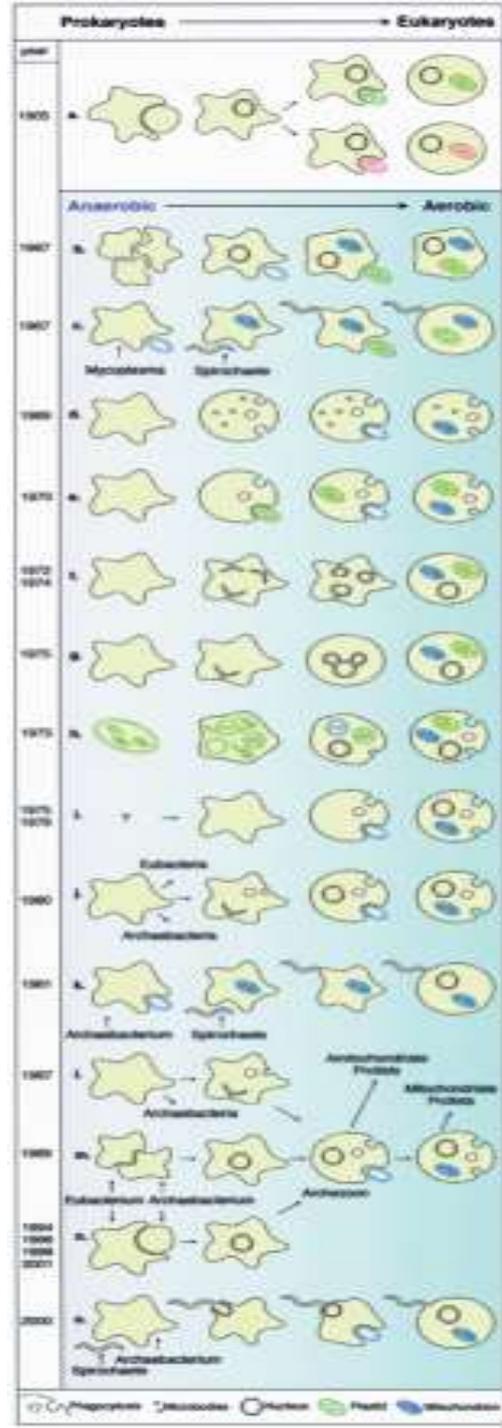
Симбиогенетическая ЭВОЛЮЦИЯ

- Т. Кавалье-Смит сформулировал гипотезу о происхождении эукариотической клетки в результате серии последовательных актов симбиогенеза в предковом прокариотическом сообществе.

[Cavalier-Smith, 2002a,б]



Кавалье-Смит Т.



(a), Mereschkowsky (1905, 1910);

Некоторые модели происхождения эукариотической клетки

(b), Goksøyr (1967);

(c), Sagan (1967);

(d), de Duve (1969);

(e), Stanier (1970);

(f), Raff, Mahler (1972); Uzzel, Spolsky (1974);

(g), Bogorad (1975);

(h), Cavalier-Smith (1975);

(i) John, Whatley (1975); Whatley et al. (1979);

(j), Doolittle (1980); Van Valen, Maiorana (1980);

(k), Margulis (1981);

(l), Cavalier-Smith (1987); Van

Valen, Maiorana (1980);

(m), Zillig et al. (1989);

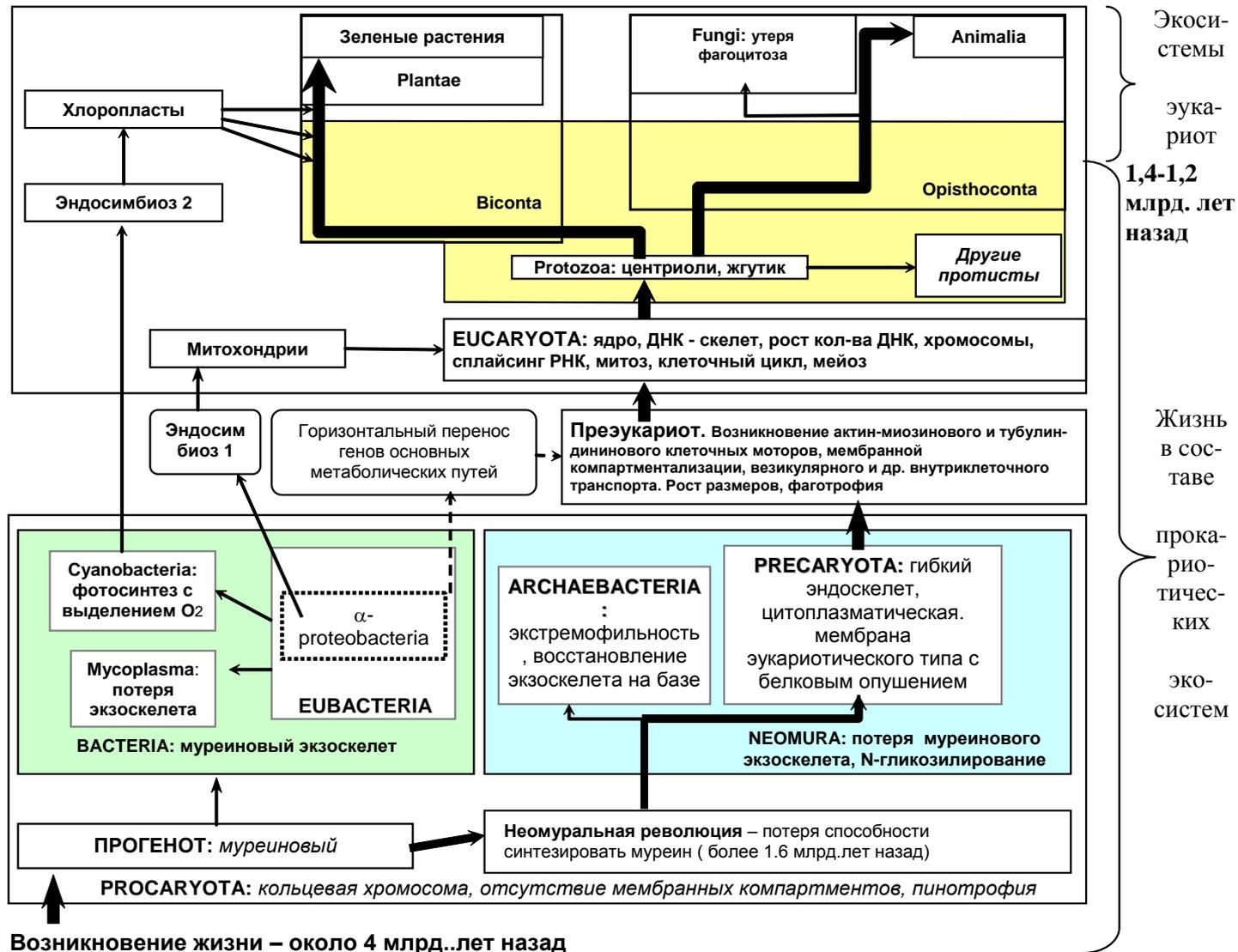
(n), Lake, Rivera (1994); Gupta, Golding (1996);

Moreira, Lopez-Garcia (1998); Horiike et al.

