
8. ĢENĒTISKIE PROCESI POPULĀCIJĀS

Līdzšinējā kursā apskatījām noteiktu vecāku formu krustošanās rezultātus, kurus apraksta Mendela un Morgana likumi. Tomēr dabā viena vecāku pāra pēcnācēji nekad nav izolēti no pārējiem savas sugas pārstāvjiem, un tādējādi ikvienā sugā realizējas ļoti dažādi indivīdu krustošanās varianti gan vienas paaudzes ietvaros, gan starp dažādu paaudžu īpatņiem.

Par sugu sauc indivīdu grupu, kuru genotipi veido vienotu, vēsturiski radušos, koadaptētu sistēmu un kuriem tāpēc ir daudzas kopējas vai līdzīgas galvenās pazīmes. Suga ir slēgta sistēma, jo tā ir ģenētiski izolēta no citām sugām; hibrīdi starp sugām vai nu vispār neveidojas, ir sterili, vai arī tiem ir zema dzīvotspēja. Suga eksistē populāciju formā. Par populāciju sauc mazāko vienas sugas īpatņu kopu, kas spēj pastāvēt evolucionāri ilgā laika periodā, apdzīvo noteiktu teritoriju, izveido patstāvīgu ģenētisku sistēmu un ieņem specifisku ekoloģisko nišu. Populācija parasti ir telpiski nošķirta no citām tās pašas sugas īpatņu kopām.

Ģenētikas nozari, kas pēta ģenētikas likumu darbību populācijās, sauc par populāciju ģenētiku. Populāciju ģenētikai ir īpaša vieta bioloģijas zinātņu sistēmā: tā ir mūsdienu evolūcijas mācības stūrakmens. Ar populāciju ģenētikas atziņām var izskaidrot, kādā veidā organismu populācijās individuālā mainība pārvēršas grupu mainībā telpā un laikā.

Populācija ir evolūcijas elementārā vienība, jo spēj mainīt savu gēnu alēļu sastāvu (indivīdu bojāejas vai savairošanās rezultātā) un potenciāli ir nemirstīga (paaudžu maiņas rezultātā), turpretī organisms nespēj mainīt savu genotipu un bez tam tā eksistence ir īslaicīga.

Populācija veidojas eksistences apstākļu ietekmē, savstarpēji iedarbojoties iedzimtībai, mainībai un izlasei. Populāciju veidošanās ir īpatnējs sugas precīzās pielāgošanās veids konkrētiem vides apstākļiem. Populācijas var veidoties arī mākslīgās izlases rezultātā — tās ir augu vai dzīvnieku šķirnes.

8.1. VAIROŠANĀS SISTĒMAS

Reālās populācijas dabā ir ļoti dažādas atkarībā no tā, vai notiek un cik intensīva ir alēļu apmaiņa starp indivīdiem, t. i., atkarībā no organismu vairošanās veida. Visciešākās saites starp indivīdiem ir ideālā panmiktiskā populācijā. Panmiksija ir tāds

krustošanās veids, kad visas indivīdu krustojumu kombinācijas ir vienlīdz iespējamās. Ideāla panmiksija dabā vērojama reti — parasti sugām, kurās ir daudz īpatņu un tie ir kustīgi, piemēram, īsknābja kairai *Uria aalge*, kas ir pamatsuga ziemeļu putnu tirgos. Vairākumā reāli eksistējošo dzīvnieku un augu sugu vairošanās sistēmās ir novirzes no panmiksijas. Izšķir piecas galvenās šādu noviržu formas: 1) vicinisms — svešapaugļošanās (krustošanās) galvenokārt starp telpiski tuvākajiem indivīdiem; noved pie inbrīdina, 2) autogāmija — vairošanās pašapaugļošanās ceļā, visciešākā inbrīdina forma, 3) ģenētiskā nesavienojamība — ģenētiski līdzīgu indivīdu nespēja krustoties (sk. 6.2.3. nod.); novērš inbrīdingu, 4) apomikse — jaunā organisma rašanās no dzimumšūnas, bet bez apaugļošanās (sk. 1.9.3. nod.); pēcnācēji ģenētiski gandrīz vienmēr atkārtoti mātes organismu, 5) agāmija — bezdzimumiskā vairošanās, jaunā organisma rašanās no mātes organisma somatiskās šūnas vai šūnu grupas (sk. 1.9. nod.); pēcnācēji pilnīgi identiski mātei, veido klonu.

Vairumā sugu ir sastopamas divas un vairākas vairošanās formas.

Jebkura inbrīdina forma, bet it īpaši pašapaugļošanās visbeidzot noved pie populācijas sadalīšanās tirajās līnijās. To pierāda sekojošs aprēķins. Ja pieņem, ka sākotnēji krustoti vecākorganismi: $AA \times aa$, F_1 paaudzē visiem pēcnācējiem (100%) ir jābūt heterozigotām, Aa . Pēc pašapaugļošanās F_2 paaudzē iegūst šādu pēcnācēju sadalījumu: 50% homozigotisku indivīdu (25% AA un 25% aa) un 50% heterozigotisku indivīdu Aa . Ar katru nākošo paaudzi heterozigotu sastopamība populācijā turpina samazināties divkārtīgi: F_3 to ir jau tikai 25% no indivīdu kopskaita, F_4 — 12,5%, F_5 — 6,25%, F_6 — 3,12%, F_7 — 1,6% utt. Tomēr jāatceras, ka tirās līnijās, kas veido vienu populāciju, savstarpēji nav pilnīgi izolētas; vidēji 1—5 procentos gadījumu notiek «tipisko» pašapputes augu svešappute neparastu laika apstākļu dēļ vai ar kukaiņu līdzdalību. Dabiskās izlases dēļ starp tirajām līnijām notiek konkurence, un rezultātā katrā reālā populācijā izveidojas noteikts tīro līniju kvalitatīvais un kvantitatīvais sastāvs, kas vislabāk atbilst konkrētajiem dabas apstākļiem.

Ja suga vairojas tikai bezdzimumiski (kas dabā ir ārkārtīgi reta un, šķiet, sekundāra parādība), izlases objekts populācijā ir atsevišķi kloni. Šai gadījumā populācijas ģenētiskā viengabalainība ir visai vāja un populācijas struktūru uztur dabiskā izlase, formējot dažādo klonu savstarpējās attiecības. Tas pats attiecas uz sugām, kas vairojas apomiktiski.

8.2. PANMIKTISKĀS POPULĀCIJAS ĢENĒTISKĀ STRUKTŪRA

Vissarežģītāk ģenētikas likumi izpaužas populācijās, kur valda pilnīga vai tikai daļēji ierobežota panmiksija. Pavirši vērojot, dabā visi vienas populācijas indivīdi šķiet savstarpēji vienādi. Tomēr,

veicot ģenētisko analīzi, parādās indivīdu genotipiskā daudzveidība. 1926. gadā padomju ģenētiķis un entomologs S. Četverikovs rakstā «Par dažiem evolūcijas procesa momentiem no mūsdienu ģenētikas viedokļa» parādīja, ka savvaļas sugās plaši izplatītas recesīvas mutācijas heterozigotiskā stāvoklī. S. Četverikovs savāca apaugļotas savvaļas drozofilu mātītes un no katras ieguva vairākas pēcnācēju paaudzes. No 239 mātītēm 32 izrādījās dažādu recesīvu morfoloģisko mutāciju nesējas (citu veidu mutācijas neuzskaitīja). Ja notiek radnieciskā krustošanās jeb inbrīdings, recesīvā mutācija, ko abi krustojušie indivīdi saņēmuši no sava kopējā priekšteča, var nonākt homozigotiskā stāvoklī un izpausties fenotipā (skat. 8.4.5. un 9.2.2. nod.). Dabā tas notiek tādās populācijās, kurās ir mazs indivīdu skaits (piemēram, uz salām vai citās ģeogrāfiski izolētās vietās). S. Četverikova darbi bija populāciju ģenētikas kā atsevišķas ģenētikas nozares pamatā.

Populācijā tieši novērot var tikai fenotipus. Tādēļ populāciju pētīšanas pamats ir organismu pazīmju kvalitatīvs un kvantitatīvs apraksts ar morfoloģisko, fizioloģisko un biokīmisko metožu palīdzību. Populācijas ģenētisko sistēmu palīdz novērtēt arī citogēnētiskās metodes, pēc kurām indivīda fenotipiskās pazīmes salīdzina ar viņa hromosomu komplekta īpatnībām. Kā vienmēr, kad ir darīšana ar objektu kopu, pilnīgi nepieciešama ir matemātisko metožu izmantošana. Ar tām ne tikai atrod populācijas parametrus, bet dod arī ģenētisko procesu kvantitatīvo aprakstu, kuri tiešai novērošanai nav pieejami. To var izdarīt, ja ir zināms, kāda sakarība pastāv starp genotipiem un tiem atbilstošajiem fenotipiem.

Piemēram, cilvēkam ir asins grupu sistēma *MN*. Asins grupas šajā sistēmā var noteikt ar asins imunoloģisko analīzi. Ir trīs asins grupas, kuras atkarīgas no viena gēna *L* divām alēlēm L^M un L^N . Genotips $L^M L^M$ dod asins grupu *M*, genotips $L^N L^N$ — *N*, bet heterozigotām $L^M L^N$ ir *MN* grupa. Piemēram, izpētot 500 cilvēku lielā populācijā *MN* asins grupu sistēmu, izrādījās, ka 15 no tiem bija *M* grupa, 148 — *MN* grupa un pārējiem 337 — *N* grupa. No šiem skaitļiem var aprēķināt katras asins grupas un tai atbilstošā genotipa relatīvo frekvenci populācijā (sk. 8.1. tab.).

Tāpat var aprēķināt arī abu alēļu — L^M un L^N frekvences šajā populācijā. Katram indivīdam ar *M* grupu ir divas alēles L^M , ar *N* grupu — divas alēles L^N , bet heterozigotai ar *MN* grupu — viena

8.1. tabula

MN sistēmas asins grupu frekvence populācijā

Asins grupa	Genotips	Indivīdu skaits	Frekvence
<i>M</i>	$L^M L^M$	15	0,030
<i>MN</i>	$L^M L^N$	148	0,296
<i>N</i>	$L^N L^N$	337	0,674

L^M un viena L^N alēle. Kopējais alēļu skaits populācijā ir divas reizes lielāks par cilvēku skaitu, šajā gadījumā — $500 \cdot 2 = 1000$. Alēles L^M frekvence: $(15 \times 2 + 148) : 1000 = 0,178$. Alēles L^N frekvence $(337 \times 2 + 148) : 1000 = 0,822$). Pie tāda paša rezultātā var nonākt arī, aprēķinām izmantojot genotipu relatīvās frekvences. Tādā gadījumā alēles L^M frekvenci aprēķina šādi — $0,030 + 0,296 : 2 = 0,178$ un alēles L^N frekvenci — $0,674 + 0,296 : 2 = 0,822$.

Arī multiplā alēlisma gadījumos genotipu un gēnu alēļu frekvences aprēķina analogiski. Katras alēles frekvence ir vienāda ar homozigotu frekvenci plus puse no visu dotās alēles kompaundu frekvencu summas. Raksturojot populāciju, ērtāk ir aprēķināt alēļu frekvences nekā genotipu frekvences, jo alēļu vienmēr ir mazāk nekā iespējamo genotipu.

Saskaņā ar mūsdienu uzskatiem savvaļas populācijas vairumā lokusu satur dažādas alēles ar dažādām frekvencēm un lielākā daļa indivīdu ir heterozigotiski daudzos lokusos. Pie tam gandrīz visi indivīdi ir apmierinoši pielāgoti dzīves apstākļiem. Tādējādi nav iespējams izdalīt kādu vienu «normālo» jeb «ideālo» genotipu (pieņemam, ne $L^M L^M$, ne $L^N L^N$, ne $L^M L^N$). Eksistē arī daudzas neapšaubāmi kaitīgas mutantās alēles. Taču tās sastopamas ļoti reti, jo tās atsiņā izlase un evolūcijā tām ir niecīga nozīme.

Populācijas apslēpto mainību var atklāt ar ģenētiskās analīzes metodēm, no kurām galvenā šai gadījumā ir inbrīdings. Inbrīdīga rezultātā palielinās homozigotisko formu skaits, un tām izpaužas recesīvie gēni. Populācijas mainību ērti atklāt arī, analizējot proteīnus ar elektroforēzi gēlā un citām metodēm, ar kurām var atšķirt viena fermenta vai kāda cita proteīna paralēlās formas (t. s. alofermentus). Šīs formas savstarpēji atšķiras pēc aminoskābju secības, un tās kodē viena gēna dažādas alēles.

