

ЗАТЕМНЕНИЕ ОКРАСКИ КАК МАРКЕРНЫЙ ПРИЗНАК СНИЖЕНИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ СПОСОБНОСТИ У САМОК СОБОЛЕЙ (*Martes zibellina*) И НОРОК (*Neovison vison*)

© С.В. Бекетов¹, И.Е. Чернова², Ю.И. Рожков³, Л.В. Топорова⁴, К.С. Карпов¹

¹ ФГБНУ «Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства им. В.А. Афанасьева», Московская обл.;

² ФГУП «Русский соболь», Московская обл.;

³ ФГБУ «Контрольный информационно-аналитический центр охотничьих животных и среды их обитания», Москва;

⁴ ФГБОУ ВО «Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии — МВА им. К.И. Скрябина», Москва

Для цитирования: Бекетов С.В., Чернова И.Е., Рожков Ю.И., и др. Затемнение окраски как маркерный признак снижения репродуктивной способности у самок соболей (*Martes zibellina*) и норок (*Neovison vison*) // Экологическая генетика. — 2019. — Т. 17. — № 3. — С. 75–86. <https://doi.org/10.17816/ecogen17375-86>.

Поступила: 15.03.2019

Одобрена: 20.05.2019

Принята: 20.09.2019

✿ По материалам 23 зверохозяйств России проведена сравнительная оценка репродуктивной способности самок соболей и норок стандартных пород (окраска дикого типа) за разные периоды лет. Установлено, что в ходе внутривидовой дифференциации по общей окраске волосяного покрова (почти черная, черно-бурая, темно-коричневая и каштановая) наименьшим уровнем воспроизводства характеризуются более темные самки соболей, которые отличаются значительным увеличением среди них числа пропустивших матерей — покрытых, но не давших потомства. По результатам межпородных сравнений соболей и норок выявлен параллелизм в изменчивости репродуктивной способности самок, который проявляется в том, что, в отличие от относительно светлых, темные по окраске животные характеризуются большим числом пропусков и низкой плодовитостью.

✿ **Ключевые слова:** соболь; норка; окраска дикого типа; воспроизводительная способность; изменчивость; маркерный признак.

DARKENING OF THE COLOR AS A MARKER SIGN OF REDUCED REPRODUCTIVE ABILITY OF FEMALE SABLE (*Martes zibellina*) AND MINK (*Neovison vison*)

© S.V. Beketov¹, I.E. Chernova², Y.I. Rozhkov³, L.V. Toporova⁴, K.S. Karpov¹

¹ Institute of Fur Farming and Rabbit Breeding, Moscow region, Russia;

² Fur Farm "Russian Sable", Moscow region, Russia;

³ Control Information and Analytical Center for Hunting Animals and their Habitats, Moscow, Russia;

⁴ K.I. Scriabin Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology, Moscow, Russia

Cite this article as: Beketov SV, Chernova IE, Rozhkov YI, et al.

Darkening of the color as a marker sign of reduced reproductive ability of female sable (*Martes zibellina*) and mink (*Neovison vison*).

Ecological genetics. 2019;17(3):75-86. <https://doi.org/10.17816/ecogen17375-86>.

Received: 15.03.2019

Revised: 20.05.2019

Accepted: 20.09.2019

✿ Based on the materials of 23 fur-bearing animal farms of the Russia for different periods of years, a comparative assessment of the reproductive capacity of sable and mink females of standard breeds (wild type) has been carried out. It was established that during intrabreeding differentiation according to the overall color of the hair coat (almost black, black-brown, dark brown and chestnut), the lowest reproduction level is characterized by darker females of sable, which are a significant increase in the number of them, mated with male, but not given offspring (barren females). According to the results of interbreed comparisons of sables and minks, parallelism was found in the variability of the reproductive capacity of females, which is manifested in the fact that, in contrast to relatively light animals, animals that are dark in color are characterized by a greater number of barren females and low fecundity.

✿ **Keywords:** sable; mink; wild-type coloring; reproductive ability; variability; marker sign.

ВВЕДЕНИЕ

Главное достижение отечественного звероводства — разведение соболя (*Martes zibellina* L.). До сегодняшнего дня Россия сохраняет монополию на продажу шкур этого ценного вида куньих, населяющего преимущественно таежную зону Сибири и Дальнего Востока.

У диких соболей различают семь категорий цвета волосяного покрова, каждая из которых характеризует изменчивость общей окраски — от светлой (песочной) до почти черной.

При этом в большинстве природных популяций преобладают средние по окраске животные, количество же

темных и светлых цветовых форм соболей существенно варьирует в зависимости от географической принадлежности [1, 2].

В отличие от диких, у соболей промышленного разведения больше темных и средних по окраске животных. Во многом это связано с тем, что изначально стратегия селекционной работы в соболеводстве была направлена на получение почти черных зверей, близких по цвету волосяного покрова к наиболее ценному баргузинскому соболу.

Однако в условиях промышленного разведения нарастить значительное количество полностью темноокрашенных зверей долгое время не удавалось. Только к середине 60-х гг. XX в. в Пушкинском зверохозяйстве (ныне ФГУП «Русский соболь») было создано стадо соболей, превосходившее по своим качествам лучших диких. В основной массе это были животные с почти черным мехом. У большинства из них все тело было окрашено равномерно. Результатом этой работы стало утверждение в 1969 г. породы черный соболь [3, 4].

В дальнейшем селекцию соболей стали проводить в двух направлениях. С одной стороны, в Пушкинском зверохозяйстве была продолжена работа по усилению пигментации мехового покрова с целью создания полностью черного соболя, а на 2-й Московской звероферме (впоследствии Салтыковское зверохозяйство) из завезенного поголовья «пушкинских» зверей приступили к получению соболя с более светлой по тону окраской волосяного покрова.

В итоге в 2005 г. была зарегистрирована новая порода соболей Салтыковская-1, отличающаяся темно-коричневым или коричневым цветом ости с серо-голубым пухом [4, 5].

Тем не менее, несмотря на различия в окраске волосяного покрова, обе породы соболей относят к так называемым стандартным [6, 7], или основным [8], ведущим свое происхождение от диких предковых форм.

Кроме соболя из других видов пушных зверей промышленного разведения термин «стандартная порода» применяют также к американской норке (*Neovison vison* Schr.). Так, в зарубежных источниках цветовые формы норок, аналогичные основным породам соболей, называют соответственно черной стандартной и коричневой стандартной [7], в отечественном звероводстве — это два типа стандартной породы: черный и темно-коричневый [9].

В свою очередь цвет волосяного покрова у стандартных соболей и норок независимо от тона называют окраской дикого типа, которая наследуется полигенно и характеризуется полиморфным проявлением степени меланизации. Например, если речь идет о породе черный соболь, то в ней наряду с темными всегда будет присутствовать определенное количество средних по окраске животных. Это связано с тем, что родительские пары часто формируют из темного самца и сред-

ней по окраске самки, среднеокрашенного самца и черной самки, а также средних по окраске самца и самки. В итоге в общем количестве рожденных щенков доля темных зверей несколько снижается [10].

