

УДК 936.934.55.082

СРЕДОВЫЕ УСЛОВИЯ КАК ПРОВОКАЦИОННЫЙ ФОН В РЕАЛИЗАЦИИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СОБОЛЕЙ (*Martes zibellina*) С РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТЬЮ ПИГМЕНТАЦИИ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА

© 2012 г. С.В. Бекетов, Т.И. Казакова, И.Е. Чернова

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

Поступила в редакцию 2 марта 2012 г. Принята к публикации 26 мая 2012 г.

В работе представлены отдельные моменты исторической доместики соболей на специализированных российских зверофермах. У соболя исторически сформировались два генетически устойчивых экологических типа животных: темный, мелкий и малоплодовитый, и светлый – более крупный и плодовитый. Первый тип ориентирован на относительно стабильную кормовую базу и населяет преимущественно зону кедровых лесов (темные кряжи), второй – лиственничные леса и окраины ареала (светлые кряжи).

Ключевые слова: репродуктивные показатели, экологический тип, соболь, *Martes zibellina*.

ВВЕДЕНИЕ

Высокая ценность соболиного меха и, как следствие, длительные периоды хищнического промысла соболя приводили к значительным флуктуациям его численности в природе. Когда в Сибири началось первое снижение добычи соболя, в 1701 г. Петр I потребовал доставить из Верхотурья в Москву 10 живых соболей с целью начать разработку приемов разведения их в неволе (Козловский, 1913). Но это был всего лишь один из многочисленных Петровских указов, начало соболеводства в нашей стране отсчитывается с 1921 г., когда был подписан декрет о разведении соболей на специализированных государственных зверофермах и строжайшем запрете вывоза живых соболей за границу (Павлюченко и др., 1979). Представление об этом дают кадры документального фильма 1927–1928 гг. «Соловки», снятого в Соловецком питомнике, который в ту пору был самым крупным соболятником как по количеству экземпляров, так и по их подбору. Соловецкая

звероферма лишь формально принадлежала Соловецкому отделению Архангельского общества краеведения, в действительности она находилась под контролем Особого отдела и лучше всех была обеспечена денежными и материальными средствами. 27 апреля 1929 г. находившиеся там в заключении специалисты вместе с заведующим зверофермой Карлом Густавовичем Туомайненом получили приплод от соболей в условиях вольерного содержания. Одновременно и независимо от Соловецкой зверофермы тремя неделями раньше, 3 апреля того же 1929 г., на небольшой опытной ферме (на 10–15 соболей) в Московском зоопарке Петром Александровичем Мантейфелем также был получен соболиный приплод (Мантейфель, 1928а, б, 1929, 1934а, б, 1941, 1947; Мишуков, 1998). Масштабные работы с соболями в Соловецком питомнике велись в закрытом режиме, наработанные приемы клеточного разведения соболей не подлежали опубликованию в открытой печати, а представленные в 1930 г. К.Г. Туомайненом рукописные отчеты по собо-

линой тематике имели гриф «для служебного пользования» (Туомайнен, 1930).

Соболиный приплод П.А. Мантейфелю и К.Г. Туомайнену еще только предстояло получить, но уже годом раньше, весной 1928 г., комиссия Госторга РСФСР в составе И.М. Данишевского, доктора биологических наук Б.А. Кузнецова и П.А. Петряева произвела осмотр территории бывшего имения барона фон Толгрена, расположенного в 12 км от станции Пушкино, отведенной под строительство крупнейшей в стране 1-й Московской зоофермы (будущего зверосовхоза «Пушкинский»), где уже с конца 1928 г. началось комплектование соболиной фермы (Куличков, Портнова, 1967). Управляющим зверофермой заранее был назначен Павел Александрович Петряев (в Соловецком лагере он, исполняя обязанности секретаря Соловецкого отделения Архангельского общества краеведения и заведующим музеем, главным образом решал вопросы звероводства) (Петряев, 1926; Палкин, 1989).

В 1931 г. на соболиной ферме Пушкинского зверосовхоза П.А. Петряевым на основе технологии, разработанной К.Г. Туомайненом и П.А. Мантейфелем, был получен первый приплод, с этого момента началась интенсивная работа по созданию уникального промышленного стада этих ценных пушных зверей (Мишуков, 1998).

