

ИЗМЕНЕНИЕ В ХОДЕ ПРОМЫШЛЕННОЙ ДОМЕСТИКАЦИИ АКТИВНОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ У РАЗЛИЧНЫХ ГЕНОТИПОВ АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*MUSTELA VISON* SCHREBER, 1777)

Е.Б. Свечкина, Н.Н. Тютюнник

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия,
e-mail: tyutyunnik@krc.karelia.ru; svetchkina@krc.karelia.ru

Проведено сравнительное исследование активности трипсина и амилазы в крови у диких американских норок, отловленных в природе, и у различных генотипов норок промышленного разведения на специализированных зверофермах. Высокая активность трипсина у диких норок и у норок клеточного разведения отражает генетическую детерминацию пищеварительного тракта этих хищников к высокобелковому животному корму. В то же время установлена высокая активность амилазы у норок, выращиваемых на специализированных зверофермах, что является следствием отбора этих животных на изменение диеты в ходе их исторической промышленной доместикиации.

Введение

Стихийная промышленная доместикиация американской норки

Американская норка (*Mustela vison* Schreber, 1777) принадлежит к отряду хищных (*Carnivora*) семейства куньих (*Mustelidae*). Среди всех видов пушных зверей норка получила наибольшее распространение как объект клеточного пушного звероводства, благодаря чему, по убеждению многих специалистов, в обозримом будущем никакой другой вид меха не способен лишить шкурки норки конкурентоспособности на мировом рынке пушнины.

В диких условиях на своей исторической родине ареал норки занимает огромную территорию Северной Америки от Аляски до Ньюфаундленда. Несмотря на то, что норка на этом большом ареале обитания представлена одним видом, ее систематика выделяет различные расы, сформированные отличающимися между собой локальными популяциями. Мёллер в 1930 г. перечисляет 11 различных географических рас (Möller, 1930). Р. Шакельфорд в 1950 г., ссылаясь на известную книгу Х.Е. Энтони о северо-американских млекопитаю-

щих, также говорит об 11 подвидах норки (Schackelford, 1950).

Боунес (Bowness, 1980) в своей книге о первых канадских норководов настаивает, что следует упоминать о пяти географических расах норок, вовлеченных в промышленное разведение на специализированных зверофермах:

M. vison vison – с восточного побережья Канады (Квебек, Восточный Лабрадор и Новая Шотландия); *M. vison lowii* – с северо-восточного побережья; *M. vison lacustris* – центральные территории южнее границы с США; *M. vison enerquemenos* Британская Колумбия; *M. vison ingens* и *M. vison melamplus*, известные как юконская и аляскинская.

И все же наибольший вклад в формирование генофонда современной фермерской норки внесли три подвида: *M. vison vison* (Восточный Квебек) отличающаяся небольшим размером тела, с красивым шелковистым коротковолосым мехом; *M. vison ingens* (Аляска) – крупная крепкого телосложения норка, с грубым мехом и хорошей плодовитостью (при этом наибольшее количество зверей для фермерского разведения было изъято из юконской популяции); *M. vison melamplus* (полуостров Кенай).

В настоящее время в результате интенсив-

ного обмена животными между зверофермами уже не представляется возможным выделить в фермерских популяциях какую-либо географическую расу (Nes *et al.*, 1988).

Первые сообщения о разведении норок в неволе поступают из США времен гражданской войны, когда два фермера Т.Д. Филипс и В. Вудкокк создали норковую ферму на берегу озера Касадакка на севере штата Нью Йорк. В Канаде разведением в неволе норок первыми занимались с 1866 по 1887 гг. братья Паттерсон в Ричмонд Хилл. К концу 19 столетия в Северной Америке насчитывалось уже около сотни норковых ферм (Bowness, 1980; Mink Production, 1985).

Что такое стандартный фенотип, норма или «дикий тип»?

Как упоминалось выше, в основе стандартной норки (+/+), разводимой сегодня в промышленных условиях в разных частях света, лежат предковые формы, отловленные в конце прошлого столетия в различных частях Канады и США. Вначале это были субпопуляции, сосредоточенные на различных фермах и представлявшие собой достаточно различающиеся в генетическом отношении группы животных. Впоследствии при обмене племенным материалом между норководами значительно уменьшились эти различия, и на сегодняшний день стандартная норка фермерского разведения в таксономическом отношении представляет собой достаточно однородное образование. В итоге стандартная норка (+/+), порой, называемая в обиходе по-английски – «dark», – это затемненная усилиями селекционеров обычная темно-коричневого цвета дикая американская норка (Nes *et al.*, 1988). «Дикий тип», стандартный фенотип или норма (+/+) представляет собой совокупность жизненных циклов особей данного вида зверей, возникающих как наследственно устойчивый адаптивный ответ на воздействия внутренней и внешней среды. Такой фенотип определяется генами дикого типа (+/+) – аллелями, получившими наибольшее распространение в дикой природе.

