

УДК 591.612:57.024:575.82

ДОМСТИКАЦИЯ КАК САМОЕ РАННЕЕ ИНТЕЛЛЕКТУАЛЬНОЕ ДОСТИЖЕНИЕ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА

© 2013 г. **О.В. Трапезов**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия,
e-mail: trapezov@bionet.ru

Поступила в редакцию 10 мая 2013 г. Принята к публикации 1 ноября 2013 г.

И сказал мне Ангел: что ты дивишься?
Я скажу тебе тайну зверя.

Откр. 17:7

КОГДА НАЧАЛОСЬ ОДОМАШНИВАНИЕ ДИКИХ ЖИВОТНЫХ?

Около 15 тысячелетий назад, не зная понятия «эксперимент» и вообще располагая довольно ограниченным запасом слов, человечество приступило к величайшему биологическому опыту. Речь идет об одомашнивании животных и растений (доместикации) как процессе их исторического преобразования из диких в домашние. Это был первый этап науки и технологии в истории человечества, обеспечивший человека мощными продуцентами – породами животных, сортами растений и штаммами микроорганизмов.

И хотя сегодня достижения научно-технического прогресса значительно расширили рамки человеческих возможностей, тем не менее, механизмы этого процесса во многом загадочны, до сих пор они бросают вызов научной мысли.

Ученые прибегают к помощи всесильной генетики, но даже изученные ныне генетические механизмы не в состоянии пока ответить на вопросы: почему столь высоки темпы изменения домашних животных, откуда такое невообразимое количество их пород? Проблема остается открытой, хотя в свое время именно она привлекла внимание Ч. Дарвина и послу-

жила одним из стимулов к созданию теории естественного отбора.

Вопрос о том, когда началось одомашнивание диких животных, поднимается давно (Афанасьев, 1968, 1972). Чтобы на него ответить, необходимо обратиться к событию 15-тысячелетней давности; когда ледяной покров в Северном полушарии начал таять и уступать место лесам и степям; когда в убогих первобытных стойбищах, заваленных костями и другими отбросами, уже маячили тени предков домашних собак, а вокруг поселений начали складываться синантропная флора и фауна. Это пришлось на завершающий этап палеолитической эпохи – финал плейстоцена и ранние стадии голоцена, и венчающий докерамический период человеческой истории. Именно этот период относят к началу «неолитической революции» – переходу от собирательства и охоты к доместикации диких животных и растений, ведь 99,5 % времени из почти 2 млн лет пребывания на Земле человек занимался охотой и собирательством (Массон, 1996; Токарева, Чубур, 1997).

С той давней поры дикий животный и растительный мир является ареной нескончаемых экспериментов по одомашниванию, позволивших создать более 6 200 пород различных видов животных, а число сортов основных распространенных культурных растений (пшеницы, риса, кукурузы, бананов, хлопчатника и др.)

оценивается в сотни и даже тысячи по отдельным видам. Так, например, существует более 4000 сортов пшеницы, еще более значительно число сортов декоративных растений – тюльпанов, гладиолусов, бугенвиллий, роз и др. (The Global Strategy ..., 1999).

Поэтому происхождение домашних животных, как и происхождение культурных растений, уже более полутора веков является традиционной главой эволюционной биологии.

Считается, что переход от собирательства к возделыванию растений (их доместикации) произошел в мезолите (Bar-Yosef, 2002; Гончаров и др., 2007). Но если пересчитать число введенных в культуру растений и животных, живущих сейчас рядом с человеком и так или иначе служащих ему, то удивительно, как мало их одомашнено! На сегодня всего около 40 видов domestiцированных растений обеспечивают наш основной белковый и энергетический баланс и только 8 видов основных злаковых растений составляют 66 % продовольственного потенциала человечества. Из многих сотен тысяч видов высших растений в настоящее время domestiцировано в целом порядка 200 (Шумный, 1999).

Животных одомашнено также немного. Из многочисленных хищных представители лишь двух семейств – собака и кошка; непарнокопытных тоже два – осел и лошадь; парнокопытных и мозолоногих больше – корова, коза, овца, свинья, як, верблюд, лама, буйвол, олень; из зайцеобразных – лишь кролик; два насекомых – шелковичный червь и пчела; два обитателя вод – карп и золотая рыбка; более всего птиц – куры, утки, гуси, индюшки, цесарки, голуби, канарейки, японский перепел.

В течение XX века началась доместикация пушных зверей: лисиц, песцов, енотовидных собак, норок, хорьков, соболей, нутрий, сурков, шиншиллы (Колдаева, 2007).

Все эволюционные последствия одомашнивания наиболее ярко видны на примере собак, ископаемые костные останки которых оцениваются в 12–15 тыс. лет тому назад (Clutton-Brock, 1999; Savolainen, 2006). Достоверность нахождения истинно собачьих останков увеличивается начиная с 9 тыс. лет до н. э. – с этого времени их уже находят по всему миру. Собака – не только первый одомашненный вид, ее также

справедливо считают вершиной эволюционных преобразований, которым подверглись домашние животные. Поэтому характеризовать доместикацию как эволюционную научную проблему и иллюстрировать разные аспекты ее решения нагляднее всего на собаках (Трут, 2007).

