

УДК 936.934.55.082

ИНТЕНСИВНОСТЬ ПИГМЕНТАЦИИ МЕХОВОГО ПОКРОВА СОБОЛЕЙ (*MARTES ZIBELLINA* L.) И РЕПРОДУКТИВНАЯ СПОСОБНОСТЬ

© 2014 г. С.Н. Каштанов¹, О.Е. Лазебный², А.П. Нюхалов³,
И.Е. Чернова⁴, Г.Р. Свищёва^{1,5}, О.В. Трапезов⁵

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

² Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук, Москва, Россия;

³ Племенной зверозавод «Пушкинский», Московская обл., Пушкинский р-н, Россия;

⁴ Институт пушного звероводства и кролиководства им. В.А. Афанасьева,
пос. Родники, Московская область, Россия;

⁵ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

Поступила в редакцию 23 сентября 2013 г. Принята к публикации 25 октября 2013 г.

Исследованы последствия направленного отбора на затемнение окраски меха соболей промышленной популяции. Проведен анализ четырех типов скрещивания, в которых самцы и самки отличались друг от друга окраской волосяного покрова и по ряду показателей воспроизводства: «плодовитости самок», «выходу щенков на покрытую самку», «выходу щенков на оценившуюся самку» и «доле пропустовавших самок». Самые низкие показатели воспроизводства выявлены при подборе пар животных с наиболее темной окраской меха. Проведен двухфакторный дисперсионный анализ этих признаков, результаты которого показали, что на все признаки значительно влияют как тип скрещивания (фактор 1), так и поколение (год) отбора (фактор 2), а эффект взаимодействия двух факторов значим только для признака «выход щенков на покрытую самку». В целом за десятилетний период наблюдалась положительная динамика исследованных признаков, что позволяет говорить о потенциальной возможности продолжения направленного отбора на усиление пигментации окраски соболей. Выявлены основные этапы в селекции «пушкинской» популяции соболей и определены перспективы дальнейшей селекционной работы.

Ключевые слова: черноголовый соболь, отбор на затемнение меха, плодовитость.

ВВЕДЕНИЕ

В начале XX в. в нашей стране были организованы первые зверофермы, на которых стали разводить соболей в клеточных условиях. Повышенный спрос на темные шкурки соболя и определил это приоритетное направление селекции наравне с отбором на размер шкурки и качество опушения.

В ходе промышленной domestikации соболей выяснилось, что соболь в сравнении с другими пушными зверями в условиях клеточного содержания – животное «позднеспелое»: большинство самок становятся половозрелыми

только к 3–4-летнему возрасту. Плодовитость у соболя в сравнении с американской норкой в два раза ниже, но, как бы в компенсацию этого, репродуктивный период у него в два раза длиннее и продолжается до 12 и более лет.

Для изучения связи степени пигментации мехового покрова с репродуктивными особенностями в историческом периоде промышленной domestikации соболей предлагается выделять три этапа.

Первый этап – интенсивный отбор исходного поголовья соболей, доставленных (изъятых, выловленных) из диких популяций, на общее затемнение окраски мехового покрова.

Цвет мехового покрова дикого соболя очень изменчив. Окраска остевого волоса варьирует от желтовато-бурой (почти песочной) до интенсивно темно-коричневой и смолисто-черной. Часто по туловищу рассеяны депигментированные остевые волосы, создающие эффект седины. Цвет пуховых волос меняется от темно-пепельного до коричневого и светло-желтого. Подавляющее большинство соболей имеют так называемое горловое пятно светло-серого, белого, кремового, желтоватого или оранжевого цвета, контуры которого меняются от резкой очерченности до расплывчатости (подпалина). Размер горлового пятна варьирует от небольшой подпалины до пятна площадью более 10 см² (Сабанеев, 1875; Тугаринов, 1913; Раевский, 1947; Павлюченко и др., 1979; Бакеев и др., 2003).

По характеру внутривидовой изменчивости в интенсивности пигментации окраски меха в ареале соболя в 1925 г. были выделены 18 географических рас (исторически название расы у соболей получило свой специальный термин – «кряж»).

Географическая изменчивость характеризуется постепенным потемнением окраски меха у соболей в направлении с запада на восток. При этом на севере ареала, а также в высокогорьях с экстремальными погодными условиями в зимнее время сформировались популяции с более светлой окраской меха (Доппельмаир, 1926; Дулькейт, 1929; Пономарев, 1938, 1944; Кузнецов, 1941; Корытин, 1971, 1972; Крючков, 1971; Бакеев и др., 2003). По оценке экспертов внешнеторговой организации «Союзпушнина» наиболее светлые соболя относятся к минусинскому, тувинскому, енисейскому кряжам (Евтеев, 2008).

Темные особи больше встречаются среди баргузинских и якутских соболей, которые, кроме того, отличаются шелковистостью меха, но размер их тела небольшой. Следует особо оговориться, что звери черной окраски в природных популяциях встречаются редко – даже среди баргузинских соболей около половины добываемых особей имеют средний или светлый тон окраски.

В первом соболином хозяйстве (зверосовхоз «Пушкинский») начальный массив животных численностью в 100 голов был сформирован из соболей различных кряжей, отловленных в

природных популяциях в 1929–1932 гг. Это были животные, не отличавшиеся идеальным качеством опушения и нужной для селекции темной окраской, так как отловить «готовых» зверей (с точки зрения товароведения) в тайге было просто невозможно. Поэтому в 1932 г. в первоначально созданной коллекции присутствовала огромная изменчивость по интенсивности пигментации, и желательную для селекции относительно темную окраску меха имели всего лишь 4 % зверей (Каверин, Уткин, 1980).

В 1935–1936 гг. провели дополнительный отлов еще около 80 баргузинских соболей, среди которых темными были лишь несколько особей. Кроме того, завезенные из дикой природы звери по поведению были очень дикими, не все шли в воспроизводство, большая часть самок вообще не приходила в охоту.

И все же отбор делал свое дело: в специализированном звероводческом хозяйстве «Пушкинский» количество темноокрашенных соболей за период с 1930 г. по 1960 г. увеличилось по самкам в 24 раза, а по самцам в 15 раз. Именно эти несколько десятков зверей в основном и являются родоначальниками всех соболей, разводимых в настоящее время в нашей стране (Портнова, 1941, 1966; Куличков, Портнова, 1967; Мишуков, 1998).