(2001);

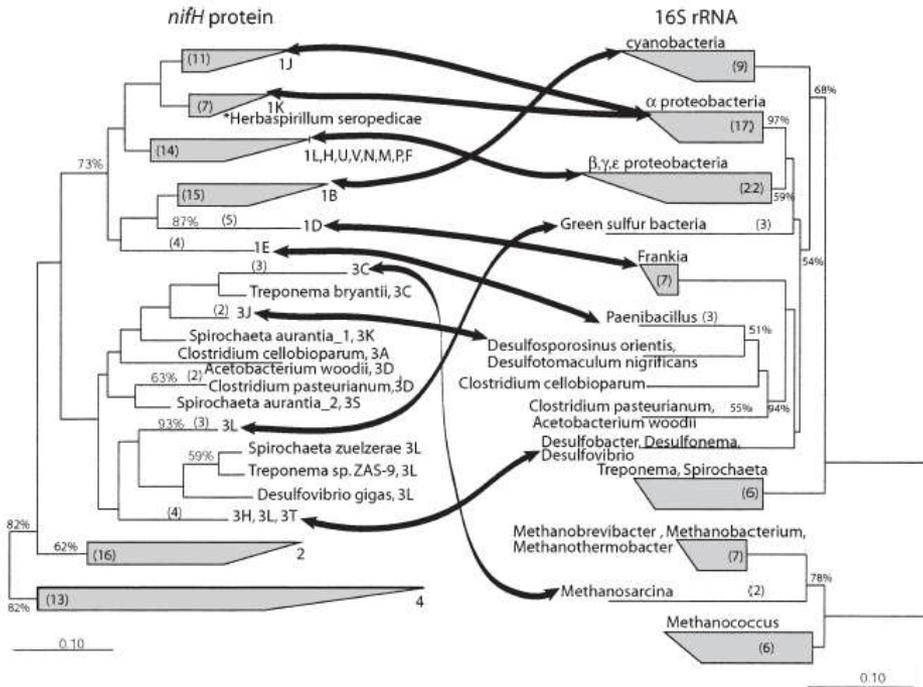
(o), Margulis et al. (2000).

Симбиогенетическая эволюция

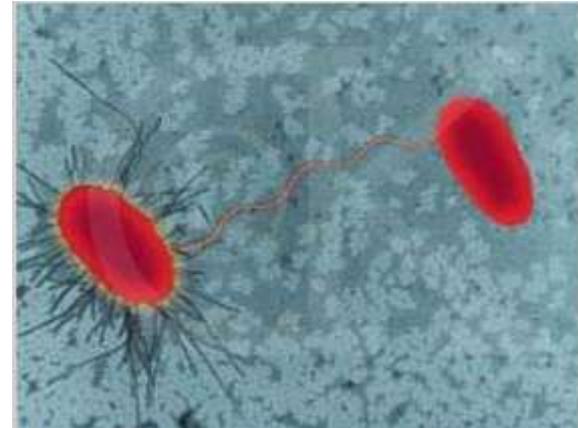


Симбиогенетическая эволюция

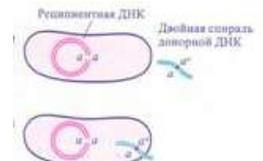
546 J. P. Zehr, B. D. Jenkins, S. M. Short and G. F. Stewart



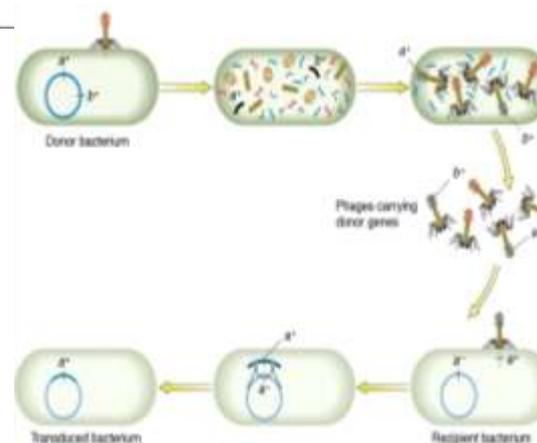
Конъюгация



Трансформация



Трансдукция



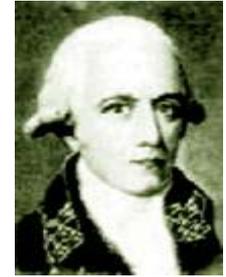
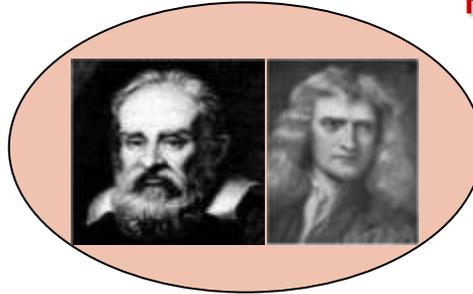
Горизонтальный перенос: слева филогенетическое древо, построенное на базе гена нитрогеназы *nifH*, справа – филогенетическое древо для тех же таксонов прокариот, построенное на базе 16S рНК. Разногласия в деревьях говорят о горизонтальном переносе

Процесс естественной трансформации у *Bacillus subtilis*.

Симбиогенетическая эволюция - эукариоты

- Эксплуатация эукариотами генов эндогенных ретровирусов, часто необратимо встраивавшихся в геном [Brosius, 1999], может привести даже к ароморфозам.
 - ген синцитин, обеспечивающий нормальное развитие плаценты у млекопитающих, является потомком умеренного (лизогенного) вируса [Potgens et al., 2004].
 - гены RAG1 и RAG2 участвующие в механизме рекомбинации генов антигенных рецепторов лимфоцитов [Agrawal et al., 1998] – остатки транспозона, встроившегося ~400 млн. лет назад в геном гермальных клеток предков челюстноротых и утратившего транспозазу
- Исходной их функцией могла быть защита вируса в клетке от внедрения других вирусов или от атак иммунной системы хозяина.
- Наконец, ретровирусные последовательности могли участвовать в формировании механизма инактивации X-хромосомы у млекопитающих [Biosphere origin and evolution, 2008]

Эволюция как аналог воспроизводимого и обратимого процесса в классической механике



Э. Жоффруа Сент-Илер (1772—1844)

- 1) Источник эволюции лежит вовне организма – это прямое воздействие внешней среды на организм.
- 2) Результаты этого воздействия наследуются.
- 3) Воздействие должно быть дозированным: сильное воздействие приведет к появлению нежизнеспособных уродов, отмечаемых **отбором**.
- 4) Изредка **отбор** поддерживает уродливый признак – возникает новый тип строения.

Физика Галилея-Ньютона: представление о идеальных объектах и силах. Эволюция = измеримое изменение объекта под действием силы.

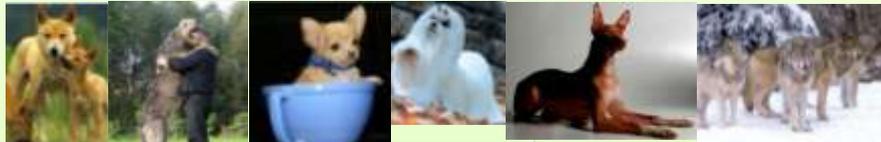
Ж.-Б. Ламарк (1744-1829)

- 1) Источник эволюции в самих организмах - стремление живых существ к совершенству, понимаемому как **увеличение разнообразия способностей** взаимодействовать с внешней средой.

