

Національна академія наук України
Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена
Освітня програма для аспірантів

ТЕОРІЯ ЕВОЛЮЦІЇ

І. І. Дзевєрін

Лекція 5

**Процес адаптації:
теоретико-ігрові моделі, кооперація,
амфіміксис, фенотипна пластичність**

Приклади апріорного підходу

- Принцип оптимальності: добір як оптимізуючий процес:
 - Відома вся сукупність можливих рішень
 - Кожній можливості можна поставити у відповідність числа або функції, що відповідають ціні або вартості рішення відносно наперед заданих умов
 - Математична задача: розшукати рішення, що максимізує прибуток (V) або мінімізує ціну (C)
 - Основна умова: максимізація пристосованості
- Застосування теорії ігор
 - особина має реалізувати свою пристосованість за умови активності інших особин – конкурентів, хижаків, паразитів, жертв або мутуалістів (математичний опис дарвінівської *боротьби за існування*)

Застосування теорії ігор до поведінки тварин та інших адаптацій (Д. Мейнард Сміт та інші)



John Maynard Smith c1965. ©
University of Sussex
<http://blogs.bl.uk/untoldlives/2018/05/senior-statesman-of-british-biology-john-maynard-smith.html>

- Особини (групи особин, ознаки, гени, генні комплекси) ніби грають в ігри; перемога в грі – здатність продовжувати гру
- Задано певні правила (у вигляді дерева рішень або платіжних матриць); кожний гравець має набір ходів
- Стратегія гравця - підхід, котрим він користується, обираючи хід з числа можливих; вона є спадковою генетично детермінованою ознакою
- Кожна стратегія має пройти перевірку в змаганні з різними стратегіями, зокрема й проти себе самої
- Стратегії змагаються, витискують одна одну, досягаючи зрештою певного стабільного стану
- Еволюційно стабільна стратегія: стабільний стан, який не може бути переборений певним окремим мутантом



Wikimedia

Застосування теорії ігор: голуби проти яструбів

Еволюційно стабільна стратегія:

- Чисельність яструбів – V/C
- Чисельність голубів – $(1-V)/C$

Payoff Matrix Hawk Dove Game

	meets Hawk	meets Dove
if Hawk	$V/2 - C/2$	V
if Dove	0	$V/2$



Походження альтруїстичної поведінки

Гіпотетичні пояснення

- Груповий добір [*В. С. Вінн-Едвардс*]
- Пояснення, що ґрунтуються на індивідуальному доборі:
 - Добір родичів (кін-добір, К-добір) [*В. Д. Гамілтон*]
 - Реципрокний альтруїзм [*Р. Трайверс*]
 - Підтримка репутації [*М. Рідлі*]
 - Гандикап [*Т. Веблен, А. Захаві, А. Графен*]



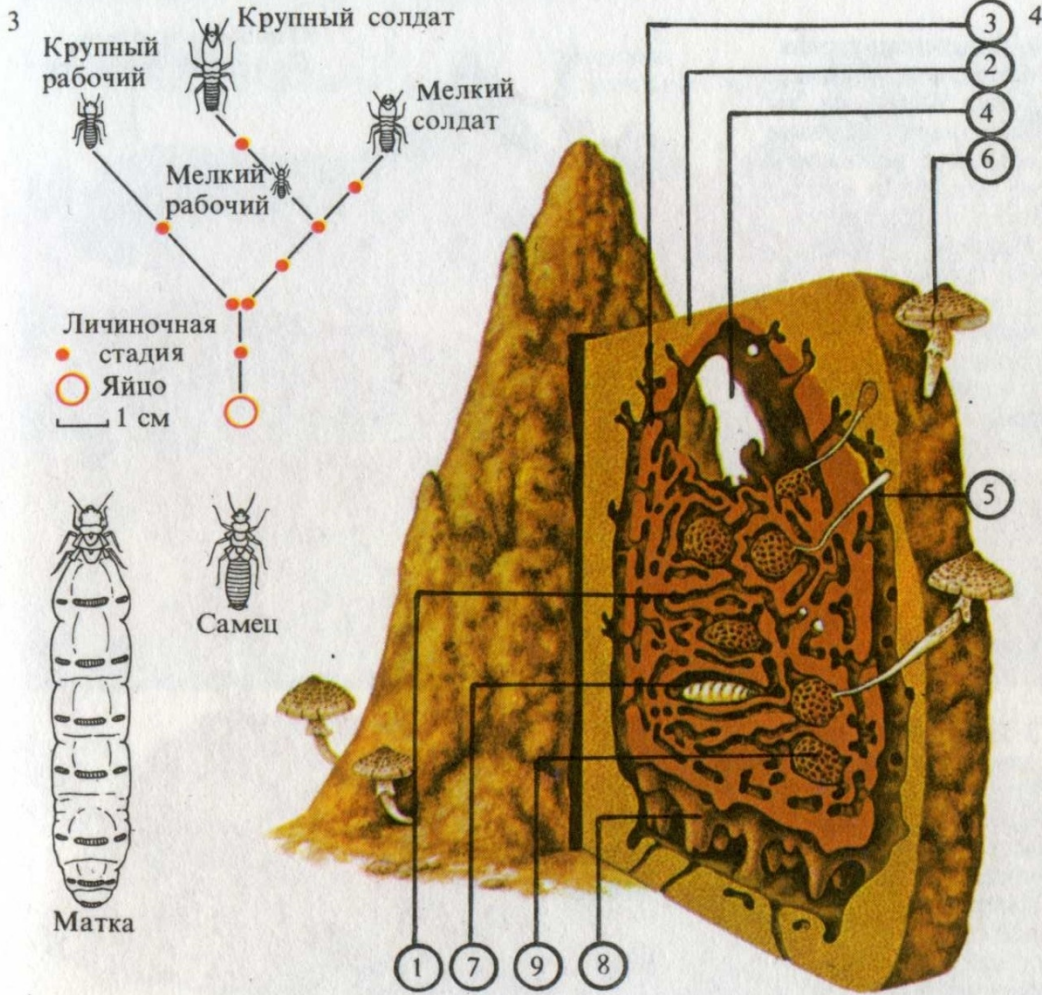
Альтруїстична поведінка в еволюції приматів



Фото з архіву Ф. де Ваала, *цит. за:*
Резникова Ж. И. // Природа 2009 №5 С.3-12.

