



Из истории науки

К 95-летию со дня рождения академика Д.К. Беляева

ЭВОЛЮЦИЯ, СЖАТАЯ ВО ВРЕМЕНИ

Ю.Э. Гербек, И.К. Захаров, О.В. Трапезов, В.К. Шумный

Академик Дмитрий Константинович Беляев находился в центре событий отечественной биологической науки: участвовал в возрождении генетики, многие годы подвергавшейся в СССР запрету и гонениям, в организации и становлении Сибирского отделения Академии наук СССР и Института цитологии и генетики в его составе, в налаживании связей с мировым генетическим сообществом. Его концепция дестабилизирующего отбора прошла полувековую экспериментальную проверку и продолжает свое дальнейшее развитие.

Ключевые слова: Д.К. Беляев, ИЦиГ, СО АН СССР, генетика, темпы эволюции, дестабилизирующий отбор, изменчивость, экспериментальная domestикация, антропогенез, стресс, агрессия, альтруизм.

Д.К. Беляев и Институт цитологии и генетики СО РАН

17 июля 2012 г. исполнилось 95 лет со дня рождения выдающегося биолога-эволюциониста, генетика и селекционера, организатора науки и ее экспериментальной базы, педагога, солдата-фронтовика и гражданина СССР – академика Дмитрия Константиновича Беляева. Д.К. Беляев – специалист в области эволюционной теории, биологии и генетики пушных зверей, генетики и селекции животных, генетики и физиологии стресса, исследований закономерностей фотопериодизма у животных, генетики поведения и биосоциальной природы человека. Четверть века – с 1959 по 1985 г. он возглавлял Институт цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР, ставший по проводимым в нем фундаментальным и прикладным исследованиям крупнейшим комплексным генетическим, цитологическим и молекулярно-биологическим центром страны. В 1958 г. Д.К. Беляев организовал лабораторию частной генетики животных (с 1963 г. – лаборатория эволюционной генетики животных ИЦиГ СО © Гербек Ю.Э., Захаров И.К., Трапезов О.В., Шумный В.К., 2013

АН СССР) и до 1985 г. был ее заведующим. Он стоял у истоков формирования и поддерживал развитие новых для Сибири направлений в биологии, в том числе цитологии и цитогенетики, биоинформатики и генетической инженерии, иммуногенетики и медицинской генетики, физиологической генетики животных, генетики и селекции растений [1].

Возникновение идеи создания Института цитологии и генетики и ее реализация по времени совпали с организацией Сибирского отделения АН СССР. Создание комплекса научных учреждений сразу по множеству научных дисциплин и направлений было в свое время уникальным проектом не только в СССР, но и в мире. За Уралом в короткие сроки был образован еще один, после Москвы, Ленинграда и Киева, мощный научный центр – Новосибирский научный центр, известный в мире как Академгородок.

Всесторонняя поддержка со стороны руководства Сибирского отделения АН СССР сыграла решающую роль в создании и развитии Института цитологии и генетики СО АН СССР, в возрождении генетики в нашей стране. Организаторы Сибирского отделения, сами не будучи специалистами-биологами, проявили прозорливость и принципиальность, с самого начала включив ИЦиГ в список институтов Сибирского отделения (Постановление Президиума АН СССР от 7 июня 1957 г. № 448). Основную ответственность за существование института в составе Сибирского отделения взял на себя и нес долгие годы первый председатель СО АН СССР академик М.А. Лаврентьев. За полвека своего функционирования ИЦиГ СО РАН в разные периоды сталкивался с трудностями совершенно различного характера. В первое десятилетие становления и развития института, когда в результате частых проверок различными комиссиями с конкретными установками «покончить с менделизмом-морганизмом» ИЦиГ не раз оказывался на грани ликвидации или перепрофилирования, М.А. Лаврентьеву приходилось принимать неординарные решения, которые спасали институт.

С именем Д.К. Беляева связаны важнейшие события в отечественной науке: возрождение генетики, многие годы подвергавшейся в СССР запрету и гонениям, организация и становление Сибирского отделения Академии наук СССР и Института цитологии и генетики в его составе, налаживание связей с мировым генетическим сообществом и признание им отечественной классической генетики.

Д.К. Беляев уделял много внимания подготовке квалифицированных генетических кадров: в 1962 г. он организовал на факультете естественных наук Новосибирского государственного университета кафедру общей биологии и стал ее заведующим, а в 1967 г. создал кафедру цитологии и гене-

тики и также стал ее заведующим. В 1976–1985 гг. Д.К. Беляев был председателем специализированного совета по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при ИЦиГ СО АН СССР.

Поддерживая и развивая принципы, заложенные при создании ИЦиГ Н.П. Дубининым, для организации и развития новых подразделений Института и направлений исследований его директор Д.К. Беляев пригласил известных ученых, среди которых Р.Л. Берг, Н.Н. Воронцов, В.В. Хвостова, Е.П. Раджабли (Гогеизель) и С.И. Раджабли, О.И. Майстеренко, Л.И. Корочкин, М.Г. Колпаков, Л.И. Иванова, Е.В. Науменко, Н.К. Попова, Ю.Г. Целлариус и др.

Следует отметить заслуги Д.К. Беляева и в становлении и развитии Сибирского отделения АН СССР. В 1976–1985 гг. он избирался заместителем председателя СО АН СССР. Систематически проводились выездные сессии Президиума СО АН СССР и объединенного ученого совета по биологическим наукам (с 1980 г. Д.К. Беляев был его председателем) в филиалах и научных центрах СО АН СССР, что обеспечивало широкое ознакомление с насущными проблемами в биологии, обсуждение и планирование исследований, позволяло направлять средства на наиболее перспективные работы. Д.К. Беляев внес крупный вклад в организацию фундаментальных и прикладных биологических исследований в Сибири, в развитие сотрудничества с СО ВАСХНИЛ и СО АМН СССР, в создание комплексных координационных межведомственных программ с четко сформулированными конечными задачами. Реализация этих программ дала существенные результаты для фундаментальной науки и народного хозяйства [2].

Многие годы Д.К. Беляев был председателем Проблемного совета по генетике и селекции при Президиуме АН СССР. На этом посту он курировал все биологические исследования, проводившиеся в Сибири. Дмитрий Константинович принимал активное участие в организации Всесоюзного общества генетиков и селекционеров, много сил приложил к тому, чтобы обществу было присвоено имя Н.И. Вавилова, а с 1967 по 1985 г. был вице-президентом и председателем Сибирского отделения ВОГиС им. Н.И. Вавилова. В июле 1978 г. Д.К. Беляева избрали генеральным секретарем проходившего в Москве XIV Международного генетического конгресса и президентом Международной генетической федерации на период 1978–1983 гг.

До приезда в Сибирь, в 1946–1957 гг., Д.К. Беляев работал старшим научным сотрудником, а затем был назначен заведующим отделом селекции и разведения Всесоюзной научно-исследовательской лаборато-

рии пушного звероводства и пантового оленеводства. В 1957 г. его назначили заведующим отделом разведения Всесоюзного научно-исследовательского института пушного звероводства и кролиководства (ст. Удельная Московской области).

А с февраля 1958 г. Дмитрий Константинович навсегда связывает свою жизнь с Сибирским отделением АН СССР. В Новосибирск Д.К. Беляев приехал по приглашению члена-корреспондента АН СССР Н.П. Дубинина, чтобы возглавить отдел генетики животных в организуемом Институте цитологии и генетики СО АН СССР. Он также становится заведующим лабораторией частной генетики и с октября 1958 г. – заместителем директора института. После вынужденного ухода Н.П. Дубинина из ИЦиГ и его отъезда в Москву в октябре 1959 г. Д.К. Беляев в течение пяти лет исполнял обязанности директора института и только в 1965 г. был утвержден в должности директора.

В это первое, сложное для генетики, десятилетие существования ИЦиГ СО АН СССР Д.К. Беляев взял на себя ответственность за сохранение и дальнейшее развитие института, за его кадровую политику, за формирование и развитие научных направлений, за определение соотношения фундаментальных и прикладных исследований, а также за решение большого круга практических задач.

Следует подчеркнуть, что в течение целого десятилетия, до создания в 1966 г. в Москве Института общей генетики им. Н.И. Вавилова АН СССР, ИЦиГ СО АН СССР оставался единственным в стране крупным и комплексным генетическим институтом, в котором под одной крышей были собраны со всего Советского Союза остатки основных генетических школ и получили развитие базовые направления теоретической и практической генетики всех уровней организации живого: молекулярная генетика, цитология и цитогенетика, частная генетика растений и животных, популяционная и эволюционная генетика, а также селекция.