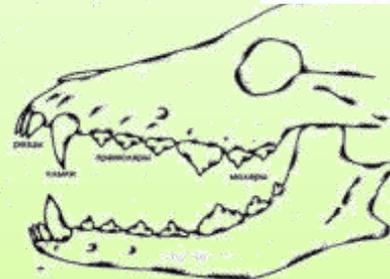
- 2) Эволюция возможна благодаря наследованию благоприобретённых признаков из-за упражнения органов.

- 3) Результаты тренировки передаются потомству у раздельнополых видов при эндогамии лишь при условии **отбора** - подбора пар, долго тренирующих признаки в общем направлении.

Эволюции нет, а есть изменчивость – помеха, результат повреждающего влияния среды на развитие идеальной системы корреляций.



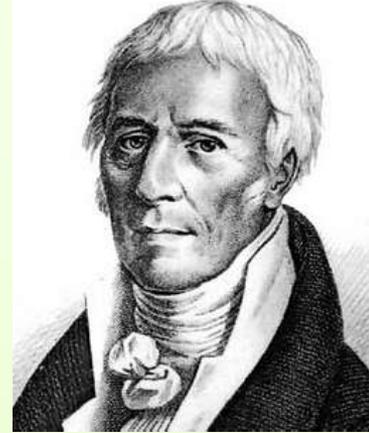
Ж.-Л. Кювье(1769—1832) «Дайте мне одну кость, и я восстановлю животное» - задача натуралиста – установить диагноз таксона, выявив в нем неизменное (например, зубы).



Ламаркизм

- Теория, сформулированная Ж.Б. Ламарком в начале XIX века, была первой целостной концепцией эволюции [Воронцов, 1999].
- Основные тезисы *ламаркизма* [Ламарк, 1955-1959; Воронцов, 1999]:
 - 1) стремление живых существ к совершенству, понимаемому как увеличение разнообразия способностей взаимодействовать с внешней средой (отсюда вырос *психоламаркизм*)
 - 2) это стремление реализуется вследствие возможности «наследования благоприобретённых признаков» (адаптивных модификаций, в современной терминологии), благодаря «упражнению» и «неупражнению» различных органов (отсюда вырос *механоламаркизм*)
 - 3) результаты такой «тренировки» передаются потомству, причем, у раздельнополых видов – благодаря «подбору пар», тренирующих признаки в одном и том же направлении.

Ж.-Б.
Ламарк
(1744-
1829)



Ламаркова (но не ламаркистская !!!)
интерпретация.

“Совершенство способностей
указывает на совершенство
органов, дающих им место”
(Ламарк)

Эволюция – расширение
пространства способностей.

Способность может быть сохранена
для использования только в
результате упражнения

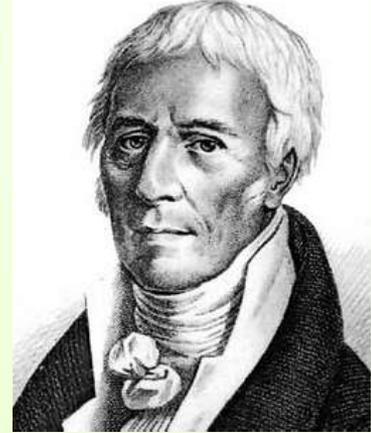
Либо в результате наследования
благоприобретенных признаков

Ламаркизм

- Показательно, что это упоминание Ламарком об отборе, как факторе эволюции (!) впоследствии совершенно выпало из поля зрения как его последователей, так и критиков.

«Поставить ногу лошади и руку человека – рука совершеннее, т.к. в ней возможностей больше»

Ж.-Б.
Ламарк
(1744-
1829)



Ламаркова (но не ламаркистская !!!) интерпретация.

“Совершенство способностей указывает на совершенство органов, дающих им место” (Ламарк)

Эволюция – расширение пространства способностей.

Способность может быть сохранена для использования только в результате упражнения

Либо в результате наследования благоприобретенных признаков

Номогенез

- Л. С. Берг, изучая сходные ряды изменчивости у крайне отдаленных групп (например, рыбы и млекопитающие), либо в пределах локальных длительно и строго изолированных популяций одного и того же таксона (озерные и речные рыбы), пришел к идее о **запрограммированности** эволюции.
- Он предполагал, что запрограммированность обеспечивается структурой белков, а перебор их свойств обеспечивает правильность гомологических рядов Н.И.Вавилова.
- **Как ни странно, концепция Берга оказалась близка к тому, что нам известно об эволюции белков (с поправкой на роль отбора)**



Берг Л.С.

Номогенез

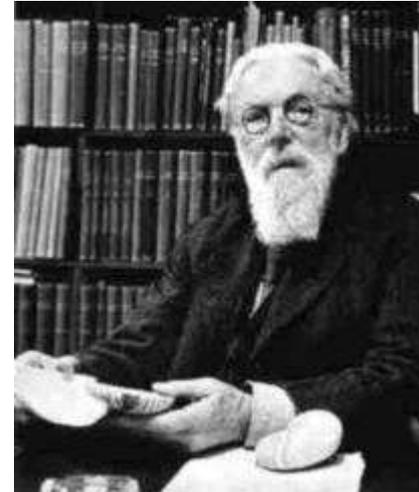
- Таксоны развивались полифилетично, преимущественно конвергентно (редко – дивергентно)
- Развивались из множества первичных форм, на основе *закономерностей*, зафиксированных в пространственных структурах белков.
- Набор таких законов, как и набор конформаций, ограничен, задавая, таким образом, пространство возможностей для эволюции, что и обеспечивает, например, повторяемость изменчивости, выраженную в гомологических рядах Н.И.Вавилова.
- Естественному отбору при этом отводится роль стабилизирующего, а не прогрессивного фактора [Берг Л.С., 1977].



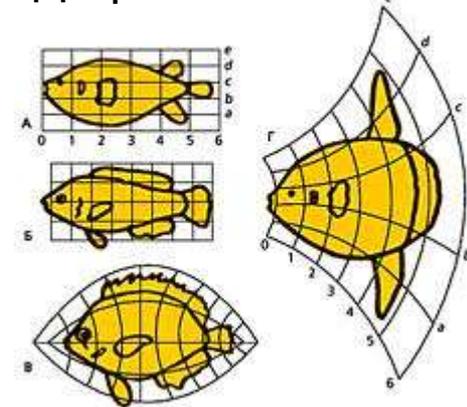
Берг Л.С.

АВТОЭВОЛЮЦИЯ

- В 1917 математиком Д'Арси Томпсоном в труде «О росте и форме», посвящённом применению математических методов к исследованию геометрических форм и процессов роста животных и растительных организмов, был выдвинут тезис: биологи переоценивают роль эволюции и недооценивают роль законов физики и механики в организации живых организмов [Фомин, Беркинблит, 1973].

