

21-3028

НА ДОМ НЕ ВЫДАЕТСЯ

Л. А. Животовский

ГЕНЕТИКА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

21-03028



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

**ИНСТИТУТ ОБЩЕЙ ГЕНЕТИКИ ИМ. Н. И. ВАВИЛОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**



Л. А. ЖИВОТОВСКИЙ

ГЕНЕТИКА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

**Учебник рекомендован
Учёным советом Института общей генетики им. Н. И. Вавилова
РАН для студентов и аспирантов разных специальностей,
интересующихся проблемами генетики популяций**

**Москва
2021**

УДК 575; 574; 573; 502/504; 51-76
ББК 28; 26; 18
Ж 67

Рецензенты:

М. В. Мина, д-р биол. наук, профессор, ИБР РАН, г. Москва;
S. Yu. Gavrilets (С. Ю. Гаврилец), PhD, Disting. Prof., Univ.
of Tennessee, USA

Животовский, Л. А.

Ж67 Генетика природных популяций / Л. А. Животовский ; Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова Российской академии наук. — Йошкар-Ола : Типография «Вертикаль», 2021. — 600 с. ; ил.

ISBN 978-5-905314-61-2

Учебник предназначен для студентов, магистров, аспирантов и молодых учёных, приступающих к изучению генетики популяций, независимо от их базового образования. Просто и доступно изложены основные положения генетики популяций, иллюстрированные многочисленными примерами, рисунками и фотографиями, преимущественно авторскими. Делается акцент на эколого-географической организации внутривидовой генетической изменчивости в дикой природе. Многочисленные постраничные сноски и ссылки на литературу позволяют получить более широкое представление об обсуждаемом предмете; также даны английские эквиваленты основных терминов. Желющие углубиться в математическую теорию могут обратиться к Приложениям в главах. По ходу изложения даются фотографии и краткие научные биографии учёных, внесших большой вклад в обсуждаемые проблемы.

УДК 575; 574; 573; 502/504; 51-76
ББК 28; 26; 18

ISBN 978-5-905314-61-2

© Л. А. Животовский, 2021



Оглавление

<i>Мина М. В.</i> Рецензия на рукопись книги Л. А. Животовского «Генетика природных популяций»	12
<i>Гаврилец С. Ю.</i> Рецензия на рукопись учебника Л. А. Животовского «Генетика природных популяций»	13
Предисловие	14

ЧАСТЬ I. ВИД, СРЕДА, ПОПУЛЯЦИЯ

Глава 1. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ВИД И ИЗМЕНЧИВОСТЬ	18
1.1. Особи и виды	18
1.2. Становление понятия «вид»: от Линнея до Дарвина	19
Линней: неизменность видов и систематика	19
Ламарк: виды эволюционируют	21
Дарвин: эволюционная дивергенция признаков	22
Филогенетическое дерево	26
1.3. Критерии вида	29
Биологический критерий вида	29
Морфологический критерий вида	30
Определение понятия «вид»	33
1.4. Изменчивость вида	33
Различия между видами	34
Внутривидовая изменчивость	37
1.5. Генетические маркеры вида	38
Заключение	43
Глава 2. СРЕДА ОБИТАНИЯ И ПОДРАЗДЕЛЁННОСТЬ ВИДА	46
2.1. Ареал вида	47
Гетерогенность среды обитания	47
Среда обитания и жизненные формы	49
2.2. Факторы среды и адаптация к ним	50
Основные абиотические факторы	50

