

УДК 636.013:599.742.4

ОПЫТ ДОМЕСТИКАЦИИ РЕЧНОЙ ВЫДРЫ (*LUTRA LUTRA* LINNAEUS, 1758)

© 2012 г. **О.В. Трапезов, Л.И. Трапезова, Л.А. Семенова**

Федеральное государственное бюджетное учреждение Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск,
e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 21 мая 2012 г. Принята к публикации 6 июня 2012 г.

В Институте цитологии и генетики СО РАН в ходе экспериментальной domestikации речной выдры (*Lutra lutra*) было показано, что для интродукции в неволю решающим фактором является отбор животных на стрессоустойчивость в условиях антропогенной среды. В ходе domestikации речной выдры действует движущий отбор на увеличение числа особей с отсутствием реакции страха на человека.

Ключевые слова: речная выдра, *Lutra lutra*, domestikация, стрессоустойчивость, Д.К. Беляев.

Введение

В ходе исторического одомашнивания человеком диких животных в условиях неволи могли жить и размножаться лишь те особи, которые не только обладали поведением, допускающим сосуществование их с человеком на расстоянии его вытянутой руки, но и выдерживали с ним непосредственный контакт. Определенно можно сказать, что это был неосознанный, или стихийный, отбор человеком животных по поведению. У организмов, вовлекаемых в сферу domestikации, в течение исторически кратчайшего времени возник огромный спектр наследственных изменений, не свойственных видам в природе, произошла наследственная реорганизация многих признаков и функций, сложившихся за века предшествующей эволюции под влиянием стабилизирующего отбора. Механизмы такой реорганизации загадочны, ведь у диких видов нет наследственного разнообразия по возникшим *de novo* в ходе их domestikации признакам, что исключает возможность прямого эффекта отбора.

В конце 1950-х – начале 1960-х гг. Дмитрий Константинович Беляев сформулировал представление о том, что наиболее жесткий отбор, который происходил на самом раннем этапе одо-

машнивания диких животных, мог действовать на особые, специфические для domestikации, локусы, определяющие способность животных адаптироваться к неосвоенному в их предшествующей эволюционной истории фактору среды – человеку.

Для подтверждения этого представления был поставлен длительный эксперимент по селекционному созданию типа серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*), сходного по своему поведению с домашней собакой (*Canis lupus familiaris*). Результаты эксперимента подтвердили обоснованность исходной гипотезы, для проверки которой он был организован: у наиболее domestikцированных (в смысле поведения) животных дестабилизированными оказались сезонные гормональные профили, что немедленно затронуло систему сезонного размножения; дестабилизация затронула и цикл линьки, и экстерьерные признаки (положение ушей, хвоста), и окраску волосяного покрова, и даже кариотипические характеристики. Отбор по поведению, движущий по форме, оказался по существу *дестабилизирующим*; он в кратчайшие сроки сломал сложившуюся систему онтогенеза и вызвал громадную изменчивость многих признаков и свойств, сформированных у вида под действием стабилизирующего отбора.

Д.К. Беляев особо подчеркивал, что дестабилизирующая функция отбора не ограничивается доместикацией животных. Она должна проявляться в той или иной степени всегда, когда вид попадает в такие условия, при которых особое значение приобретает *отбор на стрессоустойчивость*. Поскольку такой отбор сопряжен с изменением нейрогормональных характеристик или реакцией органической системы на гормоны, то он приобретает дестабилизирующую функцию (Беляев, 1962, 1968, 1972, 1974, 1979, 1981–1983; Belyaev, 1969, 1979; Belyaev, Borodin, 1982; Belyaev, Trut, 1982; Беляев, Трут, 1989).

В 1982 г. в ответах на вопросы редакции журнала «Вестник Академии наук СССР» академик Д.К. Беляев подчеркивал: «Эксперименты по доместикации лисиц вскрыли, во-первых, один из коренных механизмов доместикационных изменений, которым оказался отбор животных по поведению. Во-вторых, они показали, что сам по себе отбор может порождать изменчивость и дестабилизировать даже те признаки организмов, которые не проявляют внутривидового наследственного разнообразия (например строгая сезонность размножения). Что же касается представления о дестабилизирующей функции отбора, то, как мне кажется, оно имеет большое значение для теории селекции, особенно в связи с серьезными изменениями систем содержания животных, обусловленными созданием крупных животноводческих ферм. В теоретическом же плане концепция дестабилизирующего отбора по-новому ставит проблему двух коренных факторов эволюции – отбора и изменчивости, а также стресса, прежде всего психоэмоционального стресса и сопряженных с ним нейроэндокринных характеристик, их значения в эволюционном процессе» (Беляев, 1982).

Предложенная Д.К. Беляевым концепция была новой, а точнее сказать, это была новая парадигма в изучении процесса доместикации и эволюции, ориентированная на выявление механизмов, которыми реализуется действие отбора по поведению – на интеграцию теории искусственного отбора с современными представлениями о функциях мозга.

В то же время Д.К. Беляев допускал, что у представителей разных таксонов, на разных уровнях по сложности организации послед-

ствия отбора на доместикационное поведение также будут разными. Предполагалось, что у тех групп животных, которые расширяют диапазон приспособительных реакций и овладевают разнообразной средой, реакция поведения входит в сложную систему фенотипических корреляций, которые обеспечивают стабилизацию и максимальную устойчивость формообразования в условиях изменчивой среды.

В последовавших экспериментах был поставлен вопрос: приведет ли доместикация к разным или аналогичным эффектам для таких представителей Carnivora, как лисица, американская норка и речная выдра, характеризующихся разной экологической пластичностью? «У речной выдры должны быть те же мутации окраски волосяного покрова, что и у американской норки», – неоднократно говорил Д.К. Беляев. И в 1984 г. в Институте цитологии и генетики СО АН СССР начался эксперимент по доместикации на представителе семейства куньих – речной выдре (*Lutra lutra*) (Трапезов, 1992, 1996, 1997а, б, 1998; Trapezov, 1995, 1996, 1998; Trapezov, Trapezova, 2000а, б).

Речная выдра

Выдра – один из представителей семейства, называемых куньими (Mustelidae). Куница, соболь, калан, горностай, колонок, барсук – ее родня. Крайние по размерам тела в этом семействе – большой и сильный зверь росомаха, а также самый маленький на Земле хищник – ласка.

В России выдру раньше кое-где называли «порешня» (поречня), т. е. живущая по рекам. Знаменитый Брэм назвал выдру одним из самых интересных животных Европы, а у индейцев Аляски выдра считается самым почитаемым животным, исключая разве что ворона.

Выдры ранее водились повсюду, где в водоемах имелась рыба – от крайнего севера до крайнего юга (исключая Антарктиду и Австралию). В Европе и Азии это был обычный зверь. Выдр истребляли, видя в них конкурентов при рыболовстве и рыбоводстве, но главным образом из-за ценного меха.

Однако главный удар по зверю нанесло загрязнение вод и, как следствие этого – исчезновение рыбы. Зверь, легко приспособившийся жить вблизи человека (выдр встречали в черте

Берлина и Петербурга), был обречен всюду, где исчезала рыба. Сегодня во многих местах Европы и Азии выдра стала до крайности редкой. В то же время на чистых таежных речках Европейского Севера, в Сибири и на Аляске зверь по-прежнему не является редкостью.

Согласно статистическим данным, всего в мире насчитывается приблизительно 88 тыс. выдр, что составляет лишь пятую часть от ее общей численности в середине XVIII в. В 2000 г. выдра обыкновенная (*Lutra lutra* Linnaeus, 1758) была внесена в красный список Всемирного союза охраны природы (IUCN) как «уязвимый» (vulnerable) вид.

