

НЕКОНТРОЛИРУЕМЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ИСКУССТВЕННО ПОДДЕРЖИВАЕМЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ: ДОКАЗАТЕЛЬСТВО ВЕДУЩЕЙ РОЛИ ОТБОРА В ЭВОЛЮЦИИ

© 2006 г. В. С. Артамонова, А. А. Махров

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва 119991;
e-mail: makhrov12@mail.ru

Поступила в редакцию 01.09.2005 г.

В обзоре рассмотрены работы, где в качестве модели для изучения биологической эволюции используются искусственно поддерживаемые популяции. Проанализированы данные об основных факторах эволюции генофонда – случайных процессах, межвидовой гибридизации, миграции, мутациях и отборе. Приводятся доказательства в пользу представления об отборе как о ведущем факторе эволюции, регулирующем действие других факторов напрямую или с помощью генетических систем.

Еще полтора века назад люди могли позволить себе не замечать процесса биологической эволюции. Сейчас изменение облика биосферы стало одной из главных проблем и забот человечества: “старые добрые” виды стремительно исчезают, зато появляются новые формы вредителей, болезнетворных организмов и сорняков. Изучением этих процессов занимается новая наука – природоохранная генетика [1].

Очевидно, что для сохранения всего разнообразия биосферы необходимо твердое знание закономерностей эволюции живого. Основные факторы эволюции хорошо известны: это случайные процессы, межвидовая гибридизация, миграция, мутации и отбор, однако единого мнения об их вкладе в эволюционный процесс по-прежнему нет. Проблема, сформулированная Э. Майром ([2], с. 15), актуальна и сегодня:

“В настоящее время большинство дискуссий затрагивают вопрос о сравнительном значении различных взаимодействующих факторов. Мы получим чрезвычайно разнообразные ответы, если зададим ряду современных эволюционистов следующие вопросы:

Насколько велико значение случайных событий в эволюции?

Насколько велика роль гибридизации в эволюции?

Каковы следствия обмена генами между популяциями?

Какая доля новых мутаций полезна?

Какая доля генетической изменчивости обусловлена сбалансированным полиморфизмом?”

Казалось бы, ответы на эти вопросы должны дать эксперименты. Но у экспериментальных работ по изучению генетических процессов в попу-

ляциях есть свои серьезные минусы. При слишком строгом эксперименте со множеством ограничений мы получаем лишь теоретическую модель, которая подтверждает наши наблюдения и не дает исчерпывающей информации о природных популяциях. С другой стороны, при опытной проверке того или иного явления в природных условиях результаты бывают недостаточно четкими для выбора альтернативных гипотез ([3], с. 15, 16).

К счастью для исследователей, кроме двух упомянутых групп популяций (природных и экспериментальных) есть третья – это искусственно поддерживаемые популяции [4]. Помимо того, что изучение генетических процессов в таких популяциях имеет само по себе большое практическое значение, с нашей точки зрения они служат идеальным “полигоном” для изучения закономерностей динамики генофондов. К числу искусственно поддерживаемых популяций можно отнести линии, которые поддерживают в лабораториях, группы особей редких видов, разводимых в зоопарках или в ботанических садах, а также группы рыб, выращиваемые на рыбоводных заводах. При этом часть жизненного цикла этих особей может проходить в природной среде (например, с рыбоводных заводов молодь часто выпускают на нагул в естественные водоемы).

Мы анализируем только случаи, когда человек не вел сознательную селекцию по каким-либо признакам, однако: “На домашние существа естественный отбор оказывает некоторое влияние, независимо от воли человека и даже вопреки ей” ([5], с. 595). Этот вид отбора был назван “автоселекцией” [6] или, более удачно, “неконтролируемым отбором” [7]. В англоязычной литературе используется термин “inadvertent” или “uninten-

tional selection". Мы обозначаем термином "неконтролируемые" все генетические процессы, которые идут помимо воли человека в искусственных условиях обитания.

В настоящем обзоре мы изложим имеющуюся в литературе фактологию, касающуюся этих процессов. Ограниченный объем статьи не позволяет проанализировать работы по их математическому моделированию, а также исследования, посвященные разработке методик замедления неконтролируемых процессов (см. сводку [8]). Не будут рассмотрены и результаты экспериментов, где организмы выращивались в заведомо неблагоприятных условиях [9].

СЛУЧАЙНЫЕ ПРОЦЕССЫ – ДРЕЙФ ГЕНОВ И ПРИНЦИП ОСНОВАТЕЛЯ

Дрейф генов. В последние годы получила широкое распространение теория нейтральности молекулярной эволюции. Согласно этой теории, генетическая структура популяций отдельных видов, как и генетические особенности любого таксона, практически полностью определяется случайными процессами [10–12]. Это прежде всего дрейф генов – ненаправленное изменение генофонда популяции, связанное с тем, что одни особи случайно оставляют больше потомков, чем другие. Однако анализ реальной эволюции в искусственно поддерживаемых популяциях опровергает теорию нейтральности.

Так, филогения, рассчитанная по частотам аллелимов, исходя из теории нейтральности, неплохо соответствует реальной филогении лабораторных линий мышей, но этого нельзя сказать о дендрограммах, построенных на основании данных о разнообразии аллелей локусов, связанных с иммунитетом, а также данных о провирусах, встроившихся в геном мышей [13].

Данные о нуклеотидной последовательности ДНК позволили правильно восстановить последовательность разделения экспериментальных линий бактериофага T7, но не дали возможности точно оценить время их раздельной эволюции [14]. Анализ количественных признаков у фагов этих линий не позволил правильно реконструировать фенотип предковой популяции [15]. В другом эксперименте единую популяцию фага одновременно разделяли на шесть, а потом каждую из линий через разное время еще на две. Последовательность этих разделений не удалось правильно определить ни одним из использованных методов [16].

Отметим, что аналогичные данные получены и для популяций, подвергавшихся сознательной селекции. Реальное время дивергенции пород домашних животных значительно (в десятки и сот-

ни раз) меньше времени, вычисленного исходя из генетических расстояний между ними, определенных на основании анализа разнообразия аллелимов ([17] и ссылки в этой работе).

Все эти примеры свидетельствуют о том, что в реальной эволюции определяющим фактором является не дрейф генов, а более мощный фактор – отбор (см. далее).

Дрейф генов действительно оказывает значительное влияние на очень маленькие искусственные популяции, но при этом он сопряжен с инбредной депрессией (обзоры [18–20]), которая сопровождается потерей способности к адаптации [21] и ведет популяцию к вымиранию. И хотя инбридинг может способствовать "очищению" (purging) популяции от вредных мутаций, это "очищение" эффективно не для всех видов и работает не во всяких условиях среды (обзоры [22–24]).

В маленьких популяциях, где фиксирован аллель, вызывающий высокий уровень мутаций, может наблюдаться "мутационное расплавление" (mutational meltdown). Случайно фиксировавшаяся в популяции вредная мутация ведет к уменьшению числа особей в популяции, что способствует фиксации другой вредной мутации, и так далее, вплоть до вымирания ([25] и ссылки в этой работе).

Один из механизмов, препятствующих дрейфу, – половой процесс. Показано, что рекомбинация способствует повышению жизнеспособности малых популяций бактериофагов [26]. У высших организмов выработались механизмы, приводящие к избирательности скрещивания, что также препятствует дрейфу (обзор [27]). Препятствует дрейфу и обмен генов между популяциями (миграция). Упомянутые механизмы находятся под контролем отбора (см. ниже).

Даже инбридинг, ведущий к дрейфу генов, в определенной степени способен нейтрализовать его негативные последствия. Известно, например, что тесный инбридинг провоцирует перемещение мобильных генетических элементов, которые вызывают вспышку мутаций. Генетическое разнообразие внутри популяции растет, и возникает возможность для отбора ([28] и ссылки в этой работе).

Видимо, в природных популяциях эти и другие механизмы замедления дрейфа генов работают очень эффективно. Длительный мониторинг показывает, что частоты генов в них отличаются поразительным постоянством (обзоры [1, 29]), а перестройка генетической структуры происходит при резком изменении среды обитания, в частности при антропогенном воздействии [30].

Принцип основателя. Этот термин обозначает возникновение новой популяции от нескольких первоначальных основателей, которые несут лишь малую часть общей генетической изменчи-

ности родительской популяции. В этом случае могут наблюдаться значительные генетические различия между вновь возникшей и предковой популяциями. Сходный результат наблюдается при резком падении численности популяции (“эффект бутылочного горлышка”).

