

# Об отборе лисиц на агрессивность и его коррелированных последствиях

Л.Н. Трут, А.В. Харламова, А.В. Владимиров, Ю.Э. Гербек

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

Рассмотрены результаты длительного (35-летнего) отбора лисиц, векторизованного на агрессивное реагирование на человека. Приводятся средние оценки фенотипической экспрессии агрессивности в ряду всех поколений отбора. Динамика этих оценок показывает, что фенотипический ответ на отбор был очевиден только первые 12 поколений. Последующий этап отбора не привел к заметному росту средней оценки агрессивности. Представлены результаты дисперсионного анализа межгрупповой изменчивости (или изменчивости между потомками разных матерей) и внутригрупповой (среди потомков одних и тех же семей). Изменчивость внутри семей стабильно низкая. Вероятнее всего, ее стабилизируют материнские пренатальные и ранние постнатальные влияния. Что же касается динамики межгрупповой вариабельности в процессе отбора, то общий тренд сводится к тому, что ее уровень в селекционируемой популяции не падает, несмотря на длительный систематический отбор. Как свидетельствуют статистические показатели фенотипического сходства потомков с родителями, аддитивные взаимодействия не могут объяснить сохраняющуюся изменчивость. Однако не исключена роль эпистатических взаимодействий. Акцент делается на коррелированных последствиях отбора на усиление агрессивности и на их сопоставлении с последствиями отбора в противоположном направлении – на элиминацию агрессивных реакций на человека, или на приручаемость. На примере некоторых физиологических и отдельных морфологических признаков демонстрируется параллельный характер коррелированных изменений при отборе противоположного направления. Этот феномен обсуждается в аспекте классических представлений о резервах скрытой генетической изменчивости и роли отбора в ее фенотипической экспрессии. К его интерпретации привлекаются также некоторые молекулярно-генетические данные, указывающие на возможную общность генетического контроля отдельных параметров агрессии и приручаемости или на возможность существования общих генетических мишеней для отбора в том и другом направлении.

Ключевые слова: лисица; поведение; агрессивность; приручаемость; отбор; коррелированные изменения.

## On selection of foxes for enhanced aggressiveness and its correlated implications

L.N. Trut, A.V. Kharlamova, A.V. Vladimirova, Yu.E. Herbeck

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

The results of a 35-year selection of foxes for aggressive response to humans are reported. Averaged estimates of the phenotypic manifestation of aggressiveness in all selection generations are presented. The dynamics of these estimates shows that the phenotypic response to the selection was obvious only in the first 12 generations. Subsequent selection did not alter the mean aggressiveness score. Analysis of variance was performed for the intergroup variability (among descendants of different mothers) and intragroup variability (among the offspring within a family). The intragroup variability was constantly low. Most likely, the trait is stabilized by maternal prenatal and early neonatal factors. The general tendency in the dynamics of intergroup variability is that it does not decrease over time during selection, no matter how long the population has been under it. It follows from the statistical indices of the phenotypic similarity between parents and offspring that additive interactions are insufficient for the explanation of the persisting variability. The contribution of epistatic interactions is not ruled out, though. Emphasis is laid on the correlated consequences of the selection for aggressiveness and their coordination with the consequences of the selection in the opposite direction, for elimination of aggressive response to humans, or for tameness. The parallelism of correlated changes in the selection in contrasting directions is illustrated by the examples of some physiological and morphological traits. The phenomenon is discussed in the light of classical notions of the resource of cryptic genetic variation and the role of selection in its phenotypic manifestation. Its interpretation also invokes molecular data pointing that some genetic pathways may regulate parameters of both aggression and tameness and that the selection processes in both directions may have some genetic targets in common.

Key words: fox; behavior; aggressiveness; tame, selection; correlated changes.

### КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Трут Л.Н., Харламова А.В., Владимиров А.В., Гербек Ю.Э. Об отборе лисиц на агрессивность и его коррелированных последствиях. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(4):392-401. DOI 10.18699/VJ17.257

### HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Trut L.N., Kharlamova A.V., Vladimirova A.V., Herbeck Yu.E. On selection of foxes for enhanced aggressiveness and its correlated implications. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(4):392-401. DOI 10.18699/VJ17.257

**Ш**ироко известно, что в Институте цитологии и генетики (ИЦиГ) в первые же годы его научной деятельности (1959–1960) по инициативе директора академика Д.К. Беляева была организована работа по экспериментальному воспроизведению процесса одомашнивания животных на пушном объекте клеточного разведения – лисице (*Vulpes vulpes*). Существо работы сводится к многолетнему направленному отбору лисиц на элиминацию агрессивно-трусливых реакций, проявляемых на человека диким животным, и затем – на толерантное и даже дружелюбное отношение к нему. Предпосылки и эффекты этих исследований многократно освещались. В результате отбора были созданы уникальные, известные во всем мире одомашненные лисицы (Беляев, 1962, 1979; Trut, 1999; Трут и др., 2004; Trut et al., 2009).

В 1970 г. были заложены первые скрещивания для отбора в обратном направлении – на усиление агрессивного реагирования на человека. Этим отбором также созданы уникальные лисицы, с максимально высокой агрессивностью. Ход отбора и его коррелированные последствия впервые описываются в настоящей статье.

### **Изменение поведения в ходе отбора на агрессивность**

Родоначалники для отбора на агрессивность в агрессивной субпопуляции (30 самок и 15 самцов) были завезены на экспериментальную звероферму ИЦиГ из зверосовхозов «Пушкинский» – под Москвой, и «Лесной» – на Алтае. Почти все лисицы промышленных популяций в тот период агрессивно реагировали на человека: только около 10 % очень слабо проявляли эту реакцию; около 30 % имели резко выраженную агрессию; 20 % проявляли реакцию страха; у остальных 40 % проявления параметров страха при одном и том же тестировании чередовались с проявлением параметров агрессии (Belyaev, 1979).

При отборе основателей и в ходе всего селекционного эксперимента использовалась визуальная оценка в баллах параметров агрессивных реакций лисиц, тестируемых в их домашней клетке. В условиях экспериментальной зверофермы ИЦиГ СО РАН лисята содержатся с матерью до возраста 1.5–2 месяца, затем 2–3 недели живут совместно всем пометом, но отдельно от матери. После этого их рассаживают в индивидуальные клетки (размер клетки 90 × 90 см), находящиеся в одном и том же шед, т. е. все лисицы из агрессивной субпопуляции имели «соседей» из той же субпопуляции. Ручных лисят также рассаживали в отдельный шед, предназначенный только для ручных животных.

