

Рис. 20. Модель, иллюстрирующая дрейф генов. При случайных скрещиваниях (удары о гвозди на доске) шарик — аллель — может либо выкатиться в боковой желоб — исчезнуть из популяции, либо достигнуть низа доски — стать нормой (из Эрлиха, Холма, 1966)

В малых популяциях существенное значение приобретают случайные изменения концентраций аллелей, обусловленные случайностью скрещиваний (панмиксией). В результате аллель может либо исчезнуть из популяции, либо, напротив, его концентрация будет увеличиваться вплоть до того, что он станет популяционной нормой (рис. 20).

Это явление было открыто Д. Д. Ромашовым и Н. П. Дубининым и названо ими генетико-автоматическими процессами, однако в мировой литературе получил распространение термин С. Райта «дрейф генов». Роль дрейфа генов в изменении генных частот тем больше, чем меньше числен-

ность популяции.

Эксперименты свидетельствуют о том, что для популяций численностью 10^2 особей и выше эффектом дрейфа можно пренебречь. Численность естественных популяций, как правило, больше. На рис. 21 изображено изменение концентрации мутантного гена у мучного хруща. При численности популяции 10 особей лишь в одном случае мутантные особи вытеснили дикий тип. Как правило, в работах, подтверждающих существенное значение дрейфа, т. е. противоположных по результатам примеру, приведенному на рис. 21, роль случая брал на себя экспериментатор, моделировавший изменения генов частот при помощи, например, датчика случайных чисел. Существуют, однако, две группы вопросов, при решении которых нельзя обойтись без оценок дрейфа генов. Одна из них — распределение частот генов в системе малых популяций — имеет значение для исследования популяционной структуры. Вторая — исследование судьбы отдельной мутации — важна для понимания взаимодействия отбора и дрейфа генов при формировании изменчивости, служащей материалом эволюции. Следуя Р. Фишеру (1930), ограничимся рассмотрением судьбы селективно-нейтральной мутации.

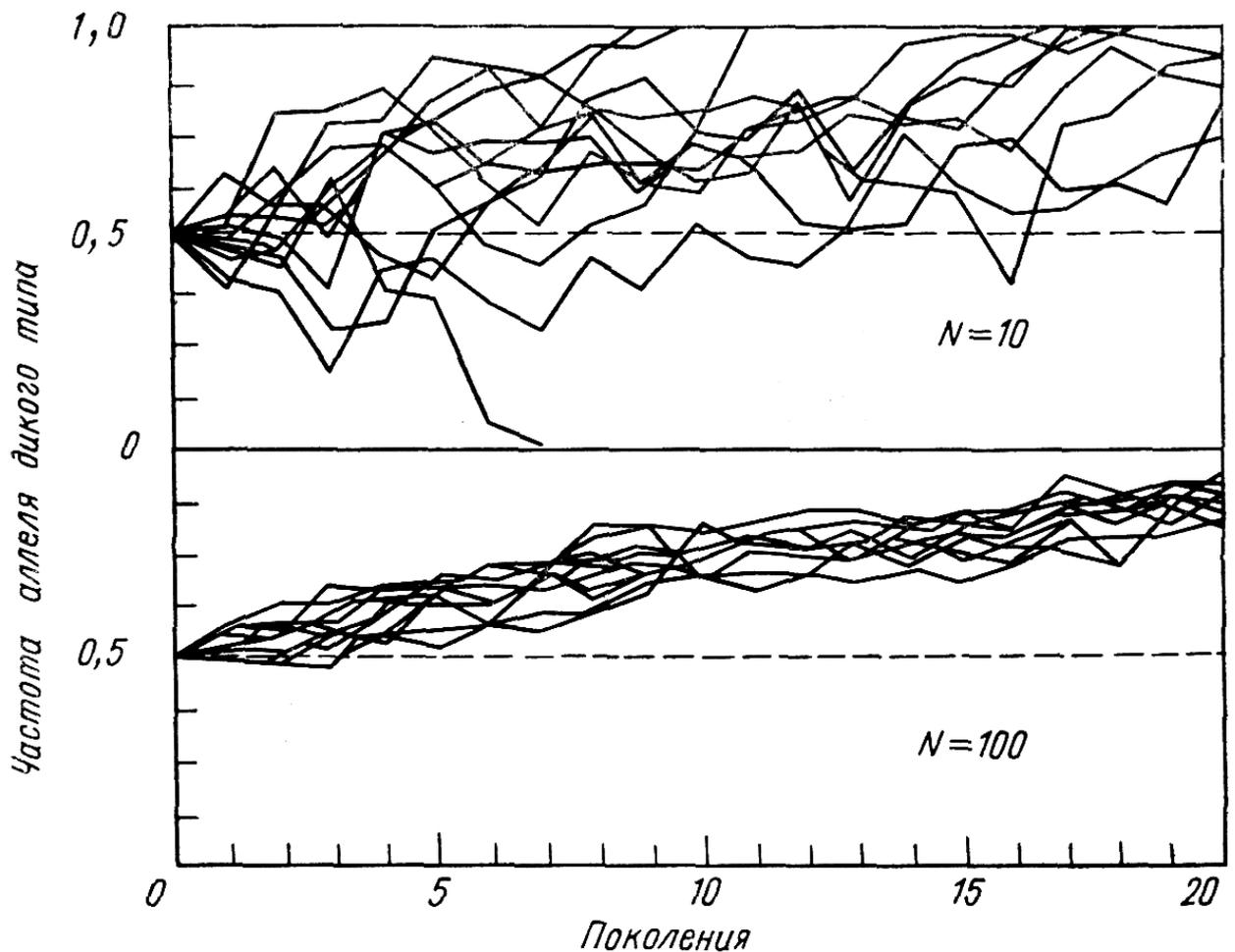


Рис. 21. Взаимодействие отбора и дрейфа при конкуренции жуков дикого типа м гена «black» у *Tribolium*. Эксперимент проводился при двух численностях популяций: $N=10$ и $N=100$. Общее число экспериментальных популяций — 24 (по Ричу, Беллу и Вильсону; из Фальконера, 1985)

