

**ФЕНОТИПИЧЕСКИЙ ПАРАЛЛЕЛИЗМ
В АБЕРРАЦИЯХ ОКРАСКИ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА
У СЕВЕРНЫХ МОРСКИХ КОТИКОВ (*CALLORHINUS URSINUS*),
АМЕРИКАНСКИХ НОРОК (*MUSTELA VISON*)
И СОБОЛЕЙ (*MARTES ZIBELLINA*)**

С.В. Фомин¹, Н.С. Фомина², О.В. Трапезов³

¹ Вятская государственная сельскохозяйственная академия, Киров, Россия;

² Федеральное государственное учреждение Государственный природный биосферный заповедник «Командорский» им. С.В. Маракова, с. Никольское, Алеутский район, Камчатский край, Россия, e-mail: natsfomina@mail.ru;

³ Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, Новосибирск, e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

Исследовалась частота встречаемости окрасочных aberrаций в популяции северных морских котиков Командорских островов. Зафиксировано присутствие с частотой порядка величин 10^{-4} таких окрасочных aberrаций, как альбинизм, акромеланизм, неспецифические пегости, золотистая окраска, окраска хорькового типа. Установлена фенотипическая схожесть с подобными окрасочными aberrациями у соболей и мутациями окраски у американской норки клеточного разведения. Обсуждается эволюционно-генетический смысл поддержания aberrативного окрасочного полиморфизма в природных популяциях.

Ключевые слова: северный морской котик, *Callorhinus ursinus*, американская норка, *Mustela vison*, соболь, *Martes zibellina*, полиморфизм, изоморфизм, aberrации окраски, фенотипический параллелизм.

И тут случилось чудо. Из-за ближайшего скалистого выступа выплыл белый калан. Не поверив глазам, я трепетно ждал, чтобы он приблизился хоть еще немного. Когда до зверя осталось метров двадцать, сомнения исчезли. Передо мной действительно плыл белый калан, «тойон» – каланий князь.

С.В. Мараков, 1988

В пределах вида постоянно возникает огромное число разных мутаций, затрагивающих фенотипические признаки организма, и в популяции могут одновременно присутствовать многие мутантные гены, представляющие собой фонд вариаций (генофонд – на языке генетики). Начиная с классической работы С.С. Четверикова (1926) было показано, что значительное большинство возникающих в природных популяциях генных мутаций рецессивны (доминантные мутации возникают весьма редко), находятся они там, как правило, в гетерозиготном состоянии и не выявляются в признаках организма, так как присутствуют

под покровом стандартного фенотипа. Они могут проявиться лишь в редких случаях, если встретятся и оставят потомство две особи, гетерозиготные по одному и тому же рецессивному мутантному аллелю, тогда у части их потомков этот аллель придет в гомозиготное состояние. Причем необходимо, чтобы у таких рецессивных гомозигот не было никаких дефектов, мешающих нормальной работе организма.

Подобных, резко уклоняющихся по окраске от нормы, особей в популяциях диких животных принято называть aberrантами (лат. *aberratio* – уклонение) (рис. 1). В природе aberrанты встречаются редко, потому и малочисленны они в

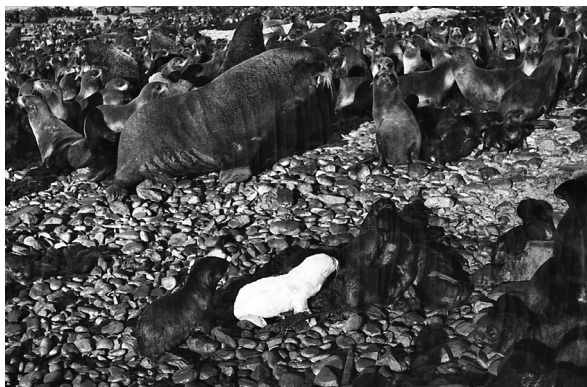


Рис. 1. Котик-альбинос. Фото С.В. Маракова. 15 июля 1955 г.

музейных коллекциях. В то же время как для генетико-популяционных исследований, так и для частной генетики пушных зверей изучение окрасочных aberrаций давно представляет большой интерес (Dunn, 1921; Haldane, 1927; Николаев, 1931; Кузнецов, 1941; Ромашов, Ильина, 1942, 1943).

Начало учета окрасочных aberrаций у северных морских котиков Командорского архипелага следует отнести к 1954 г., когда С.В. Мараков сделал первый черно-белый снимок котика с белой неспецифической пегостью на голове на «Юго-Восточном лежбище» морских зверей о. Медный (Мараков, 1974).

В настоящем исследовании были поставлены задачи: 1) по наличию окрасочных aberrаций составить представление о присутствии генов, затрагивающих окраску волосяного покрова в командорской популяции северных морских котиков; 2) сравнить aberrации окраски у северных морских котиков с похожими окрасками у представителей других таксонов – американской норки и соболя; 3) рассмотреть возможные генетические механизмы поддержания популяционного гомеостаза среди морских котиков Командорского архипелага.

Материалы и методы

Северный морской котик

Отряд: Pinnipedia (Ластоногие). Семейство: Otariidae Gill, 1866 (Ушастые тюлени). Род: *Callorhinus* Gray, 1859 (Северные морские котики). Вид: *Callorhinus ursinus* Linnaeus, 1758

(Северный морской котик). Хромосомный набор $2n = 36$.

Половой диморфизм резко выражен: длина тела самца до 2,1 м, масса до 300 кг, самки соответственно – до 1,5 м и 65 кг. Телосложение самцов массивное, самок – изящное. Ласты очень длинные, без волосяного покрова.

Рождение потомства у северных морских котиков обычно с середины июня до начала августа (рис. 2). Новорожденные щенки достигают массы тела около 5 кг и длины тела 55–65 см. Лактация продолжается 3–4 месяца. Смертность среди молодняка в первый год жизни очень высокая – до 50 % (рис. 3, е). К концу лактационного периода у детенышей начинается линька со сменой ювенильного черного волосяного покрова на серый (Ильина, 1940, 1949, 1951; Бычков, 1971; Нестеров и др., 1997; Кузин, 1999; Владимиров, 1998; Результаты исследований..., 1998–2010).

Общая окраска взрослых самцов северного морского котика варьирует от серебристо-серой до черно-бурой. Можно встретить почти седых и черных как смоль особей. Спинная часть тела отличается от брюшной, она варьирует от темно-серой до коричневой; брюшная – красновато-коричневая. У взрослых самок спина серовато-коричневая или серая, грудь имеет палевые, темно-серые и светло-серые тона. мех детенышей имеет черную или черно-бурую блестящую ость и редкий светлый пух. Молодые самцы и самки серебристо-серые, более светлые на брюшной стороне (Мараков, 1974).



Рис. 2. Северный морской котик (самец, самка, детеныш). Фото С.В. Фомина.

Волосистой покров у морских котиков состоит из длинных грубых остевых, переходных и нежных пуховых волос. Волосы растут пучками, состоящими из одного острого, 2–3 промежуточных и 10–30 пуховых волос. В пуховых волосах нет сердцевинного слоя и по форме они отличаются от остевых. Соотношение остевых и пуховых волос 1 : 30. На одном квадратном сантиметре шкуры котика насчитывается до 50 тыс. волосков (табл. 1).

Работа по изучению присутствия окрасочных aberrаций среди молодняка северного морского котика проводилась в природном биосферном заповеднике «Командорский» на лежбищах «Северное» и «Северо-Западное» о-ва Беринга и на лежбищах «Юго-Восточное» и «Уриль» о-ва Медный. Частота появления окрасочных aberrаций регистрировалась в 1998, 2002, 2004, 2006, 2008, 2009, 2010 гг. в период плановых учетов численности животных в августе месяце (рис. 3, а–е; 4).

Американская норка клеточного разведения

Американская норка принадлежит к отряду хищных (Carnivora), семейству куньих (Mustelidae), роду ласки и хорьки (*Mustela*). По общепринятым правилам таксономической номенклатуры видовое название американской норки записывается как *Mustela vison* Schreber, 1777 (Есть еще одно гораздо реже используемое название американской норки другого автора –

Mustela vison Brisson.). Кариотип американской норки представлен 15 парами хромосом ($2n = 30$) (Волобуев, Терновский, 1974; Терновский, 1977).

В природе на своей исторической родине ареал *Mustela vison* занимает огромное пространство Северной Америки от Аляски до Ньюфаундленда. Несмотря на то что американская норка в пределах своего исторического ареала обитания представляет один вид, систематики выделяют в ней различные географические расы, сформированные отличающимися между собой локальными популяциями. Так, основанная в 1670 г. Пушно-меховая компания Гудзонова залива (**Hudson Bay Fur Company**) выделяла в ареале норки 16 территорий, на которых звери различались по размеру тела и особенностям мехового покрова (Ness *et al.*, 1988).

J.C.D. Schreber, представляя в 1777 г. первую таксономическую сводку по американской норке, выделил в ареале ее обитания 11 географических рас (Möller, 1930). Позже, в 1950 г., специалист по частной генетике норки из Института генетики Висконсинского университета (г. Мэдисон, США) R. Shackelford, ссылаясь на книгу Н.Е. Antony о северо-американских млекопитающих, так же, как и Schreber, выделял 11 подвидов норки (Schackelford, 1950).

E.R. Bowness (1980) в своей книге о первых канадских норководов указывает, что в доместикацию норки были вовлечены только пять географических рас: *M. vison vison* с восточного побережья Канады (Квебек, Восточный Лабрадор и Новая Шотландия); *M. vison lowii* с северо-восточного побережья США; *M. vison lacustris* – центральные территории южнее границы с США; *M. vison enerquemenos* – Британская Колумбия; *M. vison ingens* и *M. vison melampeplus* – известные как Юконская и Аляскинская.

В формирование генофонда современной американской норки клеточного разведения наибольший вклад внесли три подвида: *M. vison vison* (Восточный Квебек), отличающаяся небольшим размером тела, с красивым шелковистым коротковолосым мехом; *M. vison ingens* (Аляска, бассейн реки Юкон) – крупная крепкого телосложения норка с грубым мехом и хорошей плодовитостью и *M. vison melampeplus* (полуостров Кенай). При этом самое большое количество зверей для разведения в условиях

Таблица 1

Характеристики волосяного покрова у северного морского котика в сравнении с некоторыми другими видами пушных зверей

Мех	Носкость по шкале Паркера	Густота волос, тыс. шт./см ²
Калан (выдра морская)	120	154,1
Выдра речная	100	58,6
Морской котик	85	50,0
Соболь	80	12,86
Американская норка	70	33,72
Горностай	25	17,55

неволи было изъято из юконской популяции (Ness *et al.*, 1988).

