

ГЕНЕТИКО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЕЗАДАПТАЦИЙ (обзор)

*А.А. Артеменков**

*Череповецкий государственный университет
(Вологодская обл., г. Череповец)

Изучено генетико-эволюционное значение дезадаптаций, которые формируются у человека в процессе жизнедеятельности. Выдвинутые в статье предположения рассмотрены в контексте идей Д.К. Беляева о дестабилизирующем отборе, в основе которого лежит повреждающий механизм действия стрессового фактора. Показано, что дезадаптивные состояния довольно часто возникают у современного человека в процессе повседневной деятельности под влиянием факторов риска. Описана роль гормонов окситоцина, кортикостерона и глюкокортикоидов в перестройке поведения животных в процессе отбора по изучаемому признаку. Кроме того, приведены новые сведения о молекулярно-генетических маркерах физиолого-биохимических состояний организма человека, о генетическом полиморфизме популяций и изменении частот аллелей в ходе мутационного процесса. Вкратце затронут вопрос о социальном значении повышенной агрессивности людей и необходимости разработки мероприятий по ее снижению в современном обществе. Рассмотрено влияние загрязнения окружающей среды на возникновение наследственных изменений у населения экологически неблагополучных регионов и, как следствие, на формирование репродуктивных нарушений и развитие эмоциональной дезадаптации у лиц, подвергшихся воздействию неблагоприятных факторов среды обитания. В связи с этим акцентируется внимание на необходимости снижения воздействия чужеродных веществ на организм человека. Также приведены сведения об участии дезадаптации в эволюционном процессе. Высказана мысль о том, что дезадаптация может являться фактором эволюции наряду с естественным отбором, дрейфом генов и изоляцией. Отмечено, что дезадаптация, потенцируясь неблагоприятными факторами среды, нарушает генетическую структуру популяций и таким образом непосредственно влияет на естественный отбор. Выдвинута гипотеза о возможном механизме отбора в популяциях по дезадаптивному признаку. В заключение намечены перспективы изучения дезадаптивных нарушений для выяснения генетико-эволюционных механизмов, протекающих в популяциях человека.

Ключевые слова: академик Д.К. Беляев, domestикация, агрессивное поведение, дестабилизирующий отбор, дезадаптация, среда обитания, генетика популяций, эволюция.

Ответственный за переписку: Артеменков Алексей Александрович, адрес: 162600, Вологодская обл., г. Череповец, ул. Луначарского, д. 5; e-mail: basis@live.ru

Для цитирования: Артеменков А.А. Генетико-физиологическое и эволюционное значение дезадаптаций (обзор) // Журн. мед.-биол. исследований. 2018. Т. 6, № 4. С. 319–331. DOI: 10.17238/issn2542-1298.2018.6.4.319

Не так давно исполнилось 100 лет со дня рождения выдающегося биолога, генетика-эволюциониста Дмитрия Константиновича Беляева. К этому событию приурочена статья В.К. Шумного [1], освещающая основные этапы жизненного пути, научное творчество и личность академика Д.К. Беляева. Главной заслугой Д.К. Беляева как ученого является то, что он раскрыл генетико-селекционные механизмы доместикации животных и сформулировал представление о дестабилизирующем отборе. Сущность его концепции дестабилизирующего отбора заключается в том, что отбор, направленный на признаки, изменчивость которых сопряжена с функциональным состоянием регуляторных систем организма, обладает дестабилизирующей функцией. Как выяснилось, генетические элементы, контролирующие нейрогуморальную регуляцию функций в организме, занимают высокое положение в иерархической структуре генома, поэтому изменение в процессе отбора этих элементов генома служит источником изменчивости признаков [2].

Важно отметить и то, что дестабилизирующий отбор происходит в условиях стресса и увеличивает размах внутривидовой изменчивости. Дестабилизация генома происходит при мощных стрессовых воздействиях, затрагивающих генетико-физиологическую систему индивидуального развития, поведение организмов и гормональную регуляцию онтогенеза. Дестабилизирующий эффект отбора, опирающийся на стрессовые воздействия и сопряженные с ним гормональные сдвиги, влияет на генетическую систему организма и генетические процессы в популяциях, тем самым значительно ускоряя эволюционный процесс [3].

Изучая проблему возникновения и развития дезадаптивных состояний у человека, мы неизбежно сталкиваемся с представлениями Д.К. Беляева о дестабилизирующем эффекте стрессового фактора, поскольку дезадаптация в нынешнем понимании рассматривается как перенапряжение адаптационных механизмов с вовлечением в процесс компенсаторно-приспособительных реакций организма. Очевидно, что

как в условиях стресса, так и при наступлении дезадаптации наблюдаются выраженная эмоционально-вегетативная неустойчивость организма и различного рода нейроэндокринные нарушения. С этих позиций медленно развивающиеся дезадаптивные состояния можно рассматривать как послестрессовые психические расстройства, находящиеся на границе нормы и патологии.

Дезадаптивные состояния часто возникают в процессе жизнедеятельности человека: в трудных жизненных ситуациях, при эмоциональных переживаниях и чрезмерных умственных и физических нагрузках, в экстремальных условиях труда. Потенцируясь экологическими и социально-психологическими факторами, дезадаптации с течением времени изменяют генетическую структуру популяций человека и, следовательно, играют немаловажную роль в запуске эволюционного процесса. В этом отношении дезадаптации и неизменные в течение длительного времени дезадаптивные состояния имеют важное генетико-эволюционное значение [4, 5].

Генетический контроль регуляторных процессов и поведения. Анализируя имеющийся обширный материал по механизмам изменчивости в процессе доместикации животных, стоит отметить, что проводимая в течение 50 лет селекция на ручное поведение к человеку привела к избирательному использованию ручными лисицами по отношению к людям двух типов звуков: кудахтанья и шумного дыхания. Селекционированные на агрессию к людям и не селекционированные (контрольные) лисицы избирательно используют по отношению к людям такие звуки, как кашель и фыркание [6].

В то же время результаты длительного (35-летнего) отбора лисиц, векторизованного на агрессивное реагирование на человека, показывают, что фенотипический ответ очевиден только первые 12 поколений. Последующий этап отбора не привел к заметному росту средней оценки агрессивности. Молекулярно-генетические данные указывают на общность генетического контроля отдельных параметров агрессии

и приручаемости или на возможность существования общих генетических мишеней для отбора в том и другом направлении [7]. В связи с этим важно отметить и то, что при помощи интервального QTL-картирования на 12-й хромосоме лисиц идентифицирован регион, наиболее тесно ассоциированный с ручным поведением. Примечательно, что он оказался гомологичным региону на 5-й хромосоме собак, который интерпретируют как регион, ответственный за раннюю domestикацию волка и его эволюционный переход в примитивную собаку [8].

В недавних исследованиях было показано, что одомашненные животные характеризуются выраженным социально-коммуникативным поведением, сниженной агрессией и стресс-ответом. Примечательно, что основным модулятором различных форм социального поведения является нейропептид окситоцин, синтезируемый нейросекреторными клетками гипоталамуса [9].

