

ОБ ОДОМАШНИВАНИИ ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ (К 140-ЛЕТИЮ ВЫХОДА В РОССИИ ТРУДА Ч. ДАРВИНА: «ПРИРУЧЕННЫЕ ЖИВОТНЫЕ И ВОЗДЕЛАННЫЕ РАСТЕНИЯ»)

О.В. Трапезов

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия,
e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru (office), trapezov@academ.org (home)

После публикации в 1859 г. «Происхождения видов...» (Ч. Дарвин, 1859) в России раньше, чем на родине в Англии, под редакцией В.О. Ковалевского выходит второй главный труд Ч. Дарвина: «Прирученные животные и возделанные растения» (1867), в которой предлагалось вместе с «Происхождением видов...» рассматривать доместикацию как форму эволюционного процесса или видообразования, где большую роль играет искусственная, а не естественная селекция. В конце 1950-х–начале 1960-х гг. под руководством академика Д.К. Беляева на модельных объектах клеточного пушного звероводства был предложен оригинальный подход, позволяющий ускорить темпы одомашнивания, соизмерив их с продолжительностью человеческой жизни, и благодаря этому увидеть исходные моменты в доместикационных преобразованиях диких животных. Эволюционно-генетической школой Д.К. Беляева показано, что стрессовые воздействия могут ускорять темп как доместикационных, так и эволюционных преобразований путем повышения изменчивости в популяциях.

Главный труд Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора» (Darwin, 1859, 1872; Дарвин, 1991) начинается с разбора потрясающей изменчивости, вскрытой искусственным отбором при доместикации. По этой причине сразу, как только в 1859 г. было опубликовано «Происхождение...», Дарвин берется за основательную проработку вопросов доместикации в своем следующем труде «Изменение животных и растений при одомашнивании» (Дарвин, 1867; Darwin, 1868). Эта работа Дарвина была переведена на русский язык и издана в России основателем эволюционной палеонтологии, автором классического труда по истории доместикации копытных животных Владимиром Онуфриевичем Ковалевским. Желая познакомиться с Дарвином, Ковалевский 22 августа 1867 г. приезжает в Даун, куда с 1842 г., желая жить подальше от шумных Лондона, Кембриджа и Оксфорда, переселяется Дарвин. После личного знакомства с Ковалевским Дарвин дал согласие на его просьбу высылать корректурные листы своей книги по мере их набора.

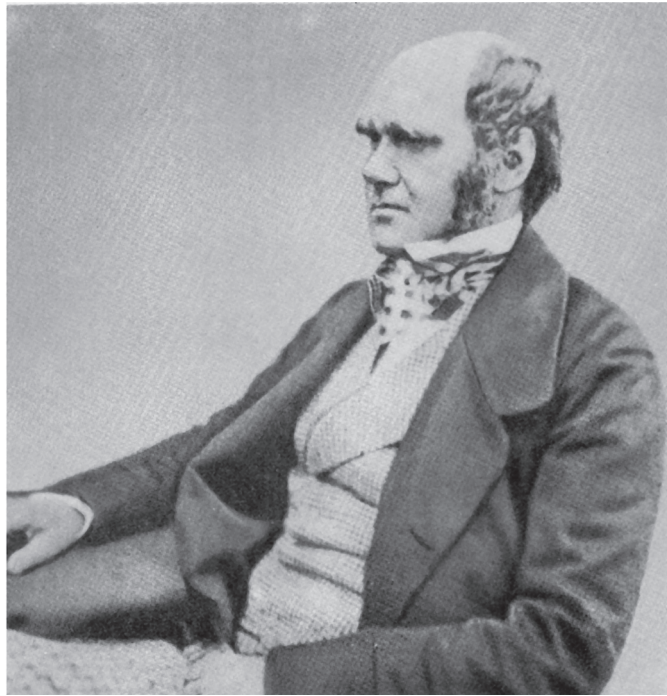
Дарвин писал тогда по этому поводу своему другу геологу Чарлзу Лайелю, что один русский переводит его новую книгу на русский язык, и он говорит, что его необычайно много читают в России.

И это было действительно так. Выход произведений Ч. Дарвина в России отвечал запросам отечественной научной мысли, устремившейся к изучению естествознания в 60-е годы 19 столетия. В эти годы И.С. Тургенев напишет «Дворянское гнездо» (1859), мастер реалистической прозы И.А. Гончаров – «Обломов» (1859), 15 июня 1860 г. состоится первая постановка «Грозы» драматурга А.Н. Островского. В том же 1860 г. революционер, писатель и философ А.И. Герцен в журнале «Колокол» впервые упомянет дарвиновское «Происхождение видов...».

В 1864 г. в России одновременно выходят 4 труда. Профессор Московского университета С.А. Рачинский публикует первый перевод на русский язык «Происхождение видов». Издается перевод лекций К. Фогта «Человек и его место в природе». Неизвестный переводчик



Владимир Онуфриевич Ковалевский в 1869 г.



Чарлз Дарвин в 1854 г.

выпускает «Древность человека» английского геолога, друга Дарвина Чарлза Лайеля. Наконец, революционный демократ Д.И. Писарев в своем сочинении «Прогресс в мире животных и растений» в блестящей публицистической форме излагает идеи Дарвина и дискуссии вокруг них. «Родиться на свет – самая простая штука, но прожить на свете – это уже очень мудрено», – так излагал Писарев идеи Дарвина в очерке «Борьба за жизнь». Огромное большинство органических существ вступает в мир, как в громадную мясорубку, где повара ежеминутно рубят, потрошат, варят и поджаривают друг друга; попавши в такое странное общество, иное существо прямо из утробы матери переходит в какой-нибудь котел и поглощается одним из поваров; но не успел еще повар проглотить свой обед, как он уже сам, с недожеванным куском во рту, сидит в котле и обнаруживает чисто пассивные достоинства, свойственные хорошей котлете» (Писарев, 1894).

Несмотря на вульгаризацию дарвинизма Писаревым его попытки перенести принцип «борьбы за существование» с мира живой природы на человеческое общество, в России большинство естествоиспытателей с теми или иными оговорками дарвинизм приняли,

и он стал знаменем шестидесятников 19-го столетия. Предложенная Дарвином концепция «естественного отбора в объяснении происхождения видов» в силу аналогии с селекцией при создании пород домашних животных и сортов растений – процессом, осуществляемым человеком, была легко воспринята научной общественностью. Из таких людей достаточно будет упомянуть И.И. Мечникова, А.О. Ковалевского, К.А. Тимирязева, И.М. Сеченова.

Брат В.О. Ковалевского, известный биолог-эволюционист Александр Онуфриевич Ковалевский, показавший в своих работах общность закономерностей развития позвоночных и беспозвоночных животных и тем самым доказавший эволюционное родство этих групп, на VII съезде русских естествоиспытателей и врачей в ту пору сказал: «Теория Дарвина была с сочувствием принята у нас в России. Тогда как в Западной Европе она встретила твердо установленные старые традиции, которые ей пришлось первоначально побороть, у нас ее появление совпало с пробуждением нашего общества после Крымской войны, и она сразу получила право гражданства как в научном, так и общественном мире и до сих пор пользуется общим сочувствием» (Ковалевский, 1948, С. 262).

Ученики российского эволюциониста до-дарвиновского периода К.Ф. Рулье: основатель отечественной зоогеографии Н.А. Северцов, зоолог и антрополог А.П. Богданов, С.А. Усов, выдающийся анатом Я.А. Борзенков – сразу же становятся пропагандистами дарвиновского учения.

