

Содержание

К ВОПРОСУ О ПРОМЫШЛЕННОЙ ДОМЕСТИКАЦИИ ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ В РОССИИ <i>И.В. Паркалов</i>	389
О РАСЩЕПЛЕНИИ ОКРАСКИ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА У ВУАЛЕВЫХ СЕРЕБРИСТЫХ КРОЛИКОВ <i>Р.М. Нигматуллин, Н.И. Тинаев</i>	398
К ИСТОРИИ СОЗДАНИЯ РАЗНЫХ ПОРОД КОРОТКОВОЛОСЫХ КРОЛИКОВ. НАПРАВЛЕНИЯ ИХ СЕЛЕКЦИИ <i>Н.И. Тинаев, Р.М. Нигматуллин</i>	402
ОБ ОТНОСИТЕЛЬНОМ ПОСТОЯНСТВЕ И ИЗМЕНЧИВОСТИ КОРРЕЛЯЦИИ ЖИВОЙ МАССЫ С ИНДЕКСАМИ ТЕЛОСЛОЖЕНИЯ У КРОЛИКОВ <i>Р.М. Нигматуллин</i>	408
ИССЛЕДОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПРОМЫШЛЕННОЙ ПОПУЛЯЦИИ СОБОЛЯ (<i>MARTES ZIBELLINA</i> LINNAEUS, 1758) ПО МИКРОСАТЕЛЛИТНЫМ МАРКЕРАМ <i>С.Н. Каиштанов, Г.А. Рубцова, О.Е. Лазебный</i>	426
СРЕДОВЫЕ УСЛОВИЯ (КОРМОВАЯ ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ) И НАСЛЕДОВАНИЕ ПЛОДОВИТОСТИ У ПЕСЦА <i>С.В. Бекетов, Е.Г. Сергеев</i>	432
РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ СОБОЛЯ (<i>MARTES ZIBELLINA</i> LINNAEUS, 1758): АНАЛИЗ НАСЛЕДУЕМОСТИ РАЗМЕРОВ ПРИПЛОДА В ПРОМЫШЛЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ <i>Г.Р. Свищёва, С.Н. Каиштанов</i>	444
ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ СУРКОВ (<i>MARMOTA BOBAK</i> MÜLLER, 1776 И <i>MARMOTA SAMTSCHATICA</i> PALLAS, 1811) К УСЛОВИЯМ ПРОМЫШЛЕННОЙ ДОМЕСТИКАЦИИ <i>И.А. Плотников</i>	451
ОСТРОВНОЕ ЗВЕРОВОДСТВО КАК ПЕРВЫЙ ЭТАП ПРОМЫШЛЕННОЙ ДОМЕСТИКАЦИИ ПЕСЦОВ <i>Н.С. Фомина, С.В. Фомин</i>	460
ТИП ТЕЛОСЛОЖЕНИЯ И ПРОГНОЗ ШЕРСТНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ У ОВЕЦ <i>М.А. Сушенцова</i>	478

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ЯКУТИИ В ИЗУЧЕНИИ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ГЕНОТИП–СРЕДА (СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ ЖИВОТНЫЕ КАК МОДЕЛЬ)	
<i>И.Н. Винокуров, А.Г. Черкашина, Н.М. Черноградская</i>	489
КРИЗИС, КАТАСТРОФА, КАТАКЛИЗМ (КЛЕТОЧНОЕ ПУШНОЕ ЗВЕРОВОДСТВО КАК МОДЕЛЬ)	
<i>О.В. Трапезов, Л.И. Трапезова</i>	499
АНАЛИЗ ВЗАИМОСВЯЗИ ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ И ВЕЛИЧИНЫ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ГОРБУШИ (<i>ONCORHYNCHUS GORBUSCHA</i>)	
<i>С.П. Пустовойт</i>	530
ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ ФРАГМЕНТА ГЕНА ЦИТОХРОМА b МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК КЕТЫ (<i>ONCORHYNCHUS KETA</i> WALBAUM) ИЗ РЕК ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ И СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ	
<i>Л.Т. Бачевская, В.В. Переверзева</i>	537
ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ITS2 рДНК и COI мтДНК И КРИПТИЧЕСКИЕ ВИДЫ МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА <i>ANOPHELES MESSEAE</i> Fall. (DIPTERA: CULICIDAE)	
<i>О.В. Ваулин, Ю.М. Новиков</i>	546
АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ГЛАЗА МУТАНТОВ ПО ГЕНУ <i>TRITHORAX-LIKE DROSOPHILA MELANOGASTER</i>	
<i>Н.В. Павлова, Д.А. Карагодин, С.И. Байбородин, Э.М. Баричева</i>	558
ПОИСК ВОЗОБНОВЛЯЕМЫХ ИСТОЧНИКОВ ЦЕЛЛЮЛОЗЫ ДЛЯ МНОГОЦЕЛЕВОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ	
<i>В.К. Шумный, Н.А. Колчанов, Г.В. Сакович, В.Н. Пармон, С.Г. Вепрев, Н.Н. Нечипоренко, Т.Н. Горячковская, А.В. Брянская, В.В. Будаева, А.В. Железнов, Н.Б. Железнова, В.Н. Золотухин, Р.Ю. Митрофанов, А.С. Розанов, К.Н. Сорокина, Н.М. Слынько, В.А. Яковлев, С.Е. Пельтек</i>	569
ПРОФЕССОР ГЕОРГИЙ АЛЕКСЕЕВИЧ КУЗНЕЦОВ, ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ В РОССИИ (К 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)	
<i>Т.М. Дёмина, Е.М. Колдаева, Е.Г. Сергеев, О.В. Трапезов, Г.А. Федосеева</i>	579
БИОГРАФИЯ ПЕРВОПРОХОДЦА	
<i>Н.П. Гончаров, В.А. Соколов</i>	592

Content

FUR FARMING IN RUSSIA <i>I.V. Parkalov</i>	389
COAT COLOR SEGREGATION IN VEIL SILVERY RABBITS <i>R.M. Nigmatullin, N.I. Tinaev</i>	398
HISTORY OF STOCKS OF SHORT-HAIR RABBITS. DIRECTIONS OF THEIR SELECTION <i>N.I. Tinaev, R.M. Nigmatullin</i>	402
THE CORRELATION BETWEEN BODY WEIGHT AND INDICES OF BODY BUILT IN RABBITS: RELATIVE CONSTANCY AND VARIABILITY <i>R.M. Nigmatullin</i>	408
ANALYSIS OF THE GENETIC STRUCTURE OF A FARM-BRED SABLE (<i>MARTES ZIBELLINA</i> LINNAEUS, 1758) POPULATION WITH SIMPLE SEQUENCE REPEAT MARKERS <i>S.N. Kashtanov, G.A. Rubisova, O.E. Lazebny</i>	426
ENVIRONMENTAL CONDITIONS (FOOD SUPPLY) AND INHERITANCE OF REPRODUCTIVE SUCCESS IN THE BLUE FOX (<i>ALOPEX LAGOPUS</i> LINNAEUS, 1758) <i>S.V. Beketov, E.G. Sergeev</i>	432
REPRODUCTIVE STRATEGY OF THE SABLE (<i>MARTES ZIBELLINA</i> LINNAEUS 1758): ANALYSIS OF LITTER SIZE INHERITANCE IN FARM-BRED POPULATIONS <i>G.R. Svischeva, S.N. Kashtanov</i>	444
MARMOT SPECIES (<i>MARMOTA BOBAK</i> MÜLLER, 1776 AND <i>MARMOTA CAMTSCHATICA</i> PALLAS, 1811) DIFFERENTLY ADAPT TO FARM DOMESTICATION <i>I.A. Plotnikov</i>	451
ISLAND FUR FARMING AS THE INITIAL STEP OF COMMANDER BLUE FOX DOMESTICATION <i>N.S. Fomina, S.V. Fomin</i>	460
PREDICTION OF WOOL PRODUCTION IN SHEEP ON THE BASE OF THEIR CONSTITUTIONAL TYPES <i>M.A. Sushentsova</i>	478

ENVIRONMENTAL SETTINGS IN YAKUTIA AND GENOTYPE–ENVIRONMENT RELATIONSHIPS STUDIED IN FARM ANIMALS AS A MODEL <i>I.N. Vinokurov, A.G. Cherkashina, N.M. Chernogradskaya</i>	489
CRISIS, CATASTROPHE, CATACLYSM (FUR ANIMAL CAGE BREEDING AS A MODEL) <i>O.V. Trapezov, L.I. Trapezova</i>	499
CORRELATION BETWEEN HETEROZYGOSITY AND FLUCTUATING ASYMMETRY AMPLITUDE IN PINK SALMON (<i>ONCORHYNCHUS GORBUSCHA</i>) <i>S.P. Pustovoit</i>	530
INTRAPOPOPULATION POLYMORPHISM OF A MITOCHONDRIAL CYTOCHROME b GENE FRAGMENT IN CHUM SALMON (<i>ONCORHYNCHUS KETA</i> WALBAUM) FROM THE RIVERS OF EASTERN KAMCHATKA AND THE NORTHERN COAST OF THE SEA OF OKHOTSK <i>L.T. Bachevskaya, V.V. Pereverzeva</i>	537
GEOGRAPHICAL VARIABILITY OF ITS2 rDNA AND COI mtDNA AND CRYPTIC SPECIES OF MOSQUITO <i>ANOPHELES MESSEAE</i> Fall. (DIPTERA: CULICIDAE) <i>O.V. Vaulin, Yu.M. Novikov</i>	546
ANALYSIS OF EYE STRUCTURE IN <i>TRITHORAX-LIKE DROSOPHILA MELANOGASTER</i> MUTANTS <i>N.V. Pavlova, D.A. Karagodin, S.I. Bayborodin, E.M. Baricheva</i>	558
SEARCH FOR RENEWABLE SOURCES OF MULTI-PURPOSE CELLULOSE <i>V.K. Shumny, N.A. Kolchanov, G.V. Sakovich, V.N. Parmon, S.G. Veprev, N.N. Nechiporenko, T.N. Goryachkovskaya, A.V. Bryanskaya, V. V. Budaeva, A.V. Zheleznov, N.B. Zheleznova, V.N. Zolotukhin, R.Yu. Mitrofanov, A.S. Rozanov, K. N. Sorokina, N.M. Slynko, V.A. Yakovlev, S.E. Peltek</i>	569
PROFESSOR GEORGIY ALEXEEVICH KUZNETSOV. GENETICS AND BREEDING OF FUR ANIMALS IN RUSSIA (90 YEARS BIRTH ANNIVERSARY) <i>T.M. Dyomina, E.M. Koldaeva, E.G. Sergeev, O.V. Trapešov, G.A. Fedoseeva</i>	579
PIONEER’S CURRICULUM VITAE <i>N.P. Goncharov, V.A. Sokolov</i>	592

К ВОПРОСУ О ПРОМЫШЛЕННОЙ ДОМЕСТИКАЦИИ ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ В РОССИИ

И.В. Паркалов

Лаборатория звероводства объединения ООО «Северная пушнина»,
Санкт-Петербург, Россия, e-mail: parkalov@nordfurs.ru

Приводятся сведения по самому раннему разведению в России в условиях неволи лисиц и песцов. Рассматривается роль поведения в ранней доместикации пушных зверей. Показана роль звероводства в утилизации отходов продуктов переработки мяса и рыбы в современных условиях.

Ключевые слова: доместикация, пушные звери, условия содержания.

Интерес человека к добыче пушных зверей, скорее всего, возник еще в те времена, когда нужно было найти достаточно практичный способ защиты от холодной погоды. Со временем меховые изделия стали предметом торговли, более того, пушнина превратилась в валютный товар.

Поэтому не случайно истощение ресурсов пушнины в дикой природе заставляло искать приемы выращивания пушных зверей в неволе. Надо сказать, что зарубежные авторы не торопятся признать российский приоритет в этом очень принципиальном вопросе. Так, в первом издании прекрасно оформленной книги под названием «Mink Production», выпущенной в 1984 г. Датским союзом звероводов, в самом начале, на странице 11 написано: «Canada and Russia were the first countries to start breeding furbearing animals. The development began in the 19th century, and some of the first known reports are from the USA...» (Канада и Россия являются первыми странами, приступившими к разведению пушных зверей. Начало звероводству было положено в 19 столетии и самые первые какие-либо известные документальные источники, подтверждающие это, поступают из США...) (Joergensen, 1985).

Но мы должны знать, и наша задача – везде упоминать, что самое первое документальное (!) описание звероводства представлено не в США, а в специальном разделе большого труда выдающегося натуралиста, академика Петербургской академии наук Ивана Ивановича Лепехина

(ученика знаменитого С.П. Крашенинникова). Книга была издана в 1773 г. под названием «Дневные записки путешествия доктора и Академии наук адъюнкта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства, в 1768 и 1769 гг.» (Лепехин, 1773).

В подшивках старейшего специализированного российского издания – журнала «Кролиководство и звероводство», первый номер которого вышел 100 лет назад в марте 1910 г. (назывался он тогда «Вестник кролиководства»), в № 4 за 1913 г. в статье под названием «Искусственное разведение лисиц» можно прочитать: «В Соловецком монастыре монахи уже давно разводят лисиц, и они легко приручаются» (У истоков звероводства, 1989; Милованов, 2003). Этот самый начальный этап звероводства получил специальное название – *срубное звероводство*, когда звери выращивались в темных бревенчатых срубах группами до десятка животных. Срубная форма звероводства существовала довольно долго, она сохранялась на Сибирском Севере вплоть до 20-х годов XX в. (Захаров, 1995; Алексеев, 2001).

В начале прошедшего века активно участвовавший в развитии звероводства в нашей стране профессор Лесотехнической академии Владимир Яковлевич Генерозов (1882–1963) тогда считал, что русские люди имеют уже по крайней мере 50-летний опыт доразщивания отловленных щенков песцов и полагал, что этот вид животных с учетом миролюбивого характера может

стать в нашей стране «крестьянским зверем». Он цитирует отчет экспедиции, обследовавшей побережье Чешской губы и п-ва Канин: «У многих крестьян существуют звериные питомники. Щенят лисиц (песца) выкапывают из нор, выращивают в питомниках, затем убивают, а шкурки продают. Доход от этого занятия имеет не последнее значение в бюджете крестьянина». В чем-то этот прогноз оправдался: с 60-х годов XX столетия песец, несмотря на запреты, – наиболее распространенный клеточный зверь в личных подсобных хозяйствах населения, а ныне в фермерских (крестьянских) хозяйствах» (цит. по: Милованов, 2001. С. 15).

Для срубного звероводства отлавливали щенков пушных зверей в возрасте 1–2 месяца и держали их в срубках до забоя. На выращивании лисят специализировались якуты, песцов выращивали все: эвенки, якуты, русские, иногда чукчи. В Якутии, в Верхоянском и Вилюйском округах, лисят обычно выкапывали из нор в период со второй до конца третьей недели мая, с середины июня – на Колыме, а песца – с середины июля по первые числа августа. Лисят доставляли верхом на лошадях в корзине (там-тай). Их содержали в бревенчатых «сайбах», иногда в «висячих» или в «глухих» полутемных срубках, кормили молоком, рыбой, мясом. Забивали обычно с наступлением холодов, в ноябре, предварительно «выдержав строгую диету».

Выращивая зверей, первые «звероводы» выявили зависимость качества меха от количества корма. Маленьких щенков кормили усиленно, чтобы они активно росли, а ко времени линьки, ближе к забою, количество корма значительно снижали, так как тощий зверь имеет более качественный мех. С середины XIX в. такой способ выращивания зверей (а значит, добычания шкурок) получил широкое распространение. Некоторые охотники откармливали по несколько десятков щенков, а в Якутии это занятие приняло промышленный характер.

В 1898 г. в Санкт-Петербурге вышли «Труды Якутской экспедиции, снаряженной на средства И.М. Сибирякова», изданные отдельными книгами. В книге «Очерк о зверопромышленности и торговле мехами в Колымском округе» автор, известный исследователь Северо-Востока Сибири В.И. Иохельсон (1855–1937), указывает, что в 1890-х гг. пятая часть заготавливаемых

в регионе лисьих шкурок были получены от лисиц, выращенных в домашних условиях (Иохельсон, 1898). Обращалось внимание на то, что «у каждого охотника есть по нескольку лисьих нор, переходящих по наследству». Приводятся первые данные по сохранности плененного молодняка: около 40 % диких лисят, отловленных для содержания в неволе, погибало, а шкурка их впоследствии стоила в пять раз дешевле шкурки вольной лисицы. Для сравнения: сохранность молодняка в Можгинском зверохозяйстве Удмуртии в 2003 г. по лисе составила 99,5 % (Шишкин, 2004).

На Колыме «домашние» лисицы составляли 15–20 % от всего количества добываемых лисиц. Выращивали лисят частные предприниматели из местного населения. Так, в 1907 г. в г. Абый купец Ефимов держал в «сваях» по паре *черно-бурых* лисиц и *сиводушек*. Причем до 1911 г. приплода не было, затем часть животных украли, а других отравили.

В 1912 г. свой питомник по разведению лисиц, песцов в Якутске имел купец Кушнарев. Звероводством занимались также Слепцов в Борухале, Машукова в Верхоянске, Федоров в Олекминске. Весной 1915 г. для разведения по Верхоянскому улусу было выкопано из лисьих нор для выращивания в неволе 800 лисят, в урочище Мома – 200, а П. Ефимовым в местности Дулгалах – 30. В 1916 г. в Борулахском наслеге для разведения в неволе было поймано 500 лисят, в Сартанском – 400, в Дулгалахском – 600. К сожалению, установить доходность этой формы звероводства не удалось.

Наиболее крупный питомник площадью около двух квадратных верст был обустроен в 50 км от Верхоянска у тойона Верхоянского улуса Л.А. Новгородова. Питомник был огорожен тыном высотой в четыре аршина, врытым в землю на полтора аршина до вечной мерзлоты. На второй год в питомнике от пары *черно-бурых* лисиц был получен первый приплод. А уже через три года энергичный купец выстроил новый питомник. Лисиц кормили мясом, давали тушки грызунов, на корм шли также вороны, коршуны, чайки, а из рыб – щука и окунь. Их местные промышленники доставляли в обмен на продукты, оценивая одну тушку в 5 копеек. Дневная норма на одну лисицу не превышала трех фунтов. Запасы корма хранили в ледниках и выдавали

его свежемороженым. Ежегодный приплод составлял от одного до четырех щенков, которых в месячном возрасте отсаживали от родителей и в дальнейшем содержали в темном срубе без окон. Лучших зверей оставляли для размножения, остальных забивали. При этом шкурки «домашних» зверей в Якутске имели почти такую же цену, что и дикие: 400–500 руб.

Первые наблюдения за поведением пушных зверей в неволе

В старейшем отечественном звероводческом издании, журнале «Кролиководство и звероводство», в статье «У истоков звероводства» (1989) можно прочитать, что известный русский зоолог Отто Васильевич Маркграф, анализируя результаты срубного звероводства, указывал на видовые различия в доместикационном поведении зверей. Он писал, что песцы податливей к приручению, нежели лисицы: из любого десятка песцов, содержащихся в срубках, всегда найдутся 1–2, которые охотно идут к рукам. А, казалось бы, какую привязанность можно чувствовать к человеку, который их держит в темнице и показывается раз в сутки, чтобы бросить кусок падали, рыбы и т. п. Год от года этот зверек все убывает и убывает, особенно наиболее ценные его сорта. Вот им и надо заняться. Причем не только приручить, но размножить и улучшить племенным подбором. В питании он невзыскателен, потребляет много растительной пищи, в том числе морошки и других ягод.

Черная лисица, или *черно-бурая*, как ее часто называют, видимо, и прежде была редкостью. У нее очень ценный мех. Некоторые экземпляры шкурок ценятся свыше 300 руб. Приручается она также легко, как наша лисица, и способна размножаться в неволе.

Другой объект разведения – соболь, казалось бы, требует непременно наличия хвойного леса, в котором он питается более распространенными в нем кедровыми орешками, ягодами и т. д. Это справедливо лишь для дикого животного. Как показал опыт с ручными соболями, они вполне удовлетворяются мышами. Много шансов в пользу выгоды разведения соболя дает факт его разнопородности, который свидетельствует о том, что подбором производителей мы можем получить породы высокой степени ценности.

За первыми прирученными пушными зверями придется тщательно наблюдать. Они вовсе не так кровожадны, как это принято думать. Часть их пищи составляют: морошка, смородина, кедровые орехи, коренья, а также жуки и грызуны» (У истоков звероводства, 1989).

Первый проект О.В. Маркграфа о развитии звероводства в России

В начале 1900 г. О.В. Маркграф основал первое Российское общество хозяйственно-го разведения животных и представителей полезной дичи. Общество было поддержано государственными и научными организациями: Министерством земледелия и государственных имуществ, Министерством финансов, Академией наук, Императорским обществом акклиматизации; известными личностями: князьями Л. Вяземским, А. Волконским, Д. Голицыным, А. Оболенским, княгиней Щербатовой; предпринимателями: известным домовладельцем П. Глебовым, купцом М. Зинзиновым, а также известными исследователями Сибири: В.И. Иохельсоном, Н.П. Сокольниковым.

Основные цели общества: 1. Содействовать более широкому и выгодному развитию промыслового звероводства как доходной статьи народного хозяйства. 2. Обеспечить его членам, частным лицам и учреждениям (музеям, зоологическим садам, императорскому обществу акклиматизации и др.) возможность приобретать породистых животных редких качеств. 3. Помогать рациональному устройству отводов и содержанию животных.

Необходимо было решить следующие задачи: 1. Распространять теоретические и практические сведения по данной проблеме, изучить и проанализировать состояние дел у нас в стране и за рубежом. 2. Привлечь опытных отечественных и иностранных специалистов. 3. Приобретать лучшие отечественные и иностранные породы животных. 4. Создавать питомники и звероводческие станции-фермы для разведения и выращивания наиболее ценных видов животных. 5. Создавать отдельные фермы и отводы с целью продажи и распространения животных среди населения. 6. Проводить ярмарки, выставки, испытания, соревнования и аукционы для обеспечения

звероводов рынком сбыта. 7. Издавать научные труды, отчеты, инструкции и другую специальную документацию. 8. Организовать подготовку проектов различных законодательных документов.

В январе 1903 г. О.В. Маркграф обратился к Министру земледелия и государственных имуществ с докладом «Звероводство. Русский зоопромышленный парк», который был в этом же году издан в виде книги с иллюстрациями. В докладе обосновывалось создание отрасли звероводства в сельском хозяйстве России, приводились проекты и сметы парков (звероферм), а также координирующего центра – Отдела зоопромышленности при Обществе естествоиспытателей С.-Петербургского университета. Автор книги – потомственный лесничий, как он сам о себе говорил: происходит от «шести колен» лесничих и вырос в «обстановке охотника». Его отец в течение 50 лет служил лесничим в имении графа Н.П. Панина в Смоленской губернии и уже в 30-х годах XIX в. положил начало в центре России «делу лесных культур» и культурному охотничьему хозяйству. За организацию истребления волков-людоедов, расплодившихся в Московской и Смоленской губерниях в 1830-е годы, был награжден большой золотой медалью (Мишуков, 2003).

Ознакомившись с отечественным опытом звероводства и сведениями, полученными из Америки и Скандинавии, О.В. Маркграф писал: «Звероводство ценных промысловых животных – не есть проблема: оно осуществлено почти столетними трудами нашего северного и сибирского населения. Ошибаются те, кто думает, что звероводство – неперенный удел одного Севера. Разводимые в неволе животные достигают высших качеств, если человек руководит их племенным подбором и способом питания.

Разведение пушных зверей в неволе как высшая форма пушного промысла постепенно должна прививаться всему коренному зверопромысловому населению взамен отсталых форм погони за зверем по лесу. Когда пушного зверя стало мало, начали добывать его из нор детенышами, которые или немедленно убивались на мех, или выдерживались до осени или зимы. Это практиковалось преимущественно с песцом и лисицей, в редких случаях с соболем и распространено во всех местностях Сибири.

Молодь держали в срубках, ящиках, загородках, на привязи, вода с собой при кочевках. Мы имеем достоверные сведения, что в единичных случаях был получен и возвращен приплод от содержащихся в амбарах и загородках лисиц, возможно даже – соболей. Подобные зачатки пушного звероводства в России заслуживают основательного обследования, которое обещает дать весьма интересные и даже неожиданные результаты. Для примера укажем на такой факт, как рождение в неволе лисят и вскармливание их под кошкой, что в настоящее время широко практикуется в Америке и, оказывается, применялось в России уже тогда, когда здесь о канадском лисоводстве ничего еще не знали.

Представляет несомненную ценность для выращивания в питомниках камчатский или морской бобр (морская выдра, калан), морской котик, лесная куница, каменная куница (белодушка), выдра (поречня), речной бобр, горностай, ласка, белка, корсак, бурундук, сурок, суслик, выхухоль.

Наши северяне уже и теперь кое-чего достигли в направлении улучшения волосяного покрова пушных зверей. Молодняк они кормят обильно, чтобы шкурка была размером больше. За 5–6 недель до зимней линьки они так убавляют пищу, что доводят животное близко к голодной смерти, отчего получается много пуха и длинный тонкий мех» (цит. по: Мишуков, 2003. С. 21).

Особенно ценные у нас пушные звери: морская выдра (называемая камчатским бобром), пресноводная выдра, бобры речные, голубой и белый песец, черная лисица, соболь, котик и некоторые другие.

Северянами издавна промышленяются белые и голубые песцы в возрасте, когда они уже самостоятельно принимают твердую пищу. Добыв, их сажают в прочные срубы под землей или держат на укрепленных чердаках русских изб.

Занимаются их разведением преимущественно жители, проживающие в районах тундровой полосы, причем голубым песцом – чаще в Восточной Сибири, на Камчатке и Командорских островах. Белые песцы редки в западной части Северной Сибири, но это не исключает возможности их разведения гораздо южнее: в лесной полосе и даже в пределах Московской губернии.

Предложенный О.В. Маркграфом проект требовал серьезной правительственной поддержки, капитала и интеллекта. На его реализацию было необходимо 320 тыс. рублей. Предполагалось учредить по всей территории России зоофермы, зверопитомники и заповедники для содержания пушных зверей исключительно в целях разведения.

Призыв и обоснования О.В. Маркграфа нашли отклик и поддержку. 4 октября 1905 г. был утвержден «Устав 1-го Российского общества хозяйственного разведения промысловых животных и представителей полезной дичи». А под покровительством известного ученого из Дома Романовых Великого князя Николая Михайловича было создано первое в мире национальное общество по звероводству. В нем были сформулированы и уточнены организационные, правовые, научные, хозяйственные и практические основы развития звероводства в России.

Вскоре, уже в 1907 г., в будущее Ширшинское зверохозяйство (тогда это был только питомник) завезли первых зверей – 50 голов лисиц, белого и голубого песца (У истоков звероводства, 1989; Тищенко, 2008).

Охотник из Томска А.Л. Лялин одним из первых в России разводит *черно-бурых* лисиц. Пара лисиц с его фермы произвела сенсацию на московской выставке собак, где была продана за 3 тыс. рублей князю П.П. Путятину, владельцу зверофермы на станции Бологое Николаевской железной дороги.

За короткое время в различных регионах появилось множество лисьих ферм. Наиболее известными среди них были: в пос. Александровске на Сахалине, – хозяин В.П. Канторов; в бухте Св. Валентина Приморского края – хозяин Ф.Ф. Субботин; ст. Слюдянка Байкальской железной дороги – хозяин И.И. Усов; ст. Мустамяки Финляндской железной дороги Финляндской губернии – хозяин В.А. Чумаков; Липканы Бессарабской губернии – хозяин Г. Кауфман; д. Брезина под Нижним Новгородом – хозяин И. Шилингер.

Лисьи фермы на базе скотобоен появились и в городах: во Владивостоке – лисья ферма И. Янковского; в Якутске – лисья ферма П.А. Кушнарева; в Минусинске Енисейской губернии – лисья ферма Г.П. Сафьянова; в Пензе – лисья ферма

Г. Шапошникова; в Великом Устюге – лисьи фермы К.Я. Гартвана и А.П. Уськова; в Зайсане Семиреченской области – лисья ферма А.С. Хохлова.

Появляются зверофермы, на которых разводятся уже два вида зверей: на ст. Лисино Петроградской губернии О.Д. Подорога разводит лисиц и песцов; в Гатчине Петроградской губернии В.Р. Дитц – лисиц и соболей.

В 1912 г. в г. Нарын Семиреченской области И.Е. Неживов организовал прекрасный питомник по разведению разных видов пушных зверей (красные волки, соболя, рыси, лисицы, барсы). Он являлся единственным поставщиком пушных зверей, а также травоядных животных и птиц из Туркестана во все европейские зоологические сады. Неслучайно его называли «русский Гагенбек».

В.К. Анфимов (1916), обобщивший опыт работы первых звероферм России (к этому времени было уже до 30 ферм по разведению зверей и пантовых оленей), особо указывал на заслуги названного выше общества и его организатора О.В. Маркграфа: «...он непрестанно двигал и двигает чисто русское национальное дело. Но, как всегда, русские изобретатели и зачинатели не жнут того, что сеют. Обыкновенно плодами этих посевов пользуются уже другие, сумевшие воспользоваться чужими стараниями. Во всяком случае, пальма первенства должна находиться в его руках и ни у кого не должно быть дерзости ее вырвать». Позднее, в 1923 г., известный создатель метода искусственного осеменения животных И.И. Иванов также высоко оценил его «горячую пропаганду идеи хозяйственного разведения пушных зверей» (цит. по: Мишуков, 2003. С. 21).

Переход звероводства под контроль государства

В послереволюционные годы развитие промышленного звероводства сосредоточивается в одних руках – в аппарате Госторга (организации Наркомата торговли, занимавшейся заготовкой и экспортом промысловой пушнины), где был сформирован отдел звероводства. Промысел пушнины и звероводство стали делом государственным. Уже 30 января 1919 г. Высший Совет народного хозяйства постановил: «Вся

пушнина в сыром, выделанном и окрашенном виде, в шкурках и мехах, имеющаяся на складах на территории РСФСР в настоящее время, а ровно и та, которая будет добываться впредь, продается и заготавливается по твердым ценам исключительно государством». В 1920 г. В.И. Ленин подписывает первый декрет о регулировании пушных заготовок. Развитие звероводства получило солидную экономическую базу, когда в соответствии с постановлением Экономического совета РСФСР (ЭКОСО) был создан постоянный фонд для финансирования мероприятий по промышленному звероводству и научно-исследовательских работ в области размножения ценных пушных зверей в неволе.

В 1924 г. на месте бывшего частного питомника в Архангельской области были построены первые клетки Ширшинской государственной зверофермы. В 1925 г. получен первый приплод от лисы-сиводушки и от голубого песца.

1927 г. можно назвать началом промышленного звероводства в России – на Ширшинскую звероферму завезли из-за рубежа первых *серебристо-черных* лисиц.

В 1931–1932 гг. организуются звероводческие совхозы, им государство предоставляет ряд льгот: выдаются кредиты на покупку зверей, строительство ферм, они освобождаются от налогов на доходы.

Начавшаяся Великая Отечественная война привела к резкому сокращению поголовья зверей: ряд звероводческих хозяйств оказались в зоне временной оккупации, и звери на них были забиты или просто выпущены на волю, а особо ценное поголовье вывезли в восточные районы страны.

Послевоенные годы характеризуются быстрым ростом поголовья и изменением ассортимента получаемых шкурок. Если до 1960 г. ведущим видом в разведении была лисица, то в последующие годы выходит норка.

По количеству производства шкурок норки в 1964 г. Советский Союз выходит на второе (после США) место в мире, а в 1970 г. – на первое. В 1971 г. в стране произведено более 7 млн шкурок, в том числе шкурок норки – 5,8 млн, голубых песцов – 690 тыс., серебристо-черной лисицы – 400 тыс., нутрии – 130 тыс. и соболя – 8 тыс. (Бабак, 1972).

Современное состояние

В начале 80-х годов прошлого столетия на долю СССР приходилось 35 % мирового производства шкурок норки и песцов, 40 % нутрий, 60 % лисиц и 100 % шкурок соболей клеточного разведения. В бывшем СССР звероводством занималось около 600 сельскохозяйственных предприятий, экспортные поставки пушнины в отдельные годы достигали объема продаж до 150 млн долларов США. Звероводческие хозяйства имели высокий уровень рентабельности.

Основная доля мирового оборота пушнины приходится на норку. Как видно из табл. 1, общий объем мирового производства шкурок норки с 1997 г. по настоящее время увеличился более чем в 1,5 раза. Причем в этой доле выделяются четыре страны. Это Голландия, которая увеличила производство на 60 %, Дания – на 33 % и, наконец, Китай и Польша. В Китае производство шкурок норки увеличилось в 4,5 раза, в Польше – в 25 (!) раз. В Российской Федерации за этот период производство шкурок норки сократилось в 3 раза, а производство шкурок песцов и лисиц снизилось почти в 10 раз. При этом, по данным Международной Федерации торговли мехом (IFTF), в России ежегодно стоимость торговли меховыми изделиями находится на уровне более 2,5 млрд долларов США, причем более 80 % за счет импорта.

В мировой пушно-меховой бизнес вовлечен 1 млн человек. Если учесть, что 30 % мирового производства пушнины в виде изделий возвращается в Россию, то сколько рабочих мест Россия потеряла? Всего по России из 600 функционировавших в прошлом звероводческих хозяйств осталось менее 30. К примеру, в Карелии из действующих в 1990 г. 24 звероводческих хозяйств на сегодня устоял только один зверосовхоз «Пряжинский».

В настоящее время основным содержанием аграрной политики большинства экономически развитых стран является государственная поддержка сельскохозяйственного сектора посредством разного рода субсидий, дотаций и льгот. Субсидии в странах ЕС достигли 45–50 % от стоимости производственной продукции, в Японии и Финляндии – 70 %, а в России – лишь 3,5 % (Мезенцева, 2004).

Таблица 1

Производство шкурок пушных зверей в ведущих странах мира
(по данным Международной торговой организации)

Вид	Годы			
	1997	2000	2006	2009
Норка (мировое производство)	30 815 000	30 203 000	49 580 000	46 500 000
в том числе по странам мира:				
Дания	10 500 000	10 900 000	13 500 000	14 000 000
Китай	2 000 000	3 300 000	15 000 000	9 000 000
Голландия	2 750 000	2 750 000	3 700 000	4 500 000
Польша	150 000	600 000	2 200 000	3 700 000
США	3 000 000	2 650 000	2 850 000	2 800 000
Канада	1 000 000	1 300 000	2 100 000	2 300 000
Финляндия	2 100 000	2 000 000	2 000 000	2 100 000
Россия	3 920 000	2 250 000	2 100 000	2 300 000
Песцы, лисицы (мировое производство)	5 042 000	4 483 000	10 968 000	3 637 000
в том числе по странам мира:				
Финляндия	2 600 000	1 900 000	2 200 000	1 700 000
Китай	600 000	1 400 000	8 000 000	1 500 000
Польша	320 000	220 000	150 000	90 000
Россия	680 000	350 000	140 000	70 000

В развитых странах государство тратит большие средства, чтобы поддержать собственных фермеров. Например, на одного жителя США годовые субсидии сельскому хозяйству составляют 318 долларов, в Финляндии – 1173 (Золотников, 1994). За 1999 г., по данным IFTF Европейский пушно-меховой сектор и национальные правительства потратили более 1,6 млн евро только на научные исследования в области звероводства. У нас в это время произошло свертывание научных программ.

В Финляндии годовой объем производства меха составляет 250 млн евро, что превосходит размеры производства говядины в стране. При этом более 50 % фермеров (всего около 1500) полагаются на выращивание пушного зверя как единственного источника доходов. Звероводы Дании сделали меховую продукцию третьим основным сельскохозяйственным экспортным товаром страны после бекона и сыра.

Однако конкурировать с западными коллегами по затратам производства сложно. Ситуация в отечественном звероводстве совсем иная. Если в странах Европы основные мясо-рыбные корма (отходы от переработки птицы и рыбы)

имеют чисто символическую цену (не более 50–70 долларов за одну тонну), то у нас это обходится в 200–250 долларов.

Обидно, что Россия потеряла ведущее место в мире по производству пушнины (за исключением пока еще соболя). По мнению академика РАСХН Н.А. Балакирева, такого положения дел в отрасли звероводства не было даже во время Великой Отечественной войны (Балакирев, 2008).

По данным Президента ассоциации «Русская пушнина» Ю. Гурщенкова, по причине импорта пушного сырья в бывшую «меховую державу» от зарубежных фермеров из России ежегодно уходит 0,5 млрд долларов, а из-за ввоза готовых меховых изделий – от 2,5 до 3,5 млрд долларов США (Гурщенков, 2005).

Столь стремительный рост производства пушно-мехового сырья в странах Евросоюза произошел не только за счет сокращения звероводства в России, но и за счет привлечения звероводческой отрасли в странах Европы к разрешению экологических проблем.

В последние годы в мировой практике кормления пушных зверей используются отходы от

переработки мясной (включая птицеводство) и рыбной промышленности, т. е. продукты, не предназначенные для употребления в пищу человека. Отрасль клеточного звероводства стала выполнять роль биологического утилизатора данных отходов. Особенно это стало актуальным после вступления в силу Постановления Евросоюза № 1774/2002, Европейского Парламента и Совета Европы от 3 октября 2002 г. Пункт 8 данного Постановления гласит: «... пищевые отходы, содержащие продукты животного происхождения, могут стать причиной распространения заболеваний. В странах Евросоюза пищевые отходы не должны использоваться для кормления содержащихся на фермах животных (кроме пушных зверей)» (Постановления ..., 2002). По данным IFTE, в 2002 г. в Европейском союзе пушные звери утилизировали 220 тыс. тонн отходов от переработки птицы, 62 тыс. тонн отходов, поступающих от скотобоев и 365 тыс. тонн продуктов от рыбной переработки. Стоимость данных продуктов не более стоимости услуг по их доставке. В странах Евросоюза, где нет звероводства (Эстония), стоимость утилизации одной тонны непищевых отходов обходится государству в 200–250 дол. США.

Сегодня наши нормативные акты и ветеринарное законодательство позволяют скармливать данные отходы в составе комбикормов (в виде мясной или мясокостной муки) в животноводстве и птицеводстве. Но, по мнению экспертов, через 5–10 лет мы будем вынуждены отказаться от данной практики и придерживаться общеевропейских норм и требований к производству продуктов питания.

Литература

- Алексеев В.Л. Первые звероводы-любители Якутии // Кролиководство и звероводство. 2001. № 6. С. 13.
- Бабак Б.Д. Опыт организации звероводства на промышленной основе в СССР. М., 1972 г.
- Балакирев Н.А. Кадры решают все // Кролиководство и звероводство. 2008. № 5. С. 3.
- Гурщенков Ю.Н. Быть или не быть русскому меху // Мягкое золото. 2005. № 6. С. 6–7.
- Захаров В.П. Пушной промысел и торговля в Якутии (конец XIX–начало XX вв.). Новосибирск, 1995. 136 с.
- Золотников Л.К. АПК: выход из кризиса в возврате к кооперации // Дело. 1994 г. № 10. С. 6–13.
- Иохельсон В.И. Очерк зверопромышленности и торговли мехами в Колымском округе // Тр. Якутской экспедиции, снаряженной на средства И.М. Сибирякова. Отд. III. Т. X. Ч. 3. 1898. СПб. Изд. на средства А.И. Громовой. 167 с.
- Лепехин И.И. Дневные записки путешествия доктора и Академии наук адъюнкта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства, в 1768 и 1769 гг. СПб. 1773. Ч. 1.8. 537 с.
- Мезенцева Е.С. Государственное регулирование АПК в развитых странах // Вестник СевКавГТУ. Сер. экономика. Ставрополь: СевКавГТУ. 2004. № 1. С. 123–128.
- Милованов Л.В. Клеточный голубой песец // Кролиководство и звероводство. 2001. № 2. С. 15–18.
- Милованов Л.В. Первые годы советского звероводства // Кролиководство и звероводство. № 6. 2003. С. 18–20.
- Мишуков Л.К. Первой книге по звероводству 100 лет // Кролиководство и звероводство. 2003. № 3. С. 21.
- Постановления ЕС № 1774/2002 Европейского Парламента и Совета Европы от 3 октября 2002 г. С. 2.
- Тищенко Л.С. Первенцу российского промышленного звероводства 80 лет // Кролиководство и звероводство. 2008. № 1. С. 2–3.
- У истоков звероводства // Кролиководство и звероводство. 1989. № 4. С. 3, 5, 12.
- Шишкин М.А. Звероводы из Удмуртии // Кролиководство и звероводство. 2004. № 4. С. 2–4.
- Joergensen G. Mink Production. Hilleroed. Denmark: Scientifur, 1985. P. 11–12.

FUR FARMING IN RUSSIA

I.V. Parkalov

Laboratory of Fur Animal Production, Northern Furs LTD, St-Petersburg, Russia,
e-mail: parkalov@nordfurs.ru

Summary

The earliest history of fur animal (foxes and silver foxes) breeding in captivity in Russia is presented. The role of defensive behavior of fur animals towards man in the process of domestication is revealed. Fur farming can be a method of meat and fish offal utilization.

Key words: domestication, fur animals, fur breeding, housing conditions.

О РАСЩЕПЛЕНИИ ОКРАСКИ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА У ВУАЛЕВЫХ СЕРЕБРИСТЫХ КРОЛИКОВ

Р.М. Нигматуллин¹, Н.И. Тинаев²

¹ Казанский научный центр РАН, Казань, Россия, e-mail: marinasush@rambler.ru;

² ГНУ Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства им. В.А. Афанасьева, Московская обл., Раменский р-н, пос. Родники, Россия, e-mail: niipzk@mail.ru

Установлено, что отбор кроликов *вуалевых серебристых* без учета генотипа практически невозможен, так как они являются гетерозиготными по генам окраски. Для прогнозирования окраски у приплода и уменьшения степени расщепления необходима оценка родителей по генотипу.

Ключевые слова: кролики, порода, *вуалевая серебристая*, генотип, фенотип, окраска, волосяной покров.

Известный в нашей стране селекционер-кроликовод Ф.В. Никитин поставил перед собой задачу – вывести породу кроликов, шкурки которых могли бы использоваться в естественном (некрашенном) виде для изготовления дамских пальто. В течение трех лет (с 1942 по 1945 гг.) на кроликоферме Бирюлинского зверосовхоза Татарской АССР он создал две новые высокопродуктивные группы кроликов мясо-шкуркового направления: *вуалевых серебристых* и *черно-бурых*. Шкурки, получаемые от этих животных, выгодно отличались от шкурок кроликов других пород своей оригинальностью: выравненностью опушения, окраской и так называемой «игрой» волоса. Кроме того, животные, обладая хорошими мясными качествами, были хорошо приспособлены для получения зимних окролов в наружных клетках.

По сообщению Ф.В. Никитина, *вуалевые серебристые* кролики, поголовье которых исчислялось тысячами в Бирюлинском зверосовхозе Татарской АССР, «...были апробированы специальной комиссией Министерства сельского хозяйства СССР под председательством профессора П.А. Петряева и затем зоотехническим советом Главного управления животноводства Министерства сельского хозяйства СССР и признаны как самостоятельная порода» (Никитин, 1952). (В настоящее время в Государственный

реестр пород сельскохозяйственных животных России такая порода кроликов, к сожалению, не занесена).

При выведении *вуалевых серебристых* кроликов Ф.В. Никитин использовал сложное воспроизводительное скрещивание нескольких пород: *белого великана* (*cBDEA*), *фландра* (*CBDEA*), *венского голубого* (*cBdEa*) и *шиншиллы* с генотипом *c^{chi}BDEA*, возможно, и с генотипом *c^dBDEA* (Никитин, 1949, 1955, 1956, 1959). Отбор и подбор кроликов он вел в направлении сочетания ценных качеств исходных пород: крепкой конституции, живой массы, приспособленности к наружно-клеточному содержанию в условиях холодной зимы и жаркого лета, плодовитости, материнских качеств, густоты, уравниности, блеска и окраски волосяного покрова. Ф.В. Никитину удалось создать породу кроликов, отвечающую поставленным задачам: крольчихи этой породы обладают превосходными материнскими качествами, высокой плодовитостью, молочностью и хорошими мясными качествами (убойный выход у взрослых особей составляет 57–58 %, у молодняка – 56,1 %). Животные характеризуются повышенной резистентностью к неблагоприятным условиям внешней среды. Основной тон окраски волосяного покрова – серебристый с черными кончиками остевых и направляющих волос, образующих

черную, блестящую хорошо развитую вуаль, равномерно распределенную по всему телу и придающую шкурке красивый вид. Часто встречаются животные с сильно развитой вуалью на спине, отчего волосяной покров имеет переход от более светлых (серебристых) на боках тонов до почти черного (в виде ремня) на хребте, что создает впечатление переливающегося меха. Волосяной покров *вуалевых серебристых* кроликов по окраске напоминает волосяной покров *серебристо-черной* лисицы. Оригинальная окраска шкурки обусловлена сочетанием неодинаково окрашенных волос различных категорий. Направляющие волосы имеют черную окраску со светлым основанием. Остевые волосы окрашены зонарно: у основания – в светло-аспидный цвет, несколько выше – в темный, средняя часть остевых волос белая, а их кончики – черные. Пушковые волосы светло-аспидного цвета, более темные у основания, белая зона у них отсутствует (Нигматуллин, 1963а, б, 1969).

По мнению Ф.В. Никитина, *вуалевые серебристые* кролики, выведенные с участием нескольких пород и обладающие наследственной пластичностью, не могли иметь консерватизма (стабильности) в любом признаке, включая и окраску (Никитин, 1949). Однако эти отклонения в каждом последующем поколении при направленном отборе со временем должны уменьшаться, а доля *вуалевых серебристых* возрастать. Ф.В. Никитин отмечал, что в пометах *вуалевых серебристых* кроликов, как и у *серебристо-черных* лисиц, встречаются крайние варианты: с одной стороны, есть крольчата с очень высоким процентом серебристости (светлые), с другой – с почти полным ее отсутствием (черные), что придает помету несколько пестрый вид. Автор объяснял это неодинаковой интенсивностью развития вуали у крольчат из одного и того же гнезда (Никитин, 1955, 1959). На наш взгляд, «веер» в окраске среди однопометников мог быть только по причине гетерозиготности генов, отвечающих за окраску. По мнению Ф.В. Никитина, светлым вариантом *вуалевых серебристых* кроликов являлась *темная шиншилла*, отличающаяся хорошо развитой черной вуалью. Будучи спаренными между собой, *темные шиншиллоподобные* кролики стойко передавали потомству свою окраску, что дало

автору право выделить их в особую породную группу *шиншиллоподобных великанов*.

Ф.В. Никитин при создании породы применял отбор и подбор животных желательного типа исключительно по фенотипу (в том числе и с целью закрепления в потомстве желательного генотипа) без исследования генотипа окраски волосяного покрова у используемых для скрещивания животных. Л.В. Милованов на основе анализа схемы скрещивания, примененной Ф.В. Никитиным, предположил, что созданная им порода (*вуалевый серебристый*) могла иметь генотип окраски $ccddaa^t$ (*Blue fox*) или $c^{chj}cddaa^t$ (Милованов, 2002).

Исходя из описания окраски волосяного покрова у кроликов породы *вуалевый серебристый* и пород, участвовавших при ее создании, понятно, что рецессивные гены c и c^{chj} животные унаследовали от *белого великана* и *шиншиллы*, а рецессивные гены d и a — от *венского голубого*. Не выясненным остается происхождение в их генотипе рецессивного гена a^t . Вероятнее всего, в огромной по численности популяции при многообразии пород и окрасок особей, участвовавших в создании данной породы, могли произойти мутационные изменения гена A в промежуточный рецессивный ген a^t , который называют фактором огненной окраски. Впервые аллеломорф гена A ген a^t был выявлен в Англии в 1924 г.

Известно, что ген C является фактором полного развития окраски. Ген A определяет зонарность окраски ости (3 зоны: черная, желтая, черная) и зонарность окраски туловища у кролика. Ген D усиливает пигментацию и обуславливает черный цвет. Рецессивный аллеломорф гена C , аллель c^{chj} , редуцирует в волосе желтый пигмент и несколько ослабляет черный. При сочетании генов c^{chj} и A в остевом волосе желтая зона заменяется на белую. Последующий аллеломорф этой серии, ген c^d , также редуцирует развитие желтого пигмента и еще в большей степени ослабляет черный (*шиншилла* с геном c^d имеет более светлую окраску в сравнении с *шиншиллоподобной*, несущей ген c^{chj}). Аллель c редуцирует пигмент полностью, и волос имеет белый цвет.

У *вуалевых серебристых* кроликов ген a^t зонарно распределяет пигмент, ген d ликвидирует в корковом слое нижней части волоса черный

пигмент, и эта зона приобретает голубую окраску; гены c^{chj} и c^d у зонарно окрашенных волос узкую желтую зону заменяют на белую.

Взаимодействием генов c^{chj} и c^d с геном a^t определяется серебристый оттенок окраски кролика.

Исходя из влияния описанных выше генов, оказываемого ими на формирование окраски волосяного покрова у кроликов, можно утверждать, что особь с генотипом $ccdda^t a^t$ не может иметь окраску *вуалевого серебристого* кролика, так как это генотип альбиноса.

Таким образом, кролики *вуалевые серебристые* могут иметь генотип $c^{chj}c^{chj}dda^t a^t$ (породная группа *шиншилловые великаны*) или варианты: $c^{chj}dda^t a^t$; $c^{chj}c^d dda^t a^t$; $c^d c^d dda^t a^t$ – животные с очень высоким процентом серебристости (светлые). Кролики с генотипом $c^{chj}c^{chj}dda^t a^t$ известны с 1924 г. в Англии под названием *серебристый соболь*.

Отбор по фенотипу кроликов желательного типа (по окраске волосяного покрова) не так эффективен и не позволяет до конца, тем более быстро, очистить популяцию от гетерозиготных форм. При разведении *вуалевых серебристых* кроликов в их пометах постоянно наблюдались и наблюдаются расщепления по окраске волосяного покрова.

Подтверждением этому являются исследования, проводимые Р.М. Нигматуллиным в течение 5 лет на базе зверосовхозов «Бирюлинский» и «Кошачковский» Татарской АССР (Нигматуллин, 1969). Автор учитывал окраску волосяного покрова (по фенотипу) у 2100 самок и 46200 голов молодняка породы *вуалевый серебристый*. Полученные Р.М. Нигматуллиным данные свидетельствуют о том, что кролики этой породы являются гетерозиготными по генам окраски. При чистопородном разведении в их потомстве постоянно появлялся различный по окраске молодняк – от светло-серебристого до темно-серебристого, голубой, белый, черный и агутти.

Еще в прошлом столетии многие кролиководы пытались добиться константности окраски при разведении *вуалевых серебристых* кроликов. Некоторые из них пробуют разрешить эту проблему и сейчас. Но без знания основ наследования генов, отвечающих за данный тип окраски, невозможно создать гомозиготное

стадо. В настоящее время кроликов *вуалевых серебристых* неоднородной окраски разводят любители.

Для создания популяции, гомозиготной по генам, отвечающим за светло- и темно-серебристую окраску, необходимо провести анализирующее скрещивание крольчих и самцов основного стада.

Для отбора гомозиготных кроликов по гену c^{chj} скрещивают крольчих и самцов анализируемой породы с кроликами-альбиносами. Появление в потомстве альбиносов доказывает гетерозиготность крольчихи или самца, если же все потомство имеет окраску светлой *шиншиллы*, значит анализируемые крольчихи и самцы гомозиготны по гену c^c . По такой же схеме анализируются крольчихи и самцы на гомозиготность по гену c^d .

Для отбора гомозиготных кроликов по гену a^t необходимо скрестить анализируемых крольчих и самцов с кроликами черной окраски, имеющих генотип $CBDEa$. Появление в потомстве молодняка с черным волосяным покровом доказывает гетерозиготность крольчихи или самца, если же в потомстве нет молодняка черной окраски, значит анализируемые крольчихи и самцы гомозиготны по гену a^t .

Исходя из вышеизложенного можно сделать заключение, что в основной массе кролики *вуалевые серебристые* являются гетерозиготными по генам окраски, поэтому для ее прогнозирования у приплода и уменьшения степени расщепления необходима оценка родителей по генотипу (Нигматуллин, Балакирев, 2009).

Литература

- Милованов Л.В. Наследование окраски и структуры опушения у кроликов // Кролиководство и звероводство. 2002. № 2. С. 6–8; № 3. С. 15–16.
- Нигматуллин Р.М. О плодовитости кроликов некоторых пород // Кролиководство и звероводство. 1963а. № 9. С. 5–6.
- Нигматуллин Р.М. Оценка молочности крольчих различных пород // Кролиководство и звероводство. 1963б. № 10. С. 13–14.
- Нигматуллин Р.М. Сравнительная оценка биологических и хозяйственно полезных качеств основных пород кроликов Татарской АССР и пути их дальнейшего совершенствования: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Казань, 1969. 36 с.

- Нигматуллин Р.М., Балакирев Н.А. Кролиководство (в вопросах и ответах): Уч. пособие в 2 частях. М.: ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2009. 738 с.
- Никитин Ф.В. Новые породы кроликов. Казань, 1949. 32 с.
- Никитин Ф.В. Кролиководство. Казань: Татгосиздат, 1952. 55 с.
- Никитин Ф.В. Методы селекционной работы при выведении новых пород кроликов в Бирюлинском зверосовхозе. Казань, 1955. 12 с.
- Никитин Ф.В. Крупные отечественные породы кроликов. Изд-во Министерства совхозов СССР, 1956. 11 с.
- Никитин Ф.В. Кролиководство. Казань, 1959. 183 с.

COAT COLOR SEGREGATION IN *VEIL SILVERY* RABBITS

R.M. Nigmatullin¹, N.I. Tinaev²

¹ Kazan Research Center, Russian Academy of Sciences, Kazan, Russia,
e-mail: marinasush@rambler.ru;

² V.A. Afanasyev Institute of Fur-bearing Animals and Rabbits, Russian Academy
of Agricultural Sciences, Moscow, Russia, e-mail: niipzk@mail.ru

Summary

It has been found that genotype consideration is mandatory for *veil silvery* rabbit selection, because they are heterozygous for coat color genes. To predict color in the progeny and reduce the degree of segregation, parental genotypes should be analyzed.

Key words: rabbits, stock, *veil silvery* rabbit, coat color genes.

К ИСТОРИИ СОЗДАНИЯ РАЗНЫХ ПОРОД КОРОТКОВОЛОСЫХ КРОЛИКОВ. НАПРАВЛЕНИЯ ИХ СЕЛЕКЦИИ

Н.И. Тинаев¹, Р.М. Нигматуллин²

¹ ГНУ Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства им. В.А. Афанасьева, Московская обл., Раменский р-н, пос. Родники, Россия, e-mail: niipzk@mail.ru;

² Казанский научный центр РАН, Казань, Россия, e-mail: marinasush@rambler.ru

Описываются селекционные приемы при выведении *советских коротковолосях* и *котиковых кроликов*. Впервые с учетом схем скрещивания, применяемых знаменитым селекционером В.Ф. Никитиным, анализируются генотипы окраски животных, предлагаются генетические и селекционные методы совершенствования коротковолосях кроликов-рексов.

Ключевые слова: кролик коротковолосяый, рексы, генетика окраски.

Введение

В настоящее время в кролиководстве заметно вырос интерес к разведению и совершенствованию коротковолосях кроликов. Для того чтобы успешно и в возможно более короткие сроки создать коротковолосях кроликов желательного типа, необходимо ознакомиться с историей создания пород кроликов *французские рексы* и *немецкие коротковолосяе*, а также усвоить основы селекции кроликов по таким признакам, как: наследование окраски, густоты и длины волосяного покрова, скороспелости, живой массы и жизнеспособности.

В первой половине 20-го века сначала во Франции, затем в Германии и Нидерландах у нормальноволосях кроликов (*R*) была зафиксирована рецессивная мутация коротковолосясти – *r* (во Франции и Германии – *r*₁, в Нидерландах – *r*₂). Мутация проявилась в укорочении по длине и редуцировании в толщине остевого волоса, а также в укорочении по длине пухового волоса при сохранении его толщины.

Во Франции фенотипический эффект такой мутации, получивший название *рекс*, впервые обнаружил в 1919 г. в департаменте Сарт на своей ферме Дезире Кайон. В двух последовательных окролах в пометах среди обычных нормальноволосях кроликов с окраской *агути*

появились два крольчонка (самец и самочка) с короткой остью, тонким и одновременно густым и коротким пухом. Хотя коротковолосяе кролики отличались пониженной жизнеспособностью, имели небольшую живую массу и не были однородными по окраске, Кайону все же удалось размножить носителей этого необычного признака. Другой кроликовод, аббат Жиллэ, хотя и добился некоторого улучшения окраски волосяного покрова и повышения жизнеспособности, необходимая однородность окраски у *рексов* не была достигнута. Своих кроликов Жиллэ назвал «касторрекс» – король бобров, так как окраска их волосяного покрова напоминала бобровый мех (Бойченко, 1932; Меньшов, 1943; Личчиардели, 1958; Негман, 1963; Нигматуллин, 2007).

В дальнейшем кролиководам, разводившим *рексов*, при использовании тщательного отбора и подбора удалось избавиться от белой полосы на животе и улучшить однородность окраски «касторрексов». С этого времени *рексы* благодаря необычным качествам своего волосяного покрова привлекают всеобщее внимание и начинают распространяться по Европе.

В 1927 г. R. Lienhard установил, что коротковолосяе у *рексов* обусловлена рецессивным геном, который он обозначил символом *r* (Lienhard, 1927). Другой исследователь, H. Nacht-

stheim, описывая эффект этой мутации, указал на одновременное увеличение густоты и усиление бархатистости волосяного покрова (Nachtstheim, 1929; Нахтсгейм, 1933).

При последующем скрещивании *рексов* с кроликами различных нормальноволосяных пород были получены *рексы* с разной окраской волосяного покрова: *король горностаев, черный король, шиншилла-рекс, рыжий рекс, король выдр, соболиный король, голландский кролик, голубой король, фатарский, белый король* и т. д. – более 20 цветовых вариаций.

Через 7 лет после мутационного события на ферме Д. Кайона нечто похожее произошло в Германии, на ферме, хозяином которой был Ф. Иоппих. У крольчихи породы *бельгийский заяц* в одном из пометов появились крольчата черной окраски с коротким волосом. На их основе Иоппих создал породу кроликов *немецкие коротковолосые*, которые в сравнении с *французскими рексами* отличались более волнистым волосяным покровом. Но так же, как и *французские рексы, немецкие коротковолосые* кролики имели небольшую живую массу (в пределах 3,0–3,5 кг), тонкий костяк, ослабленную конституцию, склонность к рахиту, они тоже страдали пониженной жизнеспособностью и чувствительностью к низким температурам.

Г. Нахтсгейм, изучая наследование коротковолосости у *немецких коротковолосых* кроликов, выяснил, что редукция волосяного покрова у них была вызвана независимо возникшей рецессивной мутацией, не имеющей ничего общего с мутацией *рекс* (*r*) на французской ферме Д. Кайона (Нахтсгейм, 1933).

Скрещивая *французских рексов* и *немецких коротковолосых* между собой, он получил в F_1 нормальноволосяных животных. При скрещивании их «в себе» в F_2 произошло расщепление на: *нормальноволосяных, рексов* и *коротковолосых*. Рецессивный ген коротковолосости у *немецких коротковолосых* кроликов получил символ r_1 . Для отличия от *французских рексов* их назвали *немецкие коротковолосые*.

Вывоз кроликов-*рексов* из Германии был запрещен. Но советский генетик А.С. Серебровский, находясь в 1927–1929 гг. в научной командировке в Германии, вывез оттуда несколько самцов и самок гетерозиготных носителей этой рецессивной мутации (они выглядели

как обычные кролики и своим фенотипом не нарушали таможенного положения). С того времени от *немецких коротковолосых* и ведут свою родословную разводимые в нашей стране коротковолосые кролики. Тогда в 1930 гг. известные селекционеры-кролиководы Ф.В. Никитин, Б.Г. Меньшов и А.И. Каплевский начинают работать над совершенствованием хозяйственно полезных признаков у завезенных коротковолосых кроликов. Для получения коротковолосых кроликов с новой окраской, повышения у них живой массы, жизнеспособности они использовали воспроизводительное скрещивание с породами кроликов: *белый великан, шиншилла* крупного размера и *фландр*. Наиболее выдающихся успехов в этом деле достиг Ф.В. Никитин (1949, 1955). Работая в 1940–1950 гг. в Бирюлинском зверосовхозе Республики Татарстан, он вел отбор по целому комплексу признаков: 1) живой массе и крепости телосложения; 2) плодовитости и скороспелости; 3) приспособленности к разведению в наружных клетках в условиях континентального климата; 4) бархатистости и густоте волосяного покрова, 5) оригинальности расцветок. В итоге он создал кроликов двух новых пород: *советские коротковолосые* и *котиковые*.

Для получения *советских коротковолосых* Ф.В. Никитин применял воспроизводительное скрещивание лучших *немецких коротковолосых* с лучшими по комплексу хозяйственно полезных признаков кроликами нормальноволосяных пород: *белый великан, фландр, вуалевая серебристая, черно-бурая, серебристый* и *венский голубой*. Знаменитым селекционером были получены породные группы коротковолосых кроликов: *вуалево-серебристые, темно-голубые, серебристые, белые, коричневые* и др. Никитин при их создании использовал отбор и подбор животных исключительно по фенотипу, без предварительного гибридологического анализа окраски волосяного покрова. В результате такой напряженной и многолетней селекционной работы им было создано множество типов животных, отличающихся между собой как по основной окраске, так и по ее тону и оттенкам. Но все же следует подчеркнуть, что Ф.В. Никитин не обращался в своей работе к проведению полного гибридологического (генетического) анализа, поэтому сделать потомство однородным по

окраске, ее тону и оттенкам внутри разводимых типов, а в дальнейшем консолидировать эти признаки было крайне сложно. Автор не учел тот факт, что селекция по основной окраске основана на законах наследования качественных признаков, а улучшение ее тона и избавление от нежелательных оттенков – на законах количественных признаков. По-видимому, это и стало одной из причин, помешавшей массовому распространению в промышленных масштабах кроликов, выведенных Ф.В. Никитиным. Из-за отсутствия зафиксированных в племенных книгах данных гибридологического анализа можно только предположить, какие генотипы кроликов участвовали в выведении *советских коротковолосых* и *котиковых* кроликов.

Материалы и методы

Работа выполнена на поголовье кроликов в зверосовхозах «Бирюлинский» и «Кошачковский» Республики Татарстан и в Опытном хозяйстве научно-исследовательского института пушного звероводства и кролиководства им. В.А. Афанасьева Московской области.

Результаты и обсуждение

При выведении *советских коротковолосых шиншилловой окраски* был отобран желаемый тип самцов *коротковолосые шиншилловой окраски* и крольчихи породы *белый великан*. В F_1 были получены гетерозиготные помеси, в числе которых оказались и *нормальноволосяые шиншилловой окраски*:

$$c^{chi}c^{chi}BBDDEEAAR_1r_1 \times ccBBDDEEAARR$$

$$\downarrow$$

$$c^{chi}cBBDDEEAAR_1r_1$$

(*нормальноволосяые шиншилловой окраски*).

С целью получения *шиншилловых коротковолосых* с улучшенными признаками гетерозигот скрещивали между собой. При разведении «в себе» из получаемого разнообразного потомства из поколения в поколение отбирали лучших *коротковолосых* кроликов *шиншилловой окраски*:

$$c^{chi}cBBDDEEAAR_1r_1 \times c^{chi}cBBDDEEAAR_1r_1$$

$$\downarrow$$

$$c^{chi}c^{chi}BBDDEEAAR_1r_1$$

(*шиншилла коротковолосая*).

В итоге Ф.В. Никитиным были получены *советские коротковолосые кролики шиншилловой окраски* желательного типа.

Для выведения *вуалево-серебристых коротковолосых* кроликов были проведены скрещивания двух отечественных пород кроликов: *советские коротковолосые шиншилловой окраски* и *нормальноволосяые вуалево-серебристые*. В F_1 было получено гетерозиготное помесное потомство с волосяным покровом *шиншиллы нормальноволосяой*:

$$c^{chi}c^{chi}BBDDEEAAR_1r_1 \times c^{chi}c^{chi}BBddEEa^tRR$$

$$\downarrow$$

$$c^{chi}c^{chi}BBDdEEAa^tRr_1$$

(*шиншилла нормальноволосяя*).

При разведении полученных помесей «в себе» в потомстве в определенной доле появлялся *коротковолосый вуалево-серебристый* молодняк:

$$c^{chi}c^{chi}BBDdEEAa^tRr_1 \times c^{chi}c^{chi}BBDdEEAa^tRr_1$$

$$\downarrow$$

$$c^{chi}c^{chi}BBddEEa^tRr_1r_1$$

(*коротковолосые вуалево-серебристые*).

В дальнейшем из поколения в поколение *коротковолосых вуалево-серебристых* кроликов разводили «в себе», постоянно отбирая на племя молодняк желательного типа.

Такая же схема скрещивания применялась и при создании других расцветок *советских коротковолосых* кроликов. Кролики созданной породы отличались крепким телосложением, хорошо развитой и глубокой грудью, удлиненным туловищем (до 60 см), сравнительно большой живой массой (до 6 кг). У *советских коротковолосых* остевой и направляющий волосы значительно короче, чем у нормальноволосяых, а волосяной покров более гладкий и плотный. Животные обладают хорошей скороспелостью и производительностью. Несмотря на свой короткий волосяной покров, кролики хорошо размножаются в условиях континентальной Татарии, где зимой морозы нередко бывают за -40 °С. При этом от них при наружном клеточном содержании получают зимние и ранневесенние окролы.

На базе *советских коротковолосых* кроликов Ф.В. Никитин вывел новую породу, отличающуюся от предшественников более уравненным, гладким, блестящим, густым с бархатистым и шелковистым на ощупь волосяным покровом.

Из-за сходства волосяного покрова у выведенных кроликов с мехом морского котика эти животные получили название *котиковые*. Для получения коротковолосых кроликов с бархатистым и шелковистым волосяным покровом были заложены две линии, в которых параллельно скрещивали *советских коротковолосых* кроликов двух различных окрасок (*вуалево-серебристых* и *черно-бурых*) с кроликами породы *белая пуховая*. Кролики *белой пуховой* породы были выбраны в качестве исходной материнской породы из-за высокой уравниваемости и густоты их волосяного покрова. Из первого разноокрашенного гетерозиготного «почти» нормально-волосого поколения в двух линиях отбирали черных с различными оттенками особей.

При скрещивании гетерозиготных черноокрашенных и черно-бурых кроликов двух линий между собой в пометах «выщепляясь» коротковолосый молодняк различной окраски, который отличался от *советских коротковолосых* более упругим, бархатистым и шелковистым на ощупь волосяным покровом. Отбирая для дальнейшего разведения «в себе» кроликов желаемой окраски, Ф.В. Никитин создал группы кроликов оригинальных расцветок: белой, голубой, сибирской белки, вуалево-серебристой, темно-коричневой, черно-бурой и черной.

Взрослые *котиковые* кролики имеют живую массу 4,0–5,0 кг и так же, как *советские коротковолосые*, хорошо приспособлены к суровым климатическим условиям Республики Татарстан (Никитин, 1959).

Схема получения *черноокрашенных* кроликов в первой линии:

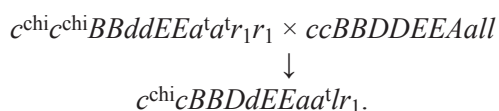


Схема получения *черноокрашенных* кроликов во второй линии:

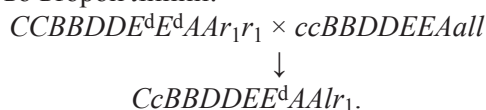
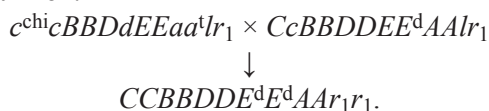


Схема получения *черно-бурых котиковых* кроликов:



Небольшое поголовье этих породных групп с живой массой 4–5 кг сохранилось в крестьянских хозяйствах Республики Татарстан и прилегающих к республике регионах.

Методы совершенствования *коротковолосых* кроликов или получения у них новых окрасок сводятся к следующим мероприятиям:

1. Отбор молодняка следует проводить из потомства высокопродуктивных матерей. Из помесей F_1 на племя нужно отбирать животных, имеющих наибольшую живую массу, экстерьер улучшающей породы и крепкий костяк.

2. При разведении помесей F_1 «в себе» и отборе животных для дальнейшего разведения из F_2 помимо вышеуказанных признаков обращают внимание на качество волосяного покрова, отдавая предпочтение особям с упругим и бархатистым покровом.

3. Для улучшения хозяйственно полезных признаков у *коротковолосых* кроликов лучше использовать улучшателей с известными генами. Зная генотип окраски обоих родителей, используя воспроизводительное скрещивание и разведение в себе помесей, можно относительно быстро получить желательные гомозиготные комбинации (Тинаев, 1976, 2002).

4. При укрупнении *коротковолосых* кроликов в качестве материнской породы желательно брать самок нормально-волосых пород, а отцовской – самцов коротковолосых. Формирование исходных групп делают на базе изученных параметров кроликов основного стада у двух исходных пород. Для этого проводят комплексную оценку кроликов исходных пород по селекционируемым хозяйственно полезным признакам. Самок породы улучшателя оценивают после первого окрота и среди них отбирают лучших по густоте, блеску и уравниваемости волосяного покрова, плодовитости, сохранности молодняка до отсадки, массе помета при рождении, его уравниваемости, массе на 30-й день жизни (для определения молочности), массе крольчат при отъеме от крольчих; самцов (улучшаемой породы) – по окраске, густоте, уравниваемости, бархатистости и шелковистости волосяного покрова.

5. Общие требования к племенным животным исходных групп по селекционируемым хозяйственно полезным признакам состоят в том, что показатели бонитировки должны быть

не ниже средней, чем таковые у их сверстников, и иметь общий класс не ниже первого.

6. При проведении селекционной работы необходимо учитывать, что коэффициент наследуемости признаков у кроликов составляет: по живой массе – 0,23 (от 0,19 до 0,27), по густоте волосяного покрова – 0,36 (от 0,33 до 0,39), по плодовитости – 0,39, по среднесуточному приросту живой массы – 0,33 (от 0,13 до 0,54). При этом отбор по фенотипу даже при коэффициенте наследуемости больше 0,3 дает положительный результат.

7. Эффективность селекции обратно пропорциональна квадратному корню из числа учитываемых признаков. Например, селекция по одному признаку в два раза эффективнее, чем по четырем. Иными словами, чем больше признаков мы одновременно вовлекаем в селекцию, тем меньше ее эффективность.

8. Последовательный, или многоступенчатый, отбор осуществляют по периодам жизни животного. По одним признакам, например скороспелость, кроликов оценивают и отбирают в 2–3-месячном возрасте, а по другим – плодовитость, качество волосяного покрова – в более старшем. Первый раз ремонтный молодняк отбирают при отъеме от крольчих. При этом проводят зооветеринарный осмотр крольчих и всего помета. Второй раз ремонтный молодняк отбирают в 3-месячном возрасте, оставляя на племя лучший молодняк по живой массе, экстерьеру и по выраженности породных признаков. Третий раз ремонтный молодняк отбирают по результатам осенней бонитировки. При этом в селекционируемую группу включают лучший молодняк по селекционируемым признакам.

9. Требования к отбираемым животным в исходные группы: для создания типа отбирают самцов и самок, имеющих потомство, превосходящее средние значения популяции по селекционируемым признакам (плодовитости, деловому выходу, живой массе и уравненности помета при отъеме) на 20 и более процентов. Остальные хозяйственно полезные признаки у

отобранных животных должны быть не ниже средних по популяции.

10. Повышение уровня селекционируемых признаков достигается за счет направленного отбора в каждой селекционной группе. В каждом поколении ведут учет и обрабатывают данные по селекционируемым признакам. Из поколения в поколение увеличивают массив кроликов с целевыми параметрами. При отборе животных на племя в каждом поколении проводят жесткую выбраковку не только животных с отклонениями в экстерьере, с ослабленным здоровьем, но и их родственников.

Литература

- Бойченко В.Г. Основы кролиководства. Л.; М.: Госсельхозиздат, 1932.
- Личчиардели Р.М. Практика кролиководства. М., 1958.
- Меньшов Б.Г. Разведение кроликов и улучшение их пород. М.: Междунар. книга, 1943.
- Нахтсгейм Г. Генетика и происхождение пород кроликов. М.: Сельхозгиз, 1933.
- Нигматуллин Р.М. Талантливый ученый-селекционер // Кролиководство и звероводство. 2007. № 6. С. 17–21.
- Никитин Ф.В. Новые породы кроликов. Казань, 1949.
- Никитин Ф.В. Методы селекционной работы при выведении новых пород кроликов в Бирюлинском зверосовхозе. Казань. 1955.
- Никитин Ф.В. Кролиководство. Казань. Таткнигоиздат, 1959.
- Тинаев Н.И. Определение чистопородности кроликов по окраске // Кролиководство и звероводство. 2002. № 4. С. 9–11.
- Тинаев Н.И. Анализ генотипа основной окраски некоторых пород кроликов // Науч. тр. НИИПЗК. М., 1976. Т. 4. С. 33–38.
- Lienhard R. Apropos d'une recente mutation chez le lapin domestique le lapin Cortorex // CRS de Biologic. 1927.
- Nachtstheim H. Das Rex Kaninchen und seine Genetik // Zeit fur ind und Abstamm und Vererbung. 1929.
- Herman W. Poradnik hodowcy krolikow Widance II poprawione I uzupefnione. Pangtwowe wydawuctwo clesneio. Warszawa, 1963. S. 43–46.

HISTORY OF STOCKS OF SHORT-HAIR RABBITS. DIRECTIONS OF THEIR SELECTION

N.I. Tinaev¹, R.M. Nigmatullin²

¹ V.A. Afanasyev Institute of Fur-bearing Animals and Rabbits, Russian Academy of Agricultural Sciences, Moscow, Russia, e-mail: niipzk@mail.ru;

² Kazan Research Center, Russian Academy of Sciences, Kazan, Russia, e-mail: marinasush@rambler.ru

Summary

The historical methods of breeding of Soviet short-hair and seal rabbits are described. It is the first analysis of color genotypes taking into consideration breeding programs used by V.F. Nikitin. Methods of improvement of Rex rabbits by breeding are proposed.

Key words: rabbits, stock, coat color genes.

ОБ ОТНОСИТЕЛЬНОМ ПОСТОЯНСТВЕ И ИЗМЕНЧИВОСТИ КОРРЕЛЯЦИИ ЖИВОЙ МАССЫ С ИНДЕКСАМИ ТЕЛОСЛОЖЕНИЯ У КРОЛИКОВ

Р.М. Нигматуллин

Казанский научный центр РАН, Казань, Россия, e-mail: marinasush@rambler.ru

У кроликов восьми пород разного направления продуктивности и величины изучена фенотипическая корреляция живой массы с промерами и индексами. Установлено, что относительным постоянством характеризуется величина корреляционной связи в разрезе пород и достаточно высокой изменчивостью в разрезе пола, возраста и конституционального типа. Высокая положительная корреляция ($r = 0,54 \dots 0,69$) складывается у кроликов большинства пород с обхватом груди, а в разрезе пола – с индексами массивности и компактным ($r = 0,57 \dots 0,94$). Положительная, но низкая корреляция ($r = 0,05 \dots 0,40$) живой массы с промерами, характеризующими мясные качества кроликов (ширина поясницы, ширина в маклоках), требует дополнительной оценки и корректировки их в селекционной работе.

Ключевые слова: кролики, породы, экстерьерно-конституциональный тип, индексы, корреляция, изменчивость.

Введение

Известно, что эффективность селекции во многом определяется количеством селекционных признаков, учитываемых при отборе, чем меньше их количество, тем выше эффективность отбора. Однако при отборе по небольшому числу признаков не всегда достигается необходимый прогресс в результате негативного действия неучитываемых признаков. В связи с этим большое значение для селекционного процесса, особенно в скороспелых отраслях животноводства, имеет наличие желательных корреляций между селекционными признаками.

Изучением корреляционных связей между селекционными признаками у кроликов разных пород занимались небольшое количество ученых, работающих в кролиководстве.

В.В. Меркушиным (1968) предложен индекс, позволяющий вести целенаправленный отбор кроликов желательного мясного типа по телосложению.

Л.Г. Уткин (1968) и Г.П. Кушкова на основании изучения коррелятивных связей между экстерьером и убойным весом молодняка кроликов породы *советская шиншилла* рекомендовали

для повышения их мясных качеств проводить отбор кроликов в 3,5-месячном возрасте по живой массе и развитию поясничной части туловища, а в 9–10-месячном возрасте – только по живой массе.

Поскольку основным и наиболее доступным для оценки показателем мясной продуктивности кроликов является живая масса, а величина корреляции одних и тех же признаков может значительно варьировать в зависимости от породы, пола, возраста, условий внешней среды и других признаков, для повышения эффективности селекции изучена величина коррелятивных связей в разрезе пород, пола, возраста и экстерьерно-конституциональных типов.

Материал и методы

Исследование проведено на поголовье кроликов (общее число животных 3808 голов) восьми пород: *белый великан, черно-бурая, серый великан, серебристая, советская шиншилла, венский голубой, новозеландская белая и калифорнийская* в Рощинском кролиководческом хозяйстве Тюменской области. Анализ проводили на основе 16 основных и дополнительных промеров и

вычисления 16 индексов. Животных группировали по величине. Крупные – массой 5 кг и более (*белый великан, серый великан, черно-бурая, серебристая, советская шиншилла*), средние – массой от 4 до 5 кг (*венский голубой, новозеландская белая и калифорнийская*). Группировку по экстерьерно-конституциональным типам проводили с учетом *индекса сбитости*, при этом к лептосомному типу относили кроликов с индексом сбитости до 79,9 %, мезосомному – 80–85 % и эйрисомному – более 85 %.

Результаты

Изучение фенотипических корреляций основных и дополнительных промеров с живой массой кроликов восьми пород показало, что независимо от направления продуктивности, величины и характера волосяного покрова положительная взаимосвязь высокого уровня сложилась с обхватом груди (табл. 1). И только у кроликов породы *калифорнийская* эта связь оказалась низкой. Корреляция длины тела с живой массой положительная и высокого уровня достигает только у мясо-шкурковых пород, независимо от их величины. У мясных пород кроликов при отсутствии отбора по длине туловища связь живой массы с этим промером положительная, но низкая. Взаимосвязь с шириной груди была относительно высокой у средних по величине пород кроликов, а также у *новозеландской белой*. У *калифорнийской* породы связь с этим промером слабая, хотя и положительная. У крупных пород кроликов корреляция ширины груди с живой массой также положительная, но среднего уровня, при этом самый низкий показатель имеет *черно-бурая* порода. Относительно высокая положительная корреляция характерна и для глубины груди, но у мясных пород, а также у кроликов породы *белый великан* она низкая. Следует отметить, что почти со всеми основными и дополнительными промерами живая масса связана положительно.

Отрицательная взаимосвязь низкого уровня прослеживается у кроликов породы *черно-бурая* с длиной поясницы и у кроликов породы *серебристая* с длиной бедра.

Наличие невысокой корреляции с промерами, характеризующими мясные качества кроликов, – шириной поясницы, шириной в маклоках

и седалищных буграх, длиной бедра и длиной зада не позволит добиться их увеличения при отборе по живой массе, в связи с чем требуется контролировать эти промеры у самок и самцов основного стада.

Изучение корреляционных связей живой массы с индексами не позволило установить один или несколько, которые позволяют уточнять и корректировать отбор по живой массе. Так, индекс сбитости, сочетающий в себе отношение ширины и глубины груди к длине туловища, практически не коррелирует с живой массой у мясных пород кроликов и *черно-бурой* породы, слабо коррелирует у средних по величине пород и позволяет включить его в селекционный признак только у породы *белый великан*. Корреляция индексов ширины груди и глубины груди с живой массой также имеет высокую изменчивость у восьми изученных пород. Относительно константна величина взаимосвязи этих индексов с живой массой только у породы *серебристая*. Если промеры коррелируют с живой массой преимущественно положительно, большинство индексов имеют отрицательную взаимосвязь. Так, у кроликов породы *черно-бурая* отрицательно коррелируют с живой массой 8 индексов, у пород *белый великан, шиншилла* и *новозеландская белая* – 7 индексов из 16, однако высокой отрицательной взаимосвязи не обнаружено ни у одной из изученных пород.

Не прослеживается относительного постоянства корреляции живой массы с промерами и индексами в разрезе пола. Так, величина взаимосвязи обхвата груди с живой массой у самцов крупных и средних пород оказалась выше, чем у самок на 0,01–0,13 единиц, в то же время порода *новозеландская белая* не отличалась по этому признаку (табл. 2 и 3). У породы *калифорнийская* величина этой связи у самцов была выше в 4,7 раза. Корреляция длины тела с живой массой у всех пород, кроме *новозеландской белой*, наоборот сильнее была выражена у самок, чем у самцов. Наибольшие различия вновь обнаружены у *калифорнийской* породы. Самки по величине корреляции живой массы и обхвата груди превосходили самцов в 13 раз. У самцов прослеживается более высокий уровень положительной корреляции живой массы с глубиной и шириной груди, но

Таблица 1

Корреляция живой массы с промерами и индексами у кроликов различных пород

Промеры и индексы	Белый великан <i>n</i> = 419	Черно-бурая <i>n</i> = 215	Серый великан <i>n</i> = 480	Серебристая <i>n</i> = 152	Шиншилла <i>n</i> = 306	Венский голубой <i>n</i> = 433	Новозеландская белая <i>n</i> = 572	Калифорнийская <i>n</i> = 1231
Длина тела	0,43 ± 0,008	0,43 ± 0,011	0,52 ± 0,002	0,36 ± 0,023	0,50 ± 0,001	0,06 ± 0,043	0,12 ± 0,032	0,07 ± 0,025
Обхват груди	0,59 ± 0,010	0,56 ± 0,009	0,62 ± 0,011	0,65 ± 0,024	0,54 ± 0,005	0,66 ± 0,016	0,69 ± 0,015	0,14 ± 0,020
Косая длина	0,36 ± 0,015	0,44 ± 0,010	0,47 ± 0,003	0,38 ± 0,020	0,03 ± 0,053	0,48 ± 0,002	0,12 ± 0,032	0,59 ± 0,005
Длина ушей	0,18 ± 0,035	0,12 ± 0,059	0,25 ± 0,022	0,01 ± 0,080	0,31 ± 0,022	0,17 ± 0,031	0,38 ± 0,010	0,35 ± 0,009
Ширина головы	0,04 ± 0,051	0,25 ± 0,039	0,50 ± 0,000	0,65 ± 0,024	0,46 ± 0,005	0,25 ± 0,024	0,14 ± 0,030	0,13 ± 0,021
Длина головы	0,12 ± 0,042	0,46 ± 0,006	0,07 ± 0,000	0,61 ± 0,018	0,40 ± 0,011	0,41 ± 0,009	0,33 ± 0,014	0,10 ± 0,023
Длина поясницы	0,21 ± 0,032	-0,18 ± 0,107	0,03 ± 0,043	0,51 ± 0,002	0,01 ± 0,057	0,40 ± 0,009	0,29 ± 0,018	0,17 ± 0,019
Длина плеча	0,16 ± 0,038	0,26 ± 0,038	0,39 ± 0,010	0,44 ± 0,009	0,05 ± 0,052	0,42 ± 0,008	0,27 ± 0,019	0,30 ± 0,011
Ширина поясницы	0,12 ± 0,041	0,40 ± 0,015	0,53 ± 0,003	0,33 ± 0,027	0,08 ± 0,048	0,13 ± 0,036	0,33 ± 0,014	0,35 ± 0,009
Ширина в маклоках	0,25 ± 0,028	0,23 ± 0,043	0,05 ± 0,041	0,26 ± 0,039	0,32 ± 0,021	0,42 ± 0,008	0,27 ± 0,020	0,06 ± 0,025
Длина бедра	0,07 ± 0,047	0,18 ± 0,050	0,27 ± 0,021	-0,01 ± 0,082	0,40 ± 0,012	0,24 ± 0,025	0,43 ± 0,006	0,34 ± 0,009
Длина задней лапы	0,23 ± 0,029	0,27 ± 0,037	0,06 ± 0,040	0,29 ± 0,033	0,12 ± 0,043	0,27 ± 0,022	0,40 ± 0,009	0,12 ± 0,022
Длина зада	0,21 ± 0,032	0,47 ± 0,004	0,44 ± 0,006	0,45 ± 0,008	0,34 ± 0,018	0,00 ± 0,048	0,02 ± 0,040	0,28 ± 0,013
Ширина в седалищных буграх	0,22 ± 0,001	0,27 ± 0,037	0,39 ± 0,010	0,47 ± 0,006	0,21 ± 0,034	0,33 ± 0,016	0,28 ± 0,018	0,07 ± 0,025
Глубина груди	0,18 ± 0,035	0,61 ± 0,018	0,58 ± 0,008	0,46 ± 0,006	0,70 ± 0,023	0,52 ± 0,002	0,15 ± 0,080	0,20 ± 0,040
Ширина груди	0,33 ± 0,019	0,13 ± 0,058	0,39 ± 0,011	0,46 ± 0,006	0,62 ± 0,013	0,79 ± 0,027	0,68 ± 0,037	0,21 ± 0,038
Индекс								
сбитости	0,58 ± 0,009	0,07 ± 0,068	0,25 ± 0,023	0,33 ± 0,028	0,11 ± 0,044	0,18 ± 0,031	0,06 ± 0,037	0,03 ± 0,027
длины тела	0,48 ± 0,108	0,04 ± 0,072	0,19 ± 0,032	0,30 ± 0,033	-0,07 ± 0,065	-0,10 ± 0,058	-0,01 ± 0,188	0,22 ± 0,049
ширины груди	0,61 ± 0,012	0,02 ± 0,075	0,55 ± 0,005	0,61 ± 0,019	0,24 ± 0,030	0,41 ± 0,009	0,27 ± 0,052	0,42 ± 0,015
глубины груди	0,20 ± 0,033	0,45 ± 0,007	0,46 ± 0,004	0,51 ± 0,002	0,40 ± 0,012	0,18 ± 0,031	0,38 ± 0,025	0,30 ± 0,034
растянутости	0,12 ± 0,041	-0,05 ± 0,087	-0,26 ± 0,069	-0,31 ± 0,132	-0,02 ± 0,060	-0,18 ± 0,066	0,00 ± 0,042	-0,17 ± 0,038
большеголовости	-0,41 ± 0,101	0,03 ± 0,074	0,02 ± 0,069	0,29 ± 0,035	0,10 ± 0,046	-0,06 ± 0,054	-0,06 ± 0,047	-0,03 ± 0,030
широкоголовости	-0,03 ± 0,058	-0,12 ± 0,098	0,21 ± 0,026	0,47 ± 0,005	0,23 ± 0,031	0,03 ± 0,046	-0,06 ± 0,047	-0,13 ± 0,036
длинноговости	-0,01 ± 0,057	-0,02 ± 0,082	0,05 ± 0,041	0,03 ± 0,076	-0,03 ± 0,061	0,02 ± 0,047	0,07 ± 0,060	0,02 ± 0,027

Окончание таблицы 1

Промеры и индексы	Белый великан <i>n</i> = 419	Черно-бурая <i>n</i> = 215	Серый великан <i>n</i> = 480	Серебристая <i>n</i> = 152	Шиншилла <i>n</i> = 306	Венский голубой <i>n</i> = 433	Новозеланд- ская белая <i>n</i> = 572	Калифорнийская <i>n</i> = 1231
длиннохости	-0,12 ± 0,069	-0,21 ± 0,112	-0,06 ± 0,052	-0,32 ± 0,133	-0,06 ± 0,064	-0,10 ± 0,057	-0,03 ± 0,045	0,02 ± 0,027
широкогрудости	-0,01 ± 0,057	-0,42 ± 0,145	-0,07 ± 0,057	0,10 ± 0,064	-0,18 ± 0,078	0,30 ± 0,020	0,00 ± 0,114	0,17 ± 0,058
тазогрудной	0,45 ± 0,005	-0,01 ± 0,080	0,09 ± 0,037	0,06 ± 0,071	0,24 ± 0,029	0,39 ± 0,011	-0,12 ± 0,087	-0,24 ± 0,094
шилозадости	0,33 ± 0,019	0,02 ± 0,075	0,07 ± 0,040	0,22 ± 0,046	-0,06 ± 0,064	0,21 ± 0,028	0,03 ± 0,039	0,03 ± 0,027
широкотелости	-0,28 ± 0,086	-0,02 ± 0,082	0,10 ± 0,036	0,22 ± 0,045	0,24 ± 0,030	0,43 ± 0,006	-0,12 ± 0,086	-0,18 ± 0,021
массивности	-0,14 ± 0,071	0,94 ± 0,070	0,93 ± 0,039	0,93 ± 0,070	0,94 ± 0,050	0,86 ± 0,035	0,69 ± 0,027	0,87 ± 0,021
компактный	0,67 ± 0,018	0,72 ± 0,035	0,68 ± 0,017	0,62 ± 0,020	0,57 ± 0,008	0,61 ± 0,011	0,62 ± 0,010	0,61 ± 0,006
тазовый	0,12 ± 0,042	-0,12 ± 0,098	-0,01 ± 0,046	0,05 ± 0,073	-0,02 ± 0,059	0,09 ± 0,039	-0,06 ± 0,047	-0,01 ± 0,029

Таблица 2

Корреляция живой массы с промерами и индексами у самок в зависимости от породной принадлежности

Промеры и индексы	Белый великан <i>n</i> = 329	Черно-бурая <i>n</i> = 161	Серый великан <i>n</i> = 294	Серебристая <i>n</i> = 108	Шиншилла <i>n</i> = 263	Венский голубой <i>n</i> = 339	Новозеланд- ская белая <i>n</i> = 475	Калифорнийская <i>n</i> = 982
Длина тела	0,43 ± 0,008	0,43 ± 0,011	0,55 ± 0,005	0,43 ± 0,04	0,49 ± 0,001	0,05 ± 0,049	0,11 ± 0,036	0,52 ± 0,001
Обхват груди	0,59 ± 0,010	0,56 ± 0,009	0,58 ± 0,009	0,62 ± 0,023	0,53 ± 0,003	0,66 ± 0,018	0,69 ± 0,017	0,13 ± 0,024
Косая длина	0,36 ± 0,015	0,44 ± 0,010	0,48 ± 0,002	0,39 ± 0,021	0,35 ± 0,019	0,53 ± 0,003	0,11 ± 0,036	0,61 ± 0,007
Длина ушей	0,18 ± 0,035	0,12 ± 0,059	0,35 ± 0,017	-0,04 ± 0,105	0,31 ± 0,023	0,22 ± 0,030	0,37 ± 0,012	0,39 ± 0,007
Ширина головы	0,04 ± 0,051	0,25 ± 0,039	0,48 ± 0,002	0,56 ± 0,012	0,41 ± 0,011	0,26 ± 0,026	0,16 ± 0,031	0,26 ± 0,015
Длина головы	0,12 ± 0,042	0,46 ± 0,006	0,06 ± 0,052	0,60 ± 0,019	0,33 ± 0,021	0,40 ± 0,011	0,35 ± 0,014	0,08 ± 0,027
Длина поясницы	0,21 ± 0,032	-0,18 ± 0,107	0,34 ± 0,019	0,45 ± 0,011	0,08 ± 0,052	0,39 ± 0,012	0,31 ± 0,017	0,15 ± 0,023
Длина плеча	0,16 ± 0,038	0,26 ± 0,038	0,38 ± 0,014	0,57 ± 0,013	0,03 ± 0,058	0,43 ± 0,007	0,24 ± 0,024	0,11 ± 0,025
Ширина поясницы	0,12 ± 0,041	0,40 ± 0,015	0,49 ± 0,001	0,27 ± 0,044	0,08 ± 0,052	0,11 ± 0,042	0,32 ± 0,016	0,33 ± 0,011
Ширина в маклоках	0,25 ± 0,028	0,23 ± 0,043	0,01 ± 0,058	0,35 ± 0,029	0,28 ± 0,027	0,37 ± 0,014	0,24 ± 0,023	0,06 ± 0,028
Длина бедра	0,07 ± 0,047	0,18 ± 0,050	0,27 ± 0,026	-0,02 ± 0,100	0,34 ± 0,019	0,31 ± 0,021	0,42 ± 0,008	0,35 ± 0,010

Окончание таблицы 2

Промеры и индексы	Белый великан n = 329	Черно-бурая n = 161	Серый великан n = 294	Серебристая n = 108	Шинилла n = 263	Венский голубой n = 339	Новозеландская белая n = 475	Калифорнийская n = 982
Длина задней лапы	0,23 ± 0,029	0,27 ± 0,037	0,11 ± 0,045	0,21 ± 0,056	0,07 ± 0,053	0,29 ± 0,023	0,38 ± 0,011	0,09 ± 0,026
Длина зада	0,21 ± 0,032	0,47 ± 0,004	0,40 ± 0,012	0,52 ± 0,005	0,30 ± 0,025	-0,01 ± 0,056	0,00 ± 0,045	0,30 ± 0,013
Ширина в седаличных буграх	0,22 ± 0,031	0,27 ± 0,037	0,37 ± 0,015	0,48 ± 0,003	0,22 ± 0,035	0,31 ± 0,021	0,28 ± 0,020	0,08 ± 0,027
Глубина груди	0,18 ± 0,035	0,61 ± 0,018	0,55 ± 0,006	0,47 ± 0,006	0,71 ± 0,026	0,57 ± 0,008	0,46 ± 0,014	0,23 ± 0,004
Ширина груди	0,33 ± 0,019	0,13 ± 0,058	0,37 ± 0,015	0,52 ± 0,004	0,63 ± 0,016	0,85 ± 0,038	0,54 ± 0,014	0,07 ± 0,086
Индекс								
сбитости	0,58 ± 0,009	0,07 ± 0,068	0,15 ± 0,041	0,30 ± 0,039	0,14 ± 0,045	0,12 ± 0,041	0,07 ± 0,039	0,03 ± 0,030
длины тела	-0,48 ± 0,108	0,04 ± 0,072	0,20 ± 0,035	0,18 ± 0,062	-0,14 ± 0,079	-0,32 ± 0,089	0,12 ± 0,143	
ширины груди	0,61 ± 0,012	0,02 ± 0,075	0,54 ± 0,005	0,58 ± 0,015	0,21 ± 0,035	0,28 ± 0,024	0,50 ± 0,001	
глубины груди	0,20 ± 0,033	0,45 ± 0,007	0,46 ± 0,005	0,41 ± 0,018	0,43 ± 0,009	-0,05 ± 0,060	0,46 ± 0,016	
растянутости	0,12 ± 0,041	-0,05 ± 0,087	-0,16 ± 0,077	-0,30 ± 0,154	-0,15 ± 0,080	-0,13 ± 0,068	0,00 ± 0,046	-0,18 ± 0,043
большеголовости	-0,41 ± 0,101	0,03 ± 0,074	0,01 ± 0,057	0,27 ± 0,044	0,05 ± 0,056	-0,14 ± 0,069	-0,03 ± 0,048	-0,04 ± 0,034
широкоголовости	-0,03 ± 0,058	-0,12 ± 0,098	0,19 ± 0,036	0,36 ± 0,027	0,21 ± 0,036	0,06 ± 0,048	-0,06 ± 0,052	-0,08 ± 0,037
длинноногости	-0,01 ± 0,057	-0,02 ± 0,082	-0,23 ± 0,085	-0,05 ± 0,105	-0,09 ± 0,073	0,03 ± 0,061	-0,07 ± 0,108	-0,01 ± 0,032
длинноухости	-0,12 ± 0,069	-0,21 ± 0,112	0,02 ± 0,056	-0,44 ± 0,180	0,02 ± 0,059	-0,03 ± 0,058	-0,04 ± 0,050	0,07 ± 0,028
широкогорудости	-0,01 ± 0,057	-0,42 ± 0,145	-0,06 ± 0,066	0,17 ± 0,063	-0,18 ± 0,083	0,32 ± 0,020	0,10 ± 0,150	
тазогрудной	0,45 ± 0,005	-0,01 ± 0,080	0,11 ± 0,045	0,04 ± 0,089	0,29 ± 0,026	0,53 ± 0,003	-0,13 ± 0,120	
шилозадости	0,33 ± 0,019	0,02 ± 0,075	0,14 ± 0,042	0,16 ± 0,066	-0,04 ± 0,066	0,20 ± 0,032	0,05 ± 0,042	0,04 ± 0,029
широкотелости	-0,28 ± 0,086	-0,02 ± 0,082	0,02 ± 0,056	0,33 ± 0,033	0,27 ± 0,028	0,45 ± 0,005	-0,11 ± 0,117	-0,14 ± 0,041
массивности	-0,14 ± 0,071	0,94 ± 0,007	0,95 ± 0,052	0,92 ± 0,080	0,94 ± 0,054	0,84 ± 0,037	0,94 ± 0,085	0,91 ± 0,026
компактный	0,67 ± 0,018	0,72 ± 0,035	0,70 ± 0,023	0,65 ± 0,030	0,63 ± 0,015	0,59 ± 0,010	0,61 ± 0,010	0,61 ± 0,007
тазовый	0,12 ± 0,042	-0,12 ± 0,098	-0,03 ± 0,062	0,11 ± 0,076	0,00 ± 0,062	0,06 ± 0,048	-0,06 ± 0,052	-0,02 ± 0,033

Таблица 3

Корреляция живой массы с промерами и индексами у самцов в зависимости от породной принадлежности

Промеры и индексы	Белый великан n = 90	Черно-бурая n = 54	Серый великан n = 186	Серебристая n = 44	Шинилла n = 43	Венский голубой n = 94	Новозеландская белая n = 97	Калифорнийская n = 249
Длина тела	0,38 ± 0,026	0,14 ± 0,099	0,34 ± 0,024	0,20 ± 0,091	0,55 ± 0,014	0,51 ± 0,003	0,40 ± 0,021	0,04 ± 0,058
Обхват груди	0,50 ± 0,001	0,63 ± 0,036	0,71 ± 0,031	0,70 ± 0,060	0,64 ± 0,041	0,67 ± 0,035	0,71 ± 0,042	0,61 ± 0,014
Косая длина	0,31 ± 0,039	0,48 ± 0,006	0,43 ± 0,010	0,37 ± 0,039	-0,02 ± 0,159	0,21 ± 0,059	0,67 ± 0,034	0,50 ± 0,000
Длина ушей	0,48 ± 0,004	0,30 ± 0,055	0,08 ± 0,062	0,05 ± 0,135	0,32 ± 0,056	-0,05 ± 0,114	0,46 ± 0,008	0,27 ± 0,029
Ширина головы	0,16 ± 0,072	0,63 ± 0,036	0,59 ± 0,013	0,80 ± 0,092	0,57 ± 0,022	0,43 ± 0,014	0,16 ± 0,069	0,09 ± 0,052
Длина головы	0,23 ± 0,052	0,61 ± 0,031	0,55 ± 0,008	0,63 ± 0,039	0,68 ± 0,056	0,50 ± 0,000	0,27 ± 0,047	0,41 ± 0,012
Длина поясницы	0,25 ± 0,052	-0,47 ± 0,265	-0,02 ± 0,076	0,62 ± 0,037	-0,39 ± 0,324	0,39 ± 0,023	0,13 ± 0,076	0,26 ± 0,031
Длина плеча	0,23 ± 0,057	0,48 ± 0,005	0,44 ± 0,009	0,40 ± 0,029	0,55 ± 0,016	0,57 ± 0,015	0,45 ± 0,011	0,42 ± 0,000
Ширина поясницы	0,05 ± 0,095	0,71 ± 0,056	0,62 ± 0,017	0,52 ± 0,005	0,43 ± 0,020	0,33 ± 0,035	0,38 ± 0,024	0,43 ± 0,009
Ширина в маклоках	0,20 ± 0,064	0,41 ± 0,025	0,58 ± 0,012	0,10 ± 0,120	0,48 ± 0,007	0,52 ± 0,005	0,34 ± 0,032	0,22 ± 0,036
Длина бедра	0,35 ± 0,032	0,44 ± 0,017	0,32 ± 0,027	0,63 ± 0,039	0,60 ± 0,030	0,13 ± 0,077	0,53 ± 0,006	0,46 ± 0,004
Длина задней лапы	0,00 ± 0,105	0,34 ± 0,042	0,10 ± 0,058	0,43 ± 0,021	0,36 ± 0,044	0,23 ± 0,056	0,49 ± 0,003	0,34 ± 0,021
Длина зада	0,15 ± 0,074	0,66 ± 0,043	0,53 ± 0,004	0,32 ± 0,054	0,48 ± 0,005	0,47 ± 0,007	0,50 ± 0,000	0,29 ± 0,027
Ширина в седалищных буграх	0,15 ± 0,075	0,34 ± 0,043	0,46 ± 0,006	0,45 ± 0,015	0,13 ± 0,112	0,62 ± 0,025	0,30 ± 0,041	-0,01 ± 0,064
Глубина груди	0,65 ± 0,038	0,75 ± 0,100	0,71 ± 0,041	0,69 ± 0,056	0,67 ± 0,053	0,49 ± 0,002	0,15 ± 0,103	0,17 ± 0,057
Ширина груди	0,52 ± 0,004	0,75 ± 0,069	0,45 ± 0,009	0,45 ± 0,014	0,66 ± 0,050	0,53 ± 0,005	0,76 ± 0,064	0,29 ± 0,036
Индекс								
сбитости	0,12 ± 0,080	0,19 ± 0,085	0,43 ± 0,011	0,38 ± 0,037	0,09 ± 0,125	0,43 ± 0,014	-0,01 ± 0,104	0,18 ± 0,040
длины тела	-0,08 ± 0,149	-0,42 ± 0,368	0,24 ± 0,051	0,65 ± 0,044	0,25 ± 0,076	0,54 ± 0,009	0,00 ± 0,147	0,22 ± 0,049
ширины груди	0,05 ± 0,117	-0,08 ± 0,233	0,62 ± 0,024	0,74 ± 0,072	0,32 ± 0,056	0,72 ± 0,046	0,21 ± 0,084	0,42 ± 0,015
глубины груди	0,26 ± 0,050	0,24 ± 0,070	0,54 ± 0,008	0,71 ± 0,063	0,37 ± 0,041	0,71 ± 0,043	0,39 ± 0,026	0,30 ± 0,034
растянутости	-0,14 ± 0,134	-0,19 ± 0,187	-0,42 ± 0,135	-0,33 ± 0,25	-0,04 ± 0,166	-0,42 ± 0,190	0,01 ± 0,099	-0,17 ± 0,085
большешеловости	0,11 ± 0,082	0,21 ± 0,078	0,21 ± 0,042	0,31 ± 0,059	0,19 ± 0,095	0,28 ± 0,045	-0,24 ± 0,150	0,06 ± 0,056
широкоголовости	-0,22 ± 0,152	0,35 ± 0,040	0,28 ± 0,033	0,66 ± 0,049	0,27 ± 0,069	0,10 ± 0,082	-0,04 ± 0,111	-0,17 ± 0,084
длинноногости	-0,09 ± 0,124	0,18 ± 0,087	0,10 ± 0,059	0,14 ± 0,107	0,14 ± 0,011	0,05 ± 0,092	0,14 ± 0,072	0,16 ± 0,043

Окончание таблицы 3

Промеры и индексы	Белый великан <i>n</i> = 90	Черно-бурая <i>n</i> = 54	Серый великан <i>n</i> = 186	Серебристая <i>n</i> = 44	Шиншилла <i>n</i> = 43	Венский голубой <i>n</i> = 94	Новозеланд- ская белая <i>n</i> = 97	Калифорнийская <i>n</i> = 249
длинуухости	-0,20 ± 0,148	-0,22 ± 0,197	-0,27 ± 0,113	-0,21 ± 0,216	-0,29 ± 0,241	-0,33 ± 0,172	0,24 ± 0,054	-0,08 ± 0,073
широкогорудости	-0,29 ± 0,204	-0,08 ± 0,233	-0,08 ± 0,114	-0,04 ± 0,162	-0,14 ± 0,194	0,06 ± 0,090	-0,03 ± 0,155	0,17 ± 0,058
тазогрудной	0,22 ± 0,060	0,40 ± 0,026	0,14 ± 0,053	0,13 ± 0,113	0,09 ± 0,124	-0,11 ± 0,125	-0,20 ± 0,142	-0,24 ± 0,094
шилозадости	-0,01 ± 0,108	-0,04 ± 0,146	-0,16 ± 0,094	0,33 ± 0,052	-0,18 ± 0,208	0,19 ± 0,064	-0,03 ± 0,107	-0,08 ± 0,073
широкотелости	0,27 ± 0,048	0,52 ± 0,004	0,22 ± 0,040	0,03 ± 0,141	0,18 ± 0,098	0,44 ± 0,013	-0,20 ± 0,142	-0,23 ± 0,093
массивности	0,90 ± 0,084	0,35 ± 0,040	0,90 ± 0,058	0,96 ± 0,139	0,95 ± 0,138	0,95 ± 0,094	0,57 ± 0,014	0,75 ± 0,032
компактный	0,62 ± 0,026	0,73 ± 0,062	0,66 ± 0,023	0,58 ± 0,024	0,46 ± 0,014	0,71 ± 0,042	0,71 ± 0,043	0,61 ± 0,014
тазовый	0,08 ± 0,088	-0,14 ± 0,174	0,25 ± 0,037	-0,07 ± 0,171	-0,06 ± 0,171	0,24 ± 0,053	-0,07 ± 0,116	-0,04 ± 0,068

эта закономерность также характерна не для всех изученных пород. Так, у самцов и самок породы *шиншилла* различия в величине этой корреляции были наименьшими, самцы породы *венский голубой* уступали самкам, а самцы породы *новозеландская белая* уступали самкам по величине взаимосвязи с глубиной груди, но превосходили самок по величине корреляции с шириной груди.