При этом уже в самом начале селекционной работы по выведению черного соболя были получены сведения о том, что животные с разной окраской волосяного покрова обладают разными репродуктивными свойствами [11]. Причем наибольшую плодовитость наблюдали у светлоокрашенных зверей [12–14]. Отмечали также, что помеси, полученные от спаривания средних и светлых по окраске амурских, енисейских, уральских и алтайских соболей с темными баргузинскими, имели пониженный выход щенков [13].

С другой стороны, утвердилось противоположное мнение, что у соболей промышленного разведения не существует закономерной связи между интенсивностью темной окраски и воспроизводительной способностью самок [15, 16]. Тем не менее у родственного соболю вида — американской норки при сравнении стандартной черной и коричневой цветовых форм было установлено снижение плодовитости у самок с затемненной окраской волосяного покрова. Так, по данным анализа 129700 щенений в 27 датских зверохозяйствах за период с 1992 по 1997 г. пределы колебаний плодовитости самок стандартной черной норки составили 5,45–5,75 щенка и стандартной коричневой — 6,05–6,60 и при этом значимо отличались между собой [17].

Чтобы выяснить причины такого расхождения, польские исследователи сравнивали гормональный фон прогестерона и тестостерона в плазме крови беременных самок норок стандартной коричневой и черной цветовых форм. В результате были выявлены значимые различия в концентрации изучаемых гормонов у матерей с разной окраской [18].

Однако вопрос о том, можно ли рассматривать темный тон цвета волосяного покрова у самок соболей и норок дикого типа в качестве маркерного признака снижения их репродуктивной способности, остается открытым. В связи с чем в своей работе мы оценивали репродуктивную способность самок соболей окраски дикого типа как с учетом их внутривидовой дифференциации по выявляемым цветовым формам, так и на уровне межвидовых различий. Дополнительно сравнивали воспроизводство породных типов стандартных норок по аналогии с основными породами соболей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

При разведении пушных зверей в условиях фермы существует возможность получения наиболее точных сведений о их воспроизводстве, а содержание в одном зверохозяйстве нескольких десятков тысяч животных позволяет проводить масштабные популяционно-генетические исследования.

Репродуктивные способности самок соболей разных цветовых форм, выявляемых в породе черный соболь, оценивали по данным производственно-отбраковочных журналов Пушкинского зверохозяйства за 1982–1985 и 1991–1998 гг.

Для анализа воспроизводительной продуктивности самок соболей пород черный соболь и Салтыковская-1 использовали материалы сборников «Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации» за 2000–2007 гг. [20–27], а для сравнения внутривидовых типов норок (стандартной черной и стандартной темно-коричневой) — «Сводные данные о результатах гона и щенения норок в зверосовхозах Зверопрома РСФСР» за 1979–1987 гг.

При внутривидовой оценке репродуктивной способности самок соболей с разной степенью затемнения окраски волосяного покрова было изучено две выборки: результаты 3376 щенений (1982–1985) и 2153 щенений (1991–1998). Первичные данные были сгруппированы с учетом основных цветовых форм соболей, выявляемых в породе черный соболь и определяемых как почти черная (Ч), черно-бурая (ЧБ), темно-коричневая (ТК) и каштановая (К) [28].

При межпородном сравнении самок соболей (2000–2007) анализировали данные 9 зверохозяйств, где разводят породу черный соболь (темная) (общее число щенений — 31 302) и одного зверохозяйства по породе Салтыковская-1 (темно-коричневая) (18 595 щенений). Это связано с тем, что вплоть до 2006 г. зверей этой породы разводили только в Салтыковском зверохозяйстве.

Эффективность воспроизводства американской норки (1979–1987) внутривидового типа стандартная черная (темная) исследовали на основе данных десяти хозяйств (общее число щенений — 160 906) и породного типа стандартная темно-коричневая (темно-коричневый цвет) — одиннадцати хозяйств (223 742 щенений).

В качестве показателей, характеризующих эффективность воспроизводства пушных зверей, учитывали число родившихся живых щенков на покрытую самку, плодовитость (число живых и мертвых щенков на благополучно ощенившуюся самку), количество мертворожденных щенков на покрытую самку, а также частоту пропусков (отношение количества самок, покрытых самцом, но не давших потомство, к общему числу покрытых самок). По каждому признаку рассчитывали среднюю величину и стандартное отклонение ($\bar{x} \pm S$).

Основным критерием группировки данных служила окраска соболей и прежде всего самок. При этом из анализа исключали те выборки, где хотя бы в одной из групп было зарегистрировано менее десяти щенений.

После того как первичные данные были систематизированы и объединены в таблицы, выборочные совокупности непрерывных величин проверяли

на нормальность распределения с помощью комплекса статистических тестов: критериев Колмогорова — Смирнова и Шапиро — Уилка, нормальных вероятностных графиков, сравнения медианы и средней, а также по асимметрии и эксцессу [29, 30].

В выборках, для которых выполнялись условия нормального распределения для обработки данных, использовали F -критерий (ANOVA), в противном случае применяли H -критерий Крускала — Уоллиса.

Поскольку однофакторный дисперсионный анализ требует не менее трех градаций фактора, то при парном межпородном сравнении показателей воспроизводства самок соболей и норок статистический анализ сводился к проверке гипотезы H_0 ($\sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma^2$) о равенстве дисперсии обеих генеральных совокупностей, которую проверяли, используя статистику S_2^2/S_1^2 (в числителе большая оценка дисперсии). Гипотезу H_0 принимали, 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 $1-\alpha/2$ со степенями свободы n_2-1 и n_1-1 [29].

В случае выполнения предположения о нормальном распределении совокупностей, из которых взяты сравниваемые выборки, в расчете использовали t -критерий Стьюдента. В противном случае принимали гипотезу H_1 ($\sigma_1^2 \neq \sigma_2^2 \neq \sigma^2$) с последующим применением непараметрического U -критерия Манна — Уитни [29, 31].

Данные анализировали с помощью программы Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты щенений самок породы черный соболь в зависимости от степени затемнения их волосяного покрова представлены в табл. 1. При этом возраст самок, а также возраст и тон окраски кривших их самцов не учитывали.

Можно видеть, что по итогам однофакторного дисперсионного анализа колебания числа рожденных щенков в пересчете на покрытую самку значимы. Причем сходную динамику — чем темнее самка, тем меньше щенков в ее помете — отмечали в обеих выборках (1982–1987) и (1991–1997). Однако возникает вопрос: чем обусловлена такая закономерность?

Поскольку количество живых щенков на покрытую самку — это комплексный показатель, который зависит от плодовитости матерей, количества мертворожденных щенков и частоты пропусков, мы провели дополнительное исследование еще и по этим трем признакам, характеризующим эффективность воспроизводства.

