

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ПЛОДОВИТОСТИ ЖИВОТНЫХ: 50 ЛЕТ ИЗУЧЕНИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ КАК СВЯЗУЮЩЕГО ЗВЕНА ПОКОЛЕНИЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В.И. Евсиков, М.А. Потапов

Учреждение Российской академии наук Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: ev@eco.nsc.ru

На основе собственных данных и данных литературы анализируется роль генетико-физиологических и экологических факторов в реализации репродуктивного потенциала млекопитающих. На примере многоплодных видов (норок и мышевидных грызунов) показано, что существенный вклад в стабилизацию фактической плодовитости на оптимальном для вида уровне вносит эмбриональная и ранняя постнатальная смертность потомков. Продемонстрирована определяющая роль иммуногенетических взаимоотношений организмов матери и зародышей в становлении жизненно важных свойств потомков. В исследованиях запахового выбора брачных партнеров самками грызунов установлено, что млекопитающие способны образовывать оптимальные структурно-функциональные группы родителей, обеспечивающие наиболее эффективное развитие потомков и тем самым наибольшую реализацию собственной «адаптивной ценности».

Ключевые слова: эволюционная экология, млекопитающие, плодовитость, эмбриональная смертность, гомеостаз, гетерозис, адаптации, половой отбор, иммуногенетические отношения мать–плод.

Предтечей эволюционной экологии является, несомненно, Ч. Дарвин, обосновавший в своем учении возможность эволюционных преобразований видов в результате естественного отбора, действующего в ходе конкуренции за ресурсы существования. В современном виде эволюционная экология сформировалась в 1930–1950-е гг. под влиянием идей исследователей, стоявших у истоков создания синтетической теории эволюции: Р. Фишера (Fisher, 1930), Дж. Хаксли (Huxley, 2010), Д. Лэка (Lack, 1954; Лэк, 1957) и др. Вклад в становление нового направления биологии внесли экспериментальные работы русского ученого Г.Ф. Гаузе (Gause, 1935). Наконец, первым, кто ввел термин «эволюционная экология» в российскую биологическую науку и сформулировал предмет, основные цели и проблемы данной дисциплины, стал С.А. Северцов (1936, 1951б). Суть основных положений эволюционной экологии заключается в признании того факта, что эволюционируют не особи, а их совокупности популяционно-видового уровня организации живой материи, при этом в не-

прерывном взаимодействии с биотическим и абиотическим окружением.

Минимальной единицей популяционно-видового уровня сообществ животных с половым размножением является семья, или «семейная триада». Благодаря эволюционно апробированному и экологически оправданному взаимодействию каждого из представителей семейной триады с другими осуществляется присущая всем живым системам «космическая» функция Жизни – размножение и преемственность поколений.

Результаты наших исследований, выполненных на нескольких видах млекопитающих, показали, что индивидуальная приспособленность особей и жизнеспособность популяций определяются комплексом генетико-физиологических и этологических механизмов, реализующихся в семейных триадах при взаимодействии брачных партнеров и родителей с их потомками. Семья представляет собой единую целостную систему, сплоченную множественными взаимосвязями, интегральные показатели жизнеспособности которой подпадают под действие естественного

отбора и служат потому основой эволюционных преобразований популяций и видов. Вектор фенотипических и генетических преобразований в смежных поколениях зависит от эффективности взаимодействий между членами семейной триады, а также с биотическим и абиотическим окружением. На уровне семьи осуществляется оптимизация жизненно важных показателей, от которых зависит существование популяций в динамичной среде.

Формирование представления о целостности семейной триады как элементарной единицы систем популяционного уровня («ячейки общества») в ходе изучения проблем репродукции животных прошло несколько этапов. Осознание важнейшей роли генетико-физиологических взаимоотношений (своеобразного «диалога») матери и потомков в становлении адаптивных свойств последних в дальнейшем привело к пониманию того, что эволюционная судьба представителей нового поколения во многом predetermined тем тайным «соглашением» между их будущими родителями, которое было достигнуто еще на этапе образования брачной пары. Значимость третьего члена семейной триады – отца – оказалась так же велика как при осуществлении брачного подбора, так и при его взаимоотношениях с потомками. Воистину семья триедина перед лицом эволюции.

А началось все на заре становления Сибирского отделения Академии наук СССР с изучения влияния генов окраски на плодовитость норок в лаборатории эволюционной генетики животных под руководством Д.К. Беляева и появления в 1961 г., 50 лет назад, первой публикации (Беляев, Евсиков, 1961). С тех пор генетико-физиологические исследования плодовитости млекопитающих успешно продолжались: сначала в ИЦиГ СО АН СССР (Беляев, Евсиков, 1962, 1967, 1968; Евсиков, 1966; Беляев и др., 1968, 1972; Евсиков и др., 1972, 1973), затем в ИМБГ в г. Киеве (Осетрова и др., 1976; Евсиков, Морозова, 1977, 1978; Колесников и др., 1977) и в Биологическом (ныне ИСиЭЖ) институте СО РАН (Евсиков, 1987; Евсиков и др., 1991, 1998, 2008; Назарова, Евсиков, 2000, 2004, 2007, 2008; Потапов, Евсиков, 2000; Evsikov *et al.*, 2000; Gerlinskaya, Evsikov, 2001 и др.).

Вскрытие коренных генетико-физиологических систем воспроизводительной функции

животных, анализ ее зависимости от внешних и внутривидовых факторов возможны лишь на широкой биологической основе. В целях дальнейшего развития представлений о становлении воспроизводительных способностей животных необходимо было привлечение данных и методов экологии, физиологии, эмбриологии, цитологии и других смежных наук о жизни.

Эволюция и плодовитость

Эволюция и преемственность жизни во времени на всех уровнях организации (от молекулярно-генетического до биосферного) обеспечиваются тремя ее основополагающими свойствами: способностью к редупликации («воспроизводству» начиная с молекул ДНК), дифференциации (появлению «изменчивости») и интеграции («эволюции» – возникновению более сложных живых систем из первоначально самостоятельных). Интеграция систем размножения на популяционно-видовом уровне возникла и эволюционировала вместе с возникновением полового размножения. Усложнение в процессе эволюции онтогенеза, обеспечивающего все более надежное сохранение и передачу потомкам генетической информации, и одновременная эволюция механизмов, гарантирующих поддержание гетерозиготности в смежных поколениях, привели к тому, что элементарной единицей размножения становится популяция. Развитие концепции о целостности вида (Северцов, 1951а; Завадский, 1967) вызвало представление о том, что естественный отбор действует не столько «... на пользу данного организма и только в силу этой пользы...» (Дарвин, 2001), сколько на пользу популяции как единого целого. Впрочем, еще Ч. Дарвин, говоря об эволюции жалящего аппарата пчел, указывал, что «... если, в итоге, способность жалить окажется полезной для социальной общины, она будет соответствовать всем требованиям естественного отбора, хотя бы и причиняла смерть отдельным членам этой общины» (Дарвин, 2001).