Перевод книги Дарвина по domestикации животных и растений В.О. Ковалевский публиковал выпусками, первый из которых появился в мае 1867 г., за восемь месяцев до выхода в свет английского издания. Последние же выпуски русского перевода были изданы осенью 1868 г. Переводной русский вариант книги Ковалевский озаглавил: «Прирученные животные и возделанные растения» (1867). Таким образом, это классическое произведение Дарвина увидело свет в России несколько раньше, чем в Англии, где свою монографию Дарвин оба раза – в 1868 и 1875 гг. – издал в двух томах, первый из которых содержал главы I–XII, а второй – главы XIII–XXVIII (Darwin, 1868, 1875).

У Дарвина не было прямых данных о действии естественного отбора в качестве причины эволюции, поскольку процесс накопления случайных вариаций для зарождения нового вида требует больших отрезков времени, гораздо превышающих продолжительность человеческой жизни. Поэтому в поисках подтверждения действительности своей теории он обратился к аналогии или модели – domestикации диких животных и растений. В середине 1838 г. он изучает – выпущенные в виде брошюр сельскохозяйственные и domestикационные материалы знаменитых английских селекционеров Дж. Себрайта и Дж. Уилкинса и пишет: «Сэр Джон Себрайт, один из самых искусных заводчиков, говорил относительно голубей, что он берет производящее какое угодно перо в три года, но ему потребуется шесть лет, чтобы получить желаемую форму головы или клюва» (Дарвин, 1991, С. 41). К тому же оба автора разъясняли действие искусственного отбора при создании пород сельскохозяйственных животных, приводя в пример аналогию с гибелью зверей в условиях дикой природы. И уже 16 декабря 1838 г. в «Четвертой записной книжке» (октябрь 1838 г.–июль 1839 г.) появляется первая запись Дарвина, указывающая на аналогию между породообразованием и происхождением видов:

«Самая замечательная («beautiful») часть в моей теории состоит в том, что domestцированные расы созданы точно так же, как и виды, но последние более совершенны и процесс создания шел гораздо медленнее» (Дарвин, 1991, С. 41).

В середине 1839 г. Дарвин изучает «Садоводческие труды». Пометки на полях свидетельствуют о том, что он и там ищет и находит аналогии между естественным и искусственным отбором (Richardson, 1981). Именно использование Дарвином искусственного отбора в качестве модели действия естественного отбора свидетельствует о значимости селекционно-domestикационных исследований в формировании его идеи, объясняющей происхождение видов.

Известный в России исследователь дарвиновского наследия Я.М. Галл (1993) подчеркивает, что в построении теории происхождения видов путем естественного отбора Дарвин обращался к источникам не только по биологии, селекции и domestикации. Круг его исследований в 1837–1839 гг. был необычайно широк. Дарвин изучал много литературы по философии и политической экономии, социологии и демографии. Ответы на динамику количественных закономерностей в популяциях он находит в работах последователя Мальтуса, бельгийского математика и основателя строго научного метода изучения изменчивости А. Кэтле; в рассуждениях А. Смита об обществе, состоящем из свободных индивидов; в теоретических и философских дискуссиях на научных заседаниях Геологического общества. Дарвин, работая над проблемой вида, внимательно следит за дискуссией между философами К. Уэлллом и Дж. Стюартом Миллем по вопросам научного метода. Следует сказать, что в это время в Англии философия науки получила большое развитие – это был период, когда в трудах английских философов и социологов идея индивидуального выживания в конкурентном обществе излагалась в виде количественных закономерностей. Все это иллюстрирует, что путь Дарвина к теории естественного отбора для объяснения происхождения видов был слишком сложным, чтобы его можно было свести к какому-либо одному фактору, например изучению практики животноводов, прочтению книги Мальтуса или исследованиям необычайной изменчивости вьюрков на островах Галапагосского архипелага. Теория естественного

отбора не была создана в один прием и в один день. Как впоследствии укажет выдающийся зоолог, систематик и философ, один из главных «архитекторов» синтетической теории эволюции Э. Майр, теория отбора Дарвина включает, по меньшей мере, восемь компонентов, и когда речь идет о создании такой теории, то на первое место выдвигается понимание взаимодействия между самими компонентами. Ну а поскольку у Дарвина все же не было прямых данных, объясняющих механизм происхождения видов, аналогия между естественным и искусственным отбором в какой-то мере их компенсировала (Галл, 1993). Майр делает на этом особый акцент: «именно из исследований животноводов Дарвин приобрел ряд ценных выводов. Вся деятельность в области доместикации выполняла для Дарвина роль полигона, на котором шла проверка его теоретических построений» (Мауг, 1982, Р. 486). По мнению Майра: «...под воздействием исследований животноводов Дарвин начал переходить от эссенциализма к популяционному мышлению» (Ibid, цит. по Галл, 1993, С. 36–37).

Со времен Платона в науке господствовали взгляды, которые выдающийся английский философ К.Р. Поппер назвал эссенциализмом: мир состоит из ограниченного числа неизменяемых сущностей (идей, по терминологии Платона), а изменчивые проявления видимого мира – лишь неполные и неточные отражения этих сущностей. Согласно этой точке зрения, истинное изменение может произойти только при появлении новой сущности, возникающей в результате либо акта Творения, либо спонтанного скачка (мутации). Классы физических объектов действительно состоят из идентичных реальных единиц, а физические постоянные остаются неизменными при одинаковых условиях, поэтому в XIX в. между математикой и физическими науками, с одной стороны, и философией эссенциализма – с другой, не было противоречий.

Естествознание же нуждалось в иной философии. Живые организмы характеризуются своей уникальностью: любая популяция состоит из особей, каждая из которых обладает индивидуальностью. В рамках популяционного мышления средние величины представляют собой абстракции; реальна только отличная от других особь.

Популяция принята за единицу эволюции, она представляет собой фонд вариаций (на языке генетики – генофонд). Поскольку популяционное мышление предусматривает постепенное изменение признака (его пенетрантность и экспрессивность), то популяционный подход господствует при рассмотрении всех аспектов как теории селекции, так и теории эволюции.

После того как эволюционные воззрения Ламарка и других эволюционистов в Европе долго игнорировались, книга Дарвина «Происхождение видов...» была раскуплена в тот же день, как только появилась на прилавках, – 24 ноября 1859 г. «Все хорошо известные додарвиновские теории, – пишет один из виднейших философов XX столетия американский историк науки Т. Кун, – а именно теории Ламарка, Чемберса, Спенсера и немецких натурфилософов, представляли до Дарвина эволюцию как целенаправленный процесс: каждая новая стадия эволюционного развития была более совершенной реализацией Плана, который существовал с самого начала» (Кун, 1975, С. 216).

Центральная дарвиновская идея о том, что за происхождением видов стоит естественный отбор, а не реализация некоего Плана Творения, вызвала в обществе широкую дискуссию. Книга при жизни Дарвина выдерживает шесть изданий, и в каждом издании Дарвин вносит в книгу некоторые коррективы. Коррективы эти были не случайны. Как заметил П.М. Бородин: «Дарвин сыграл со своими критиками опасную шутку... педантично проанализировал все трудности, с которыми сталкивалась его идея, все критические замечания, которые могут быть против нее выдвинуты. И тем самым обезоружил своих ниспровергателей на столетия вперед» (Бородин, 1987; Медников, 2003).

Вопрос о том, стали ли пушные звери в условиях клеточного разведения домашними, или их по-прежнему следует считать дикими, поднимается уже давно (Афанасьев, 1968). Чтобы на него ответить, необходимо обратиться к великому событию в истории человечества, которое произошло примерно 10–15 тысяч лет назад, 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 завывающих предков домашних

собак, а вокруг самих поселений начала складываться синантропная флора и фауна. Именно этот период относят к началу «неолитической революции» – переходу от собирательства и охоты к domestikации диких животных и растений (Массон, 1996).

