

ДОМСТИКАЦИЯ И ХОЗЯЙСТВЕННО ПОЛЕЗНЫЕ ПРИЗНАКИ У ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ

Е.М. Колдаева¹, Н.А. Колдаев²

¹ Министерство сельского хозяйства Российской Федерации, Департамент ветеринарии и животноводства, отдел животноводства, Москва, Россия, e-mail: e.koldaeva@mail.ru;

² Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства им. В.А. Афанасьева, Раменский район Московской обл., пос. Родники, Россия, e-mail: NIPZK@orc.ru

За относительно короткий срок своего существования звероводство как отрасль сельского хозяйства достигло значительных результатов в домстикации пушных зверей. Изучена генетика большинства мутантных типов и создана система обозначения генов, обуславливающих окраску мехового покрова. Показано, что эффективное использование генетического разнообразия находится в прямой зависимости от знания изменчивости и наследования основных хозяйственно полезных признаков пушных зверей. Изучение мирового генетического разнообразия, а также уровня развития основных хозяйственно полезных признаков популяций пушных зверей в хозяйствах России позволит определить эффективные направления селекции зверей, обеспечивающие конкурентоспособность отечественной продукции пушного звероводства.

Введение

Ч. Дарвин был первым натуралистом, который для обоснования и проработки своих теоретических положений обратился к сельскохозяйственной практике. Нужно сказать, что к тому времени Англия выдвинулась в лидеры по динамике экономических показателей и, как результат, стала передовой сельскохозяйственной страной мира (Maddison, 1982; Колпаков, 2006). Уже тогда за производителей выдающихся пород животных заводчики платили баснословные цены: так, знаменитый английский селекционер-животновод Р. Бэквэлл за предоставление на сезон (для улучшения стада) племенного барана выведенной им новолейстерской породы получал большие суммы. Стоимость же отдельного производителя достигала вообще невиданных в истории животноводства размеров.

Селекция во времена Дарвина уже становится выгодным коммерческим делом, о чем Дарвин в «Происхождении видов ...» пишет: «Результаты, достигнутые английскими животноводцами, всего лучше доказываются громадными ценами, уплачиваемыми за животных с хорошей ро-

дословной» (Дарвин, 1991, С. 41). Под впечатлением увиденного на ежегодных английских сельскохозяйственных выставках и поражаясь результатам работы селекционеров по созданию удивительных пород домашних животных, Дарвин с восхищением говорит: «Кажется, будто они сначала начертили на стене желаемую форму животного, совершенную во всех отношениях, а затем придали ей жизнь» (Дарвин, 1991, С. 41). Дарвин подчеркивает, что материал для отбора, поставляемый изменчивостью при домстикации, настолько богат, что в нем можно найти все, что нужно для определенных условий. Далее он продолжает: «Юатт говорит о принципе отбора как о средстве, позволяющем животноводу не только модифицировать черты своего стада, но и совершенно изменить его. Это волшебный жезл, при помощи которого он вызывает к жизни любые желательные формы...» (Дарвин, 1991, С. 41).

И видимо, не случайно замечательный зоотехник и отечественный классик теории селекции животных П.Н. Кулешов еще в 1932 г. по этому поводу писал: «Решительное привлечение дарвинизма в качестве основного принципа

построения системы племенного дела должно дать результаты, которые нам сейчас так необходимы».

Это замечание остается актуальным и для новой, созданной в двадцатом столетии, отрасли животноводства – клеточного пушного звероводства. При этом американские норки (*Mustela vison* Schreber, 1777), голубые песцы (*Alopex lagopus* Linnaeus, 1858), серебристо-черные лисы (*Vulpes fulvus* Desm.), соболя (*Martes zibellina* Linnaeus, 1858), нутрии (*Myocastor coipus* Molina, 1782) самый жесткий и строгий путь domestikации прошли на начальных этапах – при отлове их в дикой природе, пленении и перемещении в антропогенную среду. Оказавшись от человека на расстоянии его вытянутой руки, пушные звери, вернее отловленные в дикой природе их предки, попали под сильнейшее давление естественного отбора в условиях domestikации. Среди них в ряду поколений начал действовать отбор на стрессоустойчивость, генетическую адаптацию к условиям пленения, способность давать потомство в неволе. Характеризуя этот наиболее трудный и сложный этап domestikации, Ч. Дарвин в своем труде «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания» указывает: «Одно из главных условий одомашнивания – это полная плодовитость в неволе при изменении условий жизни» (Дарвин, 1928, С. 339).

Впервые на то, что стресс выполняет роль своеобразного посредника между средой и генотипом, еще в 1970-х гг. обратил самое серьезное внимание Д.К. Беляев в работах, посвященных изучению дестабилизирующих эффектов отбора на стрессоустойчивость, ставя проблему взаимосвязи двух коренных вопросов эволюции домашних животных – отбора и изменчивости – в условиях стресса и, прежде всего, психоэмоционального стресса в процессе domestikации (Беляев, 1972, 1974, 1979б, 1983; Belyaev, Vorodin, 1982).

В условиях промышленного разведения на специализированных зверофермах, сопровождающегося стихийным отбором на стрессоустойчивость, у всех видов пушных зверей уже на начальных стадиях одомашнивания произошли изменения поведенческих реакций, изменения морфологического и функционального характера. К примеру, у американских

норок в условиях domestikации при сравнении их с дикими сородичами изменился уровень общей теплопродукции, повысился ритм дыхания и сердечной деятельности в покое, они утратили свойственную диким родоначальникам адаптацию сердечной мышцы к нырянию (Макридина, 1967; Галанцев и др., 1969; Гуляева, 1974; Сегаль, 1975; Галанцев, 1977). Подобные domestikационные преобразования зафиксированы и у других животных, которые в естественной среде обитания ведут полуводный образ жизни, например, у нутрий. Домestikационные преобразования у другого объекта пушного звероводства – песцов – привели к изменениям у них не только костно-суставного аппарата, но и внутрикостного кровообращения (Слесаренко, 1984).