Плодовитость животных является эволюционно сложившимся признаком, в наиболее полной мере отражающим взаимоотношения животных с биотическими и абиотическими условиями внешней среды. Это весьма очевид-

ное положение вытекает из многих общебиологических соображений, приведших Ч. Дарвина к заключению, что главнейший результат борьбы за существование – не только и не столько сохранение жизни отдельно взятой особи, сколько ее успех в обеспечении себя потомством (Дарвин, 2001). Эта точка зрения Ч. Дарвина находит свое полное отражение в современном эволюционном учении, оценивающем адаптивную ценность особей по тому вкладу, который они вносят в генофонд следующего поколения. Плодовитость, являясь результатом реализации воспроизводительных способностей животных, обеспечивает преемственность поколений и сохранение генетической информации. Популяции животных способны сохранять оптимальный уровень плодовитости, и подобный гомеостаз базируется на тесном взаимодействии различных звеньев воспроизводительной функции. Плодовитость справедливо рассматривается как важнейшее звено динамики численности популяций, а ее изменчивость как адекватный ответ на влияние факторов внешней среды, способствующий сохранению вида во времени (Лэк, 1957).

Принцип гомеостаза

Признание принципа гомеостаза как основного принципа реализации жизненных явлений на всех уровнях биологической организации (Шилов, 1967; Шмальгаузен, 1968, 1969; Майр,

1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Мауг, 2001, 2004) заставляет с особой силой подчеркнуть роль стабилизирующего отбора в становлении жизненно важных свойств и признаков популяции. В полной мере значение стабилизирующего отбора проявляется и при формировании важнейшей функции животных – воспроизведения. При этом следует учитывать, что фактическая плодовитость животных, под которой понимается число выращенных до половозрелости потомков, зависит от целого ряда биологических параметров: числа овулирующих яйцеклеток, жизнеспособности эмбрионов и новорожденных, определяющей уровень эмбриональной и постнатальной смертности, генотипической конституции потомков и генетико-физиологических особенностей самих матерей. Тесное взаимодействие этих важнейших звеньев функции воспроизведения, в значительной мере осуществляемое по принципу обратной связи, и обеспечивает гомеостаз плодовитости на популяционном уровне. В этом смысле репродукция выступает в роли «связующего звена поколений» (рис. 1).

Понятие гомеостаза в приложении к плодовитости не следует, однако, понимать слишком буквально. Речь идет о том, что изменение плодовитости животных в обычных условиях осуществляется из поколения в поколение в определенных эволюционно оправданных пределах. При этом генетическая стабилизованность

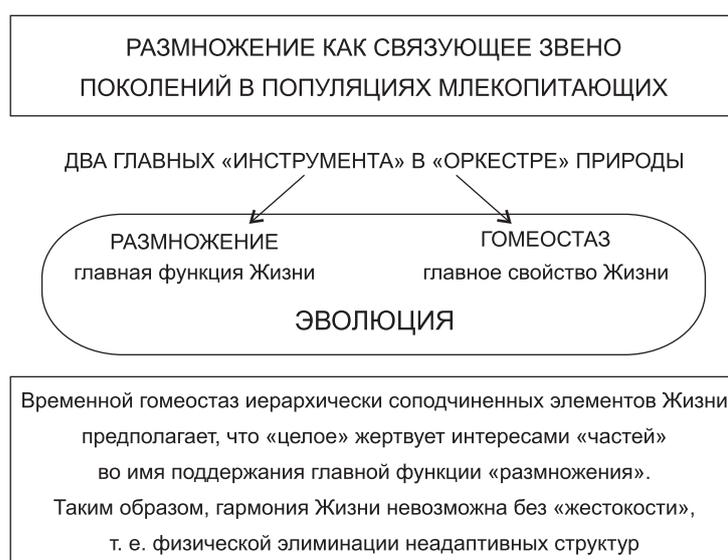


Рис. 1. Размножение как связующее звено поколений млекопитающих.

нормы реакции плодовитости, проявляющаяся в малой наследуемости плодовитости как таковой (Falconer, 1960; Плохинский, 1964), сочетается с генетико-физиологической пластичностью отдельных звеньев функции воспроизведения.

Эмбриональная и перинатальная смертность

Сохранение эволюционной и экологической пластичности популяции животных оплачивается ценой гибели определенной части составляющих ее особей. Системы размножения теснейшим образом связаны с системами обеспечения жизнеспособности потомства. Только интегральная оценка естественным отбором результатов взаимодействия этих систем вносит окончательные коррективы в формирование свойств и признаков, обеспечивающих сохранение вида во времени.

Несомненно, что у млекопитающих, обладающих наиболее совершенными механизмами сохранения жизни своего потомства, эмбриональная смертность в значительной мере носит адаптивный характер. Это следует, прежде всего, из самых общих популяционно-генетических соображений. В самом деле, генетический гомеостаз (Lerner, 1954) популяций млекопитающих так же, как и всех остальных размножающихся половым путем организмов, базируется на сложной гетерозиготной основе. Тем самым сохранение адаптивной гетерозиготности естественным отбором приводит к выщеплению и дальнейшей элиминации соответствующих гомозигот и неадаптивных гетерозигот. Таким образом, сохранение популяций млекопитающих в череде поколений должно оплачиваться гибелью части особей. С другой стороны, изменение уровня эмбриональной и ранней постнатальной смертности обеспечивает популяциям млекопитающих адаптацию к меняющимся условиям внешней среды (рис. 1).

Смертность особей следующего поколения на разных этапах онтогенеза представляет интерес и потому, что может служить хорошей моделью для изучения зависимости смертности животных от популяционной плотности, ибо, по словам Д. Лэка (1957), «пометы млекопитающих представляют собой популяцию в

миниатюре, и смертность в них также зависит от численности». Плодовитость и смертность являются ведущими факторами динамики численности. Поддержание плодовитости животных ниже их биологических возможностей не только объясняется давлением неблагоприятных экологических факторов, но и является адаптивным внутренне присущим популяциям животных свойством. Показано, в частности, что способность многих видов млекопитающих к саморегуляции своей численности, предотвращающей истощение пищевых ресурсов, реализуется через эмбриональную и раннюю постнатальную смертность (Christian, 1963; Wynne-Edwards, 1965). Необходимо отметить, что смертность потомков на той или иной стадии онтогенеза может выступать также в качестве механизма стабилизации оптимальной плодовитости животных. Выясняется, что потомки, развивающиеся в пометах средней – оптимальной – величины, находятся в более благоприятных условиях с самых ранних стадий эмбриогенеза, и среди них наблюдается меньшая смертность. Подобная роль эмбриональной и ранней постэмбриональной смертности в поддержании оптимальной плодовитости вырывается для многих видов животных (Лэк, 1957; Evsikov, Belyaev, 1972).

Иллюстрацией тому служит смертность потомков у самок норок (*Neovison vison*) и водяных полевок (*Arvicola amphibius*) разной плодовитости (рис. 2). Выяснилось, что смертность на эмбриональной и ранней постнатальной стадиях развития может стабилизировать плодовитость на оптимальных значениях, а потомки самок с оптимальной плодовитостью находятся в более благоприятных условиях уже с самых ранних стадий своего развития.

