

ДИНАМИКА ГЕНОФОНДОВ ПРИ АНТРОПОГЕННЫМ ВОЗДЕЙСТВИЯМ

Ю.П. Алтухов

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва
e-mail: yualt@vigg.ru

Для того чтобы понять динамику популяционных генофондов, необходимо провести мониторинг внутривидового генетического разнообразия. Хотя английское слово "мониторинг" уже давно бытует в мировой генетической литературе, принципы такого рода исследований нельзя признать достаточно разработанными. Это особенно относится к обоснованию "точки отсчета", необходимой для оценки происходящих изменений и понимания их смысла. Цель настоящей публикации – восполнить существующий пробел.

Задача мониторинга генофондов и теоретические подходы к ее решению

Задача генетического мониторинга – *долговременное слежение за состоянием популяционных генофондов, оценка и прогнозирование их динамики во времени и в пространстве, определение пределов допустимых изменений.* Однако любое прогнозирование осуществимо лишь на основе концепции *нормы – нормального состояния или нормального процесса.* Только такой подход дает необходимую точку отсчета и позволяет понять механизмы негативного влияния человеческой деятельности на популяции, виды и целые экосистемы.

Из теоретической популяционной генетики известны основных четыре процесса, порознь или во взаимодействии друг с другом определяющие эволюцию популяций, вызывая различные их состояния: 1) случайный генетический дрейф; 2) миграция генов; 3) мутации генов; 4) естественный отбор.

Случайный генетический дрейф – стохастические изменения частот генов в последовательных поколениях в силу ограниченной численности любой реальной популяции. Особенно важно то, что *генетически эффективная численность* (N_e) практически всегда и существенно ниже ее общей (N) и репродуктивной (N_r) численности (Алтухов, 2003).

Последствия дрейфа – убыль гетерозиготности и, как результат, – инбридинг (F), нарастающий в поколениях в пропорции $(1/2N_e)^t$, где t – число поколений, прошедшее с момента времени t_0 , когда гетерозиготность оценивалась величиной H_0 : $F_t = 1 - (1 - 1/2N_e)^t$. Соответственно $H_t = H_0(1 - 1/2N_e)^t$.

Из этих простейших формул очевидно, что интенсивность дрейфа, приводящего к убыли генного разнообразия и чаще всего к деградации популяций, обратно пропорциональна величине N_e : чем меньше N_e , тем интенсивнее дрейф и наоборот. В селекции животных и растений это обстоятельство крайне важно, и специалисты знают, как надо организовать процесс воспроизводства, чтобы предотвратить отрицательные последствия кровнородственных скрещиваний. Что же касается нативных природных популяций, то в них эффекты случайного дрейфа генов компенсируются процессами *миграции* некоторой интенсивности m , т.е. природные популяции, как правило, не являются однородными по своей внутренней структуре, а представляют исторически сложившиеся *системы субпопуляций*, одновременно испытывающих воздействие и случайного дрейфа, и миграции генов, взаимно уравновешивающих друг друга (Алтухов, Рычков, 1970). Тем самым в норме снимаются отрицательные последствия инбридинга, а важный параметр структуры $N_e m$ становится мерой абсолютной интенсивности генных миграций за поколение.

Согласно Райту (Wright, 1969), такое равновесие для островной модели подразделенной популяции оценивается величиной структурного инбридинга субпопуляции S относительно всей подразделенной популяции T , так что $F_{ST} = 1/(4 N_e m + 1)$ или, более строго, $F_{ST} = (1 - m)^2 / \{2N_e - [(2N_e - 1)(1 - m)^2]\}$.

Этот коэффициент локальной генетической дифференциации, ожидаемой в условиях стационарного селективно-нейтрального про-

цесса, можно обозначить как F_e и сравнить с фактически наблюдаемой стандартизованной генетической вариансой (F_0), оцениваемой из частот аллелей как отдельных полиморфных локусов, так и их совокупностей:

$$\bar{F}_0 = 1/k \sum F_i = 1/k \sum \sigma_p^2 / \bar{p}_i (1 - \bar{p}_i),$$

где k – число локусов, \bar{p}_i и $(1 - \bar{p}_i)$ – соответствующие средние аллельные частоты в тотальной подразделенной популяции, состоящей из n субпопуляций, а $\sigma_p^2 = 1/n \sum (p_i - \bar{p})^2$ – варианса Валунда.

Если локус селективно-нейтрален, то $F_0 \approx F_e$. Если имеет место балансирующий отбор, то $F_0 < F_e$, а при дизруптивном или разнонаправленном локальном отборе $F_0 > F_e$. Как показано для популяций человека, протекающий в них генетический процесс, оцениваемый в среднем по совокупности независимых полиморфных локусов, действительно соответствует селективно-нейтральному, так что $\bar{F}_0 \approx F_e$ (детали см. Алтухов, 2003). Прделанный нами анализ позволяет распространить этот вывод на биологические виды вообще, что имеет принципиальное значение для организации популяционного мониторинга и оценки состояния региональных генофондов (Altukhov *et al.*, 2000) (рис. 1). Действительно, как мы увидим дальше, любые ощутимые антропогенные воздействия, нарушающие популяционную структуру вида, быстро изменяют соотношение разных групп генов в генофонде, и эмпирическая F_{ST} -статистика начинает отличаться от ожидаемой для нейтрального процесса.

Помимо F_{ST} -статистики, Райт обосновал еще два параметра: F_{IS} – коэффициент инбридинга особи относительно субпопуляции S и F_{IT} – коэффициент инбридинга особи относительно тотальной подразделенной популяции T . Все эти индексы отражают отклонения от панмиксии вследствие корреляции объединяющихся гамет и в конечном счете определяются соотношением гомозиготных и гетерозиготных генотипов. Эквивалентом F_{ST} -статистики является G_{ST} -статистика Нея (Nei, 1975), связывающая общее (H_T) и внутривидовое (H_S) генное разнообразие следующим образом:

$$G_{ST} = (H_T - \bar{H}_S) / H_T.$$

Здесь

$$H_T = 1 - \sum \bar{p}_i^2; \bar{H}_S = 1/n \sum H_S;$$

$$H_S = 1 - \sum p_{is}^2,$$

где p_{is} – частота i -го аллеля в субпопуляции S , \bar{p}_i – средняя частота аллеля во всей подразделенной популяции, состоящей из n субпопуляций. Таким образом, \bar{H}_S есть средняя гетерозиготность субпопуляции, а H_T – гетерозиготность всей подразделенной популяции как если бы она представляла единое панмиктическое сообщество.

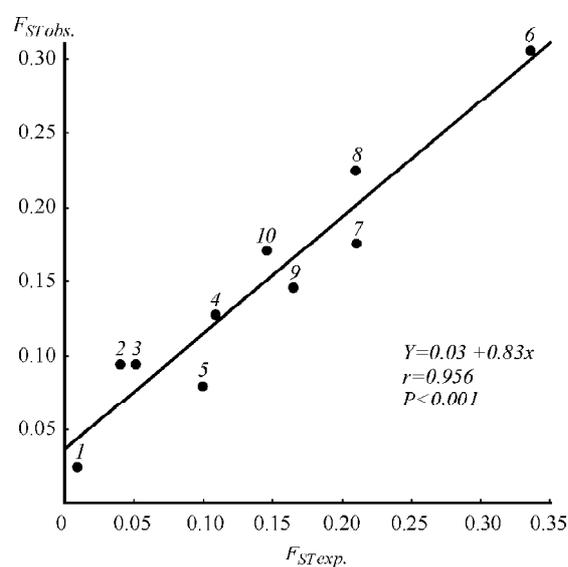


Рис. 1. Соотношение наблюдаемого (F_{STobs}) и ожидаемого (F_{STexp}) уровней пространственной генетической дифференциации у различных видов.

1 – горбуша, *Oncorhynchus gorbuscha*; 2 – нерка, *O. nerka*; 3 – чавыча *O. tshawytscha*; 4 – семга, *Salmo salar*; 5 – *Homo sapiens*, сибирский изолят; 6 – суслик, *Thomomys bottae*; 7 – мышь *Mus musculus*; 8 – обезьяна, *Aloutta seniculus*; 10 – морская черепаха, *Chelonia mydas* (По: Алтухов, 2003).

F_{ST} -статистика Райта (и, по сути, тождественная ей G_{ST} -статистика Нея), будучи мерой генетической подразделенности популяции и одновременно эквивалентом инбридинга особей в субпопуляции, несет важный биологический смысл: она отражает некий баланс процессов дифференциации и интеграции генофондов и, что также принципиально важно, оказывается величиной, авторегулируемой

по достижении популяционной системой стационарного режима. В этих условиях устанавливается отрицательная обратная связь между величинами N_e и m : когда эффективная численность субпопуляций, слагающих структуру популяционной системы, уменьшается, интенсивность иммиграции генов возрастает и наоборот.