В Европе первые норковые фермы появились в начале 1920-х гг. первоначально в Германии и Скандинавии.

В нашу страну стандартные норки впервые были завезены из Канады в 1928 г. в зверосовхоз «Пушкинский» Московской области. поголовье импортных зверей было незначительным (35 самцов и 30 самок). Это были мелкие звери светлой с подпалами окраски, низкой воспроизводительной способности. Максимальный вес самца составлял 1050 г, самок – 850 г. Средний живой вес самцов был равен 740 г, а самок – 660 г. В 1946 г. в счет репараций в этот же зверосовхоз были завезены стандартные норки из Германии (204 самки и 50 самцов) и Финляндии (90 самок). Эти звери также имели мелкий размер (самцы в среднем весили 980 г, самки – 720 г) и окраску невысокого качества (в основном коричневую и светло-коричневую). Формирование стада темно-коричневых стандартных норок (+/+) шло в основном за счет завоза зверей в 1946 г., так как норки, завезенные из Канады, к этому времени были почти все забиты на шкурку.

В первые годы селекция была направлена главным образом на затемнение окраски меха у зверей. В результате этой работы к 1954 г. основное стадо стандартных норок (+/+) зверосовхоза «Пушкинский» полностью состояло из норок только коричневой и темно-коричневой окраски.

Стандартные темно-коричневые норки

Внутрипородный тип стандартных темно-коричневых норок (+/+) создан в нашей стране в результате многолетней селекционной работы. Главную роль в создании этого типа норок сыграл зверосовхоз «Пушкинский». С целью улучшения окраски зверей при разведении использовался режим как инбридинга, так и аутбридинга. В первые послевоенные годы инбридинг применялся как вынужденная мера, поскольку поголовье норок было небольшим. С середины 1950-х гг. умеренно родственные спаривания стали применять уже специально для консолидации стада по окраске волосяного покрова. С целью ускорения совершенствования зверей по окраске меха в 1957–1958 гг. в зверосовхозе «Пушкинский» было проведено однократное скрещивание местных самок темно-коричневого типа с темными самцами, завезенными из Норвегии. В итоге был получен

желательный заводской тип норок темно-коричневого типа с волосяным покровом, состоящим из упругих блестящих и шелковистых кроющих волос, относительно одинаковых по длине (20–30 мм у самцов и 17–30 мм у самок), полностью прикрывающих подпушь на спине, боках и животе. Подпушь средней высоты (у самцов и самок одинаковая 14–14,5 мм), очень густая, тонкая и шелковистая, с хорошо выраженным блеском, без каких-либо признаков свалянности.

Окраска волосяного покрова стандартных норок темно-коричневого типа варьирует от коричневой до почти черной. У значительной части животных брюшко по сравнению со спиной имеет более светлую окраску. Кроющие волосы имеют более темный тон по сравнению с подпушью и более однородно окрашены по длине, хотя нижняя часть волос обычно светлее верхней. Окраска пуховых волос имеет большую изменчивость. Она варьирует по цвету, интенсивности пигментации различных частей стержня волоса. Наибольшее распространение имеет коричнево-серый или серо-коричневый цвет пуха с ясно выраженными коричневыми вершинами. Значительно реже встречается ровная по всей длине волоса коричневая окраска, совсем редко – почти черная или серая. Все стандартные норки имеют темно-коричневое носовое зеркало, а также темно-коричневые, почти черные глаза.

Стандартные черные норки

Внутрипородный тип стандартных черных норок (+/+) получен в результате длительной селекции на зверофермах ряда стран. Наиболее короткие и уравненные по длине кроющие волосы при высокой интенсивности их окраски имеют черные норки американской селекции. Для этих норок характерна также удлиненная форма тела и низкая воспроизводительная способность. Им несколько уступают по уравниваемости кроющих волос и интенсивности пигментации норки скандинавской селекции (датские, шведские, норвежские, финские).