В итоге в обеих выборках (1982–1987) и (1991–1997) значимые различия между самками с разным тоном темной окраски волосяного покрова были обнаружены только по частоте пропусков в пересчете на покрытую самку (см. табл. 1). В то же время по таким показателям репродуктивной способности, как плодовитость и количество мертворожден-

Таблица 1

Изменчивость репродуктивных качеств самок соболей породы черный соболь с разной степенью затемнения общей окраски волосяного покрова

Table 1

Variability of reproductive qualities of female sable of black sable breed with varying degrees of darkening of the overall color of the hair

| Воспроизводи- тельные при- знаки самок | Общая окраска волосяного покрова самок | | | | | | | | Краскела – Уол- лиса, ANOVA | <i>p</i> |
|---|--|-------------------|----------|-------------------|----------|---------------------------|----------|-------------------|--------------------------------|----------|
| | <i>n</i> | почти черная | <i>n</i> | черно- бурая | <i>n</i> | темно- корич- невая | <i>n</i> | каштановая | | |
| 1982–1987 гг. | | | | | | | | | | |
| Число живых щенков на по- крытую самку | 159 | 1,11 ± ± 1,688 | 1190 | 2,44 ± ± 1,734 | 1405 | 2,59 ± ± 1,768 | 622 | 2,61 ± ± 1,709 | $H_{3,3376} = 94,385$ | <0,0001 |
| Плодовитость | 54 | 3,28 ± ± 1,123 | 874 | 3,31 ± ± 1,076 | 1068 | 3,39 ± ± 1,142 | 486 | 3,34 ± ± 1,126 | $F_{3,2484} = 0,910$ | 0,4353 |
| Число мертворо- жденных щенков на покрытую самку | 159 | 0,01 ± ± 0,112 | 1190 | 0,07 ± ± 0,296 | 1405 | 0,07 ± ± 0,291 | 622 | 0,05 ± ± 0,251 | $H_{3,3376} = 7,299$ | 0,0630 |
| Частота пропу- стований | 159 | 0,66 ± ± 0,475 | 1190 | 0,26 ± ± 0,441 | 1405 | 0,24 ± ± 0,425 | 622 | 0,22 ± ± 0,413 | $H_{3,3376} = 141,171$ | <0,0001 |
| 1991–1998 гг. | | | | | | | | | | |
| Число живых щенков на по- крытую самку | 55 | 0,87 ± ± 1,576 | 339 | 1,96 ± ± 1,723 | 1299 | 2,17 ± ± 1,705 | 433 | 2,19 ± ± 1,686 | $H_{3,2126} = 30,120$ | <0,0001 |
| Плодовитость | 15 | 3,20 ± ± 1,265 | 212 | 3,14 ± ± 1,021 | 900 | 3,13 ± ± 1,093 | 305 | 3,11 ± ± 1,084 | $F_{3,1428} = 0,065$ | 0,9784 |
| Число мертворо- жденных щенков на покрытую самку | 55 | 0,00 | 339 | 0,05 ± ± 0,267 | 1299 | 0,03 ± ± 0,220 | 433 | 0,04 ± ± 0,246 | $H_{3,2123} = 4,182$ | 0,2425 |
| Частота пропу- стований | 55 | 0,72 ± ± 0,449 | 339 | 0,37 ± ± 0,485 | 1299 | 0,31 ± ± 0,461 | 433 | 0,30 ± ± 0,457 | $H_{3,2126} = 47,182$ | <0,0001 |

ных щенков, не было установлено значимых различий у рассматриваемых цветовых форм животных. Иными словами, именно высокая частота пропусов у наиболее темных по окраске самок является определяющим фактором в общем снижении числа рожденных щенков соболей.

Более детальное изучение изменчивости этого признака как по отдельным годам (табл. 2), так и с учетом варианта спаривания родительских форм (табл. 3) дополнительно подтверждает установленный факт. В частности, в ходе анализа выборочных данных 1982–1987 и 1992–1994 гг. только в одном случае из 9 были получены несущественные различия по частоте пропусов в зависимости от степени затемнения волосяного покрова самок (см. табл. 2).

В свою очередь, для ответа на вопрос, влияет ли окраска самца на репродуктивную способность самок, нами были проанализированы чаще всего используе-

мые в Пушкинском зверохозяйстве варианты спариваний родительских форм. Статистический анализ проводили по двум выборкам: 1982–1987 и 1991–1998 гг. (см. табл. 3). При этом отцовская и материнская формы могли различаться или имели сходство по одному из следующих типов общей окраски волосяного покрова: почти черная (Ч), черно-бурая (ЧБ), темно-коричневая (ТК) и каштановая (К).

В результате у наиболее темных самок соболей наблюдали существенное увеличение пропусов от 58,3 % (♂ЧБ×♀Ч) до 80 % (♂Ч×♀Ч) (1982–1987) и от 60 % (♂ЧБ×♀Ч) до 80 % (♂ТК×♀Ч) (1991–1998), причем независимо от того, с каким по окраске самцом спаривали самку. В остальных случаях наибольшее количество пропусов отмечали только в варианте ♂Ч×♀ТК, что составило 47 % (1982–1987), и в варианте ♂ЧБ×♀ЧБ, что составило 40 % (1991–1998). Для сравнения в прочих вариантах спариваний среднее

Таблица 2

Изменчивость по отдельным годам частоты пропустований у самок соболей породы черный соболь с разной степенью затемнения общей окраски волосяного покрова

Table 2

Variability in individual years of the frequency of barren female sable of black sable breed with varying degrees of darkening of the overall color of the hair

| Год | Общая окраска волосяного покрова | | | | | | | | Краскела – Уол- лиса, ANOVA | <i>p</i> |
|------|----------------------------------|----------------------------|-------------|----------------------------|------------------|----------------------------|------------|----------------------------|--------------------------------|----------|
| | почти черная | | черно-бурая | | темно-коричневая | | каштановая | | | |
| | <i>n</i> | частота про- пустований | <i>n</i> | частота про- пустований | <i>n</i> | частота про- пустований | <i>n</i> | частота про- пустований | | |
| 1982 | 15 | 0,47 ± ± 0,516 | 153 | 0,25 ± ± 0,433 | 215 | 0,28 ± ± 0,452 | 127 | 0,32 ± ± 0,469 | $H_{3,510} = 4,2673$ | 0,2340 |
| 1983 | 21 | 0,62 ± ± 0,498 | 181 | 0,25 ± ± 0,433 | 250 | 0,25 ± ± 0,435 | 118 | 0,25 ± ± 0,437 | $H_{3,570} = 14,0296$ | 0,0029 |
| 1984 | 22 | 0,64 ± ± 0,492 | 195 | 0,28 ± ± 0,449 | 239 | 0,24 ± ± 0,427 | 110 | 0,25 ± ± 0,438 | $H_{3,566} = 16,3248$ | 0,0010 |
| 1985 | 22 | 0,60 ± ± 0,503 | 209 | 0,32 ± ± 0,466 | 229 | 0,17 ± ± 0,373 | 94 | 0,14 ± ± 0,347 | $H_{3,554} = 34,0270$ | <0,0001 |
| 1986 | 30 | 0,70 ± ± 0,466 | 218 | 0,28 ± ± 0,450 | 226 | 0,21 ± ± 0,407 | 87 | 0,15 ± ± 0,359 | $H_{3,561} = 39,8269$ | <0,0001 |
| 1987 | 49 | 0,76 ± ± 0,434 | 234 | 0,22 ± ± 0,414 | 246 | 0,27 ± ± 0,446 | 86 | 0,12 ± ± 0,322 | $H_{3,615} = 72,1992$ | <0,0001 |
| 1992 | 15 | 0,87 ± ± 0,352 | 30 | 0,63 ± ± 0,490 | 136 | 0,53 ± ± 0,501 | 54 | 0,48 ± ± 0,504 | $H_{3,235} = 8,1428$ | 0,0432 |
| 1993 | 16 | 0,88 ± ± 0,342 | 35 | 0,54 ± ± 0,505 | 152 | 0,52 ± ± 0,501 | 53 | 0,47 ± ± 0,504 | $H_{3,256} = 8,4070$ | 0,0383 |
| 1994 | 12 | 0,75 ± ± 0,452 | 145 | 0,40 ± ± 0,492 | 448 | 0,30 ± ± 0,459 | 159 | 0,26 ± ± 0,442 | $H_{3,764} = 17,4514$ | 0,0006 |