Впервые такую неслучайную структуру миграций удалось обнаружить при исследовании генетических процессов в экспериментальной подразделенной популяции *Drosophila melanogaster*, соответствующей островной модели С. Райта. Оказалось, что чем меньше численность "островных" субпопуляций, тем больше приток генов в них с "континента" и наоборот. Затем та же зависимость была прослежена на природных популяциях других видов. Обнаруженная авторегуляция означает *поддержание устойчивого (оптимального) соотношения внутри- и межпопуляционной компонент генного разнообразия, соотношения гомо- и гетерозиготных генотипов, т.е. баланс между инбридингом и аутбридингом* (Алтухов, 2003). Это эволюционно сложившееся отношение, характерное для нативных самовоспроизводящихся популяционных систем, может нарушаться при антропогенных воздействиях, если интенсивность и/или направление генных миграций, или величина N_e существенно меняются. Например, резкое падение эффективной численности и обмена генами имеет место практически всегда, когда наносят вред местам размножения, что приводит к сокращению и фрагментации репродуктивных ареалов. В этих и подобных им случаях следует ожидать увеличения межпопуляционного (G_{ST}) генного разнообразия и сокращения внутрипопуляционного (H_S). Напротив, чрезмерное перемешивание и взаимодействие ранее изолированных генофондов может привести к проявлениям аутбридинга, т.е. к снижению жизнеспособности гибридных комбинаций. Такие эффекты бывают особенно выражены в отношении комплексов генов, составляющих основу адаптивной генетической структуры вида и сопряженных с приспособительными морфофизиологическими признаками и свойствами. Здесь на передний план выступает естественный отбор, обычно рас-

сматриваемый как наиболее систематический ключевой фактор в эволюции популяций. Их жизнеспособность оказывается напрямую связанной с приспособленностью генотипов. В случае повышенной приспособленности гетерозигот (сверхдоминирование) каждая популяция "платит" за адаптацию к конкретной среде выщеплением менее жизнеспособных гомозигот (так называемый "сегрегационный" генетический груз), однако в норме плата за адаптацию оказывается "приемлемой", поскольку соотношение гомо- и гетерозигот авторегулируется через $N_e m$ параметр структуры и поддерживается на устойчивом уровне. Этот уровень является *оптимальным: как убыль гетерозиготности, так и ее чрезмерное нарастание одинаково неблагоприятны для нормального функционирования популяции* (Алтухов и др., 1997; Алтухов, 2003).

Концепция оптимального генного разнообразия как условия благополучного существования популяций в нормально колеблющейся природной среде особенно важна в связи с их системной организацией. Зная *соотношение внутри- и межгрупповой компонент наследственной изменчивости* в условиях протекания процессов нормального воспроизводства или непосредственно перед тем или иным антропогенным воздействием, мы действительно получаем уникальную возможность осуществить генетический мониторинг популяционной системы с учетом структуры ее генофонда. Вместе с тем, чтобы получить надежную информацию, необходимо выполнить следующие требования: во-первых, популяция должна быть хорошо определена в историко-географическом плане; во-вторых, следует детально описать особенности распределения субпопуляционной структуры системы *во времени и в пространстве*; в-третьих, сбор материала надо организовать таким образом, чтобы субпопуляционная структура была максимально полно охарактеризована по совокупности заранее отобранных признаков.

Выбирая их, следует опереться на открывшуюся сравнительно недавно возможность соединить методы и подходы *популяционной* генетики и генетики *количественной*, т.е. исследовать одновременно как моногенные, так и полигенные признаки. *В субоптимальной*

среде или при достаточно жестком искусственном отборе обнаруживаются неслучайные связи между мультилокусной индивидуальной гетерозиготностью и значениями адаптивных количественных признаков (Алтухов, 1989).

Таким образом, помимо выполнения условия сбора материала - равномерного распределения выборок в пространстве (времени), должны быть вовлечены в анализ: а) данные о демографической структуре каждой субпопуляции (пол, возраст, соотношение полов, численность, миграция и др.); б) данные о весе, размерах и пропорциях тела исследуемых особей; в) оценка генотипа особей по возможно большему числу полиморфных генных локусов, включая различные белковые системы и, если необходимо, системы полиморфизма ДНК (как ядерной, так и неядерной). Эта информация позволяет проанализировать распределения полигенных и моногенных признаков, исследовать их сопряженную изменчивость, оценить соотношение компонент генного разнообразия и понять состояние генетического процесса в той или иной популяции, вычленив вклад случайного генетического дрейфа, миграции генов и отбора – порознь или в их взаимодействии (детали см. Алтухов, 2003).

Из нашего рассмотрения выпал лишь один фактор – *давление мутаций*. Так как их вероятность для отдельных генов ничтожна мала (10^{-5} – 10^{-6} на ген за поколение), влиянием мутационного процесса в норме можно пренебречь. Вместе с тем в условиях загрязнения среды радионуклидами и мутагенами химической природы проблема *мониторинга мутационного груза* становится важнейшей, особенно для человеческих популяций. Однако обсуждение этого вопроса выходит за рамки настоящей публикации. Следуя ее главной цели, рассмотрим результаты приложения развитых выше принципов к мониторингу генофондов подразделенных популяций (популяционных систем) животных и растений, опираясь главным образом на многолетние работы, проводимые в Институте общей генетики.

Динамика генофондов популяционных систем, самовоспроизводящихся в условиях нормально колеблющейся природной среды

Обратимся к изолированной популяции промыслового брюхоногого моллюска *Littorina squalida*, обитающего в лагуне Буссе на Южном Сахалине и имеющего *рельефную субпопуляционную структуру* (Алтухов, Калабушкин, 1974; Калабушкин, 1976). У литторины хорошо выражен полиморфизм окраски раковины, трактуемый как проявление двухаллельной системы с неполным доминированием. Так же как и у исключительно полно изученной садовой улитки *Cepea nemoralis*, различия генотипов (фенотипов) сохраняются у ископаемых форм и, таким образом, имеется возможность исследовать их распределение в выборках из ныне живущих и древних популяций, разделенных временным интервалом порядка 4,5–5 тыс. лет; это соответствует примерно 2–2,5 тыс. последовательных поколений. Такая оценка, сделанная на основании характера отложений и сопутствующей им теплолюбивой фауны, а также с учетом возрастной структуры литторин, представляется высоко надежной. С 1969 по 1974 гг. Б.А. Калабушкиным были исследованы распределения морф в трех выборках современного и в пяти выборках голоценового материала. Оценки генных частот показывают, что если сравнивать отдельные современные выборки с отдельными же ископаемыми, то можно прийти к весьма противоречивым выводам, обнаружив проявления как генетического сходства, так и различия во времени и в пространстве. Но если опереться на представления о системной организации популяций и взять систему как целое, то видно, что несмотря на изменчивость в частях, современная система в целом ($n = 1252$ экз., $q = 0,280 \pm 0,010$) устойчиво сохраняет генетический состав, унаследованный от прапопуляции ($n = 479$ экз., $q = 0,293 \pm 0,015$).

При более детальном изучении моллюсков лагуны Буссе удалось выявить эффекты сильного отбора – деструктивного на ранних и стабилизирующего на поздних стадиях онтогенеза (Калабушкин, 1976). По мере эволюции лагуны среда обитания литторины существенно изменялась, однако средняя частота гена сохранилась на

протяжении тысяч поколений. Аналогичные результаты были получены для различных бисексуальных видов животных и растений (Алтухов, Рычков, 1970), а также для человека (Рычков, 1973). То же самое обнаружено при исследовании экспериментальных подразделенных популяций *Drosophila melano-gaster* и при компьютерном моделировании генетических процессов в популяционных системах, соответствующих простейшей кольцевой ступенчатой модели (Алтухов, 2003): при одинаковой численности панмиктической и подразделенной популяций последняя оказывается более устойчивой в смысле сохранения генетического разнообразия (рис. 2).

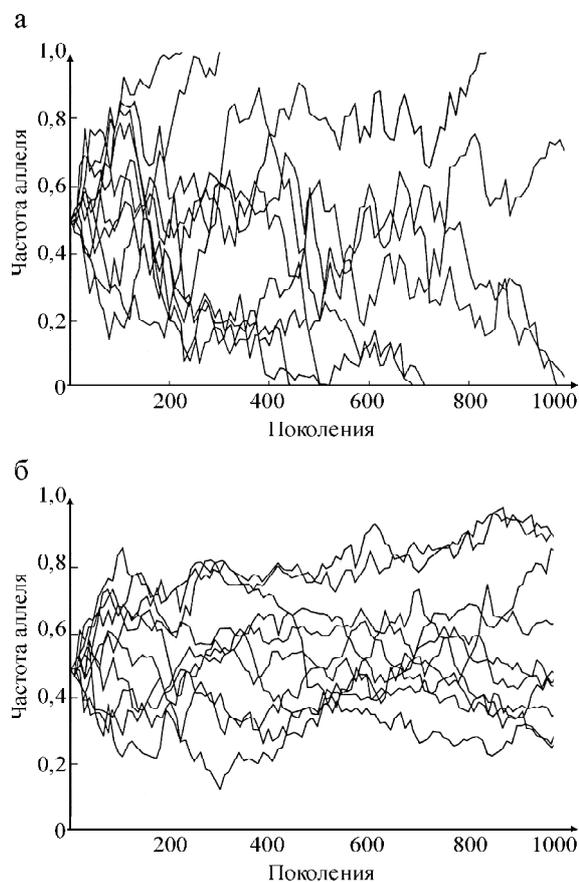


Рис. 2. Динамика частоты гена в поколениях 10 панмиктических (а) и 10 подразделенных (б) модельных популяций численностью 500 гаплоидных особей каждая. Подразделенная популяция соответствует известной кольцевой циркулярной модели со ступенчатой структурой генных миграций (М. Кимура). Структура циркулярной модели: число субпопуляций $k = 25$, эффективная численность субпопуляции $N = 20$, коэффициент миграции генов $m = 0,03$ (По: Алтухов, 2003).

Сравнение рис. 2а и 2б показывает, что к 1000-му поколению эксперимента из 10 модельных панмиктических популяций численностью 500 особей каждая "выродились" (т.е. стали полностью гомозиготными) 8, тогда как ни одна из подразделенных популяций той же численности ($N_e = 20; k = 25; m = 0,03$) не утратила генетического разнообразия. Если рассчитать "время жизни" панмиктических и равных им по величине подразделенных популяций, приняв за него число поколений, соответствующее потере 99 % от исходного уровня гетерозиготности, то для первого случая эта оценка составит 2301 поколение, а для второго ($N_e = 20; k = 25; m = 0,05$) – 5341. Иными словами, всего лишь наличие субпопуляционной структуры кольцевого типа с ограниченной интенсивностью генных миграций (порядка 0,5–1 %) замедляет темп убыли генетической изменчивости так, как если бы эффективная численность панмиктической популяции удвоилась. Различные сравнения такого рода, приведенные в табл. 1, демонстрируют очевидные преимущества популяционной системы в сохранении генетического полиморфизма на длительных временных интервалах. Такой вывод важен для природоохранной биологии, ибо совершенно очевидна несоизмеримость ресурсов (величина ареала, количество пищи и т.п.), требуемых для достижения одинакового практического результата: в одном случае численность так называемой "минимальной жизнеспособной популяции" может быть, благодаря внутренней фрагментации, равна всего сотням, тогда как в другом – тысячам и более особей.

