Трут Людмила Николаевна

Доктор биологических наук, заведующая лабораторией эволюционной генетики ИЦиГ СО АН СССР.

После окончания МГУ в 1958 г. исследовательскую деятельность начала в ИЦиГ. В настоящее время заведует лабораторией эволюционной генетики, созданной и руководимой ранее ее учителем академиком Д. К. Беляевым.

Область научных интересов — изучение особенностей протекания эволюционных процессов в экстремальных экологических ситуациях. На разных моделях доместикации, созданных в лаборатории, исследуются последствия отбора по поведению, анализируются ключевые генетические события этого своеобразного эволюционного процесса.

Л. Н. Трут — автор около 100 печатных работ, в том числе одной монографии.

УДК 575.2 : 636.934.2

СИСТЕМА ЭВОЛЮЦИОННЫХ ВЗГЛЯДОВ АКАДЕМИКА Д. К. БЕЛЯЕВА, ЕЕ ПРЕДПОСЫЛКИ И ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Л. Н. Трут

Институт цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск

Творческую личность Д. К. Беляева характеризовали прежде всего научная прозорливость и широта биологической эрудиции и интересов. Поэтому невозможно в объеме одной даже очень обстоятельной статьи дать обзор тому, что сделано этим человеком для развития биологической и генетической науки. Настоящая статья посвящена научной деятельности Д. К. Беляева в той области, которая была ближе всего его научным интересам.

Основной вклад в науку Д. К. Беляев сделал как генетик-эволюционист. Многим известно, что в результате научных поисков у Д. К. Беляева сформировалась система эволюционных взглядов, обобщенная им в концепции дестабилизирующего отбора, оригинальность и существо которой раскрываются в настоящей

статье. Появление новых гипотез и концепций — одна из форм развития науки, однако любая новая гипотеза или концепция нужны, как подчеркивал Д. К. Беляев, тогда, когда они объясняют какие-то факты, которые трудно объяснить уже существующими теориями. Статья также формулирует те трудные эволюционные вопросы, к ответу на которые приближает нас концепция дестабилизирующего отбора.

Как генетик-эволюционист Д. К. Беляев разрабатывал общебиологическую теорию эволюции; его интересовала прежде всего проблема закономерностей формообразовательных процессов, проблема возникновения эволюционных новшеств. К анализу этой проблемы он подходил с позиции классического эволюционизма, рассматривая, вслед за И. И. Шмальгаузеном [1982], которого считал гордостью отечественной науки, организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. А целым организм делают его регуляторные системы. Поэтому Д. К. Беляев рассматривал эволюцию прежде всего как изменения регуляторных систем главным образом организменного уровня. В этом состояла исходная позиция всех его эволюционных исследований, начавшихся с анализа механизмов эволюционных изменений жестко стабилизированных признаков, реорганизацию которых невозможно объяснить прямым отбором. Он предполагал, что в эволюции таких признаков главную роль играют коррелятивные связи, но к оценке эволюционной роли коррелятивной изменчивости подходил с позиций признания большой роли регуляторных взаимодействий, считая, что главную роль в эволюции и селекции играют связи, входящие в систему регуляции того признака, который предполагается реорганизовать [Беляев, 1962].

Так, хорошо известно, что одно из эволюционных последствий доместикации животных состоит в том, что регулируемые естественным фотопериодом сезонные репродуктивные ритмы утрачиваются. Несмотря на то, что генетические системы, контролирующие реакцию на условия фотопериода, являются у большинства животных умеренных широт очень консервативными, домашние животные приобретают способность приносить потомство в любое время года и чаще, чем один раз в году, т. е. эти консервативные, жестко застабилизированные механизмами стабилизирующего отбора генетические системы тем не менее реорганизуются. Д. К. Беляев предполагал, что эта реорганизация, вызвавшая такое крупное эволюционное событие, как преобразование главнейшей жизненной функции — функции воспроизведения, произошла как коррелированный ответ на отбор по поведению — по способности к доместикации, который неизбежно должен сопровождать начальный период одомашнивания животных. Но такому ретроспективному взгляду на эволюцию домашних животных недоставало экспериментального обоснования. Нужно было вернуться к началу всех начал, к истокам истории доместикации. Поэтому еще до организации Сибирского отделения АН СССР и создания Института цитологии и генетики, т. е. более 30 лет назад, Д. К. Беляев в одном из эстонских зверосовхозов начал на серебристо-черной лисице эксперимент по воспроизведению исторического процесса доместикации животных.

Анализ генетической основы эволюционной перестройки сезонных репродуктивных ритмов животных уже на основе экспериментальных данных, полученных в ходе доместикации лисиц, показал, что эта перестройка действительно может быть эффектом специфического отбора по способности к доместикации [Беляев, Трут, 1964а, б]. Отбор расширил у некоторых представителей доместицируемой популяции сезонные границы размножения, ре-

организовал систему корреляций, стабилизирующих уровень фактической плодовитости, и вызвал общую дестабилизацию репродуктивных свойств [Беляев, Трут, 1983], а также другой сезонной биологической функции — стабилизированного сезонного ритма мехообразования. Проводимый отбор в отношении селекционируемого признака — поведения — является движущим, так как изменяет селекционируемый признак только в одном направлении. Однако он выполняет дестабилизирующую функцию в отношении высоко стабилизированных естественным отбором сезонных биологических функций.

Первоначально (около 20 лет назад) Д. К. Беляев говорил о дестабилизирующей функции движущего отбора по поведению только применительно к этим дестабилизирующим эффектам систем регуляции функций размножения и мехообразования [Беляев, Трут, 1967]. Однако результаты, полученные в ходе дальнейшего экспериментального воспроизведения доместикации, поднимали фундаментальную эволюционную проблему — проблему отбора и формообразования. В доместицируемой популяции лисиц в процессе селекции не только было реорганизовано поведение и дестабилизированы сезонные биологические ритмы, но в кратчайшие сроки появилось много морфологических новшеств [Беляев, Трут, 1982].

Эти новые морфологические признаки, не свойственные диким лисицам, возникли на определенных этапах селекции в различных неродственных семьях, как правило, далеко продвинутых селекционным процессом по степени доместикации.

