

Оглавление

Предисловие.....	7
Часть I. Признаки внутривидового сходства	9
Глава 1. Определение признака. Признаки внутривидового различия и признаки внутривидового сходства	9
Глава 2. Представление о признаках внутривидового сходства и различия до и после «Происхождения видов» Дарвина	12
Глава 3. Г. Мендель и использование признаков внутривидового различия для изучения наследования	17
Глава 4. Подход к генетическому изучению признаков внутривидового сходства у дрозофилы.....	20
Глава 5. Получение коллекции условных мутаций	23
5.1. Гибридологические процедуры (протоколы) получения условных мутаций у <i>Drosophila melanogaster</i>	23
5.2. Получение условных мутаций по протоколу 1.....	27
5.3. Получение условных мутаций по протоколу 2.....	30
5.4. Получение условных мутаций по протоколу 3.....	31
5.5. Получение условных мутаций по протоколу 4.....	33
5.6. Появление условных мутаций с видимым проявлением (диморфные мутации)	33
5.7. Получение условно-стерильных мутаций по протоколу 5	37
5.8. Поддержание условных мутаций в лабораторных культурах	38
Заключение к части I (отличие поиска условных мутаций от классического поиска генетических мутаций)	39
Часть II. Свойства условных мутаций.....	42
Глава 6. Условные мутации с летальным проявлением	42
6.1. Факультативная доминантная летальность	42
6.2. Облигатная рецессивная летальность	46
6.3. Снижение плодовитости у мутантов	47
Глава 7. Условные мутации с видимым проявлением	49
7.1. Проявление диморфных мутаций в культуре.....	49
7.2. Роль Y-хромосомы в проявлении диморфных мутаций	50
7.3. Роль аутосом в проявлении диморфных мутаций.....	52
Глава 8. Образование морфозов	54
8.1. Общая картина образования морфозов.....	54

8.2. Родительские эффекты образования морфозов.....	61
8.3. Частота образования морфозов	62
8.4. Образование морфозов в лабораторном фонде мутаций	64
8.5. Образование морфозов в линиях с диморфными мутациями	64
Глава 9. Влияние хромосомной перестройки	
на летальное проявление мутации	64
9.1. Влияние хромосомных перестроек у матери на проявление условной мутации, полученной от отца	65
9.2. Влияние хромосомной перестройки в геноме отца (инверсия Muller-5) на проявление условной мутации в X-хромосоме	68
9.3. Хромосомная перестройка действует как доминантный фактор	69
9.4. Хромосомная перестройка обладает родительским (материнским или отцовским) эффектом	69
9.5. Хромосомная перестройка у отца увеличивает гибель зигот.....	69
Глава 10. Родительский эффект	71
10.1. Материнский эффект в опыте по получению условных мутаций в аутосоме 2	71
10.2. Влияние Y-хромосомы на жизнеспособность самцов, содержащих условную мутацию в X-хромосоме.....	71
10.3. Родительские эффекты образования морфозов	74
10.4. Материнские эффекты условных мутаций в хромосоме 3	75
10.5. Родительские эффекты взаимодействия условных мутаций и хромосомных перестроек.....	76
10.6. Родительский эффект в наследовании видимого проявления условной мутации	77
Глава 11. Нарушение клеточного деления.....	77
11.1. Нарушение расхождения хромосом в мейозе	77
11.2. Нарушение кроссинговера	80
11.3. Нарушение митоза (образование мозаиков и гинандроморфов)	82
Глава 12. Переход генома из стабильного в нестабильное состояние	82
12.1. «Разлеталивание»	82
12.2. Потеря проявления доминантной мутации в оппозитной хромосоме	84