Особенности гетерозиса у млекопитающих

В приведенных выше примерах (рис. 2) обращает на себя внимание тот характерный факт, что существенное снижение смертности потомков при высокой плодовитости самок наблюдается в случае их гетерозиготности по некоторым генам окраски (Евсиков, 1987). Уже в ранних работах мы обнаружили, что гетерозис у гибридных матерей повышает жизнеспособность их потомства (Беляев, Евсиков, 1962),

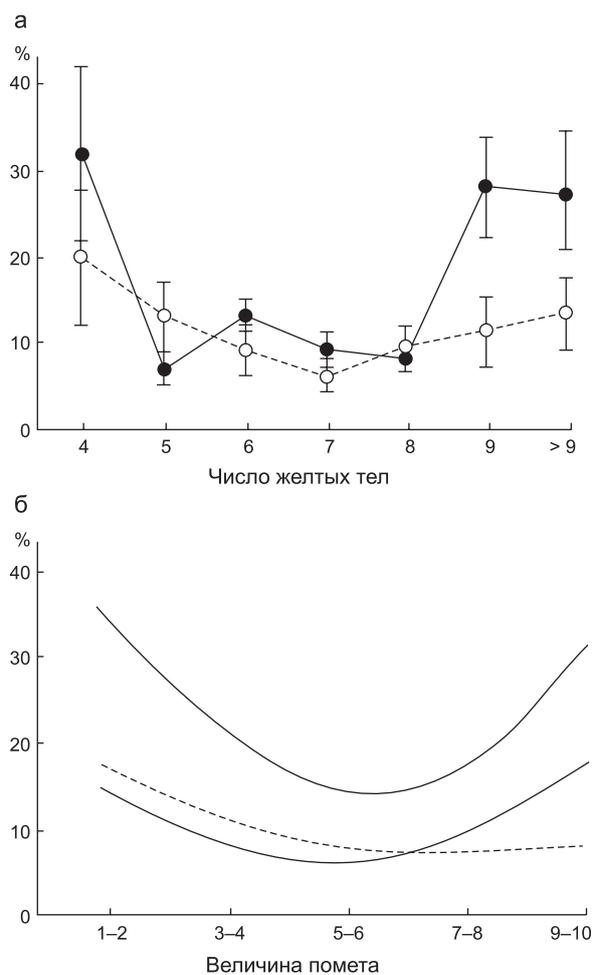


Рис. 2. Влияние плодовитости самок на доимплантационные потери у водяных полевок (а) и раннюю постнатальную смертность (приведены усредненные линии аппроксимации) у американских норок (б).

Сплошные линии – гомо-, прерывистые линии – гетерозиготные по генам окраски самки (по: Евсиков, 1987).

что было подтверждено не только на норках, но и на линейных мышах (Евсиков, 1975). В дальнейшем выяснилось, что именно для млекопитающих характерно проявление эффекта, аналогичного гетерозису («гибридной мощности» потомков), во втором поколении скрещивания (Кокенова, 2007; Потапов и др., 2011), что ярко отличает млекопитающих от других животных и растений, у которых эффекты, сходные по проявлению с «гибридной мощностью» (т. е. длительные модификации по признакам жизнеспособности), закрепить в следующих поколениях весьма проблематично. Так, при гибридизации двух инбредно разводимых линий степной пеструшки (*Lagurus lagurus*)

наблюдался эффект гетерозиса по плодовитости и массе тела. При этом эффекты, аналогичные гетерозису по массе тела, даже более отчетливо проявлялись у гибридов F_2 (рис. 3).

Мы полагаем, что это явление обусловлено тем, что «вклад» в потомков их родителей – гетерозисных гибридов F_1 увеличен за счет повышения молочности самок и заботы о потомстве обоих родителей (Кокенова, 2007; Потапов и др., 2011). Действительно, именно для большинства млекопитающих характерна длительно функционирующая связь представителей смежных поколений благодаря продолжительным периодам внутриутробного развития и лактации, когда становление жизнеспособности и адаптивных характеристик потомства полностью зависит от того, что «дает» ему мать, и от его способности поддерживать с ней физиологический «диалог» (Потапов и др., 2001). Таким образом, мы приходим к пониманию особой роли эффективности взаимодействия смежных поколений в рамках единой системы «мать–потомок».

Система «мать–потомок» у млекопитающих

В самом деле, обсуждение основ гомеостаза воспроизводительной функции млекопитающих невозможно вне рассмотрения проблемы взаимоотношений «мать–потомок». Любое несоответствие в генетически преддетерминированных взаимных реакциях эмбриона и матери может привести либо к гибели потомка, либо к развитию морфофизиологических аномалий. Следует учитывать также, что генетически predetermined отношения матери со своими потомками

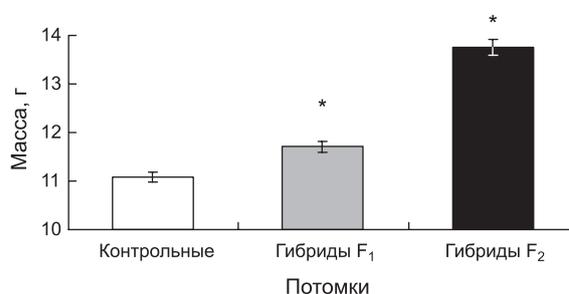


Рис. 3. Масса тела контрольных и гибридных потомков при отсадке от родителей (21-й день).

* Достоверные отличия от контроля и между гибридами F_1 и F_2 , $p < 0,001$.

у млекопитающих устанавливаются, очевидно, на самых ранних стадиях беременности, поскольку активация собственного генома эмбрионов начинается на стадии двух бластомеров (Корочкин, 1977), а возможно, даже на стадии оплодотворенной яйцеклетки (Solter *et al.*, 2002, 2004; Knowles *et al.*, 2003; de Vries *et al.*, 2004; Evsikov *et al.*, 2004, 2006; Mehlmann *et al.*, 2004; Peaston *et al.*, 2004).

Но чем же «физически» обеспечивается лучшее или худшее развитие потомков у млекопитающих? Мать и ее потомки в период беременности и вскармливания представляют единую функционирующую систему. На значительном интервале времени потомок полностью физиологически зависим от матери и реализовать свои генетически предопределенные потенции способен лишь во взаимодействии с ней. Нами получены данные о роли генетически контролируемых взаимоотношений (прежде всего, иммунологических) мать–потомок в становлении жизнеспособности и плодовитости особей следующего поколения. Выяснена роль антигенных различий мать–плод в определении жизнеспособности потомков и поддержании популяционного генетического гомеостаза. Получены данные по общебиологическим последствиям гибридизации и межлинейных и межпородных пересадок зародышей ранних стадий развития (Евсиков, Морозова, 1977, 1978; Евсиков, 1987; Евсиков и др., 1991, 1998; Gerlinskaya, Evsikov, 2001). В частности, показано, что эмбрионы развиваются лучше на фоне лучшего гормонального обеспечения в случае аллогенной беременности у самки (рис. 4).

После рождения детеныши не утрачивают связи с матерью на период молочного вскарм-

ливания. С помощью мышей двух генетически различных линий установлено, что у самок, родивших гибридных мышат, наблюдалось существенное улучшение питательных свойств молока (большее содержание белка и жира), что и определило более быстрый рост потомков (Евсиков и др., 1998; Potapov *et al.*, 1999b). Более того, у самок менялось поведение – возрастала материнская забота о потомстве.

Дестабилизирующий отбор

При разведении животных в контролируемых условиях человек сталкивается с рядом специфических проблем. Искусственный отбор, направленный на всемерное увеличение степени проявления интересующих человека признаков и свойств животных, как правило, противостоит отбору естественному, способствующему сохранению и усилению общей популяционной приспособленности. Тем самым искусственный отбор оказывает дезинтегрирующее влияние на генотип животных, ведет к «разбалансировке» интегрированной в результате долгой эволюции генотипической структуры популяции. Именно этим объясняется, очевидно, то обстоятельство, что «уклоненные формы и уродливости встречаются чаще в прирученном, чем в естественном состоянии» (Дарвин, 2001). Естественно, что искусственный отбор опирается не только на многочисленные мутации «мобилизационного» резерва популяционной изменчивости, но и на мутации с новым фенотипическим эффектом в реорганизационном генотипе, если такие мутации способствуют увеличению подхватываемой искусственным отбором наследственной изменчивости.