Из всех видов кунных американская норка благодаря существованию меховой индустрии стала главной составляющей бизнеса в международной меховой торговле, именно она получила наибольшее распространение как объект клеточного пушного звероводства. Стараниями звероводов американская норка перешагнула границы своего исторического ареала и стала видом-космополитом, распространилась в короткие исторические сроки с территории Северной Америки в умеренные зоны Южной Америки (Аргентина), в Европу и Азию – Россию, Монголию, Китай, Японию и даже в Африку (ЮАР) (Joergensen, 1984). С точки зрения эволюции для американской норки сложилась уникальная ситуация – она, попав в условия промышленной domestikации, стала самым процветающим видом среди всего видового разнообразия пушных зверей на Земле. Носители редких, порой сублетальных, аллелей, составляющих генетический груз в природных популяциях норок, в новой среде, созданной человеком, получили самое широкое распространение, более того, из них сформированы породы этих животных (Ness, 1958, 1963–1965). Конечно, за такое эволюционное процветание высока и «плата» – до 70 % мирового поголовья норок (50,5 млн голов) ежегодно забивается на производство меховой продукции.

В ходе промышленной domestikации и широкого обмена между зверофермами племенными животными на сегодня сформировался тип окраски американской норки клеточного разведения, получивший название – *стандартная*¹ (генетический символ +/+), в котором уже невозможно найти признаки какой-либо исходной географической расы. Это привело к появлению синонимического названия для американской норки клеточного разведения – *Neovison vison* – наравне с *Mustela vison* Schreber, 1777.

¹ Значение слова *стандарт* происходит от английского *standard* – норма, образец. То есть, если тот или иной продукт сделан по стандарту, значит, изготовлен в соответствии с какой-то нормой, или, другими словами, по образцу. 14 октября 1946 г. в Лондоне открылась конференция национальных организаций по стандартизации. 25 стран включая СССР были представлены 65 делегатами. Результатом их работы стало принятие решения о создании Международной организации по стандартизации – ISO (International Organization for Standardization).

В результате промышленного разведения путем селекции создано три типа стандартных норок, различающихся интенсивностью пигментации волосяного покрова: *коричневые*, *темно-коричневые* и *черные* (Ильина, Кузнецов, 1965, 1983; Ness *et al.*, 1988; Колдаева, 2004).

Более чем за вековой срок разведения в условиях неволи (75 генераций) у американской норки в ходе естественного мутационного процесса, а также вследствие ограничения свободы скрещивания и инбридинга, сопровождавшихся «огомозигчиванием» рецессивных мутаций, привнесенных из природных популяций, находившихся под покровом стандартного фенотипа, уже зарегистрировано 35 аллелей, затрагивающих окраску меха. Из них 22 – рецессивных и 13 – доминантных и полудоминантных. К мутациям у американских норок до сих пор апеллируют как к «чуду», ведь на их основе сегодня получено уже свыше 150 комбинативных окрасочных форм, которые по окраске меха делятся на 6 основных типов: коричневые, голубые, бежевые, белые, черные и пятнистые. Окраска их может быть обусловлена комбинацией только одних рецессивных генов, одних доминантных генов или взаимодействием рецессивных с доминантными (Schackelford, 1941, 1986; Castle, Moor, 1946; Беляев, Ростовцева, 1948; Schackelford, Moore, 1954; Ильина, Кузнецов, 1965, 1983; Беляев, Евсиков, 1970; Smith, 1981; Цветков и др., 1981, 1988; Ness *et al.*, 1988; Тихомиров и др., 1994а, б; Tikhomirov *et al.*, 1996; Trapezov, 1997а, б; Колдаева, 2004).

Для фенотипического сравнения сходства окрасочных aberrаций у северного морского котика с таковыми у норок использовались животные из генетической коллекции мутаций окраски американской норки на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН (Трапезов, Трапезова, 2009а).

Соболь клеточного разведения

Соболь отнесен систематиками к самому многочисленному виду в отряде хищных млекопитающих (Carnivora). Так же, как и американская норка, соболь принадлежит к семейству кунных (Mustelidae), к роду куниц (*Martes*) и к подроду собственно куниц (*Martes*). Интенсив-



Рис. 3. Исследование частоты встречаемости окрасочных aberrаций среди молодняка северного морского котика в возрасте 35–40 дней.
Фото В.В. Фомина, С.В. Фомина, Н.С. Фоминой.

а – дикий тип окраски (стандарт, норма); б – золотистый; в – альбинизм; г – хорьковый тип окраски; д – пегость; е – гибель черно-белой формы.

Стандарт (дикий тип)	Неспецифическая пегость	Золотистая окраска	Акромеланизм	Альбинизм	Хорьковый тип
					
					
			По данным А.Л. Пономарева акромеланизм у соболей тобольского и енисейского краёв (географические расы) встречается с частотой 1 : 500 (Пономарев, 1938).		

Рис. 4. Фенотипический параллелизм в аберрациях окраски волосяного покрова у северных морских котиков (верхний ряд), американских норок (средний ряд) и соболей (нижний ряд). Фото аберрантных окрасок соболей выполнены Е.М. Колдаевой и Е.Г. Сергеевым.

ность пигментации волосяного покрова соболей изменчива: наиболее светлые уральские и камчатские соболя², темных особей больше среди баргузинских и якутских соболей. Следует заметить, что темные окрасочные формы соболей в природных условиях вообще встречаются редко, даже среди знаменитых баргузинских соболей, добываемых охотничьим промыслом, около половины особей имеют средний или светлый тон окраски (Сабанеев, 1875; Бакеев и др., 2003).

Высокая ценность соболиного меха привела к его неконтролируемому и хищническому промыслу, вызвавшему глубокую депрессию численности соболя как вида. К 1930-м годам ареал соболя распался на отдельные островные очаги, сохранившиеся в основном в южной части Восточной Сибири (Алтае-Саянское нагорье и Прибайкалье). В ряде регионов Западной Сибири он исчез полностью (Монахов, Бакеев, 1981; Монахов и др., 1982). Одной из мер по сохранению соболя как вида явилось создание специализированных соболеводческих хозяйств (Портнова, 1966).

Современный генофонд соболей клеточного разведения комплектовался в 1929–1932 гг. из амурских, енисейских, баргузинских и алтайских географических рас (кряжей). Изъятые из природы животные не обладали нужной для селекции окраской, так как отловить в тайге избирательно соболей желательной темной окраски было технически невозможно. Поэтому в исходном для клеточного разведения поколении 1932 г. только 4 % зверей имели нужную для дальнейшего подбора пар темную окраску меха (Ильина, 1935; Павлов, Балиева, 1941; Портнова, 1941, 1966; Старков, 1947; Куличков, Портнова, 1967; Кудина, 1969; Павлюченко и др., 1979; Ильина Кузнецов, 1983; Колдаева, 2004).

Н.А. Пономаревым одновременно с животоловом соболей проводился учет окрасочных аберраций, встречавшихся в природных условиях. Он выделил следующие фенотипы: акромеланисты, хромисты, пегие, белые (имеющие на крестце, горле и лапах светлый кремовый налет,

а также коричневато-оранжевые тона на брюшке и на спине по позвоночнику) (Пономарев, 1938). Более поздние исследователи добавляют к этому перечню соболей дымчатой окраски, с подпалами и т. д. (Терновская, Терновский, 1971; Монахов, Чеглаков, 1973; Чеглаков, 1977, 1980, 1986). О концентрации в популяции соболей аберрантных окрасочных форм Бакеев с соавт. напишут: «...в среднем на 25–30 тыс. соболей «стандартной» окраски встречаются звери мутантной формы с необычной окраской – кремовой, оранжевой, светло-охристой, серо-голубой, пегой, белой и других тонов» (Бакеев и др., 2003. С. 123).

За прошедшие 25 генераций промышленной domestikации соболей на специализированных зверофермах зафиксировано появление *de novo* зверей с неспецифическими пегостями в виде обширной белой пятнистости или пегостями на лапах, кончике хвоста, мордочке и туловище. Размер и цвет пятен сильно варьируют. Окраска пятен может быть не только белой, но и желтой различной интенсивности. У пятнистых соболей глаза часто бывают синими или голубыми, а носовое зеркало частично или полностью депигментировано. По характеру наследования этого окрасочного новшества было высказано предположение о наличии у соболей двух мутаций, определяющих проявление белой пятнистости. Гомозиготные особи гибнут на пренатальной или постнатальной стадии развития. Отмечался лишь единичный случай рождения белого соболя, дожившего до 45-дневного возраста (Кудина, 1969; Ильина, Кузнецов, 1983; Снытко, Уткин, 1984; Колдаева, 2004).

С 1970-х гг. во ВНИИ охоты и звероводства им. Б.М. Житкова предпринимались непродолжительные эксперименты по выяснению наследования аберрантных окрасок у соболей (Монахов, Чеглаков, 1973; Чеглаков, 1980, 1986).

Начиная с 1981 г. в зверосовхозе «Пушкинский» у соболей стали регистрировать появление *de novo* оригинальных окрасочных аберраций, сходных с хорошо описанными мутантными окрасками у норок: *паломино*, *пастель*, *лаванда*, *серебристо-голубые* (Кузнецов и др., 2007; Кузнецов, Сергеев, 2009а–в, 2010). Окрасочные новшества, возникшие на соболиной ферме данного хозяйства, были использованы для фенотипического сравнения с окрасочными абер-

² Как произносится и пишется во множественном числе слово *собо́ль*: *собо́ли* или *соболя́*? Ответ следует искать в параллельной этимологии слов: *учи́тель*, *топо́ль*, *та́бель*. Пишется и произносится: *учите́ля*, *тополя́*, *табеля́*. По аналоги с ними следует – *соболя́* (Трапезов, Трапезова, 2001).

рациями, зарегистрированными в командорской популяции северного морского котика (рис. 3).

Результаты

На всех лежбищах островов Командорского архипелага ежегодно насчитывается около 240 тыс. северных морских котиков. Из них на долю молодняка, родившегося и выжившего к моменту учета, в среднем приходится 56 тыс. голов. С учетом погибших обций ежегодный приплод молодняка в командорской популяции котиков насчитывает в среднем 58,5 тыс. голов (Результаты исследований..., 1998–2010). Основную массу учтенного поголовья котиков составляют стандартно окрашенные животные. Аберрантные окрасочные формы представлены единичными особями (как правило, молодняком-сеголетками). Частота их присутствия в среднем составляет порядок величин 10^{-4} (табл. 2).