- Взаємодопомога всередині групи і агресія, спрямована на інші групи
- Розвиток кооперації, зокрема в процесі активного впливу на зовнішнє середовище
- Розвиток систем комунікації, зокрема індивідуального навчання; поєднання генетичної та меметичної еволюції

Чи має людський альтруїзм біологічні корені?
(П. О. Кропоткін, В. П. Ефроїмсон, Е. Вілсон)



Походження суспільних комах

- Мутуалізм, реципрокний альтруїзм [Ч. Міченер]
- Добір родичів [В. Гамільтон]
- Батьківський вплив [Р. Александер]

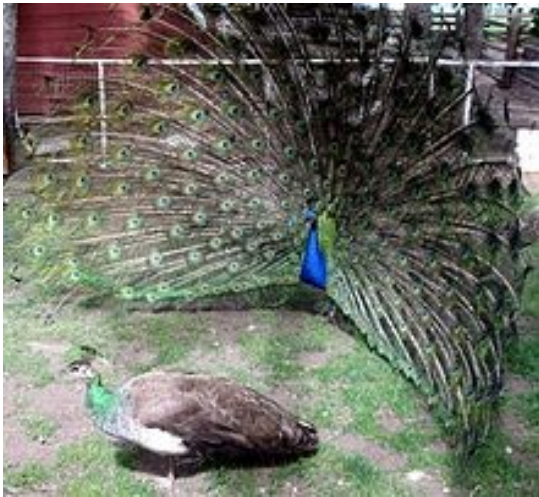
- 1 Гнездо
- 2 Наружная стена термитника
- 3 Стенка гнезда
- 4 Воздушная камера внутри гнезда
- 5 Ходы для регуляции температуры в гнезде
- 6 Грибы, растущие на термитнике
- 7 Маточная камера

- 8 Колонны, поддерживающие гнездо
 - 9 «Грибные сады»
- 3 Ровная поверхность термитника скрывает сложную систему камер и туннелей. Твердые наружные стены защи-

щают его от большинства хищников, а открывающиеся и закрывающиеся ходы позволяют регулировать в нем температуру. Термитник строится вокруг маточной камеры, в ней помещаются матка («царица») и самец. Матка толь-

ко откладывает яйца, из них развиваются рабочие и солдаты. Питаются термиты древесиной или листьями, которые натаскивают рабочие, а также грибами, выращиваемыми на экскрементах в «грибных садах».

Екстремальні вияви статевого диморфізму



Sexual selection
Райская вдовушка
Fisherian runaway
Irish elk

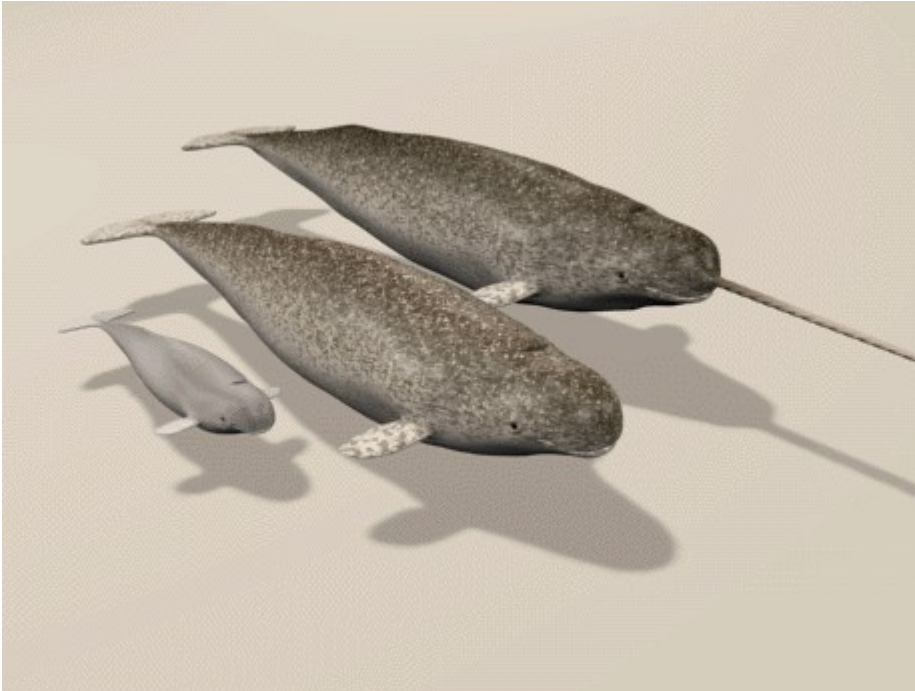
// Wikipedia

Екстремальні вияви статевого диморфізму: павич *Pavo*



https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Peacock_Flying.jpg#/media/File:Peacock_Flying.jpg
Fisherian runaway, Wikipedia

Екстремальні вияви статевого диморфізму: нарвал *Monodon monoceros*



http://www.poitra.com/whales-c_NarwhalWhalefam_AFAMC_gyint.html



<https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Narwalschaedel.jpg#/media/File:Narwalschaedel.jpg>
Monodon monoceros, Wikipedia (esp.)

Екстремальні вияви статевого диморфізму: нарвал *Monodon monoceros*



De Gunnar Creutz - Trabajo propio, CC BY-SA 4.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=42815141>
Monodon monoceros, Wikipedia (esp.)