Предположим, что в популяции, целиком состоящей из генотипов AA , возникла мутация a . Это означает, что возникла одна особь с генотипом Aa . Если у такой особи будет один потомок, то с вероятностью 0,5 он будет либо AA , либо Aa . Следовательно, вероятность потери аллеля a равна в этом случае 0,5. При наличии двух потомков она будет 0,25, а при наличии K потомков $L_K = 0,5^K$. Если число потомков в семьях, составляющих данную популяцию, подчиняется распределению Пуассона, а численность популяции постоянна, частота семей с K потомками равна $p_K = e^{-2} \frac{2^K}{K!}$ и вероятность потери аллеля a в первом поколении составляет -

$$I_1 = \sum p_K L_K = \Gamma^2 (1 + 1 + 1/2! + 1/3! + \dots + 1/K! + \dots) = \Gamma^2 \cdot I = \Gamma^1 = 0,368$$

Фишер протабулировал вероятности утраты аллеля для 127 поколений в случае полной нейтральности этого аллеля и в случае, когда он обладает 1%-ным селективным преимуществом (табл. 8). Как видно из таблицы, даже некоторое селективное преимущество не гарантирует мутантный аллель от элиминации. Вероятность его утраты очень высока — 0,98. Отбор, таким образом, не гарантирует сохранения каждого данного полезного организма

индивидуального уклонения, а лишь увеличивает вероятность его закрепления в популяции. При учете повторного мутирования, возвратных мутаций и (или) других вариантов распределения семей по числу потомков судьба единичного мутантного аллеля остается неизменной.

Таблица 8

Вероятности потери (l) единичного мутантного гена (по Фишеру, 1930; из Ли 1978)

Поколение n	Без селективного преимущества		При преимуществе в 1 %	
	вероятность потери l_n	вероятность сохранения $1 - l_n$	вероятность потери l_n	вероятность сохранения $1 - l_n$
1	0,3679	0,6321	0,3642	0,6358
2	0,5315	0,4685	0,5262	0,4738
3	0,6259	0,3741	0,6197	0,3803
4	0,6879	0,3121	0,6811	0,3189
5	0,7319	0,2681	0,7246	0,2754
6	0,7649	0,2351	0,7572	0,2428
7	0,7905	0,2095	0,7825	0,2175
15	0,8873	0,1127	0,8783	0,1217
31	0,9411	0,0589	0,9313	0,0687
63	0,9698	0,0302	0,9591	0,0409
127	0,9847	0,0153	0,9729	0,0271
∞	1,0000	0,0000	0,9803	0,0197

Описание отбора в терминах изменения частот генов, по-видимому, наиболее строго, но плохо отражает преобразования организма под действием отбора. Как сказано выше, обычно адаптацию организмов определяют не жестко генотипически детерминированные признаки, а признаки полигенные и обладающие широкой нормой реакции, такие как онтогенетические (морфо-физиологические), физиологические и поведенческие реакции. По ним, следовательно, и идет отбор. Если считать, что влияние среды на выражение признаков распределено случайно и не связано с генотипическими особенностями особей, то фенотип каждой особи можно представить как отклонение ее от среднего для популяции значения признака, зависящее и от действия внешних факторов, и от генотипа особи.

Глава 13. ДРЕЙФ ГЕНОВ

Общие соображения

Согласно закону Харди—Вайнберга, частота аллеля, который нейтрален в селективном отношении, обычно остается постоянной из поколения в поколение. Следует, однако, помнить (см. гл. 3), что этот закон применим лишь к очень большим популяциям. Предсказываемое им постоянство частоты аллеля представляет собой статистическую среднюю для большого числа испытаний; размножение гена в большой популяции удовлетворяет условию большого числа испытаний. В каждом наборе из малого числа испытаний, как, например, при размножении гена в небольшой популяции, следует ожидать отклонений от средней частоты аллелей за счет одной лишь случайности.

Случайные изменения частот аллелей и генотипов из поколения в поколение в небольшой популяции известны под названием дрейфа генов. Дрейф генов соответствует случайному компоненту в скорости размножения генов. В небольшой полиморфной популяции дрейф генов приводит к двум характерным явлениям: сначала к флуктуациям частоты аллеля из поколения в поколение, а в конце концов к полному закреплению или элиминации данного аллеля.

Мы предположили, что изучаемый аллель нейтрален в селективном отношении. Это упрощающее, но не обязательное допущение. Допустим теперь, что интересующий нас аллель обладает небольшим преимуществом или несколько неблагоприятен в селективном отношении. Предсказанное изменение частоты аллеля из поколения в поколение и в этих случаях представляет собой статистическую среднюю и опять-таки подвержено случайным отклонениям.

Если, например, в популяции, полиморфной по аллелям A и a , аллель a имеет 0,1%-ное селективное преимущество ($s = 0,001$), то, согласно закону Харди—Вайнберга, соотношение этих двух аллелей в генофонде следующего поколения составит 1000 a : 999 A . Это среднее соотношение действительно наблюдается в больших популяциях; что же касается небольших популяций, то в них следует ожидать значительных отклонений от него, вызванных случайными факторами.

