ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ТИМИРЯЗЕВСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ

ПРОФ. Н. А. ИВАНЦОВ

ДАРВИНИЗМ И МЕНДЕЛИЗМ

СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК
ВОЛОГДА
1926


СЕВЕРНЫЙ
ПЕЧАТНИК

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТИМИРЯЗЕВСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ

изучения и пропаганды естественно-научных основ диалектического материализма

СЕРИЯ V

БИБЛИОТЕКА МАТЕРИАЛИСТА

ВЫПУСК № 3

Проф. Н. А. ИВАНЦОВ

ДАРВИНИЗМ И МЕНДЕЛИЗМ

„СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК“

Вологда, 1926

Проф. Н. А. ИВАНЦОВ

ДАРВИНИЗМ
И
МЕНДЕЛИЗМ

„СЕВЕРНЫЙ ПЕЧАТНИК"
ВОЛОГДА
1926

Типо-литография Акц. О-ва „Северный Печатник".

Гублит 387 (Вологда). Тираж 3000 экз.

Дарвинизм и менделизм.

Населяющий нашу землю мир животных и растений не был создан сразу, а развился постепенно, в течение громадных промежутков времени, из крайне простых форм, появившихся на земле, как скоро на ней создались условия, благоприятные для органической жизни. После Дарвина, как указал один из его ближайших последователей Гёкели, эволюция органического мира перестала быть гипотезой, а является научно обоснованным фактом. Те доводы, на которых покоится это заключение, можно найти в любом изложении теории Дарвина.

Если, однако, эволюция органического мира в настоящее время может считаться строго доказанной, то до сих пор еще ведутся споры о том, какими факторами она обусловливается.

Основными факторами органической эволюции и видообразования являются, согласно Дарвину: 1) индивидуальная изменчивость, 2) наследственность в некоторых случаях прокинувшихся изменений и 3) естественный отбор, или сохранение в борьбе за существование форм, наиболее приспособленных к данным, постоянно изменчивым, условиям.

По отношению к изменчивости Дарвин полагал, что она вызывается, главным образом, внутренними свойствами организмов, толчок к проявлению которых дается извне, подобно тому, как искра зажигает горючий материал, частью непосредственными воздействиями внешней среды, а также упражнением и неупражнением органов, как думал это и его предшественник Ламарк, и, наконец, соотношениями признаков.

Относительно законов, управляющих наследственностью, Дарвин заметил, что таковые для нас „по большей части

Зоологический институт
Отделение
АН СССР

неизвестны", и ограничился лишь установлением некоторых общих фактов. Так, он указал, что особенности, проявляющиеся в самцах наших домашних животных, часто передаются исключительно или преимущественно самцам (наследственность, ограниченная полом); что домашние разновидности при одичании постепенно возвращаются к признакам своих диких предков; что при скрещивании во многих случаях некоторые особи, породы и виды имеют доминирующую роль при передаче сходства с собою, и дал название этому явлению „закона доминирующей передачи"; что при скрещивании некоторые признаки изглаживаются редко или вовсе не изглаживаются, но передаются от той или другой родительской формы в неизменном состоянии; что дитя наследует все свои признаки от родителей, у которых, однако, некоторые признаки могут находиться в скрытом состоянии; что скрещивание сообщает, без сомнения, большую склонность к вторичному появлению давно утраченных признаков.

Начало девятисотых годов дало три теории, которые противники Дарвина старались использовать в качестве противовеса этому последнему. Это были: теория чистых линий датского ботаника Иогансена, теория мутаций голландского ботаника де-Фриза и воскрешенное из забвения учение о наследственности Грегора Менделя. Об отношении этих направлений, в особенности „менделизма", к теории Дарвина и будет наша речь.

Исследования Иогансена, подтвержденные целым рядом опытов над самыми разнообразными растениями и животными, показали, что в пределах „чистых линий, т.-е. в потомстве, выведенном от одного семени при самоопылении у растений или у животных от родителей, стоящих в ближайшем кровном родстве между собою, напр., брата и сестры, уклонения от средней величины в каком бы то ни было признаке ненаследственны, и отбор не производит никакого действия. Растения, выращенные из крупных, средних или мелких семян, взятых от одного и того же растения или от близко родственных экземпляров растения (в преде-

лах одной и той же чистой линии), раз они были выращены при одинаковых условиях, дадут семена с одинаковым средним весом. В данном случае наследственным является определенный средний вес семян; индивидуальные отклонения от него вызываются, надо полагать, чисто внешними условиями — особенностями почвы, избытком или недостатком питания, света, тепла и влаги, положением горошины в стручке и т. д.—и по наследству не передаются, как и Дарвин был склонен думать это относительно „колеблющихся" или флюктуирующих изменений. Такие ненаследственные изменения называют в настоящее время флюктуациями, модификациями или простыми вариациями. Исследования Иогансена показали вместе с тем, что в том, что мы называем обыкновенно „видом", содержится большое число чистых линий с различной средней величиной признаков. То, что мы называем „видом", есть „фенотип" — собрание, или популяция, многочисленных „генотипов", или чистых линий, внешне сходных между собою, но внутренне различных. Самое большее, что может сделать здесь отбор, — это выделить ту или другую чистую линию, тот или другой „генотип". Так, путем отбора можно повысить средний вес семян фасоли или процентное содержание сахара в клубнях свекловицы только до известного предела, то есть выделить из имеющейся популяции самую сильную по отношению к данному признаку чистую линию, но все попытки повысить далее вес семян или содержание сахара в клубнях свекловицы оказываются безуспешными, так как далее крайних пределов того, что есть в чистых линиях, идти некуда, а эти пределы остаются постоянными. Ничего нового здесь отбор создать не в состоянии.

Но в таком случае откуда же берутся самые эти чистые линии или „генотипы"? Не можем же мы предполагать, что все чистые линии всех существующих и ранее существовавших „видов" животных и растений, в количестве многих миллионов или биллионов, были созданы сразу, а потом лишь гибли в борьбе за существование за долгий промежуток существования жизни на земле.

Ответ на этот вопрос дает теория „мутаций", разработанная де-Фризом и другими исследователями до Моргана и его учеников включительно. Наблюдениями над „энотерой Ламарка", растением, родственным нашему Иван-чаю, с желтыми цветами, завезенным в Европу из Америки и здесь местами одичавшим, де-Фриз установил появление резких, скачкообразных изменений, которые передаются по наследству. Такие изменения он назвал „мутациями". Де-Фриз полагал вместе с тем, что мутационные периоды имеют характер взрывов, когда почти все органы и свойства изменяются в самых разнообразных направлениях. Такие периоды являются сравнительно короткими и чередуются с долгими промежутками времени, протекающими без изменений. Возникшие мутационным путем формы далеко не все способны выдержать борьбу за существование и подлежат естественному отбору. Таким образом, де-Фриз нисколько не отвергает ни борьбы за существование, ни естественного отбора, как ее следствия. Он полагает только, что борьба за существование, определяющая расхождение групп, происходит не между особями, а между мутациями или „элементарными видами", как он их иначе называет. Но де-Фриз, в противоположность Дарвину, который полагал, что эволюция идет путем постепенного медленного накопления малых изменений, утверждает, что „прогресс в мире живых существ в общем и целом происходит толчками или скачками",—виды образуются сразу.

Материал, над которым работал де-Фриз, возбудил много возражений, так как происхождение энотеры Ламарка — культурного американского растения — неизвестно; эта форма может быть гибридной, и тогда появляющиеся изменения могут быть объяснены, как явления атавизма. Но в настоящее время мутации обнаружены у весьма многих животных и растений, и наблюдения де—Фриза вполне подтвердились. Очень большое число мутаций получено у одной лишь плодовой мушки „дрозофилы", сделавшейся, благодаря Моргану, классическим объектом для исследо-

ваний над изменчивостью и наследственностью. Но вместе с тем в теорию де-Фриза пришлось внести некоторые весьма существенные поправки. Во-первых, приходится признать, что предположение де-Фриза о чередовании коротких мутационных периодов, когда мутации проявляются наподобие взрыва, с долгими тысячелетиями покоя ровно ни на чем не основано. Мутации появляются постоянно, по-видимому, без всякого порядка, спорадически, у одних форм чаще, у других—реже, у плодовой мушки, напр.,—в количестве одной на десятки тысяч экземпляров, в разных направлениях, при чем тождественные мутационные изменения прокидываются повторно, независимо друг от друга.

Во-вторых, мутации могут иметь самый различный размах,—скачки могут быть и очень большими и очень маленькими, которые могут быть обнаружены только самыми тщательными измерениями, они могут затрагивать сразу несколько органов или ограничиваться какой-либо одной особенностью. Если изменения резки и проявляются в нескольких признаках, мы можем говорить о появлении новой породы или новой разновидности, даже нового вида; если они малы, проявляются лишь в одной особенности и имеют чисто количественный характер, как, напр., увеличение среднего веса семян, нам придется говорить просто о появлении новой чистой линии, или нового генотипа. „Все наследственно передаваемые уклонения,—говорит Тоуер,—совершенно одинаковы, и нет никакого указания на основное фундаментальное различие между „мутантами“ и другими наследственно передаваемыми уклонениями, это—крайние ступени одного и того же процесса“. Под „мутациями“ приходится подразумевать в настоящее время вообще всякого рода прокидывающиеся изменения, передающиеся по наследству, независимо от их величины, в отличие от модификаций, флюктуаций или обычных индивидуальных изменений, которые по наследству не передаются.

Вместе с тем мы возвращаемся назад к Дарвину, который определенно указывал, что изменения ненаследственные, „колеблющиеся изменения“, то-есть флюктуации или модификации по теперешней терминологии, для эво-

люции животных и растений значения иметь не могут, и свою теорию естественного отбора строил исключительно на изменениях наследственных, т.-е. мутациях, хотя и не употреблял этого слова. Он указал также, что наследственные изменения появляются редко, чем и объясняется то, что естественный отбор действует с крайней медленностью. Дарвин знал, равным образом, что иногда проявляются изменения резко выраженные, даже настолько, что получают название уродливостей. „Но нет возможности,—говорит Дарвин, провести какую-либо определенную черту между уродливостью и менее резкими изменениями". Дарвин указывает, что некоторые домашние породы, как анконовые овцы, таксы, безрогий скот, некоторые растения, могли быть выведены человеком из таких внезапных резких изменений, возникших внезапно или одним скачком. Плате полагает, что подобные резкие изменения могли иметь значение в половом отборе. Но Дарвин считает сомнительным, „чтобы такие внезапные и значительные уклонения в строении, как те, которые иногда попадаются между нашими домашними породами, в особенности между растениями, могли сохраняться и размножаться в естественном состоянии... Их сохранение было бы возможно лишь в исключительно благоприятных обстоятельствах". Действительно, трудно предположить, не прибегая к целесообразно действующим силам, чтобы резкое, внезапное и многостороннее изменение могло оказаться как раз наиболее соответственным условиям данной среды и, следовательно, могло сохраниться в борьбе за существование. Поэтому-то Дарвин, не отрицая возможности резких, скачкообразных изменений, примеры которых он сам привел, полагает, что эволюция в естественных условиях идет путем постепенного накопления мелких наследственных изменений, т.-е. мутаций.

