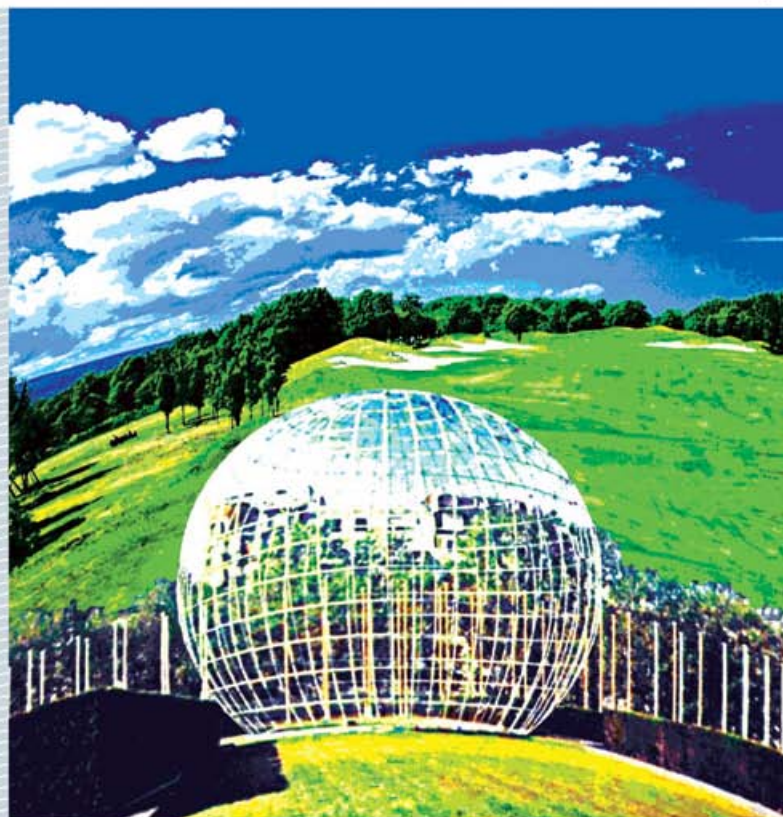




В. К. САВЧЕНКО

ЦЕНОГЕНЕТИКА

ГЕНЕТИКА БИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ



НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
Отделение биологических наук

В. К. САВЧЕНКО

ЦЕНОГЕНЕТИКА

ГЕНЕТИКА БИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВ



Минск
«Беларуская навука»
2010

Р е ц е н з е н т ы:

академик РАН и НАН Беларуси Л. М. Сушеня,
академик НАН Беларуси Н. А. Ламан

Савченко, В. К. Ценогенетика : генетика биотических сообществ /
В. К. Савченко. — Минск : Беларус. навука, 2010. — 270 с.
ISBN 978-985-08-1216-2.

Данная монография представляет собой синергетический междисциплинарный проект по организации генетической системы биотических сообществ и является одной из серии фундаментальных исследований автора. Ранее были опубликованы «*Геносфера: генетическая система биосферы*» (белорусское издание вышло в 1990 г.; английский перевод — в 1997 г.); «*Ценогенетика: генетика биотических сообществ*» (вышла в 2001 и 2002 гг. на английском языке в Великобритании); «*Геогеномика: организация геносферы*» (белорусское и английское издания появились в 2009 г.).

Ценогенетика исследует синергетические взаимодействия между генофондами видов в биосфере нашей планеты в процессе их ассоциативной эволюции. Эти взаимодействия постепенно привели к возникновению системы прямых и обратных связей между генофондами видов и во многом определили структуру планетарного биоразнообразия. Изучение естественных и искусственных геноценозов повлияет на более глубокое понимание многих глобальных генетических процессов, связанных с состоянием окружающей среды и здоровьем человека, а также с устойчивым использованием и сохранением биоразнообразия.

Книга предназначена для генетиков, селекционеров, экологов, врачей, систематиков, эволюционистов, студентов и аспирантов биологического профиля.

ВВЕДЕНИЕ

Эта книга, первоначально дважды вышедшая на английском языке (Sauchanka, 2001; 2002), является логическим продолжением моей предыдущей монографии «Геносфера: генетическая система биосферы», белорусское издание которой вышло в 1991 г., а ее английский перевод — в 1997 г. (Савченко, 1991; Sauchanka, 1997). Главная идея этой работы заключалась в том, чтобы показать, что генетические системы видовых геномов биосферы формируют генетические структурные единицы надпопуляционного уровня и что каждый иерархический уровень биологического разнообразия имеет свой генетический компонент. Биосфера как планетарная живая система имела свою длительную историю и свою генетическую программу, которая принимала активное участие в эволюционных трансформациях организации биосферы в прошлом и фиксировала в своей памяти последовательную смену планетарных биосфер.

Целостное или, если можно так выразиться, космическое видение организации биосферы предоставляет возможности для более широкой интерпретации эволюционного процесса не только как процесса возникновения все новых и новых видов, но и как более обширного планетарного процесса постепенного замещения примитивной биосферы все более сложными и развитыми ее формами. Главной целью традиционных эволюционных исследований было выяснение степени близости родственных связей между различными таксономическими единицами и построение на этой основе эволюционного древа. Целостный же подход к биосфере ориентирован на выяснение механизмов изменения модульной организации биосферы, и в этом контексте знания о возникновении и исчезновении видов должны быть дополнены знаниями об их ассоциативной эволюции.

Концепция ассоциативного отбора представляет собой второй компонент идеи, рассматриваемой в этой публикации. В популяционной генетике хорошо обоснована теория изменения частот генов под влиянием основных форм отбора. Разные аллели генов не одинаково влияют на приспособленность их носителей, и в ходе естественного отбора аллели с благоприятным действием постепенно распространяются в генофонде популяции, а менее благоприятные вытесняются и исчезают. В случае, если гетерозиготы лучше приспособлены к среде обитания, чем гомозиготы, в популяции устанавливаются равновесные частоты обоих аллелей. Принимая во внимание высокий уровень генетического полиморфизма, имеющегося в естественных популяциях, было сформулировано понятие об адаптивном ландшафте,

который возникает в результате комбинирования различных аллелей. В процессе действия естественного отбора генофонд популяции движется в этом ландшафте, стремясь занять вершины и покинуть долины, поэтому в естественной популяции могут постепенно сформироваться свои локальные коадаптированные генные комплексы (Dobzhansky, 1970; Wright, 1978).