Таким образом, действие отбора само по себе не исключает возможно-

сти действия дрейфа генов. В сущности есть основания полагать, что самая главная эволюционная роль дрейфа генов — это его совместное действие с отбором.

Эффект величины популяции

Будет ли дрейф генов оказывать существенное влияние на частоты аллелей в данной популяции или нет, зависит от четырех факторов: 1) размеров популяции (N); 2) селективной ценности данного аллеля (s); 3) давления мутаций (i); 4) величины потока генов (t). Отмеченные четыре фактора взаимодействуют друг с другом. Взаимоотношения этих факторов изучал Райт (Wright, 1931), выразивший их в количественной форме.

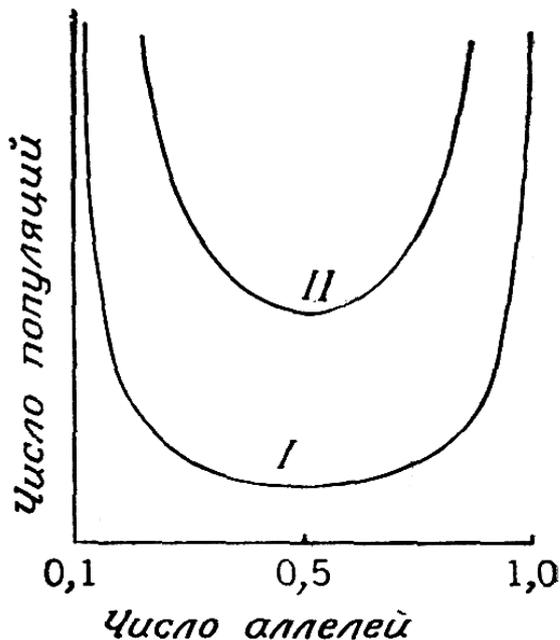


Рис. 13.1. Частота данного аллеля в серии популяций, относящихся по размерам к двум классам (по Wright, 1931).
I — небольшие популяции (N);
II — большие популяции ($4N$); $s = 0$.

Рассмотрим сначала размеры популяции. Как отмечалось выше, случайные флуктуации частоты аллелей пренебрежимо малы в большой, а не в маленькой популяции. В маленькой популяции за счет одной лишь случайности частота какого-либо аллеля за одно или несколько последовательных поколений может измениться от низкой до высокой или же аллель может закрепиться.

Как показал Райт (Wright, 1931), теоретическое распространение частот аллелей в очень маленьких изолированных популяциях описывается U-образной кривой (рис. 13.1). Допустим, что некий аллель (A_1) селективно нейтрален ($s = 0$) и представляет собой один из ряда полиморфных аллелей в серии небольших изолированных популяций (величина которых равна N). Следует ожидать, что

в большинстве полиморфных популяций этот аллель будет приближаться либо к исчезновению, либо к закреплению, и лишь в относительно немногих популяциях он будет сохраняться со средней частотой (кривая I на рис. 13.1).

Распределение частот аллелей в небольших популяциях (величина которых равна N) можно сравнить с их распределением для ряда больших популяций (величина которых равна $4N$); в последнем случае в большинстве популяций изучаемый аллель содержится со средней частотой (кривая II на рис. 13.1).

Кривую, представленную на рис. 13.1, можно также использовать для показа теоретического распределения частот аллелей (ось абсцисс) в ряду полиморфных генов (ось ординат) одной популяции. Большинство поли-

морфных генов в маленькой популяции (кривая I) имеют крайние частоты, а в большой (кривая II) — средние частоты.

Эффект отбора

В предыдущем разделе было принято допущение, что рассматриваемый аллель полиморфного гена селективно нейтрален; это допущение отражено в симметричности U-образных кривых. В ряде небольших популяций этот селективно нейтральный аллель: приближается либо к закреплению, либо к элиминации, причем в равной мере. Однако если аллель обладает небольшим селективным преимуществом в малых популяциях, то кривая сохраняет U-образную форму, но смещается и становится асимметричной. Направление, в котором происходит смещение кривой, зависит от того, благоприятен или неблагоприятен данный аллель в селективном отношении, а степень смещения — от величины селективной ценности (рис. 13.2, А). Аллель, обладающий небольшим селективным преимуществом, обычно присутствует в серии небольших изолированных популяций либо с высокой, либо с низкой частотой, но чаще с высокой.