Подобные события происходят и в природе, и в искусственных условиях. Классический пример – островные популяции, отличающиеся низким уровнем генетического разнообразия (обзор [31]). Отмечено уменьшение адаптивного потенциала [32] и аддитивной генетической изменчивости ([33], см. также ссылки в [32]) экспериментальных популяций после прохождения “бутылочного горлышка”.

В то же время оказалось, что часто экспериментальные популяции сохраняют высокий уровень разнообразия по некоторым наследуемым адаптивно-важным признакам. Более того – в целом ряде работ отмечен рост генетического разнообразия сразу после прохождения “бутылочного горлышка” ([34], обзоры [35, 36], см. также ссылки в [32]).

Еще в работе [34] высказано предположение, что “необычное” поведение адаптивно-важных признаков объясняется их полигенным наследованием. В настоящее время считается, что подобные полигенные системы с неаддитивным эффектом возникли в результате стабилизирующего отбора, роль которого рассмотрена ниже. (Мы используем термин “полигенные системы”, но следует отметить, что в литературе это понятие обозначают по-разному: “коадаптированные комплексы генов”, “интегрированные системы генов” и др.)

В ряде работ были высказаны предположения, что благодаря эффекту основателя создаются предпосылки для видообразования. Действительно, в некоторых экспериментах отмечена определенная степень пре- и посткопуляционной репродуктивной изоляции между линиями дрозофилы, происходящими от одной предковой популяции ([37], обзоры [36, 38, 39]). Однако и в этих событиях очень велика роль полигенных систем, складывающихся под действием отбора.

В недавних обзорных работах, посвященных эффекту основателя (в том числе и экспериментам по его моделированию), отбору отводится еще большая роль [40–42]. В частности, отмечено, что уровень репродуктивной изоляции между лабораторными линиями дрозофилы существенно повышается, если они подвергаются действию отбора.

Таким образом, данные, полученные при изучении искусственно поддерживаемых популяций, не дают основания рассматривать случайные процессы как ведущий фактор эволюции. Это, ско-

рее, тормоз эволюции или, в лучшем случае, вспомогательный механизм, действующий в ходе видообразования.

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

В последние десятилетия множатся доказательства важной роли гибридизации в эволюции как растений, так и многих животных. Хотя последствия гибридизации могут быть и отрицательными (нежизнеспособность или стерильность потомков), в ряде случаев она ведет к интрогрессии (т.е. переходу от одного вида к другому) аллелей, имеющих адаптивное значение, или возникновению гибридных полиплоидных видов, обладающих значительным эволюционным потенциалом (обзор [43]).

В искусственных условиях неконтролируемая гибридизация происходит редко, поскольку обычно принимаются меры по ее предотвращению. Но эти меры бывают неэффективны в случае морфологически сходных видов. На рыбоводных заводах периодически появляются гибриды атлантического лосося (*Salmo salar*) и кумжи (*S. trutta*) [44–47], осетровых [48], а также некоторых других видов рыб (обзор [49]). В питомниках обнаружены гибриды двух видов обезьян – *Saimiri sciureus* и *S. boliviensis* [50].

Экспериментально продемонстрировано различие в конкурентоспособности между гибридами и чистыми видами растений родов *Abelmoschus*, *Nicotiana*, *Secale*, *Triticum* [51]. Очевидно, что распространение межвидовых гибридов в искусственной и, видимо, в природной среде полностью определяется отбором. Более того – и возникновение гибридов разных видов часто находится под контролем отбора. В искусственно поддерживаемой популяции *Drosophila serrata*, обитающей совместно с популяцией близкого вида *D. birchii*, идет отбор на нескрещиваемость с ним [52].

Если отбор не успевает развить механизмы репродуктивной изоляции, гибридизация может закончиться гибелью одного из видов. Так, в экспериментальных смешанных популяциях растений *Clarkia biloba* и *C. lingulata* происходит массовое образование малоплодовитых гибридов. В результате исчезает вид, численность которого исходно была меньше [53].

В некоторых случаях отбор поддерживает передачу генов от вида к виду (интрогрессию). Существуют и специальные системы, облегчающие такую передачу. В частности, бактерии с легкостью обмениваются генетическим материалом посредством плазмид (обзор [6]).

В работе [54] упоминается, что межвидовая гибридизация может стать проблемой для ряда видов редких животных, разводимых в зоопарках.

Пример этого – рост частоты аллелей, характерных для домашней лошади, в искусственно поддерживаемой популяции лошади Пржевальского (*Equus*). Эту тенденцию, по-видимому, поддерживает отбор. Следует отметить, что не все авторы считают эти две формы лошадей разными видами, и в этом случае трудно разграничить межвидовую гибридизацию и другой фактор эволюции – миграцию, действующую внутри вида.

МИГРАЦИЯ (ОБМЕН ГЕНАМИ МЕЖДУ ПОПУЛЯЦИЯМИ) И ЕЕ РЕГУЛЯЦИЯ

Закономерности миграции особей между популяциями предельно четко описал С.С. Шварц [55]: “До тех пор, пока популяция полностью сохраняет свою жизнеспособность, она активно ограничивает проникновение особей извне” (с. 198). “Приток особей из соседних популяций резко увеличивается в периоды локальных депрессий численности” (с. 199). Популяции, связанные потоком генов, фактически становятся элементами (субпопуляциями) крупных *популяционных систем* (термин Ю.П. Алтухова и Ю.Г. Рычкова).

Искусственно поддерживаемые популяционные системы дрозофилы были созданы и изучены Ю.П. Алтуховым, А.Г. Бернашевской (Имашевой) и Е.Ю. Победоносцевой (см. [1]). Оказалось, что эти системы обладают способностью поддерживать неизменными средние частоты аллелей генов, чего не наблюдалось в панмиктических искусственно поддерживаемых популяциях. Последующие эксперименты показали, что одна из причин этого – неслучайный характер миграции: в нее вовлечены преимущественно особи наиболее распространенного генотипа [56].

Недавно это явление “переоткрыто” западными исследователями. Для сохранения генетического разнообразия искусственно поддерживаемых популяций предложено разделять их на несколько субпопуляций (для минимизации отбора), но периодически проводить обмен особями между такими фрагментами для предотвращения инбредной депрессии [57, 58].

Изучение результатов миграции в культурах вирусов показало, что в условиях однородной среды она благоприятствует приспособительной эволюции [59], однако в условиях неоднородной среды миграция может быть вредна, поскольку препятствует формированию локальных адаптаций [60].

Иногда потомки от скрещивания особей из разных популяций характеризуются пониженной жизнеспособностью. Причиной этого может быть либо нарушение локальных генетических адаптаций, либо разрушение сформировавшихся

за время изоляции полигенных систем. Это явление называется депрессией аутбридинга и довольно обычно в искусственно поддерживаемых популяциях. Его изучение в экспериментальных популяциях дрозофилы показало, что в результате отбора обычно восстанавливается генный комплекс, характерный для одной из родительских популяций, но в одном случае сформировался новый генный комплекс, носители которого отличались повышенной жизнеспособностью (обзор [61]).

Отбор может регулировать уровень миграции в зависимости от ее полезности или вредности в данных условиях. Яркий пример – распространение в популяциях дрозофилы, обитающих в условиях сильного ветра, особей, не способных к полету ([62]; [63], с. 452).

МУТАЦИИ

Мутации полезные, вредные и нейтральные. О путях распространения мутаций в популяциях идут горячие дискуссии. Так, теория нейтральности предполагает, что отбор только “срезает” вредные мутации, а нейтральные беспрепятственно распространяются в популяциях.

Однако “полезность” или “вредность” любой мутации нельзя считать ее постоянным свойством. Еще в классических работах [63–66] отмечено, что мутации, вредные в одних условиях среды, становятся полезными в других (это показано, в частности, в ходе работ с экспериментальными популяциями). И.И. Шмальгаузен ([66], с. 29) вводит понятие об условной вредности и условной полезности мутаций (в зависимости от условий существования). А.Г. Креславский [67] указывает на существование псевдонейтральных мутаций – нейтральных в одних условиях и вредных – в других.

Возможность изменения статуса мутаций в определенной степени признает и автор теории нейтральности молекулярной эволюции ([10], с. 303): “...для нейтральных или почти нейтральных аллелей могут существовать потенциальные возможности для отбора, реализующиеся в соответствующих условиях”. Но его последователи обычно забывают о такой возможности.

Факторы, регулирующие мутагенез. В ряде экспериментов показано усиление мутабельности в стрессовых условиях (обзор [68]). Недавно на лабораторных культурах микроорганизмов открыто явление “адаптивного мутагенеза” – показано, что в стрессовых условиях среды увеличивается частота мутаций в генах, определяющих устойчивость к фактору, вызывающему стресс (обзор [69]).