Наблюдения за животными осуществлялись в ходе всего онтогенеза, но окончательная оценка проводилась в возрасте половой зрелости (6–7 месяцев). Главными критериями служили экспрессия отдельных поведенческих признаков, формирующих паттерн агрессии (фырканье, рычание, атака), и критическая дистанция между экспериментатором и лисицей, при которой эти паттерны проявляются. Агрессивное поведение ранжировалось от –0.5 до –4 баллов. Лисицы, получившие самую низкую оценку агрессивности (–0.5 или –1 балл), ведут себя спокойно, когда человек стоит у закрытой клетки, но если человек открывает клетку и протягивает руку в сторону

лисицы, то лисица отходит к задней стенке клетки и слегка рычит (рис. 1).

С уменьшением критической дистанции, при которой лисица проявляет агрессию, а также с усилением экспрессии параметров агрессивности ее балльная оценка возрастает: –1.5 – когда экспериментатор открывает клетку, лисица остается спокойной, но попытка приблизить к ней руку провоцирует агрессивную реакцию – лисица рычит, но не атакует; –2.0 – когда экспериментатор стоит около открытой клетки и двигает защищенную перчаткой руку по направлению к лисице, лисица рычит и пытается укунить; –2.5 – когда экспериментатор стоит около открытой клетки и двигает защищенную перчаткой руку по направлению к лисице, лисица сразу же начинает рычать и пытается укунить; –3.0 – экспериментатор стоит около открытой клетки, лисица оскаливает зубы, огрызается, рычит и нападает на экспериментатора и другие объекты в поле ее зрения, с обнаженными зубами и фиксированными, расширенными зрачками; –3.5 – экспериментатор стоит около закрытой клетки, лисица оскаливает зубы, огрызается, рычит и пытается атаковать экспериментатора и другие объекты в поле ее зрения, с обнаженными зубами и фиксированными, расширенными зрачками; –4.0 – лисица оскаливает зубы, огрызается и рычит как только видит человека, приближающегося к клетке (рис. 2). Все отобранные для селекционного эксперимента лисицы характеризовались максимальным баллом агрессивности по отношению к человеку и не проявляли реакцию трусости.

При появлении отрицательного стимула (в данном случае человека) животное выбирает одну из двух стратегий поведения, которые позволяют избежать его действия, – вытеснение его из своей среды (агрессия) или избегание (страх) (van Kampen, 2015). В поведении одних и тех же лисиц в ходе одного и того же тестирования паттерны агрессивного поведения иногда чередуются с проявлением трусости. После злобного рычания и атаки некоторые лисицы при приближении руки экспериментатора в перчатке трусливо отбежали в сторону, иногда даже забивались в угол клетки. Наблюдались и такие вегетативные компоненты проявления трусости, как уриная и дефекация. Критическая дистанция проявления этих паттернов и их экспрессия также служили критериями балльной оценки трусости, шкала которой в селекционируемой на агрессивность популяции варьировала от 0 (полное отсутствие проявления трусости) до 2 баллов (при открывании экспериментатором клетки лисица быстро отбегает и забивается в дальний угол клетки, иногда эта реакция сопровождается уриной и дефекацией). В свое время наблюдения Л.В. Крушинского (1960) за поведением гибридов гилляцких лаек с овчарками, а также гибридов волков с собаками указывали на то, что унитарные реакции агрессии и трусости генетически независимы. Однако при формировании в онтогенезе целостного оборонительного поведения между ними происходит тесное отрицательно-индукционное взаимодействие, в результате которого усиливается одна – более сильная – реакция и ослабляется другая – более слабая (Крушинский, 1960). Существует мнение, что у некоторых животных (например, грызунов) сильная агрессия может быть индуцирована сильным страхом (Porova, 2006). Поскольку главным



**Fig. 1.** A fox with a low aggressiveness score.  
Photo by I. Pivovarova.



**Fig. 2.** A fox with a very high aggressiveness score.  
Photo by Vincent J. Musi.

селекционным критерием в ходе осуществляемого нами отбора служила экспрессия параметров агрессивности, мы на разных этапах отбора у лисиц разного пола и возраста анализировали их взаимоотношение с экспрессией параметров трусости. Как демонстрирует ранговый коэффициент корреляции Спирмена (Лакин, 1980), между индивидуальными балльными оценками агрессивного и трусливого поведения лисиц действительно существует отрицательная связь, т.е. у менее агрессивных особей более выражено трусливое поведение, и наоборот. Это показано отдельно как для взрослых самцов и самок, так и для их потомков (табл. 1).

Иными словами, можно предположить, что сильная агрессия у селекционируемых лисиц была индуцирована не только сильной экспрессией страха. Наоборот, сильный страх ослаблял в некоторой степени агрессию. Это подтверждается и тем, что, как отмечалось выше, наибольший балл агрессивности получали животные, которые не отступали в дальний угол клетки, когда экспериментатор открывал дверцу, а сразу активно демонстрировали агрессивную реакцию. Если экспериментатор протягивал защищенную перчаткой руку к животному, забывшемуся в угол, такие животные тоже могли демонстрировать агрессию (оскалывать пасть и пытаться укусить перчатку), но степень агрессии у них была значительно ниже.

В 1970-е годы, когда был начат отбор на агрессивность, 90 % лисиц промышленных популяций, из которых от-

бирались основатели, агрессивно реагировали на человека, средний балл агрессивности составлял  $-0.96 \pm 0.004$  (Трут, 1981). Безусловно, экспрессия этого реагирования варьировала (Трут, 1999; Трут и др., 2004; Трут et al., 2009). Дисперсионный анализ иерархических комплексов (Лакин, 1980) общей вариации баллов агрессивности у лисиц неселекционируемой популяции зверосовхоза «Лесной» показал, что индивидуальные ответы лисиц на человека, как и предполагалось, зависят от многих факторов (Трут, 1981). Генетическая аддитивная вариация признака «агрессивность» в балльной оценке составляет 35 % от общей фенотипической. Еще 13 % общего варьирования определяется средой, общей для помета, т.е. материнскими эффектами, и самый большой вклад (52 %!) в фенотипическую изменчивость вносят случайные средовые факторы, действующие на лисиц в условиях клеточного содержания в каждый данный момент и меняющие уровень общей возбудимости и физиологический порог конкретной реакции (Трут, 1981).

В селекционируемой на агрессивность субпопуляции средний балл агрессивности рассчитывался для потомков каждого из 46 поколений, рожденных с 1971 по 2016 г. (табл. 2), за исключением 2002–2005 гг. В этот период для молекулярно-генетических исследований создавались расщепляющиеся популяции путем скрещивания агрессивных лисиц с ручными (Kukekova et al., 2008).