Второй этап – селекция на однородность окраски по всей поверхности туловища.

С целью добиться однородности окраски по всей поверхности туловища начался отбор на «выравнивание» окраски спины и живота соболей. Для этого в 1966 г. вступила в действие специальная инструкция по бонитировке соболей: 1) летняя бонитировка растущего молодняка в клетках с выделением лучших по развитию особей; 2) оценка хода линьки и сроков формирования зимнего волоса с одновременным выделением лучших особей по окраске и качеству опушения; 3) бонитировка молодняка после завершения «созревания» меха, – беря каждого зверя в руки; 4) отобранные на племя звери (в большем количестве, чем это требуется на формирование основного стада) высаживаются в наиболее светлые клетки, отдельно самцы и самки, и вновь просматриваются, сравнивая особей, сидящих рядом, и отбраковывая худших; 5) отобранных лучших, особенно самцов, сравнивают еще раз, посадив

зверей в небольшие переносные клетки и поставив рядом для дальнейшей, более детальной, их оценки друг с другом; 6) максимальный балл за окраску выдается только тем зверям, которые обладают совершенно ровной черной окраской всего туловища, включая голову и уши, без горлового пятна; 7) бонитировке подлежит весь молодняк, в том числе и заведомо предназначенный к забою на шкурку, так как это дает возможность не только оценить качество родителей по потомству, но и проверить, насколько оправдана выбранная стратегия подбора пар; 8) повторная бонитировка зверей на втором году жизни с выбраковкой животных, дающих ухудшение окраски; 9) для закрепления нужных признаков у отобранного поголовья проводился дальнейший подбор пар с учетом известных свойств линий и семейств. При подборе пар обязательно учитывалось качество потомства этих зверей в прошлые годы (Портнова, 1941, 1966; Куличков, Портнова, 1967).

В итоге в зверосовхозе «Пушкинский» было создано однородно окрашенное стадо черных соболей (Портнова, 1966; Куличков, Портнова, 1967; Павлюченко, 1980). Общая окраска таких соболей – смолисто-черная, пух однородно окрашен в темно-серый цвет с дымчатым оттенком (рис. 1).

Следует сказать, что до 1969 г. ни одной породы или заводского типа пушных зверей признано не было, так как по существовавшей в то время инструкции селекционные достижения оформлялись только среди домашних животных, а к пушным зверям клеточного разведения их не относили (Кузнецов, 2006, 2007). Чтобы исправить существовавшее положение в декабре 1968 г. была проведена специальная конференция, приуроченная к 100-летию выхода в свет второй главной книги Ч. Дарвина «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания». На основании материалов, рассмотренных на конференции, в конце 1968 г. пушные звери были отнесены к категории сельскохозяйственных животных (Афанасьев, 1968). В том же 1968 г. уникальное стадо черных пушкинских соболей было заявлено на рассмотрение как самостоятельная порода.

В 1969 г. приказом по МСХ СССР порода *пушкинский черный соболь* была утверждена (авторы: Н.Т. Портнова, Б.А. Куличков, В.А. Мизгирева, Ю.М. Докукин, И.С. Демина, А.М. Амплеева, А.А. Бычкова, И.Ф. Кудин, Е.А. Кузнецова, А.М. Макарова, И.В. Митрофанова, А.Я. Чепцова). Общее поголовье молодняка и основных зверей было свыше 20 тыс. голов, что позволило приступить к



Рис. 1. Фенотипы соболей с разной интенсивностью пигментации мехового покрова: слева – черноголовый, справа – светлоголовый.

созданию больших дочерних соболиных ферм в зверосовхозах «Сомовский» (Воронежская область), «Заря» (Ленинградская область), «Бирюлинский» (Татарстан), «Соболевский» (Красноярский край).

Третий этап – селекция на затемнение общей окраски волосяного покрова – появлением черноголовых особей.

Анализ изменений интенсивности пигментации соболиного стада в зверосовхозе «Пушкинский», проведенный по племенным книгам за период 1954–1995 гг., показал, что в 1968 г. было зафиксировано появление черноголовых особей (Каштанов и др., 2008а, б).

Существует мнение о том, что движущий отбор на затемнение окраски животных сопровождается коррелированным снижением общей жизнеспособности, плодовитости, продолжительности жизни и др. (Алтухов и др., 1976, 1987; Франклин, 1983; Imasheva, 1991). Настоящее исследование преследовало конкретную задачу – выяснить, как многолетний отбор на усиление пигментации мехового покрова у соболей затронул их воспроизводительную функцию.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Анализировались записи в племенных книгах соболиной фермы Пушкинского звероводческого хозяйства с 1992 г. по 2001 г. Весь массив изучаемых животных был разделен на четыре группы, сформированные по конкретному году (поколению) и типу скрещиваний, который определялся фенотипом скрещиваемых пар (в данном случае окраской головы).

Обсчитывался материал для каждого года (поколения) и каждого типа скрещивания:

1. Воспроизводительная способность самца:

- количество покрытых самцом самок (n_1);
- количество оценившихся самок (n_2);
- количество родившихся щенков от этих самок (n_3);
- количество щенков на момент зоотехнической регистрации (n_4).

2. Количественные признаки, характеризующие воспроизводство:

- «выход щенков на покрытую самку» – как отношение $\sum n_4 / \sum n_1$;

- «выход щенков на оценившуюся самку» – как отношение $\sum n_4 / \sum n_2$;

- плодовитость – как отношение $\sum n_3 / \sum n_2$;
- доля пропустовавших самок – как отношение $1 - \sum n_2 / \sum n_1$.

Для описания истории разведения соболей в Пушкинском зверосовхозе сначала анализировалась динамика воспроизводства соболей за десятилетний период без подразделения их на группы по окраске меха. Далее анализировалась динамика воспроизводства отдельно для каждой группы. Затем был проведен сравнительный анализ между группами с разным типом скрещиваний.

Для определения влияния года (поколения), типа скрещивания, а также их возможного взаимодействия на показатели воспроизводства был проведен двухфакторный дисперсионный анализ. Перечисленные выше признаки для дисперсионного анализа рассматривались в семьях самцов со средним полигамным соотношением 1 : 3 и средним количеством щенков $4,5 \pm 0,1$.