С самого начала промышленной domestikации соболей селекция была направлена на создание животных с темным, равномерно окрашенным, густым, блестящим и одновременно шелковистым мехом. Для синтеза такой идеальной товарной формы соболя использовались звери из разных географических рас, различающихся по размерам тела, структуре и окраске волосяного покрова. В названии географической расы для соболей принято историческое название – *кряж*.

Согласно товароведческим нормативам ГОСТа 27571-87 шкурки промысловых соболей подразделяют на десять кряжей: *баргузинский, камчатский, якутский, сахалинский, амурский, минусинский, алтайский, енисейский, тобольский* и *тувинский*. При этом наиболее темным по окраске волосяного покрова и одновременно небольшим по размеру тела считается соболю *баргузинского* кряжа, в котором

количество светлых особей составляет всего лишь 2,5–2,8 %, темных же достигает 26–28 % (Бакеев, 1973). Наиболее светлым по окраске меха и достаточно крупным считается соболю *тобольского* кряжа, у которого светлые особи составляют 30–35 %, а темные – 0,4–6 % (Бекетов, Каштанов, 2002).

Установлены также фенотипические отличия соболей, занимающих разные экологические ниши. Так, горные популяции отличаются сравнительно мелкими размерами и темной окраской с темно-серым пухом. Соболя, обитающие по лесистым склонам гор и в долинах рек, отличаются от них большими размерами тела. В то же время они достаточно редковолосые и более светлые по тону, с коричневым пуховым волосом. Еще светлее окрашены соболя, населяющие лесотундру (Разведение соболей, 1939).

Следует особо оговориться, что среди соболей, обитающих в природе, встречаются животные с аберрантной (отличающейся от дикого типа) окраской: дымчатые, кремовые, золотистые, пятнистые и другие (Пономарев, 1938). В популяциях соболей, разводимых в неволе, такие случаи практически не регистрируются. Лишь только в 1989 г. на соболиной ферме зверосовхоза «Пушкинский» от стандартно окрашенных родителей родился самец, имевший зимнее опушение желтовато-белого (паломинового) цвета, а в 2000 г. зарегистрировано рождение соболя пастелевой окраски (Кузнецов, Сергеев, 2008, 2009; Сергеев, Кузнецов, 2009; Фомин и др., 2011).

С самого начала клеточного соболеводства вся стратегия селекционной работы была направлена на создание черного соболя-меланиста. Опыт этой работы показал, что лучшие результаты в достижении затемнения меха получались при скрещивании самок *енисейского* и *амурского* кряжей с *баргузинскими* самцами. Для закрепления темной окраски практиковали поглотительное скрещивание. Если в 1936 г. темные самцы составляли менее 30 %, то в 1940 г. их насчитывалось уже около 48 %. Итогом этого многолетнего отбора стало утверждение в 1969 г. породы *черный соболю* в зверосовхозе «Пушкинский» Московской области (Портнова, 1966). Общая окраска *пушкинского черного соболя* темная, почти черная, хотя изменчивость по окраске остевых и пуховых волос довольно

большая. Окраска остевых волос варьирует от коричневой до черной. Окраска пуховых волос может быть серо-голубая различной интенсивности, равномерная по всей длине или зональная с серым основанием и коричневыми вершинами. Туловище окрашено равномерно, окраска мордочки несколько светлее туловища, горловое пятно небольшое или отсутствует. Глаза и носовое зеркало черные (Колдаева, 2004).

В дальнейшем селекция соболей стала проводиться в двух направлениях. Продолжалась работа на усиление пигментации мехового покрова с целью создания чисто-черного соболя с черной головой. Начиная с 1965 г. на 2-й Московской звероферме (впоследствии получившей название «зверосовхоз «Салтыковский»») было выбрано другое направление селекции – создание *темно-коричневого салтыковского соболя*. У этого типа соболей цвет ости темно-коричневый или коричневый, пух серо-голубой, равномерно окрашенный по всей длине. Окраска мордочки и ушей значительно светлее окраски туловища. Итогом этой работы стало утверждение Государственной комиссией в 2005 г. породы соболя «Салтыковский-1» (Милованов, 2001; Колдаева, 2004).

В соответствии с требованиями товароведческих нормативных документов (ОСТ НКЗаг 414) в изменчивости окраски мехового покрова соболей в диапазоне от темной (почти черной) до светлой (песочной) выделяют 7 цветовых категорий, которые обозначаются специфическими исторически сложившимися названиями: *головка высокая, головка нормальная, подголовка высокая, подголовка нормальная, воротовой темный, воротовой нормальный и меховой*.