Отлов в природе и естественный отбор в условиях неволи

При создании вольерной популяции речной выдры потребовалось разработать стратегию наиболее эффективного метода управления этой популяцией, чтобы добиться минимальной утраты приспособленности и минимальных потерь. Ведь изъятая из природы популяция выдр, попав в новые условия, проходит через «бутылочное горлышко» естественного отбора. Это приведет к тому, что аутбредный в нормальном состоянии вид испытает воздействие инбредной депрессии (Franklin, 1980; Groen *et al.*, 1995; Berg, 1996).

Методом проб и ошибок специалисты по селекции животных выяснили, какая крайняя степень инбридинга терпима для домашних животных, т. е. при каком его максимальном проявлении линия еще сохраняет продуктивность и плодовитость. Пример можно взять из практики клеточного пушного звероводства: выдающееся по своим качествам стадо лисиц из подмосковного зверосовхоза «Пушкинский» на 50 % происходит от одного самца (Беляев, Куличков, 1968; Куличков и др., 1978). Или другой пример из соболеводства. Родоначальниками всех разводимых в настоящее время в нашей стране соболей являются несколько десятков зверей (Портнова, 1941, 1966; Куличков, Портнова, 1967; Мишуков, 1998). Но это все же те случаи, когда инбридинг применяется для очистки конкретной группы особей от нежелательных генов и закрепления нужных. Поскольку одомашненные популяции были

частично освобождены от неблагоприятных генов в течение тысячелетий, они способны выносить более высокие степени инбридинга, чем аутбредные виды, обитающие в природе. Специалисты в подходе к диким животным считают, что максимально допустимая степень инбридинга в одном поколении не должна превышать 1 %, и называют этот уровень «основным правилом природоохранной генетики» (Franklin, 1980; Frankel, Soule, 1981).

Отлов животных для интродукции в неволю. Сахалинская популяция выдр в условиях естественной саморегуляции численности стабильна и незначительно колеблется вокруг относительно неизменной средней величины. Различия в среднем возрасте самцов и самок отсутствуют. В популяции выдр 55–58 % составляют самцы, молодых животных в возрасте до года – 19–22 %. В объединенной выборке по самцам и самкам распределение особей по возрастным группам подчиняется нормальному закону. Средняя продолжительность жизни отдельной особи составляет около 5 лет, а полностью популяция обновляется в течение 24 лет (Вшивцев, 1972).

Несмотря на огромную территорию распространения речной выдры – от Западной Европы до Восточной Азии, – она уже к началу 1970-х годов стала в западной части своего ареала редка и местами оказалась на грани исчезновения (Вшивцев, 1972; Илюшкин, 1989; Ansonge, Stubbe, 1995).

Животных для интродукции в неволю отлавливали в южной части о-ва Сахалин в 1983–1985 гг. с сентября по октябрь. В результате была собрана коллекция из 43 выдр – самцов и самок разного возраста. Как видно из табл. 1, при отлове в специальные ловушки из популяции изымаются в основном молодые неполовозрелые животные (46 %), а также старые и больные (24 %). На долю взрослых условно здоровых зверей приходится 30 %. От общей численности вида на Сахалине, определяемой в 5500 голов (Вшивцев, 1972), эта выборка составила 0,8 %.

Естественный отбор в условиях пленения. Первый этап domestikации (в данном случае интродукции отловленных в дикой природе выдр) был, несомненно, стрессующим для абсолютного большинства особей. Селективная

Таблица 1

Естественный отбор в условиях пленения

Отловлено в дикой природе					Выживаемость в неволе									
Группа	Самки		Самцы		Погибли в первые дни		Погибли в первые 2–3 мес.		Прожили до 1 года		Достигли половой зрелости		Размножились	
	n	%	n	%	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
~ 2–3 мес	1	5					1							
Неполовозрелые, 1–2 года	10	47	9	41	1		1	3			8	6	5	4
Взрослые	5	24	8	36		1			1	3			2	1
Старые	3	14	3	14										
Больные	1	5	2	9		1	1	1						
С патологией	1	5							1					
Итого	21	100	22	100	1 (9%)	2 (14%)	3 (19%)	4 (22%)	2 (14%)	3 (18%)			7 (33%)	5 (23%)

роль стресса проявлялась сразу же после пленения зверей, несмотря на то что они были обеспечены водой, кормом и витаминами *ad lib*.

Как видно из табл. 1, в момент отлова и сразу же после отлова погибли 9 % самок и 14 % самцов. В течение первых 2–3 месяцев после пленения погибли еще 19 % самок и 22 % самцов. У этих животных наблюдалась характерная для стресса стадия тревоги: потеря веса, несмотря на свободный доступ к корму и воде, взъерошенность и тусклость волосяного покрова, пугливость, расстройство деятельности желудочно-кишечного тракта, вследствие угнетения иммунной системы у большинства зверей развивались легочные заболевания и воспаление лимфатических желез. Ветеринарные процедуры, как правило, эффекта не давали. Довольно значительный отход наблюдался также в течение всего года после пленения. В этот период погибли еще 14 % самок и 18 % самцов. Однако на этом селективное действие стресса не закончилось – размножились и внесли вклад в следующее поколение только 33 % самок и 23 % самцов.

В целом за весь 15-летний период содержания в неволе выращено четыре поколения животных. Темпы обновления вольерной популяции в сравнении с обновлением популяции в природных условиях удвоились и составили 12 лет. Средний возраст отдельной особи у самок составил 3,2 года, у самцов – 3,7 года

вместо 5 лет в природе. Соотношение по полу – 54 % самок и 46 % самцов. По сравнению с природной саморегулирующейся популяцией в распределении частот по возрасту преобладают молодые 3-летние неполовозрелые особи.

Кормление

Питание в природе. Стихия выдры – вода, рыболовство. Исключительно быстрый пловец (обтекаемое уплощенное тело, подвижный мощный хвост, перепонки на лапах), она способна угнаться за любой пресноводной рыбой. Выдра – охотник азартный – ловит больше, чем может съесть. Ловит рыбу любую – крупную и мелкую. Мелочь поедает в воде, с крупной выходит на берег, в укромное место. Случалось, едва надкушенных рыб жители приречных лесных деревенек собирали утром на берегу.

Зайчонок, крыса, кладка утиных яиц и сама утка, плотно сидящая на гнезде, также могут стать добычей выдры.

Кормление в условиях вольерного содержания. Кормление выдры в условиях вольерного разведения, подобно другим зверям клеточного пушного звероводства – двукратное – утром и вечером. Тип кормления мясо-рыбный. Рацион на самом первом этапе доместики для животных, доставленных из природы, состоял из качественных компонентов, приготовленных в виде фарша (1 г/100 ккал

обменной энергии корма): мускульное мясо – 30, печень – 5, субпродукты мягкие – 20, субпродукты костные – 7, рыба морская – 15, творог – 5, экструдированное зерно – 5, овощи – 3, дрожжи пекарские – 5. Ежедневно в кормовую смесь добавлялись витамины (из расчета на 1 голову/сутки): А – 3 тыс. ИЕ; вит. В₁ и В₂ – по 2 мг, фолиевая кислота – 1 мг, аскорбиновая кислота – 40 мг (Трапезов, 1992, 1996).

Среднегодовая суточная потребность зверей в обменной энергии составляет по самкам 600–900 ккал, по самцам 1200–1800 ккал.

Растущему молодняку необходимо вводить в рацион свободный жир.