Биотические факторы	57
Антропогенные факторы	57
2.3. Градиенты среды и экологические правила	58
2.4. Жизненные стратегии	60
2.5. Подразделённость вида	62
Географическая подразделённость	62
Сезонные формы	66
Подразделённость среды обитания	67
2.6. Зачем нам природное разнообразие?	69
Заключение	73
Глава 3. ПОПУЛЯЦИЯ	74
3.1. О термине «популяция»	75
3.2. Понятие популяции — примеры	76
3.3. Аксиомы популяции	86
Интуитивное представление о популяции и аксиомы	86
Анализ популяционных аксиом	87
Формулировка понятия «популяция»	88
Генофонд популяции	89
3.4. Критерий популяции	92
3.5. Типы популяций	94
Регулярные популяции	94
Иррегулярные популяции	95
Изоляты	95
Панмиксные популяции	101
Интерпретации понятия «популяция»	101
3.6. Популяционная структура вида	102
Графические схемы подразделения вида	103
Факторы популяционно-генетической подразделённости вида	105
3.7. Природные популяции	106
Сохранять природные популяции?	106
Популяции: география, экология, генетика	108
Экогеографические единицы (ЭГЕ)	110
Примеры экогеографических единиц	112
Иерархическая структура вида на основе ЭГЕ	121
Экогеографическая единица как базовая единица запаса вида	122
3.8. Выборки как важнейший этап полевого популяционного исследования	122
Выборка	123
Объём выборки	125
Случайная выборка	126
Случайность выборки по отношению к признакам	127
Повторные выборки	128
Заключение	129

ЧАСТЬ II. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ

Глава 4. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ	132
4.1. Внутривидовое разнообразие	133
Признак и фенотип	133
Генетическая изменчивость	133
4.2. Полиморфизм	135
Общее понятие полиморфизма	135
Генетический полиморфизм	136
Молекулярный полиморфизм: исторические сведения	138
Локусы, аллели, гаплотипы	140
4.3. Генотипирование	143
Выборка, генотипы, аллели	143
Аллельное разнообразие	145
Изменчивость генома	146
4.4. Частоты генотипов и частоты аллелей	146
Частоты генотипов и аллелей	147
Формализация представления частот аллелей	148
Пул генотипов и пул аллелей	150
Частые, редкие и приватные аллели	151
4.5. Меры генетического разнообразия	151
Меры аллельного разнообразия	152
Оценка полиморфизма по совокупности локусов	155
Изменчивость нуклеотидных последовательностей	156
Сеть и филогения гаплотипов	157
Генетические дистанции	159
Заключение	165
<i>Приложение. Полиморфизмы</i>	166
Глава 5. ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ	178
5.1. Жизненный цикл и моделирование популяционно-генетической динамики	179
5.2. Уравнения динамики	183
Дискретная модель	183
Непрерывная модель	186
5.3. Динамическое равновесие и его устойчивость	187
Положение равновесия	187
Устойчивость состояния равновесия	188
Нестационарные динамические системы	189
5.4. Случайные процессы в популяциях	190
Случайные вариации динамического процесса	191
Марковский стохастический процесс	192
Уравнение стохастической динамики	193
Заключение	196
<i>Приложение. Элементы теории динамических систем</i>	197

Глава 6. НУЛЬ-МОДЕЛЬ ХАРДИ-ВАЙНБЕРГА	202
6.1. Факторы популяционной динамики	202
6.2. Модель Харди-Вайнберга	204
6.3. Теорема Харди-Вайнберга и эволюционное учение Дарвина	205
6.4. Важность соотношений Харди-Вайнберга	207
6.5. Интерпретация соотношений Харди-Вайнберга	210
6.6. Нарушение соотношений Харди-Вайнберга в популяциях	211
6.7. Эффект Валунда	214
Заключение	215
<i>Приложение. Соотношения Харди-Вайнберга: модели и методы</i>	216
Глава 7. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕКОМБИНАЦИЯ КАК ФАКТОР ГЕНОМНОЙ ДИНАМИКИ	228
7.1. Сцепление и рекомбинация	228
7.2. Гаплотипы и мультилокусные генотипы	231
Сцепление и гаплотип	231
Двухлокусные генотипы	232
Структура двойной гетерозиготы	233
Важность различия <i>цис</i> - и <i>транс</i> -фаз у двойных гетерозигот	235
7.3. Неравновесие по сцеплению	235
Меры неравновесия по сцеплению	236
Неравновесие D и его нормировка r	237
Равновесие по сцеплению	238
7.4. Рекомбинация и мультилокусная динамика	239
Мультилокусная нуль-модель	239
Неравновесие по сцеплению и соотношения Харди-Вайнберга	240
Динамика неравновесия по сцеплению	241
Структура мультилокусных генотипов при равновесии по сцеплению ...	243
7.5. Сцепление и межлокусные ассоциации	244
Рекомбинация и динамика неравновесия по сцеплению	244
Визуализация неравновесий на хромосомной карте	246
Заключение	247
<i>Приложение. Элементы теории рекомбинации</i>	249
Глава 8. СЛУЧАЙНЫЙ ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДРЕЙФ	252
8.1. Генетический дрейф как броуновское движение	253
Броуновское движение	253
Генетический дрейф	254
8.2. Эффективный размер популяции	257
Репродуктивная численность популяции	258
Неравная численность полов	260
Вариабельность числа потомков	262
Пloidность генома	263

