

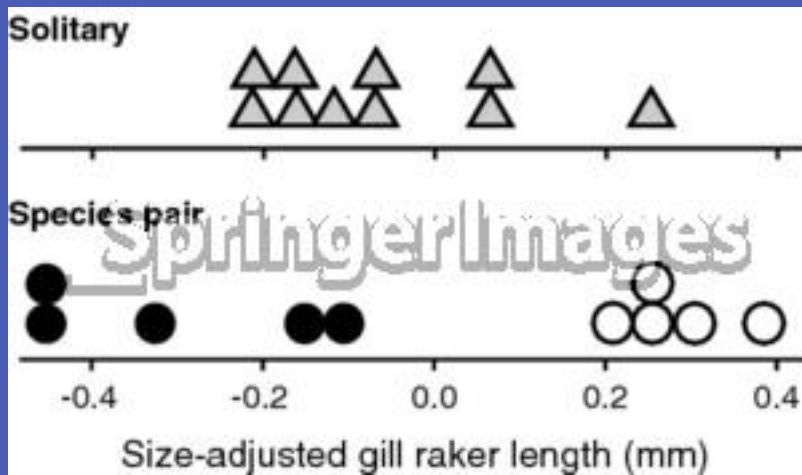
# КОЭВОЛЮЦИЯ

Старший научный  
сотрудник каф.  
биологической  
эволюции  
С.Н. Лысенков

# КОЭВОЛЮЦИЯ

1. Эволюционные взаимоотношения видов, не связанных генетически (Иорданский)
2. Взаимные эволюционные изменения взаимодействующих видов (Thompson)
3. изменение биологического объекта, вызванное изменением в другом, связанном с ним биологическом объекте того же уровня

## Козволюция между близкими видами приводит к диверсификации



Трёхиглые колюшки, живущие в одном и том же озере, расходятся по экологическим нишам: питающиеся зоопланктоном лимнические формы (внизу) и питающиеся донными беспозвоночными бентические (вверху). Это расхождение воспроизводится во всех озерах, где есть два, а не один вид колюшек.

Относительная длина жаберных тычинок у рыб из озера с одним видом (вверху) и у рыб из озера с двумя видами (внизу). Похожее распределения существуют и по другим признакам.

В настоящее время доказано, что причина данного расхождения – именно конкуренция.

## Антагонизм

Хотя бы один вид вредит другому (когда они обитают вместе, то «пострадавший» хуже размножается)

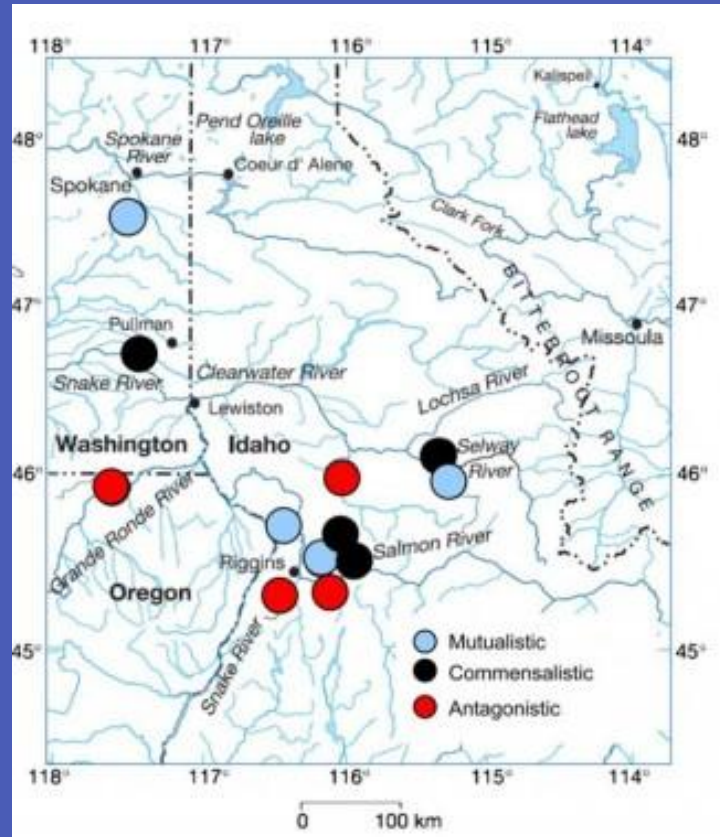
При этом для каждого вида от взаимодействия есть как польза, так и вред/цена. Для вида взаимодействий важен общий эффект. За счет изменения удельной пользы и вреда антагонизм может становиться мутуализмом – и наоборот.

## Мутуализм

Оба вида полезны друг другу (когда они вместе, то размножаются лучше)

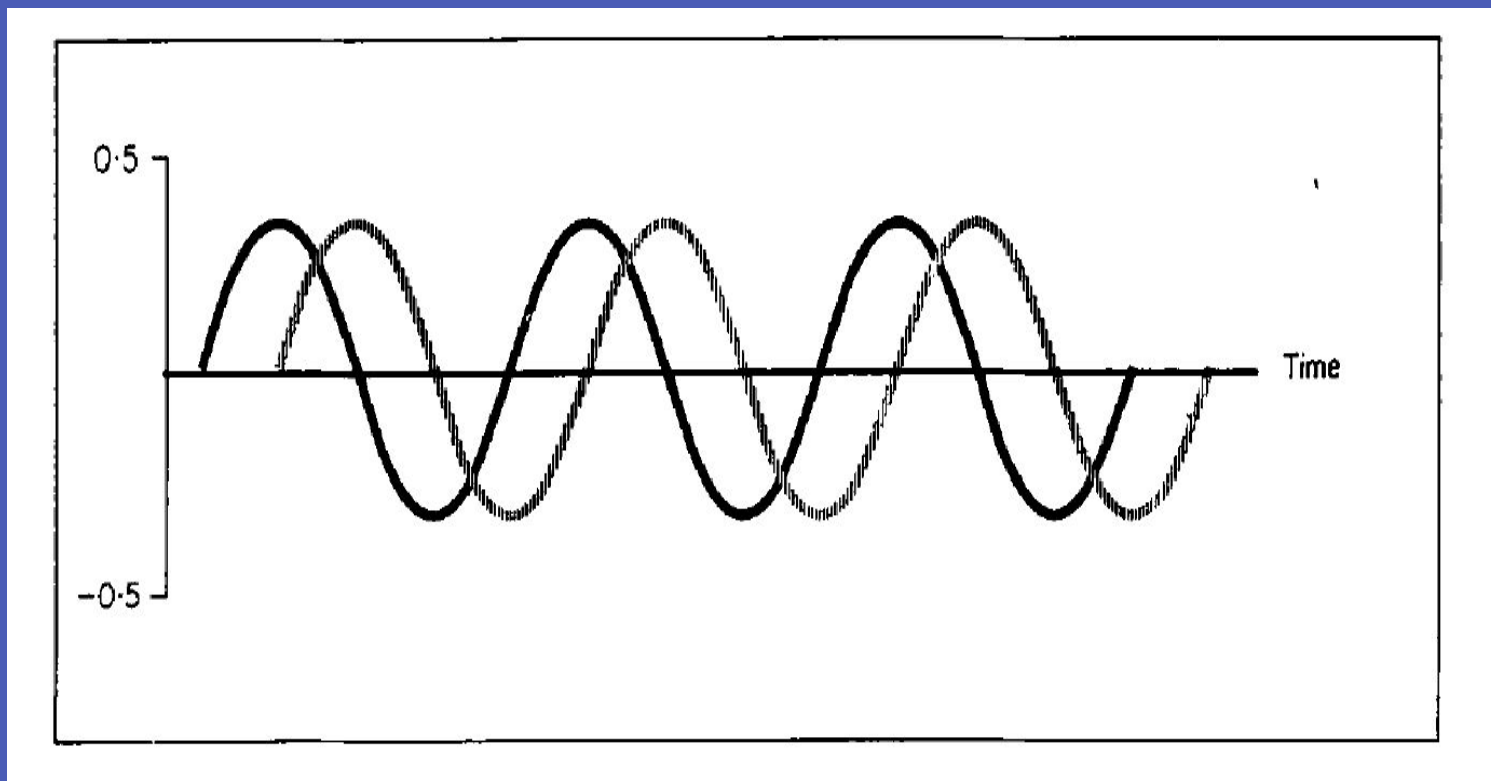
# Географическая мозаика коэволюции, или от Антагонизма к мутуализму