В ряде работ были предприняты попытки изучения медиаторных систем мозга для выяснения молекулярно-генетических механизмов domestикации. Полученные данные свидетельствуют об участии серотониновой системы мозга в перестройке поведения при селекции животных на низкую агрессивность к человеку. Установлено, что domestикация, превращающая агрессивное дикое животное в неагрессивное и дружелюбное, сопровождается у животных разных видов изменением молекулярных элементов, определяющих функциональную активность серотониновой системы мозга [10].

С другой стороны, изучение эффектов отбора на domestикационное поведение, стресс-реактивность и половую функцию у самцов крыс 78-го поколения показало ярко выраженное ослабление агрессии к человеку не только по сравнению с агрессивными, но и с дикими крысами. В результате отбора на агрессивность по отношению к человеку получена линия крыс, не просто сохранивших агрессию, присущую диким животным, но и обладающих ее повышенным уровнем. При этом различия в базальном уровне кортикостерона между ручными и

агрессивными животными были не столь существенны, как на более ранних этапах отбора. В то же время уровень глюкокортикоидного ответа на стресс у ручных крыс стал выше, чем у агрессивных. По морфометрическим показателям половых желез и по уровню тестостерона в крови на современном этапе селекции крыс по поведению агрессивные самцы опережают ручных. У диких самцов крыс самые высокие темпы полового развития, а уровень кортикостерона при стрессе статистически значимо выше, чем у ручных и агрессивных [11].

Кроме того, выяснено, что глюкокортикоиды прежде всего необходимы для адаптации к стрессорам. Они оказывают влияние на мозг через геномные и негеномные механизмы, которые включают как глюкокортикоидные рецепторы, так и рецепторы минералокортикоидов, непосредственно связывающиеся с ДНК. Не исключено, что глюкокортикоиды синергируют с нейротрансмиттерами, нейротрофическими факторами, половыми гормонами и другими медиаторами стресса для формирования текущих и будущих реакций организма на стрессовую среду [12].

Итак, в ходе изучения механизмов агрессивного поведения животных и человека установлено, что в основе таких поведенческих реакций лежит деятельность многофакторной системы, включающей несколько генетических ансамблей, связанных с многочисленными регуляторными взаимодействиями, на основе которых выстроена нейроэндокринная физиологическая регуляторная система. С другой стороны, большую роль в агрессивном поведении играет внешний средовой компонент, который включает как физические, так и социально-биологические характеристики среды существования особей и популяций [13].

Однако следует подчеркнуть, что индивидуальная приспособленность особей и жизнеспособность популяций определяются комплексом генетико-физиологических и этологических механизмов, реализующихся в семейных триадах при взаимодействии брачных партнеров, родителей и потомков [14].

Молекулярно-генетические механизмы дезадаптивных нарушений. Одной из проблем современной генетики является выяснение молекулярно-генетических маркеров, ассоциированных с физиолого-биохимическими состояниями организма человека. Среди них особое место занимает ген *HIF-1A*, активируемый при наступлении гипоксии. Продукт этого гена вызывает экспрессию генов *ACE*, *eNOS3*, *PAI-1*, *BDKRB2*, *EPO*, *VEGF* и *ENDT1*, играющих важную роль в адаптации к гипоксии [15]. Кроме того, обнаружено отчетливое влияние хорионического гонадотропина на трансформацию фенотипа и экспрессию гена *hTERT* Т-лимфоцитами различной степени дифференциации [16]. По всей видимости, при высокой экспрессивности вышеуказанных генов увеличивается степень тяжести гипоксического повреждения тканей всего организма, которая зависит от влияния факторов внешней среды, состояния других генов организма, а также от изменений самого аномального гена. В конечном итоге гипоксическое повреждение прежде всего чувствительных к недостатку кислорода тканей мозга значительно увеличивает риск возникновения дезадаптивных расстройств у человека.

Представляет интерес также изучение полиморфизма гена серотонинового рецептора типа 2A *5-HTR2A* и гена – переносчика серотонина *5-HTT* у лиц с невротическими психическими расстройствами. Результаты экспериментов указывают на то, что прослеживается ассоциация локуса T102C гена рецептора серотонина типа 2A *5-HTR2A* с расстройствами адаптации с преобладанием депрессивных реакций с повышенными частотами аллеля A2 и гетерозиготного генотипа A1A2 этого локуса. Диссоциативные расстройства ассоциированы с локусом A-1438-G того же гена с преобладанием гомозиготного генотипа GG над другими генотипами этого локуса. Из этого следует, что метаболизм серотонина играет ключевую роль при невротических психических расстройствах как фенотипических признаках психической дезадаптации [17]. Результаты недавних исследова-

ний свидетельствуют о том, что ассоциация полиморфизмов *TNF-α* rs1799964 и *IL-1β* rs16944 связана с множественной атрофией в популяции китайцев-ханьцев [18]. Таким образом, генетический полиморфизм, с одной стороны, подвержен приспособительным процессам, а с другой – является составной частью наследственной предрасположенности к атрофическому уменьшению объема тканей, органов, ослаблению их функций и нервно-психическим нарушениям.

Необходимо принять во внимание и тот факт, что эффекты гена моноаминоксидазы А (МАОА) связаны с возникновением насилия и асоциального поведения. Действительно, были обнаружены нелинейные взаимодействия между геном *MAOA* и насилием [19].

Повышенная агрессивность у людей приводит к социальной дезадаптации и росту преступности. В связи с этим под эгидой программ Европейского союза FP7 и H2020 для изучения различных аспектов человеческой агрессии и связанных с ними поведенческих фенотипов проводится выявление социальных причин насильственного поведения лиц, имеющих нейрофизиологическую основу к данной патологии [20].

Не исключено, что способность людей адаптироваться к условиям жизнедеятельности часто зависит от полиморфизма множественных генов генома организма человека, поскольку, как уже было указано, полиморфизм подвержен приспособительным процессам. При этом генетическая архитектура полигенных адаптаций в линиях кур Вирджинии, полученных в ходе экспериментов по искусственному отбору, включает в себя широкий спектр генетических механизмов [21].

Как известно, в результате мутационного процесса происходит изменение частот генов. Анализ имеющихся в настоящее время генетических данных позволил установить важную роль мутаций *de novo* в развитии нарушений умственной деятельности, аутизма и эпилептической энцефалопатии. Так, выявлено, что ген *STXBPI*, который кодирует белок 1 (*Munc18-1*),

контролирующий экзоцитоз синаптических пузырьков и синаптическую передачу, содержит высокую частоту мутаций *de novo*, играющих главную роль в развитии нарушений нервной системы. Указанный феномен свидетельствует о том, что синаптические нарушения возбуждающих нейронов спинального, мез-, диэнцефального и подкоркового уровней вызывают повышенную агрессивность у мышей *Stxbp1 +/-*. Все это позволяет предположить, что нормализация синаптической передачи является эффективной терапией для управления агрессивностью у пациентов с мутациями гена *STXBPI* [22].