Частота их de novo возникновения довольно высокая; для разных признаков она колеблется от нескольких процентов (10^{-1}) до сотых долей процента (10^{-3}). Отдельные изменения регистрируются и в промышленных популяциях, однако с частотой более чем на порядок ниже. Эта высокая частота возникновения морфологических новшеств не связана, как показал анализ, со стохастическими процессами гомозиготизации рецессивных мутаций [Трут, 1980]. Популяционные коэффициенты инбридинга, оценивающие вероятность идентичного происхождения аллелей, показали, что эта вероятность не превышала нескольких процентов. К тому же, некоторые из изменений наследуются как полудоминантные.

Разные морфологические отклонения тесно коррелируют в своем фенотипическом возникновении. В одном и том же помете стандартных родителей рождаются щенки с разными отклонениями от нормы или у одного и того же животного появляется целый комплекс изменений; часто также от родителей, несущих какой-то один морфологический признак, появляются потомки совсем с другими признаками, что трудно интерпретировать, исходя из того, что в основе каждой фенотипической аберрации лежат специфические генетические изменения.

Многие морфологические отклонения имеют сложный системный плейотропный эффект на другие признаки и прежде всего на репродуктивные свойства.

И наконец, существенно то, что все фенотипические новшества не являются исключительной привилегией доместицируемых лисиц. Они неоднократно воспроизводились на представителях самых разных систематических групп, вовлеченных в процесс доместикации.

Все это вместе заставляет предполагать, что в основе возникших морфологических изменений лежат не те генетические события, которые однажды и случайно происходят. То же самое относится и к физиологическим признакам. Маловероятно, чтобы случайные генетические изменения могли у всех домашних жи-

вотных осуществить одну и ту же реорганизацию такой сложнейшей физиологической функции, как функция размножения, которая, безусловно, не может быть реорганизована в один мутационный этап [Беляев, Трут, 1982, 1983].

Д. К. Беляев полагал, что те генетические события, которые вызывают морфофизиологическую трансформацию домашних животных, порождены одной и той же эволюционной ситуацией, которая складывалась для всех без исключения видов, интродуцированных в условиях неволи. Эта ситуация состоит в сильном давлении как искусственного, так и естественного отбора по способности к одомашниванию, к существованию и размножению в условиях неволи [Belyaev, 1969; Беляев, 1970, 1979].

В чем специфика такого отбора? Почему генетическую реорганизацию поведения можно рассматривать как ключевое генетическое событие, вызвавшее в условиях доместикации все последующие генетические изменения?

Формально всеми признается, что объектом отбора являются фенотипы, которые формируются в процессе развития. Хорошо известно, что в ходе реализации генетической информации в процессе онтогенеза наблюдается целый ряд давно открытых, но еще недостаточно изученных явлений таких, как изменения пенетрантности и экспрессивности, лабильность доминирования, фенокопии, несоответствие между специфическими генетическими и специфическими морфологическими и физиологическими изменениями. Эти явления распространены шире и встречаются много чаще, чем предполагалось ранее. Тот, кто занимается генетикой на организменном уровне, знает, что разнообразные отклонения в характере наследования признаков являются скорее правилом, чем исключением. Все эти отклонения вновь и вновь указывают на зависимость признака от генома в целом, от процесса онтогенеза и его регуляторных изменений. Но тем не менее эволюция часто сводится к динамике аллельных замещений. Д. К. Беляев считал, что понять те или иные эволюционные события можно только через изменения регуляторных свойств развития, через онтогенетическую стабилизацию и дестабилизацию. Можно прийти ко многим ошибочным эволюционным утверждениям, если рассматривать эволюцию как динамику аллельных замен. Истинная эволюция — процесс гораздо более сложный и интересный. Организмы через свои регуляционные системы сложными путями влияют на свою собственную эволюционную судьбу [Беляев, 1981а, 1983].

Специфику свойств поведения Д. К. Беляев видел в том, что системы, регулирующие эти свойства, скоррелированы с системами регуляции онтогенеза, поэтому отбор по ним должен неизбежно вызывать дестабилизирующие онтогенез последствия. Применив первоначально термин «дестабилизирующая функция» к отбору по поведению, имея при этом в виду его дестабилизирующие эффекты на механизмы, регулирующие сезонные биологические ритмы, в дальнейшем Д. К. Беляев под дестабилизирующим отбором понимал отбор, вызывающий дестабилизацию регуляционных систем онтогенеза в целом. Эта дестабилизация продемонстрирована исследованиями трех физиологических лабораторий нашего института (Н. К. Поповой, Е. В. Науменко, Л. Н. Ивановой) [Науменко, Беляев, 1981; Науменко и др., 1987]. Показано, что доместикация лисиц сопровождается глубокими изменениями различных звеньев гормональной и нейромедиаторной систем и корреляционных взаимоотношений между ними.

Изменчивость, которая возникает в доместицируемой популяции лисиц, на основе того, что было ска-

зано раньше о ней, Д. К. Беляев считал проявлением действия дестабилизирующего отбора [Беляев, 1979].

Против этого иногда высказываются возражения, состоящие в том, что наблюдаемые дестабилизация онтогенеза и изменчивость являются всего лишь следствием ослабления давления естественного отбора, а не проявлением дестабилизирующей функции отбора [Воронцов, 1980, 1987]. Аргументы, на основе которых трудно с этим согласиться, неоднократно приводились. Однако подобные возражения вновь и вновь возникают. Следовательно, необходимо привести и эти аргументы. Что касается эксперимента по доместикации лисиц, то удивительно, почему вообще возникают подобные возражения. Экспериментальная доместицируемая популяция лисиц находится в идентичных условиях с промышленными популяциями. И если уж не полностью в идентичных в сравнении с популяциями других зверосовхозов, то совершенно в идентичных с промышленной популяцией Экспериментального хозяйства СО АН СССР. Уже отмечалось, что отдельные изменения фенотипа возникают и в промышленных популяциях. В этом нет ничего удивительного. Удивительно было бы, если бы они не возникали. Ведь лисица интродуцирована в условия звероводческих хозяйств около 90 лет назад. И несмотря на то, что систематического отбора по поведению в промышленных хозяйствах не проводится, естественный отбор, да и человек тоже, устраняют от размножения зверей с наиболее ярким выражением комплекса реакций дикости. Доместикация объектов пушного звероводства идет и в промышленных масштабах, хотя и несопоставимыми по сравнению с нашей популяцией темпами. Но ведь темпы и широта возникающих изменений также несопоставимы.

