

ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОКРАСКИ МЕХА У АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*MUSTELA VISON SCHREBER, 1777*) В УСЛОВИЯХ ДОМЕСТИКАЦИИ

О.В. Трапезов

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

Исходя из сходства в фенотипической изменчивости, обусловленной единством процесса доместикиции у видов, достаточно далеких по происхождению, можно допускать наличие специфической генной компоненты, подпадающей под давление одного и того же вектора отбора. Становится очевидным, что разные виды и роды не только имеют свою специфику в устройстве генома, но у них имеется и общая генная компонента – «гены доместикиции», а точнее, «гены стрессоустойчивости», обеспечивающие в условиях доместикиции толерантность к психоэмоциональному стрессу, терпимость к пребыванию в условиях антропогенной среды промышленных звероферм. Особое место в клеточном пушном звероводстве занимает закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Точно так же, как в селекционной практике растений, используя параллелизм изменчивости, можно прогнозировать экспериментальное получение ранее не существовавших окрасочных форм среди пушных зверей.

Около 15 тысячелетий назад, не зная понятия «эксперимент» и вообще располагая довольно ограниченным запасом слов, человечество приступило к величайшему биологическому опыту – одомашниванию животных и растений (Беляев, Трут, 1982). Считается, что переход от охоты и собирательства к выращиванию животных в неволе и возделыванию растений (их доместикиции) произошел в мезолите (История ..., 1983; Var-Yosef, 2002; Гончаров и др., 2007). И хотя сегодня достижения научно-технического прогресса значительно расширили рамки человеческих возможностей, тем не менее, механизмы этого процесса во многом загадочны, до сих пор они бросают вызов научной мысли.

Не до конца выяснены причины еще одного удивительного явления, которое ученые называют *гомологичной изменчивостью*. Суть в том, что в ходе одомашнивания животных изменяются в основном одни и те же признаки, причем изменяются одинаково, хотя сами животные как нельзя более разнятся между собой, принадлежа не только к разным видам (американская норка и серебристо-черная лиса),

но и к разным семействам (собачьи и куньи) и к разным отрядам (хищники, копытные, грызуны, зайцеобразные), даже к разным классам (млекопитающие и птицы).

Коррелированные ответы на отбор по поведению

Хорошо известно, что ответ на отбор по любому количественному признаку не ограничивается изменением только селектируемого признака. Разнообразные коррелированные ответы являются обычным следствием селекционных экспериментов (Falconer, 1960, 1981; Рокицкий, 1974; Мазер, Джинкс, 1985). В многолетнем эксперименте Д.К. Беляева и Л.Н. Трут по отбору на доместикационное поведение серебристо-черных лисиц была смоделирована эволюционная ситуация, имевшая место в ходе исторического процесса одомашнивания изначально диких животных: возникновение особенностей коммуникативного поведения, повышающего адаптацию к антропогенной среде, и появление морфологических и физиологических изменений, характерных для домашних собак;

замедление темпов развития эмбриональных предшественников меланоцитов или первичных меланобластов, приводящих к депигментации специфических участков кожно-мехового покрова или образованию пегостей, являющихся одним из наиболее характерных морфологических маркеров доместикиции (Trut, 1980, 1999; Прасолова, Трут, 1993; Трут, 2007).

С целью верификации универсальности эффектов дестабилизирующего отбора в свое время начался эксперимент по отбору на доместикиционное и агрессивное поведение по отношению к человеку на представителе семейства куньих – американской норке (Трапезов, 1991). Наличие полиморфизма по оборонительной реакции на человека в популяциях норок, разводимых на фермах, является необходимым условием их успешной доместикиции (рис. 1). На основе выявленного разнообразия по оборонительной реакции на человека путем разнонаправленного отбора достаточно быстро были созданы две популяции стандартных (+/+) норок с доместикиционным и агрессивным поведением (рис. 2, 3).

Первым ответом отбора американской норки на доместикиционное поведение, как и в аналогичном доместикиционном эксперименте с лисицами, стало изменение однородности исходной стандартной окраски мехового покрова в виде появления *de novo* качественного признака – обширной белой пятнистости или пегостей (рис. 4). Именно такие качественные вариации признаков Н.И. Вавилов считал наиболее показательными при рассмотрении параллелизма в наследственной изменчивости (Вавилов, 1967а, С. 37, 38).

Кроме проявления окрасочного новшества – пегостей, наблюдается удивительный параллелизм, или гомологичность, с другими ранее одомашненными видами – кроликами, сиамскими кошками, морскими свинками и в проявлении также *de novo* такого качественного признака, как частичный альбинизм, или окраска гималайского типа (рис. 5) (Трапезов, 1997; Трапезов, 2007).

Первые случаи *de novo* возникновения окраски гималайского типа, обусловленной действием гена S^h , были зафиксированы в 1850 г. в Англии у кроликов. Эту породу стали называть *гималайский черный*, во Франции –

малый русский, в Германии – *русский горностаевый кролик*. Ранее русские горностаевые были известны под самыми разнообразными названиями: антверпенский, африканский, белый китайский, виндзорский, египетский, московский, польский, русский, сибирский. Ч. Дарвин