Данные табл. 2 демонстрируют, что средний балл агрессивности равномерно возрастает до 12-го поколения. За этот этап отбора он увеличился с  $-1.30 \pm 0.09$  во втором поколении до  $-2.88 \pm 0.12$  в  $F_{12}$ . Однако через пять последующих поколений средний балл агрессивности снизился и оставался в пределах от  $-1.6 \pm 0.08$  до  $-1.8 \pm 0.07$ . У потомков последних пяти поколений ( $F_{41}$ – $F_{46}$ ) этот показатель составлял  $-1.8 \pm 0.07$ . Иными словами, после 12-го поколения фенотипический ответ на отбор, если

**Table 1.** Correlation between aggressiveness and cowardice scores in adult female and male foxes and in four-month whelps

Generation under selection	Years	Number of females	$r_f$	$P_f <$	Number of males	$r_m$	$P_m <$	Number of whelps	$r_p$	$P_p <$
F <sub>0</sub>	1970	–	–	–	–	–	–	–	–	–
F <sub>2</sub>	1972	2	–	–	1	–	–	9	–0.359	0.34
F <sub>5</sub>	1975	16	–0.396	0.12	9	–0.720	0.02	69	–0.160	0.18
F <sub>8</sub>	1978	22	–0.725	0.00	13	–0.495	0.08	93	–0.258	0.01
F <sub>12</sub>	1982	39	–0.265	0.10	24	–0.798	0.00	151	–0.183	0.02
F <sub>17</sub> +F <sub>18</sub>	1987–1988	61	–0.387	0.00	33	–0.233	0.19	313	–0.414	0.00
F <sub>22</sub> +F <sub>23</sub>	1992–1993	83	–0.516	0.00	26	–0.844	0.00	403	–0.461	0.00
F <sub>28</sub> +F <sub>29</sub>	1998–1999	38	–0.064	0.70	18	–0.263	0.29	127	–0.448	0.00
F <sub>40</sub> +F <sub>41</sub>	2010–2011	178	–0.458	0.00	49	–0.516	0.00	741	–0.434	0.00
F <sub>45</sub> +F <sub>46</sub>	2015–2016	225	–0.232	0.00	67	–0.809	0.00	1039	–0.391	0.00

Notes.  $r_f$ ,  $r_m$ ,  $r_p$ , Spearman's correlation coefficients for females, males, and whelps, respectively;  $P_f <$ ,  $P_m <$ ,  $P_p <$ , statistical significance levels for respective correlation coefficients.

**Table 2.** Variation of mean fox aggressiveness scores with selection

Generation of selection	Years of birth	Number of descendants	Mean aggressiveness score, $M \pm m$
F <sub>2</sub>	1972	9	–1.30 ± 0.09
F <sub>5</sub>	1975	69	–2.06 ± 0.09
F <sub>8</sub>	1978	93	–2.49 ± 0.08
F <sub>12</sub>	1982	151	–2.88 ± 0.12
F <sub>17</sub> +F <sub>18</sub>	1987–1988	313	–1.85 ± 0.06
F <sub>22</sub> +F <sub>23</sub>	1992–1993	403	–1.65 ± 0.05
F <sub>28</sub> +F <sub>29</sub>	1998–1999	127	–1.62 ± 0.09
F <sub>40</sub> +F <sub>41</sub>	2010–2011	741	–1.47 ± 0.04
F <sub>45</sub> +F <sub>46</sub>	2015–2016	1039	–1.84 ± 0.02

судить о нем по уровню среднего балла всего поколения, не был очевиден. Проведенный ранее анализ фенотипического сходства потомков с отцами и матерями (Трут, 1981) выявил достоверное сходство потомков с отцами только на самом начальном этапе отбора (F<sub>2</sub>–F<sub>5</sub>). К 8-му поколению достоверного сходства с отцами уже не наблюдалось, так же как и на всех последующих этапах отбора (табл. 3).

Коэффициент регрессии к матерям был существенно ниже, чем к отцам. В пятом поколении никакого фенотипического сходства между потомками и их матерями не наблюдается. Нельзя исключить того, что в процессе отбора на агрессивность возрастают материнские негенетические эффекты на фенотипическую изменчивость потомков, но они, возможно, имеют противоположное направление с аддитивным генетическим вкладом матерей, т. е. понижают агрессивность генетически высокоагрессивных потомков и повышают ее у низкоагрессивных потомков, таким образом нивелируя фенотипическое сходство детей с матерями, что было в свое время описано в литературе (Трут, Бородин, 1976).

Материнскими пренатальными и ранними постнатальными эффектами, возможно, объясняется фенотипическое сходство между сибсами – потомками, рожденными одной матерью в один и тот же сезон (табл. 4).

Оценивая полученные ранее результаты анализа структуры фенотипического варьирования уровня агрессивности в неселекционируемой по поведению промышленной популяции (Трут, 1981), а также анализируя изменения уровня агрессивности в процессе всего отбора и, наконец, фенотипическое сходство между родственными парами, можно думать, что контроль фенотипического варьирования уровня агрессивности довольно сложный. Его генетический аддитивный компонент в исходной для отбора популяции был исчерпан в течение первых поколений. Но кроме аддитивных генетических взаимодействий, следует учитывать другие взаимодействия между генами, например, эпистатические. Так, при молекулярно-генетическом анализе паттернов поведения лисиц выявлено три пары локусов, находящихся в эпистатических взаимодействиях, в которых самостоятельный эффект одного из локусов

**Table 3.** Indices of phenotypic similarity between offspring and parents

Generation under selection	Years	Offspring regression				
		Number of descendants	vs. mothers	$P_m <$	vs. fathers	$P_f <$
F <sub>0</sub>	1970	–	–	–	–	–
F <sub>2</sub>	1972	9	–	–	–	–
F <sub>5</sub>	1975	69	0.183	0.49	0.649	0.05
F <sub>8</sub>	1978	93	0.391	0.07	0.244	0.42
F <sub>12</sub>	1982	151	0.057	0.72	0.465	0.02
F <sub>17</sub> +F <sub>18</sub>	1987–1988	313	0.032	0.80	0.012	0.94
F <sub>22</sub> +F <sub>23</sub>	1992–1993	403	0.007	0.94	0.363	0.06
F <sub>28</sub> +F <sub>29</sub>	1998–1999	127	0.004	0.97	0.288	0.24
F <sub>40</sub> +F <sub>41</sub>	2010–2011	741	0.100	0.18	0.180	0.21
F <sub>45</sub> +F <sub>46</sub>	2015–2016	1039	0.113	0.08	0.074	0.54

$P_m <$ ,  $P_f <$ , statistical significance levels for respective correlation coefficients.

**Table 4.** Indices of phenotypic similarity among siblings

Years	Number of descendants	$r_s$	$P_s <$
1975	69	0.168	0.04
1985	240	0.361	0.00
1987	139	0.321	0.00
1988	174	0.560	0.00
1990	117	0.360	0.00
1995	139	0.150	0.01
2000	146	0.422	0.00
2010	321	0.382	0.00
2015	614	0.601	0.00
2016	425	0.404	0.00

$r_s$ , correlations between siblings;  $P_s <$ , level of statistical significance for the correlation coefficient among siblings by Student's *t* test.

