

© Н. А. Проворов<sup>1</sup>,  
С. В. Мыльников<sup>2</sup>

ВНИИ сельскохозяйственной  
микробиологии РАСХН<sup>1</sup>,  
Санкт-Петербург;  
Санкт-Петербургский  
государственный университет<sup>2</sup>,  
Санкт-Петербург

☼ **Цель курса «Генетические механизмы индивидуальных и кооперативных адаптаций» (12 семестр, 18 часов)** — дать студентам широкое представление о популяционных механизмах становления различных типов адаптаций. Задача курса состоит в сравнительном анализе механизмов возникновения и путей закрепления этих адаптаций, а также в анализе их возможных макроэволюционных последствий. Индивидуальные адаптации мы рассматриваем на моделях стрессовых воздействий на популяции, кооперативные адаптации — в основном на моделях симбиозов, становление которых сопряжено с возникновением у организмов принципиально новых признаков, существенно расширяющих их эволюционный потенциал. Курс развивает представления, полученные в курсах «Общая генетика», «Симбиогенетика», «Общая экология», «Теория эволюции».

☼ **Ключевые слова:** популяция, адаптация, макроэволюция, стресс, симбиоз

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ И КООПЕРАТИВНЫХ АДАПТАЦИЙ

### ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ АДАПТАЦИИ

Творческое объединение положений классической генетики и дарвинизма, приведшее к формированию синтетической теории эволюции, представляло собой в основном углубленную разработку проблемы реализации популяционно-генетических процессов в ходе видообразования.

В ходе этой разработки были выработаны представления о микроэволюции и макроэволюции. Были введены понятия элементарной единицы эволюции, элементарного эволюционного события, элементарных факторов эволюции. Отправной точкой стала простая на вид формула  $p^2 + 2pq + q^2$  выражающая соотношение частот генотипов в равновесной панмиктической популяции (закон Харди-Вайнберга). Из этой формулы в частности следовало, что популяция в отсутствии действия элементарных факторов эволюции может неограниченно долго находиться в равновесии. Значимое изменение в частотах аллелей было названо элементарным эволюционным событием.

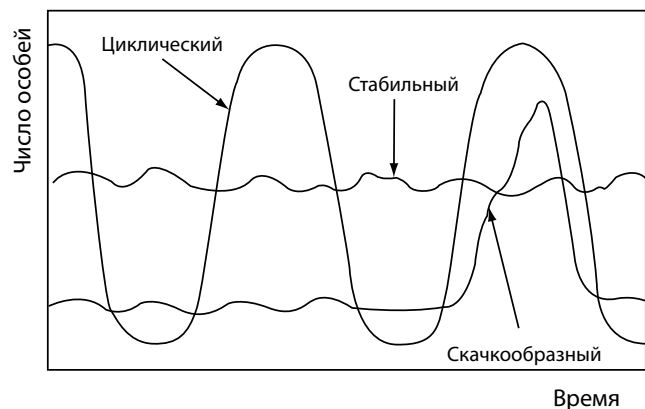
Признавая, что эволюция — это процесс возникновения новых адаптаций, исследователями принимался термин элементарное адаптационное событие — появление адаптированного генотипа. При этом эволюционная ценность генотипа, может быть оценена только по отношению к другим генотипам, присутствующим в популяции. Для этого, так или иначе, необходимо провести испытание генотипов в конкретных средовых условиях.

Исторически сложилось так, что пристальный интерес исследователей вызывали перестройки генетической структуры популяции, происходящие при адаптации к экстремальным факторам среды. Такие факторы стали называть стрессирующими. В данном курсе мы уделим пристальное внимание в основном экстремальным воздействиям, заставляющим организм реагировать за пределами выживаемости нормы реакции. Такие воздействия вызывают быстрые микроэволюционные ответы, доступные экспериментальной проверке.

Наличие в окружающей среде многочисленных стрессирующих факторов позволяет рассматривать стресс один из главных компонентов, вносящих вклад в микроэволюционные процессы. Стрессирующие воздействия могут вести к серьезным эволюционным изменениям в случае выживания в популяциях редких стресс-устойчивых организмов. Тогда, в согласии с классическими уравнениями популяционной генетики, произойдет быстрая перестройка генетической структуры популяций, и частоты аллелей изменяться в течение нескольких поколений. В некоторых случаях такая популяция пройдет через «горлышко бутылки» (рис. 1). При этом могут «сработать» несколько различных факторов микроэволюции одновременно.