Для анализа данных были использованы стандартные статистические средства EXCEL и STATISTICA. Рассчитывались средние значения признаков и стандартные ошибки средних. Для двухфакторного дисперсионного анализа была разработана программа, написанная в среде R.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Практика соболеводства показала зависимость воспроизводительной способности соболей от возраста. При этом наибольшая доля пропустовавших самок наблюдается в первые годы их жизни, а оптимальная продуктивность достигается к возрасту 5–7 лет (Бондаренко, 2004). Это подтверждают данные, представленные в табл. 1 и на рис. 2, а, б. Видно, что в среднем «выход щенков на покрытую самку» за анализируемый период вырос с $1,1 \pm 0,1$ до $2,6 \pm 0,2$ щенка. Плодовитость самок также выросла с $2,8 \pm 0,1$ до $3,3 \pm 0,2$. Доля пропустовавших самок равномерно снижалась с $0,6 \pm 0,1$ до $0,1 \pm 0,1$.

Сводные данные по результатам скрещиваний соболей с различной интенсивностью пигментации мехового покрова за период 1992–2001 гг. представлены в табл. 2.

Таблица 1

Динамика показателей воспроизводства соболей за десятилетний период

Год	Исходные данные				Признаки			
	Количество покрытых самок	Количество оценившихся самок	Количество щенков	Количество зарегистрированных щенков	Выход щенков на 1 покрытую самку	Выход щенков на 1 оценившуюся самку	Плодовитость самок	Доля пропустивших самок
1992	600	254	709	654	1,1 ± 0,1	2,2 ± 0,1	2,8 ± 0,1	0,6 ± 0,1
1993	1036	503	1396	1160	1,1 ± 0,1	2,1 ± 0,1	2,8 ± 0,2	0,5 ± 0,1
1994	623	350	1056	964	1,5 ± 0,1	2,7 ± 0,1	3,0 ± 0,1	0,4 ± 0,05
1997	1065	685	2272	1981	1,9 ± 0,1	2,6 ± 0,2	3,3 ± 0,1	0,4 ± 0,1
1999	919	720	2391	2211	2,4 ± 0,2	3,0 ± 0,2	3,3 ± 0,2	0,2 ± 0,1
2001	675	591	1951	1727	2,6 ± 0,2	3,1 ± 0,2	3,3 ± 0,2	0,1 ± 0,1

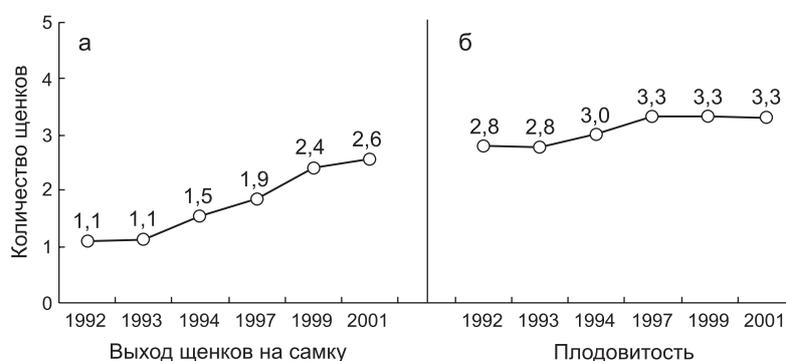


Рис. 2. Динамика показателя «выход щенков на покрытую самку» (а) и плодовитости самок (б) по годам.

Таблица 2

Показатели воспроизводства соболей для четырех типов скрещиваний (суммарно за 10 лет)

Тип скрещивания, ♂×♀	Исходные данные				Признаки			
	Количество покрытых самок	Количество оценившихся самок	Количество щенков	Количество зарегистрированных щенков	Выход щенков на покрытую самку	Выход щенков на оценившуюся самку	Плодовитость самок	Доля пропустивших самок
сг × сг	3089	2116	6721	5944	1,9 ± 0,1	2,8 ± 0,1	3,2 ± 0,1	0,3 ± 0,03
чг × сг	1026	641	1996	1840	1,8 ± 0,1	2,9 ± 0,1	3,1 ± 0,1	0,4 ± 0,04
сг × чг	684	320	998	867	1,3 ± 0,2	2,7 ± 0,1	3,1 ± 0,1	0,5 ± 0,07
чг × чг	119	26	60	46	0,4 ± 0,3	1,8 ± 0,4	2,3 ± 0,3	0,8 ± 0,1

Были проанализированы 4 типа подбора пар, различающихся по интенсивности пигментации головы.

Тип 1 – гомогенный подбор: ♀♀ светлоголовые × ♂♂ светлоголовые – отличался лучшими показателями воспроизводства и наименьшей

долей пропустивших самок (около 30 %). Этот показатель определял выход щенков за весь период наблюдений (табл. 2).

Тип 2 – гетерогенный подбор: ♂♂ чернголовые × ♀♀ светлоголовые. Для типа 2 по сравнению с типом 1 доля пропустивших

самок возрастала на 6 %, а показатели плодовитости самок между двумя типами скрещиваний достоверно не различались.

Тип 3 – гетерогенный подбор: ♂♂ *светлоголовые* × ♀♀ *черноголовые*. Для типа 3 по сравнению с двумя предыдущими типами подбора пар доля пропустовавших самок резко возрастала, поскольку щенилось меньше половины самок, но плодовитость и «выход щенков на оцененную самку» практически не отличались от показателей первых двух типов подбора пар.

Сравнивая показатели воспроизводства между типами 2 и 3 (реципрокные скрещивания), можно констатировать, что у *черноголовых* самок количество благополучных щенений снижено в полтора раза.

Тип 4 – гомогенный подбор ♂♂ *черноголовые* × ♀♀ *черноголовые* по показателям воспроизводства отличался от всех остальных – доля оцененных самок составляла всего лишь 22 %. Причем показатели плодовитости оказались снижены по сравнению с предыдущими тремя типами подбора пар в среднем на одного щенка.

Поскольку со временем в ходе отбора на затемнение в популяции соболей накопилось достаточное количество темноокрашенных особей, появилась возможность отобрать среди них соболей с оптимальной воспроизводительной способностью. Для этого был проведен двухфакторный дисперсионный анализ, в котором, кроме фактора «тип скрещивания», был введен еще один фактор – «поколение». Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по этим двум факторам представлены в табл. 3.