Продолжающийся на промышленных зверофермах процесс domestikации сопровождается постепенной перестройкой типа высшей нервной деятельности пушных зверей. Животные стали менее возбудимыми, сократилось количество злобных животных и увеличилось количество спокойных. Произошло значительное угасание оборонительного и хищнического рефлексов (Беляев, Трут, 1964а, б, 1982, 1983; Афанасьев, 1968; Беляев, 1968, 1970, 1972, 1974, 1979а, 1981, 1983; Ильина, Кузнецов, 1983).

В клеточных условиях многие факторы, влияющие на сохранение вида, утратили свое значение, и увеличение численности популяций пушных зверей ничем не ограничивается. Более того, искусственный отбор направлен на повышение воспроизводительной способности пушных зверей. Поэтому domestikация затронула и систему размножения. Установлено, например, что у дикой норки половая охота наступает всего один, реже два раза за период гона, в то время как у клеточной норки количество охот за период течки бывает не менее 2–3, а иногда и более (Терновская, Беляев, 1970).

Но главное то, что в процессе domestikации изменился вектор отбора. Если естественный отбор всегда направлен на увеличение приспособленности как отдельной особи, так и всей популяции в целом, то искусственный отбор выводит признаки за пределы биологического оптимума, – в условиях клеточного разведения отбираются фенотипы, наиболее ценные с точки зрения хозяйственной полезности. Одним из

таких основных хозяйственно полезных признаков у пушных зверей является окраска волосяного покрова, и в особенности возникновение *de novo* окрасочных мутаций. Здесь, конечно, нужно иметь в виду, что в условиях фермерского разведения зверей вследствие ограничения свободы скрещивания, дрейфа генов и определенной доли инбридинга многие рецессивные мутации, доставленные под покровом стандартного фенотипа на фермы из природных популяций, где они возникли в ходе естественного мутационного процесса, «огомозиготились» и «вышли в фенотип». Кроме того, в условиях промышленной domestikации у всех пушных зверей зарегистрирована высокая частота возникновения *de novo* доминантных и полудоминантных мутаций окраски меха. Возникшие несвойственные диким предковым формам окрасочные новшества были использованы при искусственном отборе, они стали предметом целенаправленной селекции и быстро приобрели коммерческое значение (Беляев, 1948а).

Еще не до конца выяснены причины еще одного удивительного domestikационного явления, которое носит название *гомологичная изменчивость*. Суть ее в том, что в ходе одомашнивания животных изменяются в основном одни и те же признаки, причем изменяются одинаково, канализированно – в одном направлении; хотя сами животные, как нельзя более разнятся между собой, принадлежа не только к разным видам и разным отрядам (хищников, копытных, грызунов, зайцеобразных), но и к разным классам (млекопитающих и птиц)(рис. 1).



Рис. 1. Развитие при domestikации животных разных таксономических рангов гомологичных признаков в раскраске волосяного покрова.

Ученые прибегают к помощи всесильной генетики, но даже изученные ныне генетические механизмы не в состоянии пока однозначно ответить на вопросы: почему столь высоки темпы изменения домашних животных, откуда такое невообразимое количество их пород? Вопросы остаются все еще открытыми, хотя в свое время именно они привлекли внимание Ч. Дарвина и послужили одним из стимулов к созданию теории естественного отбора.

Отдельные эффекты domestikации у пушных зверей в ходе их разведения на промышленных зверофермах

Появление аллелизма в окраске мехового покрова. В результате повышенного темпа мутирования в условиях domestikации у разных видов пушных зверей в различных локусах генома, затрагивающих окраску меха, возник множественный аллелизм (рис. 2–4). Примером может служить возникновение у норок иерархии доминирования в локусе «крестовка» ($S^H > S^K > S > S^R > +$); в локусе «хедлунд» ($+ > h^s > h$); в локусе «platinum» ($+ > p^s > p$); в локусе «мойл» ($+ > m^s > m$); в локусе «орхид» ($+ > k^o > k$).

На основе возникновения серии множественных аллелей в локусе «соклот» ($+ > t^s > t^p > t^w > t^n$) финские звероводы создали массивы норок с окрасками: коричневые, голубовато-бежевые (жемчужные), паломино, кремовые, близкие к белым. При этом наибольшее распространение получили светло-коричневые норки окраски соклотпастель (получившие также названия финляндия-топаз, даун). В нашей стране замечательное стадо голубовато-бежевых соклотпастель серебристых норок ($t^s t^s bb pp$), получивших торговое название платиновый топаз, отличающихся высокой плодовитостью и близких по окраске к лучшим цветам жемчуга, создано селекционерами в племзаводе «Судиславский» Костромской области.

В 1930-е гг. началось разведение ранее неизвестных мутантных форм лисиц, генетику которых изучали специалисты разных стран (Ильина, 1934, 1935; Mohr, Tuff, 1939; Беляев, 1940, 1947, 1948б, 1951; Holdane, 1942; Ромашев, Ильина, 1943; Cole, Shackelford, 1943; Bowness, 1944а, б, 1945; Caisley, 1947; Johansson, 1947; Вахрамеев, Беляев, 1948; Shackelford, 1948,



Рис. 2. Возникновение серии множественных аллелей у американской норки в локусе «крестовка».



Рис. 3. Возникновение серии множественных аллелей у американской норки в локусе «белая-хедлюнд».

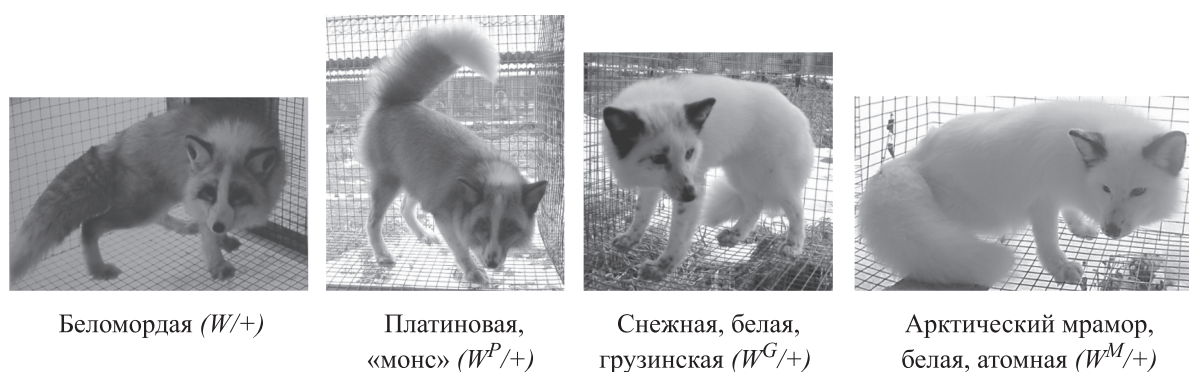


Рис. 4. Серия множественных аллелей, возникшая в ходе domestikации у серебристо-черной лисицы.