В организации видовых геномов имеется много ограничений на свободное комбинирование аллелей. Гены обычно располагаются в группах сцепления, которые соответствуют отдельным хромосомам и совместно наследуются. Кроме того, один ген может влиять более чем на один признак, в то время как развитие отдельного признака — результат влияния многих генов и среды обитания. Эти особенности организации геномов ответственны за возникновение в процессе эволюции взаимосвязанных генных сетей, или генетических ассоциативных систем, которые контролируют развитие ассоциативных систем фенетических признаков (Савченко, 1980).

Данный подход, позволяющий рассматривать генотип в качестве интегрированной генетической единицы, которая соединяет независимые гены во взаимосвязанные множества, или сети, был использован нами для экспериментального изучения действия отбора на изменение комплекса количественных и качественных признаков в популяциях. Полученные экспериментальные данные показали новые возможности этого подхода и его полезность для анализа ответа генофонда популяций на действие отбора.

В этой монографии представлены дальнейшие шаги в использовании нового подхода. Концепция популяции основана на представлении о том, что отдельные индивиды одного и того же вида в результате панмиксии формируют общий генофонд. Популяция в наше время считается главной единицей изучения и анализа в генетике, экологии и теории эволюции. Но нам известно, что реальная эволюция имеет место в рамках биогеоценоза, в котором популяции разных видов постоянно взаимодействуют. На этом уровне отдельные видовые геномы взаимодействуют подобно отдельным генам и также формируют свои собственные геномные сети. С генетической точки зрения видовой геном представляет собой почти закрытую генетическую структуру, в которой обмен генетическим материалом между различными видами существенно ограничен. С другой стороны, экологические взаимодействия различных видов в биотических сообществах являются обычными и постоянными и составляют предмет изучения для биоценологии и других родственных дисциплин. Встает вопрос: а что же происходит при этом с генофондами взаимодействующих видовых популяций?

Геносфера состоит из множества видовых геномов и разнообразия формируемых ими геноценозов. Представление о геноценозе как сообществе позволяет осуществлять анализ синергетических взаимодействий между генофондами популяций различных видов. Кажется очевидным, что эволюция сформировала экологически взаимосвязанные и коадаптированные биотические сообщества видов в различных районах биосферы. Поэтому главный вопрос можно сформулировать следующим образом. Если исчезновение одного вида обычно влечет за собой исчезновение ряда других видов, имеющих различные генетические расстояния между собой, то это

событие является проявлением только их экологических отношений или же в этом случае мы имеем дело с совместным действием экологических и генетических факторов? Если да, то возникает одна проблема: хорошо известно, что генофонды видовых популяций имеют генетические барьеры, а механизмы их возможных когерентных генетических изменений пока не изучены.

Любой естественный биоценоз включает большее или меньшее количество видовых популяций с их собственным генофондом, и поэтому встает вопрос о том, каким образом осуществляются генетические взаимодействия между ними в случае, если таковые имеют место. Эта ситуация аналогична той, которая возникает в рамках генома, когда составляющие его дискретные гены формируют генотип, функционирующий как целое. В этом случае взаимодействия генов и регуляция их активности во времени и пространстве обеспечивают реализацию генетической информации, содержащейся в оплодотворенной зиготе. Взаимодействие генов играет ключевую роль в развитии организма, что и обеспечивает вовлечение дискретных генов в функционирование целостной системы. Видовой геном и генофонд популяции представляют собой реально существующие генетические единицы. Если мы утверждаем, что геноценоз также является реальной генетической системой, то главной задачей ценогенетики будет выяснение механизмов генетического взаимодействия генофондов двух и более ценотически и экологически взаимосвязанных видов.

В теории естественного отбора понятие приспособленности играет ключевую роль. Этот биологический параметр связывает наследственное разнообразие потомства с изменчивостью среды обитания и может быть количественно определен как на индивидуальном, так и на популяционном уровне. Показатели плодовитости и жизнеспособности особей являются ключевыми компонентами приспособленности, и в ходе естественного отбора отношения между организмами и их средой обитания постоянно гармонизируются, формируя адаптации. Средняя приспособленность популяции зависит от частот составляющих ее генотипов и их индивидуальной приспособленности. Будет логично, если приспособленность биоценоза будет оценена нами как взвешенная величина, состоящая из средних приспособленностей всех видовых популяций, формирующих сообщество, и с учетом степени их ценотических взаимодействий. Оценки ценотических взаимодействий видов соединяют показатели их приспособленности в общий синергетический параметр и предоставляют возможность для анализа воздействия естественного отбора на генетическую структуру нескольких ценотически взаимосвязанных популяций биотического сообщества. В этом случае можно выявить когерентные изменения генетической структуры экологически взаимосвязанных видов и показать действие естественного отбора в его ассоциативной форме. При этом учет влияния других генетических факторов, таких как степень доминирования аллелей и характер ценотических взаимодействий видовых популяций в сообществе, позволит более глубоко исследовать ценогенетические процессы.

В биотическом сообществе имеют место различные ценотические взаимодействия видовых геномов. Большинство из них относятся к трем основным

типам, характерным для двух ценотически связанных видовых геномов: позитивные для обоих участников отношения, или кооперация, негативные для обоих участников отношения, или конкуренция, и имеющие позитивный эффект для одного видового генома и негативный для другого, или эксплуатация. В случае, если имеют место нейтральные отношения, они не влияют на приспособленность видов и могут воздействовать на их генофонд только посредством случайного дрейфа частот аллелей.