Какими причинами вызываются наследственные изменения, или мутации,—внутренними изменениями в зародышевых клетках или также под непосредственным влиянием внешних воздействий, а также как результат упражнения или неупражнения органов? Этот вопрос в своем разрешении в настоящее время так же мало подвинулся вперед, как

/ Дарвина, споры между неодарвинистами, или вейсманианцами, и неоламаркистами до сих пор не закончены, и на этом вопросе мы останавливаться не будем. По существу это для теории Дарвина, как теории естественного отбора, совершенно безразлично, так как касается материала, подлежащего действию отбора, а не самого отбора.

Если, таким образом, современная биология по отношению к учению об изменчивости дала нам сравнительно с Дарвином много новых фактов, то в разрешении теоретических вопросов о причинах изменчивости и ее закономерностях дело по существу вперед не подвинулось. Совершенно иное имеем мы по отношению к учению о наследственности. Менделем установлены основные законы последней, за которыми признается с каждым годом все более и более общее значение, и под которые удается подвести самые запутанные случаи, на которые ранее указывали, как на исключения из менделевских законов наследственности.

Основными законами наследственности, в их современной формулировке, являются следующие:

Закон единообразия гибридов. При скрещивании двух константных или чистых форм, различающихся одной или несколькими парами признаков, все поколение гибридов, или, как теперь принято обозначать, первое дочернее поколение F_1, получается одинаковое. При этом, как указывал еще Мендель, по отношению к одним признакам, напр., форме и величине листьев, опушению отдельных частей, окраске цветов у ночной красавицы (Корренс), у гибридов наблюдаются средние образования, как если бы оба признака смешивались; по отношению к другим, и это бывает несравненно чаще, один из признаков настолько преобладает, что трудно или совсем невозможно обнаружить в гибриде другой: признак заимствуется, повидимому, от одного из родителей, как указывал на это и Дарвин. Одни признаки являются в таких случаях доминирующими, другие—рецессивными. Таким образом, на ряду

с законом единообразия гибридов устанавливается правило преобладания, или доминирования. Какой признак доминирует над другим, этого заранее сказать нельзя—это может решить только опыт.

Второй закон—закон расщепления, обнаруживающийся со второго дочернего поколения F_2, состоит в том, что гибриды форм, обладающих парой отличных признаков, при самоопылении или скрещивании между собою дают потомство, половину которого составляют такие же гибридные формы, тогда как другая половина дает исходные, чистые в отношении данных признаков, формы, удерживающие в равных количествах или отцовский или материнский признаки,—во втором дочернем поколении гибриды, по отношению к каждой паре признаков, расщепляются в отношении $1 + 2 + 1$, при чем две части из четырех, т.-е. ровно половина, приходится на долю гибридов, а другая половина делится поровну между исходными формами. В случае доминирования одного признака над другим расщепление происходит в отношении 3 доминантных форм на 1 рецессивную, но среди каждых трех доминантных форм только одна будет константной, две—гибридными. В дальнейших поколениях константные или чистые, или, как их теперь называют, „гомозиготные“ формы при самоопылении или скрещивании с такими же формами будут давать константные же формы: гибриды („гетерозиготы“) при подобных же условиях, т.-е. скрещивании с гибридными же формами или при самоопылении у растений, будут следовать установленному закону расщепления.

Для объяснения явлений расщепления гибридов (гетерозигот) Мендель предложил гипотезу чистоты половых клеток, или, как их теперь называют, „гамет“, находящую себе оправдание в цитологических процессах образования половых продуктов, на которых останавливаться здесь не будем. Согласно этой гипотезе гибриды образуют зародышевые клетки, или гаметы, в которых соединенные у гибридов признаки, или их факторы—„гены“, вновь разъединяются. При оплодотворении происходит соединение половых клеток, или „гамет“, и возникает оплодотворенное

яйцо, или „зигота", из которой разовьется новое животное или растение. Если мужская и женская клетки были одинаковы в отношении данного признака, имели одинаковые „гены", получится форма „гомозиготная", чистая или константная; при соединении половых клеток с различными генами получаются формы „гетерозиготные" или гибридные.

Возьмем два сорта, или расы, „ночной красавицы" с красными и белыми цветами. Первый сорт, красный, даст половые клетки, или гаметы, с фактором или геном красного цвета,—обозначим их через A; второй сорт, белый, даст половые клетки, гаметы, с геном белого цвета,—обозначим их через a. При взаимном оплодотворении клетка A соединяется с клеткой a, и получается гибрид Aa—розовый. Согласно гипотезе чистоты половых клеток, гибриды Aa дадут два рода половых клеток—A и a, приблизительно в равных количествах, как мужских, так и женских. При самоопылении или скрещивании с другим подобным же гибридом женская половая клетка A может с одинаковой вероятностью соединиться с мужской половой клеткой A, при чем получится чистая форма AA—красная; или с a, при чем получится гетерозигот (гибрид) Aa—розовый. Равным образом женская клетка a может быть оплодотворена мужской клеткой A, при чем получится гетерозигот aA, тождественный с гетерозиготом Aa—розовый; или мужской клеткой a, при чем получится чистая форма aa—белая. В результате в F_2 имеем расщепление в потомстве гетерозигот при самоопылении в отношении $AA + 2Aa + aa$, а при внешнем сходстве гетерозигот Aa с A, при доминировании признака A над a, как это бывает у гороха с красными и белыми цветами, в отношении 3-х частей доминантных и 1-й части рецессивных форм.

В третьем дочернем поколении F_3 чистые формы (гомозиготы) при самоопылении или скрещивании с такими же чистыми формами будут давать чистые же формы; гетерозиготы (гибриды) будут следовать указанному закону расщепления. Также и во всех следующих поколениях.

При скрещиваньи гетерозиготной формы с чистой в потомстве получается половина чистых (константных) форм и

половина гетерозигот. В самом деле, чистая форма AA даст половые клетки A; гетерозиготная форма Aa даст половые клетки A и a в равных количествах. Клетка A может соединиться с A, получится AA; или с a, получится Aa, что одинаково вероятно. Точно так же при скрещивании чистой формы aa с гибридной Aa получится половина поколения константного aa, половина—гибридного Aa.

Таким образом, при скрещивании гибридов, как между собою, так и с одной из основных форм, в потомстве получается лишь половина гибридных форм; другая половина в первом случае делится поровну между обеими основными (константными) формами, во втором отходит целиком на долю той чистой формы, с которой был скрещен гибрид.

Третий закон—закон самостоятельности признаков—состоит в том, что каждая пара признаков, смешанных в гетерозиготной (гибридной) форме, ведет себя при расщеплении в дальнейших поколениях так, как-будто бы других не было. Таким образом, в случае дигибридов, получающихся от скрещивания форм, различающихся двумя парами признаков, расщепление будет происходить по формуле $(1+2+1)^2$, для тригибридов—по формуле $(1+2+1)^3$ и т. д., или при доминировании—в отношении $(3+1)^2$, $(3+1)^3$ и т. д.

Таковы основы „менделизма" или современного учения о наследственности (генетики), достаточные для читателя не-специалиста для понимания дальнейшего. За подробностями отсылаем к более специальным изложениям.

Для объяснения явлений доминирования Бэтсоном и Пеннетом была предложена гипотеза присутствия—отсутствия. Согласно означенной гипотезе, доминирующие признаки вызываются присутствием в половой клетке (гамете) соответствующего зачатка (гена), рецессивные же особенности возникают при его отсутствии. При обычном способе буквенного обозначения доминантных признаков большими буквами, рецессивных—малыми, малые буквы будут обозначать в таком случае отсутствие соответствующего гена. Понимание целого ряда случаев чрезвычайно облегчается с точки зрения такой гипотезы. Однако

гипотеза присутствия—отсутствия не согласуется со многими фактами, и многие генетики, после появления книги Моргана и его сотрудников о механизме менделевской наследственности (1915), полагают, что гипотезе Бэтсона и Пеннета нанесен окончательный удар, и возвращаются к прежнему представлению Менделя, согласно которому фактор рецессивного признака всегда представляет собою нечто реальное. Для каждой такой пары тем же Бэтсоном был предложен термин „аллеломорф", при чем допускается существование и множественных аллеломорф, когда, напр., красная окраска глаз у дрозофилы доминирует над эозиновой, а эозиновая в свою очередь доминирует над белой.

С мутационной точки зрения, т.-е. появления новых признаков, нам кажется приемлемой и та и другая гипотеза, смотря по роду случаев. Можно допустить, что в одних случаях появляется совершенно новый признак, и в таком случае для объяснения его передачи по наследству при скрещиваньи придется пользоваться гипотезой присутствия—отсутствия, каково, напр., появление пушка на плодах или листьях или какого-либо нового выроста на теле ракообразного; то же самое в случае исчезновения одного из имеющихся признаков. В других случаях мутация может быть изменением уже существующего признака, как, напр., переход одного цвета в другой, и в таком случае мы будем иметь реальные аллеломорфы, парные и множественные.

В каком отношении стоит менделизм к теории Дарвина?