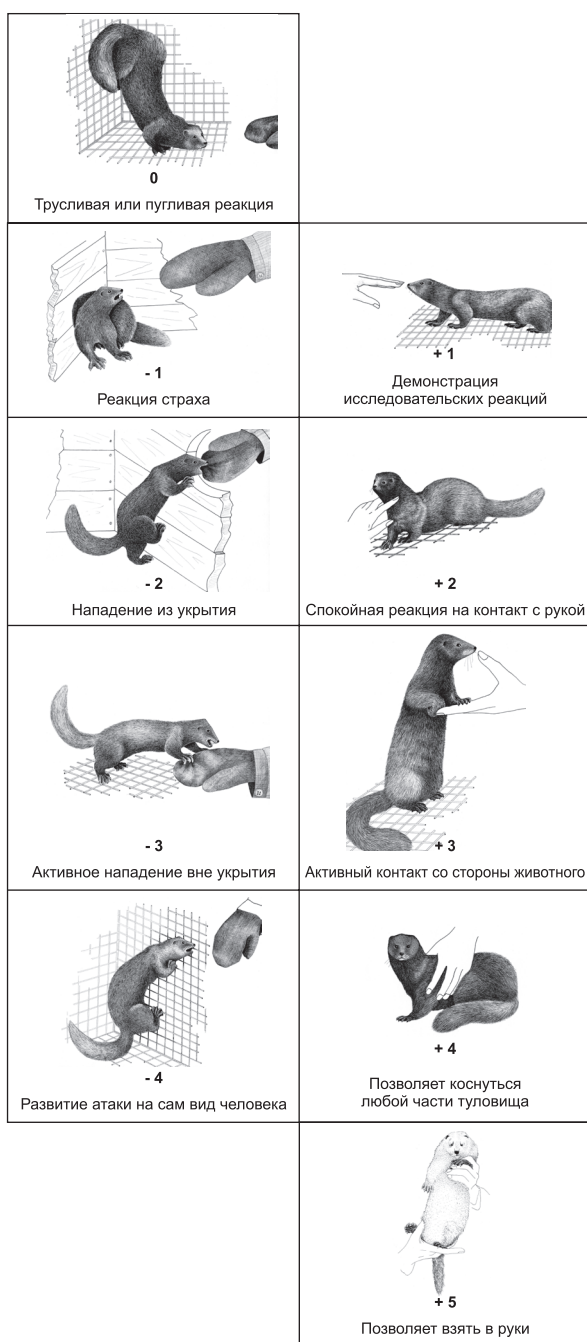


Рис. 1. Полиморфизм по оборонительной реакции на человека в популяциях норок, разводимых на фермах.

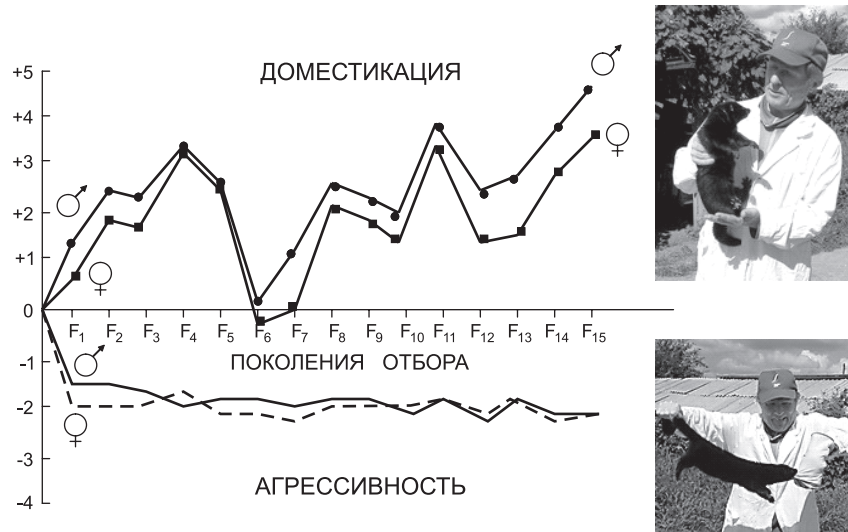


Рис. 2. Ход отбора норок на доместикационное и агрессивное поведение.

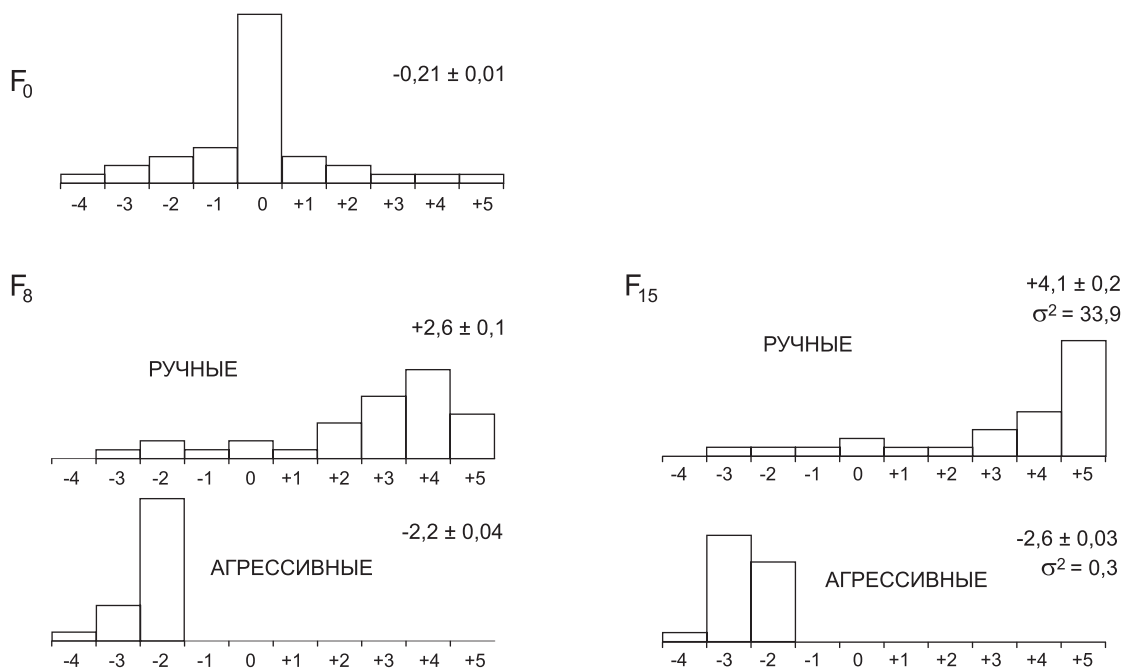


Рис. 3. Распределение поколений селекции на агрессивное и доместикационное поведение по отношению к человеку.

родиной горностаевых кроликов считал Англию (Darwin, 1868). Поскольку первые горностаевые должны были происходить от животных серой окраски, то данные Ч. Дарвина заставляют предположить, что речь шла при этом о диких кроликах, находившихся в течение долгого времени в неволе (Нигматуллин, 2006, 2007). Классическим

примером подобной гомологичной изменчивости в пигментации стала в свое время работа Дж.Б. Холдейна (Haldane, 1927), в которой он показал, как гомология этого типа охватывает не только семейства и отряды, но и классы.

Рис. 6 дает схематическое представление о действии молекулярного механизма развития



Рис. 4. Появление пегостей в ходе селекции норок на домостикационное поведение, гомологичное такому же эффекту в других им неродственных, но исторически ранее одомашненных группах животных.