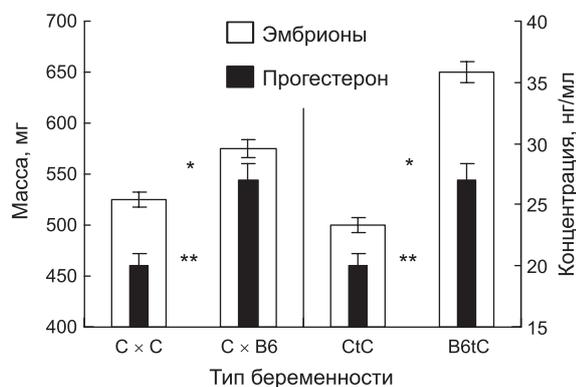


Рис. 4. Масса эмбрионов на 16-е сутки развития и концентрация прогестерона в плазме крови матерей на 4-е сутки после покрытия при разных типах сингенной и аллогенной беременности (по: Евсиков и др., 1998).

Обозначения: C × C – самка инбредной линии мышей BALB/c (C) покрыта самцом той же линии; C × B6 – самка C покрыта самцом C57BL/6 (B6); CtC – эмбрионы C пересажены в матку самки той же линии; B6tC – эмбрионы B6 пересажены в матку самки C. Достоверные отличия между сингенной и аллогенной беременностью: * по массе эмбрионов; ** по концентрации прогестерона.

Включение в сферу деятельности искусственного отбора все новых и новых мутаций, каждая из которых обладает множественным плейотропизмом, и создание на их основе таких комбинаций генов (генотипов), которые не встречаются в природных условиях, сопровождается перестройкой корреляционных систем «нормального» онтогенеза, изменением фенотипического проявления отдельных генов и их комплексов, сдвигом порога реактивности генетико-физиологических систем организма. Происходит «развал» всех регуляционных механизмов, обеспечивающих становление «дикого» фенотипа животных. Роль подобных явлений, по-видимому, особенно велика на первых этапах domestikации животных (Беляев, 1970).

Анализ генетико-селекционных последствий замены естественного отбора (одной из наиболее существенных форм которого является открытый И.И. Шмальгаузен (1968) стабилизирующий отбор) отбором искусственным привел Д.К. Беляева к выводу о существовании особой формы отбора, который он предложил назвать «дестабилизирующим отбором» (Belyaev, Khvostova, 1974; Беляев, 1978, 1983). Суть этой формы отбора сводится к тому, что селекция, приводящая к изменению нейроэндокринной системы организма, регулирующей в конечном итоге весь процесс его развития, сопровождается преобразованием характера коррелятивных взаимозависимостей коренных систем онтогенеза, изменением нормы реакции основных морфофизиологических процессов развивающегося организма, «развалом» нормального фенотипа. На примере серебристо-черных лисиц Д.К. Беляевым и Л.Н. Трут (Belyaev, 1979; Беляев, Трут, 1989; Трут, 1997, 2007) было показано, что такое дестабилизирующее действие на важнейшие функции животных, и в первую очередь на функцию воспроизведения, оказывает селекция по типу высшей нервной деятельности (селекция на «прирученность»). Дестабилизирующий отбор играет, по мнению Д.К. Беляева (1972), большую роль не только в domestikации, но и вообще в процессе эволюции.

Представления о дестабилизирующем отборе Д.К. Беляев развивает, опираясь прежде всего на те специфические domestikационные изменения, которые происходят в популяциях жи-

вотных при их селекции по типу поведения. Ни в коей мере не умаляя «дестабилизирующего» значения подобного отбора, «поставляющего» необходимую наследственную изменчивость для искусственного, а в некоторых случаях, очевидно, и для естественного отбора, следует отметить, что «пусковым механизмом» дестабилизации нормального фенотипа может быть, по-видимому, любое ослабление стабилизирующего отбора в отношении жизненно важных признаков. Сложная генетическая основа таких признаков, в реализации которых главнейшую роль играет гетерозиготность соответствующих наследственных систем, подразумевает сохранение из поколения в поколение жесткого отбора в отношении всех уклоняющихся от оптимума особей. Уменьшение давления стабилизирующего отбора ведет к реорганизации морфофизиологических корреляций, обеспечивающих сохранение оптимального проявления признаков в колеблющихся условиях среды, а также к сужению «нормы» реакции, падению общей гетерозиготности организма, являющейся одним из основных условий поддержания «генетического гомеостаза» (Lerner, 1954). Упрощение экологической ситуации в результате разведения животных в контролируемых человеком условиях в значительной мере снимает необходимость сохранения адаптивной к внешним условиям специализации многих признаков, обеспечивающих эволюционно выработавшуюся общую приспособленность. Все это приводит к тому, что в процессе одомашнивания наблюдается ряд характерных морфофизиологических изменений, как правило, не связанных с направлением искусственного отбора.

Эти изменения в своей основе базируются на: 1) упрощении поведенческих реакций; 2) снижении интенсивности метаболизма и 3) недоразвитии органов и тканей, потерявших свое значение (Шварц, 1972, 1977). Так, при разведении в искусственных условиях у степных пеструшек происходят закономерные изменения поведенческих и морфологических характеристик. В частности, снижается агрессивность самцов и растет уровень отцовской заботы о потомках; сокращаются длина слепой кишки, размер черепа и индекс длины лицевой его части, длина верхнего и нижнего зубных рядов, вес семенников и препуциальных желез

у самцов (Кокенова и др., 2005; Кокенова, 2007). Изменение условий существования (в данном случае – снятие действия природных, социальных и физических средовых факторов) приводит к направленному изменению морфометрических и поведенческих показателей степной пеструшки, отражающих, по всей видимости, особенности функционирования сопряженной с общей приспособленностью животных нейроэндокринной системы. Это говорит о том, что популяция в течение нескольких поколений разведения в неволе может выходить за пределы естественной адаптивной нормы реакции (Кокенова и др., 2005).

Отмеченные явления в популяциях домашних животных могут найти объяснение только с позиций дестабилизирующего отбора. Дестабилизация «нормального» онтогенеза наступает весьма быстро при селекции по типу поведения. Можно считать, что в принципе те же явления наступают и при любой форме искусственного отбора, нарушающей коадаптированную генетическую структуру популяций; только в этом случае дестабилизация окажется как бы более «растянутой» во времени. Новый, более глубокий смысл приобретает высказывание Ч. Дарвина о том, что «... человек, отбирая и накапливая какую-нибудь особенность строения, почти наверняка будет неумышленно изменять и другие части организма» (Дарвин, 2001).

Очевидно, в основе подобного «неумышленного изменения» лежит не только «сопряженная» (коррелятивная) зависимость различных признаков, но и «разбалансировка» генетической структуры популяций под действием дестабилизирующего отбора. Таким образом, работы по анализу генетико-физиологического становления воспроизводительных способностей животных, разводимых под контролем человека, показывают исключительную сложность и эволюционную стабилизированность данного процесса. Вместе с тем, полученные результаты позволяют приблизиться к пониманию конкретных путей и способов сохранения гомеостаза по репродуктивным качествам и в природных популяциях животных, а также наметить возможные пути его преодоления в интересах практической деятельности человека. Концепция дестабилизирующего отбора имеет большой научно-прикладной потенциал,

поскольку она указывает принципиальные пути и методы преобразования генетически стабилизированных признаков животных (в том числе и воспроизводительных способностей) при искусственном отборе.