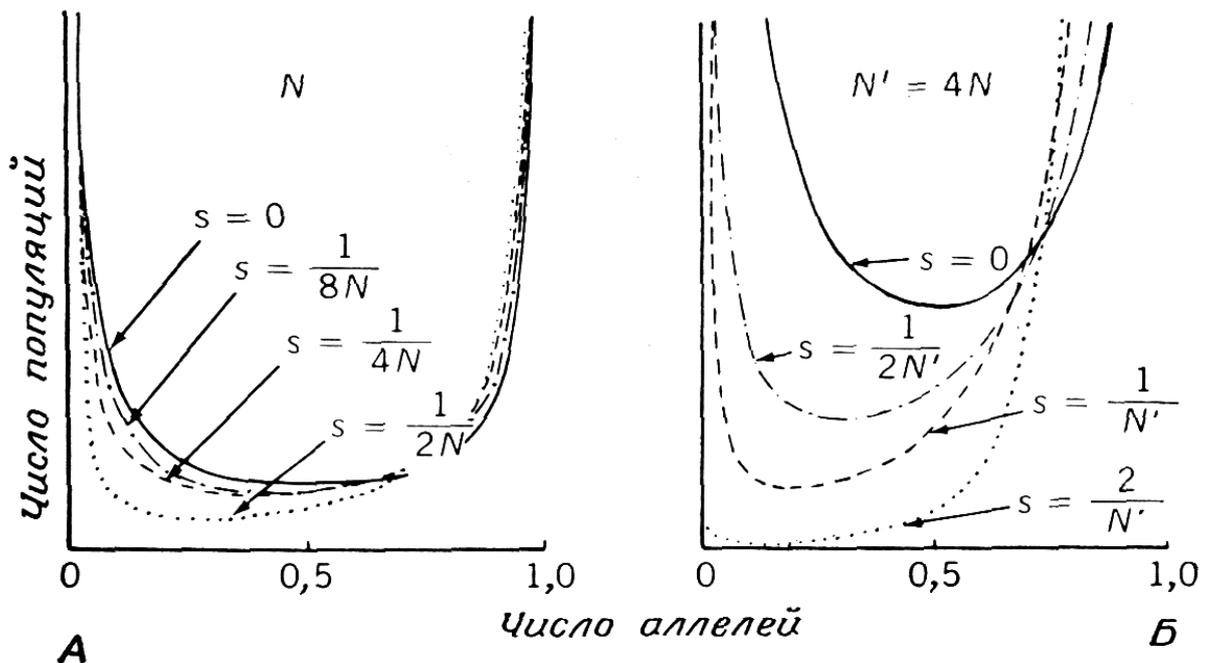


Рис. 13.2. Ожидаемые распределения частот аллелей при разных значениях s и двух значениях N (Wright, 1931).

А. В маленькой популяции. Б. В популяции, которая в 4 раза больше, при эквивалентных интенсивностях отбора.

В этом случае снова группы небольших популяций отличаются от групп больших популяций по ожидаемому поведению генов. Отбор регулирует частоты генов в больших популяциях более эффективно, чем в малых, при эквивалентных значениях s (рис. 13.2).

Словесное описание кривых, представленных на рис. 13.2, можно сформулировать и по-иному, сказав, что отбор теоретически оказывает от-

носителем небольшое влияние на частоты генов в популяциях, величина которых ниже известного критического уровня, тогда как одна лишь случайность, по-видимому, способна весьма эффективно регулировать частоты генов при тех же самых условиях (Wright, 1931). Следует ожидать, что в маленькой популяции дрейф генов возьмет верх над слабыми давлениями отбора.

Это заставляет поставить вопрос о том, сколь мала «маленькая» популяция и сколь велика «большая», когда речь идет о действии дрейфа генов. Критическое значение N , при котором дрейф становится эффективным, зависит от s . Зависимость между N и s представлена в табл. 13.1.

Таблица 13.1

Зависимость между величиной популяции, селективной ценностью и дрейфом генов (Wright, 1931)

Сила, регулирующая частоты аллелей	N	s
Дрейф генов	$\leq 1/(2s)$	$\leq 1/(2N)$
Отбор	$\geq 1/(4s)$	$\geq 1/(4N)$
Отбор и дрейф генов	От $1/4s$ до $1/2s$	От $1/4N$ до $1/2N$

Эти зависимости можно наглядно изобразить, построив линейный график (рис. 13.3). Как показывает график, если значения N низки по сравнению со значениями s , то преобладает дрейф генов; при относительно высоких N преобладает отбор; существует также область перекрывания, где дрейф и отбор могут действовать совместно.

Эти общие зависимости легко перевести в конкретные цифры. Допустим, что селективная ценность данного аллеля $s = 0,01$. Его частота регулируется дрейфом генов при $N \leq 50$. Но если селективная ценность аллеля $s = 0,001$, то его частота будет регулироваться дрейфом при $N \leq 500$. Таким образом, в общем виде при довольно низкой селективной ценности аллеля дрейф генов может привести к его закреплению или элиминации при совсем малой, величине популяции, но при очень низкой селективной ценности аллеля дрейф может регулировать его частоту в популяции среднего размера.

Величина области перекрывания, в которой действуют дрейф и отбор, также варьирует в зависимости от величины s . В приведенных выше численных примерах эта область соответствует $N = 25—50$ для $s = 0,01$ и $N = 250—500$ для $s = 0,001$.

Возможность совместного действия отбора и дрейфа теоретически имеет очень важное значение для эволюции. Райт (Wright, 1931, 1949, 1960) указывает, что какой-либо благоприятный ген может гораздо быстрее закрепиться при помощи отбора и дрейфа в популяционной системе островного типа, чем при помощи одного только отбора в непрерывной большой популяции такого же общего размера. Недавно была вычислена сравнительная вероятность закрепления первоначально редкого гена с небольшим селектив-

ным преимуществом в популяциях этих двух типов — единой непрерывной и подразделенной на отдельные колонии — содержащих по Юб особей.каждая; оказалось, что в подразделенной популяции эта вероятность на порядок выше (Flake, Grant, 1974).