Ботаник Лотси высказал предположение, что новые виды образуются исключительно путем скрещивания, т.-е. перегруппировки уже имеющихся генов, которых с самого появления жизни на земле было столько же, сколько их есть и в настоящее время. Как из сочетания 10 арифметических знаков можно получить сколько угодно чисел, или из трех десятков букв можно составить бесконечное разно-

образие слов, или из семи десятков химических элементов получить громадное количество химических соединений, точно так же комбинации нескольких сот или тысяч „генов" могут дать бесчисленное количество органических форм, от самых простых до самых сложных. Отжившее учение о самостоятельном творении животных и растительных видов заменялось, таким образом, предположением о первоначальном творении определенного числа неизменных генов, старый догмат творения как-будто находил себе оправдание, в новой форме, в новейших научных данных. Вряд ли гипотеза Лотси могла удовлетворить сторонников ортодоксального учения. В научном отношении она была столь туманна и столь мало обоснована, что в настоящее время о ней говорят разве лишь как о своего рода курьезе.

Нас интересует вопрос о том, что менделизм дает для теории Дарвина, и именно для учения о естественном отборе, заставляет ли он нас это учение отвергнуть или же внести в него какие-либо поправки.

Одним из наиболее существенных затруднений для теории отбора было то, что, если бы даже у одного или нескольких экземпляров данного вида и появилась какая-либо новая полезная особенность, она должна сглаживаться при последующих скрещиваниях с неизмененными особями того же вида,—при „панмиксии", по терминологии Вейсмана, мутации должны, так, сказать растворяться в основной форме и быстро сойти на нет. Если бы среди растений какого-либо вида с белыми цветами появилось несколько экземпляров с красными цветами, то при скрещивании их с неизмененными белыми экземплярами получилось бы потомство с розовыми цветами, как это и имеет место у „ночной красавицы". При скрещивании последних с неизмененными белыми формами, во втором дочернем или внучатном поколении, должны, как предполагалось, получаться цветы бледнорозовые и т. д., пока, наконец, сравнительно довольно скоро, розовая окраска не исчезнет совершенно. Для устранения этого затруднения было выставлено много различных остроумных соображений, частью чисто теоретических, частью основанных на фактах. Указывали, напр., что изменен-

ные особи, по крайней мере у животных, имеют склонность скрещиваться преимущественно между собою; что рука об руку с изменчивостью проявляется во все возрастающей степени бесплодие при скрещивании расходящихся форм (физиологическая изоляция); что упрочению проявившихся новых особенностей помогает географическая изоляция, так что допускалось даже, что образование новых видов может иметь место только при условиях той или иной изоляции и т. д. Мендель показал, что растворение признаков в последующих поколениях не имеет места. Гибриды (имея в виду каждую пару признаков в отдельности) во всех поколениях одинаковы, и в их половых клетках факторы наследственности, соединенные при скрещивании, вновь разъединяются. Гибриды обладают способностью возвращаться к исходным формам, и если, таким образом, одной из исходных форм была новая мутация, хотя бы и малочисленная, она, если бы даже таковая была рецессивного характера и поглотилась при первом скрещивании с основной формой, вновь восстановится во втором дочернем поколении в числе четвертой части общего числа потомков, еще более—в третьем поколении и т. д.. Вместе с тем Мендель указал, что „число гибридов, явившихся в результате одного оплодотворения, начинает от поколения к поколению значительно отставать от числа сделавшихся константными форм и их потомков, но совсем исчезнуть — полагал он—гибриды не могут".

Так, напр., в десятом поколении растений, предполагая для краткости, что каждое растение образует в каждом поколении только четыре семени, мы получим, указывает Мендель, на каждые 2.048 растений 1.023 с константно-доминирующим признаком, 1.023 — с константно-рецессивным и два гибрида.

Мендель не считался, однако, с фактором вымирания при перенаселении, который по достижении предельной цифры быстро приведет к полному уничтожению гибридных или гетерозиготных форм, как это будет показано далее.

Привожу в несколько измененном виде вычисления Менделя, при чем за F_1 буду считать, как это обыкновен-

но принято, первое поколение от скрещиванья чистых (константных) форм A и $a = Aa$, между тем как Мендель первым поколением называет первое поколение, полученное от гибридов Aa, в котором проявляется расщепление признаков в отношении $AA + 2Aa + aa$.

	Aa		AA		aa			Отношение Aa к общему числу особей.
F_1	0	+	1	+	0	=	1	1 : 1
F_2	1	+	2	+	1	=	4	1 : 2
F_3	6	+	4	+	6	=	16	1 : 4
F_4	28	+	8	+	28	=	64	1 : 8
F_5	120	+	16	+	120	=	256	1 : 16
Fn			2^{n-1}				4^{n-1}	1 : 2^{n-1}

Число гибридных (гетерозиготных) форм относится к общему числу особей в данном поколении, как единица к двум в степени числа предшествующих F. Относительное число гетерозиготных форм убывает из поколения в поколение в геометрической прогрессии и по достижении предельного числа особей, возможного для данной местности, должно наступить быстрое уничтожение гетерозиготных форм. Предположим, что гибридное семя какого-либо растения или мутационная форма бабочки, скрестившейся с основной формой, были занесены в местность, где такой формы ранее не было, представляющую благоприятные условия для ее жизни. Примем, для большей простоты вычислений, как делает это Мендель, что коэффициент размножения данной формы равен 4. В 8-м поколении число особей достигнет 16.384, в том числе будет 128 гетерозигот. Предположим, что это будет предельное число особей, какое может вместить данная местность. На следующий —9-й год мы должны были бы иметь 65.536 особей с 256 гетерозиготами в том числе. Но общее число особей должно сократиться вчетверо, так как более 16.384 особей данная местность вместить не может. Предположим, что сокращение относительно одинаково для AA, aa и Aa. Получим 64Aa на 16.384 особи. На 10-й год от них получилось бы снова 65.536 особей уже с 128 Aa; останется 16.384 с 32 гетерозиготами, на 11-й год—с 8-ю, на 12-й год—с 2-мя, на 13-й год

должно остаться $^1/_2$ гетерозиготы на предельное число для данной местности 16.384 особей, т.-е. мы имеем огромную вероятность полного вымирания гетерозигот. Таким образом, заключение Менделя, что „совсем исчезнуть гибриды не могут", принимая во внимание фактор вымирания, оказывается неверным. Чем выше коэффициент размножения, равный коэффициенту вымирания, тем скорее настанет полное уничтожение гибридов.

Введем теперь фактор отбора и предположим, что он действует с абсолютной строгостью. В природе этого, конечно, не бывает, и элемент случайности всегда играет большую или меньшую роль в выживании наиболее приспособленных. Но в наших вычислениях нам всюду придется пользоваться способом пределов, между которыми колеблются реальные соотношения. Безразлично, начнет ли отбор свое действие по достижении предельного числа особей для данной местности или ранее. Пусть признак A будет доминировать над a, и рецессивные формы aa будут подлежать сохранению, формы AA и эквивалентные им формы Aa будут подлежать уничтожению. В таком случае все AA и Aa будут быстро вытеснены, и останутся только чистые формы aa. Если признак a был новой мутацией, мутации вытеснят основную форму; если aa была основная форма,—быстро исчезнут все мутации и их гибриды с основной формой.

Если более приспособленными будут AA и Aa, то, при строгом отборе, из предыдущей таблицы сохранятся только два первых столбца, и мы получим:

	AA		Aa			Отношение Aa к общему числу особей.
F_1	0	+	1	=	1	2 : 2
F_2	1	+	2	=	3	2 : 3
F_3	6	+	4	=	10	2 : 5
F_4	28	+	8	=	36	2 : 9
F_5	120	+	16	=	136	2 : 17
Fn			2^{n-1}			$2 : 2^{n-1} + 1$

Относительное число гетерозиготных форм и здесь будет убывать из поколения в поколение близко к геометрической прогрессии и по достижении предельного числа особей для данной местности скоро сойдет на нет, останутся только чистые формы *AA*—мутация или основная форма, смотря по тому, был ли признак *A* мутационным или основным.

Однако, приведенные вычисления биологического значения иметь не могут или разве лишь в крайне редких, исключительных случаях. В основу вычислений так же, как у Менделя, здесь было положено предположение, что скрещиванье происходит лишь между сходными генотипически формами, т.-е. между *Aa* и *Aa*, между *aa* и *aa*, между *Aa* и *Aa*. Это имеет место на грядках при самоопылении растений, напр., у гороха, с которым оперировал Мендель, если к нему закрыт доступ шмелей. Но в таком случае и исходные гибриды были получены лишь путем искусственного опыления. Обычно в природе имеет место смешанное скрещивание — „панмиксия". При этом могут быть две крайних, предельных, возможности: 1) потомки гибридов так или иначе изолированы и плодятся только между собою или 2) рассеяны среди родоначальной формы и скрещиваются лишь с последней.

I-я предельная возможность: гибриды (*Aa*) изолированы.

F_1 *Aa* дает гаметы *A* и *a* в равных количествах; зиготы получаются в отношении $(A + a)^2$;

F_2 $AA + 2Aa + aa$, которое, как образовалось из равного количества гамет *A* и *a*, так и дает их в равных количествах; следовательно

F_3 $AA + 2Aa + aa$ и так до бесконечности.

При этом предполагается, что отбора не происходит, иными словами, проявившаяся мутация, будет ли она доминатной или рецессивной, в отношении пользы или вреда

индифферентна. При панмиксии и отсутствии отбора (Пирсон, Баур), в условиях изоляции, даже по достижении предельного числа особей и при дальнейшем вымирании излишка, проявившийся признак будет сохраняться бесконечно долго, частью в чистых формах, частью в гибридных, пока в силу изменившихся условий он не сделается селекционно ценным или вредным, и тем будет решена его дальнейшая судьба. Так, есть особенности, которые вызываются лишь при наличии двух разных факторов (генов) и более, как, напр., в известных случаях окраска, для которой необходимо наличие гена цветности—хромогена и гена возбудителя—хромофермента. Альбинизм может быть результатом отсутствия как первого, так и второго. Трудно предположить, чтобы оба гена появлялись, как новые мутации, одновременно. Но если появился, положим, фактор хромогена, он, наружно не проявляясь и не подлежа отбору ни в положительную, ни в отрицательную сторону, может сохраняться в латентном состоянии бесконечно долго. Если появится у той же формы, в качестве новообразования, ген-возбудитель (хромофермент), сразу появится у известной части особей и соответствующая окраска. Дальнейший исход определится тем, будет ли она полезна или вредна.

Введем теперь фактор отбора, при чем предполагается, что отбор происходит с наивозможной строгостью. Здесь возможны четыре случая: сохранению может подлежать или рецессивная форма *aa*, или доминантная *AA* вместе с эквивалентными ей гибридами *Aa*; в обоих случаях рецессивной или доминантной формой может быть или мутация или основная форма.