1949а; Беляев, Повецкий, 1949; Johansson, 1960; Shiota, 1962; Беляев, Куличков, 1968; Belyaev et al., 1981; Borodin, 1981; Бородин, 1982; Shackelford, 1982; Ness et al., 1983, 1988; Nes, Fougner, 1986; Милованов, 2000) (рис. 4).

Сублетальные и летальные мутации, затрагивающие окраску волосяного покрова. У самых разных видов было найдено и изучено множество летальных и сублетальных мутаций. Швейцарский эмбриогенетик Э. Хадорн посвятил изучению летальных мутаций специ-

альную книгу «Генетика развития и летальные факторы» («Developmental genetics and lethal factors»), изданную в 1955, 1961, 1986 гг. В ней он проанализировал, как изучение действия леталей помогает раскрыть смысл ряда основных понятий в генетике развития: генной плейотропии, критических периодов онтогенеза, транс-детерминации, детерминации, дифференциации (Hadam, 1986; Соколова, 1998).

Как правило, мутации в большей или меньшей степени снижают приспособленность ор-

ганизмов. В молекулярной генетике различают *мутации допустимые*, т. е. мутации, в результате которых происходят изменения аминокислотного состава в боковых цепях молекул, что приводит к резким нарушениям структуры всей молекулы – ее конформации, структуры активных центров и т. п., и *мутации запрещенные*, вызывающие утрату белком его функционального значения. Такие мутации часто оказываются летальными или сублетальными.

Большинство возникших *de novo* мутаций окраски волосяного покрова у пушных зверей в ходе их промышленной domestikации характеризовались отрицательными плеiotропными эффектами летального и сублетального действия на развитие жизненно важных систем организма: носители этих мутаций значительно уступали животным стандартной окраски по основным хозяйственно полезным признакам, как правило, были меньшего размера и отличались низкими показателями воспроизводства

и низкими качествами в развитии волосяного покрова. В основном отрицательное влияние мутантных генов окраски сказывалось на развитии слуха, зрения, центральной нервной системы, функции размножения (табл. 1).

Например, у самок песцов, несущих мутацию окраски «тень» ($S/+$), были выявлены достоверные различия по абсолютной и относительной массе яичников в 6-месячном возрасте по сравнению с нормальными немутантными сверстницами (Вальтман, 1983).

У самцов лисиц, гомозиготных по гену окраски «звездочка» (S/S), часто наблюдается крипторхизм (Беляев, 1979а, б), самки песцов, гомозиготные по гену окраски сонлиблес (T/T), отличаются поздней половой зрелостью и способны к плодотворным спариваниям только с 2-летнего возраста (Nes *et al.*, 1988).

Белая грузинская мутация у лисиц (W^G) оказалась эмбриональной леталью (Беляев и др., 1973), но свой смертельный удар она наносит

Таблица 1

Плейотропное летальное и сублетальное действие генов, затрагивающих окраску меха у разных видов пушных зверей

Вид	Гены с различными плеiotропными эффектами, затрагивающие окраску меха				Гетерохромизм радужной оболочки глаз
	Летальность гомозигот	Недоразвитие			
		половой системы	органов слуха	органов зрения	
Норка	S^H/S^H S^K/S^K V/V W^F/W^F E/E	$S^H/+$ W/W	h/h	–	–
Лисица	W/W W^P/W^P W^G/W^G W^M/W^M	S/S	S/S	–	$W^P/+$ S/S
Песец	S/S S^W/S^W S^H/S^H S^J/S^J	T/T	–	T/T	$S/+$ $S^W/+$ $S^H/+$ $S^J/+$ $T/+$
Нутрия	W/W V/V	h/h	–	h/h	–
Енотовидная собака	W/W	–	–	–	–
Шиншилла	W/W Bl/Bl	–	–	c^n/c^n	–

еще на доимплантационных стадиях, тогда как аллельная ей мутация *платиновая* (W^p) (Kolstad, 1954) – на постимплантационных. В эксперименте, проведенном в Институте цитологии и генетики СО РАН с помощью дополнительного освещения самок во время беременности, губительное действие доминантной летали удалось сдвинуть на более поздние постнатальные этапы онтогенеза; гомозиготы (W^G/W^G) преодолевали имплантационный барьер и стали рождаться (хотя все же в основной массе они гибли в постнатальном 2–3-месячном возрасте). Из всех родившихся гомозиготных щенков (W^G/W^G) удалось выжить лишь одной самке. Она не только выжила, но и дала потомство, что в последующем генетическом анализе подтвердило ее гомозиготность (Беляев и др., 1973; Belyaev *et al.*, 1975). А ведь знаменитый исследователь леталей Э. Хадорн постоянно мучился вопросами: почему у гомозигот по леталю останавливается развитие и можно ли мутантов спасти от гибели (Hadorn, 1986). Эффект преодоления летального барьера в эксперименте Д.К. Беляева осуществлялся через гормоны желтого тела, так как свет действует на интенсивность их синтеза.

Подобное ослабление действия летали через «световую подкормку» было проделано и на норках мутации *шэдоу* (S^H). В дальнейших опытах Д.К. Беляева были получены предположительно гомозиготные белые норчата *шэдоу* (S^H/S^H), но в анализирующих скрещиваниях потомства от них получить не удалось (Беляев, Железова, 1968, 1976). Причины могли крыться в анатомической аномалии детородных органов у гомозиготных самок *шэдоу* (S^H/S^H) – ведь даже в гетерозиготном состоянии ген окраски меха у этих норок ($S^H/+$) очень часто вызывает недоразвитие половой системы (Nes, 1965).