Д.К. Беляев считал важным создать экспериментальную базу для института. В 1960 г. было организовано Экспериментальное хозяйство СО АН СССР, основная задача которого заключалась в выведении и выращивании высококлассных и племенных сельскохозяйственных животных и в получении уникальных цветных форм окраски пушных зверей на основе фундаментальных теоретических разработок ученых.

П.К. Шкварников, А.Н. Лутков, Ю.П. Мирюта и другие генетики растений и селекционеры, прошедшие ВИРовскую/вавилонскую школу экспериментальной биологии, основанную на глубоких теоретических знаниях и высокой культуре полевого эксперимента, заложили фундамент науч-

ного полевого эксперимента и селекции в ИЦиГ СО АН СССР. Теплицы и созданные в Краснодарском крае и Казахстане опорные пункты Института позволили ускорить селекционный процесс. Был организован генетико-селекционный центр института, в Экспериментальном хозяйстве СО АН СССР были выделены земли под опытные поля для растениеводческих лабораторий. После того как было создано Сибирское отделение ВАСХНИЛ, многие работы проводились совместно с его учреждениями.

Проблемы, изучаемые в лаборатории эволюционной генетики животных ИЦиГ СО АН СССР, были разнообразными. Решалась одна из главных проблем эволюционной генетики: каковы причины возникновения широкого спектра изменчивости в процессе отбора при доместикации – явления, названного Д.К. Беляевым дестабилизирующей формой отбора [3].

Одна из основных задач, поставленных перед лабораторией эволюционной генетики на начальном этапе ее работы, состояла в анализе жестко стабилизированных механизмов эволюционных преобразований, в фенотипической изменчивости которых проявляется лишь минимальная доля генетического разнообразия. Д.К. Беляев подошел к решению этой проблемы с совершенно новых позиций. Основную роль в эволюционной реорганизации стабилизированных признаков он отводил реорганизации коррелятивных связей в процессе отбора, затрагивающего функцию основных регуляторных систем организма.

**От идеи к ее практическому воплощению:
организация специальной экспериментальной базы
для масштабных и длительных эволюционных опытов**

Крупнейший эволюционист XX в., создатель учения о темпах эволюционного процесса Дж. Симпсон, желая как можно нагляднее продемонстрировать неравномерность эволюционных преобразований, предложил в мысленном эксперименте «сжать все время эволюции на Земле до одних суток». По предложенной им сжатой шкале времени, ранним вечером, в 18 часов, поднимаясь вверх по эволюционной лестнице от кишечнополостных докембрия, где-то в ордовике на нашей планете появились рыбы, затем через 2,5 часа в девоне – карбоне от них ответвились и приступили к освоению суши амфибии. Земноводные породили пресмыкающихся, а те за мезозойскую эру воплотились в огромное число форм, среди которых всегда вспоминают динозавров. Пребывание на Земле динозавров закончилось в конце мела, в 23 часа уступив планету более прогрессивным млекопитающим. Последние, в свою очередь, бы-

стро совершенствуясь, породили приматов. Наконец, около минуты до полуночи появились первые прямоходящие представители семейства *Hominidae*, в эволюции которых быстро промелькнули стадии: рамапитек, австралопитек, человек способный, человек прямоходящий (питекантроп, синантроп, гейдельбергский человек), неандерталец и, наконец, кроманьонец. А вся история цивилизованного человечества уже вмещается в последнюю четверть секунды до боя часов.

Вместе с человеком это эволюционное соревнование завершили 2 млн других видов, около 50 из которых стали домашними. Из многочисленных хищных ими оказались представители только двух семейств – собака и кошка, из непарнокопытных – тоже двух: осел и лошадь. Мозолоногих больше: корова, коза, овца, свинья, як, верблюд, лама, буйвол, олень. Из зайцеобразных – лишь кролик. Насекомых – два семейства: шелковичный червь и пчела. Два обитателя вод – карп и золотая рыбка. Более всего птиц, но тоже не так уж много: курица, утка, гусь, индюшка, цесарка, голубь, канарейка, японский перепел. Только что, 100 лет назад, в новейшей истории началась domestикация пушных зверей: лисицы, песца, енотовидной собаки, норки, хорька, соболя, нутрии, сурка, шиншиллы. И это весь небольшой список за 15 тыс. лет истории domestикации диких видов.

В самые первые годы существования новосибирского Академгородка Д.К. Беляев развернул опыт по уже не умозрительному, а экспериментальному «сжатию» во времени 15-тысячелетней истории эволюции домашних животных, соизмерив ее с продолжительностью человеческой жизни, – опыт по отбору лисиц на одомашнивание. Эффект небывалого эксперимента оказался поразительным. Доместицируемые лисицы были втянуты в тот же канал отбора, в котором гораздо раньше них оказались предки нынешних собак. Но еще раньше этот путь проложил для себя сам человек, вернее, наш обезьяноподобный предок, через загадочные стрессы претерпевший формообразовательные процессы в глубинах Южной и Восточной Африки 1–3 млн лет назад. Кто выживал в этих условиях, тот приобретал шансы через дарвиновский отбор стать претендентом на звание рода людского [4].

Фундаментальная догма синтетической теории эволюции постулирует, что отбор и изменчивость действуют независимо друг от друга. Более того, в рамках СТЭ общепринято, что изменчивость в процессе отбора сужается, пропадает. Во-первых, в направлении действия отбора она исчерпывается, естественно, самим отбором, а во-вторых, отбор всегда связан с гомогенными скрещиваниями, с некоторой степенью инбридинга, в результате чего изменчивость, так или иначе, уменьшается. Но

Д.К. Беляев всегда считал это глубочайшим заблуждением эволюционной теории. На самом деле не так: отбор может выступать в качестве творца изменчивости! Он может создавать изменчивость как в направлении своего действия, так и в других направлениях.

Изменчивость и наследственность – два основных модуса, благодаря которым осуществляется селекция, и если законы наследственности в значительной мере описаны, то законы изменчивости еще ждут своего часа. И благодаря организации уникальных экспериментальных исследований по взаимоотношениям изменчивости и отбора Д.К. Беляев стал одним из первооткрывателей этих законов [5].

Ведь действительно, на основе разработанной им концепции о роли поведения в механизмах одомашнивания диких животных Д.К. Беляеву удалось экспериментально объяснить появление в процессе одомашнивания громадного разнообразия форм домашней собаки в сравнении с мономорфностью ее дикого предка волка. С позиций концепции дестабилизирующего отбора можно допустить, что где-то в эоцене многие виды млекопитающих напоминали своим разнообразием нынешних собак: от сенбернара до гончей, от бульдога до таксы. Позднее такой уровень различий стал обычным для разных родов, а в наши дни он обычен для разных семейств. Если бы мы не знали долгой истории сосуществования людей и собак, то наверняка отнесли бы породы собак к разным таксонам.

К изучению феноменологии изменчивости Д.К. Беляев приступил в 1939 г. в отделе генетики и селекции пушных зверей Центральной научно-исследовательской лаборатории пушного звероводства. В ходе экспериментального изучения наследования количественных признаков он пришел к общим выводам принципиального характера, которые касались определенных особенностей их наследования не только у экспериментальной модели – лисиц. Эти выводы вносили существенную поправку в сложившиеся в ту пору представления, не учитывавшие взаимодействия с другими генами [6].

Но первые генетические исследования Д.К. Беляева были прерваны начавшейся Великой Отечественной войной. Он вынужден был оставить науку и, как и абсолютное большинство его ровесников, уйти на фронт рядовым. Несмотря на непрерывные боевые действия, во фронтовых окопах Дмитрий Константинович мысленно возвращался к своей монографии «Основы генетики и селекции пушных зверей» и как бы дописывал ее незавершенные главы. Его не покидали раздумья о «лисий» эволюционной модели, ведь она может дать рациональное объяснение появлению в процессе одомашнивания возникшего разнообразия форм

домашней собаки в сравнении с мономорфностью волка. Именно поэтому, когда перед ним, 28-летним майором, в декабре 1945 г. открывалась перспективная военная карьера, Д.К. Беляев без колебаний выбирал возвращение в науку [7].