В теоретическом плане интересен тот факт, что процесс убыли генетической изменчивости за счет дрейфа генов в структурированной популяции, как и следовало ожидать, обратно пропорционален интенсивности генной миграции и в первых десятках поколений оказывается выше, чем при панмиксии (Алтухов, 2003). Однако в дальнейшем картина меняется принципиально, и подразделенная популяция численностью всего 100 особей ($N_e = 10; k = 10; m = 0,01$) продолжает сохранять определенный уровень гетерозиготности на временном интервале, измеряемом сотнями поколений после момента "вырождения" бесструктурного сообщества (табл. 1).

Таблица 1

"Время жизни" (в поколениях) панмиктических и подразделенных популяций, тождественных в отношении численности, до момента утраты 95–99 % исходной гетерозиготности

Индивидуальная численность (N_i)	Количество субпопуляций (k)	Подразделенность с коэффициентом генных миграций						Панмиксия
		0,0005	0,001	0,005	0,010	0,030	0,000	
10	10	33/1119	40/1997	440/957	440/957	364/628	20/44	299/459
20	25	81/4977	314/8251	1731/5341	1772/3801	1437/2464	59/90	1497/2301

Устойчивость подразделенной популяции есть следствие формирования в ней неслучайной субпопуляционной структуры, реорганизации которой в "биологическом" времени, по крайней мере внешне, напоминают стационарный (точнее, квазистационарный) процесс – в линейно упорядоченных структурах появляются "волны". Введение в модель фактора так называемой "дальней миграции" (его роль могут играть миграция генов с "материка" системы в периферические субпопуляции, давление мутаций или отбора) способно быстро стабилизировать процесс; он становится истинно стационарным (Алтухов, 2003).

Приведенные факты с новых позиций подкрепляют сделанный ранее вывод о большей стабильности популяционной системы по сравнению с панмиктической, бесструктурной популяцией (Алтухов, Рычков, 1970). Можно считать доказанным, что и в природе, и в эксперименте популяционная система, благодаря реципрокному балансу факторов эволюции, сохраняет в ряду поколений генетическую характеристику предковой популяции, хотя в отсутствие "ядра" системы эти частоты генов могут вовсе и не быть свойственны ныне живущим популяциям и реконструируются лишь в процессе усреднения по всем компонентам структуры. Но не только стохастическая регуляция ответственна за генетическую устойчивость подразделенных популяций. Как отмечалось выше, основной механизм поддержания такой устойчивости – отрицательная корреляция между эффективной численностью популяции и интенсивностью миграции генов в нее из общего

генного пула системы. В этом случае и при условии достижения системой стационарной фазы стандартизованная генетическая вариация \bar{F}_0 (или ее эквивалент G_{ST}) должна оставаться величиной постоянной, на каком бы уровне популяционной иерархии она ни оценивалась. Такая модель генетической дифференциации вида в теории популяционной генетики никогда не обсуждалась. Между тем для популяций человека инвариантность пространственной генетической дифференциации на разных уровнях иерархии давно обнаружена и получила название "генетическая эквидистантность этапов этногенеза" (Рычков, Ящук, 1985). При разработке данных о частотах многих генов в системах коренного населения Европы, Северной Азии и Америки одна и та же величина коэффициента генной дифференциации, выраженная в единицах G_{ST} , оказалась свойственной каждому уровню популяционной иерархии безотносительно к его исторической древности. Такого рода закономерность удается продемонстрировать лишь в том случае, если вычленение региональных долей (G_{ST_i}) из общей генетической изменчивости системы ($G_{ST_{i-1}}$) проводится в соответствии с этническими классификациями, независимыми от генетики, но, вместе с тем, выделяющими *реальные уровни общности*, складывавшиеся в ходе исторического развития подразделенной популяции (например, лингвистическая классификация, этноконфессиональная и др.).

Для других видов подобная организация первичного материала весьма затруднительна

из-за отсутствия столь же надежных филогенетических систем, однако там, где удастся учесть естественноисторические особенности формирования ареала и выделить соответствующие им уровни древности (этапы сложения популяционной структуры), результат оказывается сопоставим с полученным для популяций человека. Это можно проиллюстрировать на примере нерки, *Oncorhynchus nerka* – одного из видов тихоокеанских лососей, имеющих сложную субпопуляционную структуру (табл. 2). Оценки G_{ST} основаны на собственных и литературных данных о частотах аллелей нескольких аллозимных локусов в 45 выборках из нативных популяций, размножающихся в бассейнах 20 рек Северной Азии и Северной Америки (детали см. Алтухов, 2003). Данные, приведенные в табл. 2, ясно показывают одинаковую степень локальной генетической дифференциации для трех выделенных нами уровней общности.

$F_{ST} = 0,0554$; во второй – $F_{ST} = 0,0541$. Тождественны F_{ST} -статистики, оцененные из частот гаплотипов ПДРФ-генов ядерной ДНК для атланти-средиземноморской ($F_{ST} = 0,13$) и индотихоокеанской ($F_{ST} = 0,13$) совокупностей популяций зеленой черепахи *Chelonia mydas* (ссылки см. Алтухов, 2003).

Анализ мировой литературы под соответствующим углом зрения убеждает, что число подобных примеров можно увеличить, но, к сожалению, ни в одной из известных публикаций не удается пока найти такие данные, которые позволили бы построить независимую от генетики исчерпывающую иерархическую классификацию популяций и выделить реальные, исторически сложившиеся уровни общности. Возможно, эта проблема привлечет к себе внимание специалистов, и недостающая информация станет появляться в печати. Однако уже и приведенных результатов вместе с опубликованными ранее (Алтухов и др., 1997)

Таблица 2

Пространственная генетическая дифференциация на разных уровнях иерархии популяционной системы нерки *Oncorhynchus nerka*

Уровень общности	Показатель	Степень локальной генетической дифференциации	
		в единицах G_{ST}	в долях $G_{ST_{i-t}}$, %
Регионы (Азия и Америка)	G_{3-4}	0,0254	34
Субрегионы в рамках регионов	G_{2-3}	0,0237	32
Реки в субрегионах	G_{1-2}	0,0249	34

Примечание. $G_{ST_{i-t}} = 0,074$.

Обращение к литературным источникам позволяет обнаружить ту же закономерность и для других видов, чья пространственная дифференциация была изучена одновременно по многим аллозимным генам. Так, например, у тихоокеанского лосося – чавычи, *Oncorhynchus tshawytscha*, значения G_{ST} на субрегиональном и региональном уровнях иерархии составили соответственно 0,047 и 0,053. То же обнаруживается для грызуна – луговой собачки *Synomys ludovicianus*, если оценивать дифференциацию субпопуляций ("wards") в пределах двух наиболее изученных популяций: в первой

достаточно для того, чтобы трактовать генетическую дивергенцию вида как ветвящийся процесс реорганизации генофонда предковой популяции по мере ее дифференциации на подчиненные подразделения в поколениях и по ареалу. В условиях нормально колеблющейся среды средняя частота гена, а по достижении фазы устойчивого равновесия и дисперсия в системе остаются инвариантными в отношении микроэволюционных преобразований, взаимно компенсирующих друг друга. Иными словами, изолированная популяция, если она не исчезает в ходе истории, развер-

тывается "в самое себя", поддерживая динамическое равновесие с окружающей средой.

Таким образом, внутривидовая генетическая дифференциация в условиях нормальной природной среды протекает в среднем по селективно-нейтральному типу и оказывается не цепью Маркова, в которой эволюция популяций не может быть прогнозируема далее чем на одно поколение, а процессом с памятью. Память о генетических свойствах прапопуляции, оптимальном соотношении в ней гомо- и гетерозиготных генотипов сохраняется благодаря упорядочивающему воздействию иммиграции генов. Это имеет место и в фазе формирования субпопуляционной структуры с выделением уровней системной иерархии (Рычков, Ящук, 1985) и в стационарной фазе через авторегуляцию параметра $N_e t$ (Алтухов, 2003). Предлагаемая трактовка, принципиально отличаясь от традиционных взглядов теоретической популяционной генетики, нуждается в дополнительном рассмотрении. Необходимо еще раз подчеркнуть: состояние генетического оптимума, унаследованное нативной системой популяций от предкового генофонда, только и может рассматриваться как показатель нормы. Следовательно, *нормальный генетический процесс можно определить как такой тип воспроизводства видовых генофондов, при котором соотношение внутри- и межпопуляционной компонент генного разнообразия сохраняется на эволюционно сложившемся оптимальном уровне, специфичном для каждого вида*. Понятно, что именно это соотношение и должно быть фундаментальной точкой отсчета при генетическом мониторинге популяционных систем, испытывающих антропогенные воздействия.

Обратимся теперь к рассмотрению соответствующих данных, полученных для ряда природных популяций.