Из всех аберраций окраски волосяного покрова в командорской популяции северного морского котика наиболее распространен *альбинизм*. Если все складывается благополучно, у альбиносов появляется шанс дожить до половозрелого состояния и дать потомство. Так, начиная с 2002 г. на Северном лежбище о. Беринга в течение нескольких лет подряд учитывалась взрослая самка-альбинос. В 2006 г. на участке «Кишечное» Северного лежбища эта самка кормила нормально окрашенного черного щенка, что предполагает рецессивность окраски матери-альбиноса и гетерозиготность по этой же окраске ее детеныша. Специалистам, изучающим материнское поведение морского котика, хорошо известно, что самка кормит только своего детеныша, находя его среди тысяч других (возможно, при помощи слуха и обоняния) (Мараков, 1972, 1974; Крученкова, 2009). В данном случае можно предположить, что этот черноокрашенный щенок дикого типа был именно ее детеныш. Но нужно иметь в виду, что литературные данные по материнскому поведению аберрантных по окраске северных морских котиков отсутствуют, и не исключено, что мутации, затрагивающие окраску волосяного покрова, могут приводить к нарушению материнского поведения, и аберрантная по окраске самка способна выкармливать любого щенка,

в том числе и чужого нормально окрашенного. Поэтому окончательный ответ о генотипе матери и детеныша может быть возможен только при постановке полного генетического анализа.

Золотистые животные имеют золотисто-окрашенными все категории волос. Глаза, как правило, светло-голубые. Кожа лап розовая.

Для *пегих* котиков характерно наличие депигментированных или слабо пигментированных участков тела большего или меньшего протяжения. Пегости чаще локализуются на голове, в редких случаях носят неспецифический характер – охватывают туловище. Проявление пегостей часто коррелирует со светло-голубой окраской глаз. Нередко пежины бывают не белыми, а кремового оттенка.

У *котиков-акромеланистов* пигментированы лишь выступающие части тела: уши, лапы, кончик морды, глаза.

Для аберрантов *хорькового типа* характерно ослабление окраски подпуши на фоне коричневой окраски кроющего волоса. Глаза светло-голубые. Кожа лап розовая.

Сейчас невозможно что-либо сказать о фенотипике вышеперечисленных окрасочных аберраций в командорской популяции северного морского котика, поскольку организация проведения гибридологических экспериментов с ними на данный момент исключена по причинам крайней сложности в техническом исполнении. Можно лишь подразумевать, что эти аберрации окраски наследуются моногенно, давая при скрещивании менделевское расщепление.

Обсуждение

Homologue ... The same organ in different animals under every variety of form and function.

R. Owen, 1843

Абсолютное большинство особей северного морского котика Командорского архипелага представлено животными стандартного типа окраски. Стандартный фенотип, дикий тип или норму (+/+) можно определить как совокупность жизненных циклов особей данного вида или их стадий, возникающих как наследственно устойчивый или адаптивный ответ на воздействия внешней среды. Каждая особенность, каждый

Таблица 2

Частота встречаемости окрасочных aberrаций
в командорской популяции северного морского котика
на лежбищах «Северное», «Северо-Западное» и «Урилье» в августе месяце
(взрослые и молодняк в возрасте 35–40 дней) в период 1998–2010 гг.

Фенотип окрасочных aberrаций	Количество окрасочных aberrаций среди общего количества учтенного молодняка вместе с павшими животными на лежбище в год исследования						
	1998	2002	2004	2006	2008	2009	2010
	26738 (Северное), 9532 (Сев.-Зап.)	28745 (Северное) 9014 (Сев.-Зап.)	23074 (Северное) 7803 (Сев.-Зап.)	24598 (Северное) 10346 (Сев.-Зап.)	23220 (Северное) 8288 (Сев.-Зап.)	21402 (Северное) 10181 (Сев.-Зап.)	26130 (Северное) 9406 (Сев.-Зап.) 7300 (Урилье)
Черно-белые	0	0	0	Северное 1 авг. 1 щенок (павший)	0	0	0
Пегость + голубые глаза	0	0	0	0	0	Северное 3 авг. 1 щенок	0
Пегость	0	0	0	0	Северное 2 авг. 1 щенок	0	0
Неспецифическая пегость	0	0	0	0	0	0	о. Медный, Урилье 6 авг. 1 щенок
Золотистая окраска	Северное 2 авг. 1 щенок	0	0	0	0	0	Северное, 5 авг. 1 щенок
Акромеланизм	0	0	0	0	Северное август Взрослая самка	0	0
Альбинизм	Северное 2 авг. Взрослая самка	Северное 15 авг. Взрослая самка	Северное 2 авг. Взрослая самка	Северное август 1 щенок	0	0	0
Хорьковый тип	0	0	Северо-Западное 3 авг. 1 щенок	0	Северо-Западное 2 авг. 1 щенок	0	0

признак в этой среде подвергаются испытанию, и каждый уже отобранный признак коррелированно становится фактором других признаков. Стандартные формы выживают, нестандартные за редким исключением не доживают до половозрелого состояния или не оставляют потомства, хотя, быть может, гибнущие – крупнее, красивее своих собратьев – тех, кто принял участие

в воспроизведении следующего поколения. В итоге образуется стандартная согласованность форм и расцветок, размеров и функций. Такой отбор в пользу нормы, гибель всех отклонений от нее И.И. Шмальгаузен назвал стабилизирующим отбором (Шмальгаузен, 1982).

В то же время наблюдаемые окрасочные aberrации у северного морского котика не пред-

ставляют собой уникальное явление, свойственное только данному виду. Аберративная изменчивость в окраске представляет собой всеобщий процесс. Так, материалы, накопленные в фондах Дарвиновского музея, показывают, что есть черный волк, черная рысь и черный заяц, и наоборот – белые ворон, баклан, павлин, еж (Котс, 1937; Костина и др., 1982). Такое явление, как альбинизм, встречается у всех живых организмов без исключения. Этим животным приписывались даже мистические свойства. Например, героем известного американского романа Г. Мелвилла «Моби Дик» является кит-альбинос. Величественные морские картины, захватывающий сюжет, описания человеческих характеров в сочетании с универсальными философскими обобщениями делают эту книгу подлинным шедевром мировой литературы. И видимо, совсем не случайно и совершенно независимо в алеутском эпосе присутствует поверье: белый калан – это «каланий тойон», он появляется один раз в сто лет, и большая удача тому, кто его встретит (рис. 5).

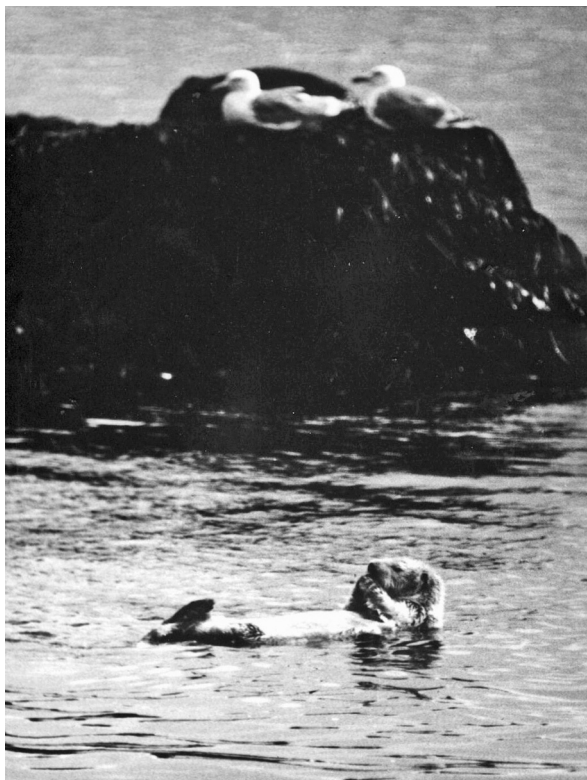


Рис. 5. Калан-альбинос в бухте Запалата о-ва Медный. Фото С.В. Маракова 6 июля 1962 г.

Изучение окраски волосяного покрова у различных животных имеет в генетике достаточно длительную историю (Sturm, 2006), но все еще не получает окончательного объяснения удивительное явление, которое называют *фенотипическим параллелизмом в изменчивости*, который наблюдается достаточно давно (Duval-Jouve, 1865; Cope, 1896; де Фриз, 1912; Osborn, 1917; Заварзин, 1925; Оленов, 1965; Захаров, 1982; Медников, 1981, 1983, 1989а, б; Раутиан, 1987).

Как следует интерпретировать фенотипическое сходство в аберрациях окраски у представителей трех совершенно разных таксонов: северных морских котиков, американских норок и соболей? На первый взгляд это зримое сходство побуждает апеллировать к закону гомологических рядов в наследственной изменчивости (Vavilov, 1922). Исходя из прогностических возможностей в отношении параллельной изменчивости у разных таксонов этот закон был воспринят как «таблица Менделеева в биологии» (Hammer, Schubert, 1994; Popov, 2002; Zakharov, 2005; Bogdanov *et al.*, 2007; Юрченко, Захаров, 2007; Шумный, 2007; Трапезов, 2007; Sommer, 2008; Суслов, Колчанов, 2009). Но несмотря на эвристически сильную сторону закона, он не объясняет причину и эволюционно-генетический смысл фенотипического сходства окрасочных аберраций у этих трех видов. Напомним параграф «Конвергенции признаков» в дарвиновском «Происхождении ...»: «Невероятно, чтобы потомки двух организмов, первоначально заметно между собой различавшихся, могли сблизиться в такой степени, которая привела бы к почти полной идентичности всей их организации». И далее, в пятой главе, разбирая законы вариации, Дарвин продолжает: «Различные виды представляют аналогичные вариации, вследствие чего разновидность какого-либо вида нередко приобретает признак, свойственный родственному виду...» (Дарвин, 1991. С. 114, 136, 137). Раздумывая над фактами подобного рода, Дарвин проводил параллели между сходством в форме черепа у породы южноамериканского скота ньята, бульдога и мопсообразных пород собак (Darwin, 1845). И все же со времен Ч. Дарвина хотя концепция гомологии и составляет центральную часть эволюционной и сравнительной биологии, ее

точное определение, несмотря на множество ее интерпретаций, крайне противоречиво (de Beer, 1971; Abouheif, 1997; Wagner, 2007; Sommer, 2008). Более того, наличие фенотипического параллелизма, казалось бы, противоречит дарвиновскому положению о неопределенной изменчивости, что и послужило в свое время основой для формирования номогенетического толкования эволюции. Достаточно вспомнить хорошо известное выражение автора эволюции на основе закономерностей Л.С. Берга о том, что «своими наблюдениями и опытами Вавилов проводит идею номогенеза более успешно, чем это делаю я в настоящей работе» (Берг, 1977. С. 224). Точку зрения Л.С. Берга как антитезу дарвиновской эволюции активно поддерживал биолог широкого профиля, математик и философ А.А. Любищев. Наиболее полно свое одобрение номогенеза он изложил в выпускаемых с конца 1960-х гг. под редакцией Н.Н. Воронцова сборниках «Проблемы эволюции». В статье «О постулатах современного селектогенеза» Любищев писал: «Живи Дарвин до настоящего времени и сохрани полную свежесть мысли и работоспособности, он был бы в лагере антидарвинистов» (Любищев, 1973. С. 45).