Таблица 3

Изменчивость частоты пропустований у самок соболей породы черный соболь в зависимости от варианта спаривания родительских форм с разной степенью затемнения общей окраски волосяного покрова

Table 3

Variability in the frequency of barren female sable of black sable breed depending on the option of mating parental forms with varying degrees of darkening the overall color of the hair

| Варианты спариваний родительских форм ♂×♀ | 1982–1987 гг. | | 1991–1998 гг. | |
|--|-------------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|
| | n | частота пропустований | n | частота пропустований |
| Ч×Ч | 49 | 0,80 ± 0,407 | — | — |
| ЧБ×Ч | 72 | 0,58 ± 0,496 | 25 | 0,60 ± 0,500 |
| ТК×Ч | 37 | 0,62 ± 0,492 | 23 | 0,87 ± 0,344 |
| Ч×ЧБ | 152 | 0,29 ± 0,455 | 41 | 0,39 ± 0,494 |
| ЧБ×ЧБ | 809 | 0,25 ± 0,435 | 172 | 0,40 ± 0,490 |
| ТК×ЧБ | 219 | 0,29 ± 0,456 | 114 | 0,32 ± 0,470 |
| Ч×ТК | 129 | 0,24 ± 0,429 | 120 | 0,22 ± 0,414 |
| ЧБ×ТК | 601 | 0,23 ± 0,422 | 474 | 0,28 ± 0,450 |
| ТК×ТК | 649 | 0,24 ± 0,429 | 647 | 0,34 ± 0,472 |
| Ч×К | 32 | 0,47 ± 0,507 | 25 | 0,36 ± 0,490 |
| ЧБ×К | 271 | 0,20 ± 0,403 | 140 | 0,26 ± 0,439 |
| ТК×К | 308 | 0,19 ± 0,394 | 242 | 0,30 ± 0,458 |
| Краскела – Уоллиса, ANOVA | $H_{11,3328} = 161,883$ | | $H_{10,2023} = 59,537$ | |
| p | <0,0001 | | <0,0001 | |

Примечание. Ч — почти черная; ЧБ — черно-бурая; ТК — темно-коричневая; К — каштановая.

Таблица 4

Сравнительный анализ воспроизводительных качеств у самок соболей пород черный соболь (темные) и Салтыковская-1 (темно-коричневые) в зверохозяйствах России по данным 2000–2007 гг.

Table 4

Comparative analysis of reproductive qualities of female sables of black sable (dark) and Saltykovskaya-1 (dark brown) breeds in Russian fur farms according to 2000-2007

| Год | Плодовитость | | Число мертворожденных щенков на покрытую самку | | Частота пропусований | |
|---|---|------------------|--|------------------|----------------------------------|------------------|
| | темные | темно-коричневые | темные | темно-коричневые | темные | темно-коричневые |
| 2000 | 3,39 | 3,80 | 0,041 | 0,029 | 0,320 | 0,199 |
| 2001 | 3,93 | 3,80 | 0,048 | 0,035 | 0,281 | 0,207 |
| 2002 | 3,57 | 3,82 | 0,040 | 0,031 | 0,279 | 0,159 |
| 2003 | 3,18 | 3,84 | 0,023 | 0,032 | 0,344 | 0,168 |
| 2004 | 3,34 | 3,72 | 0,048 | 0,031 | 0,270 | 0,180 |
| 2005 | 3,25 | 3,70 | 0,017 | 0,028 | 0,365 | 0,204 |
| 2006 | 3,29 | 3,89 | 0,023 | 0,027 | 0,441 | 0,154 |
| 2007 | 3,37 | 3,78 | 0,021 | 0,019 | 0,368 | 0,227 |
| ($\bar{x} \pm S$) | $3,42 \pm 0,238$ | $3,79 \pm 0,062$ | $0,03 \pm 0,013$ | $0,03 \pm 0,005$ | $0,33 \pm 0,058$ | $0,19 \pm 0,026$ |
| $H_1: \sigma_1^2 \neq \sigma_2^2 \neq \sigma^2$ | $14,736 > F_{0,975}(7,7) = 4,995$ | | $7,223 > F_{0,975}(7,7) = 4,995$ | | $5,028 > F_{0,975}(7,7) = 4,995$ | |
| Критерий Манна – Уитни | $Z_{\text{скор. В}} = -2,522; p = 0,0117$ | | $Z_{\text{скор. В}} = 0,316$ | | $Z_{\text{скор. В}} = 3,361$ | |
| p | 0,0117 | | 0,7522 | | 0,0008 | |

количество пропусований на покрытую самку в зависимости от рассматриваемой выборки составило 24 % (1982–1987) и 31 % (1991–1998).

Все это позволяет утверждать, что при внутривидовой дифференциации по окраске наиболее темные самки характеризуются устойчиво низким уровнем воспроизводства, основная причина которого заключается в выявляемой у них высокой частоте пропусований.

В связи с вышесказанным самостоятельный интерес представляет сравнение воспроизводительной способности самок соболей на межпородном уровне. Для решения этого вопроса мы провели сравнительный анализ изменчивости воспроизводительных признаков самок стандартных пород соболей — черный соболь (темные звери) и Салтыковская-1 (темно-коричневые животные) — по годам.

Как следует из данных, представленных в табл. 4, средняя плодовитость за 8 лет ($3,42 \pm 0,238$ самки) темных соболей значительно меньше плодовитости темно-коричневых — $3,79 \pm 0,062$ ($p = 0,0117$). Еще

более высокосignимые отклонения наблюдали при межпородном сравнении частоты пропусований самок — $0,33 \pm 0,058$ и $0,19 \pm 0,026$ ($p = 0,0008$) соответственно. Однако по числу мертворожденных щенков в потомстве существенных отличий установлено не было.

Следовательно, можно утверждать, что самки породы черный соболь отличаются от самок породы Салтыковская-1 не только большим количеством пропусований, но и более низким уровнем плодовитости.