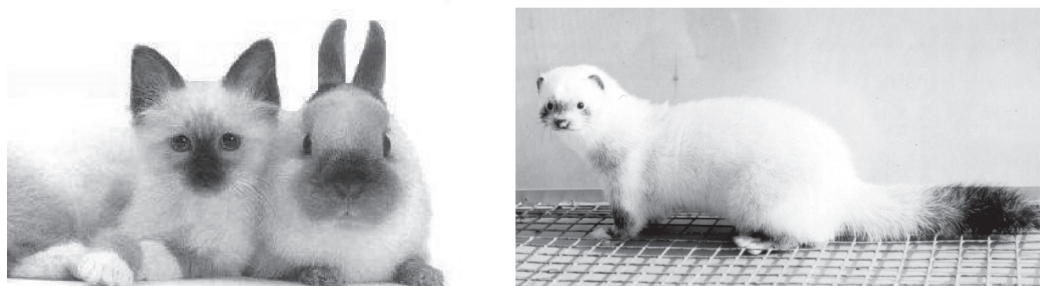


Рис. 5. Гомологичное проявление частичного альбинизма, или окраски гималайского типа, в ходе экспериментальной домостикации норок и у исторически ранее одомашненных видов животных.

окраски кожи и волос животных, обусловленной меланином. Этот пигмент локализован у позвоночных в эпителиальных меланоцитах и дендритных меланобластах. Цепь биохимических превращений от фенилаланина к меланину (9 звеньев), механизм транспорта пигмента, а также места и способы его локализации практически идентичны не только у позвоночных, но и у всех организмов на Земле: 1) фенилаланин → 2) тирозин → 3) дофа (3,4-дигидроксифенилаланин) → 4) дофахинон → 5) лейкодофахром → 6) дофахром → 7) 5,6-диоксииндол → 8) индол-5,6-хинон → 9) меланин.

Каждый из этих переходов катализируется ферментом 1–2–фенилаланин-4-гидроксилазой, 2–3–*o*-дифенилоксилазой, 3–4–дофаоксидазой и т. д. Лишь полимеризация индолхинона приводит к возникновению меланина в двух формах – эу- и феомеланина. Естественно, обрыв цепи в любом месте приводит к полной или частичной депигментации. Наиболее изучены

мутации тирозиназы, катализирующей переход 2–3 (локус *C*).

Здесь нужно говорить о гомологии подобных метаболических путей, кодируемых совместным и последовательным действием многих генов. Именно гомологией метаболических путей от фенилаланина к меланину обусловлен частичный или полный альбинизм, сезонная окраска меха зайца-беляка, горностая, пера куропатки. С точки зрения генетики это обычные фены – видимые проявления наследственных изменений того или иного метаболического пути, и возникают они независимо у разных видов.

И, видимо, не случайно в другой замечательной работе Н.И. Вавилов, говоря о параллелизме наследственной изменчивости, подчеркивает: «... качественные признаки являются наиболее показательными» (Вавилов, 1967б, С. 41). По существу, Вавиловым был сформулирован новый методологический принцип исследо-

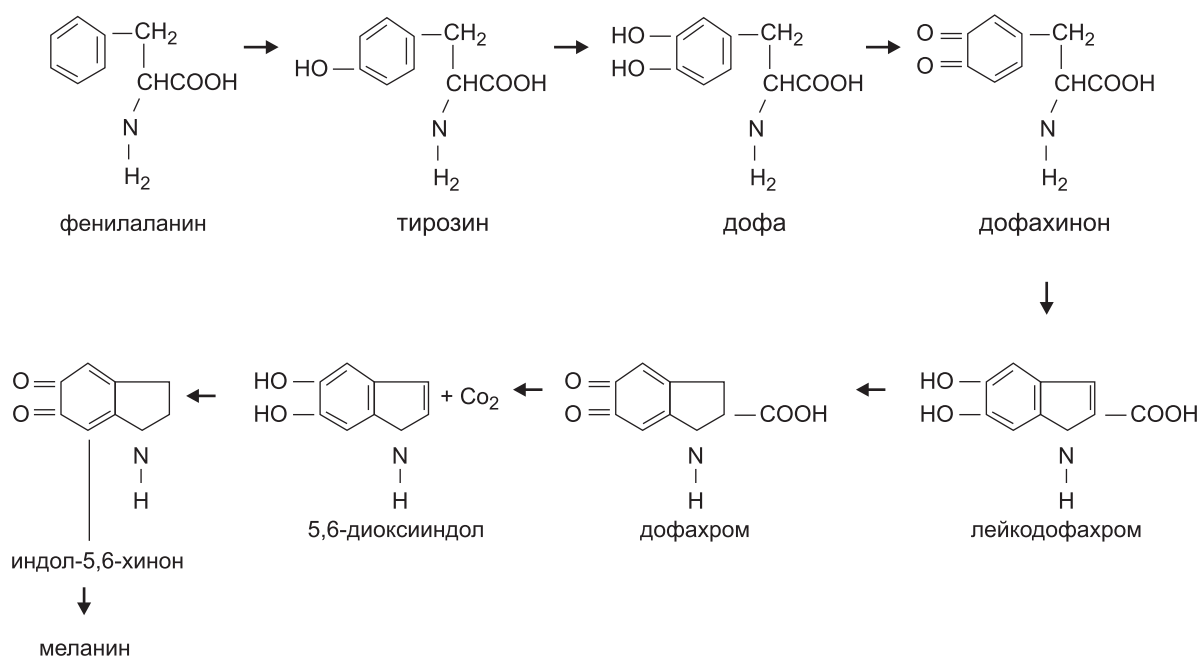


Рис. 6. Развитие окраски кожи и волос животных, обусловленной меланином.

ваний в биологии – трактовка изменчивости в признаках-маркерах генотипа. Несомненно, Н.И. Вавилов видел и трудности в применении концепции гомологической изменчивости: «Одинаковые изменения фенотипического порядка могут быть вызваны и разными генами ...» (Вавилов, 1967а, С. 50; 1977). Такие примеры хорошо известны специалистам, работающим в области цветного клеточного пушного звероводства. Например, фенотипически сходная коричневая окраска меха у американской норки может быть обусловлена аллелями совершенно разных локусов: пастель (*b/b*), шведское паломино (*t^p/t^p*), янтарная (*r/r*), кофейная (*j/j*), мойл (*m/m*) (Ильина, Кузнецов, 1983; Nes *et al.*, 1988). То есть совершенно разные по своей молекулярной природе мутационные события могут дать одно и то же морфологическое или физиологическое изменение.