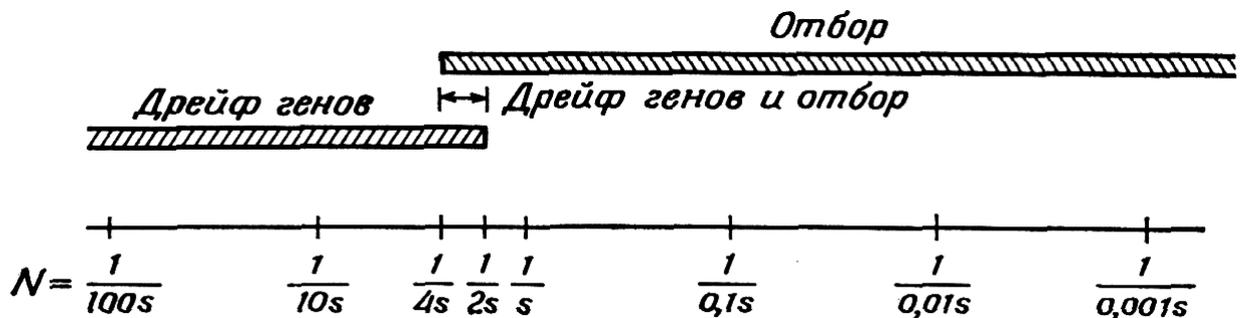


Рис. 13.3. Области действия дрейфа генов и отбора, соответствующие различным соотношениям N и s (Grant, 1963).

Эффект потока генов

Райт (Wright, 1931) предложил ряд уравнений для описания взаимодействия между потоком и дрейфом генов. Частоты аллелей регулируются дрейфом генов в том случае, когда

$$N \leq 1/(2m) \text{ или } m \leq 1/(2N)$$

Частоты аллелей регулируются потоком генов в том случае, когда

$$N \geq 1/(4m) \text{ или } m \geq 1/(4N)$$

а обе силы действуют при промежуточных размерах популяции:

$$N = 1/(4m) \text{ до } 1/(2m)$$

Например, если $N=100$, то критическое значение $m = 1/(2N) = 0,005$.

Таким образом, иммиграция посторонних аллелей со скоростями, превышающими $m = 0,005$, может предотвратить дрейф генов в популяциях, состоящих из 100 или менее скрещивающихся особей.

Вообще незначительный поток генов может предотвратить дрейф. Для того чтобы мог происходить дрейф генов, маленькая популяция должна быть довольно хорошо изолирована. Но при наличии изоляции, при низких значениях как N , так и m , дрейф может оказывать существенное воздействие на частоты генов.

Действие частоты мутаций описывается уравнениями, аналогичными уравнениям для потока генов. Частота аллелей регулируется давлением мутаций, когда $N \geq 1/(4u)^1$ и дрейфом генов, когда $N \leq 1/(2u)$. В небольших популяциях высокая частота мутаций может препятствовать дрейфу генов.

Закрепление сочетаний генов

Совместное действие отбора и дрейфа генов в маленьких популяциях,

¹ u — частота мутирования данного гена (П.Ш.)

по-видимому, способствует закреплению не только отдельных генов, но и их сочетаний. Последнее может играть очень важную роль в эволюции.

Допустим, что некая большая популяция содержит два редких мутантных аллеля *a* и *b* двух несцепленных между собой генов *A* и *B*. Большинство особей в этой популяции имеет генотип *AABB*; кроме того, в ней есть несколько особей, несущих мутантные аллели *AaBB* и *AABb*. Допустим далее, что сочетание генов *aabb* имеет высокую адаптивность в каких-то новых условиях среды.

В большой популяции в результате полового процесса изредка будет возникать сочетание генов *aabb*, однако оно будет немедленно разрушаться этим же самым процессом. Отбору трудно «подхватить» это сочетание, и поэтому его частота повышается очень медленно.

Небольшой изолят этой же самой популяции может случайно иметь среднюю или высокую частоту в общем редких аллелей *a* и *b*. При этом в каждом поколении будет возникать и подвергаться отбору пропорционально большее число зигот *aabb*. После этого отбор получает возможность эффективно действовать таким образом, что и в дальнейшем будет повышаться частота генотипа *aabb*. Следовательно, закрепление нового сочетания генов может быть достигнуто быстрее в некоторых небольших колониях при помощи отбора и дрейфа генов, чем при помощи одного только отбора в больших популяциях.

Экспериментальные данные

Керр и Райт (Kerr, Wright, 1954) подвергли проверке теорию дрейфа генов в экспериментах с серией очень мелких популяций *Drosophila melanogaster*, полиморфных по одному из генов, детерминирующих щетинки, forked (*f*). Они создали 96 идентичных линий, для каждой из которых было взято по 4 самки и 4 самца. Исходная частота мутантного аллеля forked в каждой линии была равна 0,5. Все эти 96 линий поддерживали в течение 16 поколений путем случайного выбора в каждом поколении родительских особей (4 самок и 4 самцов) для следующего поколения.

К 16-му поколению в 41 линии произошло закрепление аллеля дикого типа; в 29 линиях закрепился аллель forked, а 26 линий продолжали оставаться полиморфными.

Был проведен также параллельный эксперимент с использованием мутантного аллеля *Bag* (*B*), обуславливающего полосковидные глаза у *D. melanogaster*. Здесь было заложено 108 линий, поддерживавшихся таким же методом, как и в предыдущем эксперименте. Мутация *Bag* неблагоприятна в селективном отношении. К 10-му поколению аллель дикого типа закрепился в 95 линиях, аллель *Bag* — в 3 линиях, а 10 линий оставались полиморфными (Wright, Kerr, 1954).

Очевидно, что в небольшой экспериментальной популяции значительная доля полиморфных генов закрепляется в результате дрейфа. Иногда эти гены закрепляются, несмотря на противодействие со стороны отбора. Чаще закреп-

пление происходит в результате совместного действия дрейфа и отбора, как в случае закрепления 95 линий дикого типа в эксперименте с мутацией *Bag*.