Каждому анализируемому количественному признаку соответствуют четыре строки (табл. 3): в первых трех строках приведены данные по межгрупповым дисперсиям («год», «тип» и «год × тип») и в четвертой – по внутригрупповым дисперсиям («Остаточный»). Столбец «Df» содержит данные по числам степеней свободы, столбцы «SS» и «MS» – данные по суммам квадратов отклонений и дисперсиям наблюдений соответственно. Столбец «F-значение» содержит наблюдаемое значение F-статистики, а столбец «Pr (>F)» – вероятность того, что внутригрупповая дисперсия не превышает межгрупповую.

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа исследованных количественных признаков соболей относительно факторов «поколение» (год) и «тип скрещивания» (тип) и их взаимодействия (год × тип)

Признак	Эффект	Степень свободы эффекта, Df	Сумма квадратов, SS	Средний квадрат, MS	Отношение Фишера, F-значение	Уровень значимости для вычисленного F, Pr(>F)
Выход щенков на покрытую самку	1 год	1	508,430	508,430	327,892	<<0,001
	2 тип	1	258,820	258,820	166,916	<<0,001
	3 год × тип	1	10,520	10,520	6,783	0,009
	4 Остаточный	1356	2102,620	1,550		
Выход щенков на оцененную самку	1 год	1	22,420	22,421	18,791	0,00002
	2 тип	1	21,430	21,433	17,962	0,00002
	3 год × тип	1	0,220	0,219	0,184	0,668
	4 Остаточный	1040	1240,930	1,193		
Плодовитость	1 год	1	34,900	34,905	38,269	<<0,001
	2 тип	1	10,050	10,045	11,013	0,001
	3 год × тип	1	2,030	2,033	2,229	0,136
	4 Остаточный	1040	948,580	0,912		
Доля пропустовавших самок	1 год	1	42,665	42,665	352,300	<<0,001
	2 тип	1	21,671	21,671	178,940	<<0,001
	3 год × тип	1	0,175	0,175	1,441	0,230
	4 Остаточный	1356	164,219	0,121		

Для номинального уровня значимости было выбрано значение 0,05. Задачей дисперсионного анализа явилась проверка зависимости среднего значения анализируемого признака от года селекционного периода (поколения отбора), типа скрещивания и их взаимодействия.

Как показал анализ дисперсий, на все признаки воспроизводства значимо влияет тип подбора пар ($p \leq 0,0009$). Год (поколение отбора) также значим для всех признаков ($p < 0,000016$),

а эффект взаимодействия этих двух факторов значим только для признака «выход щенков на покрытую самку» (p -значение = 0,0093).

На рис. 3 представлены диаграммы плотности распределения значений признаков «выход щенков на покрытую самку», «выход щенков на ошенившуюся самку» и «плодовитость», в зависимости от поколения отбора (годы), селекционного периода (а) и типа скрещивания, определяемого интенсивностью пигментации

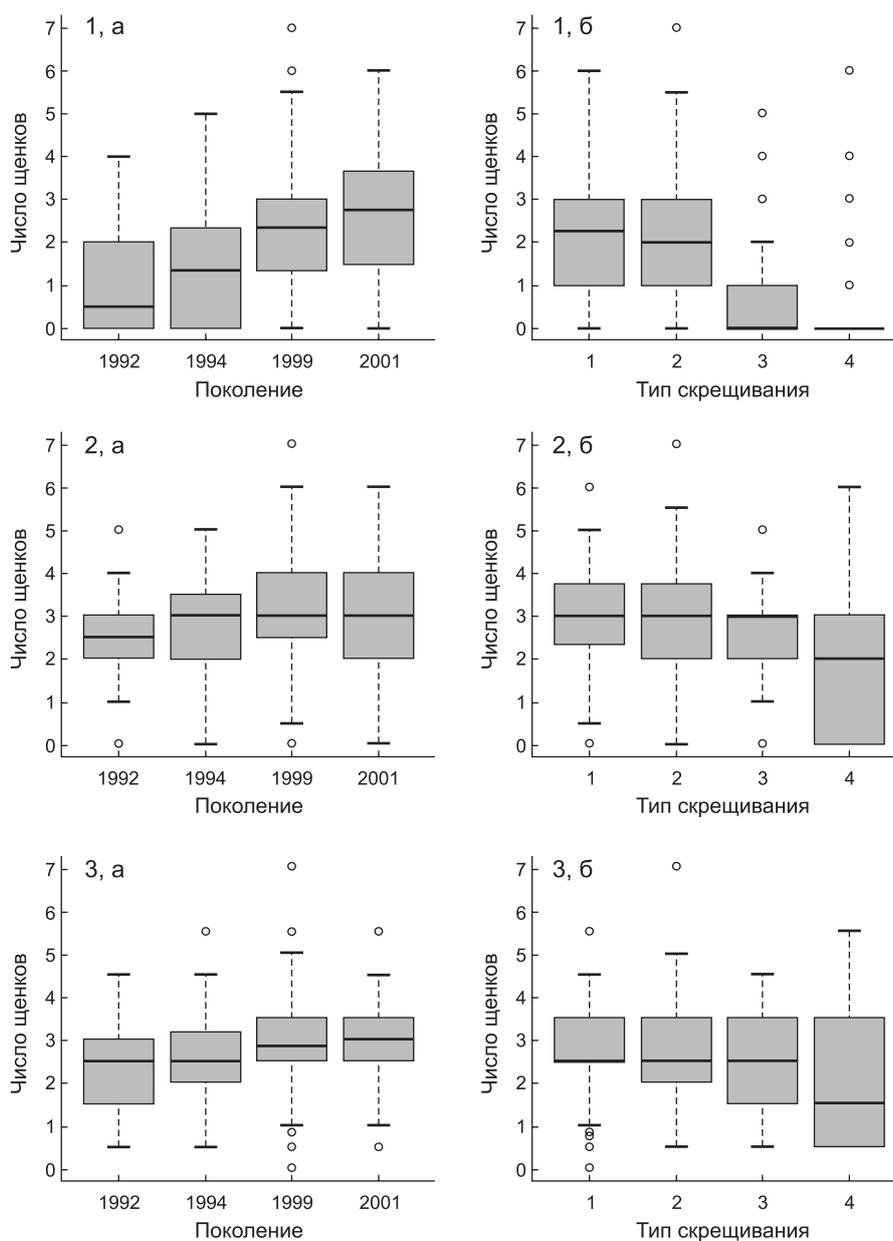


Рис. 3. Диаграммы плотности распределения признаков: «выход щенков на покрытую самку» (1), «выход щенков на ошенившуюся самку» (2) и плодовитость (3) в зависимости от поколения отбора (а) и типа подбора пар (б).