Массовый импорт норок черного типа в нашу страну был осуществлен в 1958–1968 гг. Как определено в Инструкции по бонитировке пушных зверей, норки желательного типа ха-

рактеризуются крепкой конституцией, крупным размером, выраженными половыми признаками, хорошим здоровьем, способностью к регулярному размножению, высокой плодовитостью, хорошей приспособленностью к местным кормовым и климатическим условиям, спокойным и живым темпераментом. Волосяной покров норок черного типа должен состоять из густых, упругих, более коротких и уравненных по длине (по сравнению с норками темно-коричневого типа), блестящих и шелковистых кроющих волос, полностью прикрывающих подпушь на спине, боках и брюшке. Подпушь средней высоты, очень густая, тонкая и шелковистая, с хорошо выраженным блеском и без признаков свалянности. Норки черного типа по сравнению с темно-коричневыми норками несколько мельче по размеру тела, с более низкой воспроизводительной способностью.

Кроющие волосы у черных норок несколько короче, чем у норок темно-коричневого типа и имеют меньшую изменчивость по длине, в результате чего волосяной покров выглядит как бы подстриженным. В «Первом плане племенной работы с внутрипородным типом черных норок на 1974–1980 гг.» было утверждено: у норок черного типа кроющие волосы черные или почти черные, однородно окрашенные по длине. Окраска пуховых волос имеет значительно большую изменчивость. Она варьирует по цвету, интенсивности, степени пигментации различных зон стержня волоса. Наибольшее распространение у норок черного типа имеет разной интенсивности коричневый цвет пуха. Окраска вершин пуховых волос часто отличается от того, как окрашены они по всей длине. Реже встречаются норки с однородно окрашенной темно-коричневой и почти черной подпушью. У норок черного типа нередко наблюдается различная интенсивность окраски спины и брюшка (Сырников, 1975).

Выход норки на авансцену мирового рынка пушнины состоялся благодаря огромному числу мутаций окраски мехового покрова – сейчас известно около 35, многие из которых, как показал анализ, возникли в диких популяциях в результате естественного мутационного процесса. Шкурки многих мутационных, особенно же комбинативных, форм норок оцениваются на международном рынке значительно дороже

шкурки обычной стандартной окраски. Это создало исключительную популярность цветным норкам, в результате чего из общего объема мирового производства норковых шкурок (27 млн штук в год) более 50 % составляют цветные. Комментируя доместикационный процесс на промышленных норковых зверофермах, академик Д.К. Беляев в 1972 г. 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).

Отбор на эволюционно несвойственные для норок корма в условиях промышленной доместикации

Дикая американская норка как типичный представитель отряда хищных в основном питается животными кормами (мышевидные грызуны, птицы, рыбы, моллюски, ракообразные). В кормовом рационе животного углеводные растительные корма занимают незначительное место (Сегаль, 1975; Терновский, Терновская, 1994). Известно, что при высоком уровне белка в рационе животного преобладающей становится протеолитическая ферментная цепь, при повышении жира – липолитическая, углеводов – карбогидразная. Принято считать, что у плотоядных млекопитающих, в ходе эволюции приспособившихся к потреблению довольно однородной пищи, пищеварительная система имеет ограниченную способность к адаптивной перестройке ферментных цепей (Snook, 1974; Закс, Никитин, 1975; Clemens, 1980; Rey, Schmitz, 1981; Рахимов, Слоним, 1981; Озолс, 1984; Уголев и др., 1986; Henning, 1987; Alpers, 1987; Рахимов, 1992; Rappenheimer, 1993).

Но практика промышленной доместикации американской норки все же показала, что рацион животного в условиях клеточного разведения

существенно изменился (Перельдик и др., 1981; Ильина, Кузнецов, 1983). До 1950-х гг. в нашей стране норки выращивались на мясных рационах (15 г переваримого протеина в расчете на 100 ккал обменной энергии корма), хотя еще в предвоенные годы Л.В. Бойцов по результатам поездки на Аляску рекомендовал рыбный тип кормления (до 80 % трески и камбалы от всей массы кормосмеси (Милованов, 2001).

В 1960-е гг. вместо мускульного мяса (конины) зверям стали давать мясо тюленей, китов, рыбные отходы, рыбную муку, кормовые дрожжи. Постепенно изменилось отношение к включению в рацион рыбы. Цельную тощую и не обладающую выраженными специфическими факторами рыбу стали успешно скармливать в количестве до 20–25 г в расчете на 100 ккал, полностью заменяя когда-то традиционный корм – мускульное мясо.

С целью дальнейшего уменьшения расходов на приобретение дорогостоящих и дефицитных мясо-рыбных кормов (в 1950-е гг. практиковали 12–14 г белка на 100 ккал обменной энергии корма) появляются рационы с достаточно низким уровнем переваримого протеина: 7,2–8 г.