*Lithophragma parviflorum* и моль *Greya politella*



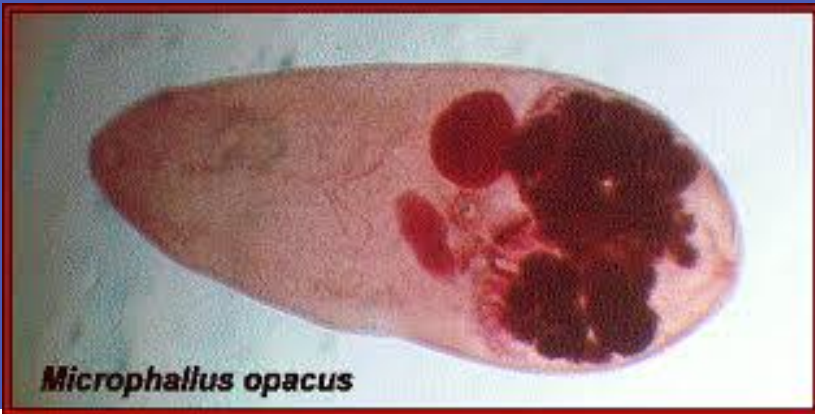
## Коэволюционная гонка вооружений

В основе лежит частотно-зависимый отбор. Отбор благоприятствует паразитам, способным атаковать наиболее распространенный генотип хозяина, а у хозяев – тем, кто способен противостоять наиболее распространенному паразиту (ибо скорее всего потомки встретятся с ним). В этом случае редкие варианты начинают получать преимущество, так как часто встречающиеся паразиты часто «давятся» иммунной системой, а часто встречающиеся жертвы – часто страдают от болезней.

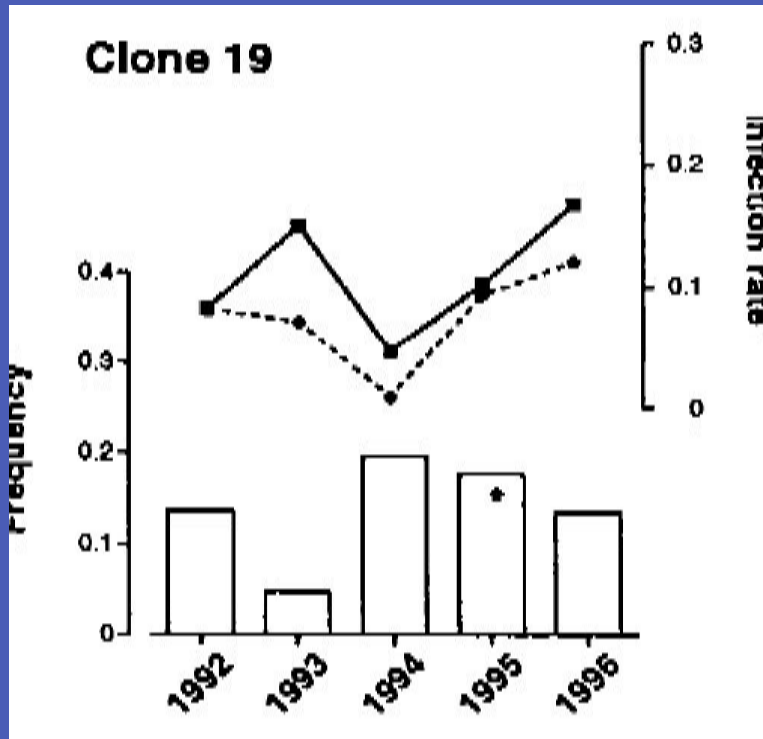
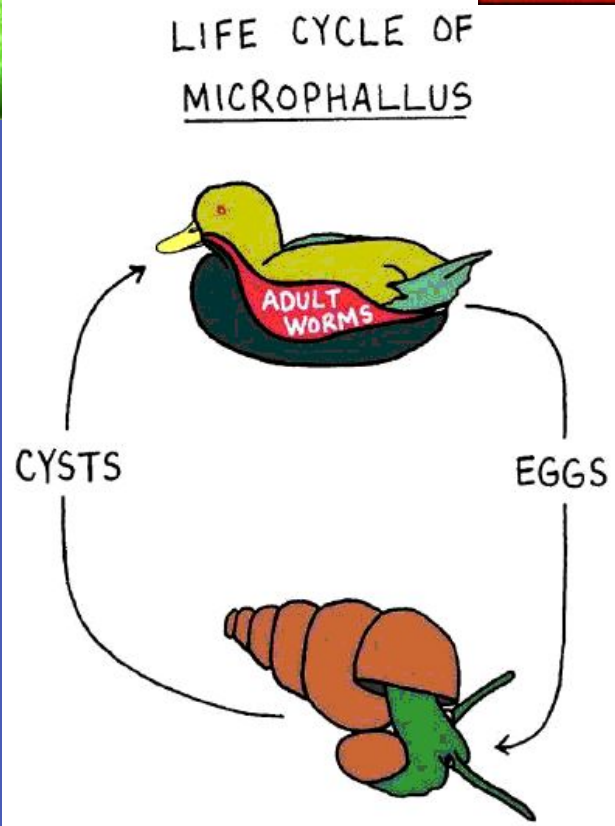




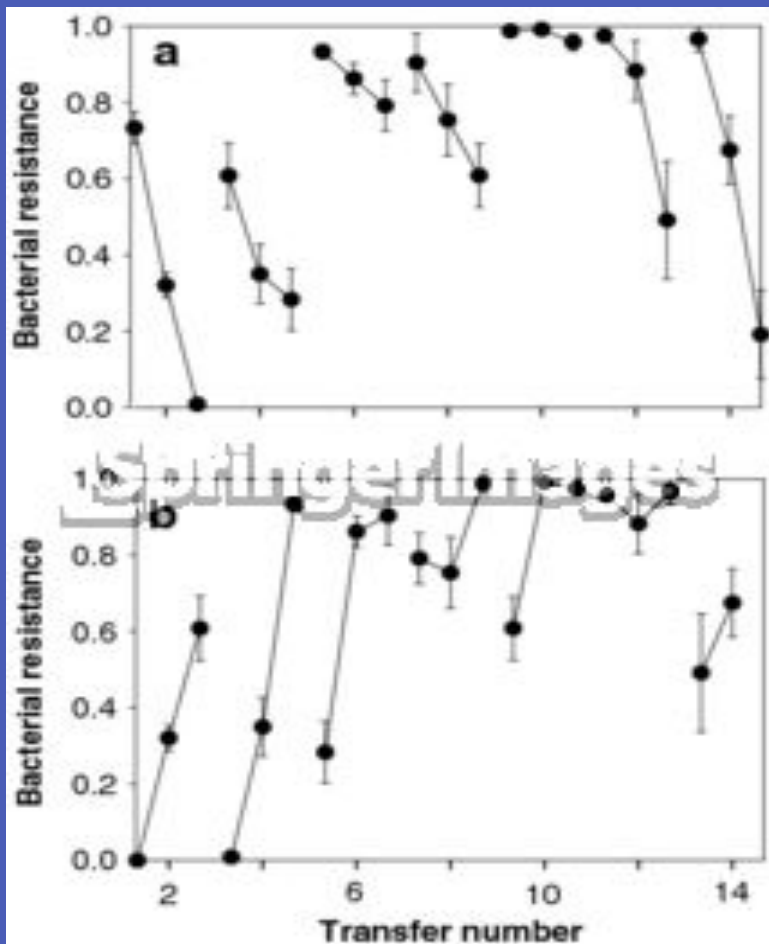
Брюхоногий моллюск *Potamopyrgos antipodarum* и сосальщик *Microphallus* sp.