То же самое можно сказать и о доместицируемых популяциях северных оленей [Herre, Röhrs, 1973]. Давление естественного отбора с них не только не снято, оно даже нисколько не ослаблено, так как условия их жизни ничем не отличаются от условий диких популяций. Доместикация сводится только к устранению от размножения (к кастрации) агрессивных особей, и этого достаточно, чтобы вызвать те же морфофизиологические последствия.

Что же касается исторического процесса доместикации, то разнообразный палеонтологический материал свидетельствует (впрочем, так же, как и наш опыт доместикации), что наиболее важен для понимания эволюционных последствий начальный период одомашнивания. Изменения наступают «взрывообразно» именно в этот период [Ibid.]. Но на первых этапах одомашнивания ослабления давления естественного отбора не было. Ведущая роль в определении эффективности размножения оставалась за естественным отбором. Однако существенно то, что человек, который поставил животных в условия неволи, изменил направление этого естественного стихийного процесса. Естественный отбор элиминировал особей, наименее приспособленных к сосуществованию с человеком. Этот вопрос детально разбирал Д. А. Кисловский [1965] в своей работе «Проблема овладения процессом эволюции домашних животных».

Ну и, наконец, одно общее соображение — если бы главным фактором формообразования в условиях доместикации было ослабление действия естественного отбора, то следовало бы ожидать возникновения разнообразных изменений. Но, как уже отмечалось, изменчивость всех домашних животных, как морфологическая, так и физиологическая, сужена определенными направлениями. Все домашние животные подвергаются одной морфофизиологической трансформации.

Поэтому, не исключая того, что процессы одомашнивания животных хорошо иллюстрируют скорость вскрытия генетических резервов и возможность их мобилизации, Д. К. Беляев считал самым главным фактором эволюции домашних животных специфический отбор по поведению, который выполняет дестабилизирующую онтогенез функцию. Необходимо еще раз подчеркнуть семантическое значение, какое придавал Д. К. Беляев термину «дестабилизирующий отбор». Этот термин некоторыми исследователями [Воронцов, 1980] используется как взаимозаменяемый с термином «центробежный отбор», введенным Симпсоном. Последний действует в тех ситуациях, когда «модальная форма какого-то признака делается настолько неприспособленной, что любое отклонение от нее более выгодно. Поэтому для данного отбираемого признака отбор будет дифференцировать исходную популяцию на несколько различных типов» [Симпсон, 1948, с. 340].

Что же касается отбора по поведению в экспериментальной популяции лисиц, то в отношении селекционируемого признака он является движущим, меняющим признак только в одном направлении, а не центробежным. Термин «дестабилизирующий отбор» Д. К. Беляев относил к коррелированным дестабилизирующим последствиям в отношении регуляционных систем онтогенеза.

В условиях доместикации дестабилизирующую онтогенез функцию выполняет отбор по определенным свойствам поведения. Эти свойства рассматривались как ключевые признаки, ускоряющие эволюционные преобразования домашних животных.

Хорошо известно, что кроме условий доместикации есть много других документированных случаев, когда морфофизиологическая эволюция, в основе своей постепенная, принимает взрывообразный характер [Симпсон, 1948; Шмальгаузен, 1968; Майр, 1974; Шварц, 1980]. Д. К. Беляев полагал, что в подобных ситуациях отбор также бывает направлен на признаки, которые наиболее тесно скоррелированы с регуляционными системами организма, и что материал для глубоких эволюционных реорганизаций поставляет генетическая изменчивость этих признаков. В литературе имеются данные, указывающие на эволюционное значение признаков физиологии и поведения даже на уровне организации дрозофилы. Достаточно напомнить о генетических последствиях отбора по половому поведению в длительном селекционном эксперименте Л. З. Кайданова [1982].

Применительно к высокоорганизованным млекопитающим эволюционная роль таких признаков несоизмеримо возрастает. Д. К. Беляев на протяжении всей своей научной деятельности придавал исследованию их формообразовательной роли большое значение. Кроме свойств поведения, в его лаборатории исследовались и исследуются еще два интегрированных физиологических свойства, которые должны, согласно его представлениям, обладать большим эволюционным потенциалом, — это фотореактивность и стрессоустойчивость. Выбраны эти сложные физиологические свойства не случайно. Экологическая детерминированность фенотипа ни у кого не вызывает сомнений. Фотопериодические же средовые режимы несут огромное количество информации об изменении основных жизненно важных условий. С эволюционным возникновением фотопериодической регуляции не только увеличивается количество получаемой информации о среде, но — что самое главное — изменяется ее качество. Поскольку фотопериодические условия неиз-

менно повторяются в течение геологических эпох, они прогнозируют события; с помощью фотопериодических реакций организм предвидит надвигающиеся изменения в среде и заранее ориентируется в окружающем. Отношения со средой делаются разностороннее, богаче, информационный аппарат усложняется.

Д. К. Беляев считал, что изучение эффектов фотопериода — одна из крупных проблем как биологии развития животных, так и эволюционной биологии [Беляев, 1950, 1987]. Поскольку фотопериодическая информация так же, как и поведенческие реакции, реализуется в организме через сложную нейрогормональную цепь, то в воздействиях света должны быть заложены огромные возможности управления формообразовательным процессом. В его лаборатории продемонстрированы разнообразные формообразовательные эффекты света [Беляев и др., 1973; Беляев, Железова, 1976]. Показано влияние продолжительности светового дня на латентность в эмбриональном развитии норок, на эмбриональную жизнеспособность гомозигот по мутациям с рецессивным летальным эффектом и дифференцированную эмбриональную и неонатальную смертность как у лисиц, так и у норок; в лаборатории показана большая экономическая эффективность фотопериодических воздействий в свиноводстве и норководстве [Беляев, 1976; Клочков, 1987]. Все эти данные демонстрируют, что система нейрогормональных реакций материнского организма в ответ на фотопериодические воздействия может менять на уровне целостного фенотипа выражение многих генетических свойств потомков.

То же самое справедливо и для нейрогормональных реакций, через которые опосредуются стрессовые воздействия.