Рост интереса к изучению средового стресса в значительной мере был стимулирован разработками в области молекулярной генетики. Это не только сделало возможным изучать ответы на стресс более подробно, но также обнаружило, что у большинства организмов развились «умные» механизмы, как например, белки теплового шока, чтобы противодействовать тепловому стрессу, и не только ему, многофункциональные оксидазы для деградации ксенобиотиков.

Кроме того, беспрецедентное влияние человечества на биосферу вызвало и еще вызовет глубокие изменения окружающей среды, как например, изменение климата, химическое загрязнение и разрушение среды обитания. Понимание природы и последствий такого «глобального стресса» имеет первостепенное значение для разработки встречных мер.



**Рис. 1. Различные типы изменения численности популяций** (Э.М. Соколов, Е.И. Захаров, И.В. Панферова. Экология. Учебное пособие. УЦИ ТулГУ. 2000)

Стрессирующие воздействия в форме экстремальных температур, влажности и др. могут ограничивать распространение видов по территории и, таким образом, определять состав сообществ.

Они могут приводить к увеличению скорости мутирования, выявлению мобилизационного резерва наследственной изменчивости, а также к мобилизации резервов модификационной и автономной изменчивости.

В условиях стресса ярко проявляется фенотипическая пластичность и явление флуктуирующей асимметрии. Все эти события можно рассматривать, как индивидуальные адаптации организмов, из которых складывается интегральный популяционный ответ.

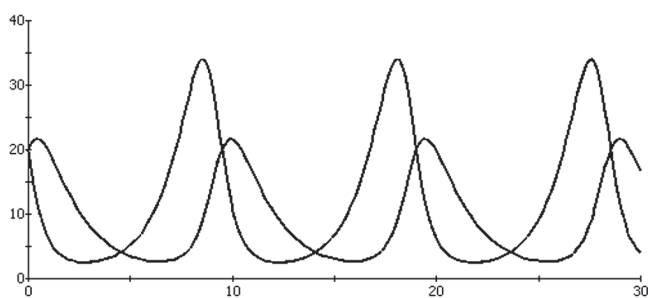
В данном курсе мы рассматриваем все эти реакции на примерах: водных организмов, реагирующих на загрязнение; хвойных деревьев, растущих на северных границах ареалов; растений, обитающих на почвах с повышенным содержанием тяжелых металлов и др.

В ходе изучения данного раздела студенты должны понять, что формирование индивидуальных адаптаций организмов к абиотическим факторам можно описать, используя классическую теорию микроэволюции.

В рамках этой классической модели долгое время шли дискуссии о том, «перетекают» ли микроэволюционные события в макроэволюционные. Диапазон этих дискуссий простирался от полного отрицания связи макроэволюции с естественным отбором, до полного отрицания специфики макроэволюционных процессов по сравнению с микроэволюционными. Необходимость «нового синтеза» назревала давно и, по-видимому, он может произойти в рамках направления, которое мы называем «экологической генетикой».

### КООПЕРАТИВНЫЕ АДАПТАЦИИ

Не вызывает сомнений, что адаптация к неблагоприятным (меняющимся) условиям среды осуществ-



**Рис. 2. Изменение численностей в системе хищник-жертва** (результаты моделирования в программе populus 5.4 <http://www.cbs.umn.edu/populus/>)

ляется организмами в составе надорганизменных комплексов — популяций и биоценозов. Однако генетические механизмы реализации подобных процессов долгое время были неясны из-за отсутствия адекватных подходов.

Первые попытки рассмотрения механизмов кооперативных адаптаций были связаны с изучением биотического стресса, возникающего при антагонистическом взаимодействии популяций разных видов (хищничество, паразитизм, растительоядность). В этом случае основным микроэволюционным фактором, наряду с Дарвиновским отбором, становится частотозависимый отбор, который обеспечивает высокий уровень полиморфизма популяции. Простейшие математические модели популяционной биологии (например, Хищник — Жертва) привели к разработке представлений о типах изменения численности взаимодействующих видов (рис. 2), но оставили за рамками рассмотрения генетические последствия подобных событий. В то же время достаточно обширные исследования генетических механизмов адаптаций в условиях антагонистических организмов выполнены на системах паразит — хозяин. Примерами могут служить системы гистонесовместимости у позвоночных и система ген-на-ген, контролирующая фитопатогенные взаимодействия.