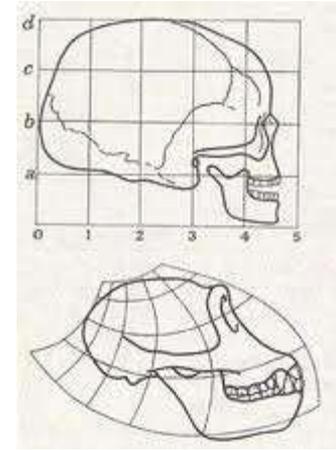


Д'Арси Томпсон



АВТОЭВОЛЮЦИЯ

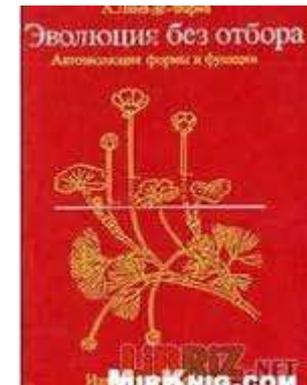
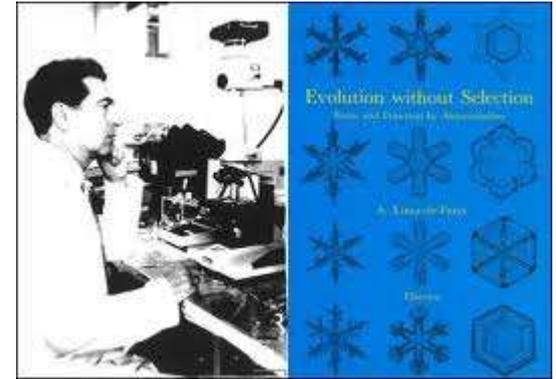
- В качестве примеров приводится подобие форм медуз и капель жидкости, падающих в вязкой среде или подобие внутренних поддерживающих структур трубчатых костей птиц и инженерных конструкций опорных ферм. Кроме этого Томпсоном было проведено сравнение филлотаксиса (количественных отношений между спиральными расположением листьев и связанных с ними структур у растений) и последовательностей Фибоначчи.

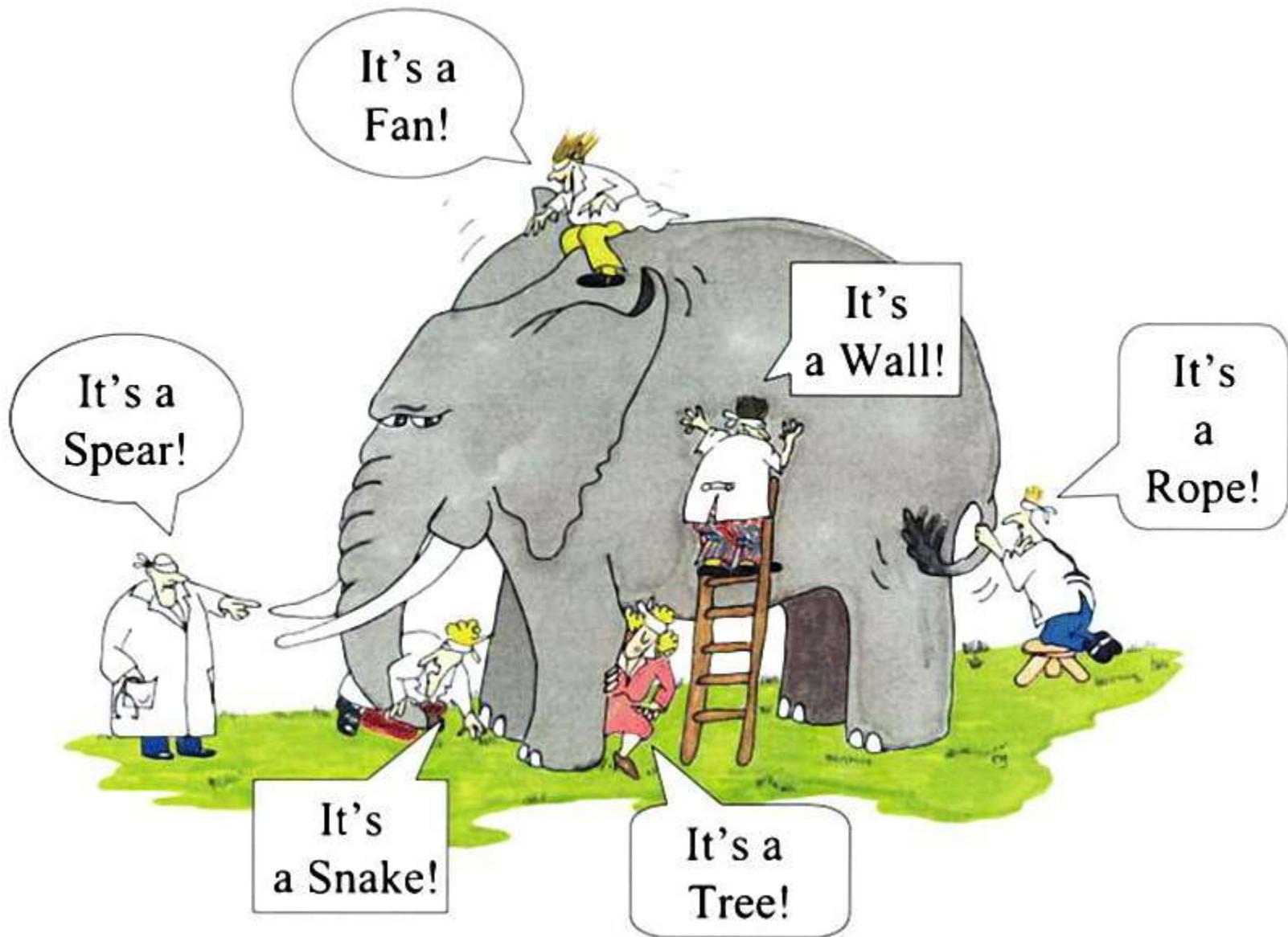




АВТОЭВОЛЮЦИЯ

- Аналогичные идеи в своей концепции *автоэволюции* высказывает и современный автор А. Лима-де-Фариа, отрицающий идею естественного отбора, и рассматривающий биологическую эволюцию как закономерное продолжение предбиологической эволюции, определяющей основное направление развития живого [Лима-де-Фариа, 1991].