Если фотореактивность обеспечивает наиболее полную приспособленность к грядущим изменениям среды, то стрессоустойчивость — один из основных критериев приспособленности в каждый данный момент, поскольку стресс, как любил говорить Д. К. Беляев, — это условие жизни, основной ее атрибут. При резких изменениях среды обитания, климата, при переходе в новую экологическую нишу, при смене биотических взаимоотношений движущий отбор на стрессоустойчивость повышает способность выдержать стрессирующие воздействия без проигрыша в борьбе за существование, т. е. без депрессии размножения. Но, являясь движущим в отношении стрессоустойчивости, он по своим формообразовательным эффектам так же, как отбор по поведению выполняет дестабилизирующую функцию и дает новый спектр фенотипического разнообразия [Беляев, Бородин, 1982; Маркель, 1987]. Теперь эволюционной роли стресса придается большое значение. Появился даже термин «стресс-триггерная эволюция», исследуется «геномный стресс» [McClintock, 1984], под которым понимаются «транспозиционные взрывы» мобильных генетических элементов, вызванные средовым стрессом.

Все изложенные факты дали Д. К. Беляеву основание полагать, что вектор отбора на свойства физиологии или поведения — это особый по своим эволюционным последствиям вектор. И *первое положение концепции* дестабилизирующего отбора состоит в том, что в некоторых экстремальных ситуациях сильное давление отбора на признаки поведения или свойства физиологии может быть ключевым механизмом, определяющим скорость эволюционных преобразований, иными словами, формообразовательные

последствия движущего отбора определяются также вектором отбора. Здесь уместно сделать небольшое философское отступление и процитировать известного русского просвещенного деятеля Н. П. Огарева, который, как известно, увлекался физиологией и в своей усадьбе в Пензенской губернии сам ставил эксперименты на домашних животных. Несколько строчек из его «Исповеди» демонстрируют его удивительную научную прозорливость: «...Наука не берет еще в расчет всю тесную цепь нервных потрясений... а, между тем, жизнь интегрирует их в каждом росте организма. За непониманием этой постоянной интеграции ни физиология, ни история не поставили еще своей формулы. Обе науки должны составлять одно целое, а они хромают в разбивку» (цит. по: [Анохин, 1968, с. 661]). И это было сказано в 50-х гг. прошлого столетия! Но ведь синтез данных наук до сих пор не осуществлен. Заслуга Д. К. Беляева состоит в том, что он в своих экспериментальных поисках и теоретических рассмотрениях соединял эволюцию с физиологией. Признакам поведения он потому отводил наибольшее эволюционное значение, что они вовлекают более широкую систему регуляционных нейромедиаторных и нейрогормональных отношений.

Роль регуляторных механизмов в эволюции теперь широко признают [Gould, 1980; Stanley, 1980; Smith, 1983] и полагают, что благодаря способности животных регулировать развитие, небольшие генетические изменения в регуляторном аппарате могут вызывать большой фенотипический эффект и что расшифровка иерархической системы генной регуляции существенно приблизит нас к пониманию многих эволюционных событий.

Генетические же элементы, контролирующие гормоны и медиаторы, через которые опосредуются регуляторные взаимодействия, занимают, по-видимому, высокий уровень в иерархии механизмов регуляции генетических процессов. Участие гормонов в регуляции активности генов известно давно [Покровский, 1983]. Теперь появляются факты, указывающие на то, что и нервные медиаторы обладают генетической регуляторной функцией [Бошко, 1984]. Этим можно объяснить влияние информативных воздействий нервной системы на генетическую изменчивость. В этом месте, следуя завету Д. К. Беляева правдиво и полно освещать вклад в развитие науки ушедших от нас наших учителей, необходимо сказать, что гипотезу системной регуляции цитогенетических и генетических процессов, согласно которой основные регулирующие воздействия на генетический аппарат принадлежат нервной системе, высказывал также М. Е. Лобашев [Лобашев и др., 1973]. Идеи М. Е. Лобашева живут теперь в исследованиях Н. Г. Лопатиной и В. В. Пономаренко [1987].

Гормоны и медиаторы играют также важную роль в совокупности регуляторных механизмов, обеспечивающих строго координированный ход реализации генетической программы в эмбриогенезе. Примечательно, что ранние эмбрионы еще на стадии бластоцисты способны осуществлять синтез стероидных гормонов [Мицкевич, 1978]. Но еще более примечательно то, что дробящиеся яйцеклетки содержат полные медиаторные системы: медиаторы, ферменты их синтеза, внутриклеточные примитивные аналоги соответствующих рецепторов [Бузников, 1987]. Это заставляет думать, что генетические элементы, контролирующие развитие и функционирование нервных структур, имеют донервную и, вероятно, универсальную на всех уровнях развития функцию, заключающуюся в учас-

тии в регуляции генетической активности с самых ранних стадий эмбриогенеза. Их первая функция, по-видимому,— более позднее эволюционное приобретение. То, что нейрогормональные системы интеграции на уровне целостного организма и регуляции поведения эволюционировали, прежде всего, как системы, занимающие высокое место в регуляции генетической активности с самых ранних этапов индивидуального и исторического развития, и сообщает большую эволюционную силу отбору по поведению. Это постулирует первое положение концепции дестабилизирующего отбора.

Второе положение концепции отражает связь вектора отбора с источниками изменчивости. Согласно современной синтетической теории эволюции, не принято рассматривать вектор отбора и изменчивость во взаимосвязи, а принято считать, что сам отбор не создает изменчивости, он только использует и сортирует тот случайный материал, который поставляет ему природа. Д. К. Беляев считал, что взаимоотношения между отбором и изменчивостью гораздо сложнее. Изменчивость — это то, что часто бывает скрыто в особи ее регуляционными механизмами, поэтому дестабилизирующий отбор, затрагивающий эти механизмы, может создавать дополнительные источники изменчивости. Экспериментальные исследования продемонстрировали более полное выявление в условиях стресса генетического разнообразия по ряду признаков [Беляев, Бородин, 1982; Маркель, 1987]. Данные П. М. Бородина указывают на влияние гормонов стресса на частоту мейотической рекомбинации [Бородин, Беляев, 1980, 1986], которая у высших организмов делает огромный вклад в изменчивость. Некоторые имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что гормоны стресса влияют также на частоту хромосомных аберраций и, возможно, на темп возникновения в генеративных тканях спонтанных точковых мутаций. Ю. Я. Керкис [1940] еще в 40-е гг. развивал представления о роли внутриклеточного физиологического гомеостазиса в определении темпа хромосомных перестроек и спонтанного мутирования.