Отсаженному молодняку норки в период выращивания скармливают сырой кукурузный крахмал в количестве 2 г на 100 ккал обменной энергии корма, заменяющего по энергии более дорогостоящие, богатые жиром продукты (Юдин, Голушкова, 2000).

В скандинавских странах базовые кормоцеха производят кормовые смеси для молодняка норки с 6,5–7,5 г протеина на 100 ккал обменной энергии корма. А в экспериментах уже испытывают смеси с 3,5...6,5 г белка, т. е. на уровне, принятом при производстве кормов для домашних собак (Милованов, 2002, 2004, 2006).

К концу 20-го столетия на основании исследований ученых из научного центра Ассоциации звероводов Дании в Хольстебро упор делается на добавки в рацион норки синтетических лимитирующих аминокислот: триптофана, лизина, треонина и метионина. Вместо *DL*-метионина используется его более дешевый, но при высоких дозах токсичный гидроксипропаналог. Делается вывод, что при хорошей сбалансированности смесей по аминокислотам допустимо снижение уровня протеина до 18 % по обменной энергии, т. е. до 4 г на 100 ккал обменной энергии корма.

А это уже близко к нормам кормления домашних кошек. При таком рационе кормления среди растущего молодняка начинает действовать интенсивный отбор на совершенно новый, эволюционно не освоенный тип кормления – не все звери его выдерживают, наблюдаются случаи гибели норок с признаками перерождения печени из-за неспособности усвоить предлагаемую кормосмесь (Sandbol *et al.*, 2004). И, как следствие, на создавшемся низкопротеиновом провокационном фоне стали выявляться звери, сохраняющие востребованное пушно-меховым рынком качество меха, и, наоборот, не способные формировать нормальное опушение (Соболева, 2004). Вполне понятно, что последние, конечно, попали под давление отбора и стали удаляться из стада при окончательной осенней бонитировке.

Материал и методы

Объектом для изучения служили дикие американские норки, акклиматизированные в биоценозах Карелии и отловленные для целей научного исследования. Для сравнения с ними в исследование были взяты разводимые в зверохозяйствах Республики Карелия стандартные темно-коричневые норки (+/+), а также мутантные окрасочные формы: монорецессивные норки окраски белая-хедлунд (*h/h*), монорецессивные серебристо-голубые (*p/p*) и дирецессивные сапфировые (*a/a p/p*).

О состоянии пищеварительной системы у пушных зверей в ходе их стихийной domestikации в условиях промышленных звероферм

можно судить по уровню активности пищеварительных гидролаз, α -амилазы, протеолитического фермента трипсина, которые попадают в кровотоки в результате деятельности пищеварительных желез (Сидорова, Лукьянов, 1980; Берестов, Кожевникова, 1981). Определение активности α -амилазы и трипсина в сыворотке крови у норок проводили в период их роста и развития, а также в разные сезоны года – перед началом размножения (февраль), во второй половине беременности (апрель) и в период покоя (декабрь). Активность амилазы определяли по гидролизу крахмала, трипсина – по гидролизу синтетического субстрата (ТАМЕ), липазы – по гидролизу трибутирина (Олейник и др., 1999).

Результаты

В табл. 1 представлены результаты исследования пищеварительных ферментов в сыворотке крови у диких норок, отловленных в природе, и у стандартных темно-коричневых (+/+) норок клеточного разведения в осенний период (сентябрь). Было выявлено, что, несмотря на различные условия обитания и, как следствие этого, разные уровни domestikации, активность трипсина как у диких, так и у стандартных темно-коричневых норок клеточного разведения практически не различалась (29,0 Е/ч/мл и 24,5 Е/ч/мл). В то же время амилазная активность у клеточных норок промышленного разведения была в 3 раза выше ($P < 0,05$), а уровень панкреатической липазы на 25 % ниже, чем у диких.

В то же время у норок, находящихся в условиях промышленной domestikации,

Таблица 1

Активность пищеварительных гидролаз у диких норок и у стандартных темно-коричневых норок клеточного разведения

Фермент	Норка			
	дикая	n	темно-коричневая	n
Трипсин, Е/ч/мл	29,0 ± 1,7	3 (1♂ + 2♀)	24,7 ± 1,2	10 (5♂ + 5♀)
Амилаза, мг/ч/мл	8,4 ± 0,7*	3 (1♂ + 2♀)	24,5 ± 2,7	9 (5♂ + 5♀)
Липаза, мкмоль/ч/мл	2,5 ± 0,7	3 (1♂ + 2♀)	1,8 ± 0,4	9 (5♂ + 5♀)

Е¹ – экстинкция. * $P < 0,05$ – значение достоверно по отношению к показателю у темно-коричневых норок.