Этот период фронтовой жизни Д.К. Беляева поразительно напоминает похожий фрагмент из биографии английского генетика-эволюциониста Дж. Холдейна. Несмотря на, казалось бы, полную погруженность в боевую обстановку Первой мировой войны, Холдейн в мыслях также не расставался с наукой. Он писал своему учителю, знаменитому генетику У. Бэтсону: «На случай, если меня убьют, будьте добры, помогите моей сестре оформить нашу совместную работу по наследованию признаков у мышей». Позже Холдейн говорил, что он, возможно, был единственным из офицеров, кто на передовой дописывал свою научную работу – статью по генетике, опубликованную затем, в 1915 г., в «*Journal of Genetics*» [8].

Уже в 1948 г. Д.К. Беляев начал работу по многолетнему экспериментальному воспроизведению процесса доместикиации. Сразу же возник вопрос: как организовать эксперимент, где начать воспроизведение исторического процесса доместикиации, на какой базе? Понятно, что модель экспериментальной доместикиации должна быть его любимая модель – серебристо-черная лисица, она была выбрана им еще до войны. Характерной особенностью этого животного было то, что оно только недавно было вовлечено в условия жизни в неволе и сохранило все свойства своих диких сородичей: моноэстричность, реакцию на фотопериод в виде сезонности размножения и линьки и, главное, относительно дикое поведение. В качестве первой опорной экспериментальной базы послужила лисья ферма одного из звероводческих хозяйств Эстонии – «Кохила» (впоследствии «Салатагузе»), где Дмитрий Константинович не только встретил понимание, но и получил активнейшую поддержку со стороны всего коллектива, и особенно главного зоотехника Н.Ф. Сорокиной.

С.В. Аргутинская в своих воспоминаниях писала: «Свою идею о ведущей роли отбора по поведению и роли нейрогормональной регуляции в наследственной перестройке в процессе доместикиации Д.К. Беляев изложил в ряде докладов еще в 1951–1952 гг. Это была чистая идея без экспериментального подтверждения, помимо того, что новая, еще и сложная для восприятия. Д.К. Беляев пришел к пониманию ключевой роли отбора по поведению в процессе одомашнивания диких животных. Он предположил, что отбор по поведению, затронув нейрогормональные компоненты фотопериодических механизмов регуляции, может вызвать реорганизацию сезонных функций животных, в частности, изменить

моноэстричность, характерную для диких животных, на полиэстричность, отличающую домашних животных. Профессор Московской ветеринарной академии Г.И. Азимов во время сдачи мной кандидатского экзамена по физиологии после ответа по билету с пристрастием расспрашивал меня об этой идее Д.К. и в 1954 г. написал в своей книге со ссылкой на Д.К. Беляева: “Нужно полагать, что домашние животные потеряли строгую сезонность размножения... главным образом в связи с изменением их высшей нервной деятельности”. Это и было первым упоминанием о работе, которая, развиваясь и расширяясь, продолжается уже около 50 лет» [9].

С этой идеей Д.К. Беляев приезжает в Академгородок. Новосибирский научный центр еще только создавал материальную базу, но уже в 1958 г. в зверосовхозе «Лесной» Алтайского края Д.К. Беляев в полном объеме разворачивает отбор животных по поведению. Параллельно в 60 км от г. Новосибирска в зверосовхозе «Белоярский» на другом модельном объекте организуются фотопериодические эксперименты. Причем от районного центра Мошково до села Белоярка (35 км) зимой нужно добираться целый день на тракторных санях по огромным сугробам. Все это требовало создания собственной экспериментальной зверофермы непосредственно в Академгородке. В 1962 г. при активном содействии и участии экономиста-зверовода М.Н. Жукова (имевшего опыт строительства крупного зверосовхоза «Северинский») завершилось строительство экспериментальной зверофермы ИЦиГ, на которой и были развернуты основные опыты не только на лисах, но и на норках.

Именно на этой звероферме было показано, что изменяя соотношение света и темноты в течение суток, можно добиться снижения эмбриональной смертности и даже преодоления ее, как было с летальной *Белой грузинской* (W^G/W^G) мутацией у лисиц и с летальной мутацией *Shadow* (S^{H1}/S^{H1}) у норок [10].

Особо впечатляющие результаты были получены при отработке метода ускоренного созревания меха у норок. На экспериментальной звероферме ИЦиГ СО АН СССР в летне-осенний период испытывались различные варианты фотопериодических световых режимов, из которых впоследствии выбрали два наиболее перспективных, и они были приняты к внедрению в зверосовхозе «Магистральный» Алтайского края.

Таким образом, на пушных зверях в условиях Экспериментальной зверофермы ИЦиГ моделировался процесс домостикации. По темпам он отличался от стихийного процесса промышленного одомашнивания лисиц и норок, которых вот уже более сотни лет разводят на зверофермах мира.

Развитие Д.К. Беляевым целого раздела экспериментальной генетики в рамках изучения наследственности и изменчивости, формирования представлений о роли поведения в механизмах одомашнивания диких животных явилось новой парадигмой в исследовании процесса domestikации и эволюции. Решение проблемы предполагало интеграцию теории искусственного отбора с современными представлениями о функциях мозга. Ведь, как уже говорилось, Д.К. Беляев на модели серебристо-черных лисиц заложил не умозрительный, а экспериментальный метод скатия во времени 15-тысячелетней истории эволюции домашних животных, соразмерив ее с продолжительностью человеческой жизни. На экспериментальной базе ИЦиГ в воспроизведении процесса исторической domestikации он показал, что эволюция домашних животных дает ключ к пониманию всей эволюции, когда отбор за считанные поколения приводит к тем результатам, на которые в природе уходят целые тысячелетия [11].

Разные науки обретали свои парадигмы в разное время. Парадигма, пишет американский историк науки, один из виднейших философов науки XX столетия Т. Кун в своей книге «Структура научных революций» [12], может рассматриваться как новая система взглядов в определенной области научного знания, как некое «образцовое достижение прошлого». По мнению Куна, основная ценность парадигмы состоит в том, что она объединяет в одно 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 этой области 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. При этом парадигмы должны обладать достаточной мерой беспрецедентным, чтобы привлечь на длительное время группу сторонников из конкурирующих направлений научных исследований. В то же время они были достаточно открытыми, чтобы новые поколения ученых могли в их рамках найти для себя нерешенные проблемы любого вида» [13].

Согласно парадигмальной концепции развития науки, переход от одной парадигмы к другой имеет характер научной революции. Пример это-

го – переход от классической филогенетики (учение об общих предках) к кладистике.

История науки, как пишет Т. Кун, есть смена последовательных парадигм (подобно тому, как в истории общества один социальный строй сменяется другим), каждая из которых существенно переориентирует интересы ученых внутри определенной области знаний. К примеру, 100 лет назад ученые были так же убеждены в том, что картезианско-ньютоновская механическая парадигма 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. Тем не менее величие обеих концепций вызывает восхищение [14].

В конце 1960-х годов Д.К. Беляев выдвигает идею о дестабилизирующей функции отбора по поведению в отношении его последствий для регуляционных систем онтогенеза. С целью дальнейшего развития этой идеи была поставлена задача изучения эволюционной роли стресса и генетических основ стрессоустойчивости у животных. Исследование этой проблемы, так же как опыт доместикации лисиц, дало основание рассматривать функциональную установку центральных звеньев нейрогормональной регуляции онтогенеза как одним из основных внутренних механизмов эволюции, которые могут вскрывать не обнаруживаемые в норме резервы наследственной изменчивости, выводить их на фенотипический уровень и испытывать отбором. Оформилась новая проблема – изучение устойчивой функциональной активации репрессированного генетического материала и ее возможной эволюционной роли.

Результаты трех направлений экспериментальных исследований лаборатории эволюционной генетики и других лабораторий, связанных с работами по экспериментальной доместикации – воспроизведением процесса доместикации, изучением эволюционной роли стресса и анализом стабильных в ряду последовательных поколений изменений функциональной активности генетического материала, были синтезированы Д.К. Беляевым в его концепции дестабилизирующего отбора [15]. Суть концепции заключается в том, что движущий отбор, направленный на признаки, изменчивость которых в сильной степени сопряжена с изменчивостью функционального состояния регуляционных систем онтогенеза, обладает дестабилизирующей функцией. Генетические элементы, контролирующие свойства нейрогормональных регуляционных систем, занимают высокое положение в иерархической структуре генома. Поэтому из-

менения в процессе отбора этих элементов генома могут служить источником огромного повышения темпов и размаха изменчивости, т.е. сообщать такому отбору большую эволюционную силу.