Как будет показано далее, ценогенетика является новой научной областью, которая изучает надвидовые генетические системы в процессе взаимодействия видовых геномов в биотическом сообществе. Эти синергетические взаимодействия играют роль системообразующего фактора для геноценоза и могут проявлять себя посредством прямых генетических или непрямых фенетических влияний на два или большее число ценотически связанных видов биотического сообщества. Количественные данные, представленные в этой книге, получены в процессе экспериментального изучения ассоциативных генетических систем, а также при анализе относительно простых числовых моделей действия ассоциативного отбора в рамках элементарного геноценоза, включающего генофонды двух взаимодействующих видов. Главной целью такой работы было показать синергетические изменения генетических структур ценотически взаимодействующих видовых генофондов в процессе естественного отбора.

Дальнейшее развитие ценогенетики зависит от многих факторов. Ценогенетика тесно связана с генетикой биосферы, которая также делает свои первые шаги, при этом обе могут использовать обширные данные, накопленные в процессе изучения, инвентаризации и охраны планетарных генетических ресурсов. Эти новые области генетики нуждаются в активных теоретических и экспериментальных исследованиях для создания фундаментальных основ позитивной междисциплинарной исследовательской программы. Следует отметить, что дальнейшие исследования должны быть сфокусированы на развитии теоретической базы новой области исследований, а также на изучении когерентных генетических процессов в экспериментальных и естественных биотических сообществах.

Данная монография, представляющая собой практическое воплощение интегративного подхода к биологическим процессам в биосфере, будет способствовать развитию экосистемного мышления в современной генетике. Биотические сообщества — это динамические системы видовых геномов растений, животных и микроорганизмов в их взаимодействии с абиотической средой обитания. Здесь анализируются генетические процессы в видовых популяциях при действии основных типов ценотических взаимодействий, таких как кооперация, конкуренция и эксплуатация. Представлена также новая, более развернутая модель ассоциативного эволюционного процесса, которая включает обобщенную концепцию генетического разнообразия на различных уровнях биотической организации. Книга предназначена для биологов, включая преподавателей университетов и студентов, но особенно полезной она будет для исследователей, работающих в пересекающихся областях генетики, экологии и эволюции, а также для тех, кто занимается охраной живой природы и окружающей среды.

ГЕНЕТИКА, ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ

Взаимодействие наук

Взаимодействие естественных наук сыграло исключительную роль в продолжающейся революции в биологии и в ее дальнейшей дифференциации. Перенос научных методов и норм исследования из современной физики и химии в биологию положил начало возникновению молекулярной биологии и расшифровке генетического кода на уровне последовательности нуклеотидов. Ряд новых биологических дисциплин возник в результате взаимодействий с другими естественными науками, а традиционные биологические науки получили мощный импульс для своего дальнейшего развития. В наше время генетика, биофизика, биохимия и биометрия, в свою очередь, взаимодействуют между собой, а также с другими дисциплинами. В результате возникли новые научные направления исследований, которые стали обязательной частью работы академических и университетских лабораторий.

Процесс дифференциации биологии сопровождается естественным процессом специализации и разделения различных направлений исследований соответственно объектам исследований, используемым системам основных понятий или подходам и методам исследований. В науке о наследственности и изменчивости произошло отделение генетики человека от генетики растений, генетики животных и генетики микроорганизмов. Биохимическая генетика отделилась от физиологической генетики, а иммуногенетика — от онкогенетики. Успехи молекулярной генетики привели к возникновению геномики, а также к быстрому прогрессу генетической инженерии и обновлению промышленных биотехнологий.

Процесс дифференциации наук идет параллельно с процессом их интеграции. Взаимодействие наук находит выражение в формировании междисциплинарного подхода при разработке исследовательских программ изучения биосферы, глобальных изменений или биологического разнообразия. Глобальный масштаб современных научных проблем связан с развитием системного подхода и его ролью в интеграции различных областей знания посредством использования общего научного метода описания исследуемой реальности и разработки общего научного языка. Интеграция различных областей знания зачастую заканчивается их синтезом и возникновением на этой основе новой научной дисциплины.

Истории науки известны попытки интеграции знаний посредством программы онтологического, методологического или эпистемологического редукционизма. Онтологическому редукционизму противостоит холизм, который утверждает, что организм представляет собой нечто большее, чем

совокупность органов и тканей, а биотическое сообщество есть нечто большее, чем совокупность составляющих его индивидов. Методологический редукционизм предпочитает анализ синтезу и утверждает, что в организме нет ничего, кроме атомов и молекул. Редукционизм признает причинную детерминацию целого его частями, но известно, что организм эволюционирует как целое, а соотношение его частей зависит от степени его адаптации к среде обитания. Эпистомологический редукционизм пытается объяснить биологические явления в свете более общих теорий. Редукция частной теории к более общей имела место в истории науки наряду с замещением старой теории более достоверной новой. Однако редукция теории возможна лишь в случае, если между двумя теориями существуют естественные взаимосвязи и имеется принципиальная возможность для такой трансформации. Хорошо известно, что законы физики и химии повсеместно действуют в живых организмах, однако с их помощью трудно объяснить присутствие в биотическом сообществе хищников и жертв или возникновение в нем равновесных по численности популяций различных видов.

Общий научный подход, или метод, который используется различными научными дисциплинами, может способствовать интегративным процессам между разными областями знаний. В результате процесса дифференциации наука может утрачивать общее целостное видение предмета исследования, и такая фрагментация картины реальности может сопровождаться снижением внимания к некоторым целостным и эмерджентным свойствам природного объекта. В таком случае интеграция различных областей знания и их синтез могут помочь восстановить целостное видение реальности.

Интеграция различных областей знания чаще всего осуществляется путем создания общей научной картины исследуемой реальности, изучения общего предмета исследования и применения сходных научных методов, а также разработки общей философской базы научной деятельности. Рассмотрим более подробно взаимодействие между генетикой, экологией и теорией эволюции, изучающих различные аспекты жизнедеятельности биосферы. На рис. 1.1 представлено их взаимодействие на протяжении XX в. Теория эволюции получила свое научное оформление во второй половине XIX в. после открытия Чарльзом Дарвиным принципа естественного отбора как движущей силы процесса возникновения новых видов. Затем на протяжении 1920—1940-х годов теория естественного отбора была уточнена на основе экспериментальных данных, накопленных генетикой, в результате чего появилась синтетическая теория эволюции.

