

Life cycles, fitness decoupling and the evolution of multicellularity

Katrin Hammerschmidt et al. Nature 2014

刘畅 孙雅圣娴

2014年11月16日

研究背景

- 合作是多细胞生物出现的核心；但是早期细胞群体，面对会瓦解群体的作弊型细胞，是通过何种方式保持完整性的还不清楚。

什么是作弊型细胞？

- 作弊型细胞 (cheats)：

指不对完整群体做贡献，但活在群体中并获得好处的一类细胞。在缺乏作弊抑制机制时，作弊型可以在任何妥协的新群体中旺盛得繁殖生长。因此作弊抑制机制的进化可能是向多细胞生命转变的关键一步。

但这篇文章探索了另一种可能性：作弊型可能在简单的多细胞生命循环中起了关键作用，即中心问题不是作弊抑制机制的进化，而是控制作弊表型的传代。

研究背景

- 荧光假单胞菌 (*Pseudomonas fluorescens*) :

这种细菌的群体能够以一种空间结构型进行“总体”繁殖。其中‘wrinkly spreader’ (WS) mats (褶皱垫表型)，由原始的‘smooth’ (SM) 类型通过自发性突变产生。突变导致WS细胞过量表达细胞间粘液，导致细胞垫状物的产生，在气液表面形成菌落。尽管过度的粘液生产对个体细胞消耗很大，但是这种类型却能够传播，因为能够形成垫状物的细胞群体可以获得好处（更多氧气）。



研究背景

- 由于作弊细胞的影响，WS垫状物的寿命很短。

作弊细胞在表型上是SM型，并且不产生粘液；但是他们作为垫状物的一部分却能获得好处。在缺乏作弊抑制机制的情况下，作弊型生长繁殖旺盛——最终弱化垫状结构，直到瓦解崩溃。

- **“虽死犹生”**

从一个新生的WS垫状物出发，在集团水平（垫状物）繁殖方式缺乏时，这种垫状物就是进化的尽头，而作弊型（SM细胞）的出现却有保障。**作弊型有可能损毁垫状物，但如果他们能使垫状物重生，就充当了垫状物繁殖的一种途径。**WS群体和SM细胞的循环——受两种类型的生态位构造活动驱动——**就有产生一个原始生命循环的可能**，并且WS群体也有可能参与，即使量少，在达尔文进化过程中充当选择单位。

基本脉络

验证**SM**细胞可通过整合机制
成为**WS mats**的“种子”

对照

Embracing cheats体制



适应性解耦：
“集体”个体适应性增强
“细胞”个体适应性减弱

CE体制下进化的
表型特征变化与基因型变化

Purging cheats体制



“集体”个体适应性增强
“细胞”个体适应性增强

CP体制下进化的
表型特征变化

Embracing cheats 体制及其灭绝模式

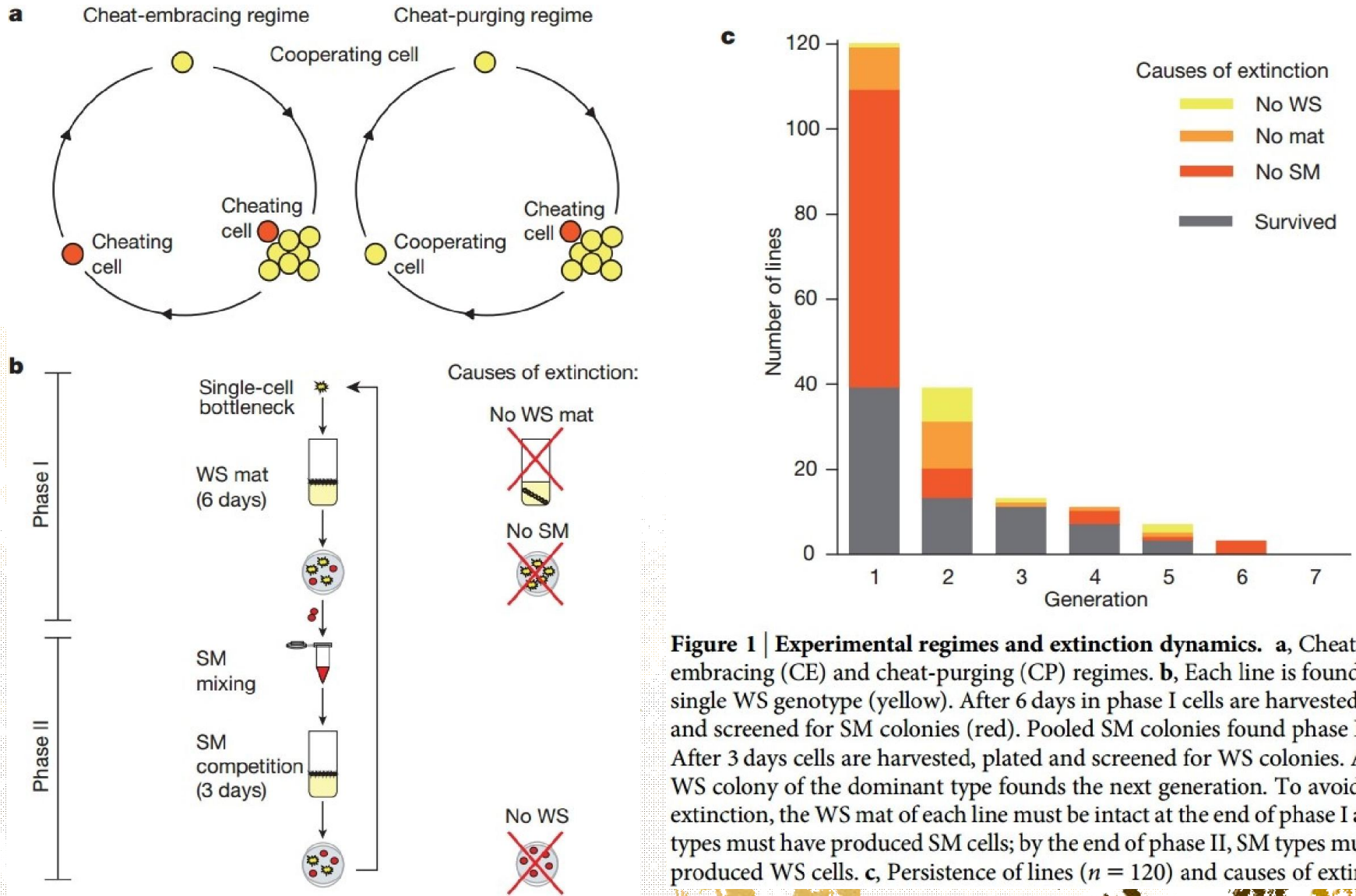
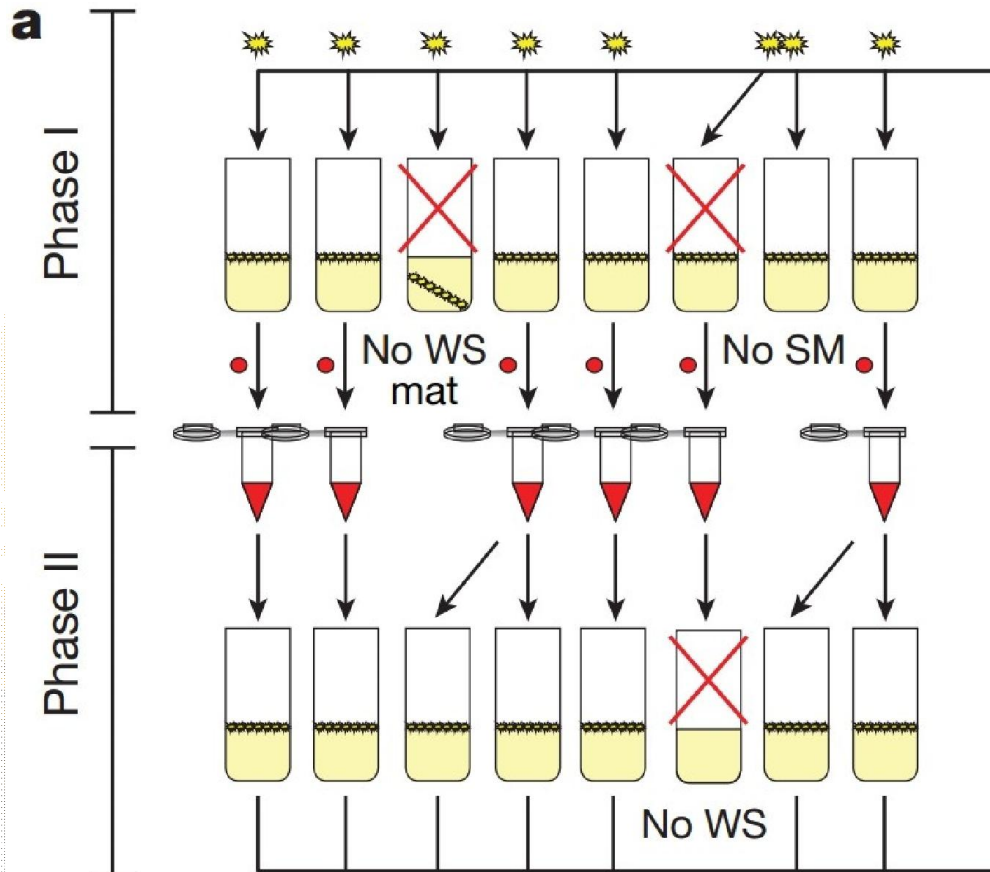


