

## НАУЧНЫЕ ДИСКУССИИ

### «КОШМАР ХОЛДЕЙНА» — ФИКЦИЯ. РЕПЛИКА Б. М. МЕДНИКОВУ

А. П. РАСНИЦЫН

Рассмотрено понятие субституционного груза. Показано, что это искусственная конструкция, не отражающая реальных явлений.

Б. М. Медников (1987) вновь поднимает вопрос о субституционном грузе, рассматривая его, вслед за рядом авторов, начиная с Холдейна (Haldane, 1957), как реальную и серьезную проблему для селекционизма. Эта проблема, уже склонившая некоторых исследователей к попытке ревизии селекционизма (Кимура, 1985), выглядит столь серьезной, что впору переименовать ее, пользуясь хорошо известной аналогией, из дилеммы Холдейна, как ее называет Медников, в «кошмар Холдейна». Однако в действительности эта проблема — фикция; это даже не ошибочное заключение, как «кошмар Дженкина», а просто артефакт, одно из следствий неудачной системы обозначений.

Субституционный груз<sup>1</sup> — это снижение средней приспособленности популяции в период замещения менее приспособленных генотипов более приспособленными под действием отбора. Снижение возникает, когда приспособленность лучшего генотипа из числа конкурирующих в популяции принимается всегда равной единице, а приспособленность других генотипов — меньшей единицы. Соответственно средняя приспособленность популяции в таких моделях также в норме меньше единицы и лишь в идеальных случаях достигает ее. Поэтому появление в популяции нового, более приспособленного генотипа автоматически заставляет переопределить приспособленность всех других генотипов в сторону уменьшения, и тем в большей степени, чем более новый генотип превосходит старые по приспособленности. В результате происходит снижение средней приспособленности популяции, что и именуется субституционным грузом. Но если фиксация даже единственной мутации под действием отбора сопряжена с заметными потерями в приспособленности, то параллельно идущие процессы фиксации нескольких аллелей должны быть непосильным бременем для популяции. Противоречие между этим выводом и наблюдаемыми темпами изменений послужило причиной разработки нейтралистской гипотезы (Кимура, 1985), однако противоречие это мнимое, поскольку само понятие субституционного груза противостоит естественно. Действительно, оно предполагает, что даже в неизменных условиях, в результате самого по себе появления более приспособленного нового генотипа приспособленность популяции будет снижена, причем это снижение возникнет уже в самом начале процесса, когда новый генотип еще слишком редок, чтобы оказать какое-либо влияние на среднюю приспособленность популяции. Таким образом, в рассматриваемой модели появление лучшего генотипа приводит к снижению приспособленности популяции, что противоречит здравому смыслу. Этот нонсенс — следствие требуемого моделью произвольного переопределения приспособленности одного генотипа в зависимости от одного только присутст-

<sup>1</sup> Проблемы, связанные с другими формами генетического груза, подробно рассмотрены Р. Левонтиным (1978) и Мэйнардом Смитом (1981) и здесь не затрагиваются.

вия некоторого другого генотипа в популяции, даже если не предполагается какого-либо влияния последнего на приспособленность первого. Это и позволяет считать субституционный груз артефактом. Избавиться от него нетрудно, отказавшись от требования всегда приравнивать к единице приспособленность лучшего генотипа в популяции.

Автор признателен А. Г. Креславскому за критику первоначального текста.

#### ЛИТЕРАТУРА

*Кимура М.* Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 396 с.

*Левонтин Р.* Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 352 с.

*Медников Б. М.* Проблема видообразования и адаптивные нормы//Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48. С. 15—26.

*Мэйнард Смит Дж.* Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 272 с.

*Haldane J. B. S.* The cost of natural selection//J. Genet. 1957. V. 55. S. 511.

Палеонтологический институт  
АН СССР, Москва

Поступила в редакцию  
24.IV.1987