

ВТОРИЧНОЕ СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ У ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ ПРОМЫШЛЕННОГО РАЗВЕДЕНИЯ

С.В. Бекетов¹, О.Е. Лазебный², С.Н. Каштанов²

¹ Научно-исследовательский институт пушного звероводства и кролиководства им. В.А. Афанасьева, Московская обл., Раменский р-н, пос. Родники, Россия, e-mail: serkhan@front.ru; ² Институт общей генетики им Н.И. Вавилова, Москва, Россия, e-mail: lazebny@mail.ru; snKashtanov@mail.ru

В статье представлен обзор данных по вторичному (при рождении) соотношению полов у вовлеченных в клеточное пушное звероводство: песца, лисицы, норки и соболя. Рассмотрено действие различных паратипических и генетических факторов, которые могут влиять на соотношение полов у пушных зверей. Обсуждаются возможные пути решения данной проблемы.

Введение

Изучению вторичного соотношения полов (при рождении) у пушных зверей в условиях звероферм посвящено большое число научных работ. Подобные исследования неоднократно проводились на песцах (Maciejowski, 1972; Łabecka, 1985; Kuzniewicz, 1986) и лисицах (Жегалов, 1950, Каштанов и др., в печати), норках (Зенов, 1969; Гракова, Граков, 1981) и соболях (Бекетов, Каштанов, 2002а, б). Важно отметить, что в условиях искусственного содержания этих животных есть возможность получения наиболее точных сведений о соотношении самцов и самок среди новорожденных.

В живой природе проведение подобных исследований крайне затруднительно. Однако повышенный интерес к этой проблеме, помимо чисто научной значимости, обусловлен тем, что в зверохозяйствах для получения высококорентабельной шкурковой продукции предпочтительнее иметь как можно больше особей мужского пола. Дело в том, что в силу ярко выраженного полового диморфизма у всех видов пушных зверей клеточного содержания самцы по сравнению с самками имеют более высокий и густой волосяной покров и характеризуются большей величиной тела. Для сравнения, длина тела самцов соболя, измеряемая от кончика носа

до основания хвоста, колеблется в среднем в пределах 42–44 см, у самки на 5–7 % меньше, у песца эта разница еще выше и составляет 10 % (Ильина, 1975).

Однако несмотря на столь очевидную значимость проблемы, половой состав новорожденных и механизмы его регуляции у млекопитающих, и в частности у пушных зверей, изучены еще недостаточно. Известно, что у подавляющего большинства животных обычно наблюдается вторичное соотношение полов, близкое к 1 : 1, которое ожидается на основе хромосомного механизма определения пола. У лошади число новорожденных самцов, приходящихся на 100 родившихся самок, равно 98,3 : 100, у кролика – 104,6 : 100, коровы – 107,3 : 100, свиньи – 111,8 : 100, собаки – 118,5 : 100 (Жегалов, 1950). Такое соотношение полов (близкое к 1 : 1) определяется прежде всего сегрегацией мужских и женских детерминантов в мейозе у гетерогаметного пола и может поддерживаться за счет популяционно-генетических механизмов, в первую очередь благодаря отбору генов, функционирующих в организме родителей и участвующих в контроле за соотношением полов у потомков. Если энергетические затраты всех родителей в данной популяции на воспроизводство потомства одинаковы и не зависят от пола потомков, а гибель потомков разного пола

от зачатия до окончания периода родительской заботы равновероятна, соотношение полов 1 : 1 будет эволюционно устойчивым (Fisher, 1930). В реальных популяциях эти условия могут нарушаться, приводя к отклонениям соотношения полов от 1 : 1. Например, половой состав новорожденных у млекопитающих может зависеть от физиологического состояния матерей, их социально-иерархического статуса, возраста родителей или одного из родителей и т. д. (Clutton-Brock, Iason, 1986).

В связи с этим изучению факторов, которые могут влиять на соотношение полов у пушных зверей, посвящено большое число исследований. Из них следует отметить работы об обусловленности вторичного соотношения полов межпородными (Зенов, 1969) и возрастными (Зенов, 1969; Maciejowski, 1972; Łabecka, 1985) различиями родителей. Имеются также данные о варьировании доли самцов в потомстве в зависимости от размера пометов (Гракова, Граков, 1981) и плодовитости (Зенов, 1969).

Для анализа изменчивости соотношения полов чаще всего используются методы популяционной генетики в сочетании с биометрическими методами.