Figure 1 | Experimental regimes and extinction dynamics. **a**, Cheat-embracing (CE) and cheat-purging (CP) regimes. **b**, Each line is founded by a single WS genotype (yellow). After 6 days in phase I cells are harvested, plated and screened for SM colonies (red). Pooled SM colonies found phase II. After 3 days cells are harvested, plated and screened for WS colonies. A single WS colony of the dominant type founds the next generation. To avoid extinction, the WS mat of each line must be intact at the end of phase I and WS types must have produced SM cells; by the end of phase II, SM types must have produced WS cells. **c**, Persistence of lines ($n = 120$) and causes of extinction.

Embracing cheats 体制的适应性进化和适应性解耦

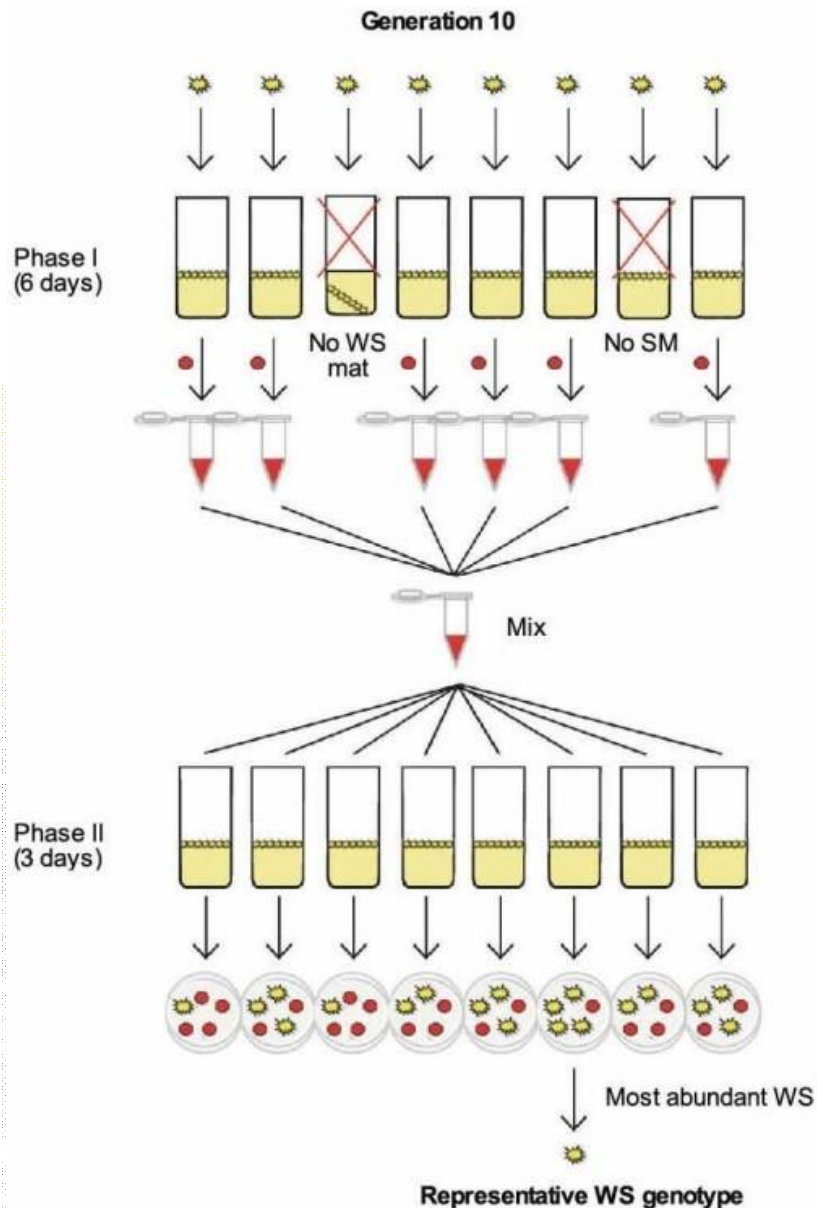


多代选择模拟进化

To allow for selection among lines, we took 120 microcosms, each containing a single WS mat, and divided these into 15 replicate populations, each composed of 8 lines.

After ten life-cycle generations each population housed viable lines. Selection on lineage viability—and concomitantly fecundity—was thus central to persistence.