Кроме того, опыты с модельными популяциями растений-самоопылителей показали, что они могут отвечать на изменение среды быстрыми

перестройками генома ([9], [70] и ссылки в этой работе). Природа их пока не совсем ясна: это могут быть изменения в числе повторяющихся последовательностей ДНК, метилирование отдельных ее участков, эксцизии и инсерции мобильных генетических элементов (МГЭ), амплификация или делеция генов и ацетилирование гистонов.

На МГЭ следует остановиться более подробно. Они – причина большинства спонтанных мутаций и, кроме того, могут вызывать мутации сразу в нескольких генах, поставляя разнообразный материал для отбора. В некоторых случаях отмечено снижение плодовитости у потомков от скрещивания особей, в геноме которых присутствует (или отсутствует) определенный МГЭ, – гибридный дисгенез (обзор [71]). Как отмечено выше, тесный инбридинг провоцирует перемещения МГЭ.

Присутствие мобильных элементов в определенных местах генома не всегда полезно для организмов, но иногда вставки МГЭ поддерживаются отбором и они распространяются в искусственно поддерживаемых популяциях. Имеются данные о положительном влиянии вставок мобильных элементов на приспособленность дрозофилы [72], кишечной палочки *Escherichia coli* ([73], обзор [74]) и дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (обзор [74]).

Известен целый ряд генов, регулирующих уровень мутаций, и показано, что мутабельность может изменяться под действием отбора. Если аллель, стимулирующему мутации, дается “породить” мутацию, которую поддерживает отбор, он распространяется вместе с ней. Но пока благоприятная мутация не возникла, отбор работает против такого аллеля (ссылки см. [6], с. 130). Рост частоты аллеля, повышающего мутабельность, происходит в культурах бактерий только тогда, когда доля носителей этого аллеля в популяции уже и без того значительна, а численность популяции велика. Однако в популяциях очень большой численности такой аллель теряет свои преимущества, поскольку благоприятные мутации происходят в них и без того достаточно часто (обзор [75]).

Но отбор может оказывать влияние на популяцию даже в том случае, когда в них фиксирован аллель, отвечающий за высокий уровень мутаций. Так, в высокомутабельной линии нематоды *Caenorhabditis elegans* снижена доля гермафродитов, что способствует, по всей видимости, выщеплению неблагоприятных мутаций [76]. Опыты на дрожжах также дают основания предположить, что половое размножение способствует отбору против вредных мутаций [77]. В отсутствие рекомбинации наблюдается падение способности к размножению в культивируемых линиях вирусов [78] и инфузорий [79].

Таким образом, мутации, как и другие факторы эволюции, контролирует отбор – прямо или косвенно. Его роль снижается только в условиях проточного культивирования организмов, когда он просто не успевает поддерживать мутации, дающие небольшое преимущество их обладателям. Эволюция в этих случаях ускоряется при добавлении мутагенов, которые увеличивают количество мутаций, в том числе и со значительным эффектом. При этом эволюция может идти скачками [6, 80].

ОТБОР

У экспериментаторов, как правило, не возникает сомнений в том, что ведущим фактором эволюции является именно отбор. Однако ряд теоретиков, в частности сторонники теории нейтральности, отводят отбору только роль “палача”, что не соответствует экспериментальным данным.

Отбор при отлове. При отлове (сборе) особей – основателей искусственной популяции отбор практически неизбежен из-за различия между ними в миграционной активности или предпочитаемых местообитаниях, селективности орудий лова и т.д. Известен ряд примеров избирательности промысла зверей и рыб (ссылки см. [81]), описаны случаи непреднамеренного отбора производителей лососевых рыб для рыбоводных работ по размерам и времени созревания [82, 83].

Ослабление и усиление стабилизирующего отбора. В искусственно поддерживаемых популяциях дрозофилы могут быстро накапливаться мутации, носителей которых отбор элиминирует в природной среде [21, 84]. В частности, в некоторых популяциях теряется устойчивость к ядам ([63], с. 673), уменьшается устойчивость к стрессу [85], в партеногенетических линиях нарушается брачное поведение [86].

Брачное поведение нарушалось и в лабораторной линии малярийного комара *Anopheles albitalis*, в которой практиковали искусственное скрещивание [87]. В отсутствие отбора нарушалось поведение и в лабораторных линиях нематоды *C. elegans* [88]. В культурах кишечной палочки теряется способность к росту на некоторых субстратах [89], у патогенных бактерий падает вирулентность [90], у гидробионтов исчезает способность к диапаузе [91], у самцов яблонной плодовой мушки ухудшается обоняние [92]. Как отмечено выше, падает способность к размножению в культурах вирусов и инфузорий.

В то же время в лабораторных популяциях дрозофилы отмечено усиление действия стабилизирующего отбора на морфологические признаки [93, 94]. В ряде случаев накопление мутаций в лабораторных популяциях дрозофилы связано с

адаптивным преимуществом особей, несущих эти мутации в гетерозиготном состоянии (обзоры [63], с. 601; [95], с. 95). Далее будут рассмотрены другие примеры адаптивного преимущества гетерозигот.

Отбор в пользу гетерозигот метко назван “Сизифовым циклом” (Sisyphean cycle) [96]: в каждом поколении отбор поддерживает оптимальные сочетания генотипов, которые разрушаются при скрещивании. Но аналогично тому, как физические упражнения позволяют поддерживать форму, так и подобный отбор поддерживает резерв генетического разнообразия в популяции. Более того – он способствует формированию полигенных систем [97].

Частотно-зависимый и циклический отбор. Частотно-зависимый отбор (обычно поддерживающий носителей редких генотипов) выявлен в модельных популяциях ряда животных и растений (обзоры [62, 63, 98, 99]). Полиморфизм, поддерживаемый благодаря взаимодействию особей из разных клонов, отмечен у кишечной палочки (обзоры [74, 100]). В условиях, когда носители одного генотипа способствуют созданию условий, необходимых для жизнедеятельности другого генотипа, в популяции может возникнуть циклический отбор.

Так, в экспериментальных популяциях лугового мотылька, *Loxostege sticticalis* [101], и дрозофилы [99] происходят циклические колебания численности, причем они сопровождаются циклическим отбором в пользу определенных генотипов. У дрозофилы в условиях высокой плотности получают преимущество особи с низкой миграционной активностью, и наоборот [99].

Циклический отбор может идти, по-видимому, даже в стабильных условиях обитания. В экспериментальных популяциях дрожжей и кишечной палочки регулярно возникают мутации, носители которых размножаются быстрее собратьев и постепенно их вытесняют. Смена носителей разных мутаций может происходить в культуре несколько раз, однако в некоторых случаях мутанты оказываются менее конкурентоспособны, чем особи, составлявшие популяцию на одном из предыдущих этапов эволюции (обзор [74]). (Ситуация напоминает игру “камень, ножницы, бумага.”)

Казалось бы, циклический отбор работает вхолостую. Однако это не так: он способствует оптимизации численности популяций [99], а при попадании популяции в экстремальные условия он превращается в движущий (широко известный пример – островные популяции насекомых, утратившие способность к полету). В некоторых случаях трудно отличить циклический отбор от локальной адаптации. Так, описана ситуация, когда при экспериментальном заражении вирусом двух

разных хозяев (в природе вирус может переходить от одного хозяина к другому) в одном из них получали преимущество носители одного генотипа, в другом – другого [78].

Движущий отбор. Для искусственно поддерживаемых популяций самых разных организмов характерны такие особенности, как повышенная конкурентоспособность по сравнению с дикими предками, быстрый темп роста и полового созревания, повышенная плодовитость или урожайность, изменение поведения (таблица). Очевидно, в природе отбор в этом направлении тормозили условия среды, недостаток или другой состав пищи.

Многие из перечисленных признаков характерны и для одомашненных форм. Поэтому можно предполагать, что неконтролируемый отбор сыграл значительную роль в формировании многих особенностей домашних животных и культурных растений. В частности, Н.И. Вавилов [123] отмечал, что рожь (*Secale cereale*) первоначально была сорняком, засорявшим культурные посевы пшеницы. Можно предполагать, что рожь приобрела многие качества культурного растения за счет неконтролируемого отбора. Видимо, и многие особенности ряда сорняков и растений скашиваемых лугов – следствие подобного отбора ([124] и ссылки в этой работе).