Д.К. Беляев в свою очередь гомологичный характер возникающей изменчивости при одомашнивании разных видов животных объяснял воздействием на них одного и того же вектора отбора на доместикационное поведение (Беляев, 1970, 1972, 1974, 1979, 1981, 1983; Беляев, Трут, 1982, 1983; Belyaev, 1969, 1979; Belyaev, Trut, 1982).

Регуляторные эффекты поведения на фенотипическое проявление мутации *S^{K/+}* и возможность создания новых окрасочных форм у американской норки

Подобные эффекты соответствуют определению, которое дал в свое время специалист в области математической кибернетики А.А. Ляпунов: «Один и тот же объект может оказаться носителем то той, то другой информации. В зависимости от того, в какую систему поступает тот же самый сигнал, он может иметь то один, то совсем другой смысл» (Ляпунов, 1980, С. 321) (рис. 7).

Исходя из сходства в фенотипической изменчивости, обусловленной единством процесса доместикации у видов, достаточно далеких по происхождению, можно подразумевать наличие специфической генной компоненты, подпадающей под давление одного и того же вектора отбора (рис. 8). Можно говорить наряду со спецификой видов и родов о наличии у них общей генной компоненты – «генов доместикации», а точнее, «генов стрессоустойчивости», обеспечивающих в условиях доместикации толерантность к психоэмоциональному стрессу, терпимость к пребыванию в условиях антропогенной среды промышленных звероферм.

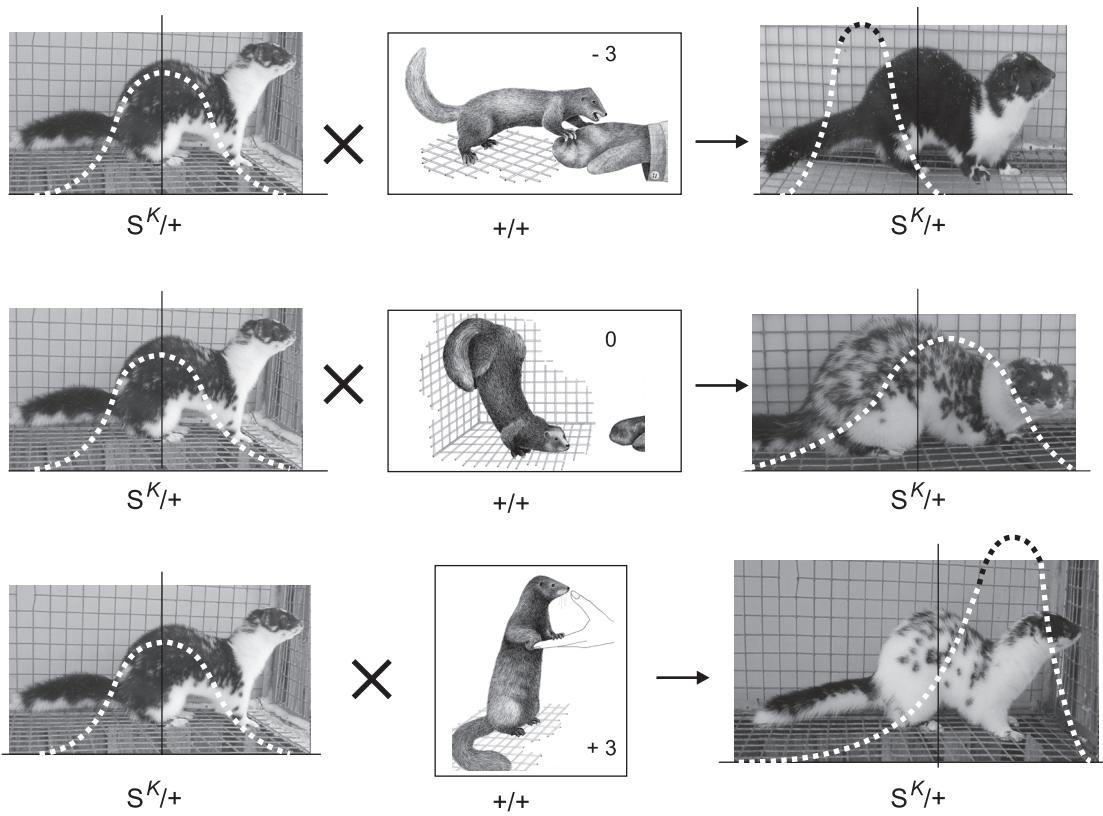


Рис. 7. Регуляторные эффекты поведения на экспрессивность и специфичность фенотипического проявления гена $S^{K/+}$ (пунктирной линией показана кривая распределения фенотипов).



Рис. 8. В ходе экспериментальной доместикации у норок появляются похожие (гомологичные) рисунки пятнистости, как и у видов, одомашненных в исторически более ранние сроки.

В самой формулировке закона гомологических рядов заложена его предсказательная сила, позволяющая выявлять определенные типы и варианты изменчивости у тех видов, у которых они еще не выявлены.

Если можно говорить о наличии у родственных видов и родов сходных серий гомологичных генов, контролирующих сходные многоэтапные процессы формирования признаков определенного типа, то возможно ли построение селекционной программы, основанной на использовании олигогенов, производящих изменение фенотипа в направлении, перспективном для селекции пушных зверей? В нашем случае успех такой селекции будет связан с подбором необходимой генотипической среды, созданной генами поведения, обуславливающими создание желательного проявления паттерна окраски меха.

Сходство структур, признаков

Сходство путей эволюции в системах разной природы продемонстрировала синергетика – наука, занимающаяся изучением процессов самоорганизации, возникновения, поддержания устойчивости и распада структур самой различной природы (Данилов, Кадомцев, 1983). На основании синергетического подхода предпринимаются попытки распространить положения закона гомологических рядов изменчивости, установленного французским исследователем Ш.Ф. Жераром для органических веществ и Н.И. Вавиловым для растительного и животного мира. Понятие «гомологические ряды» появилось в начале XIX в., когда Ш.Ф. Жерар сформулировал положение о том, что эволюция органических веществ идет в виде неких рядов путем либо усложнения радикалов, либо возникновения новых функциональных групп и увеличения их числа в молекуле. *Гомологические ряды* – это множество близких в генетическом отношении структур, построенных так, что каждая из них отличается от соседних на постоянную величину. В свою очередь закономерные изменения структуры и свойств веществ как внутри ряда, так и между рядами позволяли ввести понятия параллелизма в их изменчивости. В дальнейшем оказалось, что упомянутый принцип можно распространить на разные объекты, на развитие разных систем (Корольков, 1997).