Высокой изменчивостью характеризуется величина корреляций индексов с живой массой в разрезе пола. Более жесткий отбор самцов в основное стадо по сравнению с самками не всегда сопровождается формированием желательных взаимосвязей. Однако относительным постоянством характеризуется величина корреляции индексов массивности и компактности с живой массой у самцов и самок всех пород, кроме *белого великана* и *черно-бурой*. Так, у самцов породы *белый великан* величина корреляции индекса массивности с живой массой выше, чем у самок, в 6,4 раза, причем у самок эта связь отрицательная, а у самцов породы *черно-бурая* величина аналогичной корреляции ниже в 2,7 раза, чем у самок.

Отсутствие отбора по промерам и индексам у большинства оцениваемых пород объясняет высокую изменчивость складывающихся корреляций с живой массой в разрезе возраста. Относительным постоянством характеризуется величина корреляции обхвата груди с живой массой у молодых и половозрелых кроликов. Исключение составляют породы *шиншилла* и *калифорнийская* (табл. 4 и 5). Так, если у молодых кроликов породы *шиншилла* эта связь среднего уровня, у половозрелых животных она относительно низкая (меньше в 2,4 раза). У молодых кроликов породы *калифорнийская* связь обхвата груди с живой массой практически отсутствует, а у половозрелых животных она среднего уровня (выше в 5,2 раза). Не выявлено относительного постоянства величины корреляции живой массы с глубиной и шириной груди у молодых и половозрелых животных в разрезе пород. Так, у молодых кроликов пород *белый великан* и *черно-бурая* связь глубины груди с живой массой среднего уровня, у половозрелых животных она достаточно высокая. У половозрелых и молодых кроликов пород *серый великан* и *серебристая* различия

в величине корреляции этого промера с живой массой небольшие, а у остальных четырех пород различия существенные. Аналогичная сильная изменчивость взаимосвязи живой массы с индексами у молодых и половозрелых животных выявлена по всем породам.

В 1970–1980-х гг. в кролиководстве при характеристике телосложения стали выделять три основных экстерьерно-конституциональных типа – лептосомный, мезосомный и эйрисомный (Мирошниченко, 1977, 1979; Нигматуллин, 2002, 2004). Животные лептосомного типа характеризуются удлинённым узким туловищем, длинными ушами, длинной вытянутой головой, узкой грудью, прямой, длинной, но недостаточно широкой спиной. Кролики эйрисомного типа отличаются широким, но более коротким, сбитым туловищем, небольшой, широкой и массивной головой, короткой мускулистой шеей, объемистой, широкой и глубокой грудью, широкой прямой и короткой спиной, короткими конечностями и хвостом.

Животные мезосомного типа занимают промежуточное положение, они характеризуются пропорциональным телосложением, широкой и глубокой грудью, широкой и прямой спиной, крепкими, правильно поставленными по отношению к туловищу конечностями, хорошо развитой задней частью. Кролики этого типа отличаются относительно большой живой массой.

Поскольку скороспелость животных в значительной степени отражается на эффективности производимой продукции кролиководства, в настоящее время разработка научно обоснованных приемов селекции, направленных на получение кроликов желательного типа, является актуальной и имеет важное практическое значение. А изучение закономерностей формирования экстерьерно-конституциональных типов необходимо для корректирования отбора взрослых особей и молодняка и прогноза выраженности хозяйственно полезных признаков, имеющих важное практическое значение.

Изучение корреляционных связей живой массы с промерами и индексами у кроликов различных экстерьерно-конституциональных типов позволяет отметить относительное постоянство величины взаимосвязи обхвата груди с живой массой в разрезе этих типов (табл. 6–8). При этом величина взаимосвязи нарастает от

Таблица 4
Корреляция живой массы с промерами и индексами у полновозрастных кроликов в зависимости от породной принадлежности

Промеры и индексы	Белый великан <i>n</i> = 326	Черно-бурая <i>n</i> = 117	Серый великан <i>n</i> = 188	Серебристая <i>n</i> = 68	Шиншилла <i>n</i> = 37	Венский голубой <i>n</i> = 105	Новозеландская белая <i>n</i> = 295	Калифорнийская <i>n</i> = 636
Длина тела	0,26 ± 0,027	0,06 ± 0,081	0,43 ± 0,010	0,18 ± 0,077	0,52 ± 0,005	0,06 ± 0,109	0,02 ± 0,056	0,02 ± 0,038
Обхват груди	0,46 ± 0,004	0,33 ± 0,031	0,37 ± 0,018	0,68 ± 0,043	0,18 ± 0,104	0,42 ± 0,015	0,54 ± 0,005	0,47 ± 0,002
Косая длина	0,22 ± 0,031	0,29 ± 0,038	0,21 ± 0,042	0,21 ± 0,071	0,39 ± 0,037	0,06 ± 0,109	0,01 ± 0,057	0,35 ± 0,012
Длина ушей	0,17 ± 0,036	0,05 ± 0,103	0,07 ± 0,062	-0,19 ± 0,169	0,13 ± 0,122	0,29 ± 0,154	0,41 ± 0,011	0,30 ± 0,016
Ширина головы	0,01 ± 0,054	0,30 ± 0,037	0,56 ± 0,008	0,68 ± 0,043	0,25 ± 0,081	0,36 ± 0,028	0,08 ± 0,049	0,02 ± 0,038
Длина головы	0,10 ± 0,044	0,55 ± 0,009	-0,04 ± 0,078	0,64 ± 0,034	0,43 ± 0,022	0,03 ± 0,091	0,32 ± 0,021	0,17 ± 0,026
Длина поясницы	0,19 ± 0,034	-0,34 ± 0,155	0,43 ± 0,011	0,55 ± 0,013	-0,62 ± 0,417	0,12 ± 0,074	0,12 ± 0,044	0,12 ± 0,030
Длина плеча	0,06 ± 0,048	0,28 ± 0,041	0,35 ± 0,022	0,67 ± 0,041	0,29 ± 0,068	0,25 ± 0,049	0,24 ± 0,031	0,14 ± 0,029
Ширина поясницы	0,12 ± 0,042	0,41 ± 0,016	0,36 ± 0,021	0,42 ± 0,019	-0,19 ± 0,225	0,32 ± 0,036	0,25 ± 0,029	0,16 ± 0,027
Ширина в маклоках	0,17 ± 0,037	0,24 ± 0,049	0,41 ± 0,013	0,35 ± 0,037	0,38 ± 0,039	0,49 ± 0,003	0,08 ± 0,049	0,01 ± 0,039
Длина бедра	-0,06 ± 0,062	0,29 ± 0,039	0,00 ± 0,073	0,34 ± 0,039	0,30 ± 0,067	-0,03 ± 0,104	0,35 ± 0,018	0,21 ± 0,023
Длина задней лапы	0,13 ± 0,041	0,27 ± 0,042	0,00 ± 0,073	0,31 ± 0,047	0,29 ± 0,070	0,03 ± 0,092	0,33 ± 0,020	0,01 ± 0,039
Длина зада	0,08 ± 0,047	0,45 ± 0,009	0,52 ± 0,003	0,36 ± 0,033	0,37 ± 0,042	0,35 ± 0,029	0,40 ± 0,012	0,12 ± 0,030
Ширина в седалищных буграх	0,25 ± 0,028	0,27 ± 0,042	0,53 ± 0,004	0,42 ± 0,020	-0,18 ± 0,224	0,20 ± 0,059	0,19 ± 0,036	-0,01 ± 0,040
Глубина груди	0,65 ± 0,017	0,49 ± 0,002	0,30 ± 0,032	0,32 ± 0,043	0,20 ± 0,097	0,16 ± 0,066	0,00 ± 0,187	-0,25 ± 0,170
Ширина груди	0,02 ± 0,054	0,16 ± 0,062	0,08 ± 0,067	0,25 ± 0,060	0,42 ± 0,027	0,29 ± 0,041	0,62 ± 0,044	0,10 ± 0,092
Индекс сбитости	0,17 ± 0,036	0,00 ± 0,093	0,18 ± 0,047	0,47 ± 0,008	-0,22 ± 0,237	0,34 ± 0,032	0,08 ± 0,049	0,19 ± 0,024
длина тела	-0,04 ± 0,62	0,01 ± 0,094	0,30 ± 0,031	0,40 ± 0,024	-0,10 ± 0,196	0,29 ± 0,041	-0,09 ± 0,224	0,43 ± 0,021
ширины груди	-0,18 ± 0,077	0,06 ± 0,086	0,53 ± 0,004	0,61 ± 0,028	-0,05 ± 0,180	0,51 ± 0,003	0,11 ± 0,143	0,64 ± 0,045
глубины груди	0,45 ± 0,006	0,36 ± 0,027	0,48 ± 0,004	0,64 ± 0,035	-0,16 ± 0,216	0,42 ± 0,015	0,07 ± 0,153	0,25 ± 0,080
растянутости	-0,15 ± 0,072	0,01 ± 0,091	-0,17 ± 0,098	-0,45 ± 0,231	0,22 ± 0,091	-0,33 ± 0,162	-0,04 ± 0,063	-0,19 ± 0,055
большешеловости	-0,05 ± 0,060	0,23 ± 0,049	-0,05 ± 0,080	0,44 ± 0,014	0,00 ± 0,164	0,08 ± 0,081	0,05 ± 0,053	-0,04 ± 0,043
широкоголовости	0,00 ± 0,055	-0,11 ± 0,114	0,35 ± 0,022	0,53 ± 0,008	0,03 ± 0,153	0,34 ± 0,032	-0,08 ± 0,068	-0,10 ± 0,047
длинноногости	0,03 ± 0,053	0,12 ± 0,070	0,00 ± 0,073	0,15 ± 0,084	0,00 ± 0,163	0,07 ± 0,084	0,16 ± 0,074	-0,03 ± 0,042

Окончание таблицы 4

Промеры и индексы	Белый великан n = 326	Черно-бурая n = 117	Серый великан n = 188	Серебристая n = 68	Шинилла n = 37	Венский голубой n = 105	Новозеланд- ская белая n = 295	Калифорнийская n = 636
длиннохости	0,06 ± 0,049	-0,45 ± 0,176	-0,09 ± 0,086	-0,56 ± 0,257	-0,21 ± 0,234	-0,24 ± 0,145	-0,05 ± 0,065	0,09 ± 0,033
широкогрудости	-0,52 ± 0,116	-0,32 ± 0,158	-0,12 ± 0,098	-0,04 ± 0,130	0,10 ± 0,130	0,09 ± 0,080	0,12 ± 0,141	0,64 ± 0,043
тазогрудной	-0,12 ± 0,069	0,00 ± 0,093	0,15 ± 0,051	-0,11 ± 0,149	0,01 ± 0,162	-0,22 ± 0,140	0,06 ± 0,095	-0,14 ± 0,124
шилозадости	0,09 ± 0,046	0,03 ± 0,087	0,16 ± 0,049	0,16 ± 0,083	-0,45 ± 0,313	0,06 ± 0,085	0,09 ± 0,048	-0,02 ± 0,041
широкотелости	-0,01 ± 0,057	0,06 ± 0,087	0,26 ± 0,035	0,19 ± 0,075	0,15 ± 0,116	0,42 ± 0,016	0,04 ± 0,099	-0,14 ± 0,051
массивности	0,89 ± 0,043	0,51 ± 0,003	0,16 ± 0,050	0,92 ± 0,103	0,59 ± 0,030	0,90 ± 0,078	0,89 ± 0,084	0,76 ± 0,021
компактный	0,50 ± 0,000	0,69 ± 0,035	0,56 ± 0,009	0,53 ± 0,007	0,13 ± 0,123	0,55 ± 0,010	0,38 ± 0,014	0,45 ± 0,004
тазовый	0,11 ± 0,043	-0,11 ± 0,114	0,15 ± 0,051	0,12 ± 0,091	0,05 ± 0,149	0,23 ± 0,052	-0,18 ± 0,079	-0,01 ± 0,041

Таблица 5

Корреляция живой массы с промерами и индексами у молодых кроликов в зависимости от породной принадлежности

Промеры и индексы	Белый великан n = 93	Черно-бурая n = 98	Серый великан n = 292	Серебристая n = 84	Шинилла n = 269	Венский голубой n = 328	Новозеланд- ская белая n = 277	Калифорнийская n = 595
Длина тела	0,54 ± 0,008	0,15 ± 0,072	0,31 ± 0,022	0,35 ± 0,032	0,43 ± 0,009	0,08 ± 0,046	0,37 ± 0,015	0,07 ± 0,035
Обхват груди	0,48 ± 0,005	0,46 ± 0,009	0,43 ± 0,008	0,40 ± 0,028	0,43 ± 0,008	0,56 ± 0,007	0,47 ± 0,003	0,09 ± 0,033
Косая длина	0,48 ± 0,005	0,55 ± 0,009	0,31 ± 0,022	0,28 ± 0,049	0,03 ± 0,057	0,53 ± 0,003	0,35 ± 0,018	0,41 ± 0,008
Длина ушей	0,26 ± 0,050	0,37 ± 0,026	0,35 ± 0,017	-0,09 ± 0,130	0,19 ± 0,038	0,19 ± 0,035	0,17 ± 0,040	0,18 ± 0,026
Ширина головы	-0,02 ± 0,108	0,09 ± 0,083	0,13 ± 0,043	0,02 ± 0,105	0,39 ± 0,013	0,06 ± 0,048	0,12 ± 0,046	0,16 ± 0,028
Длина головы	0,24 ± 0,053	0,18 ± 0,065	0,17 ± 0,038	0,03 ± 0,101	0,29 ± 0,026	0,34 ± 0,018	0,13 ± 0,044	0,10 ± 0,033
Длина поясницы	0,23 ± 0,056	0,07 ± 0,087	0,00 ± 0,059	0,03 ± 0,102	0,13 ± 0,046	0,39 ± 0,012	0,20 ± 0,036	0,11 ± 0,032
Длина плеча	0,24 ± 0,054	0,24 ± 0,053	0,24 ± 0,030	0,28 ± 0,048	0,04 ± 0,056	0,38 ± 0,013	0,09 ± 0,049	0,24 ± 0,021
Ширина поясницы	-0,23 ± 0,151	0,29 ± 0,042	0,34 ± 0,018	0,00 ± 0,109	0,09 ± 0,049	0,11 ± 0,043	0,16 ± 0,041	0,19 ± 0,025
Ширина в маклоках	0,17 ± 0,068	0,23 ± 0,055	-0,01 ± 0,060	0,08 ± 0,092	0,27 ± 0,029	0,24 ± 0,028	0,15 ± 0,041	0,11 ± 0,032
Длина бедра	0,43 ± 0,014	0,36 ± 0,028	0,30 ± 0,023	0,09 ± 0,090	0,25 ± 0,031	0,16 ± 0,038	0,17 ± 0,040	0,19 ± 0,025

Окончание таблицы 5

Промеры и индексы	Белый великан n = 93	Черно-бурая n = 98	Серый великан n = 292	Серебристая n = 84	Шинилла n = 269	Венский голубой n = 328	Новозеланд- ская белая n = 277	Калифорнийская n = 595
Длина задней лапы	0,25 ± 0,051	0,25 ± 0,051	0,21 ± 0,034	0,15 ± 0,076	0,03 ± 0,057	0,21 ± 0,032	0,21 ± 0,035	0,24 ± 0,022
Длина зада	0,29 ± 0,044	0,22 ± 0,057	0,22 ± 0,033	0,15 ± 0,075	0,23 ± 0,033	0,01 ± 0,054	-0,07 ± 0,068	0,22 ± 0,023
Ширина в седаличных буграх	0,12 ± 0,079	0,02 ± 0,098	0,04 ± 0,054	0,18 ± 0,070	0,17 ± 0,040	0,12 ± 0,042	0,18 ± 0,038	0,00 ± 0,041
Глубина груди	0,27 ± 0,051	0,22 ± 0,064	0,38 ± 0,016	0,47 ± 0,007	0,74 ± 0,029	0,46 ± 0,004	0,14 ± 0,105	0,23 ± 0,043
Ширина груди	0,43 ± 0,015	0,16 ± 0,068	0,36 ± 0,018	0,46 ± 0,008	0,64 ± 0,017	0,66 ± 0,017	0,37 ± 0,032	0,25 ± 0,040
Индекс								
сбитости	0,00 ± 0,103	-0,08 ± 0,118	0,12 ± 0,044	0,14 ± 0,078	0,12 ± 0,047	0,03 ± 0,052	0,10 ± 0,048	0,05 ± 0,037
длины тела	-0,20 ± 0,157	0,08 ± 0,094	0,02 ± 0,061	-0,12 ± 0,135	-0,25 ± 0,091	-0,04 ± 0,059	0,43 ± 0,022	-0,02 ± 0,110
ширины груди	0,00 ± 0,012	0,17 ± 0,074	0,39 ± 0,014	0,17 ± 0,073	0,17 ± 0,040	0,17 ± 0,036	0,66 ± 0,046	0,15 ± 0,073
глубины груди	-0,25 ± 0,155	0,10 ± 0,080	0,20 ± 0,038	0,04 ± 0,100	0,35 ± 0,019	0,21 ± 0,032	0,49 ± 0,004	0,06 ± 0,092
растянутости	-0,01 ± 0,105	0,08 ± 0,085	-0,14 ± 0,075	-0,15 ± 0,141	-0,01 ± 0,062	-0,05 ± 0,060	-0,11 ± 0,073	-0,06 ± 0,046
большеголовости	0,07 ± 0,090	-0,32 ± 0,166	-0,09 ± 0,069	-0,17 ± 0,147	0,08 ± 0,051	-0,18 ± 0,075	-0,03 ± 0,063	0,04 ± 0,038
широкоголовости	-0,21 ± 0,147	-0,03 ± 0,107	0,02 ± 0,056	0,01 ± 0,108	0,22 ± 0,034	-0,11 ± 0,068	0,00 ± 0,060	-0,05 ± 0,045
длинноногости	0,04 ± 0,096	-0,08 ± 0,118	-0,02 ± 0,060	-0,04 ± 0,117	-0,06 ± 0,069	-0,10 ± 0,066	0,18 ± 0,058	0,06 ± 0,036
длинноухости	-0,19 ± 0,144	0,22 ± 0,057	0,21 ± 0,034	-0,10 ± 0,131	-0,06 ± 0,068	-0,03 ± 0,059	-0,01 ± 0,061	-0,04 ± 0,044
широкогорудости	0,20 ± 0,066	0,06 ± 0,100	0,07 ± 0,055	0,11 ± 0,085	-0,20 ± 0,085	0,04 ± 0,051	0,22 ± 0,082	0,12 ± 0,080
тазогрудной	0,26 ± 0,051	0,01 ± 0,098	0,06 ± 0,051	0,19 ± 0,067	0,30 ± 0,025	0,30 ± 0,022	-0,10 ± 0,109	0,04 ± 0,077
шилозадости	-0,02 ± 0,108	-0,14 ± 0,130	-0,05 ± 0,064	0,06 ± 0,097	-0,05 ± 0,067	0,04 ± 0,051	0,04 ± 0,056	-0,04 ± 0,045
широкотелости	0,17 ± 0,069	-0,04 ± 0,109	0,02 ± 0,056	0,18 ± 0,069	0,29 ± 0,026	0,12 ± 0,042	-0,10 ± 0,109	0,00 ± 0,041
массивности	0,75 ± 0,051	0,30 ± 0,039	0,86 ± 0,042	0,73 ± 0,049	0,93 ± 0,052	0,72 ± 0,025	0,25 ± 0,045	0,63 ± 0,010
компактный	0,18 ± 0,066	0,26 ± 0,049	0,55 ± 0,006	0,33 ± 0,037	0,57 ± 0,008	0,43 ± 0,008	0,51 ± 0,001	0,36 ± 0,012
тазовый	-0,04 ± 0,112	0,09 ± 0,084	-0,03 ± 0,062	0,03 ± 0,102	0,02 ± 0,059	0,06 ± 0,048	0,00 ± 0,059	-0,08 ± 0,048

Таблица 6

Корреляция живой массы с промерами и индексами у кроликов лептосомного типа в зависимости от породной принадлежности

Промеры и индексы	Белый великан <i>n</i> = 327	Черно-бурый <i>n</i> = 114	Серый великан <i>n</i> = 269	Серебристая <i>n</i> = 29	Шинилла <i>n</i> = 82	Венский голубой <i>n</i> = 119	Новозеландская белая <i>n</i> = 125	Калифорнийская <i>n</i> = 248
Длина тела	0,51 ± 0,002	0,15 ± 0,066	0,52 ± 0,003	0,44 ± 0,024	0,74 ± 0,053	0,63 ± 0,024	0,64 ± 0,026	0,53 ± 0,003
Обхват груди	0,63 ± 0,014	0,62 ± 0,023	0,62 ± 0,015	0,64 ± 0,051	0,66 ± 0,036	0,81 ± 0,057	0,73 ± 0,041	0,65 ± 0,018
Косая длина	0,58 ± 0,009	0,66 ± 0,030	0,64 ± 0,017	0,65 ± 0,057	0,06 ± 0,098	0,71 ± 0,039	0,09 ± 0,073	0,76 ± 0,033
Длина ушей	0,34 ± 0,018	0,11 ± 0,072	0,30 ± 0,025	-0,04 ± 0,200	0,33 ± 0,038	0,20 ± 0,056	0,47 ± 0,005	0,44 ± 0,007
Ширина головы	0,02 ± 0,053	0,49 ± 0,001	0,42 ± 0,010	0,36 ± 0,052	0,31 ± 0,043	0,11 ± 0,071	0,11 ± 0,070	0,13 ± 0,047
Длина головы	0,17 ± 0,037	0,46 ± 0,007	0,39 ± 0,013	0,13 ± 0,137	0,47 ± 0,008	0,39 ± 0,020	0,32 ± 0,033	0,13 ± 0,047
Длина поясницы	0,12 ± 0,042	-0,42 ± 0,172	0,34 ± 0,019	0,20 ± 0,113	0,09 ± 0,092	0,36 ± 0,025	0,32 ± 0,033	0,26 ± 0,030
Длина плеча	0,15 ± 0,038	0,27 ± 0,043	0,24 ± 0,032	0,52 ± 0,006	0,05 ± 0,098	0,44 ± 0,010	0,31 ± 0,034	0,30 ± 0,026
Ширина поясницы	0,09 ± 0,045	0,54 ± 0,008	0,48 ± 0,002	-0,11 ± 0,228	0,11 ± 0,086	0,41 ± 0,017	0,16 ± 0,060	0,36 ± 0,018
Ширина в маклоках	0,31 ± 0,021	0,25 ± 0,046	-0,01 ± 0,062	0,16 ± 0,126	0,27 ± 0,050	0,33 ± 0,030	0,31 ± 0,035	-0,04 ± 0,069
Длина бедра	0,14 ± 0,040	0,32 ± 0,033	0,27 ± 0,029	0,24 ± 0,097	0,42 ± 0,018	0,45 ± 0,009	0,55 ± 0,009	0,38 ± 0,015
Длина задней лапы	0,15 ± 0,039	0,22 ± 0,053	0,14 ± 0,044	0,49 ± 0,003	0,24 ± 0,058	0,43 ± 0,014	0,40 ± 0,018	0,08 ± 0,053
Длина зада	0,23 ± 0,030	0,51 ± 0,002	0,40 ± 0,012	0,47 ± 0,012	0,45 ± 0,012	0,58 ± 0,015	-0,08 ± 0,104	0,33 ± 0,022
Ширина в седалищных буграх	0,14 ± 0,040	0,34 ± 0,030	0,27 ± 0,028	0,15 ± 0,129	0,06 ± 0,098	0,53 ± 0,005	0,40 ± 0,018	0,11 ± 0,049
Глубина груди	0,83 ± 0,038	0,73 ± 0,049	0,56 ± 0,008	0,30 ± 0,073	0,83 ± 0,073	0,57 ± 0,013	0,55 ± 0,028	0,43 ± 0,020
Ширина груди	0,27 ± 0,026	0,45 ± 0,009	0,37 ± 0,017	0,32 ± 0,069	0,69 ± 0,043	0,81 ± 0,057	0,59 ± 0,049	0,15 ± 0,103
Индекс								
сбитости	0,06 ± 0,049	0,10 ± 0,076	0,08 ± 0,051	-0,02 ± 0,195	-0,02 ± 0,114	0,23 ± 0,049	-0,03 ± 0,095	-0,04 ± 0,068
длины тела	-0,33 ± 0,096	-0,17 ± 0,140	0,27 ± 0,031	0,61 ± 0,040	-0,06 ± 0,124	-0,16 ± 0,121	0,07 ± 0,227	0,25 ± 0,147
ширины груди	-0,46 ± 0,011	-0,11 ± 0,127	0,51 ± 0,001	0,44 ± 0,021	0,09 ± 0,090	0,26 ± 0,044	0,42 ± 0,042	0,09 ± 0,234
глубины груди	0,37 ± 0,015	0,41 ± 0,016	0,46 ± 0,005	0,62 ± 0,044	0,33 ± 0,037	0,18 ± 0,059	0,44 ± 0,034	0,66 ± 0,090
растянутости	-0,06 ± 0,062	-0,10 ± 0,112	-0,09 ± 0,072	0,03 ± 0,173	0,02 ± 0,105	-0,23 ± 0,135	0,04 ± 0,081	0,03 ± 0,059
большеловости	-0,13 ± 0,069	0,01 ± 0,092	-0,16 ± 0,081	-0,45 ± 0,352	-0,03 ± 0,116	-0,14 ± 0,118	-0,07 ± 0,102	0,00 ± 0,064
широколовости	-0,09 ± 0,065	0,20 ± 0,055	0,18 ± 0,039	0,23 ± 0,101	-0,01 ± 0,112	-0,13 ± 0,116	-0,04 ± 0,097	-0,16 ± 0,084
длинноногости	-0,08 ± 0,065	-0,01 ± 0,096	-0,27 ± 0,094	-0,13 ± 0,234	-0,09 ± 0,129	0,13 ± 0,068	0,23 ± 0,102	0,03 ± 0,060

Окончание таблицы 6

Промеры и индексы	Белый великан n = 327	Черно-бурый n = 114	Серый великан n = 269	Серебристая n = 29	Шиншилла n = 82	Венский голубой n = 119	Новозеланд- ская белая n = 125	Калифорнийская n = 248
длинноухости	-0,10 ± 0,066	-0,23 ± 0,137	0,01 ± 0,060	-0,13 ± 0,236	-0,08 ± 0,128	-0,09 ± 0,107	0,01 ± 0,088	0,02 ± 0,061
широкогрудости	-0,53 ± 0,119	-0,45 ± 0,198	-0,07 ± 0,077	-0,03 ± 0,198	-0,39 ± 0,196	0,14 ± 0,066	0,01 ± 0,264	-0,52 ± 0,590
тазогрудной	-0,06 ± 0,062	0,18 ± 0,061	0,10 ± 0,049	0,04 ± 0,171	0,30 ± 0,043	0,45 ± 0,009	-0,45 ± 0,365	-0,31 ± 0,292
шилозадости	-0,12 ± 0,069	0,05 ± 0,084	0,11 ± 0,048	0,01 ± 0,181	-0,15 ± 0,144	0,45 ± 0,009	0,16 ± 0,061	0,14 ± 0,046
широкотелости	0,07 ± 0,048	0,16 ± 0,065	0,02 ± 0,058	-0,28 ± 0,291	0,04 ± 0,101	0,38 ± 0,023	-0,41 ± 0,351	-0,23 ± 0,093
массивности	0,93 ± 0,048	0,44 ± 0,012	0,94 ± 0,054	0,87 ± 0,138	0,96 ± 0,103	0,96 ± 0,084	0,96 ± 0,178	0,93 ± 0,054
компактный	0,58 ± 0,009	0,74 ± 0,044	0,69 ± 0,023	0,34 ± 0,061	0,44 ± 0,013	0,63 ± 0,025	0,55 ± 0,008	0,68 ± 0,023
тазовый	0,16 ± 0,038	-0,13 ± 0,118	-0,05 ± 0,067	-0,15 ± 0,243	-0,08 ± 0,129	-0,06 ± 0,103	-0,05 ± 0,098	-0,25 ± 0,095

Таблица 7

Корреляция живой массы с промерами и индексами у кроликов мезосомного типа в зависимости от породной принадлежности

Промеры и индексы	Белый великан n = 69	Черно-бурый n = 70	Серый великан n = 144	Серебристая n = 86	Шиншилла n = 143	Венский голубой n = 232	Новозеланд- ская белая n = 213	Калифорнийская n = 491
Длина тела	0,21 ± 0,070	0,50 ± 0,000	0,56 ± 0,009	0,32 ± 0,039	0,48 ± 0,003	0,04 ± 0,060	0,10 ± 0,055	0,05 ± 0,041
Обхват груди	0,67 ± 0,041	0,70 ± 0,047	0,70 ± 0,034	0,55 ± 0,011	0,49 ± 0,002	0,67 ± 0,022	0,81 ± 0,043	0,71 ± 0,019
Косая длина	0,61 ± 0,027	0,67 ± 0,041	0,70 ± 0,033	0,58 ± 0,016	0,50 ± 0,000	0,67 ± 0,022	0,82 ± 0,043	0,74 ± 0,022
Длина ушей	0,09 ± 0,099	0,40 ± 0,024	0,41 ± 0,016	0,06 ± 0,096	0,33 ± 0,029	0,24 ± 0,034	0,39 ± 0,015	0,31 ± 0,018
Ширина головы	0,23 ± 0,064	0,29 ± 0,051	0,49 ± 0,002	0,58 ± 0,018	0,58 ± 0,013	0,19 ± 0,041	0,14 ± 0,050	0,14 ± 0,033
Длина головы	-0,01 ± 0,122	0,55 ± 0,012	0,04 ± 0,077	0,54 ± 0,010	0,36 ± 0,023	0,49 ± 0,001	0,32 ± 0,025	0,40 ± 0,009
Длина поясницы	0,38 ± 0,030	-0,14 ± 0,152	-0,07 ± 0,095	0,53 ± 0,005	0,01 ± 0,083	0,42 ± 0,011	0,41 ± 0,012	0,27 ± 0,021
Длина плеча	0,05 ± 0,109	0,38 ± 0,029	0,50 ± 0,001	0,50 ± 0,001	0,35 ± 0,025	0,41 ± 0,012	0,27 ± 0,031	0,26 ± 0,022
Ширина поясницы	0,34 ± 0,037	0,36 ± 0,033	0,55 ± 0,008	0,29 ± 0,045	0,39 ± 0,018	0,09 ± 0,054	0,44 ± 0,008	0,32 ± 0,017
Ширина в маклоках	0,28 ± 0,052	0,25 ± 0,060	0,40 ± 0,016	0,18 ± 0,068	0,29 ± 0,036	0,33 ± 0,023	0,14 ± 0,050	0,18 ± 0,029
Длина бедра	0,03 ± 0,113	0,32 ± 0,044	0,32 ± 0,030	0,29 ± 0,046	0,42 ± 0,013	0,38 ± 0,016	0,41 ± 0,012	0,39 ± 0,010

Окончание таблицы 7

Промеры и индексы	Белый великан n = 69	Черно-бурая n = 70	Серый великан n = 144	Серебристая n = 86	Шинилла n = 143	Венский голубой n = 232	Новозеланд- ская белая n = 213	Калифорнийская n = 491
Длина задней лапы	0,14 ± 0,087	0,37 ± 0,030	0,05 ± 0,076	0,14 ± 0,078	0,00 ± 0,084	0,26 ± 0,032	0,50 ± 0,000	0,34 ± 0,014
Длина зада	0,12 ± 0,091	0,56 ± 0,015	0,56 ± 0,010	0,29 ± 0,044	0,32 ± 0,030	-0,01 ± 0,068	0,49 ± 0,001	0,031 ± 0,017
Ширина в седаличных буграх	0,37 ± 0,032	0,17 ± 0,080	0,54 ± 0,007	0,045 ± 0,011	0,24 ± 0,043	0,25 ± 0,033	0,22 ± 0,038	0,06 ± 0,040
Глубина груди	0,29 ± 0,052	0,59 ± 0,022	0,48 ± 0,003	0,42 ± 0,018	0,57 ± 0,012	0,51 ± 0,002	0,40 ± 0,043	0,32 ± 0,040
Ширина груди	-0,16 ± 0,158	0,24 ± 0,063	0,33 ± 0,031	0,35 ± 0,033	0,57 ± 0,012	0,80 ± 0,040	0,49 ± 0,004	0,32 ± 0,040
Индекс								
сбитости	0,16 ± 0,081	-0,07 ± 0,136	0,04 ± 0,077	-0,20 ± 0,150	-0,10 ± 0,100	0,02 ± 0,063	-0,03 ± 0,073	-0,05 ± 0,050
длины тела	0,42 ± 0,019	0,06 ± 0,108	0,41 ± 0,017	0,39 ± 0,024	0,11 ± 0,066	-0,15 ± 0,086	0,32 ± 0,079	-0,11 ± 0,178
ширины груди	0,29 ± 0,051	0,15 ± 0,087	0,59 ± 0,017	0,53 ± 0,006	0,37 ± 0,022	0,31 ± 0,025	0,46 ± 0,016	0,06 ± 0,010
глубины груди	0,53 ± 0,008	0,27 ± 0,055	0,49 ± 0,002	0,44 ± 0,012	0,48 ± 0,003	0,03 ± 0,062	0,42 ± 0,031	-0,07 ± 0,168
растянутости	-0,16 ± 0,150	0,07 ± 0,102	-0,04 ± 0,090	0,20 ± 0,066	0,10 ± 0,067	-0,02 ± 0,068	0,03 ± 0,064	0,05 ± 0,041
большеголовости	-0,26 ± 0,184	0,00 ± 0,119	0,00 ± 0,083	0,11 ± 0,084	0,03 ± 0,079	-0,19 ± 0,091	-0,09 ± 0,081	-0,12 ± 0,056
широкоголовости	0,14 ± 0,086	-0,13 ± 0,151	0,17 ± 0,055	0,44 ± 0,012	0,43 ± 0,012	-0,04 ± 0,071	-0,01 ± 0,070	-0,18 ± 0,061
длинноногости	-0,14 ± 0,154	0,03 ± 0,112	0,01 ± 0,082	-0,21 ± 0,154	-0,19 ± 0,115	-0,2 ± 0,068	0,16 ± 0,080	0,02 ± 0,044
длинноухости	0,05 ± 0,109	-0,03 ± 0,128	0,06 ± 0,074	-0,21 ± 0,154	-0,01 ± 0,085	-0,02 ± 0,069	0,01 ± 0,067	0,00 ± 0,045
широкогрудости	-0,40 ± 0,221	-0,20 ± 0,175	-0,05 ± 0,101	0,03 ± 0,101	-0,09 ± 0,099	0,32 ± 0,024	0,19 ± 0,135	0,15 ± 0,104
тазогрудной	-0,41 ± 0,220	0,06 ± 0,105	0,01 ± 0,082	0,03 ± 0,102	0,22 ± 0,047	0,47 ± 0,004	-0,09 ± 0,138	-0,39 ± 0,186
шилозадости	0,10 ± 0,096	-0,06 ± 0,133	0,13 ± 0,061	0,26 ± 0,053	0,00 ± 0,083	0,16 ± 0,045	0,07 ± 0,059	0,02 ± 0,043
широкотелости	-0,22 ± 0,174	0,01 ± 0,118	0,06 ± 0,073	-0,01 ± 0,110	0,24 ± 0,044	0,43 ± 0,009	-0,13 ± 0,147	-0,23 ± 0,066
массивности	0,90 ± 0,097	0,93 ± 0,103	0,92 ± 0,071	0,93 ± 0,093	0,95 ± 0,075	0,79 ± 0,038	0,92 ± 0,099	0,82 ± 0,029
компактный	0,44 ± 0,015	0,62 ± 0,030	0,66 ± 0,026	0,56 ± 0,012	0,68 ± 0,030	0,57 ± 0,009	0,70 ± 0,028	0,66 ± 0,015
тазовый	0,22 ± 0,067	-0,13 ± 0,151	0,13 ± 0,062	0,07 ± 0,093	-0,05 ± 0,093	-0,02 ± 0,069	-0,16 ± 0,094	-0,05 ± 0,050

Таблица 8
Корреляция живой массы с промерами и индексами у кроликов эйрисомного типа в зависимости от породной принадлежности

Промеры и индексы	Белый великан <i>n</i> = 23	Черно-бурая <i>n</i> = 31	Серый великан <i>n</i> = 67	Серебристая <i>n</i> = 37	Шиншилла <i>n</i> = 81	Венский голубой <i>n</i> = 82	Новозеландская белая <i>n</i> = 234	Калифорнийская <i>n</i> = 492
Длина тела	0,31 ± 0,078	0,40 ± 0,038	0,59 ± 0,021	0,48 ± 0,007	0,45 ± 0,011	0,58 ± 0,018	0,48 ± 0,003	0,48 ± 0,002
Обхват груди	0,52 ± 0,008	0,45 ± 0,020	0,53 ± 0,006	0,69 ± 0,063	0,47 ± 0,007	0,69 ± 0,043	0,75 ± 0,033	0,07 ± 0,039
Косая длина	0,08 ± 0,175	0,36 ± 0,050	0,48 ± 0,006	0,46 ± 0,012	0,41 ± 0,020	0,50 ± 0,000	0,68 ± 0,023	0,63 ± 0,012
Длина ушей	-0,22 ± 0,302	-0,05 ± 0,199	0,15 ± 0,086	-0,03 ± 0,176	0,43 ± 0,015	0,07 ± 0,096	0,39 ± 0,015	0,36 ± 0,012
Ширина головы	0,52 ± 0,010	0,31 ± 0,069	0,53 ± 0,008	0,72 ± 0,072	0,49 ± 0,002	0,36 ± 0,031	0,16 ± 0,045	0,08 ± 0,038
Длина головы	0,30 ± 0,084	0,51 ± 0,004	0,57 ± 0,018	0,76 ± 0,085	0,48 ± 0,005	0,31 ± 0,041	0,38 ± 0,016	0,35 ± 0,014
Длина поясницы	0,59 ± 0,038	-0,22 ± 0,260	0,56 ± 0,015	0,64 ± 0,047	-0,13 ± 0,143	0,44 ± 0,041	0,18 ± 0,041	0,16 ± 0,030
Длина плеча	0,14 ± 0,149	0,38 ± 0,042	0,47 ± 0,008	0,49 ± 0,002	0,30 ± 0,045	0,41 ± 0,019	0,25 ± 0,032	0,34 ± 0,015
Ширина поясницы	0,03 ± 0,195	0,52 ± 0,007	0,53 ± 0,007	0,55 ± 0,016	0,26 ± 0,052	0,33 ± 0,038	0,31 ± 0,025	0,35 ± 0,014
Ширина в маклоках	0,12 ± 0,159	0,29 ± 0,075	0,50 ± 0,001	0,48 ± 0,005	0,39 ± 0,025	0,54 ± 0,010	0,36 ± 0,019	0,05 ± 0,041
Длина бедра	-0,22 ± 0,298	0,01 ± 0,175	0,28 ± 0,054	-0,08 ± 0,192	0,49 ± 0,003	0,09 ± 0,090	0,43 ± 0,010	0,32 ± 0,016
Длина задней лапы	0,08 ± 0,177	0,52 ± 0,007	0,07 ± 0,104	0,50 ± 0,001	0,33 ± 0,038	0,32 ± 0,040	0,37 ± 0,017	0,34 ± 0,014
Длина зада	0,38 ± 0,052	0,52 ± 0,008	0,42 ± 0,021	0,62 ± 0,041	0,35 ± 0,032	0,22 ± 0,063	0,44 ± 0,008	0,24 ± 0,023
Ширина в седалищных буграх	0,54 ± 0,015	0,40 ± 0,038	0,38 ± 0,030	0,57 ± 0,025	0,22 ± 0,061	0,41 ± 0,020	0,26 ± 0,031	0,11 ± 0,036
Глубина груди	0,24 ± 0,108	0,40 ± 0,036	0,53 ± 0,008	0,47 ± 0,010	0,77 ± 0,060	0,44 ± 0,013	0,15 ± 0,110	0,03 ± 0,092
Ширина груди	-0,47 ± 0,403	-0,08 ± 0,210	0,17 ± 0,086	0,50 ± 0,001	0,65 ± 0,033	0,72 ± 0,049	0,72 ± 0,060	0,15 ± 0,069
Индекс сбитости	0,42 ± 0,032	0,04 ± 0,165	0,00 ± 0,123	0,44 ± 0,018	0,01 ± 0,108	0,09 ± 0,091	0,00 ± 0,065	-0,02 ± 0,047
длина тела	0,56 ± 0,026	0,17 ± 0,120	0,38 ± 0,031	0,19 ± 0,102	-0,34 ± 0,186	0,14 ± 0,079	-0,09 ± 0,188	0,29 ± 0,048
ширины груди	0,55 ± 0,021	0,19 ± 0,112	0,61 ± 0,028	0,67 ± 0,055	-0,06 ± 0,125	0,58 ± 0,017	0,12 ± 0,119	0,49 ± 0,003
глубины груди	0,77 ± 0,113	0,48 ± 0,008	0,50 ± 0,000	0,49 ± 0,003	0,28 ± 0,049	0,27 ± 0,050	0,30 ± 0,054	0,33 ± 0,039
растянутости	-0,42 ± 0,382	-0,04 ± 0,193	0,00 ± 0,123	-0,44 ± 0,310	-0,01 ± 0,113	-0,08 ± 0,129	0,01 ± 0,064	-0,04 ± 0,049
большешоловости	0,17 ± 0,138	0,20 ± 0,109	0,14 ± 0,088	0,51 ± 0,002	0,21 ± 0,064	-0,12 ± 0,137	-0,06 ± 0,073	-0,15 ± 0,059
широкошоловости	0,30 ± 0,083	-0,10 ± 0,214	0,24 ± 0,065	0,47 ± 0,010	0,10 ± 0,089	0,18 ± 0,072	-0,13 ± 0,082	-0,15 ± 0,058
длинноногости	0,01 ± 0,204	0,26 ± 0,088	0,07 ± 0,106	0,18 ± 0,107	0,19 ± 0,068	-0,10 ± 0,133	0,00 ± 0,098	0,04 ± 0,041

Окончание таблицы 8

Промеры и индексы	Белый великан <i>n</i> = 23	Черно-бурая <i>n</i> = 31	Серый великан <i>n</i> = 67	Серебристая <i>n</i> = 37	Шиншилла <i>n</i> = 81	Венский голубой <i>n</i> = 82	Новозеланд- ская белая <i>n</i> = 234	Калифорнийская <i>n</i> = 492
длинноухости	-0,35 ± 0,354	-0,48 ± 0,353	-0,22 ± 0,175	-0,54 ± 0,343	-0,02 ± 0,115	-0,16 ± 0,145	-0,11 ± 0,079	0,02 ± 0,043
широкогрудости	-0,76 ± 0,527	-0,44 ± 0,342	-0,16 ± 0,172	0,16 ± 0,110	-0,32 ± 0,183	0,35 ± 0,033	-0,08 ± 0,182	0,25 ± 0,058
тазогрудной	-0,54 ± 0,434	-0,19 ± 0,247	0,10 ± 0,098	-0,10 ± 0,197	0,12 ± 0,084	0,21 ± 0,065	-0,09 ± 0,114	-0,15 ± 0,117
шилозадости	0,42 ± 0,032	0,13 ± 0,132	-0,07 ± 0,140	0,14 ± 0,117	-0,11 ± 0,135	0,14 ± 0,079	-0,06 ± 0,073	0,04 ± 0,072
широкотелости	-0,33 ± 0,347	-0,14 ± 0,228	0,20 ± 0,073	0,34 ± 0,051	0,37 ± 0,029	0,48 ± 0,005	-0,09 ± 0,114	-0,18 ± 0,061
массивности	0,97 ± 0,196	0,95 ± 0,160	0,92 ± 0,103	0,95 ± 0,147	0,88 ± 0,084	0,96 ± 0,103	0,57 ± 0,014	0,90 ± 0,036
компактный	0,70 ± 0,082	0,70 ± 0,071	0,74 ± 0,058	0,74 ± 0,078	0,52 ± 0,004	0,69 ± 0,041	0,64 ± 0,018	0,57 ± 0,006
тазовый	-0,08 ± 0,240	-0,27 ± 0,278	0,26 ± 0,059	0,16 ± 0,113	0,03 ± 0,105	0,22 ± 0,063	0,01 ± 0,064	0,00 ± 0,045

эйрисомного типа к мезосомному и снижается от мезосомного типа к лептосомному почти у всех изученных пород, кроме пород *серебристая* и *калифорнийская*. У эйрисомного типа *калифорнийской* породы связь обхвата груди с живой массой практически отсутствует, у мезосомного типа эта связь очень высокая, а у лептосомного – ниже, чем у мезосомного. Несколько противоположная закономерность проявляется в величине взаимосвязи глубины груди с живой массой. Она, наоборот, снижается от лептосомного типа к эйрисомному почти у всех пород кроликов, но величина снижения корреляции имеет значительную изменчивость. Высокой изменчивостью характеризуется величина корреляции ширины груди с живой массой у кроликов различных типов. У кроликов породы *белый великан* эта корреляция изменяется от положительной среднего уровня у лептосомного типа до слабой отрицательной у мезосомного и отрицательной среднего уровня у эйрисомного типа.

Установлено относительное постоянство величины корреляции живой массы кроликов разного экстерьерно-конституционального типа с индексом массивности. Почти у всех пород кроликов независимо от типа связь с индексом массивности положительная и высокая, и только у кроликов лептосомного типа породы *черно-бурая* эта связь положительная, но среднего уровня. Взаимосвязь живой массы с остальными индексами значительно варьирует, не просматривается четко выраженных закономерностей.

Установленное относительное постоянство положительной и высокой корреляционной взаимосвязи живой массы с промерами и ин-

дексами у кроликов различных пород, пола, возраста и конституциональных типов позволяет уменьшить число контролируемых селекционных признаков при отборе, а более ранняя оценка промеров и индексов дает возможность прогнозировать эффективность селекции по живой массе. Однако наличие высокой изменчивости корреляционных связей с отдельными основными и дополнительными промерами и индексами сопровождается необходимостью их учета в селекционном процессе.

Литература

- Меркушин В.В. Коррелятивная зависимость мясных качеств и экстерьерных показателей у молодняка кроликов // Наследуемость хозяйственно полезных признаков у сельскохозяйственных животных. Киев: МСХ УССР НИИЖ лесостепи и Полесья, 1968. С. 98–104.
- Мирошниченко И.М. Конституциональные типы кроликов // Кролиководство и звероводство. 1977. № 6. С. 17–19.
- Мирошниченко И.М. Желательный тип для крольчатников // Науч. тр. НИИПЗК. М., 1979. Т. XIX. С. 71–79.
- Нигматуллин Р.М. Типы конституции и их связь с продуктивностью // Матер. Всерос. науч.-производств. конф. по актуальным проблемам ветеринарии и зоотехнии (часть 2). Казань: КГАВМ, 2002. С. 323–326.
- Нигматуллин Р.М. Разнотипичность основных пород кроликов, разводимых в Российской Федерации, и ее значение в племенной работе // Матер. Всерос. науч.-производств. конф. по актуальным проблемам ветеринарии и зоотехнии (часть 2). Казань: КГАВМ, 2004. С. 251–253.
- Уткин Л.Г. Методы отбора кроликов по мясности // Науч. тр. НИИПЗК. М., 1968. Т. VII. С. 149–156.

**THE CORRELATION BETWEEN BODY WEIGHT
AND INDICES OF BODY BUILT IN RABBITS:
RELATIVE CONSTANCY AND VARIABILITY**

R.M. Nigmatullin

Kazan Research Center, Russian Academy of Sciences, Kazan, Russia,
e-mail: marinasush@rambler.ru

Summary

Correlation of live weight with morphological sizes and indices was studied in rabbits of eight stocks of various sizes and production trends. The correlation links of stocks are relatively constant, and links of sex, age, and constitutional type are highly variable. In most stocks, high positive correlation ($r = 0,54 \dots 0,69$) is observed with chest girth, and sex correlation, with the weight and compact indices ($r = 0,57 \dots 0,94$). A positive but loose correlation of live weight is observed with sizes associated with rabbit carcass quality: coupling width and width at hips. It demands additional assessment and adjustment during breeding.

Key words: rabbits, stock, correlation, constitutional type, indices, variability.

ИССЛЕДОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПРОМЫШЛЕННОЙ ПОПУЛЯЦИИ СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA* LINNAEUS, 1758) ПО МИКРОСАТЕЛЛИТНЫМ МАРКЕРАМ

С.Н. Каштанов¹, Г.А. Рубцова¹, О.Е. Лазебный²

¹ Учреждение Российской академии наук Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия, snkashtanov@mail.ru;

² Учреждение Российской академии наук Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия, oelazebny@gmail.com

Высокая ценность пушнины соболя (*Martes zibellina*) и как следствие длительные периоды нерационального промысла вызвали значительные флуктуации численности природных популяций этого вида. Для стабильности традиционного экспорта России была реализована идея промышленной доместикиции соболя. Для комплектования первой популяции в условиях звероводческой фермы (1929 г.), были изъяты животные из 8 природных популяций. Промышленная доместикиция, проводимая в течение 80 лет, позволила на сегодня создать однородные по количественным признакам стада соболей. Перспективы дальнейшей селекции связаны с существующим уровнем генетического разнообразия, сложившегося в ходе промышленной доместикиции. Впервые для вида *Martes zibellina* разработана оценка уровня генетической изменчивости с помощью панели микросателлитных маркеров. Проведено первое исследование промышленной популяции соболя по шести микросателлитным локусам, определен ряд популяционных параметров (набор аллелей, гетерозиготность и др.).

Ключевые слова: *Martes zibellina*, клеточные популяции, микросателлитные локусы, полиморфизм.

Введение

Ареал исследуемого вида *Martes zibellina* L. расположен в основном в России, Сибири и на Дальнем Востоке, лишь незначительные по численности популяции этого вида существуют на территории Китая, Кореи и Монголии.

В настоящее время соболь остался единственным видом из разводимых в неволе пушных зверей, природные популяции которого находятся под интенсивным промыслом. По-прежнему так же, как и в 17 веке, ежегодно добываются и экспортируются сотни тысяч шкур этих животных.

Высокая значимость экспорта пушнины соболя для государства и как следствие интенсивная добыча этого вида в течение сотен лет привели к его глубокой депрессии во второй половине 17-го – первой половине 20-го веков. Для сохранения соболя в это время применя-

лись охранные меры: неоднократные полные запреты на промысел в конце 17-го – середине 20-го веков, интродукции в прежние места обитания. В настоящее время можно говорить о восстановлении и стабильности ресурсов природных популяций соболя (Зырянов, 2009). Создание промышленных популяций соболя (на сегодня в России их 8) является еще одной мерой по сохранению природных ресурсов этого уникального вида.

Дальнейшее решение проблемы эффективного воспроизводства соболей требует разработки методов генетической идентификации через проведение на первом этапе исследования генетической структуры промышленных популяций в специализированных соболеводческих хозяйствах.

Настоящее исследование было проведено в первой клеточной популяции – зверохозяйстве «Пушкинский» Московской области, в котором

сосредоточен массив соболей, сформированный из географических рас, представляющих разные части ареала вида (Портнова, 1941, 1966; Куличков, Портнова, 1967; Мишуков, 1998). Ранее нами были проведены исследования изменчивости в клеточной популяции соболя по генам, кодирующим белки крови, – всего исследовалось 25 локусов. Было установлено, что доля полиморфных генов составляет 24 %, а уровень гетерозиготности равен 0,069 (Каштанов, Казакова, 1995).

Количество полиморфных локусов, выявленных этим методом, позволяет предположить, что вид *Martes zibellina* в условиях промышленной domestikации сохранил большую часть своего аллельного состава, характерного для природных популяций. Этот вывод основывается также на том, что уровень изменчивости изученной нами популяции оказался близким к верхнему пределу диапазона изменчивости у млекопитающих.

Однако, как показывают отдельные исследования на примере аллозимного полиморфизма, влияние отдельных локусов может исказить картину дифференциации популяций (Рубцова и др., 2008). Поскольку белки, особенно ферменты, выполняют важные жизненные функции, то многие из них являются мишенями естественного отбора и в условиях domestikации. Действие отбора может по-разному проявляться в различных популяциях, что сказывается на дифференциации.

Этот процесс мог, с одной стороны, усугубиться дифференциальным воспроизведением семей, представляющих различные исходные выборки из природных популяций, на фоне быстрого роста клеточной популяции. Численность этой популяции выросла от исходных нескольких сотен особей до 7 тыс. самок основного стада. С другой стороны, структура популяции могла подвергаться эффектам жесткого направленного отбора, проводимого по ряду селективируемых признаков.

В связи с этим нами была поставлена задача исследования генетической структуры промышленной популяции соболя в зверосовхозе «Пушкинский» с использованием 6 микросателлитных локусов ДНК. Предполагается, что эти маркеры в основном нейтральны как по отношению к селекционным мероприятиям,

так и по отношению к действию естественного отбора.

Необходимо отметить чрезвычайно малое число исследований соболей с помощью методов ДНК-типирования. Так, в зарубежных работах исследовались единичные особи соболей по изменчивости гена цитохрома b митохондриальной ДНК (Carr, Hicks, 1997; Kurose *et al.*, 1999; Hosoda *et al.*, 2000; Murakami, 2002) и двух ядерных генов (Sato *et al.*, 2004). Видоспецифические маркеры для микросателлитных локусов до сих пор отсутствуют. В последние годы к исследованию генетической изменчивости природных популяций соболя начинают проявлять интерес отечественные ученые. Так, Н.П. Балмышева и Л.Л. Соловчук (1999) и А.В. Петровская (2007) исследовали рестрикционный полиморфизм гена цитохрома b митохондриальной ДНК (мтДНК) в популяциях Магаданской области, являющихся очагами реинтродукции камчатского и якутского соболей. Позже была определена первичная последовательность фрагмента гена цитохрома b мтДНК соболей, обитающих на территории Магаданской области, Камчатки и Якутии (Малярчук и др., 2010). Также была исследована изменчивость района D-петли мтДНК у нескольких десятков особей из популяций Северного Урала и Якутии (Рожнов и др., 2010). Однако полиморфизм ДНК-маркеров клеточных популяций этого вида до сих пор остается неизученным.

Материалы и методы

Для анализа ДНК использовали образцы мышц соболей, которые фиксировали в 96 %-м этаноле. Для проведения анализа были собраны образцы тканей 50 животных из клеточной популяции соболя. Тотальную ДНК выделяли по стандартной методике с помощью набора реактивов «Diatom DNA Prep» фирмы ООО «Лаборатория Изоген» (Россия). Для ПЦР-амплификации использовали наборы Gene Pak PCR Core (ООО «Лаборатория Изоген», Россия), к которым добавляли 5 мкл смеси праймеров (конечная концентрация 0,5 мкМ) и 5 мкл исследуемой ДНК (100 ng). Амплификацию микросателлитных локусов проводили в термоциклере «MJ Research PTC-100» при

следующем режиме: 8 циклов, включающих 1 минуту денатурации ДНК-матрицы при температуре 94 °С, 30 секунд отжига праймеров при X °С и синтез новых цепей в течение 30 секунд при 72 °С; затем следовал 21 цикл, включающий 30 секунд при 94 °С, 30 секунд – X °С и 15 секунд при 72 °С; элонгация 3 минуты при 72 °С. X – температура отжига для индивидуальной пары праймеров (табл. 1).

Основные трудности при подборе праймеров были обусловлены практически отсутствием экспериментальных данных по изменчивости микросателлитных локусов у соболя. Последовательности примененных в работе праймеров были взяты из литературных данных, где они использовались для анализа других видов семейства кунных (Davis, Strobeck, 1998; Fleming *et al.*, 1999).

Продукты амплификации разделяли путем электрофореза в 6 %-м полиакриламидном геле в 1 × ТБЕ буфере при 300 В в течение 2–3 часов, окрашивали бромистым этидием и фотографировали в УФ-свете. В качестве маркеров длины фрагментов использовали стандарты молекулярной массы в 25 п.н., 100 п.н. («Promega») и ДНК плазмиды pBR322, обработанные рестриктазой HaeIII. Размеры аллелей по каждому локусу определяли с использованием программы «1D Image Analysis Software Version 3.5» фирмы Кодак.

Частоты аллелей и гетерозиготности, а также статистические тесты на соответствие наблю-

даемых частот генотипов по каждому локусу равновесному состоянию Харди–Вайнберга, внутривидовые коэффициенты инбридинга *f*, оценивали с использованием программы GDA (Lewis, Zaykin, 1996).

Результаты и обсуждение

Нами впервые получены данные по изменчивости микросателлитных локусов в промышленной популяции соболя. В табл. 2 приведены частоты аллелей исследованных микросателлитных локусов и значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности.

Из табл. 2 видно, что локусы отличаются друг от друга количеством аллельных вариантов. Так, в локусе Ma9 обнаружено всего 2 аллеля, тогда как в локусах Mer041 и Mvis075 – по 10 аллелей. Принимая во внимание размеры обнаруженных фрагментов, можно предположить существование дополнительных аллельных вариантов в локусах Ma2, Ma14, Mer041 и Mvis075, что можно выяснить при увеличении размера выборки и изучении других популяций. Отличаются исследованные локусы и по уровню встречаемости аллелей. Так, в локусах Ma3 и Ma9 явно доминирует по одному аллельному варианту: размером в 133 п.н. (0,800 ± 0,060) и 108 п.н. (0,844 ± 0,054) соответственно. Остальные локусы более выровнены по частотам аллелей, наиболее представленными в них являются уже 2–3 аллельных варианта.

Таблица 1

Характеристика исследованных микросателлитных локусов

Локус	Последовательности праймеров	t° отжига	Интервал размеров аллелей (п.н.)	Число аллелей/число особей
Ma2	F: ACCCATGAATAATGTCTTAG R: ATCTTGCATCAACTAAAAAT	52 °С	170–182	5/49
Ma3	F: AATACTGAAGGGCAAAAACC R: GGAGTCTGCTTGTCCTCTC	56 °С	131–137	4/45
Ma9	F: GGGTCAGCTGTATACTATT R: GATTCTCTCCCTCTTTCTCT	45 °С	106–108	2/45
Ma14	F: GACCTGAGCCGAAGGCA R: AGGTGTGGAAACAAACGAG	58 °С	188–202	6/46
Mer041	F: TGTGTGATCTCTGGGAATTCTC R: TCTGCTCCCCAGATAAAAGC	50 °С	141–163	10/45
Mvis075	F: GAAATTTGGGGAATGCACTC R: GGCAGGATAGGATGTGAGCT	60 °С	131–153	10/45

Таблица 2

Аллели микросателлитных локусов, частоты в популяции соболя
зверосовхоза «Пушкинский»

Ma2 (49)		Ma3 (45)		Ma9 (45)		Ma14 (46)		Mer041 (45)		Mvis075 (45)	
1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
170	0,204	131	0,033	106	0,156	188	0,065	141	0,033	131	0,011
172	0,245	133	0,800	108	0,844	194	0,011	147	0,200	133	0,011
174	0,153	135	0,156			196	0,315	149	0,133	137	0,011
176	0,367	137	0,011			198	0,554	151	0,456	141	0,056
182	0,031					200	0,022	153	0,078	143	0,389
						202	0,033	155	0,044	145	0,044
								157	0,011	147	0,089
								159	0,011	149	0,044
								161	0,022	151	0,256
								163	0,011	153	0,089
Ho	He	Ho	He	Ho	He	Ho	He	Ho	He	Ho	He
0,714	0,747	0,311	0,338	0,311	0,266	0,457	0,594	0,778	0,733	0,733	0,769
P = 0,404		P = 0,223		P = 0,577		P = 0,007		P = 0,922		P = 0,103	

1 – размер фрагмента (п.н.); 2 – частота аллеля.

Анализ изменчивости исследованных локусов показал, что значительных различий по значениям наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности не прослеживается. Выявленное отклонение в распределении генотипов от ожидаемого в соответствии с законом Харди–Вайнберга по локусу Ma14 может быть следствием неслучайного скрещивания, т. е. данный локус может быть вовлечен в отбор по селекционируемым признакам.

Поскольку данные по изменчивости микросателлитных локусов у соболя в доступной нам литературе отсутствуют, было проведено сравнение полученных результатов с данными для родственных видов. Так, Дэвис и Штробек (Davis, Strobeck, 1998) в выборке американской куницы (*Martes americana*) из северо-западных территорий Канады ($n = 30$) по локусу Ma2 обнаружили 5 аллелей, ожидаемая гетерозиготность составила 0,77, по локусу Ma3 – 4 аллеля (0,16), по локусу Ma9 – 4 (0,69), по локусу Ma14 – 10 (0,88). В выборке американской норки (*Mustela vison*) из Аляски ($n = 65$) аналогичные показатели составили для локуса Mer041 – 12 (0,86), а для локуса Mvis075 – 8 (0,81) (Fleming *et al.*, 1999). Результаты сравнения показали, что количество аллелей и значения коэффициента ожидаемой

гетерозиготности по большинству локусов у соболя совпадают или очень близки сравниваемым видам.

Разработанный для соболя метод оценки генетической изменчивости позволит решить следующие задачи:

- провести сравнительные исследования промышленных популяций с различным уровнем отбора и направлением селекции, выявить особенности их генофонда по открытым маркерам;

- выявление генетической структуры по микросателлитным маркерам позволит оценить влияние длительного направленного отбора в промышленных популяциях соболя по ряду количественных признаков;

- этим методом будут проведены исследования по дифференциации природных популяций соболя, что позволит выявить географические расы, оказавшие наибольшее влияние на современный генофонд соболей клеточного разведения.

Оценить эффективность реинтродукции также можно только с помощью исследования аллельного состава генофонда существующих популяций, как расселенных на большой территории (Якутия, Эвенкия, Красноярский край),

так и отдельных изолятов (Сахалин и другие острова). Для этого необходимо провести генотипирование популяций, из которых предстоит расселить соболей в другие регионы с целью восстановления численности или улучшения пушно-меховых качеств.

Работа поддержана грантом РФФИ № 09-04-13899-офи-ц.

Литература

- Балмышева Н.П., Соловечук Л.Л. Генетическая изменчивость гена цитохрома b митохондриальной ДНК соболя (*Martes zibellina* L.) магаданской популяции // Генетика. 1999. Т. 35. № 9. С. 1252–1258.
- Зырянов А.Н. Собрать Средней Сибири. Красноярск, 2009. 250 с.
- Каштанов С.Н., Казакова Т.И. Генетическая изменчивость соболя (*Martes zibellina* L.) по генам белков крови // Генетика. 1995. Т. 31. № 2. С. 234–238.
- Куличков Б.А., Портнова Н.Т. Русский соболь. М.: Колос, 1967.
- Малярчук Б.А., Петровская А.В., Деренко М.В. Внутривидовая структура соболя (*Martes zibellina* L.) по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома b митохондриальной ДНК // Генетика. 2010. Т. 46. № 1. С. 73–78.
- Мишуков Л.К. С чего началось соболеводство? // Кролиководство и звероводство. 1998. № 5/6. С. 15.
- Петровская А.В. Генетическая структура популяций соболя (*Martes zibellina* L.) в Магаданской области по данным об изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. 2007. Т. 43. № 4. С. 530–536.
- 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.
- Рожнов В.В., Мещерский И.Г., Пищугина С.Л., Симанкин Л.В. Генетический анализ популяций соболя (*Martes zibellina*) и лесной куницы (*M. martes*) в районах совместного обитания на северном Урале // Генетика. 2010. Т. 46. № 4. С. 553–557.
- Рубцова Г.И., Афанасьев К.И., Малинина Т.В. и др. Дифференциация популяций кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) по микросателлитным и аллозимным маркерам: сравнительный анализ // Генетика. 2008. Т. 44. № 7. С. 1–8.
- Carr S.M., Hicks S.A. Are there two species of marten in North America? Genetic and evolutionary relationships within *Martes* // *Martes: Taxonomy, Ecology, Techniques, and Management* / Eds G. Proulx, H.N. Bryant, P.M. Woodard. Edmonton; Alberta: Canada. Provincial Museum of Alberta, 1997. P. 15–28.
- Davis C.S., Strobeck C. Isolation, variability, and cross-species amplification of polymorphic microsatellite loci in the family Mustelidae // *Mol. Ecol.* 1998. V. 7. P. 1776–1778.
- Fleming M.A., Ostrander E.A., Cook J.A. Microsatellite markers for American mink (*Mustela vison*) and ermine (*Mustela erminea*) // *Mol. Ecol.* 1999. V. 8. P. 1351–1362.
- Hosoda T., Suzuki H., Harada M. *et al.* Evolutionary trends of the mitochondrial lineage differentiation in species of genera *Martes* and *Mustela* // *Genes Genet. Syst.* 2000. V. 75. P. 259–267.
- Kurose N., Masuda R., Siriaroonrat B., Yoshida M.C. Intraspecific variation of mitochondrial cytochrome b gene sequences of the Japanese marten *Martes melampus* and the sable *Martes zibellina* (Mustelidae, Carnivora, Mammalia) in Japan // *Zool. Sci.* 1999. V. 16. P. 693–700.
- Lewis P.O., Zaykin D.Z. Genetic Data Analysis: Computer program for the analysis of allelic data Version 1.0 (D12). 1999.
- Murakami T. Species identification of mustelids by comparing partial sequences on mitochondrial DNA from fecal samples // *J. Vet. Med. Sci.* 2002. V. 64. P. 321–323.
- Sato J.J., Hosoda T., Wolsan M., Suzuki H. Molecular phylogeny of arctoids (Mammalia: Carnivora) with emphasis on phylogenetic and taxonomic positions of ferret-badgers and skunks // *Zool. Sci.* 2004. V. 21. P. 111–118.

**ANALYSIS OF THE GENETIC STRUCTURE OF A FARM-BRED SABLE
(*MARTES ZIBELLINA* LINNAEUS, 1758)
POPULATION WITH SIMPLE SEQUENCE REPEAT MARKERS**

S.N. Kashtanov¹, G.A. Rubtsova¹, O.E. Lazebny²

¹ N.I. Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia,
e-mail: snkashtanov@mail.ru;

² N.K. Kol'tsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia,
e-mail: oelazebny@gmail.com

Summary

The appreciated value of sable fur (*Martes zibellina* L.), and as a consequence, long periods of unsustainable hunting have caused significant fluctuations in the sizes of natural populations of this species. The idea of industrial sable domestication was executed for the sake of stability of Russia's traditional exports. The first farm population was established in 1929. For that purpose, animals from 8 natural populations were captured. After solving the problems associated with breeding in captivity, directional selection began. Practiced over 80 years, it allowed creating sable herds with homogeneous quantitative characters. Prospects of further selection are associated with the existing level of genetic diversity in captive sable populations formed after the domestication. In this study, the genetic variability of this species was for the first time estimated with the help of simple sequence repeat markers. The first study of the variability of six SSR loci in a captive population of sables was carried out, and a number of population parameters were identified: allele pool, heterozygosity, etc. The studied population of the Pushkinskoe sable fur farm, Moscow Region, was the ancestor of all existing captive populations.

Key words: *Martes zibellina*, fur farm population, SSR markers, polymorphism.

СРЕДОВЫЕ УСЛОВИЯ (КОРМОВАЯ ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ) И НАСЛЕДОВАНИЕ ПЛОДОВИТОСТИ У ПЕСЦА

С.В. Бекетов, Е.Г. Сергеев

ГНУ Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства
им. В.А. Афанасьева, Московская обл., Раменский р-н, пос. Родники, Россия,
e-mail: serkhan@front.ru

Рассматривается происхождение двух основных пород голубого песца клеточного разведения: *серебристый* и *вуалевый*. Сравниваются межпородные различия в плодовитости в зависимости от экологической приспособленности и кормовой адаптации исходных предковых форм. Обращается внимание на необходимость учитывать потребность отдельных пород пушных зверей в обменной энергии при разведении в специализированных звероводческих хозяйствах.

Ключевые слова: плодовитость, песец *серебристый*, песец *вуалевый*.

Введение

Плодовитость (число живых и мертвых щенков в помете) является одной из важных характеристик продуктивности пушных зверей. Высокие показатели воспроизводства обеспечивают рост объема меховой продукции в зверохозяйствах. Однако наследуемость плодовитости невелика, чем, собственно, и обусловлена ее высокая изменчивость в разные годы. Так, по данным П.Ф. Рокицкого, коэффициент наследуемости плодовитости у домашних животных составляет всего лишь 0,1–0,3 (Рокицкий, 1964).

Аналогично у млекопитающих, обитающих в дикой природе, наблюдается значительная изменчивость количественных признаков, связанных с воспроизводством, в том числе сроков полового созревания, жизнеспособности потомства, материнских качеств самки и плодовитости.

Наблюдаемое варьирование плодовитости во многих случаях видоспецифично (Southwood, 1977). Тем не менее при сравнении популяций одного и того же вида, находящихся в разных экологических условиях, отмечают внутривидовые отличия показателей воспроизводства.

Известно, что плодовитость в большой степени зависит от средовых факторов и прежде всего от кормления. Даже непродолжительный

перекорм или недокорм разводимых в неволе пушных зверей, которым свойственна строгая сезонность в обмене веществ и размножении, отрицательно сказывается не только на их продуктивности, но и на воспроизводительной способности.

В дикой природе фактор кормообеспечения, судя по всему, является определяющим. Так, в южной Швеции проводили исследование по дополнительному прикармливанию обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*), что послужило причиной увеличения числа щенков в пометах (Lindström, 1988). Аналогично Angerbjörn с соавт. (1991) в полевом эксперименте с зимней подкормкой песцов наблюдали увеличение размера помета опытных самок.

По мнению некоторых авторов, в естественных условиях обитания у хищников арктических областей, и прежде всего представителей семейства Canidae, существует адаптивный механизм «саморегуляции» величины помета в зависимости от обеспеченности кормовыми ресурсами. Естественный отбор сформировал способность матерей влиять на величину помета в зависимости от кормообеспечения (Geffen *et al.*, 1996).

Однако механизм подобного регулирования большей частью не известен. Считается, что у самок песца репродуктивного возраста возмож-

ность оплодотворения и размер помета определяются обеспеченностью кормами в зимние и весенние месяцы (Angerbjörn *et al.*, 1991).

В связи с этим песец является, пожалуй, наиболее интересным объектом генетической приспособленности к суровым климатическим условиям Крайнего Севера.

Географическая изменчивость и основные породы голубого песца клеточного разведения

Естественный ареал обитания песца *Alopex lagopus* L. включает высокоширотные районы Нео- и Палеарктики (Ильина, Соболев, 1990). При этом основной цветовой формой в природе является белый песец, гораздо реже встречаются *голубые*, или, как их еще называют, дымчатые песцы, у которых отсутствует резко выраженная сезонная смена окраски меха.

В промышленном разведении песца исходной формой при создании пород и породных типов послужил *голубой* песец, распространение которого на воле неравномерно: на материке один на 2–3 тыс. *белых*, на островах, особенно изолированных, – значительно чаще (Ильина, Кузнецов, 1983).

В начале XX в. удельный вес голубых песцов островных популяций по отношению к белым составлял (%): о. Медный – 100, о. Беринга – 9,5, о. Св. Георгия и Св. Павла – 98,5, о. Кильдин – 50–80 (Милованов, 2001), архипелаг Шпицберген – 50 (Braestrup, 1941), архипелаг Шпицберген и о. Ян-Майен – до 30 (Милованов, 2001), о. Баффинова Земля – менее 5, материковая часть Северной Америки – менее 1 (Nes *et al.*, 1988).

Кроме того, *голубые* песцы характеризуются географической изменчивостью. Так, в зависимости от размера и качественных показателей меха животных (окраски, выраженности вуали, серебристости, длины остевых волос и др.) различают несколько классификаций эколого-географических типов *голубых* песцов (Dathe, Schöps, 1986; Nes *et al.*, 1988).

В частности, немецкие исследователи Н. Dathe, Р. Schöps (1986) выделяют следующие основные типы: 1) песец северных территорий бывшего СССР, или *материковый*, 2) *альяскинский* и 3) *гренландский*.

Материковый песец населяет арктические районы Евразии и характеризуется средним размером тела, средней выраженностью вуали, шелковистым мехом, светлой и частично серебристой окраской.

Аляскинский песец (п-ов Аляска, территории, прилегающие к Гудзонову заливу, п-ов Лабрадор) – крупный по размеру, с сильно выраженной вуалью, мех шелковистый, темного цвета, серебристость слабая. Аляскинский голубой песец имеет относительно длинный остовый волос и выглядит значительно более лохматым, чем гренландский. Окраска спины, головы, лап и хвоста коричневатая или коричнево-серая. Подпушь голубовато-серая, более мягкого тона, чем кроющие волосы (Dathe, Schöps, 1986).

Гренландский песец (о-ва Гренландия, Исландия, Ян-Майен, архипелаг Шпицберген) в дополнение к перечисленным свойствам материкового отличается еще более светлой подпушью, остевые волосы в основном серебристые с нежным, коротким и густым опушением.

Предложенная Н. Dathe и Р. Schöps эколого-географическая типизация песца во многом совпадает с более ранней классификацией А.М. Колосова с соавт. (1961), который в пределах Советского Союза различал три основных подвида: 1) *материковый* или обыкновенный песец (*Alopex lagopus* L.); 2) *шпицбергенский* (*Alopex spitzbergensis* Var.), соответствует гренландскому типу; 3) *командорский* (*Alopex beringensis* Merr.), соответствует аляскинскому типу (Колосов и др., 1961).

Н. Nes с соавторами (1986) также выделяет три эколого-географических типа голубого песца: 1) *локальный*, известный еще под названием «горный песец» (*fjellrev* – норв.); 2) *альяскинский*; 3) *арктический* или *гренландский* (Nes *et al.*, 1988).

К сожалению, описание горного голубого песца, обитающего в северной Фенноскандии от верхней границы распространения лесов до побережья Норвежского моря, не приводится. А вот ареал арктического или гренландского голубого песца помимо уже упоминавшихся островов Северной Атлантики (Dathe, Schöps, 1986) (зона влияния теплого течения Гольфстрим, создающего достаточно благоприятные климатические условия для этих широт (рис. 1))

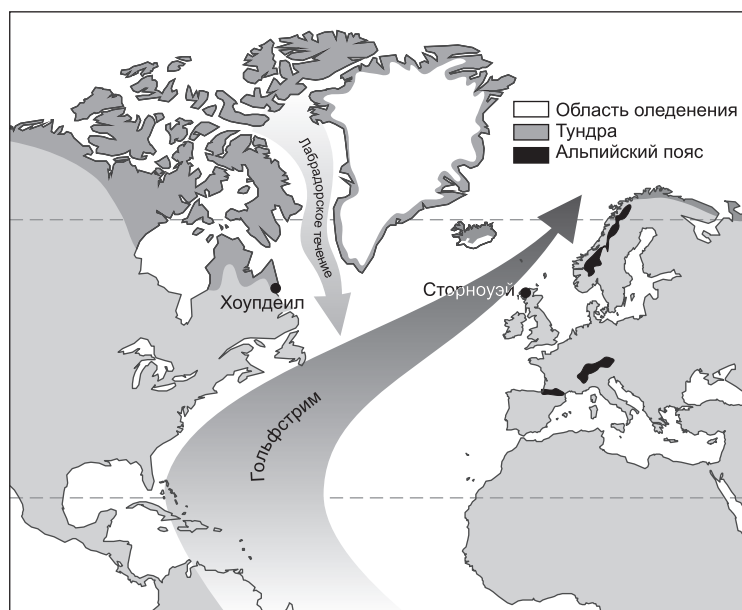


Рис. 1. Зона влияния теплого течения Гольфстрим.

охватывает также холодную акваторию Берингова моря. Однако последнее утверждение кажется более чем сомнительным, так как имеются явные отличия по размеру, окраске и густоте мехового покрова, например, между *исландским* и *командорским* песцом.

Если говорить более конкретно, то в сравнении с песцом о. Медный *исландский* песец – небольшой по размеру, менее плодовит, мех у него короче, гуще и мягче. Зимнее опушение светлее, менее пигментировано, как правило, преобладают белые остевые волосы и светло-голубая подпушь, часто встречается серебристость (Лунд, 1965).

Кроме того, арктические песцы часто бывают гетерозиготными по гену белой окраски и помимо *голубых* дают в потомстве *белых* щенят (*d/d*) (Nes *et al.*, 1988), в отечественной генетической транскрипции (*h/h*) (Ильина, Кузнецов, 1983). У голубых песцов с Командорских островов или островов Прибылова чаще всего это не наблюдается (Ильина, Кузнецов, 1983).

Аляскинский голубой песец согласно N. Nes с соавт. (1988) населяет арктическую область не только Северной Америки, но и Евразии. Несмотря на вариации окраски меха от темно-коричневого до почти черного, *альяскинский* голубой песец в целом характеризуется крупным размером и высокой плодовитостью. Пуховые волосы темно-серые, часто слегка коричнева-

то-серые. Подпушь в основном одного и того же тона по всей длине волос, в то время как у *арктического* песца подпушь имеет более темную голубовато-серую окраску вблизи кожи с осветленной зоной сверху. Остевые волосы *альяскинского* песца длинные, слегка более осветленные по направлению к кончику, но без какой-либо светлой зоны. Мех тусклый по окраске, косматый, грубый, и не такой густой, как у арктического песца (Nes *et al.*, 1988).

В нашей статье мы будем придерживаться классификации, предложенной N. Nes с соавт. (1988) с поправкой на то, что ареал обитания *арктического* (гренландского) голубого песца ограничивается только островной зоной Северной Атлантики, а *альяскинского* включает также Скандинавию и острова Берингова моря.

Впервые промышленное разведение песцов появилось в 1910 г. на Аляске, в 1913 г. – в Норвегии. В Советском Союзе клеточным разведением *голубых* песцов начали заниматься в начале тридцатых годов XX в.

Первоначально на фермах Северной Америки разводили преимущественно *альяскинского* голубого песца, в Норвегии и Финляндии – *гренландского*, в Швеции – того и другого. В России получил распространение *альяскинский* песец, главным образом с о. Кильдин (Баренцево море) и Командорских островов (Берингово море).

Несмотря на то что кольские и командорские песцы были крупного размера, они имели глухой (без серебра) темный цвет опушения с коричневым и буроватым оттенками, с сильно выраженной ватностью и свалянностью волосяного покрова. Особенно резко эти отрицательные качества отмечались у командорского песца.

Тем не менее в 1925–1928 гг. с Командорских островов на материк было вывезено 102 гол. голубого песца, а в последующие 3 года – еще 904 гол., часть из которых передали сначала в питомники (Байкальский, Соловецкий и др.), а затем в организуемые зверосовхозы «Кольский» (Мурманская область) и «Ширшинский» (Архангельская область) (Милованов, 2001).

До середины 1940-х гг. в СССР племенной материал из-за рубежа не поступал. Послевоенный завоз в 1945 г. более светлых немецких и эстонских песцов повлиял на рост серебристости и чистоту окраски отечественных песцов. Животные, доставленные из Германии, имели финское происхождение, эстонские – норвежское. Это были мелкие звери, скорее всего, относящиеся к *арктическому* голубому песцу: не темные, с чистым сиренево-голубоватым оттенком, серебристостью и удовлетворительной структурой опушения. Спаривание с этими песцами, строгая отбраковка и отбор на племя зверей, в наибольшей мере отвечающих желательному типу, позволили сравнительно быстро улучшить качество и окраску большого поголовья совхозных животных (Кузнецов и др., 1959). Во всех зверосовхозах за исключением Салтыковского селекцию по-прежнему вели на темный тон.

Темных голубых песцов командорского происхождения и Советского Заполярья разводили на зверофермах вплоть до начала 1960-х гг. Характерный пример: в эстонских зверосовхозах «Карьякюла» и «Раку» светлые песцы норвежского происхождения, завезенные туда в 1930-е годы, постепенно вытеснялись путем поглотительного скрещивания с российским песцом *аляскинского* типа (Милованов, 2001).

В то время как в нашей стране создавалась порода *серебристых* песцов, в Норвегии на ферме Н. Флоотена была выведена порода *вуалевых* песцов (Ильина, Кузнецов, 1969).

С середины 1950-х гг. в зверосовхозы РСФСР и Советской Прибалтики стали импортировать

вуалевых песцов норвежской селекции, получивших к тому времени широкое распространение (Афанасьев, 1960). *Вуалевый* норвежский песец был создан в результате более чем 20-летней селекционной работы. Первоначально для увеличения размера зверей в 1926–1927 гг. лучших *аляскинских* самок спаривали со специально отловленными голубыми *гренландскими* песцами, отличающимися более нежным и коротким опушением. Звери, полученные в F₁, в большинстве случаев оказались невысокого качества – у подавляющего числа особей были неуравненное опушение и коричневая окраска. Отбором лучших экземпляров и повторными скрещиваниями с *гренландскими* песцами удалось несколько улучшить эти признаки. В дальнейшем полученные помеси скрещивали с дикими песцами Исландии, архипелага Шпицберген и о. Ян-Майен (Dathe, Schöps, 1986). Исландский песец придал блеск волосу, шпицбергенский улучшил структуру опушения, а песец с Ян-Майена – голубизну окраски (Ильина, Кузнецов, 1983).

Высокий спрос на шкурки *вуалевого* песца во многих отечественных зверохозяйствах заставил активно скрещивать его с российским *серебристым* песцом. И это несмотря на то, что помеси почти всех генераций были хуже чистопородных как по чистоте окраски (наличие коричневых оттенков), так и по качеству опушения (неуравненный остевой волос, с удлиненной остью на боках и лопатках) (Дивеева и др., 1977).

Тем не менее темпы гибридизации были так высоки, что возникла угроза утраты поголовья чистопородного российского *серебристого* песца. Вскоре, в 1969 г., после освоения разведения норвежских *вуалевых* песцов в чистоте Научно-технический совет Министерства сельского хозяйства СССР по предложению Г.А. Кузнецова и Е.Д. Ильиной принял решение разделить все популяции клеточного песца на две породы, *серебристую* (отечественную) и *вуалевую* (норвежскую), и в связи с этим прекратить спаривания между ними. Рекомендовалось чистопородное разведение *серебристых* и *вуалевых* песцов с селекцией внутри породы методами индивидуального отбора и подбора.

К этому времени в структуре породы *серебристый* песец, разводимой на российских

зверофермах, выделилось три основных стада (впоследствии внутривидовых типа), получивших названия по наименованиям хозяйств-оригинаторов.

Кольский внутривидовый тип (до 1991 г. использовался термин «заводской») был создан на базе зверосовхоза «Кольский» – одного из старейших в стране. По данным Н.А. Сидорова (1939), песцовая ферма в «Кольском» была сформирована еще в 1934 г. из животных с о. Кильдин и потомков командорских зверей из разных питомников.

Отличительными особенностями зверей *кольского внутривидового типа* являются темная окраска меха, наличие платиновых волос, создающих впечатление серебристости, и длинный волосиный покров (длина ости 72–82 мм) (Колдаева, 1999). Приказом министра сельского хозяйства № 83 от 7 мая 1976 г. звери такой окраски были утверждены в качестве заводского типа *серебристых* песцов под названием «Кольский».

Работа по созданию *салтыковского типа серебристых* песцов (зверосовхоз «Салтыковский» Московской области) велась с середины 1940-х годов. По своим характеристикам он отличался сиренево-голубым оттенком волосиного покрова, серебристостью, коротким остевым волосом (60–61 мм) и удовлетворительной структурой опушения (Каштанов, Кирилушкин, 1999). Особенностью *серебристого песца салтыковского типа* является то, что он был создан на основе арктического песца финского происхождения с последующим скрещиванием с *темными серебристыми песцами* из зверосовхоза «Ширшинский» (Архангельская область) (Милованов, 2001). В настоящее время этот внутривидовый тип утерян.

Начиная с 1956 г. в зверосовхозе «Раисино» (Московская область) приступили к созданию средневолосого *серебристого* песца с выраженной графитной вуалью. Указанное стадо отличалось более ранними и сжатыми сроками гона, что позволяло разводить таких зверей намного южнее Москвы. Исходное поголовье зверохозяйства «Раисино» вело происхождение от песцов зверосовхозов «Салтыковский» и «Ширшинский» (Колдаева, 1999).

В результате в 1999 г. в МСХ РФ был утвержден *раисинский внутривидовый тип серебри-*

стого песца, отличающийся крупным размером и уравненным волосиным покровом (длина ости 60–65 мм).

В породе вуалевых песцов в зависимости от длины остевых волос выделяют два типа структуры волосиного покрова: коротковолосые (с длиной ости меньше 56 мм) и средневолосые (с длиной ости 56–65 мм).

Материалы и методы

Объектом нашего исследования были две основные породы голубого песца, разводимые в нашей стране: *серебристый* (отечественный) и *вуалевый* (норвежский).

По своему происхождению российский *серебристый* песец относится к аляскинскому типу, по западной номенклатуре его коммерческое название *Tundra blue fox* (Nes et al., 1988).

Согласно инструкции по бонитировке пушных зверей 1976 г. порода *серебристого* песца характеризуется следующими показателями: волосиной покров чистого тона, допускается легкий коричневый налет на брюшке и лапах (Инструкция ..., 1976).

Летнее опушение у него, как и у *аляскинского* песца, несколько темнее зимнего. Серебристость создается неокрашенной зоной основной остевых волос между темными вершинами подпуши и пигментированными кончиками ости, ее интенсивность определяется несколькими генами ($F_1, F_2, F_3...$) (Лунд, 1965; Хронопуло, Шелина, 1971). Платиновые остевые волосы, имеющие депигментированное основание и пигментированную вершину, равномерно распределены по всему туловищу. Подпушь голубая различной интенсивности.

Вуалевые же песцы, несмотря на отсутствие серебристости, в большей степени сходны с животными гренландского типа и именуются *Nordic blue fox* (Nes et al., 1988).

Различия в окраске *вуалевого* и *серебристого* песцов определяются в первую очередь цветом верхнего яруса подпуши: у *вуалевых* она светлая, у *серебристых* – темная (Афанасьев, Перельдик, 1966; Ильина, Кузнецов, 1969). Кроме того, опушение *вуалевых* песцов более короткое, уравненное и отличается меньшей дефектностью, окраска чище и не имеет явно выраженного коричневого оттенка, характерного для *сереб-*

ристых песцов (Колдаева, 1999). У животных этого типа темные окончания кроющих волос на фоне светлой подпуши образуют вуаль.

Мех норвежского *вуалевого* песца очень густой, светло-голубого цвета, без признаков ватности, ость развита хорошо. Окончания остевых волос почти черные с графитно-голубоватым оттенком. Хвост светлый, бледно-голубой.

Серебристость для *вуалевых* песцов является одним из недостатков, который внешне проявляется в том, что неокрашенная часть платиновых волос проявляет себя нежелательным блеском (Дивеева и др., 1974).

Проведенные Т.Г. Новиковой генетические опыты позволили выявить определенное влияние наследственности в формировании серебристости у *вуалевого* песца. Коэффициент наследуемости этого признака у зверей Опытного хозяйства НИИПЗК составил 0,28 ($P > 0,95$), в зверосовхозе «Раисино» – 0,37 ($P > 0,95$).

Немаловажно, что при содержании хищников в условиях звероферм есть возможность получения точных сведений об их плодовитости, причем в зависимости от ряда контролируемых человеком факторов, включая кормление и условия содержания (Большаков, Кубанцев, 1984).

В ходе нашей работы были проанализированы следующие материалы: 1) сводные данные о результатах гона и щенения пушных зверей в зверосовхозах Зверопрома РСФСР за 1979–1987 гг.; 2) качество стад и генофондов пушных зверей в хозяйствах Московской области в 1997–1998 гг. (Сергеев и др., 1999); 3) ежегодные сборники «Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации» за 2001–2008 гг. включительно (Сергеев и др., 2000; Сергеев, Конкина, 2001; Сергеев и др., 2002, 2003, 2005, 2006; Результаты размножения ..., 2004;).

В указанных документах отражены ежегодные сводки по отдельным зверохозяйствам, включая различные хозяйственно важные показатели, в том числе плодовитость. В среднем общее количество исследованных зверохозяйств в 1979–1987 гг. по породе *серебристый* песец составило – 6, *вуалевый* – 22, в 1998–2008 гг. соответственно 9 и 12. При этом соблюдался принцип случайности, поскольку показатели воспроизводства по тому или иному зверохозяйству имели равную вероятность попадания

в анализируемую выборку. Данные по плодовитости включали следующие временные периоды: 1979–1987 гг. и 1998–2008 гг.

В целом к факторам, облегчающим статистический анализ признаков воспроизводительной способности у песцов, следует отнести их многоплодие (средняя плодовитость составляет 8–11 щенков в помете, максимальная до 24) и возможность ранней оценки воспроизводительности потомства (песцы достигают половой зрелости в 9–11 месяцев) (Ильина, 1975).