Для прогнозирования наследственной патологии важное значение имеет изучение социальных факторов, влияющих на генетические процессы в популяциях человека. Так, изучена роль социально-демографических факторов в формировании специфики генетической компоненты и ее вклада в этиологию потери слуха [23]. Также выявлены долгосрочные (генетические) ответные реакции на высокогорную адаптацию к гипоксии [24].

Медико-экологическое значение дезадаптаций. В процессе приспособления человеческих популяций к изменяющимся условиям их существования происходит изменение структуры и функций организмов под воздействием биологических механизмов адаптации. Адаптивные морфофизиологические изменения, возникающие в результате мутаций, полезных для жизнедеятельности в новых условиях, закрепляются естественным отбором при сохранении основных генетических признаков, характеризующих человека [25].

Известно, что человеческое население подвергалось и постоянно подвергается многочисленным вредным воздействиям окружающей среды, что имеет негативные последствия для здоровья. Существует гипотеза об универсальном механизме адаптации к стрессам окружающей среды через процессы метилирования ДНК, которые могут возникать даже в пренатальном периоде развития организмов и способствуют уменьшению повреждения ДНК

[26]. Весьма любопытен тот факт, что при воздействии повреждающих факторов окружающей среды на организм человека в нем могут наблюдаться три нежелательных эффекта: 1) изменение наследственных структур; 2) патологические проявления экспрессии генов на специфические факторы среды; 3) изменение генофонда популяций как результат нарушения генетического равновесия между мутационным процессом и естественным отбором [27].

В связи с ростом химического загрязнения окружающей среды и учащением процессов химического мутагенеза в популяциях человека все чаще обсуждается проблема экологической безопасности промышленных городов. В работе [28] оценено генотоксическое влияние мутагенов на организм по цитогенетическим и медико-биологическим показателям. Выявлена корреляция между уровнем хромосомных нарушений у людей и характером их труда, связанным с вредным производством или не имеющим к нему никакого отношения. Авторы предполагают, что причина ухудшения репродуктивного здоровья горожан (по показателям частоты врожденных пороков развития, мертворождаемости и внутриутробных потерь) кроется в генетических нарушениях, возникающих с течением времени.

Не так давно изучены связи между показателями нестабильности генома и генотипом, адаптивным ответом и выраженностью эмоционального стресса в микроядерном тесте на лимфоцитах периферической крови у детей, находящихся в состоянии психологического комфорта и дезадаптации. Показано, что эффекты стресса у детей проявляются, кроме прочего, особенностями пролиферации клеток в культуре: при хронической эмоциональной дезадаптации донора чаще возникают несимметрично делящиеся клетки. В культурах крови детей, находящихся в состоянии эмоциональной дезадаптации, были выше спонтанные частоты ускоренно делящихся клеток и митотический индекс. Снижение частоты апоптоза обнаружено во всех вариантах культивирования клеток крови детей, находящихся в состоянии эмоци-

ональной дезадаптации. Начало цепи негативных изменений генома детей могло быть положено токсическими воздействиями, которые усиливали эмоциональную дезадаптацию, вызванную социальными причинами, что увеличило нестабильность и чувствительность генома [29].

Генетическая адаптация популяций человека к локальным условиям среды может проявляться возникновением новых аллелей в результате мутаций и последующим изменением частот аллелей в поколениях вследствие естественного отбора признаков, ассоциированных с этими аллелями и важных для выживания и успешной репродукции человека. На изменение частот аллелей влияют генетический дрейф и миграции [30]. В то же время авторы работы [31] считают, что аллели, способствующие адаптации в одной экологической среде обитания организмов, будут способствовать дезадаптации в других условиях.

Стоит обратить внимание на вопрос о генетическом разнообразии малых популяций животных и человека. Исследование этой проблемы имеет большое значение в условиях растущего антропогенного загрязнения среды обитания для понимания пределов реагирования видов на изменения окружающей среды и разработки мероприятий по сохранению исчезающих видов животных в малых популяциях и находящихся под угрозой исчезновения групп населения [32].

Должны существовать социальные барьеры, которые сокращают поток генов и вносят вклад в генетическую структуру популяций со сложными общественными связями, как среди животных, так и среди людей. Поэтому экстремальная генетическая структура вряд ли обусловлена исключительно изоляцией или изолированностью путем адаптации. Большинство популяций показывают относительно высокий уровень генетического разнообразия, что предполагает ограниченную роль в этих процессах генетического дрейфа. Социальные механизмы могут лежать в основе генетической структуры популяций у птиц [33].

Известно, что генетическая вариация в некоторых локусах генов, ответственных за циркадные биоритмы, может быть сформирована путем адаптации к факторам окружающей среды. В связи с этим перспективным является изучение генетических маркеров хронотипа [34]. И все же можно констатировать, что именно гормональные системы обеспечивают генетически обусловленные механизмы для определения фенотипической адаптации и дезадаптации. Гормон тестостерон активно влияет на характеристики особей, связанные с репродуктивным поведением [35].

Таким образом, разработка перспективных мероприятий по снижению воздействия чужеродной нагрузки на организм человека более чем актуальна. Большие надежды в этом направлении возлагают на возникшую новую дисциплину – эволюционную медицину, которая открывает новые горизонты в понимании причин заболеваний у людей. Мероприятия в области общественного здравоохранения могут повысить эффективность лечебно-оздоровительных мероприятий за счет включения эволюционной перспективы. В частности, эволюционные подходы дают новые возможности для решения сложных проблем глобального здоровья человека [36].

Эволюционное значение дезадаптации. Общепризнано, что адаптация является генетически детерминированным процессом и, как универсальное свойство биологических систем, проявляется на разных уровнях развития, обеспечивая выживание наиболее приспособленных особей. Согласно теории коэволюции, локальная адаптация – общее свойство всех живых организмов, в значительной степени определяющееся взаимодействием потока генов. Как известно, даже низкоорганизованные паразиты, имеющие примитивную нервную систему в виде окологлоточного нервного кольца, нервных стволов, соединенных перемычками, локально адаптированы к своим хозяевам [37].

Есть основания полагать, что эволюция человека как более высокоорганизованного

существа определяется в большей степени генетически обусловленным поведением и социальной информацией. Иначе говоря, генетически определенные фенотипы индивидуального и социального обучения совместно эволюционируют с уровнем адаптивной информации [38]. В этом отношении заслуживает внимания утверждение Дж.Б.С. Холдейна, что принцип естественного отбора может быть использован для построения математической (количественной) теории эволюции. В своих поздних работах он неоднократно обращал внимание на ситуации, в которых естественный отбор не действовал, был ограничен или работал удивительным образом [39].

Имеющиеся в нашем распоряжении данные свидетельствуют о том, что нарушение адаптивного взаимодействия человека и среды сопровождается вегетативными дисфункциями, проявляющимися астенией, нарушением сна, головными болями, функциональными нарушениями сердечно-сосудистой и дыхательной систем, расстройствами желудочно-кишечного тракта. Подобные дисфункции имеют психогенную природу и обусловлены стрессогенными факторами [40]. Действительно, к настоящему времени доказано, что различные виды стресса у человека сопровождаются активацией гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (повышением уровня кортизола в крови), что приводит к мобилизации метаболических, психофизиологических и пластических адаптационных механизмов. Недостаточная реакция с минимальным уровнем кортизола в крови указывает на дезадаптивные проявления: повышение чувства страха, психического дискомфорта, эмоционального напряжения [41].