О проявлении у речной выдры тиаминазной болезни

Проявление тиаминазной болезни при проживании в природных условиях. У некоторых отловленных в природе животных наблюдались признаки тиаминазной болезни. Одна такая выдра (самка) пала вскоре после поступления в питомник.

Протокол вскрытия

Животное *выдра*, пол *самка*, возраст ? масса тела *4,2 кг*, дата гибели *12 дек. 1984 г.*, дата вскрытия *13 дек. 1984 г.*

Данные макроскопического анализа. Тушка резко истощенного животного – подкожная жировая клетчатка отсутствует. Жировая ткань не обнаружена также в переднем средостении, большом и малом сальниках, в брыжейке и окопочечной рыхлой соединительной ткани. Трахея и крупные бронхи проходимы на всем протяжении, просвет их свободен, слизистая бледная, блестящая. Плевральные полости свободны, париетальная и висцеральная плевро гладкая, бледно-розовая, блестящая. Консистенция легких тестоватая, уплотнений в ткани нет. Левое легкое бледно-розовое, в правом легком в верхней и средней долях видны участки ткани, окрашенные в ярко красный цвет. На разрезе ткань легких сухая, в местах красной окраски несколько спавшаяся, но достаточно воздушная. Лимфоузлы средостения и корня легких макроскопически не определяются. Вилочковая железа отсутствует. Щитовидная железа образована двумя отдельными долями ланцетовидной формы и темно-бурой окраски. Доли щитовидной железы расположены по обе стороны трахеи каудальнее перстовидного хряща гортани. Сердце весом 27,4 г расположено и сформировано правильно. Мышца сердца упругая, окрашена равномерно, полости желудочков не расширены, очаговые изменения отсутствуют. В брюшной полости сухо, париетальный и висцеральный листки брюшины гладкие, блестящие бледно-розовые. Петли кишечника лежат свободно. Печень весом 71,8 г, поверхность ее гладкая, края острые. На разрезе окраска печени равномерная, обычная, вены несколько полнокровны. Селезенка весом 4,9 г дрябловатая, уплощенная, с разреза соскоб ножом получить не удается. Почки обе весом 26,6 г дольчатые, капсула их полупрозрачна. На разрезе ткань почек темно-багровая, слои видны нечетко. Мочевой пузырь сокращен, мочи не содержит. Поджелудочная железа имеет хорошо выраженную голову и хвост, тело железы имеет полурассыпное строение. Ткань железы плотная серовато-бледная. Надпочечники неправильной формы, плотные, на разрезе четко видны корковый и мозговой слои. Матка двурогая, рога длинные, нитевидные, яичники по размеру соответствуют копеечной монете, плотные, с закругленными слоями. Пищевод и глотка покрыты оболочкой бледно-розового цвета, поверхность ее гладкая, без дефектов. Желудок правильной формы, несколько сокращен. Слизистая желудка образует высокие складки, бархатистая, без изъязвлений. Желудок пустой. Слизистую оболочку покрывает скудная вязкая прозрачная слизь. Просвет 12-перстной кишки, тонкого и толстого отделов кишечника не содержит пищевых и каловых масс. В толстом отделе присутствует дегтевидная масса пастообразной консистенции. Слизистая кишечника на всем протяжении не имеет видимых изменений. Общая длина кишечника от пилоруса желудка до ануса равна 218 см. Мускулатура нижних, верхних конечностей и спины на разрезах выглядит обычно. Мозг весом 39,6 г покрыт прозрачной мозговой оболочкой. Ткань головного мозга упругая, на разрезе блестящая, умеренно полнокровная. Желудочки мозга симметричные, щелевидные. Очаговые изменения в ткани всех отделов мозга и мозжечка не обнаружены. Гипофиз имеет сердцевидную форму, боковые доли аденогипофиза одинаковы по форме и размерам. Паховые, брыжеечные, медиастенальные и подчелюстные лимфоузлы визуально не определимы. Слюнные железы без особенностей.

Данные микроскопического исследования

Головной мозг: острая гибель одиночных ганглиозных клеток при отсутствии глиальной реакции.

Сердце: полнокровие капилляров миокарда, полное отсутствие гранулярного гликогена в кардиомиоцитах, острые очаговые некробиотические и дистрофические изменения – эозинофилия цитоплазмы и контрактура миофибрилл I–III степени. **В наружном и внутреннем слоях миокарда левого желудочка множественные субсегментарные контрактуры**, которые свидетельствуют о фибрилляции желудочков.

Легкие: множественные микро- и макротелезктазы (спадение альвеол и полнокровие капилляров их стенок).

Печень: отсутствие гранулярного гликогена, малые размеры гепатоцитов, гемосидерин в купферовских клетках.

Почки: умеренная пролиферация мезангиальных клеток в почечных клубочках, пылевидные скопления гемосидерина в цитоплазме эпителиоцитов проксимальных канальцев.

Селезенка: редукция лимфоидных фолликулов, массивный гемосидероз.

Поджелудочная железа: строение без особенностей.

Щитовидная железа: фолликулы расширены и заполнены плотным коллоидом, эпителий фолликулов низкий, малая активность железы).

Яичник: в корковом слое видны немногочисленные примордиальные фолликулы и созревающие граафовы пузырьки, а также белые тела.

Надпочечники: резкое полнокровие капилляров при сохранности микроскопического строения коркового и мозгового слоев.

Желудок: строение всех слоев обычно, обращает внимание разреженность лимфоидных фолликулов в подслизистом слое стенки желудка.

Двенадцатиперстная кишка, тонкий отдел кишечника – поверхностный посмертный аутолиз верхушек ворсин слизистой оболочки, отсутствие лимфоидной ткани в подслизистом слое и явлений пищеварительного лейкоцитоза. В стенке толстого кишечника встречаются мелкие скопления лимфоидных клеток.

Диафрагма и межреберные мышцы: множественные микротрубочки, очажки скопления гликозамингликанов и очаговые некротические изменения мышечных волокон.

Мышца бедра: множественные распространенные фокусы некроза мышечных волокон на фоне более старых рубцовых и гранулематозных изменений, являющихся следствием разновременного возникших микронекрозов мышечной ткани.

Морфологический диагноз

Кахексия, очаговые дистрофические изменения мышечных клеток сердца, фибрилляция желудочков сердца; рубцы и рубцующиеся гранулемы в скелетной мускулатуре, распространенный коагуляционный некроз мышечных волокон бедра задних конечностей. Дистрофические изменения паренхиматозных органов; гемосидероз селезенки, эпителия почечных канальцев, печени; редукция лимфоидной ткани.

Заключение

По данным вскрытия и последующего микроскопического исследования было сделано заключение: у павшей самки в течение последних нескольких месяцев жизни несколько раз возникали очаговые некрозы в поперечно-полосатой соматической мускулатуре. Мышца сердца была вовлечена в некробиотический процесс при последней волне некротизации мышечной ткани. Дистрофические очаговые изменения кардиомиоцитов привели к возникновению фибрилляции желудочков сердца, что явилось причиной непосредственной гибели выдры. Инволюция жировой ткани, лимфоидных фолликулов, анемии (гемосидероз селезенки, печени, почек), дистрофические изменения паренхиматозных элементов в сочетании с некрозами мышечной ткани составляли совокупность признаков, указывавших на наличие тиаминазной болезни, протекающей на фоне полного отказа животного от пищи.