ферментативная активность дополнительно плейотропно модулируется мутациями, затрагивающими окраску меха. Как показано в табл. 2, сравнительное исследование в осенний период активности трипсина и амилазы у стандартных темно-коричневых норок и у норок белых-хедлюнд (у 3-месячных норчат и у взрослых самок) показало, что активность трипсина как у щенков, так и у взрослых стандартных темно-коричневых самок (+/+) оказалась значительно выше (на 28 % и 26 % соответственно), чем у мутантных белых-хедлюнд (*h/h*). Существенных различий по амилолитической активности в зависимости от принадлежности к генотипу у взрослых норок не установлено, в то время как у 3-месячных стандартных темно-коричневых норчат (+/+) активность амилазы была на 15 % выше в

сравнении с активностью этого фермента у мутантных норчат белых-хедлюнд (*h/h*).

Следует отметить, что активность трипсина и амилазы в крови у норок в различные периоды года значительно колеблется. Средние величины активности исследованных ферментов (за 2 года) у стандартных темно-коричневых норок (+/+), монорецессивных серебристо-голубых (*p/p*) и дирецессивных сапфировых (*a/a p/p*) в разное время года показаны на рис. 1. Отчетливо видны различия как в активности амилазы, так и в активности трипсина. Максимум активности амилазы в феврале отмечен у стандартных норок (11,6 мг/ч/мл), минимум – у норок дирецессивных сапфировых (6,5 мг/ч/мл, $P < 0,05$ (рис. 1а).

Амилолитическая активность в апреле была максимальной у дирецессивных сапфировых

Таблица 2

Активность трипсина и амилазы в разных возрастных группах у норок стандартных темно-коричневых (+/+) и белых-хедлюнд (*hh*)

Фермент	Щенки (3-мес.)		Самки (взрослые)	
	станд. (2♂ + 3♀)	белые (2♂ + 3♀)	станд. (n = 5)	белые (n = 5)
Трипсин (Е/ч/мл)	27,8 ± 3,2	20,1 ± 2,5	32,2 ± 4,9	23,8 ± 3,7
Амилаза (мг/ч/мл)	28,3 ± 7,5	24,0 ± 2,0	21,9 ± 2,0	19,9 ± 1,6

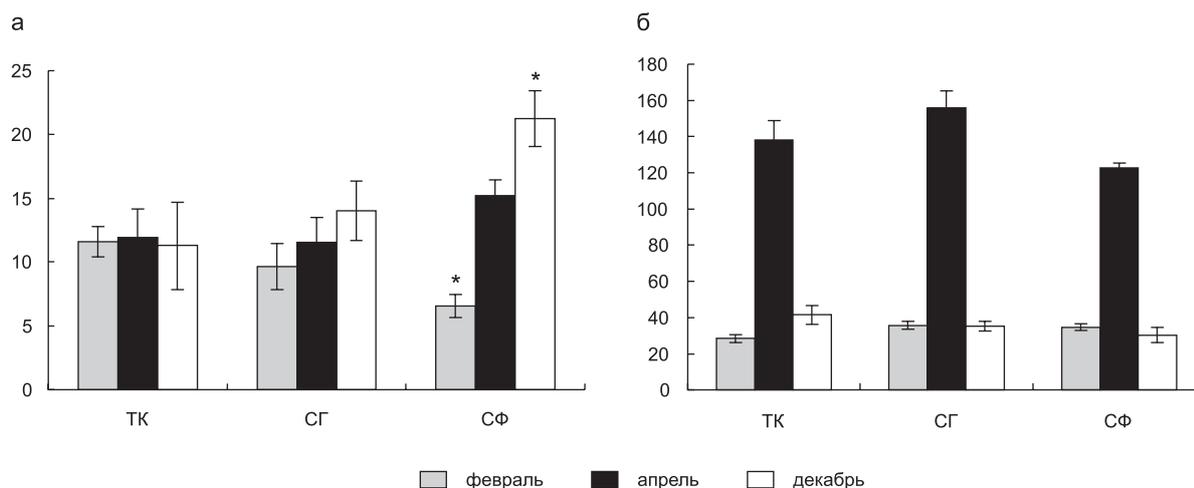


Рис. 1. Уровень активности амилазы (а) и трипсина (б) в различные биологические периоды у разных генотипов норок.