зависит от генетического состояния другого. Например, локус на хромосоме 1 лисицы, с одной стороны, выявлен как самостоятельно влияющий на поведение животного во время тактильного контакта и дифференцирующий ручных и агрессивных лисиц, а с другой – является частью эпистатической пары совместно с расположенным на этой же хромосоме другим локусом, также вовлеченным в контроль оборонительного поведения (Nelson et al., 2017). То, что генетическая структура ручного и агрессивного поведения включает эпистатические взаимодействия, убедительно показано на другой модели экспериментальной доместикиции – дикой серой крысе (Albert et al., 2009). Определенную роль могут играть эпигенетические влияния, благодаря которым при отсутствии сходства между родителями и потомками наблюдается фенотипическое сходство между сибсами. Все это вместе и может определять динамику фенотипической изменчивости агрессивного поведения в ходе отбора. Дисперсионный анализ баллов агрессивности в селекционируемой субпопуляции тоже указывает на сложный характер их детерминации. Дисперсия между помётами разных матерей была низкой в исходном поколении и в первых поколениях отбора.

Это указывало на однородный характер агрессивного поведения потомков селекционируемой популяции. Но через пять последующих поколений (в F<sub>6</sub>) дисперсия возросла (табл. 5). В дальнейшем ее периодические изменения наблюдались на некоторых этапах отбора. Однако общий тренд динамики фенотипической вариабельности сводится к сохранению исходного уровня изменчивости баллов агрессивности в процессе отбора. В отличие от межгрупповой дисперсии, рассчитанной для всех потомков каждого поколения агрессивных лисиц, внутригрупповая дисперсия (внутри помётов) была низкой и относительно стабильной. На это указывает и фенотипическая корреляция баллов агрессивности между сибсами (см. табл. 4). Более детальная интерпретация приведенных данных требует дальнейшего анализа фенотипической изменчивости в процессе отбора.

Необходимо отметить, что изложенные результаты получены в процессе массового отбора, который проводится на уровне всей популяции, при оценке особей только по фенотипическому признаку, являющемуся селекционным критерием, без учета генотипа (Лобашев, 1969). Так или иначе, в процессе такого отбора создана уникальная по-

**Table 5.** Aggressiveness score variance in successive generations

Years	Generation under selection	Total ♀	Total whelps	Variance*	
				within litter	among litters
1973	F <sub>3</sub>	8	23	1.487	0.366
1974	F <sub>4</sub>	8	40	0.988	0.507
1975	F <sub>5</sub>	16	69	1.139	0.511
1976	F <sub>6</sub>	19	62	2.237	0.591
1980	F <sub>10</sub>	34	156	4.361	0.798
1985	F <sub>15</sub>	56	240	3.081	0.950
1990	F <sub>20</sub>	27	117	1.894	0.524
1995	F <sub>25</sub>	30	139	1.346	0.686
2000	F <sub>30</sub>	33	146	3.972	0.831
2005	F <sub>35</sub>	61	267	2.491	0.583
2010	F <sub>40</sub>	76	321	2.860	0.938
2015	F <sub>45</sub>	125	601	1.814	0.551

\* The levels of variance are calculated by one-way ANOVA.

пуляция крайне агрессивных лисиц, у которых агрессия превосходит крайнюю степень ее выражения у основателей, отобранных из промышленных популяций.

### Коррелированные последствия отбора лисиц на агрессивность

Процесс исторической доместикиции животных, бесспорно, привел к трансформации всей их морфофизиологической организации (Кисловский, 1965; Belyaev, 1969; Henge, Rohrs, 1973). Многие изменения домашних животных появились в результате целенаправленной селекционной работы человека. Но наряду с таковыми, многие виды домашних животных обладают целым комплексом признаков, не имеющих прямого отношения к их хозяйственному использованию. Этот комплекс называют «доместикационным синдромом» (Wilkins et al., 2014). К наиболее очевидным фенотипическим признакам этого «синдрома» относят такие простые морфологические маркеры, как наличие пегостей или депигментированных пятен на кожно-меховом покрове, висячие или полувисячие уши, свернутый в кольцо или полукольцо хвост и т. д. Кроме простых морфологических изменений, у домашних животных происходят и более сложные. Среди таковых следует, прежде всего, отметить изменения отдельных краниологических параметров, определяющих форму лицевого черепа – его укорочение и расширение (Wayne, 1986; Clutton-Brock, 1997). Но наиболее существенны сложные физиологические изменения. Изменяется такая ключевая жизненная функция, как репродуктивный ритм (Беляев, 1972). Появление комплекса этих признаков было продемонстрировано и у объекта экспериментальной доместикиции – серебристо-черной лисицы (Беляев, Трут, 1989; Трут, 1999; Трут, 2007).

Возникновение «доместикационного синдрома» у многих домашних животных и у лисиц, селекционируемых на доместикицию, традиционно рассматривалось как следствие одного и того же направления отбора по социальному поведению – на толерантное и даже дружелюбное

отношение к человеку (Belyaev, 1979; Trut, 1988; Трут и др., 2004). Однако вопреки такому рассмотрению природы «доместикационного синдрома», его признаки возникали у лисиц и при отборе в обратном направлении – на усиление дикого, агрессивного реагирования на человека.

Продемонстрируем эти сходные коррелированные последствия отбора в том и другом направлении на примере следующих коррелированных изменений разного уровня сложности: утрата сезонного репродуктивного ритма (сложное физиологическое изменение); морфологические (краниологические) изменения; пегости или депигментированные пятна (простой морфологический маркер доместикиции).

### Изменение сезонной динамики репродуктивной функции

Многократно подчеркивалось, что одно из фундаментальных физиологических последствий доместикиции состоит в радикальной реорганизации функции размножения диких животных – утрате строгой сезонности размножения и приобретении способности приносить потомство в любое время года и чаще, чем один раз в год. Д.К. Беляевым была обоснована особая роль отбора на ручное поведение в осуществлении эволюционной реорганизации сезонного характера воспроизведения (Беляев, 1962), т. е. в изменении строго фиксированных стабилизирующим отбором границ сезона размножения.

Следует отметить, что главным экологическим фактом, определяющим эти границы у млекопитающих умеренных широт, является продолжительность естественного светового дня. Ее сезонные изменения сигнализируют об изменении комплекса температурных и кормовых условий, необходимых для выращивания потомства.