В обсуждении сложности природы параллелизма в изменчивости организмов двумя выдающимися генетиками Н.И. Вавиловым и Ю.А. Филипченко выделились два подхода: стремление первого к самым широким обобщениям и склонность второго к углубленному анализу вопроса и собиранию научных фактов (Захаров, 1982). В своей статье «О параллелизме в живой природе», посвященной анализу закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Вавилова, Филипченко писал: «...можно ли признать все явления, описанные до сих пор под именем параллелизма в различных группах, за явления одного порядка, и нет ли тут на самом деле некоторого смещения различных вещей?» (Филипченко, 1924. С. 248). В четвертом издании своей книги «Изменчивость и методы ее изучения» Ю.А. Филипченко предлагает параллелизм, имеющий внешнее сходство и зависящий в то же время от совершенно различных причин, разделить на три категории:

1) генотипический параллелизм, основанный на наличии у близких видов одинаковых генов и сходных биотипов;

2) экотипический параллелизм, основанный на появлении в виде ответа организма на внешние воздействия сходных экотипов, что может зависеть у близких видов от одинаковых, у далеких – от совершенно различных генотипических структур;

3) морфологический параллелизм, основанный на одинаковых возможностях развития наружных и внутренних макроскопических и микроскопических структур и наблюдающийся в более крупных систематических группах, к особенностям которых понятие о генах и генотипической структуре вообще не приложимо (Филипченко, 1929. С. 202).

Далее он продолжает: «Поскольку Вавилов включил в закон гомологических рядов случаи генотипического параллелизма (число которых в настоящее время увеличилось во много раз), он действительно чрезвычайно удачно формулировал то, что является весьма характерным для явлений групповой (наследственной (Захаров, 1982)) изменчивости. Однако в примерах, приводимых Вавиловым, фигурируют и явления (например, мимикрия), которые относятся не к генотипическому параллелизму, а к экотипическому, также характерному для групповой изменчивости» (Филипченко, 1929. С. 203).

Н.И. Вавилов в окончательной редакции своего труда полностью принимает замечания Филипченко о необходимости различения фенотипической и генотипической изменчивости, введя соответствующий раздел (§ 4). Там он пишет: «Генетические исследования заставляют нас быть более осторожными и по внешнему виду не судить о непременном сходстве генотипического порядка. Фенотипическое исследование есть первое приближение, за которым должно идти генетическое исследование» (Вавилов, 1935. С. 36, 37). То есть гомологичные признаки не обязательно имеют один и тот же генетический базис. Хотя этот недостаток не распространяется на гомологию генов, которые передаются вертикально, т. е. непрерывно в ряду поколений (Юрченко, Захаров, 2007).

Н.И. Вавилов, ссылаясь на опыты А.Н. Луткова, получившего безлигульные рентгеномутанты ячменя, указывал, что гомология, истинная на уровне фенотипа, на уровне генотипа может оказаться ложной: «Одинаковые изменения фенотипического порядка могут

быть вызваны и разными генами» (Вавилов, 1967. С. 48). Особенно четко точка зрения Н.И. Вавилова выражена в его письме к Г.С. Зайцеву, опубликованном в 1977 г. в журнале «Природа»: «...признаки морфологические, равно как физиологические, могут и при внешней однородности быть разнородны генетически... Признак есть условная ступень в анализе формы» (Вавилов, 1977. С. 105).

Здесь позиция Н.И. Вавилова очерчена совершенно недвусмысленно: о какой-либо регулярной параллельности изменений правомочно говорить, подразумевая генетическое единство дивергирующих форм. Эту оценку Вавилова необходимо вспомнить именно сейчас, когда современные приверженцы номогенетических толкований эволюции склонны рассматривать новейшие, действительно впечатляющие, достижения молекулярной эволюции как долгожданное «прямое» доказательство правоты номогенеза, вновь апеллируя к закону Вавилова (Родин, 1989). Но сложность механизмов, лежащих в основе параллелизмов изменчивости, продолжает приводить к неоднозначности в филогенетических построениях. Одним из наглядных примеров такой сложности могут быть современные работы по поискам и картированию главных генов количественных признаков, в которых достаточно часто обнаруживается, что одинаковое проявление одного и того же признака может быть обусловлено полиморфизмом разного набора главных («критических») для этого признака генов (Sinha *et al.*, 2006). Несмотря на развитие методов молекулярной генетики, до сих пор не удалось количественно описать параллельные замены на молекулярном уровне (Wolf *et al.*, 2002; Snel *et al.*, 2005). В итоге почти вековая история открытия закона Вавилова и огромное количество подтверждающих его наблюдений все еще оставляют этот закон на уровне описания феномена, механизмы которого неизвестны (Рогозин и др., 2008). Видимо, не зря один из главных «архитекторов» синтетической теории эволюции Э. Майр расценивал «закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» всего лишь как указание на *признак*, который можно использовать в таксономических изысканиях, а не на *упорядоченность* и *ограничения изменчивости* (Mayr, 1942; Майр, 1947).

В 1940 г. английский генетик и эколог Э. Форд ввел понятие *полиморфизм популяций* как существование в популяции одновременно двух или более генотипически различающихся форм, причем частота наиболее редкой формы все же достаточно велика, чтобы ее поддержание можно было объяснить мутационным давлением (Ford, 1964).

Данные по природным популяциям показали, что гетерозиготные особи имеют повышенную жизнеспособность, а в некоторых случаях и повышенную плодовитость по сравнению с гомозиготами. Внутри популяций гетерозиготные формы отличаются повышенными скоростью роста, выживаемостью и морфологической стабильностью. Наблюдение о том, что сверхдоминирование (однолокусный гетерозис) дает столь существенное увеличение относительной приспособленности гетерозигот по сравнению с гомозиготами, сформировало представление об отборе на гетерозиготность, о том, что существует постоянный отбор в пользу гетерозигот (L'Heritier, Teissier, 1933; Мазинг, 1938, 1939; Дубинин, 1940; Dobzhansky, 1970). Как отметил С.С. Четвериков (1926), гетерозиготность по разным аллелям «пропитывает вид во всех направлениях» и в результате случайных комбинаций постепенно «заражает» большинство индивидов вида. Вследствие такого селективного преимущества класса гетерозигот над гомозиготами в популяции устанавливается гетерозиготный полиморфизм, который постоянно поддерживается давлением естественного отбора (Беляев и др., 1968; Беляев, Евсиков, 1968; Евсиков, 1987).

Отсюда появление абберантных окрасочных вариантов в популяции морских котиков можно объяснить огомозиготиванием присутствующих в ней в гетерозиготном состоянии мутаций, затрагивающих окраску волосяного покрова.

Полиморфизм имеет место в любой системе объектов. С точки зрения общей теории систем полиморфизм, или множественность форм, дополняется своей противоположностью — *изоморфизмом* (сходством, соответствием, симметрией, непротиворечивостью или равномерностью) (Вернадский, 1892; Алтухов, Рычков, 1972). Это понятие вошло в другие области знания и стало определяться как сходство высокой степени. Примером изоморфизма может служить внешнее сходство морозных

узором на оконном стекле со многими видами растений. Обобщенное учение об изоморфизме сформировало представление о биоизоморфизме, впоследствии развитом Л.С. Бергом (1977) в его номогенетической теории эволюции на основе закономерностей. Изоморфизм возникает на основе параллелизма и конвергенции, когда высокая степень внешнего сходства организмов зачастую определяется не генетической тождественностью, а тождественностью каналов отбора. Так, втянутые в схожие каналы отбора приобретают внешнее сходство сельдевая акула и дельфин, речной бобр и морская выдра-калан.

Возможно ли истолковывать феномен параллелизма-изоморфизма в абберациях окраски у представителей трех разных таксонов (котиков, норок и соболей клеточного разведения) без анализа их адаптивной ценности? Вряд ли, ведь любое проявление такого характера изменчивости (кстати, как и любой другой изменчивости) проходит оценку на адаптивность естественным отбором (Медников, 1981, 1983, 1989а, б).

Как показали модельные эксперименты Д.К. Беляева в 1970-х гг., резкие изменения среды, провоцируя состояние стресса, мобилизуют в популяциях животных скрытую генетическую изменчивость, что, в свою очередь, облегчает поиск и отбор наиболее адаптивных к экстремальным условиям жизни вариантов животных (Беляев, 1979; Belyev, Borodin, 1982). Так, в экспериментах, проведенных на американской норке, было показано, что гетерозиготность по локусам окраски дает селективное преимущество их носителям по сравнению с гомозиготными формами по тем же локусам окраски в условиях экстремального дефицита в кормовой обеспеченности (Трапезов, 1978; Трапезов, Беляев, 1978; Трапезов, Маркель, 1989; Трапезов, Прасолова, 1990, 1997; Трапезов и др., 1999; Trapezov, 2004; Трапезов, Трапезова, 2009б). Применимы ли параллели с гетерозиготностью по мутациям окраски у американских норок к северным морским котикам?

Внешнее сходство в абберациях окраски у северных морских котиков, американских норок и соболей не дает оснований (без молекулярно-генетического анализа) судить о сходстве генотипического порядка, его можно отнести к разряду изоморфизма. Но в то же время исходя

из поразительного сходства в фенотипической изменчивости по абберациям окраски у рассматриваемых трех видов, достаточно далеких по происхождению, можно подразумевать наличие у них специфической генной компоненты, попадающей под давление сходного канала отбора.

В чем идентичность условий существования северного морского котика в сравнении с норками и соболями, попавшими в условия клеточного заточения? В том, что все три вида, в своей истории внезапно по эволюционным меркам оказавшись на расстоянии вытянутой руки человека, подверглись беспрецедентному давлению антропогенного стресса. По существу они оказались втянутыми в один и тот же канал отбора, а конкретно – на способность не только выживать, но и давать потомство в условиях стрессирующей антропогенной среды (рис. 6). То есть речь идет о сходной наследственно детерминируемой, канализируемой изменчивости фенотипов – изменчивости в определенном канале отбора, когда в ряду поколений в одном и том же направлении реорганизуются гормональные регуляционные механизмы, нейрохимические механизмы головного мозга, возникают одни и те же морфологические и физиологические изменения.

