

УДК 575.17:575.827:575.856:575.857

СЕЛЕКТИВНАЯ ПЕРЕСТРОЙКА МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ПОДПРОГРАММЫ, ОТВЕЧАЮЩЕЙ ЗА РЕПРОДУКТИВНУЮ ФУНКЦИЮ СЕРЕБРИСТО-ЧЕРНЫХ ЛИСИЦ

Ю.В. ВАГИН

Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины
Украина, 03143, Киев, ул. Акад. Заболотного, 150
e-mail: maliuta@imbg.org.ua

Многолетняя селекция серебристо-черных лисиц по характеру оборонительного поведения привела к запуску процесса перестройки их репродуктивной функции. Данная перестройка характеризовалась изменениями реактивности гипоталамо-гипофизарно-овариальной сигнальной системы самок, следствием чего явилась утрата ими характерной сезонности размножения и появление у них вне сезона размножения – в осенний период года – состояний предтечки, а иногда и течки. Столь быстрая и четко обозначившаяся селективная перестройка репродуктивной системы лисиц указывает на ведущую роль в этих событиях движущей формы положительного отбора, действие которого направлено на гены-регуляторы, ответственные за переключения путей индивидуального развития признаков. Таким образом, результаты исследований процесса доместикиции лисиц представляют собой уникальное экспериментальное доказательство правоты ключевого положения нового эволюционного синтеза (НЭС), раскрывающего специфику морфологической эволюции организмов.

Ключевые слова: движущая форма положительного отбора, морфологическая эволюция, ген-регулятор, доместикиция, новый эволюционный синтез.

Во второй половине XX века четко обозначились узловые положения, характеризующие кризис неodarвинизма [1]. Неodarвинизм так и не смог дать удовлетворительного объяснения возникновению в процессе эволюции организмов сложных признаков. Не вписывались в представления неodarвинизма о равномерном течении эволюционного процесса палеонтологические данные, указывающие на разноскоростной характер филогенеза. Но особо прискорбным для него обстоятельством явилось крайне незначительное число фактов, призванных подтвердить ведущую роль положительного отбора в процессах формирования и реорганизации генетической структуры популяций.

Выход из создавшегося положения ознаменовался глубокой ревизией неodarвинизма, нашедшей свое выражение в новом эволюционном синтезе (НЭС) между неodarвинизмом (эволюционной генетикой) и генетикой развития [2, 3]. Лейтмотивом модернизации парадигмы неodarвинизма, осуществляемой в рамках данного синтеза, выступает теоретический постулат о разграничении ролей структурных генов и генов-регуляторов в эволюционном процессе. При этом первые ответственны за адаптивную эволюцию, а вторые – за морфологическую. Однако это разграничение в определенной мере условно,

поскольку любое эволюционное изменение, фиксируемое отбором, имеет адаптивную природу.

Говоря более конкретно, в процессе морфологической эволюции представители вида выходят за пределы своей экологической ниши, либо расширяя ее, либо осваивая новую. В противоположность этому, адаптивная эволюция сопровождается тонкой подгонкой приспособленности особей к существующей видовой нише, что может привести к дроблению последней, формированию в ее составе ряда узких ниш.

Первый процесс связан с приспособительной перестройкой морфологии особей, а второй – подразумевает фиксацию новых аллелей структурных генов, ответственных за продукцию белков и ферментов, расширяющих экологическую специализацию организмов. Данная точка зрения подтверждается результатами ряда исследований [4].

НЭС представляет морфологическую эволюцию [1, 3] как модификацию наследственного материала морфогенетических программ, осуществляемую путем селекции небольшого количества генов-регуляторов (например, гомеозисных генов), переключающих направление индивидуального развития признаков с одного пути на другой. При этом ведущим фактором морфологической эволюции выступает движущая форма положительного отбора.