У норок ген *стюарт* в гомозиготном состоянии (W/W) приводит к стерильности самцов и в большинстве случаев к бесплодию самок. Бесплодие самок обусловлено, в основном, недоразвитием матки и яичников (Беляев, Железова, 1968). У директиссивных норок сапфир (a/a p/p) и моноректиссивных норок белая-хедлюнд (h/h) по сравнению со стандартными норками ($+/+$) отмечены повышенная эмбриональная и постэмбриональная смертность, более позднее развитие половой активности, меньшее число

периодов охоты, удлинение диапаузы (Евсиков, 1965; Беляев, Евсиков, 1967). Летальным эффектом обладает у норок и аллель *карельская пестрая* (S^K) из серии аллелей локуса «крестовка» (S). Летальный эффект у гомозигот S^K/S^K наступает в неонатальный период – через месяц после рождения у норчат развивается поражение паренхиматозных органов, главным образом, печени.

В 1963 г. Дж. Пэдджет открыл, что у норок алеутской окраски с генотипом a/a оболочки гранул в лейкоцитах так же патологически изменены, как у детей больных синдромом Хедяка-Хигаси (Лидер, 1968; Padget, 1979). Но вот какая вещь: сублетальный эффект гомозиготного состояния гена алеутской окраски (a/a), как правило, в гетерозиготном состоянии ($a/+$) дает прямо противоположный эффект сверхдоминирования или моногенного гетерозиса, вызывая повышение плодовитости и общей жизнеспособности (Беляев, Евсиков, 1968; Беляев и др., 1968). По этой причине в настоящее время алеутская норка в зверохозяйствах в чисто гомозиготном (a/a) разведении практически не используется, но, как бы в компенсацию своих слабых генетических сторон, она дает в комбинативных скрещиваниях с другими мутациями много интересных по красоте меха вариаций:

- aa pp – сапфир
- aa bb – эрик
- aa ii – сапфир имперский
- aa rr – примроза
- aa kk – ампалоалеутская
- aa qq – кобальталеутская
- aa mm – лаванда
- aa $t^s t^s$ – соклотлаванда
- aa $t^p t^p$ – пурпурная
- aa $p^s p^s$ – голубой ирис
- aa $m^c m^c$ – камеоалеутская
- aa $t^w t^w$ – финлавандовая
- aa pp $S/+$ – крестовка сапфир
- aa pp bb – зимняя голубая
- aa pp kk – перл
- aa qq mm – прелесть
- aa pp mm – фиолет
- aa kk mm – ампаломойлалеутская
- aa pp rr – хоуп, янтарьсапфир
- aa kk $p^s p^s$ – ампалоалеутская стальная
- aa rr $p^s p^s$ – капуциновая
- aa pp $t^w t^w$ – финвиолет

aa pp m^cm^c – камеосапфир
aa pp WW – арктиксапфир
aa pp Ff – боссапфир
aa m^cm^c Ff – боскамеоалеутская
aa pp kk Ff – босжемчужная
aa pp mcmFf^c – боскамеоапфир
aa pp mm Ff – босмойлсапфир
aa pp mm rr – розовая
aa pp bb t^st^s – соклот зимняя голубая.

Мутации окраски, обладающие рецессивным летальным эффектом, снижающим плодовитость самок при их разведении «в себе», обнаружены у всех видов пушных зверей.

Анализ показал, что на первом этапе доместикации практически все мутантные и комбинативные типы норок значительно уступали норкам стандартной окраски по воспроизводительной способности (табл. 2).

Однако, несмотря на достаточно низкие коэффициенты наследуемости признаков, обуславливающих воспроизводительную способность, длительный целенаправленный отбор, как показывают данные табл. 2, оказался достаточно успешным, что позволило существенно повысить воспроизводительную способность норок. Например, значительно увеличилась плодовитость и количество зарегистрированных щенков на самку у норок окраски сапфир (*a/a p/p*), несущих в гомозиготном состоянии

сублеталь *a/a*, и у норок окраски белая-хедлюнд (*h/h*), у которых помимо наследственной глухоты на ранней стадии доместикации был установлен отрицательный плейотропный эффект на воспроизводительную способность. Но, как показывают данные той же табл. 2, через 40 лет интенсивного отбора на звероводческих фермах России стандартные норки (+/+), не отягощенные грузом дефектных мутаций, имевшие на первых этапах доместикации норок наилучшие показатели размножения, утратили свое лидерство. Это позволяет сделать вывод, что в результате длительной селекции ген мутантной окраски меха перестает быть фактором, снижающим показатели воспроизводства (Колдаева, 2004, 2005).

Здесь нам нужно еще раз вспомнить швейцарского эмбриогенетика Э. Хадорна, посвятившего себя поиску средств, если не нейтрализации, то хотя бы по ослаблению летального или сублетального действия дефектных генов, и открывшего в 1960-е гг. в своих изысканиях загадочный до сих пор эффект трансдетерминации, образно выражаясь, – перепрограммирования сублетального онтогенеза (Hadorn, 1986; Соколова, 1998).

Аналогичный эффект был получен по песцам, также имеющим мутантные гены, затрагивающие окраску меха. Разводимые на зверофермах России и за рубежом песцы

Таблица 2

Плейотропные эффекты мутаций, затрагивающих окраску меха у американской норки на воспроизводительную способность

Фенотип	Генотип	Зарегистрировано щенков на основную самку*		
		1965 г.	1985 г.	2005 г.
Стандарт	+/+	4,7	4,8	5,1
Пастель	<i>b/b</i>	4,2	5,0	5,4
Американское паломино	<i>k/k</i>	4,2	5,0	5,5
Серебристо-голубая	<i>p/p</i>	4,4	5,1	5,2
Белая-хедлюнд	<i>h/h</i>	3,8	4,5	5,2
Сапфир	<i>a/a p/p</i>	3,4	4,4	5,0
Жемчуг	<i>k/k p/p</i>	3,7	5,3	5,0
Финский топаз	<i>t^s/t^s b/b</i>	4,1	5,1	4,8

* Самка промышленной популяции пушных зверей, имевшаяся на начало производственного года и принимавшая участие в воспроизводстве.