Сезон спаривания лисиц как в природе, так и в условиях промышленных ферм начинается в третьей декаде января, когда продолжительность естественного светового дня в средних широтах увеличивается почти на час (с 7 ч 09 мин до 7 ч 58 мин). Принципиально важно, что через 15 по-

колений отбора на доместикацию (в 1976 г.) активация репродуктивной системы и случаи первых спариваний ручных лисиц наблюдались на месяц раньше – в третьей декаде декабря, когда продолжительность светового дня минимальна в течение года (~7 ч) (Беляев, Трут, 1983). Всего за все годы длительного отбора на приручаемость внесезонные декабрьские спаривания были зарегистрированы у 55 самок (или 2 %) из 2482 репродуктивных лисиц. Не менее важно, что половая активность у некоторых ручных лисиц регистрировалась даже в осенние месяцы, т. е. в условиях укорачивающегося, а не удлиняющегося светового дня. Эти факты указывают на то, что естественный фотопериод утрачивает регулирующее влияние на сроки наступления репродуктивной активности у ручных лисиц, или дестабилизирует созданную стабилизирующим отбором форму этого влияния.

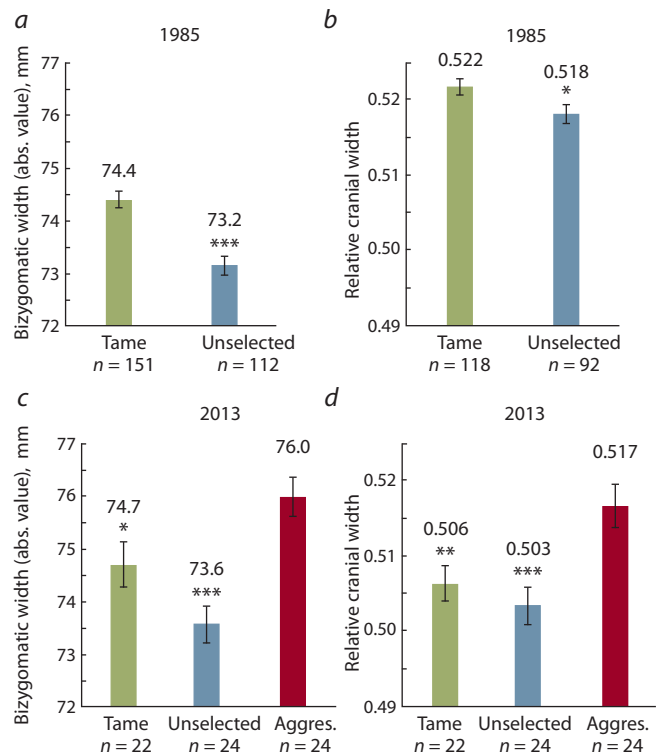
Такие изменения сезонной динамики репродуктивной активности, произошедшие у домашних животных и наблюдаемые у доместизируемых лисиц, традиционно рассматривались как следствие гормональных изменений у лисиц при отборе на способность к доместикации (Беляев, 1962; Беляев, Трут, 1983). Но интригует то, что у лисиц, селекционируемых не на элиминацию агрессивного реагирования на человека, а на его усиление, начали происходить те же изменения. Как уже отмечалось, принципиальное значение имеют факты активации половой системы и спаривания лисиц за пределами строго стабилизированного сезона размножения. У агрессивных лисиц после 30 поколений отбора начиная с 2000 г. регистрировались случаи спариваний в декабре, как и у ручных. Всего такие случаи зарегистрированы у 14 самок (1 %) из 1220.

Интересно отметить, что подобные однонаправленные изменения репродуктивных характеристик были отмечены еще в классических экспериментах на дрозофиле при отборе по поведению (del Solar, 1966; Pyle, 1976; Watanabe, Anderson, 1976). Так, при отборе на положительный и отрицательный геотаксис *D. melanogaster* уже в 10-м поколении у обеих линий мух было замечено повышение плодовитости, хотя и в разной степени (Watanabe, Anderson, 1976).

В аспекте изложенных выше данных изменения сезонного ритма размножения у домашних животных трудно интерпретировать как следствие отбора только на ручное поведение. Возможно, отбор по характеру социального поведения, независимо от того, направлен он на усиление параметров агрессивности или на их ослабление, сходным образом дестабилизирует фотопериодическую регуляцию репродуктивной функции.

### Изменения краниологических параметров

В формировании специфического морфологического облика животных особое место занимают краниологические параметры, определяющие форму черепа. Согласно литературным данным (Wayne, 1986; Clutton-Brock, 1997; Evin et al., 2015), эти параметры изменяются в процессе эволюции домашних животных. У многих из них в процессе доместикации произошло медиолатеральное расширение и дорзо-вентральное уменьшение черепа, иными словами, расширение и укорочение лицевого черепа. Наиболее ярко



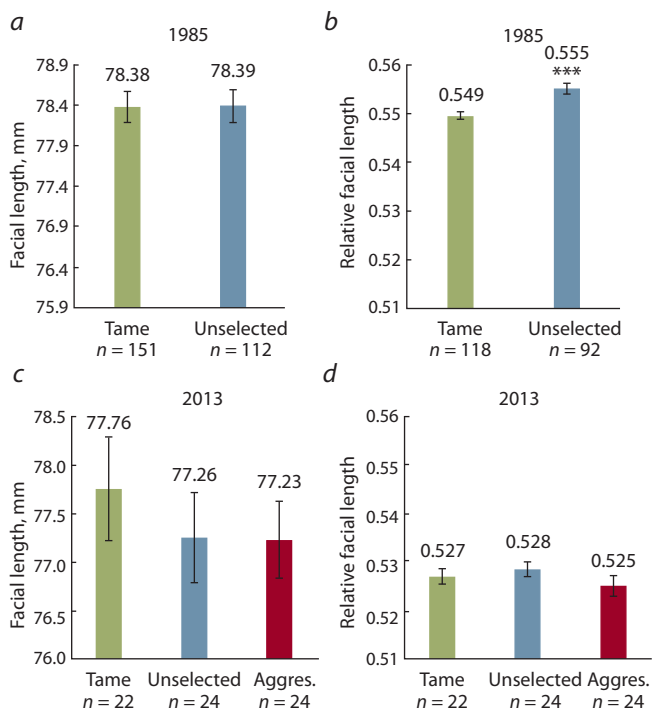
**Fig. 3.** Male fox cranial width measurements ( $M \pm m$ ) in 1985 (a, b) and 2013 (c, d).

(a) Bizygomatic width (absolute value), \*\*\*  $P < 0.001$  versus tame individuals; (b) Relative cranial width (bizygomatic width to condylobasal length ratio), \*  $P < 0.05$  versus tame individuals; (c) Bizygomatic width (absolute value), \*  $P < 0.05$  versus unselected and aggressive individuals, \*\*\*  $P < 0.001$  versus aggressive individuals; (d) Relative cranial width (bizygomatic width to condylobasal length ratio), \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$  versus aggressive individuals.

это демонстрируют собаки и свиньи, которых считают вершиной эволюционных изменений при доместикации.