Эта обновленная теория стала описывать эволюцию как процесс естественного отбора наследственных изменений, спонтанно возникающих в генофонде естественных популяциях различных организмов. Частота наследуемых уклонений, которые повышают приспособленность организмов к среде обитания, постепенно увеличивается в генофонде популяции, а те индивиды, которые несут наследственные изменения, негативно влияющие на их приспособленность, непрерывно элиминируются из популяции. В качестве источника наследственных изменений рассматривались мутационный процесс, а также случайная рекомбинация различных аллелей

при возникновении зигот. Естественный отбор сохранил свой статус ведущего фактора эволюционных изменений, а мутационный процесс, популяционные волны, миграция и изоляция части генофонда рассматривались в качестве факторов, поставляющих наследственную изменчивость для действия отбора. Новые видовые геномы сохранялись в биосфере лишь в том случае, если между ними и предковыми геномами возникал тот или иной вид репродуктивной изоляции. В результате взаимодействия генетики и теории эволюции появились такие новые научные дисциплины, как популяционная генетика и эволюционная генетика. Взаимодействие и единство организмов и среды их обитания является главным постулатом эволюционной теории. Экспериментальная экология выявила изменения в численности популяций в процессе конкуренции за пищевые ресурсы среды и роль этих изменений в процессе адаптации. Экологические отношения между популяциями различных видов в биотическом сообществе представляют существенный интерес для эволюционной теории. В результате взаимодействия и интеграции данных этих двух наук возникли популяционная экология и эволюционная экология. Фундаментальной концепцией экологии является понятие о биогеоценозе, или экосистеме, где экологические отношения между различными организмами и их средой обитания рассматриваются с единой точки зрения, в их взаимосвязи. В то же время большинство биологов рассматривают экосистему в качестве основной составной единицы биосферы и арены эволюционных изменений, поэтому генетика должна расширить границы своего объекта исследования до биогеоценоза, с тем чтобы соответствовать новой, более сложной ситуации.

Взаимодействия между генетикой и экологией привели к возникновению таких областей знания, как экологическая генетика и генетика окру-

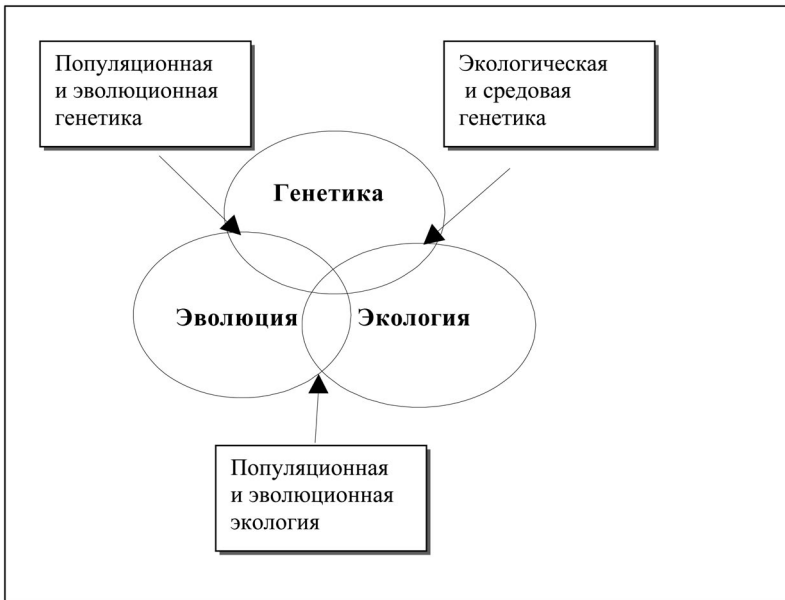


Рис. 1.1. Взаимодействия между генетикой, экологией и теорией эволюции

жающей среды. Фундаментальные представления генетики сводятся к тому, что фенотип любого организма является результатом совместного действия генетических и средовых факторов. Между уровнем генетического разнообразия и темпом адаптации к меняющейся среде обитания существует прямая зависимость, и эта проблема считается основной в исследовательской программе экологической генетики. Роль гомо- и гетерозиготности организмов для осуществления позитивных взаимодействий между генотипом и средой его обитания широко изучается как в естественных, так и в экспериментальных популяциях. Объектом исследования генетики окружающей среды является ответ генотипов живых организмов на воздействие средовых стрессов, таких, например, как низкие и высокие температуры, различные виды радиации, соленость среды, недостаток или, наоборот, избыток влаги. За последние десятилетия степень загрязнения воздуха, почвы и воды неуклонно возрастает в глобальных масштабах, поэтому выявление генетических токсикантов, проникающих в окружающую среду, представляет важную проблему с точки зрения защиты здоровья населения и предупреждения роста мутационного груза. Генетический мониторинг динамики последнего является одной из важных задач генетики окружающей среды.

Взаимодействия между биологическими дисциплинами способствовали выработке и использованию в биологических исследованиях широких эволюционных и экологических подходов. Эволюционный подход означает, что исследовательская программа любой биологической дисциплины направлена на изучение процесса возникновения, сохранения и закрепления живых систем на различных уровнях биотической организации в рамках временной шкалы естественной истории биосферы. Новейшая философия науки полагает, что более полная картина развивающегося объекта включает как устойчивые, или выжившие, так и неустойчивые, или уже исчезнувшие, его состояния. Следование такой установке позволяет лучше понять истинную природу изучаемых систем. Интегративная роль эволюционного подхода была подчеркнута еще Федосом Добжанским (1970), который утверждал, что ничто в биологии не имеет смысла, кроме как в свете эволюции.

Экологический подход получил в настоящее время широкое распространение в естественных, общественных и технических науках в связи с надвигающимся мировым экологическим кризисом, который ставит на повестку дня проблему выживания нашей цивилизации. Предметом изучения экологии является исследование существующей во времени и пространстве иерархии биологических систем — от организма до всей биосферы. В фокусе экологической исследовательской программы находятся взаимодействия различных организмов в сообществе и их участие в обмене со средой обитания энергией и веществом. В настоящее время экология как наука с системным видением реальности изучает три взаимосвязанных уровня биотической организации, включая виды, экосистемы и всю биосферу.