Отбор по поведению. Реакция на человека и ответная реакция человека

Основной движущей силой domestikации животных на ее ранних этапах, вероятнее всего, был несознательный отбор на социальное поведение, а именно, на толерантность к человеку, т.е. в первую очередь на ослабление агрессии к человеку. Однако остается открытым вопрос, затрагивал ли отбор на ослабление агрессии к человеку другие формы агрессии. Тщательные эксперименты на серых крысах, проведенные И.Ф. Плюсниной с коллегами, дают положительный ответ на этот вопрос и указывают на повышение порога межсамцовой агрессии у ручных крыс по сравнению с агрессивными и неселекционированными животными [16]. У лисиц, согласно отдельным наблюдениям, domestikация также снижает внутривидовую агрессию, однако сегодня мы не располагаем точными экспериментальными данными. В настоящее время ведется более детальный эксперимент, который, вероятно, позволит окончательно решить этот вопрос.

Теория дестабилизирующего отбора не могла обойти такие кардинальные проблемы биологии, как антропогенез и биосоциальная природа человека, отдельные аспекты которых активно обсуждались в печати [17]. Бурные дискуссии не раз происходили и на межинститутском философском семинаре СО АН СССР, председателем которого в течение двух десятилетий был Д.К. Беляев.

Считая, что отбор на domestikационное поведение обладает широким действием на многие формы социального поведения, Д.К. Беляев указывал на сходство процессов domestikации и антропогенеза. По его мнению, ключевым этапом в формировании человека также был переход к иным, чем у предков, формам социальной организации, а важнейшим объектом естественного отбора были свойства нервной системы, позволяющие человеку адаптироваться к социальным нормам жизни. На первое место среди этих качеств Д.К. Беляев ставил «подвижность» нервной системы, связанную с дестабилизацией баланса раздражительных и тормозных процессов [18]. «Подвижность» нервных процессов отличает также и domestikцированных животных. Исследования, проведенные на лисицах, обнаружили, что экспериментальная domestikация повышает пластичность нервных процессов, на что указывают как снижение порога нервно-

мышечной возбудимости, так и усиление способности к ее торможению [19]. Регуляция этих процессов во многом связана с нейромедиаторными системами, которые вовлекает в сферу своего влияния отбор по поведению, являясь, по существу, отбором на их определенную активность [20]. Так, показано, что вследствие domestikации изменяется активность серотонинергической и дофаминергической систем у разных видов животных: лисицы, норки, крысы и форели [21].

Особое значение как в антропогенезе, так и в эволюции высших позвоночных вообще Д.К. Беляев отводил стрессу [22]. Повышение давления стресса при резкой смене условий среды изменяет активность нейромедиаторных систем и регулируемые ими формы поведения, что может инициировать последующие эволюционные события [23]. При таких экстремальных условиях уровень стресс-реактивности может стать одним из основных критериев приспособленности животных, позволяющей переносить изменение нейрорегуляторных систем без подавления размножения. При экспериментальной domestikации основным стрессирующим фактором был близкий контакт с человеком, так что отбор на domestikационное поведение стал и отбором на снижение стресс-реактивности, что подтвердили исследования, проведенные на лисицах, крысах, норках и форели [24]. У человека стресс как эволюционный фактор и как фактор, воздействующий на нервную систему, по-видимому, играл важную роль. Повышение организации мозга, усложнение поведения, расширение среды обитания неизбежно должны были усиливать давление стресса. А развитие речи, которая сама по себе стала сильным стрессирующим агентом в социальных условиях жизни, должно было сформировать новый уровень психической стрессуемости. В таких условиях низкий уровень стресс-реактивности должен был стать важным критерием выживаемости.

Во многих экспериментальных работах показано, что пониженная стрессуемость способствует обучению [25]. Так, у domestikируемых лисиц и крыс в большинстве тестов выявлена повышенная способность к обучению по сравнению с агрессивными и неселекционированными особями [26]. Однако другие работы указывают на роль в обучении и формировании следа памяти как самого стресса, так и его гормонов, глюкокортикоидов и их рецепторов [27]. Это отражено и в исследованиях по domestikации: в некоторых тестах агрессивные лисицы проявляли лучшую обучаемость, чем domestikируемые [28], а пренатальная метилобогатая диета, приводящая к усилению глюкокортикоидного стресс-ответа, улучшала обучаемость крыс [28]. По-видимому, до определенного уровня глюкокортикоиды играют положительную роль в обучаемости, однако при

сильном стрессе они начинают ингибировать формирование следа памяти, что отражает «перевернутая» U-образная зависимость обучаемости от уровня глюкокортикоидов. Говоря о человеке и антропогенезе, Д.К. Белляев также отмечал важность состояния достаточной, а иногда и очень высокой стрессуемости для активной социальной жизни и творческой деятельности.

Еще одна важная черта, сближающая процессы антропогенеза и доместикации, – неотения. Низкий уровень стресс-реактивности, отсутствие агрессии к человеку, повышенная исследовательская активность – все это рассматривают как признаки неотении, возникшей вследствие отбора на доместикацию. С той же точки зрения оценивают изменение параметров черепа, возникновение вислоухости и сдвиги временных параметров развития гормональной системы [30]. Черты неотении, появившиеся, видимо, вследствие исторической доместикации, обнаруживают и у собак. Возникновение неотении, должно быть, является общим следствием отбора на ослабление агрессии, который затрагивает нейрорегуляторные системы, имеющие широкое влияние на процессы развития. Неотения, по-видимому, играла большую роль и в антропогенезе [31], а также в эволюции бонобо [32]. Эти обезьяны, подобно доместичированным животным, отличаются от шимпанзе ослаблением внутригрупповой агрессии.

Альтруизм

Одним из следствий биосоциальной эволюции человека, и в частности отбора по социальным формам поведения, явилось развитие такого важного свойства, как альтруизм. Проблема происхождения этого феномена привлекала многих крупных биологов. Однако вопрос, существует ли альтруизм у животных, т.е. имеет он биологические корни или же относится к строго социальным явлениям, по-прежнему не решен [33]. Альтруизм чаще всего определяют как поведение особи, вследствие которого повышается индивидуальная приспособленность другой особи за счет снижения собственной приспособленности первой. Из этого определения следует, что эволюционное развитие абсолютного альтруизма, т.е. альтруизма по отношению к любой особи в группе, невозможно. Только взаимный и родственный альтруизм позволяет накапливаться «аллелям альтруизма» в популяции и повышать совокупную приспособленность при снижении индивидуальной [34]. Тем не менее альтруизм не обязательно должен включать в себя самопожертвование, более того, он может приносить и выгоду, которая, однако, не является самоцелью. Это,

по-видимому, увеличивает вероятность биологического происхождения абсолютного альтруизма.

Современные исследования базируются на представлениях о мотивационной природе альтруизма, при этом основной мотивацией считается сопереживание, проявление которого, видимо, присуще и животным. Альтруистическое поведение может проявляться как: 1) спонтанный альтруизм – бескорыстная помощь в ответ на мольбу о помощи или крики боли; 2) усвоенный альтруизм – условный рефлекс с положительным подкреплением; 3) намеренный альтруизм – помощь, оказанная из-за предполагаемых результатов, которые она может принести. В одном случае ожидается взаимный ответ, тогда действие будет приносить чистую выгоду, – такое поведение называют намеренным эгоистическим альтруизмом. В другом случае помощь оказывается из соображений, какую пользу она может принести другим, – такое поведение называют намеренным альтруистическим альтруизмом. Намеренный альтруизм наиболее сложен в экспериментальном моделировании на животных и в интерпретации результатов эксперимента. Шимпанзе делает такой выбор, при котором еда достается не только ей, но и другой обезьяне, однако это можно интерпретировать не как желание помочь, а просто как выбор большего количества пищи.

Более надежные результаты получены при исследовании спонтанного альтруизма как в эксперименте, так и в полевых наблюдениях у обезьян, особенно у бонобо, для которых описана не только помощь «знакомым» обезьянам своего вида, но и птице с перебитым крылом [35]. При этом считается, что именно человеческий альтруизм отличается направленностью на другие виды, в частности на детенышей домашних животных. Впрочем, это утверждение ставил под сомнение еще П.А. Кропоткин (1991 г.), указавший на множество примеров межвидовой взаимопомощи.