Значение стресса в преобразовании популяций

В свое время академик Д.К. Беляев и его ученики подметили поразительную гомологию, возникающую при одомашнивании самых разных видов млекопитающих. Речь идет об одном из эффектов дестабилизирующего отбора, в частности, о появлении (в результате стрессовых воздействий и отбора по поведению) неокрашенных, белых участков на теле нарождающихся животных, т. е. – пегости (Трут, 1997). Кстати, еще библейский Иаков установил, что некоторые (довольно специфические) воздействия на животных в чувствительные периоды их жизни (случка) приводят к рождению «пестрого, и с крапинами, и с пятнами» молодняка. Поскольку именно пестрый скот был назначен Иакову в награду за службу, он, провоцируя появление «пятнистости» в потомстве и отделяя затем мутантов от стад своего тестя-работодателя, быстро сделался «весьма, весьма богатым» (Быт. 30: 31–43).

Итак, стресс может вызывать проявление белой пегости в потомстве. А у нас имеется возможность проверить это утверждение, причем не в эксперименте, а в природе. Дело в том, что в изучаемой нами на протяжении многих лет популяции водяных полевок всегда имеется определенная доля животных с белыми пятнами. С другой стороны, нами регулярно оценивался уровень стресса в этой популяции (по ряду сопряженных показателей). Действительно, предположение о том, что в годы, когда стресс велик, будет появляться на свет больше зверьков, отмеченных белыми пятнами, подтвердилось. Далее мы выяснили, что пятнистые особи более устойчивы к стрессу, и именно они в «напряженные» (стрессовые) годы размножаются успешнее (Потапов и др., 1998), в результате чего в такие периоды появляется больше пятнистых прибылых зверьков (их потомков). Тем самым получены подтверждения представлениям Д.К. Беляева (1983) о существенной

роли механизмов стресса в адаптивных и микроэволюционных преобразованиях популяций животных. Д.К. Беляев (Belyaev, 1983; Беляев, 1991) писал, что стресс вскрывает внутривидовую генетическую изменчивость, а селективная ценность животных разных генотипов в условиях нормы и стресса оказывается неодинаковой.

Половой отбор

Говоря о дифференциальном воспроизводстве (различном участии в размножении), нельзя упускать из виду, на чем оно, собственно, зиждется. Ч. Дарвин (2001), разрабатывая теорию естественного отбора, предостерегал от упрощенного понимания «борьбы за существование» и предлагал «успехом» в этой борьбе считать «обеспечение себя потомством». Развивая эти идеи дальше, он разработал концепцию полового отбора (Дарвин, 1953), выделив две его формы – внутривидовой (конкуренция между представителями одного пола) и межполовой («брачный выбор» среди конкурирующих претендентов противоположного пола). При этом первая форма полового отбора в основном присуща самцам, в то время как вторая (и более важная!) – самкам. И эта «ответственность» самок за выбор лучшего партнера понятна, если учесть высокую энергетическую стоимость их размножения. Скажем, энергозатраты кормящих самок многоплодных видов млекопитающих (рождающих одновременно несколько детенышей) возрастают почти в два раза.

Способность самки выбрать «перспективного» полового партнера, при взаимодействии с которым они приобретут некие эволюционные преимущества, была подвергнута экспериментальной проверке. Известно, что для большинства млекопитающих главным каналом общения является обонятельный. Запахи несут чрезвычайно много информации, которую способны воспринимать другие представители вида. Кстати, человек, возможно, в меньшей мере может различать индивидуальные запахи (Porter, 1999). Вспомним хотя бы историю состарившегося и ослепшего Исаака, намеревавшегося дать благословение своему любимому сыну Исаву. И ведь он, слепой, «опознал» Исава по специфическому запаху его одежды: «Вот, запах

от сына моего». Увы, в одежды Исава закутался младший сын Исаака, все тот же «испытатель природы» Иаков, получивший, в конце концов, не ему предназначавшееся благословение (Быт. 27: 1–38).

Впрочем, вернемся к вопросу о роли запахов в подборе брачных пар у животных и предъявим самкам грызунов для исследования подстилку из клеток разных самцов, сравним затем, каким из предложенных источников запаха они больше интересуются, дольше обнюхивают. Оценив степень ольфакторной привлекательности самцов, сопоставим ее с результатами последующего размножения пар. Выяснилось, что привлекательность самца для будущей матери в значительной мере предопределяет массу тела рожденных ею детенышей (рис. 5), да и растут потомки в подсосный период быстрее (Potapov *et al.*, 1999a).

В серии экспериментов на разных видах грызунов показаны положительные эффекты выбора самкой «оптимального» партнера на ее физиологическое состояние и плодовитость. При этом выявлены важнейшие факторы, лежащие в основе половых предпочтений: генетические различия потенциальных партнеров и ряд андрогенозависимых (морфологических и поведенческих) характеристик самцов (Evsikov *et al.*, 1995; Gerlinskaya *et al.*, 1995; Potapov *et al.*, 1995, 1999a, b; Потапов, Евсиков, 2000; Евсиков и др., 2001a, б, 2006; Потапов и др., 2010).

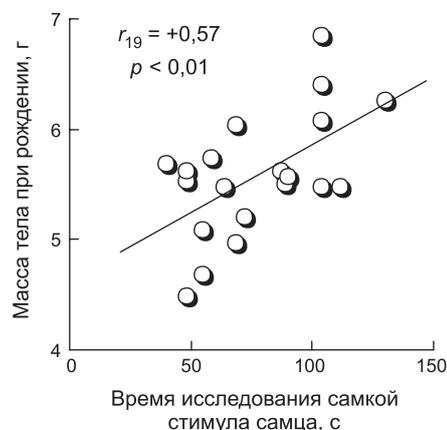


Рис. 5. Зависимость массы тела новорожденных водяных полевок от половой привлекательности их отцов.

Судьба «неблагополучных» семей

Утверждение об адаптивности эмбриональной смертности в деле регуляции плодовитости может быть проиллюстрировано результатами наших исследований «эволюционной судьбы» потомков «неблагоприятных» (с точки зрения обонятельных предпочтений) брачных пар. Если самкам, вопреки их предпочтениям, предоставить спариваться с «неудобными» самцами (а такие опыты проведены нами на нескольких видах – водяных полевках, мышах, джунгарских хомячках), то наблюдается снижение плодовитости самок (рождается меньшее число потомков). При этом из-за разницы в зависимости от пола эмбриональной смертности сокращается только число рожденных дочерей (рис. 6). Однако уменьшение размеров выводка оказывается благоприятным для развития в них самцов, т. е. сыновей. Ведь каждому из них благодаря этому достается больше материнской опеки и питания. В результате самцы вырастают в таких «неблагополучных» семьях более крупными и конкурентоспособными (Евсиков и др., 2001а). В то же время из-за численного преобладания самцов у самок следующего поколения возрастают возможности для выбора партнера. Таким образом, «дети» снова в выигрыше.