Пятилетние наблюдения подтвердили существование «флуктуирующего полиморфизма»

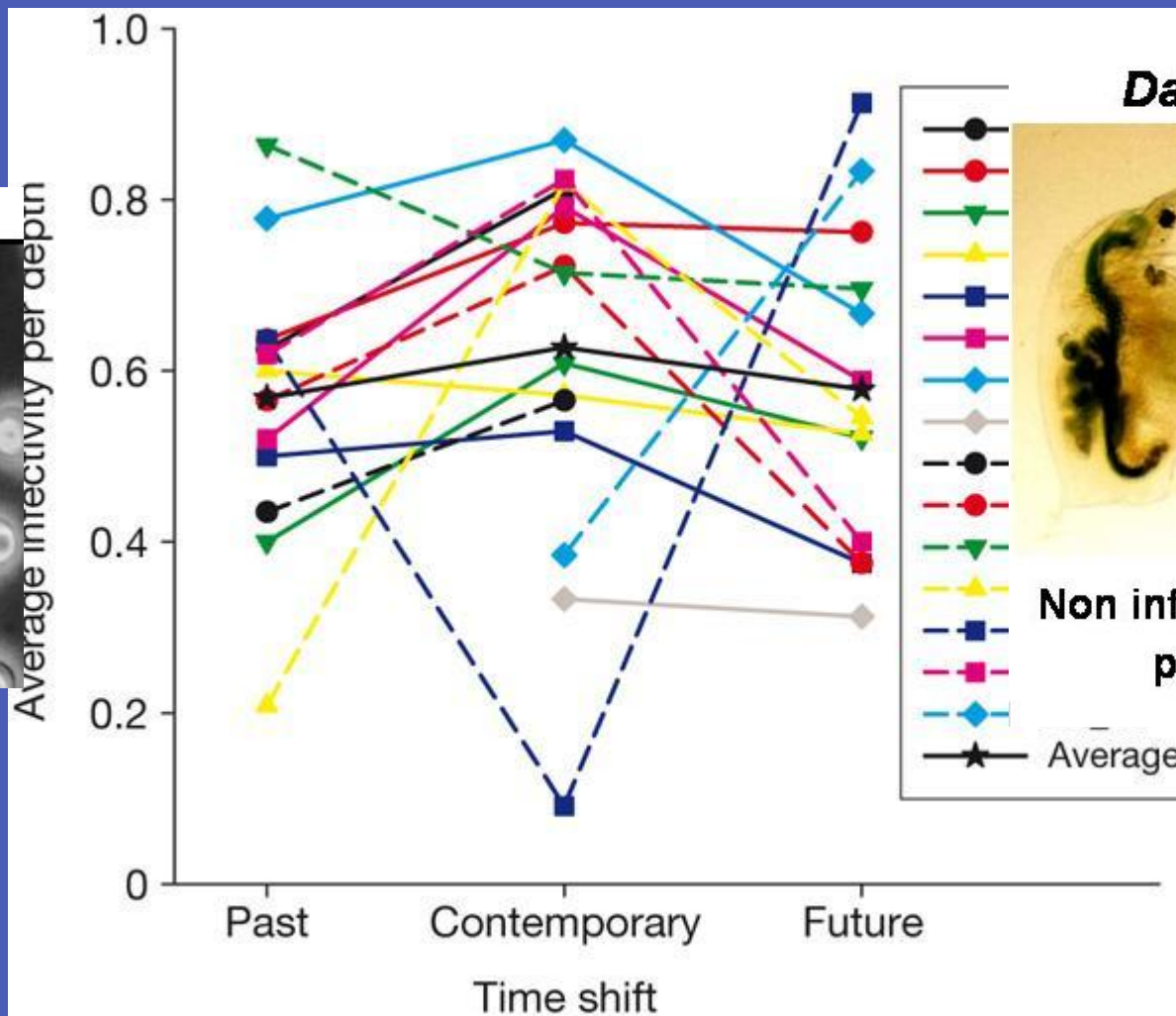
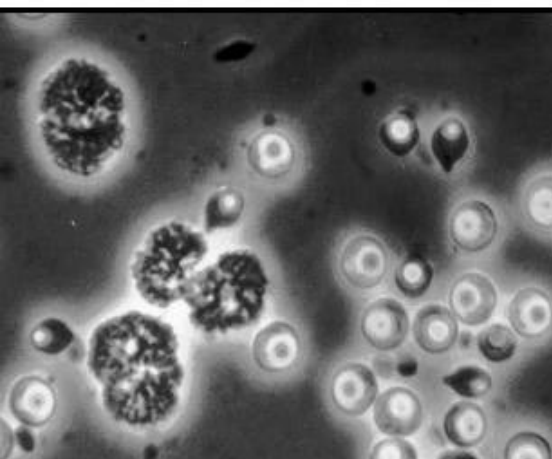


В эксперименте показано, что наиболее заразны фаги из будущего, а наиболее чувствительны к современным фагам бактерии из прошлого.





*Pasteuria ramosa*



*Daphnia magna*



Non infectée      Infectée  
par *P. ramosa*

Пастерии наиболее заразны для современных, но не для прошлых и не для будущих дафний.

В многовидовых сообществах возможна периодическая смена хищниками жертв, что вызывает периоды появления и утраты защитных приспособлений у последних.