Частным случаем движущего отбора является распространение компенсаторных мутаций в популяциях, где фиксирован вредный аллель. Примеры таких процессов приведены в работах ([63], с. 238, 239; [125] и ссылки в этой работе), выше упомянут случай с компенсацией эффекта гена, вызывающего высокий уровень мутаций, ряд примеров будет приведен ниже. Компенсаторные мутации ведут к формированию полигенных систем. Такие полигенные системы многократно создавали искусственно, но анализ этих экспериментов выходит за рамки данного обзора.

При тесном инбридинге неизбежно выщепление гомозигот по аллелям, вредным в данных условиях среды, однако подобные генотипы могут сохраняться, если в другом гене фиксирован аллель, нейтрализующий неблагоприятный эффект. Такие комплексы генов выявлены в экспериментальных партеногенетических линиях дрозофилы (обзор [61]). Явление интересно с эволюционной точки зрения, как зачаток постпопуляционной репродуктивной изоляции.

Более того, это явление демонстрирует, что какая-либо особь может быть поддержана отбором в случае, если она имеет удачное сочетание аллельных вариантов нескольких генов. Это обстоятельство в значительной степени снимает ограничения, налагаемые на процесс эволюции так называемой “дилеммой Холдейна”, согласно которой отбор может идти одновременно только по

Влияние неконтролируемого движущего отбора на искусственно поддерживаемые популяции

Таксон	Результат действия отбора	Источник литературный
Вирусы	Рост конкурентоспособности Появление вирусных частиц с укороченным геномом. Падение инфекционности	[59, 60] и ссылки в этих работах Обзор [102]
Кишечная палочка, <i>Escherichia coli</i>	Рост конкурентоспособности Увеличение темпа роста, объема клеток	[103] Обзор [89]
Бактерия <i>Photobacterium leiognathi</i>	Возрастание потока глюкозы, захваченного популяцией	[6], с. 64
Дрожжи, <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	Рост конкурентоспособности	[25]
Дрожжи, <i>Candida tropicalis</i>	Увеличение скорости роста	[6]
Культурные злаки	Увеличение конкурентоспособности Рост урожайности, изменение морфологии Рост доли полиплоидов	[63], с. 434–437 [104] и ссылки в этой работе [105]
Амеба, <i>Amoeba discoides</i>	Рост устойчивости к патогенной бактерии	[106]
Нематода, <i>Caenorhabditis elegans</i>	Рост доли гермафродитов	[76, 107]
Дрозофила, <i>Drosophila melanogaster</i>	Увеличение конкурентоспособности	[108] и ссылки в этой работе; [63], с. 455
Дрозофила, <i>D. subobscura</i>	Ускорение созревания, увеличение плодовитости, рост устойчивости к голоданию Рост стремления к спариванию (mating activity)	[109] и ссылки в этой работе [110]
Дрозофила, <i>D. serrata</i>	Более эффективное использование ресурсов (рост численности популяций) Усиление репродуктивной изоляции при совместном обитании с близким видом	[111] и ссылки в этой работе [52]
Насекомое, <i>Cochliomyia hominivorax</i>	Увеличение способности размножаться в культуре	[112]
Гуппи, <i>Poecilia reticulata</i> *	Ускорение роста, замедление созревания. Ухудшение выживаемости и замедление темпа роста в условиях высокой плотности	[113]
Атлантический лосось, <i>Salmo salar</i>	Увеличение темпа роста и полового созревания	Ссылки см. [114]
Тихоокеанские лососи родов <i>Parasalmo</i> и <i>Oncorhynchus</i>	Уменьшение размеров икринок. Ускорение роста. Изменение агрессивности (понижена после вылупления, повышена на более поздних этапах развития)	[115, 116]; обзор [117]
Гибриды диких и домашних индеек, <i>Meleagris gallopavo</i>	Отбор на снижение “дикости” (wildness) против особей с “нервным темпераментом и сильной реакцией” (“nervous temperament and violent reactions”)	[118]
Лемминг, <i>Lemmus</i> sp.	Увеличение интенсивности размножения	[119]
Серая крыса, <i>Rattus norvegicus</i>	Рост стрессоустойчивости. Повышение способности размножаться в неволе. Увеличение размеров тела и плодовитости, длительности репродуктивного периода. Уменьшение желания кусаться и стремления убежать	[120], обзор [121]
Речная выдра, <i>Lutra lutra</i>	Рост доли особей с положительной реакцией на человека	[122]

* Дикая популяция гуппи (р. Москвы) происходила от аквариумных рыб.

немногим локусам – иначе плата за отбор окажется слишком велика [126].

Быстрый отбор, возникающий при снятии давления некоторых факторов среды, подтверждает представление о важной роли противоположно направленных векторов отбора в поддержании полиморфизма в природных популяциях (обзоры [96, 127]). Подобный контрбаланс векторов отбора ярко проявляется в случаях, когда искусственно поддерживаемая популяция вынуждена противостоять “эгоистическим” устремлениям отдельных особей (паразитизм, половой отбор) или отдельных аллелей (мейотический дрейф).

В лабораторных культурах вирусов постоянно появляются формы с укороченным геномом, которые не способны размножаться самостоятельно и “паразитируют” на вирусах с полноценным геномом. В ответ “нормальные” вирусы приобретают признаки, препятствующие такому паразитированию (обзор [102]).

Как упоминалось выше, в лабораторных культурах яблонной плодовой гнили с течением времени ухудшается обоняние самцов. В то же время привлекательность полового аттрактанта, выделяемого самками лабораторной культуры, увеличивается [92].

В одной из работ были специально проанализированы последствия перехода от свободного скрещивания к моногамным парам (что часто бывает при искусственном воспроизводстве). Самцы дрозофилы из экспериментальной популяции, где половой отбор был исключен в течение 47 поколений, оказались менее конкурентоспособными, чем самцы контрольной группы, а самки чаще гибли после спаривания, хотя по скорости воспроизводства и развития особей экспериментальная популяция превосходила контрольную [128]. Таким образом, было продемонстрировано негативное влияние полового отбора на жизнеспособность популяции.

В лабораторных популяциях дрозофилы, где в одной из половых хромосом присутствовал аллель, благоприятствующий более частой ее передаче потомкам (мейотический дрейф), вслед за тем либо появляются аллели, подавляющие мейотический дрейф, либо вырабатывается механизм, в результате которого развивается анеуплоидия по половым хромосомам, нормализующая соотношение полов в популяции (обзор [129]).

Локальные генетические адаптации. Для многих видов было показано, что потомки особей, взятых из разных местообитаний, выращенные в идентичных условиях, имеют целый ряд различий. Подобные наблюдения позволили Г. Турессону сформулировать концепцию экотипа – наследственной формы, созданной естественным от-

бором, деятельность которого направляется местными условиями обитания (обзор [63], с. 270–285)).

Более того, процесс возникновения локальных адаптаций был промоделирован в искусственно поддерживаемых популяциях. Генетические различия возникали при разных режимах культивирования между экспериментальными популяциями вирусов [60, 78], бактерий (обзор [100]), растений ([130], см. также ссылки [131]), дрозофилы ([132] и ссылки в этой работе), овец [133]. Кроме того, было показано, что гетерогенность среды обитания определяет наличие широкого (или узкого) спектра адаптаций, а также уровень генетического разнообразия внутри популяции (обзор [134]). С этими данными хорошо согласуются результаты многочисленных экспериментов по адаптации к конкретному фактору среды, но их обсуждение выходит за рамки нашего обзора.

Локальные адаптации возникают за счет условно-полезных мутаций. Опыты с искусственно выращенной молодью лососевых показали, что выживание рыб максимально при их выпуске в реку, откуда происходят производители (т.е. в “родную” реку), и тем ниже, чем дальше место выпуска от “родной” реки [135, 136]. Очевидно, что между водоемами существует некий градиент условий среды и соответствующий ему градиент частот условно-полезных аллелей в популяциях. Анализ результатов вселения в реки чужеродной молодежи кеты (*Oncorhynchus keta*) подтвердил, что чем более переселенцы генетически сходны с аборигенами, тем выше их выживаемость [137].

При этом можно говорить, по-видимому, о процессе ступенчатой адаптации: заселив реку и генетически адаптировавшись к обитанию в ней, популяция оказывается более приспособленной и к обитанию в соседней реке, с близкими, но не идентичными условиями среды. Процесс расселения моделирует, в свою очередь, адаптацию к постепенному изменению какого-либо фактора среды в отдельной реке (расселение в северном направлении аналогично похолоданию). Таким образом, само существование полиморфизма обусловлено факторами среды: конкретные аллели появляются и закрепляются в популяциях, существующих в определенных условиях.