Populācijas ģenētisko mainību raksturo tās heterozigotāte (H_z). To aprēķina kā indivīdu vidējo frekvenci, kuri ir heterozigotiski noteiktos lokusos. Vispirms aprēķina heterozigotisko indivīdu frekvenci katrā lokusā atsevišķi, tad aprēķina vidējo vērtību. Pieņemsim, ka populācijā ir izpētīti četri lokusi, kuros heterozigotu frekvences ir 0,25; 0,42; 0,09 un 0. Tad $H_z = (0,25 + 0,42 + 0,09 + 0) : 4 = 0,19$. H_z rāda varbūtību, ka dotais lokuss populācijā būs heterozigotiskā stāvoklī. H_z var rēķināt tikai tādām populācijām, kuru krustošanās sistēma ir tuva panmiktiskai. Turpretī noviržu gadījumā populācijā lielākais vairums ir homozigotisku indivīdu, lai gan dažādu tīro līniju, klonu pārstāvji var nest viena gēna dažādas alēles, un populācijas kopējā ģenētiskā daudzveidība ir liela. Šādos gadījumos populāciju raksturo ar sagaidāmo heterozigotāti (H_z_s), kuru nosaka pēc alēļu frekvencēm, pieņemot, ka notiek panmiksija. Piemēram, konstatēts, ka pašapputes augu populācijā kādā lokusā ir četras alēles ar frekvencēm f_1, f_2, f_3 un f_4 . Ja populācijā valdītu panmiksija, homozigotisko genotipu frekvences pēc Kāsla—Hārdija—Veinberga likuma (sk. 8.3. nod.) būtu: f_1^2, f_2^2, f_3^2 un f_4^2 . Pārējie indivīdi būtu dažādi kompaundi. Tad $H_z_s = 1 - (f_1^2 + f_2^2 + f_3^2 + f_4^2)$. Piemēram, ja alēļu frekvences kādā lokusā ir 0,40; 0,30; 0,20; 0,10, tad

$$Hz_s = 1 - (0,40^2 + 0,30^2 + 0,20^2 + 0,10^2) = 1 - (0,16 + 0,09 + 0,04 + 0,01) = 1 - 0,30 = 0,70.$$

Jo vairāk proteīnu (t. i., kodējošo gēnu) analizē, jo populācijas raksturojums ir objektīvāks. Empīriski ir noteikts, ka populācijas raksturošanai parasti pietiek ar 20 dažādu proteīnu analīzi. Lielākajā savvaļas augu un dzīvnieku populāciju daļā ir konstatēta ievērojama heterozigotāte. Mugurkaulniekiem tā vidēji ir 0,06, bezmugurkaulniekiem — 0,13, augiem — 0,05, pie tam svešapputes augiem tā ir lielāka nekā pašapputes augiem. Cilvēkam heterozigotāte ir 0,067. Ja pieņem, ka cilvēka genomā ir vismaz 30 000 struktūrgēnu, tad tas nozīmē, ka katrs no mums ir heterozigotisks vidēji $30\,000 \times 0,067 = 2010$ lokusus. Šādam individam, neņemot vērā gēnu saistību, teorētiski var veidoties 2^{2010} dažādu tipu gametu, tas ir apmēram 10^{60} reižu lielāks skaitlis nekā Visuma protonu un neitronu kopējais skaits. Tāpēc arī divi organismi, kas radušies no dažādām zigotām, nevar būt ģenētiski pilnīgi vienādi.

8.3. KĀSLA—HĀRDIJA—VEINBERGA LIKUMS

Organiskās pasaules evolūciju no populāciju ģenētikas viedokļa var raksturot kā daudzu lokusu alēļu frekvenču vienlaicīgu, pakāpenisku mainīšanos. Pie tam katras alēles darbība atkarīga no pārējām konkrētā genotipa alēlēm, tāpat arī populācijas alēļu komplekts katrā lokusā ir koadaptēts ar alēļu komplektiem citos lokusus, un tie mainās savstarpējā sakarībā. Šo procesu var aprakstīt ar vairākām pamatformulām, kuras izstrādātas kādai ideālai populācijai ar šādām galvenajām sākotnējām īpašībām: 1) tajā ir bezgalīgi daudz indivīdu, 2) tā ir pilnīgi izolēta no citām savas sugas populācijām, un tādēļ nenotiek savstarpēja gēnu apmaiņa starp tām, 3) tajā ir absolūta panmiksija, 4) tajā nenotiek ne mutācijas, ne izlase.

Panmiktiskā populācijā katras paaudzes genotipiskais sastāvs faktiski atspoguļo iepriekšējās paaudzes dažādās gametu kombinācijas. Savukārt šo kombināciju varbūtība ir atkarīga no dažādo gametu tipu veidošanās varbūtības, ko konkrētā populācijā atspoguļo alēļu frekvence (katra gameta nes pa vienai alēlei no visiem gēniem). Šo likumsakarību 1903. g. pirmais pierādīja ASV ģenētiķis V. Kāsls, bet plašāk kļuva pazīstami angļu matemātiķis G. Hārdijs un vācu ārsts V. Veinbergs, kuri 1908. g. neatkarīgi viens no otra guva līdzīgu atziņu un izstrādāja formulu, pēc kuras var aprēķināt genotipu varbūtības sadalījumu panmiktiskā populācijā atkarībā no vecāku paaudzes gametu varbūtības. Apskatīsim vienkāršotu gadījumu, kad populācijā visi genotipi atšķiras tikai ar vienu alēļu pāri: $A - a$, pie tam šis gēns ir autosomāls un vīrišķo un sievišķo gametu sastāvs ir vienāds. Pieņemsim, ka vecāku paaudzē alēles A frekvence (varbūtība) ir $q(A)$, bet alēles a frekvence — $p(a)$, un $q + p = 1$ jeb 100%. Nākošās paaudzes genotipiskais sastāvs, ja

Alēļu un genotipu frekvence panmiktiskā populācijā

♀ \ ♂	$q(A)$	$p(a)$
	$q^2(AA)$ $pq(Aa)$	$pq(Aa)$ $p^2(aa)$

P (vecāku) gametas un to veidošanās varbūtības p un q

F_1 paaudzes genotipi un to veidošanās varbūtības p un q

jebkura vīrišķā gameta var saplūst ar jebkuru sievišķo gametu, izriet no sekojošās tabulas (8.2. tab.).

Tādu pašu izteiksmi var iegūt, sareizinot vīrišķo un sievišķo gametu varbūtības binomu formā: $(q(A) + p(a)) \times (q(A) + p(a)) = q^2(AA) + 2pq(Aa) + p^2(aa) = q^2(AA) + 2pq(Aa) + p^2(aa) = 1$.

Šo izteiksmi sauc par Kāsla—Hārdija—Veinberga vienādojumu. To ļoti plaši izmanto populāciju ģenētikas pētījumos. Tā, piemēram, pēc tās var aprēķināt pilnīgi recesīvas alēles frekvenci $p(a)$ populācijā, kad heterozigotas Aa nav atšķiramas no dominantajām homozigotām AA , bet zināma ir recesīvo homozigotu aa frekvence:

$$p(a) = \sqrt{p^2(aa)}.$$

Recesīva, letāla mutācija — mukoviscidoze Latvijas populācijā parādās vidēji vienam jaunuzdzimušajam no 2500 jeb ar frekvenci $p^2(aa) = 1 : 2500 = 0,0004$. Tātad šīs alēles frekvence ir $p(a) = \sqrt{0,0004} = 0,02$ jeb 2%. Zinot, ka $p(a) + q(A) = 1$, var aprēķināt $q(A) = 1 - p(a) = 1 - 0,02 = 0,98$. Pēc tam var aprēķināt mukoviscidozes gēna heterozigotu vidējo frekvenci:

$$2pq(Aa) = 2 \times 0,02 \times 0,98 = 0,0392 \text{ jeb } 4\%.$$

Ziņas par smagu iedzimtu recesīvu slimību heterozigotisko nesēju sastopamības varbūtību ir nepieciešamas, lai veselības aizsardzības iestādes nākotnē varētu plānot iedzīvotāju medicīnisko apskati un ģenētisko konsultēšanu: pirmām kārtām iedzīvotāju apskates programmā ir jāiekļauj tās analīzes, kuras ļautu atrast biežāk sastopamo recesīvo mutāciju nesējus. Pie šādām slimībām pieskaitāma mukoviscidoze, cistinūrija, glikozūrija, fenilketonūrija, galaktozēmija, hemofilija, cukura diabēts, vairākas centrālās nervu sistēmas slimības.

Pēc Kāsla—Hārdija—Veinberga vienādojuma var arī aprēķināt, kāda sastāva gametas veidosies F_1 paaudzes indivīdiem, ja F_1 genotipiskais sastāvs ir $q^2(AA) + 2pq(Aa) + p^2(aa)$. Tad alēles A frekvence F_1 gametās: $q^2 + \frac{1}{2} \times 2pq = q^2 + pq = q(q + p) = q \cdot 1 = q$. Alēles a frekvence F_1 gametās: $p^2 + \frac{1}{2} \times 2pq = p^2 + pq = p(p + q) = p \cdot 1 = p$. Tātad panmiktiskā populācijā F_1 gametu frekvence ir tāda pati kā vecāku (P) paaudzē: $q(A)$ un $p(a)$.

Tādu populācijas stāvokli, kad vairākās cita citai sekojošās paaudzēs saglabājas nemainīga populācijas ģenētiskā struktūra, t. i., noteiktas dažādo gēna alēļu frekvences, sauc par ģenētisko līdzsvaru. Var pierādīt, ka pie jebkura vecāku paaudzes sākotnējā ģenotipiskā sastāva populācijas ģenētiskais līdzsvars iestājas jau tuvākajā paaudzē (F_1) pēc panmiktiskās krustošanās.

Kāsila—Hārdija—Veinberga likums pielietojams arī gēniem ar multiplo alēļu sērijām. Piemēram, triju alēļu sērijai ģenotipu varbūtību aprēķina sekojoši: $(p(a_1) + q(a_2) + r(a_3)) \times (p(a_1) + q(a_2) + r(a_3)) = p^2(a_1a_1) + 2pq(a_1a_2) + 2pr(a_1a_3) + 2qr(a_2a_3) + q^2(a_2a_2) + r^2(a_3a_3)$, kur $p(a_1)$, $q(a_2)$ un $r(a_3)$ ir triju alēļu varbūtība, pie tam $p + q + r = 1$.

Pazīmēm, kas saistītas ar dzimumu, homogamētiskā dzimuma (XX) ģenotipu frekvenci aprēķina tāpat kā autosomālām pazīmēm: $q^2(AA) + 2pq(Aa) + p^2(aa)$. Heterogamētiskā dzimuma (XY) ģenotipu frekvence sakrīt ar alēļu frekvenci: $q(A)$ un $p(a)$. No tā izriet, ka fenotipi, kurus nosaka reti sastopamās recesīvās alēles, heterogamētiskajam dzimumam sastopami biežāk nekā homogamētiskajam. Piemēram, daltonisma recesīvās mutācijas frekvence cilvēka populācijās vidēji ir 0,08; sarkano krāsu no zaļās neatšķir 8% vīriešu, bet sievietēm šī defekta frekvence ir tikai $0,08^2 = 0,0064$ jeb 0,6%.

8.4. ELEMENTĀRIE EVOLŪCIJAS PROCESI

Populācijā valda ģenētiskais līdzsvars, ja tās īpašības un ekstsistence apstākļi atbilst ideālas panmiktiskas populācijas nosacījumiem. Faktiski dabā visbiežāk kāds no šiem nosacījumiem nav spēkā, un līdz ar to rodas novirzes no Kāsila—Hārdija—Veinberga likuma. Apskatīsim dažādu faktoru ietekmi uz populācijas ģenotipisko sastāvu.