Екстремальні вияви статевого диморфізму: нарвал *Monodon monoceros*

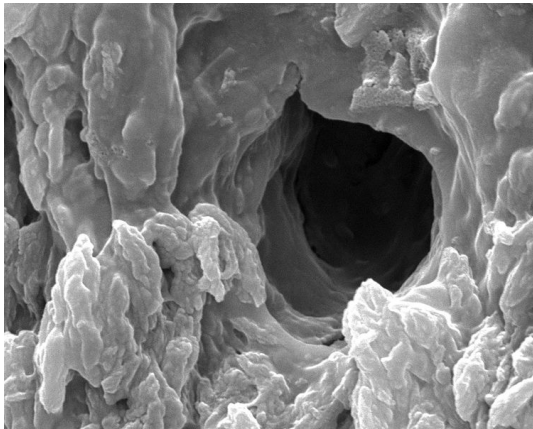


monsterfishworld.com



Paul Nicklen/National Geographic

National Geographic



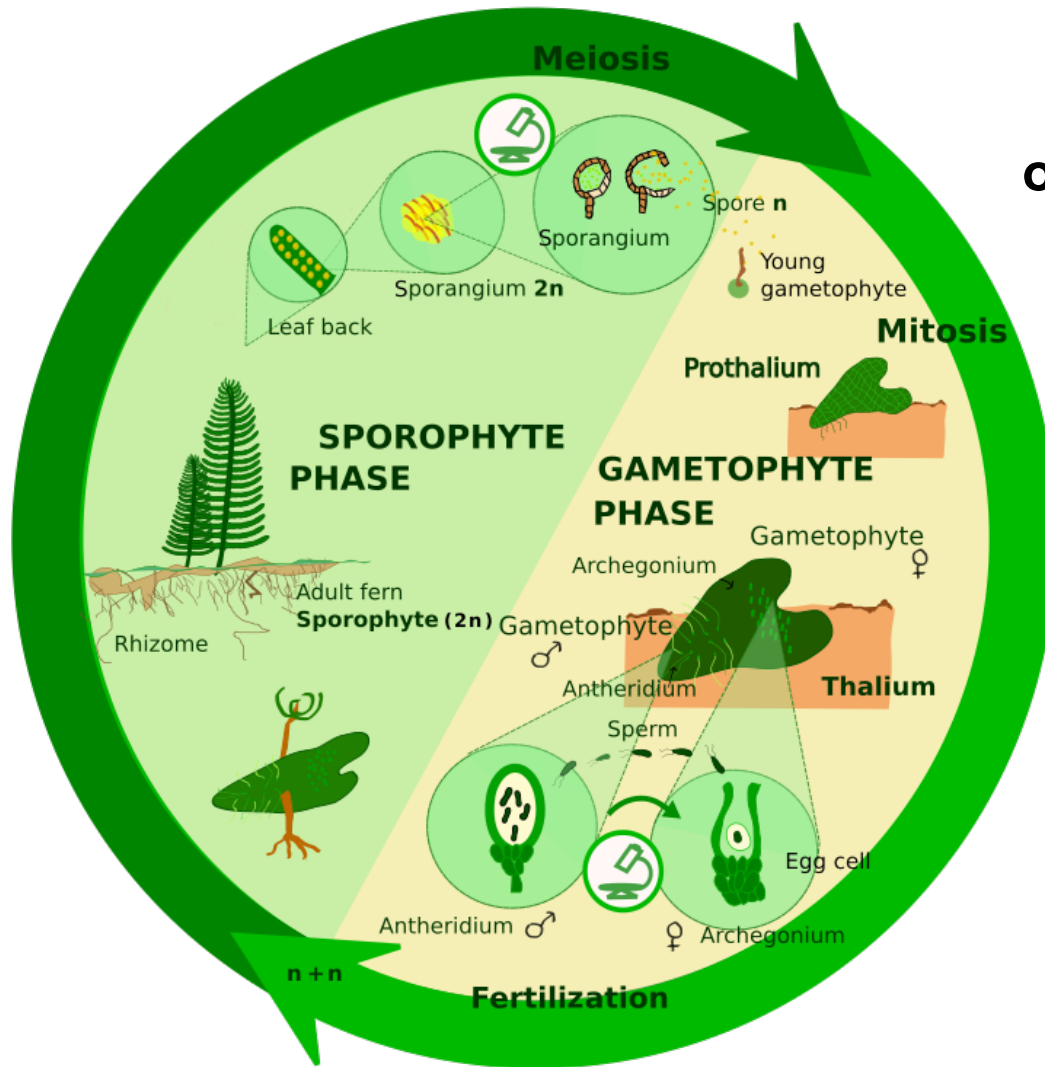
<http://fracademic.com/dic.nsf/frwiki/1220161>

Гіпотетичні пояснення

- Гандикап [Т. Веблен, А. Захаві, А. Графен]
- Лавинний процес [Р. Фішер, Р. Ланде]