Можно говорить, что у разных видов наряду со свойственной им спецификой имеется общий признак – «гены стрессоустойчивости», замаркированные сходными абберантными окрасками. Для стабилизирующего отбора подобного рода окрасочные абберации в гомозиготном состоянии, вызывая системные отклонения от нормы, снижают приспособленность несущих их особей и элиминируются из популяции, поскольку отбор действует не на конкретный аллель или признак, а на целый организм, т. е. на всю особь. В то же время гетерозиготность по этим же абберациям окраски дает их носителям селективное преимущество для выживания, а самое главное – повышает шанс оставить потомство.

Результат неконтролируемого хищнического промысла стал для котиков в свое время катастрофой – миллионное поголовье этого вида ластоногих по всему ареалу к началу минувшего века сократилось до нескольких тысяч. В 1911 г. страны, вовлеченные в коммерческий промысел на северных морских котиков, договорились прекратить его вообще. И численность их тут



Рис. 6. Забой северных морских котиков напротив поселка Глинка на о. Медный. Фото Николая Никитича Лукина-Федотова, 1895 г.

же стала возрастать – уже в 1950-х гг. в строго ограниченных пределах появилась возможность возобновить промысел драгоценного меха. К примеру, на островах Прибылова восстановление численности популяции котиков шло со скоростью 8 % ежегодно, и через два десятилетия популяция стабилизировалась на численности около полумиллиона взрослых самок и на этом уровне сохраняется и сейчас. История восстановления этой популяции морских котиков и обзор ее динамики были в свое время представлены в статье Т. Smith и D. Polacheck (1981).

Командорская популяция котиков также стабилизировалась, и научно обоснованное промысловое изъятие, в основном самцов репродуктивного возраста, можно доводить до 3 тыс. голов в год. Котики способны отдавать эту популяционную дань меховой промышленности.

За повышенную приспособленность гетерозигот (сверхдоминирование) популяция «платит» выщеплением менее жизнеспособных гомозигот – так называемый «сегрегационный» генетический груз, в равновесном состоянии описываемый формулой Харди–Вайнберга. В норме плата за такую генетическую адаптацию оказывается «приемлемой», поскольку соотношение гомо- и гетерозигот авторегулируется и поддерживается на устойчивом уровне. Этот

уровень является оптимальным, поскольку как убыль гетерозиготности, так и ее чрезмерное нарастание (приводящее к нарастанию аутбридинга и к последующему снижению жизнеспособности гибридных комбинаций) одинаково неблагоприятны для нормального функционирования популяции (Алтухов, 1989).

Отсюда можно сделать предположение о том, что в командорской популяции котиков для сохранения популяционного гомеостаза естественный отбор поддерживает численность особей, гетерозиготных по тем или иным локусам, в нужном оптимуме. Для иллюстрации: оптимальный уровень в выборках из популяций беспозвоночных, в том числе таких, как сухопутные улитки, дрозофила, сверчки и мечехвосты, имеет гетерозиготность порядка 15 %, в выборках позвоночных включая рыб, ящериц, грызунов, людей в среднем составляет 6 % (Selander, Kaufman, 1973).

Генофонд других ластоногих – северных морских слонов (*Mirounga angustirostris*) – в сравнении с северными морскими котиками утратил значительную часть своей гетерозиготности, как полагают, вследствие еще более драматического истребления этих животных. Прохождение северными морскими слонами «бутылочного горлышка» привело их к однотипной гомозиготности, что вызывает определенное опасение, что у них истощен не-

обходимый резерв генетической изменчивости, который помог бы им в будущем выдержать возможные резкие флуктуации среды (Bonnel, Selander, 1974).

Можно ли считать такой признак, как проявление окрасочных aberrаций, для командорской популяции северного морского котика адаптивным, не нейтральным? Можно, если допустить, что гетерозиготность по локусам aberrантной окраски дает их носителям большие адаптационные возможности к самым разнообразным агрессивным факторам среды. Такой отбор на гетерозиготность по локусам окраски неизбежно время от времени сопровождается огомозиготированием отдельных скрытых под покровом стандартного фенотипа мутаций в виде появления с той или иной частотой aberrантных по окраске особей: альбиносов, золотистых и др.

В то же время ничто не ограничивает дальнейшее накопление в командорской популяции котиков генетической изменчивости в виде возникающих *de novo* в ходе естественного мутационного процесса доминантных, полудоминантных и рецессивных мутаций окраски. Возникающие доминантные летальные мутации, как правило, тут же элиминируются, потому что вызывают гибель несущего их организма. Рецессивные летальные мутации сохраняются в гетерозиготах под прикрытием их нормальных вариантов и передаются следующим поколениям. Так в популяциях накапливается генетический груз.

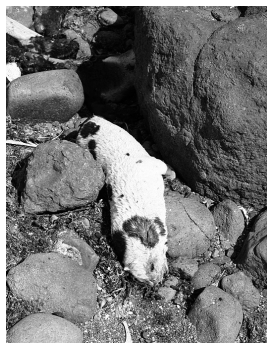
Но здесь нужно иметь в виду, что частота спонтанного мутирования разных генов у различных организмов не одинакова. В 1919 г. в первых опытах Г. Мёллера на дрозофилиной модели было подсчитано, что частота мутационных событий обычно колеблется в пределах $1 \times 10^{-5} - 1 \times 10^{-7}$ на ген за одно поколение (Muller, 1928). Оптимум частоты мутирования был так отработан естественным отбором, что при излишних скоростях мутационных событий ход эволюции не ускорился бы, а резко замедлился и, вероятно, вообще свелся бы к хаотическим флуктуациям – «топтанию на месте» (Demerec, 1926, 1937; Дубинин, 1931, 1940, 1966; Дубинин, Ромашов, 1932; Timofeef-Ressovsky, 1932; Дубинин и др., 1936; Sturtevant, 1937; Шапиро, 1938; Берг, 1943; Шапиро, Игнатъев, 1945; Берг, Тимофеев-Ресовский, 1961; Голубовский,

Викторова, 1968; Медников, 1971; Соколова, Голубовский, 1979; Захаров, 1995; Гершензон, 1997; Захаров и др., 2001, 2008; Иванников и др., 2008).

В итоге в стабильных условиях существования популяции мутационный процесс ведет к накоплению того «резерва наследственной изменчивости», который под покровом стандартного фенотипа обеспечит в будущем возможность генетической адаптации популяции к тем или иным изменениям среды. Смысл мутационной изменчивости в том и состоит, что посредством ее расширяется поле возможностей вида как системы. И особенность этого поля возможностей такова, что оно внутренне противоречиво: если какой-то определенный генотип особенно хорошо приспособлен к условиям данной среды, то почему же все особи популяции не обладают генотипом, который бы обеспечивал такую максимальную адаптацию? Почему популяция удерживает в себе одновременно и вредные летальные мутации, и полезные фенотипы? Почему существует такое противоречие?

Летальные и сублетальные мутации, вызывающие гибель определенной доли потомства животных, необходимы популяции на случай бескормицы, когда у самок возрастает вероятность погибнуть от истощения в период вскармливания щенков молоком. Через гибель определенных генотипов создается оптимальная для данной популяции и данных условий средняя плодовитость (Евсиков, 1987). Этот «безжалостный» механизм обеспечивает защиту вида как системы от катастрофических последствий при некоторых относительно кратковременных изменениях внешней среды (Беляев, 1972). Поэтому естественный отбор поддерживает и сохраняет системы с таким, казалось бы, противоречием, обеспечивая сохранение их устойчивости. Один из творцов немецкой классической философии Г.В. Гегель комментировал такое явление так: ... противоречие не следует считать просто какой-то ненормальностью, встречающейся лишь кое-где, ... нечто жизненно, только если оно содержит в себе противоречие» (Гегель, 1971. С. 59).

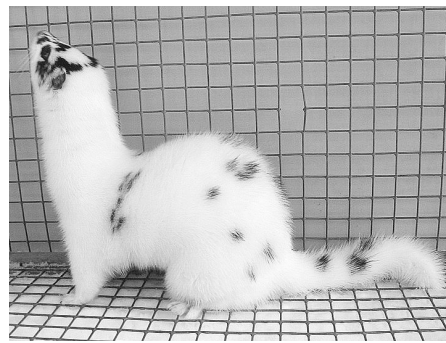
Как оценить в этой популяционной динамике появление уникального и необычного по окраске черно-белого щенка северного морского ко-



Черно-белая абберация окраски волосяного покрова у щенка северного морского котика. Обнаружен погибшим на лежбище «Северное» острова Беринга 1 авг. 2006 г. Примерный возраст 35–40 дней. Фото С.В. Фомина.



Полудоминантная мутация *Грузинская белая* ($W^G/+$) у серебристо-черной лисы. Обнаружена в 1943 г. в зверосовхозе «Бакурианский» в Грузии, получив также названия – *Бакурианская*, *Снежная*. Детальным изучением наследования этой окраски занимались с 1971 г. на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН. В гомозиготном состоянии (W^G/W^G) является эмбриональной леталью, которая наносит свой смертельный удар еще на доимплантационной стадии развития (Георгидзе, 1948; Беляев и др., 1973; Belyaev *et al.*, 1975; Ильина, Кузнецов, 1983). Фото Е.М. Колдаевой.



Полудоминантная мутация *Карельская темно-коричневая* ($S^K/+$) у американской норки. Обнаружена в 1971 г. в карельском зверосовхозе «Куйтежский» в стаде пастелевых норок, получив название – *Куйтежская пестрая* ($S^K/+ b/b$). Гомозиготы (S^K/S^K) дают летальный эффект в неонатальный период. Смерть наступает в возрасте 19–34 дня вследствие функционального поражения паренхиматозных органов, в первую очередь селезенки и печени (Цветков и др., 1981, 1988; Ильина, Кузнецов, 1983; Матыско, Дивеева, 1984). Фото из коллекции генотипов американской норки Института цитологии и генетики СО РАН.

Рис. 7. Фенотипический параллелизм между черно-белой абберацией окраски у северного морского котика и полудоминантными мутациями окраски у серебристо-черной лисы и американской норки.

тика, погибшего предположительно в возрасте 35–40 дней в конце июля 2006 г. на лежбище «Северное» о. Беринга (рис. 7). Возможно ли в данном случае искать фенотипический параллелизм с внешне сходными и хорошо описанными полудоминантными мутациями у серебристо-черных лисиц и американских норок, дающими в гомозиготе летальный эффект на разных стадиях онтогенеза? Можно ли допустить, что данная абберация окраски у северного морского котика несет сублетальный эффект? Ответы на эти вопросы даст дальнейшее углубленное изучение феногенетики окрасочных аббераций в популяции северных морских котиков Командорского архипелага.