В качестве примера участия дезадаптирующего фактора в эволюционном процессе следует привести данные недавно опубликованной статьи [42], в которой параллельная эволюция признана убедительным доказательством адаптации путем естественного отбора. Однако адаптация в сходных средах не всегда развивается одинаково, часто происходит отклонение

от какого-либо одного, преобладающего результата эволюции. Особенно важно отметить, что различные изменения могут возникнуть в результате неадаптивных (т. е. дезадаптивных) процессов и генетического дрейфа. Отклонения в параллельной эволюции являются следствием изменения условий среды обитания в сочетании с изменением потока генов. В заключение авторы делают вывод, что адаптивные и неадаптивные (дезадаптивные) процессы работают одновременно с созданием континуума параллельной эволюции.

Хорошо известно, что естественный отбор – направляющий фактор эволюции популяций. В то же время количественной мерой интенсивности процессов отбора становится приспособленность организмов, которая является величиной вклада каждого генотипа в следующее поколение. С концепцией естественного отбора согласуются данные о том, что в ходе естественного отбора могут выживать различные фенотипы, в т. ч. менее приспособленные к существованию индивиды, несущие изменения наследственных структур, для которых вероятность погибнуть в ходе отбора достаточно велика.

Заключение. Из представленных выше фактов видно, что отбор по агрессивному поведению действительно имеет место при селекции животных по отношению к человеку и при доместикации. Также было отмечено, что стабилизирующий отбор осуществляется под влиянием стресса. Разумеется, на ранних этапах развития различного рода дезадаптивных состояний у человека влияние стресса очевидно, но, как нам представляется, расстройства адаптации в основном постепенно накапливаются в организме, а затем оказывают действие в процессе жизнедеятельности. В связи с этим может быть поставлен вопрос о наследовании дезадаптивных признаков в ряду поколений. По нашему мнению, кроме основных факторов эволюции (естественного отбора, мутационного процесса, дрейфа генов и изоляции), изменяющих генетическую структуру популяций человека, в настоящее время большое значение приобретают различные непрерывно форми-

рующиеся дезадаптивные расстройства. В популяциях человека постоянно присутствуют группы людей с различными типами дезадаптации (адаптированные, частично адаптированные и дезадаптированные) [43].

Развивая теорию Д.К. Беляева о дестабилизирующей роли стресса, можно говорить о генетико-эволюционном значении дезадаптаций в популяциях человека. Если выдвигаемая нами гипотеза верна и дезадаптация, потенцируясь экологическими и социально-психологическими факторами, создает мощный стимул для запуска генетико-эволюционных процессов, то можно утверждать существование, наряду с дестабилизирующим отбором Д.К. Бе-

ляева, дезадаптирующего отбора в популяциях человека [44].

Таким образом, данные о формировании и развитии дезадаптивных нарушений у человека могут внести весомый вклад в понимание генетико-эволюционных процессов, протекающих в популяциях человека. Они могут быть использованы для долгосрочного прогноза формирования наследственной патологии, прогрессивных и дегенеративных морфофункциональных эволюционных преобразований. Предполагается, что новый дезадаптивный подход даст возможность впервые установить влияние нынешней социально-экономической среды на микроэволюционные процессы.

Список литературы

1. Шумный В.К. К 100-летию выдающегося генетика-эволюциониста академика Дмитрия Константиновича Беляева // Вавилов. журн. генетики и селекции. 2017. Т. 21, № 4. С. 387–391. DOI: 10.18699/VJ17.256
2. Захаров И.К., Гербек Ю.Э., Трапезов О.В. Дмитрий Константинович Беляев. Эволюция, сжатая во времени соизмеримо с человеческим веком // Вавилов. журн. генетики и селекции. 2012. Т. 16, № 2. С. 321–338.
3. Потапов М.А., Евсиков В.И. Теория полового отбора Ч. Дарвина и перспективы ее развития в свете эволюционных идей Д.К. Беляева // Информ. вестн. ВОГиС. 2009. Т. 13, № 2. С. 390–400.
4. Артеменков А.А. Социально-гигиенические факторы риска развития дезадаптивных расстройств у студентов // Мед. альм. 2016. № 5(45). С. 192–196.
5. Артеменков А.А. Формирование запредельных форм психических состояний в учебной деятельности // Вопр. психологии экстрем. ситуаций. 2017. № 2. С. 23–29.
6. Гоголева С.С., Володин И.А., Володина Е.В., Харламова А.В., Трут Л.Н. Влияние экспериментальной доместикации серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) на вокальное поведение // Вавилов. журн. генетики и селекции. 2017. Т. 21, № 4. С. 402–413. DOI: 10.18699/VJ17.258
7. Трут Л.Н., Харламова А.В., Владимирова А.В., Гербек Ю.Э. Об отборе лисиц на агрессивность и его контролируемых последствиях // Вавилов. журн. генетики и селекции. 2017. Т. 21, № 4. С. 392–401. DOI: 10.18699/VJ17.257
8. Трут Л.Н., Гербек Ю.Э., Харламова А.В., Гулевич Р.Г., Кукекова А.В. Доместицируемые лисицы: молекулярно-генетические механизмы, вовлекаемые в отбор по поведению // Вавилов. журн. генетики и селекции. 2013. Т. 17, № 2. С. 226–233.
9. Гербек Ю.Э., Гулевич Р.Г., Шепелева Д.В., Гриневич В.В. Окситоцин: коэволюция человека и доместичированных животных // Вавилов. журн. генетики и селекции. 2016. Т. 20, № 2. С. 220–227. DOI: 10.18699/VJ16.145
10. Попова Н.К. Доместикация и мозг: сорок лет спустя // Вавилов. журн. генетики и селекции. 2017. Т. 21, № 4. С. 414–420. DOI: 10.18699/VJ17.259
11. Прасолова Л.А., Гербек Ю.Э., Гулевич Р.Г., Шихевич С.Г., Коношенко М.Ю., Кожемякина Р.В., Оськина И.Н., Плюснина И.З. Эффекты длительного отбора по поведению на стресс-ответ и активность половой системы самцов серых крыс (*Rattus norvegicus*) // Генетика. 2014. Т. 50, № 8. С. 959–966. DOI: 10.7868/S0016675814080037
12. Gray J.D., Kogan J.F., Marrocco J., McEwen B.S. Genomic and Epigenomic Mechanisms of Glucocorticoids in the Brain // Nat. Rev. Endocrinol. 2017. Vol. 13, № 11. P. 661–673. DOI: 10.1038/nrendo.2017.97
13. Кудрявцева Н.Н., Маркель А.Л., Орлов Ю.Л. Агрессивное поведение: генетико-физиологические механизмы // Вавилов. журн. генетики и селекции. 2014. Т. 18, № 4/3. С. 1133–1155.

14. Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А. Половой отбор и роль внутрисемейных отношений в реализации адаптивного потенциала млекопитающих // Успехи соврем. биологии. 2014. Т. 134, № 4. С. 323–338.
15. Бахчеван Е.Л., Чеботарь С.В. Молекулярно-генетические маркеры адаптации к гипоксии у спортсменов // Вісник Одеського національного університету. Біологія. 2015. Т. 20, вип. 1(36). С. 69–81.
16. Rayev M.B., Zamorina S.A., Litvinova L.S., Yurova K.A., Khaziakhmatova O.G., Timganova V.P., Bochkova M.S., Kropaneva M.D., Khramtsov P.V. The Influence of Chorionic Gonadotropin on Phenotype Conversion and hTERT Gene Expression by T-Lymphocytes of Different Degrees of Differentiation // Biomed. Khim. 2017. Vol. 63, № 6. P. 539–545. DOI: 10.18097/PBMC20176306539
17. Рядовая Л.А., Гуткевич Е.В., Иванова С.А., Семке В.Я., Епанчинцева Е.М. Полиморфизм генов серотонинового обмена при невротических психических расстройствах у русских Западно-Сибирского региона // Вестн. Томск. гос. ун-та. 2009. № 319. С. 198–202.
18. Zhou X., Wang C., Chen Z., Peng Y., Peng H., Hou X., Ye W., Qiu R., Xia K., Tang B., Jiang H. Association of TNF- α rs1799964 and IL-1 β rs16944 Polymorphisms with Multiple System Atrophy in Chinese Han Population // Int. J. Neurosci. 2017. Vol. 128, № 8. P. 761–764. DOI: 10.1080/00207454.2017.1418346
19. Ouellet-Morin I., Côté S.M., Vitaro F., Hébert M., Carbonneau R., Lacourse É., Turecki G., Tremblay R.E. Effects of the MAOA Gene and Levels of Exposure to Violence on Antisocial Outcomes // Br. J. Psychiatry. 2016. Vol. 208, № 1. P. 42–48. DOI: 10.1192/bjp.bp.114.162081
20. Asherson P., Cormand B. The Genetics of Aggression: Where Are We Now? // Am. J. Med. Genet. B. Neuropsychiatr. Genet. 2016. Vol. 171, № 5. P. 559–561. DOI: 10.1002/ajmg.b.32450
21. Zan Y., Sheng Z., Lillie M., Rönnegård L., Honaker C.F., Siegel P.B., Carlborg Ö. Artificial Selection Response Due to Polygenic Adaptation from a Multilocus, Multiallelic Genetic Architecture // Mol. Biol. Evol. 2017. Vol. 34, № 10. P. 2678–2689. DOI: 10.1093/molbev/msx194
22. Miyamoto H., Shimohata A., Abe M., Mazaki E., Amano K., Suzuki T., Tatsukawa T., Itohara S., Sakimura K., Yamakawa K. Potentiation of Excitatory Synaptic Transmission Ameliorates Aggression in Mice with Stxbp1 Haploinsufficiency // Hum. Mol. Genet. 2017. Vol. 26, № 24. P. 4961–4974. DOI: 10.1093/hmg/ddx379
23. Посух О.Л., Бады-Хоо М.С., Зыцарь М.В., Михальская В.Ю., Лащин С.А., Барашков Н.А., Романов Г.П. Роль социально-демографической структуры сообществ глухих людей в распространенности наследуемых форм потери слуха // Вавилов. журн. генетики и селекции. 2016. Т. 20, № 1. С. 7–15. DOI: 10.18699/VJ16/098
24. Moore L.G. Measuring High-Altitude Adaptation // J. Appl. Physiol. (1985). 2017. Vol. 123, № 5. P. 1371–1385. DOI: 10.1152/jappphysiol.00321.2017
25. Агаджанян Н.А., Коновалова Г.М., Ожева Р.Ш., Уракова Т.Ю. Воздействие внешних факторов на формирование адаптационных реакций организма человека // Новые технологии. 2010. № 2. С. 142–144.
26. Rossnerova A., Pokorna M., Svecova V., Sram R.J., Topinka J., Zölzer F., Rossner P. Jr. Adaptation of the Human Population to the Environment: Current Knowledge, Clues from Czech Cytogenetic and “Omics” Biomonitoring Studies and Possible Mechanisms // Mutat. Res. 2017. Vol. 773. P. 188–203. DOI: 10.1016/j.mrrev.2017.07.002
27. Бочков Н.П. Экологическая генетика человека // Экол. генетика. 2003. Т. 1, № 1. С. 16–21.
28. Бобылева Л.А. Химический мутагенез и проблемы экологической безопасности населения промышленных городов // Соврем. наукоём. технологии. 2015. № 12. С. 590–594.
29. Ингель Ф.И. Перспективы использования микроядерного теста на лимфоцитах крови человека, культивируемых в условиях цитокинетического блока. Ч. 2. Факторы среды и индивидуальные особенности в системе оценки нестабильности генома человека. Дополнительные возможности теста. Методика проведения экспериментов и цитогенетического анализа // Экол. генетика. 2006. Т. 4, № 4. С. 38–53.
30. Боринская С.А., Янковский Н.К. Генетика и геномика человека. Популяции и этносы в пространстве и времени: эволюционные и медицинские аспекты // Вавилов. журн. генетики и селекции. 2013. Т. 17, № 4/2. С. 930–942.
31. Bono L.M., Smith L.B. Jr., Pfennig D.W., Burch C.L. The Emergence of Performance Trade-Offs During Local Adaptation: Insights from Experimental Evolution // Mol. Ecol. 2017. Vol. 26, № 7. P. 1720–1733. DOI: 10.1111/mec.13979
32. Fraser D.J. Genetic Diversity of Small Populations: Not Always “Doom and Gloom”? // Mol. Ecol. 2017. Vol. 26, № 23. P. 6499–6501. DOI: 10.1111/mec.14371
33. Kaiser T.S., Poehn B., Szkiba D., Preussner M., Sedlazeck F.J., Zrim A., Neumann T., Nguyen L.T., Betancourt A.J., Hummel T., Vogel H., Dorner S., Heyd F., von Haeseler A., Tessmar-Raible K. The Genomic Basis of Circadian and Circalunar Timing Adaptations in a Midge // Nature. 2016. Vol. 540, № 7631. P. 69–73. DOI: 10.1038/nature20151