Обыкновенная кукушка



Луговой конёк



Тростниковая камышёвка



Лесная завирушка

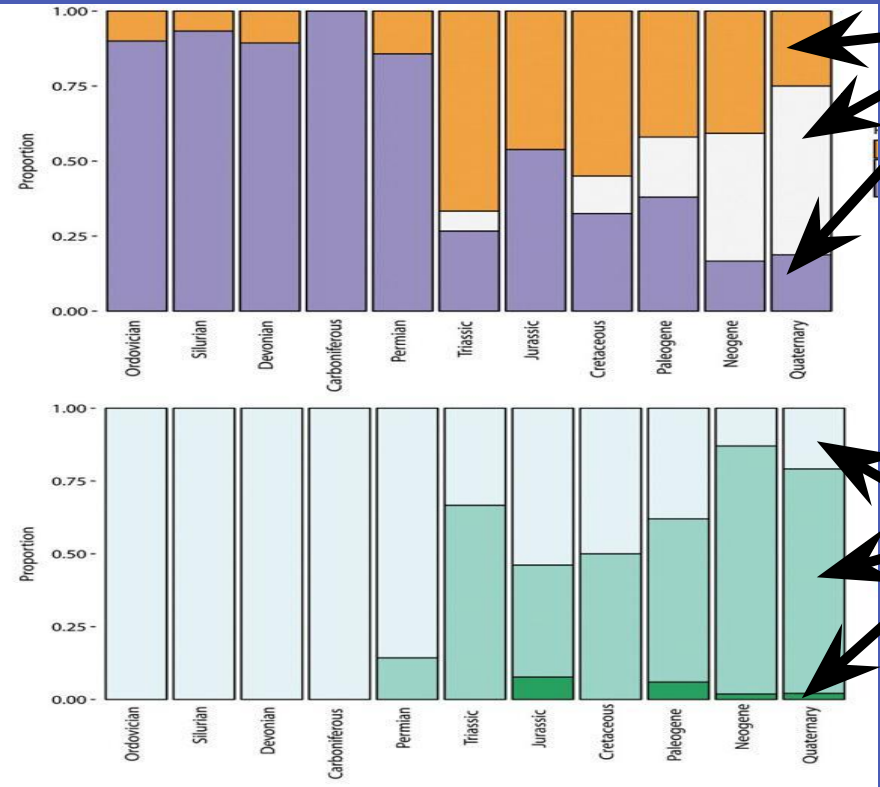
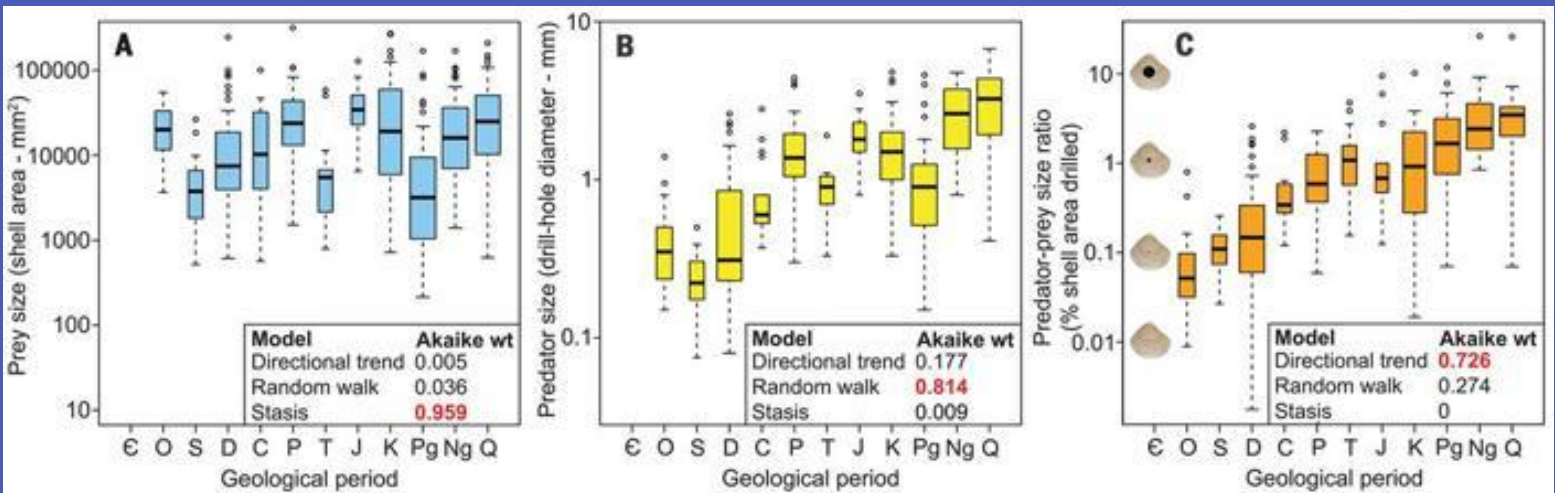
(не умеет противодействовать кукушкам)



Британская трясогузка

В Исландии принимают яйца кукушек

Если периоды ослабленного отбора со стороны хищников коротки по сравнению со временем утраты адаптаций, то возникает эскалация (настоящая «гонка вооружений»).



факультативно подвижные  
 подвижные  
 сидячие

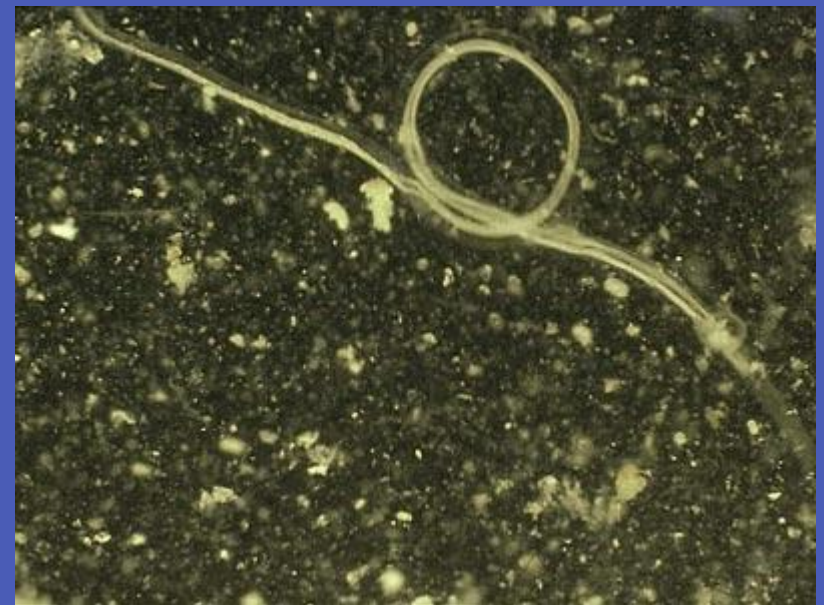
не зарываются  
 зарываются  
 иногда зарываются





*«С течением времени паразит становится менее вреден для хозяина».*  
*«Если болезнь оказывается высоко заразной и сильно вредной – значит, она новая для этого вида».*

Расчеты показывают, что низкая заразность и вертикальная передача (от родителей к потомкам) способствует снижению вредных воздействий паразита, а высокая заразность и горизонтальная передача (между неродственными индивидами) способствует высокой скорости роста паразита в хозяине – следовательно, его вредности.

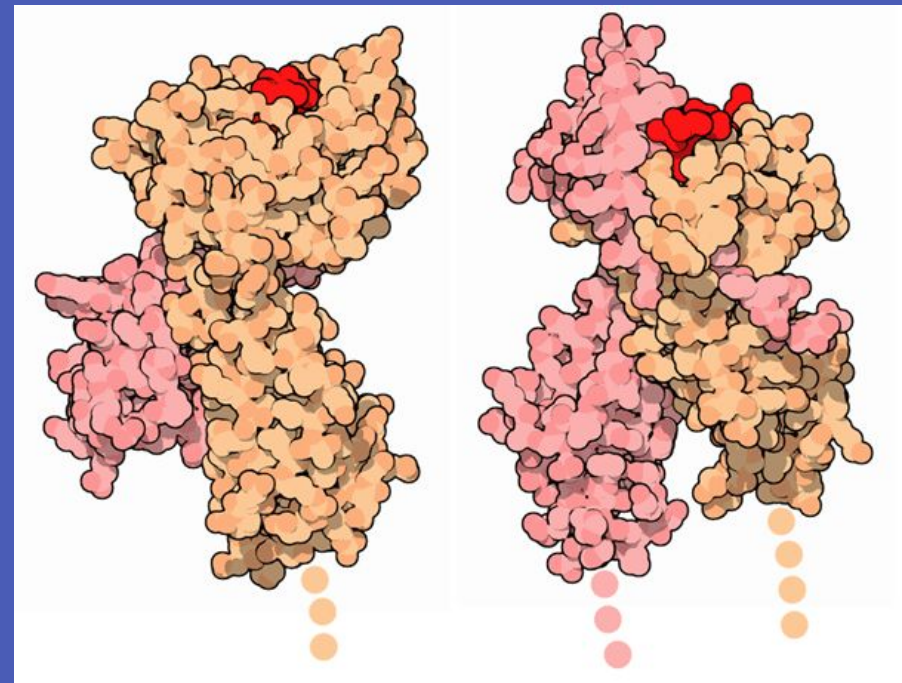


Нематоды, паразитирующие на фиговых осах, тем опаснее для последних, чем больше ос одновременно откладывает яйца в фигу.