головы (б). Приведенные на рис. 3 графики выражают полную статистическую характеристику анализируемой выборки и наглядно дают экспресс-оценку разницы между подвыборками. Сплошная линия, соответствующая медиане, находится в прямоугольнике, границы которого соответствуют нижнему и верхнему показателям разброса (0,25- и 0,75-квантилям) (рис. 3). Дополнительно от этого прямоугольника отходят пунктирные линии, крайние значения которых соответствуют наблюдаемым минимуму и максимуму. Отдельные кружки соответствуют выбросам.

Результаты размножения самок четырех типов групп подбора пар в течение 10 лет представлены в табл. 4. На рис. 4 отображены динамика средних значений признаков выхода щенков на покрытую и на оценившуюся самку и доли пропустивших самок соболей в четырех группах скрещивания, в зависимости от возраста самок за десятилетний период.

Анализ данных проводили следующим образом: сначала выявляли уровень различий за год, т. е. были ли достоверными различия между четырьмя группами подбора пар. Далее анализировали динамику этого признака по годам. Это позволило получить информацию о развитии признака в ходе отбора.

«Динамика плодовитости»: за весь период (кроме 1997 г.) плодовитость самок в первой и второй группах (самцы различаются, а самки светлоголовые) значимо не отличалась. Таким образом, окраска самцов на этот признак не влияет, что говорит о стабильности этого признака. Сравнительный анализ динамики этого признака в третьей и четвертой группах (самцы различаются, а самки темноголовые) затруднителен, поскольку доля оценившихся самок ничтожно мала. Обращает на себя внимание стабильность этого признака и то, что за весь перечисленный период (разница внутри группы по годам) он не менялся ни в одной из групп (достоверных различий не обнаружено).

Далее, согласно схеме сравнения, анализировалась динамика показателя «выход щенков на покрытую самку» по годам. Этот показатель возрастал во всех группах, наилучшие показатели были в первой и второй группах: с 1,2 до 2,6 щенков на самку. Сравнение реципрокных скрещиваний (группы 2 и 3) показало, что *свет-*

логоловые самки за все годы достоверно имеют более высокие репродуктивные показатели. За весь десятилетний период все группы имеют тенденцию к росту этого показателя, в том числе и *темноголовые* самки из третьей группы (от 0,6 до 1,8 щенков на самку) (рис. 4–1).

При анализе динамики показателя «выход щенков на оценившуюся самку» была выявлена следующая тенденция. В первых двух группах значения этого признака за рассматриваемый период близки друг к другу и достоверно не различаются. Как правило, эти показатели в первых двух группах достоверно выше, чем в третьей группе (рис. 4–2). Однако к 2001 г. наблюдается выравнивание этого показателя между группами.

При анализе динамики «доли пропустивших самок» за весь период отмечается общая тенденция к снижению во всех группах (рис. 4, 3). Так, в первой группе этот показатель снизился с 0,5 до 0,09, во второй группе – с 0,5 до 0,1, в третьей и четвертой группах этот показатель снизился примерно в два раза. В первой и второй группах достоверное снижение зафиксировано с 1994 г., тогда как у самок третьей и четвертой групп это произошло позже – в 2001 г. Доли пропустивших самок за весь исследуемый период достоверно не отличались по годам между первой и второй, а также между третьей и четвертой группами. Однако доля пропустивших самок в первой и второй группах была достоверно меньше, чем в третьей и четвертой группах. Отсюда вывод: имеется связь между интенсивностью пигментации мехового покрова и количеством пропустивших самок.

При анализе динамики пропустивших за весь период в целом выяснилось, что во всех группах произошло общее снижение доли пропустивших самок. Это можно объяснить тем, что наступил переломный момент в селекции соболя на затемнение меха, открывающий перспективы в работе с животными полученной окраски – в стаде появились самки с черной окраской волосяного покрова и нормальной воспроизводительной способностью. Важно отметить, что у самцов отрицательная корреляция между затемнением меха и его воспроизводительными способностями проявилась раньше, чем у самок, так как отбору на затемнение меха были подвержены в основном самцы.

Таблица 4
Динамика воспроизводства в ходе отбора на затемнение окраски меха соболей для разных типов скрещивания за десятилетний период