После того как первичные данные, полученные в результате обработки, были систематизированы и объединены в таблицы, статистический анализ непрерывных случайных величин сводился к проверке гипотезы о равенстве средних двух генеральных совокупностей по двум выборкам с использованием t -критерия Стьюдента.

Гипотезу $H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma^2$ о равенстве дисперсии обеих генеральных совокупностей проверяли, используя статистику S_2^2/S_1^2 (в числителе большая оценка дисперсии), где S_n – стандартное отклонение. Гипотеза H_0 принимается, если:

$$S_2^2/S_1^2 < F_{1-\alpha/2}(n_2-1, n_1-1),$$

где $F_{1-\alpha/2}(n_2-1, n_1-1)$ – квантиль распределения Фишера порядка $1-\alpha/2$ с n_2-1 и n_1-1 степенями свободы.

Все расчеты выполняли с помощью программ Microsoft Excel и STATISTICA (StatSoft).

Результаты и обсуждение

Из всех хищных млекопитающих песец является, пожалуй, одним из самых плодовитых животных. Считается, что наиболее плодовитый *серебристый* песец, его самка дает в среднем 7,8 щенков в помете, *вуалевого* – 6,2 и *помесного* – 7,7 (Ильина, 1963). Позднее Л.В. Милованов (2001) также отмечал, что в целом поголовье *серебристого* песца отличается очень высокими показателями воспроизводства. Даже в условиях изменчивой кормовой базы ежегодно по крупным стадам деловой выход молодняка *серебристого* песца составляет в среднем 10–11 щенков на самку основного стада (Милованов, 2001).

Иными словами, высокая плодовитость *серебристого* песца по сравнению с *вуалевым* стабильна на протяжении десятилетий. Тем не

менее сравнительный статистический анализ показателей воспроизводства у этих двух пород до сих пор не проводился, не указывались и возможные причины установленных различий.

В ходе нашего исследования средняя плодовитость по зверохозяйствам за период с 1979–1987 гг. у *серебристого* песца составила 11,58, у *вуалевого* – 11,21 ($p < 0,01$). Примечательно, что за 10 лет 1998–2008 гг. плодовитость в обеих породах несколько увеличилась и составила у *серебристого* песца – 11,82, у *вуалевого* – 11,31 ($p < 0,01$), и это несмотря на значительное ухудшение кормовой базы, вызванное экономическими причинами в отечественном звероводстве в начале 1990-х гг.

Так как недостаточное или неполноценное кормление в период подготовки к сезону размножения может способствовать развитию меньшего числа фолликулов у самок, а во время беременности – гибели части эмбрионов, мы провели дополнительное групповое сравнение *серебристого* и *вуалевого* песца по плодовитости в тех зверохозяйствах, в которых разводили обе эти породы, т. е. на одном общем фоне кормления.

Так как во всех рассматриваемых примерах (табл. 1, 2) $S_2^2/S_1^2 < F_{1-\alpha/2}(n_2-1, n_1-1)$, гипотеза

о равенстве дисперсий принимается на уровне значимости $\alpha = 0,05$, применение t -статистики правомерно.

В результате были получены следующие данные: с 1979 по 1987 гг. средняя плодовитость *серебристого* песца – 11,65; *вуалевого* – 11,12 ($p < 0,01$) и за период с 1998 по 2008 гг. соответственно 11,90 и 11,48 ($p < 0,05$).

Самостоятельный интерес представляет также рассмотрение конкретных зверохозяйств, где одновременно содержались *серебристая* и *вуалева* породы. Так как в большинстве случаев данные по таким хозяйствам фрагментарны, наиболее полные сведения удалось привести лишь по одному из них – в Опытном хозяйстве НИИПЗК (Московской области). В этом хозяйстве разводили *серебристого* и *вуалевого* песцов, средняя плодовитость первого в 1979–1987 гг. составила – 11,82 и второго – 11,29 ($p < 0,01$). Соответствующие показатели за 1998–2003 гг. – 12,18 и 10,66 ($p < 0,001$) (см. табл. 1 и 2).

Таким образом, как в дикой природе для *арктического* песца в сравнении с *алюскинским* характерна меньшая плодовитость (рис. 2), так и при разведении в неволе для породы *вуалевого* песца по отношению к *серебристому* прослеживается аналогичная тенденция (табл. 1 и 2).

Таблица 1

Средняя плодовитость самок песца *серебристой* и *вуалево*й пород по данным зверохозяйств в 1979–1987 гг.

Годы	Сводные данные		На общем фоне кормления		Зверохозяйство «Родники»	
	<i>Серебристая</i>	<i>Вуалева</i>	<i>Серебристая</i>	<i>Вуалева</i>	<i>Серебристая</i>	<i>Вуалева</i>
1979	11,25	10,86	11,25	10,66	11,23	11,27
1980	11,68	10,97	11,68	10,97	12,28	11,58
1981	11,86	11,05	11,86	10,67	11,37	10,87
1982	11,86	11,19	11,86	11,31	11,67	11,28
1983	11,61	11,21	11,61	11,09	12,02	11,11
1984	11,46	11,24	–	–	–	–
1985	11,77	11,47	12,15	11,45	12,10	11,57
1986	11,31	11,50	11,28	11,47	11,98	11,05
1987	11,46	11,41	11,54	11,35	11,88	11,57
$\bar{x} \pm S$	$11,58 \pm 0,228^{**}$	$11,21 \pm 0,223$	$11,65 \pm 0,305^{**}$	$11,12 \pm 0,329$	$11,82 \pm 0,365^{**}$	$11,29 \pm 0,269$
$H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma^2$	$1,019 < F_{0,975}(8,8)$		$1,080 < F_{0,975}(7,7)$		$1,355 < F_{0,975}(7,7)$	
t -статистика	$t = 3,514, df = 16, p = 0,002880$		$t = 3,359, df = 14, p = 0,004681$		$t = 3,297, df = 14, p = 0,005290$	

Примечание. ** Уровень значимости $p < 0,01$.

Таблица 2

Средняя плодовитость самок песца *серебристой* и *вуалевого* пород по данным зверохозяйств в 1998–2008 гг.

Годы	Сводные данные		На общем фоне кормления		Зверохозяйство «Родники»	
	<i>Серебристая</i>	<i>Вуалевая</i>	<i>Серебристая</i>	<i>Вуалевая</i>	<i>Серебристая</i>	<i>Вуалевая</i>
1998	11,98	11,56	11,98	11,28	12,30	10,40
1999	11,92	11,60	12,58	11,64	12,60	10,50
2000	11,44	10,93	11,44	11,13	12,30	11,20
2001	11,40	10,99	11,71	10,99	12,50	10,70
2002	11,59	11,19	11,59	11,35	11,84	10,72
2003	11,52	11,18	11,55	11,19	11,51	10,42
2004	11,32	11,89	11,48	11,77	–	–
2005	12,02	11,71	11,81	12,16	–	–
2006	12,58	11,55	12,34	11,76	–	–
2007	12,13	10,87	12,29	11,55	–	–
2008	12,07	10,92	12,14	11,48	–	–
$x \pm S$	$11,82 \pm 0,391^{**}$	$11,31 \pm 0,364$	$11,90 \pm 0,390^*$	$11,48 \pm 0,340$	$12,18 \pm 0,418^{***}$	$10,66 \pm 0,299$
$H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma^2$	$1,073 < F_{0,975}(10,10)$		$1,146 < F_{0,975}(10,10)$		$1,396 < F_{0,975}(5,5)$	
t -статистика	$t = 3,152, df = 20, p = 0,005020$		$t = 2,684, df = 20, p = 0,014268$		$t = 7,240, df = 10, p = 0,000028$	

Примечание. *Уровень значимости $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

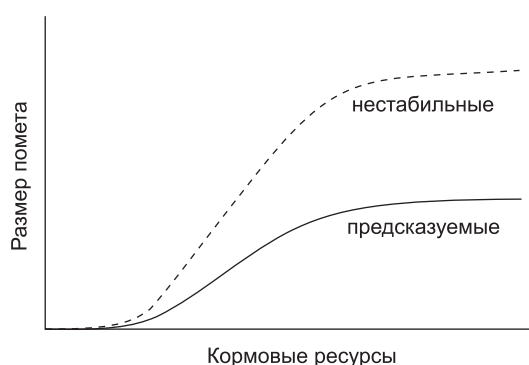


Рис. 2. Концептуальная модель нормы реакции размера помета у песца при нестабильных и предсказуемых кормовых условиях (Tannerfeldt, Angerbjörn, 1998).

Для сравнения средняя величина помета *исландского* песца – 4,2, *шведского* – 6,3.

Эффективным способом выражения изменчивости служит *стандартное отклонение* – S . Эта величина является удобной характеристикой варьирования, так как выражается в тех же единицах, что и *среднее арифметическое*. Согласно полученным результатам, большей изменчивостью характеризуются плодовитость и выход молодняка на основную самку у *се-*

ребристого песца, что вполне объяснимо его происхождением от *альяскинского* песца.

Как исключение некоторое превышение *стандартного отклонения* средней плодовитости *вуалевого* песца над *серебристым* отмечается при сравнении этих пород на общем фоне кормления в 1979–1987 гг. (табл. 1). Отчасти это объясняется тем, что в этот период в некоторых зверохозяйствах с содержанием *серебристого* песца приступили к дополнительному разведению *вуалевого*, а, как известно, на начальном этапе, как правило, наблюдается высокая дисперсия по показателям продуктивности вводимой породы.

В чем же причина наблюдаемых достоверных отличий основных показателей воспроизводства у *серебристого* и *вуалевого* песцов?

Из многочисленных источников хорошо известно, что периодичность колебания численности песцов находится в тесной зависимости от обилия основных кормов. На материковой части тундр почти повсеместно таким кормом для песца служат мышевидные грызуны, в частности лемминги, в меньшей степени полевки. В прибрежных районах и на островах песцы кормятся главным образом на литорали

выбросами моря (рыбой, морскими беспозвоночными, ракообразными, ластоногими и др.) или на птичьих базарах, где они охотятся на колониальных птиц и их птенцов, разоряя кладки (Насимович, Исаков, 1985). Изменение условий существования влекут за собой изменения интенсивности размножения, смертности и как следствие структуры популяции (Формозов, 1935). Например, давно подмечено, что при благоприятных кормовых условиях размеры выводков на Новой Земле и в Большеземельской тундре существенно увеличиваются.

Особенно тесно интенсивность размножения песка связана с состоянием запасов пищи во второй половине зимы и весной. Именно в это время года численность песка определяется числом мышевидных грызунов (Насимович, Исаков, 1985).

С другой стороны, в прибрежной зоне островов северо-восточной Атлантики благодаря влиянию теплого течения Гольфстрим (см. рис. 1) сложился достаточно уникальный в климатическом отношении район с относительно стабильной круглогодичной кормовой базой для песка.

Таким образом, в природе в зависимости от обеспеченности песцов кормовыми ресурсами по параметру «стабильность–неустойчивость» можно выделить две крупные арктические области: с одной стороны, материковую с прибрежными островами, охватывающую Евразию, Берингово море и Северную Америку, с другой, островную североатлантическую. Примечательно, что указанные области территориально совпадают с районами распространения

голубых песцов соответственно *аляскинского* и *гренландского* эколого-географических типов.

Как уже отмечалось выше, на материке и прибрежных островах (области распространения песка аляскинского типа) кормовые ресурсы могут быть экстремально изобильны лишь в течение короткого периода времени или более-менее продолжительно поддерживаться лишь в отдельных районах. Характерный пример – непостоянство кормовых ресурсов песка скандинавских популяций в зависимости от популяционных пиков леммингов (*Lemmus* и *Dicrostonyx*) и полевков (*Clethrionomys* и *Microtus*) (рис. 3), наблюдаемых каждые 3–5 лет (Hansson, Henttonen, 1985; Stenseth, Ims, 1993).

Соответственно динамика популяций песка в «лемминговых ареалах» очень изменчива и в первую очередь определяется численностью грызунов (Macpherson 1969; Hersteinsson *et al.*, 1989). На Ямале в годы низкой численности мышевидных грызунов примерно у 1/5 всех беременных самок песка происходит частичная или полная гибель зародышей. Это побуждает песцов мигрировать в поисках пищи на сотни и даже тысячи километров (Eberhardt, Hanson, 1978; Garratt, Eberhardt, 1987; Angerbjörn *et al.*, 1995).

Напротив, на островах Северной Атлантики (районы распространения гренландского песка) имеются более стабильные кормовые

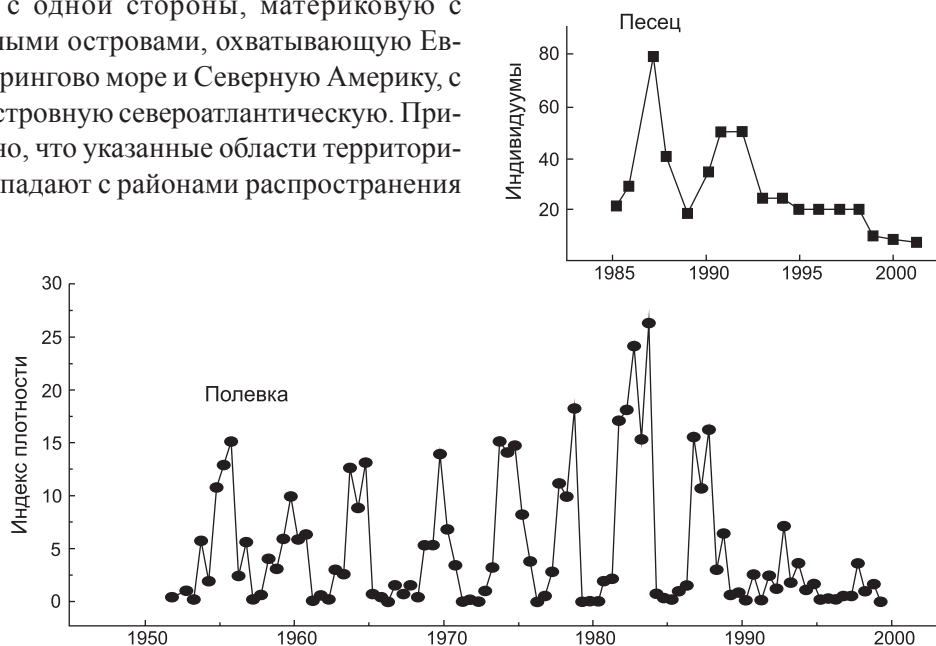


Рис. 3. Изменение численности песка в зависимости от динамики численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus* Sund.) в северной Финляндии (по: Ims, Fuglei, 2005).

условия, корм здесь в прибрежной приливно-отливной зоне относительно доступен песцам во все сезоны года, отсутствует сильная изменчивость кормообеспечения по годам (Hersteinsson, Macdonald, 1982; Prestrud, 1992). То есть в сравнении с «лемминговым ареалом» уровень кормовых ресурсов более предсказуем (Hersteinsson, Macdonald, 1996).

Даже во внутренних районах Исландии из грызунов песцам практически круглогодично доступна лесная мышь (*Apodemus sylvaticus*). Незначительные колебания популяций песца наблюдаются лишь в северных и северо-восточных районах острова, вызванные циклической динамикой численности тундряной куропатки (*Lagopus mutus*) (Hersteinsson, 1984).

Сравнение большого числа популяций песца позволило установить, что животные из нестабильных по кормовым ресурсам районов имеют большее число плацентарных пятен в рогах матки у самок и характеризуются лучшей жизнеспособностью щенков, в то время как ни в одном из многочисленных наблюдений потомства «нелеммингового ареала» число детенышей не превышало 10–12 (Tannerfeldt, Angerbjörn, 1998). В приуральской тундре среднее число щенков в выводке песца 6, максимум 19 (Насимович, Исаков, 1985).

Заключение

В 1946 г. Н.И. Калабухов высказал гипотезу, согласно которой все разнообразные приспособительные реакции животных на воздействие среды сводятся прежде всего к поддержанию энергетического баланса организма.

В частности, повышение уровня таких форм продуктивности пушных зверей, как плодовитость, должно сопровождаться значительными физиологическими изменениями, в частности увеличением теплопродукции. Это предъясняет повышенные требования к терморегуляции, так как пушные животные в зверохозяйствах, как правило, не изолированы от воздействия высоких и низких температур.

То есть приняв за основную характеристику приспособленности животного его энергетический баланс, можно провести связь между уровнем кормообеспеченности самок песцов, температурой окружающей среды и индиви-

дуальными особенностями организма на изменчивость плодовитости. Например, одной из адаптаций песцов к неустойчивой кормовой базе можно считать их способность к накоплению жировых запасов.

Таким образом, в ходе проведенной работы подтверждаются данные зарубежных исследователей о том, что ограниченность или стабильность кормовых ресурсов определяет межпопуляционные различия по величине среднего размера помета. Причем этот показатель в процессе микроэволюции проявляет себя в виде генетически закрепленной адаптации.

В свою очередь эффективность селекции во многом зависит от характера наследственной обусловленности признака, его изменчивости под влиянием внешних условий и наследуемости (Дубинин, Глембоцкий, 1967).

Плодовитость животных является одним из наиболее консервативных хозяйственно полезных признаков. Фактически установлено, что массовый отбор по плодовитости, широко применяющийся в звероводстве, дает небольшой эффект. С другой стороны, если бы плодовитость не была наследственно обусловленной, селекция на отбор племенного молодняка от наиболее продуктивных самок вряд ли дала бы реальные результаты. Достаточно сравнить средние данные по плодовитости за 1979–1987 и 1998–2008 гг. (табл. 1 и 2).

В природе пушные звери имеют большое число географических разновидностей, отличающихся по размеру тела, качеству и окраске опушения, плодовитости. Уже в первые годы разведения пушных зверей на фермах большое распространение получило скрещивание различных географических типов с целью сочетания более крупных размеров или высокой плодовитости одного типа с хорошими качествами меха другого.

Поэтому при разведении на зверофермах серебристых и вуалевых песцов необходимо учитывать особенности их эколого-географического происхождения.

Литература

- Афанасьев В.А. Норвежский голубой песец // Кролиководство и звероводство. 1960. № 5. С. 42–43.
Афанасьев В.А., Перельдик Н.Ш. Клеточное пушное звероводство. М.: Колос, 1966. 399 с.

- Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций и ее динамика. М.: Наука, 1984. 232 с.
- Дивеева Г.М., Новикова Г.Г., Шелина Н.П., Владимирова Н.В. Зависимость между живым весом и развитием признаков опушения у вуалевых песцов // Науч. тр. НИИПЗК. 1977. Т. XVI. С. 149–151.
- Дивеева Г.М., Яковенко А.В., Новикова Т.Г. и др. Генетика зональности окраски подпуши вуалевых песцов // Науч. тр. НИИПЗК. 1974. Т. XIII. С. 44–49.
- Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция. М.: Наука, 1967. 487 с.
- Ильина Е.Д. Звероводство. М.: Сельхозиздат, 1963. 423 с.
- Ильина Е.Д. Звероводство. М.: Колос, 1975. 288 с.
- Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1969. 279 с.
- Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1983. 280 с.
- Ильина Е.Д., Соболев А.Д. Звероводство. М.: Агропромиздат, 1990. 272 с.
- Инструкция по бонитировке пушных зверей. М.: МСХ РСФСР, 1976.
- Каштанов С.Н., Кирилушкин К.И. Салтыковский серебристый песец // Кролиководство и звероводство. 1999. № 4 С. 14–15.
- Колдаева Е.М. Селекционное достижение – раисинский серебристый песец // Кролиководство и звероводство. 1999. № 2. С. 7–8.
- Колосов А.М., Лавров И.П., Наумов С.П. Биология промысловых зверей СССР. М.: Высш. шк., 1961. 378 с.
- Кузнецов Г.А., Погодин М.С., Шурмухина Е.Т. О результатах скрещивания норвежских песцов с местными // Кролиководство и звероводство. 1959. № 4. С. 33–39.
- Лунд А. Расы пушных зверей, принадлежащих к различным родам // Руководство по разведению животных. Т. III. Породы. Книга вторая. Породы свиней, овец, коз, птицы, кроликов и пушных зверей. М.: Колос, 1965. С. 377–393.
- Милованов Л.В. Клеточный голубой песец // Кролиководство и звероводство. 2001. № 2. С. 15–18.
- Насимович А.А., Исаков Ю.А. Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука, 1985. 160 с.
- Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2004 г. М., 2004. Вып. 6. 27 с.
- Сергеев Е.Г., Федорова О.И., Кузнецов Г.А. Качество стада и генофондов пушных зверей в хозяйствах Московской области в 1997–1998 гг. М., 1999. Вып. 2. 44 с.
- Сергеев Е.Г., Федорова О.И., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2000 г. М., 2000. Вып. 2. 27 с.
- Сергеев Е.Г., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2001 г. М., 2001. Вып. 3. 14 с.
- Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2002 г. М., 2002. Вып. 4. 27 с.
- Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2003 г. М., 2003. Вып. 5. 26 с.
- Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2005 г. М., 2005. Вып. 7. 36 с.
- Сергеев Е.Г., Конкина В.В., Балаш С.Л. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2006 г. М., 2006. Вып. 8. 42 с.
- Сидоров Н.А. Кольский зверосовхоз – участник ВСХВ // Кролиководство и звероводство. 1939. № 9. С. 7–9.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск: Вышэйш. шк., 1974. 448 с.
- Рокицкий П.Ф. Селекция сельскохозяйственных животных и наследуемость признаков // Вопросы генетики и селекции. Минск: Вышэйш. шк., 1964.
- Формозов А.Н. Колебание численности промысловых животных. М.; Л.: КОИЗ, 1935. 108 с.
- Хронопуро Н.П., Шелина Н.П. Современное состояние песцеводства // Науч. тр. НИИПЗК. 1971. Т. X. С. 5–21.
- Angerbjörn A., Arvidson B., Norén E., Strömberg L. The effect of winter food on the reproduction in the arctic fox, *Alopex lagopus*: a field experiment // J. Anim. Ecol. 1991. V. 60. Issue 2. P. 705–714.
- Angerbjörn A., Tannerfeldt M., Bjärvall A. *et al.* Dynamics of the arctic fox population in Sweden // Ann. Zool. Fenn. 1995. V. 32. № 1. P. 55–68.
- Braestrup F.W. A study on the arctic fox in Greenland, immigrations, fluctuations in numbers based mainly on trading statistics // Meddelelser om Grønland. 1941. Bd. 131. S. 1–101.
- Dathe H., Schöps P. Pelztieratlas. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1986. 324 s.
- Eberhardt L.E., Hanson W.C. Long distance movements of arctic foxes tagged in Northern Alaska // Canad. Field-Nat. 1978. V. 92. P. 386–389.
- Garrott R.A., Eberhardt L.E. Arctic fox // Wild furbearer management and conservation in North America / Eds M. Novak, J.A. Baker, M.E. Obbard, B. Malloch. Toronto: Ontario Trappers Association, 1987. P. 394–406.
- Geffen E., Gittleman J.L., Luh H.K. *et al.* Size, life-history traits, and social organization in the canidae: a reevaluation // Amer. Nat. 1996. V. 147. № 1. P. 140–160.

- Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // *Oecologia*. 1985. V. 67. № 3. P. 394–402.
- Hersteinsson P., Macdonald D.W. Some comparisons between red and arctic foxes, *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*, as revealed by radiotracking // *Symp. of the Zool. Soc. London*. 1982. V. 49. P. 259–289.
- Hersteinsson P. The behavioural ecology of the arctic fox (*Alopex lagopus*) in Iceland. PhD thesis. University of Oxford. Oxford. Great Britain, 1984. 286 p.
- Hersteinsson P., Angersbjörn A., Frafjord K., Kaikusalo A. The arctic fox in Fennoscandia and Iceland: management problems // *Biol. Conservation*. 1989. V. 49. № 1. P. 67–81.
- Hersteinsson P., Macdonald D.W. Diet of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Iceland // *J. of Zool.* 1996. V. 240. P. 457–474.
- Ims R.A., Fuglei E. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change // *Bio-Science*. 2005. V. 55. № 4. P. 311–322.
- Lindström E. Reproductive effort in the red fox, *Vulpes vulpes*, and future supply of a fluctuating prey // *Oikos*. 1988. V. 52. № 1. P. 115–119.
- Macpherson A.H. The dynamics of Canadian arctic fox populations // *Canad. Wildlife Serv. Rep. Ser.* 1969. Ser. № 8. P. 1–52.
- Nes N., Einarsson E.J., Lohi O., Jørgensen G. Beautiful Fur Animals – and their Colour Genetics. Hillerød: Scientifur, 1988. 270 p.
- Prestrud P. Food habits and observations of the hunting behaviour of arctic foxes, *Alopex lagopus*, in Svalbard // *Canad. Field-Nat.* 1992. V. 106. P. 225–236.
- Southwood T.R.E. Habitat, the templet for ecological strategies? // *J. Anim. Ecol.* 1977. V. 46. P. 337–365.
- Stenseth N.C., Ims R.A. Population dynamics of lemmings: temporal and spatial variation – an introduction // *The Biology of Lemmings*. London: Acad. Press, 1993. P. 61–96.
- Strand O., Linnell J.D.C., Krogstad S., Landa A. Dietary and reproductive responses of arctic foxes to changes in small rodent abundance // *Arctic*. 1999. V. 52. № 3. P. 272–278.
- Tannerfeldt M., Angerbjörn A. Fluctuating resources and the evolution of litter size in the arctic fox // *Oikos*. 1998. V. 83. № 3. P. 545–559.

**ENVIRONMENTAL CONDITIONS (FOOD SUPPLY)
AND INHERITANCE OF REPRODUCTIVE SUCCESS IN THE BLUE FOX
(*ALOPEX LAGOPUS* LINNAEUS, 1758)**

S.V. Beketov, E.G. Sergeev

V.A. Afanasyev Institute of Fur-Bearing Animals and Rabbits, Russian Academy
of Agricultural Sciences, Moscow, Russia, e-mail: serkhan@front.ru;

Summary

The origin of two major domestic breeds of blue fox (*Tundra blue fox* and *Nordic blue fox*) is considered. Interbreed differences in polar fox fertility are compared with regard to the ecological fitness and fodder adaptation of ancestral forms. Attention is focused on the necessity to take into account the energy demand of particular fur-bearing animal breeds kept at fur farms.

Key words: fertility, *Tundra blue fox*, *Nordic blue fox*.

РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA* LINNAEUS, 1758): АНАЛИЗ НАСЛЕДУЕМОСТИ РАЗМЕРОВ ПРИПЛОДА В ПРОМЫШЛЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Г.Р. Свищёва¹, С.Н. Каштанов²

¹ Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: gulsvi@mail.ru;

² Учреждение Российской академии наук Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия, e-mail: snkashtanov@mail.ru

Для оценки генетического базиса репродуктивной стратегии вида соболь (*Martes zibellina*) выполнен комплексный сегрегационный анализ количественного признака «среднего размера помета у самок». Материалом служили информация о структуре родословной и данные о размере помета самок. Статистический анализ показал, что анализируемый признак, определяющий плодовитость самок за репродуктивный период, распределен нормально. Для анализа использована смешанная модель наследования, предполагающая, что изучаемый признак находился под контролем майоргена, полигена и случайных факторов. Проведенный анализ показал, что признак генетически детерминирован, и его наследование может быть описано майоргенной моделью наследования признака. Для выявления факторов, влияющих на проявление анализируемого признака, выполнен дисперсионный анализ и установлено, что на средний размер помета самок значимо влияют такие селекционные показатели, как порядковый номер помета, длина репродуктивного периода, скороспелость и смена самца. Влияние года щенения и пропустования было незначимым.

Ключевые слова: размер помета, клеточные популяции, сегрегационный анализ, количественные признаки, модели наследования признака.

Введение

Соболь (*Martes zibellina*) – самый ценный вид клеточного пушного звероводства. Меха продукция, получаемая при разведении этого вида, является наиболее востребованной на международном рынке. Изучение генетического базиса его репродуктивной стратегии даст подходы к успешному клеточному разведению соболя.

Промышленная domestикация соболя началась сравнительно недавно, поэтому животные клеточного разведения мало чем отличаются от своих диких предков по репродуктивной стратегии, о чем свидетельствует тот факт, что средние репродуктивные показатели для природных и совхозных популяций в целом существенно не различаются (Бондаренко, 2004).

У пушных зверей клеточного разведения, как и у их предков, отмечается сезонность их

основных жизненных процессов, в том числе и размножения. Факторы внешней среды (свет, питание, температура и т. д.) имеют огромное значение в регулировании биологических ритмов в организме: они воздействуют на пушных зверей как мощные раздражители, изменяя активность гипофиза, и как следствие, влияют на обменные процессы в организме зверей и половой цикл.

Репродуктивная стратегия соболей значительно отличается от таковой у большинства хищников. У соболя в условиях клеточного разведения размер помета как один из важнейших признаков репродуктивности составляет 1–9 щенков, в среднем по совхозной популяции около 3 щенков на самку. Самки наиболее плодовиты в возрасте 5–8 лет и достаточно стабильно щенятся до 12–14 лет. В противовес такому продолжительному репродуктивному периоду для соболя характерна генетически обуслов-

ленная поздняя половозрелость, большая часть молодняка соболя становятся половозрелыми на второй, третий и даже четвертый год жизни. Отличительной особенностью протекания беременности у соболей является чрезвычайно медленное развитие зародыша на начальных стадиях: эмбрионы свободно плавают в рогах матки, не прикрепляясь к стенкам. Латентный период длится 7 месяцев, а активного развития – около 1,5 месяца.

Хотя средние репродуктивные показатели для природных и промышленных популяций отличаются незначительно, воспроизводительная способность молодых самок соболей в условиях клеточного разведения более низкая. В природе почти все самки старше 1 года половозрелые, и в среднем 60 % из них уже оплодотворены. В условиях клеточного разведения на специализированных зверофермах в 15–16-месячном возрасте спаривается в среднем только 25 % самок, причем около 80 % из них остаются пустыми, и реально дают приплод 8–10 % двухлетних самок. Даже из трехлетних самок щенятся всего лишь 55–70 % (Бекетов, Каштанов, 2002а, б). Это связано с тем, что при клеточном разведении у многих молодых самок в период гона фолликулы недоразвиты, возможно, из-за медленной адаптации молодняка к клеточным условиям.

Для понимания эволюции и разнообразия репродуктивной стратегии соболя необходим статистический анализ наследования размера помета у этого вида. Однако проводить такой анализ на природных популяциях, находящихся под сильным воздействием внешней среды, сложно, поскольку установление родительского происхождения особей для генетического анализа затруднительно. Эти проблемы могут быть разрешены, если для анализа брать животных из совхозной популяции с контролируруемыми внешними условиями (Bacigalupe *et al.*, 2004; Carter *et al.*, 2004; Nespolo *et al.*, 2005).

В настоящей работе мы выполнили комплексный сегрегационный анализ размеров помета в больших родословных соболей из совхозных популяций. Такие исследования уже продемонстрировали эффективность такого анализа при изучении количественных и качественных признаков млекопитающих (Janss *et al.*, 1997; Aulchenko *et al.*, 1998, 2002; Axenovich *et al.*,

2004; Mäki *et al.*, 2004). Выполненный нами анализ дал возможность выявить генетическую детерминированность, проверить вклад майоргена в контроль и предложить модель наследования изучаемого количественного признака.

Материалы и методы

Материалом для анализа наследования репродуктивных показателей служили данные по размножению соболей, зафиксированные в племенных книгах соболеводческих звероферм Московской области. На основе специально разработанного пакета прикладных программ была восстановлена структура родословных соболей и построено распределение изучаемого количественного признака «средний размер помета самок».

Для анализа использовались данные по животным, объединенные в одну большую родословную, охватывающую период щенения с 1994 по 2006 гг. и содержащую многократные скрещивания и многочисленные петли, некоторые из которых были инбредны. Средний коэффициент межродственного скрещивания в совхозной популяции был низок ($F = 0,0021$). Характеристики, описывающие эту родословную, представлены в табл. 1.

Таблица 1
Общая характеристика родословной

Характеристики	Родословная
Общая численность	5141
Половое соотношение (самцы/самки)	0,54
Число поколений	10
Число основателей	468
Число пар измеренных скрещиваний	1457
Число самцов, участвовавших в измеренных скрещиваниях	140
Число самок, участвовавших в измеренных скрещиваниях	267
Максимальное число самцов на одну самку	13
Максимальное число самок на одного самца	35
Среднее количество пометов на одну самку	5,46

Модель наследования анализируемого количественного признака, проявляющегося на уровне целого организма (Ott, 1991), устанавливается с помощью комплексного сегрегационного анализа (Тихомирова, 1990; Jarvik, 1998). В основе статистических методов, используемых для проверки гипотез о наследственной передаче и оценки параметров моделей, лежит принцип максимального правдоподобия. Для того чтобы сравнить достоверность гипотез, сначала формируется нулевая модель отсутствия генетической передачи признака (т. е. предполагается, что признак детерминируется влиянием только средовых факторов).

Теоретические основы сегрегационного анализа были описаны в работах Elston, Stewart (1971), Elston с соавт. (1978), в которых разработана генетико-математическая модель, применяемая для сегрегационного анализа признаков по выборкам родословных. Модель описывает наследование признака с помощью трех вероятностных законов (распределений): априорное распределение частот генотипов в популяции, правило построения фенотипа на основе генотипа особи и правило наследования генов, формализованное как вероятность того, что у родителей с генотипами G_m и G_f будет потомок с генотипом G . Функция распределения в терминах этих правил выглядит как:

$$LH = \sum_{G_1} \dots \sum_{G_N} \prod_i \Pr(G_i) \Pr(x_i | G_i) \prod_k \Pr(G_k | G_{km} G_{kf}) \Pr(x_k | G_k), \quad (1)$$

где N – численность родословной, x_m – анализируемый количественный признак ($m = 1, N$), а индексами i и k обозначены особи, являющиеся родоначальниками и имеющие родителей в данной родословной соответственно.

Для описания формирования признака использована смешанная модель (Morton, MacLean, 1974), предполагающая, что значение признака детерминируется действием трех независимых компонент: майоргена g , полигена G и внешней среды e . Использование майоргенной модели как одного из вариантов смешанной модели значительно упрощает вычисление функции правдоподобия. Эта модель предполагает, что разнообразие признака в родословной обусловлено майоргенной компонентой, оно позволяет использовать матожидание эффекта полигенотипа вместо его точного значения. Зна-

чение количественного признака описывается выражением:

$$x = \mu_g + G + e,$$

где μ_g – эффект, обусловленный майоргеном g , G – эффект, обусловленный большим числом аддитивных генетических факторов – полигеном, e – эффект внешней среды. При смешанной модели распределения для майоргенной и полигенной компонент задаются отдельно.

Майоргенная компонента. При равновесии Харди–Вайнберга частоты генотипов $\Pr(g_i)$ (1) в популяции определяются частотами соответствующих аллелей. Предполагая, что майорген является аутосомным и диаллельным, получаем:

$$\begin{aligned} \Pr(g_i) &= q^2 \text{ для } g_i = AA, \\ \Pr(g_i) &= 2q(1-q) \text{ для } g_i = Aa, \\ \Pr(g_i) &= (1-q)^2 \text{ для } g_i = aa. \end{aligned}$$

Распределение вероятностей $\Pr(g_i | g_{im} g_{if})$ (1) описывается через переходные вероятности $\tau_g = p(A|g)$, т. е. вероятности передачи аллеля A от родителя с генотипом g потомку:

$$\begin{aligned} \Pr(g_i | g_{im} g_{if}) &= \tau_m \tau_f \text{ для } g_i = AA \\ \Pr(g_i | g_{im} g_{if}) &= \tau_m(1 - \tau_f) + (1 - \tau_m)\tau_f \text{ для } g_i = Aa \\ \Pr(g_i | g_{im} g_{if}) &= (1 - \tau_m)(1 - \tau_f) \text{ для } g_i = aa. \end{aligned}$$

Полигенная компонента. Популяционная частота для k вносящих вклад аллелей задается биномиальным распределением $\binom{2s}{k} (1/2)^{2s}$, если предположить, что полиген состоит из конечного числа s несцепленных диаллельных генов и для каждого такого гена только один аллель вносит вклад в признак (Lange, 1997). Тогда вероятность того, что потомок от родителей с генотипами i и j будет иметь k вносящих вклад аллелей, равна

$$\tau_{i \times j \rightarrow k} = \sum_{m = \max\{0, k-j\}}^{\min\{i, k\}} \tau_{i \rightarrow m} \tau_{j \rightarrow k-m},$$

$$\text{где } \tau_{p \rightarrow l} = \frac{\binom{p}{l} \binom{2s-p}{s-l}}{\binom{2s}{s}}.$$

Функция пенетрантности, служащая для задания правила формирования признака у особей с фиксированным генотипом, описывается плотностью нормального распределения в точке x :

$$\Pr(x|g, G) = \varphi_x(\mu_g + G, \sigma^2),$$

где σ^2 – дисперсия, обусловленная майоргенным, полигенным и средовым эффектами.

Накладывая различные ограничения на модельные параметры, получаем различные модели наследования. Спорадическая модель подразумевает отсутствие какого-либо генетического фактора в контроле признака, майоргенная и полигенная модели – господствующее влияние майоргенного и полигенного факторов соответственно.

Точный и быстрый подсчет функции правдоподобия возможен только для родословных без петель (Thompson *et al.*, 1993). Для родословных со множественными петлями применяются приближенные методы с предварительным разрыванием петель в результате дублирования некоторых особей (Stricker *et al.*, 1995; Wang *et al.*, 1996).

Мы использовали программные пакеты MAN_QTL для комплексного сегрегационного анализа количественных признаков для смешанной модели наследования и LOOP_EDGE для разрыва петель (<http://mga.bionet.nsc.ru>).

Результаты и обсуждение

Статистический анализ. За величину анализируемого признака брали «среднее значение размера помета» у самок за весь их репродуктивный период как характеристику плодовитости самок. Статистические характеристики этого признака представлены в табл. 2.

Статистический анализ показал, что распределение признака в выборке родословной значимо не отличается от нормального. На рис. 1 представлена гистограмма распределения признака «средний размер помета самок» за их репродуктивный период.

Нормальность распределения признака проверена с помощью критериев Шапиро–Уилка и Колмогорова–Смирнова. Гипотеза о нормаль-

ности распределения признака не была отвергнута, поскольку p -значение больше уровня значимости, 0,05. Для выявления факторов, влияющих на проявление анализируемого признака, был проведен однофакторный дисперсионный анализ. Анализ показал, что порядковый номер помета значимо влияет на распределение признака (F -ratio = 6,631, $p = 0,000$), поскольку самки соболей в возрасте до трех лет, как правило, остаются пустыми (что, возможно, связано с низким уровнем овуляции у молодых самок). На рис. 2 показано распределение признака «средний размер помета самок» в зависимости от порядкового номера щенения самок.

Как и следовало ожидать, средний размер помета самок плавно повышается в начале периода щенения самок, стабилизируется в

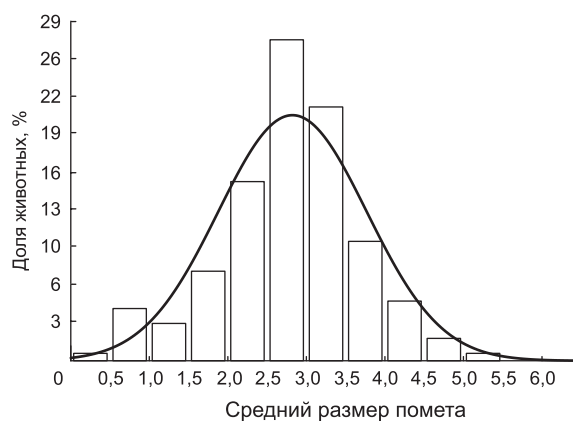


Рис. 1. Распределение признака «средний размер помета самок» за репродуктивный период.

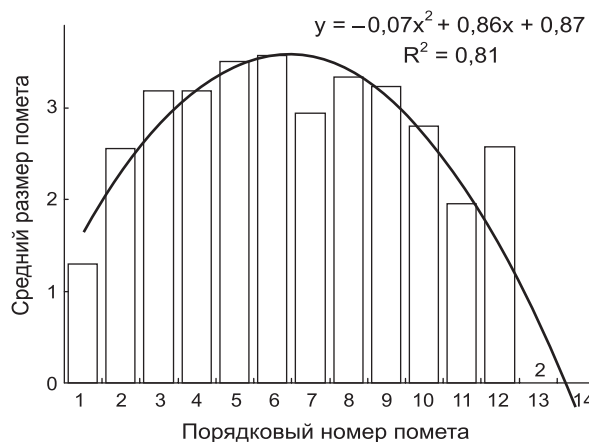


Рис. 2. Распределение признака «средний размер помета самок» в зависимости от порядкового номера щенения.

Таблица 2

Статистические характеристики родословной

Характеристики признака	Родословная
Среднее значение, X_{cp}	2,403
Максимальное значение, X_{max}	5,33
Минимальное значение, X_{min}	0
Стандартное отклонение, SD	1,347
медиана	2,667

середине и плавно снижается в конце щенения. Повышение среднего размера помета на 12-м году репродуктивного периода объясняется тем, что группа самок, щенившихся более 10 раз, малочисленна из-за жесткого отбора по анализируемому признаку.

Зависимость распределения от года щенения самок была незначимой ($F\text{-ratio} = 0,07, p = 0,63$). Как видно из рис. 3, в первые годы формирования выборки средний размер помета у самок был небольшой, затем он начинает возрастать и далее наблюдается стабилизация. Это говорит о том, что совхозные соболя находились в стабильных условиях разведения, кормления и содержания.

Для выявления влияния самки на проявление признака провели однофакторный дисперсионный анализ (с помощью приложения ANOVA пакета программ SYSTAT), который показал значимость материнского эффекта ($F\text{-ratio} = 3,04, p = 0,000$). Этот эффект оценивался как отношение внутригрупповой дисперсии признака к межгрупповой дисперсии. Полученный коэффициент корреляции между значениями признака у пар «мать–дочь», равный 0,065, оказался также значимым, что указывает на семейную агрегацию признака в изученной популяции соболя.

Для оценки вклада генетической дисперсии в общую дисперсию признака был вычислен коэффициент наследуемости, равный удвоенному произведению коэффициента корреляции между размерами помета в парах «мать–дочь». Мы получили $h^2 = 0,17$, подтверждая, что плодовитость является признаком с низкой наследуемостью.

Было также изучено влияние таких селекционных факторов, как пропустование

(отсутствие приплода в предыдущий год) и смены партнера-самца на «средний размер помета самок». Было выявлено, что влияние пропустования самок на анализируемый признак на следующий после пропустования год незначительно ($F\text{-ratio} = 1,19, p = 0,331$). Возможно, это связано с тем, что только 5 % самок из совхозной популяции имели пропустования за репродуктивный период. Отметим, что мы не учитывали животных, которые имели пропустования в начале и в конце репродуктивного периода. Эффект смены самца оказался значимым. Для сравнения брали две группы самок. Первая группа самок (контрольная) не меняла самца за весь репродуктивный период, доля таких самок в популяции составила 40 %. Вторая группа (опытная) меняла самца хотя бы один раз (около 60 % самок в популяции). Средний размер помета самок из первой группы (3,07) значимо больше, чем из второй (2,51) ($F\text{-ratio} = 4,764, p = 0,000$). Это связано с тем, что смена самца вызвана снижением плодовитости самки после нескольких лет «удачного» спаривания с первым самцом. Средний репродуктивный возраст самки при смене самца варьирует от 3 до 6 лет. Сравнение «среднего размера помета» у самок во второй группе до и после смены самца показало, что «средний размер помета» (1,97) у самок до смены самца значимо меньше среднего размера помета (2,60) после смены самца ($F\text{-ratio} = 2,764, p = 0,170$), что говорит об эффективности этого селекционного приема.

Сегрегационный анализ. Сегрегационный анализ среднего значения признака «размер помета самок» из анализируемой родословной, имеющей нормальное распределение признака, показал, что признак генетически детерминирован, поскольку при тестировании гипотезы, предполагающие, что наследование признака описывается смешанной или спорадической моделями, достоверно различаются. Кроме того, майоргенная компонента вносит более значимый вклад в формирование признака, поскольку исключение ее из анализа значительно уменьшает значение функции правдоподобия в отличие от полигенной компоненты (табл. 3).

Отметим, что при тестировании менделевской сегрегации генов неограниченная модель достоверно отличается от средовой и менделев-

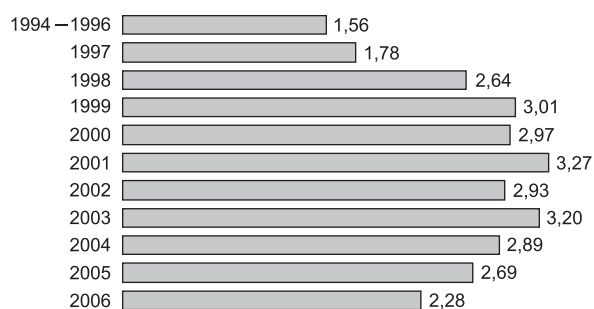


Рис. 3. Распределение признака «средний размер помета» у самок по годам щенения.

ской моделей. Это значит, что можно говорить об эффекте майоргена, но его наследование не согласуется с менделевской сегрегацией, вероятно, из-за влияния жесткого направленного отбора как по показателям воспроизводства, так и другим хозяйственно полезным признакам.

Таблица 3
Сегрегационный анализ среднего размера помета самок

Параметры	Модели			
	Смешанная	Спорадическая	Майоргенная	Полигенная
q	0,62	—	0,62	—
μ_{AA}	7,10	6,69	7,48	6,33
μ_{Aa}	6,18	—	6,07	—
μ_{aa}	3,32	—	3,29	—
P	0,5	—	0,00	1,11
σ^2	3,76	5,98	3,88	4,21
LH	-709,54	-768,02	-709,87	-715,43
χ^2	—	39,01	0,35	28,76
df	—	4	1	3
p	—	< 0,0005	> 0,5	< 0,0005

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (проекты № 09-04-13899-офи_ц и № 07-04-00120-а).

Литература

- Бекетов С.В., Каштанов С.Н. Статистический анализ изменчивости вторичного соотношения полов у соболя (*Martes zibellina* L.) // Генетика. 2002а. Т. 38. № 2. С. 243–250.
- Бекетов С.В., Каштанов С.Н. Русский соболь – 70 лет селекции // Природа. 2002б. № 5. С. 52–58.
- Бондаренко С.П. Содержание соболей. М.: Изд-во АСТ, 2004. 129 с.
- Каштанов С.Н., Казакова Т.И. Генетическая изменчивость соболя (*Martes zibellina* L.) по генам белков крови // Генетика. 1995. Т. 31. С. 234–238.
- Тихомирова М.М. Генетический анализ. Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. 280 с.
- Aulchenko Y.S., Araripe L.O., D'Andrea P.S. *et al.* Inheritance of litter size at birth in the Brazilian grass mouse (*Akodon cursor*, Sigmodontinae, Rodentia) // Gen. Res. 2002. V. 80. № 1. P. 55–62.
- Aulchenko Y.S., Oda S.-I., Rogatcheva M.B. *et al.* Inheritance of litter size at birth in the house musk shrew (*Suncus murinus*, Insectivora, Soricidae) // Genet. Res. 1998. V. 71. P. 65–72.
- Axenovich T.I., D'Andrea P.S., Fernandes F. *et al.* Inheritance of white head spotting in natural populations of South American water rat (*Nectomys squamipes* Rodentia: Sigmodontinae) // J. Hered. 2004. V. 95. P. 76–80.
- Bacigalupe L.D., Nespolo R.F., Bustamante D.M., Bozinovic F. The quantitative genetics of sustained energy budget in a wild mouse // Evolution. 2004. № 58. P. 421–429.
- Carter M.J., Lardies M.A., Nespolo R.F., Bozinovic F. Heritability of progeny size in a terrestrial isopod: transgenerational environmental effects on a life history trait // Heredity. 2004. V. 93. P. 455–459.
- Elston R.C., Namboodiri K.K., Spence M.A., Rainer J.D. A genetic study of schizophrenia pedigrees. II. One-locus hypotheses // Neuropsychobiology. 1978. V. 4. № 4. P. 193–206.
- Elston R.C., Stewart J. A general model for the genetic analysis of pedigree data // Hum. Hered. 1971. V. 21. № 6. P. 523–542.
- Janss L.L., Van Arendonk J.A., Brascamp E.W. Segregation analyses for presence of major genes affecting growth, backfat, and litter size in Dutch Meishan crossbreds // J. Anim. Sci. 1997. V. 75. № 11. P. 2864–2876.
- Jarvik G.P. Complex segregation analyses: uses and limitations. // Amer. J. Hum. Genet. 1998. V. 63. № 4. P. 942–946.
- Lange K. An approximate model of polygenic inheritance // Genetics. 1997. V. 147. P. 1423–1430.
- Mäki K., Janss L.L., Groen A.F. *et al.* An indication of major genes affecting hip and elbow dysplasia in four Finnish dog populations // Heredity. 2004. V. 92. № 5. P. 402–408.
- Morton N.E., MacLean C.J. Analysis of family resemblance. 3. Complex segregation of quantitative traits // Am. J. Hum. Genet. 1974. V. 26. № 4. P. 489–503.
- Nespolo R.F., Bustamante D.M., Bacigalupe L.D., Bozinovic F. Quantitative genetics of bioenergetics and growth-related traits in the wild mammal // Phyllotis darwini. Evol. 2005. V. 59. № 8. P. 1829–1837.
- Ott J. Analysis of Human Genetic Linkage. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 1991.
- Stricker C., Fernando R.L., Elston R.C. Linkage analysis with an alternative formulation for the mixed model of inheritance: the finite polygenic mixed model // Genetics. 1995. V. 141. P. 1651–1656.
- Thompson E.A., Lin S., Olshen A.B., Wijsman E.M. Monte Carlo analysis on a large pedigree // Genet. Epidemiol. 1993. V. 10. P. 677–682.
- Wang T., Fernando R.L., Stricker C., Elston R.C. An approximation to the likelihood for a pedigree with loops // Theor. Appl. Genet. 1996. V. 93. P. 1299–1309.

**REPRODUCTIVE STRATEGY OF THE SABLE
(*MARTES ZIBELLINA* LINNAEUS 1758): ANALYSIS OF LITTER SIZE
INHERITANCE IN FARM-BRED POPULATIONS**

G.R. Svischeva¹, S.N. Kashtanov²

¹ Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, Russia, e-mail: gulsvi@mail.ru;

² N.I. Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia,
e-mail: snkashtanov@mail.ru

Summary

To estimate the genetic base of the reproductive strategy of the sable species *Martes zibellina*, complex segregation analysis of the quantitative trait *average litter size* has been performed. We invoked data on the structure of a pedigree and on litter size. Statistical analysis showed the normal distribution of the trait defining female fertility in the reproductive period. The mixed model of trait inheritance, which assumed that the trait was controlled by a major gene, a polygene, and random factors, was considered. It was found that the trait was genetically determined and its inheritance could be described by the major-gene model of trait inheritance. To reveal factors affecting manifestation of the trait, variance analysis was carried out. It showed that the average litter size of females was influenced significantly by the litter serial number, duration of the reproductive period, precocity, and male replacement. In contrast, the influence of whelping year and the barren state of females in the middle of the reproductive period was insignificant.

Key words: litter size, farm-bred population, segregation analysis, quantitative trait, models of trait inheritance.

ВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ СУРКОВ (*MARMOTA BOBAK MÜLLER, 1776* И *MARMOTA CAMTSCHATICA PALLAS, 1811*) К УСЛОВИЯМ ПРОМЫШЛЕННОЙ ДОМЕСТИКАЦИИ

И.А. Плотников

Государственное научное учреждение Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова Россельхозакадемии, Киров, Россия, e-mail: bio.vniioz@mail.ru

Установлена повышенная приспособляемость *черношапочных* сурков к неблагоприятным микроклиматическим условиям. *Черношапочные* сурки обладают способностью более интенсивно увеличивать массу тела за короткий промежуток времени и более экономно снижать ее в период спячки в сравнении со степными сурками. Коэффициенты переваримости протеина и жира у *черношапочных* сурков достоверно выше. *Степные* сурки достоверно лучше переваривают клетчатку.

Ключевые слова: доместикация, *степной* сурок, *черношапочный* сурок, адаптация, условия содержания, обмен веществ, переваримость корма.

Введение

С 1886 г. на Аляске 2 февраля отмечается День сурка. В этот день по поведению сурка определяется продолжительность зимы. В России в городе Ангарске сурку установлен памятник.

Видовое название сурка – *Marmota Blumenbach, 1779*. Относится к отряду грызуны (Rodentia), семейству беличьи (Sciuridae), роду сурки (*Marmota*), распространен в степной и лесостепной зонах на равнинах, а также во многих горных районах Евразии и Северной Америки. В Евразии обитает 8 видов сурков. Изучались два вида сурков, наиболее удаленных по ареалам в Евразии: *степной* (*Marmota bobak Müller, 1776*) и *черношапочный* (*Marmota camtschatica Pallas, 1811*).

Современный ареал *степного* сурка располагается в степной зоне; лишь кое-где он проникает в лесостепь. Однако и в лесостепи он живет на остепненных участках или по южным склонам оврагов. В полупустыне его мало ввиду быстрого выгорания там растительности. Ареал *черношапочного* сурка расположен в

зоне многолетней мерзлоты, сильных морозов и короткого лета (Бибиков, 1989).

Сурки – самые крупные после бобров грызуны Палеарктики. Их внешний вид, анатомическое строение и поведение отражают приспособленность к норному образу жизни. Форма тела сурков обтекаемая, оно гибкое, зверь способен протискиваться в узкие щели и ходы.

Разные виды сурков имеют существенные отличия. Изучаемый нами *степной* сурок имеет в диплоидном наборе ($2n$) 38 хромосом, а число плеч хромосом (NF) составляет 70. У *черношапочного* сурка $2n = 40$, NF = 68 (Воронцов, Ляпунова, 1970). Имеются видовые различия в размерах и отдельных биологических особенностях сурков. Европейский подвид *степного* сурка – самый крупный представитель рода сурков (максимальная масса среди отловленных составила 10,3 кг) (Машкин, 1997). *Черношапочные* сурки по размерам меньше *степных*. Сурки *камчатского* подвида отличаются наибольшими размерами и массой среди других популяций *черношапочных* сурков. Во второй половине августа–начале сентября длина тела их варьирует от 42,5 до 54 см (49,8 см), а масса – от 3,4 до 5,4 кг (4,55 кг) (Капитонов, 1978).

От сурков получают шкурку, идущую на изготовление головных уборов и шуб, пищевое мясо и целебный жир. Вся продукция пользуется устойчивым спросом. Сурки 5–8 месяцев в году находятся в спячке, не требуют заготовки кормов на зиму и какого-либо ухода в это время. Основу питания составляет растительный корм.

Находит применение в лечебных целях и желчь сурков (Машкин, 1997). Резцы сурка, оправленные в серебро, используют как украшение (Hofer, 1979). Шкурка *черношапочного* сурка, имеющая площадь 12–17 дм², по своим качествам выше, чем у сурков других видов. Мясо сурка вкусное и в большинстве мест употребляется в пищу. Тушка *черношапочного* сурка без головы, хвоста, внутренних органов и жира имеет массу 1,5–2 кг (Капитонов, 1963), а у степного вида доходит до 3 кг (Машкин, 1997).

Все это создает перспективу разведения сурков в условиях клеточного содержания, и в 1989 г. на основе особей, отловленных в Ростовской области, в зверосовхозе «Пушкинский» была создана популяция *степного* сурка (*Marmota bobak*) (Федосеева, 2004).

И все же для создания технологии промышленного сурководства необходимо расширение и углубление знаний специфических особенностей биологии этих зверей, решение вопросов адаптации к кормам, эволюционно несвойственным для сурков в естественной среде обитания (Машкин, 1983; Сыроечковский и др., 1989). Отсюда были поставлены следующие цели и задачи исследования:

1. Изучить видовые и индивидуальные особенности адаптации диких *степных* и *черношапочных* сурков в условиях промышленной domestikации;
2. Исследовать видовые, возрастные и сезонные особенности усвояемости эволюционно несвойственных кормов;
3. Исследовать особенности зимней спячки сурков в условиях промышленной domestikации.

Материалы и методы

Объекты исследований – сурки *степные* европейского подвида (*Marmota bobak bobak* Muller, 1776) и сурки *черношапочные* камчатского подвида (*Marmota camtschatica camtschatica*

Pallas, 1811) (рис. 1–3). Основные исследования проводили в лабораториях и на биологической станции ГНУ ВНИИОЗ Россельхозакадемии.

Биологическая станция ГНУ ВНИИОЗ, куда



Рис. 1. Сурок *черношапочный* в условиях дикой природы.



Рис. 2. Сурок *степной* в условиях дикой природы.



Рис. 3. Сурок *степной* в условиях клеточного содержания (фото М.В. Плугиной).

было завезено 280 степных сурков из Азнакаевского района республики Татарстан и 20 черношапочных сурков из Камчатской области, расположена в 15 км от г. Кирова (58°36' с. ш.). В этом регионе в прошлом не установлено обитание сурков. По данным С.В. Кирикова (1980), самое северное местонахождение степного сурка, известное в историческое время, отмечалось в окрестностях г. Красноуфимска (56°30' с. ш.). Ареал черношапочного сурка располагается значительно восточнее и удален на несколько тысяч километров.

При клеточном содержании обоих видов сурков испытывали разные варианты конструкций домиков и утеплительных материалов при проведении зимней спячки животных. Оценку условий содержания сурков проводили методами гигиенических исследований (Волков и др., 1986). Научно-хозяйственные опыты по кормлению проводили и анализировали в соответствии с основами опытного дела в животноводстве (Овсянников, 1976) и методическими указаниями постановки научно-хозяйственных опытов по кормлению пушных зверей (Юдин, 1973; Балакирев, Юдин, 1994). Балансовые (обменные) опыты проводили с учетом методических указаний по изучению переваримости питательных веществ корма, баланса азота и энергии у пушных зверей (Кладовщиков, Самков, 1975).

В исследованиях использовались приборы и инструменты, прошедшие метрологическую поверку. Цифровые материалы опытов обработаны методом вариационной статистики с использованием прикладных компьютерных программ.

Результаты и обсуждение

Район исследований характеризуется довольно суровыми климатическими условиями в зимний период. Проведенные нами метеорологические наблюдения показали, что средняя годовая температура воздуха в районе исследований составляла +3,3 °С. Абсолютно минимальная температура воздуха со значением -38,5 °С зафиксирована в январе (-33,1 °С в среднем за 5 лет). Относительная влажность воздуха колебалась от 67 до 89 % в среднем за все месяцы. Морозы, высокая относительная

влажность воздуха и ветра с метелями обязывают предъявлять повышенные требования к содержанию сурков в зимний период.

Видовые особенности адаптации сурков к клеточному содержанию

При групповой спячке выше шансы на благоприятный ее исход. С учетом суровых климатических условий большую часть завезенных диких сурков разместили в реконструированном четырехрядном шеде размером 7 × 68 м, ранее предназначенном для содержания нутрий. Стены этого помещения были обшиты досками и имели окна с одинарным остеклением. В шед не были предусмотрены устройства для искусственного регулирования микроклимата, но все же это сооружение смягчало перепады окружающих температур, предохраняло от атмосферных осадков и ветра. Клетки для животных (выгул из сетки и деревянный домик), приподнятые на 60 см от пола, установили по сторонам двух продольных проходов.

В адаптационный период большое значение имеет способ клеточного содержания. Как показали наши наблюдения, отловленных в природе сурков на первом этапе лучше содержать без домиков. Не имея возможности прятаться в домике, они быстрее привыкали к обслуживающему персоналу, новым кормовым условиям и потребляли больше кормов, что положительно отражалось на физиологическом состоянии и увеличении их массы.

Сурки при подготовке к спячке заносят подстилку из выгула в домик и устраивают там гнездо. При этом большое количество подстилочного материала теряется через сетчатое дно выгула. Поэтому мы стали класть подстилку непосредственно в тамбур и гнездовой отсек домика. *Степные* сурки плотно заполняли гнездовую камеру, а тамбур освобождали и лишнюю подстилку выносили в выгул. Они устраивали гнездо у самого дна домика. *Черношапочные* сурки, наоборот, плотно заполняли тамбур подстилкой и по верху ее делали ходы в гнездовую камеру. Они более тщательно измельчали подстилку в гнезде, а углы и стенки, особенно у лаза, промазывали смесью подстилки с экскрементами и остатками кормового фарша.

В качестве подстилочного материала опро-

бовали овсяную солому, упаковочную стружку, широко применяемую для других пушных зверей, сено и их смеси. Все эти материалы сурки охотно использовали для своих гнезд. На домик расходовалось 1,5–2,0 кг стружки или 2,5–3,2 кг сена и соломы. На утепление пространства между верхом домика и вставным сетчатым потолком расходовалось еще около 1 кг подстилочных материалов. Сурки зимовали группами по три особи, одиночно и парами.

Анализ снижения массы тела сурков показал, что молодняк *степных* сурков независимо от пола зверей, зимовавший по одному, снижал массу на 37,9 %. Данный показатель у сурков, зимовавших по три особи, составил 27,6 % ($p < 0,05$). Промежуточное значение получено у молодняка в парах (29,9–30,6 %). Взрослые *степные* сурки в парах снизили массу тела на 32,1 %, что больше, чем у молодняка, а взрослые одиночки – на 36,8 %.

Черношапочные сурки, зимующие парами, снизили массу на 28,5 % и лишь на 18,1 % в группах по три особи ($p < 0,05$). Взрослые *черношапочные* сурки в парах снизили массу на 22,6 %, что достоверно экономнее *степных* сурков ($p < 0,05$).

Применение разных подстилочных материалов не выявило отличий в группах зверьков. Снижение массы по группам *степных* сурков составило 29,5–31,8 %. Это говорит о том, что стружка, сено и солома примерно в равной степени подходят для утепления сурковых домиков.

Нами установлены адаптационные особенности, характерные для сурков разных видов. *Черношапочные* сурки в отличие от *степных* обладают способностью более интенсивно увеличивать массу тела за короткий промежуток времени и, что особенно важно, более экономно снижать ее в период спячки. Это может отражать более высокий адаптационный потенциал *черношапочных* сурков к суровым условиям зимовки.

Адаптация сурков к разным видам кормов

Зеленые корма поедают все сурки без исключения. Привыкание к ним не требуется. В отличие от других растительноядных зверей сурки в течение светового дня постепенно

выбирают из общей массы отдельные растения и съедают только нежные сочные части. Разнотравье в клетках быстро высыхает и уже через 5–6 часов плохо поедается. Контрольное взвешивание показало, что за сутки влажность зеленой массы растений снижается на 10–28 %. При скармливании суркам зеленой массы трав естественных сенокосов из расчета 1 кг на голову остатки к следующему дню с учетом высыхания составляли 43–0 %. В последующем остатки растений использовались животными для устройства гнезд.

Как показали проведенные опыты, потребность сурков в питательных веществах при клеточном содержании обеспечить только за счет зеленой травы невозможно. Даже при скармливании 5 кг травы из расчета на одного сурка, т. е. при кормлении травой *ad lib*, масса тела их не возрастает. Появляется большое количество остатков (до 88 %) и, следовательно, неоправданно увеличиваются затраты на кормление.

Исследования по изучению возможности использования в кормлении сурков разнообразных растительных кормов в натуральном и концентрированном виде показали, что многие виды кормов, в том числе и традиционно применяемые в кормлении растительноядных сельскохозяйственных животных, совсем не потребляются или поедаются сурками очень незначительно. К таким кормам относятся: сено, силос, сенаж, хвоя, травяная мука, ветки с листьями деревьев и кустарников, мхи и лишайники, большинство растений семейств: губоцветные, лилейные, гвоздичные, норичниковые, осоковые, лютиковые, сельдерейные, бурачниковые, молочайные, маковые, хвощовые. Низкая степень поедаемости мятликовых трав объясняется тем, что ко времени отрастания злаков до размеров, пригодных для кошени на зеленую массу, они грубеют и снижается их питательная ценность. Видимо, по этой же причине сурки оставляют нетронутыми стебли большинства травянистых растений.

Наиболее охотно с минимальным количеством остатков сурки поедали бобовые (Leguminosae) следующих родов: люцерна, вика, клевер, эспарцет, горошек; астровые (Asteraceae): род одуванчик, осот, полынь; маревые (Chenopodiaceae): род лебеда; капустные (Brassicaceae): капуста, брюква, турнепс, репа,

рапс, сурепица. Излюбленными растениями для сурков оказались подлесник европейский из семейства зонтичных и клевер луговой из бобовых.

Охотно поедали сурки корнеплоды и листья моркови, кормовой свеклы, кузику, клубни и молодые побеги топинамбура (высотой до 30–40 см), вареные клубни картофеля. Корнеплоды и клубни топинамбура явились самым хорошо поедаемым кормом для сурков после выхода их из спячки. В то время как потерявшую сочность морковь они поедали весной очень плохо. Клубни топинамбура оставляли на зиму в почве и выкапывали весной по мере потребности.

У сурков отмечены и индивидуальные отличия в поедаемости сочных кормов. Имея возможность в выборе кормов, одни особи предпочитают поесть морковь, а другие – листья капусты. Такие отличия часто наблюдались и у сурков, сидящих вместе в одной клетке.

Сурки едят и другие сочные корма и фрукты: яблоки, груши, персики, сливы, алычу, тыкву, кабачки, недозрелые початки кукурузы, но из-за их малой доступности в нашей зоне и высокой цены они не использовались в массовом кормлении.

Концентрированные корма занимают особое место в кормлении сурков при содержании их в клетках. Без концентратов сложно удовлетворить потребности сурков в питательных веществах. Наблюдаются видовые и индивидуальные различия у сурков в реакции на разные виды концентратов. Большое значение имеет и предварительная подготовка концентратов к скармливанию. *Степные* и *черношапочные* сурки практически не едят в сухом виде рассыпные комбикорма, цельные и дробленые зерна ячменя, пшеницы, ржи, овса, кукурузы, семена бобовых культур. Однако нам удалось приучить сурков поесть концентрированные корма в гранулированном виде.

Гранулированный комбикорм широко применяется в нашей стране для кормления домашних животных и растительноядных пушных зверей. Мы использовали в кормлении сурков полнорационные гранулированные комбикорма, выпускаемые для кроликов и нутрий: ПК-90, ПК-91, ПК-92. Как добавку к рациону успешно применяли комбикорма, приготовленные для лабораторных животных (рецепт 120, 121, 122), рыб (ПК-Вр или 110, 111), свиней (СК-3, СК-4

и другие). Как выяснилось в опытах с сурками, лучше и с меньшими потерями поедаются гранулы диаметром 4,85 мм. Потери корма у сурков достоверно увеличиваются ($p < 0,5$) при диаметре гранул более 10 мм.

Всех завезенных диких сурков с первого дня приучали к гранулированному комбикорму, приготовленному по рецепту ПК-90-1 для кроликов. В первый день 14 % *степных* и 44 % *черношапочных* попробовали корм из кормушек.

Отдельные зверьки в первые дни не едят гранулированный комбикорм, потому что не сразу его пробуют и не знают «вкуса». Стоит им попробовать этот необычный корм, и больше отказов не происходит. Сурков, никогда не пробовавших гранулированный комбикорм, мы успешно приучали к такому виду корма путем подсадки из другой клетки сурка, охотно поедающего гранулы. В некоторых случаях помогали полная очистка выгула от кормов и подстилки и скармливание суркам только гранулированного комбикорма.

Масса потребляемого комбикорма с каждым днем возрастала в течение длительного периода. Возможно, это является следствием постепенности перестройки пищеварения на необычный корм. Наряду с этим нами отмечены значительные видовые различия в поедаемости сурками гранулированного корма (рис. 4).

Черношапочные сурки потребляли его примерно в два раза меньше по сравнению со *степными*. К 40-му дню после начала кормления *степные* сурки потребляли 200 г, а *черношапочные* только 98 г на голову в сутки. Разница в потреблении комбикорма была достоверной ($p < 0,01$) и при пересчете на 1 кг массы тела сурков.

Зарегистрированы видовые различия в характере привыкания *степных* и *черношапочных* сурков к сухому гранулированному комбикорму. Как оказалось, *черношапочные* сурки вначале более активно поедали гранулированные корма, чем *степные*. Однако через несколько дней *степные* сурки превзошли *черношапочных* по процентному показателю числа зверей, поедающих гранулы. Отмеченные видовые различия в начальном реагировании и уровне последующего поедания гранулированных кормов *черношапочными* и *степными* сурками, по всей видимости, отра-

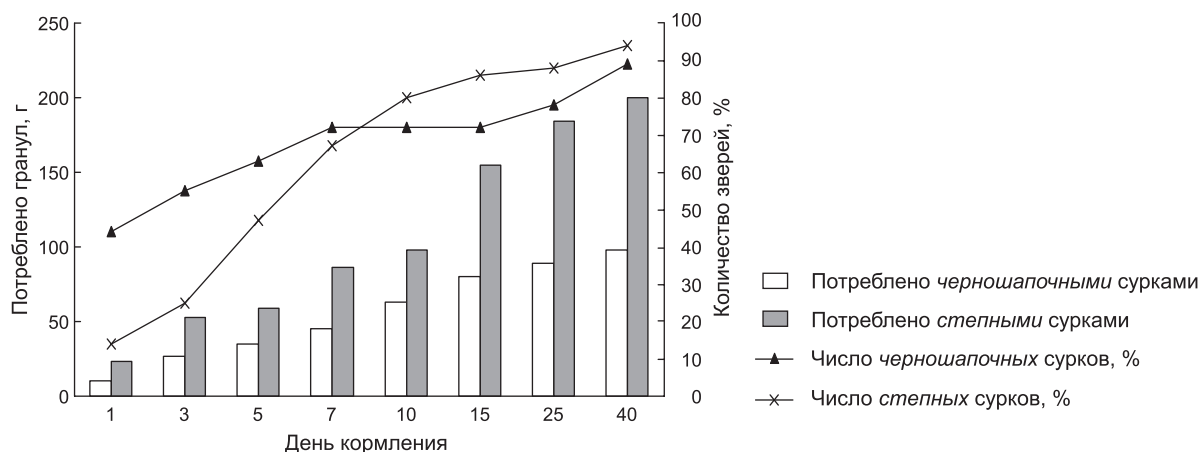


Рис. 4. Привыкание сурков к гранулированному комбикорму.

жают определенные различия пищеварительной системы и биологии питания этих видов, что необходимо учитывать при разработке промышленной технологии их кормления.

Из-за того что *черношапочные* сурки неохотно поедали гранулы, для увеличения протеиновой питательности рациона использовали мясо-рыбный фарш и другие корма животного происхождения. *Черношапочные* сурки охотно поедают кормосмесь, состоящую по массе из 50 % фарша для кормления лисиц, 25 % вареных клубней картофеля и 25 % комбикорма для кроликов (ПК-90-1). В результате такого усиленного кормления перед спячкой за один месяц молодняк *черношапочных* сурков увеличил массу на 32 %, и средняя масса тела составила 1516 ± 55 г, что вполне согласуется с показателями у молодняка в естественных условиях обитания. Максимальная средняя масса тела сеголетков в осенний период была 1687 г, а к концу марта – 1318 г, т. е. за зимовку она снизилась только на 22 %. В отличие от *степных* у *черношапочных* сеголетков не проявлялся половой диморфизм. Масса тела самок и самцов достоверно не различалась ни в один из периодов роста.

В результате адаптивной эволюции сурков к условиям среды обитания в разных природных зонах у них выработались определенные приспособительные элементы в питании и пищеварении. Для того чтобы организовать правильное кормление сурков при клеточном разведении, необходимо учитывать их видовые особенности.

Как показали результаты наших опытов, *черношапочные* сурки в отличие от *степных* поедают сухие комбикорма на 42–52 % меньше, но не уступают в поедаемости корнеплодов и других сочных кормов. В условиях питомника они предпочитают поесть корма в запаренном состоянии или в виде влажных мешанок. *Черношапочные* сурки более охотно поедают кормосмесь с добавкой кормов животного происхождения (мясо, рыба, мясные субпродукты). Экспериментально установлено, что без этих кормов нельзя подготовить ослабленных (из-за длительной транспортировки) завезенных *черношапочных* сурков к спячке. По результатам бонитировки *черношапочные* сурки, кормившиеся так же, как *степные* (сочные+гранулы), на протяжении всего лета и совсем не получающие кормов животного происхождения (за исключением 2–3 % содержащихся в комбикормах), имели пониженную упитанность и худшее качество опушения по сравнению с сурками, получающими животные корма.

Потребность сурков в воде

В балансовом опыте, проведенном весной при температуре $+12$ °С, установлено, что *степные* сурки при поедании одного сухого гранулированного комбикорма потребляют примерно равное с ним количество воды (124–154 г). Потребление воды *черношапочными* сурками значительно меньше (в среднем 22 г), а при скармливании им сочных кормов они воду не пьют. Если при проведении балансового

опыта в весенний период *степные* сурки потребляли воду пропорционально к комбикорму 1 : 1, то в осенний период соотношение воды к комбикорму составило 1 : 2. Повышенное потребление воды весной, вероятно, связано с обезвоживанием организма за период зимней спячки и с необходимостью обеспечения интенсивных обменных процессов по восстановлению резерва питательных веществ. По мере накопления жировых запасов потребность в воде снижается.

Переваримость и использование питательных веществ рациона

Балансовые опыты проводили в условиях вивария при постоянной температуре +12 °С.

Первый балансовый опыт проведен на сеголетках *степных* и *черношапочных* сурков в осенний период перед залеганием в спячку с целью установления видовых отличий в переваримости питательных веществ. Суточный рацион подопытных сурков включал высокопротеиновый гранулированный комбикорм для кроликов (ПК-90-1) – 50 г, морковь – 100 г.

Второй балансовый опыт проведен в мае на группах сурков в возрасте 1 года. В рационы животных входило: у *степных* сурков (1 группа): 80–118 г гранулированного комбикорма К-92-108, характеризующегося пониженным содержанием протеина 46–105 г корнеплода куузику (по поедаемости). У *черношапочных* (2 группа): 72–104 г комбикорма К-92-108 и 149–173 г куузику.

Коэффициенты переваримости (КП) питательных веществ кормов и рационов (табл. 1) показывают видовые отличия в пищеварении сурков, что, несомненно, связано с эволюционно сложившейся специализацией их питания в природных условиях.

При равном содержании валовой энергии используемый в разных опытах комбикорм различался по содержанию протеина. В первом опыте применялся более полноценный комбикорм с высоким содержанием протеина – 27,71 %. КП органического вещества и безазотистых экстрактивных веществ в рационе, состоящем из моркови и комбикорма К-92-108, был выше у *черношапочных* сурков. КП протеина был также выше у *черношапочных* (75,5 %), чем у *степных*

Таблица 1

Коэффициенты переваримости и использование питательных веществ рационов у сурков, %

Показатели	Рацион кормления и вид сурков			
	ПК-90-1 + морковь		К-92-108 + куузику	
	<i>Степные</i> сеголетки	<i>Черношапочные</i> сеголетки	<i>Степные</i> годовики	<i>Черношапочные</i> годовики
Коэффициенты переваримости				
Сухое вещество	74,4 ± 0,3	78,1 ± 2,4	78,8 ± 0,6	79,0 ± 0,5
Органическое вещество	78,8 ± 0,1	80,9 ± 2,0	81,4 ± 0,6	81,7 ± 0,6
Сырой протеин	71,0 ± 1,9	75,5 ± 1,0	69,9 ± 0,4	66,9 ± 0,8
Сырой жир	63,2 ± 2,7	73,5 ± 3,6*	64,7 ± 3,4	60,9 ± 1,1
Сырая клетчатка	39,4 ± 1,6	30,8 ± 3,1*	44,0 ± 2,5	31,8 ± 1,0*
БЭВ	89,5 ± 0,8	90,2 ± 1,8	89,3 ± 0,4	91,8 ± 0,6
Использовано веществ от принятого количества				
Азот	15,3	30,5	27,0	28,1
Азот **	21,5	40,6	38,6	42,2
Кальций	11,2	14,2	14,9	17,3
Фосфор	Отрицат.	Отрицат.	22,7	16,7
Натрий	Отрицат.	Отрицат.	15,3	28,9

* Достоверно отличаются от предыдущей группы ($p < 0,01$); ** использовано от переваренного количества.

сурков (71,0 %). Еще большими были различия в переваримости жира – 73,5 % и 63,2 % ($p < 0,01$) соответственно.

Как установлено в проведенных опытах, единственное, что лучше переваривают *степные* сурки, так это только менее питательную часть рациона – клетчатку. КП клетчатки в этом рационе у *степных* сурков составил 39,4 %, а у *черношапочных* – 30,8 % ($p < 0,01$). В то же время сеголетки *черношапочных* сурков используют азот, принятый с кормом, на 30,5 %, что в 2 раза выше, чем у *степных* (15,3 %). Аналогично этому происходит и использование азота от переваренного его количества. У *черношапочных* сурков окончательное использование азота составило 40,6 %, а у *степных* лишь – 21,5 %.

Во втором опыте использовался гранулированный комбикорм с содержанием протеина 15,37 % (т. е. на 12,3 % меньше, чем в первом опыте) и кузуику. Если переваримость рациона у годовиков *степных* сурков практически осталась неизменной, то у *черношапочных* произошло резкое снижение КП протеина до 66,9 %, жира до 60,9 %. КП клетчатки остался у *черношапочных* сурков на низком уровне – 31,8 %, что достоверно ($p < 0,01$) меньше, чем у *степных* – 44,0 %. Баланс минеральных веществ был положительный. Комбикорм включал 0,3 % поваренной соли. Соотношение кальция к фосфору 1,3 : 1. *Черношапочные* сурки эффективнее используют из принятого рациона кальций и натрий, а *степные* – фосфор. По сравнению с первым опытом значительно сгладилась разница между видами в использовании азота. По-видимому, это связано с содержанием в данном рационе протеина более низкого качества и повышенного количества углеводов. Организмом годовалых *черношапочных* сурков азот использовался на 28,2 % от принятого и на 42,2 % от переваренного, у *степных* – на 27,0 % и на 38,6 % от переваренного.

Литература

- Балакирев Н.А., Юдин В.К. Методические указания проведения научно-хозяйственных опытов по кормлению пушных зверей. М.: Агропромиздат, 1994. 31 с.
- Бибиков Д.И. Сурки. М.: Агропромиздат, 1989. 255 с.
- Волков Г.К., Репин В.М., Большаков В.И. Зоогиенические нормативы для животноводческих объектов. М.: Агропромиздат, 1986. 303 с.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А. Хромосомные числа и видообразование у наземных белчихих (Sciuridae: Xerinoe et Marmotinae) Голарктики // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75. Вып. 3. С. 112–126.
- Капитонов В.И. Экология черношапочного сурка и перспективы его хозяйственного использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1963. 23 с.
- Капитонов В.И. Черношапочный сурок / Сурки. Распространение и экология. М.: Наука, 1978. С. 178–209.
- Кириков С.В. Исторические изменения в размещении байбака (XVII–XIX вв. и первая треть XX в.) // Сурки. Биоценологическое и практическое значение. М.: Наука, 1980. С. 24–31.
- Кладовщиков В.Ф., Самков Ю.А. Изучение переваримости питательных веществ корма, баланса азота и энергии у пушных зверей: Метод. указания. М., 1975. 61 с.
- Машкин В.И. Аргументы в пользу сурка // Кролиководство и звероводство. 1983. № 4. С. 14–15.
- Машкин В.И. Европейский байбак: экология, сохранение и использование. Киров: Кировск. обл. типография, 1997. 160 с.
- Овсянников А.И. Основы опытного дела в животноводстве. М.: Колос, 1976. 304 с.
- Сыроечковский Е.Е., Рымалов И.В., Евреинов А.Г., Богомолов Л.Д. Сурководство перспективно // Кролиководство и звероводство. 1989. № 2. С. 4–5.
- Федосеева Г.А. Чем интересен сурок // Кролиководство и звероводство. 2004. № 6. С. 9–11.
- Юдин В.К. Постановка научно-хозяйственных опытов по кормлению пушных зверей: Метод. указания. М., 1973. 19 с.
- Hofer E. Murmeltiere // Wild and Hund. 1979. № 11. P. 261–263.

**MARMOT SPECIES (*MARMOTA BOBAK* MÜLLER, 1776
AND *MARMOTA CAMTSCHATICA* PALLAS, 1811)
DIFFERENTLY ADAPT TO FARM DOMESTICATION**

I.A. Plotnikov

Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Kirov, Russia,
e-mail: bio.vniioz@mail.ru

Summary

Black-capped marmots were found to be greatly adaptable to adverse microclimatic conditions. They increase body weight and economize it in hibernation more efficiently than steppe marmots. The digestibility of diet protein and fat in black-capped marmots is significantly higher. Steppe marmots digest cellulose significantly more efficiently.

Key words: steppe marmot, black-capped marmot, adaptation, housing conditions, metabolism, digestibility, fodder digestion.

ОСТРОВНОЕ ЗВЕРОВОДСТВО КАК ПЕРВЫЙ ЭТАП ПРОМЫШЛЕННОЙ ДОМЕСТИКАЦИИ ПЕСЦОВ

Н.С. Фомина¹, С.В. Фомин²

¹ Государственный природный биосферный заповедник «Командорский», с. Никольское, Алеутский район, Камчатский край, Россия, e-mail: natsfomina@mail.ru;

² Вятская сельскохозяйственная академия, Киров, Россия

Освоение русскими зверопромышленниками Алеутских островов и Аляски привело к появлению островного полувольного звероводства. Большой вклад в формирование технологии командорского островного звероводства в XX столетии внесла старейшина отечественного звероводства Е.Д. Ильина и ее последователи, такие, как С.В. Мараков. В 2009 г. началась работа, моделирующая самое начало исторической доместикиции командорского песца в виде организации хозяйства наподобие «островного звероводства» для обеспечения занятости алеутской общины. Приводятся первые наблюдения за доместикационным поведением голубого командорского песца.

Ключевые слова: островное звероводство, полиморфизм популяций, доместикация, голубой командорский песец, *Alopex lagopus beringensis*, *Alopex lagopus semenovi*.

Введение

Во время второй Камчатской экспедиции в 1741 г. членом-корреспондентом Санкт-Петербургской Академии наук *Георгом Вильгельмом Стеллером* (1709–1746) было составлено описание флоры и фауны островов, названных впоследствии Командорским архипелагом, в состав которого входят: крупные острова (о. Беринга и о. Медный); малые острова (о. Топорков, о. Арий Камень); скалы (Сивучий Камень, Бобровые Скалы). Высадившись на безлюдных островах, Стеллер поразился огромному количеству голубых песцов. Причем на о. Медном белые особи совершенно не встречались.

Как только сведения о несметных пушных богатствах новых земель распространились в континентальной России, туда отправились купцы и промышленники (в 1773–1775 гг. на Камчатке и Алеутских островах промыслом, заготовкой и торговлей шкурами морского и пушного зверя занималось более 20 крупных купцов). Главным объектом промысла становятся для них каланы, или морские бобры, как их тогда называли. Но и песцы составляли значительную часть в общем количестве заготавлива-

емой пушнины. К примеру, за период с 1746 по 1785 гг. с Командорских островов было вывезено около 40 тыс. шкурок песца (Мараков, 1972). По истечении 30 лет беспорядочного промысла среди торговцев и заготовителей пушнины на Алеутских островах и Аляске вперед выбираются самые удачливые и предприимчивые: Г. Шелихов, И. Голиков, П. Лебедев-Ласточкин, а также братья Григорий и Петр Пановы.

Особенно внимание историков привлекает деятельность выходца из маленького городка Рыльска Курской губернии Г.И. Шелихова (1747–1795), о котором подробно написано практически во всех крупных работах по истории Русской Америки. В специальных монографиях и статьях современных авторов, посвященных этому выдающемуся человеку, подчеркивается его огромная роль в исследовании и освоении островов на севере Тихого океана и побережья Северо-Запада Америки как организатора и участника нескольких промысловых компаний – предшественниц знаменитой Русско-Американской Компании (РАК). При этом первым его биографом по праву можно считать летописца Русской Америки, члена-корреспондента Санкт-Петербургской Акаде-



Григорий Иванович Шелихов в 1795 г. (фото из книги В. Григорьева: Григорий Шелихов. М.: Сов. писатель, 1956).

мии наук Кирилла Тимофеевича Хлебникова (1784–1838).

17 августа 1781 г. Г.И. Шелихов и братья И.Л. и М.С. Голиковы учредили Северо-Восточную торгово-промысловую компанию, которая сыграла важную роль в колонизации русскими Северо-Запада Америки.

В первоначальный период освоения Алеутских островов и Аляски в культуре коренного населения произошли глубокие изменения. Абсолютное большинство алеутов были крещены, возникло много семей русских промышленников с местными женщинами-алеутками, скрепленных церковным браком. Со временем алеуты, усвоив русскую культуру, стали оплотом православной миссии в Русской Америке. Не случайно справочник по Аляске за 1914 г. сообщает, что на западном побережье Кенайского полуострова значительная часть населения является смешанным в расовом отношении и исповедует православие (Чекуров, 1976).

В первые годы действия РАК для проведения пушного промысла на острова промышленников завозили ежегодно, но в 1826 г. на Командорах возникает постоянное население. Жители, а



Группа алеутов. Из книги Е.К. Суворова «Командорские острова и пушной промысел на них» (1912).

это были привезенные алеуты с островов Атту и Атхи, обязаны были сдавать Компании шкурки котиков и песцов.

Впоследствии переселения производились с Андреяновских, Лисьих, Курильских островов, и даже с территории Аляски – из ее столицы – Ситхи («ситха» – искаженное выражение аляскинских индейцев-тлинкитов – *шитха куан*, означающее – *живущие там*). Кроме алеутов, на Командоры переселялись русские, зыряне, колошенские креолы, унанганы, которые занимались добычей морских котиков, вели бобровый и песцовый промыслы. По состоянию на 1997 г. на территории России (Командорские о-ва) насчитывалось 650 жителей, говорящих на алеутском языке (Василевич, 2006).

Начало островной domestikации песцов

Истощение традиционных объектов добычи – морского зверя, но в то же время наличие ценной окрасочной формы *голубого командорского* песца послужили стимулом появления особой формы звероводства – островного полувольного звероводства. Начало его уходит в 1750-й г., когда знаменитый зверопромышленник Адриан Толстых вывез с Командорских островов на отдельные острова Алеутской гряды голубых песцов для их вольного разведения (Ильина, 1950). Именно с этого момента следует начинать отсчет островной domestikации песца.

Заполучив от России в 1867 г. территорию Русской Америки, американцы в лице агента правительства США J. Judge, опираясь на опыт Российско-Американской компании, начали организацию полувольного островного звероводства первоначально на о-ве Св. Георгия, а затем стали заселять *голубыми* песцами острова, прилежащие к Аляске, которые затем сдавались в аренду фирмам и частным лицам. Договор на аренду острова площадью от 20 до 300 га (максимум на 5 пар зверей) обходился в 100 дол. за год (Милованов, 2001). В результате к 1912 г. *голубые* (командорские по происхождению) песцы оказались практически на всех островах Алеутской гряды. Кормом для песцов-переселенцев служили выброшенные прибоем мертвые морские звери, рыба, яйца на птичьих базарах, грызуны. На зиму для песцов стали заготавливать корма – силосовать с солью,

сушить мясо морского зверя и рыбу, которые скармливали в кормушках-ловушках в чистом виде или в смеси с кукурузной мукой. Попавших в ловушки *белых* песцов забивали, а из *голубых* выбирали лучших, метили и отпускали на волю. За 10 лет, предшествующих 1908 г., было отловлено около 10 тыс. зверей, из которых было забито на шкурку 4,5 тыс. голов. Вначале при выпуске в природу соблюдали полигамию 1 : 4, но надежды сделать песцов в условиях полувольного островного звероводства полигамиами не оправдались, и с 1902 г. на одну самку оставляли одного самца. Этот опыт получил распространение на других островах. Важно было то, что при поддержке властей США аляскинские звероводы установили, отказавшись от посредников, прямые связи с пушными аукционами. Максимум развития отрасли был достигнут в 1927 г., когда с Алеутских островов поступило 27 тыс. шкурок песца. Но все же выход молодняка и качество шкурок оставались низкими. Со временем местных кормов стало не хватать, сократились объемы подкормок и, следовательно, продолжалось ухудшение качества пушнины, а самое главное – появился песец клеточного разведения, конкурировать с которым было трудно (Милованов, 2001).

На крайних западных островах Алеутской гряды (о. Медном и о. Беринга), оставшихся под российской юрисдикцией, в конце 19-го в. полувольное разведение песцов также выходит на первое место, так как котиковые лежбища пришли в упадок, а запасы каланов и вовсе истощились. Работа с песцом велась на специальных участках-«ухожах». Их было 10 на о. Медном и 20 на о. Беринга. Количество добываемых зверей определялось администрацией, и добыча велась не каждый год. Так, в 1889 г. на о. Беринга было изъято всего 1490 песцов, а на о. Медном – 692 песца.

Промысел песцов на шкурку начинался в конце ноября–начале декабря и продолжался 20 дней на о. Беринга и 10 дней на о. Медном. Средний годовой доход от песцового промысла по данным профессора Е.К. Суворова с 1903 по 1910 гг. составил 35 рублей на душу, а на Медном – 16 рублей. Даже несмотря на такую разницу в доходах для того периода это было достаточно прибыльное занятие. Хотя уже были выработаны правила ведения полувольного ост-

ровного песцового звероводства, за соблюдением которых следили надзиратели, зоотехнических мероприятий для повышения качества меха (в современном их понимании) не проводилось.

Собственно островное командорское звероводство, подразумевающее круглогодичное внимание к песцу, его подсчет, отбор лучших производителей, круглогодичная подкормка, по-настоящему развиваются с 1923 г. В 1924–1925 гг. Е.Н. Фрейберг, назначенный советской властью начальником Командорских островов по возобновлению и интенсификации полувольного разведения песцов, писал: «Рациональная постановка песцового хозяйства на островах даст возможность не только в значительной степени увеличить их доходность, но и, главным образом, позволит распространять ценных зверей по питомникам как государственным, так и частным. Поэтому я счел возможным прекратить промысел капканами и ружьями и перейти на кормушки-ловушки, подкормку песцов с сентября–ноября, а также применять простейшие методы отбора зверей для разведения» (цит. по: Милованов, 2001). Подобная организация труда позволяла осуществлять отбор производителей; одновременно с этим велась круглогодичная подкормка животных юколой и мясом морских котиков, проводились ежегодные учеты численности песцов, их нор и приплода, было налажено массовое мечение зверей.

Летом вблизи песцовых нор выкладывали подкормку, что помогало самкам выкармливать потомство и уменьшать их смертность. На островах было устроено много «кормушек-ловушек», которые до наступления бонитировки и забоя функционировали только как кормушки. Звери привыкали к ним настолько, что в строго определенные часы по сигнальному свистку мчались со всех сторон из тундры к раздатчику корма. В нужный момент знакомые кормушки начинали действовать как ловушки для отлова и сортировки песцов с целью отбора лучших на племенные цели (Архивы ..., 1928–1960 гг.; Зоотехнический отчет ..., 1934; Архив Никольского районного музея; Ильина, 1940, 1950; Парамонов, 2004).

И все же специалист по истории российского звероводства Л.В. Милованов в 2001 г. писал, что островное песцеводство велось временами очень слабо – корма для подкормки не заготавливались, кормушки-ловушки использовались

недостаточно. По данным В.А. Афанасьева (1941), свыше 20 % поголовья песцов в то время было поражено лишаем, клещами, вшами и свыше 80 % – глистами. Разнарядки руководства Арктического института Главсевморпути, предписывающие открывать и заканчивать промысел в определенные им сроки, только усугубляли бедственное положение с качеством пушнины. Промышлялись в основном животные с невызревшим мехом, часть из них отпускалась на племя. В конечном счете уже только местное руководство стало определять сроки забоя зверей, при необходимости продлевая или прекращая его, если зима была слишком мягкая и животные недостаточно вылинивали (Милованов, 2001). Уже в 1930-е гг. зоотехники Командорского зверосовхоза отмечали: «... Медновский песец окончательно потерял свою былую пышность и чистоту окраски. Основное стадо – это мелкие, куцые, без признаков настоящей ости, не песцы, а выродки» (Зоотехнический отчет Командорского зверосовхоза, 1934). Требовалось квалифицированное и профессиональное вмешательство по улучшению состояния песцового хозяйства.

Как отмечал директор Командорского зверозавода Г.П. Парамонов: «В разработку принципов островного звероводства много труда вложили: Е.Д. Ильина, проработавшая на Командорах с 1936 по 1939 гг.; зоотехник Г.Д. Поляков, работавший там с 1935 по 1939 гг.; с 1947 по 1950 гг. – директор В.М. Элеш, бывший участник революционного движения на Дальнем Востоке. Именно они внедряли основные методы островного полувольного звероводства, что было детально изложено Е.Д. Ильиной сначала в неопубликованной рукописи, а затем в монографии «Островное звероводство» (Парамонов, 2004).

Особенно большой вклад в радикальное улучшение состояния командорского островного звероводства внесла старейшина отечественного звероводства Елена Дмитриевна Ильина (1909–1987), которая прибыла на Командоры 22 ноября 1936 г. в качестве начальника Научно-исследовательской станции Арктического института Главсевморпути. О мероприятиях, которые были проведены под ее руководством, вспоминал бывший директор хозяйства В.М. Элеш: «... все поголовье песка на Командорах качественно приходило в упадок. Имелись песцы,

больные паршой, что портило мех, много беззубых, хромых, белесых. Меры улучшения напрашивались сами собой. Первая и наиболее радикальная – улучшить питание животных, организовав их круглогодичную подкормку средствами совхоза. Второе: изъятие и уничтожение всех больных, белесых и белых. Все это и было проведено на обоих островах в промысел 1936/37 годов» (цит. по: Милованов, 2001).

Фактически, работая зоотехником, Е.Д. Ильина впоследствии не просто описала организацию островного звероводства на Командорских островах в 30–40 гг., но и перегруппировала заново всю работу с песцами. На островах начинают строить кормушки-ловушки для подкормки песцов, жилища-«юрташки», в которых жили

заведующие «ухожем». В задачу заведующего «ухожем» входило: ежедневно подкармливать и приманивать песцов, отбирать хороших производителей, учитывать расход кормов. Подкармливали песцов с осени до апреля специально заквашенной рыбой, которую готовили впрок в квасильных ямах летом во время нерестового хода нерки, горбуши (что такое специальные холодильники для звероводства – в ту пору просто не знали). В осеннее время для подкормки песцов также использовали мясо морских зверей (главным образом морских котиков и сивучей), а также и отходы от котикового промысла.

Через много лет, в 2004 г., Г.П. Парамонов в своей журнальной статье «Из истории хозяйства на Командорах» напишет: «... невозможно



Елена Дмитриевна Ильина (1909–1987). После окончания в 1930 г. Московского пушно-мехового института главный научный интерес составляет генетика окраски цветных лисиц – объектов звероводческой отрасли. С 1927 по 1929 гг. выполнила большой цикл работ по фенотипическому анализу окрасочного разнообразия природных популяций лисиц. В 1934 г. эти материалы были опубликованы в Зоологическом журнале под названием: «Наследование основных окрасок у лисиц». Именно с этой работы впервые генетики и отечественные зоологи-звероводы заговорили на одном языке. В 1930-х гг. провела исследования абберративного полиморфизма окрасок мехового покрова у пушных зверей. Впоследствии в одной из работ этого цикла (Ромашов, Ильина, 1943) был сделан важный шаг в анализе строения низших систематических единиц с позиций популяционной генетики. В 1935 г. публикует первое в нашей стране пособие по генетике пушных зверей «Основы генетики и селекции пушных зверей». С 1936 г. работала на Командорских островах начальником научно-исследовательской станции Арктического института Главсевморпути по организации островного полуволевого звероводства, о чем было изложено в монографиях: «Котики на Командорских островах» (1940), «Остров Тюлений и его промысловые богатства» (1949), «Островное звероводство» (1950), «Калан» (1951), «Морские котики» (1951). Впоследствии заведовала кафедрой звероводства в Московской ветеринарной академии.

упомануть всех работавших на Командорах зоотехников, ветврачей, биологов. Используя архив Командорского зверозавода, приведу некоторые фамилии. Это научный сотрудник Е.Д. Ильина, учеником которой вместе с большинством российских звероводов я себя считаю. Некоторые старожилы еще помнят молоденькую “научницу” (так здесь называют ученых), которая в отличие от местных жительниц всегда ходила в сапогах и брюках, ... они внедряли тогда основные методы островного полувольного звероводства, что было в дальнейшем изложено в монографии Е.Д. Ильиной (1950)» (Парамонов, 2004).

К началу Великой Отечественной войны островное звероводство работало на полную мощность: подкормка песцов велась круглогодично. Летом вблизи нор бросали свежую рыбу, мясо котика, заготавливали юколу для зимней подкормки песцов. Жизнь промысловиков на «ухожках» длилась 5–6 месяцев в году. В итоге в среднем с каждого участка добывалось 80–150 голов песца.

С 1940-х гг. в связи с развитием круглогодичной подкормки на Командорах промышленлось до 1600–1770 песцов на о. Беринга (рис. 1) и 600–650 на о. Медном (Архивы Командорского зверозавода).