Паратипические факторы, влияющие на соотношение полов в потомстве

Несмотря на одомашнивание и содержание в клеточных условиях, у всех видов пушных зверей процессы размножения, линьки и обмена веществ остаются тесно связанными между собой и характеризуются определенной сезонностью, которая может меняться в зависимости от года эксплуатации основного стада. При этом под понятием «год эксплуатации» следует понимать целый комплекс условий (длина светового дня, температурный фактор и т. д.), варьирующих во времени.

Так, И.Г. Зенов (1969) исследовал 3226 пометов серебристо-черных лисиц в Пушкинском зверохозяйстве Московской области за 1956, 1959–1961, 1964 и 1965 гг. В среднем самцы в пометах составили $54,6 \pm 0,4$ %, причем этот показатель изменялся по годам от 52,0 до 56,1 % (Зенов, 1969).

Позднее в том же зверохозяйстве по данным производственных журналов за период с 1980 по

1989 гг. было проанализировано 17285 щенков серебристо-черных лисиц. В рассматриваемой популяции доля рожденных самцов за 10 лет наблюдений оказалась равной 53,6 %. При этом частота появления самцов в разные годы не оставалась постоянной. Например, в 1983 г. она составила лишь 50,3 %, тогда как в 1989 г. возросла до 57,7 %. Причем только в трех выборках (1980, 1983 и 1987 гг.) расщепление по полу соответствовало теоретически ожидаемому 1 : 1 (Каштанов и др., в печати).

По данным Б.С. Кубанцева (1972), изучавшего результаты размножения серебристо-черных лисиц в трех зверосовхозах Волгоградской области, колебания вторичного соотношения полов по годам варьировали от 50,6 % до 54,4 %.

Иными словами, во всех рассмотренных случаях сведения, полученные разными авторами, оказались вполне сопоставимы.

Как и у лис, при промышленном разведении песцов в их приплоде также достоверно преобладают самцы. Э.В. Ивантер изучил половой состав 21350 щенков песцов от 2480 самок и 430 самцов в «Салтыковском» зверосовхозе Московской области и в трех зверохозяйствах Карелии. Анализ показал довольно стабильное отклонение в сторону увеличения самцов во вторичном соотношении полов у данного вида хищников. Колебания составляли от 1,7 до 4,4 % преобладания числа самцов над числом самок в разных совхозах и в каждом из них по годам. Из 283 щенков, составивших отход молодняка при рождении и после рождения в период исследования (1949–1954 гг.) в названных выше хозяйствах, особей женского пола было $51,5 \pm 3,0$ %, т. е. гибель новорожденных обоего пола оказалась почти одинаковой и не могла существенно повлиять на соотношение полов (Большаков, Кубанцев, 1984).

В ходе анализа вторичного соотношения полов у голубого песца вуалевой породы (Пушкинское зверохозяйство) доля рожденных самцов составила 55,1 %. При этом частота рождения самцов по годам варьировала от 53,7 % в 1986 г. до 56,2 % в 1989 г. Таким образом, в рассматриваемой популяции песцов исключительно по всем анализируемым годам самцов появлялось больше, чем самок со статистически высокосignificantным отклонением от ожидаемого соотношения 1 : 1 (Бекетов, Каштанов, 2002б).

Изменчивость полового состава новорожденных песцов по годам наблюдали на Светлоярской звероферме Волгоградской области в 1966 и 1967 гг. Среди 363 щенков из 45 пометов в эти годы самцов было 54,7 %, но в 1966 г. этот показатель составлял лишь 51,1 %, а в 1967 г. доля самцов в пометах поднялась до 56,6 %, причем различие по годам достигало статистически значимых величин (Большаков, Кубанцев, 1984).

