

ГЕНЕТИКО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И ТЕОРИЯ ИСКУССТВЕННОГО ОТБОРА

Академик
С. С. ШВАРЦ

Современное эволюционное учение, основанное на синтезе классического дарвинизма и генетики, развивалось в значительной степени путем обобщения опыта сельскохозяйственной практики, однако селекционная работа еще недостаточно использует достижения эволюционной теории. Более того, существует мнение, поддерживаемое некоторыми крупными теоретиками (Б. Клатт, А. Ремане, В. Херре и др.), что эволюция и domestикация — принципиально разные процессы. Такое мнение ошибочно: движущие силы эволюции диких и домашних животных относятся к одной и той же категории биологических явлений, различно их конкретное выражение. Это было установлено еще Дарвином и подтверждено многими исследователями. Достаточно в этой связи вспомнить классическую монографию Е. А. Богданова (1913) и серию обобщающих работ С. Н. Боголюбского (1936, 1939, 1959).

Анализ общего и специфичного в эволюции диких и одомашненных форм имеет большое общебиологическое значение и может оказаться полезным при разработке теоретических основ селекции и породообразования. Этот анализ должен базироваться на синтезе эволюционного учения, учения о морфологических закономерностях domestикации и экологической генетики как раздела популяционной генетики, исследующего зависимость генетического своеобразия популяций от конкретных условий их существования и взаимосвязь между экологической структурой популяции и ее генетическим составом.

В задачи экологической генетики входит выяснение экологических механизмов поддержания генетической гетерогенности популяции и преобразования генетического состава как популяций в целом, так и внутрипопуляционных групп животных; установление зависимости динамики численности природных и экспериментальных популяций от их генетического состава; наконец, выяснение соотношений между размерами популяции, динамикой ее численности, генетическим дрейфом и эффективностью отбора.

Особое значение имеет изучение динамики генетического состава популяции в связи с изменением внешних условий, а также приспособительной роли генетической разнородности популяций. Чем выше генетическая разнородность популяции и чем богаче ее генофонд, тем выше ее жизнеспособность, экологическая пластичность, а следовательно, тем быстрее и полнее она преобразуется под влиянием измененной среды и, соответственно, изменения направления отбора.

Нередко преобразование популяции вызывается изменением частоты распространения моногенно детерминированных признаков. Один из примеров попал буквально во все учебники по эволюционному учению и популяционной генетике. Это — возникновение так называемого индустриального меланизма березовой пяденицы в Англии. Еще в начале XIX в. светлая форма этой бабочки, гомозиготная по одному рецессивному гену (сс), окраска которой гармонировала с цветом светлых лишайников на коре берез, была широко распространена. Однако, по мере того как под влиянием промышленных дымов кора берез стала темнеть, преимущество стал получать темный мутант (СС). Вскоре (сс) стали редкостью. Было показано, что сейчас светлая форма действительно чаще поедается птицами, чем покровительственно окрашенная — темная.

В сходных исследованиях на других видах было установлено, что когда условия среды «возвращаются к исходной норме», отбор начинает работать в обратном направлении, и первоначальная генетическая структура популяции восстанавливается через 10—15 поколений. Эти наблюдения представляют выдающийся интерес, так как показывают, что естественный отбор держит под постоянным контролем результаты своей работы и способен быстро внести изменения в структуру отдельных популяций в соответствии с изменениями во внешней среде.

В связи со сказанным остается добавить, что иногда моногенно детерминированными оказываются и биохимические признаки. Это было показано, в частности, при сравнении различных линий мышей по биосинтезу кортикостероидов.

Однако значительно чаще изменение направления отбора имеет более сложные, чем в рассмотренных случаях, следствия. Оно ведет к изменению сочетания производителей, к изменению селекционной ценности различного сочетания совокупно действующих генов. Таким путем на основе исходного генофонда возникают новые генотипы, отсутствующие в исходных популяциях.

