

Показана ключевая роль популяционной генетики в разработке подходов к неистощительному природопользованию, когда максимальная экономическая выгода сочетается с длительным сохранением генофондов животных и растений — основных объектов нашей хозяйственной деятельности. Дано представление о генетическом полиморфизме видов, обоснована стратегия рационального использования биологических ресурсов и управления ими.

This lecture demonstrates that the key role of population genetics is the sustainable use of biological resources. The phenomenon of intraspecies hereditary polymorphisms and the peculiarities of genetic processes at the population level under anthropogenic pressure are covered. The strategy of rational exploitation of commercially important animal and plant species is proposed, based on the maintenance of evolutionary formed intraspecific gene diversity levels.

ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ И СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Ю.П.АЛТУХОВ

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

ВВЕДЕНИЕ

Среди направлений современной науки на передний план все более выдвигается линия исследований, объединяемых в рамках проблемы "Человек и биосфера". Эта тенденция продиктована самой жизнью, ибо в условиях ускоряющегося технического прогресса и роста народонаселения воздействие на природу приобретает размах, не имевший прецедента в обозримой истории человечества. В различных странах мира предприняты усилия по стабилизации и улучшению среды обитания, планируются мероприятия по охране биосферы. И тем не менее за какие-нибудь последние 100 лет человеческая деятельность привела к тому, что с лица Земли исчезли (или близки к исчезновению) до 25 тыс. видов высших растений и более 1 тыс. видов позвоночных животных. На грани вымирания находятся или уже вымерли сотни уникальных пород домашних животных [1]. По оценкам ученых, к 2010–2015 году биосфера может утратить до 10–15% составляющих ее видов [2].

Чем же вызвано сокращение видового разнообразия? Только ли тем, что возросло давление промысла или изменились исторически сложившиеся условия обитания? Но, может быть, дело еще и в том, что мы просто нерационально используем биологические ресурсы, нарушаем те внутренние естественные механизмы, которые позволяют видам животных и растений устойчиво воспроизводиться в последовательных поколениях, поддерживая равновесие с окружающей средой?

Ответы на эти вопросы можно искать, используя разные подходы и методы. Среди них важное значение имеет популяционно-генетический подход. Причин тому две. Во-первых, все биологические особенности популяций суть производные их наследственных особенностей, или, как говорят генетики, их *генофондов* — совокупной наследственной информации, передаваемой от родителей потомкам. Во-вторых, в популяционной генетике уже давно существует и продолжает совершенствоваться количественная теория тех естественных факторов, под давлением которых облик популяций либо остается неизменным, либо меняется в последовательных поколениях, вызывая сопряженные изменения биологически важных свойств. Иными словами, популяционная генетика использует математические модели. Модели могут быть адекватными или неадекватными природе, но все они интересны в том отношении, что определенным образом позволяют спланировать исследования. Кроме того, если мы наблюдаем соответствие между природной ситуацией и моделью, то получаем возможность количественной оценки происходящих изменений и прогнозирования их возможных последствий.

Цель данного обзора — показать факты и вытекающие из них выводы, которые были получены при генетическом исследовании природных и сельскохозяйственных популяций. Я продемонстрирую, во-первых, как нерациональная хозяйственная деятельность разрушает популяционно-генетическую структуру видов и, во-вторых, как принципы и методы генетики популяций позволяют преодолеть неблагоприятные явления, помогают осуществлять разумное использование биологических ресурсов, их длительное сохранение.

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ ГЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ

Популяция — это исторически сложившаяся, самовоспроизводящаяся совокупность животных или растений, принадлежащих одному и тому же биологическому виду и обитающих в определенной части его ареала.

Популяции животных и растений — основной объект хозяйственной деятельности человека. Чтобы обеспечить себя продуктами питания, мы эксплуатируем поля, засеянные теми или иными сортами зерновых культур, стада различных пород домашних животных, скопления рыб какого-либо промыслового вида, обитающих в разных водоемах. Все это — отдельные популяции живых организмов. И если мы хотим рационально использовать биологические ресурсы суши и моря, то должны понимать процессы, протекающие в популяциях, а главное — сознавать, к каким последствиям может привести то или иное вмешательство в их жизнь.

Популяционная генетика зародилась в начале нашего столетия, но долгое время жизнь популяций можно было исследовать лишь на тех — как правило, не имеющих хозяйственной ценности — организмах, у которых есть какие-то внешние наследственные признаки, позволяющие различать внутри вида дискретные группировки. Например, на надкрыльях божьих коровок легко обнаружить строго индивидуальные пигментные узоры (пятна, точки) (рис.1), а популяционную принадлежность рыбок пецилий — излюбленного объекта аквариумистов — можно определять по рисунку на хвостах у самцов. Широкие серии работ были выполнены после обнаружения методами цитологии индивидуальных различий и в строении хромосом (напр., по наличию или отсутствию инверсий).

Такого рода индивидуальная прерывистая изменчивость носит название *полиморфизма* (от греч. *polymorphos* — многообразный).

Первоначально этот термин использовали довольно широко для обозначения любой прерывистой изменчивости внутри вида (например, касты общественных насекомых, сезонные морфы, возрастные отличия в окраске, половой диморфизм и др.). Однако в настоящее время такие различия предлагают обозначать как “полифенизм” [4], тогда