При анализе вторичного соотношения полов среди 5710 щенков соболя породы черный соболь (Пушкинское зверохозяйство) частота рождения самцов изменялась по годам от 51,5 % в 1982 г. до 53,4 % в 1986 г. Однако соответствующий статистический анализ показал, что в действительности только две выборки (1984 и 1986 гг.) превышали 95 %-ую область принятия частной нулевой гипотезы. Суммарная доля рожденных самцов составила 52,7 % при значимом отклонении от теоретического соотношения 1 : 1 (Бекетов, Каштанов, 2002а), что вполне согласуется с ранее опубликованными сведениями). Так, из 1116 соболей, родившихся в 1961–1963 гг. в Красноярском зверосовхозе, самцов было в среднем 53,6 %, но по годам наблюдались некоторые статистически значимые различия: в 1961 г. самцы составляли 56,5 % новорожденных, а в 1962 г. – лишь около 50 % (Нумеров, 1966). Примерно в этот же период в Салтыковском зверохозяйстве с 1954 по 1964 гг. в 1057 выводках родилось 3622 щенка и в среднем за несколько лет самцы в приплоде составили 52,7 %. Лишь в 1963 г. самок и самцов родилось примерно одинаково (Монахов, 1968, 1975). При этом случаи резорбции эмбрионов у соболей очень редки, и поэтому дифференцированная по полу эмбриональная смертность никак не может быть причиной преобладания самцов во вторичном половом составе у этого вида (Большаков, Кубанцев, 1984).

Определенное представление о вторичном соотношении полов у норки позволяет получить материалы по промышленному разведению этого вида семейства куньих. Так, в Пушкинском зверохозяйстве Московской области в 1964–1967 гг. в 10754 пометах норок нескольких генотипов самцов в среднем было 50,8 % с колебаниями по годам и генотипам от 49,1 до 52,1 %. В Салтыковском зверосовхозе в той же Московской области

в это же время (1967 г.) в 1162 пометах самцы составляли лишь 47 % (Зенов, 1969).

По данным Н.В. Большакова и Б.С. Кубанцева (1984), на Светлоярской звероферме в 1967 и 1968 гг. самцы составляли суммарно 48,2 % в приплоде стандартной норки, но в 1967 г. среди 697 щенков самцов было 51,8 %, а в 1968 г. из 691 щенка – лишь 45,3 %.

По-видимому, вторичный половой состав у норки колеблется в довольно ограниченных пределах около 50 %-го уровня, и преобладание в числе особей одного из полов зависит в значительной мере от состава родительских пар и конкретных условий их содержания. Напротив, устойчивая величина вторичного соотношения полов с достоверным преобладанием самцов у соболя, песца и лисицы может быть связана с рядом генетических и физиологических особенностей этих видов.

Как уже отмечалось выше, в научной литературе встречаются достаточно многочисленные указания на зависимость вторичного соотношения полов от различных негенетических факторов: возраста, комплекции, темперамента матери и т. д. В частности, отмечается и тот факт, что соотношение полов изменяется в зависимости от величины помета. По сведениям Н.В. Граковой и Н.Н. Гракова (1981), в больших пометах (4–7 щенков) норки преобладали самки (51,3 %), а в маленьких (1–3 щенка) – самцы (57,2 %). Однако, по данным И.Г. Зенова (1969), у двухлетних самок стандартных норок и однолетних самок серебристо-черных лисиц по мере увеличения размера пометов в целом монотонно повышается доля самцов.

Вычисленные И.Г. Зеновым коэффициенты регрессии показывают, что у двухлетних самок норок при увеличении плодовитости на одного щенка доля щенков мужского пола увеличивается у матерей стандартного по окрасу типа на 3,57 %, у жемчужных, серебристо-голубых и американских паломинных – на 4,00 %, у сапфировых – на 3,65 %, у цветных на –4,55 %. При повышении плодовитости четырехлетних серебристо-черных лисиц на одного щенка процент самцов в их потомстве увеличивается от 7,52 до 11,80 (Зенов, 1969). По данным С.Н. Каштанова с соавторами (В печати), у серебристо-черных лисиц величина пометов, в которых доля самцов достоверно превышает долю самок, составляет

6–7 щенков. При этом размер помета не влияет на отклонение от теоретически ожидаемого расщепления по полу в потомстве (1 : 1). Достоверность отклонения не нарастает постепенно, а наступает и обрывается резко, без переходов, причем средняя доля самцов остается почти постоянной при разной величине помета.

Напротив, Э.В. Ивантер (1962) отмечал, что в больших пометах песцов преобладание в числе самцов особенно заметно, и большие пометы существенно отклоняют средний показатель вторичного соотношения полов в пользу самцов. По данным некоторых авторов (Maciejowski, 1972; Łabecka, 1985; Kuzniewicz, 1986), у голубых песцов промышленного разведения доля щенков мужского пола увеличивается в больших пометах и уменьшается по мере старения матерей. В то же время не установлена связь между изменением вторичного соотношения полов и величиной помета у соболей (Бекетов, Каштанов, 2002а).