являются потомками отловленных на воле голубых песцов (*Alopex lagopus* Linnaeus, 1858). Дизруптивным отбором в условиях domestikации из них были созданы отличающиеся по окраске и структуре опушения две формы – серебристые и вуалевые песцы. Общая окраска меха серебристых песцов – серая, различной интенсивности. Окраска вуалевых песцов отличается более светлой окраской пухового волоса. Домestikация в условиях промышленного разведения индуцировала получение у песцов целого ряда мутаций, затрагивающих окраску меха. В основном это доминантные и полудоминантные мутации, обуславливающие осветление общей окраски и развитие белой пятнистости. Все эти мутантные формы фенотипически сходны и отличаются между собой лишь интенсивностью окраски и степенью развития белой пятнистости. Доминантные мутации окраски песцов: «тьень» (S^+), «голубая звезда» (S^g /+) и «хауген платина» (S^h /+) – входят в одну серию множественных аллелей (Ness *et al.*, 1988).

20–30 лет назад нормальные серебристые песцы значительно превосходили по воспроизводительной способности песцов мутантных цветовых типов, особенно песцов «тьень» (S^+). Так, среднее количество щенков, зарегистрированных на одну основную самку, у серебристых песцов составляло 9–10, у вуалевых – 8–8,5, а у песцов «тьень» – лишь 5–6 щенков. Однако в результате селекции на увеличение плодовитости воспроизводительная способность самок песцов «тьень» (S^+) за последние 20 лет значительно повысилась и по результатам размножения не отличается от вуалевых самок. Так, в 2003 г. средний выход молодняка на самку «тьень» и вуалевую составил 8,1 (Колдаева, 2005, С. 10). По данным за 2005 г. количество щенков, зарегистрированных на одну основную самку, на звероводческих фермах России у серебристых песцов составило более 9, а у вуалевых и «тьень» – вплотную приблизилось к 9. В результате интенсивной и длительной селекционной работы различия по воспроизводительной способности между разными мутантными формами песцов существенно меньше, чем между отдельными звероводческими фермами, специализирующимися на разведении песцов.

За 70 лет клеточного разведения потенци-

альная плодовитость серебристо-черных лисиц увеличилась с 4,9 до 8,0 щенков. У лисиц мутантных типов окраски она в расчете на одну основную самку на 1–2 щенка ниже (Чекалова, 2002). Несколько уступающая серебристо-черным лисицам воспроизводительная способность цветных лисиц обусловлена более низкими по этому показателю требованиями при отборе, так как поголовье цветных лисиц в настоящее время пока чрезвычайно мало и в первую очередь предпочтение отдаётся его накоплению, а не отбору по плодовитости.

В итоге промышленной domestikации разных видов пушных зверей показатели размножения увеличились на 15–20 % и составили в 2003 г. в племенных хозяйствах России по норкам – 5,1; песцам – 8,6; лисицам – 4,6 зарегистрированных щенков на одну самку. Это явилось следствием того, что под влиянием искусственного отбора резко снизилось проявление отрицательных плейотропных эффектов дефектных генов и стало возможным успешное разведение мутантных и комбинативных форм по окраске волосяного покрова, которые в естественных условиях не способны нормально существовать (Holdane, 1942).

Изменение размеров тела. Изменчивость у пушных зверей по размеру тела говорит о больших возможностях направленной селекции на увеличение этого показателя. Особенно велика изменчивость по длине и массе тела у норок, песцов и лисиц. Это связано с тем, что именно у этих видов пушных зверей наиболее интенсивно в последние 20–25 лет велась селекция на увеличение размера тела.

Несмотря на существенные колебания величины коэффициентов наследуемости длины и массы тела, эффективность селекции по данным показателям доказана практической селекцией. Причем более эффективна селекция по длине тела. Это установлено при изучении сравнительной эффективности подбора родителей по живой массе и длине тела на норках, лисицах, песцах и соболях.

Так, если в среднем по норкам живая масса самцов составляет 2,5 кг, а самок – 1,5 кг, то отдельные животные достигают живой массы 6 кг самцы и 3,5 кг самки (рис. 5).

Аналогичная ситуация наблюдается у песцов и лисиц. Созданы массивы песцов особо круп-

ного размера, в которых живая масса самцов достигает 15–20 кг.

Целенаправленная селекция на укрупнение способствовала увеличению массы тела у всех видов пушных зверей, особенно у норок. За период промышленной domestikации масса тела норок на зверофермах России увеличилась примерно в 1,5 раза, у песцов на 30–50 %, у лисиц на 25–30 %. В табл. 3 приведены средние



Рис. 5. Рекордный размер шкурки стандартной темно-коричневой норки клеточного разведения (Сайдинов, 2005).

показатели длины и массы тела животных на звероводческих фермах России по состоянию на 2003 г. Но данные размерных показателей отдельных стад пушных зверей показывают, что их потенциал далеко не исчерпан (рис. 5).

Показатели, определяющие размер тела, обусловлены полигенами, и для них свойственна непрерывная изменчивость и аддитивный характер наследования. Несмотря на значительные колебания величины коэффициентов наследуемости длины и массы тела (табл. 4), можно сделать вывод, что эффективная селекция по данным показателям возможна, и селекционная практика хорошо это иллюстрирует. Причем более эффективна селекция по длине тела. Это установлено при изучении сравнительной эффективности подбора родителей по живой массе и длине тела на норках, лисицах, песцах и соболях (Кузнецов и др., 1974; Сырников, Вальтман, 1977а, б; Сырников, 1980; Сергеев, 1988).

Изменение характеристик мехового покрова. В процессе искусственного отбора при промышленной domestikации пушных зверей существенно изменились показатели, характеризующие качество опушения. Генетическое разнообразие пушных зверей по длине, густоте, уравниности и структуре волосяного покрова было использовано человеком для создания консолидированных массивов пушных зверей, существенно отличающихся по этим признакам.

Длина волос – количественный признак, обусловленный полигенами. Коэффициенты наследуемости длины волос колеблются в широких пределах, но в большинстве случаев равны 0,3–0,5, что свидетельствует о значительном генетическом разнообразии.

Таблица 3

Средняя живая масса и длина тела у пушных зверей в 2003 г.