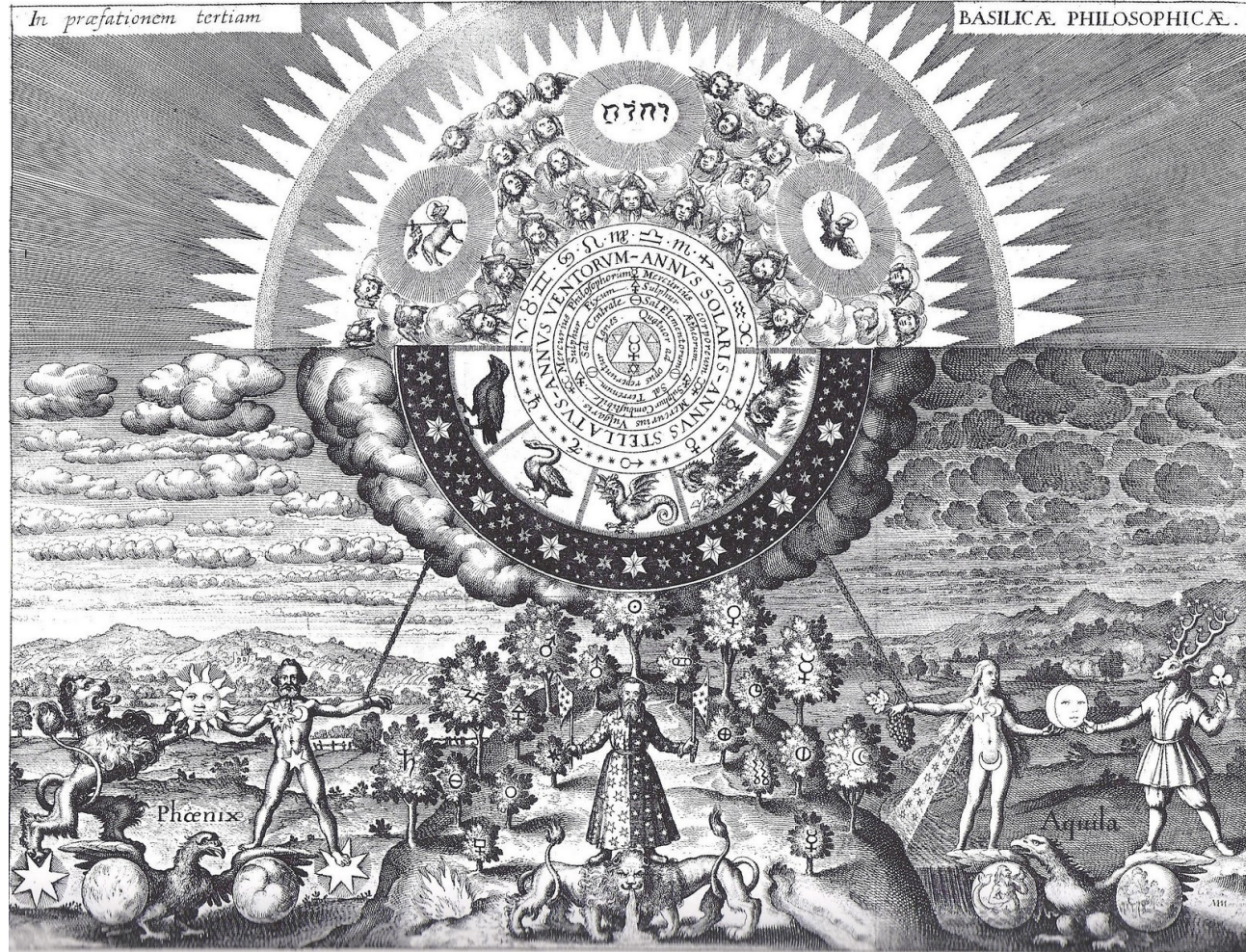
Проблема походження амфіміксису

Розуміємо наслідки і біологічне значення, однак не зовсім зрозуміло, як цей механізм взагалі МІГ з'явитися



Чергування статевого та нестатевого покоління у вищих рослин (Biological Life cycle, Wikipedia)

Гармонія природи і рівні дії добору



The Great Chain of Being



Що є гравцем у грі природи:

біосфера, екосистема, таксон, популяція, особина, ознака, ген?

Концепція егоїстичного гена (Р. Докінз)

- Організмні ознаки утворюються в еволюції через те, що допомагають відтворюватися генам (а не організмам)
- Організм – це надбудова, машина для виживання та відтворення генів. Зазвичай гени відтворюються завдяки виживанню та відтворенню організму як цілого (добір на інтеграцію та кооперацію між генами), але за певних умов можуть почати відтворюватися за рахунок інших генів та організму:
 - “Мотлохова” ДНК
 - Мейотичний драйв
- Принцип розширеного фенотипу: ефекти даного гена – це не тільки його впливи на організм, у котрому він перебуває, а й взагалі всі його впливи на зовнішній світ.

Індивідуальна адаптація: Морфологічні та фізіологічні адаптивні норми

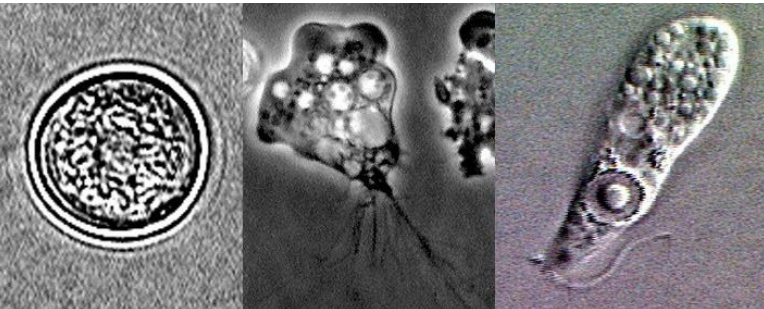


Упорядкований процес:

- Поведінкові зміни
- Фізіологічні зміни
- Морфологічні зміни

(І. І. Шмальгаузен)

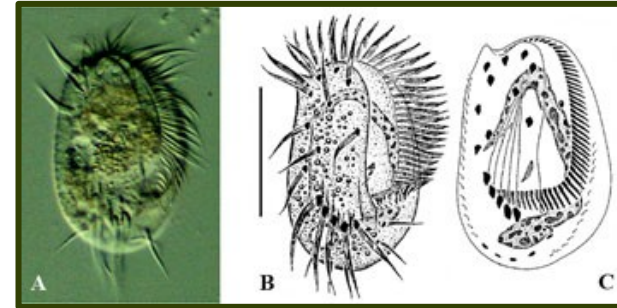
Калабухов, 1978



Naegleria fowleri, Wikipedia

Експерименти Г. Ф. Гаузе (1940, 1984): адаптація в інфузорії *Euplotes vannus*

Солоність	Реакція
1%	Рушійний добір (немає модифікацій для прісної води)
2.5%	Норма
5%	Морфози (в одному з випадків — також добір)
7%	Рушійний добір



Views from life (A, B) and after protargol impregnation (C).
Scale bars = 80 μ m

<http://www2.ouc.edu.cn/akfs/ciliate/asp/TableOfCcontents.asp?AutoID=117>

Гаузе Г. Ф. в кн.: Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 5-105.