В свою очередь, селекция структурных генов играет ключевую роль в поддержании, а в случае необходимости и коррекции основного типа онтогенеза у медленно эволюционирующих организмов [1]. Этот процесс находится под мощным контролем стабилизирующей формы положительного отбора, осуществляемым путем «постепенной замены вариантных аллелей (структурных генов) в соответствии с представлениями «классической теории эволюции» [3]. В данном случае под

«классической теорией эволюции» подразумевается неодарвинизм. Стабилизирующая форма положительного отбора контролирует ход адаптивной эволюции организмов путем фиксации аллелей структурных генов, усиливающих гомеостаз индивидуального развития особей и обеспечивающих, тем самым, укрепление существующей морфы [1, 3].

Результаты недавно проведенных исследований выявили действие стабилизирующей формы положительного отбора у плацентарных млекопитающих на пренатальной стадии индивидуального развития [1]. Первоначально была разработана соответствующая методология. Ее алгоритм включал в себя следующие основные процедуры:

- анализ расщепления потомства по генотипам, осуществляемый в момент его рождения;

- выявление факторов, влияющих на генотипическое соотношение потомства, фиксируемое при его рождении;

- оценку дарвиновской приспособленности потомства, находящегося при рождении в дефиците.

На основе полученных данных были сформулированы достаточно реалистичные предположения о последовательности событий, связанных с внутриутробным селективным процессом, а также о генетико-физиологическом механизме его действия [1, 5]. Кроме того, разработан ряд теоретических положений, касающихся времени, формы и специфики действия положительного отбора на стадии пренатального онтогенеза плацентарных млекопитающих [1].

Необходимо признать, что разработанная методология позволяет выявить наличие исключительно стабилизирующей формы положительного отбора. Получение экспериментальных доказательств действия движущей формы положитель-

ного отбора – процесс более сложный, длительный и трудоемкий.

Основной отличительной чертой действия движущей формы положительного отбора в процессе морфологической эволюции является селекция мутаций регуляторных генов, не индуцирующих остановку развития, как это наблюдается в большинстве случаев при мутациях структурных генов, а обеспечивающих переключение развития с одного пути на другой [3]. Так, сравнительный анализ первичной структуры ДНК шимпанзе и человека выявил в районах генома человека, отвечающих за регуляцию, изменения, сыгравшие, по всей вероятности, важную роль в его видообразовании. Кроме того, были изучены молекулярно-генетические механизмы, направляющие процесс индивидуального развития органа зрения у представителей ряда современных видов, принадлежащих к различным систематическим группам. Полученные данные позволили осуществить реконструкцию хода эволюционных событий, связанных с формированием глаза у позвоночных. Таким образом, ключевое теоретическое положение НЭС о решающем влиянии движущей формы положительного отбора на ход морфологической эволюции, обеспечивающимся селекцией регуляторных генов, на сегодняшний день уже подтверждено, но лишь на основе косвенного анализа эмпирических данных [4].

Однако до сих пор отсутствуют прямые экспериментальные доказательства, подтверждающие решающее влияние движущей формы положительного отбора на ход морфологической эволюции, контролируемой селекцией регуляторных генов.

Уникальным примером успешных исследований в данном направлении, по нашему мнению, являются результаты многолетнего эксперимента, связанного с отбором по характеру оборонительного поведения, проводившегося на зверо-

ферме в популяции серебристо-черных лисиц [6–9]. Однако данный эксперимент изначально преследовал иную цель и решал иные задачи [6]. Исходя из этого совершенно очевидно, что указанные исследования не были направлены на проверку теоретических положений НЭС. Кроме того, на момент их проведения эти положения еще даже не были сформулированы [2, 3].

Вместе с тем полученные результаты [6–9], на наш взгляд, подтверждают важность упомянутых выше положений НЭС и, в первую очередь, важность теоретических воззрений на ведущую роль в морфологической эволюции генов-регуляторов, функционирующих в качестве переключателей альтернативных состояний или путей развития организмов [3].