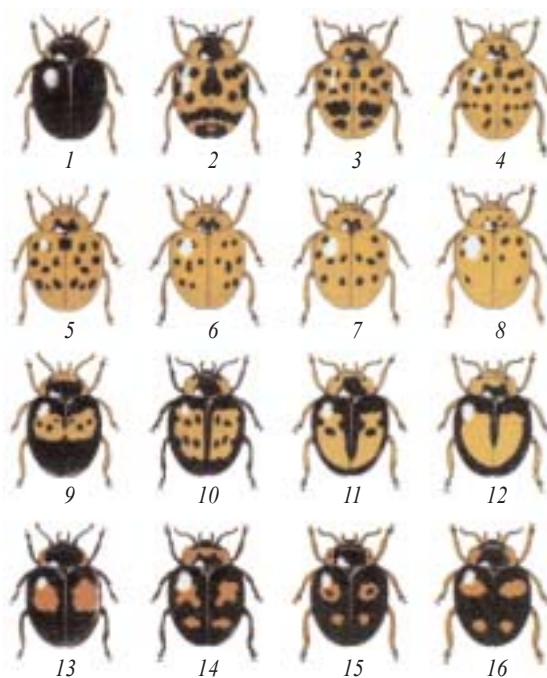


Рис.1. Полиморфизм пигментного рисунка надкрылий у божьей коровки *Harmonia axyridis*. Этот вид встречается в Сибири, Китае, Корее и Японии. Особи типа 1 преобладают в Западной и Центральной Сибири, а далее на восток популяция становится все более полиморфной, частота фенотипов 2–8 увеличивается. Особи типов 13–16 обнаружены только в популяциях Дальнего Востока. Из: [3]. Воспроизведено с разрешения Ф. Айалы и Benjamin/Cummings Publishing Company.

как полиморфизм трактуют лишь в строго генетическом смысле. Термин “полиморфный” следует также отличать от термина “политипический”, употребляемого для обозначения сложных таксономических категорий (например, политипический вид — вид, представленный двумя или более подвидами, политипический род и т.п.) Создатель концепции генетического полиморфизма английский генетик Э.Форд [5] определил это явление как “наличие в одном и том же местообитании двух или более дискретно отличающихся внутривидовых форм в таких количественных соотношениях, что самая редкая из них не может поддерживаться лишь давлением повторяющихся мутаций”.

Надо сказать, что и сама генетика как наука обязана своим возникновением именно явлению генетического полиморфизма: Грегор Мендель не смог бы открыть законы наследственности, если бы семена изучавшегося им душистого горошка не варьировали по цвету и форме.

Таким образом, индивидуальные различия между организмами контролируются аллельными генами и, следовательно, можно дать несколько иное определение полиморфизма, подразумевая под ним

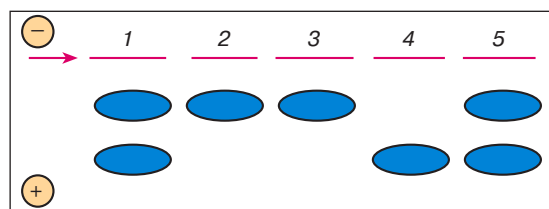
“наличие в популяции двух или более аллелей одного локуса¹, встречающихся с ощутимой частотой” [6]. Обычно на практике полиморфной считается популяция с частотой гетерозигот по некоторому локусу > 1%.

Однако многие виды внешне единообразны, мономорфны, – их гены как бы скрыты от наблюдателя и, следовательно, генетический анализ невозможен. Как преодолеть такого рода затруднение? Развитие молекулярной биологии позволяет теперь изучать генетику любого вида, опираясь на скрытые наследственные различия, “записанные” в белковых структурах организма. Эти особенности выявляются специальными процедурами: либо иммунологическими тестами, либо при электрофорезе белков. Точно такой же полиморфизм у самых различных видов обнаружен за последние 10–15 лет при изучении первичной структуры ДНК² — как ядерной, так и неядерной (например, митохондриальной), так что арсенал технических средств популяционной генетики необыкновенно расширился. Однако продолжительность и высокая стоимость ДНК-тестов пока еще ограничивают их широкое применение. Напротив, белковый полиморфизм легко выявляется при сравнительно умеренных денежных затратах на оборудование и реактивы, а общепринятая методика позволяет работать с массовым материалом (сотни образцов за день) и используется во многих лабораториях. Суть методики в следующем: кровь или экстракты различных тканей от отдельных растений или животных помещают в специальные аппараты и в нейтральных мелкопористых поддерживающих средах (гелях) сортируют молекулы в электрическом поле по заряду или другим признакам, детерминируемым наследственностью. Оказалось, что особи внутри популяции различаются составом крови, а также некоторыми особенностями строения определенных белков, и такие отличия передаются неизменными от родителей потомкам.

Достаточно посмотреть на рис. 2, где видны различия между особями нерки, *Oncorhynchus nerka* – одного из видов тихоокеанских лососей, — различия, определяемые двухаллельным геном, кодирующим синтез фермента фосфоглюкоматазы. Множественные молекулярные формы одного и того же фермента называют *изоферментами*, а генетические варианты, приведенные на рис. 2, получили название *аллозимов* (детали см.: [8]). Расшифровка схемы такова: один ген — одна полоса на электрофореграмме; разными номерами обозначены разные рыбы из одной и той же популяции. У рыб №№2–3 выявляется один ген, у

¹Локус – местоположение гена на хромосоме. В данном контексте речь идет о *генном* локусе, или просто об отдельном полиморфном гене. В современной генетической литературе слова “ген” и “локус” нередко используются как синонимы.

²Распространенное рабочее название этой изменчивости – “*полиморфизм длин рестрикционных фрагментов ДНК*” (ПДРФ).



а



б

Рис. 2. а — наследственный полиморфизм фермента фосфоглюкоматазы из мышечной ткани тихоокеанского лосося – нерки, *Oncorhynchus nerka*: № 2, 3 и 4 – гомозиготы AA и BB соответственно; № 1, 5 – гетерозиготы АВ. Электрофорез в крахмальном геле. Стрелка указывает стартовую позицию. Направление миграции молекул в электрическом поле – от катода к аноду; б — внешний вид нерки в период нерестовой миграции из океана в реки.