Из математической теории естественного отбора вытекает, что любая адаптация будет закреплена отбором лишь в том случае, если она повышает среднюю приспособленность популяции. Как это ни удивительно, такой эффект далеко не всегда достигается путем повышения относительной приспособленности всех составляющих популяцию индивидов. Это видно хотя бы из того очевидного факта, что неограниченное повышение репродуктивной активности организмов (которая обычно считается главным мерилем их приспособленности) может привести к исчерпанию биотического потенциала среды и коллапсу популяции.

Усвоив эту простую идею, студенты оказываются подготовленными к выводу о том, что в популяции могут закрепляться признаки, не обязательно приводящие к повышению приспособленности у своих непосредственных

носителей (а иногда и снижающие ее), но полезные для других членов популяции.

### БИОЛОГИЧЕСКИЙ АЛЬТРУИЗМ НА ВНУТРИ- И МЕЖВИДОВОМ УРОВНЕ

Первым, кто обосновал возможность эволюции подобных признаков, стал Дж. Б. С. Холдэн — один из основоположников синтетической теории эволюции. Он ввел в эту теорию понятие биологического альтруизма, который определил как внутривидовое взаимодействие, повышающее приспособленность одного организма за счет ее снижения у другого организма. В качестве примера таких отношений Дж. Б. С. Холдэн рассматривал заботу о потомстве, которая сопровождается снижением жизнеспособности родителей, обеспечивающих выживание потомков (они-то и подхватывают «гены альтруизма», сохраняя их в популяции). Позднее W. Hamilton и J. Maynard Smith дали математическое описание происходящих при этом процессов, предположив, что судьба аллелей детерминирующих альтруистическое поведение зависит от суммарного экологического выигрыша, получаемого реципиентами альтруизма ( $b$  — benefit), проигрыша, испытываемого донорами альтруизма ( $c$  — cost), и коэффициента генетического родства доноров и реципиентов ( $k$  — kinship).

Отбор, закрепляющий признаки альтруизма, получил название родственного (kin selection), откуда следует, что такой отбор может осуществляться только в группе генетически близких особей, относящихся к одной семье или дему (рис. 3).

Удобные модели для изучения относительной роли индивидуальных и групповых форм отбора в адаптивной эволюции представляют бактерии, поскольку у них: (а) популяции чрезвычайно многочисленны, что создает возможность для возникновения весьма широкого спектра потенциально полезных генетических изменений; (б) скорость размножения высока, что обеспечивает возможность быстрого закрепления возникающих адаптаций. В связи с этим, у бактерий хорошо развиты групповые адаптации и имеются описания контролируемых их молекулярных механизмов.

Обосновав возможность и показав механизмы действия отбора, обеспечивающего групповые адаптации на внутривидовом уровне, мы можем перейти к изложению более сложного вопроса об эволюции межвидовой кооперации. Наиболее ярко кооперативные адаптации проявляются в системах симбиоза, для которых характерна глубокая генетическая интеграция партнеров, приводящая к возникновению новых признаков (см. статью И. А. Тихоновича в настоящем выпуске).

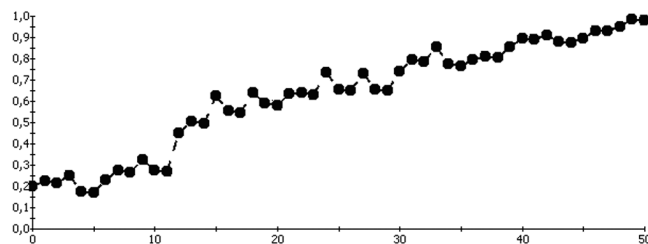


Рис. 3. Средняя частота аллели альтруизма по 10 демам размером 3 особи.  $b=2$ ,  $s=0.05$ .