С той давней поры дикий, не только животный, но и растительный мир является ареной нескончаемых экспериментов по одомашниванию, позволивших создать более 6200 пород различных видов животных, а число сортов основных распространенных культурных растений (пшеницы, риса, кукурузы, бананов, хлопчатника и др.) составляло сотни и даже тысячи по отдельным видам. Так, например, существует более 4000 сортов пшеницы, еще более значительно число сортов декоративных растений – роз, тюльпанов, гладиолусов, бугенвиллий и др. Нередко в дикой исходной форме растения трудно узнать прародителя (The Global Strategy..., 1999).

И все же, если мы пересчитаем количество введенных в культуру растений и численность животных, живущих сейчас с человеком бок о бок и так или иначе служащих ему, то удивимся, как мало их одомашнено! На сегодня всего около 40 видов domestikцированных растений обеспечивают наш основной белковый и энергетический баланс, а всего 8 видов основных злаковых растений составляют 66 % продовольственного потенциала человечества. Среди многих сотен тысяч видов высших растений человек использует сегодня в целом порядка 200 (Шумный, 1999). Человек одомашнил не так уж много животных. 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. Насекомых два – шелковичный червь и пчела. Два обитателя вод – карп и золотая рыбка. Более всего птиц, но все же не так уж много: куры, утки, гуси, индюшки, цесарки, голуби, канарейки, японский перепел. И все – менее пятидесяти. Причем на 9 видов приходится основная масса включенных в 6200 пород (Марзанов, 2006). Весьма скромно за 15 тыс. лет истории domestikации.

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 в облике животных сразу что-то меняет. Похож ли дикий белый карась на красного цвета рыбу с названием 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 имеется 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 облике их трудно уловить черты дикого предка. Так, глядя на таксу или левретку, трудно представить, что родословная этих собак восходит к волкам. Но они абсолютные родственники – спарившись, они дадут плодovitое потомство. Как удалось человеку оторвать от древа волчьей природы росток и вынчичить из него собаку – антагониста волка и верного друга людей?

Ч. Дарвин говорил, что domestikация – 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.

Позже в издании 1875 г. Дарвин рассматривает одомашнивание как форму эволюционного процесса или видообразования, где большую роль играет искусственная, а не естественная селекция.

После Дарвина целая плеяда исследователей, наших 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, биолога и животновода Е.А. Богданова 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 Ю.А. Филипченко (Филипченко, 1916).

Для того чтобы дикое животное сделало 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 (Богданов, 1937; Кисловский, 1940; Боголюбовский, 1940; Завадовский, 1945; Richter, 1954; Zeuner, 1954; Hediger, 1964; Fox, 1967; Hale, 1969; Isaac, 1970; Herre, Röhrs, 1971; Voice, 1973; Ratner, Voice, 1975; Price, 1984; Morey, 1994; Lange, 2002; Zeder, 2006). Поэтому многие исследователи процесса одомашнивания делали упор на значении поведения животных для их успешного одомашнивания. В условиях неволи, когда животное оказывается на расстоянии вытянутой руки человека, способность адаптироваться к его присутствию является уже наиболее важным фактором. Вероятно, одним из наиболее широко применяемых прямых и эффективных способов осуществления самых первых шагов одомашнивания явилось пленение детенышей диких животных, у которых формировались сильные привязанности к человеку в критические периоды запечатлевания или социализа-

ции. Косвенным подтверждением этой мысли может служить наблюдение 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 одомашнивания решающую роль играл бессознательный отбор: человек сохранял наиболее контактных животных и пренебрегал другими без осознанного намерения изменить генетическую природу одомашниваемых животных (Wistmann, 1977). Иными словами, одомашнивание представляет собой процесс, при котором популяция животных адаптируется к человеку и к условиям неволи посредством комбинации генетических изменений (Ratner, Voice, 1975).

Американский генетик из Гарвардского университета К.Э. Келер 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 гг. он проводил большие исследования на американских зверофермах по выяснению связи между окраской меха и предрасположенностью к одомашниванию у лисиц, песцов и норок (Keeler, King, 1947; Keeler et al., 1968; Keeler, 1942, 1947a, b, 1975).

В конце 1950-х–начале 1960-х гг. под руководством академика Д.К. Беляева в Новосибирске формируется школа, заложившая принципиально новое направление в изучении генетико-эволюционных механизмов одомашнивания. Была предложена новая парадигма, новый оригинальный подход, позволяющий ускорить темпы одомашнивания, соизмерив их с продолжительностью человеческой жизни, и благодаря этому увидеть самые начальные, можно сказать, исходные, моменты в одомашнивающих преобразованиях диких животных. Благодаря уникальному эксперименту по воспроизведению самого процесса одомашнивания и тем важным эволюционным выводам, которые были сделаны на основе анализа этих экспериментов, имя Д.К. Беляева вошло в историю мировой биологической науки (Беляев, 1970, 1972, 1974, 1979а, б, 1981, 1983; Belyaev, 1969, 1979; Беляев, Трут, 1982, 1983; Trapezov, Trapezova, 2000).

Биологическую сущность domestikации Беляев рассматривал, прежде всего, как наследственное изменение поведения животных в условиях разведения в неволе (без этого domestikация немислима), 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, когда происходит элиминация комплекса эмоционально отрицательных, агрессивных реакций на человека, свойственных диким животным, и наследственно формируются эмоционально положительные реакции на него, характерные для домашних животных, т. е. по способности к domestikации. Он говорил о тех законах коррелятивной изменчивости, которые Ч. Дарвин с особенной ссылкой на domestikацию называл таинственными (Дарвин, 1951, 1991, С. 28, 29) по той причине, что они вызывают слишком сложную цепь биологических последствий (Belyaev, 1969, 1979). В 15-м издании Британской энциклопедии (Encyclopaedia Britannica) на страницах 936–942 Д.К. Беляевым дается определение понятия «Домestikация» (Belyaev, Khvostova, 1974). Это же определение domestikации изложено в пленарном 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).

Работу по экспериментальному воспроизведению процесса domestikации Д.К. Беляев начал еще до переезда в новосибирский Академгородок, 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, 1951; 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 Академгородке.

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

За чрезвычайно короткое время экспериментального процесса воспроизведения domestikации в сопоставлении с тысячелетними историческими сроками одомашнивания известных нам животных были получены уникальные данные. В ходе целенаправленного отбора на domestikационное поведение зафиксирована перестройка целого комплекса приспособительных сезонных биологических функций, причем в том же направлении, в котором изменились эти функции у домашних животных. Природа дикого зверя не устояла, не смогла удержать своих, казалось бы, незыблемых позиций под напором domestikационного эффекта. Какие же рычаги приводят в действие этот могучий эффект? Д.К. Беляев высказал мысль о том, что 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 соответственный отбор именно тех генов, которые определяют менее агрессивную реакцию по отношению к человеку. Эти гены в свою очередь влияют на характер импульсов, зарож-

дающихся в нервной системе и передающихся в гормональный аппарат. А перестройка этого аппарата есть следствие перестройки наследственных функций.