Адаптивное значение генетического полиморфизма. Действие отбора на те или иные локусы показано в очень многих случаях, в том числе на примере искусственно поддерживаемых популяций (обзоры [138–142]). Особо отметим случаи, когда было показано, что частоты генотипов большинства изученных генов того или иного организма при определенных условиях могут быть подвержены отбору. Такие данные получены для ряда аллозимов горбуши (*Oncorhynchus gorbus-*

cha) ([143] и ссылки в этой работе; [144]) и атлантического лосося (*Salmo salar*) ([114] и ссылки в этой работе), а также для микросателлитов чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) [145] и атлантического лосося [146]. Аналогичные данные имеются также для групп животных и растений, подвергавшихся искусственному отбору [147], но их анализ выходит за рамки нашей работы.

Убедительные доказательства адаптивности молекулярной эволюции дают искусственно поддерживаемые культуры бактериофагов, для которых можно отслеживать все изменения в геноме ([148] и ссылки в этой работе). Таким доказательством служит, в частности, ярко выраженная параллельная эволюция разных линий в сходных условиях среды.

При этом в искусственных условиях может прекратиться отбор по признакам, которые являются адаптивно-важными в естественных условиях обитания, что объясняет результаты экспериментов на дрозофиле, где не выявлено адаптивного значения аллозимного полиморфизма. Между тем эти опыты были представлены как подтверждение теории нейтральности [149].

Таким образом, **нет сомнений в адаптивном значении полиморфизма – это резерв, обеспечивающий выживание популяций при изменении условий среды**, причем есть по крайней мере три формы сохранения этого резерва: “Сизифов цикл”, циклический отбор и противодействие разнонаправленных векторов отбора. При этом, как отмечено рядом авторов [67, 144, 150], распределение частот аллелей для локусов, потенциально подверженных отбору, в природных популяциях может соответствовать распределению, ожидаемому для нейтральных аллелей.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ КАК МЕХАНИЗМ РЕГУЛЯЦИИ ЭВОЛЮЦИИ

В классических работах [1, 63, 66, 151, 152] показано, что популяции, в том числе искусственно поддерживаемые, не являются пассивным полем действия для факторов эволюции. Процесс эволюции во многом определяется уже существующими в популяциях генетическими системами, о многих из них упоминалось выше.

Условно можно говорить о пяти уровнях иерархии генетических систем: уровне отдельной хромосомы (полигенные системы), единичного организма (системы скрещивания), субпопуляции, популяционной системы и, наконец, о надвидовом уровне, на котором взаимодействуют виды, способные к обмену генами (например, системе близкородственных видов, между которыми легко возникают жизнеспособные нестерильные

гибриды). Поля действия разных факторов эволюции во многом соответствуют разным уровням этой иерархии.

Основное место в этой иерархии занимает субпопуляция, поскольку именно на уровне субпопуляции происходят, по большей части, процессы адаптации к условиям среды – процессы, которые определяют выживание любого вида. Их, как мы видели в предыдущем разделе, направляет **отбор**. Сохранение генетического разнообразия, т.е. адаптационного потенциала, обеспечивают “Сизифов цикл”, циклический отбор и противодействие разнонаправленных векторов отбора.

Действие другого важного фактора эволюции – **мутаций** разворачивается в основном на уровне отдельных хромосом. Однако процесс возникновения мутаций находится в большинстве случаев под жестким контролем систем репарации, которые, в свою очередь, находятся под контролем отбора.

От негативных последствий **случайных процессов** страдают, в первую очередь, отдельные индивидуумы (инбредная депрессия), но в конечном счете этот фактор снижает эффективную численность популяции. Отбор противостоит такому сценарию событий, поддерживая сложные системы скрещивания, препятствующие дрейфу генов.

Миграции – процесс, объединяющий отдельные субпопуляции в популяционные системы, и этот фактор эволюции жестко контролируется отбором.

И наконец, **межвидовая гибридизация**. Обычно чужеродные гены вредны или бесполезны для вида, и неудивительно, что отбор успешно предотвращает межвидовые скрещивания. Поэтому устойчивые системы обмена генами между разными видами складываются довольно редко.

Как мы видим, отбор непосредственно определяет процессы адаптации, идущие на уровне субпопуляции, а также создает и контролирует механизмы, регулирующие процессы эволюции на других уровнях иерархии генетических систем. Это обеспечивает субпопуляциям значительную устойчивость в стабильных условиях среды и способствует их быстрой эволюции при изменении условий.

Таким образом, подтверждается точка зрения И.И. Шмальгаузена [66], с. 160 – разметка автора): **“Обычно популяции находятся в состоянии некоторого генетического равновесия и при изменении условий существования переходят из одного стационарного состояния в другое за счет мобилизации внутренних резервов изменчивости”**.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как же мы можем ответить на вопросы, сформулированные более 30 лет назад Э. Майром?

Насколько велико значение случайных событий в эволюции? Случайные события – это тормоз эволюции, они ведут к неадаптивным изменениям и вымиранию популяций. Поэтому такие события не могут способствовать прогрессивной эволюции, но могут повлиять на выживание реликтовых групп на ограниченных территориях. Под действием отбора у многих организмов выработались специальные механизмы, ограничивающие действие случайных процессов.

Насколько велика роль гибридизации в эволюции? Межвидовая гибридизация играет значительную роль в эволюции растений и многих групп животных.

Каковы следствия обмена генами между популяциями? Обмен генами объединяет популяции в популяционные системы, которые способствуют генетическому гомеостазу, и в результате генетическая структура популяции остается неизменной в неизменных условиях среды на протяжении жизни многих поколений.

Какая доля новых мутаций полезна? Значительную часть мутаций можно отнести к условно-полезным. Полезность, нейтральность или вредность мутации определяется по отношению к среде, в которой обитают носители измененного генотипа.

Какая доля генетической изменчивости обусловлена сбалансированным полиморфизмом? Значительная доля генетической изменчивости (точнее – разнообразия), существующей в популяциях, обусловлена сбалансированным полиморфизмом: “Сизифовым циклом”, циклическим отбором и противодействием разнонаправленных векторов отбора.

И, кроме того, необходимо добавить, что отбор создает генетические системы, регулирующие все прочие факторы эволюции.

Авторы признательны Ю.П. Алтухову, И.А. Захарову и Е.А. Салменковой за всестороннюю поддержку, А.Н. Кузьминой и М.Н. Перфильевой за помощь в подборе литературы, а также коллегам, предоставившим копии статей: А.Г. Имашевой, А.Г. Креславскому, M.L. Arnold, N.H. Barton, I. Fleming, R. Frankham, E. Garcia-Vazquez, L. Laikre, L.M. Meffert, D.H. Reed, R.R. Reisenbichler, J. Ringo, A.R. Templeton, F. Utter и C. Zeyl.

Данное исследование проведено при финансовой поддержке Фонда содействия отечественной науке, РФФИ (проект № 05-04-49232), программ Президиума РАН “Динамика генофондов растений, животных и человека”, “Научные основы сохранения биоразнообразия России”, “Проис-

хождение и эволюция биосферы”, “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. 3-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2003. 431 с.
2. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
3. Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.
4. Коновалов С.М. Субизолят как относительно жесткая система. Функция субизолята // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36. № 5. С. 731–743.
5. Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений. (Сочинения. Т. 4.) М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 883 с.
6. Печуркин Н.С., Брильков А.В., Марченкова Т.В. Популяционные аспекты биотехнологии. Новосибирск: Наука, 1990. 173 с.
7. Никоноров С.И., Офицеров М.В., Витвицкая Л.В., Лоечко А.А. Неконтролируемый генетический отбор лососей // Рыбн. хоз-во. 1989. № 1. С. 54–55.
8. Frankham R., Ballou J.D., Briscoe D.A. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 2002. 617 p.
9. Агаев М.Г. Экспериментальная эволюция (на примере модельных популяций автогамных растений). Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 272 с.
10. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 394 с.
11. Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1987. 512 p.
12. Ней М., Кумар С. Молекулярная эволюция и филогенетика. Киев: КВЦ, 2004. 418 с.
13. Atchley W.R., Fitch W.R. Gene trees and the origins of inbred strains of mice // Science. 1991. V. 254. № 5031. P. 554–558.
14. Bull J.J., Cunningham C.W., Molineux I.J. et al. Experimental molecular evolution of bacteriophage T7 // Evolution. 1993. V. 47. № 4. P. 993–1007.
15. Oakley T.H., Cunningham C.W. Independent contrasts succeed where ancestor reconstruction fails in a known bacteriophage phylogeny // Evolution. 2000. V. 54. № 2. P. 397–405.
16. Cunningham C.W., Zhu H., Hillis D.M. Best-fit maximum-likelihood models for phylogenetic inference: Empirical tests with known phylogenies // Evolution. 1998. V. 52. № 4. P. 978–987.
17. Глазко В.И. Изменение генетических расстояний в процессе пороодообразования // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48. № 3. С. 389–397.
18. Ralls K., Ballou J. Extinction: lessons from zoos // Genetics and Conservation / Eds Sconewald-Cox C.M., Chambers S.M., MacBryde B., Thomas W.L. Menlo