Совместное действие отбора и дрейфа было продемонстрировано и в других экспериментальных исследованиях. Одна группа экспериментов была поставлена на лабораторных популяциях (*Drosophila pseudoobscura*, различающихся по инверсиям (Dobzhansky, Pavlovsky, 1957; Dobzhansky, Spassky, 1962)). Другой эксперимент с однолетним травянистым растением *Gilia*, проводившийся на протяжении 17 лет, касался мощности и фертильности в серии родственных инбредных линий (Grant, 1966a).

Дрейф в природных популяциях

В природе часто встречаются три ситуации, когда величина популяции может быть достаточно мала, чтобы допустить эффективное действие дрейфа, сопровождаемое или не сопровождаемое отбором: 1) популяционная система состоит из ряда изолированных колоний, размеры которых постоянно остаются небольшими; 2) популяция обычно имеет большие размеры, но периодически сильно сокращается, а затем вновь восстанавливается за счет нескольких выживших особей; 3) большая популяция дает начало изолированным дочерним колониям, каждая из которых создается одной или несколькими особями-основательницами. Новые колонии проходят, таким образом, в своих первых поколениях сквозь «узкое горлышко» низкой численности, хотя в дальнейшем их размеры могут возрасти; это так называемый «принцип основателя», выдвинутый Майром (Mayr, 1942, 1963). Если дрейф играет эффективную роль (опять-таки совместно с отбором или без него, но скорее при его участии), то следует ожидать, что изменчивость колоний будет проявлять следующие характерные черты. Во-первых, небольшие колонии — сестринские колонии при ситуации 1 и дочерние колонии в первых поколениях при ситуациях 2 и 3 — должны быть генетически довольно однородными. Во-вторых, между колониями должна проявляться довольно существенная изменчивость по генетически детерминированным признакам. Следует ожидать, что эта локальная расовая дифференциация должна быть выражена наиболее ясно в серии небольших сестринских колоний (ситуация 1), но проявляется также в некоторых сериях более крупных популяций, происходящих от небольших колоний (ситуации 2 и 3). И в-третьих, график распределения межколониальной изменчивости должен носить несколько незакономерный и случайный характер.

Характер изменчивости детально изучался у ряда групп растений с колониальной структурой популяционных систем. В некоторых из этих групп характер изменчивости соответствует приведенным выше ожиданиям, что позволяет предполагать эффективное действие дрейфа генов.

Некоторые виды кипариса (*Cupressus spp.*) в Калифорнии образуют ряд изолированных рощиц, причем в каждой рощице деревья обладают своими отличительными морфологическими признаками (Wolf, 1948; Grant, 1958). Тот же самый тип изменчивости обнаружен у таких травянистых растений,

образующих популяционные системы в форме ряда колоний, как *Gilia achilleaefolia* в Калифорнии, группы *Erysimum candicum* и *Nigella arvensis* на островах Эгейского моря (Grant, 1958; Snogerup, 1967; Strid, 1970). Представление о роли дрейфа во всех этих примерах подтверждается тем, что родственные виды *Juniperus*, *Gilia* и *Nigella* в других областях образуют большие непрерывные популяции с иным типом изменчивости, а именно с постепенной интерградацией по географическим трансектам.

Случайная локальная изменчивость наблюдается также в некоторых популяционных системах европейской наземной улитки *Ceræa nemoralis* по такому признаку, как наличие или отсутствие полос на раковине (рис. 10.3). Этот признак окраски раковины определяется одной парой аллелей, причем аллель бесполосости доминирует над аллелем полосатости (см. гл. 10). Частота бесполосого фенотипа и аллеля бесполосости широко варьирует в различных колониях в тех областях Франции, где популяции *Ceræa nemoralis* имеют колониальную структуру (рис. 13.4). Однако в больших популяциях европейской наземной улитки частота аллеля бесполосости варьирует по географическим трансектам еще более постепенно (Lamotte, 1951, 1959).