Год шенения	№ группы	Тип скрещивания		Количество самцов	Количество покрытых самок	Количество ошенившихся самок	Количество щенков	Количество зарегистрированных щенков	Плодовитость	Выход щенков на покрывную самку	Выход щенков на шенившуюся самку	Доля пропустивших самок
		самцы	самки									
1992	1	ст	ст	156	390	174	485	455	2,8 ± 0,1	1,2 ± 0,1	2,6 ± 0,1	0,5 ± 0,03
	2	чг	ст	56	130	64	177	161	2,8 ± 0,1	1,2 ± 0,1	2,5 ± 0,1	0,5 ± 0,05
	3	ст	чг	55	63	14	44	36	3,1 ± 0,1	0,6 ± 0,2	2,7 ± 0,1	0,8 ± 0,1
	4	чг	чг	14	17	2	3	2	1,5 ± 0,2	0,1 ± 0,1	1,0 ± 0,2	0,9 ± 0,1
1993	1	ст	ст	396	706	396	1086	902	2,7 ± 0,1	1,3 ± 0,1	2,3 ± 0,1	0,4 ± 0,03
	2	чг	ст	81	174	81	238	205	2,9 ± 0,1	1,2 ± 0,1	2,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1
	3	ст	чг	23	135	23	64	49	2,8 ± 0,1	0,4 ± 0,1	2,1 ± 0,1	0,8 ± 0,1
	4	чг	чг	3	21	3	8	4	2,7 ± 0,3	0,2 ± 0,2	1,3 ± 0,3	0,9 ± 0,1
1994	1	ст	ст	138	357	225	686	620	3,0 ± 0,1	1,7 ± 0,1	2,8 ± 0,1	0,4 ± 0,03
	2	чг	ст	69	179	109	323	307	3,0 ± 0,1	1,7 ± 0,1	2,8 ± 0,1	0,4 ± 0,04
	3	ст	чг	67	73	15	45	35	3,0 ± 0,1	0,5 ± 0,1	2,3 ± 0,1	0,8 ± 0,05
	4	чг	чг	10	14	1	2	2	2,0 ± *	0,1 ± 0,2	2,000 ± *	0,9 ± 0,1
1997	1	ст	ст	506	705	506	1739	1476	3,4 ± 0,1	2,1 ± 0,1	2,9 ± 0,1	0,3 ± 0,05
	2	чг	ст	145	222	145	450	425	3,1 ± 0,1	1,9 ± 0,1	2,9 ± 0,1	0,3 ± 0,05
	3	ст	чг	29	102	29	76	73	2,6 ± 0,1	0,7 ± 0,2	2,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1
	4	чг	чг	5	36	5	7	7	1,4 ± 0,2	0,2 ± 0,1	1,4 ± 0,4	0,9 ± 0,1
1999	1	ст	ст	230	546	465	1564	1457	3,4 ± 0,1	2,7 ± 0,1	3,1 ± 0,1	0,1 ± 0,03
	2	чг	ст	118	294	227	755	693	3,3 ± 0,1	2,4 ± 0,1	3,1 ± 0,1	0,2 ± 0,03
	3	ст	чг	57	60	19	45	41	2,4 ± 0,1	0,7 ± 0,1	2,2 ± 0,1	0,9 ± 0,1
	4	чг	чг	19	19	9	27	20	3,0 ± 0,4	1,1 ± 0,4	2,2 ± 0,4	0,5 ± 0,1
2001	1	ст	ст	197	385	350	1161	1034	3,3 ± 0,1	2,7 ± 0,1	2,9 ± 0,1	0,1 ± 0,02
	2	чг	ст	140	251	220	724	633	3,3 ± 0,1	2,5 ± 0,1	2,9 ± 0,1	0,1 ± 0,03
	3	ст	чг	27	27	15	53	49	3,5 ± 0,2	1,8 ± 0,3	3,3 ± 0,2	0,4 ± 0,1
	4	чг	чг	12	12	6	13	11	2,2 ± 0,4	0,9 ± 0,4	1,8 ± 0,4	0,5 ± 0,1

* Ошибка не может быть вычислена.

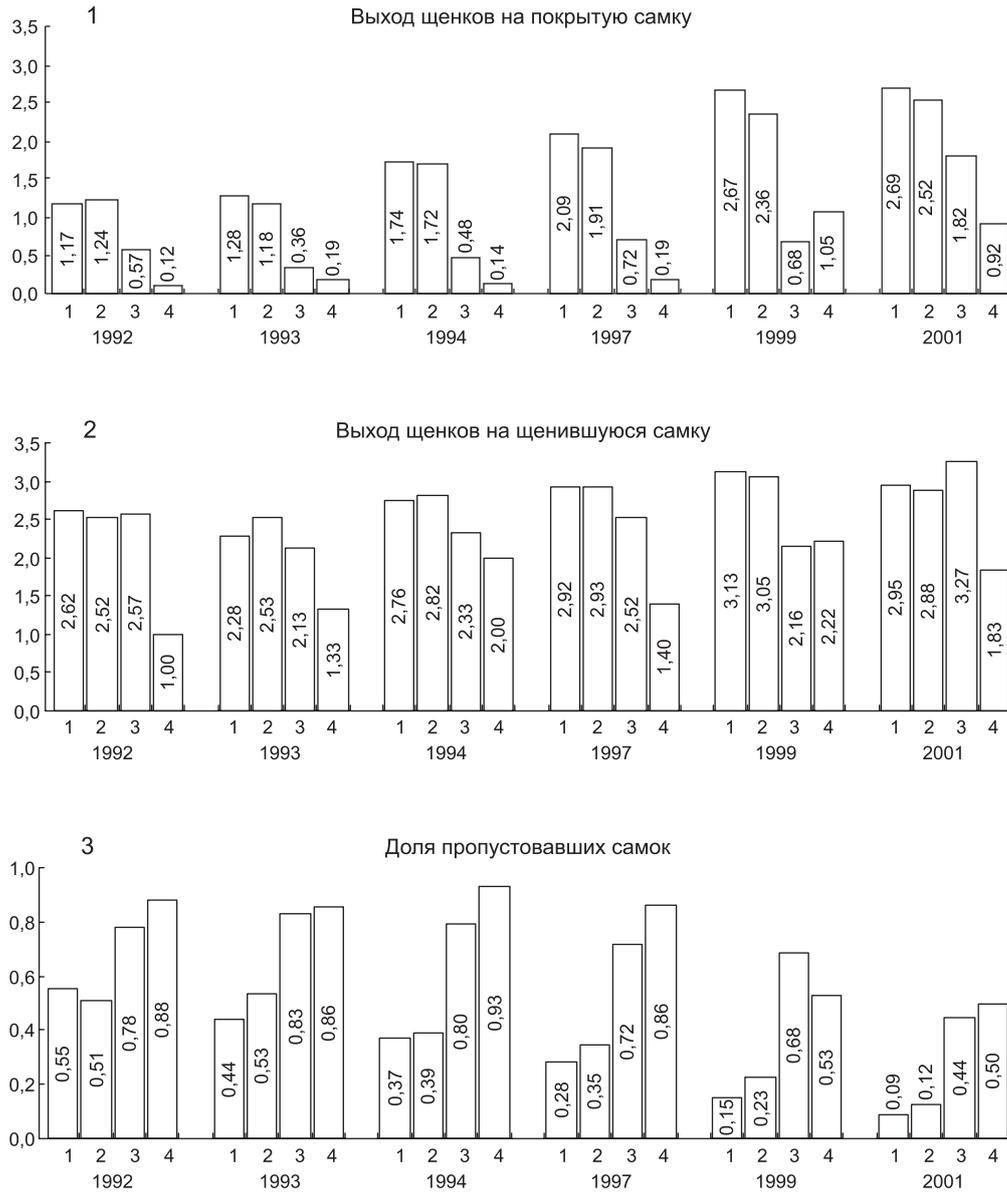


Рис. 4. Распределение в четырех группах скрещиваний средних значений признаков в зависимости от возраста самок: «выход щенков на покрытую самку» (1), «выход щенков на щенившуюся самку» (2), «доля пропустивших самок» (3). Группа 1 соответствует типу скрещивания $сг \times сг$, группа 2 – $чг \times сг$, группа 3 – $сг \times чг$ и группа 4 – $чг \times чг$.