Заключение

В чем состоит эволюционно-генетический смысл фенотипического параллелизма в абберациях окраски у представителей трех филогенетически удаленных друг от друга таксонов – северных морских котиков, американских норок и соболей? С точки зрения общей теории систем само существование качественно различных объектов в системе приводит их к

той или иной полиморфизации. И такая полиморфизация сопровождается, как ни парадоксально, ... изоморфизацией. И, наверное, было бы методологической ошибкой преувеличивать или преуменьшать значение одного из них, например полиморфизма, за счет принижения или превознесения другого – изоморфизма. Речь идет о всеобщем и фундаментальном явлении в живой природе. В то же время это явление имеет огромное прикладное значение в животноводческой и природоохранной практике, поскольку предоставляет возможность целенаправленно искать и находить нужные признаки и варианты у различных видов в многообразии форм как диких, так и домашних животных.

Исследование разнообразия окрасочных аббераций в популяции северного морского котика со временем может снова поставить вопрос об организации контролируемого разведения абберантных окрасочных форм этих ценных животных в той или иной части акватории Командорского архипелага (их доместикации). План организации такой работы обсуждался еще в послевоенном 1946-м году во время специальной экспедиции, организованной Министерством внешней торговли СССР по изу-



с серыми котиками взятыми на корабль

Рис. 8. Остров Онекотан. 1946 г. Изучение возможности промышленной domestikации северного морского котика.

Справа – старейшина отечественного звероводства Е.Д. Ильина (1909–1987). Фото из книги: «Елена Дмитриевна Ильина. Путевые заметки и лирические отступления научного работника». М., 2009. 250 с.

чению возможностей развития клеточного и вольного звероводства как на Командорах, так и на островах Курильской гряды³ (рис. 8).

В реальности возможного будущего развития проекта domestikации оригинальных окрасочных форм северного морского котика убеждает проводившийся в прошлом уникальный опыт по содержанию в неволе морской выдры-калана на острове Медный, вблизи села Преображенское (Малькович, 1937, 1938, 1955, 1958; Ильина, 1950; Рязанов, 1989; Trapezov, 1998; Трапезов и др., 2002).

Благодарности

Выражаем признательность за предоставленные материалы нашим коллегам: В.В. Фомину (Северо-Восточное территориальное управле-

ние Федерального агентства по рыболовству), Е.Г. Мамаеву, О.А. Белонович (Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии); Е.М. Колдаевой (Отдел племенных ресурсов Департамента животноводства и племенного дела МСХ РФ) за ценные замечания и пожелания при обсуждении статьи, а также за предоставленные фотоматериалы по абберантным окраскам у соболей и мутантной окрасочной формы лисы *Грузинская белая* ($W^{G/+}$); Е.Г. Сергееву (Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства РАСХН им. В.А. Афанасьева) за обсуждение материалов статьи и любезно представленные фотоматериалы по абберантным формам у соболей.

Литература

- ³ 2 сентября 1945 г. Япония подписала Акт о безоговорочной капитуляции и 5 сентября 1945 г. все острова Курильской гряды, возвращенные по итогам второй мировой войны под юрисдикцию СССР, были заняты советскими войсками. Уже на следующий год с открытием дальневосточной навигации Е.Д. Ильина на военном тральщике в составе комиссии участвует в оценке состояния лежбищ морских зверей с целью выявления возможностей организации на островах вольных звероводческих хозяйств. В рабочем отчете Е.Д. Ильиной имеется запись: «16/VI-1946 г. Звероводство на Курилах в настоящее время будет сталкиваться с интересами воинских частей. Тем не менее, необходимо выделить 2–3 острова, на которых возможно выпустить зверей, объявив их запретной зоной» (Ильин и др., 2009. С. 221).
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с.
- Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33. № 3. С. 281–300.
- Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Синицин А.А. Соболи. 2-е изд., перераб. и доп. Киров: Изд-во «Вятка», 2003. 336 с.
- Беляев Д.К. Проблемы domestikации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 39.

- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации // Природа. 1979. № 2. С. 36–45.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И. Гетерозиготность и ее значение для развития гетерозиса у норок. Гетерозис в животноводстве. Л.: Колос, 1968. С. 70–80.
- Беляев Д.К., Евсиков В.И. Генетический синтез норок новых окрасок и перспективы их племенного использования // Генетика. 1970. Т. 6. № 1. С. 54–63.
- 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., Ростовцева Е.Я. Мутации окраски у норок // Каракулеводство и звероводство. 1948. № 3. С. 63–68.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н., Рувинский А.О. Генетически детерминированная летальность у лисиц и возможности ее преодоления // Генетика. 1973. Т. 9. № 9. С. 71–79.
- Берг Л.С. Труды по теории эволюции. 1922–1930. Л., 1977. 387 с.
- Берг Р.Л. Происходит ли элиминация особей, гетерозиготных по летальным мутациям, в популяциях // Изв. АН СССР. 1943. № 4. С. 243–248.
- Берг Р.Л., Тимофеев-Ресовский Н.В. О путях эволюции генотипа // Проблемы кибернетики. М., 1961. Вып. 5. С. 183–197.
- Бычков В.А. Возрастная изменчивость длины и веса тела морских котиков острова Тюленьего // Экология. 1971. № 1. С. 154–172.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 56 с.
- Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. Избр. пр.: в 2 т. Л.: Наука, 1967. Т. 2. С. 7–259.
- Вавилов Н.И. Письма Г.С. Зайцеву // Природа. 1977. № 4. С. 102–115.
- Вернадский В.И. О полиморфизме как общем свойстве материи // Уч. зап. Моск. ун-та, отд-ние естественн-исторических наук. 1892. Вып. 9. С. 1–18.
- Владимиров В.А. Структура популяций и поведение северных морских котиков // Ред. В.Е. Соколов, А.А. Аристов, Т.Ю. Лисицына. Северный морской котик: систематика, морфология, экология, поведение. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. С. 555–722.
- Волобуев В.Г., Терновский Д.В. Сравнение кариотипов европейской (*Lutreola lutreola*) и американской (*Lutreola vison*) норок // Зоол. журнал. 1974. Т. 53. Вып. 10. С. 1579–1580.
- Гегель Г.В.Ф. Наука логики: в 3 т. Т. 2. М., 1971. С. 66.
- Георгиев В.К. Белая лиса // Каракулеводство и звероводство. 1948. № 2. С. 57–59.
- Гершензон С.М. «Вспышки» мутаций некоторых генов в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1997. Т. 33. № 4. С. 421–430.
- Голубовский М.Д., Викторова Г.В. Концентрация и аллелизм летальных мутаций в соседних природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1968. Т. 4. № 8. С. 48–57.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь. Пер. с шестого издания (Лондон, 1872) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб: Наука. С.-Петербургское отд-ние, 1991. 539 с.
- де Фриз Г. Мутации и периоды мутаций при происхождении видов. СПб, 1912. Изд. М.И. Семенов.
- Дубинин Н.П. Генетико-автоматические процессы и их роль в процессе органической эволюции // Журн. общ. биологии. 1931. Т. VII. Вып. 5/6. С. 463–479.
- Дубинин Н.П. Дарвинизм и генетика популяций // Усп. соврем. биологии. 1940. Т. 13. № 2. С. 276–305.
- Дубинин Н.П. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966. С. 478–479.
- Дубинин Н.П., Гептнер М.А., Демидова З.А., Дьякова Л.И. Генетическая структура и динамика природных популяций *Drosophila melanogaster* // Биол. журнал. 1936. Т. 5. С. 939–976.
- Дубинин Н.П., Ромашов Д.Д. Генетическое строение вида и его эволюция // Биол. журнал. 1932. Т. 1. № 5/6. С. 52–95.
- Евсиков В.И. Генетико-эволюционные аспекты проблемы гомеостаза плодовитости млекопитающих (на примере норки) // Генетика. 1987. Т. XXIII. № 6. С. 988–1002.
- Заварзин А.А. Параллелизм структур как основной принцип морфологии // Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie. 1925. Bd. 124.
- Захаров И.А. Генетики и эволюционисты – Ю.А. Филиппченко и Н.И. Вавилов // Природа. 1982. № 6. С. 81–86.
- Захаров И.К. Мутации и мутационный процесс в природных популяциях *Drosophila melanogaster*: Дис ... д-ра биол. наук. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО РАН, 1995. 48 с.
- Захаров И.К., Ваулин О.В., Илинский Ю.Ю. и др. Источники генетической изменчивости в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 112–126.
- Захаров И.К., Юрченко Н.Н., Иванников А.В. и др. Вспышки мутаций и транспозоны в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Информ. вестник ВОГиС. 2001. № 16. С. 10–12.
- Иванников А.В., Синянский Я.Я., Юрченко Н.Н. и др. Летальные мутации в популяциях *Drosophila me-*

