

Генетика: наука и практика

ВЫПУСК II

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
А. И. Купцов. Генетика и улучшение культурных растений . . .	3
С. Я. Краевой. Прививки растений и генетика	12
Л. Ф. Правдин. Генетика и селекция в лесоводстве	22
Отбор уже существующих в природе ценных форм	23
Методы гибридизации	26
Значение полиплоидии в лесоводстве	27
А. А. Яковлев. Генетика и животноводство	29
В. П. Эфроимсон. Генетика человека и медицина	38
Хромосомный комплекс человека. Определение пола.	
Сцепление с полом	38
Хромосомные болезни	39
Генные мутации, их характер, возникновение, распространение и роль	42
Случайное распределение рецессивного аллеля среди населе- ния. Изоляция, изоляты. Браки между кровными родствен- никами и частота наследственных дефектов	45
Естественный отбор. Балансированный наследственный поли- морфизм и проблема трансплантационной гистонесовмести- мости	46
Происхождение расовых различий и отбор	48
Роль наследственности и среды в развитии болезней	50
Генетика человека — медицине и педагогике	50
Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. В. Глотов. Генетика по- пуляций и эволюция	55
В. Л. Рыжков. Происхождение жизни и генетика	60

2—10—2

Составитель сборника
кандидат биологических наук В. Ф. Мирек

Редактор И. М. Тужилина
Художник А. Кузнецов
Худож. редактор Е. Е. Соколов
Техн. редактор Е. М. Лопухова
Корректор Г. П. Трибунская

А 03132. Сдано в набор 6/VI 1968 г. Подписано к печати 31/VII 1968 г.
Формат бумаги 60×90/16. Бумага типографская № 3. Бум. л. 2,0.
Печ. л. 4,0. Уч.-изд. л. 3,71. Тираж 60 000 экз. Издательство «Знание».
Москва, Центр, Новая пл., д 3/4 Заказ 1647 Типография изд-ва
«Знание». Москва, Центр, Новая пл. д 3/4.
Цена 12 коп.

Н. В. Тимофеев-Ресовский,
доктор биологических наук,
Н. В. Глотов,
кандидат биологических наук

ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ И ЭВОЛЮЦИЯ

Когда Ч. Дарвин опубликовал свою теорию эволюции живых организмов путем естественного отбора, то единственным серьезным возражением против нее было возражение инженера Дженкинса о поглощающем скрещивании. Сущность «кошмара Дженкинса», как охарактеризовал это возражение сам Дарвин, состояла в том, что всемогущее поглощающее скрещивание делает невозможным сохранение в потомстве вновь появляющихся форм. Всякое уклонение (мутация) имеет мало шансов закрепиться в потомстве, ибо скрещивание неизбежно окажет сглаживающее влияние. Скрещивание, по Дженкинсу, противостоит отбору, естественный отбор якобы неминуемо парализуется скрещиванием. В то время Дарвин не мог ничем парировать, кроме неудачной попытки — гипотезы пангенезиса, умозрительной попытки построения корпускулярной теории наследственности. Недостававшую Дарвину основу корпускулярных представлений о единицах наследственности и соответственно о корпускулярной природе наследственной изменчивости дала в нашем веке генетика.

В 1908 году вышла замечательная работа английского математика Г. Харди, который показал, что в бесконечно больших популяциях при отсутствии давлений каких-либо внешних факторов на эти популяции, уже во втором поколении количественно стабилизируются частоты имеющихся в популяции генотипов. Работа Г. Харди имела методологическое значение в двух отношениях. Во-первых, было показано, что корпускулярные единицы наследственности не исчезают из популяции при скрещивании; этим было снято единственное серьезное возражение Дарвину. Во-вторых, правило Харди, как его сейчас называют, явилось основой для различных количественных расчетов и оценок процессов, происходящих в совершенно реальных популяциях.

Следующим этапом в изучении эволюции генетиками была работа замечательного отечественного биолога С. С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926). Сразу после опубликования этой работы начала усиленно развиваться и развилась в особую ветвь генетики *экспериментальная популяционная генетика*, т. е. экспериментальное изучение генетического состава природных популяций. Затем начались экспериментальные исследования на модельных популяциях. Вслед за работой С. С. Четверикова вышли прекрасные книги Р. А. Фишера и Дж. Холдена и серия работ С. Райта.