## Половое размножение и «принцип чёрной королевы»

Половое размножение выгодно как паразиту, так и хозяину: так как в условиях географической мозаики неизвестно, с какими системами защиты или нападения придется столкнуться, многообразие вариантов потомков повышает шансы, что кому-то повезет.

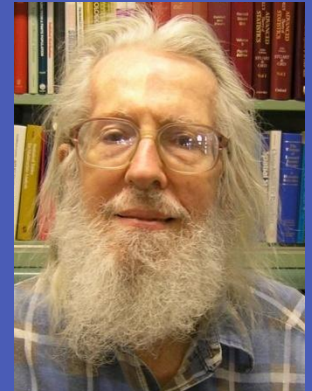
Показано, что позвоночные склонны выбирать партнера с непохожим набором аллелей генов главного комплекса гистосовместимости. В этом случае повышается шанс на то, что потомки будут устойчивы к многим инфекциям.



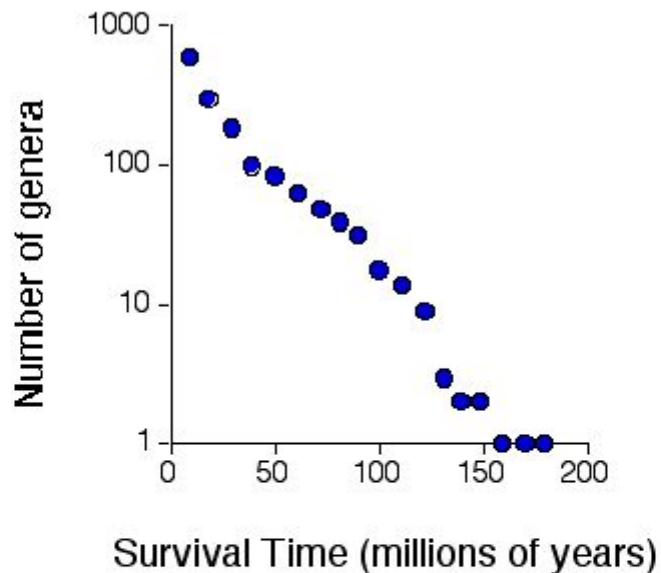
Структура белков главного комплекса гистосовместимости

# Принцип Черной королевы (Red Queen principle)

На самом деле, их два: макро- и микроэволюционный. Но в основе и того, и другого лежит идея о том, что эволюционные изменения одних видов вынуждают другие также изменяться – и так до бесконечности.



Leigh van Valen

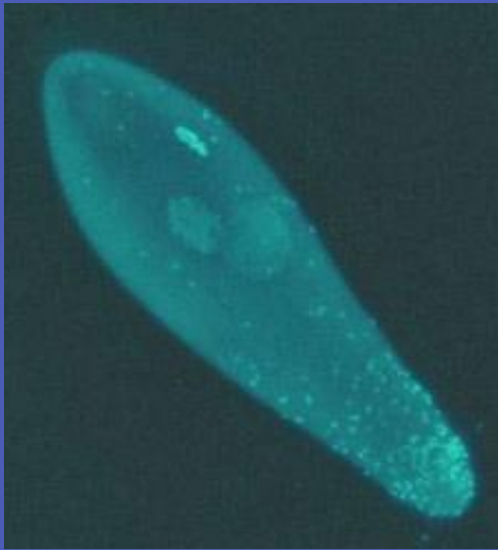


The macroevolutionary Red Queen. Survival times for extinct genera of the Class Echinoidea (sea urchins and sand dollars). The linear relationship between number of genera and the logarithm of survival time suggests that the probability of extinction is constant over time. Redrawn from Van Valen (1973).



"The Red Queen has to run faster and faster in order to keep still where she is. That is exactly what you all are doing!"