12.3. Нестабильность хромосомного набора как результат нарушений мейоза и митоза.....	86
12.4. Образование видимых мутаций	87
12.5. Единичные и массовые модификации	88
12.6. Массовое образование морфозов	90
12.7. О частоте образования эндогенных мутаций и модификаций.....	90
12.8. Транспозиционная активность мобильного элемента 412 в диморфных линиях дрозофилы.....	90
Глава 13. Энергетика мутантов	94
Заключение к части II	98
Часть III. От условных мутаций к генам внутривидового сходства (онтогенам)	99
Глава 14. Онтогены и менделевские гены: отличия в проявлении мутаций	99
Глава 15. Онтогены — районы молекулы ДНК. Локализация условных мутаций на карте политеческих хромосом	100
Глава 16. Два сценария кодирования и наследования признаков	102
Глава 17. Онтогены как регуляторы. Зависимое проявление онтогенов	104
Глава 18. Онтогены — факторы межвидовой изоляции	106
Глава 19. Активность онтогенов в разных тканях и на разных стадиях развития организма	109
Глава 20. Онтогены управляют клеточным делением	110
Глава 21. Другие особенности проявления онтогенов	112
Заключение к части III	114
Часть IV. О биологической функции онтогенов.....	116
Глава 22. Наследование и проблема возобновления живого.....	116
Глава 23. Биологический признак	117
Глава 24. Онтогенез и программа индивидуального развития признака	120
Глава 25. Онтогены и филогенез	125
25.1. Критические события видообразования в исполнении мутантов по онтогенам.....	125
25.2. Модель видообразования (восстановление видовой программы индивидуального развития после ее нарушения мутацией в онтогене).....	128

25.3. Кооперация дарвиновского и зиготического отборов в эволюционном процессе	132
Глава 26. Мутагенез.....	133
Глава 27. Инбредная депрессия и гетерозис	134
Глава 28. Онтогены и вопросы метафизики живого (происхождение жизни)	135
Глава 29. Онтогены и определение жизни	138
Глава 30. Онтогены и генетика человека.....	139
Глава 31. Онтогены и селекция	140
Заключение (послесловие)	142
Литература.....	145
Приложение.....	157
Морфозы, модификации и вторичные мутации у мутантов по онтогенам <i>Drosophila melanogaster</i> (рис. 32.1–32.11)	157

Предисловие

Предлагаемая читателю книга написана генетиком-экспериментатором, работающим с популярным генетическим объектом *Drosophila melanogaster*. Вплоть до 2000 г. работа протекала под знаком классической генетической парадигмы, ведущей начало от Г. Менделя. Суть ее в том, что: 1) живой организм — сумма элементарных признаков; 2) в основе признака — элементарная структура (фактор, ген); 3) элементарная структура имеет варианты, поэтому и каждый признак имеет варианты; 4) скрещивая два организма с альтернативными вариантами признака можно установить генетическую природу признака; 5) процедура, выполненная для всех признаков, приведет к познанию генетической природы объекта в целом.

Из истории науки известно, что знание — это вереница парадигм, сменяющих друг друга. Сказанное выше о признаках, генах и о связи между ними — одна из парадигм в биологии. Не удивительно, что и она завершает свое существование. Для автора процесс разрушения здания mendelевской генетики начался с обнаружения в 2000 г. нового класса мутаций. По сравнению с мутациями, с которыми работала mendелевская генетика, они имеют другие свойства. Стала предметно ясно, что столь долго используемые в генетической работе мутантные признаки (мendелевские признаки) — это специфический класс признаков, ограничившихся которыми, описать генетическую структуру организма не удастся. Дефекты фенотипа, возникающие в результате большинства изменений последовательности ДНК, с которыми предпочитают работать генетики («форменный дом инвалидов» по Ремане) (цит. по Хоссфельд и др., 2003) имеют весьма отдаленное отношение к понятию *биологический признак*, а наследование большинства признаков сложней и разнообразней, чем наследование стандартных mendелевских признаков.

По окончании проекта полномасштабного секвенирования генома человека оказалось, что ДНК классических белок-кодирующих генов составляет менее десятой доли всей геномной ДНК, а остальная часть выполнена безвариантной ДНК непонятного предназначения (Venter et al., 2001). Эти данные для работающих с новыми мутациями не стали обескураживающими. Косвенно они указывали на наличие иных генов, нежели mendелевские.