В начале 1960-х гг. Д.К. Беляев формулирует положение о роли регуляторов и поведения в доместикации животных. Первая статья, в которой намечены основные идеи его теории доместикации и упомянуты регуляторы, была посвящена проблемам коррелятивной изменчивости и опубликована в «Известиях Сибирского отделения АН СССР» (Беляев, 1962). В те же годы он, ссылаясь на работы И.П. Павлова, писал: «стало ясно, что свойства основных нервных процессов играют весьма существенную роль в эволюционной судьбе особей и являются поэтому тем материалом, на основе которого действует естественный отбор» (Попова, 2002, С. 109–110). Разрабатывая проблему коррелятивной изменчивости, Д.К. Беляев высказал мысль о том, что для понимания механизма возникновения коррелятивных признаков необходимо искать регуляторы, контролируемые сложные комплексы. Этими регуляторами являются нервная и гормональная системы. Ориентация Д.К. Беляева на изучение нейрофизиологических и нейроэндокринных механизмов доместикации была перспективной и в то время, безусловно, новой. Он безошибочно понял, что сущность доместикации основана на изменении поведения и стрессоустойчивости животных и кроется в наследственно закрепляемом изменении регуляторных систем. Первой работой этого направления стала опубликованная в «Докладах Академии наук СССР» в 1971 г. статья Е.В. Науменко, Л.Н. Трут, Е.А. Коршунова и Д.К. Беляева, в которой впервые были приведены доказательства сдвигов, происходящих в процессе доместикации серебристо-черных лисиц в одной из систем стресса – гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой (Беляев и др., 1971). В своих первых программных статьях Д.К. Беляев писал о нейрогуморальной регуляции и мозге вообще, без упоминания о медиаторных системах, функционирование которых и осуществляет регуляцию поведения и физиологических функций. Это неудивительно, так как существование медиаторов в мозге было показано лишь к концу 1950-х гг. Впервые было установлено, что селекция на доместикацион-

ный тип поведения сопровождается изменениями метаболизма регулирующих агрессивность классических медиаторов мозга – серотонина и катехоламинов, меняет реакцию на стресс и функциональную активность половых гормонов (Попова, 2002).

Д.К. Беляев высказывал идею о глубоком влиянии регулярного отбора по поведению животных на жизненно важные функции организма, в особенности на репродуктивную. Его чрезвычайно интересовала функциональная организация хромосом, благодаря которой осуществляется переход от активного состояния гена к неактивному и наоборот и, в частности, обеспечивается дифференциальная активность генов в различных тканях на разных стадиях развития. Согласно его гипотезе, одним из важных молекулярно-генетических механизмов такого отбора могло быть наследуемое включение длительно инактивированных генов или, напротив, выключение ранее функционировавших генов (Кикнадзе, 2002, С. 98–99).

В сентябре 1979 г. Д.К. Беляев излагает свои работы по поведению и поведенческой селекции лисиц в большом 45-минутном 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 (*Mustela vison* Schreber, 1777). У ручных норок эффекты интенсивного отбора на одомашнивание идут по той же схеме, что и у лисиц, только поведение больше напоминает не собачье – у норки созданное селекционным путем ручное поведение скорее близко к поведению домашних кошек (рис. 1).

Первым ответом отбора американской норки на одомашнивание (как и в аналогичном доместикационном эксперименте с лисицами)



Рис. 1. Максимальная экспрессивность ручного поведения у норок.

явилось изменение однородности исходной стандартной окраски мехового покрова в виде появления обширной белой пятнистости (пегостей). При этом также наблюдается удивительный параллелизм или гомологичность с другими ранее одомашненными видами – кроликами, сиамскими кошками и морскими свинками – и в такой особенности окраски, как проявление частичного альбинизма или окраски гималайского типа (рис. 2) (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. Для иллюстрации этого уместно вспомнить, как в свое время Николай Иванович Вавилов, находясь на стажировке в Англии у известного биолога-селекционера У. Бэтсона, вспоминал, как в 1914 г. ему «пришлось быть в Лондоне на одном

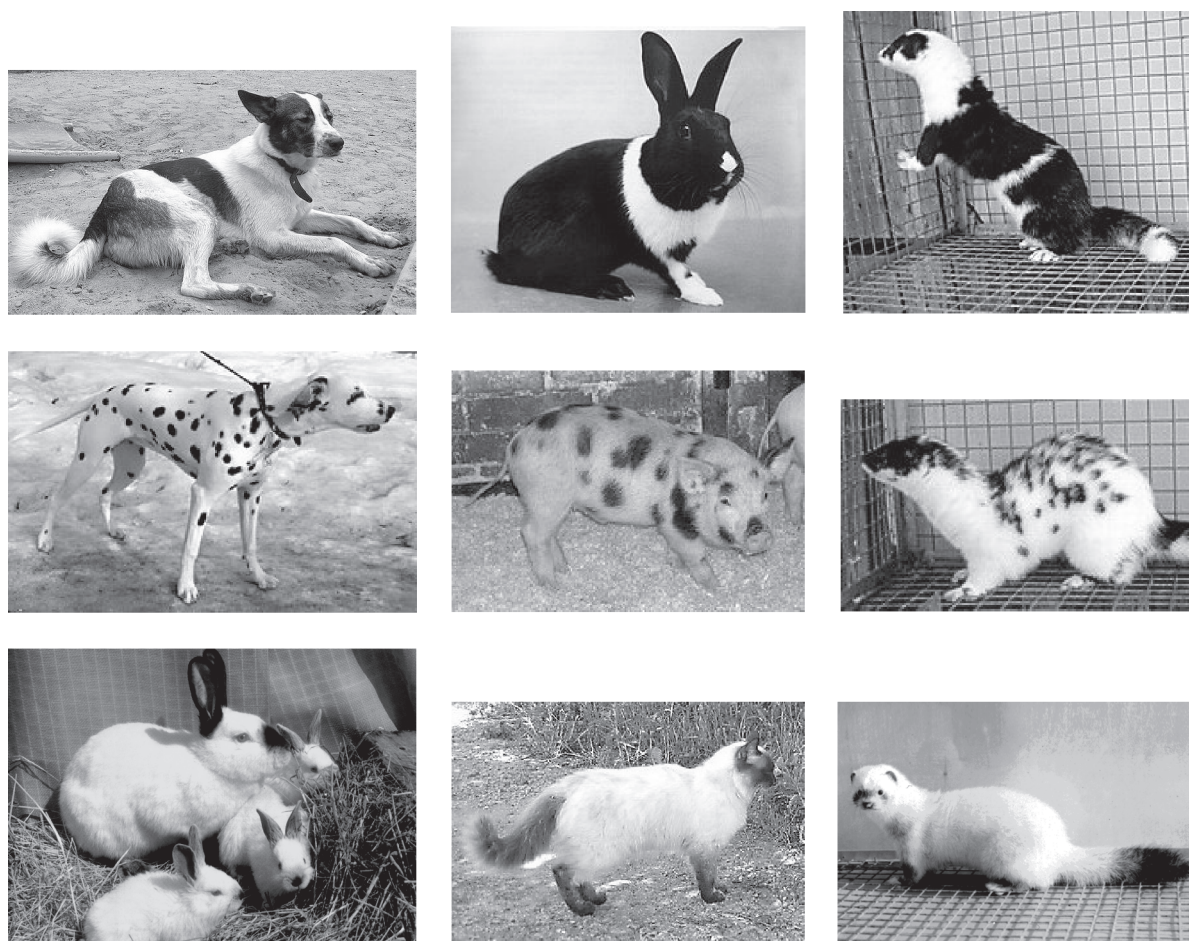


Рис. 2. Параллелизм или гомологичность в окраске одомашниваемой американской норки в сравнении с другими исторически ранее одомашненными видами.