Список литературы

1. Любищев А.А. О постулатах современного селектогенеза. Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973. Т. 3. С. 31-56.
2. Костерин О.Э., Колесникова Т.Д. О чём писал Дарвин // Вестник ВОГиС. 2009. т.13. №2. С. 448-479.
3. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов И.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.
4. Дубинин Н.П. Общая генетика. М.: Наука, 1986, 560 с.
5. Грант В. Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории. Пер. с англ. М.: Мир, 1991. 488 с.
6. Ламарк Ж.Б. Избранные произведения (в 2 т.). М.: Изд-во АН СССР, 1955-1959. 968 с.
7. Берг Л. С. Труды по теории эволюции, 1922—1930. Л.: Наука, 1977. 387 с.
8. Корочкин Л.И. Онтогенез, эволюция и гены // Природа. 2002. № 7. С. 10–19.
9. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
10. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с.
11. Иорданский Н.Н. Макроэволюция: макрогенез и типогенез // Журн. общей биологии. 2004. Т. 65. №6. С. 451-463.
12. Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. Саратов: Изд-во «Научная книга», 2001. 160 с.
13. Тимофеев-Ресовский Н.В. О взаимоотношениях микро- и макроэволюции. // В кн.: Микро- и макроэволюция. 1980. Тарту: Изд-во ТГУ, С. 51-57.
14. Яблоков А.В. Существует ли специальный механизм макроэволюции? // Микро- и макроэволюция. 1980. Тарту: Изд-во ТГУ, С. 62-64.
15. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
16. Yang Z., Swanson W.J., Vacquier V.D. Maximumlikelihood analysis of molecular adaptation in abalone spermlysin reveals variable selective pressures among lineages and sites // Mol. Biol. Evol. 2000. V. 17. № 10. P. 1446–1455.
17. Wyckoff G.J., Wang W., Wu C.I. Rapid evolution of male reproductive genes in the descent of man // Nature. 2000. V. 403. № 6767. P. 304–309.
18. Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. V. 16. № 1. P. 97-159.
19. Huxley J.S. Evolution. The modern synthesis. 2-nd ed. London: Publisher, NY.: Harper & Brothers, 1943. 645 p.
20. Колчанов Н.А., Шиндялов И.Н. Теоретическое исследование эволюции регуляторных контуров при различных типах отбора // Проблемы генетики и теории эволюции. Ред. Шумный В.К., Колчанов Н.А., Рувинский А.О. Новосибирск: Наука, 1991. С. 268-279.
21. Бердников В.А. Основные факторы макроэволюции. Новосибирск: Наука, 1990. 253 с.
22. Muller H.J. The relation of recombination to mutational advance // Mutant. Res. 1964. V. 1. P. 2-9.
23. Kondrashov A.S. Deleterious mutations and the evolution of sexual reproduction // Nature. 1988. V. 336. № 6198. P. 435-440.
24. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 400 с.
25. Ратнер В.А., Жарких А.А., Колчанов Н.А. и др. Проблемы теории молекулярной эволюции. Новосибирск: Наука, 1985. 260 с.
26. Kauffman S.A. Gene regulation networks: A theory for their global structure and behaviors // Current Topics in Developmental Biology. N.Y.: Academic Press. 1977. V. 6. P. 145-182.
27. Камшилов М.М. Отбор, как фактор меняющий зависимость признака от изменений внешних условий // ДАН. 1939. Т. 23. № 4. С. 361-364.
28. Камшилов М.М. Проявление признака и изменчивость. Эффект порога проявления // ДАН. 1940. Т. 26. № 6. С. 605-608.
29. Камшилов М.М. Изменчивость и проявление. Проблема нормального фенотипа // ДАН. 1940. Т. 29. № 3. С. 239-243.
30. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 463 с.
31. Колчанов Н.А., Ананько Е.А., Колпаков Ф.А. и др. Генные сети // Мол. Биология. 2000. Т. 34. № 4. С. 533-544.
32. Ратнер В.А. Генетика. Молекулярная кибернетика: Личности и проблемы. Новосибирск: Наука, 2002. 272 с.
33. Гунбин К.В., Суслов В.В., Колчанов Н.А. Ароморфозы и адаптивная молекулярная эволюция // Информационный вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2, С. 373-400.
34. Букварёва Е.Н., Алещенко Г.М. Схема усложнения биологической иерархии в случайной среде. // Усп. совр. биол. 1997. Т. 117. №. 1. С. 18-32.
35. Эшби У.Р. Введение в кибернетику. М.: Изд-во иностр. лит., 1959. 432 с.
36. Carroll S.B. Homeotic genes and the evolution of arthropods and chordates // Nature. 1995. V. 376. № 6540. P. 479-485.
37. Carroll S.B. Endless Forms Most Beautiful. The New Science of Evo Devo and the Making of the Animal Kingdom. New York: W.W. Norton & Co., 2005. 350 p.
38. Gerhart J., Kirschner M. Cells, Embryos and Evolution. Oxford: Blackwell Science, 1997, 642 p.
39. Васильева Л.Н. Кризис проблемы вида: причины и следствия // Эволюционная биология. Томск. 2002. Т. 2. С. 31-50.
40. Стегний В.Н. Системная реорганизация генома при видообразовании // Эволюционная биология. Материалы конференции «Проблема вида и видообразования». Томск: Томский гос. университет, 2001. Т.1. С. 128-137.

Список литературы

41. Трифонов В.А., Перельман П.Л., Романенко С.А., Графодатский А.С. Эволюционно-цитогенетическое разнообразие. // Биоразнообразие и динамика экосистем. Ред. Шумный В.К., Шокин Ю.И., Колчанов Н.А., Федотов А.М. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2006. С. 361-367.
42. Терновский Д.В. Биология куницеобразных. Новосибирск: Наука, 1977. 280 с.
43. Goldschmidt R. The material basis of evolution. New Heaven: Yale Univ. Press, 1940. 436 p.
44. Goldschmidt R. Ecotype, ecospecies and macroevolution // *Experientia Suppl.*, 1980. V. 35. P.140-153.
45. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (Теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968. 452 с.
46. Jacob F. Evolution and tinkering // *Science*. 1977. V.196, № 4295. P. 1161-1166.
47. Wilson A.C., Maxson L.R., Sarich V.M. Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization. // *PNAS*. 1974. V. 71. № 7. P. 2843-2847.
48. Prager E.M. Wilson A.C. Slow evolutionary loss of the potential for interspecific hybridization in birds: a manifestation of slow regulatory evolution // *PNAS*. 1975. V. 72. № 1. P. 200-204.
49. Wilson A.C., Sarich V.M., Maxson L.R. The importance of gene rearrangement in evolution: evidence from studies on rates of chromosomal, protein, and anatomical evolution // *PNAS*. 1974. V. 71. № 8. P.3028-3030.
50. King M.C., Wilson A.C. Evolution at two levels in humans and chimpanzees // *Science*. 1975. V. 188. № 4184. P. 107–116.
51. Wang R.L., Stec A., Hey J. et al. The limits of selection during maize domestication // *Nature*. 1999. V. 398. № 6724. P. 236-239.
52. Wildman D.E., Uddin M., Liu G. et al. Implications of natural selection in shaping 99.4% nonsynonymous DNA identity between humans and chimpanzees: enlarging genus Homo. // *PNAS*. 2003. V. 100. № 12. P. 7181-7188.
53. Glazko G., Veeramachaneni V., Nei M., Makalowski W. Eighty percent of proteins are different between humans and chimpanzees // *Gene*. 2005. V. 346. P. 215-219.
54. Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium. Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome // *Nature*. 2005. V. 437. № 7055. P. 69-87.
55. Arbiza L., Dopazo J., Dopazo H. Positive selection, relaxation, and acceleration in the evolution of the human and chimp genome // *PLoS Comput. Biol.* 2006. V. 2. № 4. e38. Epub 2006 Apr 28.
56. Cherdantsev V.G., Skobeeva V.A. The within-individual basis of between-individual differences // *Информационный вестник ВОГиС*. 2009. Т. 13. № 1. С. 144-149.
57. Meier P., Finch A., Evan G. Apoptosis in development // *Nature*. 2000. V. 407. № 6805. P. 796-801.
58. Krammer P. H. CD95's deadly mission in the immune system // *Nature*. 2000. V. 407. № 6805. P. 789-795.
59. Lowe S.W., Lin A.W. Apoptosis in cancer // *Carcinogenesis*. 2000. V. 21. № 3. P. 485-495.
60. Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л.: Наука, 1985. 544 с.
61. Степаненко И.Л. Регуляция генных сетей стрессового ответа активными формами кислорода // *Экологическая генетика*. 2004. Т. 2, № 1. С. 4-12.
62. Abouheif E., Wray G. A. Evolution of the gene network underlying wing polyphenism in ants // *Science*. 2002. V. 297. № 5579. P. 249-252.
63. Raff R.A., Sly B.J. Modularity and dissociation in the evolution of gene expression territories in development // *Evol. Dev.* 2000. V. 2. № 2. P. 102-113.
64. Richardson M.K., Keuck G. Haeckel's ABC of evolution and development // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 2002. V. 77, № 4. P. 495-528.
65. Ayala F. J., Rzhetsky A., Ayala F. J. Origin of the metazoan phyla: molecular clocks confirm paleontological estimates // *PNAS*. 1998. V. 95. № 2. P. 606–611.
66. Brosius J. Genomes were forged by massive bombardments with retroelements and retrosequences // *Genetica*. 1999. V. 107. №1-3. P. 209–238.
67. Biehs B., Sturtevant M. A., Bier E. Boundaries in the Drosophila wing imaginal disc organize vein-specific genetic programs // *Development*. 1998. V. 125. № 21. P. 4245-4257.
68. Ferrier D.E., Holland P.W. Ancient origin of the Hox gene cluster // *Nat. Rev. Genet.* 2001. V. 2. № 1. P. 33-38.
69. Balavoine G., de Rosa R., Adoutte A. Hox clusters and bilaterian phylogeny // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2002. V. 24. № 3. P. 366-373.
70. Peterson K.J., Eernisse D.J. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences // *Evol. Dev.* 2001. V. 3. № 3. P. 170-205.
71. Lawton-Rauh A.L., Alvarez-Buylla E.A., Purugganan M.D. Molecular evolution of flower development // *Trends Ecol. Evol.* 2000. V. 15. № 4. P.144-149.
72. Akam M. Hox genes, homeosis and the evolution of segment identity: no need for hopeless monsters // *The Int. J. of Developmental Biology*. 1998. V. 42. № 3. P. 445-451.
73. Piskur J. Origin of the duplicated regions in the yeast genomes // *Trends Genet.* 2001 Jun;17(6):302-3.
74. Paterson A.H., Bowers J.E., Chapman B.A. Ancient polyploidization predating divergence of the cereals, and its consequences for comparative genomics // *PNAS*. 2004. V. 101. № 26. P. 9903-9908.
75. De Souza F.S., Bumaschny V.F., Low M.J., et al. Subfunctionalization of expression and peptide domains following the ancient duplication of the proopiomelanocortin gene in teleost fishes // *Mol. Biol. Evol.* 2005. V. 22, № 12. P. 2417-2427.
76. Sharma M.K., Liu R.Z., Thisse C., et al. Hierarchical subfunctionalization of fabp1a, fabp1b and fabp10 tissue-specific expression may account for retention of these duplicated genes in the zebrafish (Danio rerio) genome // *FEBS J.* 2006. V. 273, № 14. P. 3216-3229.