Динамика генофондов природных популяционных систем, испытывающих антропогенные воздействия

В мировой литературе имеются примеры долгосрочного слежения за генетическими характеристиками отдельных популяций в природных условиях (примеры см. в Мауг, 1963). Генетическая динамика, как правило,

была сложной, однако в большинстве случаев отмечались *временные тренды*, трактуемые обычно как результат непрерывно текущего микроэволюционного (нередко – адаптивного) процесса. Более внимательный анализ тех же ситуаций (за исключением очевидных сдвигов в случае с индустриальным меланизмом у березовой пяденицы и при адаптации некоторых вредителей сельскохозяйственных культур к инсектицидам) показывает, однако, что наблюдавшаяся динамика могла носить чисто случайный характер, отражая факт игнорирования исследователями существующей субпопуляционной структуры, неравномерного охвата ее выборками. Поэтому следует признать, что только цикл многолетних работ, выполненных на популяциях промысловых рыб, включая тихоокеанских лососей, в наибольшей мере отвечает главной задаче генетического мониторинга и рассмотренным выше принципам его реализации (детали см. Алтухов, 2003). В последние годы близкий подход стал осуществляться также зарубежными авторами на различных видах лососей и некоторых других рыб (обзоры: Carvalho, 1995; Allendorf, Waples, 1996). Одно из главных наблюдений в этих программах мониторинга – выявляемое по биохимическим маркерам снижение генного разнообразия искусственно поддерживаемых популяций по сравнению с нативными. Но не менее важно открытие отрицательных эффектов увеличения внутривидового генного разнообразия, сопряженного с селективным промыслом и трансплантациями генофондов из одних участков видовой ареала в другие. Рассмотрим эти данные по порядку.

Промысел. При изучении природных рыбных популяций (стад) обнаруживается ярко выраженная гетерогенность, их дифференцированность на более мелкие, генетически отличающиеся субпопуляции. Это, например, было показано около 40 лет назад для американского морского окуня *Sebastes mentella*, чьи стада обитают на больших глубинах в районах п-ва Лабрадор и о-ва Ньюфаундленд (Алтухов, 2003).

Обнаружение такой системной организации популяций имеет принципиальное практическое значение. Очевидно, что если мы хотим осуществлять рациональный промысел, имея дело с системой, то должны подходить к ней

как к целому с учетом ее внутренней структуры. Вместе с тем рыбаки обычно игнорируют эту организацию стада, вследствие чего происходит разрушение популяционных систем.

Для иллюстрации сказанного обратимся к типичной картине морского рыбного промысла, стратегия которого, как известно, включает две главные акции – разведку достаточно плотных скоплений рыб поисковым судном и, после их обнаружения, вылов флотилией промысловых судов. Чтобы показать эту картину в динамике, можно изобразить ее в виде серии следующих друг за другом "кадров" (рис. 3), которые демонстрируют вскрытую нами цепь генетически отличающихся суб-

Столь на первый взгляд абстрактная схема получила прямые доказательства при изучении последствий промыслового воздействия на подразделенные популяции тихоокеанского лосося – нерки, размножающейся в озерах Камчатки. Важная биологическая особенность нерестовых популяций нерки – уникальная картина изменчивости производителей по длине тела: самки характеризуются одновершинным распределением, тогда как для самцов прослеживается четко выраженная двувершинность (Алтухов, 1983). В это время в водоемах обнаруживаются три легко распознаваемые группы рыб: мелкие самцы, крупные самцы и самки, занимающие между двумя

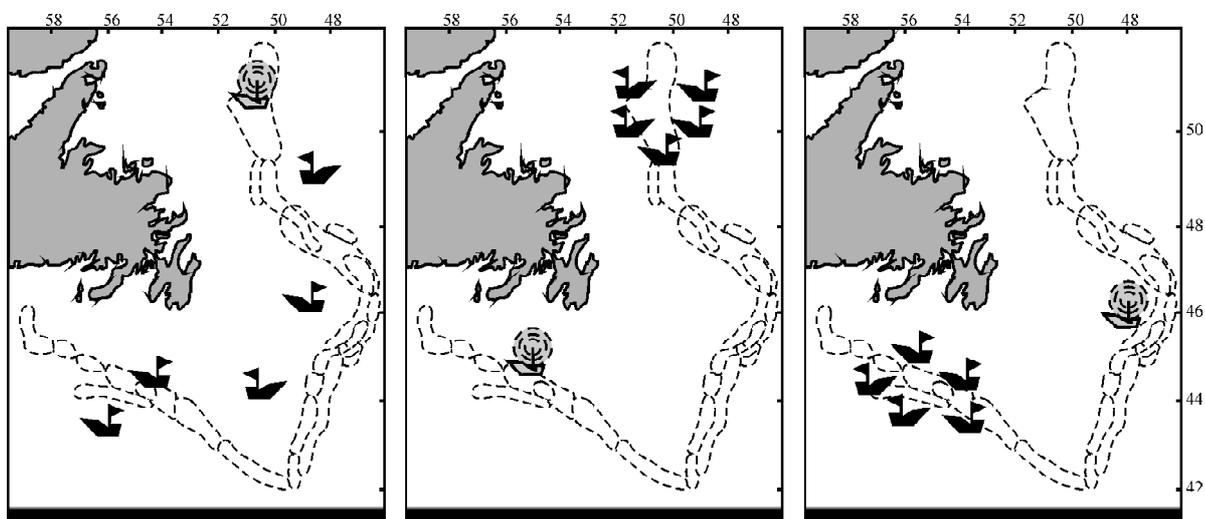


Рис. 3. Примерная схема промысла морского окуня на Ньюфаундлендских банках. Флотилия траулеров перемещается по ареалу в районы максимальных концентраций рыб, обнаруживаемых поисковым судном. Это приводит к неравномерному облову стада, субпопуляционная структура которого оконтурена прерывистой линией (По: Алтухов, 1989).

популяций морского окуня. Понятно, что при подобном типе промысла, когда суда всякий раз устремляются в тот участок ареала, где скопление рыб характеризуется максимальной плотностью, одни субпопуляции перелавливаются, другие недолавливаются. В конечном счете происходит нарушение естественно сложившихся каналов миграционной связи между элементами системы, разрушается генетическая структура популяции. Этого можно было бы избежать, равномерно облавливая стадо как целое, с постоянным учетом пространственной субпопуляционной организации.

группами самцов промежуточное положение по признаку "длина тела". Мало того, в процессе промысла можно видеть, как со временем в исследуемой популяции существенно возрастает доля мелких половозрелых самцов. Такие, как правило, трехлетние самцы (их местное название на Камчатке – "каюрки", канадцы называют их "джек", американцы – "грилз") лишь с небольшой частотой встречаются в нативных, мало облавливаемых стадах. Напротив, в популяциях, испытывающих систематическое промысловое воздействие, количество мелких, рано созревающих самцов резко возрастает. Этот процесс в настоящее

время в большей или меньшей мере характерен практически для всех популяций тихоокеанских лососей, размножающихся в разнообразных речных системах по обе стороны Северной Пацифики и интенсивно облавливаемых промыслом с начала нашего столетия.

Ярким примером, иллюстрирующим это правило, может служить стадо нерки оз. Дальнего (п-ов Камчатка), биология которого детально изучена начиная с 1930-х гг. благодаря работам Ф.В. Крогиус (цит. по Алтухов, 1989). Если в 1930-х гг. численность нерестовой части дальнеозерского стада составляла около 100 тыс. производителей, а доля каюрок среди половозрелых самцов не превышала 0,2 %, то в 1960–1970-е гг. численность производителей сократилась до 2–5 тыс. и доля каюрок увеличилась до 38 %.

В чем же причина столь драматических изменений? Исследования показали, что главный фактор – селективный морской промысел, из поколения в поколение нарушающий генетическую структуру стад нерки из-за непропорционального изъятия жабберными сетями крупных, более гомозиготных старых самцов. Другие рыбы, идущие на нерест и отличающиеся генетически от крупных самцов, облавливаются промыслом или равномерно (самки), или недолавливаются (мелкие самцы), что и приводит к резкому изменению исторически сложившейся популяционно-генетической структуры стада (Алтухов, 1989).

Дело в том, что в нерестовых стадах нерки существует весьма консервативная система так называемых селективных скрещиваний. При формировании брачных пар на нерестилищах самки отдают предпочтение старым, медленно растущим, более гомозиготным крупным самцам и лишь в маловодные годы и на мелководных нерестилищах, куда крупные самцы не могут проникнуть, репродуктивный успех сопутствует быстрорастущим молодым, более гетерозиготным самцам. Промысел нарушает естественную систему воспроизводства, и более гетерозиготные (гетерозисные) мелкие самцы во все большей мере передают свои гены последующим поколениям (хотя обычно гетерозисные животные характеризуются увеличенными разме-

рами, у нерки это не так, поскольку рыба размножается только раз в жизни и после нереста производители погибают). Доля крупных рыб в стаде уменьшается, нарушается равновесное соотношение полов, увеличивается скорость полового созревания, сокращается средняя продолжительность жизни и, как следствие, возрастает темп смены поколений. Одновременно падает численность стада, так как мелкие самки имеют более низкую плодовитость. Таким образом, в условиях снижения воспроизводительной способности стада даже постоянный по интенсивности промысел, вполне совместимый с изначальными продукционными возможностями популяции, приводит к сокращению ее численности в поколениях только из-за непропорционального изъятия рыб определенных генотипов (Алтухов и др., 1997; Altukhov *et al.*, 2000).

Обнаруженные процессы свойственны не только стадам тихоокеанских лососей, но и другим видам рыб – объектам промысла. Во всех до сих пор детально исследованных случаях картина была однотипной – мониторинг промысловых стад вскрывает их измельчение, омоложение, возрастание доли рано созревающих мелких самцов. Поскольку направление отбора оказывается неизменным (в пользу гетерозигот), внутривидовая компонента генного разнообразия возрастает, тогда как межвидовая – падает, приводя к снижению локальной генетической дифференциации. В таких условиях эмпирические значения F_{ST} (G_{ST}) оказываются достоверно ниже ожидаемой величины. Например, локальная генетическая дифференциация группы субпопуляций нерки оз. Азабачьего на Камчатке, наиболее подверженных селективному промыслу, составляет (в единицах F_{ST}) лишь 0,008 против 0,059, ожидаемых для селективно-нейтрального процесса (Altukhov *et al.*, 2000). В условиях столь мощного искусственного отбора устанавливаются неслучайные связи между полигенными (длина тела, скорость роста и полового созревания) и моногенными (аллозимы) признаками. Более сложная картина наблюдается при искусственном воспроизводстве рыбных популяций.