Все это не может не оказывать влияния на темпы формообразовательного процесса.

Большое значение среди внутренних источников изменчивости, какие создает дестабилизирующий отбор, Д. К. Беляев придавал активации латентного генетического материала. Даже из априорных соображений этот механизм должен иметь эволюционное значение. Ведь генетики развития показали, что главным механизмом индивидуального развития служит генетическая репрессия — дерепрессия, и если существует эволюционная преемственность между онтогенезом и филогенезом, то этот механизм должен также иметь и эволюционные функции. Хотя идея о «дремлющих» генах и высказывалась до него, она почти не имела фактического подкрепления. Можно считать, что пионерными в этом отношении являются данные, полученные в лаборатории Д. К. Беляева А. О. Рувинским на гене Fused у мышей и гене Star («звездочки») у лисиц [Беляев и др., 1979а, б], а также данные О. К. Баранова [1982], демонстрирующие нестабильность экспрессии антигенных маркеров у норки.

Фактический материал, свидетельствующий о том, что устойчивые изменения функционального состояния генетического материала могут иметь значение в формообразовательных процессах, все больше накапливается в ходе доместикации лисиц. В частности, в отношении того же гена «звездочки» имеются

теперь строго документированные случаи рождения гомозигот от скрещиваний, в которых только один родитель имел звездочку. В дальнейших скрещиваниях такие животные вели себя как генетические гомозиготы [Беляев, Трут, 1986].

Теперь и в литературе сообщаются экспериментальные подтверждения возможности активации латентного генетического материала [Kollar, Fisher, 1980], обсуждаются также молекулярные механизмы этого явления; особенно много говорят о транспозиции мобильных регуляторных элементов. Говорят и пишут о том, что ген может инактивироваться при утрате им регуляторной зоны и вновь активироваться при ее восстановлении. Возможно, этим молекулярным механизмом объясняется описанный в литературе факт инактивации дельта-глобинового гена у обезьян Старого Света [Martin et al., 1980].

Изменения функционального состояния гена как в онто-, так и филогенезе может происходить и на эпигенетическом уровне. Так, эволюционная утрата некоторых признаков не обязательно означает потерю в ходе эволюции генетической информации для соответствующих синтезов [Hall, 1984]. Потеря признаков может произойти при изменении индукционных тканевых взаимодействий в ходе эмбриогенеза. Так, по имеющимся литературным данным [Kollar, Fisher, 1980], предполагается, что потеря птицами в ходе эволюции зубов не есть результат потери специфического генетического материала. Трансплантанты эпителия цыплят, соединенные в культуре с мезенхимой мышиных моляров, синтезировали все белки, необходимые для формирования зубных структур. Эти данные указывают на то, что фенотипические изменения в процессе эволюции могут и не вызывать изменения специфической генетической информации, а быть следствием изменения эмбриональных индуктивных взаимодействий. Вероятно, с помощью такого механизма возникают в процессе эволюции многие атавистические признаки [Hall, 1984]. Например, все представители семейства Canidae имеют 5 пальцев на передней ноге и 4 — на задней; 5-й палец задних конечностей утрачен 10—15 млн лет назад. Однако процесс доместикации волка привел к тому, что у некоторых пород собак (английский дог, колли и т. д.) этот палец бывает часто хорошо выражен.

Известно, что для осуществления морфогенетической реакции необходимо строгое временное соответствие в созревании индуктора и компетентной ткани. Совсем незначительные сдвиги в созревании взаимодействующих тканей приведут к утрате морфогенетического эффекта. Вероятно, поэтому и велика роль в эволюции временных параметров эмбриогенеза. Эволюционное значение различных гетерохроний подчеркивали многие крупнейшие эволюционисты, подходившие к эволюционным рассмотрениям с позиций знания эмбриологии [Alberch, 1982; Gould, 1982; Рэфф, Кофмен, 1986]. Кстати, одно из формообразовательных последствий доместикации животных состоит в возникновении пестрой мозаики различных акселераций и ретардаций развития [Herre, Röhrs, 1973]. Доместикация лисиц также привела к различным онтогенетическим гетерохрониям. Так, показано, что у доместицированных лисиц ускоряется раннее постнатальное развитие эндокринной функции гонад [Логвиненко и др., 1980], меняется характер онтогенетической динамики становления глюкокортикоидной функции надпочечников [Трут, Оськина, 1985], замедляется раннее постнатальное развитие одних параметров рецепторно-дви-

гательного аппарата и ускоряется — других [Belyaev et al., 1985], изменяются темпы становления некоторых поведенческих реакций. Есть основания думать, что отбор лисиц по поведению меняет также темпы некоторых процессов самого раннего эмбрионального развития, например, подготовки яйцеклетки к дроблению. В лаборатории имеются результаты цитологического анализа 5-, 6- и 7-дневных зародышей лисиц, полученные Г. К. Исаковой [Беляев и др., 1986]. Они свидетельствуют о том, что число клеток в зародышах доместицированных животных почти вдвое превышает таковое у недоместицированных. Создается впечатление, что бластомеры зародышей ручных самок проходят лишний раунд деления, вероятно, по той причине, что у них выше темпы подготовки яйцеклетки к дроблению и дробление начинается раньше.

Таким образом, можно думать, что изменения функциональной активности генетического материала у представителей нашей популяции могут быть, вероятно, как собственно генетическими, так и эпигенетическими, т. е. осуществляться в процессе морфогенеза. Принципиально не столько это, как подчеркивал Д. К. Беляев, сколько сам феномен активации, т. е. то, что измененные отбором нейромедиаторные и гормональные системы выявляют скрытые резервы генетической изменчивости, выводят их на уровень фенотипа и испытывают отбором, т. е. создают внутренние источники изменчивости. В этом и состоит второе положение концепции дестабилизирующего отбора.

Третье положение концепции дестабилизирующего отбора затрагивает причины широко распространенного в природе параллелизма изменчивости [Воробьева, 1980; Alberch, 1981; Татаринов, 1985]. Специфичность его проявления в условиях доместикации заключается, как уже много раз отмечалось, в довольно узкой векторизованности изменчивости, наблюдаемой в очень крупных таксономических единицах (семействах и даже отрядах). Все животные, независимо от их систематической принадлежности, географии и хронологии доместикации изменяются в одном направлении, проходят один и тот же путь морфофизиологической эволюции. Проводимый нами опыт доместикации лисиц воспроизвел те же самые морфофизиологические последствия. Безусловно, эти последствия являются результатом генетических изменений. Но какие реальные генетические факторы определяют характер удивительно параллельных преобразований при повторении одной и той же эволюционной ситуации?