Отбор в течение многих поколений создал наилучшим образом сбалансированные генотипы и наилучшим образом сбалансированный популяционный генофонд. В этой системе жизнеспособность отдельных генотипов определяется особенностями популяционного генофонда. Если даже не изменяются ни темп мутирования, ни его характер, мутации в измененной в результате отбора популяции будут иметь уже новое значение, так как они послужат основанием для формирования своеобразных генотипов. Это и обеспечивает принципиальную безграничность эволюционного процесса.

Совокупность подобных наблюдений делает понятным, почему преобразования популяций явно эволюционного масштаба происходят неизмеримо быстрее, чем это представлялось ранее на основе концепций классического дарвинизма. В отдельных случаях преобразования ранга резко выраженных подвидов и видов (sic!) совершаются в течение немногих тысячелетий и даже веков. Но природа не использует всех имеющихся у нее возможностей для быстрых направленных приспособительных преобразований популяций. Так, диапазон изменчивости отдельных признаков в популяции в десятки раз превышает эволюционный сдвиг средней нормы ее изменчивости, происходящий в течение миллионов лет. Колоссальна и генетическая разнородность природных популяций животных: отдельные индивиды из северных и даже арктических мест оказываются столь же полно приспособленными к климату юга, как и индивиды из южных популяций тех же видов. Это подтверждается многочисленными фактами и находит развернутое объяснение в современной экологической теории. Тем не менее истинный масштаб генетической разнородности природных популяций животных до сих пор недооценивается многими исследователями.

дователями. Поэтому нелишне для иллюстрации привести один из многочисленных примеров, накопленных в нашей лаборатории.

Известно, что скорость морфогенетических реакций, в результате которых закончивший личиночное развитие головастик превращается в лягушку, зависит от температуры. У остромордых лягушек из лесостепных популяций при температуре около 20° этот процесс завершается примерно в течение 3 суток. При понижении температуры до 5° многие животные гибнут, а средняя скорость метаморфоза остальных увеличивается до 15 суток. У северных популяций лягушек этого же вида при температуре 20° скорость метаморфоза существенно не отличается от соответствующего показателя южных форм, но при температуре 5° средняя скорость метаморфоза увеличивается только в 2 раза (6 суток). Результаты этих опытов ясны: северные популяции адаптированы к развитию при низкой температуре. Интереснее другое. Оказалось, что среди южных популяций лягушек отдельные индивиды обладали способностью столь же быстро завершать метаморфоз при низкой температуре, что и лягушки, распространенные за Полярным кругом. Подобных особей мало, но они есть и именно за их счет и происходит нередко наблюдаемое быстрое приспособление животных к совершенно необычным условиям существования.

Исследование генетической разнородности популяций животных представляет исключительный интерес, так как служит основой для объективной оценки потенциальных возможностей отдельных форм. Применительно к домашним животным это имеет особое значение.

Остается добавить, что исключительно велика и генетическая емкость животных из процветающих популяций, благодаря чему от нескольких пар производителей можно получать новую популяцию, не отличающуюся от предковой степенью генетической разнородности и полностью сохраняющую способность к дальнейшим эволюционным преобразованиям. Иммуногенетические методы указывают на крайнюю генетическую неоднородность даже близкородственных животных (вплоть до членов одной семьи).

Приведенные данные показывают, что предпосылки быстрых приспособительных преобразований отдельных форм заложены в природе популяций диких и домашних животных. Эти предпосылки должны быть полноценно использованы в селекционной практике.

Генетическая разнородность любой популяции животных (в том числе и возникшей в результате размножения немногих животных — основателей) затрагивает все их признаки и свойства — от этологических и морфофункциональных до биохимической специфики субклеточных реакций, и отбор с одинаковой эффективностью работает на любом уровне интеграции организма. Но выбор пути, по которому пойдет процесс приспособления организмов к новым условиям, определяется стратегией отбора. Поэтому сравнительное изучение изменений, возникающих у животных в процессе доместикации и породообразования, с изменениями у диких животных, происходящими в процессе микроэволюции, позволяет с новых позиций подойти к теории искусственного отбора.