8.4.1. MUTĀCIJU IETEKME UZ POPULĀCIJU

Pieņemsim, ka populācijā kādā lokusā A sastopamas divas alēles: a_1 ar frekvenci p_0 un a_2 ar frekvenci q_0 , pie tam $p_0 + q_0 = 1$. Kā visos gēnos, arī gēnā A rodas gan tiešās mutācijas no stāvokļa a_1 uz a_2 , gan reversijas — no a_2 uz a_1 . Vēl pieņemsim, ka tiešā mutācija notiek ar varbūtību u , bet reversija — ar varbūtību v . Tad vienas paaudzes laikā alēles a_1 frekvence samazināsies par lielumu $u \cdot p_0$ (jo daļa no a_1 alēlēm pārveidosies par a_2), bet palielināsies par lielumu $v \cdot q_0$ (jo daļa no a_2 alēlēm pārvērtīsies par a_1). Summārā alēles a_1 frekvences maiņa: $\Delta p = v \cdot q_0 - u \cdot p_0$, un pēc vienas paaudzes alēles a_1 frekvence $p_1(a_1)$ būs $p_0 + \Delta p = p_0 + v \cdot q_0 - u \cdot p_0$. Analogiski alēles a_2 frekvence pēc vienas paaudzes kļūs

$$q_1 = q_0 + u \cdot p_0 - v \cdot q_0.$$

Tā kā mutācijas rodas ļoti reti (v un u ir ļoti mazi lielumi), tad mutāciju rezultātā vien populācijas sastāvs mainās ļoti lēni. Gēnu frekvences populācijā nemainās, ja $\Delta p = 0$, t. i., ja $v \cdot q_0 - u \cdot p_0 = 0$ un $v \cdot q_0 = u \cdot p_0$. Pie šāda noteikuma populācijā saglabājas ģenētiskais līdzsvars.

8.4.2. ĢĒNU PLŪSMAS IETEKME UZ POPULĀCIJU

Gēnu plūsma jeb migrācija notiek, ja vienas populācijas indivīdi aktīvi vai pasīvi pārvietojas uz citu populāciju un sakrustojas ar otrās populācijas locekļiem. Parasti populācijas apmainās ne vairāk kā ar 0,01% no saviem indivīdiem.

Pieņemsim, ka populācijā lokusu A pārstāv alēle a_1 ar frekvenci p_0 un alēle a_2 ar frekvenci q_0 , un tajā ieplūdusi grupa, kurā alēles a_1 frekvence ir p_m un alēles a_2 frekvence — q_m . Pēc indivīdu sajaukšanās izveidojas jauns populācijas sastāvs, kurā ieceļotāji sastāda kādu daļu — m . Tad nākošā paaudzē no kopējā gametu skaita m daļu dos ieceļotāji, bet $(1-m)$ daļu — vietējie indivīdi. Alēles a_1 jaunā frekvence p_1 tādā gadījumā veidosies tā: $p_1 = (1-m) \cdot p_0 + m \cdot p_m$. Gēna a_1 frekvences pārmaiņa Δp : $\Delta p = p_1 - p_0 = (1-m) \times p_0 + m \cdot p_m - p_0 = p_0 - m p_0 + m p_m - p_0 = -m(p_0 - p_m)$.

Gēnu plūsma nemaina alēļu frekvenci visā sugā, bet var mainīt alēļu frekvenci atsevišķās populācijās, ja migrantu genotipiskais sastāvs atšķiras no vietējās populācijas sastāva. Gēnu plūsma uz tur sugas ģenētisko vienotību. Gēnu plūsmu izmanto lopkopībā, lai uzlabotu ganāmpulka kvalitatīvo sastāvu.

8.4.3. ĢENĒTISKĀ DREIFA IETEKME UZ POPULĀCIJU

Par ģenētisko dreifu sauc populācijas ģenētiskās struktūras pārmaiņu, ko izraisa dažādi nejauši cēloņi. Viens no populācijas ģenētiskā līdzsvara pastāvēšanas nosacījumiem ir bezgalīgi liels indivīdu skaits tajā. Praktiski jebkurā reālā populācijā vecāku gametu skaits, no kurām veidojas pēcnācēju paaudze, ir galīgs. Tādēļ no matemātiskā viedokļa vecāku gametu skaits uzskatāms par paraugkopu, kuras sastāvs var mainīties nejaušības dēļ. Pie tam, jo mazāk ir gametu, jo lielākas nejaušas pārmaiņas iespējamas. Šo pārmaiņu lielumu raksturo standartnovirze (s) un dispersija (s^2). Divu alēļu gadījumam, kuru frekvence ir p un q , dispersija ir $s^2 = \frac{p \cdot q}{2N}$, kur N — populācijas efektīvais lielums (vairojošos indivīdu skaits vecāku paaudzē).

No šejienes $s = \sqrt{\frac{p \cdot q}{2N}}$.

Pēc Stjudenta tabulām (8.3. tab.) atkarībā no populācijas efektīvā lieluma N var atrast alēles frekvences p ticamības intervālu, t. i., noteikt, cik standartnoviržu intervālā (t) var mainīties alēles frekvence atsevišķās paraugkopās. Parasti šādu novērtēšanu veic ar rezultātu būtiskuma līmeni $\alpha=5\%$, bet tas var būt arī 10% , 1% un citāds.

Pieņemsim, ka vienā populācijā $p_1=0,2$, $q_1=0,8$ un $N_1=100$, bet otrā populācijā $p_2=0,2$, $q_2=0,8$ un $N_2=10$. Tad $s_1 = \sqrt{\frac{0,2 \times 0,8}{2 \times 100}} = 0,028$

un $s_2 = \sqrt{\frac{0,2 \times 0,8}{2 \times 10}} = 0,089$. Pēc Stjudenta tabulas atrodam, ka, ja brīvības pakāpju skaits $\nu = N - 1$ pārsniedz 30 un rezultātu būtiskuma līmeni izvēlamies $\alpha=0,05$, tad $t=1,96$. Tātad sagaidāms, ka alēles frekvence nejašu cēloņu dēļ novirzīsies no savas vidējās vērtības 0,2 vai 0,8 ne vairāk kā par lielumu 1,96 s. Šādā gadījumā frekvences p minimālā vērtība var būt $p_{\min} = 0,2 - 1,96 \times 0,028 = 0,2 - 0,055 = 0,145$ un maksimālā vērtība $p_{\max} = 0,2 + 0,055 = 0,255$. Attiecīgi $q_{\min} = 0,745$ un $q_{\max} = 0,855$, jo $q = 1 - p$. Otrajā, skaitliski mazākajā populācijā pēc Stjudenta tabulas atrodam $\nu = N - 1 = 10 - 1 = 9$. Tad, ja $\alpha=0,05$, $t=2,26$. Tad frekvences p minimālā sagaidāmā vērtība ir $p_{\min} = 0,2 - 2,26 \cdot 0,089 = 0,2 - 0,201 = -0,001 = 0$, un maksimālā vērtība ir $p_{\max} = 0,2 + 0,201 = 0,401$. Attiecīgi $q_{\min} = 0,599$ un $q_{\max} = 1$. Redzams, ka skaitliski mazākajā populācijā nejašās alēļu frekvences svārstības ir daudz lielākas, pie tam reāli var sagaidīt, ka indivīdu nejašās bojāejas vai krustošanās un apaugļošanās nejašību dēļ retāk sastopamo alēli var pilnīgi pazaudēt ($p_{\min} \leq 0$) un notiks plašāk izplatītās alēles stabilizācija populācijā. Rezultātā populācija šai lokusā zaudēs ģenētisko mainību (dažādību). Šādu parādību pirmie atzīmēja padomju ģenētiķi N. Dubiņins un N. Timofejevs-Resovskis, nosaucot to par «ģenētiski automātiskajiem procesiem populācijās». Matemātiski šo procesu ir modelējis S. Raits (ASV).

8.3. tabula

Stjudenta kritērija t vērtības

ν	$\alpha=0,05$	$\alpha=0,01$	ν	$\alpha=0,05$	$\alpha=0,01$	ν	$\alpha=0,05$	$\alpha=0,01$
1	12,71	63,7	11	2,20	3,11	21	2,08	2,83
2	4,30	9,93	12	2,18	3,06	22	2,07	2,82
3	3,18	5,84	13	2,16	3,01	23	2,07	2,81
4	2,78	4,60	14	2,15	2,98	24	2,06	2,80
5	2,57	4,03	15	2,13	2,95	25	2,06	2,79
6	2,45	3,71	16	2,12	2,92	26	2,06	2,78
7	2,37	3,50	17	2,11	2,90	27	2,05	2,77
8	2,31	3,36	18	2,10	2,88	28	2,05	2,76
9	2,26	3,25	19	2,09	2,86	29	2,04	2,75
10	2,23	3,17	20	2,09	2,85	>30	1,96	2,58

Ģenētiskajam dreifam ir īpaša nozīme tad, ja rodas jauna populācija, piemēram, ja tā ieņem kādu izolētu biotopu (salu, ezeru u. tml.), kur suga agrāk nav mitusi. Parasti jaunajā dzīves vietā nokļūst tikai daži indivīdi, no kuru ģenotipiskā sastāva ir atkarīgas jaunās populācijas īpašības. Šādu gadījumu angļu evolucionists E. Mairs nosaucis par «dibinātāja principu». To labi var novērot nelielo saliņu floras un faunas savdabīgumā. Piemēram, ir izpētīts tauriņa *Maniola jurtina* spārnu zīmējums salu grupā Britu salu dienvidrietumos. Pēc platības lielāko salu tauriņi savstarpēji atšķiras ļoti maz, turpretī uz mazākajām salām tauriņu spārnu zīmējumi ir ļoti atšķirīgi.

Arī lielās populācijas var pārdzīvot periodus, kad dabas katastrofu dēļ indivīdu skaits tajās samazinās neatkarīgi no pielāgotības parastajiem vides apstākļiem (piemēram, stipri izžūstot ūdensstilpei, ies bojā visi ūdensaugi un ūdenī dzīvojošie dzīvnieki, izņemot tos, kas būs atradušies gultnes padziļinājumos). Vides apstākļiem normalizējoties, populācijā var atjaunoties agrākais indivīdu skaits, taču alēļu frekvences tajā atbildīs nejausi izdzīvojušo indivīdu sastāvam. Tādējādi ģēnu dreifa rezultātā alēļu frekvences var izveidoties visai atšķirīgas no sākotnējām. Šo parādību mēdz saukt par «pudeles kakla fenomenu».

Ģenētiskais dreifs var būt populācijas evolucionārās attīstības cēlonis, pie tam populācija nekļūst labāk pielāgota dzīves apstākļiem. Tomēr izolētās populācijas, kuras ir tik mazas, ka ģēnu dreifs tajās var darboties nozīmīgi, vienlaikus ir nepietiekoši lielas, lai spētu ilgstoši patstāvīgi evolucionēt un būtiski ietekmētu visas sugas evolūciju. Tādēļ ģenētiskajam dreifam evolūcijas procesā ir nozīme tikai atsevišķos gadījumos nelielās, izolētās populācijās. Tikko populācijā palielinās īpatņu skaits, dreifs tajā praktiski vairs neietekmē galveno lomu iegūst nozīmīgākais un vienīgais virzošais evolūcijas faktors — dabiskā izlase.

Lielās populācijās ģenētiskajam dreifam ir nozīme kā molekulārās evolūcijas faktoram. Daudzas DNS nukleotīdu un proteīnu aminoskābju sastāva pārmaiņas ir adaptīvi neitrālas (sk. 8.8. nod.), neietekmē kodējamā proteīna funkcionēšanu, un dabiskā izlase uz tām neiedarbojas. Šīs neitrālās mutācijas ģenētiskā dreifa rezultātā var vai nu izzust no populācijas, vai arī fiksēties tajā, realizējot DNS un proteīnu sastāva neadaptīvu pārmaiņu. Matemātiski ir pierādīts, ka varbūtība, ar kādu neitrāla mutācija var fiksēties populācijā (pēc neierobežoti liela paudžu skaita), ir vienāda ar šīs mutācijas sākotnējo frekvenci tajā.

8.4.4. DABISKĀS IZLASES IETEKME UZ POPULĀCIJU

Par dabisko izlasi sauc izdzīvotības procesu tādiem organismiem, kuru ģenotipi individuālās dzīves laikā nodrošina tiem vislabāko pielāgotību dzīves apstākļiem un kuri sakarā ar to atstāj visvairāk

pēcnācēju. Darvina termins «cīņa par eksistenci» šai nozīmē jāsaprot kā sacensība starp organismiem par savu gēnu nodošanu pēcnācējiem. Cīņā par eksistenci iesaistās arī dzīvnieku altruistiskā uzvedība. Piemēram, daudzu sugu atsevišķi indivīdi, kas dzīvo barā, veic bara sargu un aizstāvēšanās funkcijas, tādējādi pakļaujot lielākam riskam sevi, bet palielinot iespēju, ka viņu gēni saglabāsies radnieciskajos indivīdos.