В разнообразных экспериментах было выявлено спонтанное альтруистическое поведение и у других млекопитающих. Крысы избегали нажимать на педаль или заходить в «домику», если при этом подавался электрический ток на пол соседней клетки, где находилась другая крыса [36], даже при наличии пищевого подкрепления. Аналогичные результаты были получены и в экспериментах на собаках [37]. В ряде экспериментов крысы оказывали помощь: нажимали на педаль, которая избавляла других крыс от подвешенного состояния либо макания в воду, или открывали дверцу ограничивающей движения клетки и делились пищей [38]. Однако трудно сказать, отражает ли это поведение заботу о других или же животные стараются только избавиться от криков боли, являющихся для них эмоционально отрицательными (аверсивными) сигналами [39]. Но даже если это

и так, сопереживание у человека связано с появлением схожих ощущений. Как показали исследования с применением нейровизуализации, страдания ближнего вызывают возбуждение областей мозга, ответственных за боль [40]. Мыши, наблюдающие за страдающими соседями по клетке, также, по-видимому, воспринимают болевые стимулы [41]. Вероятно, альтруистическое поведение человека, мотивированное сопереживанием, направлено в том числе и на то, чтобы помочь себе избавиться от таких авersive стимулов [42]. Тогда нет оснований утверждать, что альтруистическое поведение человека не имеет глубоких биологических корней, а модели этого поведения, воспроизведенные на животных, не имеют ничего общего с альтруизмом.

Исследования, проведенные на разных животных (обезьянах, собаках, крысах), выявили полиморфизм по этому поведению в популяции [43]. Так, в экспериментах П.В. Симонова только у 32% крыс снижалось время пребывания на педали, включающей ток в соседней клетке. Среди макакре-резусов таких животных было больше: 10 обезьян из 15 переставали нажимать на педаль даже при наличии пищевого подкрепления [44]. Как показали специальные исследования, у крыс с альтруистическим поведением снижены тревожность и агрессивность и повышена исследовательская активность. Именно такие черты поведения характерны для доместичированных животных, что в совокупности с повышенным аффилиативным поведением позволяет предположить, что процесс доместикации, так же как антропогенез, должен усиливать альтруистическое поведение. Поэтому доместичируемые лисицы и крысы могут представлять особый интерес для изучения филогенетических корней альтруизма.

Вместе с тем Д.К. Беляев подчеркивал двунаправленность вектора отбора на социально значимые качества в процессе антропогенеза [45]. В определенные моменты истории человечества, такие как периоды тяжелого голода, эгоизм и антигуманизм приобретали адаптивное значение для нравственно неразвитого общества. Уничтожение стариков, больных и детей до определенного возраста, обременявших группу, позволяло выжить наиболее активной репродуктивной части общества [46], что можно было рассматривать как альтруизм по отношению к последним [47].

Д.К. Беляев в своих выступлениях не раз подчеркивал огромное положительное значение генетического и фенотипического разнообразия у людей. Альтруизм и антигуманизм были разными формами адаптивного поведения, которые имели разную ценность для адаптации при разных условиях жизни, и, значит, обе стратегии были важны для популяции и попадали под действие группового отбора, а функциональные

группы генов, контролирующие их проявление, были включены в генофонд человека [48]. Однако в индивидуальном поведении человека эти потенции могут проявляться по-разному, что во многом зависит от средовых условий [49]. Так, формирование, по-видимому, тесно связанного с эгоизмом и антигуманизмом агрессивного поведения в большей степени (58%) зависит от наследственных факторов (согласно исследованиям близнецов, воспитывавшихся в разных семьях и при разных социальных условиях), однако на 42% связано с внешними воздействиями [50]. Вероятно, значительную роль (56–72%) генотип играет и в проявлении альтруистического поведения [51]. Причем до возраста 3,5 года роль наследственных факторов неуклонно растет [52]. Наблюдения при первом знакомстве за маленькими детьми, у которых эгоистические мотивации и применение силы положительно коррелируют с желанием поделиться, еще раз подчеркивают, что отбор в процессе антропогенеза шел не только на альтруизм, как на это указывает В.П. Эфроимсон (1971 г.). Предполагается, что младенцы в равной степени склонны как к альтруизму и взаимопомощи, так и к эгоизму и агрессии, однако они могут различаться по общительности, в которую включены все эти качества [53]. Тем не менее физическая агрессия в наибольшей степени проявляется в возрасте до трех лет [54], а затем постепенно снижается к взрослому состоянию у большинства людей, кроме небольшой группы (около 4%) [55], у которой патологическая агрессия едва ли коррелирует с альтруизмом.

Возможные молекулярно-генетические механизмы альтруистического поведения

Одним из методов изучения социального поведения человека в лабораторных условиях являются экономические игры с использованием денег. В игре «Диктатор» первый игрок, «диктатор», принимает единоличное решение о распределении фиксированной суммы денег между собой и вторым игроком – «получателем». Поскольку «получатель» совершенно беспомощен, «диктатор» не боится ответных действий или других стратегических ходов, и распределение денег рассматривается как мера альтруизма. Восемьдесят процентов «диктаторов» выделяют «получателю» лишь небольшое количество денег, и только 20% делят деньги поровну. А. Кнафо с коллегами выявили достоверную связь между поведением в игре и длиной повторов RS3 в промоторе *AVPR1a*. «Диктаторы» с коротким вариантом повторов (308–325 п.н.) в гомозиготном состоянии жертвуют достоверно меньше денег, чем участники

игры с длинным вариантом повторов (327–343 п.н.). Кроме того, различия поведения в игре «Диктатор» ассоциированы с однонуклеотидными полиморфизмами в гене *OXTR* [56].

Хотя мало что известно о роли аргинин-вазопрессина и близкого к нему нейропептида окситоцина в альтруистическом поведении животных, однако они, а также их рецепторы в мозге играют, по-видимому, ведущую роль в социальном поведении, в таких его формах, как аффилятивное и половое поведение, материнская забота и агрессия. Пионерные работы на полевках выявили зависимость моногамного и полигамного полового поведения от длины повторов в промоторе рецептора *1a* аргинин-вазопрессина, *AVPR11* [57]. У человека также наряду с ролью длины повторов в промоторе *AVPR11a* в формировании альтруистического поведения показана зависимость от нее особенностей индивидуального полового поведения [58]. Однако сравнительное исследование промотора *AVPR11a* на многих видах полевок, обладающих и не обладающих моногамностью, не выявило строгой зависимости между длиной промотора и стратегией полового поведения, из чего делается вывод, что регуляция этого вида поведения, видимо, более сложная [59]. Тем не менее исследования на разных видах грызунов и на человеке выявили связь между распределением *AVPR1* в разных структурах мозга и длиной повторов в промоторе его гена [60]. Кроме того, встраивание в промотор *AVPR11a* мыши повторов моногамных полевок усиливало их аффилятивное поведение [61].

Другие исследования выявили связь с альтруистическим поведением полиморфизмов генов, входящих в дофаминергическую систему. Схожий с игрой «Диктатор» эксперимент, в котором мерой альтруизма служил размер пожертвования голодающим детям из развивающихся стран, выявил значимость однонуклеотидного полиморфизма Val158Met *COMT*, гена катехол-о-метилтрансферазы, участвующей в катаболизме дофамина. Показано, что участники эксперимента, имеющие хотя бы один аллель, определяющий валин, жертвовали денег достоверно больше, чем индивиды, не имеющие таких аллелей [62].

Основным методом исследования поведения человека является использование опросников, один из которых был разработан для оценки склонностей игнорировать свои собственные потребности и удовлетворять чужие [63], т.е., по сути дела, для оценки степени альтруизма. С помощью этого опросника Р. Бахнер-Нельман с коллегами [64] выявили зависимость альтруистического поведения от длины повторов в третьем экзоне гена рецептора 4 дофамина (*DRD4*). Опрошенные, несущие более короткий

аллель *D4 44.4*, имели достоверно более высокую склонность к альтруистическому поведению, чем носители длинного аллеля *D4 74.7*.

Роль дофаминергической системы в социальном поведении, так же как и ее тесная функциональная связь с аргинин-вазопрессинном и окситоцином, хорошо известны [65]. Кроме того, обнаружено, что у носителей как короткого аллеля *DRD4*, так и замены Val158Met *COMT* достоверно чаще формируется агрессивное поведение [66]. В исследованиях, проведенных на животных, показана роль в агрессивном поведении и катехол-о-метилтрансферазы, и рецепторов дофамина [67]. Различия в дофаминергической системе выявлены также между domestизируемыми и агрессивными особями как у лисиц, так и у крыс [68].