Взаимодействия генетики с эволюционной биологией и синтез данных, полученных в рамках обеих наук, привел к разработке синтетической теории эволюции. Многие биологи считают, что уже пришло время для осуществления нового, более широкого синтеза, который привел бы к возник-

новению синергетической теории эволюции. Время покажет, насколько оправданы такие ожидания, но уже сейчас в США основан национальный центр эволюционного синтеза. Совершенно очевидно, однако, что такой синтез невозможен до тех пор, пока генетика не включит в свое рассмотрение уровень организации жизни в биотических сообществах и всей биосфере. К настоящему времени в результате взаимодействия генетики, эволюционной биологии и экологии биология как наука трансформировалась из организменно-ориентированной в популяционно-ориентированную. Популяция как объект отныне стала общим знаменателем и связующим звеном различных биологических дисциплин.

Биологическая иерархия и сложность

Организация биосферы включает несколько хорошо различимых уровней — от отдельных индивидов до планетарной биосферы. Биология как наука берет свое начало от наблюдений за отдельными организмами. Первая попытка классифицировать разнообразие организмов была предпринята еще Аристотелем, который сложность живых существ представил в виде лестницы, поставив человека на ее вершину. История биологии зарегистрировала усилия многих поколений биологов, направленные на совершенствование классификации живых организмов. Таксономические системы строились по иерархическому принципу. Группа сходных организмов формировала первый уровень таксономической иерархии — уровень видов. Группы сходных видов объединялись в роды, а роды, в свою очередь, объединялись в семейства — и так вплоть до наиболее крупных единиц, получивших название царств. В рамке 1.1 представлена таксономическая иерархия. Некоторые биологи считают, что в этой иерархии лишь виды представляют собой биологическую реальность, а более высокие таксономические единицы, включая роды, семейства, отряды, классы, типы и царства, есть лишь производные от видов и являются искусственными конструктами человеческого ума. Но в любом случае таксономические единицы так или иначе отражают структуру биологического разнообразия в том смысле, что биологическая систематика отражает структурное сходство организмов и показывает общие пути их происхождения.

С изобретением микроскопа он стал использоваться для изучения биологических объектов. С его помощью было установлено, что различные организмы имеют не только разные органы, но и различные клетки и ткани.

Биологические системы	Генетические системы	Таксономические категории
Биосфера	Геносфера	Царство
Биогеоценоз	Геноценоз	Тип
Популяция	Генофонд	Класс
Организм	Генотип	Отряд
Биомолекула	Ген	Семейство
		Род
		Вид

Рамка 1.1. Биологические иерархии

Это было важное открытие, которое показало, что не только каждый организм произошел от родительского организма, но и каждая клетка произошла от другой клетки. Оказалось, что мир разнообразных живых организмов имеет нечто общее, а именно клеточную структуру.

Позднее было показано, что отдельные организмы формируют популяции, которые, в свою очередь, являются составными элементами более высоких общностей — биотических сообществ, размер которых может варьировать от биоценоза до биома и, далее, до всей биосферы. Первые системы экологической классификации включали различные биогеографические провинции биосферы, а более современные — ее экорегионы.

В результате взаимодействия биологии с физикой и химией появилась новая область знания, которая в настоящее время быстро прогрессирует. Молекулярная биология имеет дело с функционированием биологических систем на уровне атомов и молекул. На протяжении XX в. биология превратилась преимущественно из науки о разнообразных организмах в науку, которая изучает всю иерархию биологической организации — от макромолекул до всей биосферы. Этот порядок структурных уровней организации живых систем на нашей планете представляет собой онтологическую иерархию (в противоположность таксономической иерархии).

Генетика возникла сначала как наука о наследственности и ее изменчивости на организменном уровне. Фундаментальным понятием генетики является понятие о наследственном факторе, или гене, который отвечает за наследственный перенос в следующее поколение отдельного признака организма. Молекулярная генетика установила, что ген представляет собой последовательность оснований в молекуле ДНК, которая включает кодирующие участки (экзоны), некодирующие участки (интроны), а также сигнал начала считывания (промотор) и окончания считывания (терминатор). Развитие популяционной генетики связано с понятием генофонда, или собрания генов и их аллелей из всех особей популяции, которые ответственны за наследственную передачу признаков от поколения родителей к поколению потомков. Следуя этой логике, множество относительно изолированных, но постоянно взаимодействующих генофондов видовых популяций, составляющих биотическое сообщество, получило название геноценоза, а все огромное множество взаимодействующих видовых генофондов, обитающих в биосфере и представляющих собой генетическую систему биосферы, получило название геносферы. Ниже будет показано, как различные ценотические взаимодействия генофондов видовых популяций способны влиять на ассоциативные изменения структуры их генофондов.

Теория систем приобрела статус метаязыка науки. В терминах этой теории организация любой изучаемой системы может быть описана с помощью таких показателей, как число элементов, входящих в систему, разнообразии связей между ними и их функциональные отношения. Изменение числа элементов, их связей или отношений приводит к преобразованию структуры и функции системы. Иерархия уровней организации и их актуальная сложность играют большую роль в трансформации систем в ходе времени. Онтологическая иерархия биологических систем показывает, что их биологическая сложность сыграла свою роль в эволюции. Виды бактерий

возникли более 3,5 млрд лет назад, в то время как ископаемые остатки более сложных видов эукариот в биосфере старше почти на 2 млрд лет. На протяжении этого длинного периода времени происходили крупные эволюционные трансформации видовых геномов, которые завершились возникновением в биосфере двух крупных эволюционных ветвей с последующей диверсификацией видов растений и животных (Smith and Szathmáry, 1995).

Различия в сложности организации видов прокариот и эукариот очевидны. Однако прежде чем широко использовать понятие сложности в научных исследованиях, необходимо определить его в количественных терминах. Отдельные авторы предлагают оценивать сложность систем посредством подсчета энтропии, или беспорядка систем, в термодинамическом смысле. Другие полагают, что степень регулярности, или количество связанной энтропии в структуре системы, лучше отражает ее сложность. Иерархия также связана со сложностью и может быть измерена путем оценки разнообразия, проявляемого на различных уровнях организованной структуры (Horgan, 1995).