Основу книги составляют экспериментальные факты, но затронуты и вопросы теоретической генетики. Представленный в книге экспериментальный материал заслуживает дальнейшей разработки в разных направлениях. Но это произойдет при условии, что теоретическая значимость полученных фактов будет оценена уже сейчас. Своей задачей на данный момент времени автор считает донести до читателя новый взгляд на систему генетического знания. Этот взгляд стал вырисовываться под влиянием получаемых данных. Как это случается при получении новых результатов, углубляется и расширяется понимание старого фактического материала. Стало возможным разрешить ряд принципиальных биологических вопросов. Этот не экспериментальный, а теоретический материал со своей стороны приобретает значение дополнительного свидетельства большой доказательной силы.

Экспериментаторы склонны недооценивать роль теории и с неудовольствием взирают на труд теоретиков, пересматривающих общие положения. Безусловно, они правы в том, что число экспериментальных фактов не увеличивается и не уменьшается в зависимости от того, в какой системе они рассматриваются. Правда и то, что теоретические нововведения ставят перед необходимостью тратить силы на их усвоение без четкой уверенности в их соответствии истине. Однако если предположить, что за сегодняшним днем наступит завтрашний, прогноз, что более совершенная теория позволит получить больше новых фактов и, притом, фактов большего значения, весьма вероятен. Обычно так и случается.

Часть I

Признаки внутривидового сходства

Глава 1. Определение признака. Признаки внутривидового различия и признаки внутривидового сходства.

Глава 2. Представление о признаках внутривидового сходства и различия до и после «Происхождения видов» Дарвина.

Глава 3. Менделев и использование признаков внутривидового различия для изучения наследования.

Глава 4. Подход к генетическому изучению признаков внутривидового сходства у дрозофилы.

Глава 5. Получение коллекции условных мутаций.

Заключение к части I (отличие поиска условных мутаций от классического поиска генетических мутаций).

Глава 1. Определение признака. Признаки внутривидового различия и признаки внутривидового сходства

Все следует сделать простым, насколько
это возможно, но не проще.

А. Эйнштейн

Живая природа представлена отдельными особями (организмами), но каждый из них непременно является членом множества себе подобных. Эти множества называются видами. Аристотель Стагирит термином «вид» характеризовал сходных животных (цит. по Яблоков, Юсуфов, с.177). По Аристотелю, вид — множество сходных особей. Причина существования в составе множества понятна. В составе множества гарантируется воспроизведение особи. Так живое обеспечивает свое существование на исторически протяженном отрезке времени. В итоге природа живого двойственна: с одной стороны, организм — член множества себе подобных, с другой — неповторимая индивидуальность.

Двойственная природа живого дает о себе знать в подходе исследователя к изучению живого организма. Исследователь расчленяет целый организм на *признаки*. Признаком является любая черта строения и функции организма, а также их сочетание. Все множество признаков организма делится на две категории: *признаки внутривидового сходства* и *признаки внутривидового различия*. Первые — объединяют организмы во множестве, называемом видом, вторые — индивидуализируют особь, показывая отсутствие тотального единства внутри вида. Понятие признака, казалось бы, относящееся исключительно к описанию особи, как отдельного объекта, оказывается связанным с особью как членом множества.

Возможность и целесообразность разделения понятия «признак» на две категории не всегда осознается. В популярных классификациях признаков живого организма такого разделения не найти. Далее покажем, что: 1) любой признак живого принадлежит к одной из категорий; 2) категории не сводимы друг к другу и не перекрывают друг друга и 3) лишь обе вместе позволяют полно представить живой организм (Чадов и др., 2003; 2004а).

«Признак — все то, в чем предметы, явления сходны друг с другом или в чем они отличаются друг от друга; показатель, сторона предмета или явления, по которой можно узнать, определить предмет или явление» — так определяет признак формальная логика (Кондаков, 1975). Признаки, присущие только данному предмету, называются отличительными, а присущие многим предметам — общими или неотличительными (Кондаков, 1975). Применительно к биологическим объектам, особи одного вида обладают и общими признаками, и отличительными. Общие признаки составляют «внутривидовое сходство», а отличительные — «внутривидовое отличие (= внутривидовые различия)». Те и другие не исключают, а дополняют друг друга, воссоздавая облик вида целиком. Биологическое различие между двумя категориями признаков велико. Внутривидовые различия, по определению, не мешают особям скрещиваться и иметь плодовитое потомство. Различия по признакам внутривидового сходства свидетельствуют о принадлежности особей к разным видам. Такие особи не скрещиваются, а если скрещиваются, то их потомство обычно стерильно. Как было отмечено выше, существование признаков двух категорий свидетельствует о том, что организм является уникальным (единственным в своем роде) объектом в составе группы максимально близких друг к другу объектов.