Между тем зоологическая литература наполнена информацией о том, что в рационе речной выдры значительное место занимают пресноводные виды рыб: лещ, окунь, плотва (Mason, Macdonald, 1986). Но из практики клеточного пушного звероводства хорошо известно, что ткани и внутренние органы этих видов речных рыб содержат фермент тиаминазу, разрушающую в кормовой смеси тиамин, что приводит к авитаминозу В₁ и, как следствие, развитию тиаминазной болезни (Перельдик и др., 1972; Худякова, Кириллов, 1974).

Возникло предположение, что в природных условиях, видимо, не все выдры (возможно, по состоянию здоровья) способны обеспечить себя нетиаминазными пищевыми ресурсами.

Проявление тиаминазной болезни в условиях вольерного содержания. С целью выяснения вопроса – действительно ли в природных условиях в рационе физически полноценной и здоровой речной выдры тиаминазные виды пресноводных видов рыб занимают незначительное место, был поставлен специальный опыт на группе взрослых животных (5 самок и 10 самцов) в летний период с 1 июля по 20 августа (Семенова, Трапезов, 1993).

Звери получали в виде фарша «тиаминазный» рацион (г/100 ккал обменной энергии корма): лещ – 10, плотва – 10, окунь – 10, судак – 5, голец – 5, кальмар – 5, субпродукты мясо-костные – 20, творог – 5, экструдированная пшеница – 8, дрожжи пекарские – 5. Витаминный премикс из расчета 2 грамма на 1 голову в сутки. В опыте использовалась выловленная в р. Оби свежемороженая рыба.

Через месяц опытного кормления у животных появились характерные признаки гиповитаминоза В₁: резко ухудшилась поедаемость корма, а спустя 5 суток некоторые особи от него полностью отказались. Началось развитие признаков тиаминазной болезни: у отдельных животных отмечали паралич задних конечностей, судорожное запрокидывание головы. У многих зверей кал приобрел черный цвет, дегтеобразный по консистенции. Два самца с паралитической формой заболевания пали.

Проявления признаков тиаминазной болезни удалось легко снять внутримышечной инъекцией 6 %-го раствора тиаминбромида в дозе 2 мл. Спустя два часа после обработки явления

паралича у животных уменьшились, а через сутки – животные стали поедать корм. На пятый день кал приобрел нормальную консистенцию и окраску, а еще через 10 дней звери восстановили свою прежнюю упитанность.

Заключение ветеринарной экспертизы, основанной на клинических симптомах, было подтверждено патоморфологическим исследованием органов и тканей павших животных, у которых обнаружены множественные очаговые некрозы в поперечно-полосатой мускулатуре и миокарде. Поражение последнего привело к фибрилляции желудочков сердца, что явилось непосредственной причиной гибели выдр. Инволюция жировой ткани и лимфоидных фолликулов, анемия (гемосидероз селезенки, печени, почек), дистрофические изменения паренхиматозных органов в сочетании с некрозами мышечной ткани (рис. 1–12) составляют совокупность морфологических признаков, свойственных тиаминазной болезни, протекающей на фоне полного отказа от пищи.

Размножение

Размножение в природе. В природе выдры ищут партнера для спаривания, издавая свистящий звук и оставляя на речном берегу дуги следов. Беременность самки, как теперь установлено, по длительности может быть разной. Оплодотворенное яйцо на определенной стадии зиготы пребывает в латентной стадии (как бы «спит»). Внешний сигнал (фотопериод) дает толчок к пробуждению и дальнейшему развитию эмбриона и он быстро растет. Выдрята (от одного до четырех, реже пять) рождаются в логове слепыми и беспомощными. Мать их долго воспитывает – учит охотиться, плавать и искать спасение в воде при опасности. В первую зиму без материнского опыта отыскать пищу самостоятельно молодой не смог бы. Но даже и с матерью зимой приходится, кроме рыбы, есть лягушек, водяных крыс, жуков. Лакомство – раки! Мать учит выводок коллективной охоте (одни рыбу гонят, другие – в засаде), учит ударом хвоста выгонять рыбу из убежища под берегом, учит бдительно высматривать из воды только нос – глотнуть воздуха. Став взрослыми, выдры ищут себе участок охоты и ревниво его охраняют, метят границы пометом.

**Патоморфологические проявления тиаминозной болезни у выдр
(иллюстрации к протоколам исследования)**

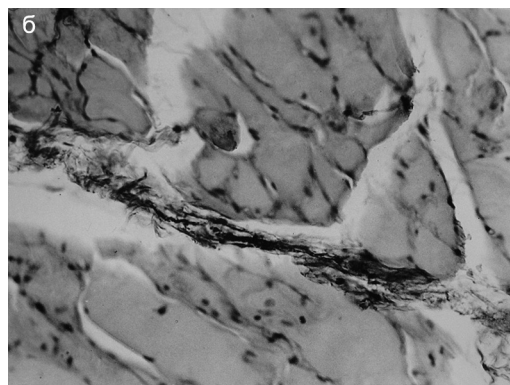
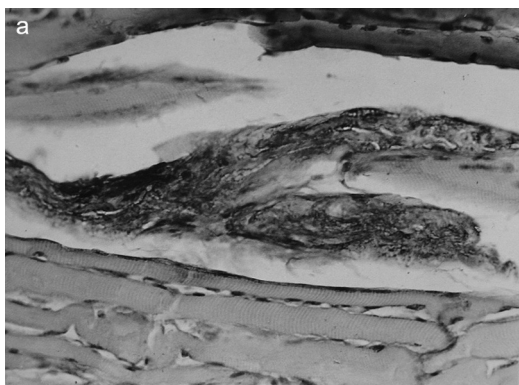


Рис. 1. Острый неврит: отек, деструкция и накопление гликозаминогликанов в нервных стволах межреберной и бедренной мышц (а – самка, б – самец). Окраска коллоидным железом-ШИК-гематоксилином, $\times 320$.

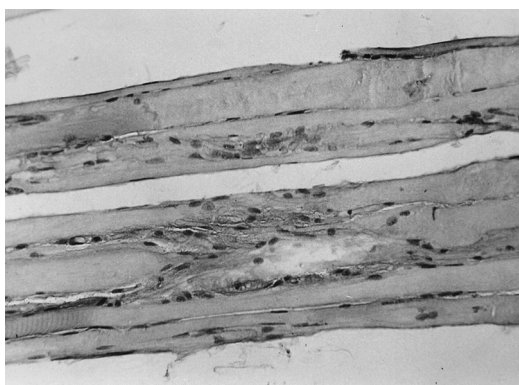


Рис. 2. Выдра-самка. Межреберная мышца: очаг созревающей рубцовой ткани в месте некроза мышечных волокон. Окраска коллоидным железом-ШИК-гематоксилином, $\times 320$.

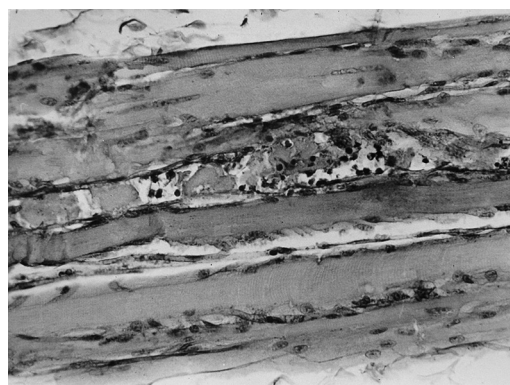


Рис. 3. Выдра-самец. Межреберная мышца: в центре снимка некротизированное волокно, разрушаемое макрофагами. Остальные мышечные волокна не изменены. Окраска коллоидным железом-ШИК-гематоксилином, $\times 320$.