Не отрицая того, что гомологичные мутации лежат в основе гомологичной изменчивости, Д. К. Беляев считал, что отбор на одни и те же «ключевые» признаки эволюционных преобразований не только может порождать изменчивость, но, адресованно вмешиваясь в регуляционную систему, меняя ее в одном и том же направлении, он адресованно вмешивается и в процессы морфогенеза. То, что в процессе доместикации регуляционные системы онтогенеза меняются в одном направлении, демонстрируют имеющиеся, хотя и скудные, в литературе данные по гормональным механизмам доместикации разных видов [Richter, 1950; Clark, Bennett, 1980; Price, 1984; Науменко и др., 1987]. Иными словами, в самой природе действия одного и того же вектора отбора есть то, что придает изменчивости определенное направление — в этом состоит третье положение концепции.

Таким образом, разработанная Д. К. Беляевым концепция существенно расширяет эволюционные воз-

можности движущего отбора и тем самым, как подчеркивал Д. К. Беляев [1987], устраняет антидарвиновские утверждения при объяснении явлений резкого ускорения формообразования и его конвергентного характера. При объяснении этих явлений концепция дестабилизирующего отбора исходит из строго дарвиновских представлений о роли отбора как главнейшего фактора эволюции. Однако все положения концепции по-новому освещают творческую роль отбора и существенно ее углубляют. «Отбор потому и служит совершеннейшим инструментом эволюции, что он обладает высокой степенью полифункциональности. В эволюционном процессе используются все эффекты, но на разных этапах эволюции, в зависимости от конкретной экологической ситуации, стабилизирующий и дестабилизирующий эффекты используются в разной степени, в разных конкретных проявлениях» [Беляев, 1981б, с. 76].

Д. К. Беляев много думал о соотношении дестабилизирующего отбора и уровня морфофизиологической организации. Поскольку в основе его концепции лежат идеи о большой эволюционной роли регуляторных систем развития и связи эволюции с экологией, то можно думать, что по мере усложнения организации и биогеоценотических взаимоотношений, эволюционные последствия дестабилизирующего отбора будут более глубокими. Он допускал, что на высоте организации человека внутренние факторы эволюции могли играть совершенно несопоставимую роль по сравнению с другими ветвями филогенетического древа.

В эволюции предков современного человека очень много своеобразного, и часто проводятся параллели между антропогенезом и эволюцией домашних животных. Прежде всего, от стадии австралопитека (самого древнего представителя гоминид) до появления кроманьонца (ближайшего родоначальника *Homo sapiens* — человека современного типа) темп эволюционного процесса все возрастал. Так, время эволюционной жизни австралопитека оценивается в 2—2,5 млн лет; человека прямоходящего (*Homo erectus*) — в 1—1,3 млн; человека разумного (*Homo sapiens*) неандертальского типа — в 100 тыс. лет и кроманьонца — ближайшего нашего родоначальника — около 40 тыс. лет. Нарастающий эволюционный темп породил ни с чем несопоставимое разнообразие человека. Антропологи считают, что более изменчивого по всем признакам вида, чем человек, на земле нет и никогда не было.

Над загадками эволюции человека много думал Дмитрий Константинович [Беляев, 1981б, 1982]. С его точки зрения, эти загадки наиболее вероятно можно объяснить, если принять во внимание, что отбор по свойствам и функциям мозга не мог не обладать дестабилизирующей функцией. Давление такого отбора было особенно сильным в ходе эволюции человека, о чем свидетельствует хотя бы тот факт, что объем мозга от австралопитека до кроманьонца увеличился с 450—650 по 1200—1600 см^3. Поэтому он имел несопоставимо большие последствия для формообразовательного процесса, чем отбор по поведению в условиях доместикации животных.

Д. К. Беляев полагал, что определенные этапы магистрального пути эволюции, которые проходят на аренах жизни, открытых всем ветрам борьбы за существование, т. е. в экстремальных жизненных ситуациях, существенно ускоряются дестабилизацией регуляторных организменных систем. Он был далек от того понимания эволюции, которое выразил Р. Б. Хесин [1985] во введении к книге «Непостоянство генома»: «Эволюция организмов —

это, прежде всего, эволюция белков» (с. 7). Д. К. Беляев считал, что эволюция организмов — это, прежде всего, изменения регуляторных систем развития. Для эволюции, как писал М. В. Волькенштейн [1986], наиболее важно не то, что продуцируется генами, а когда, где и сколько; а условия, определяющие это, задаются регуляторными системами. Хорошей иллюстрацией этому служит избитый уже пример из работ Кинга и Вильсона [King, Wilson, 1975], показавших, что человек и шимпанзе имеют 99% одинаковых последовательностей у 44 изученных ими белков; а насколько они разошлись эволюционно — говорить излишне.

Принципиальный и методологический смысл всех положений концепции дестабилизирующего отбора состоит в том, что в них выражен взгляд на эволюцию как на изменения онтогенетических регуляторных систем. А этот взгляд ведет к признанию ключевой роли в эволюционных преобразованиях тех признаков и свойств, которые имеют наиболее широкое представительство в самых высоких этажах органа высшей интеграции,— мозга. Мозг эволюционировал вместе с гормонально-медиаторными механизмами как единая и целостная система регуляции генетических и цитогенетических процессов, онтогенеза и всех физиологических и поведенческих функций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса.— М.: Медицина, 1968.— 547 с.

Баранов О. К. Генетика иммуноглобулинов: успехи и проблемы // Успехи соврем. биологии.— 1982.— Т. 94, № 2.— С. 184—200.

Беляев Д. К. Роль света в управлении биологическими ритмами млекопитающих // Журн. общ. биологии.— 1950.— Т. 11, № 1.— С. 39—50.

Беляев Д. К. О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их значении для теории эволюции и селекции животных // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук.— 1962.— № 10.— С. 1111—1247.

Беляев Д. К. Биологические аспекты доместикации животных // Генетика и селекция новых пород сельскохозяйственных животных: Материалы Всесоюз. совещ., 24—26 окт. 1968 г., Алма-Ата.— Алма-Ата: Наука, 1970.— С. 30—44.