8.3. Отличительные черты генетического дрейфа	265
Определение генетического дрейфа	265
Вероятностная природа генетического дрейфа	265
Дрейф как стохастический процесс	267
8.4. Динамика внутри- и межпопуляционного разнообразия при дрейфе	269
Уменьшение внутрипопуляционного аллельного разнообразия	270
Увеличение межпопуляционных различий	273
8.5. Принцип основателя	275
8.6. Генетическое горлышко бутылки	281
8.7. Выживают ли малые популяции?	286
Заключение	289
<i>Приложение. Модели генетического дрейфа</i>	291
Глава 9. МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС В ПОПУЛЯЦИЯХ	302
9.1. О понятии «мутация»	302
9.2. Пример мутации: альбинизм	306
9.3. Классификация мутаций	310
Изменения в структуре ДНК	310
Влияние мутаций на приспособленность	310
Классификация мутаций по приспособленности	313
Мутационные модели	314
9.4. Частота возникновения мутаций	314
Темпы нуклеотидных замен на репликацию	315
Темпы точечных мутаций на поколение	317
9.5. Судьба единичных мутаций в популяции	320
Регистрация мутаций	321
Вероятность утери возникших мутаций	323
Транзитный полиморфизм	324
9.6. Теория нейтральности	325
Вероятность фиксации мутаций	326
Основная теорема теории нейтральности	327
Молекулярные часы	328
9.7. Динамика повторных мутаций	330
Вклад мутационного процесса в аллельное разнообразие популяций	330
Баланс мутаций и генетического дрейфа	331
Заключение	333
<i>Приложение. Модели динамики мутантных аллелей</i>	334
Глава 10. МИГРАЦИЯ И ГЕННЫЕ ПОТОКИ	342
10.1. Основные понятия	342
Миграция	342
Поток генов	343
Влияние генных потоков на генетические различия между популяциями	345
Генные потоки и уравнение динамики частот аллелей	346

10.2. Прогнозирование последствий генных потоков	348
10.3. Оценка темпа прошлых генных потоков	350
10.4. Оценка длительности воздействия генного потока	353
10.5. Скорость сближения реципиентной и донорской популяций	357
10.6. География генных потоков	359
10.7. Филогеография	362
10.8. Модели генных потоков	365
Заключение	368
<i>Приложение. Аллельная динамика под действием генных потоков</i>	<i>369</i>
Глава 11. РОДСТВО, РОДОСЛОВНЫЕ, ИНБРИДИНГ	376
11.1. Идентичность по происхождению	378
11.2. Коэффициент родства	380
Родство между родителями и детьми	381
Родство между другими родственниками	382
11.3. Инбридинг	384
IBD-аллели и инбридинг	384
Коэффициент инбридинга	385
Пути передачи IBD-аллелей потомкам	386
Оценка коэффициента инбридинга в сложных родословных	389
11.4. Инбридинг в популяциях	391
Частоты генотипов при инбридинге	391
Самооплодотворение	392
11.5. Минусы и плюсы инбридинга	393
Негативные последствия инбридинга	393
Положительные стороны инбридинга	398
Эволюционные минусы и плюсы самооплодотворения	399
11.6. Другие системы скрещивания	401
Заключение	402
<i>Приложение. Инбридинг и частоты генотипов</i>	<i>403</i>
Глава 12. ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ И ОТБОР	404
12.1. Борьба за существование, отбор и генетика	404
Борьба за существование	404
Отбор	405
Генетическая динамика при отборе	407
12.2. Генетическая концепция приспособленности	409
Приспособленность особи	409
Приспособленность генотипа	410
12.3. Динамика частот аллелей при отборе	413
Коэффициенты отбора	413
Уравнения динамики	414
Фундаментальная теорема Фишера	414
Генетический груз	417