Список литературы

77. Prince V.E., Pickett F.B. Splitting pairs: the diverging fates of duplicated genes // *Nat. Rev. Genet.* 2002. V. 3. № 11. P. 827–837.
78. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 228 с.
79. Waddington C.H. The evolution of an evolutionist. N.Y.: Cornell University Press, Ithaca, 1975. 219 p.
80. Duret L., Mouchiroud D. Determinants of substitution rates in mammalian genes: expression pattern affects selection intensity but not mutation rate // *Mol. Biol. Evol.* 2000. V. 17. № 1. P. 68–74.
81. Родин С.Н., Пахомчук Д.В., Риггс А.Д. Эпигенетические изменения и репозиционирование определяют эволюционную судьбу дублированных генов // *Биохимия.* 2005. Т. 70. № 5. С. 680–689.
82. Liu R.Z., Sharma M.K., Sun Q. et al. Retention of the duplicated cellular retinoic acid-binding protein1 genes (crabp1a and crabp1b) in the zebrafish genome by subfunctionalization of tissue-specific expression // *FEBS J.* 2005. V. 272. № 14. P. 3561–3571.
83. Klüver N., Kondo M., Herpin A. et al. Divergent expression patterns of Sox9 duplicates in teleosts indicate a lineage specific subfunctionalization // *Dev. Genes Evol.* 2005. V. 215. № 6. P. 297–305.
84. Lynch M., Force A. The probability of duplicate gene preservation by subfunctionalization // *Genetics.* 2000. V. 154. № 1. P. 459–473.
85. Тиходеев О.Н., Гетманова Е.В., Тихомирова В.Л., Инге-Вечтомов С.Г. Неоднозначность трансляции у дрожжей: генетический контроль и модификации. // В кн.: Молекулярные механизмы генетических процессов. М.: Наука, 1990. С. 218-228.
86. Torgerson D.G., Singh R.S. Rapid evolution through gene duplication and subfunctionalization of the testes-specific alpha4 proteasome subunits in *Drosophila* // *Genetics.* 2004. V. 168. № 3. P. 1421–1432.
87. He X., Zhang J. Rapid subfunctionalization accompanied by pro-longed and substantial neofunctionalization in duplicate gene evolution // *Genetics.* 2005. V. 169. № 2. P. 1157–1164.
88. Teichmann S.A, Babu M.M. Gene regulatory network growth by duplication // *Nat. Genet.* 2004. V. 36. № 5. P. 492-496.
89. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб.: Наука, 1991. 539 с.
90. Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. М.: Наука, 1977. 227 с.
91. Osborn H.F. The continuous origin of certain unit characters as observed by a paleontologist. *Harvey Lectures. Ser.*, 1911-1912. Philadelphia: Press of J.B. Lippincott Company. P. 153-204.
92. Иорданский Н.Н. Макроэволюция: Системная теория. М: Наука, 1994. 112 с.
93. Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс. // В кн.: Современная палеонтология. Ред. Меннер В.В., Макридин В.П. М.: Недра, 1988. С. 142-169.
94. Шишкин М.А. Закономерности эволюции онтогенеза. // В кн.: Современная палеонтология. Ред. Меннер В.В., Макридин В.П. М.: Недра, 1988. С. 169-209.
95. Астафьев А.К., Говорунов, А.В. Методология исследования макроэволюции и проблема критериев прогресса. // В кн.: Микро- и макроэволюция. Тарту: Изд-во ТГУ, 1980. С. 145-149.
96. Клек Д. Трудный путь на сушу // *В мире науки.* 2006. № 3. С. 52–59.
97. Татаринов Л.П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 257 с.
98. Курочкин Е.Н. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // *Зоол. журн.* 2006. Т. 85, № 3. С. 283-297.
99. Лавров А.В., Потапова Е.Г. «Dinofelis» (Felidae) – особое звено в эволюции хищных млекопитающих // *Современные проблемы биологической эволюции.* М.: ИПЭЭ РАН, 2007. С. 29-30.
100. Татаринов Л. П. Молекулярная генетика и эпигенетика в механизмах морфогенеза // *Журн. общей биологии.* 2007. Т. 68. №3. С. 165-169.
101. Камшилов М.М. Отбор в различных условиях проявления признака // *Биол. Журн.* 1935. Т. 4. № 6. С. 1005-1013.
102. Камшилов М.М. Эволюция биосферы. 2-е изд. М.: Наука, 1974. 256 с.
103. Беляев Д.К. О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их значении для теории и селекции животных // *Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук.* 1962. № 10. С. 111–124.
104. Трут Л.Н. Эволюционные идеи Д.К. Беляева как концептуальный мост между биологией, социологией и медициной // *Вестник ВОГиС.* 2008. Т. 12. № 1/2, С. 7-17.
105. Трапезов О.В. Регуляторные эффекты генов поведения и управление окрасочным формообразованием у американских норок (*Mustela vison schreber, 1777*) // *Вестник ВОГиС.* 2008. Т.13. № 1/2. С. 63-82.
106. Маркель А.Л. Стресс и эволюция // *Вестник ВОГиС.* 2008. Т. 12. № 1/2. С. 206-215.
107. Бородин П.М., Беляев Д.К. Влияние стресса на частоту кроссинговера во 2-й хромосоме домашней мыши // *Докл. АН СССР.* 1980. Т. 253. № 3. С. 727–729.
108. Бородин П.М. Стресс и генетическая изменчивость // *Генетика.* 1987. Т. 23. № 6. С. 1003–1010.
109. Vadlamudi S., Kalhan S.C., Patel M.S. Persistence of metabolic consequences in the progeny of rats fed a HC formula in their early postnatal life // *Am. J. Physiol.* 1995. V. 269. № 4. P. 731-738.