Искусственное воспроизводство. Генетические последствия искусственного воспроизводства лучше всего рассмотреть на примере лососей. Как уже подчеркивалось, их стада – сложноструктурированные популяционные системы, состоящие из множества дискретных субпопуляций. Если мы воспроизводим такие системы искусственно на рыбоводных заводах, то должны осуществлять сбор половых продуктов на всем протяжении нерестового хода, а не ограничиваться использованием лишь части дифференцированного генофонда. Чем более рельефна субпопуляционная структура популяции, тем меньше шансов воссоздать целое по его отдельной части. К сожалению, это обстоятельство на рыбоводных заводах нередко игнорируется и, как следствие, генетическое разнообразие популяций сокращается, что показано, например, для *Salmo clarki* и *S. salar*.

Нами выполнен мониторинг трех соседствующих нерестовых популяций горбуши Южного Сахалина – двух нативных (реки Фирсовка и Бахура) и одной искусственно воспроизводимой (р. Найба) (расстояние между реками – несколько десятков километров) (Алтухов и др., 1997). Популяция Найбы поддерживается рыбоводным заводом, благодаря деятельности которого численность местного стада увеличилась, судя по уловам, в несколько раз. Вместе с тем за последние годы в биологической структуре рыбоводного стада произошли изменения: рыба стала заметно крупнее, увеличилась частота самцов, стала сокращаться численность.

Для выяснения механизма процесса, приведшего к такого рода сдвигам, мы проделали следующее: 1) по совокупности аллозимных локусов, идентифицируемых методами электрофореза, сравнили генетические характеристики самцов-производителей, используемых и отбраковываемых в рыбоводном процессе; 2) проследили динамику соотношения полов и длины тела рыб в ряду поколений искусственно воспроизводимой найбинской популяции; 3) сопоставили ее генетические и биологические параметры с аналогичными параметрами двух нативных стад, размножающихся в соседних реках.

Кроме того, для выяснения связей индивидуальной гетерозиготности с биологически важными признаками у самцов, помимо длины тела, исследовали частоту аномалий (искривлений, расщеплений, срастаний) жаберных тычинок как показатель стабильности онтогенеза. По степени выраженности эти нарушения можно подразделить на две группы: слабые (затронута только одна жаберная дуга) и сильные (затронуты две и более дуг); в сравнительном анализе нами принимались во внимание только сильные аномалии.

Динамика длины тела и соотношения полов у найбинской горбуши оценивалась по рыбоводным материалам начиная с 1973 г. за весь период ее регулярного разведения. Аналогичные данные для самовоспроизводящейся популяции горбуши соседней р. Фирсовки собраны в процессе наших собственных работ. Идентификация генотипов осуществлялась по шести аллозимным локусам.

На рыбоводном заводе при искусственном оплодотворении отдельных порций икры, каждую из которых получают от 50 самок, используются молоки 20–30 самцов. Кроме того, сбор половых продуктов, как правило, осуществляется в начале нерестового хода, когда преобладают самцы, и в середине его, когда соотношение полов близко к равновесному. Сравнение самцов, использованных в рыбоводном процессе ($n = 300$, длина тела $52,6 \pm 0,2$ см), с отбракованными ("контрольная" группа, $n = 293$, длина тела $47,8 \pm 0,1$ см) свидетельствует о предпочтении рыбоводами крупных рыб. Для отбираемых самок такой селективности не выявлено. Особенно важен тот факт, что между контрольной группой самцов и самцами, использованными в скрещиваниях, различия наблюдаются также и по уровням аллозимной гетерозиготности, и по частоте рыб с аномалиями жаберных тычинок: крупные самцы, взятые для рыбоводных целей, оказались более гомозиготными по сравнению с контрольной группой (доля гомозиготных рыб $0,443 \pm 0,029$ и $0,369 \pm 0,028$ соответственно; различие достоверно при $P < 0,05$); у них же выше частота рыб с аномалиями жаберных тычинок ($P < 0,05$). Если предположить, что такой отбор был в той или иной мере систематическим на протяжении более 16 лет искусственного воспроизводства горбуши р. Найбы и, как

правило, в воспроизводство не вовлекалась "арьергардная" часть стада, характеризующаяся избытком самок, следовало ожидать вполне определенных сдвигов в биологической структуре популяции: снижения гетерозиготности по аллозимным локусам, увеличения длины тела, нарушения оптимального соотношения полов за счет нарастания доли самцов (так как сбор икры осуществляется главным образом на раннемигрирующих группах рыб, среди которых высока частота самцов).

Это предположение подтвердилось, во-первых, данными биологического мониторинга нескольких поколений найбинской популяции и, во-вторых, сравнением биологических и генетических характеристик этого стада с характеристиками нативных стад, нерестящихся в соседних реках Фирсовке и Бахуре. В последовательных поколениях найбинской популяции в более "урожайные" нечетные годы, когда искусственный отбор среди самцов выражен сильнее, доля самок падает, а длина тела рыб достоверно ($P < 0,05$) возрастает.

Зная разницу между средней длиной тела рыбы в начале и конце цикла отбора, т.е. так называемый селекционный дифференциал S , а также коэффициент наследуемости признака h^2 ($\approx 0,27$ для лососевых), можно оценить ожидаемый сдвиг (R) величины признака и сопоставить его с реально наблюдаемым на исследованном интервале поколений, используя известную формулу Фолконера $R = Sh^2$. Полученные оценки – 5,8 и 5,3 см соответственно настолько близки друг другу, что не нуждаются в дополнительных комментариях: селективный характер рыбоводного процесса очевиден. И так же, как под давлением промысла (см. выше), обнаруживается неслучайная связь

между изменчивостью полигенного признака (длина тела) и интегральной структурой гено-типа по совокупности аллозимных локусов.

Принципиально важны и материалы табл. 3, в которой приведены оценки соотношения полов и средней длины тела для пяти "нечетных" поколений горбуши из воспроизводящейся только естественным путем популяции р. Фирсовки. В сравнении с резко меняющейся во времени найбинской популяцией стационарное состояние стада р. Фирсовки вполне очевидно. Средняя длина тела как самцов ($50,2 \pm 0,17$), так и самок ($49,3 \pm 0,11$) в р. Найбе достоверно выше ($P < 0,01$), чем в соседних реках Фирсовке ($47,3 \pm 0,38$ и $45,7 \pm 0,21$) и Бахуре ($46,4 \pm 0,30$ и $45,3 \pm 0,21$). В полном соответствии с этим у рыб из р. Найбы снижена величина мультилокусной аллозимной гетерозиготности ($0,730 \pm 0,016$ против $0,892 \pm 0,020$ в р. Фирсовке и $0,821 \pm 0,019$ в Бахуре).

При сравнении природных и искусственно поддерживаемых популяций атлантических лососей – семги *Salmo salar* и кумжи *S. trutta* – обнаруживаются 2 противоположно направленных процесса, связанных с перераспределением внутри- и межгрупповой компонент генного разнообразия (табл. 4). Так, у семги, воспроизводимой на рыбоводных заводах, межпопуляционная генетическая дифференциация существенно выше, а внутривидовый полиморфизм ниже, чем в природных условиях. Прямо противоположная, но еще более рельефная картина характерна для испанских и французских стад кумжи. Очевидно, что в случае с семгой рыбоводная деятельность приводит к нарастанию инбридинга, чему способствует малая численность

Таблица 3

Соотношение полов и средняя длина тела производителей горбуши в поколениях нечетных лет нативной популяции р. Фирсовки (По: Алтухов и др., 1989)

Год	Число изученных особей	Доля самок, %	Средняя длина тела и дисперсия			
			самки		самцы	
			\bar{X}	σ	\bar{X}	σ
1979	416	51,2	46,6	2,88	47,3	3,88
1981	349	48,3	48,0	2,20	47,9	2,47
1985	250	50,0	45,7	2,51	47,3	4,10
1987	100	61,0	47,1	2,18	47,4	4,54
1989	216	51,8	46,3	4,27	45,9	5,91

Таблица 4

Генетическое разнообразие природных и искусственно поддерживаемых популяций лососей
(по: Алтухов, 1995)

Вид, регион	Природные			Искусственно поддерживаемые			Источник
	H_T	H_S	G_{ST}	H_T	H_S	G_{ST}	
<i>Salmo salar</i> Западная и Восточная Атлантика	0,041	0,038	0,064 (29 популяций)	0,037	0,030	0,196 (24 популяции)	Stahl, 1987
<i>Salmo trutta</i> Испания	0,069	0,027	0,610 (4 популяции)	0,092	0,083	0,028 (4 популяции)	Garcia-Marin <i>et al.</i> , 1991
Франция	0,111	0,050	0,550 (8 популяций)	0,077	0,072	0,063 (7 популяций)	Kreig, Guyomard, 1985

производителей, используемых для воспроизводства, тогда как в случае с кумжей нарастание внутривидовой гетерозиготности и стирание межвидовой генетической дифференциации есть следствие перемешивания генофондов различных по происхождению маточных линий либо отбора в пользу гетерозигот. В первом случае стада лососей страдают от инбридинга, во втором – от аутбридинга. Отрицательные последствия массовых трансплантаций – перебросок популяционных генофондов из одних частей видовой ареала в другие детально обсуждались ранее (Алтухов и др., 1997; Altukhov *et al.*, 2000). Помимо пониженной приспособленности гибридов между местными и вселенными рыбами, был обнаружен еще один важный факт: *в новых условиях переселенная популяция возвращается для размножения в те же сроки, что и в родную реку, и при этом генетическая структура переселенцев остается практически неизменной, несмотря на крайне низкий коэффициент возврата.* Это говорит лишь об одном: отбор в новых условиях носит неизбирательный характер, т.е. является катастрофическим. Когда мы нарушаем складывавшиеся веками связи между элементами экосистем, вырываем популяцию из исторически сложившейся, "собственной" среды и переносим в новую среду, запаса генетической пластичности обычно не хватает.