Этот вывод также подтверждается нашими исследованиями более раннего селекционного периода, когда в зверосовхозе «Пушкинский» в 1972 г. при оценке окраски опушения животных выяснилось, что среди 647 самцов было 19 % с маркировкой «головка высокая» (высший балл в товароведческой оценке интенсивности пигментации волоса) и 60 % с маркировкой «головка нормальная», в то время как среди 2 тыс. самок с такими маркировками было 4 % и

24 % соответственно (т. е. в несколько раз меньше). У самок отрицательная корреляция между затемнением меха и воспроизводительными способностями стала уменьшаться благодаря отбору только к 2001 г. (табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ приведенных данных показывает, что современная стратегия селекционной

работы с соболями должна поддерживать стабилизирующий отбор на «затемнение окраски волосяного покрова». К настоящему времени в специализированном звероводческом хозяйстве «Пушкинский» доля соболей фенотипа *черно-головые* среди самцов составляет – 20 %, среди самок – 10 %. Схема подбора пар гетерогенная: ♂♂ *черноголовые* × ♀♀ *светлоголовые* и наоборот (реципрокные скрещивания): ♂♂ *светлоголовые* × ♀♀ *черноголовые*. Эта схема подбора пар оказалась наиболее оправданной. Так, если в 2006 г. средний «выход щенков на покрытую самку» в среднем по стаду составил 1,6, то в 2010 г. он повысился до 2,3. Кроме того, при подборе пар, в которых один из партнеров *черноголовый*, через 2–3 года необходимо применять технологический прием – «смена самца» или «смена самки». Проведенный анализ репродуктивного периода соболей показал оправданность такого приема для увеличения плодовитости и длины репродуктивного периода самок (Свищева и др., 2010).

Возникает закономерный вопрос: возможно ли отбором создать массив черноголовых соболей с нормальной плодовитостью?

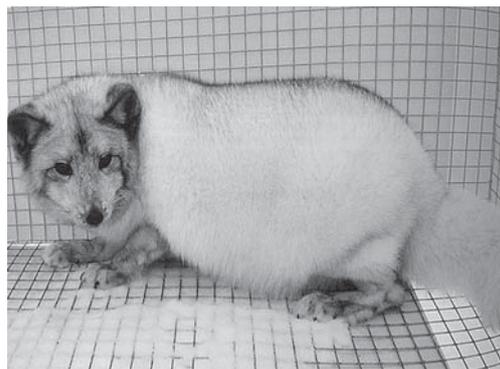
Ответ: возможно. И примеры тому есть на других видах пушных зверей. Авторитетный на сегодня в России специалист по генетике и селекции пушных зверей Е.М. Колдаева подчеркивает: «В ходе исторического одо-

машивания пушных зверей на основе установления новых корреляций сублетальные гены перестают быть фактором, снижающим показатели воспроизводства. Так, если в первые годы разведения в клеточных условиях песцов мутантной окраски *тьень* (генотип $S/+$) у молодых самок отмечались задержка полового созревания и, как следствие, достоверно меньшие репродуктивные показатели, чем по самкам окраски *вуалевые* ($+/+$): 5–6 щенков на одну самку против 7–8 – за счет большего количества прохолостевших, пропустовавших и неблагополучно родивших самок. Однако в процессе многолетнего отбора самок, несущих мутацию *тьень*, по воспроизводительной способности это отрицательное влияние было преодолено и в настоящее время самки *тьень* ($S/+$) и *вуалевые* ($+/+$) не отличаются по показателям воспроизводства. В 2003 г. в специализированных звероводческих хозяйствах средний показатель воспроизводства по мутантным самкам *тьень* составил 8,1 щенка, а по *вуалевым* – 8,13 щенка на одну самку» (Колдаева, 2005. С. 10).

Чудеса отбора и селекционная практика звероводства показывают, что отбором можно перестроить любую отрицательную корреляцию, в том числе и между интенсивностью пигментации и показателями размножения (Чекалова, Нюхалов, 2012).



Мутация окраски волосяного покрова *тьень* ($S/+$). В качестве заводского типа был утвержден в 1987 г. (фото Е.М. Колдаевой).



Вуалевые песцы ($+/+$). Утвержден как заводской тип в 1985 г. (фото Е.М. Колдаевой).

Рис. 5. Вуалевые песцы (слева – носитель доминантного гена S , справа – нормальный).

Пояснения к специальным терминам, используемым в статье:

Гон – сезон спаривания пушных зверей.

Пропустовавшая самка – самка, покрытая самцом во время гона, но не имевшая приплод.

Основная самка – самка из основного стада пушных зверей, имевшаяся на начало производственного года (1 января).

Основное стадо – половозрелые самцы и самки, участвующие в размножении.

Выход щенков на основную самку – количество выращенных к регистрации щенков на одну основную самку.

Плодовитость – количество живых и мертвых щенков, родившихся у благополучно оцененной самки.

Дорегистрационный отход щенков – количество щенков, павших за период от момента рождения до регистрации (регистрация щенков проводится обычно на 20-й день после щенения самки).