В первую очередь глубокое наследственное преобразование у собак претерпело поведение: исчезли злобное отношение к человеку и страх перед ним, все поведение их основывается на доверии, привязанности и преданности. Собака приобрела целый комплекс новых способов коммуникации с человеком, уникальную способность понимать социальные сигналы человека (жесты, взгляды, слова) и использовать эти социальные подсказки в процессе адаптации к антропогенной среде. Возникла также широкая изменчивость других форм поведения, благодаря которым собаки работают пастухами, сторожами, охотниками, несут службу в уголовном розыске, помогают инвалидам быть социально адаптированными (Postel-Vinay, 2004).

Как удалось человеку оторвать от древа волчьей природы росток и «вынянчить» из него собаку – антагониста волка и верного друга людей? Что сделало собаку такой? Что происходило в течение ее тысячелетней эволюции? Ведь мутационная скорость большинства функциональных генов оценивается как 10^{-5} мутаций на гамету на поколение (Hartl, Clark, 1997). Весьма дискуссионна и роль стохастических процессов в создании огромного разнообразия пород собак.

О ПРЕДРАСПОЛОЖЕННОСТИ К ДОМЕСТИКАЦИИ И СЦЕНАРИИ ДОМЕСТИКАЦИИ

Существуют разные сценарии начала доместикации. В одних из них инициатива одомашнивания принадлежала человеку, на самых начальных этапах исторической доместикации диких животных решающую роль играл бессознательный отбор: человек сохранял наиболее контактных животных и пренебрегал другими без осознанного намерения изменить генетическую природу животных (Wistmann, 1977). В других мыслимых сценариях отдельные представители диких животных сами начинали осваивать новую экологическую нишу вблизи стоянок первобытного человека, т. е. происходи-

ла их «самодоместикация». Но каким бы ни был исторический сценарий начала domestikации, вполне вероятно, что это были достаточно редкие, не проявлявшие агрессивности к человеку или страха особи (Трут, 2007).

Многие исследователи процесса domestikации придавали большое значение поведения животных для их успешного одомашнивания. В условиях неволи, при которых животное оказывается на расстоянии вытянутой руки человека, способность адаптироваться к его присутствию является наиболее важным фактором. Вероятно, одним из широко применяемых прямых и эффективных способов осуществления самых первых шагов domestikации явилось пленение детенышей диких животных, у которых формировалась сильная привязанность к человеку в критические периоды импринтинга или социализации. Косвенным подтверждением этой мысли может служить предположение, основанное на наблюдении Ч. Дарвина о том, что первобытные люди во всех частях света могли без труда успешно приручать и выращивать диких животных (Дарвин, 1951. С. 759). В то же время бесспорно и то, что на самых начальных этапах domestikации решающую роль играл бессознательный отбор.

Изучение ранней domestikации традиционно основывается на косвенных данных. Основным источником для него служат археологические и культурно-исторические материалы, по которым трудно воссоздать начальный период одомашнивания. И все же смоделировать процесс domestikации в длительных экспериментах возможно, при вовлечении в него новых видов. При этом главным критерием возможности одомашнивания изначально дикого вида будет служить успешность его размножения в новой для него стрессующей антропогенной среде, когда дистанция между диким животным и человеком сокращается до расстояния вытянутой руки. Ведь в природной среде поведение диких животных при контакте с человеком характеризуется, как правило, «дистанцией избегания» (Geist, 1971).

Какие зримые черты сопровождают процесс domestikации животных? *Все одомашненные животные в той или иной степени изменили форму тела, окраску и поведение. Даже начальная стадия одомашнивания сразу что-то*

меняет в облике животных. Похож ли дикий белый карась на красного цвета рыбу вуалехвост, уже не способную выжить в среде, где обитает его дикий родственник. В окраске домашних животных обычно наблюдается неправильное распределение пятен различного цвета. Этого никогда не бывает у диких животных, у которых либо однотонная окраска, либо строго закономерное распределение седины в виде «серебра», полос или пятен. Однотонная окраска диких животных оказывается генетически весьма сложно обусловленной, и в основе ее развития лежит чрезвычайно сложный механизм, закономерно распределяющий различные пигменты по длине волоса. При одомашнивании диких животных в ряду поколений идет ускоренное накопление мутаций, приводящее к дезорганизации этого механизма, что обуславливает появление на их волосяном покрове пегостей. Некоторых домашних животных селекционная фантазия человека настолько «изуродовала», что в их облике трудно уловить черты дикого предка.

Возникает вопрос: что представляет собой способность или предрасположенность диких видов к domestikации? Определяется ли она только генетически, или животные, плененные в раннем возрасте, импринтируются путем ассоциации себя в определенном сообществе (Дарвин, 1951. С. 759)?

Следует уделить внимание рассмотрению поведения как одного из важнейших механизмов взаимодействия организма со средой. В начале адаптационного процесса именно поведение играет наиболее существенную роль. Первой попыткой адаптации организма к изменившимся условиям биотической или абиотической среды практически всегда является поведенческая реакция.

Для анализа генетических эффектов domestikации на поведение (так же, как и на другие морфологические и физиологические признаки) используются в основном два подхода: 1) сравнение существующих диких и домашних представителей определенных видов; 2) прослеживание в ряду поколений изменений в популяциях диких животных, попавших в условия разведения в неволе без направленного отбора по поведению.