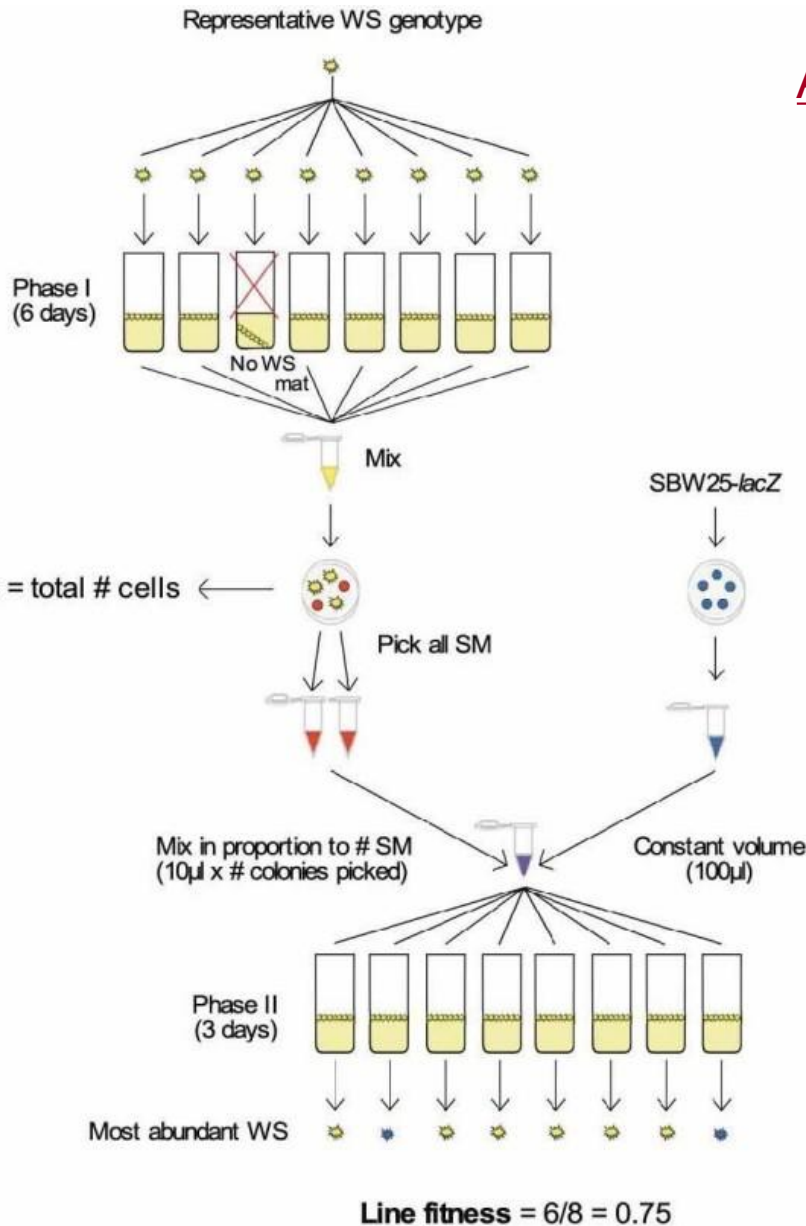
Embracing cheats 体制的适应性进化和适应性解耦



Representative WS genotype :

- Ancestral lines (原始型)
SBW25 was used to found phase II
- Derived lines (衍生型/进化型)
Generation 10 SM mix was used to found phase II