- lanogaster* Северной Евразии // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 3. С. 392–398.
- Ильин О.Г., Ильина О.Д., Докучаева С.О. Елена Дмитриевна Ильина. Путевые заметки и лирические отступления научного работника. М., 2009. 250 с.
- Ильина Е.Д. Основы генетики и селекции пушных зверей. Главпушнина НКВТ, 1935.
- Ильина Е.Д. Котики на Командорских островах. М.: Россельхозиздат, 1940.
- Ильина Е.Д. Остров Тюлений и его промысловые богатства. М.: Россельхозиздат, 1949.
- Ильина Е.Д. Островное звероводство. М.: Междунар. книга, 1950. 302 с.
- Ильина Е.Д. Морские котик. М.: Россельхозиздат, 1951.
- Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Генетические основы разведения цветных норок. М.: Россельхозиздат, 1965. 94 с.
- Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1983. 279 с.
- Колдаева Е.М. Генетика и селекция (книга первая). М.: ФГУП Изд-во «Известия», 2004. 296 с.
- Костина И.Л., Раутиан А.С., Раутиан Г.С. Сравнительная и эволюционная морфология окраски оперения птиц по материалам фондов Государственного Дарвиновского музея. М., 1982.
- Котс А.Ф. О гомологических рядах в окраске оперения Tetraonidae и Phasianidae // Памяти акад. М.А. Мензбира. М.; Л., 1937. С. 211–234.
- Крученкова Е.П. Материнское поведение млекопитающих. М.: МГУ, 2009. 207 с.
- Кудина Н.И. Материалы научной конференции МВА по вопросам ветеринарии, зоотехнии, товароведения. М., 1969.
- Кузин А.Е. Северный морской котик. М., 1999. 396 с.
- Кузнецов Б.А. Аберративная изменчивость окраски пушных зверей // Тр. Моск. зоотехн. ин-та. 1941. Т. 1. С. 134–141.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. Наследование нестандартной окраски у клеточных соболей // Кролиководство и звероводство. 2009а. № 3. С. 13–17.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. Перспективы создания цветных форм соболей (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) // Информ. вестник ВОГиС. 2009б. Т. 13. № 3. С. 605–611.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. Генетика окраски волосяного покрова пастелевых соболей // Матер. всерос. конф. посв. 100-летию Е.Д. Ильиной. М., 2009в. С. 27–31.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. Особенности окраски потомков первого поколения от скрещивания стандартных и пастелевых соболей // Матер. междунар. науч.-практ. конф., посв. 80-летию Вятской гос. с-х. академии. Киров, 2010. С. 149–150.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г., Ручкина З.С. Белый соболь // Междунар. конф. 75 лет. НИИПЗК. Пробл. восстановления и дальнейшего развития клеточного пушного звероводства. Родники, НИИПЗК, 2007. С. 92–97.
- Куличков Б.А., Портнова Н.Т. Русский соболь. М.: Колос, 1967.
- Любищев А.А. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции / Ред. Н.Н. Воронцов. Новосибирск: Наука, 1973. Т. III. С. 31–57.
- Мазинг Р.А. Повышенная жизнеспособность гетерозиготных по летали мух *Drosophila melanogaster* // Докл. АН СССР. 1938. Т. 20. № 2/3. С. 173–176.
- Мазинг Р.А. Различная жизнеспособность мух *Drosophila melanogaster*, гетерозиготных по летали, возникшим в природе // Докл. АН СССР. 1939. Т. 25. № 1. С. 65–68.
- Малькович Т.А. Морской бобр в неволе // Природа. 1937. № 3. С. 81–87.
- Малькович Т.А. Акклиматизация морских выдр (*Enhydra marina* Lech.) на Мурмане // Природа. 1938. № 7/8.
- Малькович Т.А. Опыт приручения калана: Дис..., 1955.
- Малькович Т.А. Опыт содержания каланов в неволе // Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. 1958. № 6. С. 126–136.
- Мараков С.В. Природа и животный мир Командор. М.: Наука, 1972. 184 с.
- Мараков С.В. Северный морской котик. М.: Наука, 1974. 72 с.
- Мараков С.В. Земля в океане // Смена. 1988. № 24. Декабрь. С. 14.
- Матыско Е.К., Дивеева Г.М. Влияние гена карельской окраски на жизнеспособность гомозигот и компаундов // Достижения науки в звероводстве и промышленном кролиководстве. М., 1984. Т. 31. С. 181–185.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. М.: Иностран. лит-ра, 1947. 504 с.
- Медников Б.М. Онтогенез и теория информации // Природа. 1971. № 7. С. 15–23.
- Медников Б.М. Современное состояние и развитие закона гомологических рядов в наследственной изменчивости // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981. С. 127–135.
- Медников Б.М. Гомологическая изменчивость и ее эволюционное значение // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 129–138.
- Медников Б.М. Еще раз о законе гомологических рядов в наследственной изменчивости // Природа. 1989а. № 7. С. 27–35.
- Медников Б.М. Современное состояние проблемы вида и видообразования // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989б. 368 с.

- Монахов Г.И., Бакеев Н.Н. Соболь. М.: Лесн. пром-ность, 1981. 240 с.
- Монахов Г.И., Крючков В.С., Монахов В.Г., Шурыгин Б.В. Результаты интродукции восточносибирских соболей в Енисейской Сибири и бассейне р. Васюган // Промысловая териология. М.: Наука, 1982. С. 136–148.
- Монахов Г.И., Чеглаков В.Н. К вопросу о разведении цветных соболей // Сб. НТИ ВНИИОЗ. 1973. Вып. 40/41. С. 109–112.
- Нестеров Г.А., Болтнев А.И., Стус А.И. и др. Результаты мониторинга популяций морских котиков в России в 1997–2000 гг. Командорские острова. Состояние командорской популяции морских котиков в 1997 г. КамчатНИРО. 140 с.
- Николаев А. Белые лисицы // Союзпушнина. 1931. № 7. С. 26–27.
- Оленов Ю.М. Явления фенотипического параллелизма в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1965. Т. 1. № 2. С. 87–94.
- Павлов М.К., Балиева И.В. Племенное дело в соболеводстве // Кролиководство и звероводство. 1941. № 6. С. 15–19.
- Павлюченко В.М., Уткин Л.Г., Григорьев М.Ю. и др. Клеточное разведение соболей. М.: Колос, 1979. 184 с.
- Пономарев А.Л. Об изменчивости и наследовании окраски и расцветки у соболей // Зоол. журнал. 1938. Т. 17. Вып. 3. С. 482–503.
- Портнова Н.Т. Опыт работы соболиной фермы Пушкинского звероводческого совхоза // Кролиководство и звероводство. 1941. № 6. С. 7–9.
- Портнова Н.Т. Наш опыт разведения соболей // Кролиководство и звероводство. 1966. № 4. С. 15–16.
- Раутиан Г.С. Гомологические ряды в окраске птиц // Природа. 1987. № 10. С. 66–74.
- Результаты исследований морских млекопитающих Дальнего Востока. Годовые отчеты Командорской инспекции рыбоохраны, 1998–2010.
- Рогозин И.Б., Глазко В.И., Кунин Е.В. Молекулярная основа рядов гомологической изменчивости Н.И. Вавилова // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 3. С. 362–371.
- Родин С.Н. Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова в свете некоторых данных теории молекулярной эволюции // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 38–71.
- Ромашов Д.Д., Ильина Е.Д. Анализ популяций лисец по формуле Гарди // Докл. АН СССР. 1942. Т. 37. № 5/6. С. 220–224.
- Ромашов Д.Д., Ильина Е.Д. Об аберративной изменчивости в популяциях пушных зверей // Журн. общ. биологии. 1943. Т. 4. № 5. С. 286–312.
- Рязанов Д.А. Разработка рационов кормления каланов при содержании их в неволе // Отчет о научно-исследовательской работе. Петропавловск-Камчатский, 1989.
- Сабанеев Л.П. Соболь и соболиный промысел. М.: Тип. В. Готье, 1875.
- Снытко Э.Г., Уткин Л.Г. Белая пятнистость клеточных соболей // Тр. НИИПЗК. 1984. Т. 31. С. 128–135.
- Соколова К.Б., Голубовский М.Д. Жизнеспособность гетерозигот по летальным аллелям локуса «гигантские личинки» у *Drosophila melanogaster* при разных температурах // Генетика. 1979. Т. 15. № 3. С. 454–463.
- Старков И.Д. Биология и разведение соболей и куниц. М., 1947.
- Суворов Е.К. Командорские острова и пушной промысел на них. СПб, 1912.
- Суслов В.В., Колчанов Н.А. Дарвиновская эволюция и регуляторные генетические системы // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 2. С. 410–439.
- Терновская Ю.Г., Терновский Д.В. Перспективы разведения цветных соболей // Матер. к Всесоюз. науч.-произв. совещанию по соболю. Киров, 1971. С. 164–165.
- Терновский Д.В. Биология куницеобразных. Новосибирск: Наука, 1977. 280 с.
- Тихомиров И.Б., Прасолова Л.А., Всеволодов Э.Б. и др. Феногенетический анализ пигментации новой окрасочной мутации американской норки (*Mustela vison* Schr.) и комбинации ее с некоторыми известными // Генетика. 1994а. Т. 30. № 2. С. 255–260.
- Тихомиров И.Б., Прасолова Л.А., Трапезов О.В. и др. Норка талица // Кролиководство и звероводство. 1994б. № 3. С. 10.
- Трапезов О.В. Влияние недокорма на рост и развитие норок разных генотипов // Тр. Науч.-исслед. ин-та пушного звероводства и кролиководства. 1978. Т. 18. С. 137–148.
- Трапезов О.В. Об одомашнивании пушных зверей (к 140-летию выхода в России труда Ч. Дарвина: «Прирученные животные и возделанные растения») // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 45–61.
- Трапезов О.В., Беляев Д.К. О роли гетерозиготности норок в экстремальных условиях кормовой обеспеченности // Закономерности онтогенетической эволюции животных. Изд-во Тюмен. ун-та, 1978. С. 34–36.
- Трапезов О.В., Маркель А.Л. Влияние мутаций окраски на функцию надпочечников при хроническом кормовом стрессе у американской норки // Генетика. 1989. Т. 25. № 3. С. 508–512.
- Трапезов О.В., Маркель А.Л., Луценко Н.Д., Шульга В.А. Влияние кормового стресса на показатели размножения норок // Кролиководство и звероводство. 1999. № 4. С. 13–14.

