

# Программа курса «Эволюция», ЛМШ-2019, 10-обычная и 10-профи

Автор: Бизяев Никита Сергеевич

**Введение.** Методы рассуждения (индукция и дедукция). Методы аппроксимации (экстраполяция, интерполяция). Их применимость в эволюционных моделях. Понятие слова «эволюция». Дарвиновское определение. Значение парадигмы эволюции в биологии.

**История эволюционной биологии.** Древнегреческие философские концепции о мире (Платон, Аристотель, Гераклит). Идея Сотворения. Прогрессивизм и трансформизм. Эволюционная теория Ж.Б. Ламарка. Эволюционная теория Ч. Дарвина и А. Уоллеса (положения и исторический контекст). Биография Ч. Дарвина. Понятие Древа жизни. Сравнение концепций трансформизма и вариативности. Кошмар Дженкина. Синтетическая теория эволюции (СТЭ) (положения, современное состояние, проблемы). Развитие эволюционной биологии после СТЭ. Концепции Нового синтеза Кунина и Расширенного синтеза (Пильюччи, Мюллер).

**Репликатор и его свойства.** Понятие репликатора. Наследственность, изменчивость, размножение. Нуклеиновые кислоты, мемы, прионы как репликаторы. Мутации: классификация, их случайность, синонимичность, частота. Понятие признака. Усредненные и конкретные состояния (геном/генотип, фенотип/фенотип, ген/аллель, признак/состояние признака). Фенотипическая изменчивость и её компоненты. Норма реакции. Количественные признаки. Наследуемость в широком и узком смыслах и проблемы данного понятия. Missing heritability problem. Популяционная модель Харди-Вайнберга и равновесие в ней. Понятие «нуль-гипотезы» отсутствия эволюции в эволюционной биологии. Конструкция экологической ниши.

**Режимы микроэволюции по Кунину и условия их функционирования.**

**Райтовский режим микроэволюции – нейтральная эволюция.** Вредность мутаций. (Почти) нейтральная теория молекулярной эволюции, её свидетельства в геноме. Роль (почти) нейтральных мутаций в эволюции. Эффективный размер популяции. Дрейф генов. Теория коалесценции. Митохондриальная Ева. Бутылочное горлышко и эффект Основателя. Гетерозиготность (полиморфизм) популяции. Модель молекулярных часов и её ограничения. Генетическая тяга. Понятие о нейтральной эволюции как «нуль-гипотезы» эволюции, критика панадапционистов.

**Адаптация.** Понятия адаптации и экзаптации. Концепция спандрелов и критика панадапционизма Гулдом и Левонтиным. Неадаптивная и адаптивная эволюция.

**Дарвиновский режим микроэволюции – отбор.** Понятие отбора. Естественный и искусственный отбор. Роль размножения при отборе. Причины и следствия отбора. Временное действие отбора. Trade-off. Непрямой отбор. Выметание посредством отбора. Понятия абсолютной и относительной приспособленности, коэффициента отбора. Логика математических моделей отбора. Средняя приспособленность популяции. Мутационно-селекционный баланс. Фундаментальная теорема естественного отбора Фишера. Концепция адаптивных ландшафтов Райта (роль отбора, нейтральной эволюции и мутаций при движении по ним, ловушка локальной приспособленности и смена пиков). Уравнение селекционера. Движущий, стабилизирующий, дестабилизирующий, балансирующий, частотно-зависимый формы отбора. Гетерозиготность популяции и отбор. Взаимоотношения дрейфа генов и отбора. Детекция отбора:  $K_a/K_s$  ( $d_n/d_s$ ) и МК-тесты. Уровни естественного отбора (гены, клетки, организмы, группы, популяции, виды). Концепция многоуровневого отбора (Эдвард Уилсон, Дэвид Уилсон). Концепция геноцентризма. Наивное и современное (внутрипопуляционное) понятия группового отбора, дискуссия о его распространенности. Альтернативы групповому отбору. Концепция главных эволюционных переходов (Мейнард Смит, Сатмари).