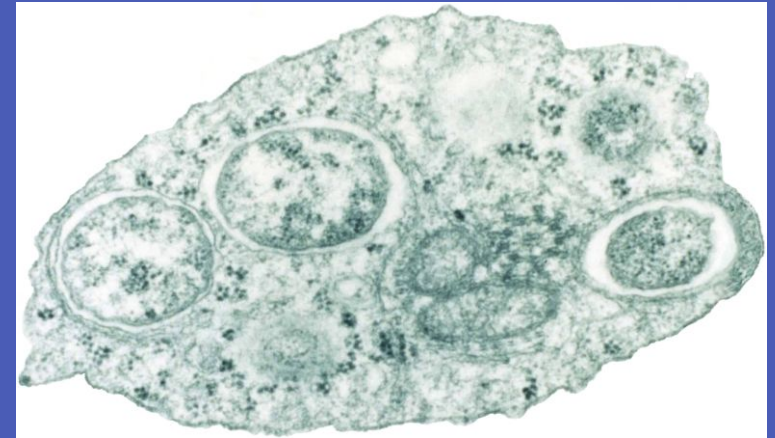




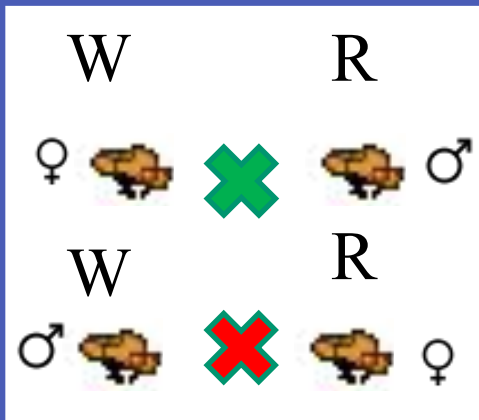
светлые точки —  
клетки вольбахии



*Drosophila simulans*



вольбахии внутри клетки  
насекомого



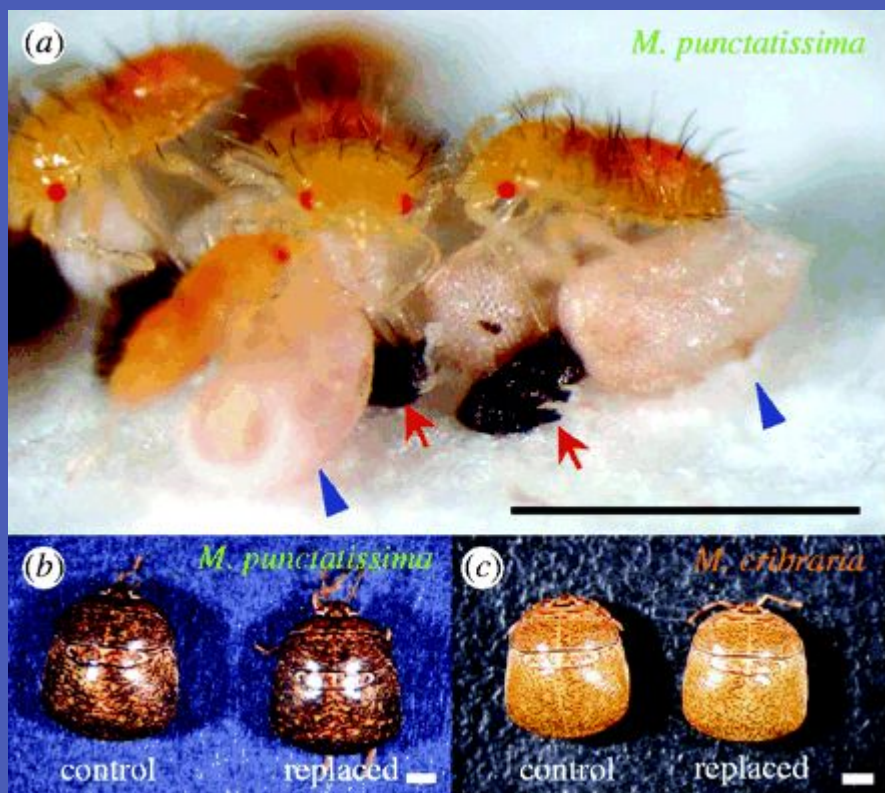
W – Watsonville (инфицированная популяция)  
R – Riverside (неинфицированная популяция)

Бактерии вольбахии  
способны лишать  
хозяев полового  
размножения.

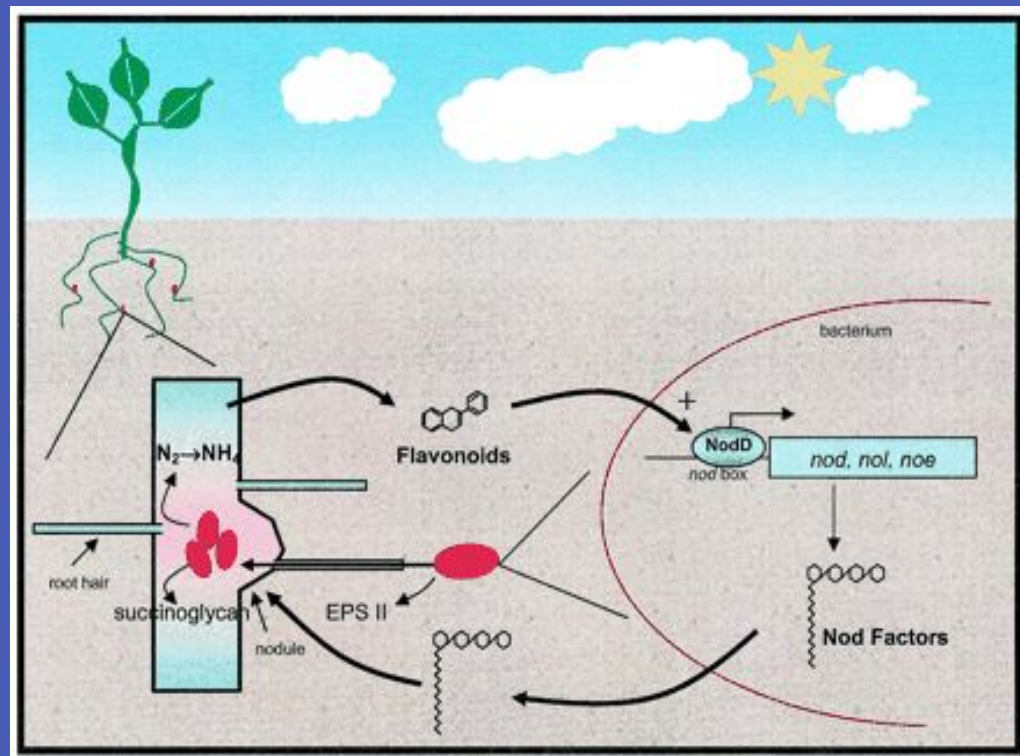
# Гипотеза коэволюции к монокультуре и комплементарным симбионтам

*Симбиотический мутуализм эволюционирует из подмножества симбиотических взаимоотношений, в которых взаимодействующие виды имеют комплементарные признаки, которые предоставляют взаимные выгоды в приспособленности, и в которых хозяин способен ограничить взаимодействия к единственному генотипу симбионта или комплементарному набору неконкурирующих симбионтов (Thompson, 2005)*

# Возникновению и поддержанию мутуализма способствует низкое генетическое разнообразие симбионтов



Самки клопов передают своих симбионтов потомству через секрет, которым обмазывают кладки яиц



Бобовые используют сложную систему «молекулярного рукопожатия», чтобы допускать в клубеньки только мутуалистических азотфиксирующих бактерий

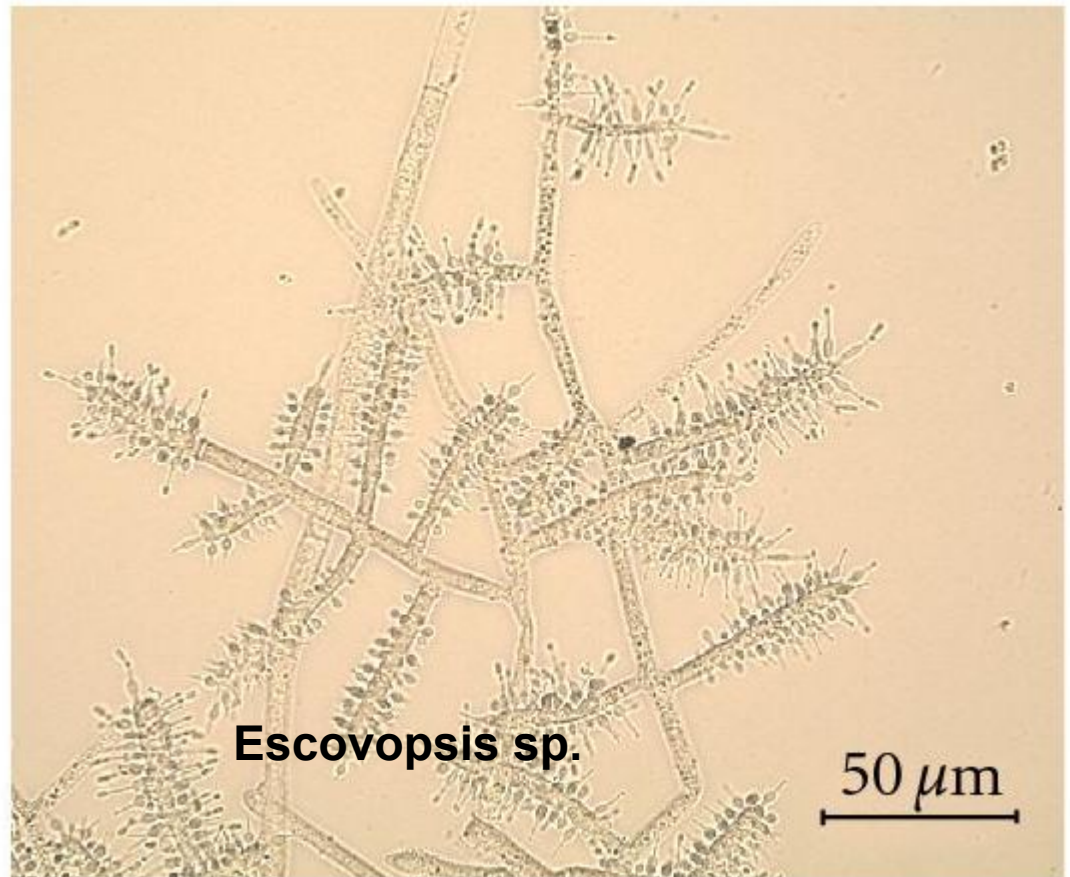


***Acromyrmex octospinosus***



Как и любая монокультура, мутуалистические взаимодействия подвержены опасности резкого уничтожения. Для борьбы с этой угрозой может быть полезен еще один симбионт-мутуалист.