Возраст в известной степени является показателем определенного физиологического состояния организма, которое может влиять на выраженность у потомства свойств и признаков родителей, в том числе соотношения по полу. В большинстве работ влияние возраста родителей на пол потомков изучалось в зависимости от возраста отца и матери, реже от возрастного сочетания родительских пар. В частности, было установлено, что у норок разных генотипов и серебристо-черной лисицы с возрастным изменением плодовитости изменяется и процент самцов в их потомстве (Зенов, 1969).

В экспериментах на норках наибольшее соотношение полов наблюдалось в сочетании родительских пар: молодой самец (1–2 года) × старая самка (3–4 года) – 53,2 %, наименьшее – старый самец (3–4 года) × молодая самка (1–2 года) – 49,0 % (Трубецкой, 1964). В частности, самки серебристо-черных лисиц в оптимальном для воспроизводства возрасте (4 года) независимо от возраста самца давали в среднем в потомстве 96,1 самцов в пересчете на 100 самок, а у старых матерей 8–9 лет соотношение полов в приплоде равнялось 150,7 : 100 (Жегалов, 1950). Прямо противоположные результаты получены С.Н. Каштановым с соавторами (В печати) и свидетельствуют о том, что достоверное превышение рожденных самцов

над самками наблюдается в пометах матерей 1–4-летнего возраста, причем пик достоверности приходится на трехлетний возраст матерей, а максимальный сдвиг в сторону преимущественного рождения самок наблюдается в пометах матерей 3–4-летнего возраста.

В онтогенезе самцов серебристо-черной лисицы клеточного разведения также выявлены периоды максимальной и минимальной величины соотношения полов их потомства. С возрастом отца вне зависимости от возраста матери доля самцов в потомстве увеличивается, если не считать резкого уменьшения соотношения полов в потомстве трехлетних самцов (Жегалов, 1950).

В ходе анализа Пушкинской популяции серебристо-черных лисиц установлено, что достоверное превышение рожденных самцов над самками наблюдается в пометах отцов 2–6-летнего возраста, причем пик достоверности приходится на трехлетний возраст, а максимальный сдвиг в сторону преимущественного рождения самцов наблюдается в пометах отцов 2–4-летнего возраста.

При сравнении влияния возраста обоих родителей на превышение доли рожденных самцов в потомстве обращает на себя внимание тот факт, что у самок диапазон возрастов, при которых доля рожденных самцов увеличена, меньше, чем у самцов, и сдвинута в сторону более раннего возраста. Таким образом, налицо половой диморфизм по исследуемому признаку – отклонение в потомстве от расщепления по полу (1 : 1) в зависимости от возраста одного из родителей (Каштанов и др., в печати).

По данным некоторых исследователей (Maciejowski, 1972; Łabecka, 1985; Kuzniewicz, 1986), у голубых песцов клеточного разведения соотношение полов зависело от возраста самки и уменьшалось по мере ее старения. В частности, согласно Мациевскому (Maciejowski, 1972), в потомстве молодых (одногодичных) самок песца численный перевес самцов был выше (117 : 100), чем в последующие годы, и для самок в возрасте 2–6 лет составлял соответственно 114 : 100, 113 : 100, 112 : 100 и в двух последних случаях 110 : 100.

В промышленной популяции соболя по выборкам (возраст самок 4 и 5 лет, возраст самца 8 и 9 лет, возраст самца 4 года при спаривании

с самкой 5 лет, а также величина помета, равная 4 щенкам) отмечались достоверные отклонения от соотношения полов 1 : 1. В целом же ни по одному из рассматриваемых факторов (возраст самки без учета возраста самца, возраст самца без учета возраста самки, возраст самца и самки, а также величина помета) не установлено сопряженности с отклонением соотношения полов (Бекетов, Каштанов, 2002а).

Отдельными авторами отмечалось влияние на соотношение полов в потомстве продолжительности периода между родами и следующим спариванием («биологический отдых»). Так, у серебристо-черных лисиц при спаривании старых матерей (8 лет), пропустовавших в течение года, в потомстве получают больше самок. «Биологическим отдыхом» для ошенившейся самки является и маленький помет в предшествующий год. Вторичное соотношение полов смещается в сторону увеличения доли самок также и из-за «переутомления» матери за счет слишком большого предыдущего потомства (Жегалов, 1950).