Генетична асиміляція (К. Х. Ваддингтон)

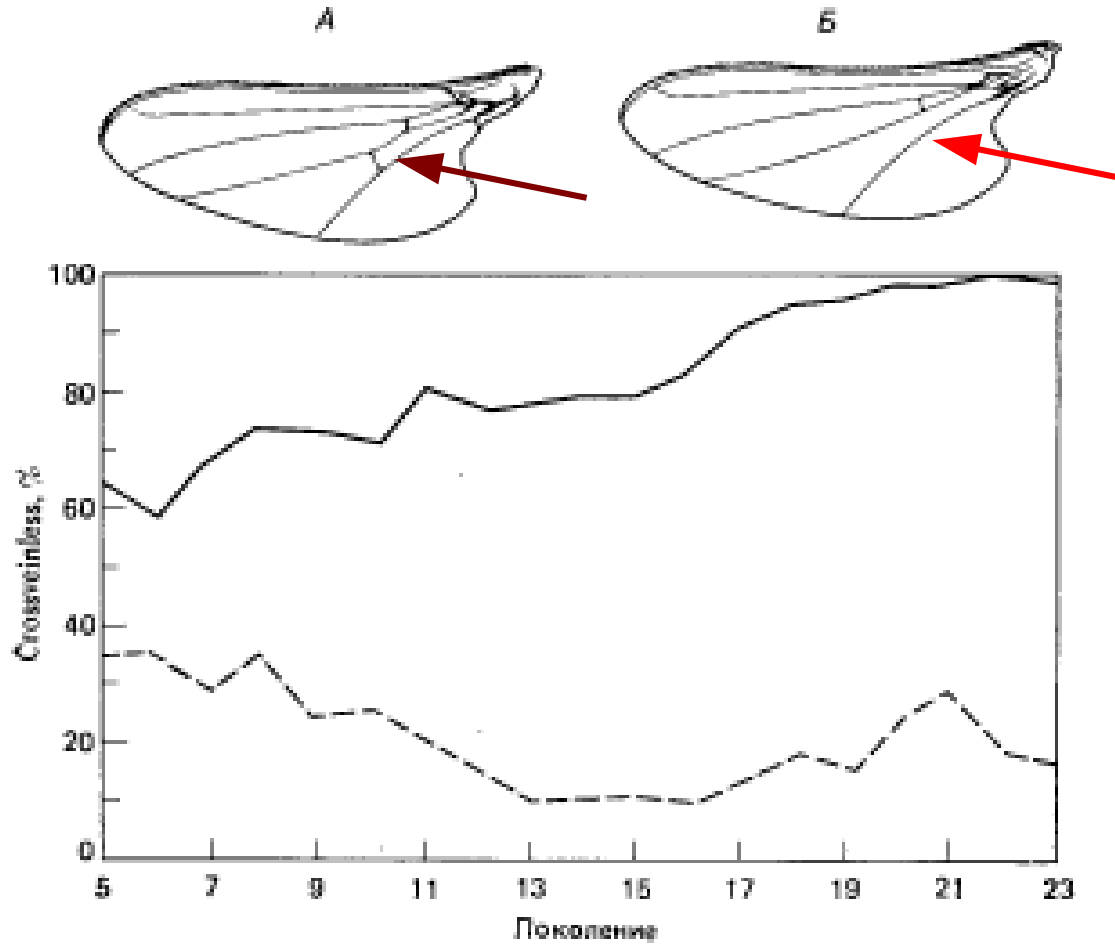


Рис. 4.9. Развитие у дрозофилы крыльев без поперечных жилок (crossveinless) под действием теплового шока. А. Нормальное крыло. Б. Крыло crossveinless; такое крыло может превратиться в нормальное в результате отбора среди мух с этим признаком после теплового шока (сплошная линия); штриховая линия — результаты отбора среди мух, которые не реагировали на тепловой шок.