Прежде всего, что такое домашнее животное? Это специализированная внутривидовая форма, причем ее узкая специализация в существенной степени сопровождается общей деспециализацией и повышением пластичности, что имеет важное значение для селекционной работы.

Основные проявления доместикационного процесса: резкая морфо-физиологическая дифференциация (достигающая видового или родового ранга); сходное направление морфо-физиологических изменений у одомашненных животных из различных отрядов и даже классов, не связанное непосредственно с направлением отбора; быстрая мобилизация потенциаль-

ной (скрытой) изменчивости; общее повышение изменчивости, не совпадающее с характером изменчивости родственных диких форм, и, наконец, повышение мутабельности. Межпородная гибридизация увеличивает скорость доместикационных изменений, хотя не является необходимым условием их возникновения.

Чем же отличается эволюция домашних животных, продиктованная искусственным отбором, от эволюции диких животных, обусловленной естественным отбором? Эволюционный процесс у тех и других подчиняется принципиально сходным, но не тождественным закономерностям. Так, любые специальные приспособительные реакции диких животных подхватываются отбором лишь в том случае, если они ни в малейшей степени не ведут к снижению воспроизводства селекционируемых генотипов, не снижают жизнеспособности (в широком понимании этого слова) и приспособляемости животных, не нарушают установившегося баланса генотипов слагающих популяцию особей. В условиях жесткого естественного отбора никакое совершенство специальных приспособлений не может компенсировать снижения числа оставляемого потомства, доживающего до половой зрелости.

В противоположность этому в условиях одомашнивания незначительное (а иногда и существенное) снижение жизнеспособности может быть компенсировано хозяйственной ценностью животных (аналог специальных приспособлений диких форм). Домашние животные освобождены от необходимости создания генетических барьеров, обеспечивающих нескрещиваемость близких форм (борьба с нарушением генетической сбалансированности). Это открывает дополнительные перспективы для быстрой эволюции в заданном искусственным отбором направлении. Отсюда — повышение роли макромутаций в эволюции домашних животных, быстрое проявление скрытой изменчивости, повышение гетерозиготности и высокая фенотипическая стабильность в колеблющихся условиях существования, изменение фенотипического выражения мутаций под влиянием преобразованного генофонда (лучший пример — платиновая лисица), общее повышение изменчивости, кардинальные морфо-физиологические сдвиги, которые в условиях жесткого естественного отбора потребовали бы перестройки системы сбалансирования генофонда и, как следствие этого, обусловили бы генетическую несовместимость близких форм.

Для оценки эффективности отбора необходимо учитывать отмеченные выше закономерности экологической генетики, а также современные представления о роли фенотипических механизмов в эволюционном преобразовании популяций. Ламаркистские представления в настоящее время оставлены большинством теоретиков и практиков. Это не значит, однако, что признание отбора ведущим фактором преобразования популяций (или породных групп домашних животных) позволяет пренебречь анализом возможного влияния фенотипической изменчивости на ход начальных стадий эволюционного процесса.

Как свидетельствуют многочисленные наблюдения, в природных популяциях высокая степень генетической разнородности нередко маскируется фенотипической однородностью: в сходной среде генетически различные индивиды приобретают общие фенотипические особенности, соответствующие условиям их развития. Это явление биологически понятно. Как ни велика генетическая гетерогенность популяции, она не может «предусмотреть» все возможные варианты среды, в которых животным предстоит развиваться; в процессе реализации генотипа в фенотип происходит «подгонка» морфо-физиологических особенностей животных к условиям их существования. В результате различные генотипы реализуются в сходных фенотипах.

Специальные эксперименты показали, однако, что в одинаковых условиях среды фенотипическая реализация разных генотипов требует различных затрат энергии. Животные, генетические особенности которых в наибольшей степени соответствуют условиям развития, затрачивают на реализацию оптимального фенотипа наименьшее количество энергии. В конечном итоге такие животные оказываются более приспособленными к возможным колебаниям внешних условий и накоплению энергетических резервов.