Неблагополучно родившая самка – самка, у которой все щенки родились мертвыми или погибли до регистрации.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П., Животовский Л.А., Садыков С.С. и др. Эффекты модального и направленного отбора по совокупности признаков у хлопчатника *Gossypium hirsutum* // Докл. АН СССР. 1976. Т. 227. № 1. С. 212–215.
- Алтухов Ю.П., Сарсенбаев Н.А., Ширинский М.А. и др. Модальный отбор по морфологическим признакам у каракульских овец // Интенсивная технология каракулеводства. Алма-Ата: Кайнар, 1987. С. 63–70.
- Афанасьев В.А. Изменения пушных зверей под влиянием одомашнивания // Совещ., посвящ. 100-летию выхода в свет книги Ч. Дарвина «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания» (1968), 18–20 декабря 1968 г. Тез. докл. М.: Изд-во МГУ, 1968. С. 23–28.
- Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Сеницын А.А. Соболь. Вятка, 2003. 336 с.
- Бондаренко С.П. Содержание соболей. М.: Изд-во АСТ, 2004. 129 с.
- Доппельмаир Г.Г. Географическое распространение соболя и районы соболиного промысла // Уральский охотник. 1926. № 4/5. С. 4–22.
- Дулькейт Г.Д. Материалы по изучению соболя и соболиного хозяйства острова Большой Шантар // Изв. Тихоокеанской промысловой станции. Владивосток, 1929. Т. 3. Вып. 3. С. 120.
- Евтеев А.Н. Совещание звероводов // Кролиководство и звероводство. 2008. № 6. С. 4–5.
- Каверин В. В., Уткин Л. Г. Сезонная изменчивость волосяного покрова соболей // Науч. тр. НИИПЗК. Биология, разведение и содержание клеточных соболей. 1980. Т. 22. С. 47–50.
- Каштанов С.Н., Лазебный О.Е., Бекетов С.В., Имашева А.Г. Влияние искусственного направленного отбора по признаку окраски меха на приспособленность промышленной популяции соболя *Martes zibellina* L. // Генетика. 2008а. Т. 44. № 6. С. 835–840.
- Каштанов С.Н., Лазебный О.Е., Имашева А.Г. Динамика корреляционных связей хозяйственно-ценных признаков в селектируемой популяции соболя *Martes zibellina* L. // Генетика. 2008б. Т. 44. № 11. С. 1–3.
- Колдаева Е.М. Научные аспекты совершенствования хозяйственно-полезных признаков пушных зверей: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. п. Родники Московской обл., 2005. 48 с.
- Корытин С.А. Численность, окраска меха соболей и солнечная активность // Матер. Всесоюз. науч.-произв. совещ. по соболю. Киров, 1971. С. 149–154.
- Корытин С.А. О корреляции изменения численности темных и светлых соболей с солнечной активностью (в условиях Сибири и Зауралья) // Научно-техническая информация ВНИИОЗ. Киров, 1972. Вып. 36. С. 14–22.
- Крючков В.С. Влияние погоды на активность соболя // Сб. науч.-техн. информ. ВНИИОЗ. Киров, 1971. Вып. 34. С. 14–19.
- Кузнецов Б.А. Географическая изменчивость соболей и куниц фауны СССР // Тр. Моск. Зоотехнич. ин-та. М., 1941. Т. 1. С. 113–134.
- Кузнецов Г.А. Селекция – основа создания новых пород и совершенствование существующих // Кролиководство и звероводство. 2006. № 1. С. 10–13.
- Кузнецов Г.А. Возможность ускорения создания селекционных достижений в звероводстве // Информ. вестн. ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 233–237.
- 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.
- Павлюченко В.М., Уткин Л.Г., Григорьев М.Ю. и др. Клеточное разведение соболей. М.: Колос, 1979. 184 с.
- Павлюченко С.В. Различия в окраске соболей // Кролиководство и звероводство. 1980. № 2. С. 9.

- Пономарев А.Л. Об изменчивости и наследовании окраски и расцветки у соболей (*Martes zibellina*) // Зоол. журнал. 1938. Т. 17. Вып. 3. С. 482–503.
- Пономарев А.Л. Реакция некоторых куньих (Mustelidae) на градиент температуры // Зоол. журнал. 1944. Т. 23. Вып. 1. С. 51–55.
- 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.
- Раевский В.В. Жизнь кондо-сосьвинского соболя. М., 1947. 220 с.
- Сабанеев Л.П. Соболиный промысел. М.: Типография Готье, 1875. 73 с.
- Свищева Г.Р., Каштанов С.Н. Репродуктивная стратегия соболя (*Martes zibellina* Linneus 1758 г.). Анализ наследуемости размеров приплода в промышленных популяциях // Информ. вестник ВОГиС. 2010. Т. 14. № 3. С. 444–450.
- Тугаринов А.Я. Соболиный промысел в Енисейской губернии. Красноярск, 1913. 20 с.
- Франклин Я.Р. Эволюционные изменения в небольших популяциях. Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 160–176.
- Чекалова Т.М., Нюхалов А.П. Комментарий к статье: С.В. Бекетов, Т.И. Казакова «Связь между окраской волосяного покрова и репродуктивностью самок соболей клеточного содержания» // Кролиководство и звероводство. 2012. № 2. С. 18–19.
- Imasheva A.G., Zhivotovsky L.A., Lazebny O.E. Effects of artificial stabilizing selection on *Drosophila* populations subjected to directional selection for another trait // *Genetica*. 1991. V. 83. No. 3. P. 247–256.

HEAVINESS OF HAIR PIGMENTATION AND REPRODUCTIVITY IN SABLES (*MARTES ZIBELLINA* L.)

S.N. Kashtanov¹, O.E. Lazebny², A.P. Njukhalov³,
I.E. Chernova⁴, G.P. Svisheva^{1,5}, O.V. Trapezov⁵

¹ Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow, Russia, e-mail: snkashtanov@mail.ru;

² Koltsov Institute of Developmental Biology RAS, Moscow, Russia;

³ Puschkinsky State Fur Farm, Moscow oblast, Russia;

⁴ Afanasyev Institute for Fur and Rabbit Farming, Rodniki, Moscow oblast, Russia;

⁵ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

Summary

Consequences of directional selection for fur blackening were studied in a captive sable population (Pushkinskoe fur farm, Moscow oblast). Crosses of four types were analyzed, in which males and females differed from each other in head fur color. Quantitative traits expressed as indices of reproduction: female fertility, average number of puppies per mated female, average number of puppies per whelped female, and mated but not fertilized females, were compared among the crosses. The lowest indices of reproduction were recorded when females and males with the most blackened fur were crossed. Reproduction indices were evaluated by two-way ANOVA. The results showed that the type of crossing (factor 1) significantly influenced all traits studied. The year of selection period (factor 2) was also significant for all traits, and the interaction of these two factors significantly influenced only one trait, «number of puppies per mated female». As a whole, positive dynamics of these traits was observed over a decade. Therefore, we presume that the continuation of artificial directional selection for sable fur blackening is promising. The main stages of the breeding are recognized, and further actions are outlined.

Key words: blackhead sable, selection for heaviness of pigmentation, reproduction.