Проведенный нами сравнительный анализ краниологических параметров у ручных самцов 25-го поколения отбора, рожденных в 1985 г., и лисиц промышленной популяции, специально неселекционируемой по поведению, показал, что ручные лисицы превосходят неручных (контрольных) по абсолютной и относительной скуловой ширине (рис. 3), но уступают им по показателям относительной длины лицевого черепа (рис. 4).

Следует подчеркнуть, что эти данные получены на ручных лисицах 25-го поколения отбора (рожденные в 1985 г.). В качестве контроля использовались лисицы промышленной популяции. Такой же анализ краниологических параметров лисиц был проведен спустя еще 28 поколений отбора на приручаемость, т. е. у ручных лисиц 53-го поколения экспериментальной доместикации, рожденных в 2013 г. К этому времени на экспериментальной звероферме ИЦиГ родилось уже 43-е поколение отбора на агрессивность. Потомки этого поколения тоже были использованы в анализе краниологических параметров. Неожиданным оказалось, что у агрессивных потомков скуловая ширина оказалась достоверно больше, чем у ручных и неселекционированных (см. рис. 3).

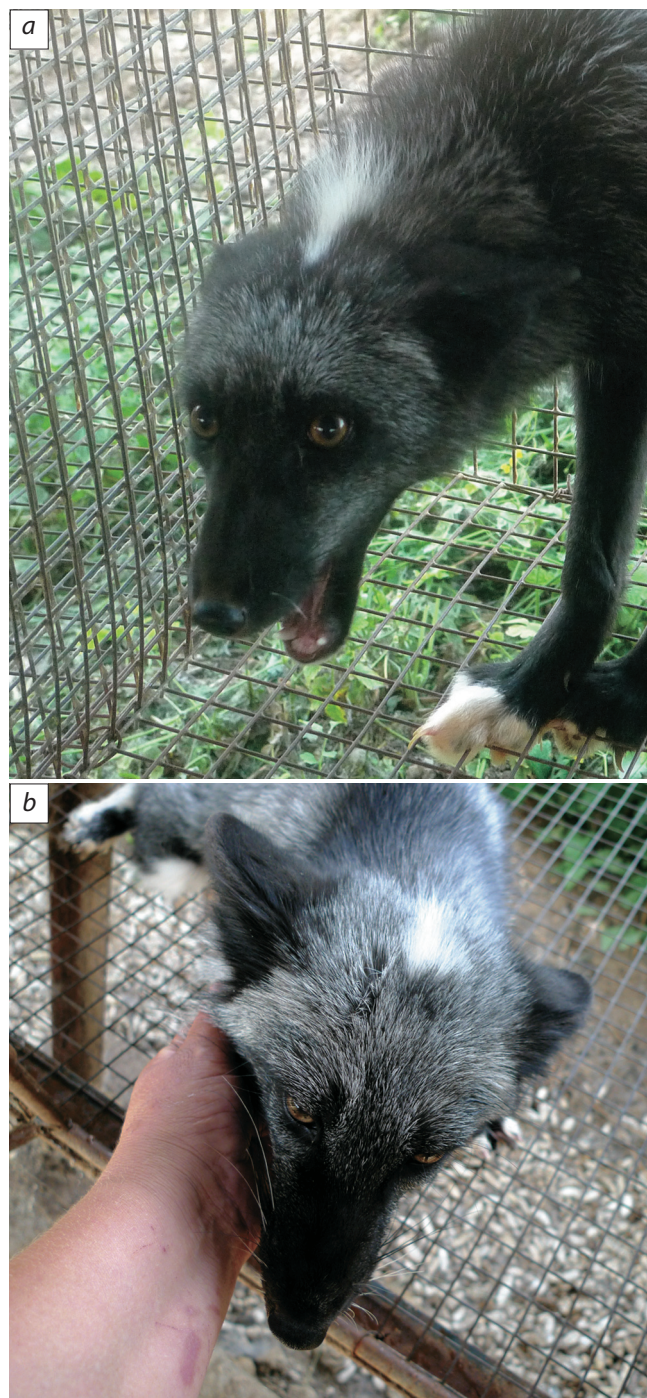


**Fig. 4.** Male fox cranial length measurements ( $M \pm m$ ) in 1985 (a, b) and 2013 (c, d). (a) Facial length (upper teeth-row length, including molars); (b) Relative facial length (upper teeth-row length, including molars, to condylobasal length ratio), \*\*\*  $P < 0.001$  versus tame individuals; (c) Facial length (upper teeth-row length, including molars); (d) Relative facial length (upper teeth-row length, including molars, to condylobasal length ratio) measured.

Что касается относительной длины лицевого черепа, тенденция к ее укорочению наблюдается и у агрессивных лисиц (см. рис. 4). Иными словами, при отборе лисиц на агрессивность наблюдаются сдвиги краниологических параметров, однонаправленные с таковыми у ручных лисиц и других домашних животных.

#### Возникновение простого морфологического маркера отбора

Один из наиболее очевидных простых морфологических маркеров домашних животных – пегости или депигментированные пятна на кожно- меховом покрове. Об этом признаке как специфическом доместикационном изменении писали еще классики доместикации – российский ученый А.Д. Кисловский (1965) и немецкие исследователи W. Herre, M. Rohrs (1973). Появление этого признака можно рассматривать как предварительную ступень эволюционных изменений в условиях одомашнивания, за которой следуют многие другие фенотипические изменения. Для популяции лисиц, селекционируемых на приручаемость, так же как и для некоторых других домашних животных, особенно характерно депигментированное пятно, специфически локализованное на голове – «звездочка» (Belyaev, 1979; Trut, 1988; Трут и др., 2004). У ручных лисиц оно впервые возникло у потомков 10-го поколения отбора в 1969 г. и регулярно возникало в последующих поколениях с частотой  $10^{-2}$ – $10^{-3}$ , т. е. у нескольких особей из каждой сотни или тысячи потомков.



**Fig. 5.** Aggressive (a) and tame (b) foxes with specific Star depigmentation.

Photo by (a) I. Pivovarova and (b) A. Vladimirova.

Несмотря на то что депигментированные пятна у домашних животных традиционно рассматриваются как признак, индуцированный вектором отбора на ручное поведение, специфическая пегость – «звездочка», характерная для селекционируемых на доместикацию лисиц, *de novo* возникает с такой же частотой ( $10^{-2}$ – $10^{-3}$ ) почти в каждом поколении агрессивных лисиц. Иными словами, и этот простой морфологический маркер тоже трудно рассматривать как маркер ручного поведения (рис. 5).



## К интерпретации коррелированных последствий отбора на агрессивность

Параллельный характер фенотипических изменений у лисиц при отборе на приручаемость и агрессивность интригует в высшей степени. На основе некоторых теоретических рассуждений и экспериментальных данных давно сложилось представление, что параллельный характер морфофизиологических изменений домашних животных является результатом отбора одного и того же направления – на социальную адаптацию к человеку, или доместикацию. Такой отбор действует на разных этапах доместикации в разных формах – в форме естественного, искусственного бессознательного и, наконец, искусственного, сознательно направленного на успешность доместикации (Кисловский, 1965).