Кейлоу, 1986



Епігенетичний ландшафт

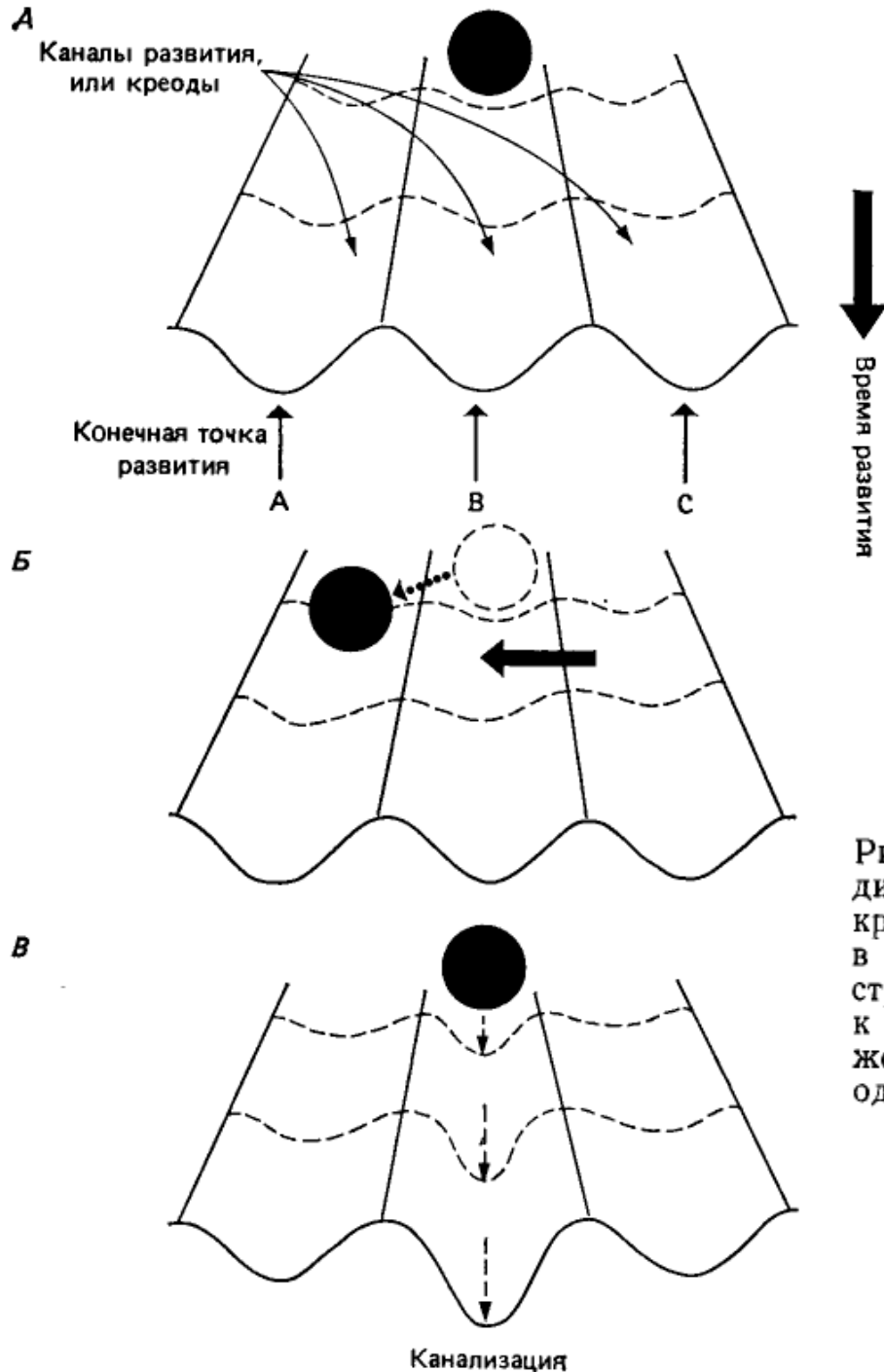


Рис. 4.8. Модель развития, предложенная Уоддингтоном. А. Мяч перемещается по каналу, или креоду, к некой конечной точке. Б. Возникающие в среде возмущения (черная горизонтальная стрелка) могут отклонить развитие, направив его к какой-то другой конечной точке. В. Отбор может углубить каналы и обеспечить преимущество одной конечной точки.

Епігенетичний ландшафт

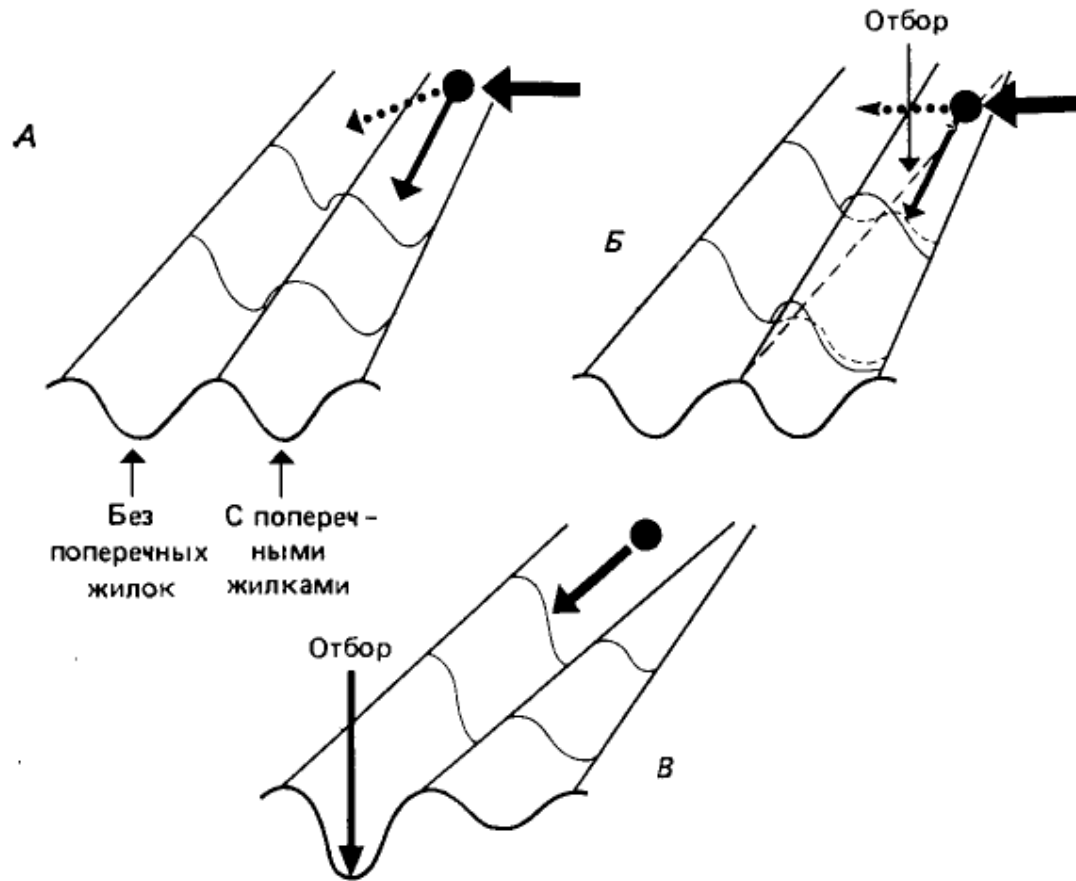
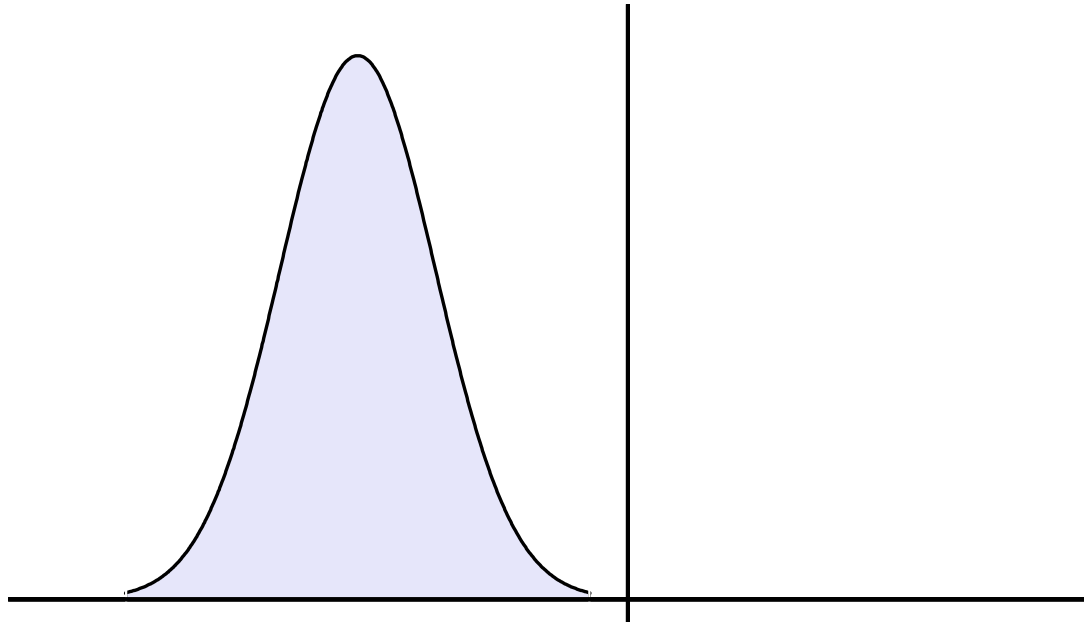