Сравнение нынешних домашних животных с их дикими сородичами недостаточно надежно,

поскольку не до конца выяснена родословная большинства доместицированных видов (Numms, 1972). К тому же некоторые дикие предки ныне существующих домашних видов вымерли. Даже если и существует дикая предковая популяция, ее фенотипические характеристики невозможно экстраполировать на весь вид, а существование огромного количества пород одомашненных видов и географическое разнообразие существующих популяций осложняют выбор представителей для сравнительного изучения (Betty, 1978). Хотя к настоящему времени накоплен большой экспериментальный материал, пока нет достаточного объема информации о том, как происходили формообразовательные процессы в ходе доместикации, в лучшем случае только выявлены различия между дикими и домашними популяциями (Price, 1984).

В противоположность сравнительному методу пролонгированный подход при разведении в условиях неволи изъятых из природных популяций особей диких видов способен дать больше информации относительно эффектов доместикации и тех генетических механизмов, которые сопровождают ее ход. При этом открывается возможность регистрации изменений поведения и других фенотипических свойств в ряду поколений, для того чтобы выяснить, с какой скоростью идет доместикация при разных векторах искусственного отбора (Connor, 2005).

Наиболее показательным примером пролонгированного подхода является история доместикации пушных зверей, из которой известно, чем руководствовались первые звероводы, чтобы ответить на вопросы: какие звери были взяты человеком в культуру первыми? – Это были красные лисицы, которых начали содержать в неволе еще в XVII веке монахи Соловецкого монастыря. Где шел отбор? – Он связан с центрами доместикации лисиц, песцов, норок, соболей и нутрий в Северной Америке и России. С какой скоростью шел отбор? – Он связан с темпами доместикационных преобразований различных видов одомашниваемых пушных зверей, подробно зафиксированными в племенных книгах. Точно известно, по каким признакам преимущественно шел отбор, каковы его темпы, интенсивность, напряженность и направление (Афанасьев, 1968, 1972).

В дополнение к пролонгированному подходу в исследовании процесса доместикации была предпринята попытка выделить «гены доместикации», под которыми понимались плейотропные эффекты на поведение генов, затрагивающих окраску волосяного покрова. К примеру, было обнаружено, что ручное поведение у содержащихся в условиях вивария норвежских крыс связано с рецессивным аллелем *neaguti* (*black*), гомозиготность по которому обеспечивает лучшую приручаемость по сравнению с крысами *aguti* (Keeler, 1942). Позже этот же эффект был зафиксирован у лисиц разных окрасочных форм, выращиваемых в условиях звероводческих ферм. Было показано, что дистанция избегания, проявляемая по отношению к человеку лисицами, была обратной по отношению к количеству мутантных аллелей окраски в генотипе (Keeler, 1975).

В последние годы достигнут прогресс в исследованиях молекулярных механизмов доместикации.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОЦЕССА ДОМСТИКАЦИИ

Чарлз Дарвин (Darwin, 1859; Дарвин, 1867) говорил, что доместикация – это гораздо большее, чем обычное приручение диких животных, попавших в условия пленения. Одомашнивание – это не только разведение животных в неволе, помимо целенаправленной работы и бессознательного отбора животных, оно часто сопровождается увеличением показателей размножения, изменением пропорций органов и частей тела; у домашних животных вырабатываются сложные формы поведения; они беспрекословно подчиняются человеку и служат ему: например собаки могут пасти стада, охотиться, выслеживать, сторожить. По этим критериям все, что мы видим на животноводческих фермах или на сельском подворье, – существа домашние, в том числе и пчелы.

Со временем, уже в 1875 г., Дарвин рассматривает доместикацию как форму эволюционного процесса или видообразования, где большую роль играет искусственная, а не естественная селекция.

После Дарвина целая плеяда исследователей, отечественных и зарубежных, пытались

дать определение понятию «одомашнивание», исследуя палеонтологические и культурно-исторические материалы, проводя сравнение домашних животных с ныне живущими в природе их дикими сородичами.

Первая русская монография «Происхождение домашних животных» выпускника Московского университета, (сына зоолога и антрополога А.П. Богданова) биолога и животновода Еллия Анатольевича Богданова (1872–1931) вышла в 1914 г. в книгоиздательстве студентов Московского сельскохозяйственного института (Богданов, 1914). Следом в 1916 г. под таким же названием («Происхождение домашних животных») выходит книга крупнейшего русского генетика XX в., основателя первой в России кафедры генетики приват-доцента Санкт-Петербургского университета Юрия Александровича Филипченко (1882–1930) (Филипченко, 1916).

Для того чтобы дикое животное сделалось домашним, оно должно оставаться плодовитым при резко изменившихся условиях существования: в условиях специфического кормления, ограниченности занимаемой территории, снижения двигательной активности, а главное, в условиях присутствия человека на коротком расстоянии (Zeder, 2006). Иными словами, одомашнивание представляет собой процесс, при котором популяция животных адаптируется к антропогенной среде посредством комбинации генетических изменений (Ratner, Voice, 1975).