По оси абсцисс — поколения (результаты моделирования в программе populus 5.4 <http://www.cbs.umn.edu/populus/>)

Рассмотрение симбиотических систем позволяет нам перейти к более общему вопросу о том, может ли биологический альтруизм, возможный при внутривидовых отношениях, осуществляться при симбиозах, то есть в биосистемах, возникающих при кооперации организмов разных видов. Качественной особенностью межвидовой кооперации является то, что здесь в альтруистические отношения вступают генетически изолированные организмы, и необходимо ответить на вопрос: кто подхватит гены альтруизма при гибели (или снижении жизнеспособности) его донора?

Показав на примере простейших математических моделей логику, используемую для экстраполяции идей биологического альтруизма на межвидовые отношения, мы можем перейти к рассмотрению механизмов кооперативных адаптаций на примере модельного бобово-ризобияльного симбиоза. Для этого мы обратимся к жизненному циклу ризобий в системе «хозяин — среда», где происходит регулярная смена экологических ниш (почва → ризосфера → клубеньки → почва), сопровождаемая закономерным чередованием действия различных микроэволюционных (селективных и генетико-автоматических) факторов.

Изложение этого материала позволяет нам привести слушателей к выводу о том, что эволюция мутуализма может быть адекватно описана в рамках теории естественного отбора. Этот подход демонстрирует участие групповых форм отбора (междомовый и родственный) в становлении мутуализма, где эволюция идет не по принципу «каждый за себя» (Дарвиновский отбор), а по принципу «один за всех — все за одного» (межгрупповой отбор) или «сам погибай, а товарища выручай» (родственный отбор).

В заключение этой части курса мы рассмотрим проявление межвидового альтруизма в системах строго облигатного симбиоза, используя для этого модели отношений насекомых с внутриклеточными бактериями (*Buchnera*, *Wolbachia*). Здесь мы покажем, что при переходе партнеров к облигатному взаимодействию объектом отбора становится симбиотическая система как единое целое: организмы переходят от «согласованного альтруизма» к «вынужденному альтруизму»,

при котором принесение пользы партнеру является обязательным для каждого из участников симбиоза. Групповые формы отбора становятся здесь ведущими факторами эволюции бактерий, в значительной степени вытесняя индивидуальный отбор.

### **КООПЕРАТИВНЫЕ АДАПТАЦИИ И МАКРОЭВОЛЮЦИЯ**

Использование симбиотических моделей позволяет нам предложить адекватное решение «тяжелого» вопроса эволюционного учения, связанного с соотношением адаптивной эволюции (микроэволюции) и прогрессивной эволюции (макроэволюции).

Здесь мы подчеркиваем возможность выявления прямой связи между действием микроэволюционных факторов, обеспечивающих адаптивную эволюцию, с определенными типами геномных преобразований, лежащих в основе прогрессивной эволюции симбиотических систем. На примере не только ризобий, но и других типов симбиотических бактерий мы покажем, что в ходе тесного взаимодействия с хозяевами микробы претерпевают «адаптивную макроэволюцию»: процессы усложнения или редукции их геномов связаны с углубляющейся специализацией симбионтов к жизни в хозяине. Запрограммированные преобразования популяционных структур, определяющие динамику геномов, придают направленность эволюции бактерий, а значит и всего симбиоза: ранее независимые партнеры объединяются в биосистемы, которые по уровню своей целостности приближаются к многоклеточным организмам.

В итоге рассмотрения различных типов кооперативных адаптаций, а также и их влияния на макроэволюционные процессы студенты должны прийти к выводу о том, что многие противоречия эволюционного учения связаны с недооценкой роли кооперативных форм адаптации и контролирующих их типов естественного отбора. На примере симбиотических моделей мы покажем, что использование моделей кооперативных адаптаций позволяет избежать противопоставления концепций ортогенеза и естественного отбора, которое является одной из характерных (и неблагоприятных) тенденций современного развития эволюционного учения. Дальнейшее развитие моделей кооперативных адаптаций позволит перейти к анализу эволюции сложных комплексов биоценотического типа, а в перспективе — к изучению эволюции биосферы как единого целого.

### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Итак, индивидуальные и кооперативные адаптации осуществляются благодаря действию универсального

набора микроэволюционных факторов, включающего мутационную и рекомбинационную изменчивость, различные формы отбора и генетико-автоматических процессов. Однако организация действия этих факторов существенно различается при адаптивной эволюции свободноживущих и симбиотических организмов.