Результатом перечисленных работ было зарождение в 30-е годы новой дисциплины, объединившей классическое эволюционное учение с достижениями современной экспериментальной и теоретической генетики. К концу 30-х годов оно сформировалось в учение о *микроразвитии*, содержанием которого является изучение процессов, протекающих за сравнительно короткий отрезок времени на небольшом пространстве, затрагивающих низшие (внутривидовые) таксоны и потому хотя бы частично подлежащих экспериментальному исследованию и анализу, в отличие от макроэволюционных процессов, которые мы можем анализировать и изучать в основном описательно, используя данные палеонтологии, сравнительной морфологии, сравнительной физиологии, биогеографии и т. д.

Представители классического эволюционизма также не стояли на месте и пошли навстречу этому новому генетическому направлению в изучении эволюционного процесса. Первым в этом отношении был И. И. Шмальгаузен, издавший знаменитую книгу «Факторы эволюции» (1946), в которой была произведена попытка объединения классических макроэволюционных достижений с основными течениями в изучении микроразвития процессов. В это же время вышло несколько книг Дж. Хаксли, важнейшая из которых «Эволюция. Новейший синтез» (1945). Книги Шмальгаузена и Хаксли прекрасно друг друга дополняли и создали новые современные общеэволюционные представления.

Собственно конкретный материал и задача микроразвития учения заканчиваются (и это естественно) видообразованием. Вид — это та точка филогенеза, в которой прекращается смешивание признаков путем скрещивания, и тем самым исчезает возможность нивелировки достигнутых в процессе эволюции различий. Вместе с этим появляется возможность симпатрического сосуществования (т. е. сосуществования в пределах того же ареала), что ведет наряду с внутривидовой к возникновению межвидовой борьбы за существование.

Методологической основой учения о микроэволюции является выделение элементарных структур, явлений, материала и факторов эволюционного процесса. *Элементарной эволюционной структурой является популяция* — совокупность особей данного вида, населяющих определенную территорию или акваторию в течение биологически достаточно длительного времени, т. е. на протяжении многих поколений. *Эволюционное элементарное же явление* мы можем определить как биологически достаточно длительное изменение генетического состава популяции. *Элементарным эволюционным материалом* являются мутации — элементарные единицы наследственной изменчивости. Различают четыре *эволюционных фактора*. Это — мутационный процесс, оказывающий определенное давление на популяцию, зависящее от частоты возникновения мутаций; волны жизни, или популяционные волны, — количественные флюктуации численности популяции и величины занимаемого ею ареала; изоляция — прекрасно показанная Дарвином; и, наконец, важнейший творческий эволюционный фактор — естественный отбор.

Мутационный процесс и популяционные волны ни в коей мере не являются направляющими факторами эволюции. Мутационный процесс составляет элементарный материал в форме мутантов, а популяционные волны случайно изменяют концентрации различных генотипов в популяции. Эти факторы по своей природе статистичны и поэтому не могут направлять эволюционный процесс. Изоляция, так же не будучи направляющим эволюцию фактором, ведет к филогенетической дифференцировке, т. е. образованию из одного таксона внутри вида двух или нескольких, поскольку то или иное давление изоляции нарушает случайность скрещиваний, нарушает перемешивание и статистическую нивелировку двух популяций. Биологическая изоляция в природных условиях является существеннейшим фактором эволюции, так как изолированные друг от друга формы могут развиваться по самостоятельным эволюционным путям. И, наконец, действительно творческим, направляющим фактором эволюции является отбор.

Все виды живых организмов, населяющих нашу Землю, занимают определенные ареалы. Как правило, внутри видовых ареалов особи всегда неравномерно населяют занимаемое пространство, они расселены как бы сгустками. И вот эти сгустки особей внутривидовых ареалов, имеющие очень различную численность, структуру и занимающие неодинаковые по размерам территории, мы и называем популяциями. Это те структурные единицы, которые являются эволюционно элементарными структурами, разумно далее неделимыми. Что же представляют собой мутации в генетическом смысле?

Мутационный процесс является единственным нам известным поставщиком элементарного эволюционного материала,

т. е. той неопределенной наследственной изменчивости, о которой говорил Дарвин. При этом все живые организмы характеризуются спонтанным мутационным процессом. У достаточно хорошо изученных генетически видов микроорганизмов, растений и животных мы сейчас в первом приближении достаточно хорошо знаем общий спектр мутационного процесса. Мутации могут вызывать любые изменения признаков и свойств, которые имеются у данного вида. В этом состоит безбрежность мутационного процесса. В то же время мутационный процесс обладает определенной частотой возникновения мутаций.