Dabiskā izlase var darboties tādēļ, ka organismi atšķiras pēc vairošanās efektivitātes, kuru izsaka ar organismu relatīvo pielāgotību jeb selektīvo vērtību. Parasti tā genotipa pielāgotību, kas vislabāk vairojas, pieņem par 1, pārējo pielāgotība ir mazāka par 1. Zinot vecāku un viņu pēcnācēju paaudzes genotipisko sastāvu populācijā, vispirms aprēķina pēcnācēju vidējo skaitu uz katru genotipu, iegūtos rādītājus pēc tam dala ar labākā genotipa pēcnācēju vidējo skaitu. Apskatīsim konkrētu piemēru (8.4. tab.). Relatīvo pielāgotību mēdz apzīmēt ar burtu w , pie tā norādot genotipu: $w_{a_1a_1} = 1$, $w_{a_1a_2} = 0,9$, $w_{a_2a_2} = 0,5$. Lielumu $S = 1 - w$ sauc par izlases koeficientu. Katram genotipam ir savs izlases koeficients, kas rāda, par kādu daļu vienā paaudzē samazinās dotā genotipa frekvence populācijā, un tādējādi raksturo izlases intensitāti. Mūsu piemērā:

$$S_{a_1a_1} = 1 - 1 = 0; \quad S_{a_1a_2} = 1 - 0,9 = 0,1;$$

$$S_{a_2a_2} = 1 - 0,5 = 0,5.$$

8.4. tabula

Genotipu relatīvās pielāgotības aprēķināšana

Rādītājs	Genotips			Kopā
	a_1a_1	a_1a_2	a_2a_2	
Zigotu skaits vecāku paaudzē	40	50	10	100
Pēcnācēju skaits no katra genotipa	80	90	10	180
Vidējais pēcnācēju skaits no genotipa	$80 : 40 = 2$	$90 : 50 = 1,8$	$10 : 10 = 1$	
Relatīvā pielāgotība	$2 : 2 = 1$	$1,8 : 2 = 0,9$	$1 : 2 = 0,5$	

Pielāgotība sastāv no diviem galvenajiem komponentiem: izdzīvotības (dzīvotspējas) un auglības.

Dabiskās izlases rezultātā kāda alēle var pilnīgi izzust no populācijas vai arī var iestāties stabils ģenētiskais polimorfisms, kad populācijā samērā bieži vienlaikus sastopamas divas vai vairākas kāda lokusa alēles.

Aplūkosim procesus, kas notiek ar alēļu frekvencēm ģenētiski līdzsvarotā populācijā, ja uz to sāk darboties dabiskā izlase. Apskatīsim gadījumu, kad populācijā sastop viena lokusa divas kodominantas alēles, kuras veido trīs genotipus (8.5. tab.).

Dabiskās izlases darbība uz populāciju

Genotipi (vecāku)	a_1a_1	a_1a_2	a_2a_2	Summa
Genotipu frekvences	p_0^2	$2p_0q_0$	q_0^2	1
Genotipu pielāgotība	$w_{a_1a_1}$	$w_{a_1a_2}$	$w_{a_2a_2}$	
Katra genotipa ieguldījums F_i	$p_0^2 \cdot w_{a_1a_1}$	$2p_0q_0 w_{a_1a_2}$	$q_0^2 w_{a_2a_2}$	$p_0^2 w_{a_1a_1} + 2p_0q_0 w_{a_1a_2} + q_0^2 w_{a_2a_2} < 1 = \Sigma$
F_i genotipu frekvences	$\frac{p_1^2 w_{a_1a_1}}{\Sigma}$	$\frac{2p_1q_1 w_{a_1a_2}}{\Sigma}$	$\frac{q_1^2 w_{a_2a_2}}{\Sigma}$	
p_0^2	Σ	Σ	Σ	

Alēles a_2 frekvence (q_1) pēc izlases:

$$q_1 = \frac{p_0q_0 w_{a_1a_2}}{\Sigma} + \frac{q_0^2 w_{a_2a_2}}{\Sigma} = \frac{p_0q_0 w_{a_1a_2} + q_0^2 w_{a_2a_2}}{\Sigma}.$$

Alēles a_2 frekvences pārmaiņas (Δq) vienas paaudzes laikā izlases ietekmē:

$$\begin{aligned} \Delta q &= \frac{p_0q_0 w_{a_1a_2} + q_0^2 w_{a_2a_2}}{\Sigma} - q_0 = \frac{p_0q_0 w_{a_1a_2} + q_0^2 w_{a_2a_2} - q_0 \Sigma}{\Sigma} = \\ &= \frac{p_0q_0 w_{a_1a_2} + q_0^2 w_{a_2a_2} - q_0 (p_0^2 w_{a_1a_1} + 2p_0q_0 w_{a_1a_2} + q_0^2 w_{a_2a_2})}{\Sigma} = \\ &= \frac{p_0q_0 w_{a_1a_2} + q_0^2 w_{a_2a_2} + p_0^2 q_0 w_{a_1a_1} - 2p_0q_0^2 w_{a_1a_2} - q_0^3 w_{a_2a_2}}{\Sigma} = \\ &= \frac{p_0q_0 w_{a_1a_2} (1 - 2q_0) + q_0^2 w_{a_2a_2} (1 - q_0) - p_0^2 q_0 w_{a_1a_1}}{\Sigma} = \\ &= \frac{p_0q_0 w_{a_1a_2} (p_0 + q_0 - 2q_0) + p_0q_0^2 w_{a_2a_2} - p_0^2 q_0 w_{a_1a_1}}{\Sigma} = \\ &= \frac{p_0q_0 w_{a_1a_2} (p_0 - q_0) + p_0q_0 (q_0 w_{a_2a_2} - p_0 w_{a_1a_1})}{\Sigma} = \\ &= \frac{p_0q_0 (p_0 w_{a_1a_2} - q_0 w_{a_1a_2} + q_0 w_{a_2a_2} - p_0 w_{a_1a_1})}{\Sigma} = \\ &= p_0q_0 \times \frac{p_0 (w_{a_1a_2} - w_{a_1a_1}) + q_0 (w_{a_2a_2} - w_{a_1a_2})}{p_0^2 w_{a_1a_1} + 2p_0q_0 w_{a_1a_2} + q_0^2 w_{a_2a_2}}. \end{aligned}$$

Δq izteiksmē reizinātājs ir p_0q_0 , kurš vienmēr ir pozitīvs skaitlis (vai vienāds ar nulli, ja lokusā ir tikai viena alēle). Ja p vai q tuvi nullei, arī pq ir mazs, bet, ja p tuvojās q jeb 0,5, reizinājums kļūst lielāks. No tā izriet, ka izlase visātrāk darbojas, ja abas alēles sastopamas samērā bieži. Šo parādību sauc par Ludviga efektu.

Δq izteiksmes daļskaitļa skaitītājs ir $p(w_{a_1a_2} - w_{a_1a_1}) + q(w_{a_2a_2} - w_{a_1a_2})$. Tas rāda, ka lieluma, Δq zīme un arī absolūtā vērtība ir atkarīga no starpības starp genotipu relatīvajām pielāgotībām (w), bet alēļu frekvences it kā nosaka šo starpību svarīgumu. Daļskaitļa saucēju $p^2w_{a_1a_1} + 2pqw_{a_1a_2} + q^2w_{a_2a_2}$ bieži sauc par populācijas vidējo pielāgotību un tādēļ arī apzīmē ar simbolu \bar{w} . Ja darbojas izlase, tad $\bar{w} < 1$. Šī izteiksme vienmēr ir pozitīva, tātad lieluma Δq zīme sakrīt ar daļas skaitītāja zīmi. Jo lielāks saucējs, jo mazāks Δq , un var pierādīt, ka dabiskā izlase noved pie populācijas vidējās pielāgotības palielināšanās. Populācija būs ģenētiski līdzsvarota, ja $\Delta q = 0$. Jo tuvāk līdzsvara stāvoklim, jo Δq kļūs mazāks, un evolūcija notiks lēnāk. Ja $\Delta q = 0$, tad

$$pq \times \frac{p(w_{a_1a_2} - w_{a_1a_1}) + q(w_{a_2a_2} - w_{a_1a_2})}{p^2w_{a_1a_1} + 2pqw_{a_1a_2} + q^2w_{a_2a_2}} = 0.$$

$pq > 0$ un $p^2w_{a_1a_1} + 2pqw_{a_1a_2} + q^2w_{a_2a_2} > 0$, tātad atliek

$$p(w_{a_1a_2} - w_{a_1a_1}) + q(w_{a_2a_2} - w_{a_1a_2}) = 0.$$

Pēc šīs formulas, zinot genotipu relatīvo pielāgotību, var aprēķināt, kādas p un q vērtības populācijā sagaidāmas dotajos izlases apstākļos. Pieņemsim, ka vislabāk ir pielāgotas heterozigotas a_1a_2 , kuru izdzīvotība līdz ar to ir $w_{a_1a_2} = 1$. Ievietojot $w_{a_1a_2}$ vērtību pēdējā formulā, iegūst

$$p(1 - w_{a_1a_1}) + q(w_{a_2a_2} - 1) = 0$$

$$p(1 - w_{a_1a_1}) = -q(w_{a_2a_2} - 1)$$

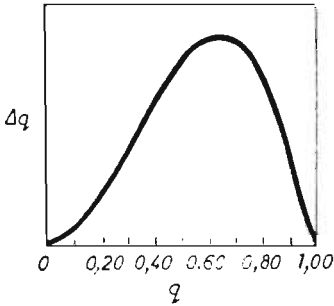
$$p(1 - w_{a_1a_1}) = q(1 - w_{a_2a_2}) \text{ jeb}$$

$$p \times S_1 = q \times S_2, \text{ no kurienes}$$

$$p = \frac{S_1}{S_1 + S_2}.$$

Tātad tādā populācijā, kurā vides apstākļiem vislabāk pielāgotas ir heterozigotas, iestāsies alēļu līdzsvara frekvences, kuras atkarīgas no izlases koeficientiem pret abām heterozigotām. Tādējādi nenotiks nevienas alēles stabilizācija, bet pastāvīgi saglabāsies ģenētiskais polimorfisms. Tāda situācija ir cilvēka sirpšūnainās anēmijas gadījumā, kad mutantās homozigotas iet bojā mazatņības dēļ, normālās homozigotas cieš no malārijas un ankilostomatozes, bet heterozigotas ir klīniski veselas. Sakarā ar to Vidusjūras piekrastē un daudzos Āfrikas rajonos sirpšūnainās anēmijas mutācija ir visai plaši izplatīta.

Ievietojot Δq izteiksmē dažādas lielumu vērtības, analoģiski var secināt, ka visos pārējos gadījumos dabiskā izlase noved pie kādas alēles izzušanas no populācijas un pie otras alēles stabilizācijas. Pareizāk sakot, izlase samazina nelabvēlīgās mutācijas frekvenci tik ilgi, kamēr tā kļūst vienāda ar jaunu homoloģisku mutāciju veidošanās frekvenci, un tādēļ pat letālās mutācijas no populācijas pilnīgi neizzūd nekad, bet saglabājas ar ļoti zemu



8.1. att. Alēles frekvences pārmaiņas (Δq) katrā paauudzē atkarība no dažādām recesīvās alēles frekvencēm (q), ja izlase vērsta pret recesīvo homozigotu (qq).

rāk izlases rezultātā mainās bieži sastopamu alēļu frekvences ($q = 0,2 - 0,9$).

Padomju evolucionists I. I. Šmalhauzens dabisko izlasi atkarībā no tās rezultāta iedala virzošā, stabilizējošā un disruptīvā izlasē. Virzošās izlases rezultātā, mainoties eksistences apstākļiem, notiek pakāpeniska modālās pazīmes vērtības pārmaiņa, neizraisot diverģenci, t. i., notiek lokusa modālās alēles aizstāšana ar citu. Tādējādi suga evolucionē bez formu diverģences. Mācība par virzošo izlasi ir Darvina evolūcijas teorijas stūrakmens. Viens no ātras virzošas izlases piemēriem ir industriālā melanisma izplatīšanās dažādu sugu tauriņiem. Rūpnieciskajos rajonos uz koku stumbriem nosēžas dūmu daļiņas, tie kļūst tumši un entomofāgie putni uz šā fona viegli pamana un iznīcina gaišas krāsas tauriņus, turpretī tumšākie indivīdi izdzīvo. Šādas izlases rezultātā pēdējo gadu desmitu laikā vairāk nekā 70 tauriņu sugās krasi palielinās tumšo, melanistisko indivīdu sastopamība. Sevišķi labi šis process izpētīts bērzu sprīžmetim *Biston betularia* (8.2. att.).