Химические элементы

Яркий пример систематики подобного рода – периодический закон химических элементов, установленный Д.И. Менделеевым в 1869 г. В двумерной таблице химические элементы группируются по критерию сходства их свойств в вертикальных и горизонтальных рядах. В вертикальных рядах элементы отличаются количеством электронных оболочек, в горизонтальных – каждый химический элемент отличается от соседних справа и слева на один электрон в оболочке атома. Эта закономерность позволила в дальнейшем предсказать, а затем и найти недостающие в таблице элементы (Молчанов, 1997). Менделеев разными путями искал «естественные группы» элементов и их соединений. Говоря языком биологии, он искал типологическое сходство, или сродство. В то же время Менделеев анализировал и эволюцию элементов, т. е. он описывал всевозможные плавные ряды изменений свойств элементов и их соединений (Кедров, 1970; Дмитриев, 2001).

Химические соединения

Переход от химических элементов к их соединениям расширяет возможности классификации изменчивости в терминах гомологических рядов. Так, применительно к органическим соединениям на основе углеводов выделяется система гомологических рядов с метиленовой группой CH_2 в качестве гомологической разности: предельные углеводороды (алканы), непредельные углеводороды (алкены).

Для большинства веществ, входящих в гомологические ряды, характерно монотонное изменение физических и химических свойств по мере нарастания номера члена ряда. Постепенность их эволюции позволяет прогнозировать свойства неизвестных веществ. Для параллельных гомологических рядов можно выделить похожие члены, близкие по структуре и свойствам.

Биологические системы

В биологии наличие и значение параллелизма в развитии близких видов и родов растений и животных отмечал еще Ч. Дарвин (1952, С. 192). В свою очередь американский палеон-

толог и эволюционист Э. Коп увидел аналогию между параллельными рядами животных и уже известными тогда в химии «гомологическими рядами» спиртов, эфиров, меркаптонов и т. п. (табл. 1) (Медников, 1989).

Почему Н.И. Вавилов предпочитал говорить о гомологических рядах, а не просто о гомологии? И почему в конце своей статьи он подчеркивает параллели с органической химией – гомологическими рядами углеводов и их производных? Об этом он сам указывает, говоря о себе в третьем лице в статье для Большой Советской Энциклопедии: «Ряды форм в пределах видов у растений и животных напоминают гомологические ряды углеводов в органической химии, откуда, по предложению Н.И. Вавилова, было перенесено в биологию и само название гомологические ряды» (БСЭ, 1930). Таким образом, этот омонимический термин был взят Вавиловым не из сравнительной анатомии, а у его предшественников – Ч. Дарвина и Э. Копы. Н.И. Вавилов, опираясь на материал по изменчивости диких и культурных растений, использовал в 1920 г. этот термин, когда «... заметил удивительную повторяемость или периодичность признаков в различных группах или рядах растительного мира, которая давала 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).

О сложности линнеевских видов писали и до Н.И. Вавилова. Новизна же его трактовки заключалась в том, что он подметил «сходственность формообразовательного процесса»

у близких видов, родов и даже семейств, обнаружил гомологические ряды форм в пределах изучаемых таксонов. Наследственно детерминируемая изменчивость фенотипов, согласно Н.И. Вавилову, оказалась канализированной. Ведь, как указывал сам Н.И. Вавилов, гомологические ряды форм устанавливались им по фенетическим признакам, которые могли определяться разными генами.

После работ Вавилова изменчивость перестала представляться безграничной. Само явление гомологической изменчивости свидетельствовало об ограничении формообразования в эволюции и селекции. Хотя главной причиной этих явлений признавалось генетическое единство эволюционного процесса, однако, как отмечал сам Н.И. Вавилов, «... правильнее было бы говорить о гомологичных признаках, с которыми мы имеем дело, а не о генах, о которых мы знаем очень мало» (Вавилов, 1935, С. 74). Он отмечал, что в случаях параллелизма «отдельных семейств, классов, конечно, не может быть и речи о тождественных генах даже для сходных внешне признаков» (Там же, С. 74).

В последующем отставание теоретической разработки феномена гомологической изменчивости привело к тому, что в литературе появились попытки применить его в антидарвиновских гипотезах и построениях (Любищев, 1966, 1973, 1982). Зоолог и географ Л.С. Берг, усмотрев в эволюции не отбор, а закономерности, предложил специальный термин – *номогенез* – и выпустил книгу под названием «Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей», в которой писал: «... своими наблюдениями и опытами Вавилов проводит идею номогенеза более успешно, чем это делаю я в настоящей

Таблица 1

Гомологические ряды органических соединений

Углеводороды	Спирты	Амины	Кислоты
CH ₄ метан	CH ₃ OH метилловый	CH ₃ NH ₂ метиламин	HCOOH муравьиная
CH ₃ CH ₃ этан	CH ₃ CH ₂ OH этиловый	CH ₃ CH ₂ NH ₂ этиламин	CH ₃ COOH уксусная
CH ₃ CH ₂ CH ₃ пропан	CH ₃ CH ₂ CH ₂ OH пропиловый	CH ₃ CH ₂ CH ₂ NH ₂ 1-пропиламин	CH ₃ CH ₂ COOH пропионовая

работе» (Берг, 1977, С. 224). Начиная с работы Л.С. Берга предпринимаются попытки истолковать эти феномены с позиций гомологических рядов без анализа их адаптивной ценности. Вряд ли это верно: любое проявление гомологической изменчивости так или иначе проходит оценку на адаптивность (Медников, 1981).