Embracing cheats 体制的适应性进化和适应性解耦



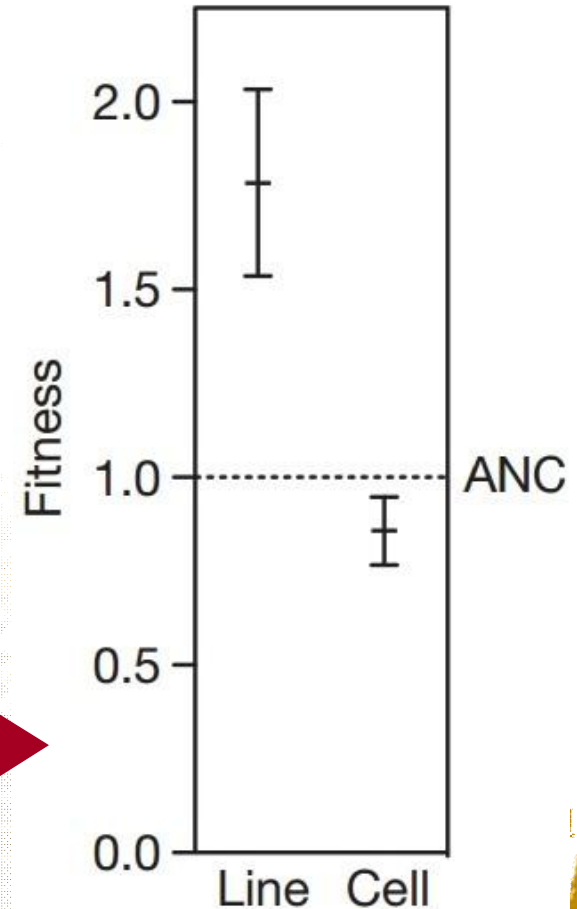
Ancestral lines
VS
Derived lines

适应性
对比试
验结果



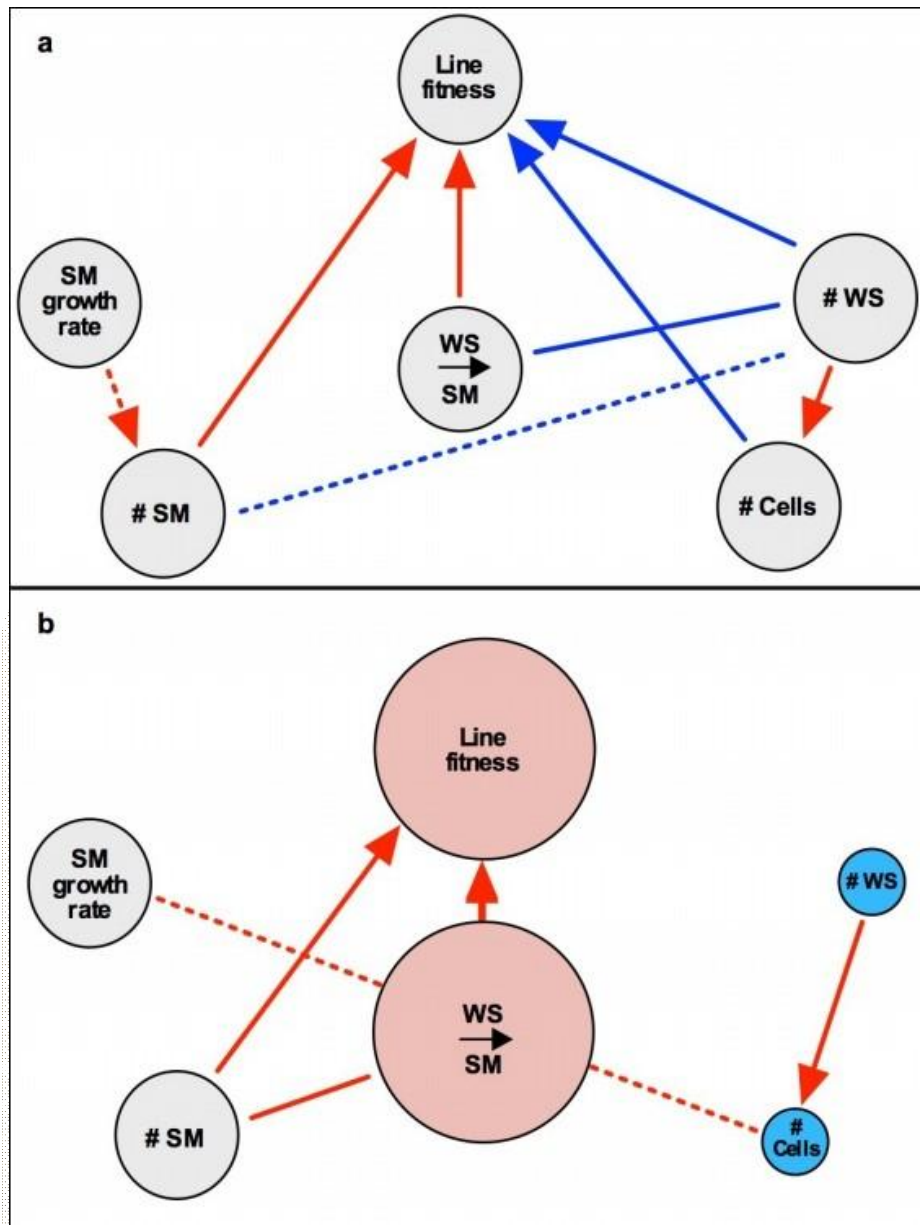
“集体”水平
适应性增强
“细胞”水平
适应性减弱
适应性解耦

b



进化后的表型特征是适应性提高的基础

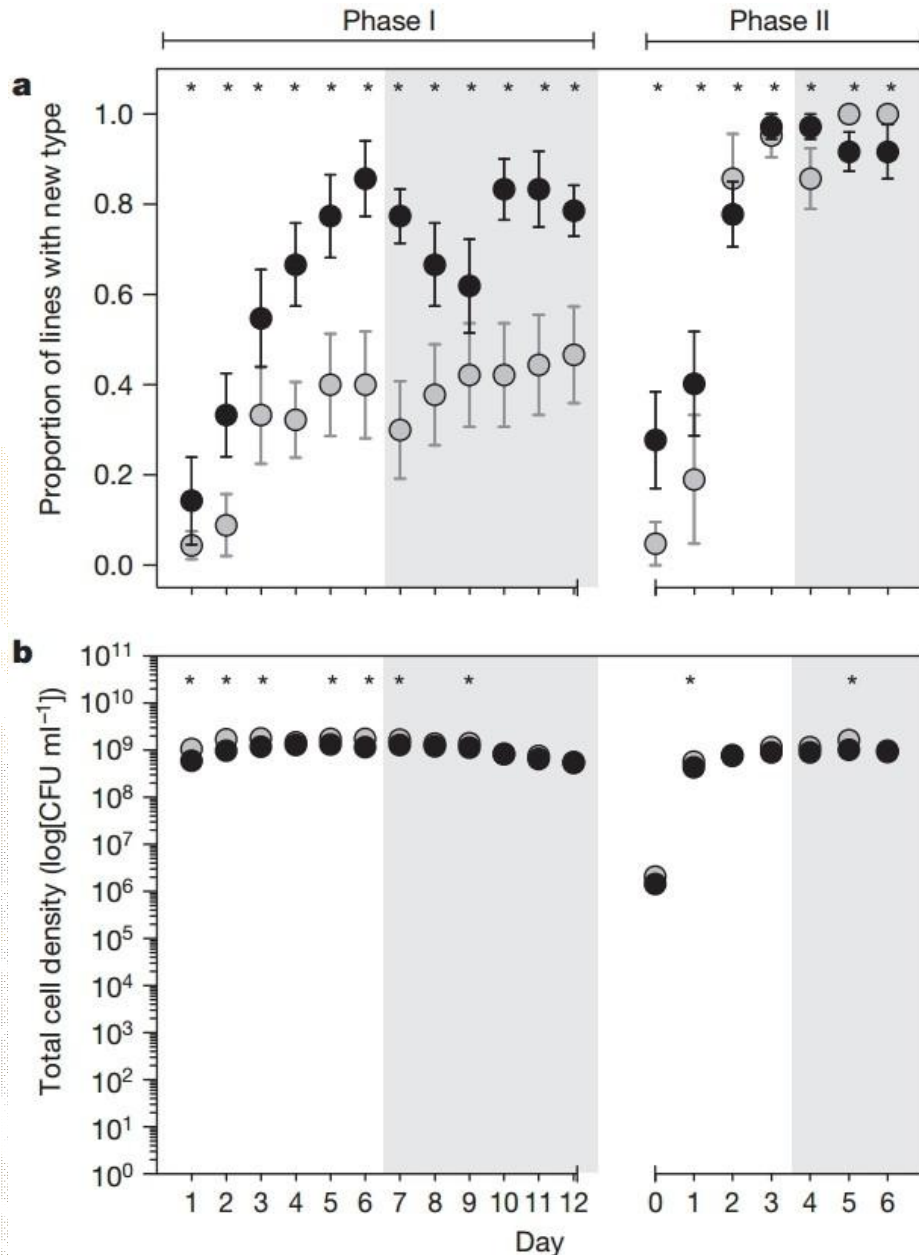
按照
Embracing
cheats
体制进化