34. *Putilov A.A., Dorokhov V.B., Poluektov M.G.* How Have Our Clocks Evolved? Adaptive and Demographic History of the Out-of-African Dispersal Told by Polymorphic Loci in Circadian Genes // *Chronobiol. Int.* 2018. Vol. 35, № 4. P. 511–522. DOI: 10.1080/07420528.2017.1417314
35. *Mokkonen M., Koskela E., Mappes T., Mills S.C.* Evolutionary Conflict Between Maternal and Paternal Interests: Integration with Evolutionary Endocrinology // *Integr. Comp. Biol.* 2016. Vol. 56, № 2. P. 146–158. DOI: 10.1093/icb/icw053
36. *Wells J.C.K., Nesse R.M., Sear R., Johnstone R.A., Stearns S.C.* Evolutionary Public Health: Introducing the Concept // *Lancet.* 2017. Vol. 390, № 10093. P. 500–509. DOI: 10.1016/S0140-6736(17)30572-X
37. *Ridenhour B.J., Nuismer S.L.* Polygenic Traits and Parasite Local Adaptation // *Evolution.* 2007. Vol. 61, № 2. P. 368–376.
38. *Mullon C., Lehmann L.* Invasion Fitness for Gene-Culture Co-Evolution in Family-Structured Populations and an Application to Cumulative Culture Under Vertical Transmission // *Theor. Popul. Biol.* 2017. № 116. P. 33–46. DOI: 10.1016/j.tpb.2017.06.003
39. *Rao V.* Haldane's View of Natural Selection // *J. Genet.* 2017. Vol. 96, № 5. P. 765–772.
40. *Финогенко Е.И.* Вегетативные нарушения как критерий дезадаптивных состояний студентов вуза // *Вестн. Иркут. гос. техн. ун-та.* 2015. № 4(99). С. 341–345.
41. *Красильникова В.А., Колесникова В.В., Хаснулин В.И., Селятицкая В.Г., Дороганов А.О.* Влияние дизадаптивных расстройств на метаболические и эндокринные проявления психоэмоционального стресса у студентов Тывы // *Мир науки, культуры, образования.* 2010. № 5(24). С. 286–289.
42. *Stuart Y.E., Veen T., Weber J.N., Hanson D., Ravinet M., Lohman B.K., Thompson C.J., Tasneem T., Doggett A., Izen R., Ahmed N., Barrett R.D.H., Hendry A.P., Peichel C.L., Bolnick D.I.* Contrasting Effects of Environment and Genetics Generate a Continuum of Parallel Evolution // *Nat. Ecol. Evol.* 2017. Vol. 1, № 6. Art. № 158. DOI: 10.1038/s41559-017-0158
43. *Артеменков А.А.* Тип психофизической дезадаптации как критерий донозологической диагностики здоровья населения // *Здоровье населения и среда обитания.* 2012. № 4(229). С. 38–40.
44. *Артеменков А.А.* Дезадаптация как фактор эволюционного развития в популяциях человека // *Науч. обозрение. Реферат. журн.* 2017. № 1. С. 5–16.

References

1. Shumnyy V.K. K 100-letiyu vydayushchegosya genetika-evolyutsionista akademika Dmitriya Konstantinovicha Belyaeva [To the Centenary of the Birth of Outstanding Evolutionist Dmitri Konstantinovich Belyaev]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*, 2017, vol. 21, no. 4, pp. 387–391. DOI: 10.18699/VJ17.256
2. Zakharov I.K., Gerbek Yu.E., Trapezov O.V. Dmitriy Konstantinovich Belyaev. Evolyutsiya, szhataya vo vremeni soizmerimo s chelovecheskim vekom [Dmitriy Konstantinovich Belyaev: Evolution Compressed to a Human Lifetime]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*, 2012, vol. 16, no. 2, pp. 321–338.
3. Potapov M.A., Evsikov V.I. Teoriya polovogo otbora Ch. Darvina i perspektivy ee razvitiya v svete evolyutsionnykh idey D.K. Belyaeva [Darwin's Theory of Sexual Selection and the Prospects of Its Development from the Standpoint of D.K. Belyaev's Evolutionary Concepts]. *Informatsionnyy vestnik VOGiS*, 2009, vol. 13, no. 2, pp. 390–400.
4. Artemenkov A.A. Sotsial'no-gigienicheskie faktory riska razvitiya dezadaptivnykh rasstroystv u studentov [Social and Hygiene Risk Factors of the Development of Disadaptation Disorders of Students]. *Meditsinskiy al'manakh*, 2016, no. 5, pp. 192–196.
5. Artemenkov A.A. Formirovanie zapredel'nykh form psikhicheskikh sostoyaniy v uchebnoy deyatel'nosti [Formation of Identity Forms of Psychic States in Educational Activity]. *Voprosy psikhologii ekstremal'nykh situatsiy*, 2017, no. 2, pp. 23–29.
6. Gogoleva S.S., Volodin I.A., Volodina E.V., Kharlamova A.V., Trut L.N. Vliyaniye eksperimental'noy domestikatsii serebristo-chermykh lisits (*Vulpes vulpes*) na vokal'noe povedeniye [Effects of Experimental Domestication of Silver Foxes (*Vulpes vulpes*) on Vocal Behaviour]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*, 2017, vol. 21, no. 4, pp. 402–413. DOI: 10.18699/VJ17.258
7. Trut L.N., Kharlamova A.V., Vladimirova A.V., Gerbek Yu.E. Ob otbore lisits na agressivnost' i ego korrelirovannykh posledstviyakh [On selection of Foxes for Enhanced Aggressiveness and Its Correlated Implications]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*, 2017, vol. 21, no. 4, pp. 392–401. DOI: 10.18699/VJ17.257