- Park, California: Benjami/Cummings Publ. Co., 1983. P. 164–184.
19. Laikre L. Hereditary defects and conservation genetic management of captive populations // Zoo Biology. 1999. V. 18. P. 81–99.
 20. Hedrick P.W., Kalinowski S.T. Inbreeding depression in conservation biology // Annu. Rev. Ecol. Syst. 2000. V. 31. P. 139–162.
 21. Reed D.H., Lowe E.H., Briscoe D.A., Frankham R. Fitness and adaptation in a novel environment: Effect of inbreeding, prior environment, and lineage // Evolution. 2003. V. 57. № 8. P. 1822–1828.
 22. Crnokrak P., Barrett S.C.H. Purging the genetic load: A review of the experimental evidence // Evolution. 2002. V. 56. № 12. P. 2347–2358.
 23. Wang S., Hard J.J., Utter F. Salmonid inbreeding: a review // Rev. Fish Biol. Fisheries. 2002. V. 11. P. 301–319.
 24. Hugnes K.A., Sawby R. Genetic variability and life-history evolution // Evolutionary Conservation Biology / Eds Ferriere R., Dieckmann U., Couvet D. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 2004. P. 119–135.
 25. Zeyl C., Mizesko M., de Visser J.A.G.M. Mutational meltdown in laboratory yeast populations // Evolution. 2001. V. 55. № 5. P. 909–917.
 26. Poon A., Chao L. Drift increases the advantage of sex in RNA bacteriophage $\Phi 6$ // Genetics. 2004. V. 166. P. 19–24.
 27. Шилов И.А. Популяционный гомеостаз // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1029–1047.
 28. Васильева Л.А., Ратнер В.А., Бубенищикова Е.В. Стрессовая индукция транспозиций ретротранспозонов дрозофилы: реальность явления, характерные особенности и возможная роль в быстрой эволюции // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1083–1093. (Vasilyeva L.A., Ratner V.A., Bubenshchikova E.V. Stress induction of retrotransposon transpositions in *Drosophila*: Reality of the phenomenon, characteristic features, and possible role in rapid evolution // Rus. J. Genetics. 1997. V. 33. № 8. P. 918–927.)
 29. Merila J., Sheldon B.C., Kruuk L.E.B. Explaining stasis: Microevolutionary studies in natural populations // Genetica. 2001. V. 112–113. P. 199–222.
 30. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Алтухова Ю.П. М.: Наука, 2004. 619 с.
 31. Frankham R. Inbreeding and extinction: Island populations // Cons. Biology. 1998. V. 12. № 3. P. 665–675.
 32. Frankham R., Lees K., Montgomery M.E. et al. Do population size bottlenecks reduce evolutionary potential? // Animal Conservation. 1999. V. 2. P. 255–260.
 33. Whitlock M.C., Phillips P.C., Fowler K. Persistence of changes in the genetic covariance matrix after a bottleneck // Evolution. 2002. V. 56. № 10. P. 1968–1975.
 34. Шварц С.С., Покровский А.В., Овчинникова Н.А. Экспериментальное исследование принципа основателя // Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР. 1966. Вып. 51. С. 29–33.
 35. Carson H.L. Increased genetic variance after a population bottleneck // Trends in Ecology and Evolution. 1990. V. 5. № 7. P. 228–230.
 36. Meffert L.M. How speciation experiments relate to conservation biology // BioScience. 1999. V. 49. № 9. P. 701–711.
 37. Hoenigsberg H.F., Santibanez S.K. Courtship and sensory preferences in inbred lines of *Drosophila melanogaster* // Evolution. 1960. V. 14. № 1. P. 1–7.
 38. Carson H.L., Templeton A.R. Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: the founding of new populations // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1984. V. 15. P. 97–131.
 39. Ringo J., Wood D., Rockwell R., Dowse H. An experiment testing two hypotheses of speciation // Amer. Nat. 1985. V. 126. № 5. P. 642–661.
 40. Barton N.H., Charlesworth B. Genetic revolutions, founder effects, and speciation // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1984. V. 15. P. 133–164.
 41. Rice W.R., Hostert E.E. Laboratory experiments on speciation: What have we learned in 40 years? // Evolution. 1993. V. 47. № 6. P. 1637–1653.
 42. Florin A.-B., Odeen A. Laboratory environments are not conducive for allopatric speciation // J. Evol. Biol. 2002. V. 15. P. 10–19.
 43. Arnold M.L., Burke J.M. Natural hybridization // Evolutionary Genetics: Concepts and Case Studies / Eds Fox C.W., Wolf J.B. Oxford: Oxford Univ. Press, 2005.
 44. Vuorinen J., Piironen J. Electrophoretic identification of Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*S. trutta*), and their hybrids // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1984. V. 41. P. 1834–1837.
 45. Семенова С.К., Слынько В.И. Полиморфизм белков в популяциях атлантического лосося (*Salmo salar* L.), кумжи (*S. trutta* L.) и их гибридов // Генетика. 1988. Т. 24. № 3. С. 548–555.
 46. Махров А.А., Артамонова В.С., Христофоров О.Л. и др. Гибридизация атлантического лосося (*Salmo salar* L.) и кумжи (*S. trutta* L.) при искусственном воспроизводстве // Генетика. 2004. Т. 40. № 11. С. 1523–1529. (Makhrov A.A., Artamonova V.S., Christoforov O.L. et al. Hybridization between Atlantic salmon *Salmo salar* L. and brown trout *S. trutta* L. upon artificial propagation // Rus. J. Genetics. 2004. V. 40. № 11. P. 1258–1263.)
 47. Ayllon F., Martinez J.L., Davaine P. et al. Interspecific hybridization between Atlantic salmon and brown trout introduced in the subantarctic Kerguelen Islands // Aquaculture. 2004. V. 230. P. 81–88.
 48. Flajshans M., Vajcova V. Odd ploidy levels in sturgeons suggest a backcross of interspecific hexaploid sturgeon hybrids to evolutionarily tetraploid and / or octaploid parental species // Folia Zool. 2000. V. 49. № 2. P. 133–138.
 49. Bartley D.M., Rana K., Immink A.J. The use of interspecific hybrids in aquaculture and fisheries // Rev. Fish Biol. Fisheries. 2001. V. 10. P. 325–337.
 50. Schreiber A., Wang M., Kaumanns W. Captive breeding of squirrel monkeys, *Saimiri sciureus* and *Saimiri boli-*