Здесь нужно обратить серьезное внимание на то, что сам Н.И. Вавилов четко указывал, что закон гомологических рядов «не противоречит дарвинизму, наоборот, даже развивает его» (Вавилов, 1932, С. 519). Он же высказал предположение, что генетический полиморфизм может быть унаследован при переходе от вида к виду и, таким образом, проявиться в гомологической изменчивости. Гомологические ряды, кроме того, могут возникать заново – и Н.И. Вавилов ссылается на опыты А.Н. Луткова, получившего безлигульные рентгеномутанты ячменя. Разгадка тайны гомологической изменчивости скрывалась в расшифровке передачи генетической информации от гена к признаку. Он указывал по этому поводу, что гомология, истинная на уровне фенотипа, на уровне генотипа может оказаться ложной: «Одинаковые изменения фенотипического порядка могут быть вызваны и разными генами» (Вавилов, 1967а, б, С. 48). Особенно четко эта точка зрения Н.И. Вавилова выражена в его письме к Г.С. Зайцеву, опубликованном в 1977 г. в журнале «Природа»: «... признаки морфологические равно как физиологические могут и при внешней однородности быть разнородны генетически ... “Признак” есть условная ступень в анализе формы» (Там же, С. 105). Эти цитаты свидетельствуют о том, что Вавилов несравненно глубже понимал природу гомологической изменчивости, чем его комментаторы, приходившие к антидарвиновским выводам. Ведь конвергенция и мимикрия со времен Дарвина считались одним из сильнейших доказательств теории естественного отбора.

О канализованности изменчивости

Во времена Ч. Дарвина изменчивость организмов считалась неограниченной и беспорядочной. Эта позиция Дарвина о непрерывности и неограниченности изменчивости, о том, что природа не делает скачков, выражена в

«Происхождении видов» следующей фразой: «... новые органы как бы созданы для некоторой специальной цели, редко или даже никогда не возникают у одного какого-нибудь существа; это выражено в старинном, хотя, может быть, и несколько преувеличенном естественноисторическом изречении: “Natura non facit saltum”» (Дарвин, 1991, С. 164).

Первым подчинил эту кажущуюся неупорядоченность строгим математическим законам Иоганн Грегор Мендель. В его опытах число форм, число изменений при скрещивании или комбинаций признаков ограничивалось рамками расщепления. Голландский генетик-селекционер Ян Лотси в свою очередь, опираясь на менделеевские закономерности, в своей книге «Эволюция путем гибридизации» утверждал, что гены столь же постоянны, как и химические элементы, и потому могут давать в селекционной работе не бесконечные и ничем не ограниченные сочетания, а лишь новые сочетания, жестко ограниченные комбинаторикой, и в этом процессе селекционеру отводится всего лишь роль браковщиков неудачных комбинаций (Лотси, 1914; Lotsy, 1916). В этих взглядах Лотси отдавал дань уважения немецкому философу-идеалисту и математику Готфриду Вильгельму Лейбницу, предвосхитившему в своём главном произведении «Об искусстве комбинаторики» (1666 г.) принципы современной математической логики. В последующем в этом хорошо убеждались специалисты в области цветного норководства: хотя на основе существующих мутаций окраски у этих зверей за счет комбинативной изменчивости и удалось получить свыше сотни окрасочных форм меха, число вероятных раскрасок волосяного покрова не стало бесконечным, оно ограничивалось правилами Менделя.

Далее в своих опытах датский генетик Вильгельм Людвиг Иогансен, экспериментируя на генетически однородном материале – *чистых линиях*, пришел к выводу: «... подбор только отбирает представителей уже существующих типов; эти типы отнюдь не создаются подбором постепенно – они лишь отыскиваются и изолируются» (Иогансен, 1933). К 1903 г. Иогансен окончательно убеждается в том, что отбор будет эффективен в популяции до тех пор, пока не исчерпана генетическая изменчивость или, как

еще говорят, наследственная гетерогенность. И хотя такие гомозиготные группы особей в природе обычно не встречаются, веру Иогансена в могущество отбора эти эксперименты подрывали.

На работу Н.И. Вавилова не мог не обратить пристальное внимание серьезно работавший по проблеме изменчивости основатель первой в России кафедры генетики и селекции С.-Петербургского университета Юрий Александрович Филипченко. И в 1924 г. выходит его статья «О параллелизме в живой природе», посвященная анализу закона Вавилова. Ведь в своем законе Н.И. Вавилов обратил внимание на существование определенной направленности в изменчивости организмов, впервые высказал мысль о возможности предсказания направления изменчивости у еще не изученных форм на основе анализа рядов изменчивости у родственных организмов. Н.И. Вавилов искал регулярность в изменчивости родственных таксонов, надеясь открыть что-то вроде периодического закона для всего разнообразия живых форм. Правильность, почти тождественность, рядов изменчивости наиболее изученных видов позволяла предсказывать существование схожих форм и свойств у любых близких биологических сообществ и облегчала поиск недостающих звеньев эволюции. То есть границы возможной изменчивости вида задаются, во-первых, уже существующим набором генов, а точнее, их функций и, во-вторых, требованием согласованности отдельных частей программы развития в ходе онтогенеза. Кроме гомологических рядов Вавилова эти ограничения в последующем были сформулированы и в концепции канализированности изменчивости, разработанной И.И. Шмальгаузен (1938 г.). Но здесь нам следует особо подчеркнуть, что это свойство изменчивости не абсолютизируется и не ставится на место отбора, – оно всего лишь задает границы возможного материала для отбора: «... так же, как Осборн, О. Абель и А.Н. Северцов, мы должны четко определять конвергенцию как сходство, приобретенное независимо друг от друга далекими формами, и параллелизм как сходство, приобретенное друг от друга родственными организмами» (Шмальгаузен, 1983, С. 143). И далее: «Во многих случаях сходство определяется приспособлением к сходным условиям существования, т. е. когда

эволюция разных таксономических форм получает определенное направление соответственно требованиям внешней среды. С другой стороны, однако, выбор известной среды определяется самим организмом. Кроме того, не следует переоценивать указанного влияния среды, так как конвергентное сходство все же никогда не бывает особенно глубоким. Вся организация в целом никогда не конвергирует. Схождение признаков касается в основном лишь тех органов, которые непосредственно связаны со сходными факторами внешней среды, т. е. лишь части эктосоматических органов. Во всей остальной организации обычно остаются изначальные ее различия, но они могут еще усиливаться благодаря продолжающейся в общем дивергентной эволюции. Во всяком случае, никогда не может быть и речи о конвергентном развитии всей организации двух разных видов животных, и поэтому сходство, достигаемое в результате этой конвергенции, никогда не может быть таким глубоким, как сходство близкородственных организмов» (Шмальгаузен, 1983, С. 147).