Вот как описывает биолог-охотовед С.В. Мараков в своей книге «Природа и животный мир Командор» обычную картину, свойственную технологии островного звероводства, которую он застал уже в 1950-е гг.: «До сих пор перед моими глазами стоит удивительная картина, которую я наблюдал в ноябрьские и декабрьские предпромысловые дни в разных частях острова Медного и особенно в селе Преображенском. В одно и то же время (около трех часов дня) промысловик, волоча за собой на веревке пахнущую “потаску”, шел через весь поселок и посвистывал в милицейский свисток. Едва раздавались первые звуки, как с разных концов, из тундры и с побережья, задрав хвосты, мчались дикие голубые песцы. Окружив человека, они спокойно и невозмутимо шли по улицам под окнами домов. Шли, почти прижимаясь к ногам, тесной кучей (120–150 зверьков) до самого места выдачи корма в кормушке-ловушке. И так изо дня в день до самого отлова, обычно начинавшегося с первых чисел января. Техника промысла кормушками-ловушками очень проста. Звери заходят в окруженный сеткой дворик через деревянные трубы с качающимся, но закрепленным до промысла дном и поедают корм. С началом отлова песцы как всегда заходят



Рис. 1. Остров Беринга. Песцы внутри сетчатого дворика. 1956 г. (фото С.В. Маракова).



Рис. 2. Остров Медный. В окружении песцов за пределами сетчатого дворика зам. директора зверокомбината И.Ф. Скрипников. 1954–1955 гг. (фото С.В. Маракова).

внутри, но выйти обратно уже не могут, ибо дно проваливается. Из улова специалисты-звероловы выбирают на племя самых пригодных, взвешивают их на безмене за хвост, обрезают мех на его кончике для опознавания, ставят клеймо татуировочными щипцами на ухо и выпускают на волю. 95 % популяции песцов проходили через кормушки-ловушки. Но не все песцы заходили за подкормкой» (рис. 2) (Мараков, 1972).

Отлов зверей на шкурку стали начинать с первых чисел января, а не с начала декабря, как было раньше. При этом обязательно проверялось состояние мехового покрова зверей, так как погодные условия разных лет были различными. Если зима начиналась рано, то и линька у песцов проходила быстро, и мех «созревал», при теплой дождливой погоде линька затягивалась, и начало промысла отодвигалось.

Островное звероводство как форма хозяйствования существовала на Командорских островах до начала 1960-х гг. Уже в середине 1950-х гг. началось строительство зверофермы на о. Беринга, на которой стали разводить местных голубых песцов (конец 1950-х–середина 1960-х гг.). Хотя и сейчас в отдельных частях острова Беринга можно наблюдать остатки самолетов, сетча-

тых двориков, более того, еще живы работники островного звероводства (например М.Н. Тютерев, работавший на о. Медном в 1957–1959 гг.), к сожалению, былая островная форма звероводства нынешнему поколению командорских жителей, как правило, не известна.

Книга Е.Д. Ильиной «Островное звероводство» (1950), на сегодня является библиографической редкостью, она нуждается в повторном издании, поскольку дает полное представление не только о самом островном звероводстве, но и обо всем укладе жизни местного населения той не столь уж и далекой поры. О ней на сегодня знают только студенты-зоотехники из спецкурса по клеточному пушному звероводству и немногие специалисты, занимающиеся экспериментальной domestikацией пушных зверей и историей пушного звероводства.

Полувольное островное звероводство в Северной Америке также исчезло примерно в эти же сроки – во время очередного спада спроса на длинноволосую пушнину. Причем следует особо отметить, что североамериканские зверофермы комплектовались голубыми аляскинскими (командорскими по происхождению!) песцами. Американские звероводы не добились



Сергей Владимирович Мараков (1929–1986). После окончания в 1952 г. Московского пушно-мехового института занимается проблемой полувольного островного звероводства на о. Медный Командорского архипелага. С 1956 г. заведует пунктом ТИНРО на о. Беринга, изучает морских млекопитающих. В 1964 г. защищает кандидатскую диссертацию «Млекопитающие и птицы Командорских островов». В 1972 г. в издательстве «Наука» выходит его книга «Природа и животный мир Командор». В 1974 г. в издательстве «Наука» выходит монография «Северный морской котик», в которой он обобщил итоги своих двадцатилетних исследований на Командорских и Курильских островах в районах миграций морских котиков и ушастых тюленей в Беринговом море и Тихом океане. Совместно с И.И. Барабаш-Никифоровым и А. Николаевым написал книгу «Калан–морская выдра». В последние годы жизни С.В. Мараков работал над проблемой экологии островных биоценозов. Объекты изучения Сергея Владимировича – китообразные, настоящие тюлени, морские котики, каланы, сивучи, морские птицы. Тема его незавершенной докторской диссертации: «Фауна морских побережий Северной Пацифики», в которой он дал комплексную оценку морских побережий с учетом абиотических, биотических и антропогенных факторов. Сами побережья рассматривались им с позиций арены жизни морских млекопитающих и птиц. Наряду с научной деятельностью С.В. Мараков широко пропагандировал природу Дальнего Востока, написав в соавторстве с В.В. Дежкиным научно-популярные книги: «Каланы возвращаются на берег», «Загадочный мир островов», «В природу с фотоаппаратом». Всего им опубликовано около 196 работ. С 1973 г. до последних дней жизни заведовал кафедрой «Биология птиц и зверей» на охотоведческом факультете Кировского сельскохозяйственного института.

каких-либо селекционных успехов, и по обоим направлениям песцеводства (полувольному островному и клеточному) в США и Канаде в 1953 г. производство шкурок оценивалось всего лишь в 0,6 тыс. На Аляске вернулись к регулируемому охотничьему промыслу, причем численность дикого песца нормировали не только отстрелом, но и использованием стерилизованных самцов. Японцы, получив в 1920–1922 гг. командорских голубых песцов, также не продвинулись в их разведении и селекции (Милованов, 2001).

Командорские голубые песцы как исходный племенной материал в пороодообразовании песцов клеточного разведения

Ареал песца – тундры Евразии и Северной Америки, а также острова Ледовитого и северной части Тихого океанов с четкими различиями между отдельными географическими расами вследствие их географической изоляции (Шиляева, 1974). На сегодня систематиками выделено десять подвидов песца:

1. Гренландский песец – *Alopex lagopus groenlandicus* Bechstein, 1799.

2. Исландский песец – *Alopex lagopus fuliginosus* Bechstein, 1799.

3. Свальбардский песец – *Alopex lagopus spitzbergensis* Barret-Hamilton and Banhote, 1898 (о. Свальбард в Норвежском море).

4. Сибирский песец – *Alopex lagopus sibiricus*.

5. Берингский песец – *Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902 (о. Беринга Командорского архипелага).

6. Командорский голубой песец – *Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931 (о. Медный Командорского архипелага).

7. Песец острова Холл – *Alopex lagopus hallensis* Merriam, 1903 (о. Холл в Беринговом море).

8. Песец Пойнт-Барроу (или Нувук) – *Alopex lagopus innuitus* Merriam, 1903 (р. Карогар, мыс Барроу, Аляска).

9. Песец островов Прибылова – *Alopex lagopus pribilovenssis* Merriam, 1903 (о. Сен-Джордж).

10. Унгавийский песец – *Alopex lagopus ungava* Merriam, 1903 (север Канады).

Среди этого разнообразия самыми крупными по размеру тела являются песцы Командорского архипелага: *A. l. beringensis* (о. Беринга) и *A. l. semenovi* (о. Медный) (Пузаченко, Загребельный, 2008).

По окраске меха различают обыкновенного *белого* песца и гораздо более редкого и ценного *голубого*. В полосе тундры на материке Старого и Нового Света и на всех островах, соединенных зимой с материком, преобладает белая форма песца. На изолированных островах, наоборот, преобладает голубая форма, которая местами полностью замещает белую (Миддендорф, 1869; Формозов, 1927; Парамонов, 1929; Огнев, 1931; Лавров, 1932; Цецевинский, 1940; Ромашов, Ильина, 1943).

На Командорских островах голубая цветовая вариация также господствует; при этом существует разница между двумя островами – Беринга и Медным. На о. Медном *белый* песец чрезвычайно редок, хотя на о. Беринга *белый* песец всегда присутствует, но его концентрация не поднимается выше 1–2 %. Наличие *белых* песцов на о. Беринга связывают с заносами этой

окрасочной формы с материка на льдинах, тогда как на о. Медном, где заносы исключительно редки, *белый* песец практически отсутствует. Так, по данным Суворова (1912) и Ильиной (1940), на о. Медном начиная с 1868 г. *белый* песец наблюдался всего лишь два раза.

Голубые песцы, обитающие на островах Беринга и Медном, настолько сильно отличаются друг от друга, что они выделены в отдельные подвиды. Американский зоолог Clinton Hart Merriam (1855–1942) дал описание берингийского песца – *Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902; а наш известный зоолог С.И. Огнев (1886–1951) составил описание песцов о. Медный – *Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931 (Загребельный, 2000).

Как образовались две совершенно изолированные популяции песцов на о. Беринга и о. Медном, которые достигли статуса различных подвидов, остается до настоящего времени загадкой. Командорские подвиды песца абсолютно изолированы как от «большой земли», так и друг от друга. Возможно, животные проникли сюда в отдаленном прошлом в условиях более сурового климата, когда льды соединяли острова с азиатским или американским материком (Марakov, 1972; Загребельный, 2000). Допускается, что песцы появились здесь гораздо раньше в «сухой» берингийский период, до того как сформировался современный облик Командорского архипелага. По мнению Черского (1920), занос песцов плавающими льдами маловероятен, так как он на основе просмотра шкурки белых особей склоняется к их островному происхождению. И все же не исключено появление песцов с паковыми льдами, так как еще в начале XX в. отмечался занос животных на льдинах (Ильина, 1950). Причем промысловики стремились истребить этих «путешественников», чтобы не портить поголовье «голубых» командорских песцов приливом крови «белой» морфы.

Преобладание *белого* песца на материке, а *голубого* на изолированных островах, возможно, объясняется отбором последних на более лучшую адаптацию к суровым островным условиям в зимний период (Ромашов, Ильина, 1943). По этой причине медновского песца с целью организации островного звероводства завозили на острова Малой Курильской гряды (о. Симушир и о. Ушишир), на Шантарские острова, Соловецкие острова, Карагинский остров.

Но самое главное – именно командорские голубые песцы послужили в свое время исходным племенным материалом для их разведения в клеточных условиях в специализированных звероводческих хозяйствах нашей страны (Русских, 1967; Хронополо, Шелина, 1971). В 1925–1928 гг. с Командорских островов на материк было вывезено 102 головы голубых песцов, а в последующие три года – еще 904, их передали в питомники (Байкальский, Соловецкий), а также в организуемые зверосовхозы. На основе этого поголовья в нашей стране была создана порода серебристых песцов, внутри которой выделено три заводских типа: *кольский*, *салтыковский* и *раисинский* (Ильина, Кузнецов, 1983).

Норвежские звероводы для создания своей породы голубых песцов клеточного разведения *Nordic blue fox* (у нас позднее названных *вуалевыми*) использовали зверей с арктических островов – норвежские о-ва Ян-Майен и Свальбард, а также Шпицберген и Гренландия. Для увеличения размеров тела и показателей воспроизводства ими в начале 1920-х гг. использовались скрещивания с аляскинскими (**командорскими по происхождению!**) песцами.

Различия в окраске наших *серебристых* песцов и норвежских *Nordic blue fox* были достигнуты отбором на цвет верхнего яруса пухового волоса – у *серебристых* он темный (одного тона с окрашенными частями кроющих волос), у *вуалевых* – светлый (от светло-серой до белой) (рис. 3, 4) (Колдаева, 2004).

В 1965–1966 гг. на о. Беринга организуется Командорский производственный участок Елизовского госпромхоза. Штатные охотники занимались промыслом голубых песцов, ставя капканы и стреляя зверей. Сетчатые дворики и кормушки-ловушки ветшали и разрушались. Но в своей работе охотоведы госпромхоза, по воспоминаниям Виталия Архиповича Алексеева, работавшего в те годы начальником Командорского участка госпромхоза, по-прежнему использовали рекомендации Е.Д. Ильиной – начинали промысел с первых чисел января. Регулярно проводили подкормку песцов. Правда, количество участков-«ухожей» было значительно меньше, чем в годы расцвета островного звероводства. Да и добывали не 1500 песцов, а всего около 500. В отдельные годы промышленяли всего 300–400 зверей. За годы существования

островного звероводства, по данным С.В. Мараква, средний вес самцов увеличился с 6,8 кг до 8,1 кг на о. Медном и с 5,5 кг до 6,1 кг на о. Беринга. Этот показатель – результат движущего отбора на увеличение размера тела, проводимого на протяжении почти 40 лет (при условии наличия подкормки зверей).

В 1955–1956 гг. в нашу страну стали завозить светлых норвежских песцов *Nordic blue fox*. Появился новый ГОСТ, который «все перевернул». По нему приемщики мехового сырья стали требовать чисто-голубого цвета и от нашего отечественного *серебристого* песца. В итоге типичное поголовье наших *серебристых* песцов сохранялось только в зверосовхозе «Кольский» Мурманской области (300 самок) и даже ставился вопрос об их ликвидации (Милованов, 1997). И как только *серебристого* песца стало мало, а норвежцы показали меховщикам своих лисопесцовых гибридов, очень похожих на нашего *серебристого* песца (в их терминологии – *Tundra blue fox*), известный дилер мехового бизнеса США – выходец из Нижнего Новгорода С. Эйтингон («Моня») привез и выставил в демонстрационном зале Московского пушно-мехового холодильника для обозрения красивое светлое манто из синтетики с ярко коричневым воротником из нашего *серебристого* песца. Кое-кого это отрезвило, но все равно вытеснение нашего песца импортным продолжалось; лишь только зверосовхозы «Кольский», «Салтыковский» и «Раисинский» остановили поглотительное скрещивание и создали ценные стада (без бурых особей) отечественной породы (Милованов, 2006).

Тем не менее в начале 1970-х гг. на звероферму Командорского зверозавода с коммерческой целью была завезена первая группа норвежских *вуалевых* песцов (Данилина, 1987). В последующем с 1987 по 1990 гг. научным сотрудником Института общей генетики РАН С.Н. Каштановым с целью скрещивания *вуалевые* песцы × песцы *A. l. beringensis* исключительно для клеточного разведения были завезены норвежские *вуалевые* песцы из Пушкинского зверосовхоза (16 голов). И как следствие отмечались побеги клеточных песцов со зверофермы, которые вполне могли скрещиваться с животными аборигенной популяции (Загребельный, 2002).

Песцы о. Медного (*Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931) особенно уникальны, так, по размеру тела они значительно крупнее беринговских (*Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902), и Е.Д. Ильина в свое время приложила много усилий для сохранения медновского песца в чистом виде. Именно она, вернувшись с Командорских островов и занимая должность ведущего специалиста в Главпушнине Наркомвнешторга СССР, а с 1942 г. являясь начальником производственного отдела Главзверовода Наркомвнешторга СССР, всегда пресекала необдуманные и глубоко непрофессиональные предложения по завозу на о. Медный посторонних песцов из других мест.

В 1965 г. снижается спрос на длинноволосую пушнину, и полувольное островное звероводство на о. Медном постепенно прекращается (прекращаются подкормки, учеты и другие зоотехнические мероприятия). В середине 1960-х гг. было ликвидировано и село Преображенское на о. Медном.

С 1972 г., по сведениям С.В. Маракова, популяция песца на о. Медном стала резко деградировать. Падение численности продолжалось до середины 1980-х гг. Хотя в последние годы численность этого подвида стабилизировалась на уровне 100–120 голов и даже наблюдается некоторая тенденция к росту, песец острова Медный (*Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931) занесен в Красную книгу.

Современное состояние

На сегодня большая часть территории островов – это земли Командорского природного биосферного заповедника. Ведущиеся здесь научные наблюдения за командорскими голубыми песцами обнаруживают на о. Беринга среди песцов *Alopex lagopus beringensis* отдельных зверей по качеству и окраске опушения с незначительными признаками норвежского песца (см. для сравнения: рис. 3–6).

В 2009 г. для обеспечения занятости населения по инициативе представителя родовой алеутской общины «Ангис» Анатолия Кузнецова в северной части о. Беринга в окрестностях озера Саранное началась реставрация полувольного островного звероводства. За



А.С. Яковлев и Р. Богатырев за товароведческой оценкой (сортировкой) шкурок песца полувольного островного разведения. 1956 г. (фото С.В. Маракова).

первый промысловый период из этой локальной популяции песцов было изъято 78 зверей. По современным товароведческим требованиям качество полученных от них шкурок (в основном мехового покрова) пока невысокое. Объясняется это тем, что технология ведения полувольного островного звероводства на сегодня полностью утрачена, отсутствует комплекс необходимых зоотехнических мероприятий, не налажена на должном уровне подкормка зверей, что часто приводит к гибели части поголовья от недостатка кормов в весеннее время. Тем не менее правила зоотехнической работы, которая проводилась в период расцвета островного звероводства, существуют, – они сохранились в виде записей в Архивах Командорского зверозавода за 1928–1960 гг., в Зоотехническом отчете Командорского зверосовхоза за 1934 г., и в Архивах Никольского районного музея.

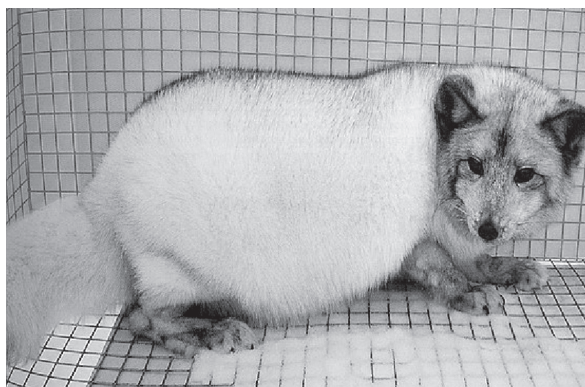


Рис. 3. Норвежский вуалевый песец клеточного разведения в зимнем опушении (фото выполнено в зверосовхозе «Пушкинский» Е.М. Колдаевой) (Колдаева, 2004).

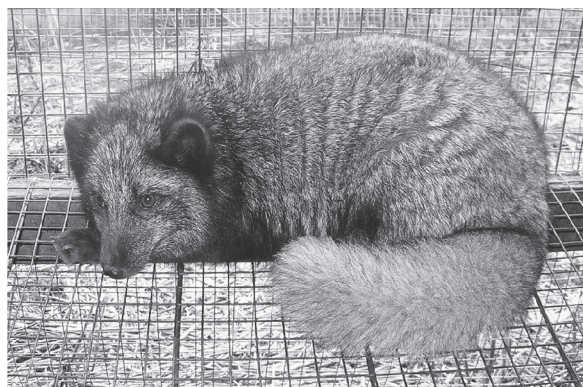


Рис. 4. Серебристый песец клеточного разведения в зимнем опушении (фото И.В. Плугиной) (Бекетов и др., 2009).



Рис. 5. Предположительно помесный песец о. Беринга от скрещивания песцов *A. l. beringensis* и сбежавших с местной зверофермы завезенных пушкинских вуалевых песцов (фото В.В. Фомина).



Рис. 6. Голубой песец о. Беринга (*A. l. beringensis*) в зимнем опушении (фото выполнено в апреле 2008 г. В.В. Фоминым).

Направление исследований

Работа с популяцией песцов о. Беринга позволяет провести уникальный модельный эксперимент: каким мог быть сценарий происхождения домашней собаки (*Canis familiaris*, или *C. lupus familiaris*) на самом первом этапе исторической доместикиции ее предка – волка (*Canis lupus*). Древнейшие свидетельства сосуществования человека и домашней собаки имеют возраст не менее 14 тыс. лет (мезолит) – это были костные остатки, найденные в одном захоронении с человеческими (Clutton-Brock, 1997, 1999; Diamond, 2002). По вполне понятной причине каких-либо записей и конспектов этого грандиозного процесса нет – их просто

не существовало. Тайна затерялась в веках. Поэтому песцы на роль такой модели вполне подходят – они ближайšie родственники волка.

Ранее песцы выделялись в особый род песцов (*Alopex*), но анализ изменчивости хромосом, митохондриальной ДНК и аллозимов позволил установить принадлежность песцов к роду *Vulpes*. Поэтому в настоящее время род песцов объединен с родом лисиц и волков. Соответственно в последних таксономических сводках часто используется название песца (*Vulpes lagopus* Linnaeus, 1758).

Как указывает Л.Н. Трут: «Существуют разные сценарии доместикиции волка. В одних из них инициатива одомашнивания волка при-

надлежала человеку, в других волк сам начал осваивать новую экологическую нишу вблизи стоянок первобытного человека, т. е. происходила его «самодоместикация». Но каким бы ни был исторический сценарий начала доместикиции, вероятно, ее пионерами могли быть очень редкие, уникальные по поведению, особи, наиболее толерантные к человеку. ... Безусловно одно, когда предки первых домашних собак в освоении новой экологической ниши оказались вблизи стоянок первобытного человека, главной мишенью действия естественного отбора было поведение. Первая группа таких основателей могла быть сильно инбредирована и подвержена процессам генетического дрейфа (Трут, 2007).

Следует особо подчеркнуть, что начало знаменитого многолетнего эксперимента Д.К. Беляева и Л.Н. Трут по доместикиции *серебристо-черных* лисиц (*Vulpes vulpes*) приходится на конец 1950-х–начало 1960-х гг., когда эти животные уже прошли наиболее жесткий отбор на антропогенную стрессоустойчивость в ходе их исторического разведения в условиях промышленных звероферм (Belyaev, 1969, 1979; Трут, 2006, 2007).

Полувольное островное звероводство, напротив, началось с незатронутого промышленным разведением самого близкого родственника лисы – песца, дающего при скрещивании с ней гибридное нефертильное потомство.

Первые наблюдения

Уже с самого начала развития островного полувольного звероводства было замечено, что *голубые* песцы не только обладают наиболее ценным мехом, но они также менее пугливы в сравнении с *белыми* песцами, часто роют норы вблизи человеческого жилья, охотно посещают свалки, свободно разгуливают по улицам поселка. Когда песцы выхаживали свои выводки, поселковое руководство строго обязывало население держать собак на привязи.

Опыты с ловушками-кормушками были поставлены и на материке с кочующими *белыми* песцами с целью удержать их от кочевков, но в отличие от *голубых* песцов это не всегда давало нужные результаты. Одни песцы действительно оставались, другие же уходили, несмотря на готовый обильный корм (Шнитников, 1957).

Следует оговориться, что название *голубой* песец условное, в действительности наблюдается большой полиморфизм в окраске меха: от голубовато-серого с бурными оттенками до буровато-серого с голубыми оттенками, причем в отличие от *белого* песца *голубой* песец не меняет окраску на зиму.

По Е.Д. Ильиной и Г.А. Кузнецову, отличие *белой* окраски меха песца от *голубой* определяется одной парой аллелей. *Голубая* окраска (H/H) доминирует над *белой* (h/h). Ранее среди *голубых* песцов, разводимых в зверосовхозах, было значительное количество гетерозиготных зверей (H/h), что обуславливало относительно частое выщепление *белых* особей. Путем жесткой выбраковки в настоящее время *белые* окрасочные формы в звероводческих хозяй-ствах почти не появляются (Ильина, Кузнецов, 1983).

В настоящее время у основной массы песцов о. Беринга отмечается положительное отношение к человеку. В местах зимнего лова гольца звук снегохода служит для песцов сигналом, – они сбегаются с окрестных сопки в надежде получить подкормку от рыбаков.

Песцы, несмотря на обилие собак, стали заходить в поселок. Следует еще раз напомнить, что во времена расцвета полувольного островного звероводства в поселке Никольское держать собак свободно не разрешалось. Как об этом писали Е.Д. Ильина (1950) и С.В. Мараков (1972), все упряжные собаки были на привязи, поскольку песцы жили непосредственно в поселке.

Песцы о. Беринга держатся группами на своих определенных участках. Отмечаются концентрации песцов в местах выбросов морских млекопитающих и на нерестовых водоемах, особенно в зимнее-весеннее время. Там их может собираться от 80 до 100 зверей.

В 1940 г. английский генетик и эколог Э. Форд сформулировал понятие *полиморфизм популяций* – 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). В популяционно-генетической литературе критерием полиморфизма принято считать присутствие в популяции наиболее редкой формы с частотой $\geq 5\%$.



Рис. 7. Изучение полиморфизма по проявлению доместикационного поведения у командорских песцов в исходной дикой популяции. Река Саранная, восточное побережье о. Беринга (фото В.В. Фомина 7 апреля 2008 г.).

Во внутригрупповой иерархии (в группе около полусотни особей) лидирующей зверь проявляет и наиболее доместикационное поведение. Первым подходит и берет из рук рыбу. Остальные звери будут хватать рыбу из рук человека в порядке иерархии. Первые наблюдения показывают, что балл доместикационного поведения коррелирует с порядком иерархии в группе. В группе изначально диких песцов можно выделить 5 баллов доместикационного поведения: 5 баллов – нулевая дистанция от человека; 4 балла – реакция ожидания в шаге от человека; 3 балла – реакция ожидания в 3–4 шагах от человека; 2 балла – исследовательская реакция вблизи человека; 1 балл – трусливая реакция.



Рис. 8. Тестирование группы песцов на доместикационное поведение (прием пищи из рук человека) и на ранги иерархии в группе (фото В.В. Фомина 7 апреля 2008 г.).

Более ручные песцы, как правило, лидеры, они же и более «нахальные». На кордоне Буян (восточное побережье о. Беринга) достаточно долго доминировал одноглазый самец, получивший условное название «Нельсон». Он был лидером среди всех песцов в округе, а сам не боялся и подходил к людям. Он все еще жив, но лидерство уступил более молодому самцу (возможно, одному из своих многочисленных сыновей).



Рис. 9. Звери с баллами 5 и 4 сами просятся в доместикацию (фото В.В. Фомина 7 апреля 2008 г.).



Рис. 10. Максимальное проявление доместикационного поведения – песец прыгает на руки к человеку (фото В.В. Фомина 7 апреля 2008 г.).



Рис. 11. В работе по островной domestикации песцов (1936–1938 гг.) Е.Д. Ильиной, возможно, использовались животные с баллом 5.

Фото из книги «Елена Дмитриевна Ильина. Путевые заметки и лирические отступления научного работника». М., 2009. 250 с.

Первые наблюдения за командорскими песцами показывают наличие ярко выраженного полиморфизма по domestикационному поведению (проявление оборонительной реакции на человека) (рис. 7–12). Есть отдельные уникальные животные, которые сами «просятся в domestикацию» (рис. 10). Они, как правило, являются и лидерами во внутригрупповой иерархии, они же и наиболее стрессоустойчивы в контакте с человеком. Нам на первом этапе предстоит выяснить: какой вклад дают в последующие поколения своим domestикационным поведением именно эти уникальные звери? Какие коррелированные ответы будут наблюдаться в ряду поколений потомков, если отбор в конкретной группе песцов пойдет на усиление domestикационного (синантропного) поведения? Каким будет давление отбора и его напряженность в зависимости от кормовой обеспеченности и общей экологической обстановки на островах Командорского архипелага? Ведь, как считал основоположник нового научного направления в экспериментальной domestикации животных академик Д.К. Беляев, на самых первых этапах одомашнивания для



Рис. 12. Остров Беринга. Алеут Никанор Бадаев вел работу как с полувольными островными песцами, так и с песцами клеточного содержания. Условия клеточного заточения лучше переносят песцы с ручным поведением. 1956 г. (фото С.В. Маракова).

диких животных возникла новая эволюционно неосвоенная среда – столкновение с человеком. Эта максимально стрессирующая антропогенная среда сделала главной мишенью отбора – поведение животных. Это был отбор на domestикационное поведение по отношению к человеку и отбор на скоррелированную с таким поведением эмоцио-нальную стрессоустойчивость (Belyaev, 1979; Трут, 2008).

Условия для проведения такой работы на отдельных островах Командорского архипелага представляются уникальными.

Литература

- Архив Никольского районного музея.
 Архивы Командорского зверозавода 1928–1960 гг.
 Бекетов С.В., Топорова Л.В., Топорова И.В., Плугина И.В. Факторы среды (кормообеспечение с комплексами микроэлементов) и изменчивость живой массы у растущих самцов серебристого песца (*Alopex lagopus* Linnaeus, 1758) // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 3. С. 612–623.
 Василевич А.П. Языки народов России и соседних государств // Вестник РАН. 2006. Т. 76. № 3. С. 281–282.

- Данилина Н.Р. Состояние популяции беринговского песца и проблемы охраны природы Командорских островов. М.: МГУ, 1987. С. 84–87.
- Загребельный С.В. Командорские подвиды песца (*Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902 и *A. L. semenovi* Ognev, 1931) и особенности островных популяций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000.
- Загребельный С.В. Командорские подвиды песца: история возникновения и использования островных популяций // Матер. III Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» 26–27 ноября 2002. Государственный природный заповедник «Командорский», с. Никольское Алеутского р-на Камчатской обл.
- Зоотехнический отчет Командорского зверосовхоза за 1934 г.
- Ильина Е.Д. Командорские острова (рукопись). 1940.
- Ильина Е.Д. Островное звероводство. М.: Междунар. книга, 1950.
- Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1983. 280 с.
- Колдаева Е.М. Генетика и селекция (книга первая). М.: ФГУП Изд-во «Известия», 2004. 296 с.
- Лавров П.Н. Песец. Сер. «Пушные звери СССР». Т. 11. М., 1932.
- Мараков С.В. Природа и животный мир Командор. М.: Наука, 1972. 185 с.
- Миддендорф А.Ф. Путешествие на северо-восток Сибири. СПб, 1869.
- Милованов Л.В. Век отечественного звероводства (из истории отрасли) // Кролиководство и звероводство. 1997. № 1. С. 8–11.
- Милованов Л.В. Клеточный голубой песец // Кролиководство и звероводство. 2001. № 2. С. 15–18.
- Милованов Л.В. Пушной рынок умом пора бы понимать // Кролиководство и звероводство. 2006. № 1. С. 17–21.
- Огнев С.И. Звери восточной Европы и северной Азии. Т. I–IV. М.; Л., 1929–1940.
- Парамонов А.А. Песец и песцовый промысел в СССР. М., 1929.
- Парамонов Г.П. Из истории хозяйств на Командорах // Кролиководство и звероводство. 2004. № 1. С. 17–18.
- Пузаченко А.Ю., Загребельный С.В. Изменчивость черепа песцов (*Alopex lagopus*, *Carnivora*, *Canidae*) Евразии // Зоол. журнал. 2008. Т. 87. № 9. С. 1106–1123.
- Ромашов Д.Д., Ильина Е.Д. Об аберративной изменчивости в популяциях пушных зверей // Журн. общ. биологии. 1943. Т. 4. № 5. С. 286–312.
- Русских А.П., Русских Н.А. Улучшение качества клеточной пушнины. М.: Колос, 1967.
- Суворов Е.К. Командорские острова и пушной промысел на них. СПб, 1912.
- Трут Л.Н. Хищники становятся ручными // Наука в Сибири. 2006. Ноябрь. № 43 (2578). <http://www.sbras.ru/HBC/>.
- Трут Л.Н. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 273–289.
- Трут Л.Н. Эволюционные идеи Д.К. Беляева как концептуальный мост между биологией, социологией и медициной // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 7–17.
- Формозов А.Н. Остров Кильдин и его фауна // Тр. Центр. лесн. опыт. станции. 1927. Т. 4.
- Хронополо Н.П., Шелина Н.П. Современное состояние песцеводства // Тр. НИИПЗК. М., 1971. Т. X. С. 5–21.
- Цецевинский Л.М. Материалы по экологии песца Северного Ямала // Зоол. журнал. 1940. № 19.
- Чекуров М. Откуда пошла Российская Америка // Техника молодежи. 1976. № 1. С. 58–63.
- Черский А.И. Командорский песец // Матер. по изучению рыболовства и пушного промысла на Дальнем Востоке. 1920. Токио: Изд. Управления рыб. и мор. звер. промыслами. Вып. 1. С. 60–107.
- Шилиева Л.М. К вопросу о популяционной структуре материкового песца // Экология. 1974. № 1. С. 54–61.
- Шнитников В.Н. Песцы // Звери и птицы нашей страны. М.: Мол. гвардия, 1957. 254 с.
- Belyaev D.K. Domestication of animals // Science. 1969. V. 5. P. 47–52.
- Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor in domestication // J. Hered. 1979. V. 70. P. 301–308.
- Clutton-Brock J. Origins of the Dog: Domestication and Early History // Domestic Dog: its Evolution, Behavior and Interactions with People / Ed. J. Serpell. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997. P. 2–19.
- Clutton-Brock J. A Natural History of Domesticated Mammals. 2-nd ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1999.
- Diamond J. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication // Nature. 2002. V. 418. P. 700–707.
- Ford E. Ecological Genetics. London: Methuen, 1964. 410 p.

ISLAND FUR FARMING AS THE INITIAL STEP OF COMMANDER *BLUE FOX* DOMESTICATION

N.S. Fomina¹, S.V. Fomin²

¹ State Natural Biosphere Reservation «Komandorsky», Commander Islands,
Nicol'skoe, Russia, e-mail: natsfomina@mail.ru;

² Vyatka Agricultural Academy, Kirov, Russia

Summary

The Aleutian Islands consequently belonged to Russia, until that country transferred the possessions in North America to the United States in 1867. By 1750, the Russian merchant Andrian Tolstykh had made the initial attempts of *blue fox* breeding on the islands. In XX century, E.D. Il'yna improved the technology of island *blue fox* breeding. The renaissance of island Commander *blue fox* breeding started in 2009. The role of defensive response towards man in domestication has been revealed.

Key words: island farming of fur animals, population polymorphism, domestication, Commander *blue fox*, *Alopex lagopus semenovi*, *Alopex lagopus beringensis*.

ТИП ТЕЛОСЛОЖЕНИЯ И ПРОГНОЗ ШЕРСТНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ У ОВЕЦ

М.А. Сушенцова

ФГОУ ВПО «Казанская государственная академия ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана»,
Казань, Татарстан, Россия, e-mail: marinasush@rambler.ru

На поголовье молодняка овец породы *прекос* изучена возможность прогноза настрига шерсти и других основных селекционных признаков по типу телосложения. Установлено, что в 9- и 12-месячном возрасте преимущества при отборе должны иметь относительно укороченные животные при средних для породы значениях остальных индексов. Этот тип сложения сочетает высокие настриги шерсти с повышенной густотой и живой массой при длине и тонине шерсти, желательных для породы. Для ускорения оценки шерстной продуктивности преимущество при отборе в 1- и 4-месячном возрасте должны получить животные с хорошо развитой пястью и большим значением индекса костистости. Перспективным в настоящее время является тип ярка с пониженной величиной индекса сбитости, так как он характеризуется относительно тонкой шерстью при достаточной выраженности остальных селекционных признаков.

Ключевые слова: типология, шерстная продуктивность, корреляция.

Введение

Тип (греч. *τύπος* – тип, отпечаток, форма, образец) – единица расчленения изучаемой реальности. *Типология* – наука, занимающаяся выявлением типов. *Биологическая типология* входит в раздел учения о разнообразии живых существ.

В свое время некоторые исследователи считали, что все разнообразие животных или растений можно свести всего лишь к одному типу. К таким исследователям-натурфилософам относился, прежде всего, один из предшественников Ч. Дарвина французский эволюционист Этьен Жоффруа Сэнт-Илер (Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, 1772–1884), он развивал учение о единстве строения всех животных, которое объяснял общностью их происхождения. Его поддерживал немецкий естествоиспытатель и поэт, мыслитель и автор наименований ряда ботанических таксонов – И.В. Гете (Johann Wolfgang von Goethe, 1749–1832) в своей натурфилософской трилогии «Опыт о метаморфозе растений» (Goethe, 1790). По этой причине в бинарной ботанической номенклатуре названия этих таксонов принято дополнять сокращением «Goethe». Оппоненты

Сэнт-Илера и Гете придерживались противоположного мнения – существует множество типов. Так, основатель сравнительной анатомии и палеонтологии, создатель теории катастроф французский естествоиспытатель-натуралист Жорж Кювье (Georges Cuvier, 1769–1832) выделял 4 типа. Его сторонник – немецкий палеонтолог, один из основателей систематики ископаемых животных – Г. Бронн (Heinrich Georg Bronn, 1800–1862) насчитывал 5 типов. А вот немецкий биолог, один из основоположников современной сравнительной анатомии, К. Гегенбаур (Carl Gegenbaur, 1826–1903) выделял вообще 7 типов.

Эти типологические изыскания привели к созданию моделей архетипов больших групп животных. Термин *архетип* образован соединением двух греческих слов: «ἀρχή»: архэ, начало, принцип и «τύπος» – тип, отпечаток, форма, образец.

«Архетипы», «типы» или «планы строения» явились инструментом, изначально предназначенным либо для создания порядка, либо для постижения уже существующего, но еще неведомого порядка, устройства или упорядоченности. К примеру, «архетип» позвоночных был

представлен знаменитым английским анатомом, зоологом и палеонтологом, впервые реконструировавшим облик динозавров – Ричардом Оуэном (Richard Owen, 184–1892). Вслед за ним английский зоолог, защитник теории Ч. Дарвина, Т. Гексли (Thomas Henry Huxley, 1825–1895) представил «архетип» моллюсков.

Ж. Кювье полагал, что каждый тип организма является совершенным, т. е. его части скоординированы в целое и сконструированы так, что ни одна из частей организма не может изменяться без того, чтобы не изменились другие и, следовательно, каждая из них, взятая отдельно, указывает и определяет все другие. Кювье впервые на сравнительно-анатомическом уровне поставил проблему целостности организма, континуальности взаимосвязи его частей. Он писал так: «Почти нет ни одной кости, грани, изгибы, выступы которой изменялись бы без соответствующего влияния на изменения других костей; и можно при взгляде на одну из них в известной мере судить обо всем скелете» (Кювье, 1937. С. 130–131).

Учение о типологии послужило основой для классификации типов сельскохозяйственных животных. Так, выпускник Московского университета, автор фундаментального труда «Происхождение домашних животных» Е.А. Богданов (1923) в предложенной им классификации типов как животных, так и человека, выделял *сырой* и *сухой* типы. Знаменитый теоретик селекции, зоотехник и специалист по племенному разведению сельскохозяйственных животных, их экстерьеру и конституции П.Н. Кулешов (1937) выделял *грубый* и *нежный* типы.

Идеи типологии Кювье проложили дорогу к понятию коррелятивной изменчивости. Кювье считал, что влияние человека на домашних животных меняет порядок изменчивости, свойственный диким неодомащенным животным – человек выводит все вариации, к каким только способен тип каждого вида, и получает расы, которых эти виды, предоставленные самим себе, никогда не дали бы. Наиболее ярко обнаружилось влияние человека на животное, которым он наиболее полно овладел, – на собаке, имеющей огромное разнообразие пород, т. е. вариаций (Кювье, 1937. С. 143).

И все же Кювье, которым так восхищались современники, скромно считал себя в естест-

вознании лишь предшественником новой эпохи. Этой эпохой, опирающейся на созданные Кювье основы, была эпоха эволюционного учения, «Рафаэлем» которой был Дарвин (1809–1882).

В «Происхождении видов» Чарлз Дарвин в главе «Вариации при доместикации» пишет: «... человек, отбирая и накапливая какую-нибудь особенность строения, почти наверняка будет неумышленно изменять и другие части организма на основании таинственных законов корреляции» (Дарвин, 1991. С. 29).

С исключительной четкостью этот вопрос был поднят Н.И. Вавиловым (1887–1943). Он говорил, что, изучая породы и экотипы в их эволюции, можно констатировать выработку целых конституций и сложной связанности органов, их взаимоотношений. Эволюция пород животных и растений явно показывает взаимосвязи в комплексе, а не простой набор признаков, не зависящих друг от друга (Vavilov, 1922). В самой формулировке закона гомологических рядов заложена его предсказательная сила, позволяющая выявлять определенные типы и варианты изменчивости у тех видов, у которых они еще не проводились.

Принцип корреляций, наиболее полно выраженный в учении о конституции животных, широко использовался в практике селекции, особенно в доменделевский период, когда некоторые второстепенные признаки экстерьера нередко служили критериями отбора и подбора. Расчет сводился к тому, что эффективность отбора по основному селекционируемому признаку усиливалась дополнительными признаками, скоррелированными с основным (Wright, 1921, 1958; Беляев, 1951, 1958; Беляев, Ратнер, 1961).

Понятие *корреляция* сформировалось в селекционной практике английских животноводов. Что означает этот термин? Он указывает на *отношение, связь, зависимость* двух признаков, по-английски, – *relation*. От этого слова и произошло производное слово *корреляция*. В толковом американском словаре прочитаем: *correlation* – *взаимосвязь, взаимозависимость, дополнительность, параллельность, обратная связь, соотношение, соупутствие, причина*.

Корреляция – это статистическая зависимость между случайными величинами, не имеющая строго функционального характера, при которой изменение одной из случайных величин

приводит к изменению средней другой (т. е. меняется не сама величина, а ее средняя).

Положительная корреляция – это одновременное возрастание или уменьшение в объеме двух переменных величин, например, увеличение зловости пушного зверя и усиление интенсивности пигментации мехового покрова. Возрастание одной переменной и одновременное уменьшение другой называется *отрицательной корреляцией*.

В современной генетико-селекционной литературе проблема корреляций и коррелятивной изменчивости по-прежнему остается одной из наиболее актуальных в селекции животных. Поставленная еще Ч. Дарвиным, она интенсивно разрабатывалась выдающимися отечественными зоотехниками-селекционерами: П.Н. Кулешовым, М.Ф. Ивановым, Е.А. Богдановым, Б.Н. Васинным, А.М. Паниным, Д.К. Беляевым, Г.А. Кузнецовым. Так, при выведении знаменитого пушкинского черного соболя селекционеры Б.А. Куличков и Н.Т. Портнова писали об отрицательной корреляции между агрессивным поведением и плодовитостью – мешала зловость самок, особенно баргузинских, – они плохо давали приплод (Куличков, Портнова, 1967).

О принципе корреляций хорошо пишет Л.В. Милованов в своей книге: «История звероводства. Салтыковский» (Милованов, 2001. С. 72–74). Он достаточно подробно рассказывает об обнаруженной в 1950–1960 гг. отрицательной корреляции (и одновременно трагедии) коротконогих, с густым и высоким опушением лисиц с их плодовитостью.

Поэтому, производя массовый отбор по какому-либо признаку, необходимо подключать к отбору вспомогательный признак, о котором заранее известно, что он морфологически или функционально положительно скоррелирован с основным. При этом наследуемость основного признака растет и эффективность отбора повышается, причем рост наследуемости тем больше, чем сильнее корреляция между основным и вспомогательным признаками (Беляев, Ратнер, 1961), т. е. для эффективного изменения признака с низкой наследуемостью существует возможность воспользоваться другим признаком-маркером, по которому и вести отбор. Об этом знаменитый генетик С.С. Четвериков сказал так: «есть лазейка, за которую можно

спрятаться – соотносительная изменчивость» (цит. по: Тахтаджян, 1991. С. 501).

Повышенная эффективность такой системы селекции есть в конечном счете результат создания новой генотипической среды, обеспечивающей желательный уровень развития основного селекционируемого признака. Использование таких дополнительных признаков может иметь существенное значение для повышения эффекта селекции по важнейшим хозяйственно полезным признакам. Последнее особенно важно, если учесть, что в животноводстве даже при очень высоком уровне селекционно-племенной работы оценка происхождения животных далеко не всегда гарантирует отбор действительно лучших особей. Хорошей иллюстрацией тому могут служить мировые и отечественные селекционные достижения.

Проблема корреляций сохраняет свою актуальность и в современном овцеводстве. Несмотря на изменение направления отбора у многих пород в сторону увеличения мясной продуктивности, в связи с увеличением спроса на более тонкую шерсть прогнозирование результатов отбора овец на утонение шерсти приобретает приоритетное значение.

Но в практике совершенствования породных и продуктивных качеств овец до сих пор бонитировка молодняка проводится до стрижки и фактического определения настрига шерсти – одного из основных селекционных параметров. Поэтому при выделении овец в основное стадо селекционеру приходится прогнозировать настриг шерсти, чтобы определить классность животного и его назначение. Прогноз настрига шерсти классическими методами определяется по совокупности технических свойств шерсти, наличию складчатости и величине животных. Многими авторами эта проблема рассматривалась с разных точек зрения. Нاستриг шерсти прогнозировали по группам и системам крови, по белкам молока и другим маркерам. В представленных материалах обращается внимание на особенности экстерьера овец, на основании которого можно строить прогноз настрига шерсти.

Материал и методы

Исследование по определению возможностей прогноза настрига шерсти по особен-

ностям телосложения проведено на поголовье ярков и овцематок породы прекос племенного репродуктора «Уныш» Кукморского района Республики Татарстан. Для решения поставленных задач в четыре возрастных периода у молодняка и полновозрастных овцематок взяты промеры тела, на основании которых рассчитаны 4 индекса телосложения – *растянутости, сбитости, костистости* и *большеголовости*. Группировки по типам телосложения и продуктивным качествам проводили по принципу $M \pm 1\sigma$. Первый тип отклонялся в меньшую сторону от среднего более чем на $1\sigma (< M - 1\sigma)$, третий тип отклонялся в большую сторону более чем на $1\sigma (> M + 1\sigma)$. Продуктивные качества ярков определяли принятыми в овцеводстве способами. Густоту и тонину шерсти определяли в условных единицах по следующему ключу: $MM - 4$, $M+ - 3$, $M - 2$ и $M - 1$ балл; $60^S - 3$; $64^S - 2$; $70^S - 1$ балл. Все расчеты проведены с использованием стандартного пакета программ Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

Изучение возрастной динамики индексов телосложения у ярков породы *прекос* показало, что к концу подсосного периода (4 мес.) увеличивается индекс растянутости на 9,8 %, индекс костистости снижается на 145,9 %, а индексы большоголовости и сбитости практически не изменяются (табл. 1).

К 9-месячному возрасту ярки становятся еще более растянутыми и менее сбитыми. Индекс костистости продолжает увеличиваться и по своему значению превосходит индекс большоголовости, что связано с увеличением интенсивности роста животных в длину и

ширину. К 12-месячному возрасту снижается величина индексов растянутости, костистости и большоголовости, а индекс сбитости продолжает увеличиваться. В сравнении с овцематками ярки в 12 месяцев характеризуются меньшей растянутостью, сбитостью и большоголовостью, но большей костистостью. Исследование показывает, что нарастание широтных промеров происходит значительно позднее, практически в то время, когда ярки готовятся к осеменению и вынашивают первый плод.

С целью выяснения возможностей прогноза настрига шерсти в раннем возрасте по типу телосложения были изучены величина и направленность корреляции индексов с основными признаками шерстной и мясной продуктивности.

Установлено, что в 12-месячном возрасте на наиболее высокую, но отрицательную корреляционную связь с настригом шерсти указывает только индекс растянутости (табл. 2).

Между остальными индексами и настригом шерсти корреляция практически отсутствует. И это несмотря на то, что среди овцеводов существует мнение о более высокой шерстной продуктивности у длиннотелых животных.

Более высокая, но тоже отрицательная связь выявлена между индексом растянутости и густотой шерсти, т. е. растянутые животные не только характеризуются меньшими настригами шерсти, но и пониженной ее густотой.

Группировка ярков по типам продуктивности подтверждает достоверность установленной закономерности (табл. 3). Наибольшими настригами шерсти характеризовались ярки с наименее растянутым туловищем ($p < 0,01$). Более низким индексом растянутости характеризовались также длинношерстные и густошерстные

Таблица 1

Возрастная динамика индексов телосложения овец породы *прекос*

Возраст овец	Индексы телосложения, %			
	растянутости	сбитости	костистости	большоголовости
1 мес	85,2 ± 1,3	139,9 ± 2,2	16,2 ± 0,2	31,0 ± 0,8
4 мес	93,65 ± 0,7	138,8 ± 1,3	14,0 ± 0,2	29,9 ± 0,3
9 мес	99,3 ± 0,8	136,2 ± 1,1	14,2 ± 0,2	30,6 ± 3,2
12 мес	92,4 ± 1,1	153,7 ± 1,5	14,0 ± 0,2	30,0 ± 0,6
Овцематки	100,3 ± 1,0	157,5 ± 2,1	12,2 ± 0,2	31,2 ± 0,4

Таблица 2

Взаимосвязь индексов телосложения с продуктивностью ярок породы *прекос* ($r \pm m_r$)

Возраст, мес.	Индексы телосложения	Коррелирующие признаки				
		настриг шерсти	длина шерсти	густота шерсти	тонина шерсти	живая масса
1	Растянутости	0,019 ± 0,15	-0,066 ± 0,15	-0,294 ± 0,14	0,083 ± 0,15	-0,259 ± 0,15
	Сбитости	0,048 ± 0,15	-0,037 ± 0,15	0,260 ± 0,14	-0,144 ± 0,15	0,340 ± 0,14
	Костистости	-0,024 ± 0,15	-0,139 ± 0,15	-0,014 ± 0,15	-0,288 ± 0,14	-0,246 ± 0,15
	Большеголовости	0,084 ± 0,15	-0,229 ± 0,14	-0,152 ± 0,14	0,049 ± 0,15	0,028 ± 0,15
4	Растянутости	-0,078 ± 0,15	-0,078 ± 0,15	-0,001 ± 0,15	-0,188 ± 0,14	-0,094 ± 0,15
	Сбитости	0,161 ± 0,15	0,090 ± 0,15	0,086 ± 0,15	-0,024 ± 0,15	0,169 ± 0,15
	Костистости	0,259 ± 0,15	0,098 ± 0,15	0,200 ± 0,14	0,072 ± 0,15	-0,066 ± 0,15
	Большеголовости	0,189 ± 0,15	-0,340 ± 0,14	-0,088 ± 0,14	-0,006 ± 0,15	-0,179 ± 0,15
9	Растянутости	-0,053 ± 0,15	-0,345 ± 0,14	-0,003 ± 0,15	0,050 ± 0,15	-0,157 ± 0,15
	Сбитости	0,146 ± 0,15	0,170 ± 0,14	-0,024 ± 0,15	0,104 ± 0,15	0,121 ± 0,15
	Костистости	0,178 ± 0,15	-0,055 ± 0,15	-0,842 ± 0,08	-0,040 ± 0,15	-0,090 ± 0,15
	Большеголовости	-0,048 ± 0,15	-0,265 ± 0,14	-0,192 ± 0,14	-0,044 ± 0,15	-0,409 ± 0,14
12	Растянутости	-0,242 ± 0,15	-0,164 ± 0,15	-0,267 ± 0,14	-0,098 ± 0,15	-0,164 ± 0,15
	Сбитости	0,006 ± 0,15	-0,221 ± 0,14	0,100 ± 0,15	-0,219 ± 0,14	-0,091 ± 0,15
	Костистости	0,023 ± 0,15	-0,076 ± 0,15	-0,088 ± 0,15	-0,160 ± 0,15	-0,171 ± 0,15
	Большеголовости	0,009 ± 0,15	0,093 ± 0,15	-0,272 ± 0,14	-0,014 ± 0,15	0,007 ± 0,15

Таблица 3

Характер телосложения ярок различного типа в 12-месячном возрасте

Признаки	Типы ярок по продуктивным признакам	Индексы телосложения, %			
		растянутости	сбитости	костистости	большеголовости
Настриг шерсти	первый	95,75 ± 2,4	155,93 ± 3,7	14,39 ± 0,5	31,25 ± 1,0
	второй	90,42 ± 2,8	152,48 ± 1,7	13,91 ± 0,2	30,43 ± 0,4
	третий	78,97 ± 2,0**	147,00 ± 3,0	14,01 ± 0,3	29,77 ± 1,3
Длина шерсти	первый	92,60 ± 0,0	154,40 ± 0,0	13,20 ± 0,0***	29,40 ± 0,0
	второй	92,21 ± 1,7	155,80 ± 2,4	14,33 ± 0,3	30,35 ± 0,5
	третий	89,62 ± 3,9	150,75 ± 1,7	13,75 ± 0,2	30,80 ± 0,4
Густота шерсти	первый	95,06 ± 1,6	152,09 ± 2,7	14,22 ± 0,4	31,16 ± 0,6
	второй	92,37 ± 1,4	153,60 ± 1,9	13,96 ± 0,2	30,52 ± 0,3
	третий	87,63 ± 6,5	155,95 ± 5,3	13,88 ± 0,7	28,58 ± 1,8
Тонина шерсти	первый	93,44 ± 1,4	154,50 ± 2,0	14,15 ± 0,2	30,46 ± 0,4
	второй	91,58 ± 2,3	152,47 ± 2,6	13,96 ± 0,4	30,90 ± 0,6
	третий	92,70 ± 2,6	147,85 ± 1,2	13,38 ± 0,6	29,88 ± 0,4
Живая масса	первый	96,46 ± 4,3	155,10 ± 4,2	14,52 ± 0,4	29,86 ± 0,8
	второй	91,87 ± 1,3	152,82 ± 1,9	14,07 ± 0,3	30,52 ± 0,4
	третий	95,50 ± 2,4	157,54 ± 3,0	13,70 ± 0,3	31,57 ± 0,6

** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

ярки, что, скорее всего, и обуславливает у них повышенный настриг шерсти.

Достоверных различий в индексе сбитости у овец разных продуктивных типов не установлено, несмотря на то что величина корреляции этого индекса с длиной шерсти составляет 0,2. У ярок с разной длиной шерсти установлены достоверные различия ($p < 0,001$) в индексе костистости, при этом как короткошерстные, так и длинношерстные ярки характеризовались меньшей величиной индекса костистости. Однако вычисление коэффициента корреляции не показало наличия высокой связи, коэффициент корреляции составлял 0,08. Следует отметить, что невысокое значение индекса костистости имели также ярки с пониженной густотой и тониной шерсти, а также ярки с большой живой массой, т. е. уклоняющиеся в сторону мясности. Коэффициенты корреляции индекса костистости с этими признаками были отрицательными и колебались в пределах 0,09–0,2, т. е. подтверждается наличие отрицательной корреляции между индексом костистости и густотой, тониной шерсти и живой массой. Несмотря на наличие невысокой корреляции группировка выявила различия в продуктивности овец. Следовательно, величина фенотипической корреляции не всегда позволяет прогнозировать контролируемые селекционные

признаки. Относительным постоянством характеризуется индекс большеголовости, у ярок разных продуктивных типов различия в этом индексе не превышали 10,5 %, а в пределах одного продуктивного типа индекс большеголовости изменялся в пределах 3,4–9,0 %. Повышенную величину имеет корреляция индекса большеголовости с густотой шерсти, но эта связь отрицательная, а различия в продуктивности животных не превышают 9 %. Взаимосвязь с живой массой практически отсутствует, однако по результатам группировки явно прослеживается тенденция увеличения индекса большеголовости по мере повышения живой массы ярок.

Группировка ярок по характеру телосложения в 12-месячном возрасте показала, что большинство животных в отобранной группе имеют среднее значение оцениваемого признака, удельный вес животных среднего типа колеблется от 67 до 75 % (табл. 4).

В первых трех группах (по индексам растянутости, сбитости и костистости) количество животных с минимальной и максимальной выраженностью признака оказалось одинаковым, а в четвертой группе количество животных с относительно большой головой было выше, чем с малой. Наибольший настриг шерсти в 12-месячном возрасте имели ярки укороченного типа.

Таблица 4

Продуктивность ярок породы *прекос* в 12-месячном возрасте в зависимости от характера телосложения

Индексы	Тип телосложения	<i>n</i>	Настриг шерсти, кг	Длина шерсти, см	Густота шерсти, усл. ед.	Тонина шерсти, усл. ед.	Живая масса, кг
Растянутости	первый	6	4,02 ± 0,2	8,67 ± 0,5	2,33 ± 0,2**	2,67 ± 0,2	50,08 ± 0,7
	второй	36	3,63 ± 0,1	8,44 ± 0,1	2,67 ± 0,1	2,44 ± 0,1	48,57 ± 0,7
	третий	6	3,72 ± 0,2	8,33 ± 0,2	3,00 ± 0,2	2,17 ± 0,2	48,05 ± 0,7
Сбитости	первый	8	3,66 ± 0,1	8,38 ± 0,2	2,63 ± 0,2	2,38 ± 0,2	47,93 ± 1,3
	второй	32	3,67 ± 0,1	8,53 ± 0,1	2,72 ± 0,1	2,53 ± 0,1	48,67 ± 0,8
	третий	8	3,83 ± 0,2	8,13 ± 0,1*	3,00 ± 0,2	2,13 ± 0,2	49,58 ± 1,4
Костистости	первый	6	3,72 ± 0,1	8,33 ± 0,2	3,00 ± 0,3	2,67 ± 0,3	50,53 ± 1,9
	второй	36	3,73 ± 0,1	8,49 ± 0,1	2,81 ± 0,1	2,42 ± 0,1	48,77 ± 0,7
	третий	6	3,47 ± 0,3	8,25 ± 0,2	2,50 ± 0,2	2,33 ± 0,2	46,45 ± 2,1
Большеголовости	первый	6	3,80 ± 0,2	8,25 ± 0,2	3,17 ± 0,3	2,33 ± 0,2	47,00 ± 1,1
	второй	33	3,68 ± 0,8	8,48 ± 0,1	2,79 ± 0,1	2,61 ± 0,1	49,58 ± 0,8
	третий	9	3,64 ± 0,2	8,39 ± 0,1	2,56 ± 0,2	2,44 ± 0,2	46,78 ± 1,5

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$.

По этому показателю они превосходили ярк других типов сложения на 5–16 %. Повышенный настриг шерсти ярк этого типа обусловлен максимальной для отобранной группы длиной, густотой, тониной шерсти и высокой живой массой. Следовательно, это самый желательный тип сложения, сочетающий повышенную шерстную и мясную продуктивность.

Наименьший настриг шерсти имели ярки, отличающиеся высокой величиной индекса костистости. При средней выраженности остальных признаков шерстной продуктивности они характеризовались и наименьшей живой массой. Прослеживается явно выраженная тенденция снижения настрига шерсти по мере увеличения индексов костистости и большеголовости.

Самую короткую шерсть имели массивные ярки (с высоким индексом сбитости), но при свойственной этому типу повышенной густоте шерсти и достаточной живой массе они имели относительно высокий настриг шерсти. Прослеживается выраженная тенденция уменьшения длины шерсти по мере увеличения индекса растянутости.

Густота шерсти снижается по мере увеличения индексов костистости и большеголовости и уменьшения индекса сбитости.

Наибольшим диаметром шерстяных волокон характеризовались ярки укороченного и тонкокостного типов. По этому показателю они превосходили ярк других типов на 2–25 % и имели высокий и средний по уровню настриг шерсти. Наиболее тонкими шерстяными волокнами характеризовались массивные ярки, но при сравнительно высоких величинах других селекционных признаков имели достаточно высокий настриг шерсти.

Изменчивость живой массы была самой невысокой, и определенная закономерность в изменении этого признака прослеживается только по индексу костистости: снижение живой массы по мере увеличения индекса костистости. Следовательно, нельзя считать высокопродуктивными уклоняющихся в сторону грубого телосложения ярк, и при небольшом росте этот тип ярк не должен отбираться в состав племенной группы.

Поскольку характер сложения животных достаточно многообразен, проведена группировка, учитывающая выраженность каждого из четырех индексов. Исследование показало, что

в отобранной для племенного использования группе ярк выделен 21 вариант сочетаемости индексов. Поскольку 11 вариантов такой сочетаемости было представлено минимальным числом животных, не позволяющим провести статистическую обработку, анализ проведен только по 10 вариантам. Наибольшим настригом шерсти характеризовались ярки с растянутым туловищем при средней выраженности остальных оцениваемых индексов. По этому показателю они превосходили животных других типов сложения на 4–16 %. Повышенный настриг шерсти ярк этого типа обусловлен максимальной для него длиной, повышенной густотой и тониной шерсти, а также высокой живой массой (табл. 5). Наименьшим настригом шерсти характеризовались массивные ярки при средней выраженности остальных индексов. Низкий настриг шерсти животных этого типа обусловлен пониженной густотой и небольшой живой массой при средней для породы длине и тонине шерсти.

Повышенной густотой шерсти отличались ярки со средней величиной индекса костистости и минимальной величиной остальных индексов. По этому показателю они превосходили ярк других типов сложения на 17–75 %. Ярки этого типа характеризовались также повышенными настригами, уступая максимальному значению этого признака только на 4 %.

Повышенной тониной волокон характеризовались ярки, сочетающие максимально выраженный индекс костистости (третий тип) со средней выраженностью всех остальных индексов. По тонине шерсти этот тип ярк превосходил другие типы на 31–133 %. Они также отличались повышенным настригом шерсти, большей живой массой и густотой шерсти при средней длине шерсти. Пониженной тониной волокон (на уровне 70-го качества) отличались ярки, сочетающие наименьшее значение индекса сбитости (первый тип) со средними значениями других индексов. Этот тип ярк также имел повышенный настриг шерсти, обусловленный большой живой массой и повышенной густотой при средней длине шерсти. По современным требованиям это наиболее перспективный тип тонкорунных овец, и при отборе на такой тип животных необходимо обратить особое внимание. При селекции на

повышение настрига шерсти преимущество при отборе в 12-месячном возрасте должны иметь ярки наиболее укороченного типа, сочетающие повышенную густоту шерсти с большой живой массой, так как это самый высокопродуктивный тип животных.

В соответствии с принятой в овцеводстве бонитировкой наиболее приближен к возрасту оценки основных селекционных признаков момент перевода овец с пастбищного содержа-

ния на стойловое. Именно в это время можно провести дополнительный отбор молодняка в ремонтную группу.

Группировка ярков по характеру телосложения в 9-месячном возрасте показала, что наибольший удельный вес имеют животные среднего типа (табл. 6). Так же как и в 12-месячном возрасте наибольшим настригом шерсти характеризовались относительно укороченные ярки первого типа по индексу растянутости.

Таблица 5

Продуктивность ярков 12-месячного возраста различного типа телосложения

растянутости	Тип ярков по индексам			Настриг шерсти, кг	Длина шерсти, см	Густота шерсти, усл. ед.	Тонина шерсти, усл. ед.	Живая масса, кг
	сбитости	костистости	большоголовости					
второй	второй	второй	второй	3,62 ± 0,1	8,53 ± 0,2	2,69 ± 0,1	2,50 ± 0,2	48,99 ± 1,3
второй	второй	второй	первый	3,78 ± 0,2	8,50 ± 0,2	2,50 ± 0,2	2,50 ± 0,3	47,60 ± 1,1
третий	второй	второй	второй	4,17 ± 0,2	9,00 ± 1,0	3,00 ± 0,0	2,67 ± 0,3	51,50 ± 0,5
второй	третий	второй	второй	3,20 ± 0,1	8,50 ± 0,5	2,00 ± 0,0	2,50 ± 0,5	44,90 ± 2,2
второй	второй	третий	второй	3,70 ± 0,3	8,25 ± 0,2	3,00 ± 0,0	3,50 ± 0,5	52,70 ± 5,2
второй	третий	третий	второй	3,70 ± 0,0	8,75 ± 0,2	2,50 ± 0,5	2,50 ± 0,5	52,40 ± 0,4
второй	первый	первый	второй	3,95 ± 0,1	8,00 ± 0,0	3,00 ± 0,0	2,00 ± 0,0	47,35 ± 0,6
первый	первый	второй	первый	4,00 ± 0,0	8,00 ± 0,0	3,50 ± 0,0	2,00 ± 0,0	49,75 ± 3,5
второй	третий	второй	третий	3,60 ± 0,5	8,25 ± 0,2	3,00 ± 1,0	2,00 ± 0,0	44,85 ± 0,8
второй	первый	второй	второй	4,00 ± 0,0	8,00 ± 0,0	3,00 ± 0,0	1,50 ± 0,5	50,55 ± 4,6

Таблица 6

Продуктивность ярков породы прекос в 9-месячном возрасте в зависимости от характера телосложения

Индексы	Тип телосложения	n	Настриг шерсти, кг	Длина шерсти, см	Густота шерсти, усл. ед.	Тонина шерсти, усл. ед.	Живая масса, кг
Растянутости	первый	7	3,83 ± 0,2	8,09 ± 0,8	3,14 ± 0,1	2,14 ± 0,1	49,30 ± 2,0
	второй	31	3,66 ± 0,1	8,48 ± 0,1	2,98 ± 0,1	2,61 ± 0,1	49,16 ± 0,8
	третий	10	3,69 ± 0,1	8,10 ± 0,1	2,80 ± 0,2	2,10 ± 0,1	46,93 ± 1,0
Сбитости	первый	9	3,61 ± 0,2	8,11 ± 0,1	2,78 ± 0,1	2,22 ± 0,1	47,69 ± 1,4
	второй	31	3,71 ± 0,1	8,53 ± 0,1	2,77 ± 0,1	2,52 ± 0,1	48,38 ± 0,7
	третий	8	3,70 ± 0,1	8,44 ± 0,3	2,88 ± 0,1	2,38 ± 0,3	51,27 ± 1,9
Костистости	первый	6	3,65 ± 0,2	8,58 ± 0,1	2,67 ± 0,2	2,33 ± 0,2	51,52 ± 1,5
	второй	36	3,65 ± 0,1	8,45 ± 0,1	2,81 ± 0,1	2,47 ± 0,1	48,31 ± 0,8
	третий	6	3,97 ± 0,0	8,33 ± 0,2	2,83 ± 0,3	2,33 ± 0,2	48,07 ± 1,1
Большоголовости	первый	9	3,61 ± 0,2	8,83 ± 0,3	3,00 ± 0,2	2,33 ± 0,2	50,55 ± 1,5
	второй	30	3,71 ± 0,1	8,33 ± 0,1	2,80 ± 0,1	2,47 ± 0,1	48,87 ± 0,8
	третий	9	3,72 ± 0,2	8,39 ± 0,2	2,56 ± 0,2	2,56 ± 0,2	46,19 ± 1,4

Этот тип ярок отличался также густой шерстью ($p < 0,01$), средней для породы длиной шерсти и живой массой и более тонкими шерстяными волокнами, т. е. тенденция, установленная при основной бонитировке овец, проявляется сравнительно раньше и уже в 9-месячном возрасте можно проводить целенаправленный отбор по типу телосложения, что будет сопровождаться повышением эффекта селекции.

Тенденции, выявленные по длине шерсти, в 9-месячном возрасте не выражены, массивные ярки имели длину шерсти несколько больше стандарта породы и не отличались относительно короткошерстностью.

Большей живой массой в 9-месячном возрасте характеризовались относительно массивные и тонкокостные овцы.

Прогноз по типу телосложения в раннем возрасте менее достоверен. Так, группировка ярочек в 4-месячном возрасте не позволила установить достоверных различий в величине продуктивности, а тенденции, установленные в старшем возрасте, проявляются не полностью. Наибольшим настригом шерсти характеризовались ярочки третьего типа по костистости или слегка грубокостные (табл. 7). Они также

отличались повышенной густотой шерсти при небольшой живой массе и более тонких шерстяных волокнах. Наименее растянутые ярочки отличались более длинной шерстью, превосходя по этому показателю животных других типов сложения на 5–15 %. По остальным продуктивным качествам этот тип сложения имел средние величины. Следовательно, основным критерием отбора ярок при отбивке в 4-месячном возрасте должна быть степень развития костяка по отношению к росту, которая измеряется степенью развития пясти.

Самой ранней оценкой типа телосложения в наших исследованиях был возраст ягнят 30 дней. Группировка по типу телосложения в этом возрасте позволила выявить тенденции, обнаруженные в 4-месячном возрасте. Повышенным настригом шерсти характеризовались животные, имеющие третий тип по костистости или слегка грубокостные. Но этот тип животных отличался относительно короткой и тонкой шерстью при средней густоте и живой массе (табл. 8), т. е. предварительный отбор ярок с повышенным индексом костистости, проводимый в этом возрасте, позволит повысить эффективность проводимой селекционной работы.

Таблица 7

Продуктивность ярок породы *прекос* в 4-месячном возрасте
в зависимости от характера телосложения

Индексы	Тип телосложения	<i>n</i>	Настриг шерсти, кг	Длина шерсти, см	Густота шерсти, усл. ед.	Тонина шерсти, усл. ед.	Живая масса, кг
Растянутости	первый	5	3,52 ± 0,3	9,30 ± 0,5	2,40 ± 0,2	2,60 ± 0,4	48,82 ± 3,0
	второй	36	3,74 ± 0,1	8,40 ± 0,1	2,81 ± 0,1	2,53 ± 0,1	48,62 ± 0,6
	третий	7	3,67 ± 0,2	8,00 ± 0,1	2,86 ± 0,1	1,86 ± 0,1	48,97 ± 1,9
Сбитости	первый	7	3,32 ± 0,2	8,07 ± 0,1	2,71 ± 0,2	2,43 ± 0,3	45,70 ± 2,0
	второй	34	,76 ± 0,1	8,59 ± 0,1	2,74 ± 0,1	2,50 ± 0,1	49,29 ± 0,7
	третий	7	3,69 ± 0,2	8,07 ± 0,1	2,86 ± 0,1	2,14 ± 0,1	48,92 ± 1,4
Костистости	первый	8	3,53 ± 0,2	8,44 ± 0,1	2,25 ± 0,2	2,25 ± 0,2	49,09 ± 2,1
	второй	33	3,65 ± 0,1	8,47 ± 0,1	2,76 ± 0,1	2,52 ± 0,1	48,95 ± 0,7
	третий	7	4,03 ± 0,04	8,29 ± 0,1	3,14 ± 0,3	2,29 ± 0,2	46,83 ± 0,8
Больше-головости	первый	8	3,50 ± 0,2	8,88 ± 0,4	2,75 ± 0,2	2,38 ± 0,3	49,69 ± 1,9
	второй	34	3,72 ± 0,1	8,40 ± 0,1	2,76 ± 0,1	2,47 ± 0,1	48,76 ± 0,7
	третий	6	3,80 ± 0,2	8,08 ± 0,1	3,00 ± 0,3	2,33 ± 0,2	47,03 ± 1,9

Таблица 8

Продуктивность ярок породы *прекос* в 1-месячном возрасте
в зависимости от характера телосложения

Индексы	Тип телосложения	<i>n</i>	Настриг шерсти, кг	Длина шерсти, см	Густота шерсти, усл. ед.	Тонина шерсти, усл. ед.	Живая масса, кг
Растянутости	первый	9	3,71 ± 0,1	8,33 ± 0,2	3,11 ± 0,2	2,33 ± 0,2	50,44 ± 0,9
	второй	32	3,71 ± 0,1	8,47 ± 0,1	2,78 ± 0,1	2,41 ± 0,1	48,87 ± 0,8
	третий	7	3,59 ± 0,2	8,43 ± 0,2	2,43 ± 0,2	2,71 ± 0,3	45,70 ± 1,2
Сбитости	первый	7	3,43 ± 0,2	8,64 ± 0,2	2,29 ± 0,2	2,57 ± 0,3	45,26 ± 2,2
	второй	35	3,75 ± 0,1	8,44 ± 0,1	2,89 ± 0,1	2,46 ± 0,1	49,06 ± 0,6
	третий	10	3,63 ± 0,2	8,17 ± 0,2	2,83 ± 0,2	2,17 ± 0,2	50,70 ± 1,3
Костистости	первый	9	3,70 ± 0,2	8,50 ± 0,2	2,67 ± 0,2	2,78 ± 0,2	9,76 ± 1,7
	второй	31	3,66 ± 0,1	8,52 ± 0,1	2,81 ± 0,1	2,48 ± 0,1	48,79 ± 0,8
	третий	8	3,79 ± 0,1	8,06 ± 0,1	2,88 ± 0,2	1,88 ± 0,1	47,18 ± 1,2
Больше-головости	первый	9	3,48 ± 0,1	8,61 ± 0,2	2,78 ± 0,3	2,56 ± 0,2	47,69 ± 0,8
	второй	30	3,74 ± 0,1	8,47 ± 0,1	2,87 ± 0,1	2,37 ± 0,1	49,11 ± 0,9
	третий	9	3,72 ± 0,2	8,17 ± 0,1	2,56 ± 0,2	2,56 ± 0,3	48,41 ± 1,5

Литература

- Беляев Д.К. Творческая роль отбора в возникновении некоторых вариаций окраски у лисиц // Каракулеводство и звероводство. М.: Колос, 1951. № 5. С. 55–62.
- Беляев Д.К. Улучшить племенную работу в лисоводстве // Кролиководство и звероводство. М.: Колос, 1958. № 5. С. 37–39.
- Беляев Д.К., Ратнер В.И. Анализ генетических и фенотипических корреляций в связи с некоторыми проблемами селекции и эволюции // Докл. АН СССР. 1961. Т. 140. № 3. С. 699–702.
- Богданов Е.А. Типы телосложения сельскохозяйственных животных и человека и их значение. М.: Сельхозиздат, 1923. 311 с.
- 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. СПб отд-ние, 1991. 539 с.
- Кулешов П.Н. Выбор по экстерьеру лошадей, скота, овец и свиней. М.: Сельхозиздат, 1937. 402 с.
- Куличков Б.А., Портнова Н.Т. Русский соболь. М.: Колос, 1967.
- Кювье Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара: Пер. с фр. Д.Е. Жуковского. М.; Л.: Биомедгиз, 1937. 368 с.
- Милованов Л.В. История звероводства: «Салтыковский» (ОАО «Племенной зверосовхоз «Салтыковский»» Московской области – 70 лет). М.: Колос-Пресс, 2001. 168 с.
- Тахтаджян А.Л. Дарвин и современная теория эволюции // Ч. Дарвин 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. СПб отд-ние, 1991. 539 с.
- Goethe J.W. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklren. Gotha: Carl Wilhelm Ettinger, 1970.
- Vavilov N.I. The law of homologous series in variation // J. Genetics. 1922. V. XII. P. 47–89.
- Wright S. Correlation and causation // J. Agr. Res. 1921. V. 20. P. 557.
- Wright S. Systems of Mating and other Papers. Chicago, 1958.

PREDICTION OF WOOL PRODUCTION IN SHEEP ON THE BASE OF THEIR CONSTITUTIONAL TYPES

M.A. Sushentsova

N.E. Bauman Kazan State Academy of Veterinary Medicine, Tatarstan, Russia,
e-mail: marinasush@rambler.ru

Summary

The possibility to predict wool clip and other commercial traits from the constitutional type was investigated in Prekos sheep. Animals with relatively short bodies with other indices average for the breed should gain selectional advantage. This constitution combines large wool clip, fleece density, and live weight; the wool length and fineness meeting the breed standards. To accelerate the evaluation of wool clip, animals with well developed pastern and large index of bone should be selected. Female lambs with low blockiness index are now considered promising, because they have relatively fine wool with satisfactory manifestation of other traits.

Key words: typology, wool clip, correlation.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ЯКУТИИ В ИЗУЧЕНИИ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ГЕНОТИП–СРЕДА (СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ ЖИВОТНЫЕ КАК МОДЕЛЬ)

И.Н. Винокуров, А.Г. Черкашина, Н.М. Черноградская

ФГОУ ВПО Якутская государственная сельскохозяйственная академия, Якутск, Россия,
e-mail: yagsha@mail.sakha.ru

Представлены материалы по особенностям зимнего пастбищного содержания *колымского внутрипородного типа* якутских лошадей. Изложены результаты исследования по оптимизации физиологического состояния растущего молодняка *серебристо-черных* лисиц биологически активными веществами различного происхождения. Рассматриваются первые результаты компьютерной оптимизации рационов *холмогорской* породы скота молочного направления в условиях Якутии.

Ключевые слова: Якутия, якутская лошадь, *серебристо-черные* лисы, *холмогорская* порода скота, компьютерная оптимизация рациона кормления, биологически активные вещества, антиоксиданты.

Введение

Климат Якутии резко континентальный: максимальная амплитуда средних температур самого холодного месяца января и самого теплого – июля составляет 70–75 °С. По абсолютной величине минимальной температуры (в восточных горных системах – котловинах и впадинах до –70 °С), летом до +38 °С, по суммарной продолжительности периода с отрицательной температурой (от 6,5 до 9 месяцев в год) регион не имеет аналогов в северном полушарии. Почти вся территория Якутии представляет собой зону сплошной многовековой мерзлоты, которая только на крайнем юго-западе переходит в зону ее прерывистого распространения. Средняя мощность мерзлого слоя достигает 300–400 м, а в бассейне реки Вилюй – 1500 м – это максимальное промерзание горных пород на земном шаре.

Жесткие средовые условия сформировали специфику организации животноводства якутского региона. По состоянию на 1 января 2008 г. в Якутии насчитывалось 322 сельскохозяйственных предприятия, 142 подсобных хозяйства, 272 родовые общины, 4141 крестьянское и 181742 личных подсобных хозяйства. По состоянию на 2007 г. в хозяйствах всех катего-

рий насчитывалось 264,6 тыс. голов крупного рогатого скота, в том числе: 105,1 тыс. голов коров; 29,9 тыс. свиней; 136,5 тыс. лошадей; 729,3 тыс. голов птиц. Надой молока на 1 корову в сельскохозяйственных предприятиях составил 1800 кг; среднегодовая яйценоскость кур-несушек – 196 шт.

Табунное коневодство Якутии – национальный проект России

В условиях Якутии наиболее рентабельной отраслью животноводства является табунное коневодство, и именно оно выбрано приоритетным направлением на 2007–2011 гг. Рентабельность данной отрасли животноводства обеспечивается уникальностью биологии якутской лошади, которая из всех пород лошадей *северного лесного типа* разводится табунным способом.

Следует пояснить, что северные лесные породы – это небольшие лошади самой разнообразной масти. По мере продвижения с востока на запад по территории лесной зоны наблюдается некоторое укрупнение лошадей, а также большая выраженность их упряжного склада и свойств. Они выносливы на сельскохозяйственных и транспортных работах. Об-

ладают живым, энергичным темпераментом. Уникальна их приспособленность к суровым северным условиям – могут переносить лютые морозы, укусы кровососущих насекомых летом, довольствоваться грубым кормом.

Породы лошадей северного лесного типа делятся на две группы: западную (европейскую) и восточную (сибирскую). К европейской группе относятся: *скандинавские породы, финская, эстонская (клеппер), жмудская, вятская, печорская, тавдинская, мезенская*. К сибирской группе относятся сибирские северные породы: *приобская, нарымская, якутская*. Они обладают наибольшей для лесных пород массивностью телосложения, удлинённостью туловища, коротконогостью и относительно большей костистостью.

Якутская лошадь – самая мелкая среди пород лесного типа. Средние промеры жеребцов: высота в холке равна 138 см, косая длина туловища – 145, обхват груди – 170 и обхват пясти – 19,5 см. Соответственно средние промеры кобыл: 134–141–164–17,5.

Для экстерьера якутских лошадей характерны: массивная, грубая голова; короткая толстая шея; низкая холка; прямая или карпообразная длинная спина; спущенный круп; широкая и глубокая грудь; передние конечности короткие; постановка ног правильная (задние часто имеют Х-образный постав); копыта прочные, правильной формы; конституция крепкая. Волосяной покров, грива, челка и хвост очень густые, зимняя шерсть достигает 7–8 см, имеется подшерсток. Масти якутской лошади преимущественно светлые: серая, буланая, саврасая, чалая, мышастая. Темперамент лошади живой и энергичный.

Якутская лошадь замечательна тем, что она прекрасно приспособлена к существованию в исключительно суровых условиях – круглогодичное содержание под открытым небом (даже при морозах до -60°C). Несмотря на морозы, заснеженность пастбищ и скудное питание, она нагуливает более 400 кг живого веса, из которого мясо и жир составляют более 80 %. В то же время якутская лошадь быстро укрупняется при улучшенном кормлении. При хорошем нагуле убойный вес взрослой лошади достигает 58–63 % от живого веса, что значительно превышает убойный выход якутских коров.

Кобылы дают за сутки 6–8 и более литров молока. Мясо якутской лошади является диетическим и полезно при лечении различных недугов, в основном заболеваний печени, поджелудочной железы и желудочно-кишечного тракта. В жире якутской лошади содержится самое высокое количество ненасыщенной жирной кислоты (59 %), а также большое количество (до 24,3 %) знаменитой альфа-линоленовой кислоты (омега-3), обладающей противоонкологическим и противосклеротическим действием (Mordovskaya *et al.*, 2006). Роль этих кислот заключается в том, что в печени человека они переводят излишки холестерина в его пары, а стало быть, обладают холестериноснижающим эффектом. Для сравнения: насыщенные кислоты, изобилующие в свинине и говядине, наоборот вызывают подъем уровня общего холестерина в крови, провоцируя развитие атеросклероза, стенокардии, инфаркта миокарда, мозгового инсульта и других болезней (Якутская лошадь ..., 2003).

Из-за очень суровых условий содержания практически невозможно «улучшать» якутских лошадей путем скрещивания с другими породами, поэтому основным методом селекционной работы с ней является разведение породы «в себе».

Жесткие природно-климатические условия Якутии сформировали вольно-косячный метод круглогодичного пастбищно-тебеновочного содержания животных. Следует особо подчеркнуть, что такая форма коневодства применима только к аборигенной породе якутских лошадей. В самой породе выделены пять внутривидовых типов: *коренной, укрупненный, янский, колымский и мегежекский*. На сегодня из всех внутривидовых типов за эталон типичной якутской лошади принята *верхоянская лошадь* (Алексеев, Степанов, 2006).

Для якутской лошади принят статус аборигенной породы, сформированной длительной народной селекцией. Стратегия племенной работы в табунном коневодстве выстроена в соответствии с Федеральным законом «О племенном животноводстве», а также в соответствии с Законом Республики Саха (Якутия) о племенном деле в животноводстве (Закон..., 1998). С 2006 г. табунное коневодство включено в приоритетный национальный проект

«Развитие агропромышленного комплекса» и отдельным подразделом – в государственную программу развития сельского хозяйства в РФ на 2008–2012 гг.

Поголовье лошадей во всех категориях хозяйств Якутии по состоянию на начало 2008 г. составило 134,2 тыс. голов. При этом 49 тыс. лошадей (36,5 %) содержится в заречной группе улусов, в вилюйской группе – 31 тыс. голов (23,1 %), в центральных и приленских улусах – 30,7 тыс. голов (23 %), в северных улусах – 23,5 тыс. голов (17,4 %). Табунным коневодством сегодня в Якутии занимаются 280 сельскохозяйственных предприятий, более 3900 крестьянских фермерских хозяйств и 32 подсобных хозяйства. В 2007–2008 гг. организовано 68 сельскохозяйственных потребительских обслуживающих кооперативов по табунному коневодству. В республике 1923 специалиста-коневода, средняя нагрузка на одного коневода составляет 70 голов, что на 40 % выше нормы. В результате успешной организации тебеневки лошадей в зимовку 2006–2007 гг., а также в связи с благоприятными природно-климатическими условиями в 2007 г. получено 42 тыс. жеребят. Деловой выход жеребят составил 57 % (в 2006 г. – 49 %), в 2008 г. – 61 % (получено 48,8 тыс. жеребят). Ежегодно с целью повышения квалификации в Якутской государственной сельскохозяйственной академии проводятся семинары для специалистов коневодческих хозяйств.

В настоящее время в Якутии действует 821 конебаза. Стоит задача – довести к 2012 г. табун племенных лошадей до 15 тыс. голов. При этом общее поголовье лошадей республики составит 80 % от всего количества лошадей в России (149 тыс. голов).

Особенности пастбищного содержания колымского внутривидового типа якутских лошадей

Кормовая база на северо-востоке Якутии представлена многолетними травами (*арктофила рыжеватая*, *осоки*, *пушицы*, *хвоицы*) – всего более 80 видов (Габышев, 1957, 1966; Андреев, Абрамов, 1974). По данным троплений (октябрь–ноябрь) суточных следов *колымских* лошадей, взрослая особь съедает в среднем

за сутки 50 кг арктофилы, жеребенок – 11 кг, выделяя соответственно: 22,9 и 3,6 кг каловых масс. Площадь пастбы в это время составляет 224 м² на одну особь. Обилие околородных растений, а также широкий выбор кормежек позволяет лошадям к началу ноября набрать максимальную упитанность.

Тебеновочный сезон в северной (субарктической) зоне Якутии длится 8 месяцев – с начала октября до начала июня (для сравнения: в центральной зоне республики – с начала ноября до конца апреля (6 месяцев)). Лошади бесконечным разгребанием снега и поеданием корма напоминают «ходячие машины» по добыванию и переработке пищи. Можно только удивляться такой способности к изнурительной и тяжелой работе. Активность во время раскопок то возрастает, то уменьшается. При увеличении активности тебеневки лошади даже не поднимают головы.

В ноябре при высоте снежного покрова 15–20 см у *колымских* лошадей длина суточного хода в среднем составляет 3300 м, причем 2200 м животные проходят без пастбы. Это расстояние мы назвали «холостым переходом», когда при переходах от озера к озеру или с аласа на алас лошади идут одна за другой след в след без пастбы, что позволяет им экономить затраты на передвижение по снегу.

Несколько большие величины суточного хода в начале зимы для центральной части Якутии (5–6 км) приводят Р.В. Иванов и Ю.Н. Барминцев (1986). С увеличением высоты снежного покрова суточный ход лошадей уменьшается, но в особо холодное время (декабрь–январь) подвижность косяков возрастает. При температуре –45 °С и высоте снежного покрова 30–35 см суточный ход *колымских* лошадей увеличивается до 6–8 км, а «холостой переход» достигает максимума для зимнего времени (5–6 км). В марте дневные морозы спадают и суточный ход сокращается до 300–350 м. В тихие и солнечные дни отдых и солнечные ванны достигает 47 % от общего времени. Обращает на себя внимание сглаживание резких переходов от тебеневки к отдыху. Выделяется дневной отдых с 17 до 18 часов и ночной – с 1 до 3 часов.

Особенность условий верхоянской Колымы проявляется в том, что в марте-апреле высота и плотность снежного покрова достигают мак-

симума с образованием наста. Питательность тебеневого корма в это время не обеспечивает достаточное восстановление затраченной энергии на разгребание плотного снега. В результате упитанность лошадей снижается. Для удовлетворительной тебенежки лошадей, по нашим данным, плотность снежного покрова не должна превышать 0,2 г/см³.

Как правило, у всех якутских лошадей масса тела максимальная в начале зимы и постепенно снижается к ее концу. Снижение массы за зиму составляет 20–30 %, причем снижение обусловлено использованием не только жировых резервов, но в значительной степени и мышечной ткани (Давыдов, 1960).

В особо трудные периоды тебенежки уровень обеспеченности лошадей питательными веществами на пастбищах колеблется в значительных пределах (от 40 до 70 %). Этот дефицит в зимний период необходимо восполнять запасенными впрок дополнительными кормами.

В начале мая время, затрачиваемое на пастьбу, оказывается наибольшим – 75 %, отдых стоя – 17 %, отдых лежа – 7,5 %. Световой день в это время достигает 16–17 часов в сутки, средняя дневная температура редко снижается до –10 °С. Лошади часто и подолгу греются на солнце. Измерения показывают, что солнечные лучи, отражаясь от поверхности снега, увеличивают инсоляцию до 6500 нт.

При интенсивной солнечной радиации существенное значение для сохранения температурного гомеостаза имеет цвет волосяного покрова и пигментация кожи. У *колымских* (в

особенности *верхоянских*) лошадей примерно 90 % поголовья имеет светлую окраску шерсти и темную пигментацию кожи, что, по-видимому, обеспечивает наиболее оптимальную инсоляцию туловища.

После схода снега *колымские* лошади пасутся 72 % от общего времени суток, остальное время уходит на отдых стоя – 19,5 % и отдых лежа – 8,5 %. В самое теплое время суток с 13 до 23 часов лошади усиленно пасутся, почти не прерываясь (табл. 1).

В это же время лошади центральной части Якутии пасутся 83 % и отдыхают всего 17 % от общего времени суток. Хотя снежный покров давно сошел, травянистые растения на террасах речных долин медленно трогаются в рост. По-видимому, этим объясняется разница во времени пастьбы между *колымскими* лошадьми и животными, выпасающимися в центральной части Якутии. *Колымские* лошади после перехода на летние пастбища пасутся на возвышенных берегах озер, суходольных долинах, гористых склонах, «закочкаренных» низинах, местах осенних и весенних сельхозпалов, т. е. в местах раннего появления зеленых растений. По нашим наблюдениям, первыми появляются зеленые ростки осок. Растения на кочках произрастают в более благоприятном водном режиме почвы благодаря хорошей влагопроводности и влагоемкости. Таким образом, «закочкаренные» места наиболее любимы и посещаемы, и в первой половине июня на долю осок приходится большая часть пищевого рациона *колымских* лошадей. Осоки по сравнению со злаками

Таблица 1

Хронометраж зимней суточной двигательной активности колымских лошадей

Показатели	Месяцы					
	X	II	III	IV	V ₁	V ₂
Число наблюдений	2	3	3	4	3	2
Глубина снега, см	15	54	36	40	–	–
Время тебенежки, %	43	78	53	59	75	72
Время отдыха стоя, %	53	22	47	33	20	19,5
Время отдыха лежа, %	4	–	–	8	5	8,5
Минимальная температура, °С	–24	–41	–35	–19	–19,5	–3
Максимальная температура, °С	–19	–29	–20	–12	–2,5	+5

V₁ – до схода снега; V₂ – после схода снега.

содержат больше протеина, меньше клетчатки и отличаются лучшей переваримостью. Увеличение продолжительности полярного дня резко ускоряет вегетацию травостоя на пастбищах.

В начале лета косяки лошадей передвигаются во время пастбы быстро, но рационально. Постоянно передвигаясь, сохраняя между собой значительную дистанцию и отщипывая понемногу растения с большой площади, животные не нарушают равновесия в фитоценозах, не вызывают заметной деградации растительности.

По данным хронометража, в начале июня *колымские* кобылы пасутся до 75 % времени суток, жеребцы – до 50 %. Это связано с тем, что в это время заканчивается массовая выжеребка, у кобыл начинается течка, и жеребцы много времени тратят на ухаживание за кобылами («окарауливание косяка»).

По мере отрастания травостоя животные используют участки с хорошей растительностью и без заметных причин их не покидают, при этом отмечается малая двигательная активность. Общее время пастбы за счет увеличения продолжительности отдыха животных уменьшается.

Испытание компьютерной оптимизации кормовых рационов холмогорского скота в условиях Якутии

Холмогорская порода крупного рогатого скота выведена в бывшей Архангельской губернии (ныне Архангельская область). При полноценном кормлении коровы *холмогорской* породы дают свыше 6000 кг молока в год. Животные обладают хорошими мясными и откормочными качествами. Живая масса взрослых коров превышает 500–550 кг. Масть скота черно-пестрая, но встречаются животные с черными отметинами, красно-пестрой, красной и черной масти.

Скот *холмогорской* породы разводят от северо-западных областей России до Якутии и Магаданской области включительно. При условии полнорационного кормления животных в зимний стойловый период и в летние выпасы на заливных пастбищах эта порода скота способна реализовать заложенные в ней генетические задатки и приобретать такие ценные качества, как крупное телосложение и высокую продуктивность.

Для испытания возможности оптимизации кормового рациона использовалась программа «Рацион-АРМ» (версия WINDOWS).

Первоначальный опыт по оптимизации кормовых рационов с применением программы АРМ (автоматизированное рабочее место) был проведен в сельскохозяйственном производственном кооперативе «Хатас» (с. Хатассы, пригород Якутска) на дойном стаде коров *холмогорской* породы. Для опыта были отобраны контрольная и опытная группы коров (по 100 голов в каждой).

В результате испытания оптимизации кормления в опытной группе коров за период 90 дней зафиксировано повышение молочной продуктивности на 11,6 %, что составило 252 тыс. рублей дополнительного дохода.

Об использовании биологически активных веществ с целью оптимизации роста и развития молодняка пушных зверей

Якутское пушное звероводство имеет свои истоки еще в XIX в. (Захаров, 1995; Алексеев, 2001).

В прошедшем 2009 г. на поддержку клеточного пушного звероводства правительством республики было предусмотрено 30065000 рублей, из них доведены до звероводческих хозяйств 26441500 рублей (88 %). Средства направляются на закупку кормов по ставке на 1 голову основного поголовья клеточных зверей согласно «Утвержденному плану реконструкции и укрепления материально-технической базы звероводческих хозяйств». Клеточным пушным звероводством в республике занимаются 13 сельскохозяйственных организаций. По данным Госкомстата Республики Саха (Якутия), на 1 января 2009 г. в сельскохозяйственных предприятиях и крупных крестьянских (фермерских) хозяйствах республики содержится 3188 голов *серебристо-черных* лисиц, из них основное взрослое поголовье 2787 голов. 96,7 % всего поголовья *серебристо-черных* лисиц содержится в сельскохозяйственных предприятиях, 3,3 % содержится у населения в индивидуальных и фермерских хозяйствах. Причем, более 86 % поголовья *серебристо-черных* лисиц содержалось в зверохозяйстве «Покровское» (2400 голов), которое обслуживают 73 штатных работника.

Поголовье *серебристых* песцов во всех формах хозяйств на 1 января 2009 г. составило 664 головы (89 % от запланированных в государственной программе республики параметров). Основное поголовье *серебристых* песцов содержится в организованных предприятиях – 99,3 %, у населения – 0,7 %. Из всего имеющегося поголовья песцов более 80 % содержится на звероферме «Люксюгюн» Кобяйского улуса (375 голов).

Стабильное поголовье пушных зверей и удовлетворительные показатели производства сохраняются лишь в хозяйствах со строго налаженным контролем целевого назначения средств господдержки (главным образом, снабжение мясо-рыбными кормами). Это зверофермы Нерюнгринского, Горного, Кобяйского, Томпонского, Усть-Алданского и Хангаласского улусов. Следует отметить, что в первом полугодии текущего 2010 г. средства, выделенные на обеспечение зверохозяйств кормами полностью освоены (100 %). Крупные специализированные звероводческие хозяйства республиканские субсидии ориентируют исключительно на завод кормовой рыбы из Приморья. Местная пресноводная кормовая рыба, содержащая фермент тиаминазу (разрушает витамин В₁ в корме), пока не получила тотального использования во всех зверохозяйствах республики.

Результаты шенения пушных зверей среди звероводческих хозяйств

По данным улусных Управлений сельского хозяйства МСХ Республики Саха (Якутия) и звероводческих хозяйств, в прошедшем 2009 г. оценилось 83 % самок. В 2009 г. зарегистрировано 12278 голов щенков, что по сравнению с прошлым годом на 6,06 % больше (11534 голов). Высокие показатели по шенению достигнуты в СХПК «Одуну» Горного улуса: 552 гол. против 537 гол. в 2008 г.; в ООО «Покровское зверохозяйство» Хангаласского улуса по *серебристо-черной* лисице 8591 гол. против 6833 гол. в 2008 г. и по *енотовидной собаке* 267 гол. против 244 гол. в 2008 г.; в МУП «Иенгра» Нерюнгринского улуса 1040 гол. против 807 гол. в 2008 г. Анализ показал, что именно эти хозяйства обладают налаженной инфраструктурой производства, а самое главное –

они укомплектованы квалифицированными специалистами-звероведами.

Наименьшие показатели имеют место в зверохозяйствах: ООО «Кэбэргэнэ» Абыйского улуса, МУП «Борогон» Среднеколымского улуса, МУП «Дьулуур» Жиганского улуса, МУП «Люксюгун» Кобяйского улуса. По отчетам руководителей этих хозяйств причинами низких показателей шенения являются: 1) самое главное – отсутствие профессионально подготовленных специалистов-звероводов и как следствие – нарушения в кормлении и витаминном обеспечении животных; 2) прекращение племенного обмена с зверохозяйствами из других регионов России; 3) изношенность производственной инфраструктуры; 4) отсутствие налаженного стабильного рынка сбыта шкурок зверей.

Из всех звероводческих хозяйств Якутии на сегодня самой крупной является звероферма «Покровская», расположенная в 8 километрах от г. Покровска¹. Главная и основная специализация этого лидера якутского звероводства – *серебристо-черная* лиса, разведение которой началось с самых первых дней работы Покровской зверофермы (август 1943 г.). В разрушительные 1990-е годы благодаря мерам, принятым руководством Республики Саха (Якутия), в хозяйстве удалось сохранить и коллектив профессионалов-звероводов и базовый генофонд зверей. В результате принятых республиканских мер удалось восстановить свойственный Покровской звероферме показатель делового выхода молодняка на уровне более 5 щенков на самку. В 2004 г. стадо зверей насчитывало 3100 лисиц и 90 соболей, завезенных из зверосовхоза «Салтыковский» Московской области (Буковская, 2004).

Хотя по состоянию на 2010 г. звероферма «Покровская» продолжает оставаться единственным в республике и самым крупным звероводческим хозяйством на Дальнем Востоке, все же произошло сокращение маточного поголовья зверей. На сегодня основное стадо *серебристо-черных* лисиц составляет 1920 голов, *енотовидных собак* – 277, клеточного

¹ г. Покровск расположен на левом берегу Лены в 78 км к юго-западу от Якутска. В городе действует филиал Якутской государственной сельскохозяйственной академии и Опытно-производственное хозяйство «Покровское» Якутского НИИ сельского хозяйства.

соболя – 48 голов. Общее поголовье зверей всех видов, включая молодняк и взрослых животных, насчитывает 11865 голов.