Наблюдателю в первую очередь бросаются в глаза признаки внутривидового сходства. По ним организмы объединяют в вид, дают название виду, по ним представителей одного вида отличают от представителей другого вида. А вот чтобы убедиться в том, что признак относится к категории внутривидового различия, требуется пронаблюдать множество представителей вида. Признаки внутривидового сходства будут присутствовать у каждого члена выборки, а признаки внутривидового различия у одних членов выборки будут присутствовать, а у других отсутствовать.

К примеру, для определения, является ли цвет глаза дрозофилы признаком внутривидового сходства или внутривидового различия, необходимо просмотреть десятки тысяч мух-дрозофил. Обнаружение варианта по окраске даже в единственном числе будет говорить о том, что признак окраски глаза относится к признакам внутривидового различия. Однако для большинства признаков просмотра большой выборки и не требуется — варианты начинают попадаться уже в начале просмотра.

Признаки внутривидового сходства, по определению, не имеют вариантов. К примеру, какой бы вид млекопитающих мы не взяли, найти животного без головы не удастся. Казалось бы, в деле изучения живого необходимо рассматривать признаки обеих категорий, но на практике этого нет. Целые науки занимаются изучением признаков лишь одной категории. К примеру, медицина занята изучением признаков сходства. Подробнейшее изучение анатомии, физиологии и патологии человека в курсе медицинского вуза не предусматривает существенного внимания к внутривидовым различиям. Причем, целесообразность такого подхода в случае медицины подтверждена временем.

Пример обратного свойства — генетика, объект нашего внимания. Генетика с момента рождения и до молекулярного периода своего развития — наука о наследовании исключительно признаков внутривидового различия. Приходится только удивляться, как в одном случае наука своим

предметом избирает только сходство, а в другом — только различия. В обоих случаях как будто бы без особого ущерба для существа дела.

Категорию «внутривидовое сходство» не следует путать со сходством по признаку. По двум растениям гороха *Pisum sativum L.* с горошинами желтого цвета еще нельзя сказать, к какой из категорий относится признак окраски горошины. При анализе достаточно большой выборки растений гороха вида *Pisum sativum L.* окажется, что окраска горошины у хорошо скрещивающихся между собой растений гороха может быть и желтой, и зеленой, и бурой. Значит, признак окраски горошины относится к признакам внутривидового различия. В вышеприведенном случае — два растения с горошинами желтого цвета, имеет место *сходство по признаку внутривидового различия*.

Признаки, по которым отличаются две особи одного вида (признаки внутривидового различия), могут наследоваться или не наследоваться. Наследуемые признаки внутривидового различия — объект генетических исследований. Структура признаков категории «внутривидовое сходство» более сложная. В нее входят наследуемые признаки всех таксономических рангов, начиная с вида и выше. К примеру, для *Pisum sativum L.*, с которым начал экспериментировать Г. Мендель (1865), в категорию «внутривидовое сходство» войдут: 1) признаки, характеризующие все живое (обмен веществ и энергии с косной материей, существование в двух видах: живом и мертвом, способность к размножению и т. д.); 2) признаки растительного царства (например, фотосинтез); 3) признаки семейства бобовых (клубеньки и, наконец, 4) признаки самого вида — гороха посевного, отличающие его от других видов семейства бобовых.