Рис. 4. Выдра-самка. Мышца диафрагмы: очаговый коагуляционный некроз мышечных волокон и мелкие рубцы. Окраска коллоидным железом-ШИК-гематоксилином, $\times 320$.

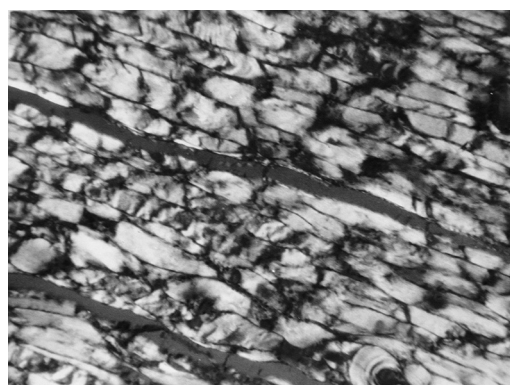


Рис. 5. Распространенные острые некротические и некробиотические повреждения мышцы бедра – картина в поляризованном свете: контрактуры и глыбчатый распад миофибрилл, исчезновение поперечной исчерченности. Окраска гематоксилином-эозином, $\times 320$.

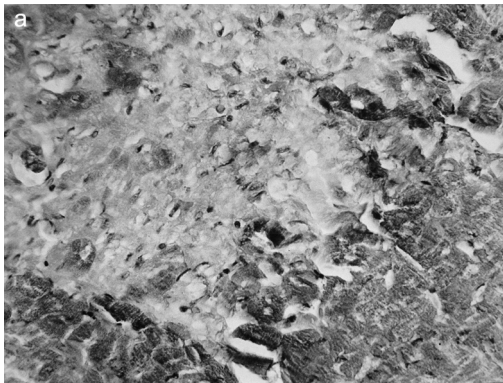


Рис. 6. Выдра-самец. Один из очагов старых, рубцовых изменений (а) и более молодой, клеточный рубец в миокарде левого желудочка сердца (б). Окраска гематоксилином-эозином, $\times 320$.

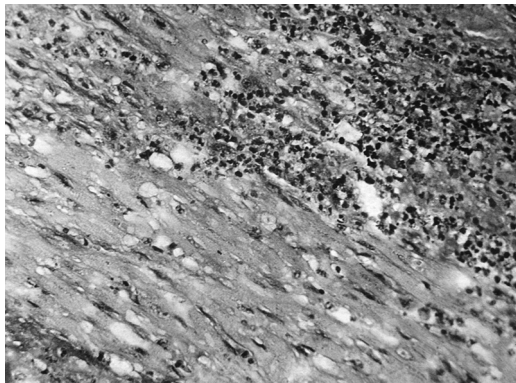


Рис. 7. Выдра-самец. Край инфарктоподобной зоны некроза миокарда левого желудочка сердца с массивной макрофагально-лейкоцитарной инфильтрацией. Окраска гематоксилин-эозином, $\times 320$.

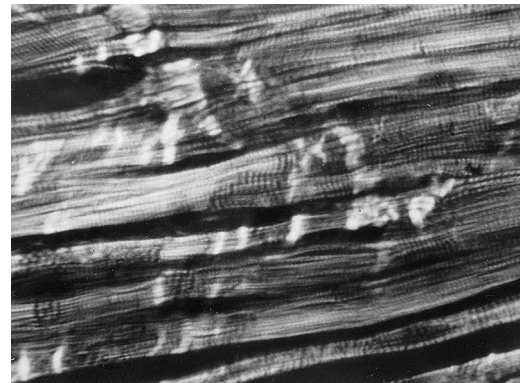


Рис. 8. Миокард выдры-самки: субсегментарные контрактуры миофибрилл в субэндокардиальном слое левого желудочка сердца – признак фибрилляции желудочков. Окраска гематоксилин-эозином, съемка в поляризованном свете, $\times 800$.

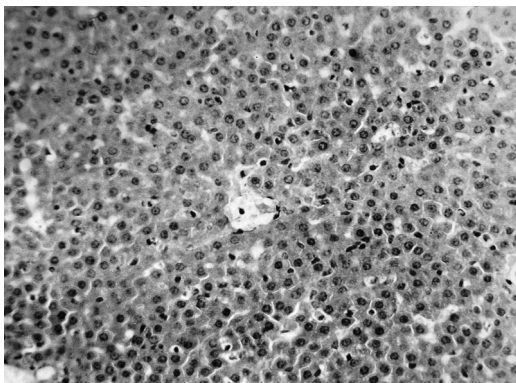


Рис. 9. Печень выдры-самки. Размеры гепатоцитов уменьшены за счет уменьшения объема цитоплазмы (результаты длительного отказа от пищи). Окраска гематоксилин-эозином, $\times 320$.

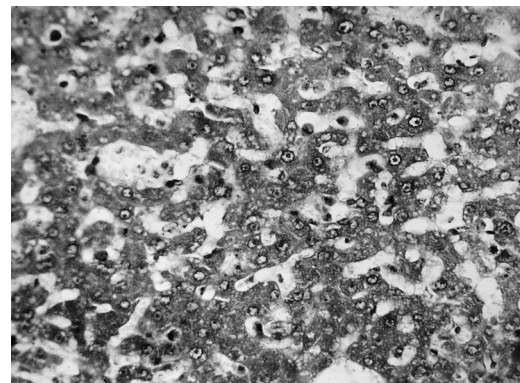


Рис. 10. Печень выдры-самца. Гепатоциты значительно крупнее за счет уменьшения объема цитоплазмы (результаты длительного отказа от пищи). Окраска гематоксилин-эозином, $\times 320$.

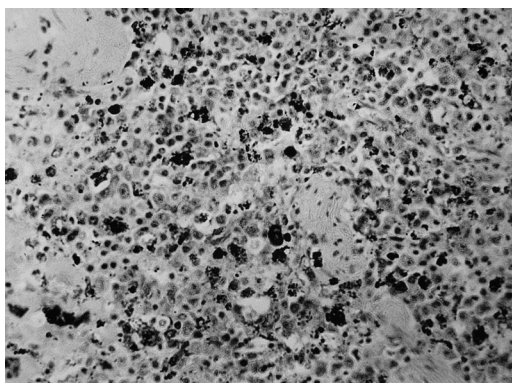


Рис. 11. Селезенка выдры-самки. Редукция лимфоидных фолликулов. Окраска гематоксилин-эозином, $\times 320$.



Рис. 12. Редукция лимфоидных фолликулов в селезенке выдры-самца с выраженным гемосидерозом. Окраска гематоксилином и эозином в сочетании с реакцией Перлса на железо, $\times 320$.

Размножение в условиях вольерного содержания. Половозрелость у речной выдры в условиях вольерного разведения наступает в возрасте 21 месяца. Звери приходят в охоту и покрываются в период с апреля по октябрь. Готовность самок к покрытию можно определять тремя методами: 1) по состоянию вагинальных мазков (рис. 13–18, табл. 2); 2) по состоянию внешних половых органов самок («петли»); 3) по готовности самки к спариванию путем подсадки к ней самца.

Продолжительность коитуса составляет в среднем 20–30 минут. Перекрытие самок производят на 2-й день. На 10–12-й день (считая от первого покрытия) возможно повторное спаривание (второй цикл) и, наконец, еще через 10–12 дней – по третьему. Спаривания

регистрируются с апреля по сентябрь. В среднем через 70–72 суток рождается потомство. Самые поздние щенения проходят в декабре. Количество щенков в помете 1–4. Масса щенков при рождении 70–120 г., длина тела 120–200 мм. Материнский инстинкт у выдр развит сильно, они хорошо принимают чужих щенков.