Естественный отбор работает в пользу животных, способных к быстрому и эффективному морфо-физиологическому приспособлению к конкретным условиям среды. Поэтому явное преимущество получают особи, решающие эту задачу с наименьшими затратами энергии: фенотип, реализация которого в конкретных условиях существования возможна без резко выраженных компенсаторных морфо-генетических и физиологических реакций, есть основание считать оптимальным. Простейший пример из практики нашей лаборатории пояснит сказанное.

Морфо-физиологическая конституция лемминга как типичного представителя фауны Арктики запрограммирована его наследственностью. Если развитие лемминга проходит при относительно низкой температуре (около 16°), фенотипическая реализация его генотипа не требует включения механизмов морфо-физиологической компенсации и завершается без существенных дополнительных трат энергии. Если же развитие лемминга проходит при более высокой температуре, животное вынуждено отклониться от оптимального пути развития (чтобы создать фенотип, отвечающий конкретным условиям существования). Это становится выполнимым лишь с помощью компенсаторных реакций, связанных и с добавочными энергетическими затратами и с дополнительным физиологическим напряжением (об этом свидетельствуют симптомы стресс-реакции).

Суть описываемого явления в его резко упрощенном выражении может быть пояснена и примером с домашними животными.

Путем соответствующего воспитания из жеребенка любой породы можно вырастить животное, в известной степени отвечающее требованиям, которые предъявляются к лошади так называемого тяжелоупряжного типа. Но для жеребенка с наследственностью тяжеловоза это будет реализация оптимального фенотипа, а для жеребят иных пород реализация «фенотипа тяжеловоза» потребует включения сложного комплекса физиологических, эргонических реакций. Животные разных пород могут достичь одного и того же фенотипического эффекта лишь за счет разной затраты энергии.

Наш пример может показаться недопустимым упрощением наблюдаемых в природе и сельскохозяйственной практике явлений. В действительности же, он довольно точно отражает реальность. Понижение температуры (по сравнению со средней многолетней) вынуждает всех животных данной популяции (вне зависимости от их генетических особенностей) формировать фенотипы, соответствующие сложившейся природной обстановке. В подобной ситуации, как мы видим, «победителями» оказываются генотипы, способные решить возникшую экологическую задачу с меньшими тратами энергии.

Прямые наблюдения показали, что экономия энергии (при сохранении нормального образа жизни) создает животным исключительные селекционные преимущества. Этот вопрос настолько хорошо исследован разными авторами, что его обсуждение излишне. «Принцип оптимального фенотипа» (С. С. Шварц, 1966) делает очевидным, что оценка эффективности отбора должна проводиться не только на функциональной, но и на энергетической основе. Как показывает эколого-генетический анализ путей преобразования популяций в разных условиях среды, такая система, по-

вышая эффективность отбора, одновременно способствует формированию животных, решающих определенную эколого-физиологическую задачу с наименьшими затратами энергии.

Изучение конкретных процессов преобразования популяций животных в ходе их приспособления к изменяющимся условиям существования позволяет сделать вывод, что возможны два пути адаптации к изменению условий поддержания энергетического баланса¹. Первый — это морфо-физиологическая интенсификация, т. е. интенсификация тех органов и функций организма, от работы которых в первую очередь зависит возможность процветания животных в новой среде или — для домашних животных — выполнение задач, поставленных селекционером (увеличение размеров сердца и легких у животных, приспособленных к быстрому бегу, увеличение длины кишечника при питании кормами низкой калорийности, повышение концентрации гемоглобина при обитании в горах, общее повышение уровня метаболизма в холодном климате и т. п.). Этот путь приспособления физиологически весьма действен: формирование животных с новыми, наследственно закрепленными особенностями происходит быстро (в эволюционном масштабе времени), так как направления отбора и фенотипической изменчивости совпадают, что, согласно хорошо изученным закономерностям, способствует повышению эффективности отбора. Однако освоение новой среды на этом пути энергетически невыгодно, так как увеличение размера органа или интенсификация его функции требуют увеличения энергетических затрат. Поэтому когда приспособление животных к новым условиям жизни (на морфо-функциональной основе) завершается, начинает «набирать силу» отбор, при котором уровень приспособления животных определяется не только по физиологической, но и по энергетической системе оценок. Происходит отбор особей, способных поддерживать энергетический баланс без резко выраженной гиперфункции физиологических систем. В результате происходит замещение энергетически невыгодных морфо-функциональных приспособлений биохимическими, тканевыми, которые могут иметь как самый общий характер (например, степень лабильности белков), так и специальный, явно связанный со специфическими условиями существования животных (например, повышенная стойкость тканей к дегидратации у пустынных форм, снижение запроса тканей к кислороду у горных животных и т. п.). Насколько существенными могут быть тканевые приспособления специализированных видов показывает исследование М. А. Амановой. Она установила, что в противоположность огромному большинству птиц пустынный воробей способен поддерживать нормальный образ жизни при значительном снижении содержания воды в тканях головного мозга.