**Ламарковский режим эволюции – прямая адаптация.** Понятия прямой адаптации, приобретенного признака, его наследственности и мягкой наследственности. Дискуссия о существовании данных механизмов. CRISPR-Cas. Эпигенетика (модификация нуклеотидов, хроматин, некодирующие РНК и др.). Альтернативные репликаторы (мемы, прионы). Эффект Болдуина. Горизонтальный перенос генов (ГПП) у

прокариот и эукариот. Активация метаболической петли с положительной обратной связью. Передача структуры и экологической ниши. Концепции барьера Вейсмана и геммул Дарвина. Мигрирующие РНК.

**Виды и видообразование.** Понятие биологического вида. Проблема видов. Концепции вида (типологическая, кладистическая, биологическая). Сложность определения видов у прокариот, квази-виды. Внутривидовой полиморфизм. Кольцевые виды. Гибридные зоны. Интрогрессия. Репродуктивная изоляция и ее виды (пре- и постзиготическая, пре- и постоплодотворительная). Модель несовместимости Добжанского-Мюллера. Видообразование и его причины. Полиплоидизация (авто- и аллоплоидизация). Аллопатрическое, перипатрическое, парapatрическое и симпатрическое видообразование и критика этих концепций.

**Некоторые макроэволюционные тренды.** Понятие микро- и макроэволюции. Гомология и аналогия. Критерии и условности гомологии. Эволюция видов (кладогенез и анагенез). Параллелизм. Конвергенция, дивергенция и условность этих понятий. Адаптивная радиация. Проблема нередуцированной сложности и её решение. Концепция Жакоба об эволюции как ремесленнике. Непредсказуемость и предсказуемость эволюции. Близорукость эволюции. Эволюционное предвидение на примере SOS-репарации бактерий. Потери и приобретения признаков в эволюции. Темп эволюции (концепции градуализма и сальтационизма). Концепция униформизма эволюции и её критика. Древоподобный и сетчатый паттерны. Понятие сложности, прогресса и их субъективность. Концепция храповика конструктивной нейтральной эволюции. Порог Эйгена. Цикл Дарвина-Эйгена. Спор о наличии собственных законов макроэволюции. Изменение способности системы эволюционировать (evolvability).

**Молекулярная эволюция.** Понятие гена как функциональной или как кодирующей РНК последовательности. Ген и аллели. Закономерности появления, эволюция и исчезновения генов и аллелей. Дупликация (модели нео- и субфункционализации, дилемма Ohno). Вариация числа копий гена. Гомология генов (паралоги и ортологи) и её условность. Дупликация экзонов. Образование химерного гена, комбинирование экзонов. Связь генов и белков. Функциональность белка. Связь пространственной структуры белка, её формирования и функционирования с последовательностью остатков аминокислот, нуклеотидов в гене. Ограниченность третичных и надвторичных архитектур белков, их конвергентность. Эволюция регуляции генов и генных сетей. Роль взаимодействия генов. Роль мутаций в регуляторных и кодирующих участках гена. Множественность механизмов регуляции у эукариот. Понятие генома эукариот. Состав генома человека (кодирующие и некодирующие участки). Связь структуры генома и генотипа. Синтения. С-value парадокс. Эволюционная динамика размера геномов, числа кодирующих генов и сложности организма. Концепции эволюции генома (нейтральная концепция Линча и адаптивные). Роль ГПГ в эволюции прокариот. Глобальная филогения генов. Консервативность комплексов ортологичных генов.

**Некоторые концепции эволюционной биологии развития.** Эволюционные законы классической эмбриологии (Бэра, Геккеля) и их неверность. Неоднозначность связи генотипа, фенотипа и среды в онтогенезе. Эпигенетические ландшафты Уоддингтона. Канализированность развития признаков. Генетическая ассимиляция. Избыточность регуляции, случайный шум и помехоустойчивость. Модульность развития (аллометрия, гетерохрония, гетеротопия, сериальные гомологи). Гомеозисные гены на примере *Notch*-генов дрозофилы и млекопитающих.