Уровень фактической плодовитости среди выдр с положительной реакцией на человека составил $3,0 \pm 0,2$ детеныша на одну самку, в то время как среди животных с реакцией страха на человека – $0,7 \pm 0,5$.

В возрасте 20 дней выдрята начинают поесть подкормку. В 30 дней у них открываются глаза. Отсадку молодняка от матерей производят в зависимости от сезона года: в 45 суток в летне-осенний период, в 60 суток – зимой (рис. 19).

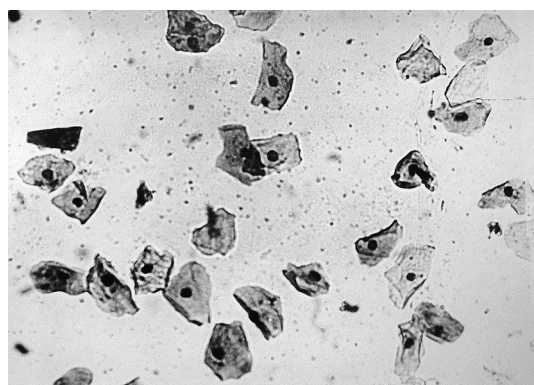
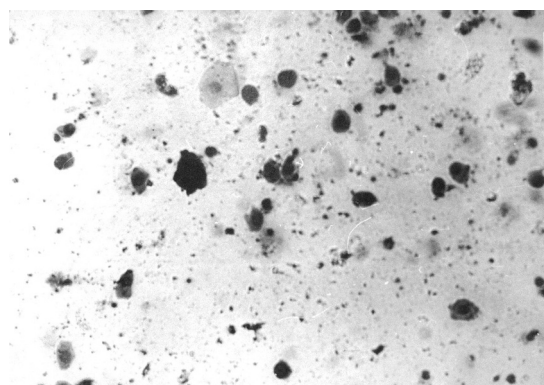


Рис. 13. Состояние слизистой эндотелия влагалища в состоянии покоя (слева) и в состоянии эструса (справа).

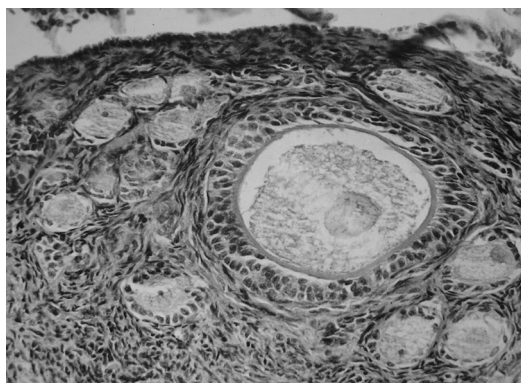


Рис. 14. Кортикый слой яичника в период покоя: множественные примордиальные фолликулы и созревающий фолликул. Окраска гематоксилином и эозином, $\times 320$.

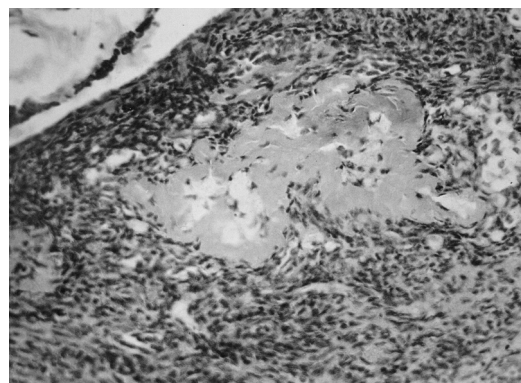


Рис. 15. Белое тело. Окраска гематоксилином и эозином, $\times 320$.

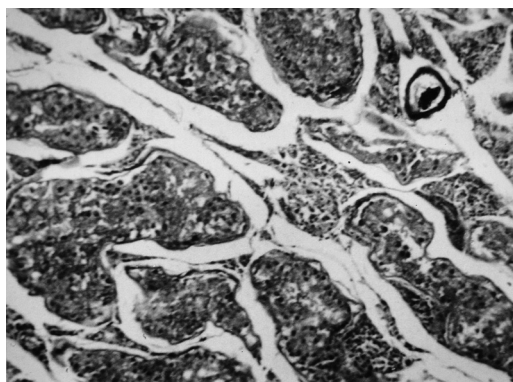


Рис. 16. Семенник: участок среза ткани с нормальным строением – семенные каналцы окружены узкими прослойками интерстициальной ткани. Окраска гематоксилином и эозином, $\times 320$.

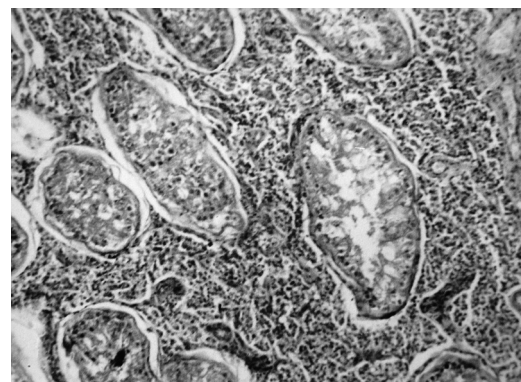


Рис. 17. Зона пролиферации интерстиция, который заполняет пространства между семенными каналцами. Окраска та же, $\times 125$.

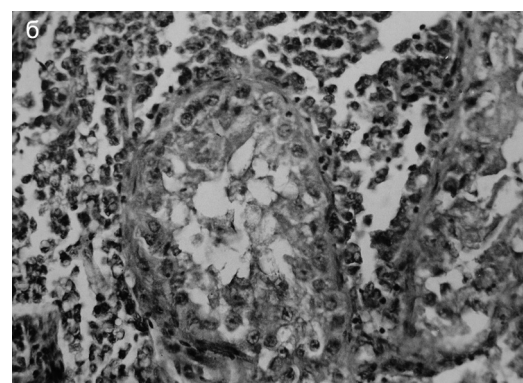
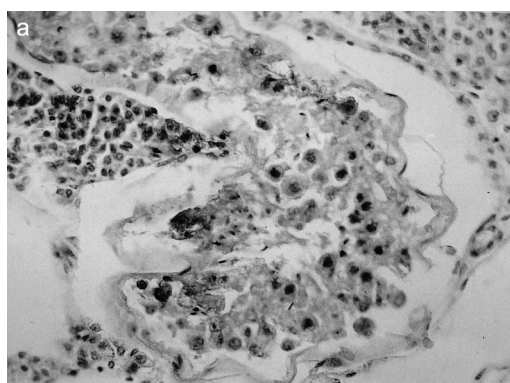


Рис. 18. а – слабо выраженный сперматогенез в семенных каналцах из зон с обычным строением органа и участков с пролиферацией интерстициальной ткани (сезонные изменения) (б). Окраска гематоксилином и эозином, $\times 320$.

Таблица 2

Показатели размножения выдр с разной реакцией на человека в условиях неволи

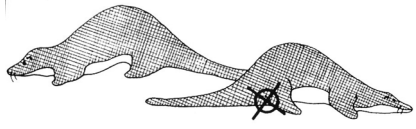
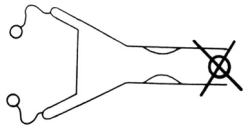




Показатели размножения		Реакция на человека	
		Реакция страха, %	Ручные, %
	Отсутствие стремления к спариванию	70	0
	Аборт, мертворожденные щенки	10	4
	Подавление лактации	30	2
	Неполноценный материнский уход за новорожденными	25	5
	Неонатальная гибель потомства	10	0
	Инфантицид новорожденных	2	0
Фактическая плодовитость (кол-во щенков на 1 самку)		0,72 ± 0,5	3,01 ± 0,1



Рис. 19. Отсадку выдрят от матерей производят в возрасте 50–60 дней. У 10 % выдрят при рождении в вольерных условиях присутствует страх (!) при внезапном попадании в воду. Плавая «по-собачьи», они в панике отчаянно стараются выбраться из воды.