В большинстве природных популяций преобладают соболя среднего типа окраски (*воротовые*), количество же темных (*головок* и *подголовок*) и светлых (*меховых*) варьирует в зависимости от географической принадлежности (Бакеев, 1973).

В сравнении с соболями из природных популяций у соболей, разводимых на специализированных зверофермах, в результате движущего отбора на затемнение мехового покрова в товароведческой оценке преобладают «головки» и «подголовки». Так, у *пушкинских черных соболей*, имеющих черную ость, достаточно большая часть шкурок оценивается

в соответствии с ОСТ НКЗаг 414 как «головка высокая» и «головка нормальная» (волосной покров черный, ость черная или черно-бурая, пух темно-голубой).

Шкурки *салтыковских темно-коричневых соболей* в соответствии с требованиями ОСТ НКЗаг 414 преимущественно относят к «подголовке высокой» и «подголовке нормальной» (волосной покров темно-коричневый, ость коричневая или темно-каштановая, пух голубой).

Помимо окраски меха, вышеуказанные породы различаются по размерам тела. В частности, длина тела и живая масса самцов и самок *темно-коричневых салтыковских соболей* превышают соответствующие показатели у *черного пушкинского соболя*.

Перспективы дальнейшей селекционной стратегии в работе с соболем на сегодня связаны с вскрытием методами молекулярной генетики существующего генетического разнообразия, сложившегося в ходе промышленной domestikации. В результате исследований, проделанных в Институте общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, впервые для соболя был разработан метод измерения генетической изменчивости с помощью панели микросателлитных маркеров. Проведено первое исследование промышленной популяции соболя по шести микросателлитным локусам, определен ряд популяционных параметров (набор аллелей, гетерозиготность и др.) (Каштанов и др., 2010).

И все же у соболя в условиях клеточного разведения есть одно слабое место – невысокая в сравнении с другими пушными зверями плодовитость. Между тем уже в 1941 г. М.К. Павловым, И.В. Балиевой и А.Т. Портновой для соболей клеточного разведения были опубликованы первые данные об отрицательной корреляции между интенсивностью пигментации мехового покрова и репродуктивными показателями (Павлов, Балиева, 1941; Портнова, 1941). Позднее в подтверждение этих сведений появляются публикации о том, что темные животные по сравнению со светлоокрашенными менее плодовиты (Полузадов, 1955; Маматкина, Монахов, 1968). Причем самая низкая плодовитость была зафиксирована у соболей с наиболее темной окраской меха, относящихся к породе *пушкинский черный соболь* (Монахов, Бакеев, 1981; Каштанов и др., 2008).

Другие исследователи не соглашались с утверждением, что в условиях клеточного разведения у соболей существует жесткая корреляция между интенсивностью пигментации мехового покрова и их воспроизводительной способностью (Терновская, 1969), основываясь на том, что в сравнении с природными популяциями фермерские стада соболей исследованы по этому признаку недостаточно полно (Глушков и др., 1999).

Для оценки генетического базиса репродуктивной стратегии соболя как вида С.Н. Каштановым (Институт общей генетики РАН) и Г.Р. Свищевой (Институт цитологии и генетики СО РАН) в свое время был выполнен комплексный сегрегационный анализ по определению так называемого «среднего размера помета у самок». Был сделан вывод, что данный признак определяется как количественный и имеет нормальное распределение (Свищёва, Каштанов, 2009).

В представляемой работе была проанализирована плодовитость *черных пушкинских соболей* и *темно-коричневых салтыковских* в условиях клеточного разведения. Кроме этого, рассматривается роль средовых условий, как провокационного фона, на котором можно выявить репродуктивные потенции соболей с разной интенсивностью пигментации мехового покрова.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В исследование были взяты две основные породы соболей: 1) *черный пушкинский соболь* и 2) *темно-коричневый салтыковский соболь*, зарегистрированный в Государственном реестре селекционных достижений как *Салтыковский-1*. Данные, которые приводятся в представляемой работе, основаны на сравнительном анализе записей в племенных книгах зверосовхозов «Пушкинский» и «Салтыковский», а также на основе материалов, размещенных в сборниках: «Качество стад и генофонд пушных зверей» за 1988–1999 гг., «Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации» за 2000–2008 гг. (Колдаева, Сергеев, 1990, 1992; Сергеев и др., 1997–2000; 2002–2006а, б; Сергеев, Конкина, 2001, 2007, 2008).