ТК – стандартные темно-коричневые; СГ – серебристо-голубые; СФ – сапфировые.

* Значение достоверно по отношению к показателю у стандартных норок.

норок (*a/a p/p*), минимальной – у монорецессивных серебристо-голубых (*p/p*). В декабре уровень активности фермента у сапфировых норок (*a/a p/p*) был почти в 2 раза выше (21,2 мг/ч/мл, $P < 0,05$), чем у стандартных (+/+) (11,3 мг/ч/мл).

Однако сезонные различия в ферментной активности в разные годы имели подъемы и спады, хотя они и не имели регулярного характера. Так, в феврале 2004 г. активность амилазы норок всех генотипов была достоверно ниже, чем в 2005 г. (табл. 3). Ферментная активность в апреле 2004 и 2005 гг. у стандартных темно-коричневых (+/+) и серебристо-голубых норок (*p/p*) была на одном уровне, а у сапфировых (*a/a p/p*) – несколько выше. В декабре 2004 г. активность амилазы у серебристо голубых норок (*p/p*) была несколько ниже, чем у стандартных темно-коричневых (+/+), но в этом же месяце в

2005 г. – в 2,2 раза выше, $P < 0,05$. Активность амилазы у сапфировых (*a/a p/p*) норок в декабре 2004 и 2005 гг. была максимальной.

В отличие от амилазы средняя (за 2 года) активность трипсина у норок всех генотипов в апреле была в 3 раза выше, чем в другие периоды года (рис. 1б). Причем повышение активности фермента в апреле отмечалось как в 2004 г., так и в 2005 г. (табл. 3.). В феврале 2004 г. активность трипсина у монорецессивных серебристо-голубых (*p/p*) и дирекессивных сапфировых норок (*a/a p/p*) была несколько выше, чем у стандартных темно-коричневых (+/+). Эта тенденция была отмечена и в 2005 г. Средняя активность трипсина в феврале также была ниже у стандартных темно-коричневых норок (+/+) (рис. 1б) в отличие от средних значений активности в декабре, когда отмечен максимум активности у норок этого генотипа.

Таблица 3

Активность амилазы и трипсина в различные биологические периоды у разных генотипов американских норок промышленного разведения

Время года (мес.)	Стандартные темно-коричневые (+/+)	Серебристо-голубые (<i>p/p</i>)	Сапфировые (<i>a/a p/p</i>)
Амилаза, мг/ч/мл			
2004 г.			
Февраль	7,8 ± 0,8	5,1 ± 0,8*	6,5 ± 0,9
Апрель	12,2 ± 2,0	11,9 ± 1,3	15,2 ± 1,3
Декабрь	15,5 ± 5,7	12,2 ± 1,6	21,7 ± 2,1
2005 г.			
Февраль	15,3 ± 1,6	14,1 ± 2,7	–
Апрель	11,5 ± 2,6	11,2 ± 2,7	–
Декабрь	7,1 ± 1,2	15,8 ± 3,1*	20,8 ± 2,2*
Трипсин, Е/ч/мл			
2004 г.			
Февраль	30,9 ± 1,7	35,0 ± 1,9	34,9 ± 1,9
Апрель	119,6 ± 12,2	153,1 ± 9,6	122,5 ± 2,8
Декабрь	56,2 ± 8,3	40,0 ± 3,4	36,0 ± 5,3
2005 г.			
Февраль	26,2 ± 2,5	36,6 ± 2,6*	–
Апрель	156,5 ± 9,3	158,5 ± 9,3	–
Декабрь	27,1 ± 2,0	31,0 ± 1,9	25,1 ± 3,0

* Значение достоверно по отношению к показателю у стандартных норок.

Обсуждение результатов

Результаты исследования показывают, что активность трипсина у дикой и domestiцируемой в промышленных условиях норки находится практически на одном уровне, а вот амилолитическая активность – в 3 раза выше у норки клеточного разведения. Попав в неволю, американская норка оказалась вырванной из ее естественной, исторически сложившейся среды обитания. В условиях промышленной domestiкации совершенно меняются питание, характер пищи, состав рациона. На звероферме животные получают стандартный рацион с содержанием перевариваемых веществ: белок – 40–45 %, жир – 35–40 %, углеводы – 15–20 % от общей энергии кормосмеси. Несмотря на то, что доля мясных и рыбных кормов из года в год сокращается и частично заменяется сочными растительными кормами, активность белокрасщепляющего фермента трипсина в крови у domestiцируемой клеточной норки остается высокой, с одновременным возрастанием активности углеводрасщепляющего фермента амилазы (табл. 1). Нами ранее на норках показано (Олейник, Свечкина, 1992), что при повышении в диете уровня углеводов, которые плохо усваиваются хищниками, активность амилазы в дистальных сегментах тонкой кишки возрастает, что обеспечивает более эффективный гидролиз углеводов. Поскольку в структуре рациона клеточных норок промышленного разведения доля углеводов от поколения к поколению норок постоянно возрастает, повышение активности амилазы можно рассматривать как показатель наследственной трансформации активности пищеварительных ферментов американской норки в ходе ее промышленной domestiкации.