Гомологическая изменчивость является важным продуктом эволюции. Обеспечивая виду широкую амплитуду приспособительных изменений, гомологическая изменчивость дает возможность гибкого и быстрого приспособления к меняющейся среде. Необходимость такого «резерва изменчивости» важна потому, что быстрое и глубокое изменение генотипа на конкретный канал отбора всегда требует значительного времени, в течение которого механизм отбора вырабатывал бы новые, приспособленные к конкретному каналу отбора формы. То есть на первый взгляд получается, что для отбора нужных форм особых усилий селекционера не требуется, – ожидаемое появление их можно «подсмотреть» у других, даже генетически не родственных видов.

Новизна вавиловской трактовки заключалась в том, что он подметил «сходственность формообразовательного процесса» у близких видов, родов и даже семейств.

Особое место закон гомологических рядов в наследственной изменчивости занимает в клеточном пушном звероводстве. Точно так же, как в селекционной практике растений, используя параллелизм изменчивости, можно прогнозировать экспериментальное получение

ранее не существовавших окрасочных форм среди пушных зверей (рис. 8).

Почему же при всей стохастичности мутационного процесса фенотипические признаки, слагающие гомологические ряды Вавилова, изменяются определенными путями?

Проблема гомологии имеет общебиологическое значение, так как решает вопрос, происходят ли сходные гены разных видов от одного и того же «гена-предшественника», или они возникли независимо, в ответ на одинаковые требования среды (подобно конвергенции признаков).

Размышляя о гомологической изменчивости в окраске мехового покрова у пушных зверей клеточного разведения, следует подчеркнуть, что внешнее сходство в эффектах окраски у совершенно отдаленных в таксономическом отношении видов, вовлеченных в процесс доместикации, не дает нам оснований судить о сходстве генотипического порядка. Но, исходя из поразительного сходства в фенотипиче-

ской изменчивости, обусловленной единством процесса доместикации у видов достаточно далеких по происхождению, можно допускать наличие специфической генной компоненты, втягиваемой в один и тот же канал отбора, когда границы возможной изменчивости задаются конкретным набором генов, под действием которых гормональные и нейрохимические регуляторные механизмы реорганизуются в одном направлении.

Вместо заключения

Вавиловские гомологические ряды и возможность создания новых гомологичных окрасочных форм у соболей (*Martes zibellina*, Linnaeus, 1785) клеточного разведения

Можно допустить, что у родственных видов и родов существуют не только гомологичные серии генов, мутации по которым обуславливают

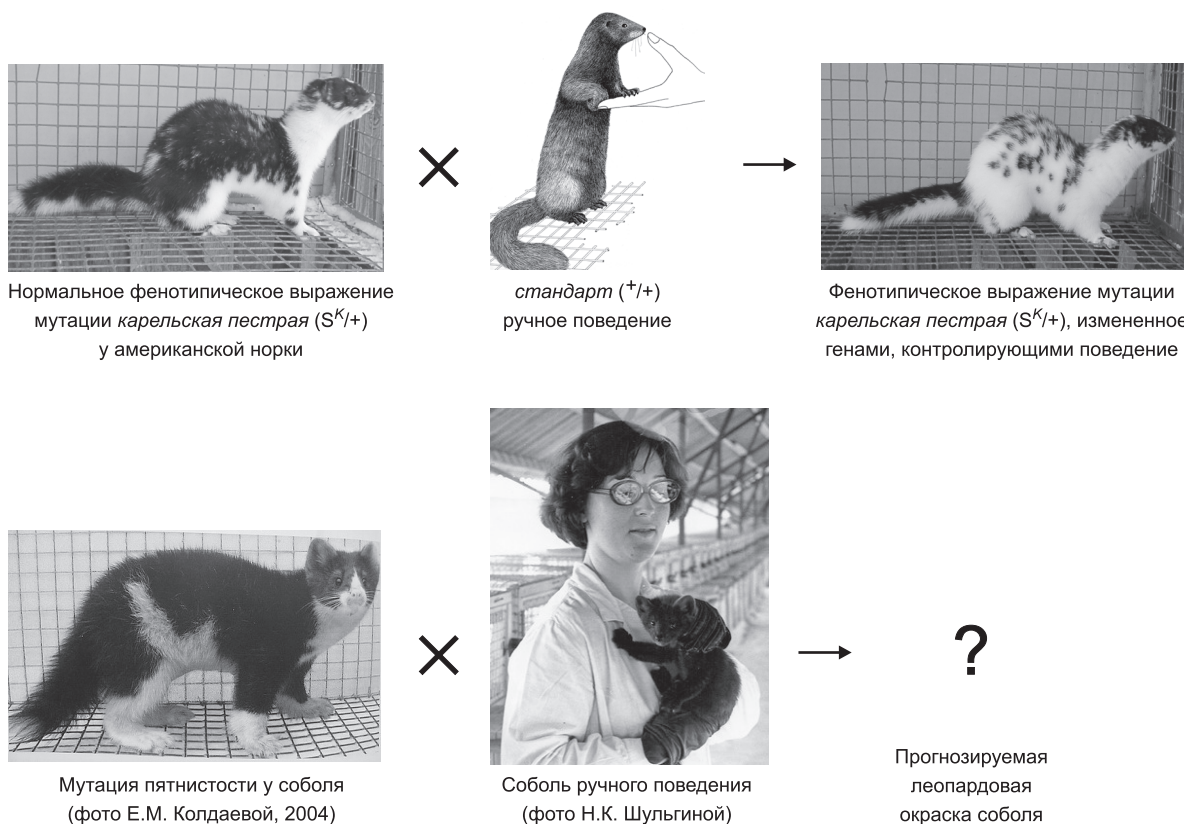


Рис. 9. Принципиальная гомологичная схема создания соболя пятнистой окраски по аналогии с американской норкой.

параллелизм в изменчивости, но и сходным образом действующие системы генов-регуляторов. Такими регуляторами, как показано на американской норке (рис. 7), являются гены, контролирующие поведение. Введение их в селекционные программы способно не только направлять, но и ускорять темпы формообразования.

Для создания по аналогии с американской норкой (на основе мутации окраски *карельская пестрая*) принципиально новой окраски у соболей необходимо иметь отселекционированную на ручное поведение линию соболей, а также исходный мутантный материал (рис. 9).