Если строгому отбору (сохранению) подлежит рецессивная форма *aa*, она быстро вытеснит *AA* и *Aa* и останется в чистом виде. Если *aa* была мутация, она вытеснит основную форму; если *aa* —основная форма, исчезнет мутация и ее гибриды.

Предположим теперь, что рецессивная форма *aa*, как вредная, начиная с F_2 будет подлежать строгому уничтожению; отбору (сохранению) подлежат доминантная форма *AA* и гетерозиготы *Aa*. Получим:

	AA *Aa*	*aa*	дают гаметы в отношении:	Отношения *AA* к общему числу особей.
F_1	$0+0$	$(+1)$	1; $A+a$;	0 : 2;
F_2	$1+2$	(1)	3; $4A+2a$; $2A+a$;	1 : 3;
F_3	$4+4$	$(+1)$	8; $12A+4a$; $3A+a$;	2 : 4;
F_4	$9+6$	$(+1)$	15; $4A+a$;	3 : 5;
F_5	$16+8$	$(+1)$	24; $5A+a$;	4 : 6;
Fn	$(n-1)^2$	$2(n-1)(+1)$	n^2-1; $nA+a$;	$(n-1):(n+1)$

Число гомозигот *AA* в любом поколении пропорционально числу предшествующих поколений в квадрате; число гетерозигот *Aa* пропорционально удвоенному числу предшествующих поколений. Отношение гетерозигот *Aa* к общему числу особей, как нетрудно видеть из последнего столбца, равно 2, деленным на номер следующего поколения.

Не трудно видеть, сколь важное биологическое значение может иметь такое медленное убывание гетерозиготных (гибридных) форм. Предположим, что появилась какая-либо мутация с вредным рецессивным признаком *a*. Если только она успела скреститься с основной формой *AA*, то, при условии изоляции гибридов, при дальнейшем истреблении отщепляющихся мутационных форм *aa*, как менее приспособленных, ген *a* все же долгое время удержится в гетерозиготных формах *Aa*. В 99-м поколении *Aa* будет приходиться в числе 2 на 100 или 1 на 50, в 999-м — в числе 1 на 500. При изменившихся условиях признак *a* может оказаться полезным, тогда отщепляющиеся чистые формы *aa* будут сохраняться и при строгом отборе быстро вытеснят *AA* и *Aa*. Предположим, напр., что бабочка кладет яички, из которых выходят бурые гусеницы, живущие на коре деревьев или бурых стеблях травянистых растений (покровительственная окраска). Предположим далее, что среди таких бабочек появилась мутация, дающая половые клетки с геном яркозеленого цвета гусениц *a* (рецессивным). При скрещиваньи с основной формой *AA* получится многочисленное гибридное

F_1 Aa с расщеплением в F_2 по формуле $AA + 2Aa + aa$. Все, или почти все, отщепляющиеся aa (яркозеленые гусеницы) будут немедленно истребляться птицами. Но если популяция в составе AA $2Aa$ $+$ aa живет изолированно, а мы знаем, что гусеницы крапивницы, напр., живут целыми гнездами, то ген яркозеленой окраски a будет очень долгое время сохраняться в бурых гетерозиготных формах Aa. Предположим теперь, что гусеницам в силу тех или иных обстоятельств пришлось перебраться на яркую листву или траву. Здесь они подвергнутся беспощадному истреблению. Но, благодаря гетерозиготам, в каждом поколении будут отщепляться яркозеленые формы, которые быстро размножатся. Получится впечатление, как-будто яркозеленая окраска листвы или травы быстро вызвала целесообразную приспособительную окраску гусениц.

Особенно большое значение подобного рода условия могут иметь при образовании комбинационных особенностей. Мы имеем, напр., значительное число насекомых, выделяющих в тканях своего тела едкие соки, делающие их несъедобными для птиц, и вместе с тем защищенных яркой предупредительной окраской. Трудно предположить, чтобы обе особенности могли одновременно появиться мутационным способом. Мы знаем примеры, когда они бывают и разъединены друг от друга. Сначала могла появиться яркая окраска, сама по себе вредная для данного насекомого. Если таким особям при скрещивании с основной формой удалось оставить гибридное потомство, а для последнего существуют условия изоляции, то, несмотря на последующее истребление чистых мутационных форм, ген a будет весьма долгое время сохраняться в гетерозиготах Aa. Если далее в той же группе возникнет мутация с едкими соками тела, явится полная возможность для появления комбинационных форм, в результате скрещиванья, с яркой предупредительной окраской и защитными соками, которые быстро расплодятся. Еще более благоприятные условия будут иметь место в том случае, если сначала появится ген несъедобности, сам по себе существенной пользы не приносящий. Как мы видели выше, при условиях изоляции, все дальнейшие поколения

будут соответствовать формуле $AA + 2Aa + aa$, и как бы долго спустя ни проявилась мутационным способом яркая окраска, сама по себе вредная, она сразу получит предупредительный характер, а вид — громадное преимущество в борьбе за существование. Мы увидим далее, каким образом могут создаваться условия, более или менее соответствующие условиям изоляции, без необходимости географических преград, биологической или физиологической изолированности.

В связи с первым приведенным примером посмотрим, в каком численном отношении, при постоянном истреблении чистых рецессивных форм *aa*, тем не менее они будут отщепляться в каждом поколении.

Из предшествующей таблицы ясно, что эти отношения будут в поколениях:

$$\begin{aligned}
&F_2 \quad 1 : (1 + 2 + 1) = 1 : 4;\\
&F_3 \quad 1 : (4 + 4 + 1) = 1 : 9;\\
&F_4 \quad 1 : (9 + 6 + 1) = 1 : 16;\\
&F_5 \quad 1 : (16 + 8 + 1) = 1 : 25;\\
&F_n \qquad\qquad\qquad\quad 1 : n^2.
\end{aligned}$$

В каждом поколении одно *aa* приходится, при полном уничтожении *aa* в предшествующих поколениях, на число поколения в квадрате. Так как относительное число гетерозиготных форм, дающих отщепление *aa*, убывает очень медленно, то и возможность появления *aa* сохраняется сравнительно долго. При этом не исключена возможность, что запас гена *a* в гетерозиготных формах будет время от времени подновляться, если подлежащие уничтожению *aa* будут иметь возможность скреститься с *AA* или с *Aa*.

Если *aa* было не мутацией, а основной формой, то при появлении покровительствуемой доминантной мутации *AA* чистые формы *aa* быстро сойдут на нет, но фактор *a* будет еще долгое время сохраняться в гетерозиготных формах *Aa*, и в конце концов могут наступить такие условия, когда он снова окажется так или иначе пригодным, сам по себе или в комбинации с другими признаками. Гетерозиготные формы служат как бы сберегательной кассой, в которой рецессив-

ный и в данное время в обращении сам по себе не нужный признак *a* хранится, так сказать, до востребования.

По достижении предельного числа населения для данной формы в данной местности гетерозиготы (гибриды) будут убывать быстрее, но далеко не с такой быстротой, как это имело место при расчетах по данным Менделя. При коэффициенте размножения равном 10 число особей в 7-м поколении дойдет, пренебрегая для простоты вычисления единицами, при данных условиях уничтожения *aa*, приблизительно до 1.000.000. Пусть это будет предельной цифрой. На 1.000.000 экземпляров в 7-м поколении мы будем иметь, согласно формуле, $^2/_8$ или $^1/_4$ гетерозиготных форм, т.-е. 250.000. В восьмом поколении общее число особей должно было бы возрасти до 10 миллионов с $^2/_9$ частями гетерозиготных форм, т.-е. 2.222.222-мя. При пропорциональном вымирании, т.-е. при сокращении в десять раз, общее число особей станет попрежнему равным одному миллиону, а число гетерозигот уменьшится до 222.222, т.-е. не особенно значительно. Потребуется очень большое время, чтобы гетерозиготные формы исчезли совершенно.

Из предшествующей таблицы видно, что в более далеких поколениях случаи отщепления *aa* будут сравнительно редки: в 100-м поколении *aa* будет отщепляться в числе 1 на 10.000 и в таком случае легко может быть принята за новую самостоятельную мутацию. Но на самом деле *aa* может быть не мутацией, а вытесненной в борьбе за существование чистой основной формой с рецессивным признаком. В таком случае мы будем иметь перед собою типичные случаи атавизма. Только тщательный генетический анализ может решить в данном случае, как обстоит дело. Равным образом, как изложено выше, *aa* может быть остатком когда-то ранее появившейся невыгодной мутации. При этом такие случаи отщепления будут повторяться спорадически, как это было описано для многих мутаций. Такое явление можно было бы назвать „ложным мутационизмом".

Мы видим, таким образом, что изоляция в высшей степени способствует видообразованию, сохраняя в гетерозиготных формах, в латентном состоянии, ранее появившиеся

факторы, в данное время бесполезные и даже вредные, но могущие оказаться полезными впоследствии, или же факторы, утраченные за ненадобностью, давая им возможность, так сказать, укрыться, спрятаться за доминирующими признаками.

II-я предельная возможность: гибриды (Aa) рассеяны среди основной формы и скрещиваются только с последней

Здесь нам придется вести расчет уже в ином порядке, сразу считаясь с началом вымирания, так как предполагается, что данный вид достиг предельного числа особей, возможного для данной местности. Пусть K будет коэффициентом размножения, равным коэффициенту вымирания. Пусть мутация, селективно безразличная, проявилась в отношении 1 на m особей. Мутация, безразлично, может быть доминантной или рецессивной. Мутация дает, согласно предположению, K половых клеток, которые, скрестившись с основной формой, дадут K гетерозигот Aa на Km особей. При вымирании останется 1 гетерозигот на m. Гетерозиготы, скрещиваясь с основной формой, дают, как известно, половину гетерозиготных форм и половину константных, т.-е. по $^1/_2 K$. В F_2 получим, следовательно, $^1/_2 K$ гетерозигот на Km особей, или, по вымирании, $^1/_2$ гетерозиготы на m особей. Иными словами, имеем полную вероятность уничтожения гетерозигот в одном из ближайших же поколений. Отщепление же новой мутационной формы в чистом виде при этих условиях совершенно не будет иметь места. Если, таким образом, мутационный признак индифферентен, он скоро будет элиминирован бесследно, если, конечно, не держится вследствие соотношения за какой-либо полезный признак.