Кроме того, анализировались дополнительные данные по размножению *черных соболей* пушкинской селекции за период 1988–2007 гг., расположенных в различных географических зонах. В Московской области это были зверосовхозы: «Пушкинский», «Тимоховский», «Родники»; в Ленинградской области – «Северная пушнина», в Костромской области – «Судиславль», в Тверской области – зверосовхоз «Ильятинский», в Татарстане – «Бирюлинский», в Алтайском крае – зверосовхоз «Лесной», в Красноярском крае – зверосовхоз «Соболевский».

Статистический анализ непрерывных случайных величин сводился к проверке гипотезы о равенстве средних двух генеральных совокупностей по двум выборкам с использованием *t*-статистики Стьюдента.

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

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

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

В случае невыполнения предположения о нормальном распределении совокупностей, из которых взяты сравниваемые выборки, использовали непараметрический критерий серий Вальда–Вольфовица.

С помощью указанного метода проверялась гипотеза H_0 , согласно которой две группы данных представляют случайные независимые выборки с объемами n_1 и n_2 из одной генеральной совокупности, т. е. не отличаются друг от друга по наблюдаемому признаку. Все расчеты выполняли с помощью программ Microsoft Excel и STATISTICA (StatSoft).

Основные термины, используемые в статье:

Основное стадо – половозрелые самцы и самки, участвующие в размножении. *Основная самка* – самка основного стада пушных зверей, имевшаяся на начало производственного года (1 января). *Гон* – сезон спаривания пушных зверей. *Пропустовавшая самка* – самка, покрытая самцом, но не давшая приплод. *Выход щенков на основную самку* – количество щенков, зарегистрированных на 20-й день после рождения).

Средний деловой выход щенков – количество щенков, зарегистрированных к осеннему забояу на шкурку. *Плодовитость* – количество живых и мертвых щенков. *Дорегистрационный отход* – количество щенков, павших за период от рождения до регистрации на 20-й день жизни. *Неблагополучно родившая самка* – самка, у которой все щенки родились мертвыми или погибли до регистрации.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как видно из табл. 1, за 8-летний период наблюдений средняя плодовитость *черных* соболей составила $3,4 \pm 0,2$, в то время как у *темно-коричневых* – $3,8 \pm 0,1$ ($p < 0,001$). Выход щенков на основную самку за 20-летний период соответственно – $1,95 \pm 0,2$ и $2,4 \pm 0,2$ ($p < 0,001$) (табл. 2).

Так как выход на основную самку кроме плодовитости зависит от: 1) количества пропущенных самок; 2) доли благополучно и неблагополучно оцененных матерей; 3) количества мертворожденных щенков; 4) неонатальной смертности потомства, то дополнительно были проанализированы межпородные различия еще и по этим показателям.

Таблица 1

Средняя плодовитость
черных соболей пушкинской селекции
и *темно-коричневых* соболей
салтыковской селекции

Годы	Соболи	
	<i>черные</i>	<i>темно-коричневые</i>
2000	3,39	3,80
2001	3,93	3,80
2002	3,57	3,82
2003	3,18	3,84
2004	3,34	3,72
2005	3,25	3,70
2006	3,29	3,89
2007	3,37	3,78
$\bar{x} \pm S$	$3,42 \pm 0,2^*$	$3,79 \pm 0,1$
$H_1: \sigma_1^2 \neq \sigma_2^2 \neq \sigma^2$	$14,736 > F_{0,975}(7,7) = 4,995$	
М-W U-тест	$Z_{скоп.В} = -2,522, p = 0,011658$	

* $p < 0,05$.

В результате не было установлено достоверных различий (средние данные за 2000–2007 гг.) между *черными* и *темно-коричневыми* соболями по количеству мертворожденных щенков, приходящихся на основную самку, $0,03 \pm 0,01$ и $0,03 \pm 0,005$ ($Z_{скоп.В} = 0,316, p = 0,752185$); их фактическому постнатальному отходу до регистрации $0,11 \pm 0,02$ и $0,09 \pm 0,02$ ($t = 2,042, df = 14, p = 0,060424$); а также по числу неблагополучно оцененных самок $0,03 \pm 0,02$ и $0,04 \pm 0,02$ ($t = -0,409, df = 14, p = 0,688769$).