№4 — другой, у №1 и №5 представлены оба гена, это — гетерозиготы, то есть типы, промежуточные между двумя первыми, гомозиготными генотипами. Таким образом, с точки зрения генетики, популяция — смесь генотипов. Многие биологические особенности популяций и, прежде всего, численность и продуктивность зависят от этой их генетической структуры. Если соотношения генотипов, а точнее — *частоты генов* — в популяции неизменны в поколениях, то такая популяция устойчива. Если соотношения меняются, то говорят об изменяющейся популяции. Это — так называемые процессы микроэволюции, в самом общем виде описываемые в теории популяционной генетики математическими выражениями, приведенными на рис. 3. За время, прошедшее с конца 60-х годов, когда метод электрофореза белков стал широко использоваться в популяционных исследованиях, биохимическая наследственная изменчивость открыта уже у более чем 2000 различных видов — от микроорганизмов до человека.

Для дальнейшего понимания важно иметь представление о *панмиктической* и *подразделенной* популяциях. На рисунке 3 схематически изображена панмиктическая популяция, в которой слагающие ее особи свободно скрещиваются друг с другом. Если соблюдаются определенные условия (бесконечная численность, отсутствие средовых воздействий и др.), то панмиктическая популяция, согласно известному правилу Харди–Вайнберга, остается равновесной, стабильной в поколениях, и соотношения гомо- и гетерозиготных генотипов в ней соответствует коэффициентам разложения бинома Ньютона:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1, \quad (1)$$

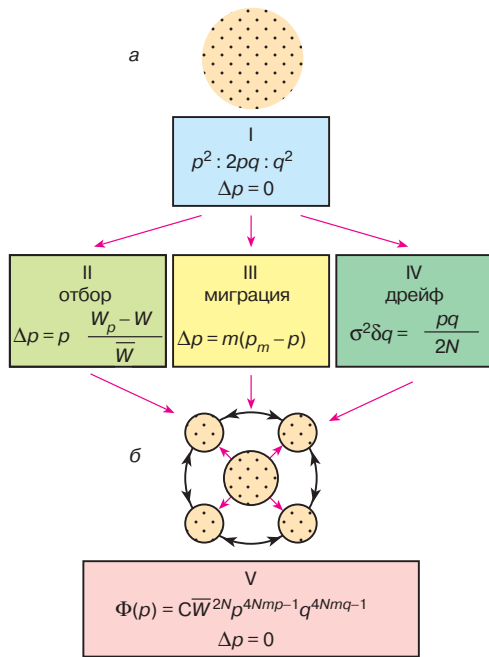


Рис.3. Основные математические модели популяционной генетики: а – панмиктическая популяция неограниченной численности, остающаяся в стабильном состоянии ($\Delta p = 0$) в отсутствие отбора (w), миграции (m) и случайного дрейфа генов (N) – так называемое правило Харди–Вайнберга, представленное формулой I, где p и q – частоты генов, случайным образом комбинирующихся в гомозиготных (p^2 , q^2) и гетерозиготных (pq) генотипах. II, III, IV – элементарные формулы для отбора, миграции и случайного дрейфа генов как основных факторов, определяющих динамику частот генов в популяциях; б – подразделенная популяция, представленная совокупностью субпопуляций, испытывающих одновременное воздействие случайного дрейфа и миграции генов, а также естественного отбора. V – математическая функция С. Райта для распределения частоты гена в такой популяции.

где p и q – частоты соответствующих аллельных генов. Такие идеальные, бесконечные, существующие вне среды популяции — лишь абстракция, поскольку в природе постоянно действуют факторы, нарушающие генотипическое равновесие. Например, может действовать *естественный отбор* и приводить к тому, что одни генотипы оставляют потомков больше, чем другие, и это вызовет изменение генетической структуры популяции. Может происходить *миграция* — приток или отток — генов, и популяция также будет менять свою генетическую характеристику. Наконец, может происходить так называемый *случайный генетический дрейф*, когда численность популяции резко падает и она “ошибается” при воспроизводстве генофонда следующего поколения. Но дрейф генов имеет место необязательно лишь при внезапном и резком сокращении численности популяции (так называемый “эффект бутылочного горлышка”). Реальные популяции вообще ограничены по численности, что создает условия для постоянного генетического дрейфа и сопутствующего ему *инбридинга* (близкородственные скрещивания).

Кроме того, и это очень важно, генетически эф-

фективная численность (N_e) популяции всегда и существенно меньше ее общей численности (N_t) уже по той простой причине, что старшие и младшие возрастные группы исключены из процесса воспроизводства. У человека, например, если обратиться к сельскому населению, величина N_e составляет примерно треть от величины N_t . У природных видов отношение N_e/N_t может быть еще меньше, порядка 0,1–0,2.

Такая репродуктивная структура способствует утрате генетического разнообразия. Однако внутри-популяционный инбридинг может компенсироваться генными миграциями, и в этом случае панмиктическая популяция трансформируется в подразделенную, то есть в совокупность *субпопуляций*, связанных миграционными взаимодействиями (рис. 3, б).

Когда центробежные (дрейф) и центростремительные (миграция) процессы взаимно уравновешивают друг друга, распределение частот генов в подразделенной популяции становится стационарным, то есть направленных генетических изменений не происходит. Если же одновременно действует *стабилизирующий отбор* (гетерозиготы приспособлены лучше гомозигот), то полиморфизм становится очень устойчивым, генетический состав подразделенной популяции оказывается неизменным на протяжении сотен и тысяч поколений. Напротив, *направленный отбор* (гетерозиготы приспособлены хуже гомозигот) приводит к нарушению устойчивости и утрате полиморфизма.

В разработку теории подразделенных популяций решающий вклад внесен американским генетиком Сьюэллом Райтом (см. [9]). Такие “*популяции популяций*” получили в отечественной литературе название *популяционных систем* [10], а за рубежом довольно широко употребляется термин “*метапопуляция*”.