Беляев Д. К. Теоретические основы и практические аспекты использования фотопериодизма в разведении пушных зверей.— М.: Колос, 1976.— С. 7.

Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных // Природа.— 1979.— № 2.— С. 36—45.

Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор как фактор доместикации // Генетика и благосостояние человечества.— М.: Наука, 1981а.— С. 53—66.

Беляев Д. К. О некоторых факторах эволюции гоминид // Вопр. философии.— 1981б.— № 8.— С. 69—77.

Беляев Д. К. Современная наука и проблемы исследования человека // Философия и современное естествознание.— М.: Знание, 1982.— Вып. 2.— С. 36—69.

Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970-е годы)/Ред. С. Р. Микулинский, Ю. И. Полянский.— Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1983.— С. 266—277.

Беляев Д. К. Проблемы и перспективы исследований по генетике и селекции животных // Генетика.— 1987.— Т. 23, № 6.— С. 937—946.

Беляев Д. К., Бородин П. М. Влияние стресса на наследственную изменчивость и его роль в эволюции // Эволюционная генетика.— Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1982.— С. 35—59.

Беляев Д. К., Железова А. И. Опыт экспериментальной регуляции эмбриональной жизнеспособности у норок // Генетика.— 1976.— Т. 12, № 6.— С. 55.

Беляев Д. К., Исакова Г. К., Трут Л. Н. Раннее эмбриональное развитие серебристо-черных лисиц в условиях доместикации // Журн. общ. биологии.— 1986.— Т. 47, № 4.— С. 450—452.

Беляев Д. К., Рувинский А. О., Бородин П. М. Наследование альтернативных состояний гена Fused у мышей // Генетика.— 1979а.— Т. 15, № 11.— С. 2052—2062.

Беляев Д. К., Рувинский А. О., Трут Л. Н. Значение наследуемой активации и инактивации генов в доместикации животных // Там же.— 1979б.— Т. 15, № 11.— С. 2033—2050.

Беляев Д. К., Трут Л. Н. Поведение и воспроизводительная функция животных. I. Корреляция свойств поведения со временем размножения и плодовитостью // Бюл. МОИП. Отд. биол.— 1964а.— Т. 69, вып. 3.— С. 5—19.

Беляев Д. К., Трут Л. Н. Поведение и воспроизводительная функция животных. II. Коррелятивные изменения при селекции на приручаемость // Там же.— 1964б.— Т. 69, вып. 4.— С. 5—14.

Беляев Д. К., Трут Л. Н. Поведение и воспроизводительная функция животных. III. Значение селекции по поведению в реакции животных на некоторые сезонные факторы внешней среды // Там же.— 1967.— Т. 72, вып. 5.— С. 108—116.

Беляев Д. К., Трут Л. Н. От естественного отбора к искусственному: чудеса селекции // Наука в СССР.— 1982.— № 5.— С. 24—29, 60—64.

Беляев Д. К., Трут Л. Н. Реорганизация сезонного ритма размножения серебристо-черных лисиц (*Vulpes fulvus* Desm.) в процессе их отбора на способность к доместикации // Журн. общ. биологии.— 1983.— Т. 42, № 6.— С. 739—752.

Беляев Д. К., Трут Л. Н. Генетические взаимоотношения специфических изменений стандартной окраски серебристо-черных лисиц («подпалов» и «звездочки»), возникших в процессе доместикации // Генетика.— 1986.— Т. 22, № 1.— С. 119—128.

Беляев Д. К., Трут Л. Н., Рувинский А. О. Генетически детерминированная летальность у лисиц и возможности ее преодоления // Генетика.— 1973.— Т. 9, № 9.— С. 71—82.

Бородин П. М., Беляев Д. К. Влияние стресса на частоту кроссинговера во 2-й хромосоме домовой мыши // Докл. АН СССР.— 1980.— Т. 253, № 3.— С. 727—729.

Бородин П. М., Беляев Д. К. Влияние эмоционального стресса на частоту рекомбинации в 1-й хромосоме домовой мыши // Докл. АН СССР.— 1986.— Т. 286, № 3.— С. 726—728.

Бошко Г. Х. Молекулярные механизмы взаимодействия катехоламинов с элементами генома клеток // Вопр. мед. химии.— 1984.— Т. 30, № 4.— С. 12—17.

Бузников Г. А. Нейротрансмиттеры в эмбриогенезе.— М.: Наука, 1987.— 230 с.

Волькенштейн М. В. Пунктуализм, адаптационизм, нейтрализм и эволюция // Изв. АН СССР.— 1986.— № 3.— С. 325—330.

Воробьева Э. И. Параллелизмы и конвергенция в эволюции кистеперых рыб // Морфологические аспекты эволюции.— М.: Наука, 1980.— С. 7—28.

Воронцов Н. Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // ЖВХО.— 1980.— Т. 75, № 3.— С. 295—314.

Воронцов Н. Н. Адаптивность и нейтрализм в эволюции // Экологическая генетика и эволюция.— Кишинев: Ин-т эколог. генетики, 1987.— С. 51—73.

Кайданов Л. З. Генетические последствия отбора по адаптивно важным признакам (в экспериментах с дрозофилой): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1982.— 30 с.

Керкис Ю. Я. Физиологические изменения в клетке как причина мутационного процесса // Успехи соврем. биологии.— 1940.— Т. 12, № 12.— С. 143—159.

Кисловский Д. А. Проблема овладения процессом эволюции домашних животных // Избр. соч.— М.: Колос, 1965.— С. 121—135.

Клочков Д. В. Практический аспект проблемы фотопериодизма в исследованиях академика Д. К. Беляева // Генетика.— 1987.— Т. 23, № 7.— С. 1278—1283.

Лобашев М. Е., Пономаренко В. В., Полянская Г. Г., Цапыгина Р. И. О роли нервной системы в регуляции различных генетических и цитогенетических процессов // Журн. эволюц. биохимии и физиологии.— 1973.— Т. 9, № 1.— С. 398—403.

Логвиненко Н. С., Красс П. М., Трут Л. Н. Особенности онтогенеза эндокринной функции половой системы у серебристо-черных лисиц с разными типами оборонительного поведения // Внутривидовая изменчивость в онтогенезе животных.— М.: Наука, 1980.— С. 196—206.