Введем теперь фактор отбора.

Появилась рецессивная, сама по себе полезная, мутация aa. Скрещиваясь только с основной формой AA, она даст гетерозиготы Aa, потерявшие, при доминировании A, свои полезные свойства и, согласно вышеприведенному случаю,

подлежащие бесследному уничтожению в ближайших же поколениях. Таким образом, рецессивная, хотя бы и полезная, мутация, если таковая имеет возможность скрещиваться только с основной формой и не оставляет чистого потомства, скоро будет уничтожена, несмотря на ее полезность. То же самое произойдет и в том случае, если рецессивная мутация *aa* будет вредной, хотя бы она и успела оставить после себя потомство в виде гетерозигот *Aa*.

Если мутация будет доминантной (*AA*) и вредной, равным образом произойдет быстрое уничтожение как ее самой, так и ее гибридов с основной формой.

Остается единственный, биологически наиболее важный, случай, когда мутация доминантна и полезна. Положим, как и раньше, что она проявилась в отношении 1 на m особей. Коэффициент размножения, равный коэффициенту вымирания, примем равным K.

Скрещиваясь с основной формой *aa*, каждый мутант *AA* даст в F_1 K гетерозигот *Aa* на Km особей. При вымирании, при строгом отборе, все *Aa* в числе равном K сохранятся, общее число особей уменьшится до первоначальной величины m; получим отношение $K:m$. Гетерозиготы, скрещиваясь с основной константной формой *aa*, дадут потомство в числе K^2, но так как гетерозиготы, скрещиваясь с константной формой, дают половину гетерозигот и половину константных форм, то в F_2 мы получим $^1/_2 K^2$ гетерозигот на общее число особей Km, или, по вымирании, в отношении $^1/_2 K^2$ гетерозигот на m особей, и т. д., как это представлено на нижеследующей таблице. Чистых мутационных форм *AA* при скрещиваньи исключительно с основной формой *aa* получаться, конечно, не будет.

	Отношение *Aa* к общему числу особей.	При вымирании.
F^1	$K : Km;$	$K : m.$
F_2	$\frac{1}{2} K^2 : Km;$	$\frac{1}{4} K^2 : m.$
F_3	$\frac{1}{4} K^3 : Km;$	$\frac{1}{4} K^3 : m.$

F_4 $\frac{1}{8} K^4 : Km;$ $\frac{1}{8} K^4 : m.$

F_5 $\frac{1}{16} K^5 : Km;$ $\frac{1}{16} K^5 : m.$

Fn $\frac{1}{2^n - 1} K^n : Km;$ $\frac{1}{2^n - 1} K^n : m.$

Примеры: Мутация проявилась в отношении 1 : 10.000. Коэффициент $K = 2$. Тогда в F_{10} будем иметь, по вымирании излишка, отношение гетерозиготных форм к общему числу $\frac{1}{2^9} \cdot 2^{10} : 10.000 = \frac{1}{512} \cdot 1.024 : 10.000 = \frac{1.024}{512} : 10.000 =$ $= 2 : 10.000$, как и во всяком другом поколении. Это самый неблагоприятный случай, когда гетерозиготы сохраняются в постоянном, относительно малом, числе.

$K = 4$. Отношения Aa к общему числу особей будут в $F_1 = 4 : 10.000$; $F_2 = 8 : 10.000$; в $F_3 = 16 : 10.000$ и т. д.; в $F_{10} = 2.048 : 10.000$; в $F_{12} = 8.192 : 10.000$.

Таким образом, отношение гетерозигот к общему числу особей в данной местности возрастает в геометрической прогрессии с знаменателем 2 и скоро достигнет такой величины, что станет неизбежным скрещивание гетерозигот Aa между собою и отщепление чистых (константных) AA, тождественных с появившейся мутацией. Мутанты быстро получат перевес, но гетерозиготы Aa, как мы уже знаем (изолированность гибридов), будут убывать очень медленно, и еще долгое время будут отщепляться рецессивные формы aa.

Чем выше коэффициент размножения, тем скорее наступит такая возможность. Так при $K = 10$, если мутация прокинулась в числе 1 : 10.000, имеем в F_1 отношение гетерозигот 10 : 10.000, в $F_2 = 50 : 10.000$, в $F_3 = 250 : 10.000$, в $F_4 =$ $= 1.250 : 10.000$, в $F_5 = 6.250 : 10.1000$. По крайней мере уже с F_3 является вероятность скрещивания гетерозигот Aa между собою с отщеплением чистых мутаций AA, а далее оно становится неизбежным.

Если благоприятная мутация доминантного характера прокинулась всего в числе одной на миллион, но коэффициент размножения равен 100, мы уже в F_3 будем иметь отношение гетерозигот $Aa = \frac{1}{4} 100^3 : 1.000.000 =$

$= 250.000 : 1.000.000 = \frac{1}{4}$, т.-е. полную вероятность скрещивания гетерозигот между собою и отщепление чистых мутаций.

Мы видим, таким образом, что в случае появления мутации доминантного характера, а большинство новых признаков (случай присутствия—отсутствия) имеют, вероятно, доминантный характер, несмотря на самые неблагоприятные условия, при отсутствии всякой изоляции, имеется полная вероятность более или менее быстрого образования новой чистой линии, подрасы или разновидности, смотря по величине уклонения, так как скоро наступают условия равносильные изоляции, ведущие к скрещиванью гибридов между собою и отщеплению мутации в чистой форме, после чего она начнет быстро вытеснять как основную, форму, так и гибридов. При отсутствии изоляции образование новых константных форм идет, таким образом, при посредстве гибридов того же фенотипа.

В приведенных примерах мы исходили из расчета отношения числа мутаций на определенное число основной формы в данной местности, напр., 1 : 10.000. Но в действительности в огромном большинстве случаев будут существовать несравненно более благоприятные условия для вытеснения полезной мутацией основной формы. Возьмем для примера какое-либо однолетнее растение и предположим, что среди огромного количества данного вида в местности появилась всего одна благоприятная мутация. Пыльца растения не рассеивается ветром равномерно по всей местности: ближайшие к нему растения имеют, конечно, более шансов на оплодотворение. Точно так же и при опылении при помощи насекомых. В F_1 появятся гибриды Aa, сосредоточенные на небольшом участке, между которыми на второй же год произойдет взаимное оплодотворение с отщеплением чистых форм AA (мутаций), которые далее будут скрещиваться между собою. В центре участка возникнет своего рода изоляция или сгущение гибридных форм Aa, и начнется быстрое образование новой формы AA, которая, частью путем чистого размножения, частью при посредстве образования

гибридов, будет распространяться все шире и шире и вытеснять основную форму *aa*.

Но старая, вытесненная, форма еще долгое время будет прокидываться во все более и более редких случаях отщепления (атавизма). Природа, выражаясь метафорически, еще не уверена в успехе новой формы и на всякий случай, не рассчитывая на прочность сложившихся обстоятельств, гарантирует себе возможность отступления. Процесс видообразования пойдет тем скорее, чем в большем числе экземпляров прокидывается данная мутация, и в особенности чем выше коэффициент размножения. Вероятно, это наиболее частый случай видообразования, и приведенные расчеты совершенно устраняют препятствие к образованию новых видов согласно теории отбора со стороны предполагавшегося, до открытия Менделем законов наследственности, растворения появившихся новых полезных особенностей при скрещивании с основной формой, без необходимости в особой географической, биологической или физиологической изоляции.

Что касается до других случаев—когда появившаяся мутация индифферентна в отношении ее полезности, или же, хотя полезна, но рецессивна, то при возможности скрещивания только с основной формой, как мы видели, имеются все шансы на ее быстрое уничтожение. Но такие случаи, можно полагать, встречаются в природе не так часто. Как мы сейчас видели, нет необходимости в полной физиологической, географической или биологической изоляции для того, чтобы было возможно скрещивание между собою в потомстве одних родителей. Рассеиваемые семена растений падают на землю группами даже в тех случаях, когда они более или менее далеко разносятся ветром. Потомки животных также часто держатся в одном ареале и скрещиваются между собою. Конечно, такого рода случайная изоляция никогда не будет полной, но она все же будет иметь свои результаты. Если даже проявившаяся благоприятная мутация будет рецессивной (*aa*), но оставит после себя сгруппированных гибридов *Aa*, среди них начнется немедленно выделение константных мутационных форм (*aa*), которые, частью в

свою очередь скрещиваясь с основной формой *AA* и давая начало гибридам *Aa*, но частью также размножаясь в чистом виде, быстро вытеснят как основную форму *AA*, так и гибридов *Aa*. Процесс образования новых форм в природе в большинстве случаев идет, вероятно, таким образом, из отдельных, в начале, может быть, чрезвычайно редких центров, иногда, может быть, одного, в которых создаются условия аналогичные изоляции, хотя и не полной, которые постепенно расширяются и в конце концов сливаются друг с другом, захватывая всю местность.

Мы будем иметь, таким образом, самые различные колебания между двумя пределами, которыми с одной стороны является скрещивание гибридов исключительно с основной формой, с другой — панмиксия в поколении гибридов при изоляции, как это представлено на нижеследующей таблице.

Гибриды изолированы; панмиксия.	**Гибриды рассеяны среди основной формы и скрещиваются только с нею.**
1. Мутация доминантна (*AA*) или рецессивна (*aa*) и индифферентна в отношении полезности.	
Как мутация (*AA* или *aa*), так и основная форма сохраняются безконечно долго, равно как и гетерозиготы (*Aa*).	Мутация (*AA* или *aa*) не размножается в чистом виде. Гетерозиготы (*Aa*) быстро уничтожаются.
2. Мутация доминантна (*AA*) и полезна.	
Быстрое уничтожение основной формы (*aa*). Медленное убывание гетерозигот (*Aa*). Продолжительное атавистическое отщепление основной формы (*aa*).	Мутация (*AA*) не размножается в чистом виде. Увеличение относительной численности гетерозигот (*Aa*) в геометрической прогрессии и скорое наступление скрещивания их между собою с отщеплением чистых мутационных форм, после чего быстрое уничтоже-

	ние основной формы (*aa*) и медленное убывание гетерозиготных форм *(Aa)* с продолжительным отщеплением основной формы (*aa*).

3. Мутация доминантна *(AA)* и вредна.