Результаты упомянутых исследований подтверждают возможность связи между агрессией и антиальтруизмом и их наследственную природу. Основываясь на примере баланса аллелей *D4 44.4* и *D4 74.7* Р. Бахнер-Нельман с соавторами [69] повторяют вслед за Д.К. Беляевым положения об эволюционной обусловленности различных поведенческих фенотипов в популяции человека, как альтруистического, частично определяемого аллелем *D4 44.4*, так и агрессивного и даже антиобщественного (*D4 74.7*). Однако очевидны также сложность и неоднозначность этой связи. У младенцев человека практические одновременно могут проявляться и высокая степень агрессии, и яркое альтруистическое поведение [70]. У шимпанзе могут возникать вспышки беспричинной агрессии, но им так же, как и человеку, нельзя отказать в умении сопереживать [71]. Различная реакция на страдания знакомой особи и чужака отчетливо показана как на мышах, так и на обезьянах [72]. У человека диаметрально противоположные чувства могут вызывать страдания честного товарища или несправедливого [73]. Однако неизвестно, будет ли столь важен предварительный опыт социальных контактов для животных с повышенным социальным поведением, таким как у domestизируемых крыс и лисиц.

Многие аспекты альтруистического поведения, по мнению Д.К. Беляева, имеют глубокие биологические корни. Схожесть процессов domestикации и антропогенеза в плане отбора на социально значимые качества нервной системы и его эффектов, а именно, сниженных тревожности и агрессии, повышенной исследовательской активности, характерных для животных с чертами альтруистического поведения, указывает на то, что экспериментально domestизированные животные могут быть удачной моделью для изучения механизмов альтруизма.

Концепция Д.К. Беляева о дестабилизирующей форме отбора продолжает развиваться уже оценивается во всем мире как выдающееся от-

крытие в биологии XX в. Ученые из университетов США, Германии, Израиля, Австралии, Финляндии и Дании в настоящее время плодотворно сотрудничают с лабораторией эволюционной генетики ИЦиГ СО РАН в изучении эффектов и механизмов дестабилизирующего отбора. Концепция дестабилизирующего отбора сегодня используется для изучения процессов антропогенеза, развития когнитивных способностей человека, для объяснения некоторых аспектов биологии и медицины, а также формирования социальных отношений.

Примечания

1. См.: Шумный В.К. Влияние идей Д.К. Беляева на развитие исследований по генетике растений // Генетика. – 1987. – Т. 23, № 6. – С. 947–955; Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, Филиал «Гео», 2002. – (Сер. «Наука Сибири в лицах»); Ратнер В.А. Дмитрий Константинович Беляев // Ратнер В.А. Генетика, молекулярная кибернетика: личности и проблемы. – Новосибирск: Наука, 2002. – С. 54–64; Колчанов Н.А., Захаров И.К. Профессор Вадим Александрович Ратнер: биография и библиография // Информ. вестник ВОГиС. – 2005. – Т. 9, № 2. – С. 106–124; Трут Л.Н. Эволюционные идеи Д.К. Беляева как концептуальный мост между биологией, социологией и медициной // Информ. вестник ВОГиС. – 2008. – Т. 12, № 1/2. – С. 7–18.

2. См.: Захаров И.К., Аргутинская С.В., Древич В.Ф. Академик Д.К. Беляев: к 90-летию со дня рождения // Информ. вестник ВОГиС. – 2007. – Т. 11, № 2. – С. 251–272; Трут Л.Н., Маркель А.Л., Бородин П.М. и др. К 90-летию со дня рождения Дмитрия Константиновича Беляева (1917–1985) // Генетика. – 2007. – Т. 43, № 7. – С. 869–872.

3. См.: Беляев Д.К. Domestication of animals // Science Journal (UK). – 1969. – No. 5. – P. 47–52; Беляев Д.К. Генетические аспекты domestикации животных: Проблемы domestикации животных и растений. – М.: Наука, 1972. – С. 39–45; Он же. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора: История и теория эволюционного учения. – Л.: Наука, 1974. – С. 76; Трут Л.Н. Пути развития концепции дестабилизирующего отбора: Биография эволюционных идей академика Д.К. Беляева (1917–1985) // Журн. общ. биологии. – 1986. – Т. 47, № 4. – С. 435–444.

4. http://www.znanie-sila.ru/online/issue_1271.html.

5. См.: Беляев Д.К. Творческая роль отбора в возникновении некоторых вариаций окраски у лисиц // Каракулеводство и звероводство. – 1951. – № 5. – С. 55–62; Он же. Первые итоги разведения цветных норок в звероводческих совхозах // Биол. науч.-тех. информ. НИИ пушного звероводства и кролиководства. – 1958. – № 3. – С. 10–13; Беляев Д.К., Ивоин Ф.М. Улучшить племенную работу в зверсовхозах // Каракулеводство и звероводство. – 1951. – № 5. – С. 39–45.

6. См.: Беляев Д.К. Методика племенной работы в Тобольском зверсовхозе // Кролиководство и звероводство. – 1940. – № 11/12. – С. 11–13; Он же. Об интенсивности серебристости серебристо-черных лисиц // Науч. тр. ЦНИЛ. – М.: Сельхозгиз, 1940. – Т. 1. – С. 41–47; Он же. Изменчивость и наследование серебристости меха у серебристо-черных лисиц: Дис. ... канд. биол. наук. – М., 1946.

7. См.: Аргутинская С.В. Дима // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний.

8. См.: Фельдман Г.Э. Джон Бэрдон Сандерсон Холдейн. – М.: Наука, 1976.

9. *Аргутинская С.В.* Дима // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний.
10. См.: *Беляев Д.К.* О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их значении для теории эволюции и селекции животных // Изв. СО АН СССР. – 1962. – № 10. – С. 111–124; *Беляев Д.К., Ключков Д.В., Железова А.И.* Влияние света на процессы размножения и плодовитость норок // Проблемы зоологических исследований в Сибири. – Горно-Алтайск, 1962. – С. 270–271; *Они же.* Влияние световых условий на воспроизводительную функцию и плодовитость норок // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биологии. – 1963. – Т. 18, вып. 2. – С. 9–13; *Беляев Д.К., Ключков Д.В.* О повышении плодовитости у норок путем дополнительного освещения // Кролиководство и звероводство. – 1965. – № 12. – С. 2–5; *Беляев Д.Л., Трут Л.Н., Рувинский А.О.* Генетически детерминированная летальность у лисиц и возможности ее преодоления // Генетика. – 1973. – Т. 9, № 9. – С. 71–79.
11. См.: *Беляев Д.К.* Биологические аспекты domestikации животных // Генетика и селекция новых пород сельскохозяйственных животных: Мат. Всесоюз. совещ. 24–26 окт. 1968 г., Алма-Ата. – Алма-Ата: Наука, 1970. – С. 30–44; *Они же.* Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при domestikации // Природа. – 1979. – № 2. – С. 36–45; *Они же.* Дестабилизирующий отбор как фактор domestikации // Генетика и благосостояние человечества. – М.: Наука, 1981. – С. 53–66; *Они же.* Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970 годы) / Под ред. С.Р. Микулинского, Ю.И. Полянского. – Л.: Наука, 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; *Они же.* 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.
12. См.: *Кун Т.* Структура научных революций. – М.: Прогресс, 1975. – С. 216.
13. Там же.
14. Там же.
15. См.: *Беляев Д.К.* О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора: История и теория эволюционного учения. – Л.: Наука, 1974. – С. 76; *Трут Л.Н.* Эволюционные идеи Д.К. Беляева как концептуальный мост между биологией, социологией и медициной; *Trut L., Oskina I., Kharlamova A.* Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model // Bioessays. – 2008. – V. 31, No. 3. – P. 349–360.
16. См.: *Плюсина И.З., Щепина О.А., Оськина И.Н., Трут Л.Н.* Некоторые особенности обучения в водном тесте Морриса у крыс, отобранных по реакции на человека // Журн. высш. нервн. деятельности. – 2007. – Т. 57, № 3. – С. 344–351.
17. См.: *Астауров Б.Л.* Homo sapiens et humanus: Человек с большой буквы и эволюционная генетика человечности // Новый мир. – 1971. – № 10; *Эфромсон В.П.* Родословная альтруизма // Там же; *Беляев Д.К.* Проблемы биологии человека: генетические реальности и задачи синтеза социального и биологического // Природа. – 1976. – № 6. – С. 26–30.
18. См.: *Давиденков С.Н.* Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии. – Л.: Ин-т им. С.М. Кирова, 1947.
19. См.: *Васильева Л.Л.* Анализ эффекта domestikации в изменении способности серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) к обучению // Эволюционно-генетические и генетико-физиологические аспекты domestikации пушных зверей. – Новосибирск, 1991. – С. 57–69. *Она же.* Феногенетический анализ поведения серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) при ослаблении эффективности отбора на domestikацию: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1992.
20. См.: *Попова Н.К., Войтенко Н.Н., Трут Л.Н.* Изменение содержания серотонина и 5-оксииндолаксусной кислоты при селекции серебристо-черных лисиц по поведению // Докл. АН СССР. – 1975. – Т. 223, № 6. – С. 1498–1500; *Попова Н.К.* Роль медиаторов мозга

в наследственных преобразованиях поведения при domestикации // Современные концепции эволюционной генетики. – Новосибирск, 2000. – С. 319–326.