8. Trut L.N., Gerbek Yu.E., Kharlamova A.V., Gulevich R.G., Kukekova A.V. Domesticationsruemye lisitsy: molekulyarno-geneticheskie mekhanizmy, vovlekaemye v otbor po povedeniyu [Fox Domestication: Molecular Mechanisms Involved in Selection for Behavior]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*, 2013, vol. 17, no. 2, pp. 226–233.
9. Gerbek Yu.E., Gulevich R.G., Shepeleva D.V., Grinevich V.V. Oksitotsin: koevolyutsiya cheloveka i domestitsirovannykh zhyvotnykh [Oxytocin: Co-Evolution of Human and Domesticated Animals]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*, 2016, vol. 20, no. 2, pp. 220–227. DOI: 10.18699/VJ16.145
10. Popova N.K. Domestikatsiya i mozg: sorok let spustya [The Domestication and the Brain: Forty Years After]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*, 2017, vol. 21, no. 4, pp. 414–420. DOI: 10.18699/VJ17.259
11. Prasolova L.A., Gerbek Y.E., Gulevich R.G., Shikhevich C.G., Konoshenko M.Y., Kozhemyakina R.V., Oskina I.N., Plyusnina I.Z. The Effects of Prolonged Selection for Behavior on the Stress Response and Activity of the Reproductive System of Male Grey Mice (*Rattus norvegicus*). *Russ. J. Genet.*, 2014, vol. 50, no. 8, pp. 846–852. DOI: 10.7868/S0016675814080037
12. Gray J.D., Kogan J.F., Marrocco J., McEwen B.S. Genomic and Epigenomic Mechanisms of Glucocorticoids in the Brain. *Nat. Rev. Endocrinol.*, 2017, vol. 13, no. 11, pp. 661–673. DOI: 10.1038/nrendo.2017.97
13. Kudryavtseva N.N., Markel' A.L., Orlov Yu.L. Agressivnoe povedenie: genetiko-fiziologicheskie mekhanizmy [Aggressive Behavior: Genetic and Physiological Mechanisms]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*, 2014, vol. 18, no. 4/3, pp. 1133–1155.
14. Evsikov V.I., Nazarova G.G., Potapov M.A. Polovoy otbor i rol' vnutrisemeynykh otnosheniy v realizatsii adaptivnogo potentsiala mlekipitayushchikh [Sexual Selection and the Role of Intrafamily Relations in Implementation of the Adaptive Potential in Mammals]. *Uspekhi sovremennoy biologii*, 2014, vol. 134, no. 4, pp. 323–338.
15. Bakhchevan E.L., Chebotar' S.V. Molekulyarno-geneticheskie markery adaptatsii k gipoksii u sportsmenov [Molecular Markers to Hypoxia in Sportsmen]. *Visnik Odes'kogo natsional'nogo universitetu. Biologiya*, 2015, vol. 20, no. 1, pp. 69–81.
16. Rayev M.B., Zamorina S.A., Litvinova L.S., Yurova K.A., Khaziakhmatova O.G., Timganova V.P., Bochkova M.S., Kropaneva M.D., Khrantsov P.V. The Influence of Chorionic Gonadotropin on Phenotype Conversion and hTERT Gene Expression by T-Lymphocytes of Different Degrees of Differentiation. *Biomed. Khim.*, 2017, vol. 63, no. 6, pp. 539–545. DOI: 10.18097/PBMC20176306539
17. Ryadovaya L.A., Gutkevich E.V., Ivanova S.A., Semke V.Ya., Epanchintseva E.M. Polimorfizm genov serotoninovogo obmena pri nevroticheskikh psikhicheskikh rasstroystvakh u russkikh Zapadno-Sibirskogo regiona [Polymorphism of Genes of Serotonin Exchange at Russian Patients with Neurotic, Stress-Related Disorders from Western Siberia]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2009, no. 319, pp. 198–202.
18. Zhou X., Wang C., Chen Z., Peng Y., Peng H., Hou X., Ye W., Qiu R., Xia K., Tang B., Jiang H. Association of TNF- α rs1799964 and IL-1 β rs16944 Polymorphisms with Multiple System Atrophy in Chinese Han Population. *Int. J. Neurosci.*, 2017, vol. 128, no. 8, pp. 761–764. DOI: 10.1080/00207454.2017.1418346
19. Ouellet-Morin I., Côté S.M., Vitaro F., Hébert M., Carbonneau R., Lacourse É., Turecki G., Tremblay R.E. Effects of the MAOA Gene and Levels of Exposure to Violence on Antisocial Outcomes. *Br. J. Psychiatry*, 2016, vol. 208, no. 1, pp. 42–48. DOI: 10.1192/bjp.bp.114.162081
20. Asherson P., Cormand B. The Genetics of Aggression: Where Are We Now? *Am. J. Med. Genet. B. Neuropsychiatr. Genet.*, 2016, vol. 171, no. 5, pp. 559–561. DOI: 10.1002/ajmg.b.32450
21. Zan Y., Sheng Z., Lillie M., Rönnegård L., Honaker C.F., Siegel P.B., Carlborg Ö. Artificial Selection Response Due to Polygenic Adaptation from a Multilocus, Multiallelic Genetic Architecture. *Mol. Biol. Evol.*, 2017, vol. 34, no. 10, pp. 2678–2689. DOI: 10.1093/molbev/msx194
22. Miyamoto H., Shimohata A., Abe M., Mazaki E., Amano K., Suzuki T., Tatsukawa T., Itoharu S., Sakimura K., Yamakawa K. Potentiation of Excitatory Synaptic Transmission Ameliorates Aggression in Mice with Stxbp1 Haploinsufficiency. *Hum. Mol. Genet.*, 2017, vol. 26, no. 24, pp. 4961–4974. DOI: 10.1093/hmg/ddx379
23. Posukh O.L., Bady-Khoo M.S., Zytzar' M.V., Mikhal'skaya V.Yu., Lashin S.A., Barashkov N.A., Romanov G.P. Rol' sotsial'no-demograficheskoy struktury soobshchestv glukhikh lyudey v rasprostranennosti nasleduemyykh form poteri slukha [Impact of Socio-Demographic Structure of the Deaf People Communities in Prevalence of Hereditary Hearing Loss]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*, 2016, vol. 20, no. 1, pp. 7–15. DOI: 10.18699/VJ16/098
24. Moore L.G. Measuring High-Altitude Adaptation. *J. Appl. Physiol. (1985)*, 2017, vol. 123, no. 5, pp. 1371–1385. DOI: 10.1152/jappphysiol.00321.2017

