

УДК 575.: 575.17: 575.827

ТРАНСФОРМАЦІЯ ПРЕДСТАВЛЕНІЙ О ПОЛОЖИТЕЛЬНОМ И ОТРИЦАТЕЛЬНОМ ТИПАХ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Ю.В. ВАГИН

Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины
Украина, 03680, г. Киев, ул. Академика Заболотного, 150
e-mail: solomko@imbg.org.ua

Представлен новый взгляд на функциональное наполнение понятий «положительный отбор» и «отрицательный отбор» в свете нового эволюционного синтеза (НЭС). В его основе лежит разграничение ролей структурных генов и генов-регуляторов в эволюционном процессе.

Ключевые слова: *положительный отбор, отрицательный отбор, селективная функция, элиминирующая функция, структурные гены, гены-регуляторы.*

Понятия «положительный отбор» и «отрицательный отбор», как два альтернативных типа природной селекции, основательно закрепились в эволюционной биологии [1–3].

В соответствии с постулатами синтетической теории эволюции (СТЭ), положительный (дарвиновский) отбор является ведущим фактором исторического развития организмов [3–8]. В качестве конкретного результата его деятельности выступает фиксация генов, повышающих дарвиновскую приспособленность организмов, основными компонентами которой являются плодовитость, жизнеспособность и скорость роста особей [2, 3, 7]. Данный отбор охватывает собой движущую и стабилизирующую формы природной селекции [8].

Движущая форма контролирует внутри популяции процесс формирования новой наследственной биологической нормы, в большей мере отвечающей меняющимся экологическим требованиям [8]. Данная модернизация популяции осуществляется путем перестройки ее генофонда, как адаптивной реакции организмов на продолжительное и однонаправленное давление условий среды обитания [8, 9].

Стабилизирующая форма, напротив, оказывает воздействие на организмы в условиях кратковременных флуктуирующих изменений экосистемы вида [8]. Этим определяется специфика ее действия. Она, как и движущая форма, обновляет популяционный генофонд. Однако стабилизирующая форма в первую очередь вводит в состав генофонда популяции гены, призванные усилить гомеостаз развития особей в ответ на разновекторное давление среды; тем самым сохраняется и укрепляется устоявшаяся биологическая норма [8–10]. Таким образом, действие стабилизирующей формы постепенно снижает зависимость процесса индивидуального развития от возмущающего паратипического влияния [6, 8].

© Ю. В. ВАГИН, 2014

В результате повышается уровень канализации онтогенеза [4, 9, 11], что, в свою очередь, приводит к усилению влияния онтогенеза на направленность исторического развития организмов и к канализации уже самого филогенетического процесса [9–11].

Со своей стороны, отрицательный отбор консервирует сложившуюся генетическую структуру популяции путем элиминации носителей подавляющего большинства, возникающих *de novo*, селективно значимых мутаций, поскольку указанные мутации, являясь зачастую функционально негативными [1–3, 7, 8], понижают дарвиновскую приспособленность особей [2, 3, 7]. Таким образом, он устраняет от размножения особей с наследственными изменениями, существенно нарушающими процесс их индивидуального развития, выступая, тем самым, в форме очищающего отбора [7, 8].

Вместе с тем в использовании и толковании рассмотренных выше понятий наблюдаются определенные разночтения.

Так, И.И. Шмальгаузен [8] указал на двусмысленность термина «отрицательный отбор». В частности, он обращает внимание на различия в трактовке результатов одного наблюдения, в котором под отрицательным отбором первоначально подразумевалась элиминация крылатых насекомых, а в дальнейшем – уже селекция бескрылых форм. По его мнению, вместо термина «отрицательный отбор» предпочтительнее использовать термин «элиминация».

По сути, И.И. Шмальгаузен предлагает рассматривать отрицательный отбор в качестве аналога элиминации. В таком случае, он вступает в противоречие с самим собой, когда постулирует тезис о том, что естественный отбор в обязательном порядке выполняет две взаимосвязанные функции: элиминирующую и селективную [8, 10].

В свою очередь Д.К. Беляев подчеркивал, что «отбор действует всегда лишь в одной форме, а именно в форме элиминации менее приспособленных» [12]. Из этого следует, что положительный отбор, по сути, является фикцией, поскольку его селективная функция, в контексте данного определения, всего лишь производная от элиминирующей.

Раскрывая биологический смысл естественного отбора, И.И. Шмальгаузен и Д.К. Беляев исходили из положений СТЭ о путях и закономерностях эволюционного процесса. В соответствии с этими положениями внутри популяций протекают так называемые микроэволюционные процессы, формирующие и фиксирующие, в ответ на конкретные экологические требования, адаптивную норму генетического полиморфизма. Данные процессы в основном осуществляются под контролем положительного отбора – ведущего фактора эволюции. Итогом микроэволюционных процессов является видообразование, осуществляемое при непосредственном участии всех факторов эволюции: мутационного процесса, дрейфа генов, изоляции и естественного отбора [3, 7, 8]. При этом подчеркивалось, что в основе макроэволюционных процессов, протекающих на надвидовых систематических уровнях, лежат закономерности, аналогичные микроэволюционным, т. е. между указанными событиями отсутствует демаркационная линия, и они фактически представляют собой «две стороны одной медали» [7, 8].