Stabilizējošā izlase notiek noturīgos vides apstākļos vai noteiktu sezonālu vides pārmaiņu apstākļos. Populācijā savairojas indivīdi, kuru fenotips tuvs vienam vai vairākiem populācijas modālajiem fenotipiem, bet novirzes eliminējas. Modālā alēle saglabā savu vietu. Rodas vai nu indivīdu vienveidība populācijā, vai arī sezonālais polimorfisms. Piemēram, ja putni iekļūst vētrā, bojā iet galvenokārt tie īpatņi, kuriem spārnu garums ir lielāks vai mazāks par vidējo, sugai tipisko. Tāpat arī pirmā dzīves mēneša laikā lielāka ir to bērnu mirstība, kuru ķermeņa masa ir stipri zem vai stipri virs vidējās masas, t. i., 3,6 kg.

Disruptīvā izlase ir labvēlīga diviem atšķirīgiem organismu tipiem vienlaicīgi un vērsta pret pārejas formām, piemēram, pret heterozigotām. Rezultātā populācija sašķēlas un pēc tam (ja ir virzošā izlase) diverģē. Populācijas robežās disruptīvā izlase no-

līdzsvara frekvenci. Recesīvās mutācijas līdzsvara frekvenci aprēķina pēc formulas:

$$p = \sqrt{\frac{v}{S}}, \text{ dominantas mutācijas frekvence}$$

ir $q = \frac{u}{S}$, kur u un v ir mutāciju rašanās

frekvences, bet S — pret tām vērstās izlases koeficients. Ja mutācija ir letāla vai izsauc sterilitāti, $S = 1$ un formulas iegūst sekojošu izskatu:

$$p = \sqrt{v} \text{ un } q = u.$$

Ja izlases koeficients S ir pastāvīgs un izlase vēršas pret recesīvo homozigotu, tad homozigotas frekvence populācijā samazinās atkarībā no pašas recesīvās alēles frekvences jeb $q = f(q)$ (8.1. att.). Visāt-



8.2. att. Bērzu sprīžmeša normālā (gaišā) un melanistiskā forma uz gaiša un tumša fona.

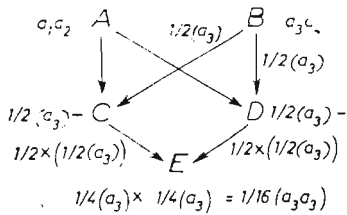
ved pie polimorfisma izveidošanās, kā tropu tauriņam *Papilio dardanus* (sk. 8.5.1. nod.).

Pēc D. Beļajeva domām, eksistē vēl ceturrtā izlases forma — destabilizējošā izlase. Tā sākas, kad suga nokļūst pilnīgi jaunos ekoloģiskos apstākļos, kuri krasi pārmaina hormonu darbību organismā un palielina gēnu rekombināciju. Rezultātā destabilizējas ontogēnēze, veidojas daudzveidīgi fenotipi — jauns materiāls, uz ko var iedarboties virzošā izlase. Piemēram, piejaucējot lapsas, dzīvnieki nonāk neparastā ekoloģiskā situācijā. Iedarbojas stresa faktori, no kuriem galvenais ir kontakts ar cilvēku. Piejaucētiem dzīvniekiem novērojama palielināta fizioloģisko, morfoloģisko un pat kariotipisko pazīmju mainība visdažādākajos virzienos. Palielināta mainība, kas pārsniedz sugai parasto reakcijas normu, vērojama visiem mājdzīvniekiem un kultūraugiem. Arī organiskās pasaules evolūcijas laikā ir zināmi analogiski intensīvas formu veidošanās periodi.

Izlase jebkurā formā ir uzskatāma par vienīgo virzošo populāciju evolūcijas jeb mikroevolūcijas faktoru.

8.4.5. INBRIDINGA IETEKME UZ POPULĀCIJU

Ja vairošanās sistēma neatbilst panmiksijai, tad pēc alēļu frekvences populācijā nevar aprēķināt genotipu frekvenci: ja pārsvarā krustojas indivīdi ar līdzīgiem genotipiem, pieaug homozigotu frekvence, bet, ja galvenokārt savstarpēji krustojas atšķirīgie genotipi, biežāk veidojas heterozigotas.

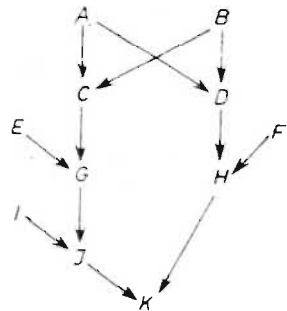


8.3. att. Genealoģiskā shēma inbrīdīga koeficienta aprēķināšanai. Pie indivīda *E* var nokļūt jebkura no četrām alēlēm (a_1, a_2, a_3 vai a_4). Ar bultām parādīti alēļu nodošanas ceļi. Skaitļi rāda alēles a_3 nodošanas varbūtību.

to genotipus lokusā *a* var apzīmēt indivīdam *A* — kā a_1a_2 , indivīdam *B* — kā a_3a_4 . Saviem pēcnācējiem *C* un *D* katrs no vecākiem nodod pusi no hromosomu komplekta — genomu. Shēmā genoma nodošana attēlota ar bultiņu. Attiecībā uz gēnu *a* gan vecākam *A*, gan *B* veidojas divu veidu gametas. Varbūtība, ka pēcnācējs saņems kādu konkrētu alēli, piemēram, a_3 , ir $1/2$, jo viņa vecākam *B* puse no gametām nesīs šo alēli. Varbūtība, ka indivīds *D* saņems alēli a_3 , arī ir $1/2$. Varbūtība, ka gan *C*, gan *D* vienlaicīgi būs alēles a_3 nesēji, ir $1/2 \times 1/2 = 1/4$. Divu heterozigotisku (pēc alēles a_3) indivīdu pēcnācējiem *E* saskaņā ar otro Mendēļa likumu genotips a_3a_3 iespējams ar varbūtību $1/4$. Tātad varbūtība, ka brāļa un māsas krustotāšanās rezultātā radies indivīds lokusā *a* nesīs divas sava senča *B* alēles a_3 kopijas (a_3a_3), ir $1/4 \times 1/4 = 1/16$. Indivīda *E* senčiem *A* un *B* lokusā *a* bija nevis viena alēle, bet pavisam četras alēles: a_1, a_2, a_3 un a_4 . Eksistē varbūtība $1/16$, ka *E* būs homozigotisks a_1a_1 , tāpat $1/16$, ka *E* būs a_2a_2 un $1/16$, ka *E* būs a_4a_4 . Summārā varbūtība (*F*), ka indivīds *E* lokusā *a* nesīs jebkura veida divas alēles ar kopīgu izcelšanos, ir sekojoša:

$$F = 1/16 + 1/16 + 1/16 + 1/16 = 1/4.$$

Eksistē vienkārša metode, kas ļauj noteikt inbrīdīga koeficienta *F* vērtību jebkuram indivīdam, ja zināma tā izcelšanās. Šim nolūkam saskaita genomu nodošanas bultiņas, kuras genealoģiskajā shēmā veido noslēgtus ciklus, kuri aptver analizējamo indivīdu un visus viņa vecāku kopīgos senčus. 8.4. attēlā redzama indivīda *K* genealoģija, kurā ir divi abiem viņa vecākiem (*H* un *J*) kopēji senči *A* un *B*. Šajā gadījumā iezīmējas divi alēļu nodošanas ceļi (no diviem senčiem): $K \leftarrow J \leftarrow G \leftarrow C \leftarrow A \rightarrow D \rightarrow H \rightarrow K$



8.4. att. Indivīda *K* genealoģiskā shēma inbrīdīga koeficienta aprēķināšanai.

un $K \leftarrow J \leftarrow G \leftarrow C \leftarrow B \rightarrow D \rightarrow H \rightarrow K$. Katrā no tiem ir vairāki etapi (apzīmēti ar \rightarrow). Katrā etapā varbūtība, ka no senča A (vai B) saņemto alēli nodos nākošai paaudzei, ir $1/2$. Tātad varbūtība, ka indivīds K šo alēli saņems caur vecāku J , ir $(1/2)^4 = 1/16$, bet varbūtība, ka K šo alēli saņems caur vecāku H , ir $(1/2)^3 = 1/8$. Abu notikumu sakrišanas varbūtība ir $(1/2)^4 \times (1/2)^3 = (1/2)^7$. Šādas alēles, ko var dot divi kopēji senči, pavisam ir četras (pa divām no katra senča), tātad kopējā varbūtība saņemt vienādas alēles ir

$$(1/2)^7 \times 4 = 1/128 \times 4 = 4/128 = 1/32 = F.$$

Frekvenču maiņa inbrīdīngā ietekmē ģenētiski līdzsvarotā populācijā parādīta 8.6. tab.

8.6. tabula

Inbrīdīngā ietekme uz līdzsvarotu populāciju

Genotipi Līdzsvāra frekvences Frekvences pēc inbrīdīngā ar intensitāti F	a_1a_1 p^2 $p^2 + pqF$	a_1a_2 $2pq$ $2pq(1-F)$	a_2a_2 q^2 $q^2 + pqF$
---	----------------------------------	---------------------------------	----------------------------------

Ja kopējam sencim pašam ir kaut kāda inbrīdīngā pakāpe F_x , tad aprēķināto F vērtību reizina ar lielumu $(1 + F_x)$.

Summāro inbrīdīngā efektu var aprēķināt, ja lokusu skaitu genomā pareizina ar inbrīdīngā koeficientu F . Tā iegūst lokusu skaitu, kuri dotajam indivīdam sastāv no alēlēm, kas ir vienas sākotnējās senča alēles kopija. Jāpiezīmē, ka šāds indivīds var būt homozigotisks arī pēc lielāka lokusu skaita, jo var gadīties, ka arī viņa savstarpēji neradnieciskajiem senčiem gēna alēles gan ir dažādas pēc izcelšanās, bet vienādas pēc ķīmiskās struktūras. Bez tam aprēķinātās F vērtības ir tikai vidējie rādītāji un patiesais homozigotisko lokusu skaits nejaušu cēloņu dēļ ticamības intervāla robežās var atšķirties no sagaidāmā.

Analizējot neapzināti vai apzināti (eksperimentāli) notikuša inbrīdīngā rezultātus, var novērtēt dažādu recesīvo alēļu izplatību populācijās. Piemēram, kādā Francijas lauku novadā 19. gadsimtā neradniecisku cilvēku laulībās ($F=0$) nedzīvi dzimuši vai zīdaiņa vecumā miruši ir 13% bērnu, bet brālēnu-māsīcu laulībās ($F=1/16$) — 25% bērnu. Starpība ir 25% — 13% = 12%. Šo starpību deva $1/16$ no visiem gēniem, kas nokļuva homozigotiskā stāvoklī. Ja homozigotiski būtu visi gēni, mirstība būtu 16 reizes lielāka: 12% \times 16 = 192% jeb apmēram 200%. Tas nozīmē, ka dotajā populācijā katra gameta vidēji nesusi 2 letālas recesīvas mutācijas jeb katrs cilvēks (zigota) — 4 letālas mutācijas. Šāda slēptā ģenētiskā mainība veido t . s. populācijas ģenētisko slogu. Tieši ģenētiskā sloga dēļ populācijas vidējā pielāgotība parasti nesasniedz maksimumu ($\bar{w} < 1$, sk. 8.4.4. nod.). Inbrīdīngā novērojumi palīdz

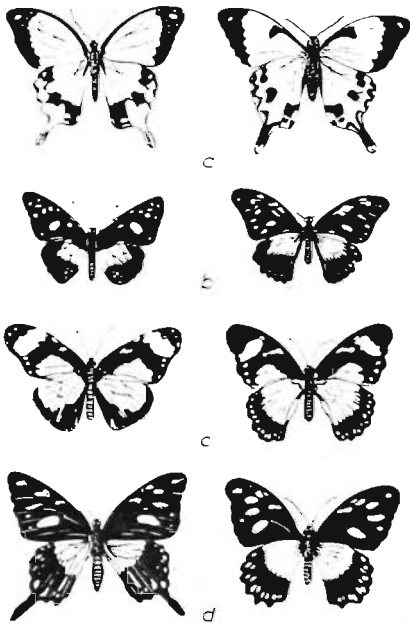
kvantitatīvi novērtēt populācijas ģenētiskā sloga lielumu. Šis parādības atklājējs Dž. Holdeins raksta: «Ģenētiskais slogs ir cena, kas populācijai jāmaksā par tiesībām evolucionēt.»