В конечном итоге, второй путь освоения новых условий жизни оказывается более эффективным. Он характерен главным образом для специализированных видов животных. Поистине громадное число фактов показывает, что наиболее полно и совершенно специализированные формы поддерживают нормальное существование даже в экстремальных условиях среды за счет не морфо-функциональных, а биохимических приспособлений. Так, продвижение животных в Арктику связано с резким повышением уровня метаболизма и, соответственно, повышением энергетических затрат, тогда как типичные аркты (песец, лемминг, северный олень) характеризуются значительно пониженным по сравнению с их ближайшими родичами уровнем метаболизма. Подобные примеры известны и для домашних животных. Они показывают, что могут быть разработаны теоре-

¹ Подробнее см.: С. С. Шард. Эволюционная экология животных, Свердловск, 1969.

тические основы искусственного отбора, направленного на создание животных, наиболее совершенно приспособленных к определенным условиям существования и требующих для поддержания нормальной жизнедеятельности минимальных затрат энергии.

В настоящее время искусственный отбор «работает» преимущественно на морфо-функциональной основе. Это ускоряет процессы морфо-физиологической дифференциации и специализации отдельных пород, но не обеспечивает совершенствования приспособительных реакций животных. Теория подсказывает путь к разрешению этого противоречия.

Весь накопленный современной экологией материал показывает, что специализированные виды обладают качественно более высокой приспособленностью к определенным условиям поддержания энергетического баланса, чем наиболее специализированные внутривидовые формы. Видообразование оказывается в громадном большинстве случаев наиболее эффективным путем адаптации. Однако любое повышение продуктивности домашних животных означает изменение условий поддержания энергетического баланса независимо от того, заключается ли повышение продуктивности в повышении молочной или мясной продукции или в повышении выносливости к суровому климату или тяжелой работе. Отсюда следует, что возможность выведения новых видов домашних животных (не одомашнивание новых диких видов, а создание специализированного вида с заданными свойствами) означала бы принципиальный прогресс животноводства. Исходя из развиваемой нами гипотезы, формирование новых видов должно основываться на новом типе селекции — селекции, в которой результаты повышения продуктивности сопоставляются с механизмами, их определяющими. Конкретно это значит, что отбору подлежат не самые продуктивные животные, а те, повышение продуктивности которых не сопровождается существенными морфо-физиологическими сдвигами. Предлагаемый новый принцип отбора настолько прост, а его результаты могут быть столь значительными, что нам представляется целесообразным испытать его на практике.

В заключение необходимо добавить, что современные средства повышения изменчивости организмов (физические и химические мутагены) обеспечивают условия для создания их новых форм (в особенности растений и микроорганизмов) высокой продуктивности в рекордно короткие сроки. Однако возникновение мутантов, обладающих полезными свойствами, — это лишь предпосылка к формированию новых сортов культурных растений или пород домашних животных, которые реализуются в процессе селекции. Именно поэтому разработка оптимальной стратегии искусственного отбора приобретает в настоящее время особую актуальность. Естественно, что это не исключает необходимости поисков принципиально новых путей вовлечения видов животных и растений в культуру.