12.4. Борьба человека и малярии по правилам отбора — первый раунд	418
Эволюционная война с малярийным плазмодием	419
Балансовый отбор по аллелю <i>S</i>	421
Генетический груз	422
Смена среды обитания	423
12.5. Борьба человека и малярии по правилам отбора — второй раунд	426
Война с малярийным комаром	427
Пути достижения комарами резистентности к инсектицидам	428
Популяционно-генетическая модель эволюции резистентности	431
Принцип Красной Королевы — третий и последующие раунды	433
12.6. Отбор против повторных вредных мутаций	434
Модель отбора	435
Рецессивные мутации	436
Доминантные мутации	438
Динамика вблизи мутационно-селекционного баланса	439
Отбор и дрейф	439
Мутационный груз	440
Заключение	442
<i>Приложение. Модели отбора</i>	443

ЧАСТЬ III. ПОПУЛЯЦИЯ: ГЕОГРАФИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ГЕНЕТИКА

Глава 13. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ: НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И СРЕДА	460
13.1. Фенотипическая и генотипическая изменчивость	460
Понятие количественного признака	461
Генотипическая изменчивость	464
Зелёная революция как пример успешного признака	466
13.2. Основные компоненты фенотипической изменчивости	469
Фенотипическая вариация	469
Генотипическая вариация	470
13.3. Аддитивная и доминантная вариация признака	472
Средний эффект аллеля	472
Аддитивная вариация	473
Доминантная вариация	474
13.4. Лабильность генетических параметров количественного признака	475
13.5. Межлокусные взаимодействия и эпистатическая вариация	477
13.6. Стохастичность онтогенеза и средовая изменчивость	481
Различие между монозиготными близнецами как пример	482
Эпигенетические различия	483
Различия по морфофизиологическим признакам	485
Общая среда	485
13.7. Наследуемость признака	486
Наследуемость в широком и узком смысле	486
Свойства показателя наследуемости	488
Интерпретация показателей наследуемости	490
Заключение	492

Глава 14. ОРГАНИЗМ = ГЕНОМ × СРЕДА	494
14.1. Вклад наследственности и среды в признак	494
14.2. Фенотипическая пластичность	497
Норма реакции	497
Соответствие генотипа и фенотипа	499
Микрогетерогенная среда	500
Дискретность онтогенеза	502
14.3. Взаимодействие «генотип × среда»	503
Меняющаяся среда	504
Взаимодействие «генотип × среда»	505
Модель возникновения взаимодействия «генотип × среда»	508
14.4. Экологическая ниша	509
Понятие экологической ниши	510
Модель экологической ниши	510
Эволюция экологической ниши	512
Принцип конкурентного исключения	513
14.5. Вариабельность среды и микроэволюция	514
Заключение	518
Глава 15. ПУТИ МИКРОЭВОЛЮЦИИ	520
15.1. Микроэволюция — многофакторный процесс	521
Адаптивные процессы — это решение поставленных Природой задач	524
Пример: адаптация человека к солнечной радиации	525
Отбор по пигментации кожи	526
Генетические изменения при расселении человечества	528
15.2. Отбор по количественным признакам	530
Направленный отбор	532
Нормализующий отбор	535
Интеграция мультилокусной изменчивости при отборе	538
Средние особи по комплексу признаков и модальный отбор	540
Дизруптивный отбор	541
Внутрипопуляционные преобразования при фенотипическом отборе	544
15.3. Мультилокусная динамика	545
Мультилокусный отбор	546
Эволюция рекомбинации	549
Эффект попутного транспорта	551
15.4. Адаптивный ландшафт	552
Фундаментальная теорема естественного отбора	553
Концепция смещающегося баланса	556
Дырчатый ландшафт	559
Заключение	561
Послесловие	564
Цитированная литература	566
Указатель терминов	592
Краткие биографии	598