Выяснилось, что многолетняя селекция наиболее спокойных, легко приручаемых особей приводила к перестройке репродуктивной стратегии самок лисиц, развившейся в утрате ими характерной сезонности (моноэстричности) размножения [6–8]. При этом у самок вне сезона размножения – в осенний период года – наблюдались состояния предтечки, а иногда и течки [6, 8], а также отмечались соответствующие изменения в реактивности гипоталамо-гипофизарно-овариальной сигнальной системы [9]. Кроме того, у domestikцируемых лисиц был зафиксирован ряд поведенческих и морфологических признаков, свойственных собакам, прошедшим тысячелетний процесс одомашнивания [6, 7].

Известно, что репродуктивная функция лисиц, американских норок и некоторых других представителей плотоядных находится под жестким фотопериодическим влиянием [10–13]. Оно осуществляется опосредованно, через гипоталамо-гипофизарно-овариальную сигнальную систему [11], обеспечивающую четко выверенную пространственно-временную экс-

прессию генов, контролирующих ход процессов, обуславливающих нормальное течение процесса репродукции самок [14–16].

Выводы

Таким образом, отбор на приручаемость (наследуемый признак) вызвал у лисиц значительные изменения ряда признаков: нарушилась характерная для них сезонность размножения, трансформировались фенотип и поведение. Результаты проведенных исследований указывают на ключевую роль в этих событиях генов-регуляторов. Их селекция могла обеспечить коррелятивную перестройку морфогенетических подпрограмм, направляющих процессы индивидуального развития упомянутых выше признаков, в том числе подпрограммы, контролирующей воспроизводительную функцию лисиц. Следствием этих событий явилось селективное переключение указанной подпрограммы с моноэстричности на диэстричность.

Список литературы

1. Вагин Ю.В. Положительный пренатальный отбор у плацентарных млекопитающих (*Eutheria*). – К.: Наукова думка, 2013. – 160 с.
2. Гилберт С. Биология развития. – М.: Мир, 1993. – Т. 3. – 350 с.
3. Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. – М.: Мир, 1986. – 402 с.
4. Вагин Ю.В. Синтез неodarвинизма и генетики развития: укрепление позиций // Досягнення і проблеми генетики, селекції та біотехнології. – К.: Аграрна наука, 2012. – С. 34–38.
5. Вагин Ю.В. Дарвиновский отбор на пренатальной стадии онтогенеза у норок *Mustela vison*: генетико-физиологический механизм действия // Доповіді Національної академії наук України. – 2004. – № 5. – С. 164–168.
6. Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор доместикации // В кн.: Генетика и благосостояние человечества. Труды 14 Международного генетического конгресса. – М., 1978. – С. 53–66.
7. Трут Л.Н. Генетика и фенотипика доместикационного поведения // В кн.: Вопросы общей генетики. Труды 14 Международного генетического конгресса. – М., 1978. – С. 323–332.
8. Трут Л.Н., Брауде Г.Л., Беляев Д.К. Поведение и воспроизводительная функция животных. V. Сезонная динамика половой активности самок серебристо-черных лисиц, селекционируемых на приручение // Бюлл. МОИП. – 1970. – Т. 75, № 2. – С. 139–145.
9. Науменко Е.В., Беляев Д.К. Нейроэндокринные механизмы при доместикации животных // В кн.: Вопросы общей генетики. Труды 14 Международного генетического конгресса. – М., 1978. – С. 231–240.
10. Беляев Д.К., Клочков Д.В., Железова А.И. Влияние световых условий на воспроизводительную функцию и плодовитость норок (*Mustela vison* Schreber) // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1963. – Т. 68, № 2. – С. 107–125.
11. Lopes F.L., Desmarais J., Murphy B.D. Embryonic diapause and its regulation // Reproduction. – 2004. – Vol. 128, № 6. – P. 669–678.
12. Mead R.A. Effects of light and blinding upon delayed implantation in the spotted skunk // Biol. Reprod. – 1971. – Vol. 5, № 2. – P. 214–220.
13. Murphy B.D., James D.A. The effects of light and sympathetic innervation to the head on nidation in mink // J. Exp. Zool. – 1974. – Vol. 187, № 2. – P. 267–276.
14. Bordignon V., Lopes F.L., Murphy B.D. Diapause, implantation in the mink: a critical role for embryonic signaling // Scientifur. – 2004. – Vol. 28, № 3. – P. 211–217.
15. Carson D.D., Bagchi I., Dey S.K. Embryo implantation // Dev. Biol. – 2000. – Vol. 223, № 2. – P. 217–237.
16. Dey S.K., Lim H., Das S.K. Molecular cues to implantation // Endocrine Reviews. – 2004. – Vol. 25, № 3. – P. 341–373.