из вечеров в знаменитом Королевском институте, где оппоненты Бэтсона биометрики К. Пирсон и У. Уэлдон демонстрировали пятнистых собачек и их потомство, выявлявших сложную картину расщепления, пытаясь при этом высмеять учение Менделя и его последователей» (Вавилов, 1935). Уэлдон и Пирсон были уверены, что эволюция идет посредством отбора, действующего на непрерывных вариациях. Бэтсон же, как и двоюродный брат Дарвина Френсис Гальтон, изучая наследственную изменчивость, был убежден, что эволюционное (а стало быть, и селекционное) значение имеет дискретная или прерывистая изменчивость. В результате чего уже в ту пору обсуждение теоретических и экспериментальных исследований селекционных и эволюционных процессов носило чрезвычайно острый, дискуссионный характер.

Автор теории нейтральной эволюции японский генетик Муамаро Кимура напишет: «Ярое неприятие менделизма биометриками во главе с Пирсоном и Уэлдоном привело к тому, что Уэлдон бросил все свои силы на опровержение менделизма и в поисках исключений из его законов пересмотрел множество огромных томов заводских племенных книг породистых лошадей, подорвал свое здоровье и умер молодым» (Кимура, 1985, С. 18).

Как хорошо известно, 12 мая 1920 г. на III Всероссийском съезде селекционеров в Саратове 33-летний профессор Саратовского университета Н.И. Вавилов доложил об открытом им законе гомологических рядов в наследственной изменчивости (Вавилов, 1922). В решении съезда было сказано: «Н.И. Вавилов заметил удивительную повторяемость или периодичность признаков в различных группах или рядах растительного мира, которая дает возможность предсказывать существование неизвестных еще форм наподобие того, как периодическая система Менделеева давала возможность предсказывать существование неизвестных элементов» (Центр. гос. архив нар. хоз-ва СССР). «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» вышел в свет отдельным оттиском в том же 1920 г., в 1921 г. был опубликован в журнале «Сельское и лесное хозяйство», в 1922 г. переведен на английский язык и издан в типографии Кембриджского университета (Vavilov, 1922).

Сам Н.И. Вавилов несколько не претендовал на то, что он первым сформулировал положение о гомологической изменчивости. Он цитировал многих авторов, в том числе и самого Дарвина.

Это было действительно так, Дарвин задумывался над фактами подобного рода уже в 1840 г. В «Путешествии натуралиста на корабле “Бигль”» он проводит параллели между породой южноамериканского скота ньята, бульдогами и мопсообразными породами собак (Darwin, 1845). Через 28 лет, в 1868 г., в труде «Изменения домашних животных и культурных растений» он дает первую сводку явлений параллельной изменчивости у домашней птицы (оперенные ноги кур, голубей и индеек), у растений (фиолетоволистые разновидности бука, орешника и барбариса). Дарвин приводит там же данные об одинаковых явлениях в химической изменчивости: «...Листья чайного дерева и мате и плоды кофе содержат возбуждающее и питательное вещество, которое, как теперь известно, химически тождественно» (Дарвин, 1951, С. 340). Эти наблюдения формулируют у Дарвина понятие параллельной изменчивости: «Я подразумеваю под этим выражением, что сходные признаки иногда появляются у нескольких разновидностей или рас, происходящих от одного и того же вида и в более редких случаях – у потомков совершенно различных видов» (Дарвин, 1951, С. 715). Приводя сведения, указывающие на ограниченность размаха возможных изменений, Дарвин ссылался на «закон уравнивающей изменчивости» Б.Д. Уолша, установившего для насекомых в естественном состоянии «закон равнозначущей изменчивости» (law of equable variability), или «закон аналогичной изменчивости» – прообраз «закона гомологических рядов» Н.И. Вавилова: «Если какой-нибудь определенный признак очень изменчив у одного вида группы, он будет склонен к изменчивости и у близких видов». Но следует подчеркнуть, что Дарвин все же не вкладывал в «закон Уолша» тот смысл, который позднее вкладывался в закон Вавилова сторонниками ортогенеза. «Закон уравнивающей изменчивости» не рассматривался им как аналогия таблицы Менделеева, а указывал на сходство родственных форм организмов: «Это явление, согласно моим взглядам, объясняется принци-

пом происхождения родственных форм от одной первичной формы» (Дарвин, 1951, С. 288).

Эту же параллельную изменчивость пытались приспособить для обоснования антидарвиновских концепций эволюции – феномен параллелизма казался противоречащим дарвиновскому положению о неопределенной изменчивости. Очень хорошо известно выражение Л.С. Берга как автора эволюции на основе закономерностей о том, что «своими наблюдениями и опытами Вавилов проводит идею номогенеза более успешно, чем это делаю я в настоящей работе» (Берг, 1977, С. 224). Одним из последних крупных российских ученых, высказывавшихся против дарвиновской эволюции в поддержку точки зрения Берга, был А.А. Любищев (1925, 1966, 1973а, б, 1982, С. 247–253). Наиболее полно свое одобрение номогенеза он изложил в выпускаемых с конца 1960-х гг. под редакцией Н.Н. Воронцова сборниках «Проблемы эволюции» в статье: «О постулатах современного селектогенеза: «Живи Дарвин до настоящего времени и сохрани полную свежесть мысли и работоспособности, он был бы в лагере антидарвинистов», – писал Любищев (1973а, С. 45).

Действительно, внешнее противоречие между синтетической теорией эволюции и феноменом гомологической изменчивости наблюдается. Как разрешал этот парадокс сам Вавилов? Оснований полагать, что он в этом отношении делал какие-либо уступки антидарвинизму – нет. Наоборот, он четко указывал, что закон гомологических рядов «не противоречит дарвинизму, наоборот, даже развивает его» (Вавилов, 1932, С. 519). Следует подчеркнуть, что один из главных «архитекторов» синтетической теории эволюции, Э. Майр, расценивал этот «закон» всего лишь как указание на признак, который можно использовать в таксономических изысканиях, а не на упорядоченность и ограничения изменчивости (Maug, 1942).

Возможно ли, подобно Л.С. Бергу, истолковывать феномен гомологических рядов без анализа их адаптивной ценности? Вряд ли, ведь любое проявление гомологичной изменчивости (кстати, как и любой другой изменчивости) проходит оценку на адаптивность естественным отбором (Медников, 1981, 1983, 1989).

В 1970-х гг. модельные эксперименты Д.К. Беляева показывают, что резкие изменения среды,

провоцируя состояние стресса, мобилизуют в популяциях животных скрытую генетическую изменчивость, что в свою очередь облегчает поиск и отбор наиболее адаптивных к экстремальным условиям жизни вариантов животных.

Традиционно стрессовые воздействия в популяциях рассматривались и рассматриваются как факторы отбора, отмечающие недостаточно стрессоустойчивые генетические варианты в силу их пониженной жизнеспособности (Forbes, Calow, 1997). В таком контексте стресс может приводить к механическому уменьшению генетической изменчивости в популяции, если в результате резкого падения численности эта популяция проходит через «бутылочное горлышко».

Однако эволюционно-генетической школой Д.К. Беляева показано, что стрессовые воздействия могут ускорять темп эволюционных и адаптационных преобразований путем повышения уровня изменчивости в популяциях (Беляев, 1979б; Belyev, Borodin, 1982).

Можно ли считать такой признак, как проявление белой пятнистости (пегостей) или той же сиамской раскраски мехового покрова в ходе domestikации самых разных таксономических групп животных, в том числе и пушных зверей, нейтральным, не адаптивным? Вряд ли, так как он вполне может быть сцеплен в наследовании с признаком адаптивным – устойчивостью к психоэмоциональному стрессу, к проживанию в условиях неволи, к антропогенной среде, к успешному размножению изначально диких животных (внезапно оказавшихся по эволюционным меркам) в ограниченном и тесном жизненном пространстве клеточного содержания.