В биологии часто употребляется термин «индивидуальный» признак. Под индивидуальными подразумеваются признаки, отличающие конкретный организм от других организмов того же вида. Как будто бы он совпадает по смыслу с термином «признак внутривидового различия» и с успехом мог бы применяться вместо него. На самом деле, термин «индивидуальный признак» неудобен сразу в нескольких отношениях. Во-первых, индивидуальным, строго говоря, является любой признак: признак без индивидуума существовать не может. Во-вторых, при употреблении слова «индивидуальный» не ясно, имеется ли в виду отличие конкретного организма от организмов данного вида или от организмов других видов. В последнем случае не избежать предположения о существовании каких-либо уникальных признаков, запрещенных к повторению у всех прочих представителей вида. Кажется, что термин «признак внутривидового различия» отличается большей ясностью, чем «индивидуальный признак» и поэтому более предпочтителен для употребления.

Разделение биологических признаков, сделанное выше, является частным случаем логической классификации признаков вообще. С определения признака формальной логикой был начат этот раздел. Понятие «признак», как и многие понятия, имеет свои проблемы логического и философского содержания. Надо быть готовым к тому, что с ними можно столкнуться, оперируя понятием «признак». Вот пример.

Называется признак: «зеленый цвет горошины». В этом названии обозначены, на самом деле, не один, а три признака: во-первых, горошина как

специфическое морфологическое образование, во-вторых, цвет — указание на окрашенность этого образования, и, в-третьих, назван конкретный цвет, в который окрашена горошина. Здесь зеленый — это признак внутривидового различия, а «горошина» и «цвет» — это признаки внутривидового сходства. Окрашенные горошины есть у любого представителя гороха посевного, но цвет окраски у растений этого вида может быть разный. Из приведенного примера видно, что обозначение признака в языке (название признака) содержит в себе две части: одну, обозначающую сходство, другую — различие. Для суждения о существе признака «голого» названия признака мало. Текст обсуждения должен быть построен таким образом, чтобы было ясно, сходство или различие являются объектом внимания.

Признаки сходства и признаки различия равно материальны, равно необходимы, но не равноценны. Признаки сходства кажутся важнее хотя бы по тому, что без упоминания сходства невозможно обозначить признака различия. Выше был приведен пример с обозначением признака различия в виде наименования цвета горошины. Назвать признак различия (например, «зеленый») без указания, к какому признаку сходства он относится, не имеет смысла: признаки различия без признаков сходства «повисают в воздухе». Если попытаться сравнить признаки сходства и признаки различия по их численности, то памятая о биологической изменчивости, признаков различия должно оказаться больше, чем признаков сходства.

Признаки сходства, соединяясь между собой, создают предмет, конкретно в данном случае, живой организм. Этого не скажешь о признаках различия. Они разнообразят численное множество однотипно построенных организмов. Этому разнообразию в биологии стали придавать непомерно большое значение, начиная с Ч. Дарвина, что явится предметом последующего рассмотрения.

Глава 2. Представление о признаках внутривидового сходства и различия до и после «Происхождения видов» Дарвина

С античности до Дарвина в биологических построениях доминировал типологический подход. В его основе — понятие «*тип*». В одном случае это — некий гипотетический образец, послуживший матрицей для образования множества особей, в другом — весь объем сходства особей в составе множества. По Платону, любая вещь, в том числе и живой организм, существует в виде идеальной «вещи в себе» и в виде реальной копии с «вещи в себе». В реальном объекте суммируются, таким образом, сходство от «вещи в себе» и различия, возникшие при копировании «вещи в себе» (Платон, 1897). В построениях Аристотеля роль «вещи в себе» исполняет «форма». Понятие «внутривидовое сходство», обсуждавшееся в предыдущей главе, совпадает с Аристотелевой «формой» (Аристотель, 1937, 1940).