У млекопитающих хорошо известна межвидовая генетическая гомология цвета волосного покрова [32]. В звероводстве примером подобного параллелизма, подтверждающего закон гомологических рядов, может служить изменчивость окраски дикого типа у стандартных пород соболей и норок.

Н.И. Вавилов отмечал, что установленные ряды системы (закона) будут не только пополняться недостающими звеньями, но и развиваться, особенно в отношении физиологических, анатомических и биохимических признаков [33].

Таблица 5

Сравнительный анализ воспроизводительных качеств у самок норок стандартного черного (темные) и стандартного темно-коричневого (темно-коричневые) типов в зверохозяйствах России по данным 1979–1987 гг.

Table 5

Comparative analysis of reproductive qualities of female mink of standard black (dark) and standard dark brown (dark brown) types in Russian fur farms according to 1979-1987

| Год | Плодовитость | | Число мертворожденных щенков на покрытую самку | | Частота пропусков | |
|---|----------------------------------|------------------|--|------------------|----------------------------------|------------------|
| | темные | темно-коричневые | темные | темно-коричневые | темные | темно-коричневые |
| 1979 | 5,97 | 6,21 | 0,043 | 0,040 | 0,128 | 0,075 |
| 1980 | 6,27 | 6,61 | 0,046 | 0,047 | 0,085 | 0,073 |
| 1981 | 6,14 | 6,73 | 0,040 | 0,040 | 0,082 | 0,072 |
| 1982 | 6,21 | 6,59 | 0,038 | 0,048 | 0,069 | 0,065 |
| 1983 | 6,15 | 6,77 | 0,034 | 0,046 | 0,084 | 0,062 |
| 1984 | 6,18 | 6,85 | 0,034 | 0,047 | 0,090 | 0,065 |
| 1985 | 5,82 | 6,61 | 0,037 | 0,041 | 0,101 | 0,068 |
| 1986 | 6,10 | 6,39 | 0,026 | 0,028 | 0,075 | 0,067 |
| 1987 | 6,12 | 6,92 | 0,038 | 0,047 | 0,082 | 0,049 |
| $(\bar{x} \pm S)$ | $6,11 \pm 0,135$ | $6,63 \pm 0,223$ | $0,04 \pm 0,006$ | $0,04 \pm 0,006$ | $0,09 \pm 0,017$ | $0,07 \pm 0,008$ |
| $H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma^2$ | $1,652 < F_{0,975}(8,8) = 4,433$ | | $1,162 < F_{0,975}(8,8) = 4,433$ | | $2,125 < F_{0,975}(8,8) = 4,433$ | |
| Критерий t -Стьюдента | –6,026 | | –1,857 | | 3,516 | |
| p | <0,0001 | | 0,0818 | | 0,0029 | |

Действительно, аналогично животным основных пород соболей самки норок стандартного черного типа в отличие от темно-коричневого характеризуются уменьшением плодовитости ($6,16 \pm 0,086$ против $6,63 \pm 0,230$; $p < 0,0001$) и увеличением частоты пропусков ($0,09 \pm 0,017$ против $0,07 \pm 0,008$; $p = 0,0029$). При этом, так же как и у стандартных пород соболей, различие в количестве мертворожденных щенков у них незначимо (табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, полученные в нашей работе данные подтверждают правомочность гипотезы о существовании у соболей связи варианта окраски дикого типа с репродуктивной способностью и о существовании внутривидовой дифференциации по этому признаку, проявляющейся в увеличении частоты пропусков у наиболее темных (почти черных) самок.

На межпородном уровне снижение репродуктивной способности темных по окраске самок стандартных пород соболей и норок по сравнению с темно-коричневыми

обусловлено увеличением у них частоты пропусков и снижением плодовитости. Следовательно, темный тон цвета волосяного покрова может служить маркером определенного физиологического статуса у соболей и норок дикого типа, проявляющегося в снижении показателей воспроизводства.

Полученные в ходе исследования результаты в целом согласуются с данными других авторов [11–14, 17], с тем отличием, что помимо уменьшения плодовитости одной из причин снижения репродуктивной способности у темных по окраске самок стандартных пород соболей и норок является увеличение у них количества пропусков.

Кроме того, установленная нами внутривидовая гетерогенность репродуктивной способности самок соболей прослеживается и внутри природных популяций [34]. Например, среднее количество желтых тел беременности на одну взрослую самку из популяции соболей Северо-Западного Прибайкалья у светлых животных составляет 2,53, а среди темных — 1,92 [14].

Аналогично Н.Б. Полузадов [13] установил четкую дифференциацию по интенсивности воспроизводства темных и светлоокрашенных зверей в популяции соболей Северного Зауралья, которая в целом характеризуется светлой окраской волосяного покрова.

Сходные отличия репродуктивных показателей животных с разной степенью меланизации окраски меха отмечали и на межпопуляционном уровне. Так, воспроизводительный процесс у соболей имеет географическую особенность — он характеризуется определенной широтностью: в южных (темных) популяциях он менее интенсивен, чем в северных (светлых). Это находит выражение в меньшей величине выводков и относительно небольшом числе популяций, в которых число беременных самок превышает 70 %. При этом, как полагают, большая интенсивность воспроизводства у соболей северных районов ареала (светлые популяции) может быть обусловлена многоплодием самок [11].

В связи с обсуждением проблемы затемнения общей окраски и репродуктивного успеха самок соболей показателен пример изучения черноголовости, или темной головы, у соболей Г.А. Кузнецовым [35–38]. Позднее эта работа получила развитие в исследовании других авторов [39, 40].

Однако, по-нашему мнению, черноголовость соболей следует рассматривать прежде всего в качестве одного из признаков общего затемнения волосяного покрова. Дело в том, что соболи с почти черной окраской в связи с жестким отбором на полное затемнение значительно чаще характеризуются и темноголовостью. То же наблюдается и в природе. Так, у наиболее темных баргузинских соболей общая доля темноголовых зверей в совокупной популяции составляет примерно 46,8 % и уже по мере «осветления» географических популяций у алтайского соболя снижается до 7,8 %, у енисейского — до 1,4 %, а у одного из наиболее светлых по окраске тобольского соболя темноголовые животные полностью отсутствуют [41].

Чем же вызвана установленная нами дифференциация в репродукции темных и светлых соболей? На примере соболя можно сказать, что у него в процессе микроэволюции в зависимости от обеспеченности кормовыми ресурсами по параметру стабильность — неустойчивость на всем протяжении огромного ареала сформировались два генетически устойчивых экологических типа: темный, мелкий, малоплодный и светлый, более крупный, плодовитый. Первый тип ориентирован на относительно стабильную кормовую базу (семена кедровых сосен) и населяет преимущественно зону кедровых лесов (высокая плотность популяции соболей), второй — населяет лиственничные леса и окраины ареала (низкая плотность населения), где основным источником корма являются мышевидные грызуны,

численность которых нестабильна и подвержена периодическим популяционным волнам [42].

