

## ДОМСТИКАЦИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ

(К ТЕОРИИ ИСКУССТВЕННОГО ОТБОРА)

С.С. Шварц

(Институт экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР)

Хорошо известно, что изучение изменчивости домашних животных и культурных растений сыграло выдающуюся роль в развитии Дарвином его эволюционной теории. Исследования этого направления (теоретические и экспериментальные) сохраняют свое значение и в наше время. Можно сказать, что домствикация и породообразование – это модель эволюционного процесса. Достоинство модели – степень соответствия реакции животных на направление и интенсивность отбора может быть оценено в точном количественном выражении; недостатки модели – возникающие в процессе одомашнивания и породообразования изменения животных не находятся в полном соответствии с изменениями популяций диких животных в процессе микроэволюции.

Основные проявления домствикационного процесса: резкая морфо-физиологическая дифференциация (достигающая видового или родового ранга), нередко сопровождающаяся падением половой аттракции, при сохранении полной наследственной совместимости; сходное направление морфо-физиологических изменений, не связанных с направлением отбора, проявляющихся как внутри вида, так и у разных видов; быстрая мобилизация потенциальной (скрытой) изменчивости; общее повышение изменчивости, не совпадающее с характером изменчивости родственных диких форм; повышение мутабельности.

Известно, что в эволюции домашних животных большую роль играет гибридилизация. Необходимо, однако, отметить, что межпородная гибридилизация увеличивает скорость домствикационных изменений, но не является непременным условием их возникновения.

Общие морфо-физиологические изменения животных, происходящие в процессе домствикации и не являющиеся непосредственной реакцией на направление искусственного отбора (несмотря на их кажущееся разнообразие), естественно систематизируются в следующие группы.

1. Изменения, связанные с упрощением поведенческих реакций – уменьшение размеров мозга, падение реактивности нервной системы (соответствующие изменения в строении ганглиев).

2. Изменения, связанные со снижением интенсивности метаболизма – относительное уменьшение (по сравнению с дикими предками) размеров ряда внутренних органов, понижение йодного числа резервного жира, гиподисфункция надпочечников, гиподисфункция гонад.

3. Недоразвитие ряда органов и тканей, потерявших свое значение (изменение покровных тканей, редукция ушной мускулатуры и т.п.).

Все эти особенности домашних животных непосредственно вытекают из направления отбора, а в некоторых случаях совершенно подобные же изменения обнаруживаются у одомашненных форм, которые вообще не подвергались видимому отбору (лучший пример – это одомашненные хорьки). Все это привело очень многих авторов, в том числе и несомненных дарвинистов, к представлению о том, что процесс породообразования не может быть объяснен, исходя из дарвиновских принципов и из принципов современной теории естественного отбора. К числу таких исследователей принадлежат Херре, Реф, Ренш, которых трудно обвинить в недостаточной приверженности к Дарвину и современному дарвинизму. Тем не менее они считают, что доместикация управляется не изученными еще механизмами эволюционного процесса, которые до сих пор ускользали от внимания исследователей. Прямо или косвенно эта точка зрения ведет к ламаркизму в любых его вариантах и проявлениях. Между тем необходимо вспомнить, что в процессе микроэволюционного развития любого дикого вида направленный отбор в отношении совершенствования и специализации в каком-то одном направлении сопровождается постоянно действующим стабилизирующим отбором во всех других направлениях. Это может быть лучше всего пояснено на конкретном примере. Я воспользуюсь примером, который мне хорошо знаком из практики личных исследований. Возьмем такую специализированную форму, как лемминг. Лемминг – это супертравоядное животное. Он обладает способностью использовать в качестве одного из источников корма мох. Эта способность лемминга сейчас уже перешла в необходимость. Если бы, допустим, мы желали (а, кстати сказать, это отнюдь не невероятное предположение) получить в качестве лабораторного животного “суперлемминга”, еще более супертравоядного грызуна, мы, естественно, в лабораторных условиях вели бы отбор в этом направлении, и через определенное число поколений (вероятно, не очень большое) нам удалось бы усилить рассматриваемую сторону специализации лемминга, его способность использовать крайне не мало калорийные корма для поддержания нормальной жизнедеятельности. Никакого другого отбора мы бы не вели, но мы изъяли бы лемминга из той среды, в которой он постоянно существует, а помимо той особенности, с которой только что было сказано, лемминг обладает чрезвычайно совершенными и исключительно многообразными приспособлениями к поддержанию нормальной жизнедеятельности в условиях полярного климата. В условиях природы стабилизирующей отбор непрерывно работает для поддержания в норме всех тех особенностей, которые делают лемминга типичным арктическим животным. В условиях одомашнивания этот стабилизирующий отбор был бы снят. Мы, естественно, не вели бы никакого отбора на потерю леммингом холодостойкости и т.д. и т.д. Но отсутствие отбора – это тоже отбор. Домашнее животное, попадая в условия большей или меньшей опеки со стороны человека, выходит из-под контроля стабилизирующегося отбора и, специализуясь в одном определенном направлении, деспециализируется во многих или во всех других направлениях.