8.5. CITAS ĢENĒTISKĀS SISTĒMAS POPULĀCIJĀ

Bez dažādām vairošanās sistēmām populācijās pastāv arī citas ģenētiskās sistēmas, kuras palielina populāciju plastiskumu un pielāgotību.

8.5.1. ĢENĒTISKĀ KOADAPTĀCIJA

Organismā visi gēni darbojas ciešā savstarpējā ietekmē. Normāla alēle var nenokļūt līdz nākošajai paaudzei, ja tā atrodas organismā, kas nespēj vairoties. Katrā lokusā dabiskā izlase atbalsta tās alēles, kuras pozitīvi sadarbojas ar citu lokusu alēlēm. Adaptīvu mijiedarbību starp gēniem, kuri izveido organisma genomu, sauc par ģenētisko koadaptāciju. Ģenētiskās koadaptācijas nozīmi parāda starpsugu krustošanās rezultāti: vairumā gadījumu iegūtie hibrīdi ir vai nu sterili, vai ar pazeminātu dzīvotspēju, lai gan vecāku genotipā bijušas tikai normālas alēles.



8.5. att. Tauriņa *Papilio dardanus* gēnu koadaptācija, veidojot mīmīkriju:

a — *P. dardanus* tēviņš (pa kreisi) un mātīte bez maskējošā spārnu zīmējuma, b — putniem neēdamais tauriņš *Amauris albimaculata* (pa kreisi) un to atdarinošā *P. dardanus* mātīte; tips «cenea». c — putniem neēdamais *Amauris niavius* (pa kreisi) un to atdarinošā *P. dardanus* mātīte; tips «hippococonides», d — hibrīdi, kas radušies, krustojoties dažādu populāciju «cenea» un «hippococonides» tipiem (maskējošais spārnu zīmējums izjaukts).

Ģenētiskā koadaptācija ir raksturīga ne tikai sugai, bet arī tās atsevišķām populācijām. Viena un tā pati alēle var būt izdevīga vienā populācijā, bet neizdevīga citā, kur tā negatīvi iedarbojas ar citu gēnu alēlēm. Tā, piemēram, pēc Ē. Forda pētījumiem, vienas Āfrikas dižtauriņu sugas — *Papilio dardanus* tēviņi ir vienveidīgi, dzeltenmelniem spārniem, bet mātišu spārnu zīmējums atdarina dažādu putniem neēdamu tauriņu sugu spārnu zīmējumus. Dažos apvidos sastop tikai vienu mātītes mīmētisko formu, citos — vairākas šādas formas atkarībā no tā, cik un kādas neēdamo tauriņu sugas apdzīvo katru apvidu. Ja krusto divas dažādas mīmētiskās līnijas, kuras cēlušās no vienas

populācijas, tad visām mātītēm ir labi izteikti imitējošie spārnu zīmējumi, kas iedzimis pēc Mendēļa likumiem. Turpretī, krustojot dažādu populāciju indivīdus, visām mātītēm ir pārejas tipa spārnu zīmējumi, kuri vairs nav mimētiski. Mimētiskais krāsojums dižtauriņiem ir atkarīgs no diviem gēniem. Vienam gēnam ir divas alēles, no tām viena nosaka pagarinātus spārnu kaudālos stūrus, otra — noapaļotus. Otram gēnam ir vairākas alēles, pie tam katra alēle atbild par kāda mimētiska fenotipa attīstību. Bez tam ir vesela virkne modificētājgēnu, kuri ietekmē galveno gēnu darbību. Katrā populācijā dabiskā izlase atbalsta tādas modificētājgēnus, kas veicina to pamatgēnu darbību, kuri atdarina attiecīgajā apvidū sastopamos neēdamos «modelus». Rezultātā izveidojas galveno gēnu un modificētājgēnu koadaptācija. Ja savstarpēji krustojas dažādu apvidu mimētiskās formas, koadaptācija izjūk un pēcnācējiem attīstās nepilnvērtīgs aizsargkrāsojums (8.5. att.).

8.5.2. SUPERGĒNI UN ĢENĒTISKAIS POLIMORFISMS

Pieņemsim, ka populācijā ir divi gēni a un b , kuros ir alēle a_1 ar frekvenci p , a_2 ar frekvenci q , un b_1 ar frekvenci r , b_2 ar frekvenci s ; pie tam alēles a_1 un b_1 kopā izveido labi pielāgotu fenotipu, tāpat a_2 ar b_2 , bet a_1 ar b_2 un a_2 ar b_1 veido slikti pielāgotu fenotipu. Tādā gadījumā visa populācija būs labāk pielāgota, ja pārsvarā būs sastopamas labvēlīgas alēļu kombinācijas. Ja alēļu kombinācijas ir selektīvi neitrālas, gametu genotipiem jābūt ar sekojošām frekvencēm: $a_1b_1 — pr$, $a_2b_2 — qs$, $a_1b_2 — ps$ un $a_2b_1 — qr$, pie tam $pr \times qs = ps \times qr$ un $pr \times qs — ps \times qr = 0$. Ja alēļu kombinācijas gametās nav nejaušas, tad pēdējais vienādojums nav spēkā, un, jo lielākas ir dažādo kombināciju dzīvotspējas atšķirības, jo lielāka ir starpības absolūtā vērtība. Ja vispār sastopamas tikai divas alēļu kombinācijas no četrām, starpība ir maksimāla un sasniedz lielumu 0,25. Ilgstošas dabiskās izlases darbības rezultātā gēni ar savstarpēji koadaptētām alēlēm izvietojas vienā hromosomā (tas notiek ar translokāciju palīdzību), un, jo svarīgāka ir alēļu koadaptācija, jo to savstarpējie attālumi hromosomā ir mazāki. Tādējādi lokusu izvietojums hromosomā nebūt nav nejaušs, bet ir ilgstošas sugas evolūcijas rezultāts. Labvēlīgām alēļu kombinācijām ir lielākas iespējas saglabāties, ja tās neizjauc krustmija. Vairākus cieši saistītus gēnus, kuri ietekmē vienu pazīmi vai savstarpēji saistītu pazīmju grupu, sauc par *super gēnu*.

Supergēni visbiežāk izveidojas inversiju rajonos. Tā kā heterozigotām pēc inversijas šajos rajonos nenotiek krustmija (sk. 6.3.3. nod.), tad populācijā eksistē tikai triju genotipu indivīdi: 1) homozigotas pēc gēnu sākotnējās secības, 2) homozigotas pēc gēnu apgrieztās secības un 3) heterozigotas. Inversiju polimorfisms ir plaši izplatīts gan augu, gan dzīvnieku vidū. T. Dobžanskis, pētot dažādas drozofilu savvaļas populācijas ASV, pierādīja, ka katra no populācijām ir īpatnēja pēc inversiju sastāva vai pēc to frekvences, bez tam populācijas robežās konstatēja inversiju frekvenču sezonālo

mainību. Arī laboratorijas eksperimenti pierāda, ka inversiju frekvences mainās atkarībā no drozofilu audzēšanas apstākļiem un tā tad inversijas ir viens no sugas pielāgošanās mehānismiem. Inversijas ir tikai viens no polimorfisma veidiem. Par ģenētisko polimorfismu sauc jebkādu ģenētiski atšķirīgu formu klātbūtni populācijā, pie tam to frekvence ir augstāka, nekā varētu izveidoties atkārtotu mutāciju rašanās rezultātā. Ja ģenētiski atšķirīgās formas parādās vienmēr vienādās skaitliskās attiecībās, tādu polimorfismu sauc par līdzsvaroto.

J. Lūsis aprakstījis līdzsvarotā polimorfisma sezonālo mainību divpunktu mārītes populācijās: rudenī biežāk sastopamas ir vaboles ar melniem segspārniem, bet pavasarī — ar sarkaniem. Pie polimorfisma pieder arī funkciju sadalīšana starp sabiedrisko kukaiņu sugu individiem — bitēm, skudrām, termītiem, tāpat arī augu heterostilija un citi ģenētiskās nesavienojamības veidi. Plašākā nozīmē pie polimorfisma pieskaitāma arī organismu sadalīšanās vīrišķajā un sievišķajā dzimumā un vēl citi mehānismi, kas samazina inbrīdingu populācijā.

8.5.3. POPULĀCIJU IZOLĀCIJA

Populācijai raksturīgā ģenētiskā struktūra var saglabāties tikai tik ilgi, kamēr tā ir vairāk vai mazāk izolēta no citām populācijām. Izolācija var būt 1) telpiska (ģeogrāfiska) vai 2) bioloģiska. Vienas sugas dažādas populācijas savstarpēji ir izolētas galvenokārt telpiski — vai nu tieši ar attālumu, vai ar sugas eksistēšanai nepiemērotiem apstākļiem (piemēram, ūdens organismiem sauszeme u. tml.).

Bioloģiskās izolācijas mehānismi darbojas galvenokārt starp populācijām, kas pieder dažādām sugām un kuras vairojas dzimumiski. Izšķir prezigotiskos un postzigotiskos bioloģiskās izolācijas mehānismus. Prezigotiskie bioloģiskās izolācijas mehānismi novērš hibrīdu izveidošanos. Pie tiem pieder 1) biotopiskā izolācija (populācijas apdzīvo vienu teritoriju, bet dažādus biotopus un tāpēc nekontaktējas, piemēram, meža klaidoņpele *Apodemus silvaticus* un dzeltenkakla klaidoņpele *A. flavicollis*), 2) vairošanās laiku nesakrišana (populācijas vairojas dažādos gadalaikos, piemēram, Britu salās sudrabkaija *Larus argentatus* aprīlī, bet reņģu kaija *L. fuscus* — maijā vai dažādās diennakts stundās kā *Drosophila pseudoobscura* un *D. persimilis*), 3) etoloģiskā izolācija (krustošanās partneru izvēle pēc uzvedības signāliem, piemēram, spīdvaļņu *Lampyrus* dažādu sugu tēviņi raida mātītēm atšķirīgas krāsas, spilgtuma un ritma gaismas signālus), 4) mehāniskā izolācija (krustošanos kavē ziedu uzbūves atšķirības entomofilajiem augiem, piemēram, lauvmutītēm *Antirrhinum majus* un *A. glutinosum*, vai ģenitāliju formas un izmēru atšķirības dzīvniekiem, piemēram, dārza vingliemežim *Cepaea hortensis* un birztaļu vingliemežim *C. nemoralis*), 5) gametiskā izolācija (vīrišķās gametas iet bojā, nesasniedzot olšūnu, vai gametas nespēj saplūst, piemēram, starp šķēp-

nešu *Xiphophorus* dažādām sugām). Šim izolācijas veidam tuva ir izolācija, kas konstatēta infuzoriju *Paramecium aurelia* un *Tetrahymena pyriformis* sugās (sk. 3.6. nod.). To kontrolē multiplo alēļu sērijas vairāki gēni.

Postzigotiskie bioloģiskās izolācijas mehānismi samazina hibridu dzīvotspēju vai auglību. Tiem pieskaitāma 1) hibridu nespēja izdzīvot (piemēram, Eiropas ūdeles *Mustela lutreola* un Amerikas ūdeles *M. vison* hibridi iet bojā), 2) hibridu sterilitāte (mežozes traucējumu dēļ hibridi, piemēram, mūļi, neveido normālas gametas), 3) hibridu nepilnvērtība (hibridu pēcnācējiem F_2 un F_b paaudzē ir zema dzīvotspēja vai auglība, kā tas parādīts J. Lūša pētījumos ar mārīšu *Adalia bipunctata* un *A. turanica*, kā arī *A. bipunctata* un *A. tetraspilota* hibriidiem.