Рис. 4.10. Объяснение результатов, приведенных на рис. 4.9. А. Тепловой шок (черная горизонтальная стрелка) отклоняет мячик, направляя его на траекторию crossveinless. Б. Отбор понижает высоту «хребта» между траекториями, облегчая отклонение. В. Состояние crossveinless становится нормальным, а действие отбора углубляет (канализирует) эту траекторию.

Експеримент К. Ваддингтона: генетична асиміляція у дрозозфіли

Інтерпретація за: Фолконер, 1985

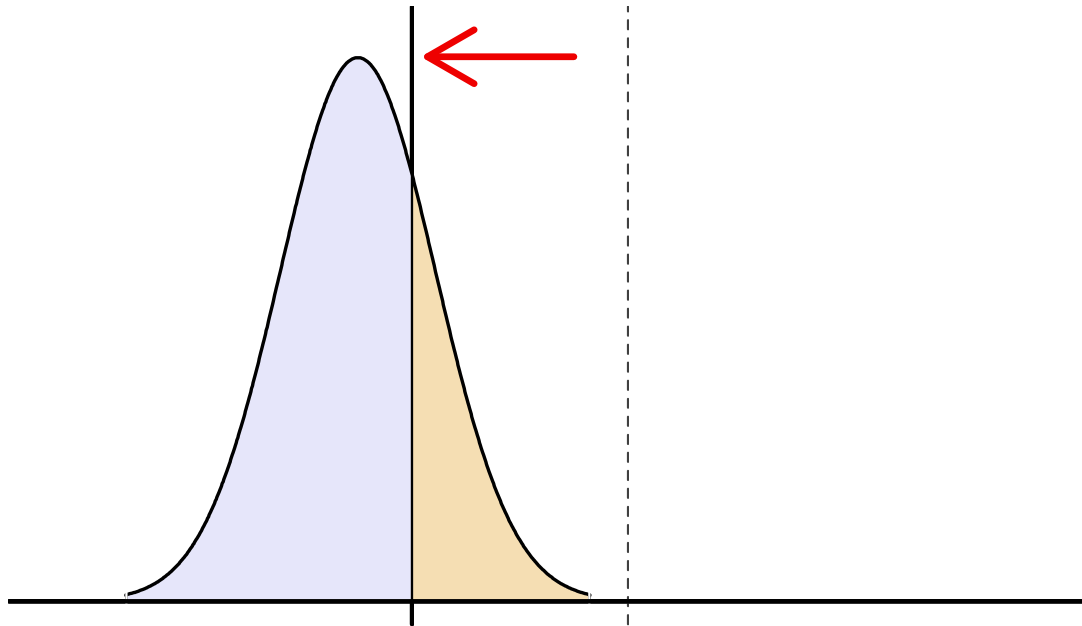
Початковий розподіл:
в усіх мух у популяції крила
з поперечною жилкою.



Експеримент К. Ваддингтона: генетична асиміляція у дрозозфіли

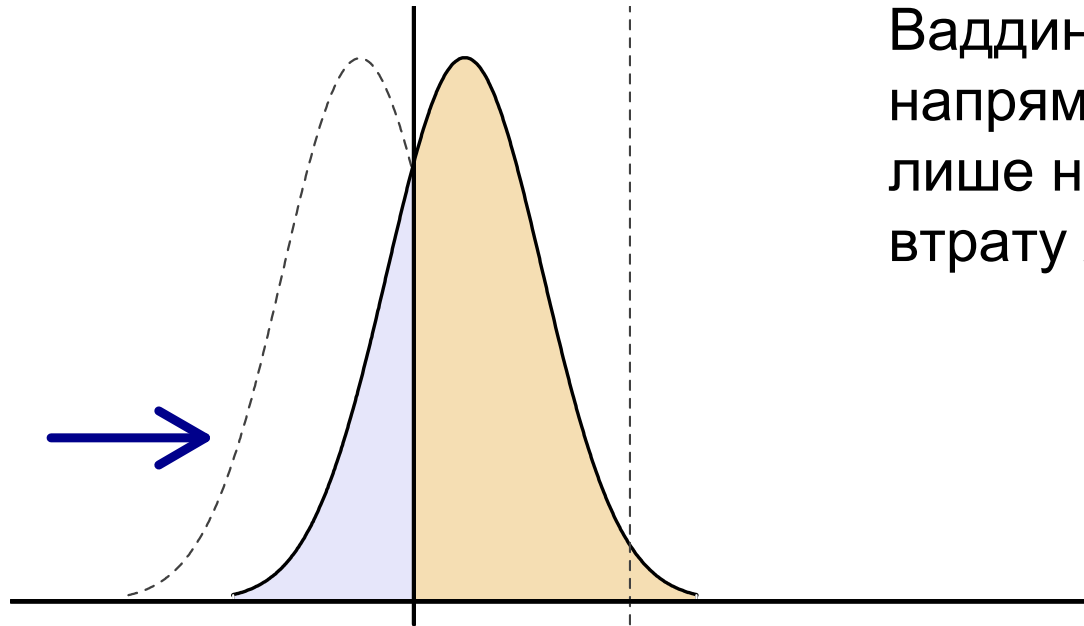
Інтерпретація за: Фолконер, 1985

Вплив теплового шоку на
лялечок призвів до появи
особин з редукцією жилки.