Многочисленные работы на млекопитающих показали достоверную связь между уровнем материнского доминирования и соотношением полов в потомстве (Clutton-Brock, Iason, 1986). В связи с этим обсуждается возможность искусственного регулирования соотношения полов у животных с помощью изменения их социального окружения. В рамках эксперимента на звероферме серебристо-черные лисицы с высококонкурирующей способностью были разделены на две группы. Одна из них содержалась по соседству с группой высокоранговых, а другая – с группой низкоранговых лисиц. В первом случае соотношение полов в экспериментальной группе составило 31 %, во втором – 73 % (Bakken, 1995).

Таким образом, многочисленные данные, полученные на основных видах пушных зверей искусственного разведения, часто указывают на существование связи, которая нередко оказывается достоверной, между паратипическими (тип рождения, возраст родителей и пр.) факторами, с одной стороны, и вторичным соотношением полов в их потомстве – с другой. Эта связь может найти использование при регулировании соотношения полов в нужном направлении, хотя механизм действия паратипических факторов остается неизвестным. Наиболее правдоподоб-

ным кажется то, что физиологическое состояние родителей влияет на вероятность участия в оплодотворении гамет с X- и Y-хромосомами. Однако все же более объективной представляется зависимость вторичного соотношения полов от генетических факторов.

Влияние генетических факторов на вторичное соотношение полов

Роль генетических факторов в регуляции вторичного соотношения полов представляет большой научный и практический интерес. При анализе многочисленных данных выяснилось, что на соотношение полов в приплоде сельскохозяйственных животных влияет происхождение матери и отца (породная или линейная принадлежность родителей).

Что касается непосредственно пушных зверей, то статистический анализ соотношения полов в потомстве отдельных пар серебристо-черных лисиц позволил выявить самцов и самок, дающих пометы с устойчивым отклонением в пользу одного из полов. В результате индивидуального анализа потомства по одному из родителей (отцу или матери) было обнаружено 44 самца и 49 самок, дававших в помете достоверное отклонение от ожидаемого расщепления полов 1 : 1 (Каштанов и др., в печати).

Некоторое объяснение отклонений в соотношении полов в зависимости от линии отца было получено в работе, где ДНК индивидуальных сперматозоидов анализировалась с помощью полимеразной цепной реакции со специфическими праймерами для Y-хромосомы. Процент сперматозоидов, несущих Y-хромосому, в зависимости от линии производителя колебался от 16,1 до 72,3 % у быков и от 7,8 до 94,7 % у хряков (Chandler *et al.*, 1998).

Проведенный на песце семейный анализ по признаку «вторичное соотношение полов» позволил выявить группу самцов, в потомстве которых с частотой 62,1 % преимущественно рождались особи мужского пола в отличие от остальных производителей основного стада, где доля самцов в потомстве составляла 53,9 %. Причем этот признак передается некоторыми отцами своим сыновьям без ухудшения других хозяйственно важных показателей животных (Бекетов, Каштанов, 2005).

Таким образом, с определенной долей уверенности можно утверждать, что достоверное отклонение вторичного соотношения полов от теоретического 1 : 1, наблюдающееся в потомстве отдельных самцов песца, обусловлено действием генетических факторов. Во-первых, известно, что у некоторых млекопитающих существуют генетические механизмы (абберрантная система определения пола и мейотический драйв), обеспечивающие первично неравное соотношение полов, во-вторых, теоретически весьма вероятно как избирательность яйцеклеток к X-, Y-сперматозоидам, так и разная способность этих сперматозоидов к оплодотворению. Также возможна и разная частота имплантации XX- и XY-зигот.

Проведенный генеалогический анализ показал, что во всех случаях, когда в родословной присутствовало два или несколько «выдающихся» самцов, они оказывались родственными по мужской линии. Отсюда следует, что фактор (факторы), детерминирующий признак «преобладание в потомстве мужского пола», локализован в Y-хромосоме. Этот признак не проявляется у всего мужского потомства «выдающегося» самца и поэтому можно говорить о неполной пенетрантности соответствующего генетического фактора. Возможно, что проявление или не проявление данного признака зависит от того, с какой X-хромосомой встречается Y-хромосома «выдающегося» самца. Влияние X-хромосомы и вообще генотипа самок требует специального исследования.