25. Agadzhanian N.A., Konovalova G.M., Ozheva R.Sh., Urakova T.Yu. Vozdeystvie vneshnikh faktorov na formirovaniye adaptatsionnykh reaktsiy organizma cheloveka [The Effect of External Factors on the Formation of Adaptive Reactions in Human Body]. *Novye tekhnologii*, 2010, no. 2, pp. 142–144.
26. Rossnerova A., Pokorna M., Svecova V., Sram R.J., Topinka J., Zölzer F., Rossner P. Jr. Adaptation of the Human Population to the Environment: Current Knowledge, Clues from Czech Cytogenetic and “Omics” Biomonitoring Studies and Possible Mechanisms. *Mutat. Res.*, 2017, vol. 773, pp. 188–203. DOI: 10.1016/j.mrrev.2017.07.002
27. Bochkov N.P. Ekologicheskaya genetika cheloveka [Ecological Genetics of the Human]. *Ekologicheskaya genetika*, 2003, vol. 1, no. 1, pp. 16–21.
28. Bobyleva L.A. Khimicheskii mutagenez i problemy ekologicheskoy bezopasnosti naseleniya promyshlennykh gorodov [Chemical Mutagenesis and the Problems of Ecological Safety of Population of Industrial Cities]. *Sovremennye naukoemkie tekhnologii*, 2015, no. 12, pp. 590–594.
29. Ingel' F.I. Perspektivy ispol'zovaniya mikroyadernogo testa na limfotsitakh krovi cheloveka, kul'tiviruemykh v usloviyakh tsitokineticheskogo bloka. Ch. 2. Faktory srede i individual'nye osobennosti v sisteme otsenki nestabil'nosti genoma cheloveka. Dopolnitel'nye vozmozhnosti testa. Metodika provedeniya eksperimentov i tsitogeneticheskogo analiza [Perspectives of Micronuclear Test in Human Lymphocytes Cultivated in Cytogenetic Block Conditions. Part 2. Environmental Factors and Individual Features in System of Evaluation of Human Genome Instability. Additional Capability of the Test. The Technique for Cytogenetic Analysis]. *Ekologicheskaya genetika*, 2006, vol. 4, no. 4, pp. 38–53.
30. Borinskaya S.A., Yankovskiy N.K. Genetika i genomika cheloveka. Populyatsii i etnosy v prostranstve i vremeni: evolyutsionnye i meditsinskie aspekty [Human Genetics and Genomics. Populations and Ethnoses in Space and Time: Evolutionary and Medical Aspects]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii*, 2013, vol. 17, no. 4/2, pp. 930–942.
31. Bono L.M., Smith L.B. Jr., Pfennig D.W., Burch C.L. The Emergence of Performance Trade-Offs During Local Adaptation: Insights from Experimental Evolution. *Mol. Ecol.*, 2017, vol. 26, no. 7, pp. 1720–1733. DOI: 10.1111/mec.13979
32. Fraser D.J. Genetic Diversity of Small Populations: Not Always “Doom and Gloom”? *Mol. Ecol.*, 2017, vol. 26, no. 23, pp. 6499–6501. DOI: 10.1111/mec.14371
33. Kaiser T.S., Poehn B., Szkiba D., Preussner M., Sedlazeck F.J., Zrim A., Neumann T., Nguyen L.T., Betancourt A.J., Hummel T., Vogel H., Dorner S., Heyd F., von Haeseler A., Tessmar-Raible K. The Genomic Basis of Circadian and Circalunar Timing Adaptations in a Midge. *Nature*, 2016, vol. 540, no. 7631, pp. 69–73. DOI: 10.1038/nature20151
34. Putilov A.A., Dorokhov V.B., Poluektov M.G. How Have Our Clocks Evolved? Adaptive and Demographic History of the Out-of-African Dispersal Told by Polymorphic Loci in Circadian Genes. *Chronobiol. Int.*, 2018, vol. 35, no. 4, pp. 511–522. DOI: 10.1080/07420528.2017.1417314
35. Morkonen M., Koskela E., Mappes T., Mills S.C. Evolutionary Conflict Between Maternal and Paternal Interests: Integration with Evolutionary Endocrinology. *Integr. Comp. Biol.*, 2016, vol. 56, no. 2, pp. 146–158. DOI: 10.1093/icb/icw053
36. Wells J.C.K., Nesse R.M., Sear R., Johnstone R.A., Stearns S.C. Evolutionary Public Health: Introducing the Concept. *Lancet*, 2017, vol. 390, no. 10093, pp. 500–509. DOI: 10.1016/S0140-6736(17)30572-X
37. Ridenhour B.J., Nuismer S.L. Polygenic Traits and Parasite Local Adaptation. *Evolution*, 2007, vol. 61, no. 2, pp. 368–376.
38. Mullon C., Lehmann L. Invasion Fitness for Gene-Culture Co-Evolution in Family-Structured Populations and an Application to Cumulative Culture Under Vertical Transmission. *Theor. Popul. Biol.*, 2017, no. 116, pp. 33–46. DOI: 10.1016/j.tpb.2017.06.003
39. Rao V. Haldane's View of Natural Selection. *J. Genet.*, 2017, vol. 96, no. 5, pp. 765–772.
40. Finogenko E.I. Vegetativnye narusheniya kak kriteriy dezadaptivnykh sostoyaniy studentov vuza [Autonomic Dysfunctions as a Criterion of University Students' Maladaptive States]. *Vestnik Irkutskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2015, no. 4, pp. 341–345.
41. Krasil'nikova V.A., Kolesnikova V.V., Khasnulin V.I., Selyatitskaya V.G., Doroganov A.O. Vliyanie dizadaptivnykh rasstroystv na metabolicheskie i endokrinnye proyavleniya psikhoemotsional'nogo stressa u studentov Tyvy [Influence of Dysadaptation Disorders on Metabolic and Endocrine Displays of Psychoemotional Stress for Students of Tyva]. *Mir nauki, kul'tury, obrazovaniya*, 2010, no. 5, pp. 286–289.
42. Stuart Y.E., Veen T., Weber J.N., Hanson D., Ravinet M., Lohman B.K., Thompson C.J., Tasneem T., Doggett A., Izen R., Ahmed N., Barrett R.D.H., Hendry A.P., Peichel C.L., Bolnick D.I. Contrasting Effects of Environment and Genetics Generate a Continuum of Parallel Evolution. *Nat. Ecol. Evol.*, 2017, vol. 1, no. 6. Art. no. 158. DOI: 10.1038/s41559-017-0158

43. Artemenkov A.A. Tip psikhofizicheskoy dezadaptatsii kak kriteriy donozologicheskoy diagnostiki zdorov'ya naseleniya [Type of Psychophysical Maladaptation as a Criterion of Prenosological Diagnostics of Population Health]. *Zdorov'e naseleniya i sreda obitaniya*, 2012, no. 4, pp. 38–40.

44. Artemenkov A.A. Dezadaptatsiya kak faktor evolyutsionnogo razvitiya v populyatsiyakh cheloveka [Disadaptation as a Factor of Evolution Development in Human Populations]. *Nauchnoe obozrenie. Referativnyy zhurnal*, 2017, no. 1, pp. 5–16.

DOI: 10.17238/issn2542-1298.2018.6.4.319

*Aleksey A. Artemenkov**

*Cherepovets State University
(Cherepovets, Russian Federation)

GENETIC, PHYSIOLOGICAL, AND EVOLUTIONARY SIGNIFICANCE OF MALADAPTATION (Review)

This article studies the genetic and evolutionary significance of maladaptations that occur during a person's life. The hypotheses formulated in the paper are considered in the context of D.K. Belyaev's ideas about destabilizing selection that is based on the damaging mechanism of stress factors. It is shown that nowadays maladaptive states quite frequently develop in humans in the course of their daily life under the influence of risk factors. The article describes the role of oxytocin, corticosterone and glucocorticoids in the changes in animal behaviour during the selection process. In addition, new data is provided on the molecular-genetic markers of physiological and biochemical states of the human body, as well as on the genetic polymorphism of populations and on the changes in allele frequencies in the course of mutation. Further, the paper touches upon the social impact of increased aggressiveness in humans and the need for new measures in order to reduce it. In addition, the article covers the effect of environmental pollution on the occurrence of hereditary changes in the population of ecologically disadvantaged regions, leading to reproductive disorders and emotional maladaptation in those exposed to adverse environmental factors. Thus, it is pointed out that the impact of foreign substances on the human body needs to be reduced. At the same time, the article provides data on the role of maladaptation in the evolutionary process. It is suggested that maladaptation can be an evolutionary factor along with natural selection, genetic drift, and isolation. As noted in the paper, maladaptation, being potentiated by unfavourable environmental factors, disrupts the genetic structure of populations and thus directly affects natural selection. A hypothesis is suggested that there can be a selection mechanism in populations on the basis of maladaptation. In conclusion, the author outlines the prospects of studying maladaptive disorders for elucidating the genetic and evolutionary mechanisms taking place in human populations.

Keywords: *academician D.K. Belyaev, domestication, aggressive behaviour, destabilizing selection, maladaptation, habitat, population genetics, evolution.*

Поступила 10.05.2018

Received 10 May 2018

Corresponding author: Aleksey Artemenkov, *address:* ul. Lunacharskogo 5, Cherepovets, 162600, Vologodskaya obl., Russian Federation; *e-mail:* basis@live.ru

For citation: Artemenkov A.A. Genetic, Physiological, and Evolutionary Significance of Maladaptation (Review). *Journal of Medical and Biological Research*, 2018, vol. 6, no. 4, pp. 319–331. DOI: 10.17238/issn2542-1298.2018.6.4.319