Имеется и другой аспект в проблеме сложности. Кажется очевидным, например, что геном вируса гриппа представляет собой относительно простую генетическую систему. Однако с целью саморепродукции этот вирус способен использовать геномы человека, птиц и морских моллюсков, вовлекая в процесс эпидемии миллионы организмов человека, птиц и морских организмов, места обитания которых распространяются в биосфере на тысячи километров. Этот пример показывает, что отдельные видовые геномы не являются случайными гостями геносферы, а представляют собой составные части ее высокой самоорганизации.

Популяционные системы

В экологии, генетике и эволюционной биологии понятию популяции придаются разные оттенки. С экологической точки зрения особи одного вида формируют естественные группы в экосистеме, которые взаимодействуют с подобными группами особей или популяциями других видов в процессе использования доступных жизненных ресурсов среды обитания. Поток вещества и энергии является существенным для экологического взаимодействия популяций в рамках биоценоза. Популяционная экология имеет дело с изучением изменений размера популяций или ее численности в определенные периоды времени и их влиянием на динамику показателей рождаемости и смертности, колебаниями частоты эмиграции и иммиграции особей. Объем доступных средовых ресурсов и характер ценотических взаимодействий видов оказывают существенное влияние на динамику численности взаимодействующих популяций биотического сообщества.

Популяционная генетика имеет дело с группами особей одного вида, имеющих общий генофонд, который включает все разнообразие генов и их аллелей, присутствующих в генотипах особей, составляющих популяцию. Если в группе диплоидных особей отсутствуют какие-либо ограничения на случайное образование родительских пар, то такая генетическая система

называется менделевской популяцией. В качестве основного количественного параметра для генетического описания такой популяции используются оценки частот различных аллелей. Динамика частот аллелей и генетической структуры самой популяции в процессе смены поколений зависит от системы скрещиваний и влияния среды обитания, которые вместе способны генерировать, сортировать и преобразовывать генетическое разнообразие посредством процессов мутирования, рекомбинирования и отбора.

В эволюционной биологии популяция означает элементарную биологическую единицу, в которой протекает процесс микроэволюции. Необратимые изменения генетической структуры популяции рассматриваются в качестве элементарного акта эволюции. Показатели сходства и различия генетической структуры популяций различных таксономических единиц используются для реконструкции филогенетического древа и восстановления временных последовательностей в процессах видообразования.

Принимая во внимание различия в характеристике популяции в различных областях биологии, будет полезным подчеркнуть, что общий подход к популяционному уровню организации улучшил взаимопонимание и взаимодействие между биологами, занимающимися проблемами экологии, генетики и эволюции, а также способствовал интеграции этих областей. Популяционный стиль мышления помогает развивать специальные методические инструменты и пути исследования на этом уровне организации жизни. Естественные, экспериментальные и модельные популяции используются в настоящее время для изучения экологических, генетических и эволюционных процессов.

Естественная популяция может быть определена как группа особей одного вида биотического сообщества, которая занимает общую территорию или акваторию и тем или иным путем изолирована от других особей, находящихся в ареале вида. Вид включает систему локальных популяций, которые совместно формируют генофонд метапопуляции. Наблюдение за динамикой численности и генетической структуры естественных популяций предоставляет возможности для мониторинга и документирования генетических процессов, протекающих во времени. Однако естественный эволюционный процесс осуществляется очень медленно, причем зачастую для испытания выдвинутых гипотез необходимо получить данные по ответу популяции на действие одного или нескольких природных факторов. В этих случаях удобнее работать с экспериментальными популяциями.

Если по отношению к любой естественной популяции используется искусственное воздействие, которое модифицирует ее размер, ее генетическую или возрастную структуру, а также биотическую или абиотическую среду обитания, то такая популяция становится экспериментальной. Популяции растений и животных, которые вовлекаются в селекционный процесс с целью улучшения их продуктивности, также, в сущности, представляют собой экспериментальные популяции. Для решения задач эксперимента в настоящее время часто используются лабораторные популяции модельных биологических видов, такие как *Drosophila melanogaster*, *Echerichia coli*, *Arabidopsis thaliana*, *Paramecium caudatum*, *Tribolium* и другие организмы. С помощью

модельных биологических видов изучены многие ключевые проблемы генетики, экологии и эволюции популяций.

Для решения многих важных задач науки в настоящее время широко используются физические и математические модели. В качестве простой физической модели популяции с целью изучения дрейфа частот аллелей использовался ящик с черными и белыми шарами, которые обозначали доминантные и рецессивные аллели гена. Путем случайного изъятия шаров из ящика имитировался процесс дрейфа частот аллелей в популяции при смене поколений. Чаще всего математические и числовые модели популяций использовались для теоретических исследований. Компьютерные числовые модели популяций предоставляют исследователям уникальные возможности для анализа генетических процессов в популяциях во времени и пространстве. В методологическом плане такой подход, основанный на учете реальных параметров популяций, занимает промежуточное положение между теоретическим и экспериментальными методами исследования.

Математические модели популяций способны отражать многие существенные черты их структуры и соотношения между составными частями. Анализ математических моделей популяций может помочь в выяснении проблем современной популяционной биологии.

Эксперименты с лабораторными моделями популяций показали, что в случае достаточности пищевых ресурсов наблюдается устойчивый рост числа особей в популяции. Если исходная популяция содержит лишь один организм, который за определенный период времени постоянно производит двух потомков, а они в свою очередь делают то же самое, то будет наблюдаться экспоненциальный рост численности популяции. В логарифмическом масштабе эта J-образная кривая роста превращается в прямую линию. Форма экспоненциальной кривой или угол наклона прямой линии зависит от многих факторов, прежде всего таких, как показатели рождаемости, смертности и продолжительности жизни особей. В рамке 1.2 представлены различные математические уравнения, описывающие темпы роста численности популяций (Whittaker, 1975).