- Трапезов О.В., Прасолова Л.А. Морфоструктура меха у норок разных генотипов под влиянием дифференцированного голодового стресса // С.-х. биология. 1990. № 6. С. 135–139.
- Трапезов О.В., Прасолова Л.А. Качество опушения у зверей в экстремальных кормовых условиях // Кролиководство и звероводство. 1997. № 4. С. 11–12.
- Трапезов О.В., Трапезова Л.И. О терминологии в звероводстве // Кролиководство и звероводство. 2001. № 2. С. 5–6.
- Трапезов О.В., Трапезова Л.И. Воспроизводящаяся коллекция генотипов американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН // Информ. вестник ВОГиС. 2009а. Т. 13. № 3. С. 554–570.
- Трапезов О.В., Трапезова Л.И. Последствия влияния кормового стресса матерей на поведение потомства у норок разных генотипов // Матер. 4-го Междунар. симп. «Современные проблемы и методы экологической физиологии и патологии млекопитающих, введенных в зоокультуру». Петрозаводск, 23–25 сентября 2009. 2009б. С. 251–256.
- Трапезов О.В., Трапезова Л.И., Парамонов Г.П., Данилин Н.Ф. О возможности разведения калана // Кролиководство и звероводство. 2002. № 4. С. 14–16. № 5. С. 10–11.
- Филипченко Ю.А. О параллелизме в живой природе // Усп. эксперим. биологии. 1924. Т. 3. Вып. 3/4. С. 248.
- Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. М.; Л., 1929. С. 202.
- Цветков Ю.В., Евсиков В.И., Осетрова Т.Д., Матиско Е.К. Генетика окраски пятнистых норок зверосовхоза «Куйтежский» // Биология и патология пушных зверей: Тез. докл. к III Всерос. науч. конф. Петрозаводск, 1981. Ч. 2. С. 167–168.
- Цветков Ю.В., Попов Ф.А., Цветкова В.А. и др. Куйтежская пятнистая // Кролиководство и звероводство. 1988. № 1. С. 7–8.
- Чеглаков В.Н. Соболь абберрантной окраски // Биология и патология клеточных пушных зверей. Киров, 1977. С. 115.
- Чеглаков В.Н. Первые итоги работы с цветным соболем во ВНИИОЗ // Биология, разведение и содержание клеточных соболей. М., 1980. С. 115–117.
- Чеглаков В.Н. Доместикация цветных соболей // Первое Всесоюзное совещание по проблемам зоокультуры: Тез. докл. М., 1986. Ч. 1. С. 248–250.
- Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. (А). 1926. Т. 2. Вып. 1. С. 3–54; Вып. 4. С. 237–240. То же: Бюл. МОИП (биол.). 1965. Т. 70. № 4. С. 34–75; В кн.: Классики советской генетики, 1920–1940. Л.: Наука. 1968. С. 133–170; Сокращ. англ. пер. Ф.Г. Добржанского: Cold Spring Harbor Symp., 1959. V. 24. P. 167–195. Франц. пер.: S.S. Tchetverikoff. Les Lois de J'Heredité. Mont-Pelerin, 1970.
- Шапиро Н.И. Мутационный процесс как адаптивный признак вида // Зоол. журнал. 1938. Т. 17. С. 592–601.
- Шапиро Н.И., Игнатьев М.В. Эволюция мутабельности // Усп. соврем. биологии. 1945. Т. 20. № 3. С. 325–344.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избр. тр. М.: Наука, 1982. 383 с.
- Шумный В.К. Два гениальных обобщения Николая Ивановича Вавилова (к 120-летию со дня рождения) // Генетика. 2007. Т. 43. № 11. С. 1447–1584.
- Юрченко Н.Н., Захаров И.К. Концепция биологической гомологии: исторический обзор и современные взгляды // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 3/4. С. 537–546.
- Abouheif E. Developmental genetics of homology: a hierarchical approach // Trends. Ecol. Evol. 1997. V. 12. P. 405–408.
- 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.
- 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.
- Bogdanov Y.F., Grishaeva T.M., Dadashev S.Y. Similarity of the domain structure of proteins as a basis for the conservation of meiosis // Int. Rev. Cytol. 2007. V. 257. P. 83–142.
- Bonnel M.L., Selander R.K. Elephant seals: genetic variation and near extinction // Science. 1974. V. 184. P. 908–909.
- Bowness E.R. History of early mink people in Canada. Canada Mink Breed. Assoc. 1980. 252 p.
- Castle W.E., Moor L. Mutation in mink under domestication // J. Hered. 1946. V. 37. P. 137–145.
- Cope E. The Primary Factors of Organic Evolution. Chicago, 1896. P. 475–484.
- Darwin Ch. Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited During the Voyage of H.M.S. Beagle Round the World: Under the Command of Capt. Fitz Roy. L.: John Murray, 1845.
- de Beer G.R. Homology: an unsolved problem. Oxford Biology Reader. L.: Oxford University Press, 1971. N 11.
- Demerec M. Miniature-alpha – a second frequently mutation character in *Drosophila virilis* // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1926. V. 12. P. 687–690.

- Demerec M. Frequency of spontaneous mutations in certain stocks of *Drosophila melanogaster* // Genetics. 1937. V. 22. P. 469–478.
- Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. N.Y.: Columb. Univ. Press, 1970. 505 p.
- Dunn L.C. Unit Character Variation in Rodents // J. Mammal. 1921. V. 2. N 2. P. 125–140.
- Duval-Jouve M.J. Variations paralleles des types congeneres // Bull. de la Societe Botanique de France. 1865. V. 12. P. 196–211.
- Ford E. Ecological genetics. London: Methuen, 1964, 2nd ed., 1965. London: Chapman and Hall; 3rd ed., 1971; 4th ed., 1975. 410 p.
- Joergensen G. Mink Production. 1984. Publisher: Scientifur 48 H. Roskildevej, DK 3400 Hilleroed. Denmark. P. 11–12.
- Haldane J.B.S. The Comparative Genetics of Colour in Rodents and Carnivora // Biol. Rev. 1927. V. 11. P. 199.
- Hammer K., Schubert I. Are Vavilov's law of homologous series and syntenly related? // Genet. Res. Crop Evol. 1994. V. 41. P. 123–124.
- L'Heritier Ph., Teissier G. Eliminations des formes mutantes dans les populations de Drosophiles. Cas des Drosophiles «ebony» // C. R. Soc. Biol. 1933. V. 124. P. 882–885.
- Mayr E. Systematics and the Origin of Species. N.Y., Columbia Univ. Press, 1942. 120 p.
- Møller K.F. Minkboken. Strange and Co., Oslo, 1930. 78 p.
- Muller H. J. The problem of genic modification // Ztschr. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre. 1928. Suppl. Bd. 1. S. 234–260. (Рус. пер. в кн.: Мёллер Г. Избранные работы по генетике. М.: Сельхозгиз, 1937. С. 178–205).
- Ness N. Heggedalfactoren i relasjon til black cross-factoren // Nord. Vet. Med. 1958. V. 10. P. 509–521.
- Ness N. An investigation of the relation of the Heggedal factor to the Black Cross factor // Acta. Agric. Scand. 1963. V. 13. P. 131–138.
- Ness N. The homozygous lethal effect of the heggedal factor (shadow factor) // Acta. Agric. Scand. 1964. V. 13. P. 208–228.
- Ness N. Abnormalities of the female genital organs in mink heterozygous for the Heggedal factor (shadow factor) // Acta. Agric. Scand. 1965. V. 15. P. 65–99.
- Ness N., Einarsson E., Lohi O. *et al.* Beautiful Fur Animals and Their Colour Genetics. 1988. Glostrup, Denmark: Published by Scientifur. 271 p.
- Osborn H.F. The Origin and Evolution of Life. N.Y.: Charles Scribner's Sons, 1917. P. xxi+322.
- Owen R. Lectures on comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals. Delivered at the Royal College of Surgeons in 1843. L.: Brown, Green and Longman.
- Popov I.Y. Periodical systems in biology // Die Entstehung Biologischer Disziplinen / Ed. U. Hossfeld, T. Junker. Berlin: VWB, 2002. P. 55–69.
- Schackelford R.M. Genetics of the ranch mink. Pilsbury Publishers Inc. N.Y., 1950. 91 p.
- Schackelford R.M. American mink. Evolution of domesticated animals. Longman. 1986. P. 229–234.
- Schackelford R.M., Moore W.L. Genetic basis of some white phenotypes in the ranch mink // J. Hered. 1954. V. 45. P. 173–176.
- Selander R.R., Kaufman D.W. Genic variability and strategies of adaptation in animals // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1973. V. 70. P. 1875–1877.
- Sinha H., Nicholson B.P., Steinmetz L.M., McCusker J.H. Complex genetic interactions in a quantitative trait locus // PloS Genetics. 2006. V. 2. N 2. P. 140–147.
- Smith B.W. Nature's jewels. A history of mink farming in the United States // Nat. Board of Fur Farm Org. 1981. 100 p.
- Smith T., Polacheck D. Reexamination of the life table for northern fur seals and implications about population regulatory mechanisms // Dynamics of Large Mammal Populations / Eds C.W. Fowler, T. Smith. N.Y.: John Wiley and Sons, 1981. P. 99–120.
- Sommer R.J. Homology and the hierarchy of biological systems // BioEssays. 2008. V. 30. Issue 7. P. 653–658.
- Snel B., Huynen M.A., Dutilh B.E. Genome trees and the nature of genome evolution // Annu. Rev. Microbiol. 2005. V. 59. P. 191–209.
- Sturm R.A. A golden age of human pigmentation genetics // Trends Genet. 2006. V. 20. P. 464–468.
- Sturtevant A.H. Essays on evolution. 1. On the effects of selection on mutation rate // Quart. Rev. Biol. 1937. V. 12. P. 461–467.
- Timofeef-Ressovsky N.W. Verschiedenheit der normalen Allele der white-Serie aus zwei geographisch getrennten Populationen von *Drosophila melanogaster* // Biol. Zbl. 1932. Bd. 52. S. 468–492.
- Tikhomirov I.B., Tikhomirova V.V., Trapezov O.V. A new dominant mutant in mink (*Mustela vison* Schreber, 1777) // Proc. of the VIth Intern. Sci. Congr. in Fur Animal Production. Applied Sci. Rep. August 21–23, 1996, Warsaw, Poland, 1996. V. 27. P. 191–194.
- Trapezov O.V. Black Crystal: A novel coat color mutant in the American Mink // J. Hered. 1997a. V. 88. P. 164–166.
- Trapezov O.V. A rise of new colour phases in American mink (*Mustela vison* Schreber) in the course of selection for domestic behaviour // Scientifur. 1997b. V. 21. N 1. P. 41–47.
- Trapezov O.V. Behavioral aspects of the river otter (*Lutra lutra*) and the sea otter (*Enhydra lutris*)

- breeding in captivity // VIIth Intern. Otter Colloquium. March 14–19, 1998. Trebon, Czech Republic. P. 7.
- Trapezov O.V. Effect of coat colour mutation in mink on the adrenal cortex function at pelting time in Siberian climate // VIIIth Intern. Sci. Congr. in Fur Animal Production. Scientifur. V. 28. N 3. I: Welfare and Ethics. P. 42–43. 15–18 September 2004, De Ruvenberg, Hertogenbosch, The Netherlands.
- Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // J. Genet. 1922. V. 12. N 1. P. 47–89.
- Wagner G. The developmental genetics of homology // Nat. Rev. Genet. 2007. V. 8. P. 473–479.
- Wolf Y.I., Rogozin I.B., Grishin N.V., Koonin E.V. Genome trees and the tree of life // Trends Genet. 2002. V. 18. N 9. P. 472–479.
- Zakharov I.A. Nikolai I. Vavilov (1887–1943) // J. Biosci. 2005. V. 30. N 3. P. 299–301.

PHENOTYPIC PARALLELISM OF COLOR ABERRATIONS IN THE NORTHERN FUR SEAL (*CALLORHINUS URSINUS*), AMERICAN MINK (*MUSTELA VISON*), AND SABLE (*MARTES ZIBELLINA*)

S.V. Fomin¹, N.S. Fomina², O.V. Trapezov³

¹ Vyatka Agricultural Academy, Kirov, Russia;

² State Natural Biosphere Reserve «Kommandorsky»,
Commander Islands, Nikol'skoe, Russia, e-mail: natsfomina@mail.ru;

³ Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

Summary

The frequency of color aberrations in the seal population of Commander Islands has been studied. Albino, acromelanism, nonspecific piebaldness, golden, and ferret-type color phases have been recorded at frequencies about 10^{-4} . They are phenotypically similar to the same phases in sables and color mutations in farm-bred American minks. The evolutionary significance of color aberrations in natural populations is discussed.

Key words: Northern fur seal, *Callorhinus ursinus*, American mink, *Mustela vison*, sable, *Martes zibellina*, polymorphism, color aberrations, phenotypic parallelism, isomorphism, population regulatory mechanisms.