Причина сокращения поголовья основного стада состоит в том, что для концерна «Сахабулт», в состав которого вошла Покровская звероферма, производство пушнины клеточного разведения – гораздо более затратное предприятие по сравнению с промыслом и последующей реализацией дикой пушнины. Концерн столкнулся со специфическим и совершенно иным принципом деятельности – необходимостью производства конкурентоспособной пушнины клеточного разведения. Здесь, как и во всем российском звероводстве, основная доля себестоимости продукции звероводства приходится на мясо-рыбные корма. Хотя стоимость 1 кг местных рыбных отходов переработки сига, омуля, ряпушки и других пресноводных составляет 6,6 руб., этого объема для составления полноценного рациона недостаточно. Чтобы выдержать состав кормов в рационе для растущего молодняка зверей, приведенный в табл. 2 (Филиппов, 2010), приходится дополнительно завозить рыбные корма из Владивостока по цене 24 руб. за 1 кг, и мясные субпродукты из Новосибирска. Кроме того, рыбные корма на звероферму по договору поставляют торговая компания ЗАО «Сибмех» (г. Новосибирск), ООО «Нора» и ФАПК «Якутия». Комбикорм раньше закупали на Хаптагайском комбикормовом заводе, но из-за транспортных расходов переключились на Покровский завод «Дэлэгэй». Мускульное мясо и овощи приобретаются в крестьянских хозяйствах из близлежащих улусов. Тем не менее средства на покупку кормов, особенно мясных субпродуктов, поступают слишком поздно, что нелучшим образом отражается на рационе зверей. Нарастает проблема ветхости производственных помещений и оборудования зверокухни. Холодильных емкостей недостаточно и немалая доля кормов для зверей хранится в леднике, где температура летом повышается до -5°C (при норме не выше -18°C).

Если лиса и енотовидная собака способны вынести подобного рода средовые флуктуации, то поголовье соболей сократилось с 200 до 48 голов.

Складывающиеся обстоятельства поставили под вопрос статус зверохозяйства «Покровское».

Таблица 2

Рацион кормления растущего молодняка пушных зверей зверофермы «Покровская» (Филиппов, 2010)

Вид корма	Грамм на 100 ккал. обменной энергии корма
Мясо говяжье мускульное	2
Мясные субпродукты	20,3
Головы говяжьи	9,8
Рыба (камбала + бычок)	12
Рыбные отходы (местные)*	17
Комбикорм	16,5
Овощи	5
Питательность рациона (грамм на 100 ккал обменной энергии)	
Протеин	7,0
Жир	4,3
Углеводы	7,0

* Соблюдение общепринятых мер профилактики авитаминоза В₁.

Поскольку здесь сосредоточено племенное ядро звероводства республики, принято решение – основное поголовье *серебристо-черных* лисиц и *енотовидных собак* ООО «Покровское зверохозяйство» поставить на республиканский баланс (Традиционные отрасли..., 2009; <http://ferma-ivanov.msk.ru/content/news/index.php?news=41> — 21.54 Кб).

Непростая экономическая ситуация, сложившаяся в звероводческой отрасли Якутии (как, впрочем, и в остальных звероводческих регионах России), побуждает искать менее затратные и в то же время эффективные пути решения проблемы. Если обратиться к специальной литературе, видно, что она наполнена публикациями, в которых авторы предлагают целый спектр адаптогенов (сукцинат хитозана, янтарная кислота, цеолит, эмицидин и др.), способных модулировать молочность самок и рост щенков песцов (Демина и др., 2009), улучшать состояние растущих лисят, стимулировать воспроизводительные функции у самок норок и рост норчат (Тютюнник и др., 2002; Блохин и др., 2007) и даже увеличивать выход щенков у лисиц породы *огневка вятская* в расчете на основную самку 0,5–0,7 щенка (Беспятых, 2010).

С 1992 г. по настоящее время на кафедре частной зоотехнии Якутской государственной сельскохозяйственной академии ведется работа по апробации вышеуказанных препаратов на молодняке *серебристо-черных* лисиц зверофермы «Покровская» (Новикова, Черкашина, 2006; Черкашина, 2006).

Материалы и методы

Из отстающих в размерах тела новорожденных щенков *серебристо-черных* лисиц были сформированы по методу аналогов в зависимости от возраста и живой массы 8 групп лисят (по 20 животных в каждой): 6 опытных групп и 2 контрольные (одна – нормально развитые лисята, другая – отстающие в росте). Щенкам I, II и III опытных групп задавали *per os* с молоком сукцинат хитозана в дозах 5, 10 и 15 мг/кг живой массы, а IV, V и VI опытным группам – янтарную кислоту 40, 50 и 60 мг/кг живой массы. Молодняк двух контрольных групп препарат не получал. Все опытные и контрольные группы животных содержались в одинаковых средовых условиях.

Результаты и обсуждение

Предварительные результаты показали, что лисятам-гипотрофикам при рождении целесообразно скармливать препарат сукцинат хитозана в дозе 10 мг/кг живой массы и янтарную кислоту в дозе 40 мг/кг живой массы всего в течение 9 дней: один раз в сутки три дня подряд с интервалом в три дня. Первые результаты показали, что использование *per os* в качестве антиоксидантных адаптогенных препаратов янтарной кислоты и сукцинат хитозана лисятам-гипотрофикам позволяет в определенной мере компенсировать их отставание в росте и развитии до 4-месячного возраста и снизить впоследствии себестоимость их выращивания на 5–10 %.

И все же следует признать, пока подобная фармакологическая индустрия широкого применения в звероводство республики не нашла. Нами все еще не выяснено, в каких взаимоотношениях с антиоксидантным адаптогенным вмешательством находится генотип животного. Косвенным подтверждением нерешенности вопроса служат исследования, которые ведутся

на кафедре физиологии и биохимии Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова. Доцентом кафедры О.Ю. Беспятовых было показано, что растущие *серебристо-черные* лисята (*A/a b/b* или *a/a B/B*) и растущие лисята генотипа *огневка вятская* (*A/A B/B*) имеют разнонаправленную тенденцию реагировать на введение в рацион антиоксидантного препарата янтарной кислоты. Так, *огневка вятская* отвечает тенденцией к увеличению массы тела (площадь шкурки), но одновременно возрастает дефектность качества опушения. Лиса *серебристо-черная* на введение специфического антиоксиданта отвечает снижением дефектности опушения, но одновременно проявляет тенденцию к уменьшению массы тела (площади шкурки). К сожалению, видимо, по коммерческим соображениям автор статьи не указывает дозировку используемого им препарата янтарной кислоты (Беспятовых, 2009; http://www.bionet.nsc.ru/vogis/vestnik.php?f=2009&p=t13_3_cont).

Есть основания полагать, что существуют лишь определенные генотипы (родословные) пушных зверей, способные «нужным образом» реагировать на введение тех или иных антиоксидантных адаптогенов. Как выявила объединенная группа исследователей из Института биологии Карельского НЦ РАН и Петрозаводского государственного университета, влияние генотипа на активность антиоксидантной системы – это одна из составляющих приспособительных реакций животных в условиях домашней акклиматизации (Ильина и др., 2007; http://www.bionet.nsc.ru/vogis/vestnik.php?f=2007&p=t11_1_cont).

Предварительные данные говорят о том, что не всех животных можно частично защитить с помощью антиоксидантных препаратов. Ведь в связи с коммерциализацией фармакологической промышленности до потребителя не до конца доводится полная информация, и возникает вопрос – так ли уж безопасно широко и бесконтрольно их принимать?

Ответ неоднозначен. Накапливается все больше данных о том, что реактивные производные кислорода (свободные радикалы), которые по замыслу должны быть нейтрализованы антиоксидантными препаратами, не являются просто побочными продуктами аэробной жиз-

ни. Они служат незаменимыми участниками ряда важнейших физиологических процессов, а поэтому образование их должно быть заложено в структурах клетки, запрограммировано в генах за сотни миллионов лет эволюции. Известно, что свободные радикалы создают барьер против инфекционных агентов. Так, нейтрофилы встречают вторгшиеся в организм бактерии оксидативным взрывом, обрушивая на них поток свободных радикалов, которые уничтожают бактериальные клетки. По этим причинам полностью блокировать образование свободных радикалов – это значит нарушить мощные системы противобактериальной и противовирусной защиты (Салганик, 1997).

Другая важная защитная система многоклеточных организмов – апоптоз, или генетически программируемая смерть клеток. Клетки нежелательные, опасные для организма, пораженные вирусами, если не смогут справиться с повреждением, включают свою генетическую программу самоубийства и тем самым спасают организм, самоуничтожаясь апоптозом. Тысячи атипичных клеток, возникающих постоянно в организме, к счастью, уничтожаются апоптозом, и только немногим из них в отдельных случаях удается уцелеть и принести ущерб. Сложная многоступенчатая система апоптоза в качестве обязательного звена посредников содержит свободные радикалы кислорода. Путем окисления они активируют белки, которые участвуют в сложном процессе апоптоза. Было показано, что антиоксиданты могут блокировать апоптоз, лишая организм этой защиты.

С другой стороны, вполне очевидно, что в популяциях различных пород сельскохозяйственных животных, в том числе и у пушных зверей (в особенности, у носителей мутаций, затрагивающих окраску меха), имеются особи с низким уровнем свободных радикалов, у которых понижен защитный барьер против бактериальных и вирусных заболеваний из-за неполноценности апоптоза и фагоцитоза. Антиоксидантная защита рекламируемые препаратами вряд ли нужна для таких особей, скорее, в этом случае будут уместны прооксиданты (Трапезов, Трапезова, 2008).

Все это подводит нас к необходимости определить, что есть нормальный, повышенный или пониженный уровень реактивных про-

изводных кислорода в популяциях пушных зверей не только разных окрасочных типов, но и разных таксонов (лисиц, енотовидных собак – из семейства собачьих; соболей – из семейства куньих). Каковы будут последствия при отклонении этого признака от нормы у растущего молодняка, а какие – в период размножения у взрослых животных? Развитие популяционно-генетических исследований (генотипирование) в этом направлении поможет прояснить пути использования адаптогенов антиоксидантной природы в клеточном пушном звероводстве.

Литература

- Алексеев В.Л. Первые звероводы-любители Якутии // Кролиководство и звероводство. 2001. № 6. С. 13.
- Алексеев Н.Д., Степанов Н.П. Лошадь якутской породы: внутривидовые типы, хозяйственные и биологические особенности // Достижения науки и техники АПК. 2006. № 5. С. 8–10.
- Андреев В.Н., Абрамов А.Ф. Использование пастбищ в табунном коневодстве на Крайнем Севере // Матер. XII Междунар. конгр. по луговодству. М., 1974. Т. 1. С. 9–14.
- Беспятых О.Ю. Использование янтарной кислоты с целью улучшить хозяйственно полезные признаки у лисиц // Кролиководство и звероводство. 2010. № 1. С. 8–9.
- Беспятых О.Ю. Реакция лисиц разных генотипов на введение *per os* антиоксиданта янтарной кислоты // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 3. С. 639–646. http://www.bionet.nsc.ru/vogis/vestnik.php?f=2009&p=t13_3_cont
- Блохин Г.И., Блохина Т.В., Селюкова Е.Н. Янтарная кислота и воспроизводительные качества самок норок // Аграрная наука. 2007. № 4. С. 21–22.
- Буковская З.И. Вести из Якутии 2004 // Кролиководство и звероводство. 2004. № 5. С. 15.
- Габышев М.Ф. Якутская лошадь. Якутск: Якутское кн. изд-во, 1957.
- Габышев М.Ф. Якутское коневодство. Якутск: Якутское кн. изд-во, 1966.
- Давыдов А.Ф. Исследования двигательной активности и пастбищного режима северных оленей: Автореф. ... канд. с.-х. наук. Л., 1960. 21 с.
- Демина Т.М., Растимешина О.В., Харламов К.В. и др. Влияние антиоксиданта эмицидина на молочность самок и рост щенков песца // Кролиководство и звероводство. 2009. № 5. С. 11–13.
- Закон Республики Саха (Якутия) от 28.12.1998 3N 55-II «О табунном коневодстве».
- Захаров В.П. Пушной промысел и торговля в Яку-

- тии (конец XIX–начало XX вв.). Новосибирск, 1995. 136 с.
- Иванов Р.В., Барминцев Ю.Н. Особенности поведения якутских лошадей на летних и зимних пастбищах // Развитие коневодства в Якутии. Новосибирск, 1986. С. 35–40.
- Ильина Т.Н., Илюха В.А., Калинина С.Н. и др. Влияние генотипа на сезонные изменения антиоксидантной системы и изоферментного спектра лактатдегидрогеназы американских норок (*Mustela vison* Schreber, 1777) // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 145–154. http://www.bionet.nsc.ru/vogis/vestnik.php?f=2007&p=t11_1_cont.
- Новикова Н.Н., Черкашина А.Г. Применение некоторых стимулирующих веществ на отстающих в росте щенках лисиц // Кролиководство и звероводство. 2006. № 6. С. 12.
- Салганик Р.И. Генетика оксидативного стресса, его опасности и преимущества // Матер. Междунар. конф., посвященной 80-летию со дня рождения академика Д.К. Беляева. Новосибирск, 9–12 сентября 1997 г.
- Традиционные отрасли Севера Республики Саха (Якутия) по итогам I полугодия 2009 г. <http://ferma-ivanov.msk.ru/content/news/index.php?news=41-21>. 54 Кб
- Трапезов О.В., Трапезова Л.И. Об антиоксидантах и бесконтрольном их применении // Кролиководство и звероводство. 2008. № 2. С. 4–5.
- Тютюнник Н.Н., Кожевникова Л.К., Кондрашева М.Н. Янтарная кислота как стимулятор // Кролиководство и звероводство. 2002. № 4. С. 7–8.
- Филиппов Г.Г. Использование местных рыбных отходов в рационе молодняка серебристо-черных лисиц // Кролиководство и звероводство. 2010. № 1. С. 10–11.
- Черкашина А.Г. Применение адаптогенов в клеточном звероводстве Якутии // Аграрная наука. 2006. № 7. С. 20–21.
- Якутская лошадь / Сост. Н.Д. Алексеев, М.Н. Стафиевская, З.М. Алексеева, А.А. Тихонова. Новосибирск: Якутский НИИСХ СО РАСХН, 2003. 183 с.
- Mordovskaya V.I., Krivoschapkin V.G., Pogozheva A.V. The role of omega-3 polyunsaturated fatty acids found in young horse meat in the prevention of atherosclerosis among the indigenous population of the Republic Sakha (Yakutia) // 13 Междунар. конгр. по приполярной медицине. Новосибирск. Россия. 12–16 июня 2006 / Бюл. СО РАМН. Матер. конгресса. Кн. II. Новосибирск, 2006. С. 131.

ENVIRONMENTAL SETTINGS IN YAKUTIA AND GENOTYPE–ENVIRONMENT RELATIONSHIPS STUDIED IN FARM ANIMALS AS A MODEL

I.N. Vinokurov, A.G. Cherkashina, N.M. Chernogradskaya

Yakutian State Agricultural Academy, Yakutsk, Russia,
e-mail: yagsha@mail.sakha.ru

Summary

The following results of studies in farm animals are reported: conditions of pasture management of Yakutian horses (the Kolyma breed) in winter, improvement of the viability of young silver foxes with various biologically active compounds (succinate chitozane and succinic acid), and preliminary results of computer-assisted optimization of the diet of dairy cows (Kholmogory dairy stock) in the Khatassy agricultural complex. In the work with cows, animal physiological condition was brought to the standard, and milk production increased by 11,6 %.

Key words: Yakutia, Yakutian horse, *silver fox*, *Kholmogory* dairy stock, computer optimization of food supply, biologically active substances, antioxidants.

КРИЗИС, КАТАСТРОФА, КАТАКЛИЗМ (КЛЕТОЧНОЕ ПУШНОЕ ЗВЕРОВОДСТВО КАК МОДЕЛЬ)

О.В. Трапезов, Л.И. Трапезова

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

Рассматривается общность процессов развития катастроф в геологической истории, экономике и в конкретной звероводческой отрасли. Приводятся механизмы и пути выхода из системного кризиса.

Ключевые слова: кризис, катастрофа, катаклизм, звероводство как модель.

Введение

Когда пробьет последний час природы,
Состав частей разрушится земных:
Все зримое опять покроют воды,
И божий лик изобразится в них!
Ф.И. Тютчев. Последний катаклизм

Тема катастроф не нова. Римский философ-материалист эпохи гражданских войн Тит Лукреций Кар видел мир умирающим. В своем основном труде «О природе вещей» (лат. *De rerum natura*) он говорит: наступает мировая осень, мир клонится к закату. Второй после Гомера великий греческий поэт архаического периода Гесиод в «Трудах и днях» выстраивает систему веков: первым был век золотой, а дальше все хуже и хуже...

С самого начала евангельская история связана с катастрофой: в творении Господа есть противоборствующие стихии, столь же тварные, как и все остальное, но сопротивляющиеся Богу и почему-то Господом допускаемые. Как известно, пролог Книги Бытия полон сумрачных вещей.

Зрелище катастрофы, видимо, обладает магическим притяжением. Влияние идеи катастроф приходит и в художественную литературу. В начале 1820-х гг. один из величайших английских поэтов-романтиков Дж. Байрон пишет две мистерии на темы из Книги Бытия. В «Каине» он рисует сцены библейского предпотопного периода, а в мистерии «Небо и земля» уже о самом потопе.

Об этом же и в стихотворной философской миниатюре Ф.И. Тютчева «Последний катак-

лизм». Рисуя гибель Земли под водой, Тютчев обращается к картине из Апокалипсиса, к библейскому мифу о Ноевом потопе – *Все зримое опять покроют воды*. Стихотворение, состоящее всего лишь из одного катрена-четверостишия, делится на две части. Само деление отражает два основных мировых процесса (разрушение и созидание), которые представлены двумя симметрично расположенными в тексте глаголами – *разрушится и изобразится*.

А. Блок в неоконченной поэме «Возмездие» чувствует, насколько предгрозовой была атмосфера в стране на рубеже веков. Он разделял чувства многих людей, которые вылились в горьковский клич: пусть сильнее грянет буря!

Накануне первой мировой войны и после нее в Европе и Америке широко распространились умонастроения духовной растерянности и опустошения, ярко описанные в эссе немецкого мастера эпического романа Т. Манна; у австрийского писателя-драматурга Р. Музиля; в произведениях, пронизанных страхом перед внешним миром, Ф. Кафки; у одного из наиболее известных и читаемых немецких писателей двадцатого века Э. Ремарка; в произведениях, посвященных судьбам «потерянного поколения», английского писателя Р. Олдингтона; американского писателя С. Фицджеральда, первого заговорившего от лица поколения, вступившего в жизнь после глобальной катастрофы первой мировой войны.

Возникают рассуждения о кризисе в европейской науке, культуре и цивилизации. Русский философ Л.М. Лопатин напишет об этом

так: «Современный мир переживает огромную историческую катастрофу, – настолько ужасную, настолько кровавую, что перед ней немеет мысль и кружится голова» (Лопатин, 1916). В Германии историк и теоретик культуры О. Шпенглер отразит это в «Закате Европы», а гуманист А. Швейцер – в «Упадке и возрождении культуры». Эта же тема представлена и в произведениях русских художников: у К. Брюллова – «Последний день Помпеи», у К. Маковского – «Дети, бегущие от грозы», у нашего современника И. Глазунова – «Закат Европы».

Идейная, духовная, политическая катастрофа конца XX в. в нашей стране была подготовлена тяжелым негативным процессом, который был назван застойным.

Катастрофизм в геологической истории

Катастрофы – такая же нормальная форма природных процессов и развития, как и периоды постепенного изменения, обычно называемые эволюционными.

Будет ли в XXI столетии воскрешена теория, созданная около 1830 г. французским естествоиспытателем-натуралистом, палеонтологом и анатомом Ж. Кювье¹ и получившая название катастрофизм? В середине XIX в. эту теорию развил ученик Кювье, А. д'Орбиньи, твердый сторонник частых всемирных катаклизмов. Согласно д'Орбиньи, органический мир Земли многократно погибал и возрождался опять в

все новых актах творения. Дарвинизм, вроде бы, похоронил это сочетание катастрофизма с креационизмом, но, как оказалось, преждевременно. Катастрофы самого большого, космического масштаба – необходимое условие эволюции звезд и эволюции жизни.

Жизнь на Земле не раз подвергалась опасностям, которые грозили уничтожить ее навсегда. За 3,5 млрд лет глобальная экосистема претерпела много кризисов и в самые критические моменты была близка к полному исчезновению. Не менее шести наиболее массовых вымираний (кризисов) выделяют за последние 600 млн лет, когда наступали такие моменты, при которых исчезало большинство организмов планеты (Benton, 1995).

Около 250 млн лет назад жизнь была на грани вымирания. За относительно короткий геологический срок вымерло по крайней мере 96 % видов.

Принято считать, что из всех видов, когда-либо обитавших на Земле, 99,9 % вымерли. Создается впечатление, что их вымирание ускорили внешние природные катаклизмы. Среди них можно назвать столкновение с многочисленными астероидами и кометами (строительным мусором при образовании Солнечной системы), которые вызывали появление пылевых облаков и приводили к климатическим изменениям, превращая Землю то в раскаленную пустыню, то в ледяную тундру. Наша планета также пережила значительные колебания уровня океанов и периоды повышенной вулканической активности, вызванной смещением земных пластов. Выделяют 6 основных катастроф:

1. Граница докембрия и кембрия около 600 млн лет назад.

2. Поздний ордовик (440 млн лет назад) – вымерло около 85 % видов (Paris *et al.*, 2000).

3. Поздний девон (365 млн лет назад) – две волны крупного вымирания морских видов, отделенных друг от друга миллионом лет.

4. Поздняя пермь (251 млн лет назад) – вымирание, по данным разных авторов, от 60 % до 80 % морских обитателей и от 50 % до 70 % наземных растений и животных. По мнению голландского ученого Х. Виссхера, это было крупнейшее вымирание в истории жизни, в результате исчезли почти все зверообразные пресмыкающиеся, которые до этого были хозяе-

¹ Жорж Кювье (1769–1832) – выдающаяся фигура начала XIX в., был приверженцем теории катастроф, полагая, что новые формы жизни создавались после очередной катастрофы. Хотя идеи креационизма и катастрофизма возникли задолго до Кювье, они приобрели форму учения именно в результате его работ (Борисяк, 1937; Кювье, 1937). Необходимо отметить, что Кювье в большинстве отечественных книг по эволюционной биологии представлен креационистом. Это совершенно неверно. По своей идеологии он был катастрофист, т. е. считал, что возникновение новых форм после случившихся в палеонтологической летописи Земли катастроф происходило за счет миграции из других мест, а исчезновение предыдущих форм растений и животных он объяснял действием внезапных катастроф как глобального, так и локального характера (Кювье, 1937). Собственно креационистами были его ученики д'Орбиньи и Л. Агассиц, которые после смерти Кювье довели его теорию до абсурда, «озарив ее библейским сюжетом о божественном творении» (Канаев, 1976. С. 128; Филипченко, 1977; Стегний, 2005). Согласно д'Орбиньи, органический мир Земли многократно погибал и возрождался заново во все новых актах божественного творения (Orbigny, 1849).

вами планеты на протяжении 80 млн лет. Жизнь, по сути, началась заново. Подо льдами Антарктиды обнаружен кратер диаметром 480 км. Предполагают, что он образован ударом астероида поперечником около 5 км, упавшим сюда примерно 250 млн лет назад. Именно это событие связывают с самым крупным в истории Земли вымиранием (Ward *et al.*, 2005).

5. Поздний триас (205 млн лет назад) – вымерло около 76 % видов (в основном морских).

6. Поздний мел (65 млн лет назад) – вымерло от 75 % до 80 % видов. Это наиболее известное вымирание, поскольку оно явилось концом эпохи динозавров, которые до этого были хозяевами планеты на протяжении 140 млн лет. Полностью вымерли также самые распространенные обитатели морей – моллюски аммониты, а всего исчезло около 30 % всех видов, обитавших как в водной среде, так и на суше. Астероид, который прервал эру динозавров, был, очевидно, порядка 10 км в диаметре и весил 500 тыс. тонн.

50 тыс. лет назад упал Аризонский метеорит. Диаметр кратера на месте его падения – 1240 м, глубина 170 м. Из космоса разглядели: на Земле около 40 метеорных кратеров диаметром порядка 20 км, а в Канаде увидели контуры метеоритного кратера диаметром 200 км (Alvarez *et al.*, 1980). Может быть, этот астероид и погубил динозавров.

3 февраля 1490 г. В китайской провинции Шанси астероид-убийца разом погубил 10 тыс. человек.

30 июня 1908 г. Взрыв на реке Тунгуске. Вывал леса на площади 2150 км². Сейсмостанции в Сибири, Европе и Америке зафиксировали, что ударная волна дважды обогнула земной шар. Предполагаемый первоначальный диаметр кометообразного тела примерно 40–50 м. Если бы он прилетел на несколько минут позднее, история Петербурга закончилась бы на 205-м году его жизни.

1930 г. В верховьях реки Амазонки упал бразильский метеорит. Итальянский миссионер записал рассказы аборигенов, которые думали, что наступил конец света. Вывал леса такой же, как на Тунгуске, но мощность взрыва была в 10 раз меньше.

28 июля 1976 г. Сильнейшее землетрясение в Таншане (Китай) приводит к гибели 650 тыс. человек.

26 декабря 2004 г. Землетрясение в морской акватории Юго-Восточной Азии вызвало гигантскую волну-цунами, накрывшую прибрежные районы Шри-Ланки, Тайланда, Индонезии, приведшую к гибели более 200 тыс. человек.

По некоторым оценкам уходящий 2004 г. для землян мог стать последним. 27 декабря 2004 г. во Вселенной был зафиксирован небывалый по силе катаклизм. В Млечном Пути в секторе созвездия Стрельца взорвалась нейтронная звезда. Об этом оповестили ведущие астрономические центры и ИТАР-ТАСС. Специалисты уверяют, что никогда еще за время наблюдений не сталкивались со столь крупным взрывом. В течение двух сотых секунды, пока он длился, в пространство выделилась энергия, равная той, которую Солнце вырабатывает за 250 тыс. лет. Нейтронная звезда взорвалась на расстоянии 30 световых лет от Земли. Будь она всего в три раза ближе, жизни на нашей планете пришел бы конец. По оценке ведущего астрофизика Гарвардского университета Б. Ганслера все организмы, включая людей, погубило бы мощнейшее гамма-излучение, как при ядерном взрыве, и совсем уж добило бы жесткое рентгеновское излучение.

По словам ученых, катаклизм заметили многие. И не только в телескопы: долетевшее до Земли излучение ухудшило самочувствие людей и внесло сумятицу в работу многочисленных приборов. Тогда в декабре и на Солнце стали бушевать бури. А за день до взрыва произошли землетрясение и чудовищное цунами. Возможно, наша Земля «уловила» нечто, предшествовавшее вселенскому разряду?

Землетрясение на Гаити в январе 2010 г., которое стало результатом подвижек земной коры, привело к гибели более 200 тыс. человек.

Катастрофизм, сраженный когда-то актуализмом Ч. Лайеля (который видел в прошлом Земли только медленное накопление осадков), вновь заявил о себе в 1976 г. на съезде в память столетия смерти Лайеля. Вскоре он снова стал привычной частью геологической науки. Главное, что он внес в геологию, – это критическое отношение к геохронологии: последовательность слоев может быть итогом как долгого накопления осадков, так и катастрофического потока в течение суток.

На смену лейбнищеско-дарвиновскому градуализму, воспринятому синтетической теорией

эволюции, в 80-е годы XX в. вновь вернулся интерес к проблеме катастрофических массовых вымираний (Грант, 1980). Такие вымирания, несомненно, могли не только освобождать экологические ниши, но и открывать новые адаптивные зоны, что усилило бы действие движущей формы отбора и способствовало бы ускорению темпов эволюции.

Еще в 1860 г. английский палеонтолог Дж. Филлипс опубликовал схему изменения видового разнообразия во времени. Согласно схеме Филлипса, существовало четыре эпохи массового вымирания видов – в среднем палеозое, на рубеже палеозоя и мезозоя, в середине мезозоя и на рубеже мезозоя и кайнозоя. Наиболее массовые вымирания, по Филлипсу, характерны для рубежей палеозоя и мезозоя на границе между пермью и триасом, когда исчезает более 95 % пермских видов, а также 67–70 млн лет назад на рубеже мезозоя и кайнозоя, когда произошла наиболее близкая к нам по времени резкая смена биот (Ward, 1994). В качестве более древнего примера можно привести массовое вымирание трилобитов в середине палеозоя.

По мнению физика Уолтера Альвареса (Alvares, 1980), падение гигантского астероида диаметром 10 км в районе полуострова Юкатан вызвало столь большое загрязнение и задымление атмосферы, что это привело к резкому понижению температуры на планете, способствовало массовому вымиранию динозавров и мезозойской флоры, а также имело другие катастрофические последствия. Подтверждение гипотезы массовых вымираний привели в своих исследованиях палеоботаники С.В. Мейен (1987) и В.А. Красилов (1985). В то же время с критикой неокатастрофизма выступил палеозоолог Л.П. Татаринев (1983).

Противники теории Альвареса настаивали на том, что вымирание меловой фауны и флоры не было одномоментным процессом, а растянулось для некоторых групп на 3–5 млн лет.

Палеонтологическая летопись демонстрирует так называемые биостратиграфические события – смену характера ископаемых организмов, т. е. глобальные смены фауны и флоры, массовые вымирания/массовые появления. Именно ими эволюцию и «измеряют».

Почему происходят эти биособытия? Если обратиться к современным обобщающим трудам

в данной области, то возникает впечатление, что никто не знает этого, поскольку имеется множество альтернативных объяснений, многие из которых пребывают на грани научной фантастики: 1) вращение Солнечной системы вокруг центра Галактики приводит к изменениям состояния космоса вокруг Земли (потоков космических лучей, магнитных полей и т. д.), которое оказывает неблагоприятное воздействие на биосферу; 2) на Землю падали время от времени огромные метеориты, которые вызывали стихийные бедствия; 3) взрывы сверхновых звезд воздействовали на биосферу, убивая почти все живое; 4) периодически возрастала вулканическая активность, которая вызывала неблагоприятные изменения биосферы; 5) на Земле время от времени происходили активные горообразовательные процессы, которые меняли климат и среду обитания организмов; 6) нарушалась океаническая инверсия – зоны апвеллингов и даунвеллингов, что меняло климат и среду обитания организмов; 7) менялась прозрачность воздуха, что привело к массовому изменению характера растительности, а значит и животного мира; 8) менялся газовый состав атмосферы, и в частности концентрация кислорода, что убивало множество организмов, которые не могли вовремя адаптироваться к этим изменениям; 9) всплески солнечной активности оказывали губительное действие на жителей биосферы; 10) менялся уровень Мирового океана и это повлекло за собой разрушение привычной среды обитания и изменения климата; 11) луна периодически испускала потоки «пыли», которая затеняла Землю; 12) в результате космических процессов менялся характер фотопериодизма, и множество организмов, приспособленных к определенному ритму суточной активности, не смогли измениться соответствующим образом и поэтому вымерли; 13) в Солнечной системе есть еще одна далекая планета Немезида, которая периодически приближается к Земле и каким-то образом все приводит на ней в беспорядок. Число подобных гипотез неуклонно растет. Имеются попытки составления комбинированных или синтетических концепций (Walliser, 1986, 1996; Алексеев, 1998).

Как справедливо отметил наш отечественный эволюционист Н.Н. Воронцов: «Возрождение неокатастрофизма стимулировало появление в

Америке ряда публикаций, в том числе и книг по так называемому “научному креационизму”. Сформировавшийся в период “железного занавеса” как ответная реакция на “запретный плод” пиетет к любым англоязычным публикациям породил повышенный интерес к этим идеям в нашей стране. Однако аргументация сторонников “научного креационизма” в лучшем случае находится на уровне аргументов епископа Уилберфорса во время его знаменитого спора с Т. Гексли и лежит за пределами современной науки» (Воронцов, 2004).

Катастрофы в экономике

В 1968 г. по инициативе итальянского экономиста А. Печчеи была образована международная организация Римский клуб (неправительственное объединение политологов и бизнесменов). Его цель – глобальное прогнозирование. Уже первые модели мировых турбулентных процессов показали: понять роль катастроф, можно получить важные для управления и планирования результаты (Римский клуб, 1997).

Звероводство как модель. Еще в середине 1980-х гг. статус отечественной звероводческой отрасли был настолько стабильным, что сформулировать основные тенденции ее вектора развития не составляло труда. Это можно было прочесть на страницах специализированного научно-производственного издания российских звероводов – в журнале «Кролиководство и звероводство» в рубрике, которая начиналась со статьи Г.А. Кузнецова и В.В. Померанцева «Технология будущего». На страницах журнала в течение нескольких лет в виде серии публикаций были вынесены на обсуждение вопросы о том, с каким технологическим арсеналом отечественное звероводство войдет в третье тысячелетие? Эта практика оказалась удачной для того времени. Выступали ведущие специалисты отечественного звероводства (Технология будущего, 1980–1982).

Прошло два десятка лет, и В.А. Романьков на страницах журнала уже озвучивает проблему возникшей неконкурентоспособности отечественного звероводства на современном этапе (Романьков, 2003). Автор в своей статье в нескольких таблицах наглядно показал базовые макроэкономические положения функциони-

рования звероводческих хозяйств в нынешней системе экономического устройства страны накануне вхождения России во Всемирную торговую организацию. Уже тогда статья бросала вызов отечественной звероводческой экономической мысли и заставляла посмотреть на высказанные автором положения с точки зрения системных исследований.

Сегодня в начале III тысячелетия мы являемся свидетелями превращения общества (в развитых странах) из постиндустриального в информационное. Мировая цивилизация переживает в своем историческом развитии эпоху так называемой «третьей волны» (по терминологии эксперта глобального экономического развития Э. Тоффлера), атрибутами которой являются информационный бум и небывалая по глубине и масштабам научно-техническая революция (Тоффлер, 1999). В чем это проявляется: разрушение традиционных иерархий; появление новых технологий; наступление эпохи глобализации с поглощением одной мировой экономикой множества национальных; окончательное утверждение либерализма, унифицирующего все живое; формирование благодаря современным средствам связи единого на планете образа жизни с единым для всех английским языком. Уже обсуждаются проекты объединения трех мировых валют: доллара, евро и йены. Все более участвуют в мировых процессах такие глобальные организации, как Всемирный банк, Международный валютный фонд, Всемирная организация труда, Международный суд, Всемирная торговая организация (ВТО). Объединение экономик как следствие процессов глобализации – наиболее сложный и конфликтный процесс, разделивший все страны мира на три уровня.

Первый уровень составляют страны так называемого «золотого миллиарда». Эти страны выделяются высоким средним доходом на душу населения (порядка 20 тыс. дол. в год), высоким технологическим уровнем и высокими темпами роста валового продукта.

Страны *второго уровня*, служащие источником сырья или дешевой рабочей силы для стран первого уровня, являются как бы современными колониями.

К странам *третьего уровня* относятся те архаичные анклав, которые не достигли крити-

ческой отметки в своем развитии, позволяющей включить их в глобальную систему.

Страны первого уровня имеют более высокие темпы экономического развития, поэтому разрыв между ними и странами второго уровня неуклонно увеличивается. Поскольку одним «хорошо», а другим «плохо», образовалась оппозиция в виде антиглобализма. Ее двигатель – анархистская группа «Черный блок», выступающая против зависимости от стран «золотого миллиарда». Столицей антиглобализма считается Генуя, а лидером антиглобалистов – французский фермер Ж. Бове (Бетяев, 2003).

В этой ситуации очень беспокоит перспектива присоединения к ВТО России. Это будет началом конца предпринимательской деятельности многих средних предпринимателей и мелких производств, шансы выжить получают крупные объединения. Следует сказать, что в обществе на сегодня пока не сформировалось понимание того, что предстоящая полная интеграция России в мировую торговлю затронет абсолютно все сферы экономической жизни страны. Для большей части российских предпринимателей, в особенности тех, чей бизнес ориентирован на внутренний рынок, а не на экспорт, ВТО является чем-то совершенно неизвестным. Даже сама аббревиатура «ВТО», как показывают социологические опросы, у большинства населения вызывает трудности при расшифровке.

В отличие от таких организаций, как Международный валютный фонд или Всемирный банк, деятельность ВТО не наглядна: ВТО не предоставляет масштабных кредитов, не пытается участвовать в формировании текущей экономической политики государства. Но ее роль в мировой экономике велика, и с этим соглашаются как противники, так и сторонники ВТО. Первые склонны связывать с участием в этой организации обострение многих проблем, с которыми обычно сталкиваются развивающиеся страны: бедность, снижение конкурентных преимуществ, рост социальной напряженности. Вторые, напротив, считают, что вне ВТО невозможно дальнейшее экономическое и социальное развитие национальных экономик.

Последнее разделяют и в российском правительстве, которое приняло политическое решение о вхождении в ВТО, однако его мотивы до настоящего времени до конца не разъясне-

ны. Заявления различных должностных лиц содержат преимущественно общие слова о том, что со вступлением в ВТО прекратится применение против российских экспортеров дискриминационных ограничительных мер и, кроме того, перед нами откроются западные рынки, в частности рынки капитала. Присоединяющаяся страна должна придерживаться обязательных соглашений, составляющих основу ВТО, и полностью привести в соответствие с их нормами национальное законодательство. Всего таких договоренностей около 20. В сумме они охватывают все сферы внешней торговли страны товарами и услугами, включая инвестиции, связанные с торговлей, субсидии, компенсационные пошлины, демпинг и антидемпинговые процедуры, государственные закупки, права интеллектуальной собственности и многие другие.

Сейчас участниками ВТО являются 153 страны, в том числе все крупнейшие экономики мира, за исключением России; за счет чего правилами этой организации охвачено более 90 % объема мировой торговли. Еще более 20 стран находятся на разных стадиях присоединения.

Возьмем в качестве примера Китай. С 11 декабря 2001 г. эта страна вступила в ВТО на достаточно жестких условиях. За ближайшие 15 лет за КНР закреплен статус страны с нерыночной экономикой, что лишает ее возможности оспаривать введение антидемпинговых мер в отношении китайских товаров. Внутренний рынок страховых услуг должен быть полностью открыт для иностранных компаний. Китай обязан отменить особые условия инвестирования в свободных экономических зонах. И, тем не менее, Китай, за 15 лет ожесточенных дискуссий снискавший себе славу очень жесткого переговорщика, все же согласился с такими требованиями. Судя по всему, китайские эксперты сделали вывод о том, что национальная экономика в конечном итоге выиграет от интеграции в мировой рынок, поскольку глобализация – это объективно существующий на нашей планете динамический процесс самоорганизации сложной системы, диктуемый потребностями времени. Его преимущества: удешевление жизни, исключение военных конфликтов, ускорение прогресса вследствие ускорения отбора передовых традиций и технологических достижений.

Украина уже вступила в ВТО на невыгодных условиях: фактически открыла свой рынок для иностранных конкурентов, что для участников Таможенного союза неприемлемо. Россия, Казахстан и Белоруссия, напротив, защитились гораздо более высокими таможенными пошлинами. Эта тройка государств уже сформировала таможенный союз, а к 2012 г. планирует создать единый экономический рынок. В то же время в Таможенном союзе «большой тройки» существует различное понимание порядка поддержки государством предпринимательств касательно вопросов субсидирования в сельском хозяйстве. Если Украина вступает в Таможенный союз, то всем торговым партнерам Украины придется компенсировать текущие и потенциальные потери от введения ею более высоких пошлин, нежели предусмотрено условиями ее вхождения в ВТО. Цена вопроса для Таможенной тройки – порядка 25 млрд долларов (Скобелев, 2010).

Преимущества членства в ВТО в первую очередь получают те предприятия, чья деятельность ориентирована на внешние рынки, но предприятия, ориентированные на внутренний рынок, могут потерпеть финансовый крах. В любой стране экспортеры сталкиваются с проблемами, которые невозможно решить внутри государства. Многие из них разрешены в рамках ВТО.

Применительно к российской звероводческой отрасли очевидно, что преимущества участия в ВТО должны пойти на пользу, например соболеводству, поскольку Россия остается (пока!) монополистом по разведению этого объекта клеточного пушного звероводства. Уровень рентабельности соболеводства составляет 50 % и выше, спрос на шкурки соболя устойчив, цена на них высокая (последнее 4–5 лет от 120 дол.) (Тихомиров, 2009). И все же звероводство стран Евросоюза получило сейчас поголовье российского соболя. В Химанке на ферме «Золотой сапфир» (северо-запад Финляндии) идет интенсивная отработка технологии соболеводства (Korhonen, 2001).

Но для того чтобы наши экспортеры смогли оценить и воспользоваться преимуществами вхождения в ВТО, нужно хотя бы донести до каждого из них необходимую информацию. По утверждению руководства Минэкономразвития, все ставки тарифов и иные условия допуска

иностранцев на наш рынок в заявленной российской стороной позиции существенно завышены и по большинству пунктов превышают ныне действующие. Кроме того, избыточные по сравнению с существующими суммы предусмотрены и на государственные субсидии, например на поддержку сельского хозяйства – 16 млрд дол.

Катастрофа отечественной звероводческой отрасли

Как у всех и всего в мире сегодня, у нас есть свой кризис
Г. Вейль. Математическое мышление

Главная составляющая бизнеса в международной меховой торговле – это продукция звероводческих хозяйств. Их на сегодня в мире насчитывается более 7 тыс., в том числе около 5 тыс. только в странах Европы. В этом массиве существует международное разделение труда. Так, основной производитель шкурок песца – Финляндия (около 2 млн). По ретроспективным данным на 1999 г., общий мировой объем производства шкурок норки, включая Россию, составлял 25,7 млн шт. (Скандинавия – 14,2 млн, США – 3, Голландия – 2,7, Канада – 1 млн). В 1988 г. мировое производство составляло 40 млн шкурок. В ту пору такое перепроизводство повлекло за собой очень большой кризис на рынке, после чего цены на пушнину и объемы продукции звероводства стремительно падали вниз вплоть до 1993 г. Эта ситуация была вызвана многими факторами. Один из них – ослабление потребления в Европе – традиционном потребителе пушно-меховых товаров в 1960–1980 гг. и перемещение «центра тяжести» покупательского спроса в Россию и далее на восток в Китай и Корею. На сегодня основной покупатель шкурок норки – Китай (вместе с Гонконгом – 59 % всего объема закупок).

В итоге мировое производство шкурок норки стало снова расти и составило в 2007 г. 56,2 млн шт. Это максимальное количество за все времена. На долю Скандинавии пришлось 16,3 млн, Китая – 18,3, в Западной Европе произведено 10,6, в Восточной Европе (Россия, Белоруссия, Украина) – 3,9, в Северной Америке – 5,3 млн.

Песца и лисицы в 2007 г. произвели 5,1 млн шкурок, в том числе *вуалевого* песца: Скандинавия – 1,6, Китай – 1,8, Европа – 1,0, Россия и Украина – 0,7 млн.

динавия – 2 млн, Россия – примерно 100 тыс., Польша и Прибалтика – 200 тыс.

В Китае в 2008 г. зафиксировано сокращение производства шкурок норки с 18 млн до 12 млн, песка – с 2,5 млн до 1,8 млн, также и енотовидной собаки, что было связано с ростом цен на корма (до 25 %).

Затраты на корма при производстве одной шкурки норки в Польше составляют 10 евро, а ее себестоимость, включая все остальные затраты, – 16 евро; в Китае эти показатели соотносятся как 15 и 19–20 евро; в Голландии и Финляндии – 8 и 20 евро. Средняя реализационная цена по Скандинавии – 30 евро за шкурку. Отсюда понятно, почему китайские звероводы временно пошли на сокращение производства норки: они не могут выдерживать конкуренцию по цене из-за низкого качества своей пушнины, которую стали продавать по демпинговым ценам начиная с сентября 2007 г. С себестоимостью выращивания песка ситуация похожая.

Основные факторы, за счет которых контролируют на мировом рынке цены на норку европейские звероводы – интенсивные технологии выращивания, налаженная инфраструктура, качественная продукция и ее широкий ассортимент, хорошо организованные реализация и маркетинг (Ларионов, 2008).

В последний период существования Зверопрома РСФСР его руководство обращало внимание на высчитанные ими средние 12-летние производственно-биологические циклы развития отрасли. Эти выводы опирались на статистические данные за период с 1945 по 2002 гг., когда итоги деятельности хозяйств по результатам размножения зверей и показателями качества пушно-меховой продукции были стабильными и имели определенную связь со значениями активности солнечных пятен (числами Вульфа). На основе многолетних данных была установлена 11–13-летняя цикличность. Циклы имеют восходящие и нисходящие 6-летние периоды. Авторы составили прогноз: согласно цикличности 2002–2007 гг. – спад производства, 2008–2014 гг. – подъем. И, согласно этому, они предлагали меры управления этим волнообразным процессом по мобилизации технологических и других ресурсов на предстоящий неблагоприятный период (Брылин, Казаков, 2003).

Следует сказать, что обработанные работниками Зверопрома статистические данные отражают развитие любого процесса. Выводы, сделанные по итогам развития звероводческой отрасли, к примеру, перекликаются с интересной публикацией по истории науки: «Волнообразные флуктуации творческой продуктивности в развитии западноевропейской физики XVIII и XIX столетий» (Rainoff, 1929), в которой было показано, что даже темпы роста научной продуктивности представляют собой волнообразные флуктуации вокруг круто поднимающейся линии роста общего числа открытий. Сделанный в ту пору анализ позволил предложить математическую модель развития и функционирования науки. Можно ли исключить применение подобной модели в построении прогноза развития звероводческой отрасли?

Президент Российского пушно-мехового союза С.Г. Столбов на этот счет скажет так: «Развитие мехового бизнеса происходит циклами: 3–5 лет идет подъем, потом год–два спад. Это касается как ценовых сегментов рынка, так и объемов производства продукции. Мировые цены могут падать в таких случаях примерно до 30 %. В результате сокращается определенный объем производств пушнины в той или иной стране, затем через пару лет «все приходит на круги своя» и снова начинается рост (Столбов, 2009а).

Отсюда, как нам относиться к катастрофе, постигшей отечественное звероводство в 1990-е годы? Есть мнение, что катастрофы – это необходимый элемент эволюции жизни, и попытка предотвращения этой составной и необходимой части эволюционного процесса приведет к эволюционному застою и тупику. С.Г. Столбов применительно к звероводству приводит распространенное мнение: «Слово “кризис” у китайцев обозначается двумя иероглифами. Один означает опасность, другой – благоприятную возможность» (Столбов, 2009а).

Генеральный директор племенного звероводческого хозяйства «Судиславль» Л.А. Рамазанова в 2009 г. делает такой же вывод: «Положение дел в нашей звероводческой отрасли очень серьезное, но ничего необычного в этом нет. Спады периодически случаются в нашем бизнесе и они ему свойственны. В годы подъема (а несколько последних лет были удачными для

звероводства) нужно помнить о неизбежном наступлении (рано или поздно) “черного дня” и заранее к нему готовиться, создавая своего рода “подушку безопасности”. Для нашего хозяйства роль такой “подушки” выполняют накопленные ликвидные оборотные средства, отсутствие кредиторной задолженности, а также увеличение поголовья цветных типов норки и лисицы и недавно созданная на перспективу соболиная ферма» (Рамазанова, 2009).

Вышеприведенные тезисы можно сформулировать фразой: *слеп, кто не видит гармонии мира, но столь же слеп тот, кто не видит дисгармонии того же мира.*

Кризис (фр. crisis) – событие в ходе развития какой-либо системы (звероводство в целом), когда напряжение или потрясение достигает величины, достаточной, чтобы возникла угроза коренного изменения главных структур данной системы, но система сохраняется, восприняв этот стресс и распределив его между своими подсистемами (звероводческими хозяйствами). Аграрный кризис – это резкое ухудшение сбыта сельскохозяйственной продукции (падение цен на сельскохозяйственную продукцию). Общие кризисы охватывают все национальное хозяйство. Частичные распространяются на какую-либо одну сферу или отрасль экономики (Подробнее см.: http://rudiplom.ru/lekcii/economika/ekonomicheskaya_teoriya/15_1.html#ixzz018WDz28v).

Катастрофа (фр. catastrophe) – событие, происходящее в истории какой-либо системы, когда потрясение достаточно велико, для того чтобы вызвать коренное изменение главных структур системы; подсистемы уже не могут поглотить весь этот стресс, но сохраняются, хотя сама система распадается. В таких случаях место разрушенной системы впоследствии занимает новая, модифицированная система. Например, некогда единая система Зверопрома (Карелзверопром, Лензверопром и др.) распадается, превратившись в «Союз звероводов», «Русьпушнина», «Балтпушнина» и т. д.

В бывшем СССР в звероводство были вовлечены около 600 сельскохозяйственных предприятий. Страна занимала тогда лидирующее положение в мире по производству пушнины – до 16 млн шкурок в год (при мировом производстве 35–40 млн). В отдельные годы объем ее продаж доходил до 150 млн дол. Это обеспечивало потребности легкой промышленности и экспортных поставок. Сегодня мировое

производство составляет более 60 млн шкурок в год, а в России – менее 3 млн шт. (Паркалов, 2009).

Отечественное звероводство обеспечивали устойчивостью, когда государству требовалась конвертируемая валюта, которую в ту пору давали лес и пушнина, и само предназначение звероводства обозначалось принципом: «Одна шкурка лисы – пулемет» (Милованов, 2001а. С. 47). В годы Великой Отечественной войны звероводство курировал сам председатель Совнаркома А.И. Микоян. Когда войска вермахта подошла к Москве, всех зверей из подмосковных племенных зверосовхозов, норок, серебристо-черных лисиц, соболей, довели невредимыми до Новосибирска (Виноградов, 2001). В критический момент по телеграмме А.И. Микояна даже с фронта отзывали специалистов пушного дела. Инвестиции в звероводческую науку были такими, что отдельные отечественные школы (например, школа кормления пушных зверей) стали лидировать в звероводческом мире.

Но через полвека на авансцену вышли нефтяные доллары, и сегодня государственная казна больше трети доходов набирает за счет нефтеэкспорта. Для России каждый лишний доллар в стоимости барреля нефти – это 25 млрд дополнительных рублей в год в государственном бюджете (Что даст России ..., 2002. С. 3). Никакая пушнина не устоит перед такой конкуренцией. Усиление на мировом рынке «нефтедолларов» и «газовых долларов» окончательно поставило меха в добыче инвалютных средств рядом со слоновой костью и бриллиантами.

В середине 1980-х гг. арабские шейхи резко увеличивали добычу нефти, вызвав обвал цен на нее на мировых биржах. В итоге за 5 лет состояние отечественной экономики характеризовалось цифрами, приведенными в табл. 1. По воспоминаниям академика РАН экономиста Д. Львова, ситуация накануне 1990-х гг. в экономике была критической, преобразования были крайне необходимы, надо было качественно менять экономику. Но то, что произошло в 1990-е гг., – был худший из самых плохих вариантов (Кафтан, 2006).

Ситуация в стране к середине осени 1991 г. была сложной. Дело было даже не в том, что ВВП сократился почти на 10%, а добыча нефти –

Таблица 1
Состояние отечественной экономики
за период 1985–1991 гг.

Показатели	1985 г.	1991 г.
Внешний долг СССР	10,2 млрд дол.	52 млрд дол.
Советский золотой запас	2500 т	240 т
Официальный курс доллара	0,64 руб.	90 руб.
Экономический рост	2,3 %	-11 %

на 56 млн т, главной проблемой стал кризис снабжения городов (Полупанов, 2010).

Последний раз такой провал с заготовкой зерна в России случился в 1917–1918 гг. Тогда мы получили революцию, гражданскую войну, гибель миллионов людей. Надвигающуюся катастрофу надо было остановить. Альтернативы реформам не было. Идею посылать в село продотряды всерьез руководство страны не рассматривало (Гайдар, 2006). Как выход из положения появляется пакет из 10 указов и постановлений правительства о либерализации экономики. Отменялись ограничения на размер заработка, покупку иностранной валюты, внешнюю торговлю, отпускались (с 1 января 1992 г.) цены на товары и т. д.

Президент В. Путин в 6-м послании Федеральному собранию 26 апреля 2005 г. сказал: «Следует признать, что крушение Советского Союза было крупнейшей геополитической катастрофой XX в.» (Кафтан, 2006).

Лихолетье разрушения Советского Союза свергло отечественное звероводство с 50–100 %-й рентабельностью производства в 1991–1992 гг. одним скачком в непривычную экономическую среду – в пучину дикой формы капиталистического рынка. Что хорошо было при централизованном руководстве, в новой ситуации обернулось противоположной стороной. В одночасье рухнуло все: межхозяйственные связи, стабильность закупочных цен, поддержка кормовой базы и капитального строительства по фондам, социальные программы. Нехватка оборотных средств становится все острее и очень скоро их смыли волны инфляции. Возникает

замкнутый круг: кредит, год работы, вынужденная одномоментная реализация пушнины, для того чтобы рассчитаться по долгам, и далее все по сужающейся спирали... Реализуя пушнину «вперед», хозяйства одномоментно несли огромные потери, поскольку занимали деньги по одной цене, а отдавали по другой, иногда в два раза большей. О какой прибыли могла идти речь – в стране раскручивался беспредел «накопления первоначального капитала». И как результат – появление социальных аутсайдеров и возникновение немногочисленной, адаптированной к создавшимся условиям экономической прослойки – в обиход входит понятие «новые русские». Был случай, когда директором зверосовхоза стал заведующий сельским клубом, в итоге сельхозпредприятие обанкротилось. Таких ситуаций было много. Десятки звероводческих хозяйств одно за другим шли ко дну, а уцелевшие практически все вышли из государственной собственности (Ананьева, 2008).

В сентябре 1991 г. в зверосовхозе «Заря» Ленинградской области от голода пало 126 тыс. голов зверей (не от болезней – от истощения) (Виноградов, 2001). К концу 1990-х гг. все зверосовхозы Ленинградской области прошли процедуру полного банкротства, и только благодаря банку «Зенит» эти предприятия получили второе рождение (Паркалов, 2009).

В Карелии звероводческая отрасль развивалась очень быстро и своего пика достигла в конце 1980-х гг. На фермах в это время имелись хорошо отселекционированные стада пяти окрасочных пород и типов норок, *серебристого* и *вуалевого* песца. Ежегодно выращивали свыше 1,2 млн норок, 70 тыс. песцов, 30 тыс. хорьков, около 5 тыс. лисиц и 1 тыс. енотовидных собак. На вырученные деньги создавалась производственная инфраструктура специализированных звероводческих хозяйств, строились жилье, школы, больницы, детские сады. Но к 2001 г. из 20 зверосовхозов устояли лишь 6 (Луценко, 2001), а к 2010 г. сохранилось лишь одно – «Пряжинское» (Колоушкин, 2005).

В противоположном конце страны в 1993 г. началась деградация приморского звероводства со своей особенностью: высокие энерготарифы, неприемлемые цены на железнодорожные перевозки. А ведь к 1991 г. звероводство Приморья, объединенное под эгидой треста «Дальзверо-

пром», представляло довольно мощную инфраструктуру из 22 спецхозов с поголовьем основного стада в 323 тыс. самок. Производство шкурок норки в 1992 г. достигало 1331,6 тыс. шт. Кроме того, в крае разведением норки занимались 4 фермы «Крайрыбаксоюза» и коопзверопромхозов (по 1 тыс. самок на каждой). Во многих зверосовхозах традиционно имелось поголовье пантовых пятнистых оленей (Богачев, 2004).

В 1993–1994 гг. наступил дефицит кормов, как, впрочем, и денег. Исчезли мясные субпродукты, от безденежья для зверей покупались плохие условно годные заграничные корма. И тут «подоспела» алеутская болезнь норок. Так, например, одному из крупных и наиболее прочно стоявших на ногах звероплемзаводов России «Вятка» осенью 1997 г. из-за алеутской болезни пришлось полностью ликвидировать поголовье норки (Сергеева, 2000). Более того, стали исчезать уникальные генотипы животных: в зверосовхозе «Роцинский» Ленинградской области исчезла норка уникальной отечественной породы *Роцинская пятнистая* ($h^s/+$). В племенном звероводческом совхозе «Знаменский» из-за вирусносительства по алеутской болезни было забито все стадо норок с неповторимой и удивительной окраской *Талица* ($Tl/+$) (Тихомиров и др., 1994а, б; Tikhomirov *et al.*, 1996).

В целом по стране значительно сократилось число разводимых пород и типов, уменьшилось поголовье зверей основного стада. Производство норки в 1990-е гг. снизилось почти в 3,5 раза, в 1998 г. оно упало до уровня 3,2 млн шкурок. Качество шкурок и их размерные категории снизились вдвое (Столбов, 2000; Балакирев, 2005).

На 1999 г. генофонд норки, созданный в 1960–1980-е гг. выглядел так (%): *стандартные* ($+/+$) – 55; *сапфир* ($a/a p/p$) – 22; *пастель* (b/b) и *соклотпастель* ($t^s/t^s b/b$) – 6; *серебристо-голубые* (p/p) – 6; *американское паломино* (k/k); *ампалосеребристые* (*двойной жемчуг* – $k/k p/p$); *мойлалеутские* (*лавандовые* – $m/m a/a$) – по 1. Исчезли стада норок *белые-хедлюнд* (h/h). По оценке знатока истории отечественного звероводства Л.В. Милованова, структура поголовья в племенных хозяйствах на исходе XX столетия напоминала скорее американскую, чем скандинавскую (Милованов, 2001б).

По-другому определился приоритет селекционируемых признаков. Если раньше при бо-

нитировке и последующем определении класса зверя ведущим признаком была окраска меха, то теперь с появлением окрашивания шкурок предпочтение отдается качеству опушения и размеру.

Системный кризис звероводства не позволил отрасли поддержать свою науку.

Между тем емкость внутреннего рынка сохранилась, и в страну до сих пор ежегодно импортируется около 7 млн шкурок. Августовский дефолт 1998 г. отчетливо это подтвердил – Россия по-прежнему представляет собой основной потребительский рынок (Чипурной, 2001). Меняется лишь конъюнктура: если раньше для всех слоев населения изготавливали зимнюю одежду с лисьим, песцовым или норковым воротником, то им на смену пришли оформленные меховые изделия (пальто, куртки, пелерины). Одновременно с Россией основным импортером становится и Китай, что поддерживает мировое потребление не ниже уровня 25–28 млн шкурок норки в год. В это же время, к началу 1998 г., основным производителем норковых шкурок становится Дания, где поголовье самок норок приобретает следующую структуру (%): *стандартные черные* – 16,5, *стандартные коричневые* («дикие») – 57,5, *махогани* – 12,7, *пастель* – 3,0, *жемчуг* – 3,1, *голубой ирис* – 1,6, другие типы – 0,6. Учитывая интересы основного рынка (Россия, Китай и страны Юго-Восточной Азии), в 1990-е гг. датчане увеличили поголовье голубых, серо-бежевых, белых типов норок, и это себя оправдало – высшие цены в 1998–2000 гг. получили шкурки именно этих цветов. Год от года нарастает угроза товарно-меховой экспансии из Китая, который каждые 3–5 лет удваивает производство клеточной пушнины (Столбов, 2005).

В России же системный экономико-политический кризис привел к тому, что производство шкурок норки, песца, лисицы, хоря, нутрии сократилось с начала 1990-х гг. с 11,5 млн шт. в год до 1,9 млн шт. (Брылин, 2006; Балакирев, 2009а,б). Исключение составил лишь соболь – Россия по этому виду пока (!) монополист и производство его имеет положительную динамику (Балакирев, 2009а, б) (табл. 2, 3).

По состоянию на 2008 г. имело место дальнейшее сокращение поголовья зверей: численность норок уменьшилась на 5 %, песцов – на 30,8 %,

лисиц – на 15,8 %, енотовидных собак – на 46,6 %. На 23 % возросла численность соболей, поголовье нутрий и хорьков не изменилось. Соболей стало больше за счет расширения стад в 5 зверохозяйствах из 8, разводящих соболей. При этом зверей породы *черный соболь* стало больше на 23,8 %, а породы соболей *салтыковская 1* – на 0,8 % (Балакирев, 2009а, б; Сергеев, 2009).

Началась новая эпоха, или, по Макиавелли, рождение нового порядка (знаменитый живописец современности И. Глазунов в 1999 г. отразит это настроение шоковой терапии в пронзительной картине «Рынок нашей демократии»). И как одна из реакций в обществе – ностальгия по звероводству в бывшем СССР, тоска по жестким традиционным иерархиям и сильной руке. Но назад возвращаться уже страшнее,

чем идти вперед. Начинать революционные реформы в России опасно, но еще опаснее их останавливать!

В итоге многие породы пушных зверей по критериям Международной продовольственной и сельскохозяйственной организации (FAO) и Глобальной программы по управлению генетическими ресурсами животных попали в статус находящихся под угрозой исчезновения (Сергеев, 2004) (табл. 4). Главными критериями такой оценки считаются: численность популяции, тенденция ее изменения в последние годы, количество стад, степень чистоты породы.

1. *Нормальный статус*. Количество племенных самок более 10 тыс.

2. *Уязвимый статус* (5–10 тыс. самок).

3. *Ненадежный статус* (1–5 тыс. самок).

Таблица 2

Производство шкурок зверей в звероводческих хозяйствах России (Брылин, 2006)

Наименование	Ед. изм.	Количество (годы)						
		1945	1960	1980	1990	2000	2005	2006
Маточное стадо норок	тыс. гол.	0,6	102,4	1722	1930	437	434	450
Деловой выход	гол.	1,9	4,58	4,4	4,84	4,35	5,0	5,0
Сохранность	%	80,6	94,1	94,6	97,7	95,6	97,5	97,8
Произведено шкурок								
норки	тыс. шт.	1,1	469,0	7611,2	9341,2	1900	2170	2250
песца	тыс. шт.	1,38	189,1	270,8	300,5	292,1	134,1	120,0
лисицы	тыс. шт.	15,3	82,4	110,4	197,6	97,6	92,0	92,0
соболя	тыс. шт.	0,2	3,8	22,0	32,5	17,1	27,2	30,0

Таблица 3

Динамика поголовья самок основного стада в звероводческих хозяйствах России (тыс. гол.) (Балакирев, 2009а, б)

Вид зверя	Годы										
	1990	1995	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008
Норка	1928,6	1343,0	437,4	520,1	586,4	536,1	487,2	523,0	528,0	605,0	601,0
Песец	35,9	53,5	39,7	51,9	58,5	55,8	36,4	22,3	10,3	13,0	7,8
Лиса	44,6	42,1	23,2	26,7	28,4	28,2	30,4	31,0	20,1	21,5	17,9
Соболь	14,8	19,2	17,3	14,9	14,6	14,7	13,9	14,6	15,8	21,2	23,5
Хорь	35,0	39,0	6,4	10,1	9,1	13,0	15,3	7,8	7,8	5,3	4,9
Енот	0,8	1,3	0,4	0,6	0,5	0,6	1,6	2,1	2,4	1,1	1,0
Нутрия	13,1	9,2	6,0	5,8	11,7	5,0	5,7	2,5	1,8	0,9	0,9
Всего	2072,8	1507,3	530,4	630,1	711,2	708,4	590,5	603,3	584,5	664,4	656,6

Таблица 4

Катастрофа звероводства и опасность потери пород пушных зверей (Сергеев, 2004)

Порода, тип	Генотип	Численность маточно-го поголовья (голов)	Статус на 01.01.2002 г.
<i>Стандартная темно-коричневая</i>	+/+	370913	нормальный
<i>Сапфир</i>	<i>a/a p/p</i>	68364	”
<i>Серебристо-голубая</i>	<i>p/p</i>	38306	”
<i>Пастель</i>	<i>b/b</i>	31543	”
<i>Дикая</i>	+/+	23455	”
<i>Паломино американское</i>	<i>k/k</i>	4789	ненадежный
<i>Мойлалеутская</i>	<i>m/m a/a</i>	2030	”
<i>Ампалосеребристая</i>	<i>k/k p/p</i>	1430	”
<i>Соклотпастель серебристая</i>	<i>t^s/t^s b/b p/p</i>	1310	”
<i>Белая хедлюнд</i>	<i>h/h</i>	960	угрожающий
<i>Соклотпастель</i>	<i>t^s/t^s b/b</i>	627	”
<i>Крестовка</i>	<i>S/+</i>	290	”
<i>Куйтежская пестрая</i>	<i>S^K/+ b/b</i>	100	”

4. *Угрожающий статус* (100–1000 самок). Для сохранности генотипа целесообразнее разводить зверей в нескольких хозяйствах.

5. *Критический статус* (менее 100 самок). Лучше, если массив зверей будет существовать как единая популяция.

К вышесказанному потребуются еще несколько определений, фигурирующих в теории катастроф.

Катаклизм (фр. cataclysm) – событие в истории системы, когда стресс достаточен для того, чтобы вызвать коренное изменение главных структур системы, и вся система, и ее подсистемы разрушаются.

Кризисы происходят часто, катастрофы случаются реже, а катаклизмы крупного масштаба возникают редко. В каждом из трех описанных событий возникает свой специфический источник стресса, в настоящее время можно предполагать, что в современном отечественном звероводстве – это непомерно дорогой рынок кормов (существовавший в период СССР мощный рыболовный флот гарантировал наполнение состава летнего рациона кормления зверей в период выращивания на шкурку на 40 % очень дешевыми морепродуктами: минтай, криль, кальмар).

Здравый смысл (англ. common sense) – тот смысл, про который некоторые говорят (когда хотят выиг-

рать спор), что это «от Бога» или «самоочевидная истина», т. е. это смысл, основанный на представлениях, привитых ранее в прежней экономической формации (коммунистической), а позднее подвергнутых сомнению со стороны вроде бы абстрактной теории. Вчерашние абстракции, если они выживают в процессе развития системы и становятся привычными, могут превратиться в здравый смысл сегодняшнего дня.

Романтизм (англ. romanticism) – выражение желания того, чтобы вернулись старые нормы и первоначальный здравый смысл.

Новшество, новообразование, новое явление, новизна (англ. novelty) – свидетельствует о перемене условий в ходе развития.

Но пока все еще тщетно искать ответы на подобные вопросы в публикациях, посвященных изучению этих моделей в пушно-меховой отрасли. Более того, неизвестны даже попытки изучить эти проблемы.

Существование подобных критических состояний было предсказано выдающимся французским математиком и физиком, философом и теоретиком А. Пуанкаре (1854–1912). Он развил теорию, позволяющую обнаружить эти критические состояния, которая получила название *теории бифуркаций* (ветвлений). Но еще раньше в нашей стране этой же проблемой под названием «*теория устойчивости*» занимался наш соотечественник, математик и механик, академик

Петербургской АН А.М. Ляпунов (1857–1918), именно ему принадлежит один из самых эффективных методов расчета бифуркационных параметров, называемый сейчас «метод функций Ляпунова».

В 1950–1960 гг. эта теория была как бы переоткрыта заново, получив дальнейшее развитие под названием *теории катастроф* французского математика Р. Тома. Вначале Р. Том построил математическую модель, объясняющую катастрофическое разрушение ферм и опор, но впоследствии оказалось, что область ее применения гораздо шире. Это и возбуждение нервного волокна, и переход ламинарного течения жидкости в турбулентное, и внезапная потеря человеком самообладания, и превращение жидкости в пар, и бунты в тюрьмах, и деление клеток, и крах конкретной отрасли экономики (Thom, 1975).

Применив к своей теории аппарат нелинейной динамики, Р. Том показал, что развитие организма (как сложной неравновесной системы, обладающей внутренней нестабильностью) подчиняется универсальным синергетическим закономерностям на любом уровне его организации. Процесс саморазвития сочетает периоды устойчивого хода траекторий («островки детерминизма») и моменты срыва на бифуркации (элементарные катастрофы). Затем под действием определенной группы параметров некоторого «организующего центра» совокупность «элементарных креодов» объединяется в «глобальную устойчивую фигуру». Анализ этих закономерностей приводит Р. Тома к общему заключению, что «устойчивость организма или вида основывается на конкуренции между *еще более простыми архетипами*², борьба которых порождает структурно устойчивую геометрическую конфигурацию, обеспечивающую регуляцию, гомеостаз обмена веществ и устойчивость размножения. Борьба происходит не только между организациями или видами, но также в каждый момент и в любой точке организма».

Немецкий палеонтолог и эволюционист О. Шиндевольф (1896–1971) в 1963 г. выступил

² Архетипы – по К. Юнгу (1875–1961) – прообразы или первообразы, возникшие в далеком прошлом. В космологических учениях выступают в качестве универсального символа мировой гармонии, отображающего геометрически упорядоченную картину мира – символическое выражение Космоса, победившего первичный Хаос.

со статьей «Неокатастрофизм». На огромном ископаемом материале он показал, что наибольшее количество представителей новых таксонов высокого ранга появляется сразу же после вымирания предшественников. Все это Шиндевольф истолковал как заполнение экологических ниш, опустевших в силу катастроф, разрушивших прежние экосистемы (Ивановский, 1976). Приток после катастрофы видов-иммигрантов способен в короткий промежуток времени уничтожить местную фауну. Такое случилось, когда плацентарные млекопитающие проникли в Южную Америку в плейстоцене.

Некое подобие стало происходить после катастрофы отечественного звероводства. На российских зверофермах до недавнего времени были распространены норки совсем с другой структурой волосяного покрова, чем на американских и скандинавских зверофермах (среди меховщиков за ними закрепилось название «русская норка»). Но сейчас на долю «иммигранта» – коротковолосяной скандинавской норки – в мировом производстве приходится около 90 %.

Объясняется это тем, что много лет скандинавскую продукцию на мировом рынке продвигает международная некоммерческая организация «Saga», название которой является торговой маркой лучшей (нормального качества) части шкурковой продукции северных стран. Ее специалисты участвуют в международных демонстрациях моды, организуют по странам шоу-показы изделий из скандинавского сырья, тесно контактируют с меховой промышленностью Китая, Кореи, Греции и других стран мира, рекомендуя наиболее подходящие фасоны изделий для каждого типа шкурок по цвету и структуре опушения. Модели «Saga» распространяются практически даром (!), но с расчетом на покупателя скандинавской пушнины.

Так, в сезон 2007/2008 г. на Финском пушно-меховом аукционе было зарегистрировано большое падение цен на скандинавскую норку: в среднем с 36 до 25 евро. Но в 2008 г. цена составила уже 28 евро, при этом в долларах она достигла пикового значения из-за понижения курса последнего (Ларионов, 2008).

Бизнес в том и состоит, что в вынужденных ситуациях приходится иногда продавать товар даже себе в убыток, а потом компенсировать путем реализации остального товара с большей

выгодой. Так работают производители и продавцы меховых изделий: лишь бы получить деньги для оформления заказа на следующий год и с надеждой на покрытие издержек реализации в следующем году. Очень важно, чтобы «колесо бизнеса крутилось» (Столбов, 2009б. С. 13).

Естественно, что в этой ситуации шкурки норки именно скандинавской селекции являются на сегодня основой для законодателей моды. Об этом наглядно свидетельствуют меховые выставки-ярмарки в Милане и Гонконге. Они показывают, что цены на коротковолосую³ скандинавскую норку выше, чем на средневолосую российскую примерно на 20–25 %. И это при том, что себестоимость нашей пушнины превышает зарубежную на 20–25 % из-за дорогих кормов (Паркалов, 2009).

В итоге на сегодня в России и в звероводческих республиках бывшего СССР происходит замена отечественных селекционных достижений на импортные с формированием обширного рынка племенных продаж для зарубежного производителя. Председатель Союза звероводов Литвы К.Ч. Таллат на Международной конференции по пушному звероводству в г. Зеленоградске Калининградской области скажет определенно: «В 1977 г. мы взяли курс на технологии, используемые на Западе. Так теперь и идем в этом направлении» (Таллат, 2008).

Директор зверохозяйства «Галичхутро» Львовской области Украины также подтвердит это: «На Украине также есть хозяйства, которые слепо копируют западные варианты ведения звероводства, начиная от норм обслуживания и заканчивая технологией первичной обработки пушнины с последующей продажей ее на западноевропейских аукционах» (Муха, 2008).

Предлагается рассмотреть вариант скандинавского пути развития звероводства в России (Паркалов, 2008).

«Нам проще завозить зверей с Запада, в частности коротковолосую норку, которая сейчас наиболее перспективна» (Зафрен-Хариф, 2008).

«В наших планах – увеличить основное поголовье норки до 30 тыс. голов и полностью

³ В соответствии с Методикой испытания на *отличимость, однородность и стабильность* норки с длиной волос менее 18 мм у самок и 20 мм у самцов относятся к коротковолосым (Кузнецов и др., 1996).

перейти на скандинавские типы зверей этого вида, шеды для которых уже сделаны по датской технологии» (Ананьева, 2008).

«Складывается такая ситуация, что со шкурками норки нам придется уходить с российского рынка. Я не вижу в настоящий момент будущего у так называемой восточноевропейской или русской норки. На селекцию нашей коротковолосой норки требуется 10–15 лет. Их у нас нет. Если осенью не будет на нашу норку резкого повышения спроса, то в “Знаменском” все стадо надо забивать, хотя оно хорошего качества. Нельзя несколько лет подряд продавать товар себе в убыток, в том числе и на Санкт-Петербургском аукционе. Напрашивается вариант: забиваем все 10 тыс. самок нашего основного стада и завозим 2–3 тыс. самок коротковолосой норки» (Тихомиров, 2009).

Главный зоотехник «Новые меха» Н.В. Балякина высказалась не столь пессимистично, заявив, что коротковолосую норку можно получить посредством селекции и в более короткие сроки: «Коротковолосую норку сравнительно быстро можно получить путем поглощения *стандартной темно-коричневой* (Стк) норки *коротковолосой черной* (Стч)» (Балякина, 2009).

«Отечественный опыт по разведению в 1970–1980 гг. относительно коротковолосых норок черного типа (*dark*) показал, что поглотительное скрещивание со *стандартными темно-коричневыми* норками вплоть до третьего поколения не обеспечивает получение молодняка, сходного по структуре опушения с норками *dark*. Только при разведении «в себе» можно поддержать характерную для них структуру опушения. Работы Г.Б. Мамаевой продемонстрировали, что даже при разведении «в себе» коротковолосые животные (самки 21 мм и менее, самцы 23 мм и менее) только 66,7 % самок и 64,3 % самцов были отнесены к коротковолосым. Имела место большая изменчивость длины остевых волос, и отдельные особи по развитию этого признака были близки к норкам *темно-коричневого* типа» (Кузнецов, 2006).

И единственный директор агрофирмы «Багратионовская» В.П. Рябичка выскажет так: «И.Б. Тихомиров сказал: “Нужно всех ликвидировать и завести новых”. Я не согласен. Ликвидировать просто. А если завтра будет востребована и наша норка? Она всегда востре-

бована при хорошем качестве. Надо заниматься селекцией, серьезнее работать со стадом» (Рябичка, 2009).

Катастрофа деятельности Российско-Американской пушно-меховой компании (1799–1868)

Среди зарубежных исследователей ретроспективный анализ катаклизма финансово-хозяйственной деятельности Российско-Американской компании (РАК) вызывает интерес как модель устойчивости развития пушно-мехового бизнеса (<http://frontiers.loc.gov>). В нашей стране подробный анализ обстоятельств, приведших к образованию единой монопольной пушно-меховой компании, представлен в фундаментальном трехтомнике «История Русской Америки (1997–1999)», вышедшем в Институте всеобщей истории РАН под редакцией академика Н.Н. Болховитинова. В этом же Институте А.Ю. Петров провел изучение внутренних и внешних факторов, которые привели эту крупнейшую когда-то пушно-меховую компанию к банкротству (Петров, 2001, 2003).

Российско-Американская компания была учреждена 8 июля 1799 г., преобразовавшись из Американской Соединенной компании благодаря стараниям вдовы Г.И. Шелихова Натальи Алексеевны, а также их зятя Н.П. Резанова, сумевших склонить императора Павла I на свою сторону. Новой компании давалось право в течение 20 лет монопольно пользоваться промыслами и недрами от 55° с. ш. на Аляске до 38° с. ш. в устье залива Дрейка (Калифорния), а также Курильских и Гавайских островах. 27 декабря 1799 г. права и привилегии компании были закреплены жалованной грамотой императора Павла I. При создании компании весь ее капитал был поделен на 724 акции номиналом в 1000 рублей. Ряду иркутских купцов (преимущественно роду Мильниковых) удалось искусственно завязать цену своих акций почти в 4 раза и продать их по спекулятивной цене. Н.П. Резанову же в качестве ответной меры удалось добиться перевода Главной конторы компании из Иркутска в Санкт-Петербург, подальше от иркутских купцов и поближе к высоким покровителям. Директором компании стал второй зять Г.И. Шелихова М.М. Булдаков.

Весной 1802 г. в число акционеров компании вступили император Александр I и вдовствующая императрица.

В 1806 г. Александр I утверждает флаг РАК – полотнище с бежевой, сине-фиолетовой и бордовой полосами сверху вниз с двуглавым орлом в верхнем левом углу, в когтях которого лента с надписью: «Рос. Ам. ком».

В ходе своего образования РАК не раз испытывала финансовые потрясения. В начале 1840-х гг. РАК стала испытывать трудности с торговлей пушниной в Китае. Это было связано с резким сокращением численности добываемого пушного зверя, а самое главное – с ухудшением внутренней экономики Китая вследствие усиления продажи англичанами опиума в обмен на серебро.

К 1866 г. РАК задолжала Министерству финансов 725 тыс. руб. (по тем временам громадная сумма). Общественное мнение в ту пору не было подготовлено к решению демократа-реформатора Александра II – уступить российские владения в Америке, поэтому 30 (18) марта 1867 г., когда пресловутая сделка была совершена, петербургские газеты, получив новость, поначалу отказывались ставить ее в номер.

Ситуация повторяется. Китай и Россия в обозримом будущем будут основными странами-потребителями меховых изделий и «барометрами» состояния всего мирового мехового бизнеса. Рынок России по состоянию на 2009 г. потребляет 30 % мирового производства меховых изделий. При общем мировом объеме продаж в 15 млрд дол. для нашей страны он составляет более 4 млрд дол. (Столбов, 2009а).

Если раньше Китай вместе с Гонконгом потреблял около 60 % мирового производства пушнины, то сегодня приближаются уже к 80 %, что позволяет им скупать практически всю пушнину и диктовать цены на аукционах. В целом благодаря усилиям Китая мировой меховой бизнес находится в нормальном состоянии, потому что вся поставляемая на последние аукционы пушнина покупается даже с повышением цен. В Хельсинки повышение цен составило 5–15 %, а в Копенгагене – около 20 %, причем был реализован весь выставленный на торги товар – имела место жесточайшая конкуренция. Появились 50–60 % новых покупателей со стороны Китая. Это говорит о том, что будут

изготовлены большие партии меховой одежды, которая впоследствии может быть поставлена в Россию (Столбов, 2009б).

Уроки катастрофы звероводства в США

Американское норководство достигло своего максимума в 1965 г. – 8,2 млн шкур. Однако валютный кризис 1960-х гг. обрушил там это гигантское производство так же быстро, как и у нас в России в 1990-е гг.: уже в 1967 г. произошел спад до 3 млн шт., а начало 1970-х гг. стабилизировалось на уровне 3–3,5 млн шкур в год. Более 2 тыс. фермеров разорилось – возврат к лисоводству в этой стране имел небольшие масштабы. Известны такие расчеты: за 1966 г. по США средняя выручка фермеров за шкурку составила 14,3 дол. при себестоимости 14–16 дол.; производство с учетом сброса поголовья исчислялось 9 млн шкур при одновременном импорте из Европы и Канады 5,3 млн шт. по средней цене 12,9 дол. Внутри страны в этом же году было переработано 13,6 млн норковых шкур, а с 1970-х гг. потребление устойчиво составляет 4–4,5 млн шт. (в 1993 г. импорт – 2,1 млн шт., экспорт – 0,5 млн), и никто не рассчитывал на рост этого рынка.

Помимо возникшего перепроизводства в условиях конкуренции с более дешевой европейской пушниной, причины резкого спада норководства США оказались следующими: 1) дополнительные налоги на фермеров и уменьшение спроса на меха во время войны во Вьетнаме; 2) массовое распространение в стадах норок вируса алеутской болезни и вследствие этого низкий выход молодняка (3,1–3,6 щенка в расчете на самку в послевоенные годы); 3) увеличение переработки животных кормов в консервированные сухие смеси для собак и кошек, а также в связи с этим рост цен на них; 4) запрещение перевозок сырых субпродуктов между штатами; 5) изменение спроса в пользу стандартной «натуральной» или промысловой норки, не учтенное своевременно руководством EMBA (Education Mink Breeders Association), которое в тот период перешло в руки «освобожденных» бизнесменов (коммерциализация и бюрократизм – могильщики любых ассоциаций) (Милованов, 2001б, 2006).

Как находили выход из кризиса американские звероводы (в анализе Л.В. Милованова)

В условиях катастрофы отечественного звероводства полезен опыт зарубежных звероводов, научившихся жить и творить в кризисных условиях.

Вожди EMBA твердо считали, что их ответ перепроизводству норок в России и Скандинавии – производство товара лучшего качества. В это время в продукции США было 85 % цветных шкур, 15 % черных и в очень небольшом количестве шкур *диких (wild)*, только что вновь отловленных в Канаде.

Какое-то время у американских звероводов попытки выхода на рынок со шкурками новых цветовых типов заканчивались неудачно, пока в 1941 г. 17 фермеров, владельцев серо-голубых мутаций, не договорились о создании «Ассоциации серебристо-голубой платиновой норки» (*Silver-Blue Platinum*) и начали накопление племенного материала, а затем организовали рекламную компанию.

В феврале 1941 г. 50 фермеров произвели около тысячи таких шкур, а в 1944 г. это объединение было переименовано в «Ассоциацию по разведению цветных норок», которая занялась организацией рынка уже для 5 новых окрасок норок. Основные функции ассоциации соответствуют американской аббревиатуре EPM, т. е. Education (образование), Promotion (продвижение товара), Marketing (изучение рынка, реклама и стимулирование сбыта, формирование политики цен). Ассоциация известна по названию своей торговой марки – EMBA, которая присваивалась лучшей (нормальной) части продукции фермеров – членов ассоциации.

Первым выборным руководителем этого объединения был фермер-зверовод W. Whittingham, поскольку на его ферме в Арпине, штат Висконсин, в 1931 г. в помете *стандартных* норок (+/+), происходивших от диких предков из висконсинской и юконской географических рас, была официально зарегистрирована первая цветная рецессивная мутация. Она получила название – *платиновая, мальтийская (p/p)*. На следующий год эта цветная самочка была покрыта *стандартным* самцом (+/+), а в 1933 г. –

гетерозиготным сыном ($p/+$) из предыдущего помета. Родилось два цветных щенка. Вторая линия *серебристо-голубых* норок (p/p) ведет свое происхождение с фермы С. Whitaker от двух самок из гетерозиготного стандартного помета ($p/+$), хотя известный специалист по генетике норок, создатель генетической азбуки норководства Р. Шакельфорд из Висконсинского университета сообщал в 1941 г., что рождение первого цветного мутанта (p/p) было зарегистрировано еще в 1929 г. (Милованов, 1995). Вскоре после этого особой подобной окраски с разными наименованиями зарегистрировали на некоторых других фермах того же штата Висконсин. Новая окраска была размножена, стала коммерческой, и в 1942 г. ассоциация присвоила ей официальное торговое название – *серебристо-голубая платиновая* (*Silver-Blue Platinum*), а позднее для лучшей части товара – *Argenta*.

Вторым выборным руководителем ассоциации был фермер Н. Воск, а третьим – известный фермер-селекционер Л. Мур. Этот фермер позднее удачно продавал со своей фермы первые коммерческие партии шкурок *санфировых*, *лавандовых*, *хоуп* и *розовых* норок. Члены ЕМВА договорились о том, что племенные норки новых пород будут продаваться только по установленным ассоциацией ценам и названиям. К работе по продвижению на рынок новых цветных типов норок привлекли известных товароведов по пушнине (в том числе А. Weinig, L. Ritter, работавших по соболу многие годы с нашим объединением «Союзпушнина»). В эти же годы в Канаде цветными норками занялись многие фермеры, которые проводили выставки племенных зверей, организовывали аукцион по продаже меховых изделий из *серебристо-голубой норки* (p/p). Например, манто средней длины было реализовано за 18 тыс. дол., а затем перепродано за 29 тыс. дол. Со слов Л. Мура, такое же манто было выполнено для иранской шахини за 25 тыс. дол. Хорошо подготовленная реклама дала свои плоды: в январе 1944 г. 2500 выделанных шкурок *серебристо-голубой норки* были проданы на аукционе в Нью-Йорке в среднем за 147 дол., а лучший лот – 265 дол. В это же время шкурки *стандартных* норок ($+/+$) вариации *дарк* имели реализационную цену 23–34 дол., а хороших *серебристо-черных* лисиц (100 % серебра) по 125 дол. Как сообщала ас-

социация, этот аукцион укрепил «национальное единство звероводов США» и вызвал энтузиазм в работе по поиску новых мутантных форм норок и их комбинативному скрещиванию с другими уже известными окрасочными аберрациями. Торговую марку ЕМВА получала лишь лучшая, отобранная часть товарной продукции – из нее шили первые изделия для шумных рекламных компаний. Эти названия относились к «престижной», а остальные шкурки – к «регулярной» линиям, продаваемым обычно под названиями, принятыми на мировом рынке (*настель*, *санфир* т. д.).

Большинство жителей США за годы второй мировой войны неплохо заработали, исчезла безработица, вырос спрос на автомобили, недвижимость и дорогие меховые изделия. В это время г. Нью-Йорк становится главным мировым пушно-меховым центром, а Лондон, Ленинград и Лейпциг временно потеряли свое значение. Импорт пушнины из Европы был невелик, крупнейшим поставщиком (через Тихий океан) на североамериканский рынок стал Советский Союз, но у него все еще было очень мало клеточной пушнины (1945 г. – 2,5 тыс. шт. норки).

После войны производство шкурок крупного зверя (лисиц, песцов и енотовидных собак) находилось в депрессии во всем мире почти 20 лет, кроме лисоводства в бывшем СССР и песцеводства в Норвегии. Лишь японки с удовольствием носили сшитые из шкурок лисиц узкие горжетки с приделанными к ним игрушечными головками. На внешнем рынке цены были 2,5–4 дол. за шкурку). Л.В. Милованов вспоминал: «Я помню состояние директора зверосовхоза «Салтыковский» К.А. Вахрамеева и главного зоотехника Ф.М. Ивонина, когда в середине 1950-х гг. они направляли на забой результаты 25-летнего труда звероводов ведущего племхоза» (Милованов, 2006).

Часть фермеров-лисоводов США и Канады в то время быстро переориентировались на норку. Помимо ЕМВА возникло много региональных ассоциаций по норководству (к 1960-м гг. около 25), причем с более разнообразными функциями, чем указанная общенациональная. Из них наиболее известна Ассоциация норководов штатов Великих Озер GLMA (Giant Lake Mink Breeder Association), объединявшая с 1941 г.

владельцев *стандартных* норок. Название ассоциации одновременно являлось торговой маркой лучшей части американских стандартных шкурок. До сих пор там применяется название «Blackglama» для черных шкурок высокого качества – ныне они очень коротковолосые и шелковистые. Для того чтобы как-то ослабить ненужную конкуренцию и выступать единым фронтом, в 1945 г. в Вашингтоне ассоциациями было создано Национальное бюро организаций звероводов NBFFO (National Bureau Fur Farming Association). С 1947 г. президент ассоциации меняется каждые два года. В том же 1947 г. производство норковых шкурок в США достигло 1 552 тыс. шт., а через шесть лет, в 1953 г., – 2 250 тыс. При этом шкурки от цветных норок ценились гораздо выше – продукция ЕМБА продана в 1953 г. по 27 дол., а продукция GLMA – 14,9 дол. Помимо членских взносов в ЕМБА установлен размер отчислений при реализации пушнины ее членами, причем деньги перечисляли в центральный фонд непосредственно из 4–5 аукционных компаний. Например, в 1947 г. поступило 126,5 тыс. дол., из которых 82,5 дол. израсходовано для продвижения пушнины на рынок, 5,1 тыс. – управленческие расходы и 7,7 тыс. – на содержание указанного Национального бюро. В 1966 г. бюджет ЕМБА составил уже 1 млн дол. при числе членов ассоциации 4375, причем многие из них одновременно состояли в других объединениях фермеров. Согласно уставу эта ассоциация коммерческой деятельностью не занималась. Финансирование специальных программ продвижения на рынке (*Sales and Promotional Programs*) новых окрасочных типов норки осуществлялось с учетом изучения спроса покупателей. Например, с увеличением в стране числа кондиционеров обнаружили, что стали пользоваться спросом малые изделия из меха (например, отделка), и в результате в 1960-е гг. была принята программа «Little Furs in an Air – Conditioned World». Совместно с переработчиками и другими спонсорами в 300 женских клубах осуществляли программу «Magic of Mink», проводили разездные шоу – до 35 в год, вели передачи по радио и ТВ на 6 языках, материалы ассоциации публиковали в 450 газетах, обеспечивали показ американской пушнины на международных смотрах моды. Уделялось, кроме того, внимание обучению

звероводов (курсы, открытые дни на лучших фермах и др.), а также научным исследованиям (1 цент с каждой шкурки).

На американских пушных аукционах ассоциациями звероводов США – ММВА (Marketing Mink Breeders Association) и ЕМБА в 1940–1960 гг. с целью привлечения покупателей было предложено в качестве торговых марок около 20 названий. Под одним названием часто проходили шкурки норок разных генотипов. Торговую марку ЕМБА на лучшую часть своей продукции (обычно 20 %, а для впервые продаваемых – 80 % производства) фермеры получали только при соответствии шкурок по размеру, окраске и качеству опушения требованиям ассоциации и при выплате последней определенных сумм на маркетинг, обучение звероводов, а также на проведение научных исследований по норководству (1 % стоимости шкурки в 1960-е гг.). В связи с сокращением цветного норководства в США эта практика потеряла свое значение. Однако до настоящего времени в торговле используются некоторые названия цветов шкурок норок (Emba trademark).

Каждый цвет норки отражается в лейбле дополнительным названием:

- *Autumn Haze* (пастель),
- *Cerulean* (сапфир),
- *Jasmine* (белая),
- *Lunarine* (махогани),
- *Lutetia* (голубой ирис),
- *Tourmaline* (жемчуг),
- *Arcturus* (лаванда),
- *Azurene* (виолет),
- *Rovalia* (светлая роза).

Эти названия использовались самостоятельно для обозначения всех цветов норки American Legend до 2002 г. В итоге норка ЕМВА была признана лучшей, и ее всегда предпочитали именитые дизайнеры, первым из которых был Кристиан Диор.

Активность соседей заставила канадцев в 1952 г. создать Национальную ассоциацию норководов с более широкими функциями, чем у аналогичной американской. Торговой маркой ассоциации стало для всех окрасочных типов норки слово «Majestic» («королевское величество»). И все же канадские фермеры до сих пор считают, что многие успехи американцев связаны с их агрессивным поведением – *они*

быстро использовали чужие селекционные достижения, присваивали норкам собственные торговые наименования и выходили на рынок раньше канадцев.

К «большой победе» Национального бюро руководители ЕМБА относили подписание в 1952 г. президентом США в разгар корейской войны принятого Конгрессом закона о запрете ввоза (эмбарго) 7 видов советской и китайской пушнины, произведенной, по их мнению, с использованием подневольного труда, в том числе шкурок норки и лисицы. Но поскольку в основном речь шла об устранении возможных конкурентов, то указанный закон не ограничивал ввоз соболя и каракуля. Однако многие меховщики свободно обходили этот запрет, покупая нашу пушнину у канадских и других брокеров в выделанном виде, причем руководство ЕМБА не сумело надолго задержать экспорт племенных норок в СССР, а также добиться ограничений на ввоз в свою страну скандинавской пушнины (Милованов, 2001б).

Просуществовав 40 лет, ЕМБА исчерпала свои функции по развитию цветного норководства. Однако фермеры были заинтересованы в сбыте лисьих шкурок, и в Северной Америке появилось несколько новых ассоциаций, в том числе «American fox Assn» (1979). Помимо функций ЕРМ многие из них оказывают фермерам юридическую и социальную помощь, помогают им организовывать отдых и деловой туризм. Звучные наименования шкурок ЕМБА применяет все реже, но появилась новая кооперативная марка на аукционе в Сиэтле для норковых шкурок «American Legend» – «американская легенда». Она добавляется к общепринятому во всем мире наименованию цветных норковых шкурок – *пастель*, *сапфир*, *жемчуг* и т. д.

Следует отметить, что правительство США, оказывающее многие годы финансовую поддержку фермерам – производителям зерна и других продуктов питания (вплоть до скупки у них излишков по твердым ценам), и поныне не дотирует звероводство. В свое время Конгресс признал норку и некоторые другие виды зверей объектами животноводства, что освободило отрасль от ряда налогов. Л.В. Милованов в 2001 г. напишет об этом так: «Во время описанных выше событий в 1966 и 1967 гг. мне довелось побывать в США. Поражало то, что десятки

пород (типов) норок, известных по литературе, оказалось возможным посмотреть в натуре, потрогать их шкурки руками или купить живьем на племя. У них было все, кроме нескольких пород, созданных в Скандинавии. Помню, как при осмотре коллекционного стада профессор Р. Шакельфорд в Университете Висконсин (г. Мэдисон), показывая мне соболиных норок «Sami» с длинной, свислой остью, сказал: «У вас в СССР есть такие норки?» Он был хорошо осведомлен, что 4 такие норки уже поступили в Пушкинский зверосовхоз (1960 г.) из Норвегии. Позднее, в 1970-е гг., закупили у фермеров Виннипега (Канада) иных длинноволосых соболиных норок «Crown» разных окрасок с уравненным опушением. Их успешно разводили в хозяйствах Карелии, Московской и Ленинградской областей. Считаю, что к этим норкам мировое сообщество звероводов вернется. Ведь имея длину остевого волоса около 4 см, они значительно расширяли возможности использования норковых шкурок. В России шапки из них шли «на ура», думаю, они понравились бы сегодня китайцам, корейцам для отделки изделий из кожи и дорогих тканей. Об увиденном в США в свое время была опубликована статья в журнале «Кролиководство и звероводство» за 1966 г. (№ 4 и 5), а более подробные сведения о многообразии пород норок изложены в капитальных специализированных пособиях Е.Д. Ильиной и Г.А. Кузнецова (1969, 1983), N. Nes с соавт. (1987)» (Милованов, 2001б).

В те годы для наших звероводческих хозяйств в США были закуплены норки следующих генотипов: *черные (+/+)*; *ампалосеребристые – k/k p/p* и *ампалосапфировые – k/k a/a p/p* (торговое название – жемчужные); *алеутские – a/a* (торговое название – ганметалл, голубые Варриса, алеутские голубые); *стальные голубые – (a/a p^s/p^s)* (торговое название – голубой ирис); *мойлкобальталеутские – m/m q/q a/a* (торговое название – прелесть); *мойлалеутские – m/m a/a* (торговое название – лаванда); *мойлсапфир – m/m a/a p/p* (торговое название – фиолет); *алеутская серебристая – a/a p/p* (торговое название – сапфир, рояль-сапфир, королевский сапфир); *орхидпастель – k^o/k^o b/b*; *янтарьсеребристые – r/r p/p* (торговое название – эолен, хейненбафф); *янтарьсапфировые – r/r a/a p/p* (торговое название – хоуп); *мойлсеребристые – m/m p/p*

(торговое название – шалфей); *мойластельсе-ребристые* – $m/m\ b/b\ p/p$ (торговое название – опалинэ); *мойлянтарьсапфировые* – $m/m\ r/r\ a/a\ p/p$ (торговое название – пинк, блаш, ровалия, розовые); *пастель сапфировая* – $b/b\ a/a\ p/p$ (торговое название – зимняя голубая).

В 1979 г. Л. Мур, знаменитый зверовод-селекционер из штата Висконсин (США), узнал, что созданный им в 1960-е гг. массив *четырёхрецессивных розовых* (*мойлянтарьсапфировых* – $m/m\ r/r\ a/a\ p/p$) норок закуплен на одной из канадских ферм для зверосовхоза «Пушкинский». В связи с этим он направил специалистам-приемщикам благодарственное письмо и некоторые материалы по истории звероводства. В частности, он высказал надежду, что теперь его норки будут сохраняться в надежных руках русских звероводов. До сих пор розовая норка считается генетически самой сложной из всех генотипов норок, разводимых в коммерческих целях. По свидетельству Л. Мура, эта комбинативная форма создана за 7 лет. Надо было иметь талант и терпение, чтобы из родившихся 33 тыс. норчат разных окрасочных типов выявить в финале именно эту окраску и проанализировать в последующих скрещиваниях ее генотип. Это один шанс из 256 комбинаций. Для расширения поголовья широко использовалось возвратное скрещивание с промежуточными формами – *сапфиром* ($a/a\ p/p$), *янтарьсапфиром* ($r/r\ a/a\ p/p$), *мойлсапфиром* ($m/m\ a/a\ p/p$). К концу 1970-х гг. только в США уже производилось около 60 тыс. шкурок *четырёхрецессивных розовых норок* ($m/m\ r/r\ a/a\ p/p$).

Именно опыт норководства, научившегося «подбирать» и изучать новые цветовые формы, побудил Л. Мура в 1940 г. вместе с фермером Г. Дюпоном начать сбор красных «выщепленцев» в стадах *черно-пестрой голштинской* молочной породы крупного рогатого скота. Но, к сожалению, имя этого селекционера среди специалистов по разведению крупного рогатого скота мало известно. Лишь в родословных быков и коров *голландской* породы можно прочесть его фамилию, входящую в кличку (Ларри Мур Трансмиттер Джек, Ларри Мур Миранда и т. д.).