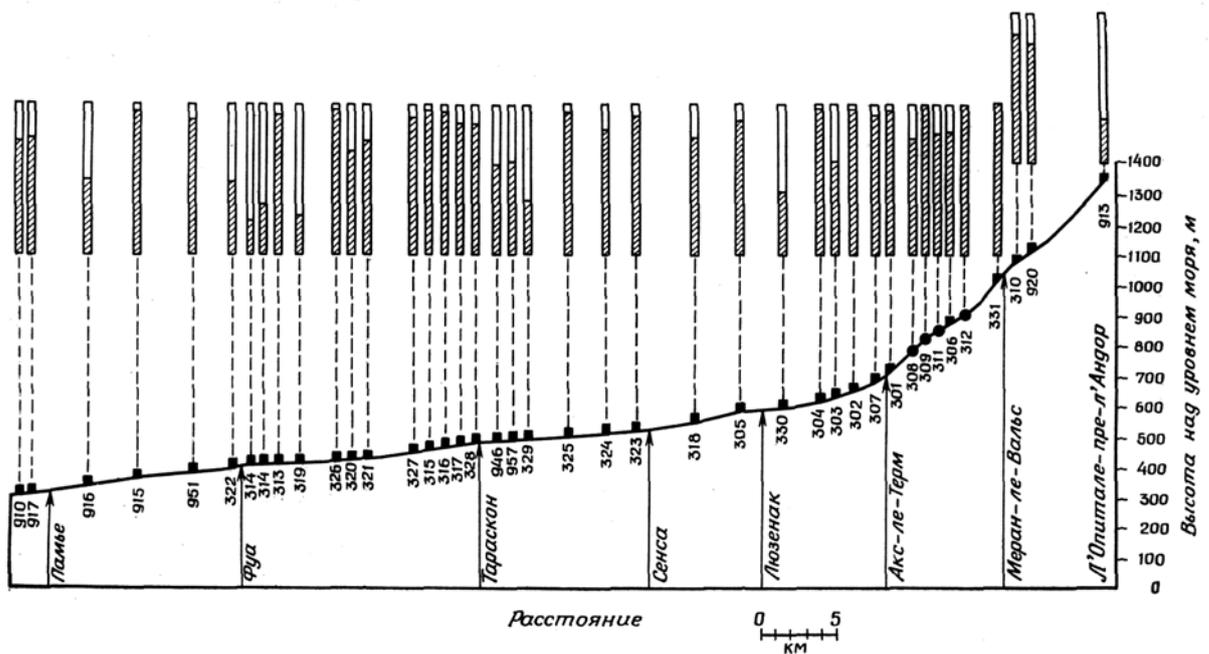


Рис. 13.4. Соотношение полосатых (заштрихованные участки) и бесполосых (белые участки) раковин в колониях *Ceræa nemoralis* в долине реки Аррез в Пиренеях (Франция) (Lamotte, 1951).

Незакономерная локальная расовая изменчивость часто встречается у растений, улиток, бабочек, мышей (рис. 13.5) и в других группах, в которых она коррелирована с популяционной системой колониального типа. Характер изменчивости и его корреляция со структурой популяции представляют собой веские доводы в пользу того, что в таких случаях эффективно действует дрейф генов.

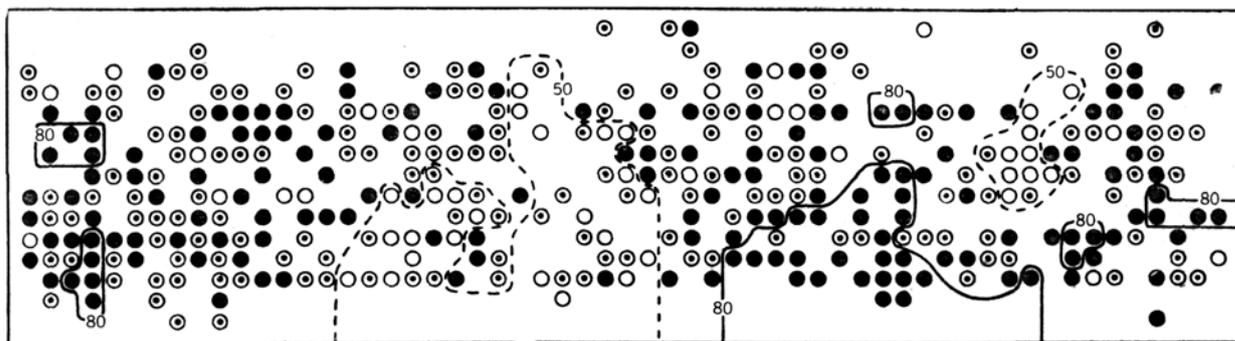


Рис. 13.5. Детальный график распределения трех генотипов по одному ферментному локусу (эстераза-3) у домашней мыши (*Mus musculus*) в одной половине амбара в Техасе (Selander, 1970).

Кружками обозначено местонахождение отдельных мышей в момент поимки (черные кружки — гомозиготы SS, белые кружки — гомозиготы MM, кружки с точкой — гетерозиготы MS). Обратите внимание на скопление сходных генотипов в небольших участках и на локальную дифференцировку по частоте аллелей.

Аллели, определяющие группы крови в популяциях человека

Некоторые из самых веских данных в пользу дрейфа генов природных популяций относятся к человеку. На всем протяжении человеческой истории во многих частях земного шара существовали популяции, величина которых благоприятствовала дрейфу генов. На стадии собирательства и охоты были обычны небольшие, изолированные или полуизолированные популяции, состоявшие из 200—500 взрослых особей. В разных частях света существуют небольшие изолированные сельскохозяйственные или рыболовецкие общины. Некоторые религиозные секты образуют небольшие изолированные популяции, скрещивающиеся внутри себя, потому что религиозные верования запрещают их членам браки с посторонними.

Благодаря большому количеству данных, собранных по группам крови системы *ABO* и других систем в больших и малых популяциях человека, а также простоты генетической основы этих систем, группы крови служат удобным показателем генетического сходства или различия между популяциями.

Интересным примером служит полярное племя эскимосов, обитающих близ Туле на севере Гренландии. Это небольшое племя, в состав которого входит 271 человек, а может быть и менее, на протяжении многих поколений находилось в полной изоляции. До тех пор пока они не встретились с другим племенем эскимосов, обитающим в северной части Баффиновой Земли и затратившим несколько лет на поиски полярных эскимосов, последние считали себя единственными обитателями Земли.

Оказалось, что популяция полярных эскимосов заметно отличается от главных популяций эскимосов по частоте аллелей, определяющих группы крови. В более крупных популяциях гренландских эскимосов частота аллеля I^A составляет 27—40% (табл. 13.2). Сходные частоты аллеля I^A обнаружены в популяциях эскимосов Баффиновой Земли, Лабрадора и Аляски. Но племя

полярных эскимосов отклоняется от этой нормы, так как у них частота аллеля I^A равна 9% (табл. 13.2). Вместе с тем у полярных эскимосов обнаружена крайне высокая частота аллеля I^O по сравнению с частотами этого аллеля в популяциях эскимосов в Гренландии и в других местах (Laughlin, 1950).