У разных видов живых организмов, начиная с бактерий и кончая человеком, частота всех возникающих мутаций, или давление спонтанного мутационного процесса, может быть различной. В первом приближении можно сказать, что эти различия могут достигать порядка величин. С эволюционной точки зрения для определения темпов эволюции необходима некоторая оптимальная лабильность генов. Если бы не возникали наследственные изменения, то не было бы эволюции. Этого не бывает и не может быть просто потому, что в природе нет абсолютно стабильных структур.

Любая физико-химическая структура обладает лишь конечной степенью стабильности. Эволюция невозможна и при очень малой стабильности наследственных структур. Для разумного протекания эволюционного процесса, для того чтобы оставалось время для апробации вновь возникающих и подвергающихся отбору форм, нужна некая оптимальная степень устойчивости генотипов. В селекционном смысле степень стабильности генотипов, быть может, является старейшим признаком, который подвергается регулированию отбором с момента возникновения жизни на Земле.

С. С. Четвериков теоретически показал, а многочисленные популяционно-генетические эксперименты очень быстро подтвердили, что популяции насыщены самыми разнообразными мутациями, находящимися в основном в гетерозиготном состоянии и в очень низких концентрациях. Причем предельная концентрация мутаций, встречающихся в природных популяциях, определяется отбором. Большинство мутаций встречается в ничтожных концентрациях, но каждая популяция содержит большое число различных мутаций. Сохранению мутаций в популяциях способствует очень частое доминирование нормы над мутацией в гетерозиготах.

Мутации, будучи случайными структурными изменениями генотипа, как и всякие случайные изменения в хорошо отлаженном механизме, скорее повредят этому механизму, чем улучшат его; поэтому большинство вновь возникающих мутаций «хуже» исходного типа. И вот оказывается, что в большинстве случаев нормальный ген доминирует над мутантным,

т. е. большинство бисексуальных организмов эволюционно «научилось» обходиться одной порцией гена вместо двух, тем геном, который апробирован отбором. Более того, нередко гетерозиготы обладают большей относительной жизнеспособностью, чем мутантная и даже нормальная гомозиготы, что дает им отборное преимущество и может приводить к стабилизации частот соответствующих генов в популяции и при наличии отбора к гетерозиготному полиморфизму. Этим объясняется, например, широкая встречаемость ряда инверсий, которые дальше принимают участие в видообразовании и являются генетическим материалом, позволяющим заниматься выявлением совершенно конкретных, точных путей филогенеза низших таксонов. Известен и другой тип полиморфизма — адаптационный, когда разные мутации обладают определенными селективными преимуществами, например, в разные сезоны, как это подробно изучено на божьих коровках.

Помимо генетического состава популяции, генетико-эволюционный интерес представляют межпопуляционные миграции. В природных условиях смежные популяции нередко ограничены каким-либо, обычно невысоким, давлением изоляции, которая может нарушаться односторонней или двусторонней миграцией, когда совершается переход особей между популяциями. Таким путем осуществляется давление отбора на территориальное расселение определенных генотипов и комбинаций мутаций. Эти процессы описаны у целого ряда животных и растений.

Подведем некоторые итоги. Ряд факторов, в основном перечисленные выше: мутационный процесс, волны жизни (или популяционные волны), изоляция и отбор действуют на популяции, которые всегда, за исключением свежевзникших клонов и чистых линий, являются гетерогенными совокупностями, вследствие чего, естественно, и меняется генетический состав популяции. Под влиянием волн жизни, изоляции, мутационного процесса эти концентрации разных генотипов могут флюктуировать. Но под влиянием в основном отбора и длительной изоляции они могут и существенно меняться. Такое биологически достаточно длительное изменение генотипического состава популяции является элементарным эволюционным явлением, тем явлением, без которого невозможен никакой эволюционный процесс. Это означает появление популяции с иным модалным генотипическим составом, начало межпопуляционной конкуренции. Теперь могут образоваться, особенно с участием тех или иных различных форм изоляции, протаксоны, а затем и настоящие внутривидовые таксоны. Таким образом, эволюция протекает не сверху, как это долго казалось биологам, а снизу — от конкретных индивидов, образующих популяцию.