Быстрое уничтожение мутации (*Aa*) и гетерозигот (*Aa*).	Мутация (*AA*) не размножается в чистом виде. Быстрое уничтожение гетерозигот (*Aa*).

4. Мутация рецессивна *(aa)* и полезна.

Быстрое уничтожение основной формы (*AA*) и гетерозигот (*Aa*).	Мутация (*aa*) не размножается в чистом виде. Быстрое уничтожение гетерозигот (*Aa*).

5. Мутация рецессивна *(aa)* и вредна.

Быстрое уничтожение мутаций (*aa*). Медленное убывание гетерозигот (*Aa*) с продолжительным отщеплением мутационных форм (ложный мутационизм).	Мутация (*aa*) не размножается в чистом виде. Быстрое уничтожение гетерозигот (*Aa*).

Переходим к полигибридам. Так как, согласно 3-му закону Менделя, каждая пара признаков при расщеплении ведет себя так, как если бы других не было, то ясно, что и здесь мы найдем в общем те же закономерности, лишь в соответственно осложненной форме.

Общей формулой для дигибридов является *AaBb*, при чем безразлично, были ли доминирующими признаки основной формы или мутационной. Дигибриды *AaBb* дают четыре сорта гамет в равных количествах $AB + Ab + aB + ab$. Отсюда F_2

получается $(AB+Ab+aB+ab)^2$ или 16 комбинаций гамет, как это наглядно иллюстрируется известной решеткой Пеннета:

	AB	Ab	aB	ab
AB	AA BB	AA Bb	Aa BB	Aa Bb
Ab	AA Bb	AA bb	Aa Bb	Aa bb
aB	Aa BB	Aa Bb	aa BB	aa Bb
ab	Aa Bb	Aa bb	aa Bb	aa bb

Из 16 сочетаний 4 (квадраты членов) являются гомозиготными, т.-е. константными, соответственно формулам *AABB*, *AAbb*, *aaBB* и *aabb*; из них одна будет основной формой, другая, с противоположными знаками,—мутацией, две остальные—новыми константными комбинациями. В решетке Пеннета означенные формы располагаются по диагонали от верхнего левого угла к нижнему правому. 4 пары являются моногетерозиготными, т.-е гибридными в одной паре признаков: 2 *AABb*, 2 *AaBB*, 2 *Aabb* и 2 *aaBb*, и 4 дигетерозиготными, т.-е. гибридными в двух парах признаков, тождественными с гибридами *AaBb*; в решетке Пеннета 4 *AaBb* располагаются по диагонали от верхнего правого угла к нижнему левому.

По отношению к полигибридам вообще, если обозначить через n число пар признаков, которыми отличаются исходные формы, то число сортов гамет, даваемых их гибридами, с общей формулой *AaBbCcDd...* будет равно 2^n (2 у моногибридов, 4 у дигибридов, 8 у тригибридов и т. д.). Общее число сочетаний гамет при образовании 2-го поколения (F_2) при скрещиваньи гибридов между собою равно 4^n (4 у моногибридов, 16 у дигибридов, 64 у тригибридов и т. д.). Число фенотипов, т.-е. форм внешне однородных (вследствие доминирования некоторых признаков), но внутренне различных, равно 2^n (2 у моногибридов, 4 у дигибри-

дов, 8 у тригибридов и т. д.), в том числе гомозиготных или константных (чистых) форм, представляющих собою квадраты формул гамет, будет, очевидно, столько же, сколько последних, т.-е. 2^n, как и число фенотипов, в том числе 2 исходных формы и $2^n - 2$ новых комбинаций, т.-е. число комбинаций у моногибридов равно нулю, у дигибридов 2, у тригибридов 6, у тетрагибридов 14 и т. д. Каждая новая комбинация, равно как отщепляемая исходная форма, будет приходиться в F_2 в числе 1 на общее число членов сочетаний, т.-е. у дигибридов 1 на 16, у тригибридов 1 на 64 и т. д

Формулы расщепления, строимые на основании законов Менделя, в дальнейших поколениях очень сложны, но биологического значения в процессе видообразования иметь не могут, так как выводятся из предположения, что фенотипы скрещиваются только каждый внутри себя, как это осуществимо на опытных грядках, но чего в природе, конечно, не бывает.

Точно так же, как в случае моногибридов, нам приходится различать здесь две предельных возможности: 1) потомки гибридов мутации и основной формы изолированы и скрещиваются между собою, и 2) гибриды рассеяны среди основной формы и скрещиваются только с последней. В обоих случаях сохранению в качестве более приспособленной может подлежать или дирецессивная форма *aabb*, или одна из монодоминантных форм *AAbb* или *aaBB*, или дидоминантная форма *AABB*; все другие сочетания являются гибридными, т.-е. подлежащими в конце концов расщеплению на указанные константные формы.

I-я предельная возможность: полигибриды изолированы.

Предположим, что проявившаяся мутация, какой бы формуле она ни соответствовала, индифферентна в отношении пользы или вреда, и, следовательно, отбор не имеет места. В таком случае полигибриды *AaBbCc*... (для дигибридов *AaBb)* дадут 2^n сортов гамет (дигибриды дадут гаметы $AB+Ab+aB+ab$), и F_2 будет соответствовать формуле $(2^n)^2$

[дигибриды $=(AB+Ab+aB+ab)^2$] и даст в свою очередь те же 2^n сорта гамет (дигибриды 4 сорта) в равных количествах. Следовательно, F_3 будет соответствовать той же формуле расщепления, как и F_2, и так до бесконечности, как мы видели это и в случае моногибридов, со всеми вытекающими отсюда последствиями.

Введем фактор отбора. Как было указано выше, здесь возможны три случая:

1. Сохранению подлежит рецессивная форма *aabb* (у дигибридов). Так как таковая единственна, то только она и будет сохраняться и быстро вытеснит все другие формы, так же, как мы видели это у моногибридов. То же самое будет, очевидно, иметь место и в случае всякого рода полигибридов.

2. Сохранению подлежат монодоминантная форма *aaBB* или *AAbb* и формы того же фенотипа—*aaBb* или *Aabb*. В дальнейшем мы будем говорить лишь о дигибридах, так как то, что справедливо относительно дигибридов, будет приложимо и к полигибридам вообще, и не представляется надобности в подробных вычислениях.

В таком случае в F_2 (см. решетку Пеннета) сохранятся только сочетания *aaBB* и 2 *aaBb* (или соответственно *AAbb* и 2 *Aabb*), которые дадут гаметы в отношении 2 *aB* : *ab*. Отсюда

F_3 будет: $(2\ aB+ab)^2=4\ aaBB+4\ aaBb$ (+*aabb*), при чем *aabb* будут уничтожены отбором. Оставшиеся формы дадут гаметы в отношении 3 *aB*+*ab*. Отсюда

F_4 будет: $(3\ aB+ab)^2=9\ aaBB+6\ aaBb$ (+*aabb*); сохранившиеся сочетания дадут гаметы в отношении 4 *aB* + *ab*. Откуда

F_5 будет: $(4\ aB+ab)^2=16\ aaBB+8\ aaBb$ (+*aabb*) и т. д.

	aaBB		aaBb	aabb	Отношение aaBB к общ. числу особей
F_3	4	+	4	(+ 1) = 8	2 : 4
F_4	9	+	6	(+ 1) = 15	3 : 5
F_5	16	+	8	(+ 1) = 24	4 : 6
F_n	$(n-1)^2$	+	$2(n-1)$	$(+1)=n^2-1$	$(n-1):(n+1)$

То-есть, начиная с F_3 мы имеем то же самое, что и в случае моногибридов, со всеми теми же последствиями, т.-е. сначала медленным, затем быстрым убыванием гибридных форм, когда будет достигнута предельная численность населения данной формы для данной местности.

3. Сохранению подлежат сочетание *AABB* и формы того же фенотипа, т.-е. с двумя доминантными признаками: *AaBb*, *AaBB* и *AaBb*.

В F_2 из общей формулы: *AABB* 2 *AABb* + 2 *AaBB* + + 4 *AaBb* (+ 2 *Aabb* + 2 *aaBb* + *AAbb* *aaBB* + *aabb*) сохранятся только первые четыре члена; формы, заключенные в скобки, будут уничтожены отбором. Сохранившиеся члены дадут гаметы в отношении: 4 *AB* + 2 *Ab* + 2 *aB* + *ab*. Отсюда:

F_3 будет: 16 *AABB* + 16 *AABb* + 16 *AaBB* + 16 *AaBb* (+ 4 *Aabb* + 4 *aaBb* + *AAbb* + *aaBB* + *aabb*). Сохранившиеся формы дадут гаметы в отношении: 9 *AB* + 3 *Ab* 3 *aB* + *ab*. Отсюда:

F_4 будет: 81 *AABB* + 54 *AABb* + 54 *AaBB* - 36 *AaBb* (- 6 *AAbb* + 6 *aaBb* + 9 *Aabb* + 9 *aaBB* + *aabb*). Сохранившиеся формы дадут гаметы в отношении: 16 *AB* - 4 *Ab* + - 4 *aB* + *ab*. Отсюда:

F_5 будет: 256 *AABB* + 128 *AABb* + 128 *AaBB* - 64 *AaBb* (+ 8 *Aabb* + 8 *aaBb* + 16 *Aabb* + 16 *aaBB* + *aabb*). Сохранившиеся формы дадут гаметы в отношении: 25 *AA* + 5 *Ab* + 5 *aB* + *ab* и т. д.

Отношение *AABB* к общему числу сохранившихся особей будет в

$$\begin{aligned}
F_2 &= 1 : 9 = 1 : 9;\\
F_3 &= 16 : 64 = 4 : 16;\\
F_4 &= 81 : 225 = 9 : 25;\\
F_5 &= 256 : 576 = 16 : 36;\\
F_n &= = (n-1)^2 : (n+1)^2.
\end{aligned}$$

т.-е. получаем те же соотношения, что при тех же условиях для моногибридов, в квадрате. Результатом будет еще более медленное убывание гибридных форм того же фенотипа (двухдоминантных) — *AABb*, *AaBB*, и *AaBb*, с постепенным вытеснением их чистой дидоминантной формой *AABB*. Но так будет продолжаться лишь до достижения предельной

цифры населения, возможной для данной формы в данной местности, после чего гибридные формы быстро пойдут на убыль.