Масса тела молодняка при отсадке 1300–1500 г. по самцам и 1000–1300 г. по самкам.

Живая масса взрослых особей при оптимальных условиях кормления и содержания составляет по самцам 10–13 кг, по самкам 6–8 кг.

Начиная с третьего поколения выдр стали содержать в специализированных звероводческих сооружениях – шедах.

Характеристика мехового покрова выдры

Волосной покров речной выдры состоит из очень густой ненамокающей подпуши и прикрывающей его ости. Линька у выдры диффузная. Остевой волос на вентральной поверхности туловища серебристого цвета. Площадь серебристого волоса сильно варьирует, нередко серебристая ость распространяется на боковую поверхность туловища, доходя до спинного ремня, придавая опушению особый колорит.

Мех речной выдры не только красивый, он еще и эталон прочности – его носкость принимается за 100% (табл. 3). В былые времена шубу из меха выдры носили до тридцати сезонов, поэтому не случайно народы Севера подбивали им края одежды (чтобы не вытиралась).

На рис. 20 представлена сравнительная картина продольных гистосрезов остевого волоса у соболя, американской норки и речной выдры, дополняющая характеристики из табл. 3.

Самым ценным мехом среди всех видов выдр обладают выдры Аляски. В процессе изготовления из меха выдры модельного изделия грубая ость частично эпилируется, остается короткая, густая и нежная подпушь.

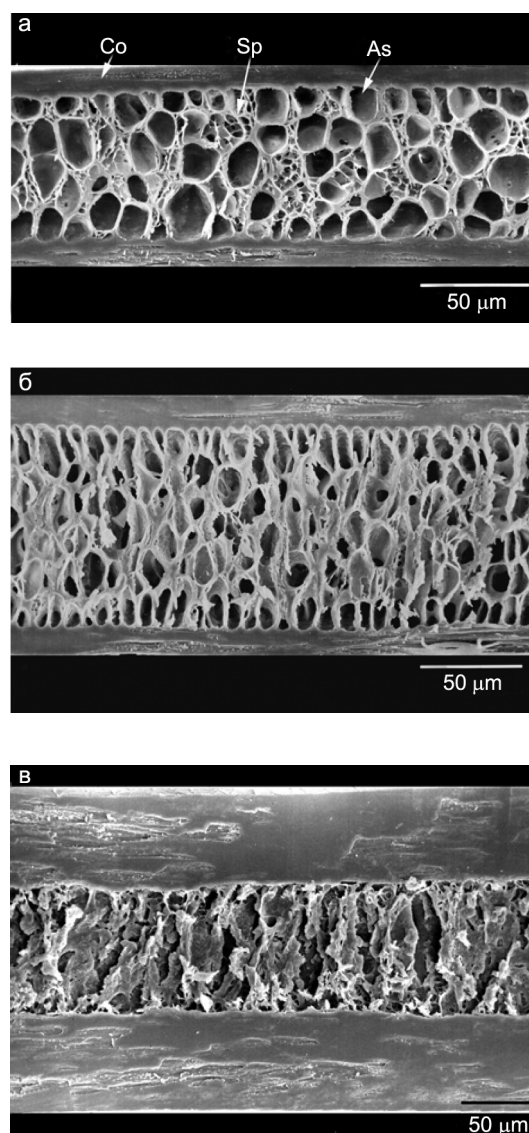


Рис. 20. Продольные разрезы остевого волоса у соболя (а), американской норки (б) и речной выдры (в) (Kondo *et al.*, 2004). Co – корковый слой, Sp, As – секторы, наполненные воздухом.

Таблица 3

Характеристики волосяного покрова у речной выдры в сравнении с некоторыми другими представителями семейства Mustelidae

Вид зверя	Носкость по шкале Паркера	Число волос в пучке, шт	Число пучков на 1 см ² кожи	Густота волос, тыс. шт./см ²
Выдра речная	100	34,2 ± 0,7	1714 ± 33	58,6
Американская норка	70	26,3 ± 1,1	1283 ± 16	33,72
Соболь	80	12,4 ± 0,4	1037 ± 39	12,86

Изменение поведения и появление некоторых фенотипических изменений в ходе разведения в неволе

В экспериментальной работе с популяцией выдры вмешательство человека было связано только с контролем за подбором пар для размножения, чтобы свести к минимуму влияние инбридинга и генетического дрейфа. Коэффициент отбора в условиях, когда селекционером выступает стрессующая антропогенная среда, составил в F_0 : по самкам – 67 %, по самцам – 77 %, в F_1 : по самкам – 64 %, по самцам – 61 %. При этом особи с реакцией страха на человека были не в состоянии успешно размножаться и вносили незначительный вклад в генетический фонд.

В ходе экспериментальной domestикации речной выдры действовал движущий отбор на увеличение числа особей с отсутствием реакции страха на человека, происходит адаптация, выражающаяся в изменении частот поведенческих фенотипов, дающих преимущество для выживания в средовых условиях, созданных человеком.

При специальном изучении оборонительной реакции на человека в исходном (отловленном в дикой природе) поколении было выделено три типа животных: с реакцией страха на человека (80 %); агрессивные (10 %); спокойные звери с положительной реакцией на человека (10 %).

Первые оценки изменения частотности поведенческих фенотипов трансформировались в сторону увеличения числа особей с положительной реакцией на человека. Доля таких животных через 13 лет составила 37 %. На долю агрессивных животных и особей с реакцией страха на человека приходилось 11 и 52 % соответственно.

Преобразование поведения даже за эти три поколения разведения в неволе сопровождалось некоторыми, пока еще незначительными девиациями от стандартного фенотипа в окраске волосяного покрова. В норме выдра характеризуется темно-коричневой спиной, окраска вентральной части тела серебристая, пуховой волос бежевого цвета. Большинство особей на нижней губе имеют небольшие по площади пегости от 1 до 5 см². В первом и втором поколениях domestикации речной выдры с большой частотой,

составляющей 1×10^{-1} , было зарегистрировано появление особей с неспецифическими пегостями, которые локализовались на кончике хвоста. Ни у одного из размножавшихся в F_0 животных этого признака не было.

Заключение

Приведенные данные демонстрируют, что отбор на первом этапе domestикации действует крайне жестко, и самое существенное последствие естественного отбора в условиях неволи состоит в том, что в ряду поколений сохраняются генотипы, обеспечивающие повышенную стрессоустойчивость в новой для них антропогенной среде. Иными словами, в условиях неволи эмоциональный стресс превращается в отбирающий фактор, который выявляет генотипическое разнообразие особей в популяции, ведет к ее дифференциации, способствует ускорению темпа эволюционных и селекционных преобразований.