**Козволюция.** Понятие коэволюции, классификация взаимодействий организмов. Козволюция эксплуататоров и жертв. Гонка вооружений (Гипотеза Красной Королевы). Козволюция конкурентов. Смещение экологических ниш. Мимикрия Бейтса и Мюллера. Козволюция мутуализма.

**Альтруизм.** Понятие альтруизма и эгоизма. Проблема эгоиста среди альтруистов. Концепция итоговой приспособленности Гамильтона (прямая, непрямая и итоговая приспособленность) и её критика. Концепция родственного отбора. Зеленая борода. Правило Гамильтона. Реципрокный альтруизм. Эволюционно-стабильная стратегия. Теория игр в эволюционной биологии (дилемма заключенного и трагедия общин). Груминг. Концепции не прямой и сильной реципрокности. Альтернативное объяснение альтруизма групповым отбором. Применение концепций альтруизма для объяснения эусоциальности перепончатокрылых.

**Проблема распространения полового процесса.** Понятие полового процесса как рекомбинации различных репликаторов. Половое размножение и пол организма. Храповик Мёллера. Половой процесс прокариот и

эукариот. Мейоз. Эукариоты без полового размножения. Затраты на половое размножение, двойная цена. Теории выгоды полового размножения (эффект Фишера-Мёллера, топор Кондрашова, повышение фенотипического разнообразия, выживание потомства в плохих условиях, Tangled Bank гипотеза, гипотеза Красной королевы против паразитов, репарация гомологичной рекомбинацией, долгосрочный видовой отбор), их совместимость и проблемы. Гипотезы, объясняющие соотношение полов (конкуренция индивидуального и группового отборов). Гипотезы, объясняющие наличие 2 полов (адаптивность анизогамии).

**Половой отбор.** Понятие полового отбора как одного из векторов естественного отбора. Альтернативные понятия и отрицание. Соблазняющий и выбирающий пол. Конфликт полов. Фишеровское убеждение. Принцип гандикапа. Стратегии выбора партнера.

В курсе в контексте материала обсуждаются следующие проблемы: адаптаций и адаптационизма, альтруизма, изменчивости, наследования приобретенных признаков, определения вида, пола, прогресса, реконструкции прошлого и наблюдаемости эволюции, сложности, случайности и предопределенности, собственных законов макроэволюции, социобиологии и группового отбора, СТЭ, сходства, универсальности эволюционных моделей.

Основные источники материала для курса:

- Evolution—the extended synthesis /Ed. by Pigliucci, M., & Muller, G., 2010, MIT Press
- Futuyma, Douglas J. Evolution / Издания 2005, 2013, 2017
- Sherratt, T. N., & Wilkinson, D. M. Big questions in ecology and evolution. / Oxford University Press, 2009
- Кунин Е.В. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции/Пер. с англ. – М.: ЗАО Издательство Центр-полиграф, 2014 – 527 с.
- Марков, Александр Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий / Александр Марков, Елена Наймарк; — Москва : АСТ: CORPUS, 2014. — 656 с.
- Северцов А.С. Теория эволюции: учеб. Для студентов вузов, обучающихся по направлению 510600 «Биология»/ М.: ВЛАДОС, 2005 – 380 с.
- Курс А.В. Маркова по введению в эволюционную биологию на Биологическом факультете МГУ имени М.В. Ломоносова: <https://bioevolution-msu.ru/index.php/ru/studentam/materialy-k-lektsiyam/103-markov-a-v-teoriya-evolyutsii-vvedenie-v-evolyutsionnyu-biologiyu> (дата обращения: 08.07.2019)
- Курс И.А. Кузина по эволюции в ЛМШ-2012, ЛМШ-2013 и ЛМШ-2018