Вид зверей	Живая масса (кг)		Длина тела (см)	
	самки	самцы	самки	самцы
Норка	1,46	2,46	40,1	49,4
Соболь	1,18	1,42	41,6	45,6
Хорь	1,19	2,22	38,8	48,1
Песец	7,32	8,21	67,5	69,8
Лисица	6,05	6,86	69,0	72,5
Енотовидная собака	7,42	7,73	66,4	67,6

Таблица 4
Коэффициенты наследуемости длины
и массы тела у различных видов
пушных зверей

Вид	Коэффициент наследуемости, h^2	
	массы тела	длины тела
Норка	0,3 – 0,4	0,45 – 0,62
Соболь	0,04 – 0,25	0,28 – 0,78
Хорь	0,08 – 0,13	0,18 – 0,45
Песец	0,13 – 0,22	0,19 – 0,50
Лисица	0,16 – 0,25	0,22 – 0,49
Нутрия	0,11 – 0,26	–

Вместе с тем у некоторых видов пушных зверей известны мутантные типы, у которых длина волос обусловлена доминантными или рецессивными генами. Так, у норок известны мутации, обуславливающие значительно большую по сравнению с диким типом длину волос, а также мутации, вызывающие развитие очень коротковолосого опушения (Schackelford, 1949b; Collins, 1967).

У норок, лисиц и песцов созданы популяции, в среднем значительно отличающиеся по длине кроющих волос от диких предков в сторону удлинения или укорочения (табл. 5). Деление пушных зверей на селекционируемые типы по высоте волосяного покрова основано на различиях в длине остевых волос, поскольку именно остевые волосы создают впечатление о высоте волосяного покрова, прикрывая подпушь.

Таблица 5
Селекционируемые типы пушных зверей
по длине кроющих волос в звероводческих
хозяйствах России (мм)

Вид	Коротко- волосый	Средне- волосый	Длинно- волосый
Норка	< 18	19–25	> 25
Песец	< 55	55–65	> 65
Лисица	< 65	65–75	> 75

Заключение

Благодаря доместикационным преобразованиям пушных зверей клеточного раз-

ведения уже в 1968 г. в России стали относить к сельскохозяйственным животным. Начиная с этого времени стали апробироваться и утверждаться породы и внутривидовые типы пушных зверей (Колдаева, 1998, 1999). В настоящее время в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, включены 24 породы и типа норок, 1 – лисиц, 6 – песцов, 2 – соболей, 10 – нутрий, 1 – хорьков и одомашненная форма енотовидных собак (Колдаева и др., 2003).

По состоянию на 2005 г. в России сформированы массивы зверей, отличающиеся по одному или нескольким признакам от известных пород и типов (табл. 6), и при наличии достаточной численности поголовья и определенного уровня развития хозяйственно полезных признаков они могут быть признаны (а некоторые из них в 2006 г. уже признаны) селекционными достижениями и внесены в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию.

Эффект бурного пороодообразования в клеточном пушном звероводстве нарастает, и сам факт результатов селекционных достижений в звероводстве говорит о том, что созданное в настоящее время удивительное разнообразие пушных зверей клеточного разведения, значительно отличающихся от своих предковых в предшествующей эволюционной истории форм, является результатом эволюции пушных зверей по воле человека. Не случайно еще более 30 лет назад Д.К. Беляев прозорливо писал: «Уже в первые годы разведения норок под контролем человека произошла дифференциация этого дикого вида на целый ряд типов, являющихся прообразом будущих пород, отличающихся друг от друга не только по окраске мехового покрова, но и по ряду важных признаков воспроизведения и жизнеспособности.

Полученное уже сейчас разнообразие норок, конечно, не предел; оно, несомненно, будет увеличиваться, с одной стороны, за счет уже известных мутаций, а с другой стороны – за счет вовлечения в селекционный процесс вновь возникающих или вновь выявляемых мутаций» (Беляев, 1972).

Таблица 6

Создаваемые породы и типы пушных зверей (по состоянию на 2005 г.)

Вид	Категория	Название	Оригинатор
Норка	тип	Голубая лаванда	Племзавод «Пушкинский»
		Черный хрусталь*	Институт цитологии и генетики СО РАН
Лисица	тип	Голубой коликотт	Племсовхоз «Салтыковский»
		Салтыковский сапфир	
Песец	тип	Салтыковский серебристый	Племсовхоз «Салтыковский»
		Гагаринский вуалевый	«Гагаринский» звероплемхоз
Хорь	порода	Перламутровая	Племзавод «Новые меха»
		Платиновая	Племзавод «Пушкинский»
Енотовидная собака	порода	Золотистая	Объединение «Северная пушнина»

* В 2006 г. получен патент № 3011 на селекционное достижение «Норки американские (*Mustela vison* Schreber, 1777) «Черный хрусталь»». Авторское свидетельство № 41547 Норки американские «Черный хрусталь».