Литература

- Беляев Д.К. Биологические аспекты domestikации животных // Генетика и селекция новых пород сельскохозяйственных животных. Матер. Всесоюз. совещания 24–26 окт. 1968 г., Алма-Ата. 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. 1979. № 2. С. 36–45.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор domestikации. Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука, 1981. С. 53–66.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970 годы) / Ред. С.Р. Микulinский, Ю.И. Полянский. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. С. 266–277.
- 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.
- Берг Л.С. Труды по теории эволюции. 1922–1930. Л., 1977. 387 с.
- Большая Советская Энциклопедия. М., 1930. Т. 17. Стб. 586–587.
- Вавилов Н.И. Роль Дарвина в развитии биологических наук // Природа. 1932. № 6/7. С. 511–526.
- Вавилов Н.И. Предисловие в кн.: Мендель И.Г. Опыты над растительными гибридами. М.; Л.: ОГИЗ Сельхозгиз, 1935.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Избр. произведения: В 2 т. Л.: Наука, 1967а. Т. 1. С. 7–61.
- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. Избр. произведения: В 2 т. Л.: Наука, 1967б. Т. 2. С. 7–259.
- Вавилов Н.И. Письма Г.С. Зайцеву // Природа. 1977. № 4. С. 102–115.
- Гончаров Н.П., Глушков С.А., Шумный В.К. Доместикация злаков Старого Света: поиск новых подходов для решения старой проблемы // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68. № 2. С. 126–148.
- Данилов Ю.А., Кадомцев Б.Б. Что такое синергетика? // Нелинейные волны. Самоорганизация. М.: Наука, 1983.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М.: Сельхозгиз, 1952. 483 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь. Пер. с шестого издания (Лондон, 1872) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. Наука. С.-Петербургское отд-ние, 1991. 539 с.
- Дмитриев И.С. Научное открытие *in statu nascendi*: периодический закон Д.И. Менделеева // Вопросы истории естествознания и техники. 2001. № 1. С. 31–82.
- История древнего Востока. Зарождение древнейших классовых обществ и первые очаги рабовладельческой цивилизации. Ч. 1. Месопотамия. М.: Наука, 1983. 534 с.
- Иогансен В. Элементы точного учения об изменчивости и наследственности. М., 1933.
- Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1983. 279 с.
- Кедров Б.М. Микроанатомия великого открытия. М.: Наука, 1970.
- Колдаева Е.М. Генетика и селекция. М.: ФГУП Изд-во «Известия», 2004. 296 с.
- Корольков Б.П. Ряды в эволюции структуры // Вестник РАН. 1997. Т. 67. № 10. С. 927–935.
- Лотси Я. Опыты с видовыми гибридами и соображения о возможности и эволюции при постоянстве вида // Новые идеи в биологии. СПб, 1914. Вып. 4. 119 с.
- 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 селектогенеза // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973. Т. 3. С. 31–56.
- Любищев А.А. Проблемы формы систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982.
- Ляпунов А.А. О соотношении понятий материя, энергия и информация. Проблемы теоретической

- и прикладной кибернетики. М.: Наука, 1980. С. 320–323.
- Мазер К., Джинкс Д. Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 463 с.
- 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. Еще раз о законе гомологических рядов в наследственной изменчивости // Природа. 1989. № 7. С. 27–35.
- Молчанов Е.М. В поиске «островов стабильности» // Наука в России. 1997. № 3. С. 13–19.
- Нигматуллин Р.М. О происхождении кроликов породы русский горностаевый // Кролиководство и звероводство. 2006. № 3. С. 20–21.
- Нигматуллин Р.М. Происхождение и генетическая классификация пород кроликов // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 221–227.
- Прасолова Л.А., Трут Л.Н. Эффект гена «Star» на скорость миграции меланобластов у эмбрионов серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) // Докл. РАН. 1993. Т. 329. С. 787–789.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Высш. шк., 1974. 448 с.
- Трапезов О.В. Формообразовательные последствия отбора по поведению американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1991. 147 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. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 273–289.
- 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].
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избр. труды. М.: Наука, 1983. 330 с.
- Bar-Yosef O. Natufian: a complex society of foragers // Beyond Foraging and Collecting: Evolutionary Change in Hunter-Gathering Settlement Systems. N.Y.: Kluwer Acad. and Plenum Publ. 2002. P. 91–149.
- Belyaev D.K. Domestication of animals // Sci. J. (UK). 1969. № 5. P. 47–52.
- Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor in domestication // J. Heredity. 1979. V. 70. P. 301–308.
- Belyaev D.K., Trut L.N. Accelerating evolution // Science in the USSR. 1982. № 5. P. 24–64.
- Darwin Ch. The Variation of Animals and Plants under Domestication, 2 vols, London: Murray, 1868, republished in 1875.
- Falconer D.S. Introduction to Quantitative Genetics. London: Oliver and Boyd, 1960.
- Falconer D.S. Introduction to Quantitative Genetics. London: Longman, 1981. 365 p.
- Haldane D.B. The comparative genetics of colour in rodents and carnivore // Biol. Rev. 1927. V. 11. P. 199.
- Lotsy J.P. Evolution by Means of Hybridization. The Hague: M. Nijhoff, 1916.
- Nes N., Einarsson E., Lohi O., Jarosz S., Sheelje R. Beautiful Fur Animals and their colour genetics. Glostrup, Denmark: Published by Scientifur. 1988. 271 p.
- Trapezov O.V. Black Crystal: A novel coat color mutant in the American mink // J. Hered. 1997. V. 88. № 2. P. 164–166.
- Trut L.N. The genetics and phenogenetics of domestic behavior // Problems in General Genetics. Proc. of the XIV Intern. Congr. of Genetics / Ed. D.K. Belyev. V. II. Book two. 1980. P. 123–137.
- Trut L.N. Early canid domestication: The farm-fox experiment // Amer. Sci. 1999. V. 87. P. 160–169.
- Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // J. Genet. 1922. V. XII. P. 47–89.

**HOMOLOGOUS SERIES OF FUR COLOR VARIABILITY
IN AMERICAN MINK (MUSTELA VISON SCHREBER, 1777)
DETECTED UNDER DOMESTICATION**

O.V. Trapezov

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

Summary

According to phenotypic variability detected in the course of different species domestication it is possible to admit that there is a specific gene component which can fall under the influence of the same channel of selection. Along with species and genus specificity, we can postulate that there is a common gene component which provides under anthropogenic environment the tolerance to psychoemotional stress. The law of homologous series plays an important part in fur animals breeding. Using parallel variability it is possible to prognosticate the appearance *de novo* of unknown fur color forms in fur bearing animals.