Л. Мур родился в штате Айова и в детстве разводил кроликов, а с 14 лет уже вел опыты с норкой, второстепенным в то время объектом

звероводства. Доктор У. Каствл (W. Castle) из Гарвардского университета подарил ему коротковолоосых кроликов (*рекс*), они совместно изучали их генетику в скрещиваниях с породой *шиншилла*, а позднее опубликовали статью по их фенотипике в научном журнале. Доход от продажи питомцев помогал ему оплачивать учебу в университете, но на 3-м курсе пришлось все-таки решать – или расширение дела, или учеба. «Я выбрал норку и никогда не жалел об этом пути», – сказал он корреспонденту журнала «Holstein Frisian World» (май 1975).

Исходя из своего опыта, Л. Мур советовал не бояться инбридинга на первых этапах создания новой породы. В то же время он высказывал сожаление о том, что селекционные достижения в животноводстве юридически не защищены – люди, которые раньше смеялись над его поисками, теперь делают деньги, а он практически ничего не имеет от распространения созданных им пород (Милованов, 1995).

Кроме селекционных достижений, созданных Л. Муром, в подарок от знаменитого фермера из Колорадо Д. Даклса было получено 50 норок, в том числе *гигантские пастелевые* (были переданы в зверосовхоз «Заря» Ленинградской области) и несколько голов редкостных тогда норок смолисто-черной окраски, несущих мутацию *джет* (*jet-black* - $N/+$).

В 2001 г. Л.В. Милованов напишет: «По состоянию на 2001 г. только в зверосовхозах Пушкинский Московской области и Сомовский⁴ Воронежской области сохранялись стада норок *лавандовая* ($m/m\ a/a$) и *орхид* (k^o/k^o). Особенно стыдно за руководителей зверосовхозов Ленинградской области («Заря», «Рощинский» и др.), уничтоживших в 1990-е годы уникальную коллекцию мирового генофонда норок, созданную на деньги советского народа» (Милованов, 2001б).

Некоторые принципы сглаживания кризисной ситуации

Сохранению норководства в Скандинавии способствовали оздоровление ведущих стад зверей от алеутской болезни и рост выхода молодняка с 3,5 щенка в среднем на самку до уров-

⁴ В настоящее время зверосовхоз «Сомовский» не существует.

ня, достигнутого в СССР (4,5–5,5 гол. на самку), за счет использования разработок российских и местных ученых по снижению в летне–осенний период содержания в рационах протеина до 7,5–6,5 г на 100 ккал обменной энергии (т. е. на 15–20 % меньше, чем все еще практикуют большинство наших хозяйств), а также поддержания оптимального уровня лимитирующих аминокислот (метионин+цистин) путем введения в кормосмеси из рыбных и боенских отходов сухих протеиновых добавок. Были сведены до минимума расходы на хранение и переработку кормов путем концентрации кормоприготовления на немногих базовых кормоцехах. Кроме того, семейные фермерские хозяйства никогда не имели управленческих аппаратов.

Большинство зарубежных фермеров-звероводов имеют доходы не только от разведения пушных зверей, но и от содержания других видов животных, лесного хозяйства, строительства, организации магазинов, туристских центров. Это позволяет потомственному владельцу фермы при трудностях со сбытом определенного вида пушнины не спешить с забоем стада (сохраняя его ядро), которое семья выращивала десятки лет. Классический пример – знаменитые американские звероводы братья Фромм, сохраняя невостребованный в 1950-е гг. генофонд клеточных лисицы, 15 лет подряд складывали шкурки лисиц разных генотипов (*голден, глори, янтарная, бургундская* и др.) в холодильник, занимались успешно цветным норководством, пантовым оленеводством и выращиванием женьшеня. Талантливый фермер-зверовод Л. Мур из штата Висконсин был одновременно кроликовод и создатель первых стад знаменитой *красно-пестрой* породы крупного рогатого скота (Милованов, 1995).

При разрешении нашего российского мехового кризиса похожей схемой воспользовались в звероплемзаводе «Вятка». В 1997 г. после вынужденной ликвидации из-за алеутской болезни поголовья норки директор К.Н. Козловская принимает решение использовать возможности дочерних предприятий. Были созданы новые производства, наделенные юридической самостоятельностью, но экономически тесно связанные с учредителем – звероплемзаводом. Ведя изнурительную работу по «очистке» зверохозяйства от вирусносителей по алеутской

болезни, они почти не потеряли в объемах производства за счет увеличения поголовья крупного зверя. Количество лисиц увеличили на 50 %, песца – на 30 %. Организовывается мини-мясокомбинат, который одновременно поставляет на звероферму хозяйства до 50 % требуемых субпродуктов. Другое дочернее предприятие начинает производить 26 видов рыбной продукции. Из специальной цветочной теплицы в областной центр круглогодично по-ступают цветы. Специальное деревообрабатывающее предприятие изготавливает свыше 20 видов столярных изделий. Высокорентабельным оказалось заново освоенное нутриеводство с производством ассортимента готовых изделий. Устанавливается партнерская связь с ведущим российским кутюрье меховой одежды И.В. Крутиковой. Все это позволило через два года после решения проблемы алеутской болезни поставить на новом чистом месте шеды для вновь закупаемого поголовья норок (Сергеева, 2000).

В 1970–1980-е гг. на грани исчезновения оказалось норководство Норвегии – страны с давними звероводческими традициями. Причинами этого явились распространение опять же в норочьих стадах носителей вируса алеутской болезни, потеря контроля за ассортиментом продукции на рынке пушнины (специализация на неходовых в то время черных норках), более высокая рентабельность разведения лисиц и песцов. Выход из ситуации – за счет производства востребованных рынком *стандартных* и *коричневых норок махогани, сапфир, белых и пастель*.

Принцип дублирования. Для сохранения пород и окрасочных типов необходимо иметь несколько стад в хозяйствах, расположенных в отдаленных друг от друга регионах страны. Так, наличие в фондах экспериментальной зверофермы Института цитологии и генетики СО РАН поголовья *карельских пестрых* норок обеспечило сохранение генотипа этих уникальных зверей, которых до катастрофы отечественного звероводства разводили только в карельских зверосовхозах «Куйтежский» и «Михайловский» (рис. 1, 2).

Принцип избыточности. В 1950-е гг. известному звероводу в США был задан вопрос: «каких цветных норок разводить молодым фер-

мерам?» Ответ был такой: «Любых, хоть красных и бурых, в крапинку, лишь бы их полюбили и заставили размножаться, а на рынок дорогу всегда можно найти» (Милованов, 1995).

Многие наши звероводы однажды ликвидировали по причине их нерентабельности норок светлых окрасок (*белая, жемчуг, паломино* и т. п.). Так, в Удмуртии до 1994 г. имели стадо норок *американское паломино* в 2000 голов, отличавшихся высокой плодовитостью и отменным качеством шкур. Временное отсутствие спроса на них подтолкнуло руководство на полную ликвидацию данного поголовья, и как показало время, это решение было ошибочным. Незамедлительно на меховом рынке возник большой дефицит на них (Шишкин, 2004).

Но так поступали не все хозяйства. В зверосовхозе «Судиславский» придерживались другой стратегии: «если вдруг наступят «черные времена» и зверосовхозы начнут погибать, наши звери, наши технологические наработки и генофонд будут востребованы всегда. Несмотря

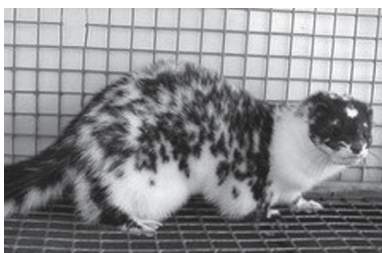


Рис. 1. Куйтежская пестрая норка ($S^{K/+} b/b$) имеет «куйтежский» и «михайловский» типы рисунка пятнистости.

на постоянные потрясения середины 1990-х гг., были сохранены «невыгодные» в то время светлые окраски норок (светлая *пастель* салтыковского происхождения, *платиновый топаз, хоуп*), которые оказались востребованы через некоторое время. И как результат на выставке «Меха России 99» судиславцы демонстрировали изделия собственного производства из этого окрасочного разнообразия, которое на 1999 г. имело максимальные цены (Дмитриев, 2000). В 2009 г. в разгар общемирового кризиса Л.А. Рамазанова скажет: «Довольно большую часть производимой пушнины перерабатываем до готовых меховых изделий самостоятельно. Если все жалуются, что рынок сырья практически «остановился», то готовых меховых изделий мы сумели продать на уровне 2007 г. И это несмотря на аномально теплую осень, которую считают одним из факторов, обрушивших пушно-меховой рынок» (Рамазанова, 2009).

В том же кризисном 2009 г. директор племенного завода «Салтыковский» А.В. Сайдинов отметит: «В условиях перепроизводства норки и финансово-экономического кризиса, когда кредит у меня полностью закрыт за счет соболя, везти на аукцион норку и лису – только лишние траты на горячее. Если бы не было соболя, то «Салтыковский» прекратил бы свое существование еще в позапрошлом году. Жизнь подтверждает, что ставка на расширение соболиной фермы тогда была дальновидным и единственно правильным решением. Лет 10 назад соболю не пользовался спросом два года подряд. Тогда нас выручала норка, и была возможность складывать соболя в хранилище.

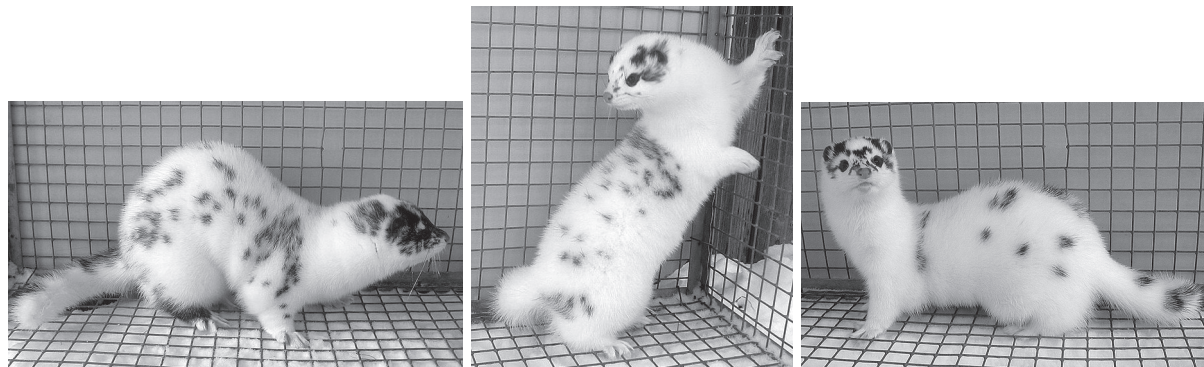


Рис. 2. Пятнистые типы норок ($S^{K/+}$), разводимые на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН в новосибирском Академгородке.

Сегодня, продавая соболя и лисицу, складываем норку. На декабрьском аукционе 2008 г. в Санкт-Петербурге мы продали шкурки соболя дешевле (в долларах), чем в прошлом году, но за счет роста курса доллара по отношению к рублю получили примерно такую же сумму денег. Государству сейчас целесообразно предоставлять хозяйствам долгосрочные кредиты на развитие соболеводства. Было бы неплохо, если бы у нас появились еще 2–4 соболеводческие фермы, но не больше, чтобы избежать перепроизводства» (Сайдинов, 2009).

Такого же мнения придерживается председатель Совета директоров ООО «Северная пушнина» И.В. Паркалов: «Взято направление на расширение стада соболей, общее поголовье которых составило: на 01.01.2004 г. – 1800 гол., на 01.01.2009 г. – 7700 гол. К 2012 г. планируем увеличить численность основных самок до 12–15 тыс.» (Паркалов, 2009).

А в зверосовхозе «Вятка» красная лисица ждала своего часа целых 10 лет – до 2001 г., когда был реализован весь скопившийся на складе двухгодичный запас по очень приличной цене. Руководитель хозяйства В.Н. Сивкова тогда скажет: «Похожая ситуация имела место и с енотовидной собакой. Будь у нас двойное, тройное поголовье – покупатели готовы брать с предоплатой: “только продайте”. Все-таки зверохозяйства должны иметь какое-то разнообразие генофонда, нельзя сосредоточиваться на одном виде или породе животных ... Зверей каких цветовых типов в большем количестве нужно будет оставлять на племя – подскажет осень: какой товар начнет пользоваться спросом, поголовье таких зверей и будем увеличивать. В связи с этой ситуацией вспоминается 2007 г., когда «урожай» лисицы *огневка вятская* лежал на складе 2 года. Неожиданно в конце сентября–начале октября «пошел» покупатель, и мы к декабрю продали 10 тыс. шкурок *серебристо-черной* лисы по максимальной цене, которая тогда менялась каждые 10 дней» (Сивкова, 2003).

Ведь не случайно при посещении нашими специалистами одного из фермерских хозяйств в Дании численностью всего лишь в 1650 гол. было обнаружено свыше 10 цветовых типов норки – больше, чем в таком успешном хозяйстве, как «Гагаринское» (Романьков, Кудрявцев, 2004).

Ведущий эксперт объединения «Союзпушнина» В.Г. Чипурной комментировал события тех лет так: «Сезон 1999/2000 г. открылся очень низким уровнем цен практически на все виды товара, и прогнозировалась достаточно пессимистическая ситуация. Но неожиданно на рынок вышли Корея, Япония, Китай, и начиная с февраля 2000 г. к удивлению многих фирм цены от аукциона к аукциону неуклонно пошли вверх. Используя эту ситуацию, ряд скандинавских аукционных компаний специально попридержали ходовой товар, выставили его в сентябре, и норки получили превышение по цене 20 %, а песцы – до 30 %. Практически весь «урожай» 1999 г. был реализован. Цены на норку достигли уровня докризисного периода 1998 г.» (Чипурной, 2001).

В 2009 г. представитель зверосовхоза «Пушкинский» Л.А. Кекух делает вывод: «Опираясь на свой многолетний опыт, считаю, что в каждом зверохозяйстве должно быть несколько видов зверей. Порой трудно предугадать, какой товар в угоду моде будет пользоваться спросом, а какой нет. То лисица плохо реализуется, то норка» (Кекух, 2009).

Проблемы эффективнее решать союзом. Понятия «устойчивость» и «стабильность» в обыденном сознании различаются лишь стилистическими нюансами, оба они отражают уверенность в завтрашнем дне. Например, хорошо нам знакомые застойные 1970–1980 гг. были для России одним из наиболее стабильных исторических периодов. Но моментальная приватизация предприятий звероводческой отрасли привела к утрате централизованного управления, разобщенности предприятий. В то же время в других звероводческих странах для повышения эффективности производства (без слияния капиталов в единый) происходит объединение звероферм. Так, ассоциация звероводов Дании при ликвидации алеутской болезни норки компенсирует фермерам их существенные затраты на оздоровительные мероприятия (в частности на закупку нового племенного поголовья). Благодаря такой поддержке алеутская болезнь в стране в настоящее время близка к ликвидации. В Финляндии при массовом падеже песцов от ботулизма в 2002 г. (пало около 60 тыс. голов) ассоциация звероводов принимала все меры к возмещению убытков (Слугин, 2005). Кроме

того, ассоциации владеют аукционами, холодильниками для пушнины, лабораториями, научными фермами, меховыми предприятиями, центральными кормокухнями, специальными изданиями (журналами, информационными бюллетенями, порталами в сети Интернет), проводят конференции, консультации, рассылают рекомендации и информационные письма, ведут компьютерный учет племенной документации, инвестируют научные исследования.

С точки зрения Общей Теории Систем, помехоустойчивость системы усиливается при: 1) дублировании элементов системы, когда особо ценные в товарном отношении массивы зверей и коллекционарии генотипов имеют повторы не менее, чем в двух хозяйствах; 2) непрерывная эволюция и ротация самого аппарата управления системы с целью предотвращения его бюрократизации; и 3) самое главное в создании помехоустойчивости – объединение разрозненных элементов системы в единую корпорацию с единой ветеринарной, информационной и финансовой защитой. Эта аналогия наглядно проявляется в живой природе, когда для выживания и противостояния агрессивности окружающей среды отдельные особи объединяются в группы: стада, стаи, косяки, колонии. Применительно к звероводческой отрасли об этом точно сказал в своей посмертной статье В.Г. Чипурной: «Проблемы отрасли эффективнее решать союзом» (Чипурной, 2002).

Но распад страны привел и к распаду бывшего Главного управления звероводства и зверосовхозов МСХ. Из него самостоятельно выделились: Союз звероводов, Российский пушно-меховой союз, фирмы, обслуживающие отрасль (Сервисный центр пушного звероводства, Ветзвероцентр, Биоцентр, Биомед-Родники, НИИПЗК им. В.А. Афанасьева, журнал «Кролиководство и звероводство и др.) и несколько региональных объединений (Сибирская пушнина, Северная пушнина, Балтпушнина, Русская пушнина, Национальная ассоциация звероводов и др.). При этом функции ряда союзов (структур, объединений) часто совпадают, отчего вместо взаимодействия возникают конкуренция и противодействия (Слугин, 2005).

Основная проблема российского звероводства – это высокая себестоимость продукции, связанная с отсутствием дешевых кормов. Вот

что об этом скажет председатель Совета директоров «Национальная ассоциация звероводов» В.Ю. Бозов: «Хотелось бы затронуть тему закупки кормов. Крупных поставщиков не такое уж большое количество, поэтому некоторые из них для многих хозяйств одни и те же. Чтобы они не поднимали цены, надо больше контактировать друг с другом, созваниваться, стоять на своем, не давать им возможности диктовать нам свои условия и завышать стоимость своей продукции. А так, поодиночке, мы выступаем в роли конкурентов. Представьте, куда бы девали отходы мясо- и рыбопереработчики, если бы звероводческие предприятия их не покупали? Они отдавали бы их на рыбную и мясокостную муку в лучшем случае по 1–1,5 руб/кг. И только мы сами, конкурируя друг с другом за корма, способствовали взвинчиванию цен в разы. Владельцам польских кормоцехов 1 т корма (в российских ценах) обходится в 0,9 руб. за 1 кг, а у нас получается в 10 раз дороже» (Бозов, 2008). Это подтверждает и руководитель зверосовхоза «Салтыковский» А.В. Сайдинов: «Один мой знакомый переехал в Польшу и построил там звероферму. Мы с ним иногда общаемся. Так у него себестоимость одной шкурки три года назад была 15 дол., – у нас около 40 дол.» (Сайдинов, 2009).

А.В. Сайдинов в 2000 г. скажет: «На сегодняшний день имеем лишь два устойчиво рентабельных вида зверей – это норка и песец. Что касается соболя, то последние годы он “работал” только на склад» (Сайдинов, 2000). Но стоило трем крупным хозяйствам в период трудностей со сбытом клеточных соболей в феврале 2000 г. выставить одновременно на аукционе в С.-Петербурге крупную партию шкурок (50 % годового производства страны), как обнаружился интерес зарубежных покупателей, и товар был продан по вполне приемлемой цене. Оправдала себя такая тактика и в следующем, 2001 г. (Милованов, 2001б). Впервые за последние годы эти аукционы (150 тыс. шкурок разных соболей) стали событиями на пушном рынке. В самом деле, кто поедет к нам за шкурками соболей, если их коллекции будут носить случайный характер и будут микроскопически малы. Кто-то должен давать рекомендации по сезонным потокам пушнины, объяснять покупателям преимущества продукции звероводства,

организовывать общероссийские рекламные компании, т. е. все то, что делает «Saga».

Информационная защита. Информация о приближающемся мировом кризисе должна была насторожить российских участников мирового пушно-мехового рынка как сигнал о перепроизводстве шкурки норки. И те, кто взяли большие кредиты в 2008 г., поступили чрезвычайно опрометчиво, потому что в условиях начинающегося кризиса такие действия чреватые большими рисками (Рамазанова, 2009).

Финансовая защита. Руководители сохранившихся хозяйств понимают, что без объединения усилий трудно устойчиво работать на рынке.

Себестоимость звероводческой продукции включает все затраты, которые контролируются отдельно каждой службой: на стадии планирования и промежуточного контроля – планово-экономическим отделом; цены на корма, сырье и материалы – отделом маркетинга; финансовое и налоговое планирование, своевременность оплаты обязательств, эффективность использования кредитных ресурсов – финансовым отделом. Как результат – возникли объединения с банками, перерабатывающими предприятиями, производителями кормов.

Основная часть себестоимости в продукции российского звероводства – корма (70–80 %). С целью экономии дорогостоящего белка важная роль отводится оптимизации рационов за счет увеличения доли углеводов и жира. Помимо этого необходим отбор зверей, способных давать продукцию на низкопротеиновом кормлении: 8–9 г зерна на 100 ккал обменной энергии корма (ОЭ) в период размножения. В трудные годы уровень зерновой группы кормов доводили до 17 г на 100 ккал, но это уже сильно сказывалось на качестве меха. При полноценной же протеиновой части рациона такой уровень углеводов вполне возможен. Поэтому необходимо приступать к раздельному кормлению племенных и забойных зверей с момента отсадки от матерей.

Человеческий фактор. Катастрофа отечественного звероводства стала провокационным фоном, выявившим роль руководителя и специалиста. Иначе как объяснить, что при одних и тех же условиях часть хозяйств обанкротились и прекратили свое существование, другие же,

такие, как «Вятка», «Салтыковский», «Судиславль», сохранились. Таких хозяйств из бывших спецхозов оказалось 30. Хотя даже среди них чуть более 10 оказались «чисты» по алеутской болезни норки (Столбов, 2000).

Генеральный директор зверосовхоза «Мелковский» Т.К. Мартынова в 2002 г. проиллюстрирует это так: «Наследство мне досталось непростое. Все, что здесь сейчас имеется, – производственные сооружения, фермы, большой социально-бытовой комплекс – было построено при Юрии Васильевиче Антипове, одном из первых директоров зверосовхоза. Кстати, если бы в те годы не устроили над ним для показухи позорное судилище и не отстранили от работы, предприятие не оказалось бы сегодня «на коленях». Пришедшие в 1991 г. на его место руководители-временщики довели «Мелковский» до банкротства. В тот момент ко мне обратился глава местной администрации: “Слушай, что делать? Хозяйство совсем валится, надо его спасать!” За короткое время побывала у многих своих друзей: кто-то в долг оплатил мне одну секцию рыбы, другой – две и т. д. Повстречалась с коллегами из ближайших хозяйств, все они в меру своих возможностей проявили профессиональную солидарность: не оставили с бедой один на один. Так, крепко нас выручили руководители А.В. Сайдинов, В.Л. Шевырьков, С.В. Белоусов, В.Н. Беляков, В.Ю. Бозов, Е.Н. Казаков из “Пушкинского” не только отпуская нам корма в долг, но и неоднократно бывал в “Мелковском”, давал мудрые советы. А разве можно забыть добрый жест директора Гагаринского звероплемхоза из Смоленской области В.А. Романькова? Рассчитались с гагаринцами только спустя продолжительное время. А они уже даже готовы были «простить» нам все долги» (Мартынова, 2002).

После катастрофы 1997 г., когда в зверохозяйстве «Зониха» Кировской области из-за алеутской болезни было ликвидировано поголовье норки и пришлось для выживания заниматься всем, что способно давать деньги, директора К.Н. Козловскую обвиняли в авантюризме, подстрекали в умысле уничтожить звероводство. А она не уставала внушать директорам дочерних фирм, что они созданы для сохранения звероводства и только звероводству они обязаны своим рождением. Именно плоды неустанного

«авантюризма» генерального директора и помогли возродить звероводство в Вятском крае. Что-то из ее административных «фантазий» получилось на 200 %, что-то не оправдало надежд; кто-то из приглашенных директоров фирм – точное попадание в «десятку», а кто-то стал ее ошибкой. Она же извлекала из неудач максимум опыта, не позволяя себе наступать вновь на те же грабли. В итоге оказались позади горе и временная потеря авторитета среди коллег после звериного «апокалипсиса», адский труд и затраты на санитарно-профилактические мероприятия, капитальная дезинфекция оборудования. Долги за 12,5 тыс. голов молодняка норок, купленных осенью 1998 г., были погашены (Сергеева, 2000).

«Пережитые потрясения 1990-х годов, вспышки алеутской болезни не прошли бесследно для хозяйств. Мы потеряли значительную цветовую гамму норки и выращиваем теперь лишь основные породы: *стандартную темно-коричневую, сапфировую, серебристо-голубую, немного дикой, пастель*. Главной причиной, сказавшейся на жизнестойкости наших предприятий, по общему мнению, явился человеческий фактор – опытные и преданные делу директора, которые не поддались соблазну быстрого заработка в смутные времена. Дстойно и с честью пережили они все испытания безденежьем, развалами банков, неплатежами поставщикам, лихорадками на меховом рынке» (Галактионов, 2002).

В 1990 г. производство песка в бывшем СССР составило свыше 1,6 млн шкурок, в том числе в России 1,2 млн. Через 10 лет лидерство переходит к Финляндии (2 млн) и только благодаря усилиям личностного характера были сохранены все селекционные достижения по песцам – *серебристому, вуалевому (Nordic blue fox) и тень (shédoу, shadow)* (Чипурной, 2001).

Об отечественной звероводческой школе. Познание – это совместная деятельность множества умов, часто возглавляемых лидерами. С появлением лидера, который обладает широким спектром качеств для формирования научного направления, и коллектива, способного к развитию основополагающих идей, возникает научная школа. Школы как способ социальной организации того или иного сообщества появились сначала в области гуманитарного

знания. Это были философские школы античности, философские и логические школы при университетах в средние века, давшие название интеллектуальному течению – схоластике, правовые, исторические и литературоведческие школы в университетах Нового времени. Они стали формой подготовки научных кадров в естествознании.

С другой стороны, не всегда интересные идеи и гипотезы могут объединять вокруг себя талантливых исследователей (например, отсутствие непосредственных учеников у Ч. Дарвина и Д.И. Менделеева).

Для развития основополагающих идей необходима молодежь. Выдающийся математик и философ Г. Вейль (1885–1955) делает на этот счет такое существенное замечание: «Не знаю, как у других, но оглядываясь на свою жизнь, я отчетливо вижу, что в юности до 35–40 лет, когда меня непрестанно привлекало все новое, еще непрочувствованное и непродуманное, мое развитие было несравненно полнее, чем в последующий период зрелости и старения» (Вейль, 1989. С. 54). С появлением молодых исследователей в научной школе возникают новые задачи: развитие и рост учеников, приобщение их к новым идеям. Но здесь следует оговориться. Всякая научная школа имеет и отрицательные стороны: иногда она душит инициативу, творчество, может сделать безликими членов группы. Для предотвращения подобного важна роль лидера. Сроки существования научной школы – одно-два поколения учеников. Потом она должна обязательно распаться (Ватти, Тихомирова, 1991). Причины распада могут быть самыми разнообразными: уход лидера и неспособность учеников к дальнейшему развитию его идей; создание новых школ из-за высоких организационных качеств и огромного научного потенциала бывших учеников; разногласия внутри школы (из-за личной неприязни и ссор); потеря новизны фундаментальных идей школы в результате смены научных парадигм.

Династии. Примеров, когда встречаются семьи, генетически предрасположенные к различным сферам человеческой деятельности, очень много. Например, музыкальная семья Бахов, математическая семья Бернулли. Чрезвычайно интересуюсь этой стороной вопроса, один из основателей отечественной школы

генетики животных А.С. Серебровский обращал внимание на то, что выдающийся русский философ-богослов В. Соловьев имел прадеда по материнской линии – не менее выдающегося украинского философа – Григория Саввича Сквороду. Дед и прадед Софьи Ковалевской были математиками. Среди семей художников выделяются Маковские, Брюлловы, Клодт. И все же, говоря о наследовании способностей, Серебровский подчеркивал, что можно только догадываться о наличии определенных наследственных задатков у людей, так как в становлении таланта большую роль играет еще и воспитание (Фандо, 2005).

Формирование династий звероводов началось в нашей стране еще в 1920-е гг. Их представителями на сегодня являются: М.Б. Бабак, С.Л. Балаш, С.В. Белоусов, В.П. Брылин, Г.А. и В.Г. Кузнецовы, Т.М. Демина, М.С. Илларионов, А.И. Коваленко, Н.И. Кудина, Б.А. Куличков, И.М. Мирошниченко, Помытко (три поколения), Провоторовы (три поколения), Тихомировы (три поколения), Д.Н. Перельдик, В.М. Павлюченко, О.А. Краснова, Ю.И. Гладилов, С.А. Ерина, К.И. Кирилушкин и др. Представители Каплевских, Карелиных и Тихомировых возглавляют зверохозяйство «Знаменское» Тверской области. Невозможно перечислить династии мастеров звероводства в старейших звероводческих хозяйствах. Естественно, отблеск отношения к основателю династии достается детям. Всегда ли выдерживают они это испытание?

Пути в звероводческую науку. Ученые степени являются одним из больших стимулов для интенсивной научной работы, доведению результатов до конца и оформлению их в виде законченных научных работ. Кроме того, как правило, под руководством крупного ученого подготовить и защитить диссертацию труднее, так как крупный ученый не возьмет слабого аспиранта и не позволит себе дать аспиранту мелкую бесперспективную тему. Ведь не секрет, что основная масса наших слабых кандидатов является учениками бездарных научных руководителей.

Вступая в науку, очень полезно выбрать для себя самую трудную и запутанную область. Только в этом случае появляется возможность свежим молодым силам проявить себя в новом направлении, всплыть в потоке новых идей,

пробиться и заявить о себе (если сообщество не препятствует такому продвижению).

К решению проблемы невозможно прийти за одну ночь. На это требуется время. Публикация статьи может оказаться поспешной.

Любой исследователь постоянно обращается к достижениям своих предшественников. Наука – такое творчество, при котором каждое поколение исследователей стоит на плечах предшествующего и лишь достраивает (отчасти перестраивая) то, что было создано до них. Многие считают, что для исследователя самое главное – изобрести оригинальную идею, никем еще не высказанную. Однако абсолютно новых идей почти никогда не бывает. Идея представляется новой только тем, кто плохо знает историю данной научной мысли.

К примеру, идея шарообразности Земли и ее вращения вокруг Солнца, как известно, была высказана за тысячу с лишним лет до Коперника, а затем многократно повторялась многими мыслителями. Но это ничуть не мешает нам восхищаться научными достижениями Коперника. Мы отдаем должное открытию Америки Колумбом. Но ведь, как выяснилось, он не был первым европейцем, достигшим Нового Света. И все-таки в истории великих географических открытий имя Колумба сохранится навсегда.

Еще в советское время мудрый В.А. Афанасьев, руководивший Зверопромом РСФСР бессменно в течение 35 лет (с 1946 до 1981 гг.), прекрасно осознавал, что звероводческая наука быстро зашла бы в тупик, исчерпала запас новых идей и оказалась бы на мели, если бы не было активной связи науки с производством, и самое главное, – если бы не было подготовки кадров на уровне передовой звероводческой мысли. С целью создания единого процесса *научная лаборатория–шед*, в отраслевом институте НИИПЗК были созданы своя экспериментальная база – ОПХ «Родники» и фонд научных разработок в каждом зверосовхозе. Это обеспечивало быстрый перевод законченных научных разработок из лабораторий Института непосредственно в производство. Поскольку социология литературы свидетельствует о том, что 90 % вышедших изданий становятся, как правило, невостребованными, а спустя 10 лет читателями востребуется только 1 % в виде переизданий, ссылок в литературе, спросов в библиотечных фондах,

то с учетом этого обстоятельства, в бытность «афанасьевского» зверопрома был налажен оперативный выпуск информационных бюллетеней (о возможности существования для оперативной связи инструмента в виде сети Internet в ту пору просто не подозревали).

Вместо заключения

Мы не должны терять способности свежо посмотреть на окружающий мир, надо уметь отодвинуть от себя, когда нужно, удручающие обстоятельства, подняться над ними. Не случайно апостол Павел, обращаясь к своим ученикам, говорил: «Из самых, может быть, непригодных могут получиться наиболее пригодные. Посмотрите, много ли вас признано премудрых и разумных?»

Литература

- Алексеев А. С. Массовые вымирания в фанерозое: Автореф. дис. ... докт. геол.-мин. наук. М.: МГУ, 1998. 76 с.
- Ананьева Н. Все еще впереди // Кролиководство и звероводство. 2008. № 3. С. 2–3.
- Балакирев Н.А. Обращение звероводов к министру сельского хозяйства // Кролиководство и звероводство. 2005. № 4. С. 2.
- Балакирев Н.А. Состояние и перспективы развития российского клеточного звероводства // Достижения науки и практики в клеточном пушном звероводстве: Матер. Всерос. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения проф. Е.Д. Ильиной. Москва, 24–25 июня 2009а. С. 3–8.
- Балакирев Н.А. Современные проблемы клеточного пушного звероводства и пути их решения // Матер. 4-го Междунар. симп. «Современные проблемы и методы экологической физиологии и патологии млекопитающих, введенных в зоокультуру». Петрозаводск, 23–25 сентября 2009б. С. 18–22.
- Балякина Н.В. Из опыта разведения коротковолосяй норки // Кролиководство и звероводство. 2009. № 4. С. 17–19.
- Бетяев С.К. Прогностика: первые шаги науки // Вопр. философии. 2003. № 4. С. 3–13.
- Богачев А.С. Звероводство Приморья. Прошлое. Настоящее. Будущее? // Кролиководство и звероводство. 2004. № 4. С. 10–11.
- Бозов В.Ю. Из опыта работы ООО «Новые меха» // Кролиководство и звероводство. 2008. № 3. С. 8–9.
- Борисяк А.А. Ж. Кювье и его научное значение // Ж. Кювье. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. М.; Л., 1937. С. 9–60.
- Брылин В.П. Справка Министру сельского хозяйства Российской Федерации А.В. Гордееву о состоянии клеточного звероводства в России. 28.02. 2006. № 6.
- Брылин В.П., Казаков М.И. Основные задачи по стабилизации производства клеточной пушнины на 2003–2010 годы // Кролиководство и звероводство. 2003. № 4. С. 15–16.
- Ватти К.В., Тихомирова М.М. Ленинградская генетическая школа // Вопр. истории естествознания и техники. 1991. № 4. С. 27–34.
- Вейль Г. Математическое мышление. М.: Наука, 1989.
- Виноградов В.П. Вся жизнь отдана пушному звероводству // Кролиководство и звероводство. 2001. № 5. С. 4–5.
- Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: КМК, 2004. 432 с.
- Галактионов А.Б. К 30-летию образования калининградской ассоциации звероводческих хозяйств // Кролиководство и звероводство. 2002. № 5. С. 2–3.
- Гайдар Е.Т. Реформы – яд или лекарство // Аргументы и факты. 2006. № 46. 20 ноября. С. 4.
- Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. 407 с.
- Дмитриев В.В. Меха России 99: размышления после выставки // Кролиководство и звероводство. 2000. № 2. С. 15.
- Зафрен-Хариф Б.Г. Звероводству Калининградской области 50 лет // Кролиководство и звероводство. 2008. № 4. С. 2–3.
- Ивановский А.Б. Палеонтология и теория эволюции. Новосибирск: Наука, 1976. С. 14, 49.
- История Русской Америки (1732–1867). М.: Международный. отношения, 1997–1999. Т. 1. С. 109–153, 322–363.
- Канаев И.И. Жорж Кювье. Л.: Наука, 1976. 212 с.
- Кафтан Л. Россия возродит Союз, но уже не советский // Комсомольская правда. 2006. 7 декабря.
- Кекух Л.А. «Пушкинский» был, есть и, надеемся, будет // Кролиководство и звероводство. 2009. № 4. С. 2–5.
- Колоушкин В.П. Состояние и перспективы развития звероводства в ЗАО «Пряжинское» в современных условиях // Матер. 3-го Междунар. симп. «Физиологические основы повышения продуктивности млекопитающих, введенных в зоокультуру». Петрозаводск, 27–29 сентября 2005. С. 95–96.
- Красилов В.А. Меловой период. Эволюция земной коры и биосферы. М.: Наука, 1985. 240 с.
- Кузнецов Г.А. Селекция – основа создания новых пород и совершенствования существующих // Кролико-

- водство и звероводство. 2006. № 1. С. 10–13.
- Кузнецов Г.А., Колдаева Е.М., Сергеев Е.Г. Методика испытаний на отличимость, однородность и стабильность. Норка американская (*Mustela vison* Schreber) // МСХ РСФСР, Научно-исследовательский ин-т пушного звероводства и кролиководства. М., 1996.
- Кювье Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара: Пер. с фр. Д.Е. Жуковского. М.; Л.: Биомедгиз, 1937. 368 с.
- Ларионов Д.В. Конференция звероводов в Зеленоградске // Кролиководство и звероводство. 2008. № 4. С. 10–11.
- Лопатин Л.М. Современное значение философских идей кн. С.Н. Трубецкого // Вопросы философии и психологии. Кн. 131 (1). М., 1916. С. 2–3.
- Луценко В.И. «Пряжинское» – многоотраслевое хозяйство Карелии // Кролиководство и звероводство. 2001. № 5. С. 2–5.
- Мартынова Т.К. Самая дорогая женщина // Кролиководство и звероводство. 2002. № 2. С. 2–4.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 404 с.
- Милованов Л.В. Первая цветная ... (заметки по истории пушного бизнеса) // Кролиководство и звероводство. 1995. № 1. С. 12–13.
- Милованов Л.В. История звероводства. Салтыковский. М.: Колос-Пресс, 2001а. С. 47.
- Милованов Л.В. Шкурки норки на пушном рынке // Кролиководство и звероводство. 2001б. № 4. С. 16–18. № 5. С. 16–17.
- Милованов Л.В. Пушной рынок умом пора бы понимать // Кролиководство и звероводство. 2006. № 1. С. 17–21.
- Муха В.П. Звероводство Украины в условиях «дикого» рынка // Кролиководство и звероводство. 2008. № 2. С. 26–31.
- Паркалов И.В. СПК «Ильятинский» – первая ласточка скандинавского варианта развития звероводства в России // Кролиководство и звероводство. 2008. № 2. С. 22.
- Паркалов И.В. Что год грядущий нам готовит? // Кролиководство и звероводство. 2009. № 1. С. 2–15.
- Петров А.Ю. Динамика развития акционерного капитала Российско-Американской компании в свете генеральных балансов, 1798–1804 гг. // Экономическая история России: Проблемы, поиски, решения / Под ред. М.М. Загоруйко. М.: Волгоград, 2001. С. 230–251.
- Петров А.Ю. Финансово-хозяйственная деятельность Российско-Американской компании // Амер. ежегодник. М.: Наука, 2003. С. 114–138.
- Полупанов В. Собчак о Собчаке // Аргументы и факты. 2010. № 7. С. 24.
- Рамазанова Л.А. Что год грядущий нам готовит? // Кролиководство и звероводство. 2009. № 1. С. 5–6.
- Римский клуб. История создания, избранные доклады и выступления, официальные материалы. М.: УРСС, 1997. 381 с.
- Романьков В.А. Надежда умирает последней // Кролиководство и звероводство. 2003. № 4. С. 2–6.
- Романьков В.А., Кудрявцев В.Б. Знакомство со звероводством Дании // Кролиководство и звероводство. 2004. № 3. С. 19–20.
- Рябичка В.П. Совещание звероводов на тверской земле // Кролиководство и звероводство. 2009. № 3. С. 28–29.
- Сайдинов А.В. Зачем нам страусы // Кролиководство и звероводство. 2000. № 3. С. 20–21.
- Сайдинов А.В. Что год грядущий нам готовит? // Кролиководство и звероводство. 2009. № 1. С. 3–5.
- Сергеев Е.Г. Об опасности потери пород норок // Кролиководство и звероводство. 2004. № 5. С. 11–12.
- Сергеев Е.Г. Породный состав клеточных пушных зверей в хозяйствах России в 2007–2008 гг. // Кролиководство и звероводство. 2009. № 5. С. 14–16.
- Сергеева М.Н. Закаленные временем // Кролиководство и звероводство. 2000. № 3. С. 2–4.
- Сивкова В.Н. Встреча звероводов // Кролиководство и звероводство. 2003. № 1. С. 9–10.
- Скобелев П. Игорь Шувалов о таможенной формуле для России, Белоруссии и Казахстана // Рос. газета. 2010. 28 января. № 16. С. 3.
- Слугин В.С. О проблемах развития звероводства в России // Кролиководство и звероводство. 2005. № 4. С. 3–6.
- Стегний В.Н. Сальтационное видообразование посредством системных, хромосомных и геномных мутаций объясняет парадокс разрывов в палеонтологической летописи // Эволюционная биология. Т. 3: Матер. III Междунар. конф. «Проблема вида и видообразования». Томск, 20–22 октября 2004. Томск, 2005. С. 86–91.
- Столбов С.Г. Работать для развития товарного производства // Кролиководство и звероводство. 2000. № 6. С. 2–4.
- Столбов С.Г. Слово редактора // Кролиководство и звероводство. 2005. № 4. С. 1.
- Столбов С.Г. Что год грядущий нам готовит? // Кролиководство и звероводство. 2009а. № 1. С. 11–15.
- Столбов С.Г. Совещание звероводов на тверской земле // Кролиководство и звероводство. 2009б. № 3. С. 24–26.
- Таллат К.Ч. Конференция звероводов в Зеленоградске // Кролиководство и звероводство. 2008. № 4. С. 2–3.
- Татаринов Л.П. Палеонтология и теория эволюции // Вестн. АН СССР. 1983. С. 40–49.
- Технология будущего // Кролиководство и звероводство. 1980. № 6; 1981. № 3–6; 1982. № 1–6.

- Тоффлер Э. Третья волна. М.: АСТ, 1999. 795 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., Тихомирова В.В., Прасолова Л.А., Трапезов О.В. Норка *талица* // Кролиководство и звероводство. 1994б. № 3. С. 10.
- Тихомиров И.Б. Один из вариантов диверсификации в звероводстве // Кролиководство и звероводство. 2009. № 2. С. 2–3.
- Фандо Р.А. Формирование научных школ в отечественной генетике в 1930–1940-е гг. М.: Издат. дом И.И. Шумиловой, 2005. 148 с.
- Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений XIX в. 3-е изд. М.: Наука, 1977. 227 с.
- Чипурной В.Г. Конъюнктура пушного рынка // Кролиководство и звероводство. 2001. № 1. С. 17.
- Чипурной В.Г. Проблемы отрасли эффективнее решать союзом // Кролиководство и звероводство. 2002. № 1. С. 2–3.
- Чипурной В.Г. Конъюнктура пушного рынка // Кролиководство и звероводство. 2001. № 1. С. 17.
- Что даст России нефтяной джихад // Комсомольская правда. 10 апреля 2002 г. С. 3.
- Шишкин М.А. Звероводы из Удмуртии // Кролиководство и звероводство. 2004. № 4. С. 2–4.
- Alvarez L.W., Alvarez W., Asaro F., Michel H.V. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction // Science. 1980. V. 208. P. 1095–1108.
- Benton M.J. Diversification and extinction in the history of life // Science. 1995. V. 268. P. 52–58.
- D'Orbigny A.D. Cours élémentaire de paleontologie et de geologie stratigraphique. Paris, 1849.
- Korhonen H. Temperament and reproductive performance in farmed sable // Agric. and Food Sci. in Finland. 2001. V. 10. P. 91–98.
- Paris F., Bourahrouh A., Herisse A.L. The effects of the final stages of the Late Ordovician glaciation on marine palynomorphs (chitinozoans, acritarchs, leiospheres) in well N1-2 (NE Algerian Sahara) // Rev. Palaeobot. Palynol. 2000. V. 113. P. 87–104.
- Rainoff T.I. Wave-like fluctuations of creative productivity in the development of West-European physics in the 18 and 19th centuries // Isis. 1929. № 38. P. 287–319.
- Thom R. Structural Stability and Morphogenesis. An Outline of a General Theory of Models. Reading, Mass.: W.A. Benjamin, 1975. 348 p.
- Tikhomirov I.B., Tikhomirova V.V., Trapezov O.V. A new dominant mutant in mink (*Mustela vison* Schreber) // Proc. of the VIth Intern. Sci. Congr. in Fur Animal Production. August 21–23, 1996, Warsaw.
- Walliser O.H. Towards a more critical approach to bioevents. Global bioevents in Earth History / Ed. O. Walliser. Berlin: Springer Verlag, 1986. P. 5–16.
- Walliser O. Patterns and Causes of Global Events. Global and Event Stratigraphy in the Phanerozoic / Ed. O. Walliser. Berlin: Springer, 1996. P. 7–19.
- Ward P. The End of Evolution: on Mass Extinctions and the Preservation of Biodiversity. N.Y.: Bantam Books, 1994. 302 p.
- Ward P.D., Botha J., Buick R. *et al.* Abrupt and gradual extinction among Late Permian land vertebrates in the Karoo basin, South Africa // Science. 2005. V. 307. P. 709–714.

CRISIS, CATASTROPHE, CATACLYSM (FUR ANIMAL CAGE BREEDING AS A MODEL)

O.V. Trapezov, L.I. Trapezova

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

Common features in the development of catastrophes in the geologic history, economy, and fur animal farming are considered. Ways of surmounting crises are analyzed.

Key words: crisis, catastrophe, cataclysm, fur farming as a model.

АНАЛИЗ ВЗАИМОСВЯЗИ ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ И ВЕЛИЧИНЫ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ГОРБУШИ (*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*)

С.П. Пустовойт

Учреждение Российской академии наук Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
Магадан, Россия, e-mail: pustov@ibpn.ru

Приведены результаты изучения связи между величиной флуктуирующей асимметрии (ФА) и показателем гетерозиготности в популяции горбуши р.Ола (северное побережье Охотского моря). Наши данные подтверждают вывод В.М. Захарова (1987) о том, что степень связи гетерозиготности, найденной по аллозимной изменчивости, с величиной ФА зависит от выбора как морфологического признака, так и локусов. Так, по величине ФА, найденной по числу лучей в грудных плавниках, нет различий между группировками, проранжированными по мере роста гетерозиготности. А величина ФА, подсчитанная по числу лучей в брюшных плавниках, статистически значимо снижается по мере роста гетерозиготности.

Ключевые слова: флуктуирующая асимметрия, гетерозиготность, горбуша.

В предыдущих сообщениях (Пустовойт, 2007, 2010) проанализирована внутривидовая изменчивость показателя флуктуирующей асимметрии (ФА) у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) р. Ола (северное побережье Охотского моря). Обнаружена внутривидовая изменчивость – снижение величины ФА в более поздних по срокам нерестового хода выборках по сравнению с более ранними. Кроме того, более многочисленные нечетные поколения горбуши (2005 и 2007 гг.) имеют в среднем меньшие значения ФА по числу лучей в парных плавниках, чем малочисленные четные (2006 и 2008 гг.). Помимо изучения собственно величины ФА в популяциях как горбуши, так и других животных существует давняя проблема оценки взаимосвязи величины ФА и уровня генетической изменчивости (Захаров, 1987). Наибольшее число экспериментальных работ по семейству лососевых (*Salmonidae*, *Salmoniformes*) выполнено на видах рода благородные лососи (*Salmo*). В работах Лири с соавт. (Leary *et al.*, 1983, 1984) на примере нескольких видов разводимых форелей обнаружено наличие отрицательной корреляции между уровнем ФА и гетерозиготностью по аллозимным генам. Авторы полагают, что

найденная закономерность должна быть общей для остальных видов лососевых рыб. Дальнейшие исследования лососей не всегда подтверждали высказанные Лири закономерности (Казаков и др., 1989; Артамонова, 2007).

Горбуша была первым видом рода тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*), взятым для экспериментальной проверки теоретических гипотез. Особенности биологии этого вида (высокая численность в краткий период нерестового хода, двухлетняя возрастная структура и связанное с этим наличие неперекрывающихся четных и нечетных поколений) позволили считать этот вид удобным для исследований ФА. В выборках американской кеты, а также у горбуши, размножающейся в реках Британской Колумбии (Канада), не было обнаружено ассоциаций между индивидуальной гетерозиготностью по 13 локусам и величиной ФА по четырем морфологическим признакам (Beacham, Withler, 1985, 1987). Авторы пришли к выводу, что нет статистически значимой зависимости между стабильностью развития (оцениваемой по величине ФА) и гетерозиготностью. В популяциях горбуши на Сахалине также не найдено статистически достоверной корреляции

между индивидуальной гетерозиготностью и средним числом асимметричных признаков у особи (Межжерин, 1989). Более тщательные многолетние изыскания известны для нерки оз. Дальнего (Романов, Паренский, 1997). Авторы указывают на отсутствие различий в уровне гетерозиготности двух исследованных локусов между асимметричными и симметричными особями. Таким образом, существуют неоднозначные оценки взаимосвязи величины ФА и гетерозиготности у видов из двух родов семейства лососевых рыб.

Цель работы – проанализировать связь между величиной ФА и гетерозиготностью у самок и самцов горбуши р. Ола (северное побережье Охотского моря).

Материал и методы

Материал собирался во время нерестового хода горбуши в июле каждого года в период с 2005 по 2008 гг. в устье р. Ола. На сезонном наблюдательном пункте МагаданНИРО собирались выборки по 100 шт. один раз в пять дней. Выбор данной популяции определен тем, что она имеет максимальную численность среди прочих, размножающихся в других реках Тауйской губы (Марченко и др., 2004).

Для генетического анализа отбирались пробы скелетных мышц, хранившихся до обработки в замороженном состоянии. Методом электрофореза в блоках 5 %-го полиакриламидного геля исследована генетическая изменчивость следующих локусов: глицерол-3-фосфатдегидрогеназа (*G3PDH**100, *110), малатдегидрогеназа (*sMDH-B1,2**100, *110, *90), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (*PGDH**100, *95, *90, *105), формальдегиддегидрогеназа (*FDHG**100, *105, *95), фосфоглюкомутаза (*PGM-2**100, *110) (Пустовойт, 2006). Обозначения аллозимных локусов и аллелей даны в соответствии с номенклатурой генов, кодирующих белки у рыб (Shaklee *et al.*, 1990; Алтухов и др., 1997). Для гистохимического выявления активности ферментов в блоках геля использовали сводку Г.П. Манченко (Manchenko, 1994) и Эберсолда (Aebersold *et al.*, 1987). При интерпретации зимограмм изолюкусов *sMDH-B1,2** следовали генетической модели, предполагающей наличие 2 дублированных локусов с

двумя аллелями у каждого, продукты которых обладают одинаковой электрофоретической подвижностью и имеют равные частоты (Гагальчий, 1986). В данном исследовании изучались гомо- и гетерозиготные особи без определения частот генов. В указанных генотипических группировках подсчитывалась величина ФА по числу лучей в парных плавниках. Для оценки величины ФА использована формула дисперсии: $\sigma^2 = \Sigma(d - Md)^2 / (n - 1)$, где *Md* – среднее значение отклонений от симметрии в выборке, *d* – величина асимметрии каждой особи, *n* – число особей в выборке (Захаров, Зюганов, 1980; Кожара, 1985). Оценка достоверности различий в величине ФА проводилась при помощи F-теста Фишера (Лакин, 1990).

Результаты и обсуждение

Рассмотрим сначала однолокусные сравнения отдельно для самок и самцов.

*G3PDH**. В большинстве случаев сравнения выборок нечетного поколения величина ФА в гетерозиготных группировках меньше, чем в гомозиготных (исключение – ФА для брюшных плавников у самцов). Статистически значимая разница найдена только для величины ФА у самок нечетного поколения по числу лучей в брюшных плавниках. Для выборок четного поколения не прослеживается однозначной зависимости (табл. 1).

*sMDH-B1,2**. Соотношение величины ФА в гомо- и гетерозиготных группировках выборок нечетного поколения прямо противоположное к таковому для предыдущего локуса, т. е. показатель ФА у гетерозиготных особей больше, чем у гомозиготных. Отмеченная разница статистически значима для ФА по числу лучей в грудном плавнике. Небольшое число гетерозиготных по локусу особей четной генерации не позволяет выявить какую-либо закономерность (табл. 1).

*PGDH**. В 5 случаях из 6 обнаружено статистически значимое снижение величины ФА в гетерозиготных группах горбуши нечетного поколения по сравнению с гомозиготными. Только по числу лучей в брюшном плавнике у самцов отмеченная разница не достигает статистически значимой величины. В 4 случаях из 6 аналогичная закономерность прослежи-

Таблица 1

Величины ФА в гомо- и гетерозиготных группировках у горбуши р. Ола

Локус	Пол	Нечетные поколения				Четные поколения			
		гомозиготные особи		гетерозиготные особи		гомозиготные особи		гетерозиготные особи	
		n	грудной плавник	n	грудной плавник	n	грудной плавник	n	грудной плавник
			брюшной плавник		брюшной плавник		брюшной плавник		брюшной плавник
G3PDH*	F+M	730	0,649 ± 0,0170 0,569 ± 0,0149	55	0,595 ± 0,0567 0,537 ± 0,0512	173	1,121 ± 0,0603 0,621 ± 0,0334	25	1,340 ± 0,1895 0,583 ± 0,0825
	F	386	0,652 ± 0,0235 0,564 ± 0,0638*	30	0,616 ± 0,1291 0,451 ± 0,0582*	93	1,017 ± 0,0746 0,577 ± 0,0423	14	1,168 ± 0,1890 0,740 ± 0,1398
	M	344	0,644 ± 0,0246 0,582 ± 0,0222	25	0,583 ± 0,0825 0,640 ± 0,0905	81	1,120 ± 0,0943 0,636 ± 0,0499	11	1,091 ± 0,2326 0,331 ± 0,0705
sMDH-B1,2*	F+M	680	0,624 ± 0,0169* 0,566 ± 0,0153	105	0,774 ± 0,0534* 0,582 ± 0,0401	182	1,159 ± 0,0608 0,587 ± 0,0524	16	1,050 ± 0,1856 0,829 ± 0,1466
	F	360	0,620 ± 0,0232* 0,547 ± 0,0204	57	0,805 ± 0,0754* 0,564 ± 0,0528	100	1,097 ± 0,0776 0,531 ± 0,0375	7	0,619 ± 0,1654 1,619 ± 0,4327
	M	320	0,624 ± 0,0246* 0,589 ± 0,0232	48	0,751 ± 0,0767* 0,563 ± 0,0575	82	1,248 ± 0,0975 0,649 ± 0,0507	9	1,028 ± 0,2423 0,250 ± 0,0589
PGDH*	F+M	753	0,655 ± 0,0169* 0,575 ± 0,0148*	33	0,403 ± 0,0497* 0,383 ± 0,0479*	181	1,155 ± 0,0607 0,624 ± 0,0328	17	1,118 ± 0,1917 0,500 ± 0,0858
	F	400	0,660 ± 0,0234* 0,560 ± 0,0198	17	0,420 ± 0,0720* 0,537 ± 0,0921	96	1,078 ± 0,0778 0,629 ± 0,0453	11	1,273 ± 0,2713 0,364 ± 0,0775
	M	353	0,647 ± 0,0244* 0,595 ± 0,0224*	16	0,463 ± 0,0818* 0,352 ± 0,0643*	85	1,253 ± 0,0961 0,617 ± 0,0473	6	0,967 ± 0,2791 0,667 ± 0,1924
FDHG*	F+M	710	0,634 ± 0,0169 0,575 ± 0,0153	75	0,730 ± 0,0596 0,489 ± 0,0399	—	—	—	—
	F	368	0,630 ± 0,0233* 0,567 ± 0,0209	49	0,772 ± 0,0780* 0,504 ± 0,0509	—	—	—	—
	M	342	0,638 ± 0,0244 0,589 ± 0,0225	26	0,666 ± 0,0924 0,535 ± 0,0742	—	—	—	—
PGM-2*	F+M	685	0,643 ± 0,0174 0,595 ± 0,0161*	100	0,654 ± 0,0463 0,374 ± 0,0264*	—	—	—	—
	F	363	0,637 ± 0,0237 0,566 ± 0,0210*	54	0,732 ± 0,0705 0,431 ± 0,0415*	—	—	—	—
	M	322	0,649 ± 0,0255 0,624 ± 0,0246*	46	0,574 ± 0,0598 0,317 ± 0,0330*	—	—	—	—

* Наличие статистически достоверной разницы между гомо- и гетерозиготными группами, по F-тесту).

вается и среди выборок четного года, но различия не значимы (табл. 1). В генотипических группировках данного локуса наиболее четко прослеживается отрицательная связь между уровнем ФА и гетерозиготностью.

*FDHG**. В связи с мономорфностью данного и следующего локусов у особей четной генерации анализ возможен только для выборок нечетного поколения. Показатель ФА по числу

лучей в грудных плавниках меньше в гомозиготных группах, а по числу лучей в брюшных – больше (табл. 1).

*PGM-2**. Варьирование величины ФА в гомо- и гетерозиготных группах такое же, как и для предыдущего локуса (исключение – величина ФА для грудного плавника у самцов). Разница в величине ФА статистически достоверна для числа лучей в брюшных плавниках (табл. 1).

Таким образом, у каждого локуса имеются особенности в варьировании величины ФА в гомо- и гетерозиготных группировках. Например, вектор изменения величины ФА в гомо- и гетерозиготных группировках локуса *G3PDH** противоположен таковому для локуса *sMDH-B1,2**. Зачастую не совпадают в направлениях изменений величины ФА в гомо- и гетерозиготных группировках одного локуса, подсчитанные по числу лучей в грудном и брюшном плавниках (локус *FDHG**). Вместе с тем есть локусы, в которых хорошо просматривается закономерность в варьировании показателя асимметрии (локус *PGDH**). В целом наши данные подтверждают вывод В.М. Захарова (1987) о том, что в большинстве исследований связи гетерозиготности, найденной по аллозимной изменчивости, с величиной ФА часто зависят от выбора морфологического признака и локусов. Вряд ли активность всех исследованных нами локусов может непосредственно и однонаправленно влиять на число лучей в грудных и брюшных плавниках.

Все случаи статистически значимых отличий показателя асимметрии найдены только для выборки нечетного поколения, скорее всего это связано с огромной численностью нечетного поколения по сравнению с четным. Небольшой объем материала для четного поколения (по 1 выборке) не позволяет при помощи статистического теста подтвердить или опровергнуть

наличие различий в величине ФА между генотипическими группировками.

Сравнение величины ФА в генотипических группировках самок и самцов не позволяет выявить каких-то особенностей, характерных для особей разного пола. Результаты данных и других исследований (Пустовойт, 2010) позволяют сделать вывод о том, что половой состав выборки никак не влияет на величину ФА.

Несмотря на очевидные межлокусные отличия в анализируемых связях, попытаемся выяснить, есть ли суммарный эффект разных локусов в гетерозиготных группировках. Указанный аспект анализа обычно проводится при сравнении гетерозиготности и изменчивости морфологического признака (Картавец, 1990; Ефремов, 1999; Москалейчик, 2007). Проанализируем изменения величины ФА в группах, различающихся по числу гетерозиготных особей: 0, 1, 2 и 3 гетерозиготы. Обнаружилась любопытная закономерность: по величине ФА, найденной по числу лучей в грудном плавнике (Р), нет различий между рассматриваемыми группировками. А величина ФА, подсчитанная по числу лучей в брюшном плавнике (V), статистически значимо снижается по мере роста гетерозиготности (табл. 2, рис. 1). Любопытно, что в американской популяции горбуши прослеживается такая же закономерность, не отмеченная авторами работы. По данным табл. 1 из работы Beacham, Withler (1987), значения

Таблица 2

Величины ФА в группировках особей горбуши р. Ола (2005+2007), различающихся уровнем гетерозиготности

Пол	Уровень гетерозиготности	<i>n</i>	Грудной плавник	<i>n</i>	Брюшной плавник
F+M	0	485	0,642 ± 0,0206	486	0,627 ± 0,0642*
	1	245	0,642 ± 0,0290	30	0,473 ± 0,0214*
	2	52	0,638 ± 0,0626	52	0,465 ± 0,0456*
	3	3	1,000 ± 0,4083	3	0,333 ± 0,1361*
F	0	250	0,630 ± 0,0282	251	0,601 ± 0,0268*
	1	132	0,654 ± 0,0403	132	0,485 ± 0,0298*
	2	33	0,672 ± 0,0828	33	0,442 ± 0,0544*
M	0	235	0,649 ± 0,0299	235	0,657 ± 0,0303*
	1	113	0,633 ± 0,0421	112	0,457 ± 0,0306*
	2	19	0,608 ± 0,0987	19	0,497 ± 0,0806*

Примечание. * Статистически достоверная разница между величиной ФА в парах: 0 гет./1 гет., 0 гет./2 гет.

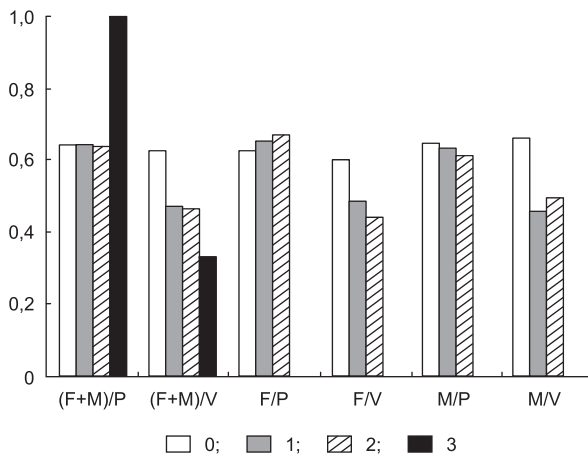


Рис. 1. Значения показателя ФА (по оси ординат) в гомо- и гетерозиготных группах (по оси абсцисс) самок (F) и самцов (M) горбуши нечетного поколения.

ФА для брюшного плавника снижаются в ряду выборок, проранжированном по мере роста числа гетерозигот, тогда как для грудного плавника нет отмеченной закономерности. Таким образом, можно предполагать аддитивное (суммарное) влияние гетерозиготных генотипов разных локусов на величину ФА, найденную по числу лучей в брюшном плавнике. Именно отрицательная корреляция между гетерозиготностью и величиной морфологического (в нашем случае асимметрия) признака предсказывается теорией при мультилокусном усреднении в случае аддитивности влияния локусов на признак (Картавцев, 2005). По-видимому, есть отрицательная корреляция между величиной ФА рассматриваемого признака (число лучей брюшных плавников) и гетерозиготностью в выборках нечетных лет у горбуши. Однако неясно, почему такой связи не прослеживается для грудного плавника.

Все разнообразие взаимодействия величины ФА (как показателя стабильности развития) и генетического разнообразия можно свести к двум общим гипотезам (Ferguson, 1986; Kark *et al.*, 2001; Пустовойт, 2006). Согласно первой (впервые высказанной Ф. Добржанским (Dobzhansky, 1950), сбалансированные коадаптированные генные комплексы способствуют более высокой стабильности развития (снижению величины ФА). По второй (высказанной в 1950-е гг. Лернером) – значения гетерозиготности локусов обратно скоррелированы с

величиной ФА, более гетерозиготные особи имеют большую стабильность в развитии. По нашему мнению, величина флуктуирующей асимметрии зависит от сбалансированности генных комплексов, а не от гетерозиготности отдельных локусов. Разрушение генных комплексов при искусственных скрещиваниях форелей в рыбоводных хозяйствах обуславливает рост величины ФА. В природных популяциях величина ФА формируется под жестким влиянием отбора и поддерживается на одном уровне. В случае правоты гипотезы Лернера следовало бы ожидать однонаправленного для всех локусов изменения величины ФА в зависимости от гетерозиготности. Однако, по нашим данным, однолокусное влияние можно предполагать, пожалуй, для *PGDH**, поскольку однонаправленные изменения ФА для обоих плавников в гомо- и гетерозиготных выборках достигают статистически значимой разницы.

Из 6 видов рода тихоокеанские лососи только для 3 (горбуша, кета и нерка) известны исследования связи между уровнем гетерозиготности и величиной ФА. По 3 видам из 6 не совсем корректно выводить закономерности, общие для всего рода тихоокеанские лососи. Однако обращает на себя внимание факт: в подавляющем большинстве работ, основывавшихся на видах рода благородные лососи (*Salmo*), отмечена отрицательная корреляция между величиной ФА и гетерозиготностью (Vollestad *et al.*, 1999; Артамонова, 2007), тогда как для видов рода тихоокеанские лососи (*Oncorhynchus*) такой закономерности не отмечается. Помимо известных различий в особенностях биологии видов этих родов (Черешнев и др., 2002), может иметь значение следующий факт. Обычно использовали форели рода *Salmo* из рыбоводных хозяйств. Искусственное разведение форелей охватывает весь период жизни рыб и проходит в пресной воде, тогда как у тихоокеанских лососей искусственное подращивание возможно только в первые полгода жизни, затем молодь выпускают на нагул в океан. Несмотря на сравнительно короткий период жизненного цикла, когда происходит заводское подращивание кеты, Н.С. Романовым (1995, 2001) показаны различия в величинах ФА между природными (не испытывающими влияния заводского выращивания) и заводскими популяциями этого

вида. Таким образом, искусственное воспроизводство кеты оказывает заметное влияние на величину ФА. Исследованную нами популяцию горбуши р. Ола можно отнести к природной, поскольку рыбоводство горбуши пока имеет очень мелкие масштабы. Возможно, отбор в рыбоводном форелевом хозяйстве не совпадает отбором, влияющим на природную популяцию горбуши. Может быть, по этой причине связь между величиной ФА и гетерозиготностью у лососей родов *Salmo* и *Oncorhynchus* разная. Для проверки высказанного предположения следует сопоставить величину ФА либо в природных, либо в заводских популяциях лососей сравниваемых родов. Для горбуши таковыми могли бы быть заводские популяции, созданные в Карелии (Гордеева и др., 2003), где размножаются и лососи рода *Salmo*.

Автор выражает благодарность сотруднице МагаданНИРО А. Кротовой, оказавшей существенную помощь в сборе материала.

Литература

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Омельченко В.Т. Популяционная генетика лососевых рыб. М.: Наука, 1997. 288 с.
- Артамонова В.С. Генетические маркеры в популяционных исследованиях атлантического лосося (*Salmo salar* L.) 1. Признаки кариотипа и аллозимы // Генетика. 2007. Т. 43. № 3. С. 293–307.
- Гагальчий Н.Г. Биохимический полиморфизм камчатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.). Сообщение II. Частоты аллелей полиморфных локусов в генерации четного года // Генетика. 1986. Т. 22. № 12. С. 2839–2846.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Алтухов Ю.П. и др. Генетические изменения у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в ходе акклиматизации в бассейне Белого моря // Генетика. 2003. Т. 39. № 3. С. 402–412.
- Ефремов В.В. Связь гетерозиготности с длиной тела и весом у горбуши // Генетика. 1999. Т. 35. № 6. С. 800–806.
- Захаров В.М., Зюганов В.В. К оценке асимметрии билатеральных признаков как популяционной характеристики // Экология. 1980. № 1. С. 10–16.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 215 с.
- Казаков Р.В., Ляшенко А.Н., Титов С.Ф. Использование показателей флуктуирующей асимметрии для контроля за эколого-генетическим состоянием популяций атлантического лосося и кумжи // Генетика в аквакультуре. Л.: Наука, 1989. С. 169–178.
- Картавец Ю.Ф. Аллозимная гетерозиготность и морфологический гомеостаз у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Pisces: Salmonidae) // Генетика. 1990. Т. 26. № 8. С. 1399–1407.
- Картавец Ю.Ф. Связь между гетерозиготностью и количественным признаком: внутрилукусные взаимодействия и мультилокусное усреднение // Генетика. 2005. Т. 41. № 1. С. 100–111.
- Кожара А.В. Структура показателя флуктуирующей асимметрии σ_d^2 и его пригодность для популяционных исследований // Биол. науки. 1985. № 5. С. 100–104.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Марченко С.Л., Голованов И.С., Хованский И.Е. Эффективность воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря: Сб. науч. тр. Магаданского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. 2004. Вып. 2. С. 227–236.
- Межжерин С.В. Воздействие селективного рыбоводного процесса на адаптивную генетическую структуру популяций тихоокеанского лосося горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 18 с.
- Москалейчик Ф.Ф. Связь аллозимной и морфометрической изменчивости у горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) Южного Сахалина // Генетика. 2007. Т. 43. № 3. С. 343–355.
- Пустовойт С.П. Анализ морфологических различий гомо- и гетерозиготных самок и самцов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) популяции р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Цитология и генетика. 2006. Т. 40. № 5. С. 3–9.
- Пустовойт С.П. Оценка состояния популяции горбуши р. Ола по величине флуктуирующей асимметрии // Университет в регионе: наука, образование, культура. Магадан: СМУ, 2007. С. 87–89.
- Пустовойт С.П. Внутрипопуляционная изменчивость показателя флуктуирующей асимметрии у горбуши р. Ола // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2010. № 4. С. 20–25.
- Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия заглазничных костей у тихоокеанских лососей // Биология моря. 1995. № 3. С. 211–215.
- Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия лососей заводского и естественного воспроизводства // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2001. Вып. 1. С. 328–335.
- Романов Н.С., Паренский В.А. Связь внутрипопуляционного уровня флуктуирующей асимметрии с гетерозиготностью по некоторым биохимическим

- маркерам у красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. 1997. Т. 33. № 5. С. 687–692.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2002. 496 с.
- Aebersold P.B., Winans G.A., Teel D.J. *et al.* Manual for starch gel electrophoresis: a method for the detection of genetic variation // NOAA Techn. Rep. NMFS 61, 1987. 19 p.
- Beacham T.D., Withler R.E. Heterozygosity and morphological variability of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) from southern British Columbia and Puget Sound // Can. J. Genet. and Cytol. 1985. V. 27. P. 571–579.
- Beacham T.D., Withler R.E. Developmental stability and heterozygosity in chum (*Oncorhynchus keta*) and pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) salmon // Can. J. of Zool. 1987. V. 65. P. 1823–1826.
- Ferguson M.M. Developmental stability of rainbow trout hybrids: genomic coadaptation or heterozygosity // Evolution. 1986. V. 40. № 2. P. 323–330.
- Kark S., Safriek U.N., Tabarroni C., Randi E. Relationship between heterozygosity and asymmetry: a test across the distribution range // Heredity. 2001. V. 86. P. 119–127.
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout // Nature. 1983. V. 301. № 6. P. 71–72.
- Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. Superior developmental stability of heterozygotes at enzyme loci in salmonid fishes // Am. Nat. 1984. V. 124. № 4. P. 540–551.
- Manchenko G.P. Detection of Enzymes on Electrophoretic Gels: A handbook. CRC Press. Inc., Boca Raton, FL, 1994. 440 p.
- Shaklee J.B., Allendorf F.W., Morizot D.C., Whitt G.S. Gene nomenclature for protein-coding loci in fish // Transactions of the Amer. Fisheries Soc. 1990. V. 119. № 1. P. 2–15.
- Vollestad L.A., Hindar K., Moller A.P. A meta-analysis of fluctuating asymmetry in relation to heterozygosity // Heredity. 1999. V. 83. P. 206–218.

CORRELATION BETWEEN HETEROZYGOSITY AND FLUCTUATING ASYMMETRY AMPLITUDE IN PINK SALMON (*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*)

S.P. Pustovoit

Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Magadan, Russia, e-mail: pustov@ibpn.ru

Summary

The results of studies of the correlation between the amplitude of fluctuating asymmetry (FA) and the heterozygosity index in the population of pink salmon in the Ola River (northern coast of the Sea of Okhotsk) are reported. They confirm the conclusion made by Zakharov (1987) that the linkage between FA and heterozygosity assessed from allozyme variability depends on the choice of both the morphological feature and the loci analyzed. The FA amplitude assessed from the number of rays in pelvic fins shows no variation among groups ranked in heterozygosity. In contrast, the FA amplitude assessed from the number of rays in ventral fins decreases significantly as heterozygosity increases.

Key words: fluctuating asymmetry, pink salmon, heterozygosity.

ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ ФРАГМЕНТА ГЕНА ЦИТОХРОМА b МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК КЕТЫ (*ONCORHYNCHUS KETA* WALBAUM) ИЗ РЕК ВОСТОЧНОЙ КАМЧАТКИ И СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ

Л.Т. Бачевская, В.В. Переверзева

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Россия, e-mail: gekki54@mail.ru

Определена нуклеотидная последовательность фрагмента гена цитохрома b (*cytb*) и получены данные об изменчивости этого участка мтДНК у кеты из некоторых североохотоморских и восточнокамчатских популяций. Показано, что наименьшими значениями нуклеотидного (π) и гаплотипического (h) разнообразия характеризуется камчатская кета. Более высокий уровень генетического разнообразия, отмеченный у североохотоморских популяций, по-видимому, связан с историей их формирования и расселения. Отмечены статистически достоверные ($p < 0,001$) генетические различия (F_{st}) между исследованными группами популяций. Североохотоморская и восточнокамчатская популяции отличаются от популяции канадской кеты генотипически (по строению гена *cytb*) и последовательностью аминокислот изученного участка фермента.

Ключевые слова: кета (*Oncorhynchus keta*), популяции, молекулярные маркеры, ген цитохрома b, мтДНК.

Введение

Данные об изменчивости митохондриальной ДНК (мтДНК) находят широкое применение в популяционных и эволюционных исследованиях тихоокеанских лососей. Кета (*Oncorhynchus keta* Walbaum) не является исключением (Гинатулина, Машкин, 1990; Cronin *et al.*, 1993; Олейник, Полякова, 1994; Брыков и др., 2000, 2003; Sato *et al.*, 2001; Yoon *et al.*, 2005; Полякова и др., 2006; Савин и др., 2009). Интерес к ее исследованию вполне оправдан, так как имеет теоретическую значимость для понимания структуры и эволюции вида. Немаловажной является практическая направленность подобных исследований, связанных с проблемой идентификации и сертификации популяций. Несмотря на имеющиеся успехи в исследованиях внутривидовой структуры кеты с помощью молекулярно-генетических методов, поиск наиболее информативных маркеров по-прежнему актуален. Для внутривидовой дифференциации кеты в качестве маркера неоднократно был использован ген цитохрома b (*cytb*) – медленно

эволюционирующий участок митохондриального генома. Большинство работ в этом направлении связано с применением рестрикционного анализа. С его помощью при изучении участка гена *cytb* у кеты был обнаружен полиморфизм. Отмечено, что исследуемый регион мтДНК у лососевых рыб является вполне информативным (Радченко и др., 1997; Шпигальская и др., 2009). В последнее время все чаще применяется метод определения нуклеотидных последовательностей генома, дающий исчерпывающую информацию о его строении. Подобный подход в исследовании гена *cytb* мтДНК представляется перспективным, если учесть, что мутации, происходящие в консервативных участках генома (к их числу можно отнести ген *cytb*), являются относительно редкими событиями. Вероятность того, что в разных популяциях возможны одинаковые мутации, невелика. На этом основании можно предполагать, что мутации, обнаруженные в исследованном участке гена *cytb* мтДНК, могут отражать уникальность генофонда каждой популяции. Кета из рек северного побережья Охотского моря и Камчатки

в данном направлении практически не изучена. В настоящий момент известны результаты исследования, характеризующие нуклеотидную последовательность участка гена *cytb* мтДНК у кеты из р. Ола (Тауйская губа Охотского моря) (Бачевская, Переверзева, 2009). Все это определило цель данной работы, которая заключалась в оценке уровня полиморфизма участка гена цитохрома *b* мтДНК кеты из рек северного побережья Охотского моря и Камчатки и в выявлении межпопуляционной дифференцирующей способности указанного маркера.

Материалы и методы

В основу работы положены материалы, собранные в 1998–2009 гг. Исследованы выборки кеты из 4 североохотоморских и 2 восточнокамчатских популяций. Район сбора биологических проб представлен на рис. 1. Выделение и очистка ДНК проводились по модифицированному методу Флеминга и Кука (Fleming, Cook, 2002). Участок гена *cytb* митохондриального генома амплифицировался с использованием праймеров Lk14735 (5'-AAAAACCACCGTTGTTATTCAACTA-3') и H15149ad (5'-GCICCTCARAATGAYATTTGTCCT-3'). Полимеразная цепная реакция про-



Рис. 1. Географическая локализация выборок кеты.

водилась по методике, описанной Расселлом (Russell *et al.*, 2000). Выявление нуклеотидных последовательностей амплифицированных фрагментов мтДНК проведено по стандартной методике с использованием праймера Lk14735 наборов для циклического секвенирования ДНК Big Dye Terminator (Applied Biosystems, v. 3.1) и генетического анализатора ABI Prism 3130 (Applied Biosystems, США). Все нуклеотидные последовательности депонированы в GenBank. Их номера представлены в табл. 1. Статистическая обработка полученных данных проводилась с использованием пакета программ MEGA-4 (Tamura *et al.*, 2007). Медианную сеть выявленных гаплотипов строили с помощью Network 4.5.1.0 (Bandelt *et al.*, 1999). Нуклеотидное (π) и гаплотипическое (h) разнообразие рассчитывали по Неи (Nei, 1987), использовали пакет программ ARLEQUIN 3.0 (Excoffier *et al.*, 2005). Для сравнительного анализа нуклеотидной последовательности *cytb* мтДНК, обнаруженной в исследованных популяциях кеты, были привлечены данные, ранее опубликованные Расселлом (Russell *et al.*, 2000).

Результаты и обсуждение

Определена нуклеотидная последовательность гена *cytb* у кеты из 6 популяций. Изученный фрагмент содержит 395 пар нуклеотидов (п.н.) и соответствует положению 15396–15790 п.н. полного генома мтДНК кеты GenBank, EF105341 (Chang *et al.*, 2007). В исследованных выборках было обнаружено 18 гаплотипов. В популяциях кеты отмечено характерное для морских видов рыб распределение гаплотипов, т. е. небольшое их число имели высокую частоту, другие варианты встречались редко (Avisé, 1994; Брыков, 2003). В данном случае всего три гаплотипа были представлены в выборках с относительно высокой частотой, остальные редко встречались или были уникальными. Так, например, отмечено своеобразие ольской популяции, которое заключалось в наличии особей с характерными только для нее гаплотипами: B2, B4, B5, B6, B9. У кеты р. Яна выявлены варианты: B12, B13, B14, B15, B16, а у производителей из р. Арманы: B17, B18. Наиболее частым вариантом, встречающимся во всех популяциях, является B1. Важно подчеркнуть, что обе выборки кеты из рек

Таблица 1

Частота гаплотипов мтДНК в популяциях кеты рек северного побережья Охотского моря и Камчатки

Гаплотип, № GenBank	Частота гаплотипов					
	р. Ола N = 151	р. Яма N = 50	р. Яна N = 50	р. Армань N = 61	р. Андриановка N = 23	р. Козыревка N = 28
B1 FJ887836	0,7351	0,7600	0,6800	0,5410	0,9565	1,0000
B2 FJ887842	0,0199	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
B3 FJ887843	0,0795	0,0400	0,0600	0,1639	0,0000	0,0000
B4 FJ887840	0,0066	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
B5 FJ887839	0,0066	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
B6 FJ887844	0,0066	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
B7 FJ887847	0,0993	0,1400	0,1400	0,1803	0,0000	0,0000
B8 FJ887846	0,0397	0,0200	0,0000	0,0328	0,0435	0,0000
B9 FJ887845	0,0066	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
B10 GQ131428	0,0000	0,0200	0,0200	0,0164	0,0000	0,0000
B11 GQ131426	0,0000	0,0200	0,0000	0,0164	0,0000	0,0000
B12 GQ131422	0,0000	0,0000	0,0200	0,0000	0,0000	0,0000
B13 GQ131424	0,0000	0,0000	0,0200	0,0000	0,0000	0,0000
B14 GQ131427	0,0000	0,0000	0,0200	0,0000	0,0000	0,0000
B15 GQ131423	0,0000	0,0000	0,0200	0,0000	0,0000	0,0000
B16 GQ131425	0,0000	0,0000	0,0200	0,0000	0,0000	0,0000
B17 GU251076	0,0000	0,0000	0,0000	0,0328	0,0000	0,0000
B18 GU251075	0,0000	0,0000	0,0000	0,0164	0,0000	0,0000

Камчатки были практически мономорфными и представлены в основном указанным гаплотипом. Только у одной особи из р. Андриановка обнаружен вариант В8, имеющий различную частоту в трех североохотоморских популяциях и не выявленный у кеты р. Яма (табл. 1).

Популяции кеты из рек материкового побережья Охотского моря имели общие гаплотипы: В1, В3, В7. Вариант В10 обнаружен во всех выборках кеты данного региона, кроме ольской. Носители остальных гаплотипов присутствовали в той или иной популяции с различной частотой (см. табл. 1). Выявленные нуклеотидные замены в гаплотипах анализируемого фрагмента гена *cytb* у кеты из некоторых рек материкового побережья Охотского моря и Камчатки представлены на рис. 2. Позиции переменных нуклеотидов проведены в сравнении с нуклеотидной последовательностью гаплотипа В1 (№ в GenBank FJ887836). Позиция первого нуклеотида соответствует сайту 15396 п.н.

полного мтДНК генома *Oncorhynchus keta* (№ в GenBank EF105341); 15396 п.н. соответствует 19 п.н. гена цитохрома *b*. В исследованных популяциях отмечены 2 транзиции по первому и 2 – по второму нуклеотиду, а также 9 транзиций в третьей позиции кодона. Варианты В8 и В9, обнаруженные у кеты из рек Яма, Ола, Армань, отличаются от наиболее распространенного гаплотипа В1 двумя транзициями в третьей позиции кодона. Кроме того, обнаружены две трансверсии, одна из них по второму, другая – по третьему нуклеотиду (см. рис. 2).

По принципу минимального числа нуклеотидных замен построена медианная сеть, отображающая характер взаимоотношений выявленных гаплотипов в генофондах популяций североохотоморской, восточнокамчатской и канадской кеты (рис. 3).

Все производные гаплотипы в основном происходят от одного варианта В1. Гаплотип В7 встречается с относительно высокой частотой в

B1	CCTCACTTGC TCCCCCCCAG ATTCTATGTA CTGAGTATAT ACCG
B2 C**^
B3 C
B4 G**^
B5 G
B6	A###^
B7 A
B8 A G
B9 T A
B10 C
B11 A
B12 C###
B13 G*^
B14 C*^
B15 A
B16 A
B17 C
B18 C
keta*	. T CT. TC*^.. T C*
kisutch	. . T C . . CA . CT T T T TTTCA . . C . C . A . C A . C . A . GG . C C TAA

Рис. 2. Гаплотипы фрагмента гена *cytb* мтДНК кеты из популяций рек Ола, Яма, Яна, Армань, Андриановка, Козыревка.

* Транзиция по первому нуклеотиду; ** транзиция по второму нуклеотиду; ## трансверсия по второму нуклеотиду; ### трансверсия по третьему нуклеотиду; ^ нуклеотидные замены, приводящие к изменению аминокислотного состава. Keta* – данные приводятся по: Russell *et al.*, 2000, *Oncorhynchus kisutch* GenBank GU391990 (Bachevskaya, Pereverzeva, 2010).

разных популяциях (табл. 1). Возможно, мутация, вызвавшая появление B7 у исследованной кеты, носит (на уровне генного гомеостаза) селективно-адаптивный характер, на что косвенно указывает частота встречаемости носителей этого гаплотипа. Последующие мутации в варианте B7 (дающие начало двум гаплотипам – B8 и B9), вероятно, неравноценны по селективно-адаптивной значимости: B9 отмечен только у одной особи ольской кеты, а B8 можно отнести к числу «частых» вариантов исследуемого фрагмента гена *cytb*. Он встречается как в североохотоморских (ольская, ямская, арманская), так и в восточнокамчатских (андриановская) популяциях кеты. Мутация, приводящая к появлению B9, очевидно, является дезадаптивной. Она снижает селективное преимущество качеств, полученных от родительского варианта B7. С другой стороны, наблюдаемое распре-

деление частот гаплотипов (за исключением доминирующего B1) может являться стохастическим. Сравнительный анализ литературных и полученных нами данных показал, что все гаплотипы исследованной кеты отличаются от варианта мтДНК, выявленного у канадских производителей, 2 транзициями по первому и 5 по третьему нуклеотиду кодонов. Отмеченные отличия определяют место гаплотипа канадской кеты в медианной сети (рис. 3).

В ходе исследований кеты была выявлена первичная структура участка белка *Cytb*, содержащего 131 аминокислоту. Обнаружены аминокислотные замены. Единичные замены нуклеотидов в гаплотипах B2, B4, B6, B13 и B14 привели к модификациям участка аминокислотной последовательности *Cytb*. Наиболее распространенный вариант белка *Cytb* кодируется остальными гаплотипами. Таким образом, у

Таблица 2

Модификации аминокислотной последовательности белка Cytb в популяциях североохотоморской и восточнокамчатской кеты

Гаплотипы мтДНК, Локальность	Сайт замены нуклетид мтДНК	Нуклеотидная замена	Сайт замены аминокислот в полипептиде	Аминокислотная замена	Частота (F) вариантов белка Cytb
V1 (Ола, Яна)	–	–	–	–	F1 _{Ола} – 0,9669 F1 _{Яна} – 0,9600
V6 (Ола)	15397 ^{##}	цитозин на аденин	1	треонин на аспарагин	F2 _{Ола} – 0,0066
V4 (Ола)	15619 ^{**}	аденин на гуанин	75	аспарагин на серин	F3 _{Ола} – 0,0066
V2 (Ола)	15622 ^{**}	тимин на цитозин	76	изолейцин на треонин	F4 _{Ола} – 0,0199
V14 (Яна)	15696 [*]	тимин на цитозин	101	тирозин на гистидин	F5 _{Яна} – 0,0200
V13 (Яна)	15711 [*]	аденин на гуанин	106	треонин на аланин	F6 _{Яна} – 0,0200
Keta (Канада)	15465 [*]	тимин на цитозин	24	триптофан на аргинин	–

Обозначение замен в триплеттах: * транзигция по первому нуклеотиду; ** транзигция по второму нуклеотиду; ## трансверсия по второму нуклеотиду. Сайты замены аминокислот представлены от начала исследуемого фрагмента полипептида Cytb.

кеты. Для подтверждения сделанного предположения необходимо расширение географии исследований.

Нами были рассчитаны величины нуклеотидного (π) и гаплотипического (h) разнообразия кеты (табл. 3). Известно, что при расселении вида происходит снижение уровня генетического разнообразия (эффект основателя) (Avisе, 1994; Avisе *et al.*, 1998). Среди исследованных популяций кета рек Яна и Армань имеет наиболее высокие значения нуклеотидного и гаплотипического разнообразия. Наименьшими значениями этих показателей характеризуется камчатская кета, которая ста-

тистически достоверно ($p < 0,05$) отличается от североохотоморской. По-видимому, более высокий уровень генетического разнообразия, отмеченный у североохотоморских популяций кеты, связан с историей их формирования и расселения. Рассматриваемые нами восточнокамчатские популяции, вероятно, могут быть отнесены к более поздним по происхождению, чем североохотоморские. Важно отметить, что исследования изменчивости контрольной области мтДНК кеты, проводимые В.А. Савиным с соавторами (2009), также показали, что камчатские популяции кеты менее разнообразны, чем североохотоморские. Наблюда-

Таблица 3

Нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие кеты рек материкового побережья Охотского моря и Камчатки

Локальность (река)	N (шт.)	π	h	S	D	Pi
Ола	151	0,00144	0,4441	8	–1,3808	0,56689
Яма	50	0,00120	0,4082	5	–1,3973	0,47265
Яна	50	0,00530	0,5224	8	–1,8108*	0,60082
Армань	61	0,00214	0,6556	7	–1,1052	0,84699
Андриановка	23	0,00044	0,0870	1	–1,5140*	0,17391
Козыревка	28	0,00000	0,0000	0	0,0000	0,00000

Обозначения: S – число варибельных сайтов в исследуемом участке цитохрома b мтДНК; Pi – среднее число парных различий между гаплотипами; π – нуклеотидное разнообразие; h – гаплотипическое разнообразие; D – коэффициент теста Tajima. * $p < 0,05$.

емое своеобразие генетического облика кеты из рек Андриановка и Козыревка, вероятно, в значительной мере определяется эффектом «основателя». С другой стороны, в процессе становления восточнокамчатских популяций от небольшого количества особей за счет стохастических процессов (дрейф генов) могла произойти утрата ряда гаплотипов, что привело к снижению уровня генетического разнообразия (см. табл. 3). Преобладание одного общего (для североохотоморских и восточнокамчатских популяций) гаплотипа В1 дает основание предполагать существование общего источника при освоении видом данного региона. Тест Ф. Таджимы (Tajima, 1989) показал отклонение от нейтрального равновесия в некоторых популяциях. Тем не менее отрицательные значения D достоверны только для кеты рек Яна и Андриановка (см. табл. 3). Подобное проявление может быть связано с демографическими событиями в этих популяциях.

Наиболее ярко генетические связи и различия исследованной кеты могут быть представлены с помощью NJ-дендрограммы (метод ближайшего соседства). Известно, что NJ-метод позволяет корректно реконструировать филогенетические деревья при сравнении близкородственных популяций (Saitou, Imanishi, 1989). На рис. 4 показано, что кета из рек Камчатки на дендрограмме объединяется в общую кладу. В другой кластер объединяются североохотоморские популяции. Среди кеты, представляющей эту группу, четкой дивергенции по географической принадлежности не просматривается. Например, географически менее удаленные популяции кеты рек Яна и Армань оказались генетически более дистанцированными. При разложении генетической изменчивости исследованной кеты около 96 % приходится на внутривидовую

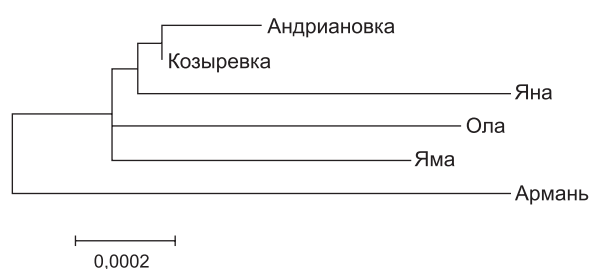


Рис. 4. Филогенетические отношения между исследованными популяциями кеты (NJ-дендрограмма).

лиционную и 0,56 % – на межпопуляционную изменчивость. Межгрупповая изменчивость (североохотоморской и восточнокамчатской кеты) составляет 3,44 %. Генетические различия (F_{st}) между этими группами популяций статистически достоверны ($p < 0,001$).

Таким образом, результаты, полученные при исследовании фрагмента гена *cytb* мтДНК, свидетельствуют о генетическом своеобразии региональных совокупностей популяций кеты и о возможности использования данного фрагмента в качестве маркера для внутривидовой дифференциации. Необходимо дальнейшее расширение географии исследований и накопление базы данных по изменчивости фрагмента гена *cytb* мтДНК кеты, что актуально не только для изучения популяционной структуры вида, но и для решения задач прикладного характера. Среди последних важнейшими являются определение принадлежности популяций к региональным стадам в смешанных уловах и экологическая сертификация популяций кеты российского Дальнего Востока.

Исследования частично финансировались грантом ДВО РАН (ГрА 09-III-A-06-219, 2009-2010).

Литература

- Бачевская Л.Т., Переверзева В.В. Генетическая изменчивость популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Ола (материковое побережье Охотского моря) // Чтения памяти академика К.В. Симакова: Тез. докл. Всерос. науч. конф. Магадан, 25–27 ноября 2009. Магадан: СВНИЦ РАН, 2009. С. 156–157.
- Брыков В.А., Кирилова О.Н., Кухлевский А.Д. и др. Анализ изменчивости митохондриальной ДНК у кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в популяциях рек Приморья и Сахалина // Генетика. 2000. Т. 36. № 10. С. 1388–1393.
- Брыков В.А., Полякова Н.Е., Прохорова А.В. Филогеографический анализ кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в азиатской части ареала, основанный на изменчивости митохондриальной ДНК // Генетика. 2003. Т. 39. № 1. С. 75–82.
- Гинатулина Л.К., Машкин С.А. Исследование внутривидового полиморфизма митохондриальной ДНК *Oncorhynchus keta* (Walbaum) из Приморья и Сахалина // Генетика. 1990. Т. 26. № 4. С. 729–738.
- Олейник А.Г., Полякова Н.Е. Рестриктивный анализ митохондриального генома лососевых рыб се-

- мейства Salmonidae // Генетика. 1994. Т. 30. № 9. С. 1202–1214.
- Полякова Н.Е., Семина В.А., Брыков В.А. Изменчивость митохондриальной ДНК *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и ее связь с палеогеологическими событиями в северо-западной части Пацифики // Генетика. 2006. Т. 42. № 10. С. 1388–1396.
- Радченко О.А., Малярчук Б.А., Соловечук Л.Л. Сравнительный рестрикционный анализ сегмента гена цитохрома b у кижуча, кеты и горбуши // Генетика. 1997. Т. 33. № 4. С. 471–474.
- Савин В.А., Шпигальская Н.Ю., Варнавская Н.В. Межрегиональная и межпопуляционная изменчивость гаплотипов митохондриальной ДНК кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) Азии // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ. рыб. хоз. и океанографии. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2009. Вып. 12. С. 16–32.
- Шпигальская Н.Ю., Брыков В.А., Кухлевский А.Д. Полиморфизм мтДНК горбуши Камчатки и острова Сахалин // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ. рыб. хоз. и океанографии. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2009. Вып. 13. С. 74–87.
- Avise J.C. Molecular Markers, Natural History and Evolution. N.Y.; London: Chapman and Hall, 1994. 511 p.
- Avise J.C., Walker D., Johns G.C. Speciation durations and Pleistocene effect on vertebrate phylogeography // Proc. Roy. Soc. Lond. B. 1998. V. 265. P. 1707–1712.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.
- Bachevskaya L.T., Pereverzeva V.V. GU391990 // GenBank. 2010.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinformatics Online. 2005. V. 1. P. 47–50.
- Chang H.-W., Tan K.-Y., Chou Y.C. EF105341 // GenBank. 2007.
- Cronin M.A., Spearman W.J., Wilmot R.L. et al. Mitochondrial DNA variation in Chinook salmon and chum salmon detected by restriction enzyme analysis of polymerase chain reaction (PCR) product // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. V. 50. № 4. P. 708–715.
- Fleming M.A., Cook J.A. Phylogeography of endemic ermine (*Mustela erminea*) in southeast Alaska // Mol. Ecol. 2002. № 11. P. 795–807.
- Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1987.
- Russell V.J., Hold G.L., Pryde S.E. et al. Use of restriction fragment length polymorphism to distinguish between salmon species // J. Agric. Food Chem. 2000. № 48. P. 2184–2188.
- Saitou N., Imanishi T. Relative efficiencies of the Fitch-Margoliash, maximum-parsimony, maximum-likelihood, maximum-evolution, and neighbor-joining methods of phylogenetic tree construction in obtaining the correct tree // Mol. Biol. Evol. 1989. V. 6. P. 514–525.
- Sato S., Ando J., Urawa S. et al. Genetic variation among Japanese populations of chum salmon inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial DNA control region // Zool. Sci. 18. 2001. P. 99–106.
- Tamura K., Dudley J., Nei M. et al. MEGA4: molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0 // Mol. Biol. Evol. 2007. V. 24. P. 1596–1599.
- Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // Gen. Soc. Amer. 1989. P. 585–595.
- Yoon M., Sato S., Seeb J. E. et al. Genetic variation among chum salmon population in Pacific Rim inferred from mitochondrial and microsatellite DNA analyses // NPAFS Doc. № 898. 2005. 20 p.

**INTRAPOPOPULATION POLYMORPHISM OF A MITOCHONDRIAL
CYTOCHROME b GENE FRAGMENT IN CHUM SALMON
(*ONCORHYNCHUS KETA* WALBAUM) FROM THE RIVERS
OF EASTERN KAMCHATKA AND THE NORTHERN COAST
OF THE SEA OF OKHOTSK**

L.T. Bachevskaya, V.V. Pereverzeva

Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Magadan, Russia, e-mail: gekki54@mail.ru

Summary

Partial nucleotide sequences of the cytochrome b (*cytb*) gene were determined. Data on the variability of this mtDNA region in chum salmon from some northern Okhotsk and eastern Kamchatka populations were obtained. The lowest values of nucleotide (π) and haplotypic (h) variability were recorded in chum salmon from Kamchatka. The higher level of variability in northern Okhotsk sea populations may be related to the history of their formation and distribution. Statistically significant ($p < 0,001$) genetic differences (Fst) between the groups of populations were found. The northern Okhotsk and eastern Kamchatka populations, taken together, differ from Canada chum salmon in the structure of the *cytb* gene fragment and the corresponding amino acid sequence.

Key words: Chum salmon (*Oncorhynchus keta*), populations, molecular markers, cytochrome b gene, mtDNA.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ITS2 рДНК и COI мтДНК И КРИПТИЧЕСКИЕ ВИДЫ МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА *ANOPHELES MESSEAE* Fall. (DIPTERA: CULICIDAE)

О.В. Ваулин¹, Ю.М. Новиков²

¹ Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия,
e-mail: Oleg.v.vaulin@mail.ru;

² Томский государственный университет, Томск, Россия, e-mail: novikov@bio.tsu.ru

Для *Anopheles messeae* s.l. проведен анализ 224 последовательностей второго транскрибируемого спейсера (ITS2) рДНК и 56 – 1-й субъединицы цитохромоксидазы мтДНК (COI) из базы данных ДНК DDBJ, а также 5 последовательностей ITS2, полученных авторами. Среди всего массива последовательностей ITS2 установлено присутствие двух основных паттернов, соответствующих криптическим видам А и В *Anopheles messeae* Fall., ранее выделенных по другим маркерам. Экологический и географический аспекты изменчивости ITS2 обусловлены географическим распространением *An. messeae*-А и *An. messeae*-В. Ограниченная представленность последовательностей COI не позволила выявить какой-либо географической закономерности в ее изменчивости и сделать вывод о ее диагностической значимости.