21. См.: *Никулина Э.М., Трапезов О.В., Харламова А.А., Попова Н.К.* Аффективное защитное поведение норок: воздействия на серотонергическую и дофаминергическую системы // Сиб. биол. журнал. – 1993. – Вып. 3. – С. 9–12.

22. См.: *Беляев Д.К., Бородин П.М.* Влияние стресса на наследственную изменчивость и его роль в эволюции // Эволюционная генетика. – Л., 1982. – С. 35–59.

23. См.: *Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции. – М.: Наука, 1968; *Майр Э.* Популяция, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974; *West-Eberhard M.J.* Phenotypic plasticity and the origins of diversity // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* – 1989. – V. 20. – P. 249–278.

24. См.: *Трут Л.Н., Науменко Е.В., Беляев Д.К.* Изменение гипофизарно-надпочечниковой функции серебристо-черных лисиц при селекции по поведению // Генетика. – 1972. – Т. 8, № 5. – С. 35–43; *Дыгало Н.Н., Шишкина Г.Т., Бородин П.М., Науменко Е.В.* Роль нейрохимических систем головного мозга в изменении реактивности гипофизарно-надпочечникового комплекса серой крысы при селекции на поведение // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. – 1985. – Т. 21, № 4. – С. 342; *Науменко Е.В., Попова Н.К., Иванова Л.Н.* Нейроэндокринные и нейрохимические механизмы domestикации животных // Генетика. – 1987. – Т. 23, № 6. – С. 1011–1025; *Гулевич Р.Г., Трапезов О.В., Маслова Л.Н., Харламова А.В.* Функция надпочечников у норок *Mustela vison*, селекционируемых по типу поведения // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. – 1995. – Т. 31, № 4. – С. 444–448; *Осыкина И.Н., Гербек Ю.Э., Шихевич С.Г. и др.* Изменения гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой и иммунной систем при отборе животных на domestикационное поведение // Информ. вестн. ВОГиС. – 2008. – Т. 12, № 1/2. – С. 39–49.

25. См.: *Wilcock J., Broadhurst P.L.* Strain differences in emotionality: Open-field and conditioned avoidance behavior in the rat // *J. Comp. Physiol. Psychol.* – 1968. – V. 63. – P. 335–338; *Satinder K.P.* Genotype dependent effects of damphetamine sulfate and caffeine on escape-avoidance behavior of rats // *J. Comp. Physiol.* – 1971. – V. 76. – P. 359–364.

26. См.: *Васильева Л.Л.* Анализ эффекта domestикации в изменении способности серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) к обучению; *Она же.* Феногенетический анализ поведения серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) при ослаблении эффективности отбора на domestикацию; *Плюснина И.З., Щетина О.А., Осыкина И.Н., Трут Л.Н.* Некоторые особенности обучения в водном тесте Морриса у крыс, отобранных по реакции на человека.

27. См.: *Kloet E.R., de Kock S., de Schild V., Veldhuis H.D.* Antigluccorticoid RU 38486 attenuates retention of a behaviour and disinhibits the hypothalamic-pituitary adrenal axis at different brain sites // *Neuroendocrinol.* – 1988. – Т. 47. – P. 109–115; *Oitzl M.S., Kloet E.R., de.* Selective corticosteroid antagonists modulate specific aspects of spatial orientation learning // *Behav. Neurosci.* – 1992. – V. 106. – P. 62–71; *Korte S.M., Kloet E.R., de, Burwalda B. et al.* Antisense to the glucocorticoid receptor in hippocampal dentate gyrus reduces immobility in forced swim test // *Eur. J. Pharmacol.* – 1996. – V. 301. – P. 19–25; *Korte S.M.* Corticosteroids in relation to fear, anxiety and psychopathology // *Neurosci. Biobehav. Rev.* – 2001. – V. 25. – P. 117–142; *Reul J.M.H.M., Hesketh S.A., Collins A., Mccinas M.G.* Epigenetic mechanisms in the dentate gyrus act as a molecular switch in hippocampus-associated memory formation // *Epigenetics.* – 2009. – V. 4, No. 7. – P. 434–439.

28. См.: *Мухамедишана И.А.* Анализ эффектов отбора по поведению на некоторые параметры когнитивных способностей лисиц // Мат. 50-й Междунар. науч. студ. конф. «Студент и научно-технический прогресс»: Биология. – Новосибирск, 2012. – С. 247.

29. См.: *Гербек Ю.Э., Осыкина И.Н., Гулевич Р.Г., Плюснина И.З.* Влияние материнской метилобогащенной диеты на экспрессию гена рецептора глюкокортикоидов в гиппокампе у крыс, селекционируемых по поведению // Цитология и генетика. – 2010. – Т. 44, № 2. – С. 45–52.

30. См.: *Трут Л.Н., Маркель А.Л., Бородин П.М. и др.* К 90-летию со дня рождения Дмитрия Константиновича Беляева (1917–1985) // *Генетика*. – 2007. – Т. 43, № 7. – С. 869–872.
31. См.: *Somel M., Franz H., Yan Z. et al.* Transcriptional neoteny in the human brain // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. – 2009. – V. 106, No. 14. – P. 5743–5748.
32. См.: *Wrangham R., Pilbeam D.* African apes as timemachines // *All Apes Great and Small* / Ed. by B. Galdikas, N. Briggs, L. Sheeran et al. – N.Y.: Kluwer; Plenum Publishers, 2001. – P. 5–18.
33. См.: *Silk J.B.* Empathy, sympathy and prosocial preferences in primates // *The Oxford Handbook of Evolutionary Psychology* / Ed. by R.I.M. Dunbar, L. Barrett. – Oxford: Oxford Univ. Press, 2007. – P. 115–126; *Waal F.B.M., de.* Putting the altruism back into altruism: The evolution of empathy // *Annu. Rev. Psychol.* – 2008. – V. 59. – P. 279–300; *Batson C.D.* Altruism in Humans. – N.Y.: Oxford Univ. Press, 2011.
34. См.: *Холдэн Дж.Б.С.* Факторы эволюции. Москва; Ленинград: Биомедгиз, 1935; *Hamilton W.D.* The genetical theory of social behavior. I, II // *J. Theor. Biol.* – 1964. – V. 7, No. 1. – P. 1–52; *Trivers R.L.* The evolution of reciprocal altruism // *Quart. Rev. Biol.* – 1971. – V. 46, No. 1. – P. 35–57; *Silk J.B., House B.R.* Evolutionary foundations of human prosocial sentiments // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. – 2011. – V. 108, No. S2. – P. 10910–10917.
35. См.: *Waal F.B.M., de.* The empathic ape // *New Scientist*. – 2008. – No. 2509. – P. 52–54; *Wechkin S., Masserman J.H., Terris W.* Shock to a conspecific as an aversive stimulus // *Psychon. Sci.* – 1964. – V. 1, No. 2. – P. 47–48.
36. См.: *Симонов П.В.* Эмоциональный мозг. – М.: Наука, 1981.
37. См.: *Преображенская Л.А.* Некоторые особенности условного рефлекса избегания, подкрепляемого болевым раздражением партнера // *Журн. высш. нервн. деятельности*. – 1973. – Т. 23, Вып. 1. – С. 51.
38. См.: *Bartal I.B.A., Decety J., Mason P.* Empathy and prosocial behavior in rats // *Science*. – 2011. – No. 5. – P. 662–668; No. 60–61. – P. 334.
39. См.: *Batson C.D.* Altruism in Humans.
40. См.: *Singer T., Seymour B., O'Doherty J.P. et al.* Empathic neural responses are modulated by the perceived fairness of others // *Nature*. – 2006. – V. 439, No. 7075. – P. 466–469.
41. См.: *Langford D.J., Crager S.E., Shehzad Z. et al.* Social modulation of pain as evidence for empathy in mice // *Science*. – 2006. – V. 312, No. 5782. – P. 1967–1970.
42. См.: *Waal F.B.M., de.* The empathic ape; *Wechkin S., Masserman J.H., Terris W.* Shock to a conspecific as an aversive stimulus.
43. См.: *Masserman J., Wechkin M.S., Terris W.* Altruistic behavior in rhesus monkeys // *Am. J. Psychiatry*. – 1964. – V. 121, No. 6. – P. 584–585.
44. Ibid.
45. См.: *Беляев Д.К.* Современная наука и проблемы исследования человека // III Всесоюзное совещание по философским вопросам современного естествознания. – М., 1981. – Вып. 2. – С. 54–82.
46. См.: *Морган Л.Г.* Древнее общество, или Исследование линий человеческого прогресса от дикости через варварство к цивилизации. – Л.: Изд-во Ин-та народов Севера ЦИК СССР, 1934; *Мечников И.И.* Этюды о природе человека. – М.: Изд-во АН СССР, 1961.
47. См.: *Беляев Д.К.* О некоторых методологических проблемах биологии // *Методологические и философские проблемы биологии*. – Новосибирск, 1981. – С. 10–20.
48. См.: *Беляев Д.К.* Современная наука и проблемы исследования человека // *Вопр. философии*. – 1981. – № 3. – С. 3–16.
49. См.: *Беляев Д.К.* О некоторых методологических проблемах биологии.
50. См.: *Dionne G., Tremblay R.E., Boivin M. et al.* Physical aggression and expressive vocabulary in 19 month-old twins // *Dev. Psychol.* – 2003. – V. 39. – P. 261–273.