Ancestral lines

Derived lines

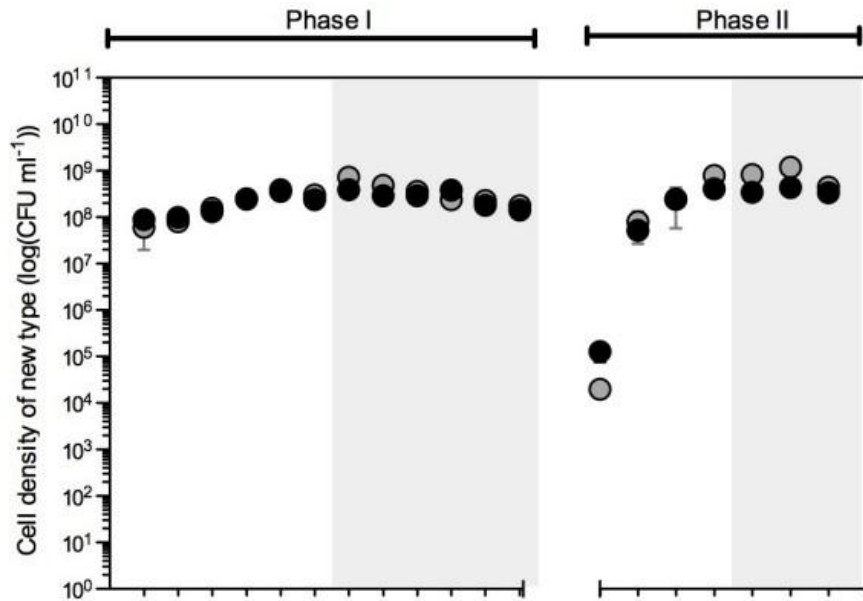
进化后的表型特征是适应性提高的基础



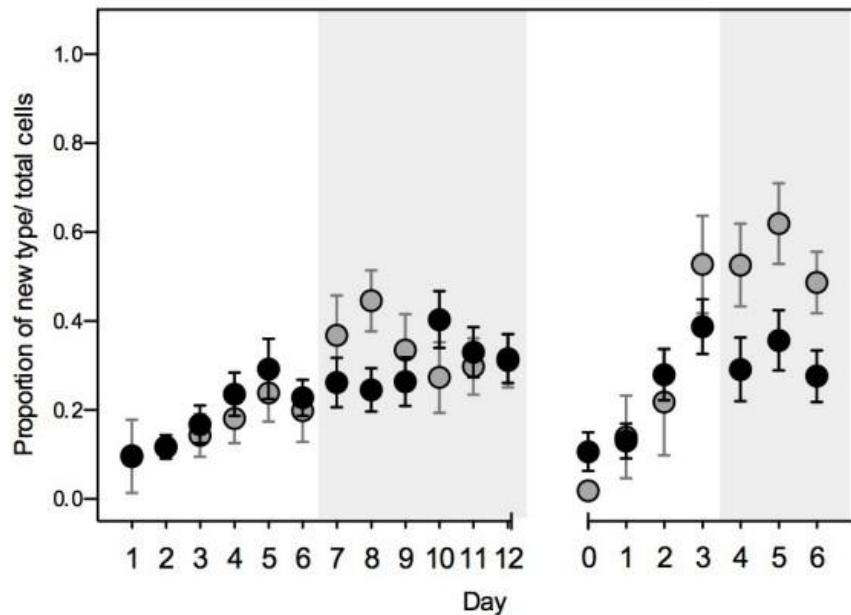
- 能够产生生活史下一阶段需要的细胞类型(SM from WS during phase I and WS from SM during phase II)的Lines占总数比例：相比原始型，进化型产生new type更早，更可靠，而且自发在第六天达到最大比例
- 相比原始型，CE进化型的总细胞密度没有提高