Уитлер (Withler, 1982), проанализировав обширные литературные данные о трансплантациях тихоокеанских лососей, пришел

к выводу, что такая деятельность по созданию в пределах естественного ареала новых анадромных стад оказалась крайне безуспешной. Эти и другие факты свидетельствуют об уникальности и консервативности локальных адаптаций, формируемых отбором на протяжении сотен и тысяч поколений в той конкретной среде, с которой связана естественная история популяции.

Необходимо, однако, учитывать, что и успешная акклиматизация оказывается, как правило, нежелательной по ее экологическим последствиям, так как при этом происходит вытеснение популяций местных видов либо на основе конкуренции – пищевой или за места нереста, либо, что бывает, по-видимому, чаще – за счет распространения возбудителей болезней, к которым не выработан иммунитет у местных форм.

Итак, мониторинг природных популяций хозяйственно ценных рыб вскрывает довольно однотипную картину изменений при антропогенных воздействиях. Практически во всех изученных случаях имеют место *неблагоприятные генетические процессы, т.е. такой тип воспроизводства видовой генофондов, при котором нарушается оптимальное соотношение внутри- и межвидовой компонент генного разнообразия, утрачивается память о прошлом состоянии.* Эти процессы порождаются игнорированием в хозяйственной деятельности исторически сложившейся субпопуляционной структуры. Даже рыболовная практика, преследующая, казалось бы, благородную цель – искусст-

венное воспроизводство биологических ресурсов, – может приводить к нежелательным последствиям. Как и прогнозировалось в первом разделе статьи, они связаны с перераспределением генетического разнообразия таким образом, что его внутрипопуляционная компонента (H_S) уменьшается, тогда как межпопуляционная (G_{ST}) – нарастает. Ситуация, типичная для лососевых рыболовных заводов, использующих либо недостаточное число производителей и тем самым провоцирующих инбридинг, либо ведущих бессознательный отбор в пользу гомозигот, что, по сути, одно и то же. Этот процесс *инадаптивен* и может привести к необратимой деградации популяций даже после прекращения соответствующего воздействия.

Перераспределение компонент генного разнообразия за счет увеличения внутрипопуляционной гетерозиготности обнаруживается при мониторинге самовоспроизводящихся популяций – объектов промышленного рыболовства, а также при искусственном воспроизводстве атлантических лососей на рыболовных заводах и при садковом выращивании (Altukhov *et al.*, 2000). Этот процесс *адаптивен*, однако конечный его результат – также деградация популяций, ибо плата за адаптацию оказывается непомерно большой, например, – замена проходных (мигрирующих) высокопродуктивных популяций малопродуктивными жилыми формами или увеличивающаяся смертность на ранних онтогенетических стадиях. Между тем своевременное прекращение неблагоприятного внешнего воздействия оставляет шанс для восстановления нарушенной субпопуляционной структуры и нормализации генетических процессов в популяционной системе.

Эти выводы получены благодаря многолетним наблюдениям на основе принципов мониторинга, рассмотренных выше. Можно полагать, что эти принципы приложимы и к другим популяциям, не только природным, но и сельскохозяйственным.

Мониторинг генофондов сельскохозяйственных популяций

На сегодняшний день наиболее надежная информация получена для сортов ячме-

ня, *Hordeum vulgare*, возделываемых в Восточной Сибири (Поморцев и др., 1994), и для различных пород кур, *Gallus gallus* (Моисеева и др., 1993).

За последние десятилетия было выведено, районировано и внедрено в производство около 60 новых сортов ячменя. Учитывая, что практически все они представляют собой популяции, а их районирование проводится в различных агроэкологических зонах, существенное значение приобретает вопрос о направлении отбора и его влиянии на генетическое разнообразие таких популяций.

Ниже приведены данные об изменениях аллельного состава 3 локусов гордеинов, полученные при сравнении местных сортов ярового ячменя Восточной Сибири (Хабаровский и Приморский края, Иркутская и Читинская области) с селекционными сортами, районированными в этих регионах за последние 60 лет (табл. 5). Анализ этих данных показывает, как существенно изменилась гетерогенность популяций: если раньше они были представлены смесью различных генотипов, то в настоящее время преобладают линейные сорта. Уровень генетической изменчивости существенно выше у местных сортов по сравнению с современными: у первых доля разновидностей с 3–4 аллелями по локусу *Hrd B* достигает 30 %, тогда как в преобладающей части вторых обнаружены лишь один, в лучшем случае два аллеля исследованных гордеиновых локусов (табл. 5). Ясно, что за последние 60 лет в генотипическом составе сортов ячменя, возделываемых в Восточной Сибири, произошли значительные изменения, связанные с сокращением наследственного разнообразия. Эти изменения вызваны сложившейся селекционной практикой – новые сорта являются потомством одного или нескольких растений.

Та же тенденция утраты генетического разнообразия во времени отчетливо прослеживается и при мониторинге популяций кур. Среди факторов, вызвавших снижение генетической изменчивости в промышленном птицеводстве, следует отметить резкое сокращение числа используемых в коммерческих целях пород. В состав теперешних промышленных кроссов входят лишь 4–7 пород из 603, перечисленных в каталоге Сомса. Что касается России, то из 80

Таблица 5

Гетерогенность местных и селекционных сортов ячменя по локусам *Hrd A*, *Hrd B* и *Hrd F*
(По: Поморцев и др., 1994)

<i>Hrd A</i>					
местные сорта			новые сорта		
число		доля сортов, %	число		доля сортов, %
аллелей	сортов		аллелей	сортов	
1	9	34,62	1	16	61,54
2	12	46,15	2	9	34,62
3	5	19,23	3	1	3,85
$\chi^2 = 5,05$; $d.f. = 2$; $P < 0,10$					
<i>Hrd B</i>					
местные сорта			новые сорта		
число		доля сортов, %	число		доля сортов, %
аллелей	сортов		аллелей	сортов	
1	9	34,62	1	20	76,92
2	9	34,62	2	6	23,08
3	6	23,08	3	0	0
4	2	7,69	4	0	0
$\chi^2 = 9,22$; $d.f. = 2$; $P < 0,01$					
<i>Hrd F</i>					
местные сорта			новые сорта		
число		доля сортов, %	число		доля сортов, %
аллелей	сортов		аллелей	сортов	
1	9	34,62	1	22	84,62
2	12	46,15	2	4	15,38
3	5	19,23	3	0	0
$\chi^2 = 13,49$; $d.f. = 2$; $P < 0,001$					
$\sum \chi^2 = 27,77$; $d.f. = 5$; $P < 0,001$					

старых пород к настоящему времени не сохранилось (или не найдено) около 30, что соответствует сокращению генетических ресурсов в плане породного состава на 37,5 % за последние 50 лет. Многие другие породы находятся на грани исчезновения (Моисеева и др., 1993).

Исследование динамики генетической изменчивости в птицеводстве и более точная количественная ее оценка согласуются с изложенными выше фактами. Были использованы экспериментальные данные (собственные и литературные) по биохимическому полиморфизму 48 популяций кур иностранного (средиземноморского и азиатского) и отечественного (российского) происхождения, включая диких предков домашних кур – подвид *Gallus gallus* (Red Jungle Fowl). Анализ основывался на 16 локусах, кодирующих белки крови и яиц. Шесть локусов полиморфны (*Ov*,

G-3, *G-2*, *Tf*, *Alb*, *Es-1*), тогда как остальные десять – мономорфны (*AMY-3*, *Es-2*, *PGM*, *PHI*, *TO*, *MDH*, *LDH*, *Es-D*, *Hb1*, *Hb2*). Каждая популяция охарактеризована по частоте встречаемости аллелей шести локусов. На основе усреднения частот аллелей, характерных для 47 пород, реконструирована генетическая структура гипотетической "прапопуляции".

Число аллелей на локус, как правило, оказывается ниже в группах коммерческих и средиземноморских пород. Относительно высокие оценки получены для диких кур, гипотетической "прапопуляции" и для группы азиатских кур. Примерно те же ранги занимают группы пород и по показателю средней гетерозиготности. Генетические "профили" гипотетической "прапопуляции" и некоторых отечественных пород кур представлены на рис. 4. Видно, что одни породы имеют уникальную структуру,