Экспоненциальный рост численности популяции продолжается до тех пор, пока не возникают ограничения экологической несущей способности. Однако в реальности между показателями рождаемости и смертности и численностью популяции существует зависимость. Несущая способность среды является показателем, который отражает максимальное число особей популяции, которое достигается в тот момент, когда темпы рождений и смертей уравниваются и ее численность не меняется. Кривая роста популяции в случае ограничения экологических ресурсов принимает S-образную форму в линейной шкале и σ -образную форму в логарифмическом масштабе.

Рост численности видовой популяции в биотическом сообществе происходит в конкурентной борьбе с популяциями других видов за жизненные ресурсы. Генофонд популяции трансформируется в соответствии с действием естественного отбора. В том случае, если естественный отбор благоприятствует виду с высокой конкурентной способностью непрерывно бороться за доступные жизненные ресурсы, такой эволюционный тренд

Темпы роста популяции

$$R = \frac{N + B - D}{N_0} = \frac{N_1}{N_0} \text{ — геометрический рост за единицу времени,}$$

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N = rN \text{ — экспоненциальный рост,}$$

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \text{ — логистический рост.}$$

Динамика плотности популяции во времени

$$N_t = N_0 R^t \text{ — геометрический рост во времени,}$$

$$N_t = N_0 e^{rt} \text{ — экспоненциальный рост,}$$

$$N_t = \frac{K}{1 + [(K - N_0) / N_0] e^{-rt}} \text{ — логистический рост,}$$

где N — плотность популяции; K — несущая способность среды; t — период времени; e — основание натурального логарифма — 2,72; $R = e^r$; B и D — количество рождений и смертей; b , d и r — соответственно темпы рождений, смертей и репродукций на одну особь.

Рамка 1.2. Уравнения, описывающие динамику плотности популяций

называется K -отбор. В результате такой стратегии образуется видовая популяция с относительно устойчивой численностью. Другие виды вырабатывают в процессе эволюции иную стратегию. Они способны давать многочисленное потомство и быстро увеличивать свою численность за короткий промежуток времени при достаточном количестве жизненных ресурсов. Такая эволюционная стратегия получила название r -отбора. Эти два основных типа отбора редко действуют в чистом виде. Чаще всего виды используют обе стратегии одновременно, но в различной пропорции. Однако очевидно, что естественный отбор в условиях стабильной и закрытой среды обитания отличается от отбора в условиях нестабильной и открытой экологической ниши.

Динамика численности популяции представляет собой важный фактор изменения ее генофонда. Частота аллелей является главным количественным параметром популяции, который меняется от 0 до 1. В жизненном цикле популяции имеются две фазы различной длительности — фаза гамет и фаза зигот. У видовых геномов растений и животных фаза гамет значительно короче фазы зигот. Множество гамет можно разделить на две части, одна из которых несет доминантный аллель A , а вторая — рецессивный

аллель a . Долю гамет, несущих доминантный аллель A , принято обозначать через p , а долю гамет, несущих рецессивный аллель a , — через q , причем сумма относительных частот обоих аллелей составляет 1, т. е. $p + q = 1$. В больших панмиктических менделевских популяциях в результате свободных скрещиваний будет воспроизводиться в каждом новом поколении возникшее соотношение диплоидных зигот AA , Aa и aa в пропорции $n_1 + n_2 + n_3 = N$. В расчетах лучше пользоваться не абсолютными численностями, а относительными долями различных генотипов в исследуемой панмиктической популяции:

	AA	Aa	aa	Всего
Численность	n_1	n_2	n_3	N
Доля	$\frac{n_1}{N} = D$	$\frac{n_2}{N} = 2H$	$\frac{n_3}{N} = R$	1
Частота	p^2	$2pq$	q^2	1

Частоты аллелей легко определяются:

$$p = D + H; \quad q = H + R.$$

В этом случае $p + q = D + 2H + R = 1$. Частоты аллелей можно также подсчитать, используя численности диплоидных особей:

$$p = \frac{2n_1 + n_2}{2N}; \quad q = \frac{n_2 + 2n_3}{2N}.$$

Если аллель A полностью доминирует над аллелем a , будем иметь лишь два класса фенотипов: зиготы AA и Aa с доминантным фенотипом, а зиготы aa — с рецессивным. Тогда частоту рецессивного аллеля a можно оценить как $q = \sqrt{R}$, а частоту доминантного аллеля A — как $p = 1 - q$.

Популяция формирует мужские и женские гаметы с одинаковой частотой аллелей p и q , поэтому после их случайного объединения появляются зиготы в следующем соотношении:

$$(p + q)(p + q) = p^2AA + 2pqAa + q^2aa.$$

Это соотношение зигот будет сохраняться в следующем поколении, и популяция будет находиться в равновесном состоянии. Приведенное уравнение получило известность как уравнение Харди—Вейнберга, а правило стабилизирующего скрещивания гласит, что диплоидная популяция достигает равновесного состояния после одного цикла свободных скрещиваний. В такой популяции

$$DR = H^2.$$

Естественно, что в равновесной популяции $D = p^2$; $R = q^2$; $H = pq$. Если в популяции возникают любые отклонения от панмиксии, то это нарушает

свободную комбинацию аллелей и равновесное состояние преобразуется в неравновесное, при котором $DR \neq H^2$. Так, например, в популяции с инбридингом частота гомозигот возрастает, а гетерозигот — снижается:

$$AA \quad p^2 + Fpq,$$

$$Aa \quad 2pq - 2Fpq,$$

$$aa \quad q^2 + Fpq,$$

где F — коэффициент инбридинга.

В результате изоляции и действия инбридинга генетическая структура популяции меняется, а тенденция к фиксации аллелей в гомозиготах может привести к потере одного из аллелей и его исчезновению из популяции. Процесс отбора чаще всего заканчивается сходным образом, и в популяции получает распространение тот аллель, который положительно влияет на приспособленность своего носителя. Мутационный же процесс, действуя в противоположном направлении, обычно увеличивает разнообразие аллелей в популяции.