В случае свободноживущих организмов конфигурация микроэволюционных факторов зависит, главным образом, от действия абиотических факторов окружающей среды, изменения которых редко носят направленный характер. В случае симбиотических организмов действие факторов микроэволюции тесно сопряжено с развитием надорганизменной системы, которое обычно носит генетически запрограммированный характер. Это приводит к канализированному (системному) действию микроэволюционных факторов, направленно изменяющих популяционные структуры взаимодействующих партнеров.

Отмеченные различия приводят к разному характеру связи микроэволюции и макроэволюции у свободноживущих и симбиотических организмов. У свободноживущих организмов эта связь опосредована до сих пор не изученными генетическими механизмами, действие которых описывается такими не до конца определенными терминами «нотогенез» или «ортогенез». В случае симбиотических организмов противоречие между этими формами эволюции можно считать, в общих чертах, преодоленным, так как, по крайней мере, в некоторых модельных системах можно проследить возникновение новых структур и функций под непосредственным действием микроэволюционных факторов, в первую очередь, различных форм естественного отбора.

### **ПРОГРАММА КУРСА**

#### **Введение.**

Популяция как элементарная единица эволюции. Макро- и микроэволюция.

#### **Индивидуальные адаптации.**

Динамика численности популяций. Популяционные стратегии. Биотический потенциал. Коллапс популяции.

Понятие экстремальных условий среды. Понятие средового стресса.

Адаптации организмов к экстремальным условиям среды. Генотипическая и фенотипическая изменчивость в условиях стресса. Адаптации к экстремальным температурам. Адаптации к химическому загрязнению. Фенотипическая пластичность. Флуктуирующая асимметрия. Стресс и эволюция.

**Кооперативные адаптации на внутривидовом уровне.** Понятие биологического альтруизма. Особенности действия и основные формы группового отбора (родственный, междомовый) как механизма становления кооперативных (групповых) адаптаций. Особенности проявления групповых адаптаций у высших организмов



(социальное поведение) и у бактерий (система чувства кворума и запрограммированной гибели клеток), их молекулярные механизмы.

**Кооперативные адаптации на межвидовом уровне.** Симбиоз как стратегия кооперативной адаптации; понятие об экологической эффективности и экологической облигатности симбиоза. Молекулярные механизмы межвидовой кооперации в системах факультативного и экологически облигатного симбиоза. Положительная и отрицательная генетическая связь партнеров в системах симбиоза. Принципы математического моделирования межвидового (реципрокного) альтруизма. Индукция генетических изменений при симбиотическом взаимодействии. Роль частот-зависимого отбора в эволюции симбиотических организмов. Популяционная динамика микросимбионтов в системе «хозяин — среда». Генетически облигатный симбиоз и отношения вынужденного альтруизма. Особенности действия индивидуального (Дарвиновский, частотозависимый) и группового (междемовый, родственный) отбора в системах симбиоза.

**Роль кооперативных адаптаций в макроэволюции симбиотических систем.** Симбиоз как важнейший источник эволюционных новаций (интегративная эволюция). Макроэволюция симбиоза как адаптивный процесс. Динамика геномов симбиотических бактерий в системах симбиоза. Молекулярные механизмы формирования генных систем симбиоза. Комбинативная и редуционная эволюция микроорганизмов в системах симбиоза. Теория симбиогенного происхождения эукариотической клетки и ее соотношение с генетикой симбиотических бактерий. Параллельная макроэволюция организмов в системах симбиоза.

Работа поддержана грантами РФФИ (06-04-48800, 06-04-89000NWO), CRDF и Министерства образования и науки РФ (Annex ВР2М12, Award RWXO-012-ST-05; Y2-B-12-05), Государственным контрактом с Министерством образования и науки РФ (N02.445.11.74.92) и грантом «Ведущие научные школы» НШ-7623.2006.4