进化的株系产生“下一时期”所需要表型的能力提高了

进化后的表型特征是适应性提高的基础

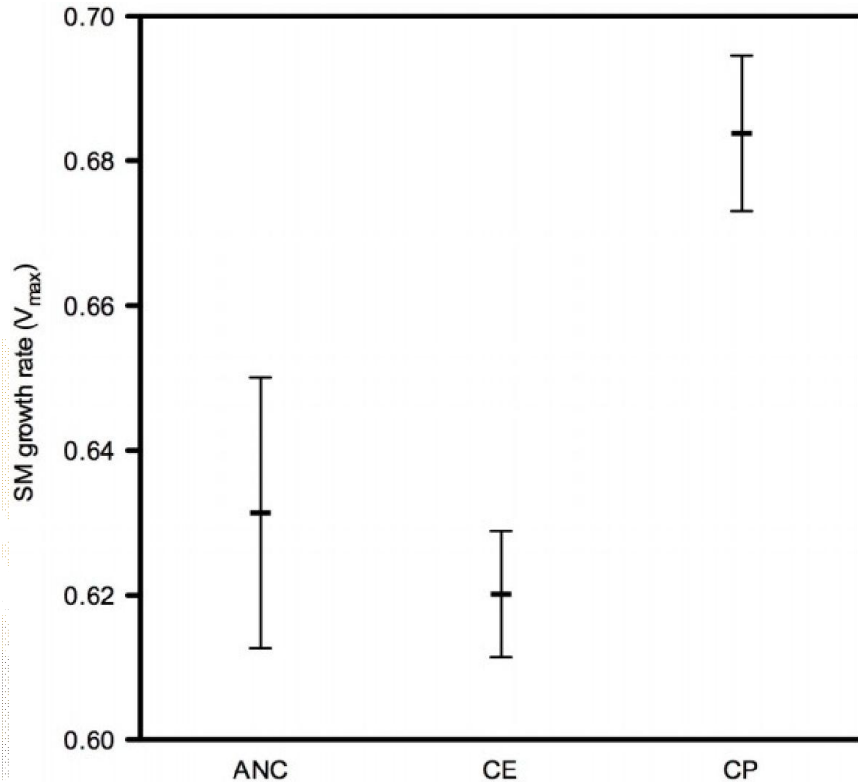


- 相比原始型，CE进化型两阶段产生的new type细胞的密度没有提高



- 相比原始型，CE进化型两阶段产生的new type细胞占细胞总数的比例没有提高

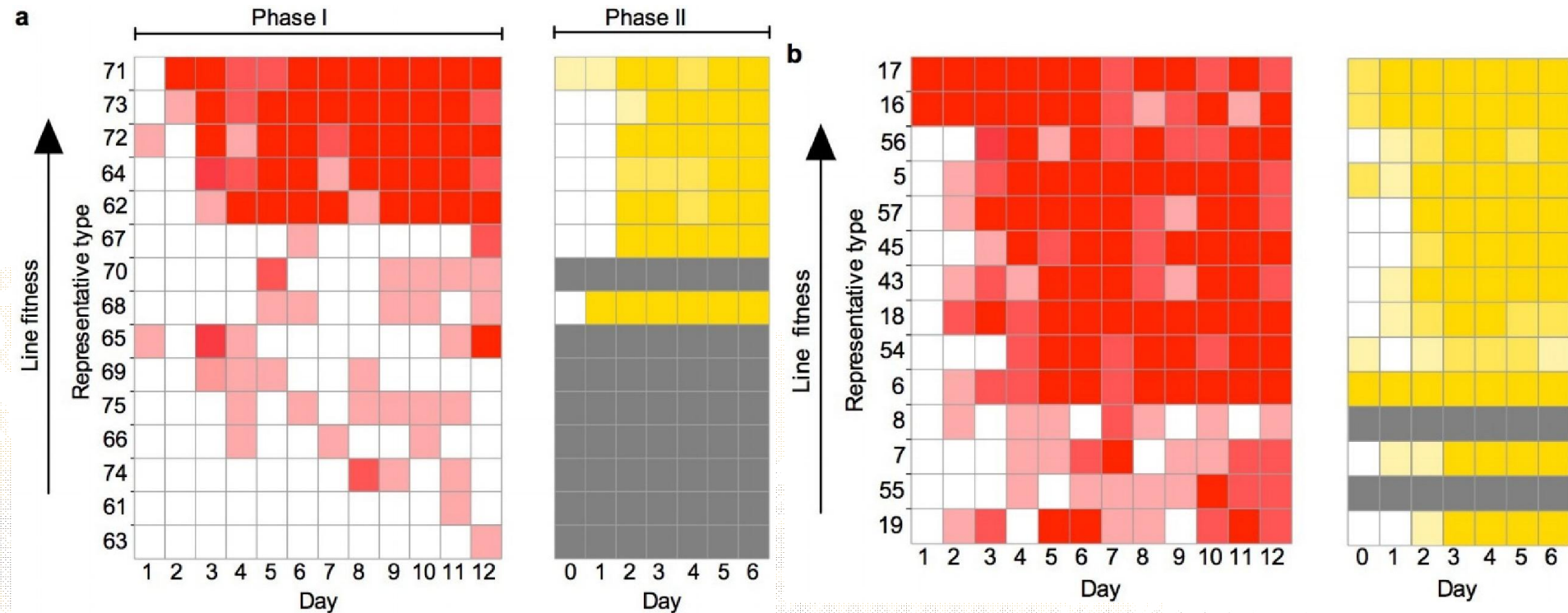
进化后的表型特征是适应性提高的基础



- 相比原始型，CE进化型产生SM的生长速度最大值没有增长

进化后的表型特征是适应性提高的基础

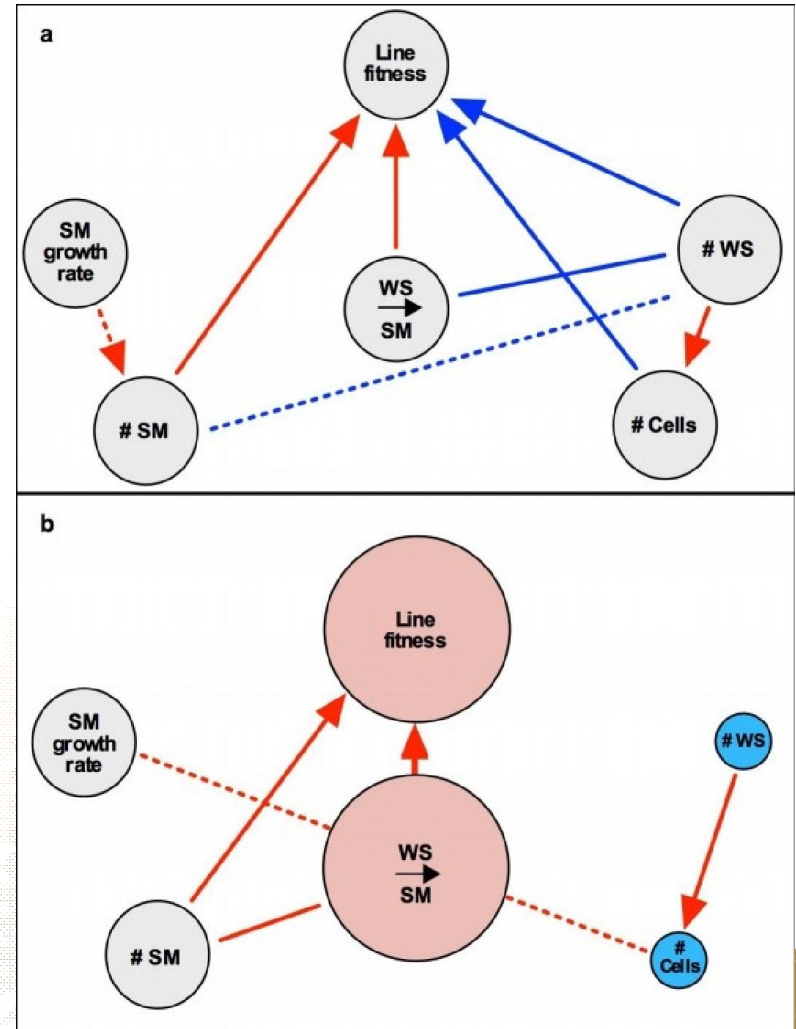
Phase I中SM出现/Phase II中WS出现的频率水平，和各line的适应性密切相关



- 从上到下，根据各line的适应性排序
- 颜色强度代表带有new type的处理占总处理 (n=3) 的比例
- 白色，缺乏new type；深红(深黄)，存在SM (WS)

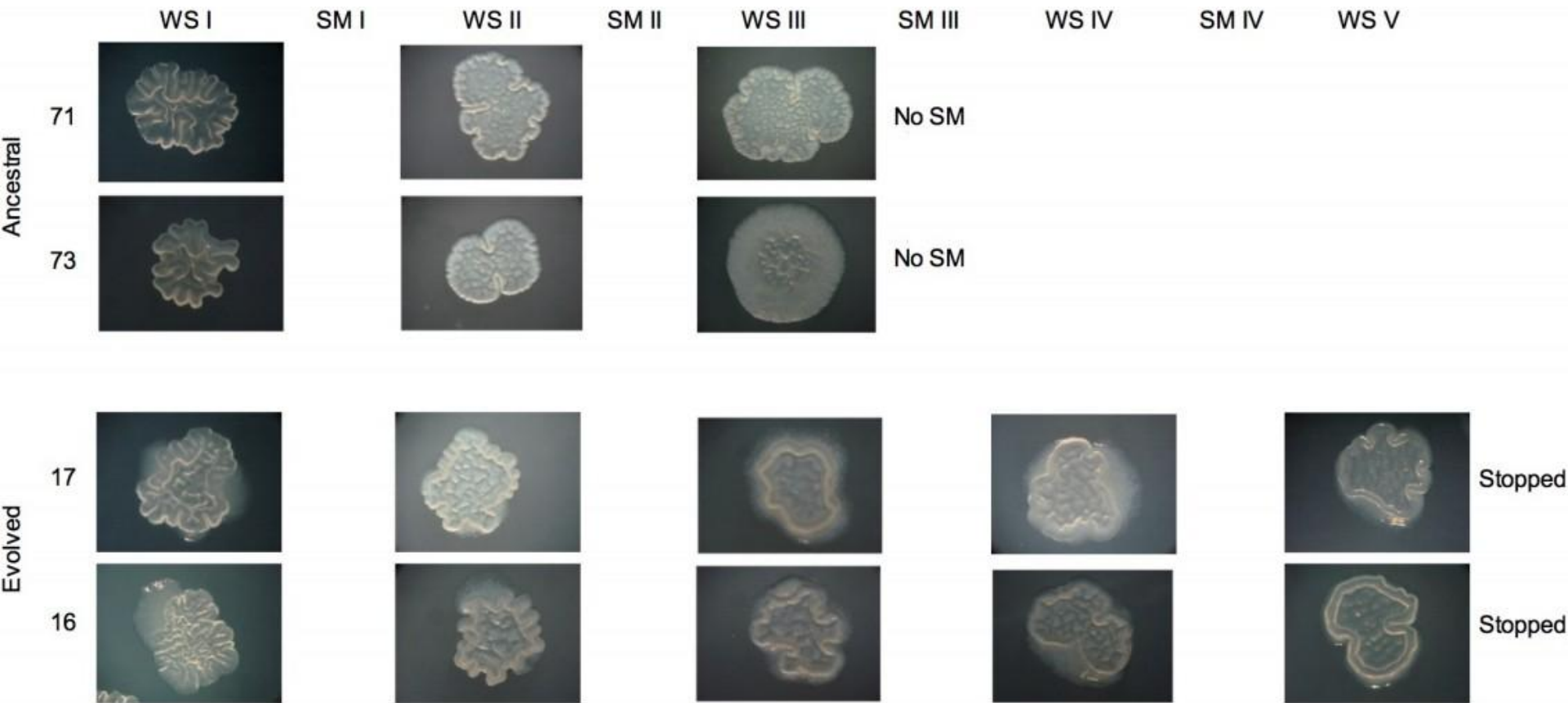
进化后的表型特征是适应性提高的基础

- 自然选择可以作用于任何层次水平的性状，只要这种性状可以继承，并在该水平上和适应性共变化。为了识别选择水平，确定选择是在哪个和适应性相关的性状上作用的，他们对Line水平和单细胞水平的性状进行回归和相关分析。
- 从WS到SM转变能力（Line水平）的提高可以预测CE进化型中各Line的适应性。而且，Line的适应性和单细胞的竞争行为无关。因此，Line的适应性提高很可能是自然选择倾向于生活阶段转换这个性质（一种发育编程）导致，而不是倾向于阶段内细胞的独自成功转变。