Американский генетик из Гарвардского университета Clyde Edgar Keeler (1900–1994) видел в процессе одомашнивания эффекты так называемых «*генов одомашнивания*» у отдельных особей в дикой популяции, под которыми понимаются плейотропные эффекты на поведение генов, затрагивающих окраску меха. В 1940-е, 1960-е и 1970-е годы он проводил большие исследования на американских зверофермах по выяснению связи между окраской меха и предрасположенностью к одомашниванию у лисиц, песцов и норок (Keeler, 1975).

В дальнейшем исследователи выделили следующие эффекты одомашнивания.

1. В основе всех изменений одомашниваемых диких животных лежит отбор, производимый исключительно по воле человека.

2. Наиболее важным признаком, приведшим к «ключевым» изменениям одомашниваемых

животных, является успешность размножения в антропогенных условиях. Примером тому служат результаты более чем полувекового разведения в неволе серебристо-черных лисиц. Если в 1933 г. их потенциальная плодовитость составляла 4,93 щенка на одну самку, то к 2003 г. она возросла в два раза и достигла $7,91 \pm 0,66$ желтых тел беременности (Чекалова, 2007). Показатели размножения совсем еще недавно дикого соболя в условиях клеточного разведения изменились еще значительно: если в 1932 г. количество зарегистрированных щенков на одну основную самку составило всего лишь 0,03 щенка, то через 5 лет – 1,62, а в 1940 г. – почти 2 щенка (Казакова, Докукин, 2003). В 2006 г. показатели размножения по салтыковскому типу соболей достигли почти 2,9 щенка (Сайдинов, 2008).

3. У одомашниваемых животных резко усиливаются темпы и размах изменчивости по самым разным признакам.

4. В ходе одомашнивания регистрируется появление *de novo* признаков, не встречавшихся в прежней эволюционной истории, но гомологичных по своему характеру с ранее одомашненными видами (рис. 1).

5. Появление эффекта ювенилизации развития, проявляющейся в сохранении во взрослом состоянии признаков, свойственных молодым растущим особям. Такое сохранение ювенильных признаков у взрослых особей в биологии называют неотенией. Так, в многолетнем одомашнивательном эксперименте Д.К. Беляева и Л.Н. Трут показано, что сдвиги временных параметров развития при отборе на приручаемость носят неотенические черты: замедляется развитие некоторых поведенческих и соматических признаков (сохранение щенячьего поведения во взрослом состоянии, висячие щенячьи уши у взрослых животных, свернутый в кольцо хвост, расширенная и укороченная мопсообразная морда) при ускоренном половом созревании (Трут, 2007).

В анализе процессов стихийной промышленной одомашнивания *серебристо-черных* лисиц зафиксировано, что в фермерских популяциях этих пушных зверей постоянно возрастает доля половозрелых особей с «нежной» конституцией, сохраняющих экстерьер, свойственный молодым неполовозрелым лисятам 2–4-месячного



Рис. 1. В ходе доместикации американской норки регистрируется появление *de novo* окрасочных новшеств доминантной и полудоминантной природы, не встречавшихся в прежней эволюционной истории этого вида.

Слева – норка стандартной окраски дикого типа; справа – норка, несущая полудоминантную мутацию окраски меха.

возраста (Шумилина, 2007). Показано, что в ходе промышленной доместикации американских норок (она составляет уже 75 генераций) четко регистрируется неотенический эффект в виде задержки развития: у норчат в фермерских популяциях в сравнении с дикими сородичами половой диморфизм по живой массе тела обнаруживается на 40 дней позже – лишь в 50-дневном возрасте (Федорова, 2009).

Еще в 1933 г. Н.К. Кольцов в своей статье «Проблемы прогрессивной эволюции» показал широкую распространенность явлений неотении в животном царстве, а спустя 10 лет специалист по эволюционной морфологии и филогении высших растений А.Л. Тахтаджян показал роль неотении в происхождении высших растений, в том числе и цветковых (Кольцов, 1933; Тахтаджян, 1943). Неотения как механизм доместикации выявлена у таких важнейших для человечества хлебных злаков, как пшеница, одомашненные формы которой характеризуются наследственно закрепленной незавершенностью онтогенеза, его остановкой на одной из поздних фаз развития. Так, у

одомашненных голозерных видов пшеницы образование отдельного слоя в сочленениях колосового стержня прекращается в самом начале, колос при последующем созревании оказывается настолько прочным, что обеспечивает его неосыпаемость. А слабая суберинизация клеточных оболочек дерматогена колосковых чешуй обеспечивает легкий вымолот зерновок (Goncharov *et al.*, 2008).

6. У одомашниваемых животных появился так называемый «доместикационный синдром» – чрезмерное развитие у них некоторых полезных для человека признаков (Hammer, 1984). Несмотря на относительно короткие по эволюционным меркам временные сроки, разводимые в неволе пушные звери значительно отличаются по структуре опушения, окраске меха, размеру тела и морфологически от своих диких прародителей (см. рис. 1). Большинство признаков одомашниваемых пушных зверей, так ценимых человеком, в естественных условиях бесполезны для диких, более того, даже вредны.

В литературе, особенно зарубежной, признаки или их выраженность, по которым одомаш-

ненные виды отличаются от диких, называют «признаками, обусловленными domestikацией» (domestication related traits) (Ross-Ibarra, 2005).

7. У одомашненных животных утрачивается сезонность размножения, исчезает зависимость от фотопериодических условий, отсутствует приспособленность к определенному ритму суточной активности.