В самом деле, соотношения между формами *AABB*, *AABb*, *AaBB* и *AaBb* по поколениям таковы:

	AABB	*AABb*	*AaBB*	*AaBb*
F_2	1	2	2	4
F_3	$16 = 2^4$;	$16 = 2^4 . 2$;	$16 = 2^3 . 2$;	$16 = (2 . 2)^2$;
F_4	$81 = 3^4$;	$54 = 3^3 . 2$;	$54 = 3^3 . 2$;	$36 = (2 . 3)^2$;
F_5	$256 = 4^4$;	$128 = 4^3 . 2$;	$128 = 4^3 . 2$;	$64 = (2 . 4)^2$;
F_n	$(n-1)^4$;	$(n-1)^3 . 2$;	$(n-1)^3 . 2$;	$\|2 (n-1)\|^2$.

Мы видим, что в то время, как относительная численность дигибридной формы *AaBb* возрастает соответственно квадрату числа поколений, численность моногибридов *AABb* и *AaBB* возрастает соответственно кубу, а численность чистой формы *AABB*— соответственно четвертой степени. По достижении предельной численности населения, когда коэффициент вымирания станет равен коэффициенту размножения, сначала уничтожится форма *AaBb*, а далее и формы *AABb* и *AaBB*, и в конце концов останется чистая форма *AABB*.

II-я предельная возможность: полигибриды рассеяны среди основной формы и скрещиваются только с последней.

В случае моногибридов мы видели, что если проявившаяся мутация индифферентна, и, следовательно, отбор не имеет места, то мы имеем полную вероятность уничтожения гибридных форм в одном из следующих поколений. Того же следует ожидать, очевидно, и в случае полигибридов, так как каждая пара признаков, согласно 3-му менделевскому закону, ведет себя самостоятельно.

Дигибриды в F_1 всегда соответствуют формуле *AaBb*. Основной формой может быть *AABB*, *AAbb*, *aaBB* или *aabb*, соответственно чему мутациями будут *aabb*, *aaBB*, *AAbb* или *AABB*. Дигибрид *AaBb* дает гаметы *AA*, *Ab*, *aB* и *ab* в равных количествах. Основная константная форма дает гаметы од-

ного рода, которыми будут соответственно ее характеру AA, Ab, aB или ab. При скрещивании дигибрида с основной формой мы получим сочетания, соответствующие одному из рядов решетки Пеннета. В каждом из таких рядов одна из форм является основной, константной формой, одна—тем же дигибридом и две—моногибридами. Моногибриды, как мы уже знаем, при скрещивании с основной формой подлежат быстрому уничтожению. Положим, что какая-либо мутация проявилась в количестве 1 на m особей; коэффициент размножения, равный коэффициенту вымирания, $= K$. Мутация, скрещиваясь с основной формой, даст в F_1 K дигибридов на $K\,m$ особей; по вымирании излишка останется 1 дигибрид на m. Скрещиваясь с константной основной формой, дигибриды дают, как мы сейчас видели, только $^1/_4$ дигибридов, в то время как моногибриды дают при тех же условиях половину моногибридов. В F_2 получим, следовательно, $^1/_4$ дигибридов на m особей. Иными словами, дигибриды при скрещивании с основной формой подлежат еще более быстрому уничтожению, чем отщепляемые ими при этих условиях моногибриды. То же самое, очевидно, должно иметь место и в случае полигибридов.

Введем фактор отбора.

Отбору могут подлежать или 1) формы (фенотип) с двумя рецессивными признаками, или 2) с одним доминантным признаком и другим рецессивным, или 3) с двумя доминантными признаками. Основной формой может быть одна из форм противоположного буквенного значения.

1. Может ли при условии скрещиванья дигибридов лишь с основной формой подлежать отбору новая (мутационная) дирецессивная форма? Очевидно, нет. Дирецессивная форма $aabb$ есть форма чистая или константная, а в случае скрещивания дигибридных форм с основной формой в качестве константной формы отщепляется только соответствующая основной же форме. В данном случае, как можно видеть из решетки Пеннета, форма $aabb$ отщепляется только при скрещивании дигибридов с основной формой

aabb, соответственно четвертому ряду решетки. Иными словами, если бы и появилась полезная дирецессивная мутация *aabb*, то при скрещивании ее и ее гибридов лишь с основной формой *AABB* не может при расщеплении получиться гибридов, подлежащих отбору, поскольку селекционная ценность определяется сочетанием двух рецессивных признаков, а индифферентные в селекционном отношении гибриды, как мы видели, при дальнейшем их скрещивании с основной формой подлежат быстрому уничтожению. То же самое мы видели и по отношению к моногибридам, и то же самое, очевидно, применимо к полигибридам вообще.

2. Отбору подлежат монодоминантные формы (фенотип), напр., с доминантным признаком *B* и рецессивным *a*, комбинацией которых определяется их селекционная ценность, т.-е. *aaBB* и *aaBb*.

а. Пусть основной формой будет дирецессивная форма *aabb*. Речь идет, следовательно, о возможности образования при этих условиях константной, покровительствуемой отбором комбинации *aaBB* (или *AAbb*). Как и во всех случаях, отношение проявившейся мутации к общему числу особей принимаем равным $1 : m$; коэффициент размножения, равный коэффициенту вымирания, $= K$. F_1, как и всегда, получится *AaBb* в отношении, по вымирании излишка, $1 : m$, в виду селекционной индифферентности *AaBb*, согласно предположению. Каждый дигибрид *AaBb* при скрещивании с основной формой *aabb* даст потомство в количестве K экземпляров, которое распределится поровну, т.-е. по $^1/_4$, между четырьмя сочетаниями четвертого ряда решетки Пеннета. Получим F_2 — $^1/_4$ K *AaBb* + $^1/_4$ K *Aabb* + $^1/_4$ K *aaBb* + $^1/_4$ K *aabb*. Из них сохранятся, согласно предположению, только $^1/_4$ K *aaBb* на m особей. Форма *aaBb* дает гаметы в равных количествах *aB* и *ab*. При соединении их с гаметами основной формы *aa* получим, принимая во внимание коэффициент размножения и то обстоятельство, что здесь в потомстве получаются только две формы,

F_3 $^1/_8$ K^2 *aaBb* + $^1/_8$ K^2 *aabb* или, по вымирании $^1/_8$, K^2 *aaBb* на m и т.-д.

F_4, по вымирании излишка, будет $= {}^1/_{16}\ K^3\ aaBb : m$;

F_5 „ „ „ „ $= {}^1/_{32}\ K^4\ aaBb : m$;

F_n „ „ „ „ $= \frac{1}{2^n}\ K^{n-1}\ aaBb : m$.

Полученная формула близка к той, какую мы имели для моногибридов в случае появления доминантной мутации и отборе доминантных гибридов. И здесь моногибриды формулы *aaBb* скоро настолько увеличатся в своей численности, что станет неизбежным их скрещивание между собою. Моногибриды *aaBb* или, что то же, *Bb*, при скрещиваньи между собою расщепляются в отношении *aaBB* + 2 *aaBb* + *aabb*, при чем *aabb* уничтожается отбором, и далее пойдет, как это было указано выше (стр. 28), со всеми указанными последствиями. В результате через посредство моногибрида *aaBb* будет отобрана константная комбинационная форма *aaBB*, но формы *aaBb* будут убывать сравнительно медленно, и долгое время будет отщепляться основная форма *aabb* в качестве атавистической.

б. Если основной формой является *AAbb* или *AABB*, с гаметами *Ab* или *AB*, содержащими доминантный ген *A*, в F_2 при скрещивании дигибридов с основной формой получаются сочетания, также все содержащие доминантный признак *A*; поскольку селекционная ценность, согласно предположению, определяется комбинацией рецессивного признака *a* с доминантным *B*, означенные сочетания отбору подлежать не будут, и гибридные из них скоро сойдут на нет при скрещивании с основной формой, которая, таким образом, освободится от гибридной примеси. Новой комбинационной формы *aaBB* при этих условиях образоваться не может за неимением гибридов того же фенотипа.

3. Отбору подлежат дидоминантные формы (фенотип): *AABB*, *AaBb*, *AABb* и *AaBB*.

а. Основная форма дирецессивная—*aabb*; мутация дидоминантная — *AABB*; она в конечном итоге и должна подлежать отбору.

F_1 получится: *K AaBb*. Все *K AaBb* при вымирании излишка сохранятся, и получим отношение *K AaBb* : *m*. *K AaBb* даст гаметы: ${}^1/_1\ K^2\ AA + {}^1/_1\ K^2\ Ab + {}^1/_1\ K^2\ aB + {}^1/_1\ K^2\ ab$. При

скрещивании с основной формой получим соответственно 4-му ряду решетки Пеннета:

$F_2 = {}^1/_4 K^2\, AaBb + {}^1/_4 K^2\, Aabb + {}^1/_4 K^2\, aaBb + {}^1/_4 K^2\, aabb$, из которых сохранится только первое, и т. д. согласно нижеследующей таблице:

	Отношение *AaBb* к общему числу особей по вымирании излишка:
F_1	$K : m$;
F_2	$\frac{1}{4} K^2 : m$;
F_3	$\frac{1}{16} K^3 : m$;
F_4	$\frac{1}{64} K^4 : m$;
F_5	$\frac{1}{256} K^5 : m$;
F_n	$\frac{1}{4^{n-1}} K^n : m$.

Примеры: Мутация *AABB* проявилась в отношении 1 : 10.000. Коэфф. $K = 2$. В F_5 будем иметь, по вымирании излишка, отношение числа гетерозигот *AaBb* к общему числу особей $\frac{1}{256} \cdot 32 : 10.000 = \frac{1}{8} : 10.000$, т.-е. вымирание.

$K = 4$. Отношение в F_4 — $\frac{64}{16} : 10.000 = 4 : 10.000$. В $F_5 = \frac{4^5}{10.000} = 4 : 10.000$, как и во всяком другом поколении.

$K = 10$. Отношение числа мутаций к общему числу особей равно 10 : 10.000. Отношение числа гибридов *AaBb* к общему числу особей по вымирании излишка будет в $F_2 = 25 : 10.000$; в $F_3 = 625 : 10.000$ и т. д.

$K = 100$; $m = 1.000.000$. Отношение в $F_3 = {}^1/_{16} \cdot 100^3 : 1.000.000 = {}^1/_{16}$ общего числа особей, т.-е. полная вероятность того, что наступит скрещивание гетерозиготных форм между собою с отщеплением чистых мутаций *AABB*. В F_4 имеем уже отношение ${}^1/_{64} \cdot 100^4 : 100^3 = \frac{100}{64} : 1$, т.-е. возможность скрещивания гетерозигот только между собою; основная форма *aabb* будет уже вся уничтожена.