Литература

- Афанасьев В.А. Изменения пушных зверей под влиянием одомашнивания (Управление звероводством Министерства сельского хозяйства СССР) // Совершенно, посвященное 100-летию выхода в свет книги Чарлза Дарвина «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания» (1968), 18–20 декабря 1968 г. Тез. докл. М: Изд-во МГУ, 1968. С. 23–28.
- Беляев Д.К. Методика племенной работы в Тобольском зверосовхозе // Кролиководство и звероводство. 1940. № 11/12. С. 11–13.
- Беляев Д.К. Изменчивость и наследование серебристости меха у серебристо-черных лисиц: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1947. 135 с.
- Беляев Д.К., Ростовцева Е.Я. Мутации окраски у норки // Каракулеводство и звероводство. 1948а. № 3. С. 63–68.
- Беляев Д.К. Основы племенной работы в лисоводстве // Практика разведения лисиц и основы племенной работы в лисоводстве. М.: Международная книга, 1948б. С. 81–103.
- Беляев Д.К. Творческая роль отбора в возникновении некоторых вариаций окраски у лисиц // Каракулеводство и звероводство. 1951. № 5. С. 55–62.
- Беляев Д.К. Биологические аспекты domestikации животных // Генетика и селекция новых пород сельскохозяйственных животных. Матер. Всесоюз. совещания 24–26 окт. 1968 г., Алма-Ата. Алма-Ата: Наука, 1970. С. 30–44.
- Беляев Д.К. Генетические аспекты domestikации животных. Проблемы domestikации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 39–45.
- Беляев Д.К. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора. История и теория эволюционного учения. Л.: Наука, 1974. С. 76.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при domestikации // Природа. 1979а. № 2. С. 36–45.
- Беляев Д.К. Некоторые генетико-эволюционные аспекты стресса и стрессуемости // Вестник АМН СССР. 1979б. № 7. С. 124–134.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор domestikации // Генетика и благосостояние человечества: Матер. XIV Междунар. генет. конгр. М.: Наука, 1981. С. 53–66.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970 годы) / Ред. С.Р. Микулинский, Ю.И. Полянский. Л.: Наука, 1983. С. 266–277.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И. Генетика плодовитости животных. Сообщение I. Влияние мутаций окраски меха на плодовитость норки // Генетика. 1967. № 2. С. 21–33.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И. Гетерозиготность и ее значение для развития гетерозиса у норки. Гетерозис в животноводстве. Л.: Колос, 1968. С. 70–80.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И., Шумный В.К. Генетико-селекционные аспекты моногибридного гетерозиса // Генетика. 1968. Т. 4. № 12. С. 47–62.
- Беляев Д.К., Железова А.И. Генетика плодовитости животных. II. Некоторые физиологические особенности размножения мутантных норки // Генетика. 1968. Т. 4. № 1. С. 45–58.
- Беляев Д.К., Железова А.И. Опыт экспериментальной регуляции эмбриональной жизнеспособности у норки // Генетика. 1976. Т. 12. № 6.

- С. 55–59.
- Беляев Д.К., Куличков Б.А. Улучшить племенную работу в лисоводстве // Кролиководство и звероводство. 1968. № 5. С. 37–39.
- Беляев Д.К., Повецкий И.Г. К вопросу о предварительном отборе племенного молодняка лисиц // Каракулеводство и звероводство. 1949. № 4. С. 42–45.
- Беляев Д.К., Рувинский А.О., Трут Л.Н. Генетически детерминированная летальность у лисиц и возможность ее преодоления // Генетика. 1973. Т. 9. № 9. С. 71–82.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Поведение и воспроизводительная функция животных, Сообщение I. Корреляция свойств поведения со временем размножения и плодовитостью // Бюл. Московск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 69. 1964а. Вып. 3.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Поведение и воспроизводительная функция животных. Сообщение II. Коррелятивные изменения при селекции на приручаемость // Бюл. Московск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 69. 1964б. Вып. 4.
- 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 у серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* Desm.) в процессе отбора на способность к доместикиации // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 42. № 6. С. 739–752.
- Бородин П.М. Стабильный полиморфизм окраски меха в популяциях красных лисиц Камчатки // Журн. общ. биологии. 1982. № 4. С. 541–543.
- Вальтман Е.М. Изменчивость и наследование признаков, обуславливающих окраску и качество опушения песцов тень вуалевых: Автореф. дис. ... к.с.-х.н. М., 1983. 22 с.
- Вахрамеев К.А., Беляев Д.К. Практика разведения лисиц и основы племенной работы в лисоводстве. М., 1948.
- Галанцев В.П. Эволюция адаптаций ныряющих животных. Л., 1977. 189 с.
- Галанцев В.П., Гуляева Е.П., Макридина К.В. Некоторые морфофизиологические показатели норок и их изменение в результате доместикиации // Вопросы звероводства. Петрозаводск, 1969. С. 10–27.
- Гуляева Е.П. Влияние процесса доместикиации на некоторые экологические показатели норок (*Mustela vison* Sch.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1974. 32 с.
- Дарвин Ч. Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания (1868). Госиздат, 1928. Т. 3. Кн. 2. С. 339.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь: Пер. с шестого издания (Лондон, 1872) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. С.Пб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1991.
- Евсиков В.И. Некоторые вопросы генетики норок: Автореф. дис. ... к.б.н. Новосибирск, 1965. 23 с.
- Ильина Е.Д. Наследование основных окрасок у лисиц // Зоол. журнал. 1934. Т. 13. С. 701–713.
- Ильина Е.Д. Основы генетики и селекции пушных зверей. Главпушнина НКВТ, 1935. 125 с.
- Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1983. 279 с.
- Колдаева Е.М. Салтыковский соболь // Кролиководство и звероводство. 1998. № 5. С. 11.
- Колдаева Е.М. Селекционное достижение Раисинский серебристый песец // Кролиководство и звероводство. 1999. № 2. С. 7.
- Колдаева Е.М., Милованов Л.В., Трапезов О.В. Породы пушных зверей и кроликов. М.: Колос, 2003. 240 с.
- Колдаева Е.М. Генетика и селекция. М.: ФГУП Изд-во «Известия», 2004. 296 с.
- Колдаева Е.М. Научные аспекты совершенствования хозяйственно полезных признаков пушных зверей: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. п. Родники Московской обл., 2005. 48 с.
- Колпаков В.А. Эволюция экономической теории: от А. Смита к неосмитианству // Вопр. философии. 2006. № 11. С. 73–84.
- Кузнецов Г.А., Цепков Н.М., Евреинов А.Г. Наследование норками живого веса при разном типе подбора по размеру (весу) тела. Проблемы пушного звероводства и кролиководства // Научные труды НИИПЗК. 1974. Т. 13. С. 5–8.
- Лидер Р. Родственные болезни животных и человека // Молекулы и клетки. М.: Мир, 1968. Вып. 3. С. 147–157.
- Макридина К.В. Теплопродукция стандартных и цветных норок // Вопр. звероводства. Петрозаводск, 1967. Т. 1. С. 39–46.
- Милованов Л.В. Пионеры лисоводства // Кролиководство и звероводство. 2000. № 2. С. 19–22.
- Ромашев Д.Д., Ильина Е.Д. Наследование основных окрасок у лисиц // Журн. общ. биологии. 1943. Т. 4. № 5. С. 286–312.
- Сайдинов А.В. «Салтыковский» в эпоху перемен // Кролиководство и звероводство. 2005. № 5. С. 2–7.
- Сегаль А.Н. Очерки экологии и физиологии американской норки. Новосибирск: Наука, 1975. 264 с.
- Сергеев Е.Г. Изменчивость и наследование размера тела соболей при селекции на укрупнение: Автореф. дис. канд. с.-х. наук. М., 1988. 22 с.
- Слесаренко Н.А. Морфоадапционные изменения костной системы пушных зверей при клеточном разведении. Механизмы адаптационных реакций