В «Естественной истории» Жоржа Бюффона (1707–1788) можно увидеть характерную для XVIII в. трактовку понятий сходства и различий внутри вида: «В природе имеется *общий прототип* (курсив мой. — Ч. Б.) в каждом виде (*especie*), по которому образован каждый индивидуум, но этот прототип при реализации изменяется или совершенствуется благодаря обстоя-

тельствам (*circonstances*). Таким образом, в отношении некоторых качеств имеется изменчивость индивидуумов при значительном постоянстве у вида в целом. Первое животное, первая лошадь, например, была внешней моделью и внутренней формой ("формой для отливки"), по которой все родившиеся лошади, все существующие и имеющие родиться были и будут сформированы; но эта модель, копии которой мы только и знаем, передавая свою форму и размножаясь, могла измениться или усовершенствоваться; в целом же исходный отпечаток сохраняется в каждом индивидууме, но так как их имеются миллионы, ни один из этих индивидуумов, однако, не оказывается подобным во всем другому индивидууму и, следовательно, модели, отпечаток которой он носит. Эта разница доказывает, насколько природа далека от того, чтобы делать что-либо абсолютное, и насколько она может ньюансировать свои произведения; она обнаруживается в человеческом роде, у видов всех животных, всех растений и, одним словом, у всех размножающихся существ» (Бюффон, 1789; цит. по Канаев, 1963). После этой цитаты из «Естественной Истории» Бюффона И. И. Канаев добавляет: «Прототипом вида, в данном примере лошади, он (Бюффон) называет *морфологический тип вида*, как говорят теперь» (Канаев, 1963).

Биологов вплоть до второй половины XVIII в. вне зависимости от того, идеалистического или материалистического типа мышления они придерживались, в первую очередь интересовала категория сходства: сходство всех живых существ, сходство в пределах крупных подразделов — архетипов. Уровни сходства лежали и в основе классификаций живых существ, как, например, в «лестнице существ» Аристотеля. У Бюффона и его современников, сходство организмов было основой их объединения в систематические группы.

Различие и сходство — понятия логически сопряженные (антонимы), поэтому не обходилось без рассмотрения и различий. Но это были различия между видами и семействами. До рассмотрения различий внутри вида дело не доходило. Сходство и различия всегда были *типовыми*, т. е. сходством и различиями типов. Тип обозначал идеальный, не существующий в природе организм, скомбинированный из реальных признаков реальных очень похожих друг на друга организмов. (Брайдбах, 2004; Ди Грегорио, 2004; Левит, Майстер, 2004. С. 100). Именно в до дарвиновский период развития морфологии возникли понятия прототипа (Робине, 1936; Robinet, 1768, цит. по Канаев, 1963), общего плана строения (*Bauplane*) (Naef, 1919), морфологического типа, архетипа (Owen, 1848; Гиляров, 1989), скорее аристотелевское, чем платоновское (Ди Грегорио, 2004. С. 73), понятие «прорастение» (Goethe, 1790; Kuhn, 1988; цит. по Брайдбах, 2004). Ориентируясь на степень сходства, строились классификации животных и растений.

Изменчивости реальных организмов в природе (признаки внутридивидового различия) не придавалось сколько-нибудь важного значения. В дальнейшем до дарвиновская морфология из-за ее методологической приверженности к работе с реально не существующими *типами*, получила не лестное для науки название *идеалистической морфологии*. Автором термина считается Адольф Нэф — сам приверженец идеалистической морфологии (Naef, 1919). Несмотря на вполне оправданные возражения (Бляхер, 1961; Канаев, 1963, 2000) термин «идеалистическая морфология» используется и до сего времени.

«Вот как излагает суть идеалистической (структураллистской) методологии Адольф Майер (Meyer, 1928, цит. по Левит, Майстер, 2004). Основой основ идеалистической морфологии (“биологии”, как пишет Майер) является понятие типа. Все остальное может быть выведено из этого понятия. Под типом подразумевается идеальный или реальный образец (<<Muster>>) представителей определенного класса. (К примеру, автомобили — это класс; типичный автомобиль должен иметь двигатель, четыре колеса и т. д.; это будет типом.) Идеалистическая морфология — это “типологическая биология”, в основе которой лежит идея логической организации органических форм. Формы эти подобно кристаллам развиваются по собственным законам и, таким образом, “органы” первичны по отношению к функции» (Левит, Майстер, 2004. С. 100).