Исследуем теперь, в какой мере теоретические предсказания соответствуют реальным ситуациям. Ведь хорошо известно, что многие, если не все, биологические виды представляют собой сложноструктурированные популяционные системы.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ИНТАКТНЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМАХ

Обратимся к изолированной популяции непросмыслового моллюска *Littorina squalida*, обитающего в лагуне Буссе на Южном Сахалине и имеющего рельефную субпопуляционную структуру (рис. 4). У литторины хорошо выражен полиморфизм окраски раковины, трактуемый как проявление двухаллельной системы с неполным доминированием³ (рис. 5). Так же как и у исключительно детально изученной

³Неполное доминирование или “эффект дозы гена”, когда гетерозигота Аа по фенотипу промежуточна между гомозиготными формами АА и аа.

садовой улитки *Cerpea nemoralis*, различия генотипов (фенотипов) сохраняются у ископаемых форм и, таким образом, имеется возможность исследовать их распределения в выборках из ныне живущих и древних популяций. В случае с литториной такой временной интервал составляет 4–5 тыс. лет; это соответствует примерно 2–2,5 тыс. последовательных поколений. С 1969 по 1974 годы Б.А.Калабушкиным [11] были исследованы распределения морф в трех выборках современного и в пяти выборках голоценового материала. Представленные на рис.6 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 ясные представления о системной организации популяций и провести сбор и анализ первичного материала по всем элементам популяционной структуры, то можно сделать лишь один вывод: *несмотря на изменчивость в частях, система как целое устойчиво сохраняет генофонд, унаследованный от прапопуляции.*

Аналогичные результаты были получены для различных видов животных и растений [10], а также для человека [13].

То же самое обнаружено при исследовании экспериментальных подразделенных популяций *Drosophila melanogaster* и при компьютерном моделировании генетических процессов в популяционных системах, соответствующих простейшей кольцевой ступенчатой модели, разработанной японским ученым Мотоо Кимурой [14]: при одинаковой численности панмиктической и подразделенной популяций последняя оказывается более устойчивой в смысле сохранения генетического разнообразия [16]. Так, например, к 1000-му поколению эксперимента из 10 модельных панмиктических популяций численностью 500 особей каждая “вырождаются” (то есть становятся полностью гомозиготными) 8, тогда как ни одна из подразделенных популяций той же численности не утрачивает генетического разнообразия. Если рассчитать “время жизни” панмиктических и равных им по величине подразделенных



Рис. 4. Местоположение лагуны Буссе на о. Сахалин

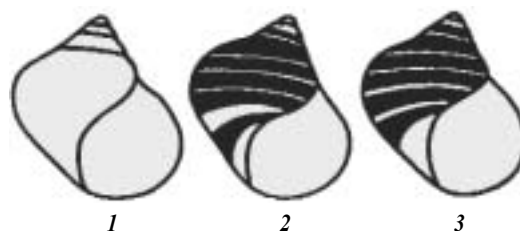


Рис.5. Полиморфизм рисунка раковины в сахалинских популяциях моллюска *Littorina squalida*. 1, 3 – гомозиготы AA и BB соответственно; 2 – гетерозигота AB. Из: [12].

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 — 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.

Этот 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 “минимальной жизнеспособной популяции” [17] может быть, благодаря внутренней фрагментации, равна всего сотням, тогда как в другом — тысячам и более особей.

Но не только стохастическая регуляция ответственна за генетическую устойчивость подразделенных популяций. Существует еще один, более важный механизм поддержания такой устойчивости — отрицательная обратная связь между эффективной численностью субпопуляции (N_e) и притоком генов в нее из

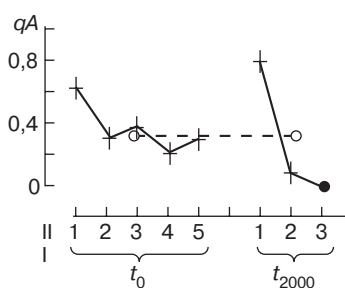


Рис.6. Стабильность частоты гена (ордината) в условном нулевом (t_0 ; $n = 479$ экз.; $q_0 = 0,293 \pm 015$) и приблизительно в двухтысячном (t_{2000} ; $n = 1252$ экз.; $q_0 = 0,280 \pm 010$) поколениях (абсцисса) всей популяционной системы моллюска *Littorina squalida* (I, светлые кружки) в сопоставлении с изменчивостью по отдельным локальностям (II, черточки, параллельные абсциссе; вертикальные черточки – удвоенные стандартные ошибки). По: [12].

общего генного пула системы: 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 *D.melanogaster*, соответствующей так называемой *островной модели* С.Райта [7]. Оказалось, что чем меньше численность “островных” субпопуляций, тем больше приток генов в них с “континента”. Затем та же зависимость была прослежена на природных популяциях других видов [18]. Обнаруженная авторегуляция означает поддержание устойчивых пропорций гомо- и гетерозиготных генотипов. Это эволюционно сложившееся отношение, характерное для естественных самовоспроизводящихся популяционных систем, может, однако, нарушаться при антропогенных воздействиях, если интенсивность и/или направление генных миграций либо 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 протяженности и разрывам (фрагментации) репродуктивных ареалов. В этих и подобных им случаях следует ожидать увеличения межпопуляционного и сокращения внутривидового генного разнообразия. Напротив, чрезмерное перемешивание и взаимодействие ранее изолированных генофондов может привести к проявлениям *аутбридинга*, то есть к снижению жизнеспособности гибридных комбинаций.

Для количественной оценки структуры генетической изменчивости в подразделенной популяции американским генетиком М.Неи [19] развита теория, связывающая внутривидовую (H_S) и межпопуляционную (G_{ST}) компоненты гетерозиготности (или, что то же, – генного разнообразия) следующими соотношениями:

$$\begin{aligned} G_{ST} &= (H_T - \bar{H}_S) / H_T, \\ H_T &= 1 - \sum \bar{p}_i^2, \\ \bar{H}_S &= 1/n \sum H_S, \\ H_S &= 1 - \sum p_{is}^2, \end{aligned} \quad (2)$$

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, H_S есть средняя гетерозиготность субпопуляции, а H_T – гетерозиготность всей подразделенной популяции, как если бы она представляла единое панмиктическое сообщество. В современных работах как внутри-, так и межпопуляционная гетерозиготность оценивается одновременно по многим полиморфным генам.