Список литературы

110. Srinivasan M., Laychock S.G., Hill D.J., Patel M.S. Neonatal nutrition: metabolic programming of pancreatic islets and obesity // *Exp. Biol. Med.* (Maywood). 2003. V. 228. № 1. P. 15-23.
111. Беляев Д.К., Трут Л.Н. Генетические взаимоотношения специфических изменений стандартной окраски серебристо-черных лисиц («подпалов» и «звездочки»), возникших в процессе доместикации // *Генетика*. 1986. Т. 22. № 1. С. 119–128.
112. Ратнер В.А., Васильева Л.А. Мобильные генетические элементы (МГЭ) и эволюция геномов // В кн.: *Современные проблемы теории эволюции* (ред. Л.П.Татаринов). М.: Наука, 1993. С. 43-59.
113. Креславский А.Г. Новый взгляд на адаптивную природу полиморфизма. Концепция псевдонейтральных мутаций // *Журн. общей биологии*. 1993. Т. 54. № 6. С. 645–658.
114. Суслов В.В., Колчанов Н.А. Дарвиновская эволюция и регуляторные генетические системы // *Вестник ВОГиС*. 2009. Т. 13. №2. С. 410-439.
115. Горлов И.П., Горлова О.Ю. Движущий отбор в ходе эволюции человека // *Вестник ВОГиС*. 2007. Т. 11. № 2. С. 363-372.
116. Шумный В.К., Шокин Ю.И., Колчанов Н.А., Федотов А.М. (ред.) Биоразнообразие и динамика экосистем. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2006. С. 21-94.
117. Eldredge N., Gould S.J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. // В кн.: Schopf T.J.M. (ed.). *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper and Company, 1972. P. 82-115.
118. Гаузе Г.Ф. Борьба за существование. Ижевск: Ин-т компьютерных исслед., 2002. 160 с.
119. Колмогоров А.Н. Уклонение от формул Харди при частичной изоляции // *Докл. АН СССР*. 1935. Т. 3. № 7. С. 129-132.
120. Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // В кн.: *Эволюция и биоэкологические кризисы*. М.: Наука, 1987. С. 46–64.
121. Заварзин Г.А. Становление биосферы // *Вестник РАН*. 2001. Т. 71. № 11. С. 988-1001.
122. Заварзин Г.А. Эволюция геосферно-биосферной системы // *Природа*. 2003. № 1. С. 27-35.
123. Гаузе Г. Ф. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // В кн.: *Экология и эволюционная теория*. Л.: Наука, 1984. С. 5–108.
124. Полянский Ю.И. О закономерностях микро- и макроэволюции у одноклеточных эукариот // В кн.: Шумный В.К., Колчанов Н.А., Рувинский А.О. (ред.). *Проблемы генетики и теории эволюции*. Новосибирск: Наука, 1991. С. 229-241.
125. Полевой В.В. Физиология растений: Учеб. для биол. спец. вузов. М.: Высш. шк., 1989. 464 с.
126. Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных // *Природа*. 1979. №2. С. 36-45.
127. Маркель А.Л. Современные концепции эволюционной генетики // В кн.: Шумный В.К., Маркель А.Л. (ред.). *Стресс и эволюция: концепция Д.К. Беляева и её развитие*. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 2000. С. 103–114.
128. Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 138 с.
129. Старобогатов Я.И. О соотношениях между микро- и макроэволюцией // В кн.: *Дарвинизм: история и современность*. Л.: Наука, 1988. С.138-145.
130. Günther K. Über Evolutionfaktoren und die Bedeutung des Begriffs "ökologische Lizenz" für die Erklärung von Formenerscheinungen in Tier-reichs. // *Ornithologie als biologische Wissenschaft*. 28. Beiträge als Festschrift zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann (22 November, 1949). Heidelberg: C. Winter-Universitätsverlag, 1949. P. 23-54.
131. Левченко В.Ф. Модели в теории биологической эволюции. СПб.: Наука, 1993. 384 с.
132. Старобогатов Я.И. Проблема видообразования // *Итоги науки и техники. Общая геология*. Вып. 20. М.: ВИНТИ, 1985. С.1-94.
133. Старобогатов Я.И., Левченко В.Ф. Экоцентрическая концепция макроэволюции // *Журн. общей биологии*. 1993. Т. 54. № 4. С. 389-407.
134. Старобогатов Я.И., Левченко В.Ф. Возрастание биоразнообразия как основной путь эволюции экосистем // *электронная публикация*, 1999, ссылка: <http://www.evol.nw.ru/labs/lab38/levchenko/articles/biodiv.htm>
135. Жерихин В.В. Генезис травяных биомов // В кн.: *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы*. М.: Недра, 1994. С. 132-137.
136. Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.
137. Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
138. Разумовский С. М. Избранные труды: Сборник научных статей. М.: КМК Scientific Press, 1999. 560 с.
139. Dobretsov N., Kolchanov N., Rozanov A., Zavarzin G. (eds.). *Biosphere origin and evolution*. Springer, 2008. 428 p.
140. Мережковский К.С. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов // *Уч. зап. Казанского ун-та*. 1909. Т. 76. 102 с.
141. Фаминцын А.С. О роли симбиоза в эволюции организмов // *Записки Императ. Академии наук. Физико-матем. Отдел., Сер. VIII, Т. XX, № 3. Труды Ботанич. Лабор. Импер. Акад. Наук*. № 9. 1907, С. 1-14.
142. Воронцов Н. Н. Эволюция дарвинизма (Развитие эволюционных идей в биологии). М.: УНЦ ДО, 1999. 630 с.
143. Margulis L. *Origin of Eukaryotic Cells*. New Heaven, Yale Univ. Press, 1970. 350 p.
144. Райков И.Б. Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л.: Наука, 1978. 328 с.
145. Margulis L. *Symbiotic Planet: A New Look at Evolution*. Basic Books, 1999. 176 p.