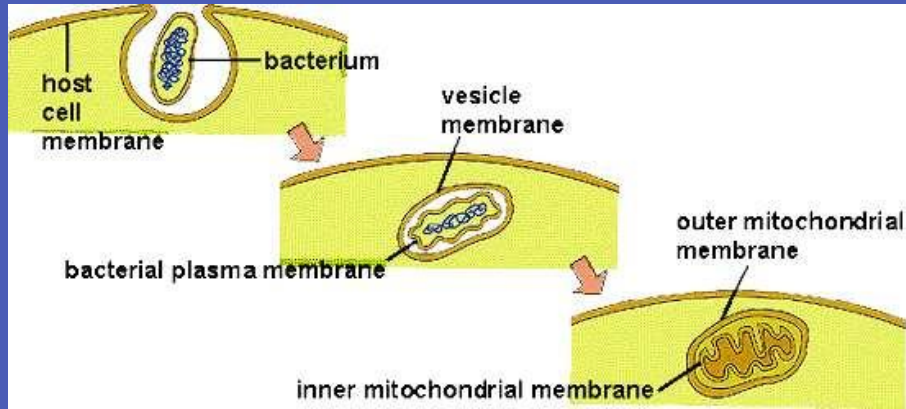
***Streptomyces* на кутикуле муравья**



***Escovopsis* sp.**

50 μm

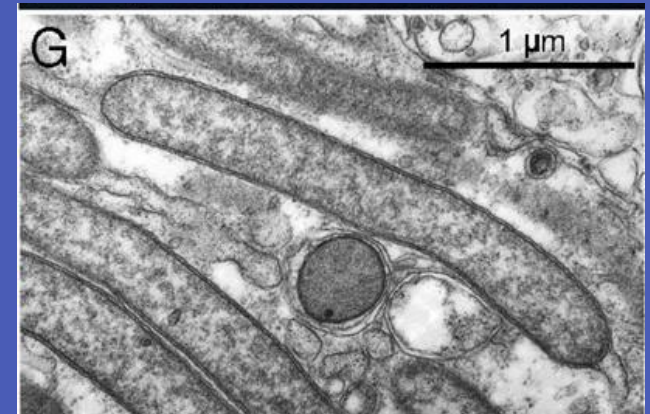
Со временем симбионт и хозяин становятся всё более и более взаимозависимыми



Митохондрии (органеллы, отвечающие за обеспечение клеток энергией) – потомки эндосимбиотических бактерий



Твердая кутикула жуков-долгоносиков обеспечивается симбиозом с бактериями нардонеллами, геном которых уже значительно упрощен





# Мутуализм свободно живущих видов

Основные модельные системы: растения и опылители, растения и плодоядные животные



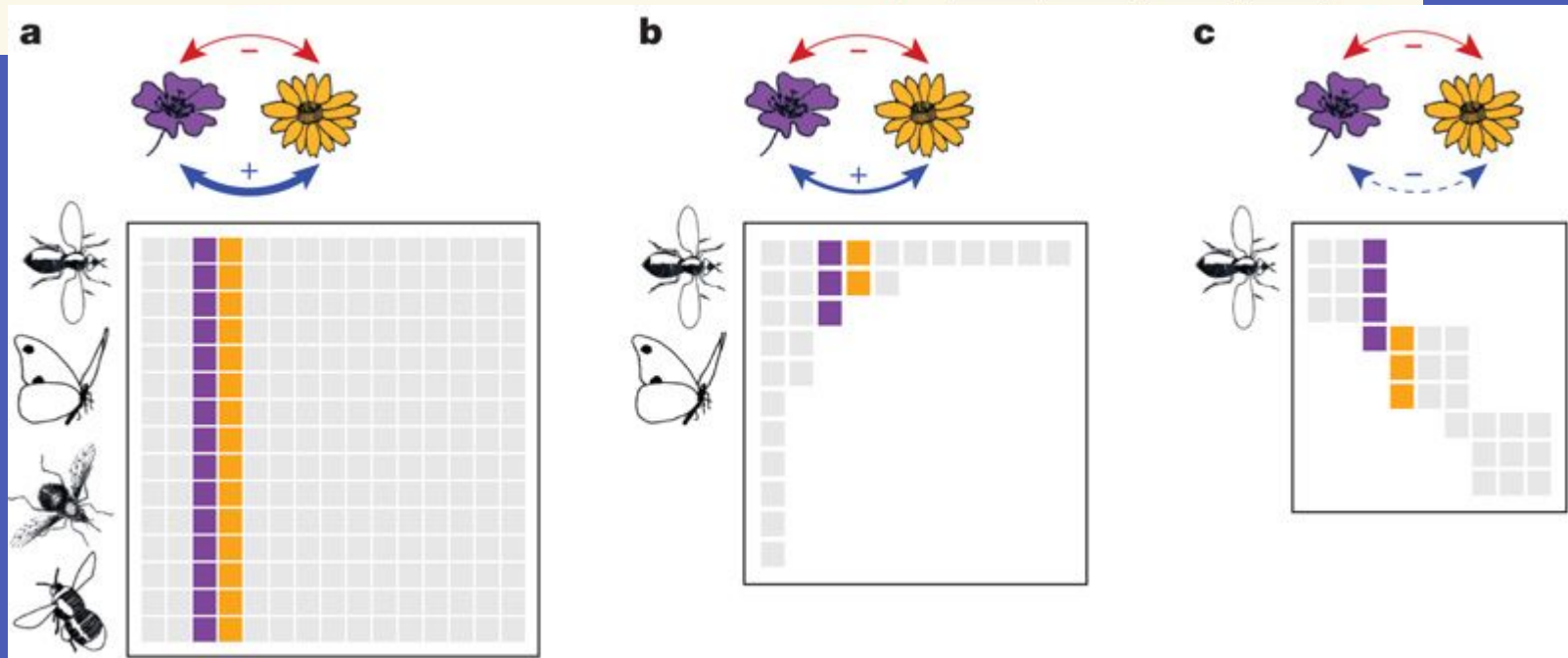
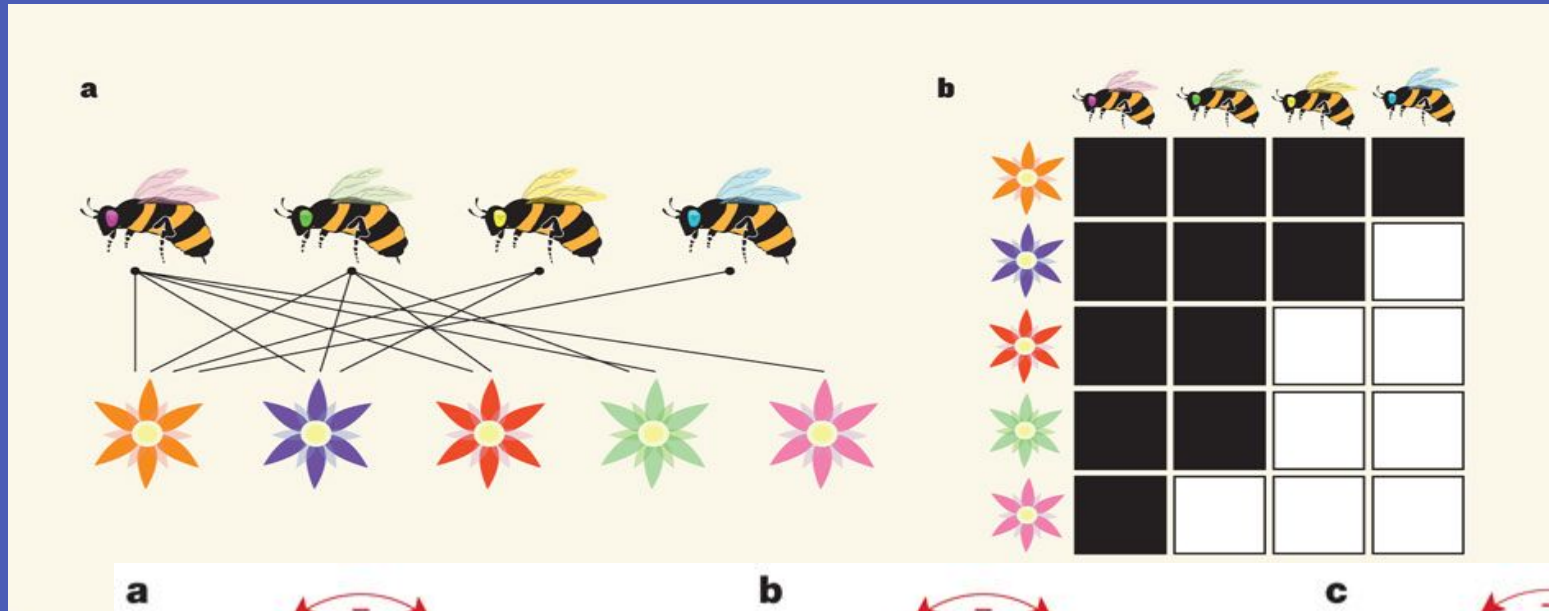