Конечно, внешнее сходство в раскраске волосяного покрова у совершенно отдаленных в таксономическом отношении видов, вовлеченных в процесс domestikации, не дает нам оснований судить о сходстве генотипического порядка. Но исходя из поразительного сходства в фенотипической изменчивости, обусловленной единством процесса domestikации у видов, достаточно далеких по происхождению, можно подразумевать наличие специфической генной компоненты, подпадающей под давление одного и того же вектора отбора (рис. 3).

Мы можем говорить, наряду со спецификой видов и родов, о наличии у них общей генной компоненты – «генов domestikации», а точнее,

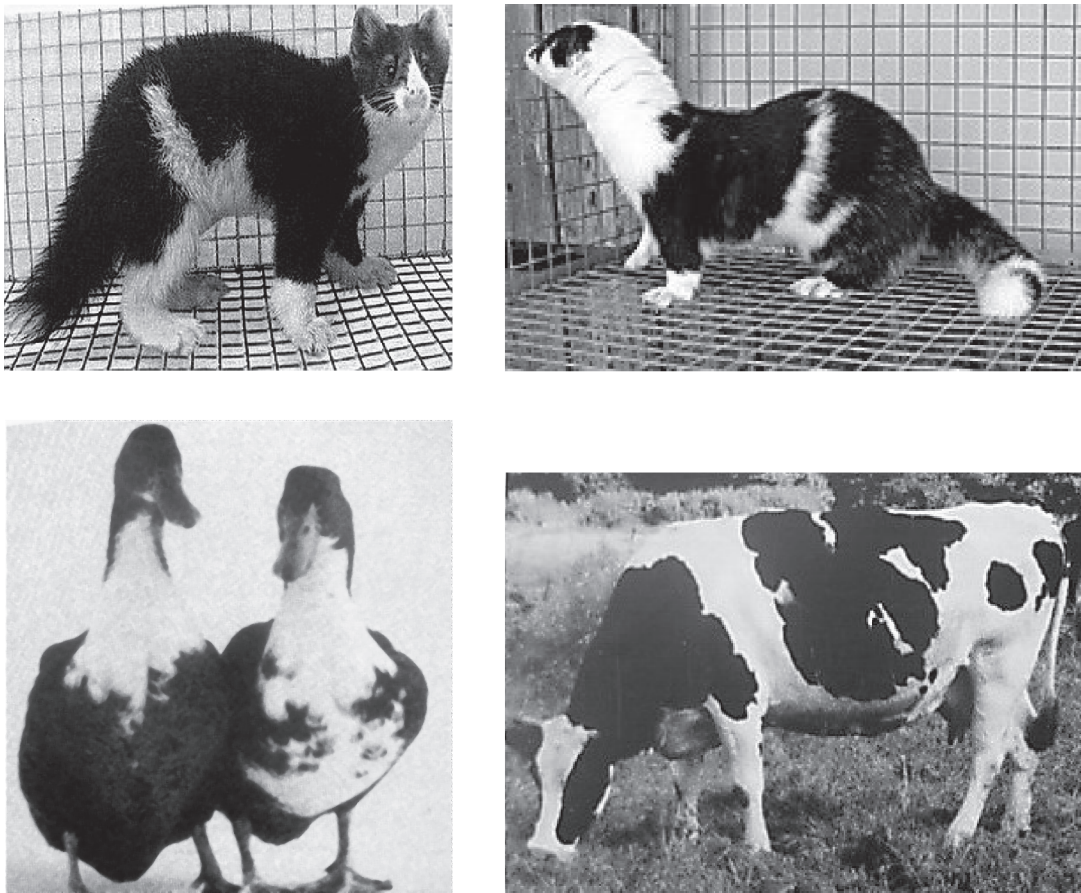


Рис. 3. Сходство в фенотипической изменчивости (наличие белой пятнистости) в условиях одомашнивания у видов, далеких по происхождению.

«генов стрессоустойчивости», обеспечивающих в условиях одомашнивания толерантность к психоэмоциональному стрессу, терпимость к пребыванию в условиях антропогенной среды промышленных звероферм.

Согласно положения о гомологических рядах в наследственной изменчивости, у разных видов, втягиваемых в один и тот же канал отбора, а конкретно – на способность выдерживать проживание в стрессирующих условиях неволи, – в ряду поколений в одном и том же направлении реорганизуются гормональные регуляторные механизмы, нейрохимические механизмы головного мозга, возникают одни и те же морфологические и физиологические изменения. То есть речь идет о наследственно детерминированной, канализируемой изменчивости фенотипов – изменчивости в определенном направлении – так, как понимал это Н.И. Вавилов.

И как одно из следствий такого отбора на одомашнивание у пушных зверей, можно предсказать появление таких же окрасок меха, как и у животных, одомашненных исторически в более ранние сроки (рис. 4), подобно тому, как периодическая система Менделеева дает возможность предсказывать существование до поры до времени неизвестных элементов.

Изложенные в краткой форме экспериментальные данные представляют собой моделирование процесса одомашнивания на пушных зверях в условиях экспериментальной зверофермы Института цитологии и генетики СО РАН и его отличие в темпах этих преобразований (или скоростей одомашнивания) от стихийного процесса промышленного одомашнивания лисиц и норок, которых вот уже более сотни лет разводят на остальных зверофермах мира.

В своих воспоминаниях о совместной работе с Д.К. Беляевым по экспериментальному



Рис. 4. Ручные черно-пестрые норки.

моделированию роли стресса и стрессуемости в процессе одомашнивания изначально диких животных П.М. Бородин говорит: «У беляевской концепции была нелегкая судьба. Как все действительно серьезные и крупные концепции, она оказалась впереди своего времени и поэтому в момент появления не встретила полного понимания. Если вспомнить первые отклики, то они поразительно сходны с теми, которые вызвала вначале идея эволюции посредством естественного отбора. Как писал Дарвин: “После того как моя и м-ра Уоллеса статьи были доложены на заседании Линнеевского общества, единственный отзыв был – все новое в нашей работе – неверно, а все верное – не ново”» (Бородин, 2002, С. 157).

Развитие Д.К. Беляевым представлений о роли поведения и стресса в механизмах одомашнивания диких животных явилось новой парадигмой в изучении процесса одомашнивания и эволюции. Проблема была ориентирована на выявление тех процессов, которыми реализуется действие отбора по поведению; на интеграцию теории искусственного отбора с современными представлениями о функциях мозга.

Разные науки обретали свои парадигмы в разное время. Парадигма, как пишет американский историк науки, один из виднейших фигур среди философов науки XX столетия Т. Кун в своей книге «Структура научных революций» (Кун, 1975), может рассматриваться как новая система взглядов в определенной области научного знания, как некое «образцовое достижение прошлого» (Kuhn, 1998). По мнению Куна, основная ценность парадигмы состоит в том, что она объединяет в единое целое все схемы, существующие в рамках дисциплины, и дает исследователям уверенность в социальной оправданности их дорогостоящих и кропотливых исследований. Но в какой-то момент возникает теория, объясняющая некую проблему в данной области знаний лучше, чем другая теория, существующая в данной области знаний и конкурирующая с первой. Такая теория начинает привлекать внимание большинства исследователей последующих поколений, и в результате старые конкурирующие школы прекращают свое существование. По аналогии с естественным отбором в природе парадигмы в науке выживают потому, что вымирают их конкуренты. И если среди конкурирующих теорий выделяется одна, а предлагаемые ею новые объяснения явлений получают признание у последующих поколений исследователей, можно считать, что родилась новая парадигма. Согласно парадигмальной концепции развития науки переход от одной парадигмы к другой имеет характер научной революции. Пример этому – переход от классической филогенетики к кладистике. История науки, пишет Кун, есть смена последовательных парадигм (подобно тому, как в истории общества один социальный строй сменяется другим), каждая из которых сильно переориентирует интересы ученых внутри определенной области знаний. К примеру, сто лет назад ученые были также убеждены в том, что ньютоновская механика объясняет устройство Вселенной, как в наше время убеждены, что устройство Вселенной объясняется теорией относительности Эйнштейна. Иными словами, физик XIX столетия был не менее уверен в правильности своего понимания физических явлений, чем современный физик, знакомый с теорией относительности. Но, тем не менее, величие обеих концепций вызывает восхищение (Кун, 1975).