Так как средняя плодовитость семей, образованных «выдающимися» самцами $-11,08 \pm 0,21$, фактически не отличается от плодовитости остальных производителей основного стада $-11,14 \pm 0,08$ и в потомстве у песца наблюдается одинаковая гибель новорожденных обоего пола, можно предположить что элиминация X-несущих сперматозоидов у «выдающихся» самцов осуществляется на презиготических стадиях и возможным генетическим механизмом, обуславливающим подобное отклонение, может быть мейотический драйв. Результаты этого исследования могут быть использованы в дальнейшем для реконструкции генеалогических линий, в потомстве которых происходит регулярное отклонение от теоретического расщепления по полу.

Значительный интерес представляет исследование Л.Н. Трут, проведенное на лисицах. По ее данным, в 1985–1988 гг. соотношение полов у потомства domestikируемой популяции серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* L.) составляло $0,52 (P = 0,95)$. Однако в скрещиваниях носителей гена *S* (белая отметина на лбу или «звездочка») ($\text{♀}Ss \times \text{♂}ss$; $\text{♀}ss \times \text{♂}Ss$; $\text{♀}Ss \times \text{♂}Ss$; $\text{♀}ss \times \text{♂}SS$; $\text{♀}Ss \times \text{♂}SS$) и в скрещиваниях стандартных родителей ($\text{♀}ss \times \text{♂}ss$), в которых *de novo* возникает «звездочка», этот сдвиг был выше. Особенно высокое численное превосходство самцов наблюдалось среди *SS* гомозигот (от $0,62 \pm 0,08$ до $0,86 \pm 0,13$), несколько менее оно было выражено у *Ss* потомков (от $0,50 \pm 0,02$ до $0,65 \pm 0,05$). Предполагается, что изменения гена, регулирующего развитие (результатом действия которого является пегость), коррелируют с генетическими изменениями поведения в процессе domestikации и способствуют отбору либо Y-несущих спермиев, либо зигот мужского пола. Причем, как показал эксперимент, у матерей, несущих ген *S* или обладающих способностью *de novo* генерировать «звездочку» у своих потомков, эти регуляторные изменения более продвинуты. Поэтому именно среди их стандартного потомства численное превосходство самцов выше, чем во всей domestikируемой популяции в целом (Трут, 1991).

Таким образом, в нашей статье сделана попытка осветить имеющиеся к настоящему времени сведения о вторичном соотношении полов у четырех видов пушных зверей, являющихся основными объектами звероводства. При этом у трех из них: соболя, песца и лисицы – достаточно четко прослеживается относительно стабильное преобладание самцов среди новорожденных. Весьма вероятно, что для животных с невысокой плотностью популяций в природе, свойственной хищникам, избыточная доля самцов служит определенной гарантией для вовлечения в размножение максимального числа взрослых самок, чем и обеспечивается поддержание численности популяций на достаточно стабильном уровне. В такой ситуации сдвиг вторичного соотношения полов в сторону увеличения самцов имеет прикладное значение.

Преимущественное рождение потомков мужского пола предполагает существование

регуляции полового состава зверей (Большаков, Кубанцев, 1984) и позволяет считать величину вторичного соотношения полов адаптивным признаком вида. В частности, согласно М. Смиту (1981) и Э. Пианка (1981), неравное число самцов и самок в первичном и вторичном соотношении полов трактуется как видовая особенность, закрепленная генетически естественным отбором и в соответствии с биологической ценностью каждого пола для данного вида.

Авторы выражают благодарность И.А. Захарову за ценные советы и замечания при написании статьи. Работа поддержана грантом РФФИ № 06-04-08345.