## Литература

1. Астауров Б. Л. Генетика и проблемы индивидуального развития / Астауров Б. Л. // Онтогенез. — 1972. — Т. 3, № 6. — С. 547–565.
2. Берг Л. С. Труды по теории эволюции / Берг Л. С. — М.: Наука, 1977. — 387 с.
3. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование / Вольтерра В. — М.: Наука, 1976. — 288 с.
4. Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных учений в биологии / Воронцов Н. Н. — М.: Прогресс-Традиция, 1999. — 639 с.
5. Дьяков Ю. Т. Общая и молекулярная фитопатология / Дьяков Ю. Т., Озерецковская О. Л., Джавахия В. Г., Багирова С. Ф. — М.: Об-во фитопат, 2001. — 301 с.
6. Инге-Вечтомов С. Г. Проблема мутаций и других реорганизаций генома в эволюции / Инге-Вечтомов С. Г., Мыльников С. В. // В сб.: Эволюционная биология: история и теория, ред. Колчинский Э. И. — Санкт-Петербург, 1999. — С. 59–69.
7. Лучникова Е. М. Роль частотозависимого отбора в микроэволюции и экологические предпосылки его возникновения. Проблемы новейшей истории эволюционного учения / Лучникова Е. М. — Л.: Наука, 1981. — С. 95–114.
8. Майр Э. Зоологический вид и эволюция / Майр Э. — М.: Мир, 1968. — 600 с.
9. Назаров В. И. Эволюция не по Дарвину / Назаров В. И. — М.: КомКнига, 2005. — 520 с.
10. Попов И. Ю. Ортогенез против дарвинизма / Попов И. Ю. — СПб: Изд-во СПбГУ, 2005. — 203 с.
11. Проворов Н. А. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе / Проворов Н. А. // Журн. общ. биологии. — 2001. — Т. 62, № 6. — С. 472–495.
12. Проворов Н. А. Молекулярные основы симбиогенной эволюции: от свободноживущих бактерий к органеллам / Проворов Н. А. // Журн. общ. биологии. — 2005. — Т. 66, № 5. — С. 371–388.
13. Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция: элементарные явления, материалы и факторы эволюционного процесса / Тимофеев-Ресовский Н. В. // Ботан. журн. — 1958. — Т. 43, № 3. — С. 317–336.
14. Тиходеев О. Н. Молекулярные механизмы макроэволюции / Тиходеев О. Н. // Журн. общ. биологии. — 2005. — Т. 66, № 1. — С. 13–27.
15. Тиходеев О. Н. Автономная изменчивость: феномен и возможные механизмы / Тиходеев О. Н., Журина Т. В. // Экол. генетика. — 2004. — Вып. 2. — С. 3–10.
16. Тихонович И. А. Симбиогенетика микробно-растительных взаимодействий / Тихонович И. А., Проворов Н. А. // Экол. генетика. — 2003. — Т. 1, Вып. 0. — С. 36–46.
17. Холдэн Дж. Б. С. Факторы эволюции / Холдэн Дж. Б. С. — М., Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1935. — 122 с.
18. Filipčenko Yu. A. Variabilitat und Variation / Filipčenko Yu. A. — Berlin, 1927. — 101 p.
19. Frank S. A. Genetics of mutualism: the evolution of altruism between species / Frank S. A. // J. Theor. Biol. — 1994. — Vol. 170. — P. 393–400.
20. Hamilton W. D. The genetical evolution of social behavior / Hamilton W. D. // J. Theor. Biol. — 1964. — Vol. 7. — P. 1–16.
21. Maynard Smith J. Generating novelty by symbiosis / Maynard Smith J. // Nature. — 1989. — Vol. 341, N 6240. — P. 284–285.
22. Maynard Smith J. Group selection and kin selection / Maynard Smith J. // Nature. — 1964. — Vol. 201. — P. 1145–1147.

**Genetic mechanisms of individual and cooperative adaptations***N. A. Provorov, S. V. Mylnikov*

✿ **SUMMARY:** The purpose of the course “Genetic mechanisms of individual and cooperative adaptation” (12 semester 18 hours) — is to provide students with a broad view in population mechanisms of the different types of adaptation. The problem of the course consists in benchmark analysis of the ways and mechanisms of the origin of these adaptations, as well as in their possible macroevolution consequence. The individual adaptation is considered

on model of stressful influence on populations. Cooperative adaptation is considered basically on model of symbiosis, whose formation associates with origin of new traits, which greatly increase evolution potential of biological species. The course develops the knowledge obtained from prerequisite courses, such as “General genetics” “Symbiogenetics”, “General ecology” and “Theory of evolution”.

✿ **KEY WORDS:** population, adaptation, macroevolution, stress, symbiosis