Литература

- Беляев Д.К. О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их значении для теории эволюции и селекции животных // Изв. СО АН СССР. 1962. № 10. С. 111–124.
- Беляев Д.К. Биологические аспекты domestикации животных // Генетика и селекция новых пород сельскохозяйственных животных. Матер. Всесоюз. совещ. 24–26 октября 1968 г., Алма-Ата. Алма-Ата: Наука, 1970. С. 30–44.
- Беляев Д.К. Генетические аспекты domestикации животных. Проблемы domestикации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 39–45.
- Беляев Д.К. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора. История и теория эволюционного учения. Л.: Наука, 1974. С. 76.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при domestикации // Природа. 1979. № 2. С. 36–45.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор domestикации. Генетика и благосостояние человечества. М.: Наука, 1981. С. 53–66.
- Беляев Д.К. Генетика животных – одна из трудных проблем // Вестн. Академии наук СССР. 1982. № 4. С. 96–100.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970 гг.) / Ред. С.Р. Микулинский, Ю.И. Полянский. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние. 1983. С. 266–277.
- Беляев Д.К., Куличков Б.А. Улучшить племенную работу в лисоводстве // Кролиководство и звероводство. 1968. № 5. С. 37–39.

- Куличков Б.А., Полунина М.М., Карченков А.Г. Главное в селекции – целеустремленность и преемственность // Кролиководство и звероводство. 1978. № 3. С. 6–9.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 155–169.
- Вшивцев В.П. Выдра Сахалина (Биология и хозяйственное использование). Новосибирск: Наука, 1972. 107 с.
- Илюшкин А.Н. Современное состояние ресурсов речной выдры на Камчатке // Промысловая фауна Северной Пацифики: Сб. науч. тр. ВНИИ охоты и звероводства им. проф. Б.М. Житкова. Киров, 1989. С. 85–97.
- Куличков Б.А., Портнова Н.Т. Русский соболь. М.: Колос, 1967.
- Мишуков Л.К. С чего началось соболеводство? // Кролиководство и звероводство. 1998. № 5/6. С. 15.
- Перельдик Н.Ш., Милованов Л.И., Ерин А.Т. Кормление пушных зверей. М.: Колос, 1972. 344 с.
- 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.
- Семенова Л.А., Трапезов О.В. Чувствительность к дефициту витамина В₁ // Кролиководство и звероводство. 1993. № 4. С. 7.
- Трапезов О.В. Клеточное разведение выдр // Кролиководство и звероводство. 1992. № 5. С. 13.
- Трапезов О.В. Питомник речной выдры // Кролиководство и звероводство. 1996. № 6. С. 15–16.
- Трапезов О.В. Опыт одомашнивания представителей семейства кунцеобразных: Американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) и речной выдры (*Lutra lutra* Linnaeus, 1758) // Современные концепции эволюционной генетики. Ч. II. С. 350–352. Матер. Междунар. конф., посвящ. 80-летию со дня рождения академика Д.К. Беляева. Новосибирск, 9–12 сентября 1997 г. Новосибирск, 1997а.
- Трапезов О.В. Одомашнивание как один из возможных путей сохранения биоразнообразия (на примере речной выдры *Lutra lutra* Linnaeus, 1758) // Генетика. 1997б. Т. 33. № 8. С. 1162–1167.
- Трапезов О.В. Об одомашнивании речной выдры // Кролиководство и звероводство. 1998. № 2. С. 10.
- Худякова А.А., Кириллов А.К. Авитаминоз В₁ у норок при кормлении атлантической сельдью и меры его предупреждения // Проблемы пушного звероводства и кролиководства. Науч. тр. НИИПЗК. Т. XIII. М., 1974. С. 179–186.
- Ansorge H., Stubbe M. Nonmetric skull divergence in the otter – assessing genetic insulation of populations // IUCN Otter Spec. Group Bull. 1995. V. 11. P. 17–30.
- Belyaev D.K. Domestication of animals // Sci. J. (UK). 1969. No. 5. P. 47–52.
- Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor in domestication // J. Heredity. 1979. V. 70. P. 301–308.
- Belyaev D.K., Borodin P.M. The influence of stress on variation and its role in evolution // Biol. Zentralbl. 1982. V. 100. P. 705–714.
- Belyaev D.K., Trut L.N. Accelerating evolution // Science in the USSR. 1982. No. 5. P. 24–64.
- Berg P. The effect of inbreeding on reproduction traits in mink // Proc. of the VIth Intern. Sci. Congr. in Fur Animal Production (August 21–23): Appl. Sci. Reports. Warszawa, 1996. V. 27. P. 57–62.
- Franklin I.R. Evolutionary change in small populations // Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective / Eds M.E. Soule, B.A. Wilcox. Univ. California; San Diego: Stanford Univ. Sinauer, 1980. P. 135–149.
- Frankel O.H., Soule M.E. Conservation and Evolution. L.; N.Y.: Cambr. Univ. Press. 1981. 279 p.
- Groen A.B., Kennedy B.W., Eissen J.J. Potential bias in inbreeding depression estimates when using pedigree relationships to access the degree of homozygosity for loci under selection // Theor. Appl. Genet. 1995. V. 91. P. 665–671.
- Kondo K., Ninomiya Y., Ichikawa H. *et al.* Hair density and morphology of medulla in Mustelidae // VIIIth Intern. Sci. Congr. in Fur Animal Production. 15–18 September 2004, De Ruvenberg, 's-Hertogenbosch, The Netherlands. SCIENTIFUR, 2004. V. 28. No. 3. V: Fur Properties. P. 283–287.
- Mason C.F., Macdonald S.M. Otters: Ecology and Conservation. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1986. 136 p.
- Trapezov O.V. Selection for tameness towards man increased resistance to pneumonia in the river otter (*Lutra lutra*). Fourth Intern. Veterinary Immunology Symp. July 16–21. 1995. University of California, Davis. 1995.
- Trapezov O.V. The river otter (*Lutra lutra* L., 1758) as a new fur farming animal // Proc. of the VIth Intern. Sci. Congr. in Fur Animal Production. Applied Sci. Rep. August 21–23. 1996. Warsaw. Poland. 1996. V. 29. P. 215–219.
- Trapezov O.V. Behavioral aspects of the river otter (*Lutra lutra*) and the sea otter (*Enhydra lutris*) breeding in captivity // VIIth Intern. Otter Colloquium. March 14–19. 1998. Trebon. Czech Republic. 1998. P. 7.
- Trapezov O.V., Trapezova L.I. Fifteen years of otter breeding // Proc. of the VIIth Intern. Sci. Congr. in Fur Animal Production. V. IV: Contributed papers. B: Behaviour and Welfare. September 13–15. 2000. Kastoria. Macedonia. Greece. 2000a. P. 126–128.
- Trapezov O.V., Trapezova L.I. Fifteen years of river otter (*Lutra lutra* Linnaeus, 1758) breeding in captivity // Adv. in Ethology Suppl. No. 35 to «Ethology». Contributions to the 3rd Intern. Symp. on Physiology and Ethology of Wild and Zoo Animals. Berlin, Germany, 4–7 October 2000. Edited by Matthias Lechner-Doll, Heribert Hofer. Institute for Zoo Biology and Wildlife Research (IZW), Berlin Alfred-Kowalke-Strasse 17, D-10315 Berlin, Germany. Blackwell Wissenschaft-Verlag Berlin Vienna. 2000b.

**AN EXPERIMENT ON RIVER OTTER
(*LUTRA LUTRA* LINNAEUS 1758) DOMESTICATION**

O.V. Trapezov, L.I. Trapezova, L.A. Semenova

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

A cage population of river otters (*Lutra lutra*) has been obtained in an experiment of domestication of the species conducted at the Institute of Cytology and Genetics, Novosibirsk. It is shown that the crucial factor in introduction of the species to captive breeding is selection for stress resistance in an anthropogenic environment. River otter domestication is accompanied by balancing selection for increase in the number of individuals lacking fear-induced response toward humans.

Key words: river otter, *Lutra lutra*, domestication, stress resistance, D.K. Belyaev.