Литература

- Бекетов С.В., Каштанов С.Н. Статистический анализ изменчивости вторичного соотношения полов у соболя (*Martes zibellina* L.) // Генетика. 2002а. Т. 38. № 2. С. 15–16.
- Бекетов С.В., Каштанов С.Н. Изменчивость вторичного соотношения полов у песца (*Alopex lagopus* L.) // Генетика. 2002б. Т. 38. № 10. С. 1417–1421.
- Бекетов С.В., Каштанов С.Н. Влияние наследственных свойств самцов песца (*Alopex lagopus* L.) на воспроизводительные способности потомства // Генетика. 2005. Т. 41. № 3. С. 422–426.
- Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций и ее динамика. М.: Наука, 1984. 232 с.
- Гракова Н.В., Граков Н.Н. Особенности полового состава в пометах американской норки в эмбриональный период и при рождении // Тез. докл. 3-й Всесоюз. науч. конф. «Биология и патология пушных зверей». Петрозаводск, 1981. С. 128–130.
- Жегалов С.Б. Закономерности наследования пола у животных // Усп. соврем. биологии. 1950. Т. 30. Вып. 1 (4). С. 30–35.
- Зенов И.Г. Взаиморегуляция между соотношением полов в потомстве и плодовитостью у животных // Генетика. 1969. Т. 5. № 2. С. 92–96.
- Ивантер Э.В. К вопросу о соотношении полов в потомстве голубых песцов // Вопросы экологии: Вопросы экологии наземных позвоночных. Киев: Высш. шк., 1962. Т. 6. С. 64–65.
- Ильина Е.Д. Звероводство. М.: Колос, 1975. 288 с.
- Каштанов С.Н., Бекетов С.В., Лазебный О.Е. Анализ вторичного соотношения полов у лисицы (*Vulpes vulpes* L.) // Генетика (в печати).
- Кубанцев Б.С. О половом составе у млекопитающих // Журн. общ. биологии. 1972. Т. 33. № 2. С. 196–204.
- Монахов Г.И. Структура популяций, динамика воспроизводства и вопросы рационального использования запасов соболя в Предбайкалье и Забайкалье // Зоол. журнал. 1968. Т. 47. Вып. 4. С. 602–610.
- Монахов Г.И. Изменчивость и стабильность соотношения полов в популяциях соболя // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. № 4. С. 61–67.
- Нумеров К.Д. О половом, возрастном составе и размножении соболя в Енисейской Сибири // Зоол. журнал. 1966. Т. 45. Вып. 3. С. 421–429.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Смит М.Дж. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 271 с.
- Трубецкой Г.В. Возраст родителей и соотношение полов в потомстве // Кролиководство и звероводство. 1964. № 12. С. 12.
- Трут Л.Н. Некоторые аспекты генетики пегостей серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* L.) и взаимоотношения вектора отбора и направления изменчивости // Проблемы генетики и теории эволюции: Сб. науч. тр. Ин-та цитологии и генетики. Новосибирск: Наука, 1991. С. 67–84.
- Bakken M. Sex-ratio variation and maternal investment in relation to social environment among farmed silver-fox vixens (*Vulpes vulpes*) of high competition capacity // J. Anim. Breed. Genet. 1995. V. 112. P. 463–468.
- Chandler J.E., Steinholt-Chenevert H.C., Adkinson R.W., Moser E.B. Sex-ratio variation between ejaculates within sire evaluated by polymerase chain reaction, calving, and farrowing records // J. Dairy Sci. 1998. V. 81. № 7. P. 1855–1867.
- Clutton-Brock T.H., Iason G.R. Sex ratio variation in mammals // Q. Rev. Biol. 1986. V. 61. № 3. P. 339–374.
- Fisher R.A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Oxford Univer. Press, 1930. 196 p.
- Kuzniewicz J. Kształtowanie się liczebności szczeniat w miotach i proporcji płci potomstwa lisów polarnych niebieskich w zależności od wieku samicy // Zootechnika. Wrocław, 1986. 29. P. 169–176.
- Łabecka S. Wpływ wieku samic na długość okresu ciąży, liczebność miotu i stosunek płci u lisów polarnych niebieskich (*Alopex Lagopus* L.) // Akademia rolnicza w Szczecinie. Zootechnika. 1985. V. 21. № 114. P. 43–56.
- Maciejowski J. Genetyczno-populacyjne badania nad rozrodem lisów polarnych. Cz. II Wilkość miotów I liczbowy stosunek płci w potomstwie // Ann. universitatis Mariae Curie-Skłodowska. Lublin-Polonia. Sektio E. V. 27. 1972. № 23. P. 359–381.

SECONDARY SEX RATIO IN FUR FARM ANIMALS

S.V. Beketov¹, O.E. Lazebny², S.N. Kashtanov²

¹ Institute of Fur-bearing Animals and Rabbits named after V.A. Afanasyev, Russian Academy of Agricultural Sciences, Moscow oblast, Ramensky region, settlement Rodniki, Russia, e-mail: serkhan@front.ru; ² N.I. Vavilov Institute of General Genetics, RAS, Moscow, Russia, e-mail: lazebny@mail.ru; snKashtanov@mail.ru

Summary

A review of the data on variation of the secondary sex ratio (at the birth) in the general species of the fur farm animals: fox, blue fox, mink and sable is given. The importance of environmental and genetic factors affecting the sex ratio in fur farm animals is considered. Possible ways to solve this problem are discussed.