Если оставаться на позициях представлений о микроэволюции, как универсальном механизме исторического развития организмов, контролирующем его посредством селекции структурных генов [7–9, 13, 14], то можно согласиться с изложенными выше воззрениями [8, 12].

Однако в настоящее время идет активный процесс нового эволюционного син-

теза между СТЭ и генетикой развития [4, 6, 15, 16]. В рамках этого синтеза изложенные выше проблемы обретают иную актуальность и соответственно требуют критического переосмысления.

Лейтмотивом модернизации парадигмы СТЭ, осуществляемой в рамках НЭС, является разграничение ролей структурных генов и генов-регуляторов в эволюционном процессе [15].

Исходя из этого, Р. Рэфф и Т. Кофмен подчеркивают [6], что основной отличительной чертой действия движущей формы положительного отбора является селекция мутантных аллелей относительно небольшого количества генов-регуляторов, функционирующих в качестве переключателей альтернативных состояний или путей онтогенеза [6, 16]. Указанные аллели не индуцируют остановку развития, как это наблюдается в большинстве случаев при мутациях структурных генов, а обеспечивают его переключение с одного пути на другой [6]. При этом эволюционные изменения достигаются за счет трансформации существующей наследственной программы индивидуального развития организма, а наблюдаемые между видами морфологические различия обусловлены в основном мутациями упомянутых выше генов-регуляторов.

Следовательно, вектор активности движущего отбора направлен на модернизацию морфогенетической программы онтогенеза [15]; указанный отбор определяет ход морфологической эволюции организмов, а в его действии превалирует селективная функция.

В свою очередь, селекция структурных генов играет ключевую роль в поддержании, а в случае необходимости и коррекции основного типа онтогенеза организмов. Этот процесс находится под мощным давлением стабилизирующей формы положительного отбора, осуществляемым путем «постепенной замены вариантных

аллелей (структурных генов) в соответствии с представлениями классической теории эволюции» [6]. В данном случае под «классической теорией эволюции» подразумевается СТЭ.

Указанная форма положительного отбора контролирует течение адаптивной эволюции организмов путем фиксации аллелей структурных генов, которые усиливают, как отмечалось выше, гомеостаз индивидуального развития особей и обеспечивают, тем самым, укрепление существующей морфы [8–10]; в ее действии достигается определенное равновесие между элиминирующей и селективной функциями, что показали, в том числе, и наши исследования [17].

Что касается отрицательного отбора, то в его деятельности четко просматривается доминирующая роль элиминации. Широко распространенным результатом действия отбора данного типа является устранение от размножения носителей генов, существенно нарушающих нормальное течение их онтогенеза. В этом случае, как отмечалось выше, он выступает в форме очищающего отбора [8], который в полной мере отождествляется с элиминирующей функцией природной селекции.

Однако отрицательный отбор может выступать также в дизруптивной форме, устраняя от размножения гибридные организмы, возникающие в местах контактов близкородственных популяций; данные популяции длительное время пребывали в симпатрическом состоянии и к моменту возобновления контактов могли находиться на завершающей стадии видообразования [3, 8]. Следствием возвращения популяций к аллопатрическому состоянию явилось завершение начавшегося ранее процесса формирования между ними репродуктивного барьера [7]. В данном случае позволительно говорить о четко просматриваемой в действии отрицательного отбора селективной функции, как

производной от элиминирующей. Ее биологический смысл выражается в укреплении между зарождающимися видами репродуктивного барьера путем избирательного устранения периодически возникающих межвидовых гибридов [7, 8].

Отметим, что результатом деятельности отрицательного отбора, фиксируемым в экспериментах, является, как правило, полное отсутствие в потомстве представителей одного из ожидаемых генотипических классов [2, 18].

Итак, в действии всех форм положительного и отрицательного типов отбора наблюдается либо доминирование, либо определенный баланс активности элиминирующей и селективной функций [2, 8, 18]. С учетом данного обстоятельства, можно устранить разночтения, возникшие в рамках неodarвинизма при их использовании и толковании [2, 8]. При этом необходимо опираться на положения НЭС о специфической роли движущей и стабилизирующей форм положительного отбора в эволюционном процессе [6, 17].

Исходя из этого, определим движущую форму положительного отбора как природное явление, контролирующее процесс морфологической эволюции; его отличительной чертой является селекция аллелей относительно небольшого количества генов-регуляторов, функционирующих в качестве переключателей альтернативных состояний или путей онтогенеза и не индуцирующих остановку развития; вектор активности движущей формы положительного отбора направлен на модернизацию морфогенетической программы онтогенеза, но при этом в ее действии превалирует активная селективная функция, а элиминирующая пассивна.