Проведенные нами исследования активности трипсина и амилазы в крови как у 3-месячных норчат (период активного роста), так и у взрослых самок показали, что монорецессивные норки белые-хедлюнд (*h/h*) в сравнении со стандартными (*+/+*) обладают не только сниженной плодовитостью и худшими материнскими качествами (Ильина, Кузнецов, 1972), но и более низким уровнем активности трипсина (табл. 2).

Аналогичный эффект мы ожидали получить и на других генотипах норок, сравнивая активность трипсина и амилазы у стандартных

темно-коричневых (*+/+*), серебристо-голубых (*p/p*) и дирессивных сапфировых (*a/a p/p*) норок в разные сезоны года в 2004 и 2005 гг. Однако полученные результаты показывают, что колебания активности трипсина и амилазы с биологическим циклом размножения зверей связаны не столь жестко. Результаты исследования показали, что сезонная динамика активности двух ферментов у норок разных генотипов в течение двух лет была разной (табл. 3). Общей тенденцией было повышение активности трипсина у норок в период беременности (апрель, рис. 1б), что отмечено нами ранее при сравнительном исследовании пищеварительных гидролаз в сыворотке крови у норок и песцов (Олейник, Свечкина, 2000).

Регулярное повышение активности трипсина в апреле, по-видимому, связано с интенсификацией белкового метаболизма у беременных самок, что является важным условием для функционирования системы мать–плод. В то же время плейотропные эффекты мутаций, затрагивающих окраску меха у норок, слабо отражаются на уровне активности пищеварительных гидролаз по сезонам года.

В итоге можно сказать, что высокая активность трипсина как у дикой, так и у domestiцируемой промышленной форм норок отражает генетическую детерминацию пищеварительного тракта хищников к высокобелковому животному корму. Но постоянное возрастание из года в год доли углеводов в рационе клеточных норок промышленного разведения приводит к отбору в ряду поколений животных, обладающих повышенной активностью фермента амилазы, что может служить показателем наследственных преобразований в активности пищеварительных ферментов у американской норки в ходе ее промышленной domestiкации.

Литература

- Беляев Д.К. Генетические аспекты domestiкации животных // Проблемы domestiкации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 39–44.
- Берестов В.А., Кожевникова Л.К. Ферменты крови пушных зверей. Л., 1981. 169 с.
- Закс М.Г., Никитин В.Н. Онтогенез пищеварительной функции. Возрастная физиология. Л.: Наука, 1975. С. 263–312.

- Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1983. 277 с.
- Милованов Л.В. Шкурки норки на пушном рынке // Кролиководство и звероводство. 2001. № 4. С. 16–18.
- Милованов Л.В. Нормирование аминокислотного питания по-прежнему актуально // Кролиководство и звероводство. 2002. № 1. С. 12–15.
- Милованов Л.В. Использование БМВД в звероводстве // Кролиководство и звероводство. 2004. № 1. С. 8.
- Милованов Л.В. Выращивание молодняка песцов на рационах с низким содержанием протеина при добавлении метионина // Кролиководство и звероводство. 2006. № 2. С. 8–9.
- Озолс А.Я. Энтеральное усвоение углеводов. Рига, 1984. 214 с.
- Олейник В.М., Свечкина Е.Б. Влияние диеты на статус пищеварительных ферментов у норок. Метаболическая регуляция физиологического состояния пушных зверей. Петрозаводск, 1992. С. 85–102.
- Олейник В.М., Свечкина Е.Б. Уровень пищеварительных гидролаз в крови у хищных пушных зверей в разные периоды года. Проблемы экологической физиологии животных. Петрозаводск, 2000. С. 78–83.
- Олейник В.М., Свечкина Е.Б., Тютюнник Н.Н. Методические рекомендации по контролю за состоянием пищеварительной системы у хищных пушных зверей. Петрозаводск, 1999. 15 с.
- Перельдик Н.Ш., Милованов Л.В., Ерин А.Т. Кормление пушных зверей. М.: Колос, 1981. 335 с.
- Рахимов К.Р. Факторы внешней среды и функциональное развитие пищеварительной системы // Физиол. журнал им. И.М. Сеченова. 1992. Т. 78. № 8. С. 102–108.
- Рахимов К.Р., Слоним А.Д. Эколого-физиологические особенности питания, пищедобывательной деятельности и пищеварения. Экологическая физиология животных. Л.: Наука, 1981. Ч. 2. С. 408–465.
- Сегаль А.Н. Очерки экологии и физиологии американской норки. Новосибирск: Наука, 1975. 260 с.
- Сидорова Л.Д., Лукьянов И.В. Изучение активности панкреатических ферментов в крови как показатель функционального состояния поджелудочной железы // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1980. № 10. Вып. 2. С. 153–160.
- Соболева Л.К. Технология производства пушнины в Багратионовском // Кролиководство и звероводство. 2004. № 6. С. 4–5.
- Сырников Н.И. План племенной работы с внутрипородным типом черных норок на 1974–1980 гг. Министерство сельского хозяйства СССР. Главное управление животноводства. Совет по племенной работе с пушными зверями. М., 1975.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. Экология куницеобразных. Новосибирск: Наука, 1994. 223 с.
- Уголев А.М., Груздков А.А., Иезуитова Н.Н. и др. Ферментные адаптации как интегративные системы реакции. Мембранный гидролиз и транспорт: Новые данные и гипотезы. Л.: Наука, 1986. С. 64–74.
- Юдин В.К. Голушкова М.А. Кукурузный крахмал для молодняка норок // Кролиководство и звероводство. 2000. № 2. С. 8.
- Alpers D.H. Digestion and absorption of carbohydrates and proteins // Physiology of the Gastrointestinal Tract / Ed. I.R. Johnson. N.Y., 1987. V. 2. P. 1469–1487.
- Bowness E.R. History of Early Mink People in Canada. Canada mink Breed. Assoc, 1980. 252 p.
- Clemens E.T., Stevens C.E. A comparison of gastrointestinal transit time in ten species of mammal // J. Agr. Sci. 1980. V. 94. № 3. P. 735–737.
- Möller K.F. Minkboken. Strange and Co., Oslo, 1930. 78 p.
- Mink Production / Ed. G. Jørgensen. Danish Fur Breeders Association, Scientifur, Denmark, 1985. 399 p.
- Nes N., Einerson E.J., Lohi O. Beautiful fur animals and their colour genetics. Glostrup. Scientifur, Denmark, 1988. 271 p.
- Henning S.J. Functional development of the gastrointestinal tract // Physiology of the Gastrointestinal Tract / Ed. L.R. Jonson. N.Y., 1987. V. 1. P. 285–300.
- Pappenheimer J.R. On the coupling of membrane digestion with intestinal absorption of sugars and amino acids // Am. J. Physiol. 1993. V. 265. P. 409–417.
- Rey J., Schmitz J. Development of intestinal functions // Ann. Nestle. 1981. V. 48. P. 8–13.
- Sandbol P., Clausen T.N., Hejlesen C. Ideal Protein for mink (*Mustela vison*) in the Growing and Furring Periods // VIIIth Intern. Scientific Congr. in Fur Animal Production. SCIENTIFUR. III: Nutrition. September 2004, De Ruvenberg, 's-Hertogenbosch, The Netherlands. V. 28. № 3. P. 120–128.
- Schackelford R.M. Genetics of the Ranch Mink. Pilsbury Publishers Inc., N.Y., 1950. 91 p.
- Snook J.T. Adaptive and non-adaptive changes in digestive enzyme capacity influencing digestive functions // Federat. Proc. 1974. V. 33. P. 88–93.

**TRANSFORMATION OF DIGESTIVE ENZYMES IN DIFFERENT GENOTYPES
OF FARM-BRED AMERICAN MINK (*MUSTELA VISON* SCHREBER, 1777)
UNDER DOMESTICATION**

E.B. Svetchkina, N.N. Tyutyunnik

Institute of Biology, Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk, Russia,
e-mail: tyutyunnik@krc.karelia.ru; svetchkina@krc.karelia.ru

Summary

A comparative research of trypsin and amylase activity in the blood of wild (captured in nature) and different colour types of farming American mink was carried out. High trypsin activity of wild as well as farmed mink reflects genetic determination of predators digestive tract to high content of animals forage protein. At the same time more higher level of amylase activity was revealed in the blood of farmed mink as the consequences of their selection for diet transformation in artificial conditions.