Ключевые слова: *Anopheles messeae*, криптические виды, ITS2, COI, молекулярные маркеры.

Введение

Видовая диагностика, установление степени родства и дивергенции близких видов являются первостепенными задачами эволюционной систематики и филогенетики. Решение этих задач затруднительно в отношении видов-двойников. Довольно часто виды-сиблинги и, в частности криптические (скрытые) виды, обнаруживают в родах отряда Diptera: *Drosophila*, *Chironomus*, *Culex*, *Aedes* и *Anopheles* (White, 1978; Coluzzi et al., 1985; Besansky, 1999). Их диагностика и оценка филогенетических связей между ними стали возможными с введением методов цитогенетического и/или молекулярно-генетического анализа. В отношении криптических видов приемлем только второй подход – вследствие их гомосеквентности. Из-за различий свойств и уровней изменчивости молекулярно-генетических маркеров не каждый из них может стать надежным диагностическим критерием в каком-либо конкретном случае. Эпидемиологическая значимость, различие между видами

по способности к передаче малярии и наличие криптических видов придают проблеме поиска молекулярно-генетических критериев вида для *Anopheles* еще большую актуальность. Наряду с этим генетические исследования малярийных комаров позволяют выявить механизмы адаптации их популяций и очень ценны для разработки методов контроля численности переносчиков заболевания. На территории России эпидемиологически наиболее опасны виды комаров комплекса *Anopheles maculipennis*. К началу 1990-х годов цитогенетические исследования комплекса *maculipennis* позволили выявить и описать 9 палеоарктических видов этой группы (Стегний, 1991). Особое положение в комплексе занимает таксон *An. messeae*, ареал которого простирается от Британских островов до Зейско-Буреинской низменности и от Северного полярного круга до Ирана и Северного Китая (Беклемишев, Желоховцев, 1945). В природных популяциях малярийного комара *An. messeae* широко распространены 5 парацентрических инверсий, локализованных в хромосомных эле-

ментах 1L (две инверсии), 2R, 3R и 3L (Кабанова и др., 1972; Стегний и др., 1976). Все эти 5 инверсий встречаются в виде как гетерозигот, так и гомозигот: 1L (плечо хромосомы X) у самок – 3 гомозиготных и 3 гетерозиготных варианта, у самцов – 3 гомозиготных варианта; 2R, 3R и 3L у особей обоих полов – по 2 гомозиготных и по 1 гетерозиготному варианту. Выявлена сезонная динамика инверсий, свидетельствующая в пользу адаптивности инверсионного полиморфизма (Кабанова и др., 1973; Плешкова и др., 1978).

Инверсии являются надежными маркерами в популяционно-цитогенетических исследованиях. Особенности популяций *An. messeae* являются отсутствие равновесия Харди–Вайнберга и неравновесие по сцеплению разных инверсий (Новиков, Кабанова, 1976, 1979). Оказалось, что две группы классов инверсионных вариантов хромосом встречаются в кариотипах особей совместно чаще, чем следовало бы ожидать при условии их случайного комбинирования. Также показано, что неравновесие популяций обусловлено гомогамным ассортативным скрещиванием (Новиков, 1980). Несмотря на выявленную репродуктивную изоляцию, в упомянутых работах неравновесие по сцеплению было интерпретировано как «адаптивный полиморфизм высокого уровня». Однако расширение работ и исследование экологии таксона побудили к пересмотру ситуации. В результате была выдвинута идея о том, что таксон *An. messeae* содержит два гомосеквентных биологических вида, условно названных А и В, которые имеют специфичные ареалы, обширную зону симпатрии и параллельные инверсионные полиморфизмы (Новиков, 1984а, б). Другие авторы, повторяя исследование сочетаний инверсий в кариофондах природных популяций, остались на позиции единства *An. messeae* как вида (Стегний, 1991).

В подобных ситуациях решению проблемы может способствовать применение молекулярно-генетических методов. Одним из путей ее решения является таксонопинт – вариант метода RFLP (полиморфизм длин рестриционных фрагментов), модифицированный для анализа электрофоретических фракций высокоповторенных нуклеотидных последовательностей. В связи с выраженным внутривидовым мономорфизмом и возможностью выявления межвидовых различий таксонопинт признан

высоконадежным методом при решении вопроса о придании группе видового статуса (Гречко и др., 1997, 1998). В результате электрофореза продуктов гидролиза рестриктазой *EcoRI* тотальной ДНК, выделенной из *An. messeae* сибирских популяций, внутри таксона установлено присутствие двух дискретных группировок, в высокой степени соответствующих формам А и В, выделенным ранее на основе популяционно-цитогенетического анализа (рис. 1) (Новиков, Шевченко, 2001). Таким образом, предположение о существовании внутри таксона *An. messeae* (далее – *An. messeae s.l.*) двух криптических видов, основанное на экологических и цитогенетических данных, получило подтверждение и на молекулярно-генетическом уровне. Вследствие полного сходства морфологии имаго рисунка политенных хромосом и высокой степени перекрытия инверсионных полиморфизмов формального описания видов до сих пор сделано не было.

Таксонопинт – относительно сложная и дорогостоящая методика, поэтому в эволюционной генетике нашли более широкое применение другие методы и ДНК-маркеры (Банникова, 2004). Дискретность различий между видами и отсутствие внутривидового полиморфизма характерны не только для коротких высокоповторенных последовательностей, выявляемых таксонопинтом, но и для умеренных повторов, в частности для генов рибосомальной РНК (Hillis *et al.*, 1991). Следовательно, ITS2 рДНК может быть приемлемым генетическим маркером для установления филогенетических связей между близкими видами. В результате исследования ITS2 видов А и В *An. messeae s.l.* установлено, что они отличаются между собой нуклеотидными заменами в пяти позициях последовательности, причем у А-вида в минорной фракции повторов выявлено присутствие нуклеотидных замен, характерных для В-вида (Ваулин и др., 2004; Шевченко, Новиков, 2004).

На основании исследования изменчивости ITS2 в популяциях палеоарктической ветви комплекса *An. maculipennis* Ирана и Румынии были выделены два новых вида – *An. persiensis* (Sedaghat *et al.*, 2003) и *An. daciae* (Nicolescu *et al.*, 2004). *An. persiensis* стал первым видом кулицид, описанным только на основании нуклеотидной последовательности ITS2. *An. daciae*

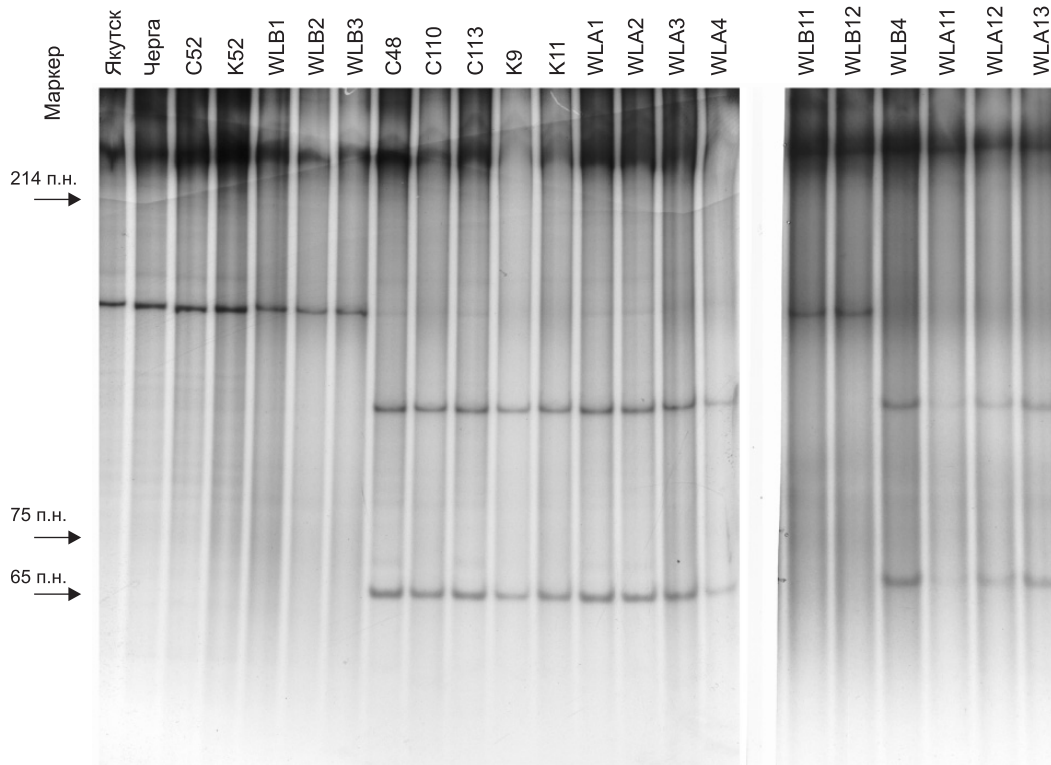


Рис. 1. Дивергенция криптических форм *An. messeae* на уровне высококопийных повторов.

А – дорожки 8–16, 19–22; В – 1–7, 17, 18 (по: Новиков, Шевченко, 2001).

описан по морфологическим особенностям яиц и на основе специфичности последовательности нуклеотидов ITS2 и отчасти COI. В Румынии он симпатричен с *An. messeae* и, по мнению авторов, отличается от него по обоим ДНК-маркерам. Широкая изменчивость, присущая морфологии яиц обоих криптических видов *An. messeae s.l.*, отсутствие между ними по этому признаку хиатуса и неубедительность иллюстраций морфологических особенностей яиц *An. daciae* позволяют сомневаться в наличии хиатуса по этому признаку между *An. messeae* и *An. daciae*.

Цель настоящей работы – изучить географическую изменчивость образцов ITS2 рДНК и COI мтДНК и на основе полученных результатов обсудить дивергенцию криптических видов *An. messeae s.l.* и проблему их связи с *An. daciae*.

Материалы и методы

Материалом для анализа географической изменчивости ядерной последовательности ITS2 рДНК (435 п.н.) и фрагмента митохондриального

гена COI (512 п.н.), кодирующего субъединицу I цитохромоксидазы, служили 224 последовательности ITS2 и 56 последовательностей COI, представляющих популяции значительной части ареалов *An. messeae* и *An. daciae*, полученные из базы данных ДНК DDBJ (<http://www.ddbj.nig.ac.jp/>), а также последовательностей ITS2, описанных нами ранее (Ваулин и др., 2004; Шевченко, Новиков, 2004).

Выбор названных нуклеотидных последовательностей в качестве маркерных обусловлен следующими причинами: 1) выявленным ранее различием видов *An. messeae s.l.* по ITS2; 2) приемлемостью митохондриальных генов для филогенетических построений вследствие ограниченности их рекомбинации; 3) широкой представленностью нуклеотидных последовательностей ITS2 и COI в генетических базах данных; 4) возможностью исследовать пригодность ДНК-маркеров ITS2 рДНК и COI мтДНК в качестве молекулярно-генетических критериев вида на такой модельной системе, как криптические виды *An. messeae-A* и *An. messeae-B*,

между которыми на уровне высокоповторенных последовательностей и экологии наличие хиа-туса убедительно продемонстрировано.

Номера образцов из базы DDBJ, географическая локализация популяций, служивших источниками последовательностей ITS2 и COI, а также сокращенные названия географических локальностей приведены в табл. 1–3.

Для нуклеотидных позиций, обозначенных в базе данных 15-буквенным кодом, нами принят вариант прочтения нуклеотида, соответствующий уже описанным последовательностям *An. messeae*. Повторимся, что для вида *An. messeae*-A выявлено присутствие в ITS2 минорного варианта последовательности, характерной для вида *An. messeae*-B (Шевченко, Новиков, 2004). Поэтому в случае если 15-буквенным кодом обозначены позиции, различающие эти два вида, то мы принимали вариант прочтения нуклеотидов, соответствующий виду *An. messeae*-A.

Поскольку стандартные пакеты программ (PHYLIP, MEGA), позволяющие оценить родственные связи между сопоставляемыми группами, в случае повторного мутирования могут давать не вполне адекватную картину ветвления, то в данной работе мы использовали программу для построения медианных сетей NETWORK 4.5.1.6. (Bandelt *et al.*, 1999; <http://www.fluxus-technology.com/>), отображающую неоднозначности построений.

Для ПЦР-RFLP ITS2 ДНК выделяли из личинок комаров IV возраста, фиксированных в 96 %-м этиловом спирте, индивидуально по стандартной методике (Bender *et al.*, 1983). ПЦР проводили по протоколу (Beebe, Saul, 1995). Использовали праймеры 5'-TGTGAACTGCAGGACACAT-3' и 5'-TATGCTTAAATTCAGGGGT-3'. Реакционная смесь объемом 25 мкл содержала 1xPCR-buffer (16 mM (NH₄)₂SO₄, 67 mM трисHCl (pH 8,8 при 25 °C), 0,1 % Tween-20), 4mM MgCl₂, 0,32 mM каждого dNTP, 1 mM праймер, 2,5 ед. Taq-полимеразы; для ISSR-PCR – 1xPCR-buffer, 1,5 mM MgCl₂, 0,25 mM каждого dNTP, 1 mM каждого праймера, 1 ед. Taq-полимеразы. ПЦР проводили при следующих температурных условиях: денатурация при 94 °C – 1 мин, отжиг при 51 °C – 1 мин, полимеризация при 72 °C – 1 мин; 35 циклов, в последнем цикле стадия полимеризации продолжалась 5 мин при 72 °C.

4 мкл полученного ПЦР-продукта обрабатывали рестриктазой *BstF5I*, которая (в соответствии с данными секвенирования) разрезает ПЦР-продукт ITS2 (435 п.н.) *An. messeae*-A на 2 части длиной 159 и 276 п.н. и не изменяет ПЦР-продукт ITS2 *An. messeae* B. Полученные продукты рестрикции разделяли в 2 %-м агарозном геле, окрашенном бромистым этидием. Электрофореграммы фотографировали в ультрафиолетовом свете.

Результаты

Наше исследование было выполнено в трех направлениях: 1) проведено сравнение паттерна сиквенса ITS2, установленного для *An. daciae* и определенных ранее нами для обоих криптических видов *An. messeae s.l.* (Ваулин и др., 2004; Шевченко, Новиков, 2004); 2) построены медианные сети по совокупности представленных в таблице последовательностей ДНК ITS2 и COI из базы данных DDBJ; 3) проведен анализ спектра продуктов рестрикции ITS2 рестриктазой *BstF5I*, узнающей нуклеотидные сайты, по которым различаются виды, для смешанной группы особей криптических видов *An. messeae s.l.*

Сразу же следует отметить, что так как выделение вида *An. daciae* произошло позднее, чем в базе данных начали накапливаться ITS2- и COI-последовательности малярийных комаров, то часть образцов с набором замен в ITS2, характерным для *An. daciae*, описана как *An. messeae*.

Нами проведено сравнение нуклеотидных последовательностей ITS2, описанных в базе данных ДНК как относящихся к *An. daciae* и *An. messeae*, с установленными нами ранее паттернами последовательностей видов *An. messeae*-A и *An. messeae*-B. Выявлено совпадение нуклеотидных последовательностей *An. daciae* и *An. messeae*-A, что позволяет отождествить эти два вида. Так же выявлено совпадение части нуклеотидных последовательностей *An. messeae* из базы данных и *An. messeae*-B.

Система ветвления, построенная по образцам ITS2, идентифицируемым их авторами как принадлежащие видам *An. daciae* и *An. messeae*, и представленная на рис. 2, наглядно демонстрирует кластеризацию большей части из 224 нуклеотидных последовательностей, привлеченных из базы данных, в две группы А и В

Таблица 1

Номера последовательностей ITS2 из базы данных ДНК, использованных в работе,
с указанием географического происхождения

Географическая локальность	Обозначение локальности	Номера образцов в базе DDBJ
Великобритания	UK	AF452699, AF452700, AF504196, AF504197, AF504198, AF504199, AF504200, AF504201, AF504202, AF504203, AF504204, AF504205, AF504206, AF504207, AF504208, AF504209, AF504210, AF504211, AF504212, AF504213, AF504214, AF504215, AF504216, AF504217, AF504218, AF504219, AF504220, AF504221, AF504222, AF504223, AF504224, AF504225, AF504226, AF504227, AF504228, AF504229, AF504230, AF504231, AF504232, AF504233, AF504234, AF504235, AF504236, AY238412, EF090198, EF090199, EF090200, EF090201, AY822585, AY822586, AY822588, AY822589, AY822587, EF090193
Нидерланды	Ne	AY238413
Швеция	Sw	EF090194, EF090195, EF090196
Италия	It	Z50105, AY238414, AY238415, AY238416, AY238417, AY238418, AY238419
Греция	Gr	AF342711, AF342712
Черногория	MN	AY238420, AY238421
Румыния	Ro	AY634406, AY634407, AY634408, AY634409, AY634410, AY634411, AY634412, AY634413, AY634414, AY634415, AY634416, AY634417, AY634418, AY634419, AY634420, AY634421, AY634422, AY634423, AY634424, AY634425, AY634426, AY634427, AY634428, AY634429, AY634430, AY634431, AY634432, AY634433, AY634434, AY634435, AY634436, AY634437, AY634438, AY634439, AY634440, AY634441, AY634442, AY634443, AY634444, AY634445, AY634446, AY634447, AY634448, AY634449, AY634450, AY634451, AY634452, AY634453, AY634454, AY634455, AY634456, AY634457, AY634458, AY634459, AY634460, AY634461, AY634462, AY634463, AY634464, AY634465, AY634466, AY634467, AY634468, AY634469, AY634483, AY634484, AY634485, AY634486, AY634487, AY634488, AY634489, AY634490, AY634491, AY634492, AY634493, AY634494, AY634495, AY634496, AY634497, AY634498, AY634499, AY634500, AY634502, AY634501, AY634503, AY634470, AY634471, AY634472, AY634473, AY634474, AY634475, AY634476, AY634477, AY634478, AY634479, AY634480, AY634481, AY634482, AY648982, AY648983, AY648984, AY648985, AY648986, AY648987, AY648988, AY648989, AY648990, AY648991, AY648992, AY648993, AY648994, AY648995, AY648996, AY648997, AY648998, EF090197
Россия, Московская область	RuM	AM409797, AM409798, AM409799
Россия, Пензенская область	RuP	AM409769
Россия, Ростовская область	RuR	AM409770, AM409771, AM409772
Россия, Волгоградская область	RuV	AM409789, AM409790, AM409791, AM409792, AM409793, AM409794, AM409795, AM409796
Россия, Краснодарский край	RuKr	AM409773, AM409774

Окончание таблицы 1

Географическая локальность	Обозначение локальности	Номера образцов в базе DDBJ
Россия, Калмыкия	RuKl	AM409762, AM409763, AM409764, AM409765, AM409766, AM409767, AM409768
Россия, Астраханская область	RuA	AM409782, AM409783, AM409784, AM409785, AM409786, AM409787, AM409788
Россия, Томская область, пос. Тегульдет	RuTT	AM409775, AM409776
Россия, Иркутск	RuI	AJ555482
Иран	Ir	AY050639
Казахстан, Алматы	KzA	AJ783400
Казахстан, Павлодар	KzPa	AY238422
Китай, Синьцзян	ChS	AF305556
Без указания	An	AY365011

Таблица 2

Названия последовательностей ITS2 с указанием их географического происхождения (Новиков и др., 2004)

Географическая локальность	Обозначение локальности	Номера образцов в коллекции
Россия, Томская область, пос. Киреевск	RuTK	ITS2-K11
Россия, Томская область, пос. Чернильшиково	RuTC	ITS2-C52, ITS2-C110
Россия, Якутск	RuYa	ITS2-Ya
Казахстан, Павлодар	KzPa	ITS2-P

Таблица 3

Номера последовательностей COI, взятых из базы данных ДНК, с указанием их географического происхождения

Географическая локальность	Обозначение локальности	Номера образцов в базе DDBJ
Великобритания	UK	AY258175, AY258176, AY258177
Италия	It	AY258169, AY258170, AY258171, AY258172, AY258173, AY258174, AY258183, AY258184, AY258185, AY258186, AY258187
Греция	Gr	AF342723, AF342724
Черногория	MN	AY258178, AY258179, AY258180, AY258188, AY258189
Казахстан, г. Павлодар	KzPa	AY258181, AY258182
Румыния	Ro	AY757922, AY757923, AY757924, AY757925, AY757926, AY757927, AY757928, AY757929, AY757930, AY757931, AY757932, AY757933, AY757934, AY757935, AY757936, AY757937, AY757938, AY757939, AY757940, AY757941, AY757942, AY757943, AY757944, AY757945, AY757946, AY757947, AY757948, AY757949, AY757950, AY757951, AY757952, AY757953, AY757954

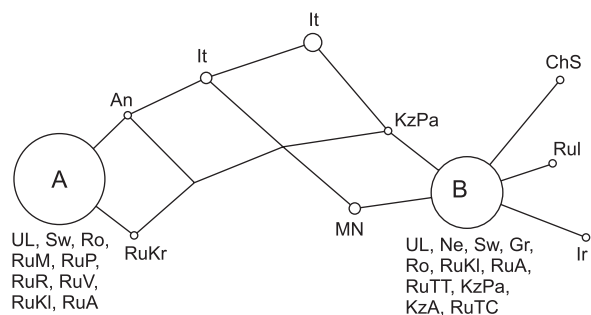


Рис. 2. Медианная сеть по ITS2, построенная с помощью программы NETWORK.

A и B – группы, совпадающие по набору замен с видами A и B *Anopheles messeae s.l.* Краткие обозначения локальностей, для которых были получены данные, приведены в табл. 1 и 2. Длины ветвей пропорциональны числу произошедших замен.

соответственно. Паттерну нуклеотидных замен *An. messeae-A* (*An. daciae*) соответствует 125 образцов, *An. messeae-B* – 78 образцов. Если к этим группам отнести и последовательности, производные по отношению к основным (т. е. не являющиеся промежуточными и отличающиеся на несколько замен от основных вариантов), то к первой группе будет отнесено также 125, а ко второй – 81 образец. 11 образцов и 6 вариантов последовательности ITS2 заняли промежуточное положение между двумя большими группами. Таким образом, среди образцов, представленных в базе данных, доминируют паттерны ITS2 A- и B-видов *An. messeae s.l.* Характер географической представленности паттернов позволяет предполагать, что ареалы видов перекрываются еще в большей степени, чем считалось ранее (Новиков, Шевченко, 2001): виды симпатричны на территории от Великобритании до Румынии

и Поволжья, а также на юге Западной Сибири. По-видимому, к этой же зоне симпатрии относится и территория между Поволжьем и Западной Сибирью, однако нуклеотидные последовательности из популяций *An. messeae s.l.*, обитающих на этой территории, в базе данных отсутствуют. На основании общей картины географического распространения паттернов складывается впечатление, что *An. messeae-B* имеет ареал, значительно превышающий ареал *An. messeae-A*, поскольку варианты последовательностей, близкие к характерному для первого вида, выявлены на юге и востоке ареала таксона *An. messeae s.l.* (Греция, Иран, Предбайкалье, Северо-Западный Китай) (последовательности в базе данных: AF342711, AF342712, AY050639, AJ555482, AF305556).

Возможно, присутствие у особей из восточноевропейских и, в частности, румынских популяций паттерна ITS2 *An. messeae-B* объясняется тем, что при анализе картин секвенирования у части особей учтены замены, характерные для минорной фракции повторов ITS2 *An. messeae-A*, которая, как уже мы отметили выше, имеет нуклеотидные замены, характерные для *An. messeae-B*.

Ранее нами был проведен теоретический поиск рестриктаз, узнающих нуклеотидные сайты, различные в ITS2 у двух рассматриваемых нами видов (Новиков и др., 2004). В настоящей работе проведен анализ продуктов рестрикции ITS2 рестриктазой *BstF51* на совокупности, включающей особей как *An. messeae-A*, так и *An. messeae-B*.

Продукты рестрикции, представленные на рис. 3, указывают на то, что, несмотря на полуквантитативность различий между видами (не-

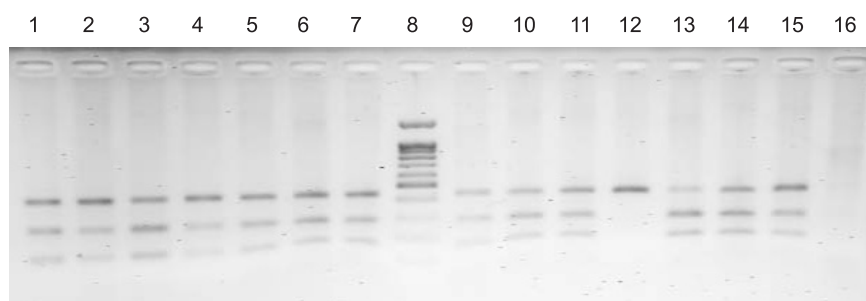


Рис. 3. Продукты рестрикции ферментом *BstF51* ПЦР-продукта ITS2 образцов *An. messeae s.l.*

Дорожки 1–7, 9–11, 13–15 – *An. messeae-A*; дорожка 12 – *An. messeae-B*; дорожка 8 – маркер молекулярных масс 100 bp +1,5; дорожка 16 – негативный контроль. Рестрикционный анализ проводился совместно с М.А. Сорокиным, студентом Томского университета.

полная рестрикция у образцов *An. messeae*-A), различия между видами А и В не носят непрерывного характера. *An. messeae*-В при этом не обладает характерными для *An. messeae*-А нуклеотидными заменами в диагностических позициях. Таким образом, на уровне ITS2 для крипточеских видов также существует хиатус, хотя его четкость несколько снижается из-за присутствия промежуточных и производных вариантов паттернов сиквенсов.

Картина изменчивости популяций *An. messeae s.l.* по маркерной последовательности COI носит принципиально иной характер (рис. 4). Отметим отсутствие четкого разделения всей совокупности образцов на кластеры, как следовало бы ожидать при наличии продолжительной репродуктивной изоляции. Очевидным является преобладание одной гаплогруппы и ее ближайших производных вариантов, которые сгруппированы в левой части медианной сети. Это может быть объяснено спецификой географической представленности образцов в базе данных, а именно: 33 из 56 включенных в анализ последовательностей представлены *An. daciae* из Румынии. При этом к наиболее распространенному у *An. daciae* гаплотипу относятся 13 образцов, описанных как *An. daciae*, и образец *An. messeae s.l.* из Павлодара (Ка-

захстан). Следует отметить тот факт, что по результатам популяционно-цитогенетического исследования и с учетом экологической обстановки в окрестностях Павлодара *An. messeae*-А не встречается (Новиков, Шевченко, 2001). Отметим также, что хотя таксопринтный анализ особей из павлодарской популяции не проводили, тем не менее, паттерн нуклеотидных замен в ITS2 особей из популяции малярийных комаров Павлодара полностью соответствовал паттерну нуклеотидных замен *An. messeae*-В (Шевченко, Новиков, 2004). Отсутствие выраженного кластера, соответствующего *An. messeae*-В, может быть объяснено либо отсутствием или малой представленностью образцов маркерной последовательности COI данного вида в базе данных, либо перекрывающейся изменчивостью этой последовательности у обоих крипточеских видов.

Обсуждение

Несмотря на большой объем информации в базе данных ДНК по изменчивости нуклеотидных последовательностей ITS2 и COI *An. messeae s.l.*, работ, посвященных анализу связей различных вариантов последовательностей с эколого-географическими условиями,

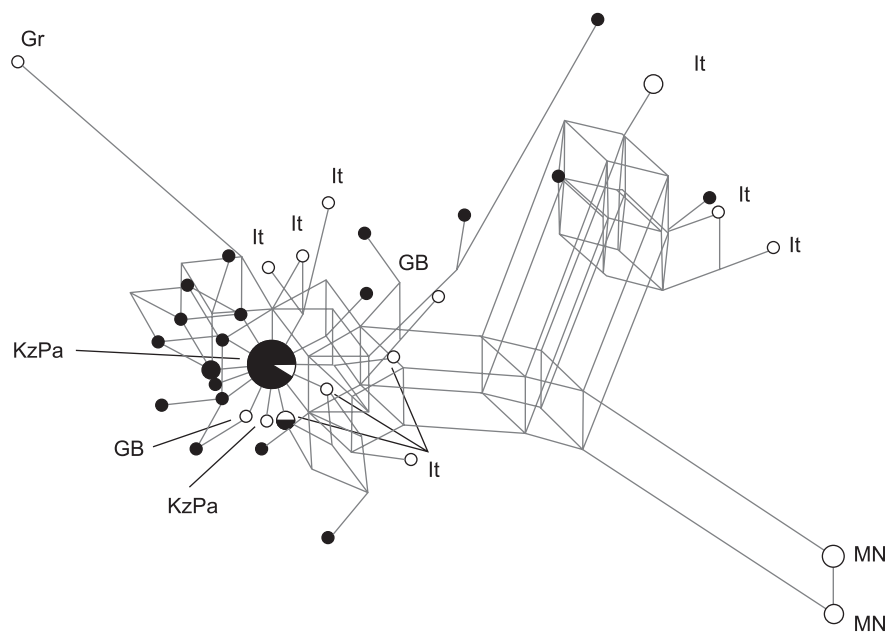


Рис. 4. Медианная сеть, построенная по COI.

Черным цветом обозначены образцы, определенные как *An. daciae* (Румыния); белым – остальные образцы *An. messeae s.l.* Сокращенные названия локальностей соответствуют обозначениям в табл. 3 и приведены только для образцов, не определенных как *An. daciae*.

ранее проведено не было. В большинстве работ обыкновенно ограничивались лишь констатацией факта обнаружения определенных видов комплекса *An. maculipennis* в изученном регионе или описанием вариантов нуклеотидных последовательностей, выявленных среди небольших выборок одной или нескольких локальностей (Marinucci *et al.*, 1999; Linton *et al.*, 2002; Di Luca *et al.*, 2004). Выделим работу О.В. Безжоновой и И.И. Горячевой (Bezzhonova, Goryacheva, 2008), в которой хотя и не было поставлено задачи исследования географической изменчивости маркера, тем не менее приведены результаты изучения изменчивости ITS2 внутри ряда географически удаленных популяций *An. messeae s.l.* Авторы показали, что для *An. messeae s.l.* характерен определенный полиморфизм по ITS2, выражающийся в наличии ряда различающихся вариантов этого умеренного повтора. Ими упомянуты 5 нуклеотидных замен, приводящих к двум паттернам нуклеотидных последовательностей ITS2, которые были описаны нами раньше (Ваулин и др., 2004; Шевченко, Новиков, 2004). О.В. Безжоновой и И.И. Горячевой было проведено клонирование участков ITS2. Последующее секвенирование вскрыло большую изменчивость этого участка в пределах геномов отдельных особей. Так, для ряда образцов по результатам секвенирования ПЦР-продукта ITS2 (полученного с тотальной ДНК), имеющих паттерн диагностических позиций, характерный для *An. messeae-A*, отмечены клонированные варианты как с паттерном, характерным для *An. messeae-B*, так и с ранее не описанными наборами замен. Часть образцов несла паттерн диагностических позиций, характерный только для *An. messeae-B*. На основании существенного разнообразия последовательности ITS2, выявленного по описанной методике даже у отдельных особей, авторы сделали вывод о необоснованности выделения вида *An. daciae*. Мы склонны поддержать это мнение авторов, однако не считаем основным аргументом выявленный факт внутригеномного полиморфизма. Обоснованности выделения вида *An. daciae* противоречит его вполне очевидная конспецифичность с *An. messeae-A*, а именно этот из криптопических видов и является собственно *An. messeae*, поскольку Д. Фаллерони (Falleroni, 1926) описал вид по особям *Anopheles* из Италии, где судя

по цитогенетической структуре популяций, а также экологическим особенностям региона, обитает только *An. messeae-A*. На медианной сети (рис. 2) образцы из Италии занимают промежуточное положение между характерными для видов паттернами, по-видимому, в связи с неоднозначностью прочтения нуклеотидной последовательности.

Предметом отдельного обсуждения является изменчивость ДНК митохондриального гена COI. Для относительно давно разошедшихся видов можно было бы ожидать существенного расхождения по спектру замен в этом полиморфном гене. Однако данные, представленные на рис. 3, свидетельствуют о таком размахе изменчивости среди особей *An. daciae* из Румынии, который сравним с ее размахом среди всех изученных образцов.

В соответствии с представлениями об экологии *An. messeae-A*, с которым *An. daciae* конспецифичен, этот вид, преобладавая в западной и центральной Евразии (западной и центральной части ареала *An. messeae s.l.*), отсутствует в географических регионах, характеризующихся резко континентальным климатом: относительно более холодным или, наоборот, более жарким и сухим, с резкими перепадами температуры, где обитает *An. messeae-B*. В связи с этим следовало бы ожидать, что образцы из популяций, обитающих в локальностях «Павлодар (Казахстан)» и «Греция», продемонстрируют какой-то особый паттерн нуклеотидной последовательности COI, который был бы характерным для *An. messeae-B*. Однако образец из Павлодара относится к наиболее характерной для *An. daciae* гаплогруппе, тогда как вариант последовательности COI из Греции отличается от него менее, чем отдельные образцы *An. daciae* друг от друга. На наш взгляд, один из вариантов интерпретации полученного результата может заключаться в следующем: нуклеотидная последовательность митохондриального гена COI в процессе дивергенции видов оказалась нейтральной и предковую изменчивость сохранили оба криптопических вида. Второй вариант интерпретации полученной картины: все последовательности COI, представленные в базе данных, получены от особей из конспецифичных популяций, принадлежащих *An. messeae-A*, тогда как образец

из Павлодара является исключением, и этот факт нуждается в дальнейшем исследовании.

Результаты проведенного анализа позволяют дать оценку приемлемости маркерных последовательностей ITS2 рДНК и COI мтДНК для дискриминации криптических видов на адекватной модели – криптических видах *An. messeae*-А и *An. messeae*-В, выявленных иными методами, и пригодности названных маркеров в качестве молекулярно-генетических критериев вида. ДНК-маркер ITS2 может быть как вполне полноценным самостоятельным диагностическим признаком, что было проиллюстрировано при описании *An. persiensis* (Sedaghat *et al.*, 2003), так и вспомогательным, когда его используют в исследованиях высокополиморфных видов, таких, как *An. messeae*-А и *An. messeae*-В. Как мы продемонстрировали на большом числе последовательностей из базы данных ДНК, паттерны криптических видов выделяются (рис. 1), однако производные и промежуточные варианты последовательностей несколько размывают картину дифференциации. Еще более осложняют наблюдаемую картину возможные ошибки секвенирования и/или наличие нескольких вариантов «прочтения» нуклеотидных последовательностей. Вместе с тем при наличии других диагностических признаков ITS2 может быть серьезным аргументом в решении вопроса о принадлежности разных групп популяций к одному или разным видам в ситуациях, подобных той, в которой находится *An. messeae s.l.* (т. е. при малой степени межвидовой дифференциации). Так как два основных паттерна ITS2 соответствуют двум криптическим видам *An. messeae s.l.*, то картина географической изменчивости по ITS2 определяется распространением этих видов. Спектр сведений по последовательности COI, представленный в базе данных ДНК, пока ограничен главным образом западно- и центральноевропейскими регионами, что не позволяет судить о диагностических свойствах этой последовательности, равно как и не позволяет усмотреть какие-либо закономерности в ее географической изменчивости.

Выводы

1. *An. messeae*-А и *An. daciae* конспецифичны, их имена – синонимы. Поскольку Д. Фал-

лерони (Falleroni, 1926) описал *An. messeae* по особям из итальянских популяций, т. е. региона, где обитает только *An. messeae*-А, постольку *An. messeae*-А, и только он, является *An. messeae*, и это имя имеет безусловный приоритет перед *An. daciae*.

2. При очевидной дискретности различий между *An. messeae*-А и *An. messeae*-В по высокоповторенным последовательностям и экологии довольно четкая картина дивергенции между ними по ДНК-маркеру ITS2 проявляется в виде разделения большого массива образцов на две группы, соответствующие двум основным паттернам нуклеотидных последовательностей, а также по спектрам продуктов рестрикции тотальной ДНК рестриктазами, узнающими видоспецифические сайты рестрикции, что свидетельствует о несомненной диагностической значимости маркера.

3. Относительно высокий полиморфизм последовательностей COI, а также их ограниченная географическая представленность в базе данных пока не позволяют оценить диагностическую роль этого ДНК-маркера.

Работа поддержана программой фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие» № 23.30.

Литература

- Банникова А.А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65. № 4. С. 278–305.
- Беклемишев В.Н., Желоховцев А.Н. Ареалы некоторых видов *Anopheles* в СССР и причины, их обуславливающие // Бюл. МоИП, отд. биологии. 1945. Т. 50. № 1/2. С. 56–63.
- Ваулин О.В., Шевченко А.И., Новиков Ю.М. Изменчивость маркерных геномных последовательностей ITS2 и COI внутри комплекса *Anopheles maculipennis* (Diptera, Culicidae) // Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития. 3-й Съезд ВОГиС, Москва, 6–12 июня 2004. М.: Изд-во УРСС, 2004. С. 197.
- Гречко В.В., Рябинин Д.М., Федорова Л.В. и др. Молекулярно-генетическая классификация и филогенетическое родство некоторых видов ящериц сем. Lacertidae на основании изучения специфичности распределения сайтов рестрикции в повторах ДНК (таксонопринта) // Молекуляр. биология. 1998. Т. 32. № 1. С. 172–183.

- Гречко В.В., Федорова Л.В., Федоров А.Н. и др. Рестриктазное картирование высокоповторяющихся последовательностей ДНК и исследование генетического родства низших таксонов животных // Молекуляр. биология. 1997. Т. 31. № 2. С. 244–252.
- Кабанова В.М., Карташова Н.Н., Лужкова А.Г. Сезонная динамика инверсионного полиморфизма в природных популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* (Diptera: Culicidae) // Генетика. 1973. Т. 9. № 10. С. 1247–1253.
- Кабанова В.М., Карташова Н.Н., Стегний В.Н. Кариологическое исследование природных популяций малярийного комара в Среднем Приобье. II. Хромосомный полиморфизм *Anopheles maculipennis messeae* // Цитология. 1972. Т. 14. № 8. С. 1027–1032.
- Новиков Ю.М. Взаимодействие инверсий в популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* Fall., дифференциация его кариофонда и механизмы поддержания популяционно-генетического гомеостаза // Новые данные по кариосистематике двукрылых насекомых / Под ред. Л.А. Чубаревой: Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1980. Т. 95. С. 40–49.
- Новиков Ю.М. Инверсионный полиморфизм и экологическая дивергенция *Anopheles messeae* (Diptera: Culicidae) // Экологическая генетика растений и животных: Тез. докл. Второй Всесоюз. конф. 29–31 октября 1984 г. Кишинев: Штиинца, Ин-т экол. генетики АН МССР, 1984а. С. 86–87.
- Новиков Ю.М. *Anopheles messeae* Fall. (Diptera: Culicidae) – два вида *in statu nascendi* // Макроэволюция: Матер. I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции. М., 1984б. С. 13–14.
- Новиков Ю.М., Кабанова В.М. Взаимодействие инверсий в кариофонде природной популяции малярийного комара // Проблемы генетики и селекции в Западно-Сибирском регионе. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 1976. С. 19–21.
- Новиков Ю.М., Кабанова В.М. Адаптивная ассоциация инверсий в природной популяции малярийного комара *Anopheles messeae* Fall. // Генетика. 1979. Т. 15. № 6. С. 1033–1045.
- Новиков Ю.М., Шевченко А.И. Инверсионный полиморфизм и дивергенция двух криптических форм таксона *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae) на уровне повторяющихся элементов геномной ДНК // Генетика. 2001. Т. 37. № 7. С. 915–925.
- Новиков Ю.М., Шевченко А.И., Ваулин О.В. О молекулярно-генетической дивергенции криптических видов таксона *Anopheles messeae* (Diptera: Culicidae) и филогении комплекса *maculipennis* // Вестн. Томского гос. ун-та. Приложение. Томский гос. ун-т. Томск, 2004. № 10. С. 69–77.
- Плешкова Г.Н., Стегний В.Н., Новиков Ю.М., Кабанова В.М. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae*. Сообщение III. Временная динамика концентрации инверсий в популяции центра ареала // Генетика. 1978. Т. 14. № 12. С. 2169–2176.
- Стегний В.Н. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров. Томск: Изд-во ТГУ, 1991. 136 с.
- Стегний В.Н., Кабанова В.М., Новиков Ю.М., Плешкова Г.Н. Инверсионный полиморфизм малярийного комара *Anopheles messeae*. Сообщение I. Распространение инверсий по ареалу вида // Генетика. 1976. Т. 12. № 4. С. 47–55.
- Шевченко А.И., Новиков Ю.М. Криптические виды *Anopheles messeae* (Diptera, Culicidae): хиатус и связи на молекулярно-генетическом уровне // Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития. III ВОГиС, Москва, 6–12 июня 2004. М.: Изд-во УРСС, 2004. С. 230.
- Bandelt H.-J., Forster P., Rohlf A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. № 1. P. 37–48.
- Beebe N.W., Saul A. Discrimination of all members of the *Anopheles punctulatus* complex by polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism analysis // Am. J. Trop. Med. Hvg. 1995. V. 53. № 5. P. 478–481.
- Bender W., Spierer P., Hogues D.S., Chambon P. Chromosomal walking and jumping to isolate DNA from *Ace* and *rosy* loci of *bithorax* loci in *Drosophila melanogaster* // J. Mol. Biol. 1983. V. 168. № 1. P. 17–33.
- Besansky N.J. Complexities in the analysis of cryptic taxa within the genus *Anopheles* // Parasitologia. 1999. V. 41. № 1/3. P. 97–100.
- Bezzhonova O.V., Goryacheva I.I. Intragenomic Heterogeneity of rDNA Internal Transcribed Spacer 2 in *Anopheles messeae* (Diptera: Culicidae) // J. Med. Entomol. 2008. V. 45. № 3. P. 337–341.
- Di Luca M., Boccolini D., Marinucci M., Romi R. Intrapopulation polymorphism in *Anopheles messeae* (*An. maculipennis* complex) inferred by molecular analysis // J. Med. Entomol. 2004. V. 41. № 4. P. 582–586.
- Coluzzi M., Petrarca V., Di Deco M.A. Chromosomal inversion intergradation and incipient speciation in *Anopheles gambiae* // Bull. Zool. 1985. V. 52. № 1/2. P. 45–63.
- Falleroni D. Fauna anofelica italiana e suo 'habitat' (paludi, risaie, canali). Metodi di lotta contro la malaria // Rivista di Malariologia. 1926. V. 5. P. 553–593.
- Hillis D.M., Moritz C., Porter C.A., Baker R.J. Evidence for biased gene conversion in concerted evolution of ribosomal DNA // Science. 1991. V. 251. № 4991. P. 308–310.

- Linton Y.-M., Smith L., Harbach R.E. Molecular confirmation of sympatric populations of *Anopheles messeae* and *Anopheles atroparvus* overwintering in Kent, south-east England // Eur. Mosqu. Bull. 2002. V. 13. P. 8–16.
- Marinucci M., Romi R., Mancini P. M. *et al.* Phylogenetic relationships of seven palearctic members of the maculipennis complex inferred from ITS2 sequence analysis // Insect Mol. Biol. 1999. V. 8. № 4. P. 469–480.
- Nicolescu G., Linton Y.-M., Vladimirescu A. *et al.* Mosquitoes of the *Anopheles maculipennis* group (Diptera: Culicidae) in Romania, with the discovery and formal recognition of a new species based on molecular and morphological evidence // Bull. Ent. Res. 2004. V. 94. № 6. P. 525–535.
- Sedaghat M.M., Linton Y.-M., Oshagi M.A. *et al.* The *Anopheles maculipennis* complex (Diptera: Culicidae) in Iran: molecular characterization and recognition of a new species // Bull. Entomol. Res. 2003. V. 93. № 6. P. 527–535.
- White M.J.D. Modes of Speciation. San Francisco: W.H. Freeman, 1978. 455 p.

**GEOGRAPHICAL VARIABILITY OF ITS2 rDNA AND COI mtDNA
AND CRYPTIC SPECIES OF MOSQUITO
ANOPHELES MESSEAE FALL. (DIPTERA: CULICIDAE)**

O.V. Vaulin¹, Yu.M. Novikov²

¹Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
Novosibirsk, Russia, e-mail: Oleg.v.vaulin@mail.ru;

²Tomsk State University, Tomsk, Russia, e-mail: novikov@bio.tsu.ru

Summary

The results of analysis of 224 sequences of the second transcribed rDNA spacer (ITS2) and 56 sequences of subunit I of cytochrome oxidase (COI) mtDNA retrieved from DDBJ and five ITS2 sequences obtained by the authors are presented. Two major patterns were found in the whole set of ITS2 sequences. They correspond to cryptic *Anopheles messeae* Fall. species A and B, formerly recognized according to other markers. The environmental and geographical aspects of ITS2 variability are determined by the geographic range of *An. messeae* A and *An. messeae* B. The limited set of COI sequences hampered elucidation of any geographic regularity in its variability and assessment of its diagnostic value.

Key words: *Anopheles messeae*, cryptic species, ITS2, COI, molecular markers.

АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ГЛАЗА МУТАНТОВ ПО ГЕНУ *TRITHORAX-LIKE DROSOPHILA MELANOGASTER*

Н.В. Павлова, Д.А. Карагодин, С.И. Байборodin, Э.М. Баричева

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

Анализ структуры глаза новых мутантов по гену *Trithorax like (Trl) D. melanogaster* выявил широкий спектр нарушений. В частности, было обнаружено нарушение организации рядов омматидиев, дефекты в структуре омматидия (изменение количества фоторецепторов и конусных клеток), изменения ориентации омматидиев и количества клеток, окружающих омматидии (вторичных и третичных пигментных клеток и клеток, составляющих механо-сенсорные щетинки). Картина нарушений, наблюдаемых у *Trl*-мутантов, указывает на то, что транскрипционный фактор GAGA, кодируемый геном *Trl*, участвует в регуляции экспрессии ряда генов, необходимых для развития глаза дрозофилы.

Ключевые слова: дрозофила, развитие глаза, омматидий, *Trithorax like*, GAGA.

Введение

Глаз дрозофилы является удобной модельной системой, позволяющей проводить всесторонние исследования процессов клеточной дифференцировки, движения клеток, программируемой клеточной смерти (апоптоза), взаимодействия эволюционно-консервативных сигнальных путей, клеточной адгезии и регуляции организации цитоскелета. Нарушения в этих процессах приводят к изменению количества клеток глаза и/или к их неправильной организации, в результате чего поверхность глаза выглядит «грубой» (Cagan, 2009).

Сложный (фасеточный) глаз дрозофилы состоит приблизительно из 750 структурных единиц, называемых омматидиями. Каждый омматидий содержит 8 фоторецепторных нейронов – фотонейронов (R1–R8), 4 конусные клетки, секретирующие линзы и 2 первичные пигментные клетки. Вторичные и третичные пигментные клетки, обеспечивающие световую изоляцию, а также механо-сенсорные щетинки окружают омматидии, образуя сетчатую структуру с гексагональными ячейками. Расположенные в середине омматидия 8 фоторецепторных нейронов подразделяются на три функциональные группы: R1–R6, R7 и R8. Фо-

торецепторы каждого класса имеют различную спектральную восприимчивость, поскольку в них присутствуют разные фоточувствительные пигменты. Фотонейроны характеризуются наличием фоторецепторной структуры – рабдомера, который представляет собой примерно 60 тыс. светочувствительных микроворсинок, содержащих белок родопсин. Рабдомеры внешних фоторецепторов (R1–R6) образуют трапециевидную структуру вокруг внутренних рабдомеров (R7 и R8). Рабдомеры R1–R6 простираются на всю длину омматидия. Рабдомер фоторецептора R7 занимает центр верхней части омматидия, а рабдомер R8 – центральную позицию в нижней части омматидия. Над фоторецепторами располагается светопреломляющая часть омматидия, состоящая из заполненного жидкостью кристаллического конуса, который сверху ограничен корнеальной линзой, с боков двумя первичными пигментными клетками, и снизу четырьмя конусными клетками (Cagan, Ready, 1989; Wolff, Ready, 1993).

К настоящему времени хорошо изучена роль многих генов, участвующих в развитии глаза дрозофилы, в частности, определены и изучены ключевые гены, ответственные за дифференцировку клеток, входящих в омматидий (Voas, Rebay, 2004). Однако роль многих других генов

изучена слабо, хотя есть данные о том, что мутации этих генов приводят к нарушению структуры глаза (Call *et al.*, 2007). К числу таких генов относится ген *Trithorax-like (Trl) Drosophila melanogaster*, кодирующий многофункциональный белок GAGA. В одной из первых работ по исследованию гена *Trl* было отмечено, что гипоморфная мутация *Trl^{13C}* приводит к нарушению поверхности глаза мутантов (Farkas *et al.*, 1994). В дальнейшем было показано, что у *Trl*-мутантов наблюдаются дополнительные вторичные и третичные пигментные клетки, что связано с подавлением процесса апоптоза, в норме удаляющего избыток этих клеток. Анализ мозаичных клонов показал, что в омматидах, состоящих из клеток гомозиготных по нуль-аллелю *Trl^{81.1}*, в которых, по мнению авторов, отсутствует белок GAGA, наблюдаются изменения числа и формы первичных пигментных клеток, а также отсутствие некоторых щетинок, расположенных между омматидами (Dos-Santos *et al.*, 2008).

При исследовании влияния гена *Trl* на формирование глаза дрозофилы мы использовали не только ранее известных мутантов *Trl^{13C}*, но и набор новых, полученных нами мутантов по гену *Trl*, которые характеризуются снижением транскрипции гена. В результате нами был выявлен ряд ранее не отмеченных дефектов в структуре глаза *Trl*-мутантов. Так, было обнаружено нарушение организации параллельных рядов омматидиев, связанное с тем, что дополнительные омматидии вклиниваются между ними. Показано, что у *Trl*-мутантов отсутствует около 1/4 щетинок, расположенных в вершинах линз. В некоторых омматидах наблюдается отличное от нормы количество фоторецепторов и конусных клеток. Некоторые омматидии имеют отличную от нормы ориентацию.

Материалы и методы

Мутации *D. melanogaster*, используемые в работе. Мутация *Trl³⁶²* получена в лаборатории эволюционной биологии клетки ИЦиГ СО РАН (Огиенко и др., 2006); мутация *Trl^{en82}* получена в лаборатории молекулярной биологии Института фундаментальных исследований, г. Бомбей, Индия (Огиенко и др., 2008а); мутация *Trl^{R85}* – нуль-аллель гена и гипоморфная мутация *Trl^{13C}* любезно предоставлены

Ф. Каршем, (Женевский университет, Швейцария) (Farkas *et al.*, 1994), мутация *Trl³⁶⁰⁹* получена из Сегетского центра линий, Венгрия (Катохин и др., 2001), *Oregon R* – дикий тип, из фонда лаборатории эволюционной биологии клетки ИЦиГ СО РАН.

Нозерн-блот анализ. Суммарную РНК выделяли из глазо-антеннальных имагинальных дисков и мозго-вентральных ганглиев 0–4-часовых предкуколок с использованием реагента TRIzol (Gibco BRL, USA) согласно рекомендациям изготовителя. Нозерн-блот-гибридизацию проводили по ранее описанной методике (Burnett, 1997) с использованием [³²P]-меченых фрагментов генов *Trl* и *rpl19* в качестве зондов. Эти фрагменты были получены ПЦР с использованием праймеров *ex2_1ev* (5'-CAATTGTTGCGCTGCCATGG-3'), *ex5_2ev* (5'-GGCAAGTAGCAGGTTGTTTC-3') для гена *Trl* и *rpl19_1* (5'-AAGGTCTGGTTGGATCCCA-3'), *rpl19_2* (5'-ACAATATGGAGTTCCTCGACTAG-3') для гена *rpl19*. Интенсивности полученных сигналов измеряли с использованием фосфоимиджера Pharos FX Plus Molecular Imager (Bio-Rad Laboratories, USA), полученные данные анализировали с помощью программного пакета Quantity One v.4.6.5 (Bio-Rad).

Окрашивание глазо-антеннальных дисков с помощью фаллоидина. Перед окрашиванием глазо-антеннальные диски куколок (на стадии 42 часа после окукливания) изолировали в растворе PBS (1,7 мМ КН₂Р₄, 5,2 мМ NaH₂Р₄, 150 мМ NaCl, pH 7.0). Фиксацию и окрашивание дисков фаллоидином проводили по Гуилду с соавторами (Guild *et al.*, 1997). В работе использовали TRITC-фаллоидин (Sigma, США).

Приготовление полутонких срезов глаз дрозофилы. Головы мух разрезали сагитально, фиксировали в растворе 1 %-го глутаральдегида и 1 %-го параформальдегида в 1×PBS в течение 1 часа. После промывки в течение 5 мин в 1×PBS проводили постфиксацию в 1 %-м OsO₄ в 1×PBS в течение 1 часа. Затем образцы промывали водой и контрастировали в растворе 1 %-го уранил ацетата не менее 8 часов при 4 °С. Дегидратацию и пропитку образцов смолой Agar 100 проводили по стандартному протоколу. Полимеризацию проводили в термостате при 60 °С в течение двух суток. Срезы

толщиной 0,5 мкм получали с помощью стеклянного ножа на ультрамикротоме «Ultrascut» фирмы Reichert-Jung (Австрия). Для окраски срезов использовали 1 %-й раствор толудина синего в 1 %-м тетрагидроборате натрия.

Микроскопический анализ. Микроскопический анализ проводился в центре коллективного пользования микроскопического анализа биологических объектов ИЦиГ СО РАН на микроскопах Axioscope 2 plus и LSM 510 Meta (Zeiss) и в центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН на сканирующем электронном микроскопе ТМ-1000 Tabletop (Hitachi). Обработка изображений проводилась с помощью программ Adobe Photoshop CS и Zeiss LSM Image Browser (Version 3.5).

Результаты и обсуждение

1. Анализ экспрессии гена *Trl* у мутантов.

Анализ экспрессии гена *Trl* в развивающемся глазу мух дикого типа и *Trl*-мутантов проводили методом Нозерн-блот-гибридизации. В норме в РНК, выделенной из глазо-антеннальных имагинальных дисков и мозго-вентральных ганглиев, отчетливо выявляются два транскрипта размером 2,5 и 3 т.н. У мутантов также выявляются два транскрипта с теми же размерами. Однако уровень экспрессии гена *Trl* у мутантов *Trl^{en82}/Trl^{R85}* и *Trl³⁶²/Trl^{R85}* составляет 42 % и 33 % от нормы соответственно (рис. 1).

Таким образом, используемые в данной работе мутанты характеризуются значительным снижением экспрессии гена *Trl* в глазо-антеннальных дисках и мозго-вентральных ганглиях.

2. Анализ поверхности глаза у *Trl*-мутантов. В данной работе с помощью сканирующего электронного микроскопа проведен анализ поверхности глаза *Trl*-мутантов. Поверхность глаза *D. melanogaster* состоит из линз, имеющих форму шестиугольника. В норме данная структура напоминает соты (рис. 2, а, д).

Длина горизонтальных сторон шестиугольника составляет 9 мкм, а скошенных – 11 мкм. Расположение линз можно представить в виде четко организованных вертикальных или горизонтальных рядов, наклоненных под разными углами. В трех вершинах каждой линзы располагается по одной механо-сенсорной щетинке. Таким

образом, каждая из щетинок является общей для трех оммагидиев (рис. 2, д). Следует отметить, что у мух дикого типа вокруг линз, располагающихся на самой кромке глаза, щетинки могут отсутствовать. В некоторых случаях щетинки могут отсутствовать и в вершинах других линз. Так, в линии *Oregon R* щетинки отсутствовали в 3,6 % вершин линз, расположенных не по краю глаза. Иногда это сопровождалось появлением щетинки в необычной позиции. Кроме этого, в некоторых случаях наблюдалось появление дополнительных щетинок. В результате в глазах мух дикого типа в среднем 1,3 % щетинок изменили локализацию.

Было установлено, что у *Trl*-мутантов встречаемость описанных выше дефектов значительно увеличивается, кроме того, выявляются и другие дефекты глаза. Во-первых, у всех проанализированных *Trl*-мутантов, *Trl^{en82}/Trl^{R85}*, *Trl³⁶²/Trl^{R85}* и *Trl³⁶⁰⁹/Trl^{I3C}*, наблюдалось нарушение в организации рядов линз (рис. 2, е–з). Особенно часто такие нарушения встречаются

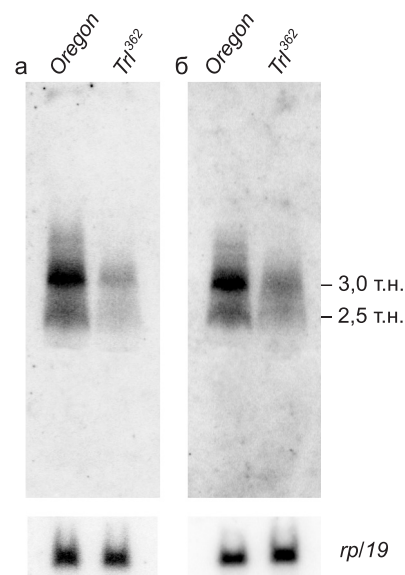


Рис. 1. Анализ транскрипции гена *Trl* у мутантов *Trl³⁶²* и *Trl^{en82}*.

Нозерн-блоты содержат суммарную РНК, выделенную из глазо-антеннальных имагинальных дисков и мозго-вентральных ганглиев 0–4-часовых предкуколок мутантов *Trl³⁶²/Trl^{R85}* (а), *Trl^{en82}/Trl^{R85}* (б) и мух дикого типа *Oregon R*. Выявляются два транскрипта размером 2,5 и 3 т.н. Суммарное количество транскриптов у мутантов *Trl³⁶²/Trl^{R85}* и *Trl^{en82}/Trl^{R85}* составляет 42 % и 33 % от нормы соответственно. Гибридизация с зондом к гену *rpl19* используется в качестве контроля нанесения.

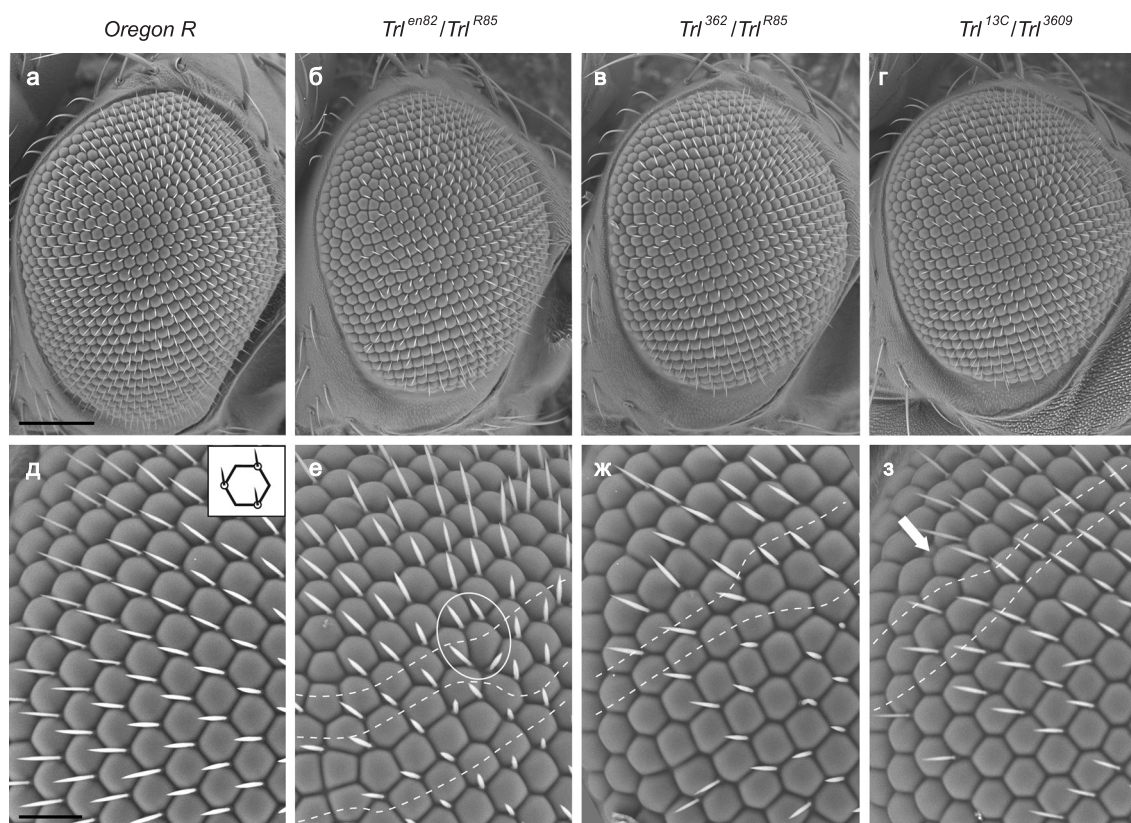


Рис. 2. Нарушения поверхности глаза имаго *Trl*-мутантов.

а, д – глаз мухи дикого типа; б, е – глаз мутанта *Trl^{en82}/Trl^{R85}*; в, ж – глаз мутанта *Trl³⁶²/Trl^{R85}*; г, з – глаз мутанта *Trl³⁶⁰⁹/Trl^{13C}*. Фотографии получены с помощью электронного сканирующего микроскопа. (а, д) В норме линзы располагаются ровными рядами. На схеме показано, что линза имеет форму шестиугольника, в трех вершинах которого располагаются щетинки. (е–з) Пунктиром отмечены ряды линз, между которыми вклиниваются дополнительные линзы. (е) Эллипсом отмечена линза, негексагональной формы и с отличным от нормы расположением щетинок. (з) Стрелкой указана несформировавшаяся линза. Масштаб: 100 мкм (а–г), 25 мкм (д–з).

на заднем крае глаза. Нарушение рядов линз может быть связано с появлением дополнительных линз, отсутствием линз или изменением их размера и формы. Следует отметить, что форма линз может быть изменена не только в дополнительных, но и в регулярных рядах. Во-вторых, было отмечено, что размер глаз у *Trl*-мутантов несколько меньше, чем у мух дикого типа. Количество линз (омматидиев) в глазах мутантов примерно на 80 меньше, чем у мух *Oregon R* (табл. 1).

Анализ поверхности глаза *Trl*-мутантов показал, что примерно 1/4 щетинок, располагающихся вокруг линз, отсутствует, т. е. отсутствие щетинок у мутантов наблюдается в 7 раз чаще, чем в контроле (табл. 1). В анализе не учитывались щетинки вокруг двух

рядов линз, находящихся на периферии глаза, поскольку данные щетинки часто отсутствуют в глазах мух дикого типа. Установлено, что доля щетинок с измененной локализацией у мутантов также выше, чем в контроле (табл. 1). Механо-сенсорная щетинка представляет собой сложное образование, берущее начало из клетки-основательницы. Эта клетка в результате двух делений дает 4 клетки, одна из которых превращается в сенсорный нейрон, вторая – в поддерживающую нейрон глиальную клетку, третья клетка секретирует стержень щетинки, а четвертая секретирует розеткоподобную структуру, ограничивающую снизу формирование стержня щетинки. (Cagan, Ready, 1989; Bodmer *et al.*, 1989). У *Trl*-мутантов в большинстве случаев отсутствия щетинки отсутствует и ро-

Таблица 1

Анализ поверхности глаза имаго *Trl*-мутантов

Нарушения	Генотип							
	<i>Trl³⁶²/Trl^{R85}</i>		<i>Trl^{en82}/Trl^{R85}</i>		<i>Trl^{13C}/Trl³⁶⁰⁹</i>		+/+	
	N	%	N	%	N	%	N	%
Отсутствие щетинки	515	26,0 ± 1,0*	514	26,0 ± 1,0*	356	24,0 ± 1,0*	78	3,60 ± 0,2
Изменена локализация щетинки	83	4,20 ± 0,5*	69	3,4 ± 0,4*	86	5,7 ± 0,6*	29	1,3 ± 0,3
Просмотрено позиций локализации щетинок	1974	100,00	2006	100,00	1502	100,00	2167	100,00
Среднее число омматидиев в глазе	584		588		587		665	

* $P > 0,999$. Достоверность различий между частотами нарушений у мутантов и в контроле определялась с помощью критерия Фишера.

зеткоподобная структуры. Однако в некоторых позициях, в которых щетинки отсутствовали, розеткоподобная структура сохранялась, что никогда не наблюдалось в глазах мух дикого типа. Отсутствие щетинки или наличие только розеткоподобной структуры может быть связано с нарушением процессов деления клетки-основательницы. Ранее было показано, что у *Trl*-мутантов наблюдается нарушение митозов, в частности, было отмечено нарушение процесса сегрегации хромосом во время анафазы (Bhat *et al.*, 1996, Трунова и др., 2001; Огиенко и др., 2006). Аномальная сегрегация хромосом может приводить к нарушению функции, а возможно, и к гибели дочерних клеток. Это может быть причиной отсутствия у *Trl*-мутантов всех или некоторых клеток, формирующих механосенсорную щетинку.

Не исключено, что и нарушение регулярности в организации рядов омматидиев, наблюдаемое у *Trl*-мутантов, может быть также обусловлено нарушением процесса митоза. Однако хорошо известно, что в основе формирования рядов омматидиев лежит четкий временной и пространственный контроль запуска дифференцировки клеток-основательниц омматидиев-фотонейронов R8 (Roignant, Treisman, 2009). Не исключено, что белок GAGA, участвующий в регуляции экспрессии многих генов дрозофилы, регулирует и экспрессию генов, контролирующих своевременный запуск дифференцировки фотонейрона R8.

3. Анализ структуры омматидия у *Trl*-мутантов

3.1. Анализ полутонких срезов глаз имаго дрозофилы. Для детального анализа структуры омматидиев были использованы полутонкие срезы глаз дрозофил. В норме омматидии имеют форму правильного шестиугольника, между омматидиями видны гранулы пигментных клеток (рис. 3, а). В каждом омматидии наблюдаются 7 рабдомеров фоторецепторов: рабдомеры фоторецепторов R1–R6 образуют трапецевидную структуру, в центре которой располагается меньший по размеру рабдомер фоторецептора R7 или R8 (рис. 3, а) в зависимости от глубины среза, поскольку эти клетки лежат друг под другом. Аномалий в расположении и количестве рабдомеров у мух дикого типа выявлено не было.

При анализе полутонких срезов глаз *Trl*-мутантов были выявлены нарушения структуры омматидиев. У *Trl*-мутантов обнаружено нарушение количества рабдомеров. У мутантов *Trl³⁶²* и *Trl^{en82}* такие нарушения встречаются с частотой 2,0 % (в 22 из 1107 омматидиев, просмотрено 7 глаз) и 1,8 % (в 17 из 967 омматидиев, просмотрено 5 глаз) соответственно. Были отмечены омматидии с большим (8, 9), чем в норме, количеством внешних рабдомеров R1–R6 (рис. 3, б). Это свидетельствует о том, что в омматидии *Trl*-мутантов могут присутствовать дополнительные фоторецепторы, поскольку рабдомер является неотъемлемой частью этих клеток. Иногда

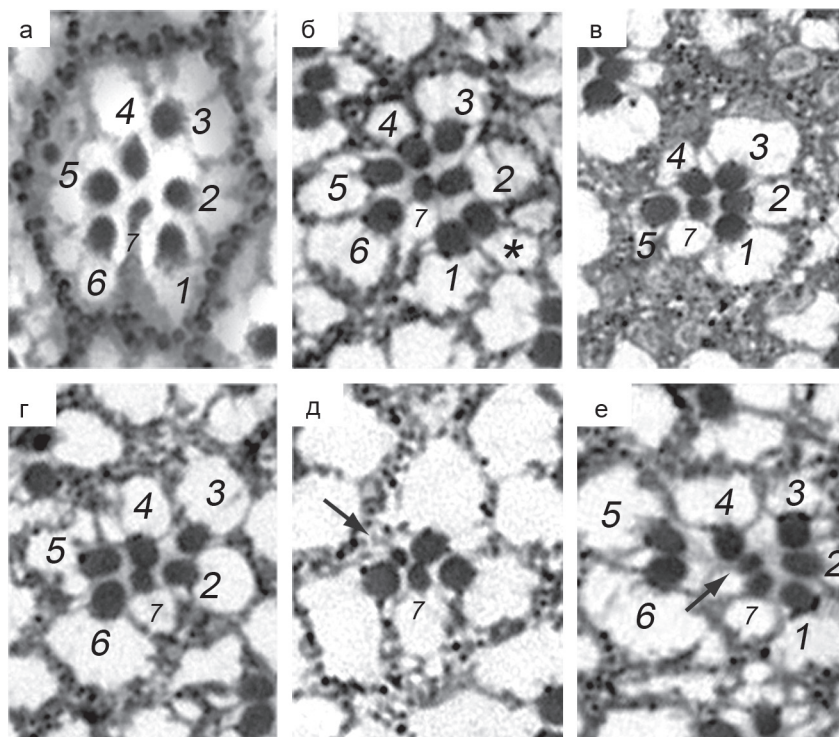


Рис. 3. Нарушения структуры омматидиев в глазах *Trl*-мутантов.

а – омматидий мухи дикого типа; б–е – омматидии *Trl*-мутантов. Цифрами 1–7 указаны фоторецепторы R1–R7 соответственно. б–д – изменено количество внешних фоторецепторов – R1–R7. б – наблюдается дополнительный внешний фоторецептор, указан звездочкой. д, е – появляется дополнительный внутренний фоторецептор R7, отмечен стрелкой.

встречаются омматидии с меньшим (3–6) числом внешних рабдомеров (рис. 3, в–д). Отсутствие рабдомера на срезе не всегда свидетельствует об отсутствии фоторецептора, поскольку рабдомер может быть прерывистым, как это наблюдается у мутантов по гену *zipper*, кодирующего тяжелую цепь немускульного миозина II (Baumann, 2004). Поэтому заключение об отсутствии фоторецепторов требует анализа нескольких срезов и констатации отсутствия не только рабдомера, но и тела фоторецептора. В некоторых омматидиях *Trl*-мутантов встречаются дополнительные рабдомеры, по размеру и расположению похожие на рабдомер R7 (рис. 3, д, е). На некоторых срезах рабдомер R7, напротив, не был выявлен. Однако этот рабдомер мог появляться на других срезах этого глаза, что может свидетельствовать или о прерывистости рабдомера R7, или, что кажется нам более вероятным, об увеличении расстояния между рабдомерами R7 и R8.

Следует отметить, что Н. Дос-Сантос и его коллеги не обнаружили изменения числа раб-

домеров на срезах глаз имаго гомозигот *Trl^{13C}* (Dos-Santos *et al.*, 2008). Однако данные нарушения встречаются у *Trl*-мутантов довольно редко. Авторы не приводят число проанализированных омматидиев, поэтому, возможно, размер их выборки был недостаточным для того, чтобы выявить данный дефект. Нарушение числа фотонейронов также не было обнаружено при анализе глазных дисков, содержащих клоны клеток, гомозиготных по нуль-аллелю *Trl^{81.1}*. С помощью иммунохимического окрашивания было показано, что в клонах омматидии содержат ядра всех 8 фоторецепторов (Dos-Santos *et al.*, 2008). Мы полагаем, что использование клонов *Trl^{81.1}/Trl^{81.1}* для анализа нарушений структуры омматидиев имеет ряд недостатков. Мутация *Trl^{81.1}*, полученная с помощью EMS (Greenberg, Schedl, 2001), слабо охарактеризована. В статьях, где используется эта мутация, нет данных о нарушениях экспрессии гена *Trl* или нарушениях в формировании белка GAGA у этих мутантов. Кроме того, не исключено,

что в клетках, гомозиготных по нуль-аллелю *Trl^{81.1}*, могут присутствовать продукты гена *Trl*, наработанные в предшественниках этих клеток до запуска FLP/FRT рекомбинации (на стадии второго личиночного возраста), приводящей к формированию гомозигот. Поскольку продукты гена *Trl* достаточно стабильны в течение длительного времени (Bhat *et al.*, 1996), то они, вероятно, могут в некотором количестве сохраняться в клетках *Trl^{81.1}/Trl^{81.1}* в период дифференцировки клеток глаза, т. е. с середины 3-й личиночной стадии до 23 часов после окукливания.

Таким образом, данные, полученные при анализе клонов *Trl^{81.1}*, не могут исключать влияние белка GAGA на дифференцировку фоторецепторов и других клеток, входящих в состав омматидия. Нарушение дифференци-

ровки может объяснять изменение количества фоторецепторов, наблюдаемое нами у мутантов *Trl³⁶²* и *Trl^{en82}*. Недостаток фоторецепторов может быть также связан с нарушениями в формировании рабдомеров. Известно, что такие нарушения приводят к деградации фотонейронов (Mollereau, Domingos, 2005).

Еще одним типом нарушения структуры омматидиев, обнаруженных у мутантов, является изменение их ориентации (рис. 4, в, г). Об ориентации омматидия судят по расположению структуры из рабдомеров. В норме структуру из рабдомеров можно представить в виде трапеции (рис. 3, а; 4, а, б). Две стороны, располагающиеся параллельно друг другу, содержат рабдомеры R1, R2, R3, и R5, R6. Третья сторона этой структуры содержит рабдомеры R3, R4, R5 и располагается под углом 45° относительно

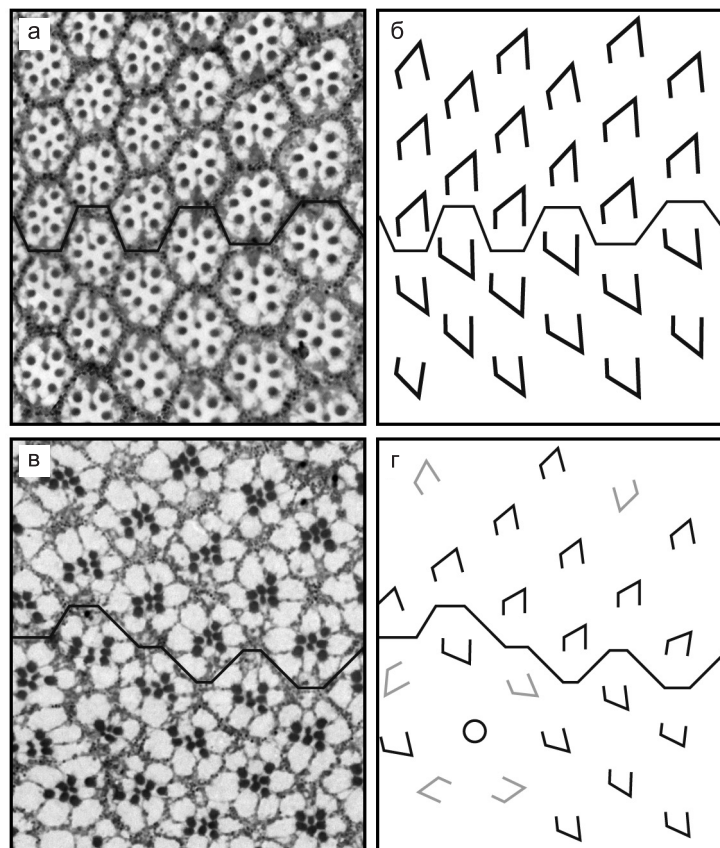


Рис. 4. Нарушение ориентации омматидиев в глазах *Trl*-мутантов.

а – срез глаза мухи дикого типа; в – срез глаза мутанта *Trl³⁶²/Trl^{R85}*; б, г – схемы, изображающие ориентацию омматидиев на срезах. Линией изображен экватор, относительно которого в дорзальной и вентральной частях глаза, омматидии располагаются зеркально. В норме трапециевидные структуры из рабдомеров располагаются под углом $90^\circ \pm 20^\circ$ к горизонтали, отмечены черным, (г). Трапециевидные структуры из рабдомеров отклоняются от нормального положения, отмечены серым. Кругом отмечен омматидий с нарушением числа рабдомеров.

R1, R2, R3. В норме омматидий ориентирован так, что рабдомеры R1, R2, R3, и R5, R6 располагаются практически перпендикулярно, т. е. под углом $90^\circ \pm 10^\circ$ к условной срединной линии – экватору глаза. Известно, что в процессе развития глаза в глазо-антеннальном диске клетки омматидиев претерпевают ротацию, в результате чего устанавливается описанная ориентация омматидия у взрослых мух. Омматидий претерпевает ротацию как единое целое, поэтому нарушение данного процесса приводит к тому, что стороны трапециевидной структуры из рабдомеров R1, R2, R3 и R5, R6 одинаково отклоняются от нормального положения. В норме отклонение не превышает 10° в омматидиях, располагающихся в центральной части глаза, и 20° в омматидиях, располагающихся ближе к периферии глаза (Reifegerste, Moses, 1999; Mirkovic, Mlodzik, 2006).

У мутантов *Trl*³⁶² в 11 % (18 омматидиях из 1006) омматидиев такое отклонение составляло более 20° . В крайних случаях угол расположения трапециевидной структуры из рабдомеров относительно горизонтали составлял 53° и 167° . Данные нарушения встречались и у мутантов *Trl*^{en82}. Изменение угла расположения трапециевидной структуры обусловлено нарушением процесса ротации (Mirkovic, Mlodzik,

2006). Известно, что в ротации омматидиев участвуют гены, контролирующие миграцию клеток, в частности миграцию бордюрных клеток яйцевой камеры дрозофилы (Bastock, Strutt, 2007). Существуют данные, что у *Trl*-мутантов нарушена миграция бордюрных клеток (Огиенко и др. 2008б).

При анализе срезов глаз *Trl*-мутантов мы также наблюдали нарушение четкости рядов омматидиев, что согласуется с нарушением рядов линз, наблюдаемым нами при анализе поверхности глаз этих мутантов.

3.2. Анализ глазо-антеннальных имагинальных дисков *Trl* мутантов. Для изучения структуры и распределения пигментных и конусных клеток у *Trl*-мутантов мы анализировали глазо-антеннальные имагинальные диски 42-часовых куколок (развивающихся при 25°C) с помощью конфокального микроскопа. К этому моменту все клетки глаза дрозофилы занимают свои окончательные позиции (Cagan, Ready, 1989). Глазо-антеннальные диски окрашивались фаллоидином, выявляющим актиновые филаменты, что позволяло визуализировать границы клеток омматидия. В норме на оптических срезах, проходящих через вершину омматидия, выявляются две первичные пигментные клетки и четыре конусные клетки (рис. 5, а–в).

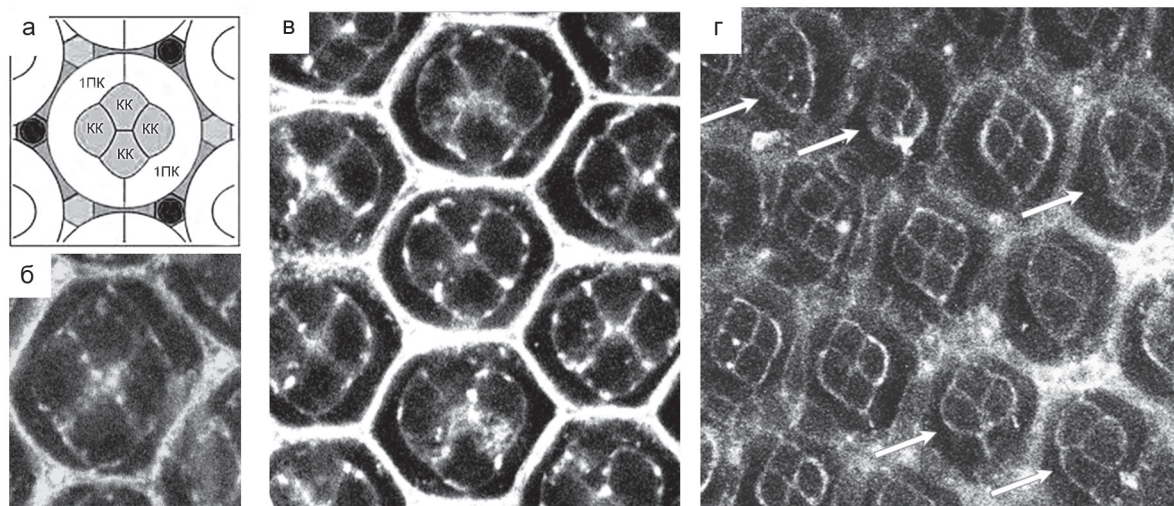


Рис. 5. Анализ оптических срезов глазо-антеннальных дисков куколок *Trl*-мутантов (42 часа после окуливания), проходящих через вершину омматидиев.

а – схема расположения клеток в вершине омматидия, отмечены первичные пигментные клетки (1ПК) и конусные клетки (КК); б, в – омматидии мух дикого типа Oregon R; г – омматидии мутантов *Trl*^{en82}/*Trl*^{R85}, стрелками показаны омматидии с нарушенным числом КК.

У мутантов *Trl³⁶²* и *Trl^{en82}* форма и число первичных пигментных клеток не отличаются от нормы. Однако число конусных клеток у *Trl*-мутантов может быть уменьшено по сравнению с нормой (рис. 4, г).

На оптическом срезе, проходящем через основание омматидия, в норме выявляются три щетинки. Напротив каждой щетинки располагается третичная пигментная клетка, между ними находятся 6 вторичных пигментных клеток (рис. 6, а). У мутантов *Trl³⁶²* и *Trl^{en82}* в некоторых омматидиях встречаются дополнительные вторичные пигментные клетки (рис. 6, в), кроме этого, иногда в омматидиях на месте одной из щетинок располагается третичная пигментная клетка (рис. 6, б). Следует отметить, что такое замещение иногда наблюдается на краю диска мух линии *Oregon R*. У *Trl*-мутантов встречается также и обратная ситуация, когда на месте третичной пигментной клетки располагается щетинка.

Наши результаты подтверждают данные Н. Дос-Сантоса и его коллег о появлении допол-

нительных вторичных и третичных пигментных клеток у *Trl*-мутантов. По мнению авторов, появление этих клеток связано с нарушением апоптоза у *Trl*-мутантов, в результате которого в норме удаляется избыток вторичных и третичных пигментных клеток (Dos-Santos *et al.*, 2008).

Проведенные нами исследования подтвердили полученные ранее данные о появлении дополнительных пигментных клеток у мутантов по гену *Trl*. Кроме того, мы выявили ряд новых дефектов в структуре глаза *Trl*-мутантов. В глазах мутантов наблюдается появление дополнительных рядов омматидиев, в некоторых омматидиях нарушено количество фоторецепторов и конусных клеток, исчезает примерно 1/4 щетинок, окружающих омматидий. Кроме того, у *Trl*-мутантов наблюдается изменение ориентации трапецевидной структуры из рабдомеров. Широкий спектр нарушений, наблюдаемый у *Trl*-мутантов, указывает на то, что белок GAGA участвует в регуляции экспрессии генов, задействованных в ряде процессов, определяющих

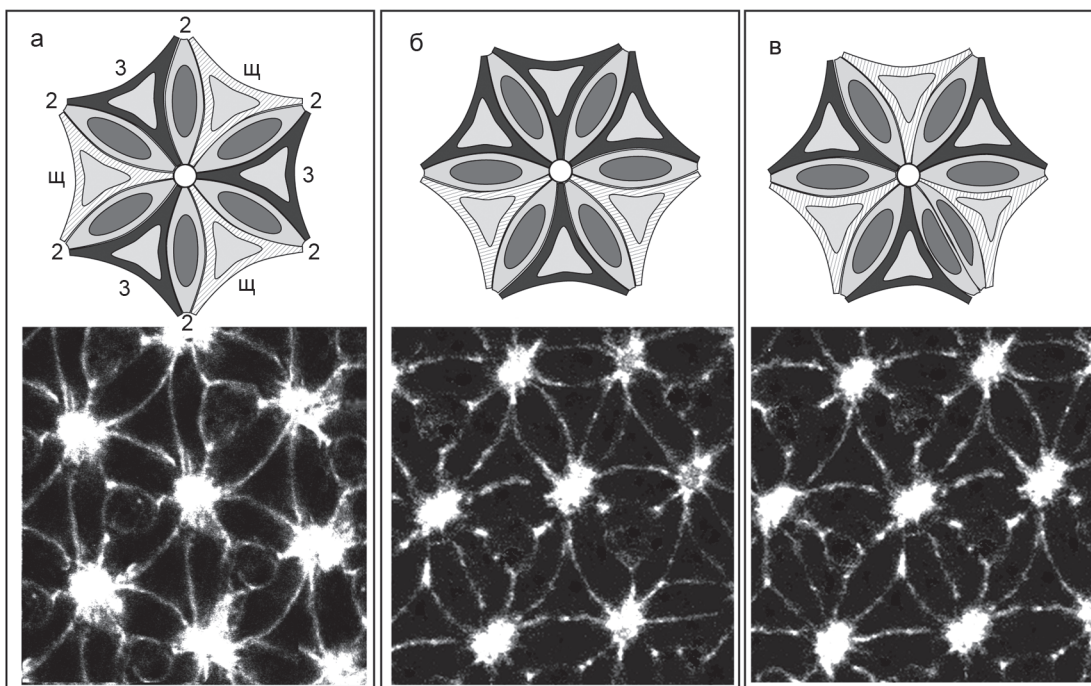


Рис. 6. Анализ оптических срезов глазо-антеннального диска куколок *Trl*-мутантов (42 часа после окукливания), проходящих через основание омматидия.

а – основание омматидия мухи дикого типа; б, в – основания омматидиев мутантов *Trl^{en82}/Trl^{R85}*. На схемах: 2 – вторичная пигментная клетка (ПК), 3 – третичная ПК, Щ – щетинка. б – на месте одной из щетинок располагается третичная ПК; в – наблюдается дополнительная вторичная ПК.

развитие глаза. К числу таких генов можно отнести ген *lozenge* (*lz*) (Daga *et al.*, 1996) и комплекс генов *Bar* (*BarH1* и *BarH2*) (Higashijima *et al.*, 1992). Транскрипционный фактор *Lozenge* участвует как в дифференцировке клеток глаза (Daga *et al.*, 1996; Flores *et al.*, 2000), так и в регуляции процесса запрограммированной клеточной смерти, происходящего в развитии глаза (Wildonger *et al.*, 2005). Транскрипционные факторы *BarH1* и *BarH2* участвуют как в дифференцировке фоторецепторов R1 и R6 (Higashijima *et al.*, 1992), так и во временном и пространственном контроле запуска дифференцировки фотонейронов R8 (клеток-основательниц омматидиев) (Lim, Choi, 2003).

Работа поддержана грантом РФФИ 10-04-01011.

Литература

- Катохин А.В., Пиндюрин А.В., Федорова Е.В. и др. Молекулярно-генетический анализ гена *Trithorax-like*, кодирующего транскрипционный фактор GAGA *Drosophila melanogaster* // Генетика. 2001. V. 37. № 4. С. 467–474.
- Огиенко А.А., Карагодин Д.А., Павлова Н.В. и др. Молекулярно-генетическая характеристика новой гипоморфной мутации гена *Trithorax-like* и анализ ее влияния на оогенез *Drosophila melanogaster* // Онтогенез. 2008а. V. 39. № 2. С. 134–142.
- Огиенко А.А., Карагодин Д.А., Федорова С.А. и др. Влияние гипоморфной мутации гена *Trithorax-like* на оогенез *Drosophila melanogaster* // Онтогенез. 2006. V. 37. № 3. С. 211–220.
- Огиенко А.А., Лаухина О.В., Васильев Г.В. и др. Нарушение функционирования соматических клеток в яйцевых камерах *Drosophila melanogaster* у мутантов по гену *Trithorax-like* // Информ. вестник ВОГиС. 2008б. Т. 12. № 3. С. 399–405.
- Трунова С.А., Федорова С.А., Лебедева Л.И. и др. Влияние некоторых мутаций по гену *Trl* на митоз в эмбриональной и личиночной тканях и морфологию яйцевых камер у *Drosophila melanogaster* // Генетика. 2001. Т. 37. № 12. С. 1604–1615.
- Bastock R., Strutt D. The planar polarity pathway promotes coordinated cell migration during *Drosophila* oogenesis // Development. 2007. V. 134. P. 3055–3064.
- Baumann O. Spatial pattern of nonmuscle myosin-II distribution during the development of the *Drosophila* compound eye and implications for retinal morphogenesis // Dev. Biol. 2004. V. 269. P. 519–533.
- Bhat K.M., Farkas G., Karch F. *et al.* The GAGA factor is required in the early *Drosophila* embryo not only for transcriptional regulation but also for nuclear division // Development. 1996. V. 122. № 4. P. 1113–1124.
- Bodmer R., Carretto R., Jan Y.N. Neurogenesis of the peripheral nervous system in *Drosophila* embryos: DNA replication patterns and cell lineages // Neuron. 1989. V. 3. P. 21–32.
- Burnett W.V. Northern blotting of RNA denatured in glyoxal without buffer recirculation // BioTechniques. 1997. V. 22. P. 668–671.
- Cagan R. Principles of *Drosophila* eye differentiation // Curr. Top. Dev. Biol. 2009. V. 89. P. 115–135.
- Cagan R.L., Ready D.F. The emergence of order in the *Drosophila* pupal retina // Dev. Biol. 1989. V. 136. № 2. P. 346–362.
- Call G.B., Olson J. M., Chen J. *et al.* Genomewide clonal analysis of lethal mutations in the *Drosophila melanogaster* eye: comparison of the X chromosome and autosomes // Genetics. 2007. V. 177. № 2. P. 689–697.
- Daga A., Karlovich C.A., Dumstrei K. *et al.* Patterning of cells in the *Drosophila* eye by *Lozenge*, which shares homologous domains with *AML1* // Genes Dev. 1996. V. 10. № 10. P. 1194–1205.
- Dos-Santos N., Rubin T., Chalvet F. *et al.* *Drosophila* retinal pigment cell death is regulated in a position-dependent manner by a cell memory gene // Int. J. Dev. Biol. 2008. V. 52. № 1. P. 21–31.
- Farkas G., Gausz J., Galloni M. *et al.* The *Trithorax-like* gene encodes the *Drosophila* GAGA factor // Nature. 1994. V. 371. № 6500. P. 806–808.
- Flores G.V., Duan H., Yan H. *et al.* Combinatorial signaling in the specification of unique cell fates // Cell. 2000. V. 103. № 1. P. 75–85.
- Greenberg A.J., Schedl P. GAGA factor isoforms have distinct but overlapping functions *in vivo* // Mol. Cell Biol. 2001. V. 21. № 24. P. 8565–8574.
- Guild G.M., Connelly P.S., Shaw M.K. *et al.* Actin filament cables in *Drosophila* nurse cells are composed of modules that slide passively past one another during dumping // J. Cell Biol. 1997. V. 138. № 4. P. 783–797.
- Higashijima S., Kojima T., Michiue T. *et al.* Dual *Bar* homeo box genes of *Drosophila* required in two photoreceptor cells, R1 and R6, and primary pigment cells for normal eye development // Genes Dev. 1992. V. 6. № 1. P. 50–60.
- Lim J., Choi K.W. *Bar* homeodomain proteins are anti-proneural in the *Drosophila* eye: transcriptional repression of *atonal* by *Bar* prevents ectopic retinal neurogenesis // Development. 2003. V. 130. № 24. P. 5965–5974.
- Mirkovic I., Mlodzik M. Cooperative activities of *Drosophila* DE-cadherin and DN-cadherin regulate the cell motility process of ommatidial rotation //

- Development. 2006. V. 133. № 17. P. 3283–3293.
- Mollereau B., Domingos P.M. Photoreceptor differentiation in *Drosophila*: from immature neurons to functional photoreceptors // Dev. Dyn. 2005. V. 232. № 3. P. 585–592.
- Reifegerste R., Moses K. The genetics of epithelial polarity and pattern in the *Drosophila* retina // BioEssays. 1999. V. 21. P. 275–285.
- Roignant J.Y., Treisman J.E. Pattern formation in the *Drosophila* eye disc // Int. J. Dev. Biol. 2009. V. 53. № 5/6. P. 795–804.
- Voas M.G., Rebay I. Signal integration during development: insights from the *Drosophila* eye // Dev. Dyn. 2004. V. 229. № 1. P. 162–175.
- Wildonger J., Sosinsky A., Honig B. *et al.* Lozenge directly activates *argos* and *klumpfuss* to regulate programmed cell death // Genes Dev. 2005. V. 19. № 9. P. 1034–1039.
- Wolff T., Ready D.F. Pattern formation in the *Drosophila* retina // The Development of *Drosophila melanogaster*. M.: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1993. C. 1277–1325.

ANALYSIS OF EYE STRUCTURE IN *TRITHORAX-LIKE* *DROSOPHILA MELANOGASTER* MUTANTS

N.V. Pavlova, D.A. Karagodin, S.I. Bayborodin, E.M. Baricheva

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

Summary

Analysis of the *Drosophila* eye structure in new *Trithorax-like* (*Trl*) mutants revealed a wide range of abnormalities. In particular, the arrangement of ommatidium rows, the ommatidium structure (numbers of photoreceptors and cone cells), ommatidial orientation and number of interommatidial cells (secondary and tertiary pigment cells and cells of mechanosensory bristles) were affected. These numerous defects in eyes of *Trl* mutants indicate that transcription factor GAGA, encoded by the *Trl* gene, is involved in the regulation of several genes essential for *Drosophila* eye development.

Key words: *Drosophila*, eye development, ommatidia, *Trithorax-like*, GAGA.

ПОИСК ВОЗОБНОВЛЯЕМЫХ ИСТОЧНИКОВ ЦЕЛЛЮЛОЗЫ ДЛЯ МНОГОЦЕЛЕВОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

В.К. Шумный¹, Н.А. Колчанов¹, Г.В. Сакович², В.Н. Пармон³, С.Г. Вепрев¹,
Н.Н. Нечипоренко¹, Т.Н. Горячкова¹, А.В. Брянская¹, В.В. Будаева²,
А.В. Железнов¹, Н.Б. Железнова¹, В.Н. Золотухин², Р.Ю. Митрофанов²,
А.С. Розанов¹, К.Н. Сорокина¹, Н.М. Слынько¹, В.А. Яковлев³, С.Е. Пельтек¹

¹ Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия,
e-mail: peltek@bionet.nsc.ru;

² Учреждение Российской академии наук Институт проблем химико-энергетических
технологий Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия;

³ Учреждение Российской академии наук Институт катализа им. Г.К. Борескова
СО РАН, Новосибирск, Россия

Приведены исследования условий делигнификации мискантуса с целью получения технической целлюлозы. Определены выход и характеристики целевого продукта, описаны свойства беленой целлюлозы, карбоксиметилцеллюлозы. Проведен поиск новых источников целлюлозы, воспроизводимых семенами и приспособленных к разным экологическим нишам.

Ключевые слова: источники целлюлозы, мискантус, делигнификация, натронная и гидротропная варки, отбелка технической целлюлозы, карбоксиметилирование.

Введение

Широкий спектр продуктов, производимых из целлюлозы, определяет необходимость постоянного роста ее производства. По данным Росстата в России производится около 2,3 млн т товарной целлюлозы в год (Сайт Федерального агентства ...). Основным источником целлюлозы является древесина лиственных и хвойных деревьев.

Используются многие виды древесных растений. Это прежде всего ель обыкновенная (*Picea abies*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), сосна кедровая (*Pinus sibirica*), лиственница сибирская (*Larix sibiricus*). Из лиственных древесных растений можно отметить разнообразные виды дуба (*Quercus*), ясеня (*Fraxinus*), липы (*Tilia*) и березы (*Betula*). Все эти виды имеют довольно высокое содержание целлюлозы, порядка 40–44 % (Электронный справочник ...). Кроме целлюлозы в древесине содержится до 25–30 % лигнина, затрудняющего процессы

извлечения целлюлозы и ее деполимеризации. Выделение технической целлюлозы из древесного сырья осуществляется ее варкой с различными химическими реагентами с целью перевода в растворимое состояние нецеллюлозных компонентов (лигнина и гемицеллюлозы). В качестве альтернативного целлюлозосодержащего сырья (УСС) могут использоваться растения с относительно низким содержанием лигнина, в которых основная масса структурных элементов представлена целлюлозой.

Введение в культуру видов растений, дающих высокие урожаи биомассы с высоким содержанием целлюлозы, выращиваемых традиционными методами сельского хозяйства, может оказаться весьма перспективным способом решения проблем недостатка высококачественной целлюлозы многоцелевого использования. Имеется широкий выбор растений – источников целлюлозы, но сами по себе содержание целлюлозы и урожайность биомассы не являются определяющими. В идеале это должна быть

техническая культура, не требующая вывода под нее плодородных земель. Учитывая, что основным источником целлюлозы является древесина, новая культура должна обладать несомненным преимуществом по накоплению биомассы в цикле восстановления лесных массивов, а также по технологическим свойствам извлечения целлюлозы высокого качества. Технология выращивания такой новой агрокультуры не должна существенным образом отличаться от современных агротехнологий и должна хорошо вписываться в классический цикл сельскохозяйственных работ.