Литература

- Аргутинская С.В. Дима // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. С. 5–71.
- Афанасьев В.А. Изменения пушных зверей под влиянием одомашнивания // Собрание, посвященное 100-летию выхода в свет книги Ч. Дарвина «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания» (1868). 18–20 декабря 1968 г.: Тез. докл. М.: Издательство МГУ, 1968. С. 23–28.
- Афанасьев В.А. Изменение пушных зверей при разведении в клетках // Проблемы domestikации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 33–37.
- Беляев Д.К. Творческая роль отбора в возникновении некоторых вариаций окраски у лисиц // Каракулеводство и звероводство. 1951. № 5. С. 55–62.
- Беляев Д.К. О некоторых проблемах корреляционной изменчивости и их значении для теории эволюции и селекции животных // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1962. № 10. С. 111–124.
- Беляев Д.К. Биологические аспекты domestikации животных // Генетика и селекция новых пород сельскохозяйственных животных: Матер. Всесоюз. совещания. Алма-Ата, 24–26 окт. 1968. Алма-Ата: Наука, 1970. С. 30–44.
- Беляев Д.К. Генетические аспекты domestikации животных // Проблемы domestikации 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 domestikации // Природа. 1979а. № 2. С. 36–45.
- Беляев Д.К. Некоторые генетико-эволюционные проблемы стресса и стрессуемости // Вестн. АМН СССР. 1979б. № 7. С. 9–14.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор domestikации // Генетика и благосостояние человечества: Матер. XIV Междунар. генет. конгр. М.: Наука, 1981. С. 53–66.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970 годы) / Ред. С.Р. Микулинский, 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., Трут Л.Н. От естественного отбора к искусственному: чудеса селекции // Наука в СССР. 1982. № 5. С. 24–29, 60–64.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Реорганизация сезонного ритма размножения у серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* Desm.) в процессе отбора на способность к domestikации // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 42. № 6. С. 739–752.
- Беляев Д.К., Ковалева, А.Д., Повецкий И.Г. Из опыта организации племенной работы в зверосовхозе «Карьякюла» // Каракулеводство и звероводство. 1953. № 4. С. 38–47.
- Беляев Д.К., Науменко Е.В., Трут Л.Н., Коршунов Е.А. Функция коры надпочечников и ее сезонные изменения у серебристо-черных лисиц // Докл. АН СССР. 1971. Т. 200. № 5. С. 1249–1251.
- Берг Л.С. Труды по теории эволюции. 1922–1930. Л.: Наука, 1977. 387 с.
- Богданов Е.А. Происхождение домашних животных. М.: Книгоиздательство МСХИ, 1914.
- Богданов Е.А. Происхождение домашних животных. М.: Сельхозгиз, 1937. 406 с.
- Боголюбский С.Н. Проблемы происхождения, эволюции и породообразования домашних животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 593 с.
- Боголюбский С.Н. Происхождение и преобразование домашних животных. М., 1959. 593 с.
- Бородин П.М. Судьба происхождения // Природа. 1987. № 2. С. 123–125.
- Бородин П.М. Понять человека // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. С. 155–168.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Тр. по прикладной ботанике и селекции. Саратовское кн. изд-во, 1922. Т. 16. Вып. 2.
- Вавилов Н.И. Роль Дарвина в развитии биологических наук // Природа. 1932. № 6/7. С. 511–526.
- Вавилов Н. Предисловие в кн. Мендель И.Г. Опыты над растительными гибридами. М.; Л.: ОГИЗ Сельхозгиз, 1935.
- Вавилов Н.И. Письма Г.С.Зайцеву // Природа. 1977. № 4. С. 102–115.
- Галл Я.М. Становление эволюционной теории Чарльза Дарвина. С.Пб.: Наука, 1993. 140 с.
- Дарвин Ч. Прирученные животные и возделанные растения. Перевод и издание В.О. Ковалевского, под редакцией И.М. Сеченова и А. Герда. СПб., 1867.
- Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений. Соч. Т. 4. М.; Л.: АН СССР, 1951. 883 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь. Перевод с шестого издания (Лондон, 1872) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб.: Наука. СПб. отд-ние, 1991. 539 с.
- Завадовский Б.М. Происхождение домашних животных. М., 1945. 48 с.

- Инге-Вечтомов С.Г. Роль генетических процессов в модификационной изменчивости. Пророчество Б.Л. Астаурова // *Онтогенез*. 2005. Т. 36. № 4. С. 274–279.
- Кикнадзе И.И. Учитель жив в своих учениках // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. С. 97–105.
- Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. С. 18.
- Кисловский Д.А. Материалы к построению теории племенной работы // Проблемы происхождения, эволюции и породообразования домашних животных / Отв. ред. В.Л. Комаров. М.; Л., 1940. С. 191–289.
- Ковалевский А.О. В.О. Ковалевский, его научная деятельность и значение его трудов по палеонтологической истории семейства лошадей // Палеонтология лошадей. Изд-во АН СССР, 1948. 352 с.
- Кун Т. Структура научных революций. М.: Прогресс, 1975. С. 216.
- Любищев А.А. Понятие эволюции и критика эволюционизма // Изв. бюл. НИИ при Пермском гос. ун-те. 1925. Т. 4. Вып. 4. С. 137–153.
- Любищев А.А. Систематика и эволюция // Тр. Всесоюз. совещ. по внутривидовой изменчивости наземных позвоночных и микроэволюции. Свердловск, 1966. С. 45–47.
- Любищев А.А. О постулатах современного селекционного генеза // Проблемы эволюции / Ред. Н.Н. Воронцов. Новосибирск: Наука, 1973а. Т. 3. С. 31–57.
- Любищев А.А. Дарвинизм и неodarвинизм // Природа. 1973б. № 10. С. 42–44.
- Любищев А.А. Проблемы формы систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Марзанов Н.С., Саморуков Ю.В., Ескин Г.В. и др. Сохранение биоразнообразия. Генетические маркеры и селекция животных // С.-х. биология. 2006. № 4. С. 3–19.
- Массон В.М. Палеолитическое общество Восточной Европы. СПб.: Ин-т истории материальной культуры Российской академии наук, 1996. С. 1–71.
- Медников Б.М. Современное состояние и развитие закона гомологических рядов в наследственной изменчивости // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981. С. 127–135.
- Медников Б.М. Гомологическая изменчивость и ее эволюционное значение // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 129–138.
- Медников Б.М. Еще раз о законе гомологических рядов в наследственной изменчивости // Природа. 1989. № 7. С. 27–35.
- Медников Б.М. Происхождение жизни и языка // Химия и жизнь. 2003. № 11. С. 33.
- Писарев Д.И. Борьба за жизнь. Собр. Соч. СПб. 1894. Т. 3. С. 342–343.
- Попова Н.К. Что определяет поведение? // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. С. 109–111.
- Трут Л.Н. Хищники становятся ручными // Наука в Сибири (еженедельная газета Сибирского отделения Российской академии наук), 2006. № 43 (2578). <http://www-sbras.ru/HBC/>
- Филипченко Ю.А. Происхождение домашних животных. Петроград: Изд-во Э.И. Блэкъ, 1916.
- Центр. гос. архив нар. хоз-ва СССР. Ф. 478. Оп. 22. Ед. хр. 9. Л. 134. [«Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» вышел в свет отдельным оттиском в том же 1920 г., в 1921 г. был опубликован в журнале «Сельское и лесное хозяйство», в 1922 г. переведен на английский язык и издан в типографии Кембриджского университета.]
- Шумный В.К. Проблемы биологии в XXI в. // Философия науки. 1999.
- Belyaev D.K. Domestication of animals // *Science J. (UK)*. 1969. № 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., Borodin P.M. The influence of stress on variation and its role in evolution // *Biol. Zbl.* 1982. V. 100. P. 705–714.
- Belyaev D.K., Khvostova V.V. Domestication, Plant and Animal // *Encyclopaedia Britannica*. 1974. P. 936–942.
- Boice R. Domestication // *Psychol. Bul.* 1973. V. 80. № 3. P. 215–230.
- Darwin Ch. *Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited During the Voyage of H.M.S. Beagle Round the World: Under the Command of Capt. Fitz Roy*. London, John Murray, 1845.
- Darwin Ch. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection: or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. 1st ed. London, John Murray, 1859.
- Darwin Ch. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, 2 vols, Murray, London 1868, republished in 1875.
- Darwin Ch. *The Origin of Species by Means of Natural Selection: or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. 6th ed. London. John Murray, 1872.
- Darwin Ch. *Natural selection: Written from 1856 to 1858* / Ed. R. Stauffer. Cambridge, 1975. P. 110.
- Falconer D.S. *Introduction to Quantitative Genetics*. London: Oliver and Boyd. 1960.
- Falconer D.S. *Introduction to Quantitative Genetics*.