«Происхождение видов» Ч. Дарвина (1939) в буквальном смысле революционизировало биологию. Впервые был предложен понятный широкому кругу читателей и откровенно материалистический взгляд на живую природу, изложены принципы отбора и филогении. Многообразие природы было объяснено эволюцией, главными факторами которой были названы изменчивость, наследственность и отбор. Концепция Дарвина кардинально меняла отношение к признакам сходства и различия. В противоположность «идеалистической» морфологии, солидаризующейся с идеей принципиального разделения признаков на две категории, по Дарвину *все признаки принадлежат одной категории и все изменчивы*. Если изменчивы, значит — речь идет о признаках внутривидового различия. Как видим, у Дарвина в центре внимания — признаки внутривидового различия.

Внутривидовая изменчивость по Дарвину является поставщиком материала для естественного отбора, приводящего к появлению нового вида. Ей принадлежит главная роль в эволюционных преобразованиях. По Дарвину, варианты признака внутривидового различия, успешно выдержавшие естественный отбор, закрепляются в популяции, становятся нормой. Внутривидовое сходство прирастает внутривидовыми вариантами, выдержавшими отбор. *Внутривидовое сходство рассматривается как бывшее внутривидовое различие, «одобренное» отбором и тиражированное по всем популяциям вида*.

Типологический подход в биологии и разделение признаков на категории сходства и различия ставит вопросы: (1) насколько правомерно разделение биологических признаков на две категории; (2) как объяснить существование двух категорий признаков; (3) есть ли генетические причины для разделения признаков на эти категории. Дарвиновский взгляд на признак снимает вопросы решительно и однозначно. Внутривидовое различие и внутривидовое сходство существуют, но принципиальной разницы между признаками нет. *По Дарвину сходство — это бывшее различие, на данный момент одобренное отбором*. Различие со временем может стать сходством. Нужно только благоприятное «заключение» естественного отбора. Современные биологи, последовательно придерживающиеся дарвиновской концепции, именно так и считают. Совершенно ясно, что последовательный дарвинизм «покончил» с идеей разделения признаков на две категории.

Природная изменчивость организмов и природное разнообразие в теории Дарвина — поставщики материала для эволюции. Не удивительно, что «Происхождение видов путем естественного отбора» Ч. Дарвина дало толчок исследованиям по внутривидовой изменчивости. В итоге возникла популяционная биология, основными направлениями исследования которой являются внутри- и межпопуляционная внутривидовая изменчивость. После синтеза эволюционной теории Дарвина и генетики быстрыми темпами стала развиваться популяционная генетика, изучающая внутри- и межпопуляционную внутривидовую генетическую изменчивость. По мнению Э. Майра, прародителем популяционизма — «решительного шага человеческой мысли» надо считать Ч. Дарвина (цит. по Ди Грегорио, 2004. С. 72).

Сдвиг интереса в сторону внутривидовых различий ознаменовался событием эпохального значения — рождением науки генетики. Основатель генетики Г. Мендель в основу метода изучения наследственности и исследования положил скрещивания между представителями одного вида, различающихся по признаку внутривидового различия. Этими признаками были окраска цветов (белый и красный), окраска плодов (желтый и зеленый), форма поверхности плодов (гладкий и морщинистый) и т. д. гороха посевного. Историки генетики оценивают подход Г. Менделя к выбору для исследования признаков внутривидового различия, как в высшей степени новаторский, поскольку он был сделан вовремя существования еще типологического подхода к биологическим объектам (Гайсинович, 1988). Смена типологического мышления на дарвиновское была резкой и проходила болезненно. Было время, когда в кругах типологов изменение в биологическом мировоззрении называли «катастрофой Дарвина — Менделя».

Вопрос о разделении биологических признаков на категории в явном и неявном виде возникал еще не раз. Так было на начальном периоде развития генетики. Часть биологов и генетиков, не отрицая достоинств менделевского подхода, подчеркивали весьма специфичный и явно весьма ограниченный набор признаков, используемый генетикой (Филипченко 1924, 1926; Тимирязев, 1937–1939). За их возражениями, однако, не стояло позитивной программы, за исключением, пожалуй, рекомендации к изучению количественных признаков, которое, кстати, и до настоящего времени не демонстрирует успехов.