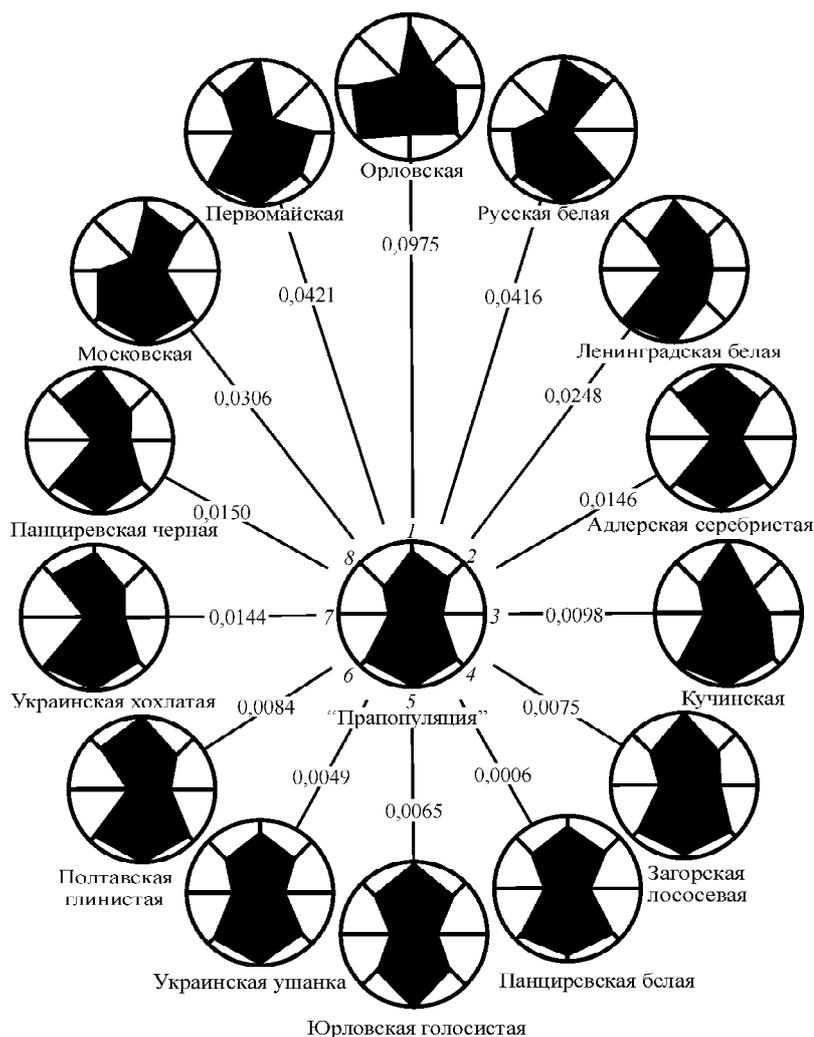


Рис. 4. «Генетический облик» некоторых отечественных пород кур и реконструированной «прапопуляции».

На радиусах отложены частоты следующих аллелей: 1 – *Ov A*; 2 – *G3-A*; 3 – *G3-B*; 4 – *G2-B*; 5 – *Tf B*; 6 – *Alb B*; 7 – *Es-1A*; 8 – *Es-1B*. Интервал частот генов: 0 – в центре круга, 1 – на периметре. На линиях, соединяющих отдельные породы с прапопуляцией, – оценки генетических расстояний по Нею.

другие вследствие их синтетического происхождения похожи на "прапопуляцию". К первой группе пород принадлежат пять популяций: орловская, первомайская, русская белая, ленинградская белая, московская; ко второй – остальные девять популяций, чьи генетические профили изображены на рис. 4.

Кроме того, обращает на себя внимание следующий факт: близкие к "прапопуляции" отечественные породы характеризуются более высоким уровнем внутривидовой гетерозиготности ($H_S = 0,213$) и низкой межпопу-

ляционной изменчивостью ($G_{ST} = 0,0975$) в сравнении с породами, наиболее удаленными от "прапопуляции" ($H_S = 0,183$; $G_{ST} = 0,2311$).

Со статистической точки зрения, так и должно быть. Но существенно то, что генетическая близость к прапопуляции оказывается связанной с меньшей породной специализацией: почти все 9 соответствующих пород имеют мясо-яичное направление продуктивности, тогда как 5 удаленных более специализированы либо в сторону яичного (например, русская белая, московская), либо мясного (например, ленинградская белая) направлений, а в основании наиболее удаленной от прапопуляции орловской породы находятся бойцовые куры.

Значительная межпопуляционная генетическая дифференциация и вместе с тем пониженный уровень гетерозиготности, характерные для группы специализированных пород, ясно указывают на то, что селекция сопровождалась потерей внутривидовой генетической разнообразия. Для группы неспециализированных пород характерна противопо-

ложная тенденция – рост гетерозиготности и утрата породного своеобразия. Очевидно, это все те же неблагоприятные генетические процессы, отмеченные выше для природных популяций и порождаемые человеческой деятельностью. Но природа и общество представляют единую динамическую систему, в связи с чем было бы важно понять: в чем сходство и различие генетических процессов, протекающих в популяциях человека и в природных популяциях? Этот вопрос интересен не только с чисто теоретической точки зрения на коэво-

люцию природы и общества или, иными словами, на коэволюцию генов и культуры. Он самым непосредственным образом смыкается с глобальной проблемой современности "Человек и биосфера", и правильный ответ на него, возможно, явился бы той путеводной нитью, которая указала бы нам выход из лабиринта усугубляющихся экологических проблем. Не претендуя на исчерпывающий анализ темы, обсудим ее в заключительной части статьи.

**Заключение: черты сходства
и различия в динамике генофондов
природных популяций
и популяций человека**

Рассматривая результаты генетического мониторинга нативных популяций, мы обращали внимание на важный факт равновеликости значений $F_{ST}(G_{ST})$ -статистики на разных уровнях иерархии популяционных систем различных биологических видов, с одной стороны, и человеческих популяций – с другой. Не является ли это сходство чисто внешним? Или за ним стоит некий универсальный регулирующий механизм?

По крайней мере, при исследовании эволюции популяционной системы коренных жителей Сибири показано, что такой механизм действительно существует и его роль выполняет миграция генов, уменьшающаяся во времени дискретно, по мере формирования каждого нового иерархического уровня структуры (Рычков, Ящук, 1985). При этом аргументируется, что рост численности системы сопряжен лишь с умножением числа субпопуляций, тогда как их средняя эффективная численность остается неизменной на протяжении всей истории дифференциации гигантского сибирского изолята. Сопоставление соответствующих F_{ST} -статистик – эмпирической, рассчитанной по совокупности локусов ($\bar{F}_0 = 0,0810$), и ожидаемой для селективно-нейтрального микроэволюционного процесса ($F_e = 0,0974$) – позволило оценить время достижения системой современного уровня генетического разнообразия, используя модель его экспоненциального роста:

$$\bar{F}_0 = F_e(1 - e^{-t/2N_e}).$$

Это время оказалось равным 19,5 тыс. лет (≈ 780 поколений) (Рычков, Ящук, 1985), что хорошо согласуется с археологическими радиоуглеродными датировками и оценкой, основанной на полиморфизме митохондриальной ДНК (Torgoni *et al.*, 1993).

Следовательно, в подразделенных популяциях человека постоянство долей тотальной $F_{ST}(G_{ST})$ на разных уровнях иерархии отражает продолжающийся и сегодня процесс генетической микродифференциации, следующей за пределом, отодвигающимся в ходе исторического развития системы народонаселения (Рычков, Ящук, 1985). Что же касается природных зоологических видов, то они, как предполагается (Алтухов, 1983), достигли эколого-генетического равновесия многие тысячелетия назад и с тех пор благодаря авторегуляции параметра $N_e m$ поддерживают структуру внутри- и межпопуляционной наследственной изменчивости на оптимальном уровне, отражающем их максимальную приспособленность к исторически сложившимся условиям естественного воспроизводства. Любопытно, что такая регуляция, по-видимому, имеет место даже у растительных видов, опыляемых насекомыми или птицами. Во всяком случае термин "optimal outcrossing distance", отражающий повышенную приспособленность потомков соответствующих родительских комбинаций у травянистого растения *Ipomopsis aggregata*, уже довольно давно и небезуспешно используется в ботанической литературе. Можно найти и более прямое доказательство, что у растений, так же как у животных, пространственная генетическая дифференциация оказывается практически одинаковой на сопоставимых уровнях естественной иерархии. Так, например, у того же многолетника *Ipomopsis aggregata* на уровне географических рас (подвидов) значения $N_e m$, оцененные по G_{ST} -статистикам 18 аллозимных локусов, оказываются весьма близкими, если не тождественными: *I.a. aggregata* – 2,62; *I.a. formosissima* – 2,46; *I.a. attenuata* – 2,44 и т. д. (при среднем для 8 подвидов – 2,49) (детали см. Алтухов, 2003).

Наше допущение о том, что в отличие от *Homo sapiens* генетические процессы в нативных природных популяциях протекают по ста-

ционарному типу, находит подкрепление еще в одном факте: генохронологические датировки через параметры субпопуляционной структуры у природных видов не удаются. Оцениваемое из приведенной выше формулы время существования популяции оказывается заведомо короче фактического. Так, для подразделенной популяции тихоокеанского лосося – нерки – в одном из камчатских озер оно составило ≈ 200 поколений, или около 900–1000 лет. Между тем это озеро как водоем, практически не отличающийся от современного, сформировалось по меньшей мере 5–7 тыс. лет тому назад и тогда же, по-видимому, было заселено. Определяемое в данном случае время, скорее всего, отражает лишь длительность достижения популяционной системой генетического равновесия и одновременно свидетельствует о непродолжительности этапа освоения природными популяциями ныне обитаемого ими пространства. Таким образом, в нашей модели предполагается не только уменьшение интенсивности генных миграций во времени, но и одновременный рост как числа субпопуляций, так и их эффективной численности вплоть до выхода системы на стационарный режим воспроизводства. Я, однако, не исключаю и такой возможности, что в процессе экспоненциального роста численности природной популяционной системы среднее значение N_e ее субпопуляции, как и у человека, остается величиной постоянной. *В любом случае завершение формирования иерархических структурных уровней означает дальнейшее существование подразделенной популяции как бы вне исторического времени.* Его оценка, разумеется, весьма приближенная, становится возможной лишь в рамках концепции "молекулярных часов" и теории генетических расстояний через анализ частот аминокислотных или нуклеотидных замен.

Хотя предлагаемая модель нуждается в дополнительной аргументации, она, тем не менее, подчеркивает два важных обстоятельства. Во-первых, поскольку коэффициент $F_{ST}(G_{ST})$ для каждого иерархического уровня популяционной структуры есть величина постоянная, можно оценить степень и характер отклонения региональных генофондов от средневидового оптимума и на этой основе про-

гнозировать и предотвращать неблагоприятные последствия таких отклонений. Иными словами, при осуществлении программ популяционного мониторинга открывается уникальная возможность "преодолеть" время через пространство, заменив длительные наблюдения за генетической структурой одной и той же группы популяций равномерным охватом видового ареала выборками с учетом его естественной истории.