- London: Longman, 1981. 365 p.
- Forbes V.E., Calow P. Responses of aquatic organisms to pollutant stress: theoretical and practical implications // *Environmental Stress, Adaptation and Evolution* / Eds R. Bijlma, V. Loeschcke. Basel: Birkhauser, 1997. P. 25–42.
- Fox M.W. The influence of domestication upon behavior of animal // *Vet. Record*. 1967. V. 80. P. 696–702.
- Hale E.B. Domestication and evolution of behavior // *The Behavior of Domestic Animals* / Ed. E.S.E. Hafez. Baltimore, 1969. P. 22–24.
- Hediger H. *Wild Animals in Captivity*. N.Y., 1964.
- Herre W.K., Röhrs M. Domestication und Stammesgeschichte // *Die Evolution der Organismen* / Ed. G. Heberger. Band, 1971. № 11/2. S. 29–174.
- Isaac E. *Geography of Domestication*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, 1970.
- Keeler C.E. The association of the black (non-agouty) gene with behavior in the Norway rat // *J. Hered.* 1942. V. 33. P. 371–384.
- Keeler C.E. Modification of brain and endocrine glands, as an explanation of altered behavior trends, in coat-character mutant strains of the Norway rat // *J. Tennessee Acad. Sci.* 1947a. V. 22. P. 207–209.
- Keeler C.E. Coat color, physique, and temperament // *J. Hered.* 1947b. V. 9. P. 271–277.
- 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.
- Keeler C.E., King H.D. Multiple effects of coat color genes in the Norway rat, with special reference to temperament and domestication // *J. Compar. Psychol.* 1947. V. 34. P. 241–250.
- Keeler C.E., Ridgway S., Lipscomb L., Fromm E. The genetics of adrenal size and tameness in color phase foxes // *J. Hered.* 1968. V. 59. P. 82–84.
- Kuhn T.S. *The Structure of Scientific Revolution*. 3rd ed. <http://home/tiac.net/~cri/1998/kuhn.html>
- Lange K.E. Wolf to wolf // *Natural Geogr.* 2002. V. 201. № 1. P. 2–11.
- Morey D.F. The early evolution of the domestic dog // *Amer. Sci.* 1994. V. 82. P. 336–347.
- Mayr E. *Systematics and the Origin of Species*. N.Y., Columbia Univ. Press, 1942. P. 120. (Русск. издание: Э. Майр. Систематика и происхождение видов, М.: Иностран. лит-ра, 1947).
- Mayr E. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution and Inheritance*. Cambridge (Mass.): Harv. Univ. Press, 1982. 974 p.
- Price E.O. Behavioral aspects of animal domestication // *Quart. Rev. Biol.* 1984. V. 59. № 1. P. 1–32.
- Ratner S.C., Boice R. Effects of domestication on behavior // *The Behavior of Domestic Animals* / Ed. E.S.E. Hafez. 3 ed., 1975. P. 3–19.
- Richardson R. Biogeography and the genesis of Darwin's ideas on transmutation // *J. Hist. Biol.* 1981. V. 14. № 3. P. 345–368.
- Richter C.P. The effects of domestication selection on the behavior of the Norway Rat // *J. Nat. Cancer. Inst.* 1954. V. 15. № 4. P. 727–738.
- 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. № 2. P. 164–166.
- Trapezov O.V., Trapezova L.I. Fifteen years of river otter (*Lutra lutra* Linnaeus, 1758) breeding in captivity // *Adv. Ethol.* № 35 Supplements 35 to «Ethology». Contributions to the 3rd Intern. Symp. on Physiology and Ethology of Wild and Zoo Animals. Berlin, Germany, 4–7 October 2000 / Ed. M. Lechner-Doll, H. Hofer. Institute for Zoo Biology and Wildlife Research (IZW), Berlin Alfred-Kowalke-Strasse 17, D-10315 Berlin, Germany. Blackwell Wissenschaft-Verlag Berlin Vienna, 2000.
- Trut L.N. Early canid domestication: The farm-fox experiment // *Amer. Sci.* 1999. V. 87. P. 160–169.
- Zeuner F.T. *Domestication of animals* // *A History of Technology* / Ed. C. Singer, E.J. Holmyard, A.R. Hall, Williams. Oxford: Oxford Univ. Press, 1954. V. 1.
- Zeder M.A. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology // *TIG.* 2006. V. 22. № 3. P. 139–155.
- Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // *J. Genet.* 1922. V. 12. № 1. P. 47–89.
- Wistmann E. *Crao-indianer der Rotten Berge*. Leipzig, 1977. 135 p.

**ON THE FUR ANIMALS DOMESTICATION
(ON THE 140-YEAR ANNIVERSARY OF CHARLES DARWIN'S WORK
«THE VARIATION OF PLANTS AND ANIMALS UNDER DOMESTICATION»,
PUBLISHED IN RUSSIA)**

O.V. Trapezov

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru; trapezov@academ.rg

Summary

The second main Darwin's work «The variation of plants and animals under domestication» (V.O. Kovalevsky – the main editor) was published at first in Russia (1867) than in England (1868). As well as «The Origin of Species...», this fundamental work shows the role of plants and animals domestication in understanding evolutionary processes in the wild nature. Trying to model this way, Russian geneticist Dmitry Belyaev in the late 1950s and early 1960s started experimental rendering of the historical process of domestication of fur animals which were bred in captivity in special fur farms. It has been shown in the course of a multiyear experiment that physical and morphological changes which occurred in these animals under domestication are the effect of selection for tame behaviour in animals under condition of co-existence in stress-induced anthropogenic environment.