51. См.: *Rushton J.P.* Genetic and environmental contributions to pro-social attitudes: at win study of social responsibility // *Proc. Biol. Sci.* – 2004. – V. 271. – P. 2583–2585; *Rushton J.P., Fulker D.W., Neale M.C. et al.* Altruism and genetics // *Acta Genet. Med. Gemellol.* – 1984. – V. 33. – P. 265–271.

52. См.: *Knafo A., Zahn-Waxler C., Davidov M. et al.* Empathy in early childhood: genetic, environmental, and affective contributions // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* – 2009. – V. 1167. – P. 103–114.

53. См.: *Hay D.F.* The roots and branches of human altruism // *Br. J. Psychol.* – 2009. – V. 100, No. 3. – P. 473–479.

54. См.: *Tremblay R.E.* Towards an epigenetic approach to experimental criminology: The 2004 Joan McCord Prize Lecture // *J. Exp. Criminol.* – 2005. – V. 1, No. 4. – P. 397–415.

55. См.: *Broidy L.M., Nagin D.S., Tremblay R.E. et al.* Developmental trajectories of childhood disruptive behaviors and adolescent delinquency: A six site, cross national study // *Dev. Psychol.* – 2003. – V. 39. – P. 222–245.

56. См.: *Forsythe R., Horowitz J., Savin N.E., Sefton M.* Fairness in simple bargaining experiments // *Games Econ. Behav.* – 1994. – V. 6. – P. 347–369; *Knafo A., Israel S., Darvasi A. et al.* Individual differences in allocation of funds in the dictator game associated with length of the arginine vasopressin 1a receptor RS3 promoter region and correlation between RS3 length and hippocampal mRNA // *Genes Brain Behav.* – 2008. – V. 7. – P. 266–275; *Israel S., Lerer E., Shalev I. et al.* The oxytocin receptor (OXTR) contributes to prosocial fund allocations in the dictator game and the social value orientations task // *PLoS ONE.* – 2009. – V. 4. – P. e5535.

57. См.: *Hammock E.A.D., Young L.J.* Functional microsatellite polymorphism associated with divergent social structure in vole species // *Mol. Biol. Evol.* – 2004. – V. 21, No. 6. – P. 1057–1063; *Young L.J., Wang Z.* The neurobiology of pair bonding // *Nat. Neurosci.* – 2004. – V. 7. – P. 1048–1054; *Bosch O.J., Meddle S.L., Beiderbeck D.I. et al.* Brain oxytocin correlates with maternal aggression: link to anxiety // *J. Neurosci.* – V. 25. – P. 6807–6815; *Bartz J.A., Hollander E.* The neuroscience of affiliation: forging links between basic and clinical research on neuropeptides and social behavior // *Horm. Behav.* – 2006. – V. 50, No. 4. – P. 518–528.

58. См.: *Ebstein R.P., Israel S., Chew S.H. et al.* Genetics of human social behavior // *Neuron.* – 2010. – V. 65, No. 6. – P. 831–844.

59. См.: *Fink S., Excoffier L., Heckel G.* Mammalian monogamy is not controlled by a single gene // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2006. – V. 103, No. 29. – P. 5743–5748.

60. См.: *Hammock E.A.D., Young L.J.* Functional microsatellite polymorphism...; *Young L.J., Wang Z.* The neurobiology of pair bonding; *Bosch O.J., Meddle S.L., Beiderbeck D.I. et al.* Brain oxytocin correlates with maternal aggression...; *Bartz J.A., Hollander E.* The neuroscience of affiliation...

61. См.: *Young L.J., Nilsen R., Katrina G. et al.* Increased affiliative response to vasopressin in mice expressing the V1a receptor from a monogamous vole // *Nature.* – 1999. – V. 400, No. 6746. – P. 766–768.

62. *Bachner-Melman R., Gritsenko I., Nemanov L. et al.* Dopaminergic polymorphisms associated with self-report measures of human altruism: A fresh phenotype for the dopamine D4 receptor // *Mol. Psychiatry.* – 2005. – V. 10, No. 4. – P. 333–335; *Reuter M., Frenzel C., Walter N.T. et al.* Investigating the genetic basis of altruism: The role of the COMT Val158Met polymorphism // *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.* – 2011. – V. 6, No. 5. – P. 662–668.

63. См.: *Bachar E., Latzer Y., Canetti L. et al.* Rejection of lifenin anorexic and bulimic patients // *Int. J. Eating Disord.* – 2001. – V. 31. – P. 43–48.

64. См.: *Bachner-Nelman R., Gritsenko I., Nemanov L. et al.* Dopaminergic polymorphisms associated with self-report measures of human altruism: A fresh phenotype for the dopamine D4 receptor // *Mol. Psychiatry.* – 2005. – V. 10, No. 4. – P. 333–335.

65. См.: *Skuse D.H., Gallagher L.* Dopaminergic-neuropeptidein teractions in the social brain // *Trends Cogn. Sci.* – 2008. – V. 13. – P. 27–35.
66. См.: *Volavka J., Bilder R., Nolan K.* Catecholamines and aggression: the role of COMT and MAO polymorphisms // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* – 2004. – V. 1036. – P. 393–398.
67. См.: *Maxson S.C.* The genetics of offensive aggression in mice // *Handbook of Behavior Genetics* /Ed. by Y.K. Kim. – N.Y.: Springer. – 2009. – P. 301–316.
68. См.: *Попова Н.К.* Роль медиаторов мозга в наследственных преобразованиях поведения при доместикации // *Современные концепции эволюционной генетики.* – Новосибирск, 2000. – С. 319–326.
69. См.: *Bachner-Nelma R., Gritsenko I., Nemanov L. et al.* Dopaminergic polymorphisms associated with self-report measures of human altruism...
70. См.: *Hay D.F.* The roots and branches of human altruism.
71. См.: *Waal F.B.M., de.* The empathic ape; *Wechkin S., Masserman J.H., Terris W.* Shock to a conspecific as an aversive stimulus.
72. См.: *Langford D.J., Crager S.E., Shehzad Z. et al.* Social modulation of pain as evidence for empathy in mice; *Waal F.B.M., de.* The empathic ape; *Wechkin S., Masserman J.H., Terris W.* Shock to a conspecific as an aversive stimulus.
73. См.: *Singer T., Seymour B., O'Doherty J.P. et al.* Empathic neural responses are modulated by the perceived fairness of others.

Дата поступления 19.07.2012 г.

Институт цитологии и генетики
СО РАН, г. Новосибирск
Новосибирский государственный
университет, г. Новосибирск

trapezov@bionet.nsc.ru

Herbek, Yu.E., I.K. Zakharov, O.V. Trapezov, and V.K. Shumny. Evolution compressed in time

Academician Dmitry Belyaev was at the hub of activity in Russian biology. He took part in rehabilitation of genetics which was ostracized and persecuted for years in the USSR, in organization and development of the Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences including the Institute of Cytology and Genetics, and in establishing communications with the global genetic community. His concept of destabilizing selection had fifty years of experimental verification and now it keeps developing.

Keywords: D.K. Belyaev, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences, genetics, rate of evolution, destabilizing selection, variability, experimental domestication, antropogenesis, stress, aggression, altruism