- viensis*: The problem of hybrid groups // Zoo Biology. 1998. V. 17. P. 95–109.
51. Sakai K.-I. Competition in plants and its relation to selection // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1955. V. 20. P. 137–157.
 52. Higgie M., Chenoweth S., Blows M.W. Natural selection and the reinforcement of mate recognition // Science. 2000. V. 290. № 5491. P. 519–521.
 53. Lewis H. Experimental sympatric populations of *Clarkia* // Amer. Nat. 1961. V. 95. № 882. P. 155–168.
 54. Frankham R., Hemmer H., Ryder O.A. et al. Selection in captive populations // Zoo Biology. 1986. V. 5. № 2. P. 127–138.
 55. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
 56. Креславский А.Г. Неслучайная миграция. Последствия для изменчивости количественных признаков // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48. № 5. С. 602–613.
 57. Margan S.H., Nurthen R.K., Montgomery M.E. et al. Single large or several small? Population fragmentation in the captive management of endangered species // Zoo Biology. 1998. V. 17. P. 467–480.
 58. Woodworth L.M., Montgomery M.E., Briscoe D.A., Frankham R. Rapid genetic deterioration in captive populations: Causes and conservation implications // Cons. Genetics. 2002. V. 3. P. 277–288.
 59. Mirales R., Moya A., Elena S.F. Effects of population patchiness and migration rates on the adaptation and divergence of vesicular stomatitis virus quasispecies populations // J. Gen. Virology. 1999. V. 80. P. 2051–2059.
 60. Cuevas J.M., Moya A., Elena S.F. Evolution of RNA virus in spatially structured heterogeneous environments // J. Evol. Biol. 2003. V. 16. P. 456–466.
 61. Templeton A.R. Coadaptation and outbreeding depression // Conservation Biology: The Sciences of Scarcity and Diversity / Ed. Soule M.E. Sunderland: Sinauer, 1986. P. 105–116.
 62. Назаров В.И. Значение исследований Ж. Тесье для формирования синтетической теории эволюции // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981. С. 136–147.
 63. Дубинин Н.П. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966. 742 с.
 64. Гершензон С.М. “Мобилизационный резерв” внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биологии. 1941. Т. 2. № 1. С. 85–107.
 65. Huxley J. Evolution. The Modern Synthesis. N.Y.; London: Harper & Brothers Publ., 1943. 646 p.
 66. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 451 с.
 67. Креславский А.Г. Новый взгляд на адаптивную природу полиморфизма. Концепция псевдонейтральных мутаций // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 6. С. 645–658.
 68. Radman M., Matic I., Taddei F. Evolution of evolvability // Molecular Strategies in Biological Evolution / Ed. Caporale L.H. N.Y.: Acad. Sci., 1999. P. 146–155.
 69. Hall B.G. Adaptive mutagenesis: A process that generates almost exclusively beneficial mutations // Genetics. 1998. V. 102 / 103. P. 109–125.
 70. Каллис Х.А. Среда как генератор адаптивных изменений // Современные концепции эволюционной генетики. Новосибирск, 2000. С. 168–174.
 71. Гришаева Т.М., Иващенко Н.И. Проблемы структурно-функционального взаимодействия в системах гибридного дисгенеза // Успехи соврем. биологии. 1997. Т. 117. Вып. 1. С. 52–67.
 72. Беляева Е.Сп., Пасюкова Е.Г., Гвоздев В.А. “Адаптивные транспозиции” ретротранспозонов в геноме *Drosophila melanogaster*, сопровождающиеся увеличением приспособленности особей // Генетика. 1994. Т. 30. № 6. С. 725–730. (Belyaeva E.Sp., Pasyukova E.G., Gvozdev V.A. Adaptive transpositions of retrotransposons accompanied by fitness changes in the *Drosophila melanogaster* genome // Rus. J. Genetics. 1994. V. 30. № 6. P. 641–645.)
 73. Hartl D.L., Dykhuizen D.E., Miller R.D. et al. Transposable element IS50R improves growth rate of *E. coli* without transposition // Cell. 1983. V. 35. № 2. P. 503–510.
 74. Adams J. Microbial evolution in laboratory environment // Res. Microbiol. 2004. V. 155. P. 311–318.
 75. Elena S.F., Lenski R.E. Evolution experiments with microorganisms: The dynamics and genetic bases of adaptation // Nature Reviews. Genetics. 2003. V. 4. P. 457–469.
 76. Cutter A.D. Mutation and the experimental evolution of outcrossing in *Caenorhabditis elegans* // J. Evol. Biol. 2005. V. 18. P. 27–34.
 77. Zeyl C., Bell G. The advantage of sex in evolving yeast populations // Nature. 1997. V. 388. № 6641. P. 465–468.
 78. Цилинский Я.Я., Львов Д.К. Популяционная генетика вирусов позвоночных. М.: Медицина, 1977. 192 с.
 79. Лукашенко Н.П., Рыбакова З.И. Генетика инфузorios. М.: Наука, 1986. 168 с.
 80. Рапопорт И.А. Гены, эволюция, селекция. М.: Наука, 1996. 249 с.
 81. Рожков Ю.И., Проняев А.В. Микроэволюционный процесс. М.: Изд-во Центр. н.-и. лабор. охотничьего хозяйства и заповедников, 1994. 364 с.
 82. Алтухов Ю.П., Межжерин С.В., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Воздействие селективного рыбоводства на адаптивную генетическую и биологическую структуру популяции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) // Генетика. 1989. Т. 25. № 10. С. 1843–1853.
 83. McLean J.E., Bentsen P., Quinn T.P. Nonrandom, size- and timing-biased breeding in a hatchery population of steelhead trout // Cons. Biology. 2005. V. 19. № 2. P. 446–454.
 84. Shabalina S.A., Yampolsky L.Y., Kondrashov A.S. Rapid decline of fitness in panmictic populations of *Drosophila melanogaster* maintained under relaxed natural

- selection // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1997. V. 94. P. 13034–13039.
85. Hoffmann A.A., Hallas R., Sinclair C., Partridge L. Rapid loss of stress resistance in *Drosophila melanogaster* under adaptation to laboratory culture // Evolution. 2001. V. 55. № 2. P. 436–438.
 86. Carson H.L., Chang L.S., Lyttle T.W. Decay of female sexual behavior under parthenogenesis // Science. 1982. V. 218. № 4567. P. 68–70.
 87. Lima J.B.P., Valle D., Peixoto A.A. Adaptation of a South American malaria vector to laboratory colonization suggests faster-male evolution for mating ability // BMC Evolutionary Biology. 2004. V. 4. № 2. (www.biomedcentral.com / bmcevolbiol/)
 88. Ajie B.C., Estes S., Lynch M., Phillips P.C. Behavioral degradation under mutation accumulation in *Caenorhabditis elegans* // Genetics. 2005. V. 170. P. 655–660.
 89. Lenski R.E. Phenotypic and genomic evolution during a 20,000-generation experiment with the bacterium *Escherichia coli* // Plant Breeding Reviews. 2004. V. 24. Part. 2. P. 225–265.
 90. Behr M.A., Wilson M.A., Gill W.P. et al. Comparative genomics of BCG vaccines by whole-genome DNA microarray // Science. 1999. V. 284. P. 1520–1523.
 91. Khlebovich V.V. The susceptibility to loss of diapause capacity in hydrobionts of ephemeral waterbodies // Hydrobiologia. 1996. V. 320. P. 83–84.
 92. Приставко В.П. Чувствительность обоняния как критерий жизнеспособности культур насекомых // Первое Всес. совещ. по проблемам зоокультуры. Тез. докл. Часть 3. М., 1986. С. 240–241.
 93. Bradley B.P. Developmental stability of *Drosophila melanogaster* under artificial and natural selection in constant and fluctuating environments // Genetics. 1980. V. 95. P. 1033–1042.
 94. Имашева А.Г., Холоденко Д.Б., Животовский Л.А. Уменьшение изменчивости по признакам крыла в лабораторных популяциях *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1986. Т. 22. № 9. С. 2291–2294.
 95. Carson H.L. Genetic conditions which promote or retard the formation of species // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1959. V. 24. P. 87–105.
 96. Mitton J.B. Selection in Natural Populations. Oxford; N.Y.: Oxford Univ. Press, 1997. 240 p.
 97. Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984. 183 с.
 98. Лучникова Е.М. Роль частотнозависимого отбора в микроэволюции и экологические предпосылки его возникновения // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981. С. 95–114.
 99. Гречаный Г.В., Никитин А.Я., Корзун В.М., Сосынова И.А. Эколого-генетическая детерминация динамики численности популяций. Иркутск: Иркутский гос. ун-т, 2004. 302 с.
 100. MacLean R.C. Adaptive radiation in microbial microcosms // J. Evol. Biol. 2005. V. 18. № 6. P. 1376–1386.
 101. Ермакова Н.И., Ефимов В.М. Циклические изменения состояния лабораторной популяции лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L., Insecta) // Журн. общ. биологии. 1995. Т. 56. № 3. С. 380–390.
 102. Holland J., Spindler K., Hododyski F. et al. Rapid evolution of RNA genomes // Science. 1982. V. 215. № 4540. P. 1577–1585.
 103. Korona R. Genetic divergence and fitness convergence under uniform selection in experimental populations of bacteria // Genetics. 1996. V. 143. P. 637–644.
 104. Allard R.W. Genetic changes associated with the evolution of adaptedness in cultivated plants and their wild progenitors // J. Heredity. 1988. V. 79. № 4. P. 225–238.
 105. Ellerstrom S., Hagberg A. Competition between diploids and tetraploids in mixed rye populations // Hereditas. 1954. V. 40. № 3–4. P. 535–537.
 106. Jeon K.W. Development of cellular dependence on infective organisms: Microsurgical studies in Amoebas // Science. 1972. V. 176. № 4093. P. 1122–1123.
 107. Stewart A.D., Phillips P.C. Selection and maintenance of androdioecy in *Caenorhabditis elegans* // Genetics. 2002. V. 160. P. 975–982.
 108. Gilligan D.M., Frankham R. Dynamics of genetic adaptation to captivity // Cons. Genetics. 2003. V. 4. P. 189–197.
 109. Matos M., Avelar T., Rose M.R. Variation in the rate of convergent evolution: Adaptation to a laboratory environment in *Drosophila subobscura* // J. Evol. Biol. 2002. V. 15. P. 673–682.
 110. Pascual M., Constanti M., Ribo G., Prevosti A. Genetic changes in mating activity in laboratory strains of *Drosophila subobscura* // Genetica. 1990. V. 80. № 1. P. 39–43.
 111. Ayala F.J. Evolution of fitness. II. Correlated effects of natural selection on the productivity and size of experimental populations of *Drosophila serrata* // Evolution. 1968. V. 22. P. 55–65.
 112. Bush G.L. Genetic variation in natural insect populations and its bearing on mass-rearing programmes // Controlling Fruit Flies by the Sterile-insect Technique. Vienna, 1975. P. 9–17.
 113. Назарова А.В., Креславский А.Г. Генетические различия в реакции на плотность содержания у *Poecilia reticulata* из аквариумной культуры и популяции, обитающей в реке Москве // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38. № 1. С. 73–80.
 114. Аптамонова В.С., Махров А.А., Холод О.Н. Неконтролируемый отбор в маточных стадах семги (*Salmo salar* L.) // Лососевидные рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2005 (в печати).
 115. Heath D.D., Heath J.W., Bryden C.A. et al. Rapid evolution of egg size in captive salmon // Science. 2003. V. 299. P. 1738–1740.
 116. Fleming I.A., Einum S., Jonsson B., Jonsson N. Comment on “Rapid evolution of egg size in captive salmon” // Science. 2003. V. 302. P. 59.