Приспособленность

Понятие приспособленности сформулировано Ч. Дарвиным (1859). В своей знаменитой книге «Происхождение видов» он отмечал, что организмы могут размножаться в геометрической прогрессии, однако численность особей сохраняется относительно постоянной из-за ограниченности жизненных ресурсов и возникающей борьбы за жизнь как внутри одного вида, так и между разными видами. Поскольку отдельные индивиды отличаются друг от друга по своим признакам, лишь те особи, которые способны выжить, и дают лучше приспособленное к среде обитания потомство. Позднее некоторые авторы увидели тавтологию в этой формулировке выживания наиболее приспособленных, поскольку по этому определению наиболее приспособленными являются как раз те особи, которые выжили.

Организмы, обитающие в биогеоценозе, имеют различную плодовитость и различный уровень смертности во время развития до момента наступления их репродуктивной зрелости. Эти два показателя вместе и составляют основную количественную характеристику репродуктивной приспособленности организмов. Плодовитость видовых геномов может колебаться от нескольких потомков у многих млекопитающих и птиц до многих тысяч яиц у рыб и моллюсков. Половая активность самцов и самок, жизнеспособность оплодотворенных зигот, темп развития, длительность жизни и репродуктивного периода, способность адаптироваться к изменениям среды обитания в процессе жизни отражают различные стороны такого сложного показателя, как приспособленность. Наследственные различия в плодови-

тости и жизнеспособности организмов могут передаваться и накапливаться в следующих поколениях, и таким путем приспособленность потомства к среде обитания может постоянно возрастать.

Из приспособленностей отдельных особей и групп родственных организмов формируется средняя приспособленность популяции. Если рассматривать популяцию как интегрированную биологическую систему, в которой фазу формирования зигот можно рассматривать в качестве входа системы (N_0), то эффективная плотность популяции, принимающая участие в образовании зигот следующего поколения, будет ее выходом (N_e). Эффективная численность популяции определяет разнообразие зигот в следующем поколении. Плодовитость, как компонент приспособленности популяции, можно охарактеризовать числом плодовитых самок (N_f) и числом зигот, образуемых каждой самкой (m_i). Размер пула вновь образованных зигот напрямую зависит от этих двух величин: $N_0 = N_f \bar{m}$.

Рассмотрим популяцию дрозофилы, развитие которой включает несколько стадий. На каждой из этих стадий имеет место смертность зигот. Пусть n_1 будет среднее число яиц, откладываемых одной самкой; n_2 — среднее число вылупившихся личинок; n_3 — среднее число образовавшихся куколок; n_4 — среднее число вылупившихся взрослых особей; n_5 — число стерильных особей, не принимавших участия в производстве потомства. Тогда интенсивность элиминации зигот на разных стадиях жизненного цикла составит

$$N_1 = n_1 - n_2 \text{ (на стадии яиц),}$$

$$N_2 = n_2 - n_3 \text{ (на стадии личинок),}$$

$$N_3 = n_3 - n_4 \text{ (на стадии куколок),}$$

$$N_e = n_4 - n_5 \text{ (эффективный размер популяции).}$$

Общее число зигот, которые по тем или иным причинам не принимали участия в формировании следующего поколения, составило

$$N_s = N_1 + N_2 + N_3 + n_5 = N_0 - N_e.$$

Здесь величина $N_0 = N_f \cdot \bar{m}$ характеризует среднюю плодовитость популяции, а отношение N_e/N_0 — ее жизнеспособность (v).

Чтобы определить количественные значения средней плодовитости и жизнеспособности из оцениваемой популяции, отбирают 50 и более родительских пар, а затем для каждой пары подсчитывают число яиц, отложенных на протяжении 24 ч, а также число появившихся личинок, куколок и взрослых особей. Среднюю плодовитость самок и среднюю жизнеспособность семей оценивают по формулам

$$\bar{m} = \frac{\sum m_i}{p} \quad \text{и} \quad \bar{v} = \frac{\sum v_i}{p},$$

где p — число изученных родительских пар.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
<i>Глава 1. Генетика, экология и эволюция</i>	9
Взаимодействие наук	9
Биологическая иерархия и сложность	13
Популяционные системы	15
Приспособленность	20
Естественный отбор	24
Эволюционный процесс	29
<i>Глава 2. Биологическое разнообразие</i>	34
Устойчивость биосферы и биоразнообразие	34
Массовые исчезновения	36
Статика и динамика биоразнообразия	39
Генетическое разнообразие	43
Биоразнообразие как меганаука	48
Мониторинг биоразнообразия	53
<i>Глава 3. Геноценоз</i>	56
Организация биогеоценоза	56
Ценотические взаимодействия	59
Геноценоз как система	64
Ценогенетическая коэволюция	70
Структура геноценоза	76
Ценотическая способность	84
Ценотическая приспособленность	87
<i>Глава 4. Генетическая тектоника</i>	92
Организация генетических систем	92
Генетическая интеграция	94
Генетическая ассоциация	99
Ассоциативный параметр	103
Ассоциативные сети	107
Ассоциативные отношения	111
Ассоциативный ответ	115
Ассоциативный отбор	120
<i>Глава 5. Кооперация</i>	129
Мутуалистические взаимодействия	129
Модель ассоциативного отбора	134

Адоминирование	136
Доминирование	139
Сверхдоминирование	143
Ущербность гетерозигот	146
Преимущество рецессивов	149
Организация геноценоза	152
Глава 6. Конкуренция	155
Антагонистические взаимодействия	155
Модель ассоциативного отбора	160
Адоминирование	162
Доминирование	165
Сверхдоминирование	168
Ущербность гетерозигот	172
Преимущество рецессивов	175
Организация геноценоза	178
Глава 7. Эксплуатация	181
Эгоистические взаимодействия	181
Модель ассоциативного отбора	186
Адоминирование	188
Доминирование	191
Сверхдоминирование	194
Ущербность гетерозигот	197
Преимущество рецессивов	200
Организация геноценоза	203
Глава 8. Биоэволютика	207
Универсальность эволюции	207
Теория эволюции	210
Теоретические дебаты	215
Новый синтез и биоэволютика	218
Становление генетической организации	231
Самоорганизация эволюции	235
Коэволюция	245
Синергия в эволюции	251
Заключение	256
Словарь терминов	259
Литература	263