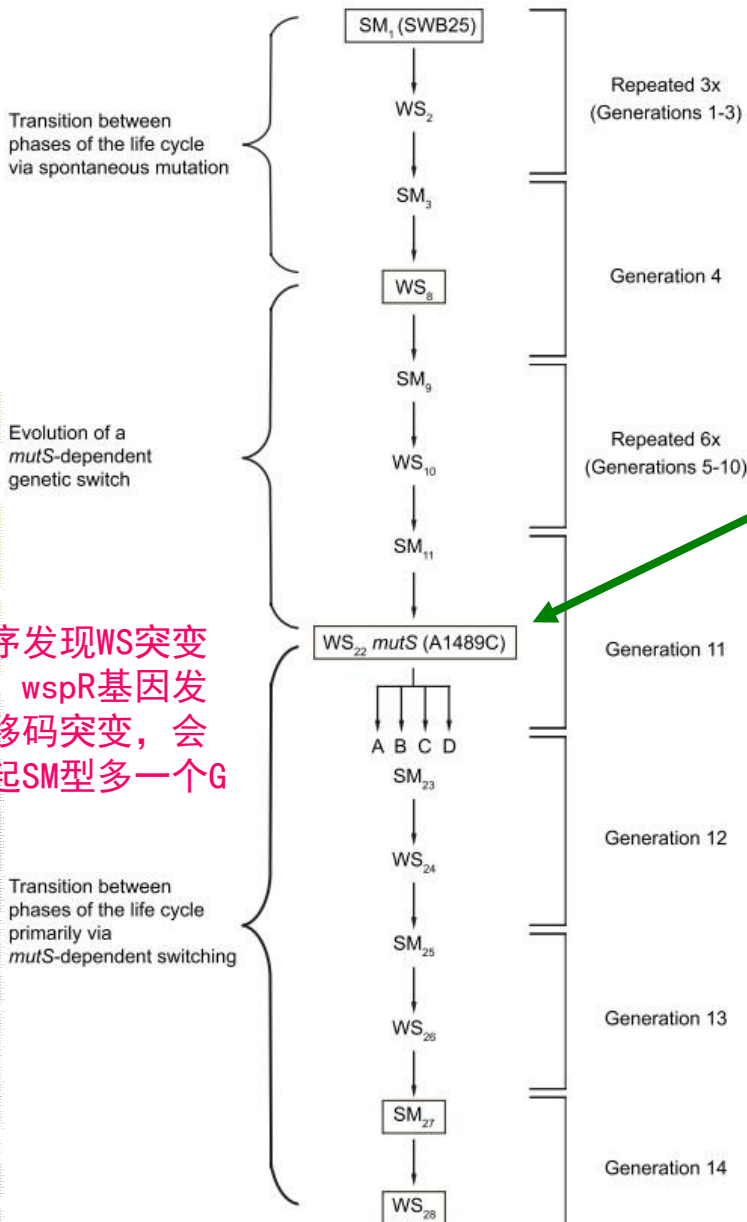
进化后的基因型特征是适应性提高的基础

从原始型、野生型中分别选择了两个适应性最高的line进行比较



很明显，进化型可以看到中心WS colony
周围有SM cell区域。

进化后的基因型特征是适应性提高的基础



Outline of the **evolutionary history of line 17** from its founding by ancestral SM1 SBW25 through ten generations of the life cycle, by which time **a *mutS* mutation had arisen.**

通过测序发现，相比原始型SM，WS22基因组有53个突变（而WS8只有7个）。这样多的突变归功于*mutS*一个SNP位点的突变 (A1489C, which leads to a Tyr497Pro substitution) 提高了突变率

测序发现WS突变中，wspR基因发生移码突变，会引起SM型多一个G

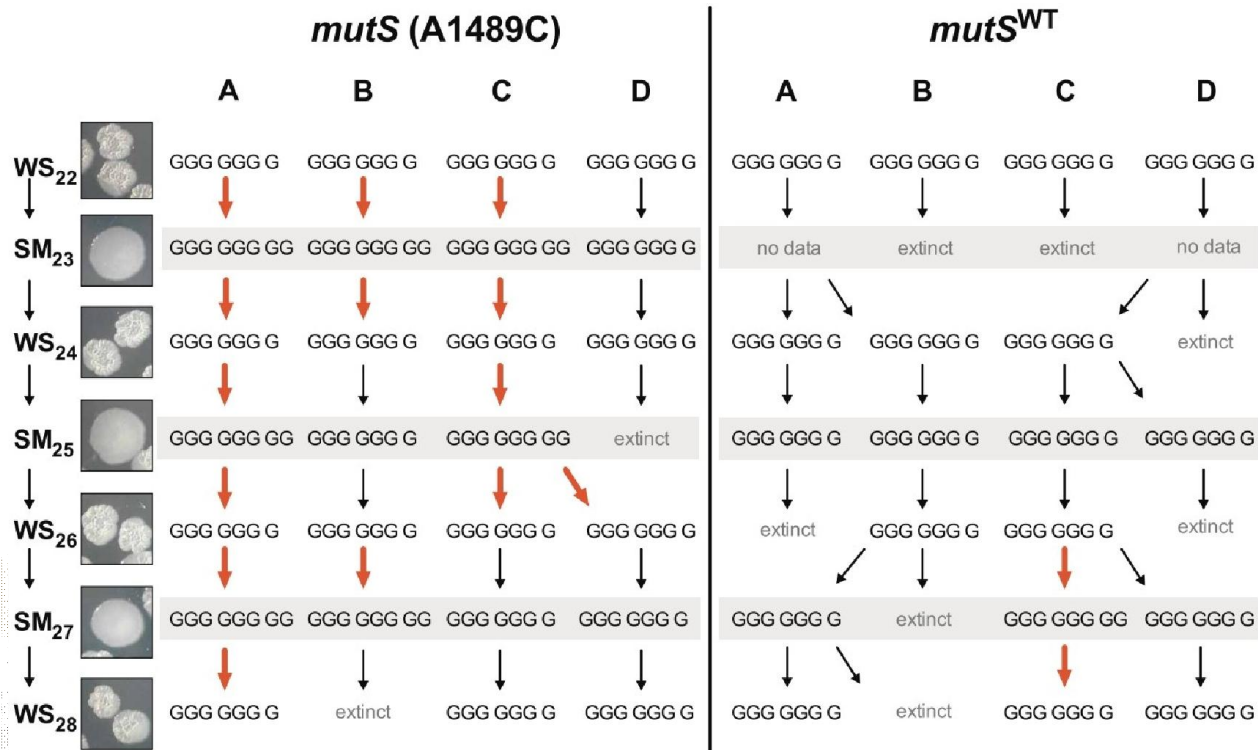
Reversion of *mutS* (A1489C) to wild type by *in vitro* manipulation