Наша работа с лисицами поставила принципиальный вопрос – о природе гомологичных фенотипических изменений при отборе противоположного направления – не на доместикацию, т. е. элиминацию агрессивных реакций дикости, а на их усиление.

Безусловно, одни и те же фенотипические изменения могут быть вызваны разными онтогенетическими, физиологическими и молекулярно-генетическими механизмами. Не вызывает сомнения также и то, что высокие темпы возникновения фенотипической изменчивости, особенно на самых ранних этапах исторической и особенно экспериментальной доместикации, не могут быть удовлетворительно объяснены такими традиционными генетическими механизмами, как генетический дрейф и гомологичные мутации гомологичных генов (Кисловский, 1965; Беляев, 1979; Трут и др., 2004; Trut et al., 2012). Вероятнее всего, как у ручных, так и у агрессивных лисиц из экспериментальной популяции изменчивость могла возникать из предсуществующей в предковых популяциях вариации. Эта вариация могла быть общей для родоначальников и ручной, и агрессивной субпопуляции и существовать у них в скрытом от фенотипического проявления состоянии.

Но если это так, то что же приводит к проявлению в фенотипе гомологичной, скрытой изменчивости у ручных и агрессивных лисиц? Уместно здесь вспомнить отмечаемые многими генетико-эволюционные последствия любого отбора. По какому бы признаку ни проводился отбор, он не только изменяет значения этого признака, но и неизбежно разрушает генетический гомеостазис и корреляционные системы, регулирующие и стабилизирующие развитие нормального стандартного фенотипа. Это может привести к вскрытию на уровне фенотипа некоторых генетических резервов. В этом состоит одно из классических положений теории стабилизирующего отбора Шмальгаузена (1968) и теории генетического гомеостазиса Лернера (Lerner, 1954). В то же время давно отмечалось, что, поскольку каждая популяция имеет собственную эволюционную историю, а значит, и уникальный генофонд, коррелированные последствия любого отбора в некоторой степени уникальны. В таком случае возникает вопрос, почему разнонаправленный селекционный сдвиг в поведенческом фенотипе, который, надо думать, детерминируется эффектами разных аллелей, может быть связан с удивительно сходным характером коррелированных фенотипических ответов?

Ранее было показано, что при отборе на ручное поведение как у лисиц, так и у другого объекта экспериментальной доместикации – крыс, произошло существенное снижение стресс-реактивности (Науменко и др., 1971; Дыгало и др., 1985; Оськина и др., 2008). Этому Д.К. Беляев отводил большое значение в объяснении изменений поведения как при экспериментальной, так и при исторической доместикации. Однако в 70-х поколениях отбора крыс на агрессивность у них произошло резкое снижение стресс-реактивности, сопоставимое с таковым у ручных крыс, при сохранении ими агрессивной реакции на человека (Прасолова и др., 2014; Гербек и др., 2016). Вероятно, компромиссом между искусственным отбором на агрессию к человеку и стрессуемостью, с одной стороны, и естественным отбором на адаптацию к условиям содержания в клетке и частому контакту с человеком, с другой, стал отбор только на демонстрацию атаки без повышенного стресса (Кожемякина и др., 2016). Однако коррелированные изменения у агрессивных лисиц едва ли можно связать со снижением стресса, так как кортизоловый стресс-ответ у них по-прежнему выше, чем у ручных и даже чем у неселекционированных животных (Антонов и др., неопубл. данные).

Генетическая структура социального поведения животных, являющегося главной мишенью отбора в условиях доместикации, довольно сложная. Возможно, небольшую ясность могут внести некоторые данные, касающиеся молекулярно-генетического уровня регуляции поведенческих фенотипов. Так, идентифицировано восемь статистически подтвержденных локусов, детерминирующих поведенческие различия между ручными и агрессивными лисицами. Более того, некоторые из них, как отмечено выше, находятся в эпистатических парах (Nelson et al., 2017).

В этой связи интересно отметить, что некоторые поведенческие параметры, специфично проявляемые (например, при тактильном контакте с экспериментатором) либо только ручными, либо только агрессивными лисицами, картированы в одних и тех же регионах генома лисицы на первой (VVU1) и пятой (VVU5) хромосомах (Nelson et al., 2017). Можно предположить, что эти регионы вовлекаются не только в разные метаболические пути, ведущие к формированию разного поведения, но и в общие пути, ведущие к формированию одних и тех же морфологических фенотипов.

## Acknowledgments

This work was supported by the Russian Science Foundation, project 16-14-10216.

## Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

## References

- Albert F.W., Carlborg Ö., Plyusnina I., Besnier F., Hedwig D., Lautenschläger S., Lorenz D., McIntosh J., Neumann C., Richter H., Zeising C., Kozhemyakina R., Shchepina O., Kratzsch J., Trut L., Teupser D., Thiery J., Schöneberg T., Anderson L., Pääbo S. Genetic architecture of tameness in a rat model of animal domestication. *Genetics*. 2009;182(2):541-554.