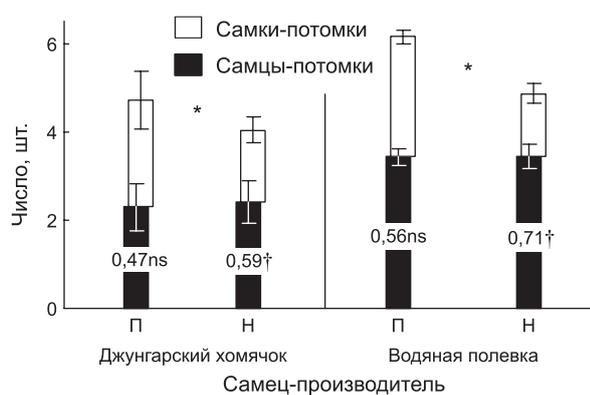


Рис. 6. Число самцов и самок при рождении и доля самцов (приведена на фоне столбцов) в потомстве предпочитаемых (П) и не предпочитаемых (Н) самками по запаховым стимулам самцов джунгарского хомячка и водяной полевки.

Обозначения: ns – нет достоверных отличий от равных долей полов; † – достоверные ($p < 0,05$) отличия от равных долей полов; * – достоверные отличия ($p < 0,05$) по общему числу родившихся детенышей и по числу родившихся самок.

Таким образом, размножающиеся самки млекопитающих адекватно реагируют на неблагоприятные условия. Действительно, в «норме» самки всегда имеют возможность выбора своей брачной «половинки». Ограниченный выбор партнера в природе может возникать либо в условиях низкой численности популяции, либо при большом напряжении внешнесредовых стрессоров, снижающих репродуктивные потенции большей части производителей. Эти предположения, вытекающие из наших экспериментов, доступны проверке на примере все той же природной популяции водяной полевки. Сопоставим многолетние сведения об уровне стресса с параметрами воспроизводства. Оказывается, что спад численности популяции происходит на фоне ухудшения внешнесредовых условий (засуха, кормовой дефицит) и повышения уровня стресса. Эти обстоятельства, в свою очередь, детерминируют высокий уровень эмбриональных потерь (невынашивания беременности), снижение плодовитости самок и сдвиг соотношения полов среди эмбрионов в сторону самцов (Evsikov *et al.*, 2000).

Заключение

Таким образом, можно считать, что смертность, особенно эмбриональная, у млекопитающих имеет большое биологическое значение. Несомненно значение эмбриональной смертности как одного из основных факторов регулирования численности популяций; имеются также веские основания считать, что эмбриональная смертность носит селективный характер и тем самым способствует сохранению интегрированного генофонда популяции в смежных поколениях. Пятьдесят лет изучения плодовитости животных привели нас к убеждению, что семейная триада – пара размножающихся особей и их потомство – является минимальной единицей популяционно-видового уровня организации, и именно эта репродуктивная группа, а не отдельный организм предстает перед естественным отбором. Полученные результаты приводят к выводу, что в системе «организм–репродуктивная группа–популяция–вид–факторы внешней среды» существуют эволюционно отлаженные каналы передачи, приема, хранения и обработки информации о

состоянии и доступности основных ресурсов жизнеобеспечения, а также физиологические системы их оптимального использования для сохранения адекватного условиям среды количества и качества потомков.

Дестабилизирующее действие отбора, которое наблюдали Д.К. Беляев и его ученики при доместикации ряда видов млекопитающих (Belyaev, 1979; Трут, 1997, 2007; Трапезов, 2007), может реализоваться в природе в процессе полового отбора. Ведь интегрирующие системы онтогенеза, на которые указал Д.К. Беляев, – поведение и гормональная система, обеспечивают, с одной стороны, адекватное реагирование животных на изменения внешнесредовых условий, а с другой – предопределяют характер и форму их брачных предпочтений (Evsikov *et al.*, 1995; Gerlinskaya *et al.*, 1995; Potapov *et al.*, 1995). Это позволяет полагать, что генетико-эволюционные перестройки популяций животных при половом отборе происходят с не меньшей эффективностью, чем при искусственном разведении (Потапов, Евсиков, 2009).

Сформировавшаяся в процессе полового отбора семья является элементарной популяционной и эволюционной единицей. На уровне семьи осуществляется оптимизация жизненно важных показателей, от которых зависит существование популяций в динамичной среде. Зародившаяся особь в течение продолжительного периода оказывается под влиянием матери, физиологические системы которой чутко реагируют на популяционное и биоценотическое окружение: доступность ресурсов и конкуренцию за них, особенности взаимодействия с половым партнером и т.д. В дальнейшем и новой особи предстоит последовательно интегрироваться в системы надорганизменного уровня в зависимости от условий, в которых в ходе онтогенеза она оказывается.

Благодарности

Мы благодарны своим учителям, всем коллегам и ученикам, принимавшим участие в исследованиях на разных этапах изучения великого таинства живой природы – репродукции животных, и в первую очередь Т.Д. Осетровой и О.Ф. Потаповой, нашим терпеливым и верным спутницам в жизни и в науке. В разные годы

работа была поддержана различными фондами, в частности в самое последнее время – РФФИ (грант № 09-04-01712) и программой Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект 26.6).

Литература

- Беляев Д.К. Биологические аспекты доместикации животных // Генетика и селекция новых пород сельскохозяйственных животных: Матер. Всесоюз. совещ. 24–26 окт. 1968 г., Алма-Ата. Алма-Ата: Наука, 1970. С. 30–44.
- Беляев Д.К. Генетические аспекты доместикации животных // Проблемы доместикации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 39–45.
- Беляев Д.К. Факторы эволюции животных при доместикации // XIV Междунар. генет. конгр. (7–14 августа 1978 г., Москва): Тез. докл. пленарных заседаний. М., 1978. С. 8.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы). Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1983. С. 266–277.
- Беляев Д.К. Генетика, общество, личность // Проблемы генетики и теории эволюции: Сб. науч. тр. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1991. С. 43–51.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И. Влияние мутаций окраски меха у норок на их воспроизводительную функцию и жизнеспособность // Межвуз. конф. по эксперим. генетике: Тез. докл. Ч. 1. Л., 1961. С. 18.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И. О влиянии гетерозиготности материнского организма на жизнеспособность потомства // Докл. АН СССР. 1962. Т. 146. № 6. С. 1414–1417.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И. Генетика плодовитости животных. Сообщение I. Влияние мутаций окраски меха на плодовитость норок (*Lutreola vison* Brisson) // Генетика. 1967. Т. 3. № 2. С. 21–33.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И. Гетерозиготность и ее значение для развития гетерозиса у норок // Гетерозис в животноводстве. Л.: Колос, 1968. С. 70–80.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И., Матыско Е.К. Генетика плодовитости животных. Сообщение III. Эффект моногибридного гетерозиса на плодовитость и жизнеспособность норок и перспективы его использования в селекции // Генетика. 1972. Т. 8. № 1. С. 62–70.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И., Шумный В.К. Генетико-селекционные аспекты проблемы моногибридного гетерозиса // Генетика. 1968. Т. 4. № 12. С. 47–62.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 155–169.

- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественно-отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. 2-е изд., доп. СПб: Наука, 2001 (1859). 568 с.
- Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор // Собр. соч. В 9 томах. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953 (1871). С. 120–656.
- Евсиков В.И. Генетика окраски и некоторых других признаков норки // Генетика. 1966. Т. 2. № 9. С. 74–91.
- Евсиков В.И. Генетические и фенотипические основы регулирования плодовитости млекопитающих: Дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР, 1975. 309 с.
- Евсиков В.И. Генетико-эволюционные аспекты проблемы гомеостаза плодовитости млекопитающих (на примере норки) // Генетика. 1987. Т. 23. № 6. С. 988–1002.
- Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П. и др. Генетико-физиологические взаимоотношения мать–плод и их влияние на адаптивные признаки потомков // Онтогенез. 1998. Т. 29. № 6. С. 405–417.
- Евсиков В.И., Кокенова Г.Т., Задубровский П.А. и др. Моногамия как один из путей реализации адаптивного потенциала млекопитающих (на примере степной пеструшки, *Lagurus lagurus* Pallas) // Докл. АН. 2006. Т. 411. № 5. С. 708–710.
- Евсиков В.И., Морозова Л.М. Роль генетико-физиологических взаимоотношений мать–потомок в становлении жизнеспособности и плодовитости млекопитающих. Сообщение I. Эмбриональное развитие мышей при межлинейных пересадках бластоцист // Генетика. 1977. Т. 13. № 5. С. 826–839.
- Евсиков В.И., Морозова Л.М. Роль генетико-физиологических взаимоотношений мать–потомок в становлении жизнеспособности и плодовитости млекопитающих. Сообщение II. Вес зародышей мышей линий BALB, CBA и DBA, развивающихся из пересаженных бластоцист // Генетика. 1978. Т. 14. № 7. С. 1264–1271.
- Евсиков В.И., Мошкин М.П., Герлинская Л.А. и др. Концентрация прогестерона у мышей на ранних стадиях гомо- и гетерогенной беременности // Докл. АН СССР. 1991. Т. 319. С. 494–497.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А. Конгруэнции и видовые адаптации – основа биологической эволюции // Современные проблемы биологической эволюции: Тр. конф. к 100-летию Государственного Дарвиновского музея (17–20 сентября 2007 г., Москва). М.: Изд-во ГДМ, 2008. С. 352–377.
- Евсиков В.И., Осетрова Т.Д., Беляев Д.К. Генетика плодовитости животных. Сообщение IV. Эмбриональная смертность и ее влияние на плодовитость мышей линий BALB, C57Bl и их реципрокных гибридов // Генетика. 1972. Т. 8. № 2. С. 55–66.
- Евсиков В.И., Осетрова Т.Д., Кондрина Л.П., Беляев Д.К. Генетика плодовитости животных. Сообщение V. Вес мышей линий BALB, C57Bl и их реципрокных гибридов и его связь с плодовитостью // Генетика. 1973. Т. 9. № 8. С. 70–84.
- Евсиков В.И., Потапов М.А., Новиков Е.А., Потапова О.Ф. Видовые адаптации на примере взаимоотношений родители–потомки у млекопитающих // Эволюционная биология: Матер. конф. «Проблема вида и видообразование» (3–6 октября 2000 г., Томск) / Ред. В.Н. Стегний. Томск: ТГУ, 2001а. Т. 1. С. 264–278.
- Евсиков В.И., Потапов М.А., Потапова О.Ф. Эффекты отбора по запаховым предпочтениям в инбредной линии мышей // Докл. АН. 2001б. Т. 380. № 6. С. 844–846.
- Завадский К.М. Вид как форма существования жизни. Структура вида. Видообразование // Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967. С. 145–295.
- Кокенова Г.Т. Влияние брачного подбора и длительного инбредного разведения на репродуктивные характеристики степной пеструшки (*Lagurus lagurus* (Pallas, 1773)): Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСиЭЖ СО РАН, 2007. 121 с.
- Кокенова Г.Т., Потапова О.Ф., Потапов М.А., Евсиков В.И. Изменение этологических и морфометрических характеристик степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) при инбредном разведении // Поведение и поведенческая экология млекопитающих: Матер. науч. конф. (4–8 октября 2005 г., Черноголовка). М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2005. С. 251–253, 357–359.
- Колесников С.И., Морозова Л.М., Склянов Ю.И., Евсиков В.И. Морфология внезародышевых органов эмбрионов мышей при их развитии в аллогенных и сингенных матерях // Цитология и генетика. 1977. Т. 11. № 6. С. 513–518.
- Корочкин Л.И. Взаимодействие генов в развитии. М.: Наука, 1977. 280 с.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1957. 400 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 592 с.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Влияние условий выкармливания на выживаемость потомков, их репродуктивные характеристики и соотношение полов у водяной полевки (*Arvicola terrestris*) // Зоол. журнал. 2000. Т. 79. № 3. С. 58–63.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Влияние метаболических ресурсов в период беременности у водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) на вторичное

- соотношение полов // Зоол. журнал. 2004. Т. 83. № 12. С. 1488–1494.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Наступление половозрелости у водяных полевок зависит от физического состояния матери во время беременности // Докл. АН. 2007. Т. 412. № 4. С. 568–570.
- Назарова Г.Г., Евсиков В.И. Влияние физического состояния матери в период беременности и лактации на постнатальный рост и репродуктивный успех потомков у водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // Онтогенез. 2008. Т. 39. № 2. С. 125–133.
- Осетрова Т.Д., Кондрина Л.П., Евсиков В.И. Роль генетически контролируемых взаимоотношений мать–потомок в становлении воспроизводительной функции мышей // III Съезд генетиков и селекционеров Украины: Тез. докл. Ч. 2. Киев: Наук. думка, 1976. С. 180–181.
- Плохинский Н.А. Наследуемость. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1964. 196 с.
- Потапов М.А., Евсиков В.И. Генетико-физиологические взаимоотношения мать–плод и их влияние на адаптивные признаки потомков: Взгляд с третьей стороны // Современные концепции эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦИГ СО РАН, 2000. С. 277–293.
- Потапов М.А., Евсиков В.И. Теория полового отбора Ч. Дарвина и перспективы ее развития в свете эволюционных идей Д.К. Беляева // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 2. С. 390–400.
- Потапов М.А., Евсиков В.И. Эволюционная экология плодовитости животных: факторы эпигамного полового отбора у грызунов // Вавиловский журн. генетики и селекции. 2011. Т. 15. № 1. С. 22–34.
- Потапов М.А., Потапова О.Ф., Бахвалова В.Н., Евсиков В.И. Увеличение материнского вклада как один из механизмов гетерозиса у млекопитающих // XII Междунар. совещ. и V школа по эволюционной физиологии (19–25 ноября 2001 г., Санкт-Петербург): Тез. докл. СПб: ИЭФиБ РАН, 2001. С. 122.
- Потапов М.А., Потапова О.Ф., Задубровская И.В. и др. Половая привлекательность самцов и их агрессивность у грызунов с разными системами спаривания // Сиб. экол. журнал. 2010. № 5. С. 813–818.
- Потапов М.А., Рогов В.Г., Евсиков В.И. Влияние популяционного стресса на частоту встречаемости водяных полевок (*Arvicola terrestris* L.) с белыми отметинами // Докл. АН. 1998. Т. 358. № 5. С. 713–715.
- Северцов С.А. Морфологический прогресс и борьба за существование // Изв. АН СССР. 1936. Т. 5. С. 895–944.
- Северцов С.А. О конгруэнциях и понятии целостности вида // Проблемы экологии животных. Неопубл. работы. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1951а. С. 30–57.
- Северцов С.А. Проблемы эволюционной экологии и пути к их разрешению // Проблемы экологии животных. Неопубл. работы. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1951б. С. 11–29.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. 2-е изд. М.: Наука, 1977. 297 с.
- Трапезов О.В. Об одомашнивании пушных зверей (к 140-летию выхода в России труда Ч. Дарвина: «Прирученные животные и возделанные растения») // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 45–61.
- Трут Л.Н. Эволюционная концепция Д.К. Беляева – десять лет спустя // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1060–1068.
- Трут Л.Н. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 273–289.
- Шварц С.С. Доместикация и эволюция // Проблемы доместикации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 13–17.
- Шварц С.С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование // 250 лет Академии наук СССР: Документы и матер. юбилейных торжеств. М.: Наука, 1977. С. 366–378.
- Шилов И.А. О механизмах популяционного гомеостаза у животных // Усп. соврем. биологии. 1967. Т. 64. Вып. 2(5). С. 333–351.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). 2-е изд. М.: Наука, 1968. 452 с.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. 2-е изд. Л.: Наука, 1969. 494 с.
- Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor in domestication // J. Hered. 1979. V. 70. P. 301–308.
- Belyaev D.K. Genetics, society and personality // Genetics: new frontiers. Proc. XV Intern. Congr. Genetics. New Delhi. Dec. 12–21, 1983. New Delhi: Oxford and IBN Publ. Co., 1983. P. 379–386.
- Belyaev D.K., Khvastova V.V. Domestication, Plant and Animal // Encyclopedia Britannica. 15th ed. V. 5. Chicago: Helen Hemingway Benton, 1974. P. 936–942.
- Christian J.J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiological regulation of population growth // Physiol. Mammal. V. 1. N.Y.; L.: Acad. Press, 1963. P. 189–353.
- de Vries W.N., Evsikov A.V., Haac B.E. *et al.* Maternal β -catenin and E-cadherin in mouse development // Development. 2004. V. 131. P. 4435–4445.
- Evsikov A.V., de Vries W.N., Peaston A.E. *et al.* Systems biology of the 2-cell mouse embryo // Cytogenet. Genome Res. 2004. V. 105. P. 240–250.
- Evsikov A.V., Graber J.H., Brockman J.M. *et al.* Cracking