Populāciju diverģences sākumā darbojas postzigotiskie izolācijas mehānismi, kuru pamatā ir gēnu koadaptācijas traucējumi. Dabiskās izlases ietekmē tos papildina vai nomaina prezigotiskie mehānismi, kas vairāk taupa sugas indivīdu gametas, enerģiju un dzīves resursus. Var rasties diviņu sugas, kuru indivīdi, būdami morfoloģiski neatšķirami, tomēr nekrustojas. Izlētām populācijām diverģējot tālāk, pamazām rodas arī morfoloģiskās atšķirības starp tām. Starp simpatriskām sugām parasti darbojas vairāki izolācijas veidi. Ja kādu iemeslu dēļ prezigotiskā izolācija izrādās izjaukta, sāk darboties postzigotiskie mehānismi.

8.6. POPULĀCIJU ĢENĒTISKĀ DIFERENCIĀCIJA

Sugu veidošanās procesā nemitīgi mainās — diferencējas populāciju ģenētiskā struktūra neatkarīgi no tā, vai suga evolucionē kā vienots vesels vai notiek tās diverģence. Populāciju diferencēšanas pakāpi dažkārt raksturo morfoloģisko pazīmju pārmaiņas, taču parasti tās ir atkarīgas no ļoti daudzu gēnu mijiedarbības, kā arī no vides apstākļiem, un tādējādi morfoloģiskās atšķirības ne vienmēr adekvāti atspoguļo ģenētisko sistēmu dažādību. Daudz precīzāk par gēnu sastāvu var spriest pēc proteīnu sastāva organismā (vai populācijā). Divu populāciju ģenētiskās diferencēšanas pakāpi var novērtēt, katrā no tām izpētot kādu nejauši izvēlētu proteīnu paraugu. Gēni, kas tos kodē, veido pietiekami reprezentatīvu bezizvēles paraugkopu no visiem struktūrgēniem, kas sastopami populācijā, tāpēc iegūtos rezultātus var attiecināt uz visu genomu.

Proteīnu analīzei vislabāk izmantot elektroforēzi gelā. M. Nei ir izstrādājis ērtu metodi, ar kuru var novērtēt populāciju ģenētisko diferencēšanu. Izmanto divus lielumus: 1) ģenētisko līdzību I , kas norāda, kāda daļa no struktūrgēniem abās populācijās ir identiski, un 2) ģenētisko distanci D — alēļu nomaiņas vidējā skaita vērtējumu, kura notikusi, abām populācijām evolucionējot neatkarīgi. Alēļu nomaiņa notiek vai nu mutāciju rezultātā, vai arī nomainoties veselam alēļu komplektam. Ģenētiskā līdzība I var pieņemt vērtības no 0 (kad nav kopīgu alēļu) līdz 1 (kad abās populācijās alēļu frekvences sakrīt). Ģenētiskās distances D vērtība svārstās no 0

(kad alēļu nomaiņas nav) līdz bezgalībai (jo ilgas evolūcijas gaitā katra lokusa alēles var atkārtoti pilnīgi nomainīties neierobežotu skaitu reizi).

Pieņemsim, ka A un B ir divas dažādas populācijas, bet K — lokuss, pēc kura populācijā ir m dažādas mutantas alēles. Attiecīgo alēļu frekvences populācijā A apzīmēsim $a_1, a_2, a_3 \dots a_i \dots a_m$, bet populācijā B — $b_1, b_2, b_3 \dots b_i \dots b_m$. Ģenētisko līdzību starp abām populācijām lokusā K izsaka lielums I_k .

$$I_k = \frac{\sum_{i=1}^m a_i b_i}{\sqrt{\sum_{i=1}^m a_i^2 \cdot \sum_{i=1}^m b_i^2}} = \frac{I_{ab}}{\sqrt{I_a \cdot I_b}} r,$$

I_k rāda vidējo varbūtību, ka divas alēles no dažādām populācijām izrādīsies identiskas.

Pieņemsim, ka ir divas populācijas A un B . Katrā no tām pētāmajam ģenam ir divas alēles — 1 un 2. A populācijā šo alēļu frekvences apzīmēsim ar a_1 un a_2 , bet B populācijā — ar b_1 un b_2 . Iespējami sekojoši gadījumi: I) alēļu frekvences pilnīgi sakrīt, t. i., $a_1 = b_1$ un $a_2 = b_2$; II) alēļu frekvences kvantitatīvi atšķiras, t. i., $a_1 \neq b_1$ un $a_2 \neq b_2$; III) populācijas atšķiras pēc alēļu kvalitatīvā

8.7. tabula

Divu populāciju ģenētiskās līdzības aprēķināšana

Ģēni	Divu alēļu relatīvās frekvences I, II vai III ģenā		I_k aprēķins
	A populācijā	B populācijā	
I	$a_1 = 0,4$ $a_2 = 0,6$	$b_1 = 0,4$ $b_2 = 0,6$	$I_{kI} = \frac{0,4 \times 0,4 + 0,6 \times 0,6}{\sqrt{(0,4^2 + 0,6^2) \times (0,4^2 + 0,6^2)}} =$ $= \frac{0,52}{\sqrt{0,52 \cdot 0,52}} = 1$
II	$a_1 = 0,4$ $a_2 = 0,6$	$b_1 = 0,7$ $b_2 = 0,3$	$I_{kII} = \frac{0,4 \times 0,7 + 0,6 \times 0,3}{\sqrt{(0,4^2 + 0,6^2) \times (0,7^2 + 0,6^2)}} =$ $= \frac{0,46}{\sqrt{0,52 \cdot 0,58}} = 0,719$
III	$a_1 = 1$ $a_2 = 0$	$b_1 = 0$ $b_2 = 1$	$I_{kIII} = \frac{1 \times 0 + 0 \times 1}{\sqrt{(1^2 + 0^2) \times (0^2 + 1^2)}} =$ $= \frac{0}{\sqrt{1 \times 1}} = 0$

sastāva, piemēram, $a_1=1, a_2=0, b_1=0, b_2=1$ (8.7. tab.). Aprēķinot I_k katram gadījumam, kļūst redzams, ka I_k var pieņemt vērtības no 1 (pilnīga populāciju identitāte dotajā lokusā) līdz 0 (kvalitatīvas atšķirības pēc alēļu sastāva).

Lai noteiktu ģenētisko distanci D , jāzina alēļu frekvences vairākiem gēniem. Ģenētisko distanci starp populācijām A un B aprēķina pēc formulas

$$D = -\ln I,$$

kur $I = \frac{\overline{\Sigma a_i b_i}}{\overline{\Sigma a_i^2} \times \overline{\Sigma b_i^2}}$. Šeit $\overline{\Sigma a_i b_i}$ ir vidējais aritmētiskais no lielumiem $a_i b_i$ (sk. I_k izteiksmi), kuri aprēķināti dažādiem lokusiem, $\overline{\Sigma a_i^2}$ — vidējais aritmētiskais no dažādu lokusu frekvenču kvadrātu summām populācijā A , bet $\overline{\Sigma b_i^2}$ — tas pats, populācijai B .

Izmantojot 8.7. tabulu, pieņemsim, ka A un B populācijās ir izpētīti trīs lokusi (I, II un III).

$$\overline{\Sigma a_i b_i} = \frac{0,52 + 0,46 + 0}{3} = \frac{0,98}{3} = 0,327,$$

$$\overline{\Sigma a_i^2} = \frac{0,52 + 0,52 + 1}{3} = \frac{1,04}{3} = 0,347,$$

$$\overline{\Sigma b_i^2} = \frac{0,52 + 0,58 + 1}{3} = \frac{1,10}{3} = 0,367.$$

$$I = \frac{0,327}{0,347 \times 0,367} = \frac{0,327}{0,356} = 0,918,$$

$$D = -\ln 0,918 = -(-0,0856) = 0,0856.$$

D vērtība norāda alēļu pilnīgu vai daļēju nomaiņu vidējo skaitu uz vienu lokusu abu salīdzināmo populāciju neatkarīgas evolūcijas laikā. Minimālā D vērtība ir 0 (ja $I=1$), teorētiski maksimālā D robežvērtība, ja I tuvojas nullei, ir 9,211. Lielas D vērtības norāda, ka evolūcijas gaitā katrā lokusā var notikt atkārtoti kādas alēles pilnīga aizvietošana ar citu.

Novērojumi ar dažādām *Drosophila willistoni* populācijām de-
vuši sekojošās I un D vērtības (8.8. tab.).

8.8. tabula

Ģenētiskās līdzības un ģenētiskās distances vidējā vērtība dažādām *Drosophila willistoni* sugu grupas populācijām

Salīdzināmās īpatņu grupas	Ģenētiskā līdzība	Ģenētiskā distance
Vietējās populācijas	0,970	0,031
Pasugas	0,795	0,230
Dviņu sugas	0,563	0,581
Morfoloģiski atšķirīgās sugas	0,352	1,056

8.7. DNS UN PROTEĪNU FILOĢENĒZE

Starpsugu ģenētiskās diferenciacijas pakāpi var raksturot vai nu tieši, izpētot ģēnu nukleotīdu secības, vai arī netieši, izpētot proteīnus, ko kodē struktūrgēni.

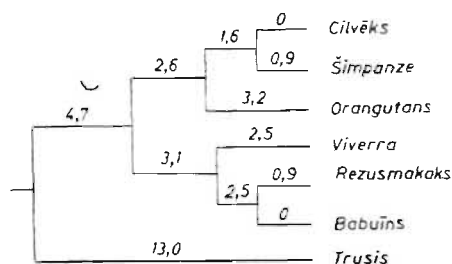
Radniecīgu sugu DNS salīdzināšanai bieži izmanto DNS hibridizācijas metodi. Radioaktīvi iezīmētu DNS disociē un sadala fragmentos, atdalot DNS secību atkārtojumus. Pēc tam ar šādi sagatavotu DNS iedarbojas uz citas sugas disociētu DNS. Tās secības, kas ir homologiskas abām sugām, maisījumā izveidos DNS dubultspirāles — dupleksus. Secības šajos dupleksos var nebūt pilnīgi komplementāras. Nekomplementāro nukleotīdu daudzumu var noteikt pēc DNS pavedienu atdalīšanās ātruma sildīšanas ietekmē. Tā iegūst DNS termālo stabilitāti T_s — temperatūru, pie kuras disociē 50% no duplesku DNS. Starpība starp hibridās DNS un kontroles (tīrās) DNS termālās stabilitātes rādītājiem ir proporcionāla nekomplementāro nukleotīdu daudzumam hibridajā DNS (starpība par 1°C atbilst apmēram 1% nesaistījušos nukleotīdu). Šāda metode izmantota, lai noskaidrotu DNS secību homoloģiju starp cilvēka un dažādu primātu sugu DNS (8.9. tab.).