Експеримент К. Ваддингтона: генетична асиміляція у дрозозфіли

Інтерпретація за: Фолконер, 1985

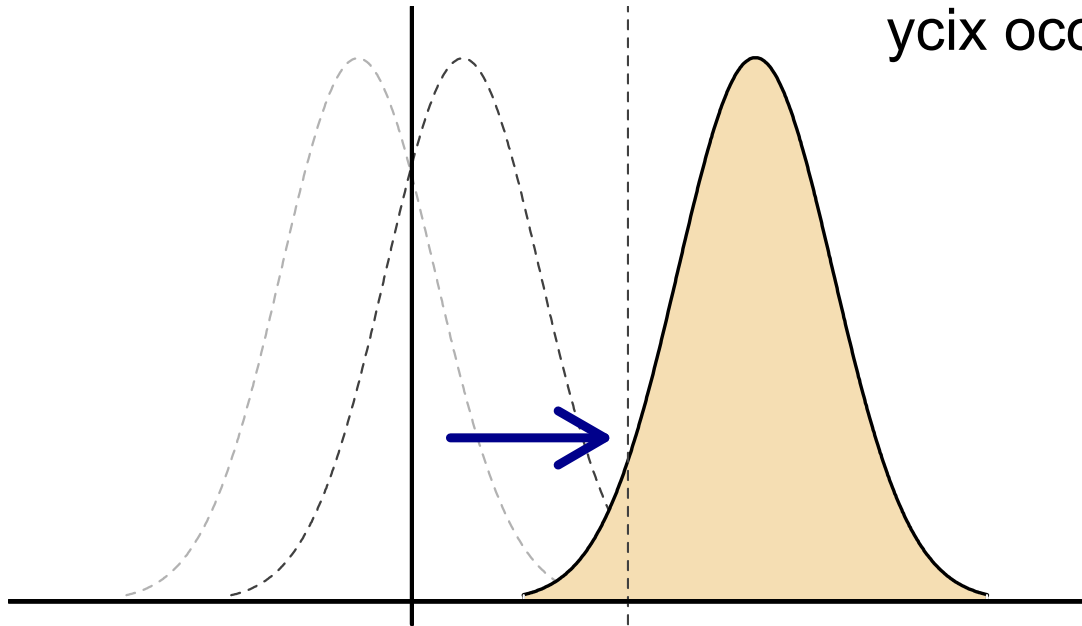


Оскільки з'явилися фенотипні відмінності, можна вести добір. Ваддингтон вів його в обох напрямках, тут показано лише наслідки добору на втрату жилки.

Експеримент К. Ваддингтона: генетична асиміляція у дрозозфіли

Інтерпретація за: Фолконер, 1985

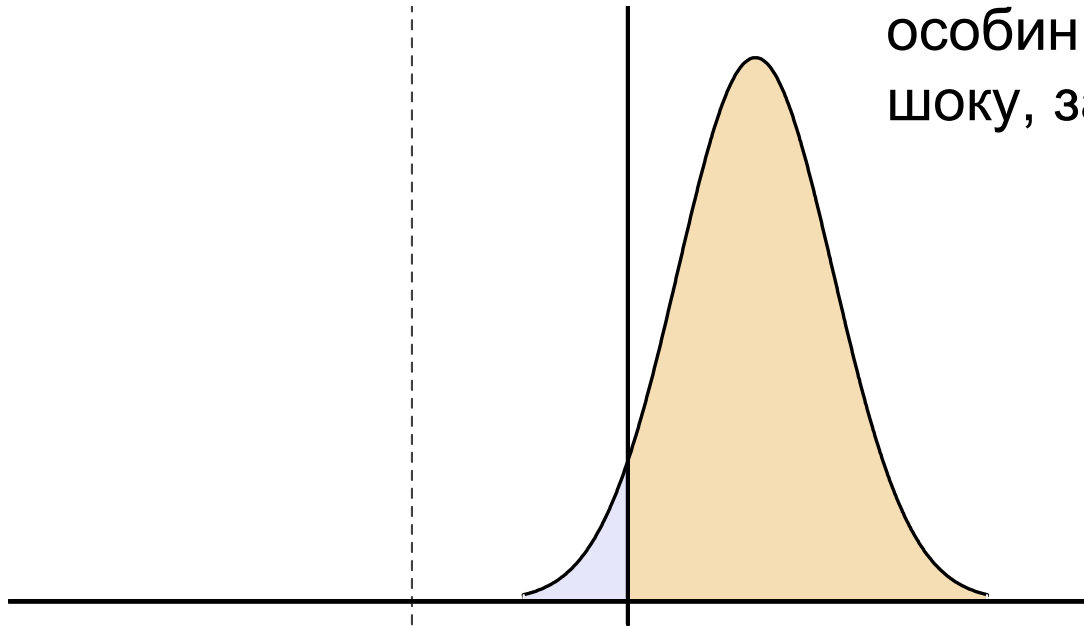
Після тривалого добору жилка перестала формуватися практично в усіх особин у популяції.



Експеримент К. Ваддингтона: генетична асиміляція у дрозозфіли

Інтерпретація за: Фолконер, 1985

Зрештою новий стан ознаки
(відсутність жилки)
формується в багатьох
особин і без теплового
шоку, за старого порогу.



Динаміка адаптивних норм в еволюції

Медников, 1987:

На цветной вкладке показана схема возникновения приспособительных (адаптивных) форм при видообразовании. Исходный вид I изменчив, крайние варианты изменчивости соответствуют формам 1 и 2. Под действием разрывающего (дизруптивного) отбора он порождает вид II, который может быть, в свою очередь, представлен еще двумя формами (адаптивными нормами) 1 и 2, приспособленными к разным условиям существования. На схеме это условно показано красной и зеленой штриховкой.

При стабильном образе существования вид из поколения в поколение представлен одной и той же нормой. Но он может скачкообразно перейти в другую, способность к образованию которой была скрыта в его геноипе (правая ветвь).

Вид II может порождать другие виды — как представленные разными нормами (III, 1 и 2), так и одной (IV, 2). Так возникают гомологические ряды форм, описанные Н. И. Вавиловым.