- the egg: molecular dynamics and evolutionary aspects of the transition from the fully grown oocyte to embryo // *Genes Dev.* 2006. V. 20. P. 2713–2727.
- Evsikov V.I., Belyaev D.K. The role of embryonic and early postnatal mortality in the control of the actual fertility in mammals // VII Intern. Congr. on Animal Reproduction and Artificial Insemination (München, 6–9 June, 1972): Congress Proceedings. München, 1972. V. 3. P. 595–598.
- Evsikov V.I., Nazarova G.G., Potapov M.A. Female odour choice, male social rank, and sex ratio in the water vole // *Advances in Biosciences*. V. 93: **Chemical Signals in Vertebrates VII**. Oxford: Pergamon, 1995. P. 303–307.
- Evsikov V.I., Nazarova G.G., Potapov M.A. *et al.* Ecological factors determine differential reproduction in mammals // *Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia*. Novosibirsk: ICG, 2000. V. 1. P. 21–23.
- Falconer D.S. *Introduction to Quantitative Genetics*. L.: Oliver and Boyd, 1960. 365 p.
- Fisher R.A. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p.
- Gause G.F. Experimental demonstration of Volterra's periodic oscillations in the numbers of animals // *J. Exp. Biol.* 1935. V. 12. P. 44–48.
- Gerlinskaya L.A., Evsikov V.I. Genetic predetermined mother–fetus interrelations and their influence on adaptive features of offspring // *Reproduction*. 2001. V. 121. P. 409–417.
- Gerlinskaya L.A., Rogova O.A., Yakushko O.F., Evsikov V.I. Female olfactory choice and its influence on pregnancy in mice // *Advances Biosciences*. V. 93: **Chemical Signals in Vertebrates VII**. Oxford: Pergamon, 1995. P. 297–302.
- Huxley J.S. *Evolution: The modern synthesis*. Cambridge: The MIT Press, 2010 (1942). 784 p.
- Knowles B.B., Evsikov A.V., de Vries W.N. *et al.* Molecular control of the oocyte to embryo transition // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 2003. V. 358. P. 1381–1388.
- Lack D. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. N.Y.: Oxford Univ. Press, 1954. 343 p.
- Lerner I.M. *Genetic Homeostasis*. N.Y.: John Wiley, 1954. 134 p.
- Mayr E. *What Evolution Is*. N.Y.: Basic Books, 2001. 192 p.
- Mayr E. *What Makes Biology Unique?* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2004. 232 p.
- Mehlmann L.M., Saeki Y., Tanaka S. *et al.* The Gs-linked receptor GPR3 maintains meiotic arrest in mammalian oocytes // *Science*. 2004. V. 306. P. 1947–1950.
- Peaston A.E., Evsikov A.V., Graber J.H. *et al.* Retrotransposons regulate host genes in mouse oocytes and preimplantation embryos // *Dev. Cell*. 2004. V. 7. P. 597–606.
- Porter R.H. Olfaction and human kin recognition // *Genetica*. 1999. V. 104. № 3. P. 259–263.
- Potapov M.A., Nazarova G.G., Evsikov V.I. Attractiveness of male vole odor is positively correlated with pup viability // *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*. N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999a. P. 457–462.
- Potapov M.A., Potapova O.F., Evsikov V.I. Interstrain odor preferences and factors influencing growth rates of two strains of mice and their hybrids // *Advances in Chemical Signals in Vertebrates*. N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999b. P. 399–406.
- Potapov M.A., Yakushko O.F., Belogurova M.N. Long-term effects of interstrain embryo transfer: Female olfactory preference in adult mice offspring // *Advances Biosciences*. V. 93: **Chemical Signals in Vertebrates VII**. Oxford: Pergamon, 1995. P. 313–316.
- Solter D., deVries W.N., Peaston A. *et al.* Fertilization and activation of the embryonic genome // *Mouse Development: Morphogenesis and Organogenesis* / Eds P. Tamm, J. Rossant. N.Y.: Academic Press, 2002. P. 5–19.
- Solter D., Hiiragi T., Evsikov A.V. *et al.* Epigenetic mechanisms in early mammalian development // *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 2004. V. 69. P. 11–17.
- Wynne-Edwards V.C. Self-regulating systems in populations of animals // *Science*. 1965. V. 147. № 3665. P. 1543–1548.

**EVOLUTIONARY ECOLOGY OF ANIMAL FERTILITY:
50-YEAR INVESTIGATION OF REPRODUCTION
AS A LINK BETWEEN GENERATIONS IN MAMMALS**

V.I. Evsikov, M.A. Potapov

Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: ev@eco.nsc.ru

Summary

The role of genetic, physiological and ecological factors in the realization of the mammalian reproductive potential is considered on the base of data from original studies and the literature. The significance of embryonic and early postnatal mortality of progeny in the stabilization of actual fertility at the optimal level for a particular species is demonstrated by the example of minks and small rodents as multifetal species. It is shown that immunogenetic interactions between the maternal and fetal organisms play the decisive role in the development of vital traits in the progeny. It has been found that olfactory mating choice in mammals can form optimal combinations of parents predetermining the most effective development of progeny and thereby the maximal realization of the parental fitness. A family, as a triadic alliance, is formed via sexual selection and constitutes an elementary unit of population ecology and evolution. The family is the level of life organization at which vital population traits are optimized in the variable environment.

Key words: evolutionary ecology, mammals, fertility, embryonic mortality, homeostasis, heterosis, adaptations, sexual selection, immune-genetic mother–fetus interactions.