Таблица 1

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

Уровни иерархии	Показатель	Степень локальной генетической дифференциации В единицах G_{ST} В долях G_{ST-i}	
Регионы (Азия и Америка)	G_3	0,0254	34%
Субрегионы в рамках регионов	G_2	0,0237	32%
Реки в субрегионах	G_1	0,0249	34%

$G_{ST-i} = 0,074$. Оценки локальной дифференциации основаны на собственных и литературных данных о частотах генов аллозимных локусов в 45 выборках из природных популяций нерки, размножающихся в бассейнах 20-ти рек Северной Америки и Северной Азии.

Величина G_{ST} , служащая мерой локальной генетической дифференциации, есть показатель разброса, дисперсии генных частот на субпопуляционном уровне. Чем сильнее генетические различия между локальными группировками особей, тем больше G_{ST} . Одновременно соответствующим образом ведет себя и внутривидовая гетерозиготность H_S : она увеличивается, когда G_{ST} сокращается и, напротив, уменьшается, если G_{ST} растет (поскольку $H_S + G_{ST} = 100\%$ от H_T ; см. формулу (2)).

Понятно, что если бы подразделенная популяция устойчиво воспроизводила свой генофонд в последовательных поколениях, то есть процессы его дифференциации и интеграции находились бы в равновесии, как это демонстрировалось выше на примере с литториной, то и соотношение внутри- и межпопуляционной компонент генного разнообразия также оставалось бы постоянным на разных иерархических уровнях системы. И действительно, как показали наши исследования, такая авторегуляция имеет место, если условия воспроизводства популяционных генофондов не нарушены. Это можно показать на примере тихоокеанского лосося-нерки, имеющего, как известно, сложную субпопуляционную структуру, представленную несколькими естественно сложившимися уровнями иерархии (табл.1). Та же зависимость была описана и для других видов, чья пространственная дифференциация изучалась одновременно по многим генам (см. [20]).

Следовательно, в условиях естественного, ненарушенного воспроизводства видовых генофондов соотношение внутри- и межпопуляционной компонент генного разнообразия остается неизменным на разных уровнях популяционной структуры вида.

Какими же могут быть последствия антропогенных воздействий на эту структуру? Рассмотрим соответствующие данные, полученные для природных и сельскохозяйственных популяций.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИНАМИКА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ, ИСПЫТЫВАЮЩИХ АНТРОПОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

Цикл многолетних работ, выполненных на промысловых рыбах, включая лососевых, в наибольшей мере отвечает интересующей нас задаче — понять специфику микроэволюционных процессов, протекающих в популяциях при антропогенных воздействиях. Рассмотрим эти данные.

Промысел. При изучении природных рыбных популяций (стад) обнаруживается ярко выраженная гетерогенность, их дифференцированность на более мелкие, генетически отличающиеся субпопуляции. Это, например, было показано нами около 30 лет тому назад [21] для американского морского окуня *Sebastes mentella*, чьи стада обитают на больших глубинах в районах п-ва Лабрадор и о-ва Ньюфаундленд (рис. 7).

Обнаружение 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 стад, вследствие чего происходит разрушение подразделенных популяций.

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. 8), которые демонстрируют вскрытую нами цепь генетически отличающихся субпопуляций морского окуня (см. рис. 7). Понятно, что при подобном типа промысле, 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 неизменным учетом его пространственной субпопуляционной организации.

Столь на первый взгляд абстрактная схема получила прямые доказательства в изучении последствий промыслового воздействия на подразделенные популяции нерки, размножающейся в озерах Кам-

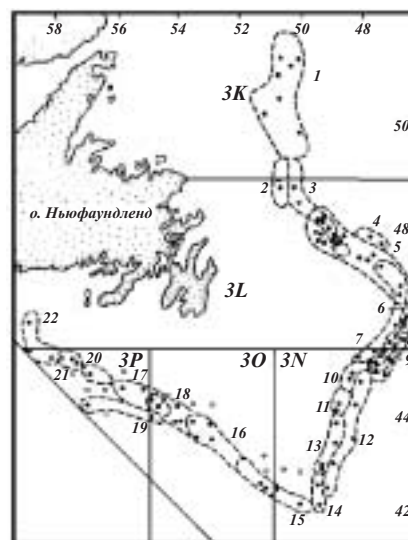


Рис. 7. Гетерогенность стада морского окуня *Sebastes mentella* Travin, обитающего на больших глубинах в районе о-ва Ньюфаундленд. Прерывистыми линиями выделены субпопуляции, слагающие структуру локального стада. Каждая субпопуляция характеризуется специфическим генотипом и своеобразными биологическими особенностями (длина тела, стадия половой зрелости, соотношение полов, численность и др.). Латинские буквы обозначают зоны международного рыболовства.

чатки (рис. 9). Важная биологическая особенность нерестовых популяций этого вида — уникальная картина изменчивости производителей по длине тела: самки характеризуются одновершинным распределением, тогда как для самцов прослеживается четко выраженная двувершинность (рис. 10). В период размножения в водоемах обнаруживаются три легко распознаваемые группы рыб: мелкие молодые самцы, старые крупные самцы и самки, занимающие промежуточное положение между двумя группами самцов по признаку “длина тела” и по возрасту. 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.

Ярким примером, иллюстрирующим это правило, может служить стадо нерки озера Дальнего (п-ов Камчатка), биология которого подробно изучена начиная с 30-х годов благодаря работам Ф.В. Крогиус [22]. Так вот, если в 30-х годах численность нерестовой части дальнеозерского стада составляла около 100 тыс. производителей, а доля каюрок среди половозрелых самцов не превышала 0,2%, то в 60–70-е годы численность производителей сократилась до 2–5 тыс., а доля каюрок увеличилась до 38%.