Ощутимый всплеск в деле разрушения унитарного подхода к признаку произошел в эмбриологии. При изучении гибридов морских ежей Бовери (Boveri, 1903) нашел, что дробление яйца носит чисто материнский характер, хотя развивающиеся личинки имеют промежуточные родительские признаки. В опытах Дриша (Driesch, 1899) развитие иглокожих до бластулы целиком определялось цитоплазмой яйца. Признаки, развитие которых не зависело от ядра спермия, Бовери предложил называть «преформированными». Сюда относились общие признаки зародыша, связанные со строением яйца, структурой бластомеров, темпов развития на ранних стадиях, формой дробления и типом бластулы, первоначальный размер зародыша и первичные отношения осей. Те признаки, которые появляются позже и обуславливаются пробудившейся активностью ядра, он назвал *эпигенетическими* (образующимися в результате реализации генетической программы).

К группе эпигенетических признаков Бовери отнес «все существенные признаки индивида и вида» (Boveri, 1903. С. 362), а к группе преформированных отнес признаки, существенные для разных видов, т. е. характеризуют выше-стоящие таксоны.

Опыты по отдаленной гибридизации выявили различия в реципрокных скрещиваниях, связанные с передачей признаков через материнскую цитоплазму. Вместе с эмбриологическими данными Бовери и Дриша они явились основой дуалистических гипотез наследственности, в которых наследование одних признаков обеспечивалось наследованием ядра, а других признаков наследованием цитоплазмы (Леб, Дженкинсон, Филиппченко). К признакам, наследуемым по цитоплазматическому типу, относили признаки видовые, родовые и более высоких таксономических единиц, внутривидовая изменчивость наследовалась с помощью ядра.

Идея независимой от ядра цитоплазматической наследственности была справедливо оставлена, но, к сожалению, вместе с идеей о неравно-значности признаков. Зарождающаяся генетика, вооруженная менделевскими законами наследования, не поддерживала идею о разделении признаков и генов на категории. Она ратовала за универсальный признак и универсальную единицу наследственности — ген, который уже по своему названию представлял сущность, рождающую признак. Разделение признаков на категории, не говоря уже о точке зрения о том, что некоторые из признаков не определяются ядром, не соответствовали генетической парадигме об универсальном гене. Далее в главе 22 части IV будет показано, как уже чисто генетические данные в пользу много категориальности понятия «признак» вступают в противоречие с парадигмой универсального гена.

Идея о разделении признаков на категории возродилась еще раз в цикле популяционно-генетических работ Ю. П. Алтухова и Ю. Г. Рычкова с сотрудниками, выполненными в последние десятилетия прошлого века (Алтухов, 2003). Она появилась при исследовании роли моно- и полиморфных признаков в биологической эволюции. В качестве признаков выступали белки. Мониторинг белков велся в разных популяциях животных, растений и человека.

Исследование белкового полиморфизма в представительных выборках организмов из природных популяций выявило существование моно-морфизма по ряду белков (Алтухов, 1969; Алтухов, Рычков, 1970, 1972). Находки сочетались с фактами отсутствия динамики в аллельном составе популяций за большие отрезки времени (Diver, 1929; Рычков, Мовсесян, 1972; Мовсесян, 1973; Алтухов, Колабушкин, 1974). Обе группы данных привели автора к отрицанию ведущей роли аллельного полиморфизма в эволюционных преобразованиях (Алтухов, 1997, 2003).

Ю. П. Алтуховым была высказана гипотеза о существовании в геноме инвариантной части и первостепенной ее роли в определении межвидовых различий. На основании результатов многолетних исследований в области сравнительной генетики популяций был сделан вывод, что «одно из важнейших свойств эукариотического генома — двойственность его структурно-функциональной организации, находящая прямое отражение в существовании двух реальных явлений: полиморфизма и мономорфизма» (Алтухов, 1997, 2003). Хотя идея о двойственности структурно-функциональной организа-

Конец ознакомительного фрагмента.
Приобрести книгу можно
в интернет-магазине
«Электронный универс»
e-Univers.ru