- Belyaev D.K. On some problems of correlative variability and their implications for the theory of animal evolution and selection. *Izvestiya SO AN SSSR = Proceedings of the Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences*. 1962;10:111-124. (in Russian)
- Belyaev D.K. Domestication of animals. *Sci. J.* 1969;5:47-52.
- Belyaev D.K. Geneticheskie aspekty domestikatsii zhivotnykh [Genetic aspects of animal domestication]. *Problemy domestikatsii zhivotnykh i rasteniy [Problems of Animal and Plant Domestication]*. Moscow: Nauka Publ., 1972. (in Russian)
- Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor in domestication. *J. Hered.* 1979;70:301-308.
- Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor of variability in animal domestication. *Priroda = Nature (Moscow)*. 1979;2:36-45. (in Russian)
- Belyaev D.K., Trut L.N. Reorganization of the seasonal rhythm of reproduction in silver black foxes during selection for the capacity to domestication. *Zhurnal obshchey biologii = Journal of General Biology*. 1983;54(6):739-752. (in Russian)
- Belyaev D.K., Trut L.N. Konvergentnyy kharakter formoobrazovaniya i kontseptsiya destabiliziruyushchego otbora [Convergent morphogenesis and the concept of destabilizing selection]. *Vavilovskoe nasledie v sovremennoy biologii [Vavilov's Heritage in Modern Biology]*. Moscow: Nauka Publ., 1989. (in Russian)
- Clutton-Brock J. *Origins of the dog: domestication and early history. The Domestic Dog: Its Evolution, Behavior and Interactions with People*. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1997;2-19.
- del Solar E. Sexual isolation caused by selection for positive and negative phototaxis and geotaxis in *Drosophila pseudoobscura*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1966;56:484-487.
- Dygalo N.N., Shishkina G.T., Borodin P.M., Naumenko E.V. Role of the neurochemical systems of the brain in changes in the reactivity of the pituitary-adrenal axis in Norway rats selected for behavior. *Zhurnal evolyutsionnoy biokhimii i fiziologii = Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 1985;21(4):342. (in Russian)
- Evin A., Dobney K., Schafberg R., Owen J., Vidarsdottir U.S., Larson G., Cucchi T. Phenotype and animal domestication: A study of dental variation between domestic, wild, captive, hybrid and insular *Sus scrofa*. *BMC Evol. Biology*. 2015;15:6.
- Herbeck Yu.E., Amelkina O.A., Konoshenko M.Yu., Shikhevich S.G., Gulevich R.G., Kozhemyakina R.V., Plyusnina I.Z., Oskina I.N. Effects of neonatal handling on behavior and stress-response in rats selected for reaction towards humans. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(2):145-154. (in Russian)
- Herre W.K., Rohrs M. *Haustiere – Zoologisch Gesehen*. Jena: Fisher, 1973.
- Kislovsky D.A. Problema ovladeniya protsessom evolyutsii domashnikh zhivotnykh. *Izbr. soch [The Problem of Controlling the Evolution of Domestic Animals. Selected Works]*. Moscow: Kolos Publ., 1965;121-35. (in Russian)
- Kozhemyakina R.V., Konoshenko M.Yu., Sakharov D.G., Smagin D.A., Markel A.L. Comparative analysis of the behavior of grey rats (*Rattus norvegicus*), wild and subjected to prolonged selection for tame and aggressive behavior, in the open field test. *Zhurnal vysshey nervnoy deyatelnosti im. I.P. Pavlova = I.P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity*. 2016;1:92-102. (in Russian)
- Krushinsky L.V. Formirovanie povedeniya zhivotnykh v norme i patologii [Formation of animal behavior in norm and pathology]. Moscow: Moscow State University Publ., 1960;264. (in Russian)
- Kukekova A.V., Trut L.N., Chase K., Shepeleva D.V., Vladimirova A.V., Kharlamova A.V., Oskina I.N., Stepika A., Klebanov S., Erb H.N., Acland G.M. Measurement of segregating behaviors in experimental silver fox pedigrees. *Behav. Genet.* 2008;38:185-194.
- Lakin G.F. *Biometriya [Biometrics]*. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1980.
- Lerner I.M. *Genetic homeostasis*. London: Oliver and Boyd, 1954.
- Lobashev M.E. *Genetics*. Leningrad: Leningrad Univ. Publ., 1969. (in Russian)
- Naumenko E.V., Trut L.N., Korshunov E.A., Belyaev D.K. Seasonal variation of the adrenal cortex function in silver foxes (*Vulpes fulvus* Desm.). *Doklady AN SSSR = Reports of the Academy of Sciences of the USSR*. 1971;200:1249-1251. (in Russian)
- Nelson R.M., Temnykh S.V., Johnson J.L., Kharlamova A.V., Vladimirova A.V., Gulevich R.G., Shepeleva D.V., Oskina I.N., Acland G.M., Rönnegård L., Trut L.N., Carlborg Ö., Kukekova A.V. Genetics of interactive behavior in silver foxes (*Vulpes vulpes*). *Behav. Genet.* 2017;47(1):88-101.
- Oskina I.N., Herbeck Yu.E., Shikhevich S.G., Plyusnina I.Z., Gulevich R.G. Alterations in the hypothalamus-pituitary-adrenal and immune systems during selection of animals for tame behavior. *Informatsionnyy vestnik VOGiS = The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeders*. 2008;12(1/2):39-49. (in Russian)
- Popova N.K. From genes to aggressive behavior: the role of serotonergic system. *BioEssays*. 2006;28:495-503.
- Prasolova L.A., Gerbek Yu.E., Gulevich R.G., Shikhevich S.G., Konoshenko M.Yu., Kozhemyakina R.V., Oskina I.N., Plyusnina I.Z. The effects of prolonged selection for behavior on the stress response and activity of the reproductive system of male grey rats (*Rattus norvegicus*). *Russ. J. Genet.* 2014;50(8):846-852. DOI 10.1134/S1022795414080031.
- Pyle D.W. Oviposition site differences in strains of *Drosophila melanogaster* selected for divergent geotactic maze behavior. *Am. Natur.* 1976;110:181-189.
- Schmalhausen I.I. *Fakty evolyutsii. Teoriya stabiliziruyushchego otbora [Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection]*. Moscow: Nauka Publ., 1968. (in Russian)
- Trut L.N. *Genetika i fenogenetika domestikatsionnogo povedeniya [The genetics and phenogenetics of domestic behavior]*. *Voprosy obshchey genetiki. Trudy XIV MGK, Moskva, 1978 g. [Yu.P. Altukhov (Ed.). Problems in general genetics. Proceedings of the XIV international Congress on Genetics. Moscow, 1978]*. Moscow: Nauka Publ., 1981:323-332. (in Russian)
- Trut L.N. The variable rates of evolutionary transformations and their parallelism in terms of destabilizing selection. *J. Anim. Breed. Genet.* 1988;105:81-90.
- Trut L.N. Early canid domestication: farm-fox experiment. *Am. Sci.* 1999;87:160-169.
- Trut L.N. Domestication of animals as the historical process and as the experiment. *Informatsionnyy vestnik VOGiS = The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeders*. 2007;11(2):273-289. (in Russian)
- Trut L.N., Borodin P.M. Behavior formation in some laboratory rodents at early developmental stages under environmental impact. *Uspekhi sovremennoy biologii = Advances in Current Biology*. 1976;82(4):143-145. (in Russian)
- Trut L., Oskina I., Kharlamova A. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *BioEssays*. 2009;31:349-360.
- Trut L., Oskina I., Kharlamova A. Experimental studies of early canid domestication. *The Genetics of the Dog*. 2nd Edn. CAB International, 2012;12-37.
- Trut L.N., Plyusnina I.Z., Oskina I.N. An experiment on fox domestication and debatable issues of evolution of the dog. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 2004;40(6):794-807. (in Russian)
- van Kampen H.S. Violated expectancies: Cause and function of exploration, fear, and aggression. *Behav. Processes*. 2015;117:12-28.
- Watanabe T.K., Anderson W.W. Selection for geotaxis in *Drosophila melanogaster*: Heritability, degree of dominance, and correlated responses to selection. *Behav. Genet.* 1976;6:71-86.
- Wayne R.K. Cranial morphology of domestic and wild canide: the influence of development on morphological change. *Evolution*. 1986;40:243-261.
- Wilkins A.S., Wrangham R.W., Fitch W.T. The “domestication syndrome” in mammals: a unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics. *Genetics*. 2014;197(3):795-808.