Что касается стабилизирующей формы положительного отбора, то она контролирует процесс адаптивной эволюции путем постепенной замены аллелей структурных генов, поддерживая или осуществляя кор-

рекцию основного типа онтогенеза; при этом в ее действии достигается определенное равновесие между активностями элиминирующей и селективной функций.

Действие всех форм отрицательного отбора главным образом направлено на устранение от размножения особей, несущих гены, существенно нарушающие нормальное течение их онтогенеза и, следовательно, в его действии доминирует элиминирующая функция. Таким образом, дефиниция «отрицательный отбор», являющаяся по своей сути семантическим нон-сенсом, обретает конкретный биологический смысл; становится полезным, работающим термином, поскольку указывает лишь на доминирование в действии отбора данного типа активной элиминирующей функции относительно селективной; при этом устраняется двусмысленность, связанная с отождествлением элиминации, как одной из функций отбора, с самим отрицательным отбором.

Выводы

В действии всех форм положительного и отрицательного типов отбора наблюдается либо доминирование, либо определенный баланс активности элиминирующей и селективной функций. В действии движущей формы положительного отбора превалирует активность селективной функции, а элиминирующая функция пассивна. В действии стабилизирующей формы положительного отбора достигается определенное равновесие между активностями элиминирующей и селективной функций. В действии всех форм отрицательного отбора активная элиминирующая функция доминирует над пассивной селективной функцией. Данная дефиниция позволяет устранить двусмысленность, связанную с отождествлением элиминации, как одной из функций отбора, с самим отрицательным отбором.

Список литературы

1. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. – М.: Мир, 1985. – 394 с.
2. Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика. – М.: Мир, 1985. – 463 с.
3. Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. – N.Y.: Columbia Univ. Press, 1970. – 505 p.
4. Гилберт С. Биология развития. – М.: Мир, 1993. – Т. 3. – 350 с.
5. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. – М.: Мир, 1978. – 351 с.
6. Рэфф Р., Кофмен Э. Т. Эмбрионы, гены и эволюция. – М.: Мир, 1986. – 402 с.
7. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1977. – 297 с.
8. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
9. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск: Наука, 1968. – 223 с.
10. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. – М.: Наука. – 1982. – 383 с.
11. Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. – М.: Мир, 1964. – 259 с.
12. Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор, как фактор доместикации / В кн.: Генетика и благосостояние человечества. Труды 14 Международного генетического конгресса. – М., 1978. – С. 53–66.
13. Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. – Oxford: Clarendon Press, 1930. – 347 p.
14. Mayr E., Provine W. The evolutionary synthesis: perspectives on the unification of biology. – Cambridge: Harvard university press, 1980. – 786 p.
15. Вагин Ю.В. Кризис неodarвинизма и его преодоление путем нового эволюционного синтеза // Факторы экспериментальной эволюции организмов. – 2010. – Т. 8. – С. 7–11.
16. Гунбин К.В., Суслов В.В., Колчанов Н.А. Ароморфозы и адаптивная молекулярная эволюция. // Вестник ВОГиС. – 2007. – Т. 11, № 2. – С. 373–400.
17. Вагин Ю.В. Положительный пренатальный отбор у плацентарных млекопитающих (Eutheria). – Киев: Наукова думка, 2013. – 160 с.
18. Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. – Минск: Высшая школа, 1974. – 448 с.

Представлена С.С. Малютой
Поступила 21.10.2014

ТРАНСФОРМАЦІЯ УЯВЛЕНЬ ПРО ПОЗИТИВНІ І НЕГАТИВНІ ТИПИ ПРИРОДНОГО ДОБОРУ

Ю.В. Вагин

Інститут молекулярної біології і генетики
НАН України
Україна, 03680, м. Київ, вул. Академіка Заболотного, 150
e-mail: solomko@imbg.org.ua

Представлено новий погляд на функціональне наповнення понять «позитивний відбір» і «негативний відбір» у світлі нового еволюційного синтезу (НЕС). В його основі лежить розмежування ролей структурних генів і генів-регуляторів в еволюційному процесі.

Ключові слова: позитивний добір, негативний добір, селективна функція, елімінуюча функція, структурні гени, гени-регулятори.

TRANSFORMATION OF CONCEPTS ON POSITIVE AND NEGATIVE TYPES OF NATURAL SELECTION

Yu. V. Vagyn

Institute of Molecular Biology and Genetics
NAS of Ukraine
Ukraine, 03680, Kyiv, Akademika Zabolotnogo Str., 150
e-mail: solomko@imbg.org.ua

A new view on the functional filling of the concepts «positive selection» and «negative selection» in the light of new evolutionary synthesis (NES) was presented. It is based on distinguishing between the roles of structural genes and regulatory genes in the evolutionary process.

Keywords: positive selection, negative selection, function of selection, function of elimination, structural genes, regulatory genes.