Таблица 13.2

Частота аллелей, определяющих группы крови системы АВО у популяций эскимосов в Гренландии (Laughlin, 1950)

Область	Частота аллеля, %		
	I^A	I^B	I^O
Нанорталик, округ Юлианехоб (южная часть Гренландии)	27	3	70
К югу от Нанорталика	35	5	60
Мыс Фарвель	33	3	64
Яковсхавн	29	5	66
Ангмагссалик (восточная часть Гренландии)	40	11	49
Туле (северная часть Гренландии)	9	3	84

Заметная локальная дифференциация по группам крови **АВО** наблюдается также в других небольших изолированных популяциях человека: у племен аборигенов в южной части Австралии, у религиозной секты данкеро в восточной части Северной Америки, у еврейской общины в Риме и у некоторых горных и островных деревенских общин в Японии (Birdsell, 1950; Glass, Sacks, Jahn, Hess, 1952; Dunn, Dunn, 1957; Nei, Imaizumi, 1966).

Религиозная секта данкеро была основана в Германии в начале XVIII века, а позднее ее члены эмигрировали на восток США. Члены этой секты вступают в брак главным образом друг с другом, в результате чего они на протяжении многих поколений оставались репродуктивно изолированными от популяций Германии и Америки, среди которых жили. Некоторые общины данкеро очень малы; в состав одной общины на юге Пенсильвании в период ее изучения в начале пятидесятых годов входило всего 90 взрослых. Весьма примечательно, что пенсильванские данкеро отклоняются от обычных германских и американских популяций по крови и по другим признакам (Glass, Sacks, Jahn, Hess, 1952).

В табл. 13.3 приведены частоты аллелей гена I у пенсильванских данкеро и у родственных им по расовой принадлежности популяций Западной Германии и восточной части США. Совершенно очевидно, что популяции Западной Германии и США сходны по частоте разных генов. Что касается пенсильванских данкеро, то они отличаются как от своих германских предков, так и от своих нынешних американских соседей: частота аллеля I^A у них существенно выше, а аллель I^B близок к вымиранию» (Glass, Sacks, Jahn, Hess, 1952).

Таблица 13.3

Частота аллелей, определяющих группы крови системы АВО, у трех родственных популяций, принадлежащих к кавказской расе (Glass, Sacks, Jahn, Hess, 1952)

Популяция	Частота аллеля, %		
	I^A	I^B	I^O
Данкеры Западной Германии	29	7	64
Данкеры восточной части США	26	4	70
Данкеры в Пенсильвании	38	2	60

Пенсильванские данкеры отличаются от популяций своих предков и своих теперешних соседей и по другим признакам, например по форме мочки уха или по типу волос. В этой маленькой скрещивающейся в себе группе были обнаружены существенные отличия частот аллелей по пяти разным генам от частот, типичных для окружающих популяций (Glass, Sacks, Jahn, Hess, 1952)/.

Аллели гена I не нейтральны в селективном отношении. В некоторых популяциях человека обнаружена положительная корреляция между заболеваемостью язвой желудка и генотипом $I^O I^O$ и между заболеваемостью раком желудка и генотипами $I^A I^A$ и $I^A I^O$. Данные о селективном значении аллелей гена I используют иногда в качестве довода против дрейфа генов. Этот довод основан, однако, на неверном представлении о том, что дрейф генов и отбор — взаимоисключающие силы, а поэтому его нельзя считать убедительным.

Заключение

Вывод о том, что в маленьких популяциях частоты аллелей в значительной степени регулируются дрейфом генов, вытекает из вероятностных законов и подтверждается результатами экспериментальных исследований. Следующий вопрос касается возможной роли дрейфа генов в природных популяциях. Играет ли дрейф генов существенную роль в эволюции?

Этот вопрос стоял в центре длительной дискуссии между современными специалистами по теории эволюции. Участников этой дискуссии можно грубо разделить на две партии: «верующих» «неверующих». По моему мнению, «неверующие» выдвинули сколько слабых возражений и неверных выводов. Например, часто утверждается, что если можно доказать действие отбора в данной популяции, то тем самым исключается дрейф генов, так как необходимость в нем отпадает (Fisher, Ford, 1947; Ford, 1955, 1964; Mayr, 1963). Подобное рассуждение исходит из того, что предметом спора служит дилемма: дрейф генов или отбор, причем отбор всегда побеждает; к тому же оно отвлекает внимание от более важного в эволюционном отношении предмета спора: отбор и дрейф генов или же один только отбор?

Рассмотрим в качестве примера ген I в небольших изолированных популяциях человека. Противники дрейфа заявляют, что если в этих популяциях

действует отбор, то дрейф уже не нужен. Однако никто не считает дрейф единственным фактором, регулирующим частоты аллелей гена в небольших изолированных популяциях; утверждается лишь, что дрейф генов — один из факторов, действующих в таких ситуациях.

Еще одно возражение, часто выдвигаемое против роли дрейфа генов, состоит в том, что эффективность этого фактора в природных популяциях не была доказана. При этом правила, касающиеся получения данных в экспериментальных популяциях, неправомерно распространяют на гораздо более сложные ситуации в природе. Мы не можем регулировать переменные факторы в природных популяциях подобно тому, как мы это делаем в экспериментах, а поэтому мы не можем точно идентифицировать и охарактеризовать количественно все факторы, действующие в природе. Однако мы можем искать в природе ситуации, совместимые (или несовместимые) с теоретическими или экспериментальными данными.

Наилучшим доказательством значения дрейфа генов в микроэволюции служит характер случайной локальной дифференциации в серии перманентно или периодически изолированных маленьких колоний. Дифференциация подобного типа многократно обнаруживалась в различных группах животных и растений, популяции которых представляют собой систему колоний. Эта дифференциация, если и не доказывает, то по крайней мере сильно склоняет к мнению о том, что дрейф генов играет важную роль в популяционных системах такого типа.