В связи с этим любопытна гипотеза Карлоса Ботеро, согласно которой по мере удаления от экватора (в умеренных широтах) увеличивается число подвидов (генетически отличных групп внутри каждого вида). Это связано с тем, что экстремальные условия окружающей среды приводят к усилению естественного и/или полового отбора, обеспечивают больше возможностей для географического расхождения популяций или их локального вымирания. Иными словами, климат умеренного пояса способствует более быстрой эволюции популяций в подвиды [43].

При этом животные вырабатывают разные механизмы адаптации, удачные варианты закрепляются, менее удачные — отсеиваются. У соболей примером подобной адаптации является приспособление к определенным кормовым ресурсам и формирование у них двух репродуктивных типов, которые в итоге не только определяют внутривидовое многообразие, но и обеспечивают сохранность и жизнеспособность вида в целом [42].

В свою очередь, согласно закону гомологических рядов Н.И. Вавилова, сходная закономерность «затемнение общей окраски волосяного покрова — снижение репродуктивной способности» должна проявляться и у близкородственных собою видов, что можно наблюдать по результатам попарного сравнительного анализа показателей воспроизводства основных пород соболей и типов норок.

В частности, по некоторым характеристикам (иммунологическое сходство белков, кариотип, строение слухового пузырька, зубная формула) американская норка, которую в настоящее время относят к роду *Neovison* [44], в значительной степени оказалась родственна представителям рода *Martes* [45], что отчасти подтверждается параллелизмом в изменчивости репродуктивной способности у самок соболей и норок сходных окрасок.

Известно, что гены, контролирующие окраску, могут оказывать плейотропное влияние на поведенческие, физиологические и репродуктивные свойства животных [46], однако в нашем случае затемнение волосяного покрова у соболей и норок, обусловленное полимерным взаимодействием генов, является, скорее всего, маркерным признаком комплекса адаптивно-приспособительных функций у этих видов животных, проявляющегося в снижении отдельных показателей воспроизводства самок.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бакеев Н.Н. Географическая изменчивость соболей и структура населения // Соболи, куницы, харза: размещение запасов, экология, использование и охрана / Под ред. А.А. Насимович. — М.: Наука,

1973. — С. 39–48. [Bakeev NN. Geograficheskaya izmenchivost' sobolei i struktura naseleniya. In: Sobol', kunitsy, kharza: razmeshchenie zapasov, ekologiya, ispol'zovanie i okhrana. Ed. by A.A. Nasimovich. Moscow: Nauka; 1973. P. 39-48. (In Russ.)]
2. Бекетов С.В., Каштанов С.Н. Русский соболь — 70 лет селекции // Природа. — 2002. — № 5. — С. 52–58. [Beketov SV, Kashtanov SN. Russkii sobol' — 70 let selektsii. *Priroda*. 2002;(5):52-58. (In Russ.)]
3. Портнова Н.Т. Наш опыт разведения соболей // Кролиководство и звероводство. — 1966. — № 4. — С. 15–16. [Portnova NT. Nash opyt razvedeniya sobolei. *Krolikovodstvo i zverovodstvo*. 1966;(4):15-16. (In Russ.)]
4. Колдаева Е.М. Пушные звери клеточного разведения // Колдаева Е.М. Генетика и селекция (книга первая). — М.: Известия, 2004. — 296 с. [Koldaeva EM. Pushnye zveri kletchnogo razvedeniya. In: Koldaeva EM. Genetika i selektsiya (kniga pervaya). Moscow: Izvestiya; 2004. 296 p. (In Russ.)]
5. Милованов Л.В. История звероводства: «Салтыковский». — М.: Колос-Пресс, 2001. — 167 с. [Milovanov LV. Istoriya zverovodstva: "Saltykovskii". Moscow: Kolos-Press; 2001. 167 p. (In Russ.)]
6. Ильина Е.Д., Соболев А.Д. Звероводство. — М.: Агропромиздат, 1990. — 271 с. [Il'ina ED, Sobolev AD. Zverovodstvo. Moscow: Agropromizdat; 1990. 271 p. (In Russ.)]
7. Joergensen G. Mink production. Scientifur 48 H. Roskildevej, DK 3400 Hilleroed. Denmark; 1985. P. 11-12.
8. Бекетов С.В., Корешков А.Р., Карпов К.С. Факторы, влияющие на плодовитость у пушных зверей промышленного разведения // Кролиководство и звероводство. — 2016. — № 4. — С. 18–23. [Beketov SV, Koreshkov AR, Karpov KS. Factors influencing fertility in the breeding of fur-bearing animals. *Krolikovodstvo i zverovodstvo*. 2016;(4):18-23. (In Russ.)]
9. Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Основы генетики и селекции пушных зверей. — 2-е изд., перераб. и доп. — М.: Колос, 1983. — 280 с. [Il'ina ED, Kuznetsov GA. Osnovy genetiki i selektsii pushnykh zveri. 2nd ed. revised and updated. Moscow: Kolos; 1983. 280 p. (In Russ.)]
10. Ильина Е.Д. Звероводство: учеб. для вузов. — 2-е изд., перераб. и доп. — М.: Колос, 1975. — 288 с. [Il'ina ED. Zverovodstvo: ucheb. dlya vuzov. 2nd ed. revised and updated. Moscow: Kolos; 1975. 288 p. (In Russ.)]
11. Монахов Г.И., Бакеев Н.Н. Соболи: биол.-экон. очерк. — М.: Лесная промышленность, 1981. — 240 с. [Monakhov GI, Bakeev NN. Soble: biol.-econ. essay. Moscow: Lesnaya promyshlennost'; 1981. — 240 p. (In Russ.)]
12. Петряев П.А. Культура соболя // Охрана природы. — 1950. — № 11. — С. 23–28. [Petryaev PA. Kul'tura sobolya. *Okhrana prirody*. 1950;(11):23-28. (In Russ.)]
13. Полузадов Н.Б. Соболи в Свердловской области // Записки Уральского отдела Географического об-ва СССР. — Свердловск: КОИЗ, 1955. — Вып. 2. — С. 159–164. [Poluzadov NB. Sobol' v Sverdlovskoi oblasti. In: Zapiski Ural'skogo otdela Geograficheskogo ob-va SSSR. Sverdlovsk: KOIZ; 1955. Vol. 2. P. 159-164. (In Russ.)]
14. Маматкина Э.Г., Монахов Г.И. Об интенсивности размножения соболей // Кролиководство и звероводство. — 1968. — № 2. — С. 16–17. [Mamatkina EG, Monakhov GI. Ob intensivnosti razmnzheniya sobolei. *Krolikovodstvo i zverovodstvo*. 1968;(2):16-17. (In Russ.)]
15. Ильина Е.Д., Портнова Н.Т. Воспроизводительность и окраска клеточных соболей // Кролиководство и звероводство. — 1969. — № 1. — С. 16. [Il'ina ED, Portnova NT. Vosproizvoditel'nost' i okraska kletochnykh sobolei. *Krolikovodstvo i zverovodstvo*. 1969;(1):16. (In Russ.)]
16. Терновская Ю.Г. О плодовитости соболей с разной окраской меха // Кролиководство и звероводство. — 1969. — № 4. — С. 14–16. [Ternovskaya YuG. O plodovitosti sobolei s raznoi okraskoi mekha. *Krolikovodstvo i zverovodstvo*. 1969;(4):14-16. (In Russ.)]
17. Møller SH. A decision support tool for litter size management in mink, based on a regional farm reproduction database [Internet]. Available from: https://www.researchgate.net/publication/259800247_A_decision_support_tool_for_litter_size_management_in_mink_based_on_a_regional_farm_reproduction_database.
18. Felska-Błaszczak L, Lasota B, Seremak B, Zielińska-Zygmunt N. Plasma concentrations of progesterone and testosterone in pregnant mink (*Neovison vison*) depend on fur-color variety of the female. *Acta Sci Pol Zootechnica*. 2012;11(3):11-20.
19. 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. [Sergeev EG, Fedorova OI, Kuznetsov GA, Konkina VV. Rezul'taty razmnzheniya kletochnykh pushnykh zveri v khozyaistvakh Rossiiskoi Federatsii v 2000 g. Moscow; 2000. Vol. 2. 27 p. (In Russ.)]
20. Сергеев Е.Г., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2001 г. — М., 2001. — Вып. 3. — 14 с. [Sergeev EG, Konkina VV. Rezul'taty razmnzheniya kletochnykh pushnykh zveri v khozyaistvakh Rossiiskoi Federatsii v 2001 g. Moscow; 2001. Vol. 3. 14 p. (In Russ.)]