8. Среди одомашниваемых пушных зверей клеточного разведения (их domestikация насчитывает около 100 лет) американская норка (*Mustela vison* Schreber, 1777) в короткие исторические сроки не только распространилась с территории Северной Америки по странам северного полушария: США, Канаде, Европе, России, Монголии, Китаю, Японии, но и проникла в умеренную зону южного полушария: Аргентину, ЮАР (Mink Production, 1985). Она заняла в Евразии пространство от Ирландии до Камчатки; от Мурманского Заполярья до Узбекистана и Китая. Подобную распространённость при domestikации получили и сорта культурных растений. Так, голозерный гексаплоидный вид *мягкая пшеница* ($2n = 42$) заполнил все континенты, кроме Антарктиды. Она возделывается на всем пространстве от Северного полярного круга (в Скандинавии) до Огненной Земли и поднялась в Гималаях до высоты 4 тыс. метров над уровнем моря и служит одной из основных продовольственных культур для трети населения планеты. Только тропическая зона разрывает на две части сплошной ареал пшениц, приуроченный к умеренным климатическим поясам обоих полушарий.

ШКОЛА АКАДЕМИКА Д.К. БЕЛЯЕВА

В конце 1950-х–начале 1960-х годов под руководством академика Д.К. Беляева (1917–1985) в Новосибирске формируется школа, заложившая принципиально новое направление в изучении генетико-эволюционных механизмов domestikации. Была предложена новая парадигма – новый оригинальный подход, позволяющий ускорить темпы одомашнивания, соизмерив их с продолжительностью человеческой жизни, и благодаря этому увидеть исходные моменты в domestikационных преобразованиях диких животных (Беляев, 1972, 1974, 1979, 1981, 1983; Belyaev, 1969, 1979). Благодаря уникальному экс-

перименту по воспроизведению самого процесса domestikации и важным эволюционным выводам, которые были сделаны на основе анализа этих экспериментов, имя Д.К. Беляева вошло в историю мировой биологической науки.

Биологическую сущность domestikации Беляев рассматривал, прежде всего, как *наследственное изменение поведения* животных в условиях разведения в неволе (без этого domestikация немыслима), а многие морфофизиологические преобразования домашних животных – как коррелированные ответы на эти изменения. Коль скоро изменение поведения животных в процессе одомашнивания явилось результатом отбора, то можно говорить о *генетической компоненте*, лежащей в основе domestikации (Belyaev, Khvostova, 1974). Однако при этом Беляев имел в виду не те тривиальные коррелированные ответы, которые наблюдаются при отборе по любому количественному признаку и которые вполне объяснимы в традиционных рамках количественной генетики (Falconer, 1960, 1981). Он предполагал, что в условиях domestikации существенную роль играет наследственное изменение поведения, при котором происходит элиминация комплекса эмоционально отрицательных, агрессивных реакций на человека, свойственных диким животным, и наследственно формируются эмоционально положительные реакции на него, характерные для домашних животных. Он говорил о тех законах коррелятивной изменчивости, которые Ч. Дарвин с особенной ссылкой на domestikацию называл «таинственными» (Дарвин, 1951. С. 53) по той причине, что они вызывают слишком сложную цепь биологических последствий (Belyaev, 1969, 1979). В 15-м издании Британской энциклопедии (Encyclopaedia Britannica. Стр. 936–942) Д.К. Беляевым дано определение понятия «domestikация» (Belyaev, Khvostova, 1974). Это же определение domestikации изложено в докладе Д.К. Беляева «Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при domestikации», сделанном им на XIV Международном генетическом конгрессе и опубликованном в журнале американской генетической ассоциации «The Journal of Heredity» (Belyaev, 1979).

К работе по экспериментальному воспроизведению процесса domestikации Д.К. Беляев

приступил в начале 1950-х годов, избрав в качестве объекта серебристо-черных лисиц. Опорной базой для первых опытов послужило одно из звероводческих хозяйств Эстонии – «Кохила» (впоследствии «Салатагузе»), где Дмитрий Константинович встретил не только понимание, но и активнейшую поддержку со стороны всего коллектива и особенно главного зоотехника Нины Федоровны Сорокиной (Беляев, Ивонин, 1951). А в полном объеме отбор животных по поведению развернулся в 1958 г. в зверосовхозе «Лесной» Алтайского края с последующей передислокацией уникального поголовья лисиц на специальную экспериментальную звероферму Института цитологии и генетики в новосибирском Академгородке.

Именно в тот период подключилась к этой работе и успешно продолжает ее вести выпускница кафедры высшей нервной деятельности Московского государственного университета Людмила Николаевна Трут (Trut, 1999; Трут, 2006).