- пушных зверей. Петрозаводск, 1984. С. 69–77.
- Соколова К.Б. Развитие фенотипики в первой половине XX века. М.: Наука, 1998. 160 с.
- Сырников Н.И. Эффективность селекции лисиц на укрупнение по длине тела // Науч. тр. НИИПЗК. 1980. Т. 23. С. 205–210.
- Сырников Н.И., Вальтман Е.М. Сравнительная эффективность оценки молодняка песцов в раннем возрасте по размеру. Проблемы пушного звероводства и кролиководства // Науч. тр. НИИПЗК. 1977а. Т. XV. С. 191–196.
- Сырников Н.И., Вальтман Е.М. Селекция песцов на укрупнение с учетом длины тела и живого веса // Биология и патология клеточных пушных зверей. Киров, 1977б. С. 106.
- Терновская Ю.Г., Беляев Д.К. Скрещивание диких норок с совхозными // Кролиководство и звероводство. 1970. № 3. С. 11–12.
- Чекалова Т.М. Воспроизводительная способность песцов, лисиц, соболей и пути ее увеличения в промышленном звероводстве. М., 2002. 38 с.
- Belyaev D.K., Trut L.N., Ruvinsky A.O. Genetics of the *W* locus in foxes and expression of its lethal effects // J. Hered. 1975. V. 66. P. 331–338.
- Belyaev D.K., Ruvinsky A.O., Trut L.N. Inherited activation-inactivation of the star gene in foxes // J. Hered. 1981. V. 72. P. 267–274.
- Belyaev D.K., Borodin P.M. The influence of stress on variation and its role in evolution // Biol. Zbl. 1982. V. 100. P. 705–714.
- Borodin P.M. Phenotype and gene frequencies in red fox populations of Russian America in 1803–1832 // J. Hered. 1981. V. 72. № 5. P. 343.
- Bowness E.R. The Pearl Platinum Fox // The Black Fox Magazine. 1944a. 28(3). 7 and 16–19, (4), 13 and 22–25.
- Bowness E.R. The Pearl Platinum Fox // Amer. Fur Breeder. 1944b. Nov., 38–44. Dec., 42–44.
- Bowness E.R. The Pearl Platinum Fox // Amer. Fur Breeder. 1945. Jan., 34–36.
- Caisley J.W. New mutation fox has many admirers // The Black Fox Magazine. 1947. 30, 16.
- Cole L.J., Shackelford R.M. White spotting in fox // Amer. Nat. 1943. V. 77. P. 289–321.
- Collins D. Sable mink – revolutionary new high furred mutation // Nat. Fur News. 1967. V. 39. № 8. P. 7–11.
- Hadorn E. Developmental Genetics and Lethal Factors. London: Wilkins, 1986.
- Holdane J.B. The selective elimination of silver foxes in Eastern Canada // J. Genet. 1942. V. 44. P. 296.
- Johansson I. The inheritance of the platinum and white face characters in the fox // Hereditas. 1947. V. 33. P. 152–174.
- Johansson I. Inheritance of the colour phases of ranch bred blue foxes // Hereditas. 1960. V. 46. P. 753–766.
- Kolstad K. The viability of the platinum and the white marked silver fox // Acta Agric. Scand. 1954. V. 4. P. 272–288.
- Maddison A. Phases of Capitalist Development. Oxford, 1982.
- Mohr O.L., Tuff P. The Norwegian platinum fox // J. Hered. 1939. V. 30. P. 277–234.
- Nes N. Abnormalities of the female genital organs in mink heterozygous for the Heggedal factor (shadow factor) // J. Acta Veterin. Scand. 1965. V. 15. P. 65–99.
- Nes N., Lohi O., Olausson A. *et al.* The genetic factors for colour types in ranch bred foxes // J. Acta Agric. Scand. 1983. V. 33. P. 273–280.
- Nes N., Fougner J.A. The arctic marble mutation is allelic to the White Face, Platinum and Georgian White mutations in foxes (*Vulpes vulpes*) // Scientifur. 1986. V. 10. P. 29–32.
- Nes N., Einarsson E., Lohi O. *et al.* Beautiful Fur Animals and Their Colour Genetics. Published by Scientifur. 1988. 271 p.
- Padgett G.A. Chediak-Higashi Syndrome. Spontaneous Animal Models of Human Disease / Eds E.J. Andrews, B.C. Ward, N.H. Altman. N.Y., London, Sydney, San Francisco: Academic Press, 1979. V. 1. 322 p.
- Shackelford R.M. The nature of coat colour difference in mink and foxes // Genetics. 1948. V. 33. P. 311–336.
- Shackelford R.M. Mutation affecting coat colour in ranch bred mink and foxes // Proc. VIII Intern. Congr. Genetics. 1949a. P. 660–661.
- Shackelford R.M. The curly and angora characters in the ranch mink // J. Hered. 1949b. V. 48. № 3. P. 129–132.
- Shackelford R.M. The genetic background of silver and blue fox // Blue Book of Fur Farming. 1982. P. 85–86.
- Shiota G. Inheritance of silver and platinum characters in the fox // Jap. J. Genet. 1962. V. 37. № 248. P. 552.

THE EFFECTS OF DOMESTICATION ON THE FUR ANIMAL PRODUCTION

E.M. Koldaeva¹, N.A. Koldaev²

¹ Ministry of Agriculture of the Russian Federation, Department of Veterinary and Animals Breeding, Moscow, Russia, e-mail: e.koldaeva@mail.ru; ² Institute of Fur-bearing Animals and Rabbits named after V.A. Afanasyev, Russian Academy of Agricultural Sciences, Moscow, Russia, e-mail: NIIPZK@orc.ru

Summary

Fur animals breeding as a part of agriculture is characterized with an intensive process of domestication. The genetics of fur colour types of fur bearing animals also was studied. The knowledge of the genetic variability of qualitative and quantitative characters in fur animals can permit to create new stocks and breeds in special fur farms in Russia.