Список литературы

146. Cavalier-Smith T. The neomuran origin of archaeobacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2002. V. 52. № 1. P. 7-76.
147. Cavalier-Smith T. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2002. V. 52. № 2. P. 297-354.
148. Daubin V., Lerat E., Perriere G. The source of laterally transferred genes in bacterial genomes // *Genome Biol.* 2003. V. 4. № 9. Epub: <http://genomebiology.com/2003/4/9/R57>
149. Beiko R.G., Harlow T.J., Ragan M.A. Highways of gene sharing in prokaryotes // *PNAS.* 2005. V. 102. № 40. P. 14332-14337.
150. Nesbo C.L., L'Haridon S., Stetter K.O., Doolittle W.F. Phylogenetic analyses of two "archaeal" genes in *thermotoga maritima* reveal multiple transfers between archaea and bacteria // *Mol. Biol. Evol.* 2001. V. 18. № 3. P. 362-375.
151. Woese C.R. Interpreting the universal phylogenetic tree // *PNAS.* 2000. V. 97. № 15. P. 8392–8397.
152. Woese C.R. On the evolution of cells // *PNAS.* 2002. V. 99. № 13. P. 8742–8750.
153. Момыналиев К.Т. Геномно-протеомная характеристика вариабельности *Helicobacter pylori* // Дисс. ... докт. биол. наук, М.: НИИ Физ.-Хим. Медицины Минздравсоцразвития России, 2009. 242 с.
154. Potgens A.J.G., Drewlo S., Kokozidou M., Kaufmann P. Syncytin: the major regulator of trophoblast fusion? Recent developments and hypotheses on its action // *Hum. Reproduction Update.* 2004. V. 10. № 6. P. 487–496.
155. Алимов А.Ф. (гл. ред.). Протисты. Руководство по зоологии. Часть 2. СПб.: Наука, 2007. 1144 с.
156. Douglas S., Zauner S., Fraunholz M., et al. The highly reduced genome of an enslaved algal nucleus // *Nature.* 2001. V. 410. № 6832. P. 1091-1096.
157. Карпов А.С. Некоторые свойства искусственно полученных симбиотических ассоциаций амёб с хлорофитовыми водорослями *Chlorella sp.* // *Цитология.* 1993. Т. 35. № 4. С. 127-133.
158. Марков А.В., Куликов А.М. Происхождение эвкариот: выводы из анализа белковых гомологий в трёх надцарствах живой природы // *Палеонтологический журнал.* 2005. Т. 306, № 4, С. 345-357.
159. Richards T.A., Dacks J.B., Campbell S.A., et al. Evolutionary origins of the eukaryotic shikimate pathway: gene fusions, horizontal gene transfer, and endosymbiotic replacements // *Eukaryot. Cell.* 2006. V. 5. № 9. P. 1517-1531.
160. Li S., Nosenko T., Hackett J.D., Bhattacharya D. Phylogenomic analysis identifies red algal genes of endosymbiotic origin in the chromalveolates // *Mol. Biol. Evol.* 2006. V. 23. № 3. P. 663-674.
161. Embley T.M., Martin W. Eukaryotic evolution, changes and challenges // *Nature.* 2006. V. 440, № 7084. P. 623-630.
162. Jekely G. Origin of phagotrophic eukaryotes as social cheaters in microbial biofilms // *Biology Direct.* 2007. V. 2. № 3 (E-pub).
163. Шестаков С.В. О ранних этапах биологической эволюции с позиции геномики // *Палеонтологический журнал.* 2003. № 6. С. 50-57.
164. Шестаков С.В. Роль горизонтального переноса генов в эволюции. – 2003 // Доклад, прочитанный на теоретическом семинаре геологов и биологов "Происхождение живых систем". 15-20 августа 2003г., Горный Алтай, «Денисова Пещера».
165. Прозоров А.А. Альтруизм в мире бактерий? // *Усп. совр. биол.* 2002. Т. 122. №5. С.403-413.
166. Engelberg-Kulka H, Glaser G. Addiction modules and programmed cell death and antideath in bacterial cultures. // *Ann. Rev. Microbiol.* 1999. V. 53. P. 43-70.
167. Tamames J. Evolution of gene order conservation in prokaryotes. // *Genome Biol.* 2001. V. 2. № 6. Epub.
168. Teichmann S.A., Babu M.M. Conservation of gene co-regulation in prokaryotes and eukaryotes // *Trends Biotechnol.* 2002. V. 20. № 10. P.407-410.
169. Hooper S.D., Berg O.G. Duplication is more common among laterally transferred genes than among indigenous genes. // *Genome Biol.* 2003. V. 4. № 8. Epub.
170. Кордюм В.А. Эволюция и биосфера. Киев: Наук. думка. 1982. 261 с.
171. Novikova O.S., Fet V., Blinov A.G. Horizontal transfer of non-ltr retrotransposons // *Вестник ВОГиС.* 2009. Т. 13. № 1, С. 76-83.
172. Agrawal A., Eastman Q.M., Schatz D.G. Transposition mediated by RAG1 and RAG2 and its implications for the evolution of the immune system. // *Nature.* 1998. V. 394. № 6695. P. 744-751.
173. Берг Р.Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор // В кн.: Генетика и эволюция: Избр. Тр. Новосибирск: Наука, 1993. С. 137-178.
174. Берг Р.Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // В кн.: Генетика и эволюция: Избр. Тр. Новосибирск: Наука, 1993. С. 123-137.
175. Page R.D., Clayton D.H., Paterson A.M. Lice and cospeciation: a response to Barker // *Int. J. Parasitol.* 1996. V. 26. № 2. P. 213-218.
176. Gojoberi T., Moriyama E.N., Kimura M. Molecular clock of viral evolution, and the neutral theory // *PNAS.* 1990. V. 87. № 24. P. 10015-10018.
177. Родин С.Н. Идея коэволюции. Новосибирск: Наука, 1991. 271 с.
178. Ратнер В.А. Внешние и внутренние факторы и ограничения молекулярной эволюции. // В кн.: Татаринов Л.П. (ред.). Современные проблемы теории эволюции. М.: Наука, 1993. С.60-80.
179. Nei M., Rooney A.P. Concerted and birth-and-death evolution of multigene families // *Ann. Rev. Genet.* 2005. V. 39. P. 121-152.

Список литературы

180. Koonin E.V. Orthologs, paralogs, and evolutionary genomics // *Ann. Rev. Genet.* 2005. V. 39. P. 309-338.
181. Shindyalov I.N., Kolchanov N.A., Sander C. Can three-dimensional contacts in protein structures be predicted by analysis of correlated mutations? // *Protein Eng.* 1994. V. 7. № 3. P. 349-358.
182. Афонников Д.А., Колчанов Н.А. Консервативные особенности ДНК-связывающих доменов класса «гомеодомен», обусловленные коадаптивными заменами аминокислотных остатков // *ДАН.* 2001. Т. 380. № 5. С. 691-695.
183. Afonnikov D.A., Kolchanov N.A. CRASP: a program for analysis of coordinated substitutions in multiple alignments of protein sequences // *Nucl. Acids Res.* 2004. V. 32. P. 64-68.
184. Kann M.G., Shoemaker B.A., Panchenko A.R., Przytycka T.M. Correlated evolution of interacting proteins: looking behind the mirrortree // *J. Mol. Biol.* 2009. V. 385. № 1. P. 91-98.
185. Dodds P.N., Lawrence G.J., Catanzariti A.M., et al. Direct protein interaction underlies gene-for-gene specificity and coevolution of the flax resistance genes and flax rust avirulence genes // *PNAS.* 2006. V. 103. № 23. P. 8888-8893.
186. Juan D., Pazos F., Valencia A. Co-evolution and co-adaptation in protein networks // *FEBS Lett.* 2008. V. 582. № 8, P. 1225-1230.
187. Фомин С.В., Беркинблит М.Б. Математические проблемы в биологии. М.: Наука, 1973. 200 с.
188. Лима-де-Фариа А. Эволюция без отбора: Автоэволюция формы и функции. М.: Мир, 1991. 455 с.