За чрезвычайно короткое время экспериментального процесса воспроизведения доместикации в сопоставлении с тысячелетними историческими сроками одомашнивания известных нам животных были получены уникальные данные. В ходе целенаправленного отбора на доместикационное поведение зафиксирована перестройка целого комплекса приспособительных сезонных биологических функций, причем в том же направлении, в каком изменились эти функции у домашних животных. Природа дикого зверя не устояла, не смогла удержать своих, казалось бы, незыблемых позиций под напором доместикационного эффекта. Какие же рычаги приводят в действие этот могучий эффект? Д.К. Беляев высказал мысль: изменение поведения не может проходить бесследно для нервно-эндокринных механизмов, определяющих гормональный статус организма. Впервые в мире началось изучение действия эндокринных механизмов у животных, отбираемых в зависимости от характера оборонительного поведения по отношению к человеку. На протяжении нескольких лет у каждого животного периодически проводился анализ крови, в общей сложности тысячи проб. И на этот тысячекратно повторенный вопрос организмы животных дали однозначный ответ: при отборе на ручное

поведение происходит отбор именно тех генов, которые определяют менее агрессивную реакцию по отношению к человеку. Эти гены, в свою очередь, влияют на характер импульсов, зарождающихся в нервной системе и передающихся в гормональный аппарат. А перестройка этого аппарата есть следствие перестройки наследственных функций.

В начале 1960-х годов Д.К. Беляев высказал мысль о том, что для понимания механизма возникновения коррелятивных признаков необходимо искать регуляторы, контролирующие процесс доместикации (Беляев и др., 1971). Этими регуляторами являются нервная и гормональная системы. Впервые было установлено, что селекция на доместикационный тип поведения сопровождается изменениями метаболизма регулирующих агрессивность классических медиаторов мозга, серотонина и катехоламинов; меняет реакцию на стресс и функциональную активность половых гормонов (Попова, 2002. С. 109–110). В поиске влияния регулярного отбора по поведению животных на жизненно важные функции организма, в особенности на репродуктивную, Д.К. Беляев особое внимание придавал функциональной организации хромосом, благодаря которой осуществляется переход от активного состояния гена к неактивному и наоборот (Кикнадзе, 2002. С. 98–99). В сентябре 1979 г. Д.К. Беляев излагает свои работы по поведению и поведенческой селекции лисиц в большом докладе в Шотландии, в Эдинбурге, на Международной этологической конференции в присутствии знаменитых этологов Нико Тинбергена и Конрада Лоренца. Доклад вызвал оживленную дискуссию и большой резонанс (Аргутинская, 2002. С. 271).

Одомашнивание – процесс сложный. В нем играют свою роль и мутации (на сегодня понятие «мутация» объединяет весьма разнородные по своим механизмам события (Инге-Вечтомов, 2005)): и рекомбинации генов, и скрытый резерв наследственности, и прямой эффект отбора. Действие этого механизма проверяется и находит подтверждение на других пушных зверях, например на американских норках (*Neovison vison*). У ручных норок эффекты интенсивного отбора на одомашнивание идут по той же схеме, что и у лисиц, только поведение иное, чем у собак. У норок ручное поведение, созданное

селекционным путем, близко, скорее, к поведению домашних кошек (рис. 2).

Первым ответом отбора американской норки на одомашнивание (как и в аналогичном доместикационном эксперименте с лисицами) явилось изменение однородности исходной стандартной окраски мехового покрова в виде появления обширной белой пятнистости (пегостей). При этом также наблюдается удивительный окрасочный параллелизм с другими ранее одомашненными видами (рис. 3) (Трапезов, 1997).

Причем наследование такого доместикационного признака, как «проявление белой пятнистости или пегостей на меховом покрове зверей», в большинстве случаев часто бывает очень сложно обусловлено.

СТРЕССИРУЕМОСТЬ И СТРЕССОУСТОЙЧИВОСТЬ В ДОМЕСТИКАЦИИ

В 1970-х годах модельные эксперименты Д.К. Беляева показывали, что резкие изменения среды при попадании диких животных в неволю, провоцируя состояние стресса, мобилизуют в популяциях животных скрытую генетическую изменчивость. Например, можно ли считать такой признак, как проявление белой пятнистости (пегостей) на воло-



Рис. 2. Одомашненная норка.

сяном покрове в ходе доместикации самых разных таксономических групп животных (рис. 4), нейтральным, не адаптивным? Вряд ли, ведь он вполне может быть сцеплен в наследовании с адаптивным признаком – устойчивостью к психоэмоциональному стрессу, проживанию в условиях неволи, успешному размножению изначально диких животных (внезапно оказавшихся по эволюционным меркам) в условиях антропогенной среды на расстоянии вытянутой руки человека.



Рис. 3. Фенотипический параллелизм в окраске одомашненной американской норки в сравнении с другими исторически ранее одомашненными видами.

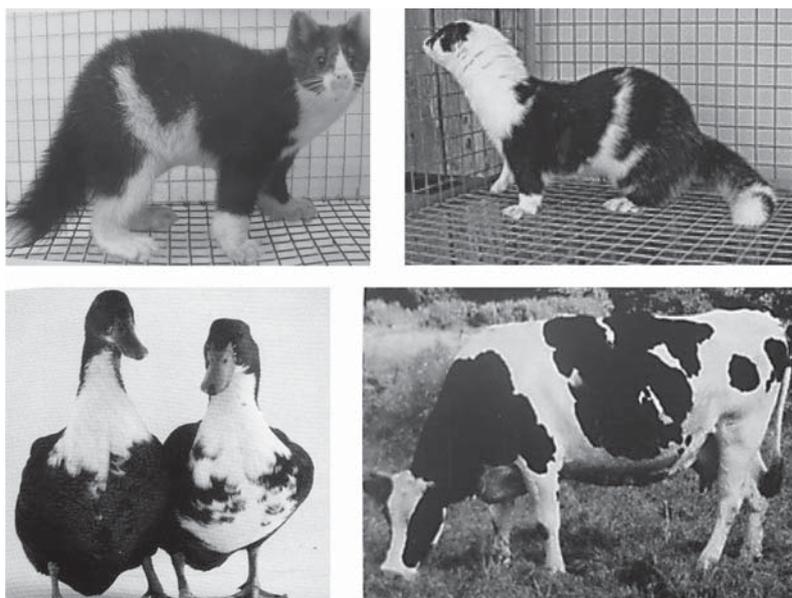


Рис. 4. Сходство в фенотипической изменчивости (наличие белой пятнистости) в условиях доместикации у видов, далеких по происхождению.