21. 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. [Sergeev EG, Kuznetsov GA, Konkina VV. Rezul'taty razmnzheniya kletochnykh pushnykh zveri v khozyaistvakh Rossiiskoi Federatsii v 2002 g. Moscow; 2002. Vol. 4. 27 p. (In Russ.)]
22. 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. [Sergeev EG, Kuznetsov GA, Konkina VV. Rezul'taty razmnzheniya kletochnykh pushnykh zveri v khozyaistvakh Rossiiskoi Federatsii v 2003 g. Moscow; 2003. Vol. 5. 26 p. (In Russ.)]
23. Сергеев Е.Г., Конкина В.В., Кузнецов Г.А. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2004 г. — М., 2004. — Вып. 6. — 27 с. [Sergeev EG, Konkina VV, Kuznetsov GA. Rezul'taty razmnzheniya kletochnykh pushnykh zveri v khozyaistvakh Rossiiskoi Federatsii v 2004 g. Moscow; 2004. Vol. 6. 27 p. (In Russ.)]
24. 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. [Sergeev EG, Kuznetsov GA, Konkina VV. Rezul'taty razmnzheniya kletochnykh pushnykh zveri v khozyaistvakh Rossiiskoi Federatsii v 2005 g. Moscow; 2005. Vol. 7. 36 p. (In Russ.)]
25. 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. [Sergeev EG, Konkina VV, Balash SL. Rezul'taty razmnzheniya kletochnykh pushnykh zveri v khozyaistvakh Rossiiskoi Federatsii v 2006 g. Moscow; 2006. Vol. 8. 42 p. (In Russ.)]
26. Сергеев Е.Г., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2007 г. — М., 2007. — Вып. 9. — 38 с. [Sergeev EG, Konkina VV. Rezul'taty razmnzheniya kletochnykh pushnykh zveri v khozyaistvakh Rossiiskoi Federatsii v 2007 g. Moscow; 2007. Vol. 9. 38 p. (In Russ.)]
27. Сергеев Е.Г., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2008 г. — М., 2008. — Вып. 10. — 35 с. [Sergeev EG, Konkina VV. Rezul'taty razmnzheniya kletochnykh pushnykh zveri v khozyaistvakh Rossiiskoi Federatsii v 2008 g. Moscow; 2008. Vol. 10. 35 p. (In Russ.)]
28. Бекетов С.В., Казакова Т.И. Связь между окраской волосяного покрова и репродуктивностью самок соболей клеточного содержания // Кролиководство и звероводство. — 2012. — № 2. — С. 16–19. [Beketov SV, Kazakova TI. The main reason for deterioration of reproductive ability at females of sables with very dark hairs coloring. *Krolikovodstvo i zverovodstvo*. 2012;(2):16-19. (In Russ.)]
29. Вуколов Э.А. Основы статистического анализа. Практикум по статистическим методам и исследованию операций с использованием пакетов Statistica и Excel: учебное пособие. — М.: Форум: Инфра-М, 2004. — 464 с. — Серия «Профессиональное образование». [Vukolov EA. Osnovy statisticheskogo analiza. Praktikum po statisticheskim metodam i issledovaniyu operatsii s ispol'zovaniem paketov Statistica i Excel: uchebnoe posobie. Moscow: Forum: Infra-M; 2004. 464 p. Seriya "Professional'noe obrazovanie". (In Russ.)]
30. Боровиков В. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере. — СПб.: Питер, 2003. — 688 с. [Borovikov V. STATISTICA. Iskusstvo analiza dannykh na komp'yutere. Saint Petersburg: Piter; 2003. 688 p. (In Russ.)]
31. Гланц С. Медико-биологическая статистика / Пер. с англ. д-ра физ.-мат. наук Ю.А. Данилова; под ред. Н.Е. Бузикашвили, Д.В. Самойлова. — М.: Практика, 1999. — 460 с. [Glants S. Mediko-biologicheskaya statistika. Translated from English Yu.A. Danilov; ed. by N.E. Buzikashvili, D.V. Samojlov. Moscow: Praktika; 1999. 460 p. (In Russ.)]
32. Трапезов О.В. Гомологические ряды изменчивости окраски меха у американской норки (*Mustela vison* Schreber, 1777) в условиях domestikации // Вестник ВОГиС. — 2007. — Т. 11. — № 3–4. — С. 547–560. [Trapezov OV. Homologous series of fur colour variability in american mink (*Mustela Vison* Schreber, 1777) detected under domestication. *Vestnik VOGIS*. 2007;11(3–4):547-560. (In Russ.)]
33. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Под ред. И.А. Рапопорт; АН СССР, Секция хим.-технол. и биол. наук. — Л.: Наука, 1987. — 259 с. [Vavilov NI. The law of homological series in hereditary variability. Ed. by I.A. Rapoport; AN SSSR, Sektsiya khim.-tekhno. i biol. nauk. Leningrad: Nauka; 1987. 259 p. (In Russ.)]
34. Черников Е.М. Экология соболя (*Martes zibellina* Linneus, 1758) в Баргузинском заповеднике. — Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2006. — 265 с. [Chernikin EM. Ekologiya sobolya (*Martes zibellina* Linneus, 1758) v Barguzinskom zapovednike. Ulan-Ude: Izd-vo Buryatskogo gosuniversiteta; 2006. 265 p. (In Russ.)]
35. Кузнецов Г.А. Темная голова у соболей // Кролиководство и звероводство. — 2012. — № 2. — С. 14–15. [Kuznetsov GA. The dark head at sables. *Krolikovodstvo i zverovodstvo*. 2012;(2):14-15. (In Russ.)]