117. *Reisenbichler R.R.* Uncertainty and research needs for supplementing wild populations of anadromous Pacific salmon // *American Fisheries Society Symposium*. 2004. V. 44. P. 263–275.
118. *Leopold A.S.* The nature of heritable wildness in turkeys // *The Condor*. 1944. V. 46. № 4. P. 133–197.
119. Кузнецова И.А. Настоящие лемминги (р. *Lemmus*) – модельный объект изучения адаптации к арктическим условиям // Первое Всес. совещ. по проблемам зоокультуры. Тез. докл. Часть 2. М., 1986. С. 216–218.
120. Беляев Д.К., Бородин П.М. Влияние стресса на наследственную изменчивость и его роль в эволюции // Эволюционная генетика. Л., 1982. С. 35–59.
121. *Price E.O.* Behavioral aspects of animal domestication // *Quart. Rev. Biol.* 1984. V. 59. № 1. P. 1–32.
122. Трапезов О.В. Доместикация как один из возможных путей сохранения биоразнообразия (на примере речной выдры *Lutra lutra* L., 1758) // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1162–1167. (Трапезов О.В. Domestication as a possible mode of biodiversity conservation (through the example of river otter *Lutra lutra* L., 1758) // *Rus. J. Genetics*. 1997. V. 33. № 8. P. 990–994.)
123. Вавилов Н.И. Мировые ресурсы зимостойких сортов озимой пшеницы, ржи и ячменя // Н.И. Вавилов. Теоретические основы селекции. М.: Наука, 1987. С. 80–86.
124. Цингер Н.В. О засоряющих посевам льна видах *Camelina* и *Spergula* и их происхождении // Труды Ботан. музея Имп. АН. 1909. Вып. 6. С. 1–303.
125. *Estes S., Lynch M.* Rapid fitness recovery in mutationally degraded lines of *Caenorhabditis elegans* // *Evolution*. 2003. V. 57. № 5. P. 1022–1030.
126. *Haldane J.B.S.* The cost of natural selection // *J. Genetics*. 1957. V. 55. № 3. P. 509–515.
127. Северцов А.С. О причинах эволюционного стагнуса // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 8. С. 927–935.
128. *Holland B., Rice W.R.* Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1999. V. 96. P. 5083–5088.
129. *Lyttle T.W.* Segregation distorters // *Annu. Rev. Genet.* 1991. V. 25. P. 511–557.
130. Цингер Н. Подвиды *Alectorolophus major* Rehnб., живущие в местах, подвергающихся влиянию сельскохозяйственной культуры, и их происхождение путем естественного отбора // Труды Тифлисского бот. сада. 1913. Вып. 12. Кн. 2. С. 179–190.
131. *Bradshaw A.D.* Genostasis and the limits of evolution // *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 1991. B 333. № 1267. P. 289–305.
132. *Sgro C.M., Partridge L.* Evolutionary responses of the life history of wild-caught *Drosophila melanogaster* to two standard methods of laboratory culture // *Amer. Natur.* 2000. V. 156. № 4. P. 341–353.
133. Паушенбах Ю.О. Закономерности экогенеза домашних животных // Генетика. 1981. Т. 17. № 9. С. 1663–1676.
134. *Kassen R.* The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity // *J. Evol. Biol.* 2002. V. 15. P. 173–190.
135. *Ritter J.A.* Lower ocean survival rates for hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) stocks released in rivers other than their native streams // *ICES*. 1975. M: 26. 10 p.
136. *Reisenbichler R.R.* Relation between distance transferred from natal stream and recovery rate for hatchery coho salmon // *North Am. J. Fish. Man.* 1988. V. 8. P. 172–174.
137. Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П., Викторовский Р.М. и др. Генетическая структура популяций кеты, размножающихся в реках Дальнего Востока и Северо-Востока СССР // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47. № 4. С. 529–549.
138. Кирпичников В.С. Приспособительное значение биохимического полиморфизма популяций // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48. № 1. С. 3–14.
139. Голубцов А.С. Внутрипопуляционная изменчивость животных и белковый полиморфизм. М.: Наука, 1988. 168 с.
140. Крутовский К.В. Современные подходы к изучению действия отбора на энзимные локусы // Успехи соврем. биологии. 1988. Т. 106. Вып. 3. С. 323–339.
141. *Britten H.B.* Meta-analyses of the association between multilocus heterozygosity and fitness // *Evolution*. 1996. V. 50. № 6. P. 2158–2164.
142. *Watt W.B., Dean A.M.* Molecular-functional studies of adaptive genetic variation in prokaryotes and eukaryotes // *Annu. Rev. Genet.* 2000. V. 34. P. 593–622.
143. Дуброва Ю.Е., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. и др. Влияние гетерозиготности родительских пар на межсемейную компоненту изменчивости длины тела потомства у горбуши // Генетика. 1994. Т. 30. № 3. С. 411–418. (Dubrova Yu.E., Salmenkova E.A., Altukhov Yu.P. et al. The influence of parental heterozygosity on interfamilial variation of the progeny body length in pink salmon // *Rus. J. Genetics*. 1994. V. 30. № 3. P. 365–371.)
144. Варнавская Н.В. Принципы генетической идентификации популяций тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* spp. в связи с задачами рационального промысла: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ИОГен РАН, 2001. 48 с.
145. *Heath D.D., Bryden C.A., Shrimpton J.M. et al.* Relationships between heterozygosity, allelic distance (d(2)), and reproductive traits in chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2002. V. 59. P. 77–84.
146. *Primmer C.R., Landry P.-A., Ranta E. et al.* Prediction of offspring fitness based on parental genetic diversity in endangered salmonid populations // *J. Fish Biology*. 2003. V. 63. P. 909–927.

147. Глазко В.И., Созинов И.А. Генетика изоферментов животных и растений. Киев: Урожай, 1993. 526 с.
148. Wichman H.A., Millstein J., Bull J.J. Adaptive molecular evolution for 13,000 phage generations: a possible arms race // *Genetics*. 2005. V. 170. P. 19–31.
149. Mukai T. Experimental verification of the neutral theory // *Population genetics and molecular evolution* / Eds Ohta T., Aoki K. Berlin: Springer-Verlag / Tokyo: Japan Sci. Soc. Press, 1985. P. 125–145.
150. Картавцев Ю.Ф. Генетическая дифференциация и интеграция в популяциях водных животных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: СПбГУ, 1995. 40 с.
151. Darlington C.D. *The Evolution of Genetic Systems*. Edinburgh; London: Oliver and Boyd, 1958. 265 p.
152. Левонтин П. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.

Uncontrolled Genetic Processes in Artificial Populations: Proving the Leading Role of Selection in Evolution

V. S. Artamonova and A. A. Makhrov

Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia
e-mail: makhrov12@mail.ru

The review considers studies examining artificially maintained populations as models for understanding biological evolution. The key factors of gene pool evolution—random processes, interspecific hybridization, migration, mutation, and selection—are analyzed. We present evidence indicating that selection is the leading evolutionary factor that regulates the operation of other factors, directly or through genetic systems.