Конечно, внешнее сходство в расцветке волосяного покрова у совершенно отдаленных в таксономическом отношении видов, вовлеченных в процесс доместикации (рис. 4), не дает нам оснований судить о сходстве генотипического порядка. Но исходя из поразительного сходства в фенотипической изменчивости, обусловленной единством процесса доместикации у видов, достаточно далеких по происхождению, можно подразумевать наличие специфической генной компоненты, подпадающей под давление одного и того же вектора отбора.

Мы можем говорить наряду со спецификой видов и родов о наличии у них общей генной компоненты – «генов доместикации», а точнее «генов стрессоустойчивости», обеспечивающих в условиях доместикации устойчивость к психоэмоциональному стрессу, терпимость к пребыванию в условиях антропогенной среды.

И как одно из следствий такого отбора на одомашнивание у видов, вновь вовлекаемых в процесс доместикации, можно предсказать появление таких же окрасок волосяного покрова, как и у животных, одомашненных в исторически более ранние сроки, подобно тому как периодическая система Менделеева дает возможность предсказывать существование пока неизвестных элементов (см. рис. 3, 4).

ЛИТЕРАТУРА

- Аргутинская С.В. Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. 284 с.
- Афанасьев В.А. Изменения пушных зверей под влиянием одомашнивания // Совещ., посвящ. 100-летию выхода в свет книги Ч. Дарвина «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания» (1868). 18–20 декабря 1968 г. Изд-во Московского гос. ун-та, 1968. Тез. докл. С. 23–28.
- Афанасьев В.А. Изменение пушных зверей при разведении в клетках // Проблемы доместикации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 33–37.
- Беляев Д.К. Генетические аспекты доместикации животных // Проблемы доместикации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 39–45.
- Беляев Д.К. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Л.: Наука, 1974. С. 76.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации // Природа. 1979. № 2. С. 36–45.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор доместикации // Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука, 1981. С. 53–66.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970 годы) / Ред. С.Р. Миклулинский, Ю.И. Полянский. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. С. 266–277.
- Беляев Д.К., Ивонин Ф.М. Улучшить племенную работу в зверосовхозах // Каракулеводство и звероводство. 1951. № 5. С. 39–45.
- Беляев Д.К., Науменко Е.В., Трут Л.Н., Коршунов Е.А. Функция коры надпочечников и ее сезонные изме-