Во-вторых, становится очевидным, что человек как творец и одновременно как субъект истории своей хозяйственной деятельностью порождает в природных видах те же самые генетические процессы, что регистрируются ныне и в его собственных популяциях: эволюцию к двум предельным состояниям структуры – к панмиксии или же крайней подразделенности, когда стираются либо чрезмерно гипертрофируются межпопуляционные различия. Процесс первого типа характерен для народонаселения зарубежной Европы, где происходит "свертывание" межпопуляционных различий и нарастает внутривидовый полиморфизм ($\bar{F}_0 = 0,0279$). Процесс второго типа характерен для коренных монголоидных популяций Северной Азии и Америки ($\bar{F}_0 = 0,081$ и $0,082$ соответственно), которые уже находятся вблизи предела пространственной дифференциации (Рычков и др., 1982). Ясно, что эти процессы суть плата за "цивилизацию" в одном случае и за "примитивный образ жизни" – в другом.

Какое из двух состояний предпочтительнее для человеческого общества – предмет особого обсуждения. Но в части, касающейся природных видов, ответ на заданный вопрос напрашивается сам собой: *оба процесса ведут к снижению приспособленности или даже деградации, приближая системы популяций к крайним пределам поддержания ими своей целостности.*

Действительно, рассмотренные выше результаты генетического мониторинга хозяйственно ценных видов удручающи: эволюционно сложившиеся уровни генного разнообразия нарушаются не только в процессе промысла (например, рыбного), но и при вполне благих намерениях, связанных с селекцией и улучшением сельскохозяйственных растений

(ячмень) и животных (куры) или же при искусственном воспроизводстве стад лососей на рыбобродных заводах. Во всех случаях непропорциональное изъятие одних генотипов и недоиспользование других либо их неравномерное воспроизводство порождают неблагоприятные процессы, приводящие к снижению приспособленности популяций. Механизм, лежащий в основе открытых явлений, сопряжен не только с уменьшением генетического разнообразия, но и с его увеличением по отношению к исторически сложившемуся оптимуму (Алтухов, 2003).

Есть основания утверждать, что во многих случаях или, по крайней мере, в тех из них, когда внутривидовой полиморфизм сокращается, а интрапопуляционная дифференциация нарастает, пределы допустимых генетических изменений уже превышены. В этом выводе – главный элемент делаемого нами долгосрочного прогноза генетических последствий антропогенного давления на природные и сельскохозяйственные популяции. Очевидно, что прогноз неблагоприятен. Поэтому в противовес существующим представлениям о продолжающейся эволюции биосферы я склонен сделать иной вывод – о происходящей на наших глазах деградации биосферы. Чтобы этого не допустить, нужно и в самом деле пересмотреть стратегию взаимодействия Человека с Природой, о чем речь уже шла в начале статьи. Заканчивая ее, мы возвращаемся к той же проблеме, правда, с одним уточнением: если вывод о плачевном состоянии биосферы Земли, сделанный во "Введении", мог выглядеть в определенной мере декларативным, то теперь его следует принимать во внимание уже с учетом рассмотренных выше фактов и результатов наблюдений. Они подсказывают, что взаимодействие человека с природой должно строиться таким образом, чтобы не разрушалась системная организация популяций, а внутри- и межпопуляционное генное разнообразие удерживалось на оптимальном уровне. Такой подход предполагает: 1) сохранение генетического разнообразия еще уцелевших популяционных систем в процессе их промысла и искусственного воспроизводства (неистощительное природопользование); 2) восстановление тех си-

стем, чья структура уже нарушена; 3) создание новых систем популяций в тех регионах, где существуют необходимые естественно-исторические и экономические условия. Эти принципы сохранения эволюционно сложившегося оптимального разнообразия должны быть справедливы для любых уровней биологической интеграции, включая экосистемный. Антропогенное давление испытывает биосфера в целом, но только популяции – исторически сложившиеся, самовоспроизводящиеся внутривидовые группировки особей – являются объектом непосредственных внешних воздействий. Я полагаю, что важнейшее условие стабильности любой экосистемы то же самое, что и популяционной системы отдельного вида, – саморегуляция через взаимодействие относительно независимых структурных компонентов, обменивающихся друг с другом информацией о своем собственном состоянии и о состоянии окружающей среды. Только на основе сохранения, восстановления и имитации исторически обусловленных направлений и интенсивности этих информационных потоков возможны как длительное существование охраняемого или вновь создаваемого сообщества, так и его способность целесообразно реагировать на те или иные внешние воздействия, не выходящие за пределы исторического оптимума. Для сохранения генетического разнообразия сельскохозяйственных популяций нами разработан специальный метод селекции и семеноводства, сочетающий умеренный направленный отбор по признакам продуктивности с одновременным стабилизирующим отбором по адаптивно значимым признакам. Реализация всех этих подходов будет способствовать не экстенсивному росту и сопряженному с ним разрушению биосферных генофондов, а устойчивому существованию системы "Человек – Биосфера" в неограниченно долгом ряду поколений.

Такой вывод был сделан более 30 лет тому назад (Алтухов, Рычков, 1970), но остался почти неостребованным. Позднее эта линия на оптимизацию взаимоотношений между человеком и природой неоднократно отстаивалась при различных обстоятельствах. Но, кажется, лишь на известной конференции ООН в Рио-де-Жанейро (1992) аналогичный подход возоб-

ладал, воплотившись в "Конвенции о биологическом разнообразии" и в призыве к разработке стратегии "устойчивого развития". Ее терминологический эквивалент – "модель социально-экологического оптимума" (Алтухов, 1983). Может быть, именно сейчас впервые открывается возможность в полной мере осознать значение генетики популяций для сохранения биологического разнообразия и управления им в процессе рационального хозяйственного использования. Естественным образом соответствующий раздел популяционной генетики трансформируется в природоохранную генетику.

Пользуюсь случаем, чтобы поблагодарить Е.А. Салменкову, Ю.С. Белоконю, Д.В. Политова, Б.А. Калабушкина, А.А. Поморцева и И.Г. Моисееву за помощь в подготовке этой статьи.

Литература

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 280 с.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с.
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ "Академкнига", 2003. 431 с.
- Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость // Журн. общ. биологии. 1970. Т. 31. С. 507–526.
- Алтухов Ю.П., Калабушкин Б.А. Стабильный полиморфизм в современной и ископаемой популяции моллюска *Littorina squalida* // Докл. АН СССР. 1974. Т. 215. С. 1447–1480.
- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
- Калабушкин Б.А. Генетическая изменчивость в современной и среднеголоценовой популяции *Littorina squalida* // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 3. С. 369–377.
- Крогиус Ф.В. О взаимосвязи пресноводного и морского периодов жизни нерки озера Дальнего // Биология моря. 1979. № 3. С. 24–29.
- Моисеева И., Банникова Л., Алтухов Ю. Состояние птицеводства в России: генетический мониторинг // Междунар. с.-х. журнал. 1993. № 5/6. С. 66–69.
- Поморцев А.Л., Калабушкин Б.Л., Ладогина М.П., Бланк М.Л. Геноеография и закономерности распространения аллельных вариантов трех гордеин-кодирующих локусов ярового ячменя на территории бывшего СССР // Генетика. 1994. Т. 30, № 6. С. 806–815.
- Рычков Ю.Г. Система древних изолятов человека в Северной Азии в свете проблем стабильности и эволюции популяций // Вопр. антропологии. 1973. № 44. С. 3–22.
- Рычков Ю.Г., Ящук Е.В., Веселовская Е.В. Генетика и этногенез // Вопр. антропологии. 1982. № 69. С. 3–18.
- Рычков Ю.Т., Ящук Е.В. Генетика и этногенез. Историческая упорядоченность генетической дифференциации популяций человека (модель и реальность) // Вопр. антропологии. 1985. № 75. С. 97–116.
- Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A., Omelchenko V.T. Salmonid Fishes: Population Biology, Genetics and Management. Oxford: Blackwell Science. 2000. 354 p.
- Allendorf F.W., Waples R.S. Conservation and genetics of salmonid fishes // Conservation Genetics: Case Histories from Nature / Ed. J.C. Avise, J.L. Hamrick. N.Y.: Chapman and Hall, 1996. P. 238–280.
- Carvalho G.R. Molecular genetics and the stock concept in fisheries // Molecular Genetics in Fisheries / Ed. G. Carvalho, T.J. Pitcher. L.: Chapman and Hall, 1995. P. 326–350.
- Garcia-Marin J.L., Jorde P.E., Ryman N., Utter F., Pla C. Management implications of genetic differentiation between native and hatchery population of brown trout (*Salmo trutta*) in Spain // Aquaculture. 1991. V. 95. P. 235–249.
- Krieg F., Guyomard R. Population genetics of french brown trout (*Salmo trutta* L.): large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks // Genet. Selec. Evol. 1985. V. 17, № 2. P. 225–242.
- Mayr E. Animals Species and Evolution. Harvard: Harvard Univ. Press, 1963. 659 p.
- Nei M. Molecular Population Genetics and Evolution. Amsterdam: North-Holland Publ. Co., 1975. 288 p.
- Stahl G. Genetic population structure of Atlantic salmon // Population genetics and fishery management / Eds N. Ryman, F. Utter. Seattle; London: Univ. Wash. Press, 1987. P. 121–140.
- Torrioni A., Sukernik R.I., Schurr T.G. *et al.* MtDNA variation of aboriginal Siberians reveals distinct genetic affinities with Native Americans // Am. J. Hum. Genet. 1993. V. 53. P. 591–608.
- Withler F.G. Transplanting Pacific salmon // Can. Techn. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1982. № 1079. 27 p.
- Wright S. Evolution and Genetics of Populations. Chicago: Univ. Chicago Press, 1969. V. 2. 511 p.