Совершенно естественно, что в чистом виде этот процесс можно наблюдать только у высоко культурных пород домашних животных, в создании которых решающую роль играл именно искусственный отбор. У тех пород домашних животных, в жизни которых естественный отбор продолжает играть большую роль, в чистом виде все эти закономерности не выражены, но в той или иной степени они выражены у всех домашних животных, потому что все домашние животные в той или иной степени вышли из-под влияния стабилизирующего отбора (в указанном понимании). Это первое и, как нам кажется, очень существенное отличие пород домашних животных от любых внутривидовых форм любых диких животных.

Другое отличие домашних животных от диких форм заключается в следующем. Совершенно естественно, что любое специальное приспособление диких форм может быть подхвачено отбором лишь в том случае, если оно не снижает общую жизнеспособность животного, если оно не снижает число оставляемых потомков. В этой связи необходимо вспомнить, что в современной интерпретации естественный отбор означает, что одни генотипы оставляют после себя больше потомства, чем другие. Никакое совершенство специальных приспособлений не может в глазах естественного отбора компенсировать снижение числа оставляемых потомков. В этом отношении

очень интересны бурно развивающиеся в настоящее время исследования по ядостойкости насекомых и других организмов. Когда ведется отбор на ядостойкость, то очень быстро (в течение 10–15 поколений) получают новую форму, которая характеризуется большей или меньшей степенью резистентности к ядам. Но достаточно прекратить отбор в этом направлении, чтобы в течение столь же немногих поколений данная форма потеряла бы приобретенные ею специальные приспособления (ядостойкость) и вернулась бы к предковой форме (к исходному состоянию). Результаты этих опытов ясно говорят, что когда мы имеем такой мощный селекционирующий агент, как яд, перед которым все другие агенты отбора теряют свое значение по причинам, не требующим пояснений, то в популяции накапливаются генетические варианты, общая степень жизнеспособности которых ниже, чем у исходных. Когда мы прекращаем отбор, популяция возвращается к исходной форме. Нечто подобное происходит, очевидно, и у домашних животных. В условиях одомашнивания узкая специализация (а высокая хозяйственная ценность – это и есть узкая специализация, это аналог специальных приспособлений диких форм) компенсирует известное падение общей жизнеспособности, в силу чего в популяции домашних животных может накапливаться колоссальное количество генетических потенций, которые в условиях дикой природы были бы элиминированы естественным отбором. И повышение изменчивости, и повышение гетерозиготности, и, как следствие этого, высокая фенотипическая стабильность в изменяющихся условиях существования, и изменение фенотипического выражения мутаций под влиянием измененного генофонда (хорошо известный пример – платиновая лисица) – все это вытекает из указанной особенности эволюции животных в условиях одомашнивания. Для домашних животных характерно общее увеличение изменчивости (в том числе и изменчивости инкреторных желез со всеми вытекающими отсюда последствиями), а также кардинальные морфо–физиологические отличия между породами, которые в условиях жесткого естественного отбора потребовали бы переустройства системы сбалансирования генофонда, что выразилось бы в генетической несовместимости. Наконец, в природных условиях, если две формы достигают большой степени дифференциации и гибридазия ведет к снижению их приспособленности к условиям внешней среды, то под влиянием хорошо известных сейчас механизмов происходит отбор на нескрещиваемость, на генетическую несовместимость, в результате которой возникает репродуктивная изоляция. По понятным причинам для домашних животных это не имеет большого или во всяком случае принципиального значения и поэтому у них не возникают репродуктивные барьеры между дивергирующими формами. Это – второе отличие домашних животных от их диких предков, пород от подвидов. Мы приходим к выводу, что домашние животные – это формы, вышедшие из-под контроля стабилизирующего отбора и вследствие этого характеризующиеся высочайшей степенью узкой специализации на фоне общей деспециализации. Однако, как нам представляется, отличия домашних животных от диких не исчерпываются сказанным. Они в значительной мере определяются еще одним кардинальным отличием между естественным и искусственным отбором. Этой части доклада мы придаем особенное значение и поэтому позволим себе начать с некоторых вводных пояснительных слов. Любая адаптация к любым факторам внешней среды может быть основана на различных механизмах. Для пояснения воспользуемся грубой аналогией с машиной. Увеличить мощность машины, увеличить ее работоспособность можно за счет увеличения объема цилиндров или за счет лучшего использования топлива. Это же самое применимо (естественно – с соответствующими ограничениями) и в отношении живого организма. Любое приспособление может быть основано на совершенствовании морфо–физиологических (функциональных) реакций и тканевых, биохимических. В нашей лаборатории в течение почти 20 лет мы имели возможность исследовать адаптации различных видов животных к условиям, требующим интенсификации обмена веществ. Мы убедились в том, что все условия, требующие повышения уровня метаболизма, ведут к интенсификации ряда органов и функций: увеличиваются размеры сердца, повышается концентрация красной крови, намечаются ясные и экологически понятные изменения в морфологии легких и т.д. С этой точки зрения были изучены сотни популяций многих десятков видов животных. Мы убедились в том, что чем полнее животное приспособлено к тем условиям, которые требуют интенсификации обмена, тем менее резко выражены морфо–функциональные адаптации указанного типа. Этот результат может показаться парадоксальным, но в действительности он отнюдь не