Представлена В.А. Кунахом
Поступила 20.05.2013

СЕЛЕКТИВНА ПЕРЕБУДОВА МОРФОГЕНЕТИЧНОЇ ПІДПРОГРАМИ, ЩО ВІДПОВІДАЄ ЗА РЕПРОДУКТИВНУ ФУНКЦІЮ СРІБЛЯСТО-ЧОРНИХ ЛИСИЦЬ

Ю.В. Вагин

Інститут молекулярної біології і генетики
НАН України
Україна, 03680, Київ, вул. Акад. Заболотного, 150
e-mail: maliuta@imbg.org.ua

Багаторічна селекція сріблясто-чорних лисиць за характером оборонної поведінки призвела до запуску процесу перебудови їхньої репродуктивної функції. Така перебудова ха-

рактизувалася змінами реактивності гіпоталамо-гіпофізарно-оваріальної сигнальної системи самок, наслідком чого стала втрата ними характерної сезонності розмноження і поява у них позасезонного розмноження – в осінній період року – станів предтічки, а іноді й тічки. Селективна перебудова репродуктивної системи лисиць, що настільки швидко і чітко позначилася, вказує на провідну роль у цих подіях рушійної форми позитивного відбору, дія якого спрямована на гени-регулятори, що відповідають за перемикання шляхів індивідуального розвитку ознак. Таким чином, результати досліджень процесу domestикації лисиць являють собою унікальний експериментальний доказ правоти ключового положення нового еволюційного синтезу (НЕС), який розкриває специфіку морфологічної еволюції організмів.

Ключові слова: рушійна форма позитивного відбору, морфологічна еволюція, ген-регулятор, domestикація, новий еволюційний синтез.

THE SELECTIVE ALTERATION OF THE MORPHOGENETIC SUBROUTINES RESPONSIBLE FOR REPRODUCTIVE FUNCTION OF SILVER-BLACK FOXES

Yu. V. Vagyn

Institute of Molecular Biology and Genetics
NAS of Ukraine
Ukraine, 03680, Kyiv, Akad. Zabolotnogo str., 150
e-mail: maliuta@imbg.org.ua

Multi-year breeding of silver foxes by the nature of defensive behavior led to the launch of their reproductive function restructuring. This alteration was characterized by the changes in reactivity of the hypothalamic-pituitary-ovarian signaling system of females; as a consequence there was loss of their typical seasonal breeding and the emergence of their non-breeding season, in the autumn of the year, states of proestrus, and sometimes that of estrus. So fast and clearly marked selective alteration of the fox reproductive system indicates a leading role in these developments of driving form in positive selection, whose effect is directed to the regulator genes responsible for switching pathways of individual development of traits. Thus, the results of studies on the process of fox domestication is a unique experimental proof of the correctness of a key provision of the new evolutionary synthesis (NES), disclosing the specifics of the morphological evolution of organisms.

Key words: driving form of positive selection, morphological evolution, gene-regulator, domestication, new evolutionary synthesis.