Тригибриды дают $2^3 = 8$ различных сортов гамет. В таком случае отношение числа гетерозигот *AaBbCc* к общему числу особей будет в

$F_2 = \frac{1}{8} K^2 : m;$

$F^3 \quad \frac{1}{8^2} K^3 : m;$

$F n = \frac{1}{8^{n-1}} K^n : m.$

Скрещивание между гибридами *AaBbCc* наступит в одном из поколений при $K > 8$.

Пример. $K = 100$; $m = 1.000.000$. Отношение числа гетерозигот *AaBbCc* к общему числу особей

в F_3 будет равно $^1/_{64} \cdot 100^3 : 100^3 = {}^1/_{64}$;

в F_5 имеем уже отношение $\frac{1}{4.096} \cdot 100^5 : 100^3 = \frac{10.000}{4.096} : 1$,

т.-е. возможность скрещивания гетерозигот *AaBbCc* только между собою; основная форма будет вся уничтожена.

Полигибриды с x парами признаков дают 2^x различных сортов гамет. Отношение полигибридов *AaBbCcDd* к общему числу особей будем иметь в

$F_2 = \frac{1}{2^x} K^2 : m;$

$F n = \frac{1}{(2^x)^{n-1}} K^n : m.$

Скрещивание между гибридами *AaBbCcDd* осуществится в одном из поколений при $K > 2^x$.

Таким образом, и здесь, как в других аналогичных случаях, если проявившаяся мутация и ее гибриды имеют возможность скрещиваться на первых порах только с основным видом, образование новой покровительствуемой отбором формы идет таким образом, что гибриды одного фенотипа с мутацией вытесняют постепенно основную форму; затем наступает скрещивание таковых гибридов между собою с отщеплением чистой мутационной формы, которая постепенно вытесняет гибридов. Таков общий закон образования новых форм при отсутствии изоляции, эквивалентные условия которой наступают сами собою благодаря действию отбора на основе открытых Менделем законов наследственности и расщепления.

ь. Основная форма—монодоминантная форма *AAbb* или *aaBB*, для которых отношения тождественны. Мутация—*aaBB* или *AAbb*. Вопрос идет о возможности образования комби-

национной формы $AABB$. Отбору подлежат дидоминантные формы (фенотип): $AABB$, $AaBb$, $AABb$ и $AaBB$.

При скрещивании дигибридов $AaBb$ с основной формой $aaBB$, дающей гаметы aB, получим в F_2 расщепление соответственно 3-му ряду решетки Пеннета, т.-е. $F_2 = AaBB + AaBb$ ($aaBB + aaBb$); из них $aaBB$ является основной формой, а $aaBb$ подлежит уничтожению, так как имеет только один доминантный признак B, так же, как основная форма: согласно предположению, отбору подлежат формы с двумя доминантными признаками A и B. Сохранятся лишь два первых сочетания, которые дадут гаметы в отношении $3\ AB + Ab + 3\ aB + ab$. Отсюда, при скрещивании с основной формой, т.-е. с гаметами aB, получим:

$F_3 = 3\ AaBB + aAbb$ ($+ 3\ aaBB + aaBb$). Гаметы: $7\ AB + Ab + 7\ aB + ab$.

$F_4 = 7\ AaBB + AaBb$ ($+ 7\ aaBB + aaBb$). Гаметы: $15\ AB + Ab + 15\ aB + ab$.

$F_5 = 15\ AaBB + AaBb$ ($+ 15\ aaBB + aaBb$). Гаметы: $31\ AB + Ab + 31\ aB + ab$.

$Fn = (2^{n-1} - 1)\ AaBB + AaBb$ [$+ (2^{n-1} - 1)\ aaBB + aaBb$].

Введем фактор размножения—вымирания. Мы видим, что в каждом поколении, начиная с F_2, половина форм сохраняется, половина вымирает. Следовательно, в общем для всех сохраняющихся форм мы получим те же цифровые соотношения, как в случае моногибридов при одинаковых условиях. Между формами $AaBB$ и $AaBb$ соотношение будет пропорционально их коэффициентам в соответствующем F.

Получим:

Отношение $AaBB$ и $AaBb$ к общему числу особей при вымирании излишка:

	$AaBB$		$AaBb$			
F_2	$\frac{1}{4} K^2$		$\frac{1}{4} K^2$	$=$	$\frac{1}{2} K^2$	: m
F_3	$\frac{3}{16} K^3$		$\frac{1}{16} K^3$	$=$	$\frac{1}{4} K^3$	
F_4	$\frac{7}{64} K^4$		$\frac{1}{64} K^4$	$=$	$\frac{1}{8} K^4$	
F_5	$\frac{15}{256} K^5$		$\frac{1}{256} K^5$		$\frac{1}{16} K^5$	
F_n	$\frac{2^{n-1}-1}{4^{n-1}} K^n$		$\frac{1}{4^{n-1}} K^n$	$=$	$\frac{1}{2^{n-1}} K^n$	

Пример. $k = 10$; $m = 10.000$. В F_3 имеем отношение гибридов $AaBB + AaBb$ к общему числу особей = 6.250 : 10.000. Из 6.250 гибридов на долю $AaBb$ придется $^1/_{16}$ часть = 391 и на долю $AaBB$—5.859 экземпляров. При этих условиях должно наступить скрещиванье гибридов $AaBB$ между собою. Но $AaBB$ при скрещиваньи между собою являются моногибридами Aa, и таким образом, как мы видели выше, должно наступить выделение чистой формы $AABB$ и вытеснение этой новой комбинацией как основной формы, так и гибридных. Однако еще долгое время будет продолжаться отщепление как основной формы $aaBB$, так и гибридов. Таким образом, и в этом случае образование новой формы $AABB$ идет при посредстве фенотипно с нею однородных гибридных форм $AaBB$ и $AaBb$.

Кроме скрещиванья с основной формой, влекущего за собою, как предполагали до Менделя, растворение новых признаков, — препятствие, совершенно устраненное открытыми Менделем законами наследственности, — другим существенным препятствием для теории Дарвина была трудность объяснения путем естественного отбора возникновения сложных органов, подобных, напр., человеческому глазу, в котором хрусталик, ретина, глазные мускулы и другие части должны развиваться в согласии друг с другом. Было бы чудом одновременное появление соответствующих целесообразных изменений во всех частях. Законы Менделя говорят нам, что в этом и нет необходимости. Кроме ранее известных форм изменчивости — ненаследственных модификаций, или флюктуаций,—и наследственных мутаций мы знаем теперь еще третью форму — комбинации. Если мы скрестим, как делал это Мендель, горох с круглыми желтыми семенами с горохом с морщинистыми зелеными семенами, то получим гибридов (F_1) с круглыми желтыми семенами в силу доминирования круглой формы над морщинистой и желтого цвета над зеленым. При скрещивании таких гибридов между собою во втором поколении (F_2) произойдет расщепление, и получатся четыре сорта семян:

круглые желтые, круглые зеленые, морщинистые зеленые и морщинистые желтые. Часть всех этих сортов, а именно для каждого сорта $^1/_{16}$ общего числа потомков, будет константной (гомозиготной). Таким образом, получатся два новых сорта гороха: с круглыми зелеными семенами и с морщинистыми желтыми, которых ранее не было, и которые будут передавать свои свойства по наследству. При этом два признака, которые порознь могли быть индифферентными в отношении пользы и вреда, как, напр., хромоген и хромофермент, как мы уже указывали выше, появившиеся самостоятельно, могут оказаться полезными или вредными во взаимном сочетании и подлежать положительному или отрицательному отбору в борьбе за существование. Какой-либо признак может оказаться даже вредным сам по себе, но сохраниться, как мы видели выше, в гибридных формах, спрятавшись за полезным доминантным признаком, каков, напр., фактор яркой окраски при неподходящих условиях, и оказаться полезным при встрече с другими индифферентными или полезными признаками, напр., едкими соками тела. Мы видели равным образом, что нет даже никакой необходимости в том, чтобы оба признака, индифферентных сами по себе, но полезных во взаимном сочетании, появлялись одновременно у различных особей того же вида. Природа, прибегая к прежней метафоре, крайне экономна в отношении новых мутаций, которые появляются сравнительно очень редко, и из которых лишь весьма немногие оказываются полезными непосредственно. Она желает использовать их во-всю. Возможность для этого открывают менделевские законы наследственности. Что непригодно при наличных условиях, хранится про запас в латентном состоянии до изменившегося будущего; что непригодно или мало полезно само по себе, используется в сочетании с другим. Путем комбинаций увеличивается число возникших мутационным путем новых форм, как материала для естественного отбора. Дигибриды при расщеплении в F_2 дают 4 гомозиготных, т.-е. константных формы, из которых две являются новыми комбинациями; тригибриды при расщеплении в F_2 дают 8 гомозиготных форм, из них 6 новых комбинаций;

тетрагибриды дают 16 — 2 = 14 комбинаций, и вообще число комбинаций для полигибридов с n парами признаков соответствует формуле $2^n - 2$. Так расширяется арена для действия отбора, и создаются возможности для образования сложных органов. Законы Менделя нашли в этом отношении, как известно, широкое применение и на практике в выведении новых сортов культурных растений.

Из всего сказанного ясно, что учение о естественном отборе, мутационное учение и менделевские законы наследственности составляют неразрывные части одного современного эволюционного учения. Открытые Менделем закономерности дают новое прочное основание для теории естественного отбора, разъясняя нам законы наследственности. Дарвин строил свое учение об отборе на фундаменте изменчивости и наследственности. Но свойств этого фундамента Дарвин в свое время не знал. Этот фундамент оказался гораздо прочнее, чем можно было предполагать, и многие из тех затруднений, которые выставлялись для теории отбора, и на которые указывал сам Дарвин, совершенно устраняются современным учением о наследственности, основание которому положил Мендель.

Согласно эволюционному учению, все в мире развивается. Было бы странно и ни с чем несообразно, если бы теория эволюции, данная Дарвином более 60 лет тому назад, однажды навсегда застыла в окоченелых формах. Закон эволюции применим и к самой теории эволюции, которой предстоит еще дальнейший путь развития.