парадоксален. Морфо-физиологические адаптации энергетически невыгодны, ибо если они и решают стоящую перед организмом функциональную задачу, то решают ее на основе повышения уровня энергетического обмена. Та же самая функциональная задача, если она решается биохимическим путем, на тканевом уровне, требует меньших затрат энергии. Поэтому, чем более приспособлена та или иная форма к условиям интенсификации обмена, тем менее выражены у нее морфо-физиологические реакции, тем сильнее, совершеннее реакции тканевые. При этом обнаружилось, что наибольшим совершенством второго типа адаптаций характеризуются специализированные виды животных, в то время как для специализированных популяций, видов широкого распространения характерны реакции морфо-физиологические. На первом этапе процесса приспособления популяций к новым условиям среды получают явное преимущество те животные, у которых морфо-физиологический тип реакции выражен сильнее. Но на втором этапе естественный отбор оценивает уже не только морфо-функциональное, но и энергетическое совершенство адаптаций. Преимущество получают те животные, которые одну и ту же функциональную задачу решают с меньшими затратами энергии. В результате возникает новый тип приспособлений – тканевый. Очевидно, нас не должно удивлять, что именно специализированные виды обладают более совершенным типом адаптации.

Если мы сравним домашних животных с дикими, то довольно легко убедимся в том, что основной путь приспособления домашних животных к определенным условиям существования – это приспособления морфо-функциональные. Высокопродуктивные породы обладают ясно выраженными приспособлениями к повышению уровня обмена веществ. Почему так происходит? Можно выдвинуть следующую гипотезу. Человек, естественно, заинтересован в наиболее продуктивных животных. Если такими животными оказываются те, у которых морфо-физиологический тип адаптаций оказывается наиболее совершенным, то, естественно, что отбор будет идти по этой линии, а энергетическая стоимость адаптаций к высокой производительности остается в тени. Можно на это возразить, что человек уже относительно давно интересовался оплатой корма животными, и, следовательно, энергетическая стоимость адаптаций учитывалась, хотя бы и в скрытом виде. Однако по хорошо понятным причинам человека интересовала оплата корма высокопродуктивными животными. Если животные с только намечающимися или наметившимися тканевыми адаптациями отличались меньшей продуктивностью, чем их собратья с выраженными морфо-функциональными адаптациями, то они попросту выпадали из поля зрения искусственного отбора. Поэтому, по нашему мнению, большинство пород домашних животных пошло по линии морфо-функциональной, а не тканевой изменчивости. Конечно, из этого правила есть много исключений. Мы можем привести много пород домашних животных, у которых высоко развит тканевый тип приспособления. Но в большинстве случаев это оказываются как раз те породы домашних животных, в формировании которых существенную роль играл не только искусственный, но и естественный отбор.

Нам кажется, что развиваемые представления могли бы служить основой для совершенствования теории искусственного отбора. При отборе необходимо учитывать не только функциональное совершенствование селекционируемых животных, но и ту энергетическую цену, которой эти качества достигаются. Можно сказать, что чем большую относительную роль в функциональном совершенстве животных играет тканевый тип адаптации, тем ценнее подобные животных в перспективе, и искусственный отбор должен отдавать предпочтение именно им, даже в том случае, если на настоящем этапе развития популяции домашних животных они оказываются относительно менее продуктивными. Мне кажется, что, встав на этот путь, мы получаем возможность создания специализированных видов домашних животных, обладающих, с одной стороны, наивысшей степенью приспособленности к решению тех задач, которые ставит перед ними селекционер, а с другой стороны, это будут животные, которые решают эти задачи с наименьшими затратами энергии. Наверное, нет нужды доказывать, каково практическое значение подобной постановки вопроса.

Искусственный отбор ведется преимущественно на морфо-функциональном уровне. Это ускоряет процесс морфо-физиологической дифференциации и процесс специализации отдельных пород, но не ведет к высшему совершенству приспособительных реакций животных (специализированные виды диких животных решают стоящие перед нами морфо-функциональные и экологические задачи более эффективно, чем специализиро-

ванные породы домашних животных). Противоречивость действия искусственного отбора может быть преодолена на основе создания теории селекции, учитывающей не только морфо-функциональное, но и энергетическое совершенство адаптации. Ведущие факторы эволюции домашних и диких животных существенно различны. Это определяет различия между видом в состоянии одомашнивания (и его отдельными породами) и любыми дикими внутривидовыми формами. Домашнее животное – это специализированная внутривидовая форма, узкая специализация которой в значительной степени сопровождается общей деспециализацией и повышением пластичности. Эти различия между домашними и дикими животными подсказывают пути совершенствования искусственного отбора, которое должно быть направлено на создание теории формирования специализированных видов домашних животных.