Узкая взаимная специализация встречается среди свободно живущих мутуалистов, но является скорее исключением.

## КОЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ И ОПЫЛИТЕЛЕЙ

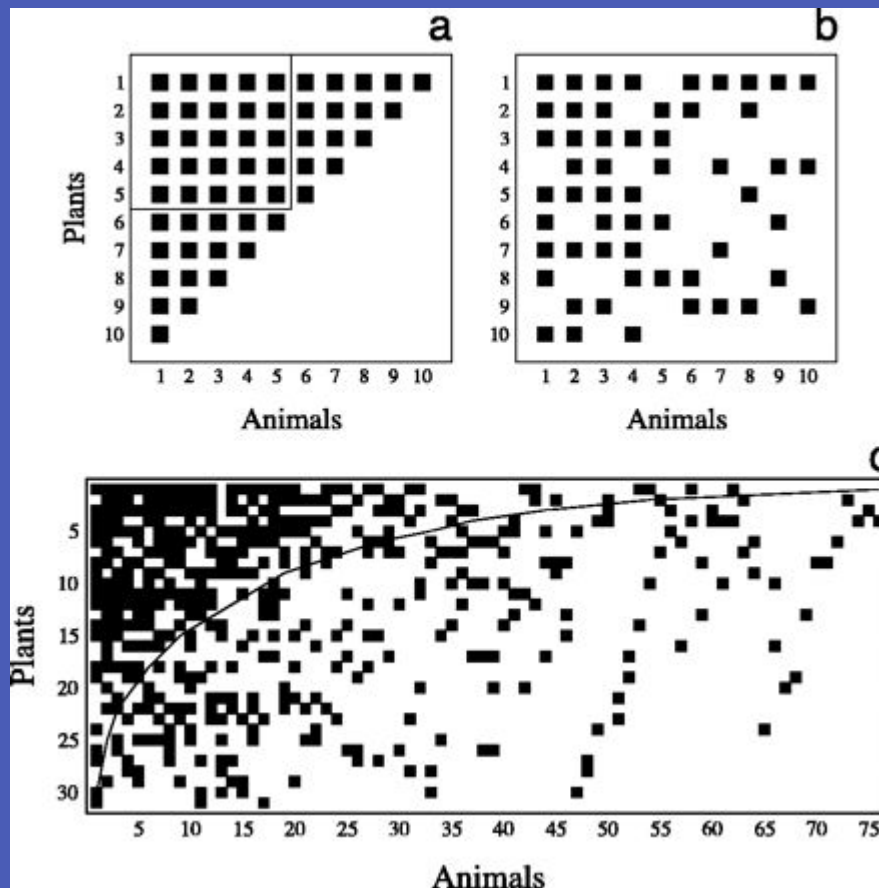


# Сети свободно живущих мутуалистов



# Сети свободно живущих мутуалистов

Реальные мутуалистические сети обладают некоторыми инвариантными свойствами: вложенностью, асимметрией взаимодействий и модульностью.



Есть некий «джентльменский набор» признаков, способствующий мутуализму, к которому конвергируют разные, в том числе неродственные организмы.

Эти сети подвержены существенным изменениям во времени и пространстве, всегда включают большое число генетически разнообразных видов. Кроме того, в них всегда соседствуют виды разной степени специализации – исход коэволюции в каждом случае очень индивидуален.



# ЖУЛИКИ



фото А. Шулакова

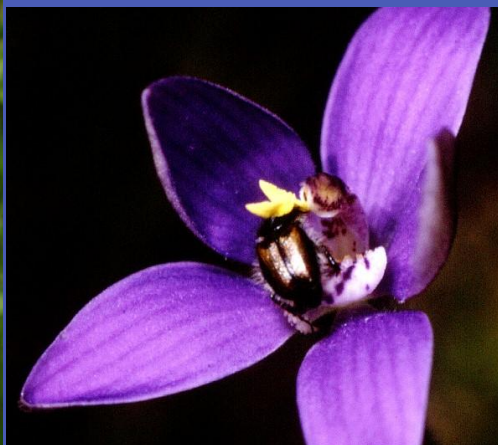
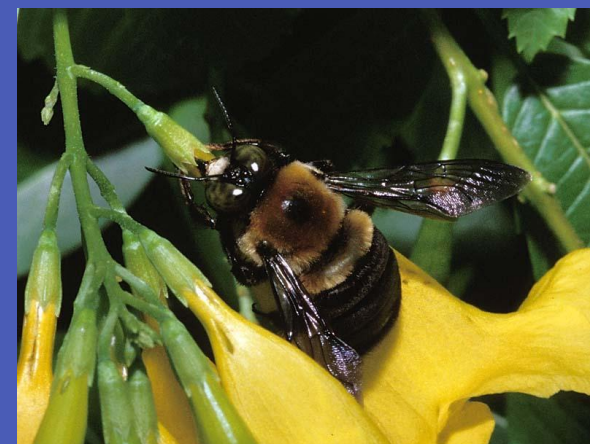


фото J. Stökl



Нектарные грабители повреждают растение, чтобы выпить нектар, но не переносят пыльцу.



Орхидеи-обманщики не предоставляют насекомым вознаграждения за опыление