Лопатина Н. Г., Пономаренко В. В. Исследования генетических основ высшей нервной деятельности // Физиология поведения — нейробиологические закономерности.— Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987.— С. 9—59.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция.— М.: Мир, 1974.— 460 с.

Маркель А. Л. Генетико-физиологические механизмы стрессовых реакций: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— Новосибирск: ИЦиГ, 1987.— 30 с.

Мицкевич М. С. Гормональные регуляции в онтогенезе животных.— М.: Наука, 1978.— 224 с.

Науменко Е. В., Беляев Д. К. Нейроэндокринные механизмы при доместикации животных // Вопросы общей генетики.— М.: Наука, 1981.— С. 230—240.

Науменко Е. В., Попова Н. К., Иванова Л. Н. Нейроэндокринные и нейрохимические механизмы доместикации животных // Генетика.— 1987.— Т. 23, № 6.— С. 1011—1025.

Покровский В. Б. Мультииндуктивный (полигормональный) контроль экспрессии генов у эукариотов // Успехи соврем. биологии.— 1983.— Т. 95, вып. 2.— С. 194—207.

Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция.— М.: Мир, 1986.— 402 с.

Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволю-

ции.— М.: Изд-во иностр. лит., 1948.— 358 с.

Татаринов Л. П. Направленность филогенетических процессов и прогнозируемость эволюции // Журн. общ. биологии.— 1985.— Т. 46, № 1.— С. 3—19.

Трут Л. Н. Роль поведения в доместикационных преобразованиях животных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— Новосибирск: ИЦиГ, 1980.— 30 с.

Трут Л. Н., Оськина И. И. Возрастные изменения уровня кортикостероидов в крови у лисиц разного поведения // Докл. АН СССР.— 1985.— Т. 281, № 4.— С. 1010—1014.

Хесин Р. Б. Непостоянство генома.— М.: Наука, 1985.— 471 с.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции.— М.: Наука, 1980.— 278 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции.— М.: Наука, 1968.— 450 с.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии.— М.: Наука, 1982.— 383 с.

Alberch F. Convergence and parallelism in foot morphology in the neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. I. Function // Evolution.— 1981.— Vol. 31, N 1.— P. 84—100.

Alberch F. The generative and regulatory roles of development in evolution // Environmental adaptation and evolution.— Stuttgart; N. Y.: Fisher, 1982.— P. 19—26.

Belyaev D. K. Domestication of animals // Science.— 1969.— Vol. 5, N 1.— P. 47—52.

Belyaev D. K., Plyusnina I. Z., Trut L. N. Domestication in the silver fox (*Vulpes fulvus* Desm.): changes in physiological boundaries of the sensitive period of primary socialization // Appl. Anim. Behav. Sci.— 1985.— Vol. 13.— P. 359—370.

Clark M. M., Bennett G. G. Effects of rearing environment on adrenal weights, sexual development, and Behavior in Gerbils: an examination of Richters Domestication hypothesis // J. Compar. Physiol. Psychol.— 1980.— Vol. 94, N 5.— P. 857—863.

Gould S. J. Is a new and general theory of evolution emerging // Paleobiology.— 1980.— Vol. 6, N 1.— P. 119—130.

Gould S. J. Change in Developmental Timing as a mechanisms of macroevolution // Evolution and Development.— Berlin; Heidelberg; N. Y.: Springer-Verlag, 1982.— P. 333—344.

Hall B. K. Developmental mechanisms underlying the formation of atavisms // Biol. Rev.— 1984.— Vol. 59.— P. 89—124.

Herre W. K., Röhrs M. Haustiere-Zoologisch gesehen.— Jena: VEB Gustav Fischer-Verlag, 1973.— 240 p.

King M. C., Wilson A. C. Evolution at two levels in humans and chimpanzees // Science.— 1975.— Vol. 188.— P. 107—116.

Kollar E. J., Fisher C. Tooth induction in chick epithelium: expression of quiescent genes for enamel synthesis // Science.— 1980.— Vol. 207.— P. 993—995.

Martin S. L., Zimmer E. A., Kan Y. W., Wilson A. C. Silent b-globin gene in old World monkeys // Proc. Nat. Acad. Sci. USA.— 1980.— Vol. 77, N 6.— P. 3563—3566.

McClintock B. The significance of responses of the genome to challenge // Science.— 1984.— Vol. 226, N 4676.— P. 792—801.

Price E. O. Behavioral aspects of animal domestication // Quart. Rev. Biol.— 1984.— Vol. 59, N 1.— P. 1—32.

Richter C. P. Domestication of the Norway rat and its implications for the problem stress // Proc. Assoc. Res. Nervous Mental Diseases.— 1950.— Vol. 29.— P. 19—47.

Smith J. M. The genetics of stasis and punctuation // Ann. Rev. Genet.— 1983.— Vol. 17.— P. 11—15.

Stanley M. Microevolution in Relation to Macroevolution // Paleobiology.— 1980.— Vol. 6, N 2.— P. 233—238.

THE EVOLUTIONARY VIEWS OF ACADEMICIAN D. K. BELYAEV, PRECONDITIONS AND FUNDAMENTAL TENETS

L. N. Trut

SUMMARY

The paper is dedicated to description of development of the system of prof. D. K. Belyaev's views on evolution, and to presentation of the destabilizing selection concept put forward by him.

The starting point of Belyaev's studies was the recognition of a great importance of historically developed correlated regulatory interactions for the evolution. From this position he began his analysis of mechanism of genetic reorganization of strictly stabilized characters and functions in a model experiment on domestication of silver foxes. In this paper, facts obtained in the course of this experiment are described; on the basis of these facts, the idea of destabilizing effect of selection for behaviour on regulatory ontogenetic systems has appeared. Such

trends of further experimental verification of these ideas are described as studies of the evolutionary role of stress, and of the importance of activation of latent genetic material for evolutionary processes. This phenomenon is regarded as one of possible inner sources of variability created by the vector of selection for behavioural and physiological traits. The facts obtained in the course of experimental analysis of the above problems were systematized by Belyaev into the concept of destabilizing selection. The main statements of this concept are presented. It is underlined that its principal statement consists in the fact that evolution is regarded, first of all, as reorganization of ontogenetic regulatory systems at the organismal level. The evolutionary significance of the destabilizing selection at various morphophysiological organization levels and under various degrees of complexity of biogeocenotic relationships is discussed.