8.9. tabula

Atšķirīgo nukleotīdu saturs (%)
starp cilvēka un dažādu primātu DNS

Simpanze	Gibons	Zaļais mērkaķis	Kapucīns	Galago
2,4	5,3	9,5	15,8	42,0

Pieņemot, ka gēni, kas kodē noteiktu proteīnu, ir homologiski, t. i., cēlušies no kopēja senča, filoģenēzes gaitu var rekonstruēt arī pēc aminoskābju sastāva atšķirībām proteīnos. Vidēji filoģenēzē

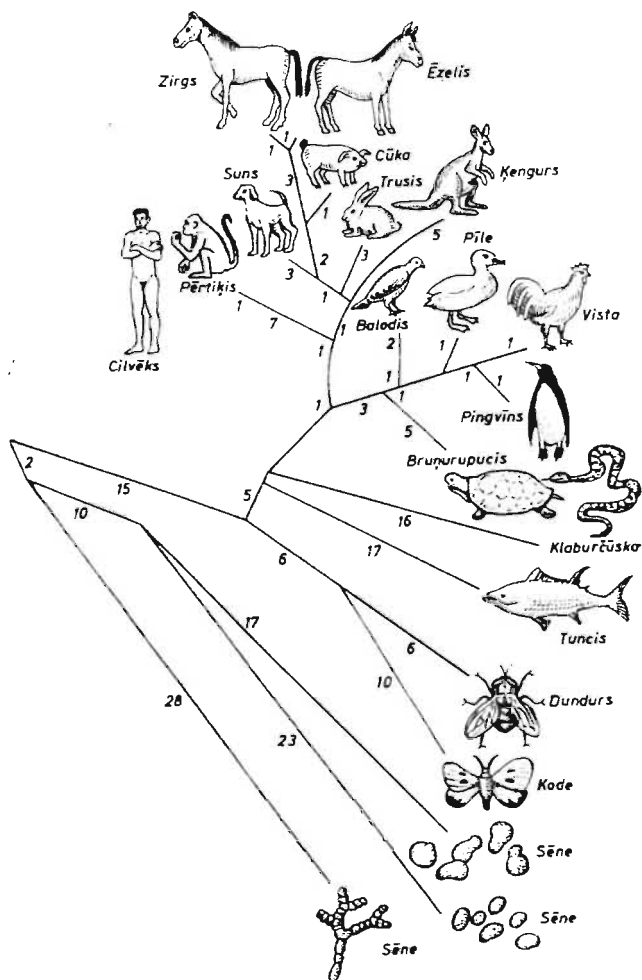


8.6. att. Dažādu zīdītāju sugu filoģenētiskā tabula, kas veidota pēc 115 aminoskābju atšķirībām fermentā karboanhidrāze I. Skaitļi rāda, cik nukleotīdu nomaiņas vidēji notikušas katrā evolūcijas posmā.

viena aminoskābe nomainās ik pēc 2 miljoniem gadu, taču dažādi proteīni evolucionē dažādā ātrumā. Šūnas elpošanas ferments citohroms *c*, kas atrodas dzīvnieku un augu mitohondrijos un sastāv no 104 aminoskābju atlikumiem, evolucionē lēni. Pat tik atšķirīgiem organismiem kā cilvēks, zīdvrēpējs un pelējumsēne liela daļa citohroma *c* aminoskābju sakrīt, bet cilvēkam un rēzus makakam šī viela atšķiras tikai ar vienu aminoskābi, lai gan abas sugas šķirti evolucionē jau 40 miljo-

nus gadu. Tāpēc šī fermenta analīzi var izmantot attāli radniecisku organismu ģenētiskās līdzības novērtēšanai. Ātri evolucionē karboanhidrāzes — fermenti, kuri piedalās CO₂ apgriezeniskajā hidratācijā, tāpēc šo proteīnu pētīšana ir ļoti piemērota radniecisku sugu savstarpējās izcelšanās noskaidrošanai (8.6. att.). Var uzskatīt, ka sugas, kuru proteīni atšķiras mazāk, ir atdalījušās samērā nesen.

Balstoties uz citohroma *c* primāro struktūru, ir izveidota filoģenētiskā shēma (8.7. att.), kas aptver 20 dažādu sugu radnieciskās attiecības. Visumā šī shēma atbilst tai filoģenēzes norisei, kāda



8.7. att. 20 dažādu organismu filoģenēzes shēma, kas izveidota pēc citohroma *c* pirmējās struktūras atšķirībām. Skaitļi rāda, cik nukleotīdu nomainīgas minimāli notikušas katrā evolūcijas posmā.

restaurēta pēc citiem avotiem, taču ir arī dažas acīmredzamas kļūdas. Piemēram, spriežot tikai pēc citohroma *c* uzbūves, iznāk, ka cilvēks līdz ar citiem primātiem atdalījies no kopējā zīdītāju priekšteču stumbra vēl pirms somainajiem dzīvniekiem.

Zinot pārmaiņas aminoskābju sastāvā, var aprēķināt, cik (minimāli) nukleotīdiem bija jānomainās, lai vienu kodonu pārvērstu otrā. Piemēram, izoleicīnam atbilst trīs kodoni: AUU, AUC un AUA, bet valīnam — četri: GUU, GUC, GUA un GUG. Tādējādi pietiek, ja izoleicīna pirmajā kodonā A vietā stājas G, lai tas sāktu kodēt valīnu. Metionīnu kodē AUG, bet glutamīnu — CAA un CAG, tāpat to savstarpējai nomainīgai nepieciešama vismaz divu nukleotīdu nomainīga jeb mutācija. Piemēram, cilvēkam citohromā *c* 66. pozīcijā ir izoleicīns, bet rēzus makakam — treonīns. To kodoni ir sekojoši.

Izoleicīnam:	Treonīnam:
AUU	ACU
AUA	ACA
AUC	ACC
	ACG

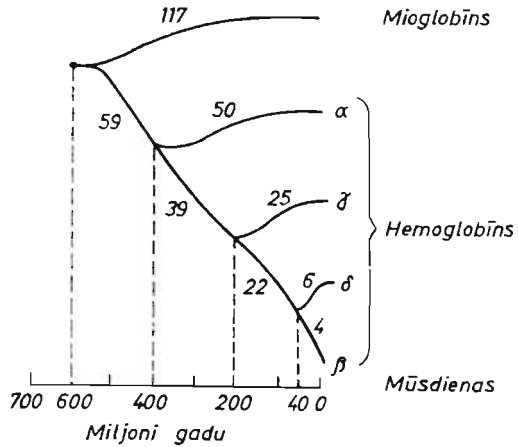
Lai notiktu vienas aminoskābes nomainīga ar otru, pietiek, ja pirmajos trijos kodonos nomainās viens nukleotīds (U ar C) vai ceturtajā — divi nukleotīdi.

Filogēnēzes gaitas rekonstrukcija, pamatojoties uz proteīna primārās struktūras noskaidrošanu, balstās uz domu, ka gēni, kas kodē viena veida proteīnu, dažādās sugās ir homologiski, t. i., cēlušies no kopējas sākotnējas gēna formas. Izšķir divējāda veida homologiskos gēnus — ortologiskos un paralogiskos.

Ortologiskie gēni ir attīstījušies no kāda priekšteču gēna atkārtotu mutāciju rezultātā. Tādējādi to evolūcija atbilst sugas evolūcijas gaitai. Ortologiskas ir citohroma *c* molekulas 20 dažādās sugās. Ir pierādīta to izcelšanās no viena gēna, kurš ir bijis visu 20 sugu kopējai senču formai. Paralogiskie gēni ir cēlušies sākotnējā gēna duplikāciju rezultātā, kurām sekojušas pārmaiņas nukleotīdu sastāvā. Rezultātā paralogiskie gēni evolucionē gan dažādās sugās, gan arī vienas sugas ietvaros. Tādi cilvēkam ir gēni, kas kodē α , β , γ un δ hemoglobīna virknes. Uzskata, ka pats sākotnējais hemoglobīna gēns savukārt radies, apmēram pirms 600 miljoniem gadu duplicējoties vēl senākai gēna formai, no kuras kā otrs evolūcijas atzars cēlies mioglobīna gēns. Evolūcijas gaitā hemoglobīna gēns vēl trīs reizes ir duplicējies, kā pēdējais ir izveidojies augstāko primātu δ hemoglobīna gēns pirms 40 miljoniem gadu (8.8. att.). Dažādo hemoglobīna gēnu rašanās laiks noteikts, balstoties uz to nukleotīdu sastāva atšķirībām.

Proteīnu primārās struktūras noteikšana ir visai darbietilpīga. Eksistē arī citas, ātrākas metodes divu proteīnu līdzības noteikšanai, piemēram, imunoloģiskā salīdzināšana un elektroforēze. Pēc imunoloģiskās metodes proteīnu izdala tirā veidā un ar to imunizē eksperimenta dzīvnieku, kuram pret šo proteīnu — antigēnu attīstās antivielas. Antivielas var izdalīt no imunizētā dzīvnieka asins

seruma. Šīs antivielas spēj saistīties ne tikai ar izsaucēju antigēnu, bet arī ar tam radnieciskiem antiģēniem. Jo līdzīgāki ir dažādie antiģēni, jo spēcīgāka ir imunoloģiskā saistišanas reakcija. Ar elektroforēzes palīdzību var noteikt, vai divi proteīni ir elektroforētiski vienādi. Abas metodes var lietot, salīdzinot filogēnētiski tuvus organismus, bet tādā veidā nevar noteikt salīdzināmo proteīnu atšķirīgo aminoskābju atlikumu skaitu. Abu metožu rezultātus var apstrādāt matemātiski un aprēķināt pēc tiem ģenētisko distanci D .



8.8. att. Globīna gēna evolūcija. Atzarojumi norāda senā gēna duplikāciju, no kura radies jauns gēns. Skaitļi rāda, cik nukleotīdu nomainas minimāli notikušas katrā evolūcijas posmā.

8.8. NEITRĀLĀS MOLEKULĀRĀS EVOLŪCIJAS HIPOTĒZE

Evolūcijas gaitā jaunas alēles rodas galvenokārt gēnu mutāciju rezultātā. Japāņu ģenētiķis M. Kimura izvirzīja neitrālās molekulārās evolūcijas hipotēzi, pēc kuras mutāciju lielākā daļa praktiski neietekmē proteīna bioloģiskās funkcijas, jo pārmaiņas neskar tā aktīvos centrus — tātad šīs mutācijas neietekmē dabiskā izlase. Sakarā ar to šādu mutāciju izplatība dabā atkarīga galvenokārt no gametu veidošanās un apaugļošanas procesa nejausībām, bet nevis no dabiskās izlases, t. i., pakļaujas ģenētiskā dreifa likumiem (sk. 8.4.3. nod.). Alēles nomainīšanas ātrumu (k) laika vienībā var aprēķināt pēc formulas:

$$k = 2Nu x,$$

kur N — populācijas efektīvais lielums (nejauši krustojošos diploidālo indivīdu skaits), u — mutācijas rašanās biežums laika vienībā, x — neitrālās mutācijas galīgas fiksēšanas varbūtība. Tā kā N indivīdu populācijā katrā no autosomālajiem lokusiem ir $2N$ alēļu, fiksēšanas varbūtība vienai alēlei ir

$$x = 1/2N.$$

Ievietojot šo x vērtību k izteiksmē, iegūst

$$k = 2N \times u \times \frac{1}{2N} = u.$$

Tātad neitrālās alēles aizvietošanas ātrums populācijā ir vienāds ar šīs alēles izveidošanās ātrumu mutācijas rezultātā.

Evolūcija molekulārā līmenī sastāv no pakāpeniskas, nejaušas vienas neitrālas alēles nomaiņas ar otru, kas ir funkcionāli gandrīz līdzvērtīga iepriekšējai. Var uzskatīt, ka alēles ar pozitīvu fenotipisko efektu rodas ārkārtīgi reti.

Katrā gēnā mutācijas rodas ar noteiktu biežumu, tāpēc vieni proteīni laika gaitā mainās ļoti maz (citohroms *c*), bet citi ir visai mainīgi (karboanhidrāze). Molekulārā evolūcija nenotiek vienādā ātrumā arī vienam un tam pašam proteīnam: vienmērīgas, samērā lēnas evolūcijas periodi, kad notiek tikai gēnu mutācijas un dreifs, mijas ar organisma molekulu atsevišķiem straujas evolūcijas posmiem. Tādēļ, novērtējot sugu savstarpējo radniecību un diverģences sākumu, precīzus datus iegūst tikai lielākiem laika posmiem. Šai gadījumā, izpētot vairāku gēnu uzbūves atšķirības, var pareizi atklāt filoģenētiskās sakarības starp dažāda ranga taksoniskajām grupām, datēt to diverģences sākumu. Molekulāro metožu objektivitāti var pārbaudīt gadījumos, kad pēc paleontoloģijas datiem ir zināma salīdzināmo taksonu izcelšanās. Šāda pārbaude liecina, ka proteīnu mainība visumā tomēr ir lielāka, nekā to varētu sagaidīt pēc neitrālās molekulārās evolūcijas teorijas. Citos gadījumos aina ir pretēja. Piemēram, cilvēks pieder dzimtai *Hominidae*, bet tam tuvākās pērtiķu sugas — šimpanze un gorilla — dzimtai *Pongidae*, taču elektroforētiskie proteīnu pētījumi rāda, ka ģenētiskā distance starp šiem pērtiķiem un cilvēku $D=0,35$, kas atbilst ļoti tuvām sugām (sk. 8.8. tab.). Šo atšķirību var izskaidrot tā, ka primātu evolūciju lielā mērā nosaka ne tikai struktūrgēnu mutācijas, kuri kodē proteīnus, bet arī pārmaiņas regulatorgēnu darbību, kuras tieši proteīnu kvalitatīvo sastāvu neietekmē.

Lielos laika periodos molekulārās pārmaiņas tiešām var atspoguļot organisko formu evolūciju, kalpot par «evolūcijas molekulāro pulksteni», jo šajā laikā mijas gan ātrākas, gan lēnākas evolūcijas periodi, savstarpēji izlīdzinoties.