В чем же причина столь драматических изменений? Исследования показали, что главный фак-

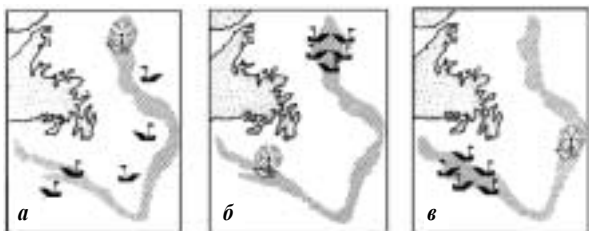


Рис.8. Примерная схема промысла морского окуня на Нью-фаундлендских банках. На рисунках можно видеть, как флотилия траулеров постоянно перемещается по ареалу в районы максимальных концентраций рыб, обнаруживаемых поисковым судном. Это приводит к неравномерному облову стада, чья субпопуляционная структура показана на предыдущем рисунке.



Рис.9. Брачная пара у нерки. Самец снизу, самка сверху. С помощью хвоста самка роет в гравии гнездо глубиной 30—40 см, куда откладывает ≈ 3000 икринок. Самец, охраняющий самку во время “строительных работ”, поливает затем икринки молоками. После оплодотворения самка засыпает икринки гравием и остается возле гнезда до самой смерти, наступающей несколькими днями позже. Как и все тихоокеанские лососи, нерка – моноциклический вид, т.е. размножается лишь раз в жизни и погибает вскоре после нереста.

тор — селективный морской промысел, из поколения в поколение нарушающий генетическую структуру стад нерки из-за непропорционального изъятия жаберными сетями крупных, более гомозиготных старых самцов. Другие рыбы, идущие на нерест и генетически отличающиеся от крупных самцов, облавливаются промыслом или равномерно (самки), или недолавливаются (мелкие самцы), что и приводит к резкому изменению исторически сложившейся популяционно-генетической структуры стада [7].

Дело в том, что в нерестовых стадах нерки существует весьма консервативная система так называемых избирательных скрещиваний. При формировании брачных пар на нерестилищах самки отдают предпочтение 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 ге-

терозиготные (гетерозисные) мелкие самцы⁴ во все большей мере передают свои гены последующим поколениям. 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

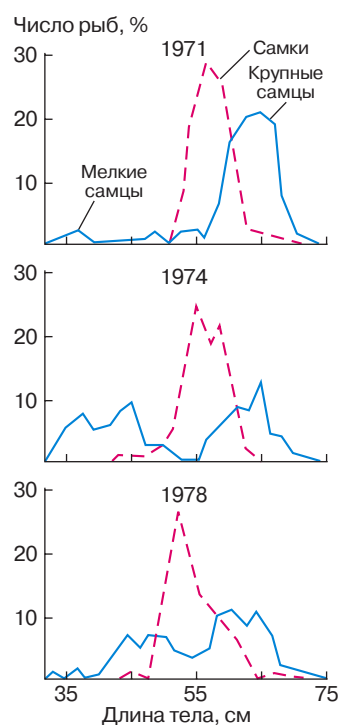


Рис.10. Изменчивость длины тела производителей тихоокеанского лосося – нерки в период нереста (оз. Азабачье, пов Камчатка): по оси абсцисс – длина тела, см; по оси ординат – частота соответствующих классов, %; сплошная линия – самцы; прерывистая линия – самки. На рисунках видно, что имеются три группы рыб, отличающихся длиной тела: крупные самцы, средние по величине самки и мелкие самцы. При этом если распределение длины тела самок остается более или менее однородным во времени, то распределение длины тела самцов сильно варьирует за счет резкого увеличения в отдельные годы количества мелких самцов (сравните, например, 1971 г. и последующие годы).

⁴Обычно гетерозисные животные характеризуются увеличенными размерами, однако у нерки это не так, поскольку рыба размножается только раз в жизни и после нереста производители погибают (моноциклическость).

в поколениях только из-за непропорционального изъятия рыб определенных генотипов.

Обнаруженные процессы свойственны не только стадам тихоокеанских лососей, но и другим видам рыб — объектам промысла [23]. Во всех до сих пор исследованных случаях картина была однотипной: измельчание промысловых стад, их 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 [20].

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, в разное время заходящих на нерест в реки или озера. Если мы воспроизводим такие системы искусственно на рыбных 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 рыбных заводах нередко игнорируется и, как следствие, нарушается структура внутри- и межвидовой генетической изменчивости.

Так, например, при сравнении природных и искусственно поддерживаемых популяций атлантических лососей — семги, *Salmo salar*, и кумжи, *Salmo trutta* — обнаруживаются два противоположно направленных процесса, связанных с перераспределением внутри- и межвидовой компонент генного разнообразия (табл. 2). У семги, воспроизводимой на рыбных заводах, межвидовая генетическая дифференциация существенно выше, а внутривидовая 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 рыбная деятельность приводит к нарастанию инбридинга, чему способствует малая численность производителей, используемых для воспроизводства, тогда как в случае с кумжей увеличение 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, что приводит к плохой выживаемости молодняка и падению численности [18].