36. Кузнецов Г.А., Федосеева Г.А., Жвакина А.Р. Черноголовость соболей: практика и теория // Актуальные проблемы клеточного пушного звероводства и кролиководства России: материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 80-летию создания института, 14 июня 2012 г. — М., 2012. — С. 93–97. [Kuznetsov GA, Fedoseeva GA, Zhvakina AR. Chernogolovost' sobolei: praktika i teoriya. (Conference proceedings) Aktual'nye problemy kletchnogo pushnogo zverovodstva i krolikovodstva Rossii: Mezhdunarodnaya nauchno-prakticheskaya konferentsiya, posvyashchennaya 80-letiyu sozdaniya instituta; date 2012 June 14. Moscow; 2012. P. 93-97. (In Russ.)]
37. Кузнецов Г.А., Федосеева Г.А. Проявление черноголовости у щенков соболей при отсадке их от матерей // Материалы 5-й Международной научно-практической конференции «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России». — М., 2013. — С. 292–293. [Kuznetsov GA, Fedoseeva GA. Proyavlenie chernogolovosti u shchenkov sobolei pri otsadke ikh ot materei. (Conference proceedings) Sokhranenie raznoobraziya zhivotnykh i okhotnich'e khozyaistvo Rossii: Mezhdunarodnaya nauchno-prakticheskaya konferentsiya. Moscow; 2013. P. 292-293. (In Russ.)]
38. Кузнецов Г.А., Федосеева Г.А. Наследование черноголовости у соболей // Кролиководство и звероводство. — 2013. — № 2. — С. 15–20. [Kuznetsov GA, Fedoseeva GA. The colour inheritance of the black-head in sables. *Krolikovodstvo i zverovodstvo*. 2013;(2):15-20. (In Russ.)]
39. Нюхалов А.П., Свищева Г.Р., Чернова И.Е., и др. Отбор на затемнение окраски волосяного покрова соболей и его связь с результатами воспроизводства // Кролиководство и звероводство. — 2012. — № 6. — С. 8–12. [Nyukhalov AP, Svishcheva GR, Chernova IE, et al. Selection on darker fur color in sable and its effect on reproduction. *Krolikovodstvo i zverovodstvo*. 2012;(6):8-12. (In Russ.)]
40. Каштанов С.Н., Лазебный О.Е., Нюхалов А.П., и др. Интенсивность пигментации мехового покрова соболей (*Martes zibellina* L.) и репродуктивная способность // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2014. — Т. 18. — № 2. — С. 245–257. [Kashtanov SN, Lazebnyi OE, Nyukhalov AP, et al. Heaviness of hair pigmentation and reproductivity in sables (*Martes zibellina* L.). *Vavilov journal of genetics and breeding*. 2014;18(2):245-257. (In Russ.)]
41. Кузнецов Б.А. Географическая изменчивость соболей и куниц фауны СССР // Труды МЗИ. — М., 1941. — Т. 1. — С. 113–134. [Kuznetsov BA. Geograficheskaya izmenchivost' sobolei i kunits fauny SSSR. In: Trudy MZI. Moscow; 1941. Vol. 1. P. 113-134. (In Russ.)]
42. Бекетов С.В., Казакова Т.И., Чернова И.Е. Средовые условия как провокационный фон в реализации репродуктивных показателей соболей (*Martes zibellina*) с разной интенсивностью пигментации волосяного покрова // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2012. — Т. 16. — № 4–2. — С. 1013–1024. [Beketov SV, Kazakova TI, Chernova IE. Environmental conditions as a provocative background for reproduction indices in sables (*Martes zibellina*) differing in coat pigmentation heaviness. *Vavilov journal of genetics and breeding*. 2012;16(4-2):1013-1024. (In Russ.)]
43. Botero CA, Dor R, McCain CM, Safran RJ. Environmental harshness is positively correlated with intraspecific divergence in mammals and birds. *Molecular Ecology*. 2014;23(2):259–268. <https://doi.org/10.1111/mec.12572>.
44. Wozencraft WC. Order Carnivora. In: Wilson DE, Reeder DM. Mammal species of the world. Baltimore: The Johns Hopkins University Press; 2005. P. 532-628.
45. Abramov AV. A taxonomic review of the genus *Mustela* (Mammalia, Carnivora). *Zoosystematica Rossica*. 1999;8(2):357-364.
46. Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Рогов В.Г. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение I. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности популяции // Сибирский экологический журнал. — 1999. — Т. 6. — № 1. — С. 59–68. [Evsikov VI, Nazarova GG, Rogov VG. Population ecology of water vole (*Arvicola terrestris* L.) in Western Siberia. I. Coat color polymorphism, and reproductive effort of females. *Siberian Ecology Journal*. 1999;6(1):59-68.

✉ Информация об авторах

Сергей Валериевич Бекетов — д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник, отдел звероводства и кролиководства. ФГБНУ «Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства им. В.А. Афанасьева», Московская обл. E-mail: svbeketov@gmail.com.

Ирина Евгеньевна Чернова — канд. с.-х. наук, зоотехник-селекционер. Звероводческое хозяйство ФГУП «Русский соболь», Московская обл. E-mail: achernova57@mail.ru.

✉ Authors and affiliations

Sergey V. Beketov — Doctor of Science, Leading Researcher, Fur Farming and Rabbit Breeding Department. V. Afanasiev Institute of Fur Farming and Rabbit Breeding, Moscow region, Russia. E-mail: svbeketov@gmail.com.

Irina E. Chernova — PhD, Livestock Breeder. Fur Farm "Russian Sable", Moscow region, Russia. E-mail: achernova57@mail.ru.

✿ Информация об авторах

Юрий Игоревич Рожков — д-р биол. наук, сотрудник, ФГБУ «Контрольный информационно-аналитический центр охотничьих животных и среды их обитания», Москва. E-mail: niipzk-zver.krol@mail.ru.

Лидия Викторовна Топорова — д-р с.-х. наук, профессор кафедры кормления и кормопроизводства. ФГБОУ ВО «Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии — МВА им. К.И. Скрябина», Москва. E-mail: itoporova@yandex.ru.

Константин Сергеевич Карпов — аспирант. ФГБНУ «Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства им. В.А. Афанасьева», Московская обл. E-mail: kkc1255@gmail.com.

✿ Authors and affiliations

Yuriy I. Rozhkov — Doctor of Science, Associate. Control Information and Analytical Center for Hunting Animals and their Habitats, Moscow, Russia. E-mail: niipzk-zver.krol@mail.ru.

Lidiya V. Toporova — Doctor of Science, Professor, Feeding and fodder production Department. K. Scriabin Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology, Moscow, Russia. E-mail: itoporova@yandex.ru.

Konstantin S. Karpov — post-graduate student. V. Afanasiev Institute of Fur Farming and Rabbit Breeding, Moscow region, Russia. E-mail: kkc1255@gmail.com.