- нения у серебристо-черных лисиц // Докл. АН СССР. 1971. Т. 200. № 5. С. 1249–1251.
- Богданов Е.А. Происхождение домашних животных. М.: Книгоизд-во МСХИ, 1914. 406 с.
- Гончаров Н.П., Глушков С.А., Шумный В.К. Доместикация злаков Старого Света: поиск новых подходов для решения старой проблемы // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68. № 2. С. 126–148.
- Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений. Соч. Т. 4. М.; Л.: АН СССР, 1951. 883 с.
- Дарвин Ч. Прирученные животные и возделанные растения: Пер. и изд-ние В.О. Ковалевского / Под ред. И.М. Сеченова, А. Герда. СПб., 1867.
- Инге-Вечтомов С.Г. Роль генетических процессов в модификационной изменчивости. Пророчество Б.Л. Астаурова // Онтогенез. 2005. Т. 36. № 4. С. 274–279.
- Казакова Т.И., Докукин Ю.М. Племязверосовхозу «Пушкинский» 75 лет // Кролиководство и звероводство. 2003. № 6. С. 6–10.
- Кикнадзе И.И. Учитель жив в своих учениках // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. 284 с.
- Колдаева Е.М., Колдаев Н.А. Доместикация и хозяйственно полезные признаки у пушных зверей // Информ. вестн. ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 62–75.
- Кольцов Н.К. Проблемы прогрессивной эволюции // Биол. журнал. 1933. Т. 2. Вып. 4/5. С. 475–500.
- Массон В.М. Палеолитическое общество Восточной Европы. СПб.: Ин-т истории материальной культуры РАН, 1996. С. 1–71.
- Попова Н.К. Что определяет поведение? // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. 284 с.
- Сайдинов А.В. Еще одна вежа в истории соболеводства // Кролиководство и звероводство. 2008. № 3. С. 15–17.
- Тахтаджян А.Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений (Этюды по эволюционной морфологии) // Науч. тр. Ереван. гос. ун-та. 1943. Т. 22. С. 71–176.
- Токарева И.В., Чубур А.А. История изучения хотылевско-бетовского палеолитического района // Песоченский историко-археологический сборник. Археология. История промышленности и ремесел. Киров, 1997. Вып. 3. Ч. 1. С. 21–26.
- Трут Л.Н. Хищники становятся ручными // Наука в Сибири: Еженед. газета СО РАН. Ноябрь. 2006. № 43 (2578). <http://www-sbras.ru/HBC/>
- Трут Л.Н. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте // Информ. вестн. ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 273–289.
- Федорова О.И. Преобразование и изменчивость экстерьерных и интерьерных признаков у американских норок (*Mustela vison* Schreber, 1777) в ходе их промышленной доместикации // Информ. вестн. ВОГиС. 2009. Т. 13. № 3. С. 578–587.
- Филиппченко Ю.А. Происхождение домашних животных. Петроград: Изд-во Э.И. Блэкь, 1916.
- Чекалова Т.М. Эффективность селекции по воспроизводительной способности у песцов (*Alopex lagopus*) и лисиц (*Vulpes vulpes*) в условиях их клеточного разведения на специализированных зверофермах // Информ. вестн. ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 195–204.
- Шумилина Н.Н. Доместикационные преобразования конституциональных особенностей серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) в ходе их промышленного разведения // Информ. вестн. ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 109–114.
- Шумный В.К. Проблемы биологии в XXI веке // Философия науки. 1999. № 1(5). С. 39–46.
- Bar-Yosef O. Natufian: a complex society of foragers // Beyond Foraging and Collecting: Evolutionary Change in Hunter-Gathering Settlement Systems. N.Y.: Kluwer Acad. & Plenum Publ., 2002. P. 91–149.
- Belyaev D.K. Domestication of animals // Sci. J. (UK). 1969. No. 5. P. 47–52.
- Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor in domestication // J. Hered. 1979. V. 70. P. 301–308.
- Belyaev D.K., Khvostova V.V. Domestication, Plant and Animal // Encyclopaedia Britannica. 1974. P. 936–942.
- Berry R.J. Genetic variation in wild house mice: where natural selection and history meet // Am. Sci. 1978. V. 66. P. 52–60.
- Clutton-Brock J. A natural history of domesticated mammals. 2nd ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1999.
- Connor S. A study in evolution: foxes turned into man's best friend // Independent. 2005.
- Darwin Ch. On the Origin of Species by Means of Natural Selection: or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London, John Murray, 1859. [1st ed.].
- Falconer D.S. Introduction to quantitative genetics. London: Oliver and Boyd, 1960.
- Falconer D.S. Introduction to quantitative genetics. London: Longman, 1981. 365 p.
- Hammer K. Das Domestikationssyndrom // Genet. Res. Crop Evol. 1984. Bd. 32. No. 3. S. 11–34.
- Hartl D.L., Clark A.G. Principles of population genetics. 3rd ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 1997.
- Hyams E. Animals in the Service of Man: 10 000 Years of Domestication // J. Am. Vet. Med. Assoc. 1972. V. 174. P. 367–370.
- Geist V.A. A behavioral approach to the management of wild in-gulates // The Scientific Managements of Animal and Plant Communities for Conservation / Eds E. Duffey, A.S. Watt. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1971. P. 413–424.
- Goncharov N.P., Golovkina K.A., Kilian B. Evolutionary history of wheats – the main cereal of mankind // Biosphere Origin and Evolution / Eds N. Dobretsov et al. Springer, 2008. P. 407–419.
- Keeler C.E. The association of the black (non-agouty) gene with behavior in the Norway rat // J. Heredity. 1942. V. 33. P. 371–384.
- Keeler C.E. Genetics of behavioral variations in color phases of the red fox // The Wild Canids: Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution / Ed. M.W. Fox. N.Y.: Van Nostrand-Reinhold, 1975. P. 399–413.
- Mink Production / Ed. G. Jørgensen // Scientifur. Danish Fur Breeders Association. 1985. 400 p.
- Postel-Vinay O. Le chien, une énigme biologique // La Recherche. 2004. No. 375. P. 30–37.
- Price E.O. Behavioural aspects of animal domestication //

- Quart. Rev. Biol. 1984. V. 59. No. 1. P. 1–32.
- Ratner S.C., Boice R. Effects of domestication on behavior // *The Behavior of Domestic Animals* / Ed. E.S.E. Hafez. 1975. 3rd ed. P. 3–19.
- Ross-Ibarra J. Quantitative trait loci and the study of plant domestication // *Genetica*. 2005. V. 123. No. 1/2. P. 197–204.
- Savolainen P. Mt-DNA studies of the origin of dogs // *Dog and its Genome* / Eds E.A. Ostrander, U. Giger, K. Lindblad-Toh. N.Y.: Cold-Spring Harbor, 2006. P. 119–140.
- The Global Strategy for the Management of Farm Animal Genetic Resources. Italy, Rome, 1999.
- Trapezov O.V. Black Crystal: A novel coat color mutant in the American Mink // *J. Hered.* 1997. V. 88. No. 2. P. 164–166.
- Trut L.N. Early canid domestication: the farm-fox experiment // *Amer. Sci.* 1999. V. 87. P. 160–169.
- Zeder M.A. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology // *Trends Genet.* 2006. V. 22. No. 3. P. 139–155.
- Wistmann E. *Crao-indianer der Rotten Berge*. Leipzig, 1977. 135 p.