Why *mutS*能促进转换？ (WS→SM)

Transition between phases of the life cycle via spontaneous mutation

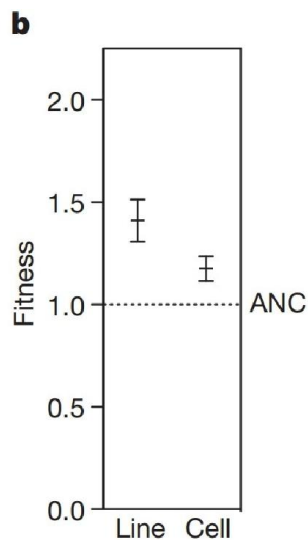
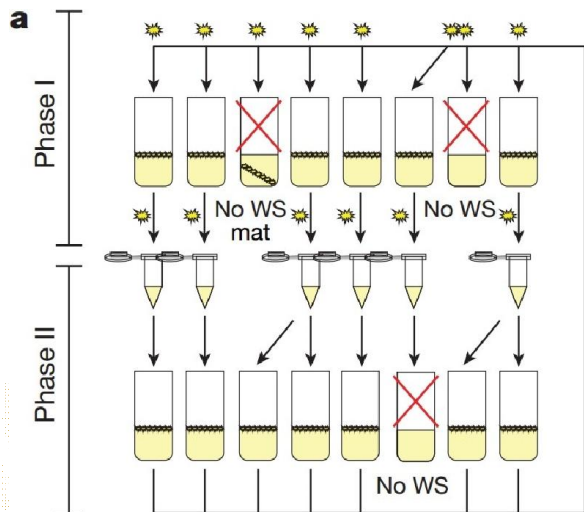


进化后的基因型特征是适应性提高的基础



wspR 编码一种二鸟苷酸环化酶，而且是理论上能够决定WS表型表达的39种基因之一。

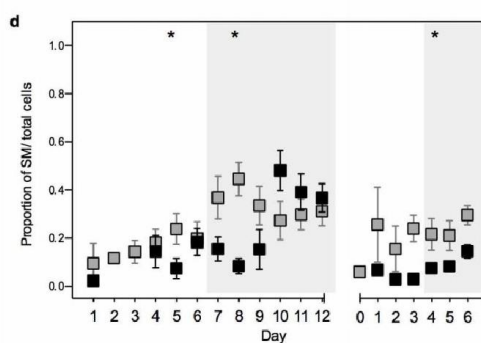
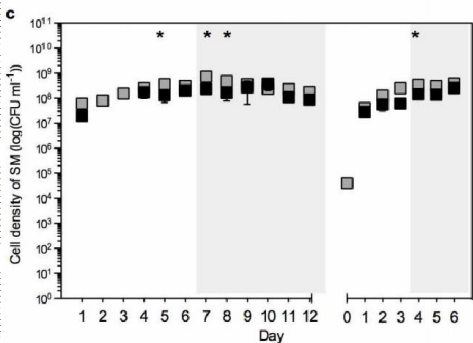
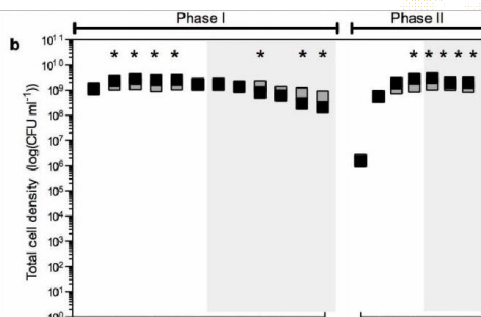
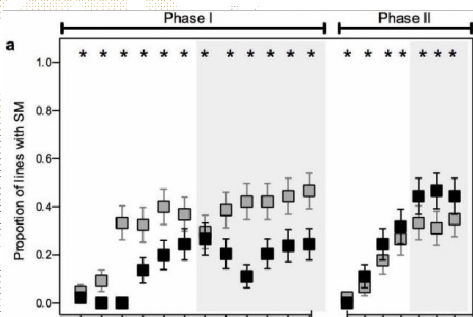
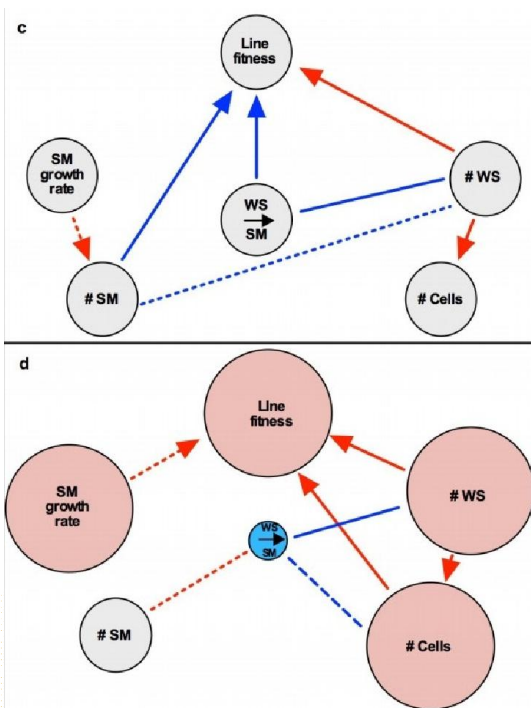
Purging cheats机制 (作为对照)



“集体”水平
适应性增强

伴随

“细胞”水平
适应性增强



- CP进化型产生SM的line比例很低

- 作弊抑制机制可能开始出现

小结

- 进行简单合作的细菌世系，可以在固定的选择体制下实现繁殖，获得集体水平的长存。这个集体的再生是通过整合作弊型（CE体制）或者清除作弊型（CP体制）的生活循环实现。
- 当整合作弊型时，两个生活阶段间交替进行，形成循环。自然选择孵育发育开关的导入，这个开关是CE体制下衍生型集体个体（演变中集体的适应性与细胞个体的适应性解耦）出现的基础。这样的发育和解耦在作弊清除体制下没有出现。

观点

- 细胞集体中的作弊型，可以在生命周期中作为种子系发挥作用，加强集体的再生。而且两阶段生命循环展现出，新型生物整体可以将每个阶段作为自身的不同属性，其演变由发育程序统一。当集体的生殖是通过其中一个单阶段来完成，这个特征代表了更高水平上的成功，远大于单细胞决定的成功。
- 当自然选择作用在细胞上时倾向于选择短期成功，而短期成功不可能实现世系的长存。长存要求的不仅仅是表型间转换：他包含一个发育规划过程，是集体每个阶段表达的基础，就像体细胞组成身体是由种子细胞转变而来。组成body的细胞一定具有生态功能（如这里保持“body”通过抗变褶皱垫表型来接近氧气），同时能产生下一代body的种子。
- 长期选择意料之中会战胜细胞个体的短期选择。这与CE机制下适应性解耦的结果相一致，支持了下面的观点：选择启动了向高水平（集体水平）的转变——伴随着低水平开始向集体有益的方向发挥功能。

**THANK YOU
FOR YOUR LISTENING**