Таблица 2

Генетическое разнообразие природных и искусственно поддерживаемых популяций лососей (по: [18])

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

Итак, наблюдается довольно однотипная картина изменений при антропогенных воздействиях на подразделенные популяции хозяйственно-ценных рыб. Практически во всех изученных случаях имеют место *неблагоприятные генетические процессы, т.е. такой тип воспроизводства видовых генофондов, при котором нарушается эволюционно сложившееся соотношение внутри- и межвидовой компонент генного разнообразия.*

Эти процессы порождаются игнорированием в хозяйственной деятельности исторически сложившейся субпопуляционной структуры. Даже рыбная практика, преследующая, казалось бы, благородную цель — искусственное воспроизводство биологических ресурсов — может приводить к нежелательным последствиям. Они связаны с перераспределением генетического разнообразия таким образом, что его внутривидовая компонента уменьшается, тогда как межвидовая нарастает. Ситуация — типичная для лососевых рыбных 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 разнообразия за счет увеличения внутривидовой гетерозиготности обнаруживается при мониторинге самовоспроизводящихся популяций — объектов промышленного рыболовства, а также при искусственном воспроизводстве атлантических лососей на рыбных заводах и при садковом выращивании [20]. Этот процесс адаптивен, однако конечный его результат — та же деградация популяций, ибо плата за адаптацию оказывается непомерно большой, например, — замена проходных (мигрирующих) высокопродуктивных популяций на малопродуктивные формы, а, кроме того, повышенная эмбриональная смертность.

Таким образом, эволюционно сложившееся соотношение внутри- и межпопуляционной компонент генетического разнообразия является оптимальным: как убыль гетерозиготности, так и ее чрезмерное нарастание неблагоприятны для нормального функционирования популяции.

Этот факт позволил нам разработать концепцию оптимального генного разнообразия как важнейшего условия благополучного существования популяций в нормально колеблющейся природной среде [7]. Зная соотношение внутри- и межгрупповой компонент наследственной изменчивости в условиях протекания процессов нормального воспроизводства либо непосредственно перед тем или иным антропогенным воздействием, мы действительно получаем уникальную возможность детально изучить генетику любой популяционной системы и разработать практические рекомендации по ее рациональному хозяйственному использованию.

Тот же подход оказывается эффективным и в приложении к сельскохозяйственным популяциям.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИНАМИКА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

На сегодняшний день наиболее надежная информация получена для сортов ячменя, *Hordeum vulgare*, возделываемых в Восточной Сибири [24], и для различных пород кур, *Gallus gallus* [25].

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

Анализ этих данных показал, 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, стародавних сортов по сравнению с современным: у первых доля разнородностей с 3–4-мя аллелями по локусу *HrdB* достигает 30%, тогда как в преобладающей части вторых обнаружены лишь один, в лучшем случае два аллеля исследованных гордеиновых локусов. Ясно, что за последние 60 лет в генотипическом составе сортов ячменя, возделываемых в Восточной Сибири, произошли значительные сдвиги, 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 более тысячи, известных во всем мире. Что касается России, то из 80 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 [25].

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 (русского) происхождения, включая диких предков домашних кур — подвид *G.g.gallus*. Анализ основывался на 16-ти локусах, кодирующих белки крови и яиц. Шесть локусов полиморфны. Путем усреднения частот аллелей, характерных для 47 изученных пород, реконструирована генетическая структура гипотетической "прапопуляции". Число аллелей на локус, как правило, оказывалось 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 и, соответственно, по числу аллелей, утраченных в сравнении с мировым генофондом [25].

Генетические "профили" прапопуляции и некоторых отечественных пород кур представлены на рис. 11. Мы видим, что одни породы имеют уникальную структуру, другие, вследствие их синтетического происхождения, похожи на прапопуляцию. К первой группе принадлежат пять популяций: орловская, первомайская, русская белая, ленинградская белая, московская; ко второй — остальные девять популяций, чьи генетические профили изображены на рис. 11.

Кроме того, обращает на себя внимание следующий важный факт: близкие к прапопуляции отечественные породы характеризуются более высоким уровнем внутрипопуляционной гетерозиготности ($H_S = 0,213$) и низкой межпопуляционной 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 девять соответствующих пород имеют мясо-яичное направление продуктивности, тогда как пять удаленных более специализированы либо в сторону яичного (напр., русская белая, московская), либо

мясного (напр., 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: селекция сопровождалась потерей внутривидового генного разнообразия. Для группы неспециализированных пород характерна противоположная тенденция — рост гетерозиготности и утрата породного своеобразия. Очевидно, что это — все те же неблагоприятные генетические процессы, отмеченные выше для природных популяций и порождаемые человеческой деятельностью.

В свете этих выводов становятся понятными те нежелательные явления, с которыми постоянно сталкиваются работники сельского хозяйства.

При создании новых сортов и пород отбор ведется преимущественно по признакам продуктивности. Однако зачастую, наряду с полезными признаками, селекционеры, сами того не ведая, отбирают и закрепляют вредные, нежелательные. Пример тому — сверхвысокомасличные сорта подсолнечника, о которых в свое время немало писали. На практике эти растения оказались неустойчивыми к болезням, и урожаи погибали на корню. Создавая новые сорта, вместе с генами высокой масличности “соотобрали” и гены позднеспелости; получился подсолнечник, созревающий под осень, в период дождей, когда условия наиболее благоприятны для развития корневой гнили... Высокая специализация сорта приводит, как указано выше, к потере внутривидового наследственного разнообразия и, соответственно, к утрате адаптивности. Избегать таких ошибок позволяет разработанная в нашем институте методика селекции и семеноводства. Она дает возможность сочетать направленный отбор по признакам продуктивности со стабилизирующим по признакам адаптивности, т.е. получать популяции, одновременно высокопродуктивные и устойчивые к неблагоприятным воздействиям среды. По этой методике, используемой с 1974 г., улучшен, например, сорт подсолнечника Енисей; он дает стабильный урожай, устойчив к капризам погоды и заболеваниям, приспособлен к возделыванию и уборке машинами. Сейчас этот сорт занимает немалые площади на полях страны и приносит хозяйствам большую выгоду (рис. 12).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Надеюсь, мне удалось показать, как теоретические и практические работы в области популяционной генетики позволяют обосновать принципы оптимальной эксплуатации природных и искусственных популяций — принципы, которыми нельзя пренебрегать, если мы хотим пользоваться биологическими ресурсами нашей планеты, не истощая их.