Одним из ярких примеров агропромышленного производства биомассы как целлюлозосодержащего сырья является агрокультура вида из семейства злаковых (Poaceae) мискантус китайский, или веерник (*Miscanthus sinensis*). Мискантус – род многолетних травянистых растений. Растение достигает 3 м в высоту. Для формы *giganteus*, используемой в Европе, продуктивность составляет 11,7–25,3 т сухой биомассы с гектара в год. В Дании зафиксирован сбор 44 т сухой биомассы/га/год. Результаты определения химического состава подтверждают содержание целлюлозы в пределах 44 %, лигнина 17 %, гемицеллюлозы 24 % (IENICA crop data base; Dohleman, Long, 2009). Результатами многолетних исследований по переработке мискантуса за рубежом являются создание технологии производства волокна и энергоносителей (*Miscanthus for Energy ...*, 2001). В научной печати продолжают обсуждаться химическая трансформация целлюлозы из мискантуса (Ye, Farriol, 2005) и глубокой ферментативной переработке его биомассы (de Vrije *et al.*, 2002; Murnen *et al.*, 2007).

В результате поиска альтернативных источников целлюлозосодержащего сырья среди видов, подходящих для выращивания в условиях Западной Сибири по существующим агротехнологиям, в Институте цитологии и генетики СО РАН выделена форма мискантуса (веерника) китайского (*Miscanthus sinensis*) (Шумный и др., 2010). Предложенная технология выращивания новой формы мискантуса в условиях Западной Сибири обеспечивает урожай сухой биомассы (целлюлозосодержащее сырье) на уровне 10–15 т/га/год, что соответствует 4–6 т/га чистой целлюлозы.

Материалы и методы

Мискантус китайский (веерник китайский) – отдел Magnoliophyta, класс Liliopsida, порядок Poales, семейство Poaceae, род *Miscanthus*, вид *sinensis* Andersson (www.plantarium.ru), урожаем 2008 г.

Определение массовых долей влаги, зольности, экстрактивных веществ, лигнина в сырье и продуктах его переработки проводилось по методикам Оболенской и др. (1991).

ИК-спектры целлюлозы и лигнина снимали на ИК Фурье-спектрометре «Инфралюм ФТ-801» в таблетке KBr.

Термогравиметрический анализ (ТГА) лигнина и целлюлозы проводили на термоанализаторе Shimadzu-DSC60 в атмосфере воздуха до температуры 700 °С.

Образцы продуктов химической обработки мискантуса исследованы методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) на растровом электронном микроскопе JSM-840 фирмы «Jeol» с рентгеновским микроанализатором Link-860 серии II.

Удельная поверхность и пористость структуры беленой целлюлозы определены на приборе «Micromeritics» ASAP 2000.

Анализ целлюлозы для химической модификации проводился по ГОСТ 595-79.

Результаты и обсуждение

Технологические свойства нового вида ЦСС. Исследование условий постадийной химической переработки биомассы мискантуса. Химический состав свежей биомассы мискантуса урожая 2008 г. приведен в табл. 1.

Гидролизат, полученный при обработке сырья 0,7 % соляной кислотой, представляет собой жидкость с красноватым оттенком и приятным запахом. В составе гидролизата из свежего сырья (100 г в 1,5 л): растворимая зола 3,2 %, редуцирующие сахара 6,7 %, пектиновые вещества 2,0 %, сумма флавоноидов в пересчете на рутин (длина волны максимального поглощения комплекса с хлоридом алюминия 400 нм) – 0,2 %.

Основные характеристики сухого сырья, поступившего в химическую переработку: влажность 7,0 %, зольность (а.с.с.) 5,0 %, мас-

Таблица 1

Химический состав свежей биомассы мискантуса урожая 2008 г.

Наименование показателя	Значение
Массовая доля влаги (влажность), %	35,0
Массовая доля золы (а.с.с.) (зольность), %	5,0
Массовая доля веществ, растворимых в 0,7 %-й соляной кислоте при кипячении (а.с.с.), %	18,5
Массовая доля кислотонерастворимого лигнина (а.с.с.), %	18,0
Массовая доля волокнистого продукта с остаточным лигнином 4,1 % (а.с.с.), %	40,0
Массовая доля абсолютно сухой блененой целлюлозы (а.с.с.), %	36,3

а.с.с. – в пересчете на абсолютно сухое сырье.

совая доля кислотонерастворимого лигнина (а.с.с.) 19,4 %, пектиновые вещества и пентозаны 37,3 %.

Одной из самых главных технологических характеристик сырья для химической переработки является фракционный состав сечки стебля мискантуса – соломины. При измельчении очень важно, чтобы стебель разрезался между двумя узлами, поскольку раствор реагента быстрее проникает через внутреннюю поверхность соломины, чем через наружную. Поэтому мискантус измельчали разными способами: с помощью ножниц, секатора, лабораторного измельчителя и полупромышленного садового измельчителя, затем фракционировали сечку через стандартный набор сит. Результаты фракционирования приведены в табл. 2.

В результате проведенных исследований были определены оптимальные условия для быстрого измельчения сухого мискантуса, обеспечивающие наличие фракции сечки размером 1–4 мм в количестве 70 %; отсутствие пыли и удовлетворительное «вскрытие» стебля растения.

Известно значительное количество методов химической переработки целлюлозосодержащего сырья, в том числе недревесного, которые по типу реагента делятся на щелочные, кислотные и нейтральные (Лендвил, Морвай, 1978). В промышленности внедрены щелочной, так называемый сульфатный, метод варки (раствор смеси едкого натра и сульфида натрия) и кислотный – сульфитный, способ, в котором варочным реагентом является раствор сернистой кислоты, содержащий бисульфит кальция или магния.

Таблица 2

Результаты фракционирования мискантуса, измельченного различными способами (относительная массовая доля, ОМД)

Измельчение с помощью ножниц									
№ сита, мм	12	8	4	2,5	2	1	0,63	Поддон	Потери
ОМД, %	3,1	15,1	66,3	11,9	2,8	0,1	0,1	0,1	0,5
Измельчение с помощью секатора									
ОМД, %	1,1	2,7	66,5	18,1	7,3	2,8	0,6	0,1	0,8
Измельчение с помощью лабораторного измельчителя									
ОМД, %	13,36	9,04	46,84	3,96	7,86	12,16	2,50	2,54	1,74
6-кратное измельчение с помощью измельчителя садового (сетка с ячейкой 10 мм)									
ОМД, %	15,6	13,3	50,5	14,1	4,3	1,5	0,1	0,1	0,5

Применяемые ныне методы являются экологически неблагоприятными, создают трудно решаемые проблемы на очистных сооружениях.

При использовании накопленного опыта по комплексной переработке соломы и плодовых оболочек злаков (Сакович, 2008; Budaeva *et al.*, 2009) и с целью максимального охвата методов химической переработки мискантуса нами проведена его реагентная обработка при атмосферном давлении в стандартном емкостном оборудовании и под давлением 2–3 атм в автоклаве качающегося типа. Схема химической переработки мискантуса приведена на рис. 1.

Различные способы переработки мискантуса с получением полупродуктов, проведенной при атмосферном давлении и в автоклаве, включают в себя: 1) делигнификацию раствором гидроокиси натрия с получением волокнистого продукта ВП (ЩД); 2) делигнификацию раствором гидроокиси натрия и обработку раствором азотной кислоты (АК), в результате получают волокнистый продукт (ЩД+АК); 3) обработку раствором азотной кислоты с получением лигноцеллюлозного материала (ЛЦМ); 4) натронную варку при температуре 140 °С с получением волокнистого продукта ВП

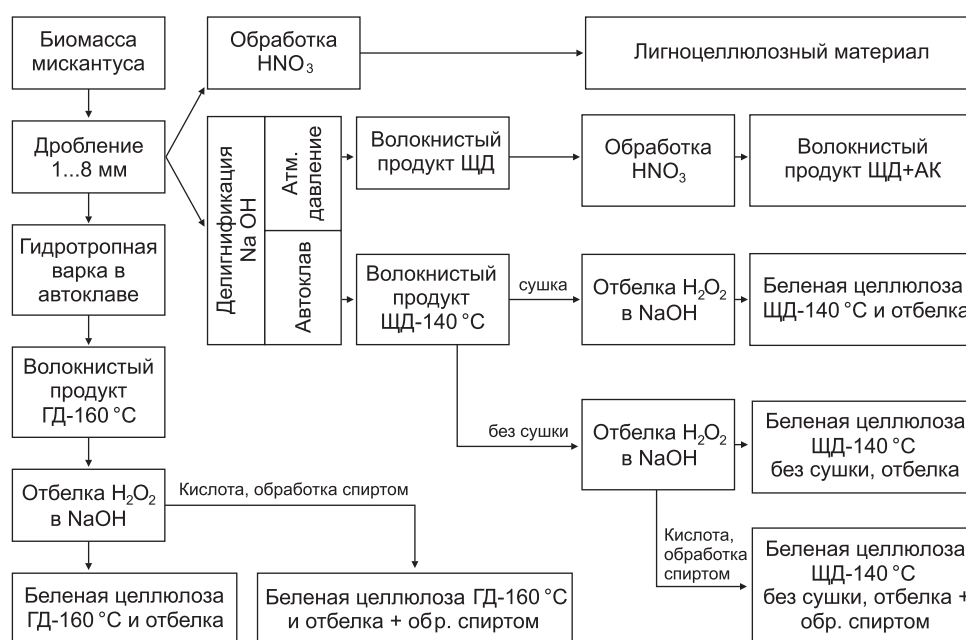


Рис. 1. Схема химической переработки мискантуса.

(ЩД-140 °С); 5) гидротропную варку в 30 %-м растворе бензоата натрия при температуре 140–160 °С с получением волокнистого продукта ВП (ГД).

Гидротропная варка (нейтральный способ получения целлюлозы) впервые проведена для переработки мискантуса. Гидротропное вещество бензоат натрия значительно увеличивает растворимость лигнина в варочном растворе, при этом один и тот же раствор можно использовать для четырех и более варок. Выход и характеристика полученных продуктов по способам 1–4 приведены в табл. 3.

Сравнение результатов анализа волокнистых продуктов, полученных одностадийными делигнификациями при атмосферном давлении и в автоклаве, показывает преимущество обработки сырья под давлением: при близких выходах продукта содержание остаточного лигнина снижается с 8,7 % до 4,1 %, хотя зольность ВП (ЩД-140 °С) выше 5,1 %.

Переработка мискантуса в автоклаве в силу конструктивных особенностей и режима работы приводит к дополнительному измельчению сырья. Поэтому степень измельчения сырья для варки не играет первостепенной роли и

Таблица 3

Выход и характеристика волокнистых продуктов ВП (ЩД) и ВП (ЩД+АК), лигноцеллюлозного материала (ЛЦМ), полученных из мискантуса при атмосферном давлении

Наименование	Выход, %	Влажность, %	Зольность, %	Остаточный лигнин*, %
ВП (ЩД)	40,1	5,0	2,4	8,7
ВП (ЩД+АК)	40,3	6,2	0,9	4,2
ЛЦМ	54,7	5,0	4,9	15,5
ВП (ЩД-140 °С)	40,0	5,6	5,1	4,1

* Массовая доля кислотонерастворимого лигнина (а.с.с.).

определяется лишь удобством загрузки сырья в автоклав. Кроме того, делигнификация в автоклаве значительно снижает продолжительность процесса с 6–8 ч до 1 ч, но вносит дополнительные трудности при фильтрации и промывке целевого продукта. Использование центрифуги (или фильтр прессы) поможет решить проблему фильтрации волокнистого продукта (Будаева, Сакович, 2009).

Выбор реагентов делигнификации (2–4 %-й раствор гидроксида натрия и 30 %-й раствор бензоата натрия) обусловлен возможностью получения второго биополимера – лигнина. В литературе отсутствуют сведения о физико-химических свойствах лигнина мискантуса. Щелочной лигнин получают в процессе щелочной делигнификации при атмосферном давлении и осаждают при нейтрализации маточного раствора кислотами. Гидротропный лигнин выделяют без реагентов – разбавлением варочного раствора водой. Щелочной и гидротропный лигнины мискантуса представляют собой порошок от светло-коричневого до коричневого цвета. Лигнины, полученные из мискантуса, идентифицированы методом ИК-спектроскопии и термогравиметрическим анализом (ТГА) (Будаева и др., 2009а).

Следует обратить внимание на более низкий выход лигнина в сравнении с приведенными ранее нашими результатами получения лигнина из соломы и плодовых оболочек злаков (Сакович и др., 2008). При наличии в сырье лигнина в пределах 20–24 % методом щелочной делигнификации в мягких условиях выделяли 9–13 %, т. е. не менее 50 %. В случае получения

щелочного лигнина удалось выделить лишь 37 % от содержания лигнина в мискантусе. Это можно объяснить тем, что лигнин мискантуса более водорастворим, т.е. является более низкомолекулярным полимером, именно поэтому при выделении и промывке осадка большая часть лигнина остается в растворе.

С целью получения чистой целлюлозы волокнистые продукты подвергали отбелке пероксидом водорода в 1 %-м растворе NaOH при температуре от 40 до 60 °С. Параметры отбелки, выход и характеристика беленой целлюлозы из волокнистого продукта натронной и гидротропной варки приведены в табл. 4.

С целью получения беленой целлюлозы с наименьшим остаточным лигнином (1,3 %) была проведена отбелка волокнистого продукта (ЩД-140 °С) с дополнительной стадией обработки 96 %-м этиловым спиртом после стадии кислотки. Исследования образцов целлюлозы до и после обработки спиртом методами ТГА и СЭМ подтвердили факты увеличения доли волокон целлюлозы с температурой разложения 333–360 °С и удаления аморфного вещества, склеивающего волокна целлюлозы, которое было затем выделено и проанализировано.

Анализ пористости структуры беленых целлюлоз до и после обработки спиртом двух концентраций – 96 %-й и 83 %-й (регенерированным) выявил увеличение в 4 раза удельной поверхности образцов (с 1,8 до 8,0 м²/г) и объема пор (с 0,005 до 0,02 см³/г) при обработке 96 %-м спиртом. Отсутствие увеличения пористости у образца целлюлозы, обработанного регенерированным 83 %-м этиловым спиртом

Таблица 4

Параметры отбелки, выход и характеристика беленой целлюлозы из волокнистого продукта натронной (ВП ШД-140 °С) и гидротропной варок ВП (ГД)

Показатели	Способ получения беленой целлюлозы	
	(ВП ШД-140 °С)	ВП (ГД)
Время отбелки, мин.	95	120
Расход H ₂ O ₂ , мл	20	45
Выход, %	41,4	37,4
Влажность, %	3,1	4,0
Зола, %	4,4	1,6
Массовая доля кислотонерастворимого лигнина (а.с.с.), %	1,3	4,7

(удельная поверхность 2,1 м²/г и объем пор 0,006 см³/г), позволяет сделать выводы о том, что «взрыхление» целлюлозы обосновано не только удалением склеивающей примеси, но и удалением воды.

Аналогичные результаты получены при отбелке волокнистого продукта после гидротропной варки. В частности, введение операции обработки 96 %-м этиловым спиртом позволило увеличить удельную поверхность целлюлозы в пять раз с 2,3 до 11,4 м²/г и объема пор (с 0,007 до 0,03 см³/г).

В результате проведенных исследований были наработаны лабораторные образцы волокнистых продуктов и беленых целлюлоз из мискантуса по перечисленным выше методам переработки недревесного ЦСС для последующей химической модификации (Будаева и др., 2009б).

В декабре 2009 г. на опытно-промышленной установке в ИПХЭТ СО РАН была проведена наработка технической целлюлозы из мискантуса азотнокислым способом с выходом 38 %. Содержание α-целлюлозы – 90,3 % степень полимеризации (по ГОСТ 9105-74) – 607 ед. Отбелка технической целлюлозы перекисью водорода в щелочной среде позволила получить целлюлозу с выходом 34 % (на исходный мискантус) со следующими характеристиками: зольность 0,5 %, остаточный лигнин 2,6 %, степень полимеризации (по ГОСТ 9105-74) – 536 ед.

Химическая модификация целлюлозы мискантуса

В качестве модельной химической модификации целлюлозы мискантуса проведено кар-

Таблица 5

Физико-химические свойства волокнистого продукта ВП (ШД+АК) и беленой целлюлозы БЦ из ВП (ШД-140 °С), направленных на карбоксиметилирование

Показатель	ВП (ШД+АК)	БЦ из ВП (ШД-140 °С)
Массовая доля альфа-целлюлозы, %	87,7	86,9
Смачиваемость, г	9,0	48,4
Массовая доля воды, %	6,3	4,5
Массовая доля золы, %	1,25	0,39
Массовая доля кислотонерастворимого лигнина (а.с.с.), %	4,86	0,86
Динамическая вязкость, сПз (сантипуаз)	17	54
Степень полимеризации, ед. (по ГОСТ 9105-74)	684	863

Таблица 6

Физико-химические характеристики натрий-КМЦ, полученных из волокнистого продукта и беленой целлюлозы мискантуса

Наименование показателей натрий-КМЦ	Натрий-КМЦ из ВП(ЩД+АК)	Натрий-КМЦ из БЦ
Степень замещения по карбоксиметильным группам, γ	70	66
Массовая доля основного вещества в абсолютно сухом техническом продукте, %	43	41
Степень полимеризации, ед.	464	530
Растворимость в воде в пересчете на абсолютно сухой технический продукт, %	96,4	95,2
Массовая доля воды, %	8,0	4,3
Активность водородных ионов (рН) водного раствора натрий-КМЦ с массовой долей 1,5 % при температуре 20 °С	7,9	8,1
Внешний вид	Материал желтого цвета, содержащий волокна	Материал кремового цвета, содержащий волокна

боксиметилирование лабораторных образцов волокнистого продукта и беленой целлюлозы, физико-химические свойства которых приведены в табл. 5.

Получение натрий-карбоксиметилцеллюлозы (натрий-КМЦ) было проведено твердофазным способом в смесителе типа «Вернер-Пфляйдерер» постадийной обработкой раствором гидроокиси натрия и порошком монохлоруксусной кислоты с выдержкой в технологических режимах, определенных ранее для хлопковой целлюлозы.

Физико-химические характеристики синтезированных продуктов приведены в табл. 6.

Сравнение характеристик натрий-КМЦ из мискантуса с нормами по действующей в России нормативно-технической документации на карбоксиметилцеллюлозу позволяет классифицировать новые продукты в соответствии с маркой 75/400, в обозначении марки числитель означает среднюю степень замещения по карбоксиметильным группам, знаменатель – степень полимеризации. Синтезированные продукты на основе целлюлозы из мискантуса могут найти применение в горно-химической промышленности.

Поиск новых возобновляемых источников целлюлозы среди растений сибирской флоры

Перспективность организации агропромышленного производства целлюлозосодержащего сырья на основе технологии выращивания технической культуры мискантуса китайского как дополнительного источника высококачественной целлюлозы несомненна, но набор подобных технических культур должен расширяться. Необходимы поиск и изучение нетрадиционных для земледелия видов с целью разработки технологий их выращивания и переработки. Данные химического анализа по содержанию целлюлозы некоторых видов растений Сибири, имеющихся в коллекции Института цитологии и генетики СО РАН, показывают, что таких видов достаточно много. В основном это злаки, размножающиеся семенами, многие из них введены в культуру. В табл. 7 представлены характеристики выделенных нами наиболее перспективных видов.

Данные этой таблицы показывают, что некоторые виды сибирской флоры, такие, как кострец безостый (*Bromopsis inermis* Leys.), канареечник

Таблица 7

Данные урожайности зеленой массы и химического анализа по содержанию целлюлозы некоторых видов растений Сибири

Вид	Урожайность зеленой массы, т/га	Экстрактивность (а.с.с.), %	Содержание целлюлозы (а.с.с.), %
Амарант печальный – <i>Amaranthus hypochondriacus</i> L.	55–60	17,7	29,2
Амарант (с. Янтарь*) – <i>Amaranthus hypochondriacus</i> L.	55–60	7,4	34,4
Астрагал нутовый – <i>Astragalus cicer</i> L.	29–30	14,9	35,2
Ежа сборная – <i>Dactylis glomerata</i> L.	33–38	3,3	55,4
Золотарник обыкновенный – <i>Solidago virgaurea</i> L.	33–39	5,1	42,2
Канареечник канарский – <i>Phalaris canariensis</i> L.	16–20	15,5	43,9
Канареечник канарский – <i>Phalaris canariensis</i> L. (Испания*)	22–23	9,4	47,2
Канареечник канарский – <i>Phalaris canariensis</i> L. (Турция*)	20–23	11,6	47,8
Канареечник тростниковидный – <i>Phalaroides arundinaceae</i> Rausch.	30–35	23,6	44,2
Кострец безостый – <i>Bromopsis inermis</i> Leys.	20–22	4,5	43,1
Крапива двудомная – <i>Urtica dioica</i> L.	25–28	5,9	49,4
Леймус гигантский – <i>Leyms giganteus</i> Vahl.	40–45	2,2	35,8
Леймус кистевидный – <i>Leymus racemosus</i> Tzvel.	50–55	11,7	43,0
Лен-долгунец – <i>Linum usitatissimum</i> L.	15–20	11,7	50,6
Лопух войлочный – <i>Aretium lappa</i> L.	65–70	13,7	46,6
Люпин многолетний – <i>Lupinus polyphylus</i> Lindl.	20–30	10,8	41,0
Люцерна посевная – <i>Medicago sativa</i> L.	10–15	7,4	44,7
Мальва мелюка – <i>Malva meluca</i> Graebn	30–40	22,3	33,0
Мискантус китайский – <i>Mischantus sinensis</i> Anders.	75–80	13,9	44,0
Окопник шероховатый – <i>Symphytum asperum</i> Lepech.	50–60	15,1	35,9
Овсяница тростниковидная – <i>Festuca arundinacea</i> Schreb.	40–45	5,5	39,0
Полынь обыкновенная – <i>Artemisia absinthium</i> L.	30–40	17,5	40,3
Пустырник пятилопастной – <i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	35–38	8,3	43,9
Райграс высокий – <i>Lolium multiflorum</i> Lam.	15–20	16,1	35,0
Ревень волнистый – <i>Rheum undulatum</i> L.	50–60	6,4	38,5
Сиды гермафродитная – <i>Sida hermaphroditic</i> Rusby.	39–45	14,1	40,0
Синяк обыкновенный – <i>Echium vulgare</i> L.	45–50	19,5	44,8
Топинамбур – <i>Helianthus tuberosus</i> L.	40–50	7,5	43,3
Тростник обыкновенный – <i>Phragmites communis</i> Trin.	55–60	21,2	48,7
Эспарцет песчаный – <i>Onobrychis arenaria</i> DC.	35–40	14,0	48,6

* Географическое расположение исходной популяции.

тростниковидный (*Phalaroides arundinaceae* Rausch.), канареечник канарский (*Phalaris canariensis* L.) и леймус кистевидный (*Leymus racemosus* Tzvel.), приближаются по тестируемому признаку к ранее известным источникам целлюлозы, таким, как лангас прекрасный (*Languas speciosa* Small.) – 49,9 %; арундо тростниковый (*Arundo donax*) – 50 %; мелоканна бамбуковая (*Melocanna bambusoides*) – 63 % целлюлозы, но не произрастающим в условиях Сибири в силу своих биологических особенностей.

Выводы

1. Впервые из мискантуса получены различными способами и охарактеризованы волокнистые продукты: беленая целлюлоза и лигнин.

2. Проведена наработка технической целлюлозы на опытно-промышленной установке ИПХЭТ СО РАН.

3. Впервые исследованы условия гидротропной варки мискантуса, позволяющей получить не только волокнистый продукт, но и гидротропный лигнин приемлемого качества.

4. Проведена модельная химическая модификация волокнистого продукта и целлюлозы мискантуса, получены твердофазным способом натрий-карбоксиметилцеллюлозы, определены свойства и возможная область применения.

5. Результаты проведенных исследований свидетельствуют о перспективности мискантуса, нового для России вида ЦСС, и могут быть использованы для разработки научно-технических основ технологии постадийной химической переработки этого сырья в ряд других целевых продуктов.

Благодарности

Работа выполнена в рамках междисциплинарного интеграционного проекта СО РАН № 73 при поддержке междисциплинарного интеграционного проекта СО РАН № 31.

Литература

- Будаева В.В., Митрофанов Р.Ю., Золотухин В.Н., Сакович Г.В. Переработка мискантуса китайского // Ползуновский вестник. 2009а. № 3. С. 328–335.
Будаева В.В., Митрофанов Р.Ю., Золотухин В.Н., Сакович Г.В. Новые сырьевые источники целлюлозы для технической химии // Современные проблемы

технической химии: Матер. докл. Всерос. науч.-тех. и метод. конф., Казань, 7–9 октября 2009 г. Казань: Изд-во Казан. гос. технол. ун-та, 2009б. С. 275–281.

Будаева В.В., Сакович Г.В. Химическая переработка мискантуса // Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья: Матер. IV Всерос. конф., Барнаул, 21–23 апреля 2009 г. В 2 кн. / Под ред. Н.Г. Базарновой, В.И. Маркина. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2009. Кн. 1. С. 35–37.

ГОСТ 595 Целлюлоза хлопковая. Технические условия. Издание официальное. М.: Изд-во стандартов. 14 с.

Лендвил П., Морваи Ш. Химия и технологии целлюлозного производства: Пер. с нем. Ф.Б. Дубовицкий / Под ред. А.Ф. Тищенко. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 544 с.

Оболенская А.В., Ельницкая З.П., Леонович А.А. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы. М., 1991. 320 с.

Сайт Федерального агентства лесного хозяйства, <http://www.rosleshoz.gov.ru/> Электронный справочник по химии, www.chemport.ru/

Сакович Г.В., Ильясов С.Г., Василишин М.С. и др. Результаты комплексной переработки биомассы // Ползуновский вестник. 2008. № 3. С. 259–266.

Шумный В.К., Вепрев С.Г., Нечипоренко Н.Н. и др. Новая форма мискантуса китайского (веерника китайского, *Miscanthus sinensis* Anders.) как перспективный источник целлюлозосодержащего сырья // Информ. вестник ВОГиС. 2010. Т. 14. № 1. С. 122–126.

Budaeva V., Zolotuhin V., Mitrofanov R. et al. Obtaining technical cellulose from straw and cereals seed shells // J. of Mountain Agriculture in the Balkans – Bulgaria // Res. Inst. Mountain Stockbreeding and Agric., Troyan, 2009. V. 12. № 5. P. 1027–1039.

de Vrije T., de Haas G.G., Tan G.B. et al. Pretreatment of Miscanthus for hydrogen by Thermotoga elfti IJHE. 2002. 27. P. 1381–1390.

Dohleman F.G., Long S.P. More productive than maize in the midwest: how does Miscanthus do it? // Plant Physiol. 2009. V. 150(4). P. 2104–2115.

IENICA crops database, www.ienica.net/cropsdatabase.htm

Miscanthus for Energy and Fibre / Eds M.B. Jones, M. Walsh. London: James and James, 2001. 192 p.

Murnen H.K., Balan V., Chundawat S.P.S. et al. Optimization of ammonia fiber expansion (AFEX) pretreatment and enzymatic hydrolysis of Miscanthus × giganteus to fermentable sugars // Biotechnol. Prog. 2007. 23. P. 846–850.

Ye D., Farriol X. Preparation and characterisation of methylcelluloses from *Miscanthus sinensis* // Carbohydrate Polymers. 2005. V. 62. P. 258–266.

SEARCH FOR RENEWABLE SOURCES OF MULTI-PURPOSE CELLULOSE

**V.K. Shumny¹, N.A. Kolchanov¹, G.V. Sakovich², V.N. Parmon³, S.G. Veprev¹,
N.N. Nechiporenko¹, T.N. Goryachkovskaya¹, A.V. Bryanskaya¹, V. V. Budaeva²,
A.V. Zheleznov¹, N.B. Zheleznova¹, V.N. Zolotukhin², R.Yu. Mitrofanov², A.S. Rozanov¹,
K. N. Sorokina¹, N.M. Slynko¹, V.A. Yakovlev³, S.E. Peltek¹**

¹ Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: peltek@bionet.ru;

² Institute for Problems of Chemical and Energetic Technologies, SB RAS, Biysk, Russia;

³ G.K. Boreskov Institute of Catalysis, SB RAS, Novosibirsk, Russia

Summary

Conditions of miscanthus delignification in the course of cellulose production were studied. The yield and parameters of the product, as well as the properties of bleached pulp and carboxymethylcellulose, were determined. Search for new cellulose sources reproducible by seeds and adapted to various environmental settings was conducted.

Key words: sources of cellulose, miscanthus, delignification, soda pulping and hydrotropic pulping, pulp bleaching technology, carboxymethylation.

**ПРОФЕССОР ГЕОРГИЙ АЛЕКСЕЕВИЧ КУЗНЕЦОВ,
ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ В РОССИИ
(К 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)**



Георгий Алексеевич Кузнецов родился 8 декабря 1920 г. в многодетной крестьянской семье в деревне Кулаково Раменского района Московской области. Он был в семье четвертым ребенком, из которых двое умерли малолетними. После него родилось еще 4 сестры.

В 1931 г. вся семья Кузнецовых была репрессирована и выслана в Сибирь в Кузнецстрой – нынешний г. Новокузнецк. Из ссылки маленького Егора нелегально вывезли, и он два года до возвращения мамы с остальными детьми жил у сестры отца Александры Тимофеевны Балакиревой в подмосковной деревушке Верея. Через 2 года возвратилась мама с тремя детьми (двое умерли ссылке), а отец вернулся только через 5 лет. Жили бедно, мальчик учился в местной начальной школе и помогал маме, работавшей надомницей, шить на машинке. В 1938 г. закончил среднюю школу в поселке Быково Раменского района Московской области.

**Московский зоотехнический институт.
Война. Начало научной деятельности**

После окончания средней школы в 1938 г. Георгий Алексеевич поступил в Московский зоотехнический институт (г. Балашиха). Нужно сказать, что в Московском зоотехническом институте в то время был представлен весь цвет отечественной зоотехнической науки. Ведь там с 1921 г. преподавал сам Павел Николаевич Кулешов (1854–1936) – один из виднейших российских разработчиков теории селекции животных, признававший генетику как основополагающую науку в пороодообразовании. Усилиями другого известного генетика и селекционера Бориса Николаевича Васина (1897–1965) в Московском зоотехническом институте была сформирована школа применения математических методов в зоотехнии. Именно биометрическая школа Васина будет проследиваться в будущих работах

Георгия Алексеевича в изучении генетической изменчивости в промышленных популяциях различных видов пушных зверей (Кузнецов, Бубнов, 1971б).

30 ноября 1939 г. началась советско-финляндская война. Стране на подготовку к войне с гитлеровской Германией история отпустила 1 год, 3 месяца и 10 дней.

К началу войны Наркомвнешторг собрал в свое централизованное управление все специализированные звероводческие хозяйства и научные коллективы – Центральную научно-исследовательскую лабораторию звероводства (ЦНИЛ) при Министерстве внешней торговли СССР, Московский пушно-меховой институт (МПМИ) и Всесоюзную научно-исследовательскую лабораторию звероводства и пантового оленеводства (ВНИЛЗО). В 1939 г. в ЦНИЛ в отделе генетики и селекции пушных зверей, которым тогда заведовал Б.Н. Васин, начались целенаправленные исследования по частной генетике пушных зверей. Наркомвнешторг также взял под контроль снабжение дефицитными кормами и материалами, сохранение кадров специалистов по звероводству. Эти мобилизационные меры позволили получать в наших лисоводческих спецхозах показатели не хуже, чем на североамериканских зверофермах, и

выполнять государственный план поставки на экспорт шкурок серебристо-черных лисиц клеточного разведения. Именно этот вид экспортной пушнины перед войной котировался очень высоко – одна шкурка лисы – пулемет! Как символ той поры в зверосовхозе «Салтыковский» на вечном хранении до сих пор находится переходящее Красное знамя, учрежденное в годы войны Наркомвнешторгом и ВЦСПС для награждения передовых хозяйств по поставке на экспорт высококачественной пушнины (Милованов, 2001а).

22 июня 1941 г. в СССР ворвалась военная «машина» с небывалым в истории количеством техники и боеприпасов. Большинство специалистов, работавших в системе Наркомвнешторга, ушли на фронт. Лучшее поголовье лисиц, песцов и соболей осенью 1941 г. по решению «Правительственного Совета по эвакуации производств в восточные районы страны» было эвакуировано в Сибирь. С «золотым» эшелоном эвакуировались и наиболее опытные, профессионально подготовленные звероводы.

В самом начале войны во время налетов вражеской авиации студент Г.А. Кузнецов вместе с сокурсниками дежурил на крышах, а с 4 июля (после выступления И.В. Сталина) вместе с преподавателями был зачислен в ополчение в 5-й стрелковый полк 2-й Сталинской (по названию района) добровольной дивизии. Был назначен командиром пулеметного отделения. В Ярцево (под Смоленском) приняли первый бой с вражеским десантом. Тогда, осенью 1941 г., гитлеровцы неудержимо рвались к советской столице. Под Москвой спешно возводились оборонительные укрепления, начиналась подготовка к ее обороне. Но по распоряжению Ревтовского райвоенкомата (Московская область) все студенты-добровольцы еще в августе были отозваны с фронта – их обязали закончить вузовское образование.

С ноября 1941 по июнь 1942 гг. Г.А. Кузнецов проходит дипломную практику в Алтайском крае в зверосовхозе «Бийский» (впоследствии зверосовхоз «Лесной»). Сразу же после государственных экзаменов они, выпускники Московского зоотехнического института, в 1942 г. были направлены на курсы в Военно-химическую академию, после которой в 1943 г. были откомандированы в подразделения противохим-



Фронтные годы.

мической защиты к месту прохождения военной службы. Военная служба Георгия Алексеевича отмечена медалями: «За победу над Германией в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.», «20 лет победы в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.», «30 лет победы в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.».

После демобилизации с 25 октября 1946 г. Г.А. Кузнецов приступает к научной работе в качестве младшего научного сотрудника в отделе звероводства Научно-исследовательского института пушного звероводства и кролиководства (НИИПЗК). Война нанесла звероводству большой урон, и лишь только благодаря вниманию Наркомвнешторга (его возглавлял А.И. Микоян) в годы войны удалось сохранить базовый генофонд зверей, а в 1945–1947 гг. пополнить его за счет репараций. Из бывших фронтовиков и «детей войны» удалось подготовить кадры специалистов, обеспечивающих деятельность десятков новых хозяйств и органов управления. Развитию отрасли способствовало еще и то, что в годы войны сохранилась отраслевая наука. Нужно было поднимать генетико-селекционные исследования в звероводческой отрасли, ведь она давала такую необходимую послевоенной стране конвертируемую валюту.

В 1950 г. Георгий Алексеевич избирается по конкурсу на должность старшего научного сотрудника с дополнительными обязанностями по управлению экспериментальной кролиководческой фермой и экспериментальной зверофермой.

Назначение заведующим отделом разведения зверей и кроликов, формирование научных направлений

Развитию звероводческой отрасли в стране в ту пору способствовало то, что она давала так нужную конвертируемую валюту – пушнину («нефтедоллары» и «газовые» доллары появятся гораздо позже). С 1955 г. за счет импорта начинается бурное развитие цветного норководства. Число крупных специализированных хозяйств с 40 быстро достигло 250 при общем количестве хозяйств более 600. Но именно в 1955 г. по прямому указанию Хрущева был ликвидирован Московский пушно-меховой институт, а один из его организаторов заведующий кафедрой биологии,

систематики и биотехнии, основатель клеточного соболеводства П.А. Мантейфель был вынужден уйти на должность заведующего кафедрой звероводства Московской ветеринарной академии. В следующем, 1956, году состоялся 20-й съезд партии, который известен не только докладом Н.С. Хрущева по развенчанию культа личности. На этом съезде в одном из докладов, посвященных роли научных исследований в сельском хозяйстве страны, прямым текстом было сказано, что в Москве находится некая лаборатория звероводства и пантового оленеводства, в то время как само оленеводство находится далеко на Алтае, т. е. «наблюдается разительный разрыв науки с практикой». (Пантовая лаборатория входила тогда в состав ВНИЛЗО и находилась в поселке Раисино Балашихинского района, как раз на самой границе тогдашней Москвы). В ходе начавшихся реорганизационных мер звероводческое подразделение удалось присоединить к НИИПЗК, который находился на подмосковной станции Удельная в Раменском районе и, к счастью, не был задет съездом. Звероводы ВНИЛЗО перебрались в Удельную. А вот отдел пантового оленеводства к Институту присоединить не смогли, и в 1956 г. его перевели на Алтай, на базу бывшего собственного опорного пункта в поселке Шебалино. Специфической особенностью пантовой лаборатории была ее постоянная передача из Внешторга в Министерство совхозов и обратно. Это объяснялось тем, что для Внешторга панты оленей-маралов (наряду с пушниной) были, с одной стороны, экспортным валютным сырьем, а с другой, пантовое оленеводство требовало большого землепользования со всеми вытекающими сложностями. Это обстоятельство несколько охлаждало желание Внешторга иметь пантовое оленеводство в своем подчинении. В 1958 г., через год после объединения НИИПЗК с ВНИЛЗО, Г.А. Кузнецов был назначен заведующим вновь организованного отдела разведения зверей и кроликов (<http://www.mybio.ru/zapiski/text/chapter14/page2.htm>).

Научное наследие Г.А. Кузнецова огромно и в объеме юбилейной статьи не может быть представлено исчерпывающе. Георгием Алексеевичем написано 8 книг по вопросам генетики, разведения и содержания зверей, опубликовано к настоящему времени более 220 научных статей. Он автор целого ряда селекционных

достижений, подтвержденных 12 авторскими свидетельствами. Под его руководством и при непосредственном участии совместно со специалистами звероводческих хозяйств создано 5 пород и 12 внутривидовых типов зверей.

Г.А. Кузнецов – один из основателей российской школы генетики и селекции пушных зверей, 17 его учеников защитили кандидатские и одну докторскую диссертации. Многие из них стали впоследствии крупными специалистами в области звероводства.

Мы дадим лишь контуры основных научных направлений, разрабатываемых Георгием Алексеевичем.

Исследование роли фотопериодизма и выход на проблему взаимоотношения «генотип–среда»

К 1940 г. в мировой литературе уже набралось достаточно сведений о роли фотопериодических условий на воспроизводительную функцию пушных зверей (Blssonnette, 1935; Беляев, Портнова, 1950). Накопленный обширный экспериментальный материал по влиянию сезонного изменения суточного соотношения света и темноты на воспроизводительную функцию серебристо-черных лисиц (Кузнецов, 1952а, б) был обобщен Г.А. Кузнецовым в виде кандидатской диссертации «Влияние длительности светового дня на физиологию размножения лисиц», успешно защищенной в 1954 г. Высказывается дальнейшее развитие идеи – возможно ли фотопериодическим воздействием получить два приплода в течение одного календарного года.

В эксперименте 1963 г. два приплода от серебристо-черных лисиц были получены (Кузнецов, 1963). В следующем, 1974, году с целью верификации универсальности данного эффекта на других видах плотоядных пушных зверей подобная работа была проведена в зверосовхозе «Гурьевский» Калининградской области на небольшой группе вуалевых песцов (32 самки и 10 самцов). Было зафиксировано, что самки лисиц и песцов практически одинаково реагировали как на сокращенный, так и на удлинненный световой день. Так, у лисиц первая самка была покрыта через 44 дня после перевода на удлинненный световой день, у песцов – через 49 дней. Причем средняя

дата покрытий у лисиц пришлась на 6 ноября, у песцов – на 4 ноября (Кузнецов и др., 1977).

Об изменении структуры и окраски опушения у серебристо-черных лисиц в онтогенезе

Качество волосяного покрова – комплексный признак и характеризуется такими показателями, как: густота, длина и толщина волос, соотношение различных категорий волос по густоте и уравниности их по длине, наличие дефектов опушения. Окраска волосяного покрова у серебристо-черных лисиц, а также ее тон во многом зависят от таких показателей, определяющих структурные особенности волосяного покрова, как длина остевых и пуховых волос и их соотношение по длине.

В конце 1960-х гг. звероводческой наукой были получены данные о том, что у части серебристо-черных лисиц с возрастом (особенно на втором году жизни) могут происходить изменения в длине волос, соотношении длины пигментированной и светлой зоны стержней волоса, а также в удельном весе сплошь пигментированных волос, обуславливающие в конечном итоге изменение выраженности вуали.

Проведенные исследования выявили три группы признаков: 1) длина серебристых волос и удельный вес сплошь пигментированных волос как у самок, так и у самцов практически не менялись на протяжении четырех лет жизни; 2) ширина серебристого кольца, длина пигментированного кончика серебристых волос закономерно колебались по годам; 3) удельный вес платиновых волос в опушении зверей, их общая длина, а также длина их пигментированных кончиков снижаются. В то же время длина пуховых волос и удельный вес серебристой ости наоборот возрастают.

Однако изменчивость этих признаков не настолько велика, чтобы повлиять на общее впечатление о вуали.

Изучение корреляции между выраженностью вуали и другими признаками у серебристо-черных лисиц

В 1968–1969 гг. попытка найти зависимость между выраженностью вуали и качеством

опушения таковую не выявила. Коэффициент корреляции как у самок, так и у самцов был близок к нулю, и корреляционное отношение типа вуали по качеству опушения составило у самок 0,17, у самцов – 0,03, а обратная связь соответственно 0,19 и 0,04.

Работа по созданию отечественных селекционных типов песцов

В 1950–1960-е гг. на российские зверофермы был осуществлен завоз *вуалевых* норвежских песцов (*Nordic blue fox*) с ферм Х. Флоотена, А. Хаугена и других владельцев (всего 319 гол.). Звери в большинстве по длине волоса были средневолосыми. Их использовали для скрещивания с российскими *серебристыми* песцами для улучшения структуры опушения и чистоты окраски. После освоения разведения норвежских песцов в чистоте в 1969 г. по предложению Г.А. Кузнецова и заведующей кафедрой звероводства Московской ветеринарной академии Е.Д. Ильиной научно-техническим советом МСХ было принято решение разделить российскую популяцию этих зверей на два типа – *серебристые* и *вуалевые* – и прекратить скрещивание между ними.

В итоге, когда владелец норвежской зверофермы Х. Флоотен посетил в 1970 г. зверосовхоз «Пушкинский», он дал высокую оценку работе специалистов, признав абсолютное несходство отселекционированных ими зверей с теми особями, которые им были проданы в свое время зверосовхозу (Милованов, 2001б).

Генетические исследования в области цветного норководства

После окончания второй мировой войны в мировом звероводстве эпоха клеточного разведения *серебристо-черных* лисиц заканчивается: с 1943 г. в Северной Америке, а позже и в Скандинавии начался новый звероводческий бум – разведение цветных норок.

В конце 1955 г. в зверосовхозы по импорту поступают первые 420 цветных норок. В 1956 г. в Норвегии, Швеции, Дании закупаются еще 1200 голов цветных зверей. В 1961 г. поголовье цветных норок на зверофермах страны составило уже более 20 % (68 тыс.), и в 1965 г.

Г.А. Кузнецов в соавторстве с Е.Д. Ильиной издает практическое пособие для звероводческих хозяйств – «Генетические основы разведения цветных норок».

В 1963 г. в зверосовхоз «Сомовский» Воронежской области поступили по импорту норки окраски *орхидпастель*. В связи с необходимостью консолидации стада зверей этой окраски необходимо было провести изучение феногенетики этой новой для наших звероводов окрасочной формы. Несмотря на имевшееся в литературе описание новой окраски F. Marsh с соавт. (1956а, б), генотип окраски *орхидпастель* не был известен. Исследовательской группой Г.А. Кузнецова с 1970 по 1972 гг. было установлено, что окраска норок *орхидпастель* обусловлена двумя парами рецессивных генов – k^o/k^o b/b , где ген *орхид* (k^o) в комбинации с геном *пастель* (b) придает волосяному покрову характерный оттенок стали. Гибридологический анализ показал, что гены окраски *орхид* (k^o) и *американское паломино* (k) являются членами одной серии множественных аллелей: $K > k^o > k$. Причем норки под товарным названием «орхидпастель» могут быть как гомозиготными (b/b k^o/k^o), так и гетерозиготными (b/b k^o/k) по гену *орхид* (Кузнецов и др., 1972).

Импорт зверей новых окрасок и прогрессивные методы их размножения позволили уже к 1970 г. довести производство в стране цветных шкурок норок до 43,5 % при валовом производстве в 3,9 млн шт.

К тому времени на пушно-меховом рынке наряду с цветными мутантными формами повышенным спросом пользовались и до сих пор пользуются также шкурки *черных* норок, созданных селекционным путем. Согласно существовавшему в ту пору ГОСТу 7908–69, шкурки, полученные от *черных* норок, оценивались дороже *стандартных темно-коричневых* на 32 % (Кузнецов, Бубнов, 1971а).

Но случайность мутационного процесса такова, что в начале 1960-х г. в провинции Новая Шотландия (Канада) на семейной звероферме братьев Маллен вдруг (как-будто специально для спроса на пушно-меховом рынке!) возникла мутация окраски, которая без всякой селекции на затемнение одним «скачком» делала *темно-коричневую стандартную* норку черной как смоль. У носителей этой мутации

было черным даже носовое зеркало, более того, у них был черным даже эпителий неба. Возникшая *de novo* мутация получила название джет (по английски: *jet* – черный янтарь; она же *jet-black* – черный как смоль). Феногенетику норок, носителей мутации *jet*, описал в 1965 г. I. Johanson, а в 1966 г. генетик из Висконсинского университета R. Shackelford (Shackelford, 1966). Мутация оказалась доминантной, ей был присвоен символ *N*. Тогда было установлено, что ген *jet* усиливает пигментацию остевых волос, резко сокращает или ликвидирует зонарность окраски на вершинах пуховых волос, препятствует развитию седины (ости и пуха), а также белой пятнистости на брюшке. В комбинации с рецессивными генами окраски ген *jet* не изменяет основную окраску меха у норок, но придает ей более темный тон. К примеру, доминантно-рецессивные норки *джет-пастель* ($N/+ b/b$) имеют окраску значительно более темную, чем исходные формы пастелевой окраски (b/b). Норки *джет-сапфировые* ($N/+ a/a p/p$) по интенсивности пигментации делаются похожими на норок *стальных голубых* – $t^s/t^s p/p$ (известных под торговым названием *голубой ирис*).

В 1968 г. норки мутации *jet* были завезены из Канады в зверосовхоз «Тимоховский» Московской области, где Георгий Алексеевич вместе с главным зоотехником М.В. Осиповым и селекционером Е.Ф. Цоколовой проводит промышленные скрещивания этой мутации с норками *белые-хедлюнд* (h/h). Проведенная работа показала экономическое преимущество предлагаемой схемы скрещивания *белых-хедлюнд* с *джетами* ($h/h \times N/+$) по сравнению со скрещиванием *белых-хедлюнд* со *стандартными* ($h/h \times +/+$) (Кузнецов, Бубнов, 1971б). По итогам этого исследования для звероводов-практиков было подготовлено соответствующее методическое наставление (Кузнецов и др., 1970).

В 2006 г. Георгий Алексеевич так говорил о той породе: «... норка, несущих доминантную мутацию *джет*, фермер Маллен продавал в те годы по тысяче и более долларов. А фермер Г. Боллерт (США), обнаружив в 1944 г. мутацию *блонд* (она же *рояльпастель*, *кареглазая пастель*, *шоколадная* – b/b), сохранял ее на ферме до нашего посещения (1968 г.) и согласен был продать только всю ферму (!), назначив очень высокую цену. Все 1970-е гг. и почти до конца

1980 г., несмотря на то что звери оригинальных окрасок продавались по чрезвычайно высоким ценам, проводились регулярные завозы из-за рубежа пушных зверей разных пород и типов, – ведь их шкурки пользовались высоким спросом на международном рынке. Тактика закупки готовых селекционных достижений по норке в то время была оправдана, поскольку затраты на импорт ценного поголовья обходились стране дешевле по сравнению с затратами, которые потребовались бы при выведении этих пород (типов), не говоря уже о потере времени. Поэтому не все утвержденные породы и типы пушных зверей (54 породы и типа) могут быть приняты как достижения российских селекционеров» (Кузнецов, 2006).

По воспоминаниям известного специалиста по истории российского звероводства Л.В. Милованова: «Г. Боллерт очень ценил дружбу своей семьи с русскими звероводами (Георгием Алексеевичем Кузнецовым, Сергеем Сергеевичем Коршуновым, Сергеем Павловичем Карелиным, Владимиром Степановичем Слугиным) и в свое время был растроган приемом в его честь в Пушкинском зверосовхозе. Там до сих пор селекционеры сохранили стадо лавандовых норок Г. Боллерта ($m/m a/a$)» (Милованов, 2000).

О. Crebb еще в 1946 г. в журнале канадских звероводов «Fur Trade Journal of Canada», а R. Shackelford в 1961 г. в журнале американских звероводов «The Blue Book of Fur Farming» указывали, что интенсивным отбором североамериканским звероводам удалось создать



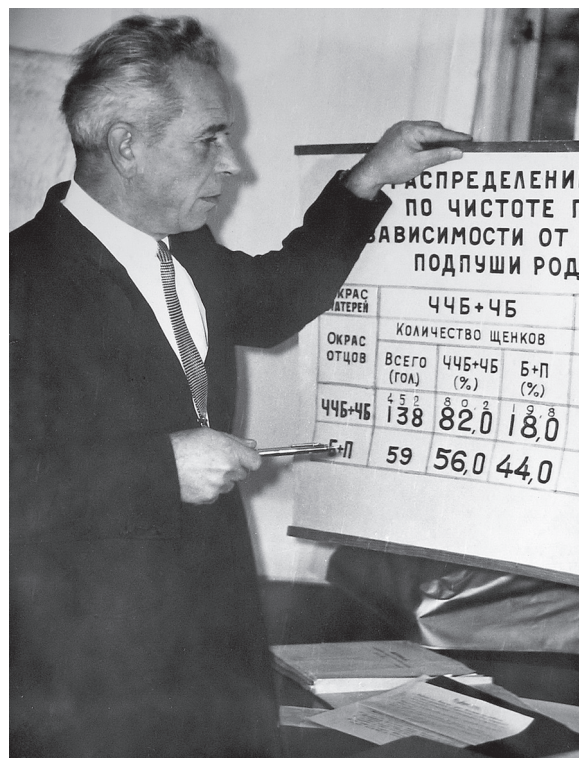
Закупка цветных норок в Японии. 1966 г.

так называемых «двухцветных» норок (*кобук, черный бриллиант, лазорево-голубая*), обладающих практически черным остевым волосом с подпушью или чистого светло-серого цвета, или темно-коричневого.

К концу 1960 гг. в разных странах различные направления селекции *стандартных* норок создали массивы норок двух окрасочных типов: *стандартные черные* и *стандартные темно-коричневые*. Среди российских звероводов эти два типа получили аббревиатурную символику: *СТЧ* и *СТК*.

Черные норки европейской селекции по цвету пухового волоса имели свои особенности. Так, *черные норки финской селекции* имели чистый темно-коричневый цвет подпуши; *черные норки бельгийской селекции* – темно-коричневый цвет подпуши с характерным лиловым оттенком. В 1968 г. А. Udriš в немецком звероводческом журнале (*Der Deutsche Pelztierzüchter*), описывая феногенетику *черных норок шведской селекции*, указывает на то, что наследуемость интенсивности пигментации пухового волоса составляет 0,4.

Георгий Алексеевич, анализируя все эти материалы, пришел к выводу, что отсутствие консолидированности отечественных стад норок по окраске пухового волоса кроется в недостаточной проработке генетики этого признака. С этой целью в 1968–1969 гг. им закладывается серия параллельных опытов на *стандартных темно-коричневых* норках по выяснению роли различных направлений селекции на окраску подпуши в разных средовых условиях. В анализ одновременно были взяты хозяйства, расположенные в разных географических зонах: в Прибалтике – эстонский зверосовхоз «Карьякюла», в Московской области – звероферма Опытного хозяйства НИИПЗК и зверосовхоз «Тимоховский», на Сахалине – зверосовхоз «Пензенский». Исследования выявили, что общая окраска мехового покрова носит аддитивный характер, она складывается одновременно из окраски и тона вершин пухового волоса, окраски и густоты ости. И главная причина не средовая, а генетическая, причем кроется она в неоднородности родителей по происхождению – их гетерогенности. Анализ расщеплений при различном подборе пар по окраске подпуши выявил ее полигенную природу. При этом коэффициент



На отчетной сессии Института. 1967 г.

наследуемости окраски подпуши колебался не только по отдельно взятым хозяйствам, но и по годам. Так, на звероферме Опытного хозяйства НИИПЗК в 1968 г. h^2 составил 0,42, а в 1969 г. – 0,44; в Тимоховском зверосовхозе в 1969 г. – 0,66. Из проведенного анализа даются рекомендации для практического норководства: 1) существующая бонитировка и селекция зверей только по общей окраске улучшают главным образом густоту и окраску ости; 2) эффективность селекции будет ускорена, если при бонитировке наряду с принятой оценкой общей окраски будут учитываться дополнительные признаки – окраска и тон вершин пуховых волос (Кузнецов, Бубнов, 1971а, б).

Изучая генетическое разнообразие норок по интенсивности окраски, Г.А. Кузнецов (1972б) пришел к заключению, что наследуемость общей окраски в разных популяциях может варьировать в широких пределах, но в качестве средних показателей коэффициента наследуемости для стад, не подвергшихся интенсивной селекции по этому признаку, следует считать 0,3–0,5. Подобная наследуемость говорит о возможности сравнительно быстро достичь успеха в улучшении норок по тону окраски.

О наследовании структуры опушения у норок

Георгий Алексеевич неоднократно указывал, что при разведении цветных зверей (мутантных и комбинативных типов) общую окраску в стаде поддерживать достаточно легко, так как гомозиготы по рецессивным генам при разведении «в себе» дают потомство, сходное по общей окраске с родителями. Однако для улучшения стада нужно вести селекцию по таким полигенным признакам, как тон окраски, ее чистота, размер зверя и, конечно, – структура опушения.

Для проработки вопроса, как все же наследуется структура опушения, в 1969–1970 гг. была поставлена целая серия экспериментов. Подтвердилось, что густота мехового покрова – типичный количественный признак. В пределах каждого вида пушных зверей имеется значительное генетическое разнообразие по густоте опушения, что позволяет вести эффективную селекцию по данному признаку.

Было установлено, что густота меха у норок наследуется как по линии отца, так и по линии матери. Но оказалось, что мутации, затрагивающие окраску мехового покрова, в разных схемах разведения модифицируют показатель наследуемости структуры опушения. Так, в гомогенных спариваниях по густоте опушения (густоволосые × густоволосые) у *стандартных* норок (+/+) показатель наследуемости $h^2 = 0,2–0,4$; у норок *белье-хедлюнд* (h/h) он составил $0,3–0,4$. Но тот же показатель наследуемости в гетерогенных спариваниях (густоволосые × редковолосые) по *стандартной* норке составил $0,4–0,9$, а по *белой-хедлюнд* – $0,6–0,7$.

Отечественный опыт по разведению в 1970–1980 гг. относительно коротковолосых норок *черного* типа (*dark*) показал, что поглотительное скрещивание со *стандартными темно-коричневыми* норками вплоть до третьего поколения не обеспечивает получение молодняка, сходного по структуре опушения с норками *dark*. Только при разведении «в себе» можно поддержать характерную для них структуру опушения. Работы Г.Б. Мамаевой подтвердили это, – даже при разведении «в себе» коротковолосые животные (самки 21 мм и менее, самцы 23 мм и менее) дают только 66,7 % самок и 64,3 % самцов, которых можно было отнести к коротковолосым.

Имела место большая изменчивость длины остевых волос, и отдельные особи по развитию этого признака были близки к норкам *темно-коричневого* типа (Кузнецов, 2006).

Изучение темпов движущего отбора на увеличение размеров тела у пушных зверей

Одновременно и независимо от зарубежных исследователей Johanson (1955), Venge (1962), Udriš (1965) Г.А. Кузнецовым было выяснено, что коэффициент наследуемости живого веса у *стандартных* норок в среднем составляет $0,3–0,4$ и варьирует в очень широких пределах ($h^2 = 0,0–0,86$), даже при условии соблюдения оптимальных норм кормления и содержания (Кузнецов и др., 1962).

Проведенная серия экспериментов показала, что живой вес норки – это типичный количественный признак, при гомогенном подборе крупные родители дают более высокий выход крупного потомства, чем родители при других типах подбора. Полученные данные принесли ощутимый результат для практического норководства – процент шкурок особо крупного размера по зверосовхозам Зверопрома РСФСР с 1965 по 1972 гг. увеличился в 3 раза и составил 31,1 % (Кузнецов, 1971; Кузнецов и др., 1974). Было показано, что гораздо эффективнее укрупнять зверей при отборе и подборе с учетом длины тела, чем по живой массе. Это подтверждалось более высокими коэффициентами наследуемости: по длине тела $0,2–0,5$, по массе тела $0,1–0,2$. Как завершающий этап этих исследований Георгием Алексеевичем была подготовлена докторская диссертация «Генетика и селекция норки и нутрии по признакам, обуславливающим качество их шкурок» (1972б).

В 1975 г. Г.А. Кузнецов подведет резюме: *теоретически можно ожидать, что в одном и том же стаде при относительно одинаковых условиях жизни зверей по годам и при интенсивной селекции генетическое разнообразие стада будет уменьшаться* (Кузнецов и др., 1975).

Но гораздо раньше, предвидя такое развитие событий, он уже в 1971 г. для выхода из состояния селекционного плато предлагает пути увеличения генетического разнообразия в стаде:

1) завоз из других хозяйств более крупных зверей данной породы, породной группы, внутривидового типа или цветной группы. Делается оговорка: завезенных зверей необходимо разводить «в себе», а самцов широко использовать для покрытия наиболее крупных самок своего стада;

2) использование для скрещивания диких норок с другими типами норок;

3) переход от массового отбора к индивидуальному, т. е. проводить отбор на племя с учетом не только веса отбираемого зверя, но и его способности передавать это качество потомству (Кузнецов, 1971).

Технология укрупнения норок была изложена в «Наставлении по племенной работе и кормлению по укрупнению норок», «Методических указаниях по укрупнению норок методами селекции» и «Практических рекомендациях по селекции норок на укрупнение». Разработанная технология была принята к внедрению практически во всех хозяйствах. В итоге к 1976–1977 гг. передовые зверосовхозы уже сдавали шкурки *стандартных* норок с зачетом до 111,3, *пастелевых* – 110,6 (зверосовхоз «Судиславский» Костромской области); лисьих – 82,8 (зверосовхоз «Лесной» Алтайского края), песцовых 109,0 (зверосовхоз «Заря» Ленинградской области).

Вместе с тем на громадных выборках Георгием Алексеевичем был показан дифференцированный ответ на отбор по размеру тела у норок разных генотипов (табл. 1).

Изучение корреляции между отбором на увеличение размеров тела и другими хозяйственно полезными признаками

Специальные исследования показали, что у норок разной упитанности коэффициенты корреляции между весом тела и площадью шкурки были во всех случаях выше, чем между длиной тела и площадью шкурки. У самцов они колебались соответственно от 0,4 до 0,7 и от 0,2 до 0,8; у самок – от 0,57 до 0,67 и от 0,15 до 0,52 (Кузнецов, 1971). Несмотря на отмеченную у норок и песцов отрицательную корреляцию между живой массой и густотой волосяного покрова, эффективная селекция на укрупнение без ухудшения показателей качества опушения

возможна, если при отборе учитываются оба признака.

Прогресс в укрупнении размеров норок еще в начале 1970-х гг. привел определенную часть специалистов-звероводов к мнению, что движущий отбор на увеличение размеров тела сопровождается снижением воспроизводительных способностей у разных генотипов норок. Потребовалась экспериментальная верификация сложившегося мнения. Исследования, проведенные в зверосовхозе «Пушкинский» на животных *стандартной темно-коричневой* окраски, показали, что при правильной подготовке к сезону размножения (главным образом за счет оптимального кормления) селекция на увеличение размеров тела не приводит (!) к снижению репродуктивных способностей не только у *стандартных* животных, но и у цветных мутантных форм (Кузнецов, 1972а, б).

Экспериментальная работа по феногенетике окраски цветных нутрий

Изучение феногенетики окраски меха у цветных нутрий, выполненное Георгием Алексеевичем, является приоритетным в мире. Следует сказать, что первые цветные нутрии – белые итальянские (*albina*), розовые (*rosata*), перламутровые (*perlata*) и бежевые (*sabbia*) – поступили по импорту в нашу страну из Италии в 1959 г. по инициативе главного руководителя звероводческой отрасли страны В.А. Афанасьева, поскольку лучшие шкурки цветных нутрий в ту пору продавались на международном рынке в 2–3 раза дороже стандартных (Кузнецов, 1969б, в). И сразу же возникла необходимость срочно дать генетическую схему их разведения.

По материалам гибридологического анализа вскоре было выявлено, что каждый тип окраски у вышеперечисленных форм есть следствие неоднократных мутаций в одном и том же локусе, что привело к образованию серии множественных аллелей. Причем рекомендовалось рассматривать эту серию как гомологичную серию аллелей «соклот» у норок. Поэтому было решено воспользоваться символами генов, принятыми у норок серии «соклот»: ген бежевой окраски у нутрии обозначили символом t^s , перламутровой – t^p , розовой – t^r , белой – t^a . То есть: $T > t^s > t^p > t^r > t^a$ (Кузнецов, Бугаков, 1974).

Таблица 1

Распределение особо крупных шкурок норок в 1977 г. (%) (Кузнецов, 1978)

Фенотип	Генотип	Кол-во	Подразмер А	Подразмер Б	Подразмер А + Б
Стандарт	+/+	2835172	7,5	22,2	29,7
Финский топаз	t^s/t^s b/b	269193	10,1	19,7	29,8
Американское паломино	k/k	344330	7,1	21,7	28,8
Серебристо-голубые	p/p	439852	6,4	21,4	27,8
Жемчуг	k/k p/p	569927	5,9	20,3	26,2
Пастель	b/b	762028	5,8	20,2	26,0
Белые-хедлюнд	h/h	257966	3,7	21,6	25,3
Сапфир	a/a p/p	211276	0,9	10,7	11,6

В 1962 г. уже в нашей стране, в Славском зверохозяйстве Калининградской области, от скрещивания нутрий золотистой окраски с нутриями *albina* (t^a) была получена *de novo* нутрия снежно-белой окраски. (Славское имело к тому времени наилучшие показатели при выращивании молодняка нутрий.) Первоначально утверждалось (Тимофеев, 1973), что *снежная* нутрия является новой самостоятельной мутационной формой. Но гибридологический анализ, проведенный при скрещивании *снежных* нутрий с другими мутантными и *стандартными* формами, выявил, что нутрии новой снежно-белой окраски представляют собой комбинативную форму, гомозиготную по гену *albina* (t^a) и гетерозиготную по гену золотистой окраски – V/v , т. е. такие звери имеют генотип – $t^a/t^a V/v$. Также было установлено, что генотипы $t^a/t^a V/V$ и $+/+ V/V$ дают летальный эффект (Кузнецов, 1969).

С 1995 по 2000 гг. Георгий Алексеевич возглавляет группу специалистов «Крестовского пушно-мехового комплекса» и проводит работу по созданию селекционного достижения по нутрии. В итоге путем скрещивания *черных* нутрий с *бежевыми* или *белыми итальянскими* и последующего разведения «в себе» черноокрашенных помесей первого поколения (генотип Tt^sZz и Tt^aZz) были получены *пастелевые* нутрии генотипов: t^st^sZZ , t^st^sZz , t^at^aZZ , t^at^aZz , t^st^aZZ и t^st^aZz . Они были разнообразны по тону: от светлых до темно-темно-пастелевых. В результате селекции на создание стада зверей темно-пастелевой окраски нутрии крестовские в основном имеют генотипы t^st^sZZ и t^st^sZz и небольшая часть – t^st^aZZ и t^st^aZz .

По итогам этой работы в Государственной комиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений выдано авторское свидетельство и патент на внутривидовой тип пастелевых нутрий *нутрия крестовская*. Этот тип зарегистрирован 12.04.2002 г. в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию.

По генетике окраски *крестовской нутрии* было опубликовано 12 работ. Впоследствии было показано, что селекция нутрий на укрупнение (по весу молодняка) достаточно успешна. При оптимальных средовых условиях (кормление, обеспеченность витаминами, содержание) разнообразие по живому весу молодняка в 8-месячном возрасте на 30 % обусловлено генетически.

Впоследствии сфера научной деятельности Г.А. Кузнецова расширяется. Этот период времени характерен многочисленными выездами в отечественные и зарубежные хозяйства для оценки уровня зоотехнической работы, аттестации стад зверей, отбора зверей для закупки.

Начало работ по цветному соболеводству

Для создания соболей нового цветового типа потребуется 10–15 лет

Г.А. Кузнецов

В зверосовхозе «Пушкинский» Московской области в свое время был организован завоз отловленных на Камчатке диких соболей цветовой категории *меховые* и *воротовые*, которые использовались в скрещиваниях с недостаточно плодовитыми *черными* соболями с целью повышения их репродуктивных возможностей.

В некоторых случаях в потомстве от таких скрещиваний было зарегистрировано рождение щенков светлой окраски, имеющих осветленные участки тела: светлую (сизую) морду, уши или голову. Все они в племенных книгах соболиной фермы были отмечены как «белые» и отличались резко сниженной жизнеспособностью.

В 1989 г. было зарегистрировано рождение самца, окраска зимнего опушения которого условно была названа «паломино». Эта окраска была сформирована из седого остевого волоса с желтым оттенком и оранжевыми вершинами и белого пухового волоса с желтыми или оранжевыми вершинами. За 16 лет от этого аберрантного самца было получено 66 потомков. Но ни в одном случае среди этих потомков так и не было зафиксировано особей, похожих на родоначальника.

В начале 2000-х гг. на этой же соболиной ферме было зарегистрировано также появление зверей под названием «лавандовые» и «дымчатые», имеющих аберрантные тональности в окраске мехового покрова.

Кроме вышеперечисленных форм цветных соболей в зверосовхозе «Пушкинский» на основе имеющегося массива пятнистых соболей специалисты хозяйства уже 30 лет ведут направленную селекцию на увеличение размеров белой пятнистости с целью получения чисто-белого соболя. Однако до сих пор все еще остается невыясненной генетическая природа возникновения такой пятнистости. По просьбе зверосовхоза под руководством Г.А. Кузнецова сотрудники НИИПЗК приступили как к изучению закономерностей изменчивости и наследования белой пятнистости, так и выяснению фенотипики аббераций окраски у цветных соболей.

В итоге в течение последних лет увеличивается численность цветных и пятнистых соболей, идет накопление первичного материала. Проведена оценка с подробным описанием особенностей общей окраски соболей окрасочных аббераций, цвета остевых и пуховых волос. Выделены 4 окрасочных типа «пастелевых» соболей, отличающихся оттенками подпуши: 1) с серо-коричневым оттенком (буфф), темно-серый или серый пух с коричневыми (серо-коричневыми) вершинами; 2) с красноватым оттенком; 3) с почти белой подпушью (хорькового типа); 4) с серым или светло-серым пухом.

Георгий Алексеевич проводит обработку полученного первичного материала и анализирует результаты. Предварительные выводы о природе изменения окраски у соболей публикуются в специализированных научных изданиях (Кузнецов, 2007; Кузнецов, Сергеев, 2008, 2009а–д).

Работа по заданию Министерства сельского хозяйства РФ

С 1980-х гг. в звероводстве не обновлялись инструкция по племенной работе и ОСТы по бонитировке для различных видов пушных зверей. По заданию МСХ РФ Георгий Алексеевич руководит подготовкой «Методик проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность» по разным видам пушных зверей: норкам, лисицам, песцам и нутриям, которые были утверждены Государственной комиссией РФ по испытанию и охране селекционных достижений (методика ООС).

С 2003 г. Г.А. Кузнецов разрабатывает новую концепцию племенной работы в звероводстве, на основе которой были подготовлены «Рекомендации по племенной работе». С учетом разработанных «Рекомендаций» подготовлены проекты ОСТов бонитировок по отдельным видам пуш-



На бонитировке цветных соболей с одним из ближайших учеников Е.Г. Сергеевым. Зверосовхоз «Пушкинский». 2005 г.

ных зверей (норка, песец, лисица, соболь, хорек, енотовидная собака, нутрия и сурок).

Административная и общественная деятельность

В 1979 г. Г.А. Кузнецова назначают заместителем директора НИИПЗК по науке. В 1980 г. Президиум Верховного Совета РСФСР присвоил профессору Г.А. Кузнецову почетное звание «Заслуженный деятель науки РСФСР».

Многогранна общественная деятельность Г.А. Кузнецова: он выполнял обязанности члена экспертной комиссии по зоотехнии Высшей аттестационной комиссии СССР. С 1977 по 1998 гг. профессор Г.А. Кузнецов – бессменный председатель Совета по племенной работе с породами пушных зверей МСХ СССР и руководитель Селекционного центра по пушным зверям и кроликам НИИПЗК. Его работа неоднократно отмечена медалями ВДНХ СССР.

Содержание и форма материалов, которые представлены за период научной деятельности Георгия Алексеевича, заслуженно сформировали отношение к нему как к неформальному лидеру звероводов-генетиков, звероводу-энциклопедисту. С годами роль Георгия Алексеевича в общей системе знаний о генетике и селекции пушных зверей раскрывается во все большей мере. На рубеже тысячелетий и в первое десятилетие нового столетия он продолжает плодотворно трудиться. Порадуемся тому, сколько было природой дано нашему юбиляру сил, уверенности и работоспособности для того, чтобы все это реализовать. От всей души пожелаем Георгию Алексеевичу крепкого здоровья, долгих лет жизни и творческих успехов на благо российской генетико-селекционной науки!

Литература

Беляев Д.К., Портнова Н.Т. К вопросу об ускорении созревания меха у лисиц // Каракулеводство и звероводство. 1950. № 5. С. 47–50.
Кузнецов Г.А. Влияние светового режима на половые функции самок серебристо-черных лисиц // Каракулеводство и звероводство. 1952а. № 3. С. 31–34.
Кузнецов Г.А. Влияние светового режима на половые функции самок серебристо-черных лисиц // Каракулеводство и звероводство. 1952б. № 6. С. 31–34.

Кузнецов Г.А. Получение от серебристо-черных лисиц двух приплодов в год // Науч. тр. НИИПЗК. Т. 4. М., 1963. С. 29–50.
Кузнецов Г.А., Ильинский В.М., Володкин А.П. Наследование норками живого веса при разном типе подбора // Кролиководство и звероводство. 1962. № 6. С. 16–19.
Кузнецов Г.А., Ильинский В.М., Кост Т.Н. и др. Зависимость роста норок от условий содержания кормления и характера подбора // Тр. НИИПЗК. М., 1963. Т. 4. С. 3–28.
Кузнецов Г.А., Куличков Б.А., Ильинский В.М. Как работать со стандартной норкой // Кролиководство и звероводство. 1966. № 5. С. 7–9.
Кузнецов Г.А. О генетике норок паломино // Кролиководство и звероводство. 1968. № 3. С. 12–14.
Кузнецов Г.А., Волченко, К.А., Лошкарева Л.С. Характеристика и особенности наследования окраски норок пастельсеребристых // Науч. тр. НИИПЗК. Т. X. М., 1968. С. 88–99.
Кузнецов Г.А. Заметки о звероводстве в Канаде // Кролиководство и звероводство. 1969а. № 4. С. 33–36.
Кузнецов Г.А. Генетика окраски снежных нутрий // Кролиководство и звероводство. 1969б. № 5. С. 9–11.
Кузнецов Г.А. О получении новых цветных нутрий // Советы звероводу. Вып. 3. М.: Изд-во «Экономика», 1969в. С. 47–54.
Кузнецов Г.А. Племенная работа при разведении нутрий // Советы звероводу. М.: Изд-во «Экономика», 1969г. Вып. 3. С. 54–67.
Кузнецов Г.А., Куличков Б.А., Осипов М.В. Методические указания (предварительные) по племенной работе при разведении норок джет, крестовок и тень. М.: МСХ РСФСР, 1970.
Кузнецов Г.А. Методические указания по укрупнению норок методами селекции. МСХ РСФСР, Главное управление сельскохозяйственной науки и пропаганды, Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства. М., 1971.
Кузнецов Г.А., Бубнов В.И. Наследование окраски подпуши у стандартных норок темно-коричневого типа // Науч. тр. НИИПЗК. М., 1971а. Т. 10. С. 43–50.
Кузнецов Г.А., Бубнов В.И. Окраска подпуши стандартной норки темно-коричневого типа и связь ее с общей окраской // Науч. тр. НИИПЗК. М., 1971б. Т. 10. С. 22–33.
Кузнецов Г.А., Трофимов Н.И., Терemenцев Н.А. Норки орхидпастель // Кролиководство и звероводство. 1972. № 5. С. 4–6.
Кузнецов Г.А. Воспроизводительная способность норок при разном подборе по живому весу // Тр. НИИПЗК. Т. 11. М., 1972а. С. 29–33.
Кузнецов Г.А. Генетика и селекция норок и нутрий по признакам, обуславливающим качество их шкур: Дисс. ... д-ра с.-х. наук. М., 1972б.

- Кузнецов Г.А. Наследование норками живого веса при разном типе подбора по размеру (весу) тела // Всесоюзное совещание директоров зверотрестов и зверосовхозов в совхозе «Майский» (Кабардино-Балкарской АССР). М.: Изд-во Министерства совхозов РСФСР, 1973. С. 57–72.
- Кузнецов Г.А. Генетика окраски снежных нутрий // Тр. НИИПЗК. М., 1974. Т. XIII. С. 53–59.
- Кузнецов Г.А., Бугаков М.П. Генетика окраски волосяного покрова перламутровых нутрий // Тр. НИИПЗК. М., 1974. Т. XIII. С. 50–52.
- Кузнецов Г.А., Цепков Н.М., Евреинов А.Г. и др. Наследование норками живого веса при разном типе подбора по размеру (весу) тела // Проблемы пушного звероводства и кролиководства. Науч. тр. Т. XIII. М., 1974. С. 5–8.
- Кузнецов Г.А., Цепков Н.М., Евреинов А.Г. Практические рекомендации по селекции норок на укрупнение. МСХ РСФСР. Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства. М.: Россельхозиздат, 1975.
- Кузнецов Г.А., Осипов М.В., Цоколова Е.Ф. Скрещивание норок джет с белыми хедлунд // Науч. тр. НИИПЗК. М., 1976. Т. 10. С. 57–62.
- Кузнецов Г.А., Казаков М.И., Кузнецов В.Г., Казакова Г.П. Изучение возможности получения от голубых песцов двух приплодов в году при изменении длительности светового дня // Науч. тр. НИИПЗК. Т. 4. М., 1977. Т. 15. С. 159–168.
- Кузнецов Г.А. Актуальные вопросы племенной работы с пушными зверями // Науч. тр. НИИПЗК. М., 1978. Т. XVIII. С. 161–170.
- Кузнецов Г.А. Разведение и селекция пушных зверей и кроликов // Матер. науч.-произв. конф., посвящ. 85-летию д-ра с.-х. наук, проф., Заслуженного деятеля науки РФ Г.А. Кузнецова. М., 2005. 90 с.
- Кузнецов Г.А. Селекция – основа создания новых пород и совершенствования существующих // Кролиководство и звероводство. 2006. № 1. С. 10–13.
- Кузнецов Г.А. Возможность ускорения создания селекционных достижений в звероводстве // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 233–237.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. Белый соболь // Докл. Междунар. конф. 75 лет. НИИПЗК. Проблемы восстановления и дальнейшего развития клеточного пушного звероводства и кролиководства. НИИПЗК. п. Родники, 2007. С. 92–97.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. К проявлению пятнистости у соболей (*Martes zibellina*, Linnaeus, 1758) в условиях промышленной domestikации // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 84–88.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. Перспективы создания цветных форм соболей (*Martes zibellina*, Linnaeus, 1758) // Информ. вестник ВОГиС. 2009а. Т. 13. № 3. С. 605–611.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. Наследование нестандартной окраски у клеточных соболей // Съезд генетиков и селекционеров, посвященный 200-летию со дня рождения Чарльза Дарвина. 5-й Съезд Вавиловского об-ва генетиков и селекционеров. Ч. 1. Москва, 21–28 июня 2009б. С. 84.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. Генетика окраски волосяного покрова пастелевых соболей // Кролиководство и звероводство. 2009в. № 3. С. 13–17.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. Пятнистость у соболей (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) в условиях промышленной domestikации // Матер. Всерос. конф. посв. 100-летию Е.Д. Ильиной, «Достижения науки и практики в клеточном пушном звероводстве». М., 2009г. С. 27–31.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. Изменчивость в топографии, экспрессивности и пенетрантности белой пятнистости в ходе промышленной domestikации у соболей (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) // Информ. вестник ВОГиС. 2009д. Т. 13. № 3. С. 598–604.
- Милованов Л.В. Пионеры лисоводства // Кролиководство и звероводство. 2000. № 2. С. 19–22.
- Милованов Л.В. История звероводства. Салтыковский. М.: Колос-Пресс, 2001а. С. 47.
- Милованов Л.В. Клеточный голубой песец // Кролиководство и звероводство. 2001б. № 2. С. 15–18.
- Тимофеев Н.М. Методы выведения новой цветовой вариации нутрий: Автореф. дис. ... канд. наук. Дубровицы, Моск. обл., 1973.
- Blssonnette T.H. Modification of mammalian sexual cycles: IV. Delay of oestrus and induction of anoestrus in female ferrets by reduction of intensity and duration of daily light periods in the normal oestrous season // J. Experim. Biol. 1935. V. 12. № 4. P. 315–320.
- Marsh F. What is the Orchid pastel // Amer. Fur Breeder. 1956а. V. 29. № 6. P. 17.
- Marsh F. The origin and development of the Orchid pastel // Black Fox Magazine. 1956б. V. 40(6). № 17. P. 24–25.
- Shackelford R. Types of mink. The Blue Book of Fur Farming. Milwaukee, 1966.

Т.М. Дёмина, Е.Г. Сергеев, Г.А. Федосеева (Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства РАСХН, пос. Родники, Московская область),

Е.М. Колдаева (Отдел племенных ресурсов МСХ РФ, Москва),

О.В. Трапезов (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск)

БИОГРАФИЯ ПЕРВОПРОХОДЦА



26 июля 2010 г. исполнилось 80 лет одной из первых сотрудниц Института цитологии и генетики СО РАН, кандидату биологических наук Людмиле Ивановне Лайковой, приехавшей с мужем Юрием Михайловичем Рукавишниковым из Саратова в годы «холодной войны» по призыву партии и правительства СССР «создавать» науку за Уралом.

Л.И. Лайкова родилась в г. Пугачеве Саратовской области. Отец – Лайков Иван Артемович, мать – Печерская Клавдия Васильевна. Ее родители работали на Петровской селекционной станции, в годы войны принимавшей на своих площадях и обеспечивавшей работу сотрудников эвакуированной старейшей в стране Шатиловской опытной станции.

В 1953 г. после окончания Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского по специальности «ботаника» Людмила Ивановна была оставлена лаборантом на кафедре генетики. Через год поступила в

аспирантуру на биологический факультет на ту же кафедру по специальности «биофизика» и была прикомандирована на год на кафедру биофизики Московского госуниверситета, организованную в 1953 г. профессором Борисом Николаевичем Тарусовым. Работала над темой «Влияние малых доз ионизирующей радиации на растения» под руководством доцента Сергея Спиридоновича Хохлова. Во время учебы в аспирантуре проходила стажировку у Лидии Петровны Бреславец в возглавляемой членом-корреспондентом АН СССР Н.П. Дубининым лаборатории радиационной генетики Института биологической физики АН СССР (г. Москва). После окончания аспирантуры работала ассистентом кафедры генетики СГУ, организовывая обучение студентов по курсу «биофизика».

Значительную часть своей исследовательской деятельности Людмила Ивановна посвятила работе по передаче кукурузе апомиктического способа размножения от дикого сорочича



гамаграсса. Нет необходимости говорить, насколько важно с селекционной точки зрения закрепление признаков, имеющих полигенную природу, чаще всего в качестве такового называют гетерозис, возможно, потому, что последний является наиболее ярким из них. В связи с этим еще в 1930-х гг. выдающиеся сподвижники Н.И. Вавилова предложили закреплять в поколениях удачные комбинации генов путем использования апомиксиса – созданного природой способа клонового размножения растений. При организации Сибирского отделения АН СССР профессор, д.б.н. Д.Ф. Петров в составе ИЦиГ СО АН СССР создал лабораторию цитологии и апомиксиса растений, в которой после окончания аспирантуры и начала свою работу в Сибири Л.И. Лайкова. С июля 1958 г. она занялась изучением апомиксиса у культурных растений. Основной задачей лаборатории было «создать апомиктические культурные растения размножения у растений, которые сейчас размножаются исключительно половым путем» (Дубинин, 1958. С.162).

Следует подчеркнуть, что Л.И. Лайковой были получены по меньшей мере два значительных результата, которые спустя полтора десятка лет были подтверждены Б. Бернсоном в США и группой И. Савидана в СИММИТе.

Первый результат связан с типом апомиксиса у гамаграсса. Проведенные Людмилой Ивановной цитозембриологические исследования дикого сородича кукурузы и гибридов F_1 ($2n=56$; $20 Zea mays + 36 T d$) позволили сделать вывод, что у апомиктов имеет место диплоспория. Второй результат – она показала, что по признаку бесполосеменного размножения тетраплоидные трипсакумы гетерозиготны, поскольку при гиб-

ридизации всегда получается апомиктическое и половое потомство.

Интересно, что судьба этих достижений сложилась по-разному. Если тип апомиксиса у трипсакума, определенный Людмилой Ивановной, является признанным фактом и, начиная со ссылки на Л.И. Лайкову в работе Б. Бернсона в 1990 г., постоянно цитируется, то результат по гетерозиготности мало упоминается. Возможно, это связано с тем, что все обнаруженные к настоящему времени апомикты гетерозиготны по этому доминантному признаку, и это одна из причин, мешающая исследователям получить стабильное наследование апомиксиса у кукурузы или ее гибридов.

Л.И. Лайкова работала в ряде учреждений СО РАН: в 1960–1963 гг. лаборатория цитогенетики и апомиксиса была переподчинена Президиуму СО АН СССР, 1960–1963 гг. – Центральному сибирскому ботаническому саду, 1963–1993 гг. – Биологическому институту СО РАН. В 1968 г. Л.И. Лайкова защитила кандидатскую диссертацию на тему: «Цитозембриологическое изучение диплоидной и полиплоидной кукурузы в связи с вопросом об апомиксисе» (научный руководитель Д.Ф. Петров) и в июле 1975 г. опять вернулась в Институт цитологии и генетики. В Институте поступила на работу в лабораторию генетики пшениц (заведующая к.с.-х.н. О.И. Майстренко), посвятив свою дальнейшую деятельность изучению цитогенетики пшеницы.

Вместе с сотрудниками лаборатории принимала участие в создании первых в стране полных моно- и дителосомных линий по сортам Саратовская 29 и Diamant, а также в завершении работ по созданию ряда межсортовых замещенных линий. В 1990 г. после разделения лаборатории

на три сектора Л.И. Лайкова возглавляла сектор цитогенетики пшеницы до 2001 г.

В настоящее время Л.И. Лайкова работает в лаборатории хромосомной инженерии растений ИЦиГ СО РАН (заведующая проф. Л.А. Першина) и ведет исследования по реконструкции генома мягкой пшеницы в рамках лабораторной программы по хромосомной инженерии и отдаленной гибридизации злаков. Под руководством О.И. Майстренко были созданы интрогрессивные линии сорта мягкой пшеницы Саратовская 29 (С29) с комплексной устойчивостью к болезням: (*Lr*) бурой ржавчине, (*Pm*) мучнистой росе и (*Sr*) стеблевой ржавчине. Донором иммунитета послужила синтетическая пшеница доктора Савова (Болгария) *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. × *Aegilops tauschii* Coss. Гибридологическим анализом установлено, что устойчивость контролируется 1–2 генами различной экспрессии. Проведено изучение аллелизма генов устойчивости к бурой ржавчине с известными эффективными генами *Lr9*, *Lr19*, *Lr23*, *Lr24*. Созданы гибридные популяции $F_{2,3}$ для картирования генов *Lr*, которые были переданы для изучения в лабораторию молекулярной генетики злаков ИЦиГ СО РАН (заведующая проф. Е.А. Салина).

Изучено влияние чужеродных генов устойчивости, интрогрессированных от диких сорочидей пшеницы *Triticum timopheevii* и *Aegilops tauschii*, на продуктивность, технологические и физические свойства зерна. Показано, что качество и количество клейковины и содержание белка в зерне у ряда иммунных линий С29 увеличились. Линии, представляющие интерес для селекционеров, переданы в лабораторию селекции мягкой пшеницы СиБНИИСХ (г. Омск), и на их основе создан сорт мягкой пшеницы Памяти Майстренко. Л.И. Лайкова – один из основных его соавторов.

Генетический анализ ряда сортов и линий мягкой пшеницы позволил выявить и локализовать новые гены антоциановой окраски, *Pc2* (окраска стебля) и *Pan1* (окраска пыльников), в хромосоме 7DS и показать их распространенность среди сортов мягкой пшеницы. Изучены линии мутантов с ветвистым и сферококкоидным типом колоса, полученные В.М. Мельником, и проведена локализация гена ветвистости (*bh*) в хромосоме 2D и 3D соответственно.

Совместно с коллегами Людмила Ивановна поддерживает в живом состоянии одну из немногих постоянно используемых в стране коллекций анеуплоидных линий.

Проведен сравнительный анализ по трем сортам дителосомных линий С29, Диамант и Чайниз Спринг. Создана база данных по программе «Биоразнообразие».

В настоящее время Л.И. Лайкова является признанным специалистом в области цитозембриологии, апомиксиса и цитогенетики растений. Ею опубликовано более 130 работ. Полученные результаты неоднократно докладывались на международных и российских конференциях.

В настоящее время она является участником ряда проектов и программ РАН, СО РАН, РФФИ и др.

Людмила Ивановна ведет активную общественную деятельность, являясь одним из руководителей Новосибирской общественной организации онкобольных «Вера».

Желаем юбиляру крепкого здоровья и творческого долголетия!

Основные печатные труды Л.И. Лайковой

- Петров Д.Ф., Лайкова Л.И., Довженко Л.И. К вопросу об экспериментальном получении устойчивого апомиксиса у кукурузы // Апомиксис и некоторые новые методы селекции растений / Отв. ред. Д.Ф. Петров. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1963. С. 51–67.
- Лайкова Л.И. Цитозембриологическое изучение диплоидной и полиплоидной кукурузы в связи с вопросом об апомиксисе: Автореф. канд. биол. наук. Саратов, 1968.
- Петров Д.Ф., Белоусова Н.И., Фокина Е.С., Лайкова Л.И., Яценко Р.М. Наследование элементов апомиксиса у гибридов кукурузы с трипсакум // Докл. АН СССР. 1971. Т. 204. № 1.
- Лайкова Л.И., Белоусова Н.И., Фокина Е.С. Апомиксис во втором и третьем поколениях гибридов кукурузы с трипсакум // Изв. СО АН СССР. 1972.
- Петров Д.Ф., Белоусова Н.И., Лайкова Л.И. Первый случай передачи элемента апомиксиса от трипсакум к кукурузе // Докл. АН СССР. 1973. Т. 208. № 1.
- Петров Д.Ф., Железнова Н.Б., Лайкова Л.И. и др. О влиянии ионизирующей радиации на частоту появления апомиктических семян у кукурузы // Проблемы апомиксиса у растений и животных / Отв. ред. Д.Ф. Петров. Новосибирск, 1973. С. 7–85.

- Лайкова Л.И. Эмбриологическое изучение трипсакум и гибридов кукурузы × трипсакум // Апомиктическое размножение и гетерозис / Под ред. Д.Ф. Петрова. Новосибирск: Наука, 1974. С. 65–73.
- Петров Д.Ф., Белоусова Н.И., Лайкова Л.И. О передаче от *Triticum dactyloides* × *Zea mays* элемента апомиксиса, контролирующего способность яйцеклеток к апомиктическому размножению // Докл. АН СССР. 1975. Т. 221. № 6. С. 1448.
- Лайкова Л.И. Цитоэмбриологическое изучение гибридов кукурузы с трипсакум // Апомиксис и его значение для эволюции и селекции / Под ред. Д.Ф. Петрова. Новосибирск: Наука, 1976. С. 77–84.
- Гайдаленок Р.Ф., Лайкова Л.И., Майстренко О.И. Метод создания серии дителосомных линий мягкой пшеницы Саратовская 29 и их цитологическое изучение // Цитология и генетика. 1988. Т. 22. № 1. С. 41–45.
- Майстренко О.И., Лайкова Л.И., Храброва М.А. и др. Создание и использование наборов линий анеуплоидов для изучения генетического эффекта отдельных хромосом мягкой пшеницы (Цикл работ) // Изв. СО АН. 1988. Т. 20. Вып. 3. С. 128–131.
- Arbuzova V.S., Efremova T.T., Laikova L.I. *et al.* The development of precise genetic stocks in two wheat cultivars and their use in genetic analysis // *Euphytica*. 1996. V. 89. № 1. P. 11–15.
- Efremova T.T., Maystrenko O.I., Laikova L.I. Development of alien substitution lines of wheat with rye chromosome 5R // *Cereal Res. Commun.* 1996. V. 24. № 1 P. 33–39.
- Efremova T.T., Maystrenko O.I., Arbuzova V.S., Laikova L.I. Genetic analysis of glume colour in common wheat cultivars from former USSR // *Euphytica*. 1998. V. 102. P. 211–218.
- Maystrenko O.I., Laikova L.I., Arbuzova V.S., Melnik V.M. The chromosomal location of the *S1*, *S2* and *S3* genes of induced sphaerococcoid mutations in common wheat // *EWAC Newsletter*. 1998. P. 127–130.
- Хлесткина Е.К., Салина Е.А., Леонова И.Н. и др. Использование RAPD-и STS-анализа для маркирования генов пятой гомеологической группы хромосом мягкой пшеницы // *Генетика*. 1999. Т. 35. № 10. С. 1161–1168.
- Ефремова Т.Т., Майстренко О.И., Лайкова Л.И., Арбузова В.С. Сравнительно-генетический анализ гексаплоидных пшениц *Triticum petropavlovskiy* Udacz. et Migusch. и *Triticum aestivum* L. // *Генетика*. 2000. Т. 36. С. 1362–1369.
- Salina E., Borner A., Leonova I., Korzun V., Laikova L., Maystrenko O., Roder M. Microsatellite mapping of the induced sphaerococcoid mutation genes in *Triticum aestivum* // *Theor. Appl. Genet.* 2000. V. 100. P. 686–689.
- Салина Е.А., Леонова И.Н., Редер М. и др. Микросателлиты пшеницы: перспективы использования для картирования генов и анализа реконструированных геномов // *Физиол. растений*. 2001. Т. 48. № 3. С. 441–448.
- Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Попова О.М., Ефремова Т.Т. Цитологически маркированные линии мягкой пшеницы в генетических исследованиях // Изв. Мин. обр. и науки Респ. Казахстан. НАН РК. Сер. биол. и мед. Алматы, 2003. № 1(235). С. 37–41.
- Laikova L.I., Popova O.M., Arbuzova V.S., Efremova T.T., Ermakova M.F. Use of ditelosomic lines of the common wheat varieties Chinese Spring, Saratovskaya 29 and Diamant in genetic studies // *EWAC Newslet.* 2003. P. 118–119.
- Евтушенко Е.В., Сапрыкин В.А., Лайкова Л.И., Чекуров В.М. Влияние биопрепаратов из хвойных на активность фенилаланинаммонийлиазы и пероксидазы в листьях пшеницы // Селекция сельскохозяйственных культур на иммунитет. Матер. науч.-метод. конф. Омск, 8–9 августа 2002. Новосибирск, 2004. С. 67–70.
- Евтушенко Е.В., Сапрыкин В.А., Лайкова Л.И., Чекуров В.М. Влияние биопрепаратов из хвойных на активность фенилаланинаммонийлиазы и пероксидазы в листьях пшеницы // Селекция сельскохозяйственных культур на иммунитет. Новосибирск, 2004. С. 88–92.
- Ефремова Т.Т., Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Попова О.М. Влияние чужеродного замещения хромосом 5R(5A) на образ жизни и зимостойкость пшеницы // *Генетика*. 2004. Т. 40. № 7. С. 993–996.
- Коваль В., Лайкова Л., Пшеничникова Т., Железнова Н., Арбузова В., Федотов А. База данных по генетическим модельным объектам растений // *Сиб. экол. журнал*. 2004. Т. 11. № 5. С. 781–788.
- Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Попова О.М. Создание иммунных линий сорта мягкой пшеницы Саратовская 29 с комплексной устойчивостью к грибам бурой ржавчины и мучнистой росы // *Генетика*. 2004. Т. 40. № 5. С. 631–635.
- Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Попова О.М. Изучение устойчивости к грибным болезням потомств гибридов от скрещивания сорта мягкой пшеницы Саратовская 29 с амфидиплоидом – *Triticum timopheevii*/ *Triticum tauschii* (AAGGDD) // *Генетика*. 2004. Т. 40. № 9. С. 1274–1279.
- Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Леонова И.Н., Ермакова М.Ф., Калачева Г.С., Попова О.М. Иммунные аналоги мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 с комплексной устойчивостью к болезням // Селекция сельскохозяйственных культур на иммунитет. Новосибирск, 2004. С. 88–92.
- Арбузова В.С., Лайкова Л.И., Ефремова Т.Т. Анализ признаков продуктивности колоса почти изоген-

- ных линий мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 с введенными чужеродными генами-маркерами // Генетика. 2005. Т. 46. № 4. С. 473–480.
- Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Попова О.М. Генетический анализ антоциановой окраски стебля и пыльников у растений мягкой пшеницы // Генетика. 2005. Т. 41. № 10. С. 1428–1433.
- Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Попова О.М., Ефремова Т.Т., Мельник В.М. Изучение ветвистости колоса у мутантных линий мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 // Докл. и сообщения IX генетико-селекционной школы, ВАСХНИЛ «Актуальные задачи селекции и семеноводства сельскохозяйственных растений на современном этапе». Новосибирск, 2005. С. 388–393.
- Обухова Л.В., Лайкова Л.И., Шумный В.К. Анализ запасных белков (проламинов, пириндолинов и Waxy) у линий мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. × (*Triticum timopheevii* Zhuk. × *Triticum tauschii*) с комплексной устойчивостью к грибным инфекциям // Генетика. 2005. Т. 46. № 6. С. 764–768.
- Гончаров Н.П., Кондратенко Е.А., Храброва М.А., Коновалов А.А., Лайкова Л.И. и др. Рукотворные виды – источник расширения биоразнообразия пшениц // Агромеридиан. 2006. № 3/4. С. 86–91.
- Efremova T.T., Leonova I.N., Arbuzova V.S., Laikova L.I. Development of inter-varietal chromosome substitution lines of wheat (*Triticum aestivum* L.) bearing a rye genetic marker and their verification with microsatellite markers // Cereal Res. Commun. 2006. V. 34. № 2/3. P. 973–980.
- Efremova T.T., Maystrenko O.I., Arbuzova V.S., Laikova L.I., Panina G.M., Popova O.M., Berezova O.V. Effect of alien 5R(5A) chromosome substitution on ear-emergence time and winter hardiness in wheat-rye substitution lines // Euphytica. 2006. V. 151. P. 145–153.
- Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Ефремова Т.Т., Попова О.М., Ермакова М.Ф. Оценка продуктивности и качества зерна у иммунных линий мягкой пшеницы сорта Саратовская 29 // С.-х. биология. 2007. № 5. С. 75–85.
- Leonova I.N., Laikova L.I., Popova O.M., Unger O., Borner A., Roder M.S. Detection of quantitative trait loci for leaf rust resistance in wheat – *T. timopheevii* × *T. tauschii* introgression lines // Euphytica. 2007. V. 155. P. 79–86.
- Ефремова Т.Т., Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Попова О.М. Сохранение генетического разнообразия анеуплоидных и замещенных линий мягкой пшеницы и их использование // Информ. вестник ВОГуС. 2008. Т. 12. № 4. С. 662–671.
- Лайкова Л.И., Арбузова В.С., Христов Ю.А. и др. Изучение элементов продуктивности и качества иммунных линий пшеницы сорта Саратовская 29 // Сиб. вестник с.-х. науки. 2010. № 4. С. 11–18.

Н.П. Гончаров, чл.-корр. РАСХН, ИЦиГ СО РАН, Новосибирск
В.А. Соколов, д.б.н., ИХБФМ СО РАН, Новосибирск

Журнал «Информационный вестник ВОГиС» включен ВАК Минобрнауки России в Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени доктора и кандидата наук (по биологическим наукам). (Редакция, апрель 2008 г.)
<http://vak.ed.gov.ru>

Журнал «Информационный вестник ВОГиС» включен в федеральный почтовый Объединенный каталог «ПРЕССА РОССИИ». Персональный подписной индекс № 42153.

Отредактировано и подготовлено к печати
в редакционно-издательском отделе ИЦиГ СО РАН

Редакторы: А.А. Ончукова, И.Ю. Ануфриева
Дизайн: А.В. Харкевич
Компьютерная графика: А.В. Харкевич, Т.Б. Коняхина
Компьютерная верстка: Т.Б. Коняхина, Н.С. Глазкова

Подписано в печать 7.09.2010 г.
Формат бумаги 60×84 1/8. Усл.-печ. л. 24,8. Уч.-изд. л. 23,4
Тираж 300. Заказ 313.

Отпечатано в типографии ГУ «Издательство СО РАН»
630090, Новосибирск, Морской проспект, 2