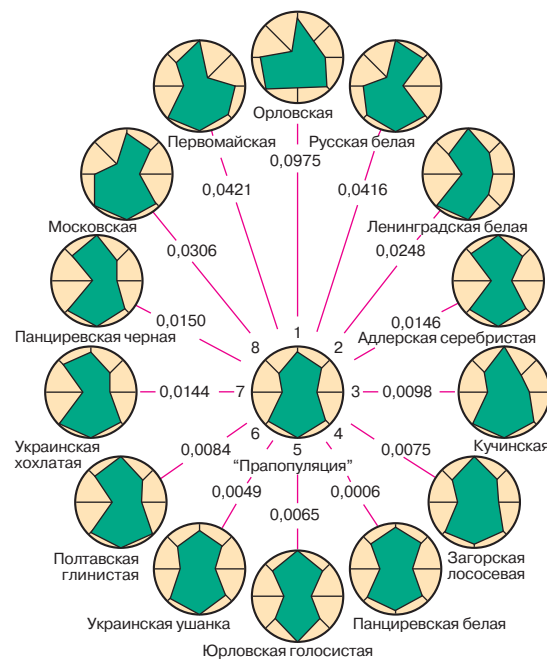


Рис.11. Генетические “портреты” отечественных пород кур и их “прапопуляции”. На радиусах отложены частоты аллельных генов, кодирующих синтез белков крови и яиц: 1 — овальбумин; 2—4 — глобулины; 5 — трансферрин; 6 — альбумин; 7, 8 — эстеразы.

Интервал частот генов: 0 — в центре круга, 1 — на периметре. На линиях, соединяющих отдельные породы с прапопуляцией, приведены оценки их генетической удаленности от предкового генофонда (“генетическое расстояние” по М. Ней). Из: [20].

Действительно, проблема рациональной промышленной эксплуатации и искусственного воспроизводства биологических ресурсов требует самого пристального внимания. Эволюционно сложившиеся уровни внутривидового наследственного 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 рыбоводных заводах. Во всех случаях непропорциональное изъятие одних генотипов и недоиспользование либо неравномерное воспроизводство других порождают неблагоприятные процессы, приводящие к снижению жизнеспособности 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.

Есть основания утверждать, что во многих случаях или, по крайней мере, в тех из них, когда внутривидовый полиморфизм сокращается, а межпопуляционная пространственная 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.



Рис.12. Сорт подсолнечника “Енисей”.

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 пересмотреть стратегию взаимодействия Человека с Природой таким образом, чтобы не разрушалась системная организация популяций, а соотношение внутри- и межпопуляционной наследственной изменчивости 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 систем, чья структура уже нарушена; 3) создание новых систем популяций в тех регионах, где существуют необходимые естественноисторические и экономические условия. Для сохранения генетического разнообразия сельскохозяйственных пород животных и сортов растений также следует опираться на популяционно-генетические принципы. 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 четверть века тому назад [10], но остался почти невостребованным. Позднее эта линия на оптимизацию взаимоотношений между человеком и природой неоднократно отстаивалась мною при различных обстоятельствах. Но, кажется, лишь совсем недавно, на известной конференции ООН в Рио-де-Жанейро (1992), аналогичный подход возобладал, воплотившись в “Конвенции о биологическом разнообразии” и в призыве к разработке стратегии “устойчивого развития”. Ее более ранний терминологический эквивалент — “модель социально-экологического оптимума” [7]. Может быть, именно сейчас впервые открывается возможность в полной мере осознать значение генетики популяций для сохранения биологического разнообразия и управления им в процессе рационального хозяйственно-

го использования. Естественным образом соответствующий раздел популяционной генетики трансформируется в *природоохранную генетику* [26].

ЛИТЕРАТУРА

1. World Conservation Strategy. Living Resource Conservation for Sustainable Development. Gland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. 1980.
2. Biodiversity. Ed. E.O. Wilson. Washington, D.C.: National Academy Press, 1988.
3. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика, т. 3. М.: Мир, 1988.
4. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
5. Ford E. Polymorphism and taxonomy. The new systematics. Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 493–513.
6. Cavalli-Sforza L.L., Bodmer W.F. The genetics of human populations. San Francisco: Freeman, 1971.
7. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. 2-е изд., перераб. М.: Наука, 1989.
8. Корочкин Л.И. Серов О.Л., Пудовкин А.И. и др. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977.
9. Ли Ч. Введение в популяционную генетику М.: Мир, 1978.
10. Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Журн. общ. биологии, 1970, т. 31, с. 507.
11. Калабушкин Б.А. Журн. общ. биологии, 1976, т. 37, с. 369.
12. Алтухов Ю.П., Калабушкин Б.А. ДАН СССР, 1974, 215, с. 1447.
13. Рычков Ю.Г. Вopr. антропологии, 1973, т. 44, с. 3.
14. Kimura M., Ohta T. Theoretical aspects of population genetics. Princeton: Princeton University Press, 1971.
15. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.
16. Алтухов Ю.П., Бланк М.Л. ДАН СССР, 1991, 219, с. 1467.
17. Сулей М. Жизнеспособность популяций М.: Мир, 1989.
18. Altukhov Yu.P., Salmenkova E.A. Aquaculture and Fisheries Management, 1994, v. 25, p. 99.
19. Nei M. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam: North-Holland Publishing Company, 1975.
20. Алтухов Ю.П. Генетика, 1995, т. 31, с. 1333.
21. Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1974.
22. Крогнус Ф.В. Биология моря, 1979, т. 3, с. 24.
23. Алтухов Ю.П. Генетика, 1994, т. 30, с. 5.
24. Поморцев А.А., Калабушкин Б.А., Ладогина М.П., Бланк М.Л. Генетика, 1994, т. 30, с. 806.
25. Моисеева И., Банникова Л., Алтухов Ю. Международный сельскохозяйственный журнал, 1993, 5–6, с. 66.
26. Conservation genetics. Eds. V.Loeschke, J.Tomiuk, S.K.Jain. Basel: Birkhauser Verlag, 1994.