Однако достаточно низкий уровень дисперсии средних показателей воспроизводства более

Таблица 2

Средний выход молодняка
на основную самку *черных* соболей
пушкинской селекции и *темно-коричневых*
соболей салтыковской селекции

Годы	Соболи	
	<i>черные</i>	<i>темно-коричневые</i>
1988	2,33	2,43
1989	2,11	2,52
1990	2,20	2,22
1991	2,03	2,38
1992	1,97	2,16
1993	1,97	2,14
1994	1,92	1,99
1995	1,89	2,08
1996	2,20	2,07
1997	1,50	2,20
1998	2,00	2,50
1999	1,93	2,60
2000	1,90	2,59
2001	2,10	2,48
2002	2,16	2,62
2003	1,79	2,78
2004	2,02	2,60
2005	1,78	2,49
2006	1,40	2,62
2007	1,76	2,59
$\bar{x} \pm S$	$1,95 \pm 0,23^{***}$	$2,40 \pm 0,23$
$H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma^2$	$1,018 < F_{0,975}(19,19) = 2,526$	
t-статистика	$t = -6,288, df = 38, p < 0,001$	

*** $p < 0,001$.

плодовитого *темно-коричневого* (салтыковско-го) соболя может, согласно Г. Брэдфорду (1987), косвенно свидетельствовать о характерной для него возможно более низкой эмбриональной смертности. Действительно, доля пропустовавших самок у *темно-коричневых* соболей к общему числу самок $-0,19 \pm 0,03$ достоверно ниже, чем у *черных* $0,33 \pm 0,06$ ($p < 0,001$) (табл. 3) и, как следствие, у *темно-коричневых* соболей выше доля благополучно оцененных самок, соответственно $0,77 \pm 0,01$ против $0,63 \pm 0,06$ ($Z_{\text{скор.В}} = -3,361, p = 0,000778$).

Самостоятельный интерес представляет дополнительное групповое сравнение показателей воспроизводства *черных* и *темно-коричневых* соболей на одном общем фоне кормления.

Корреляция между интенсивностью пигментации и плодовитостью при внутривидовом сравнении *черных* соболей пушкинской селекции

Как отмечали селекционеры Пушкинского зверосовхоза, несмотря на жесткий движущий отбор на затемнение меха, полностью избавиться в потомстве от «светлых» особей не

удавалось. В среднем при гомогенном подборе *черный самец* \times *черная самка* лишь половина родившихся у них потомков при осенней бонитировке приближались по фенотипу к родителям (Портнова, 1966; Ильина, Портнова, 1969).

По результатам анализа в Пушкинском зверосовхозе племенных журналов «Бонитировка молодняка соболей» за 1982–1987 гг. средняя плодовитость «темноокрашенных» животных (в товароведческой номенклатуре они обозначаются терминами: «головка высокая», «головка нормальная») составила $2,31 \pm 0,1$; более светлых «темно-коричневых» (в той же товароведческой терминологии эти животные обозначаются как: «подголовка высокая», «подголовка нормальная») – $2,63 \pm 0,3$ ($p < 0,05$) (табл. 4). Средняя доля пропустовавших самок соболей «подголовка высокая», «подголовка нормальная» составляла $0,23 \pm 0,05$, т. е. ниже, чем у соболей «головка высокая», «головка нормальная» – $0,3 \pm 0,03$ ($p < 0,01$) (табл. 5).

Корреляция между интенсивностью пигментации и плодовитостью соболей в природных популяциях

Следует отметить, что и в природных популяциях соболей присутствует та же закономерность. Например, среднее количество желтых тел беременности, приходящееся на одну взрослую самку у светлых соболей северо-западного Прибайкалья (в товароведческой классификации они маркируются терминами «меховые» и «нормальноворотовые»), составляет 2,53 экз., а среди темных («головки» и «подголовки») – 1,92 экз. (Маматкина, Монахов, 1968).

В свою очередь, Н.Б. Полузадов (1955) установил дифференциацию по интенсивности воспроизводства темных и светлоокрашенных зверей в популяции соболей северного Зауралья, которая в целом характеризуется светлой окраской меха.

Сходные различия репродуктивных показателей животных с разной степенью меланизации мехового покрова отмечаются и на межпопуляционном уровне. В частности, географическая особенность воспроизводства у соболей характеризуется определенной «широтностью». В южных (темных) популяциях он менее интенсивен, чем в северных (светлых).

Таблица 3

Средняя доля пропустовавших самок *черных* соболей пушкинской селекции и *темно-коричневых* соболей салтыковской селекции

Годы	Соболи	
	<i>черные</i>	<i>темно-коричневые</i>
2000	0,320	0,199
2001	0,281	0,207
2002	0,279	0,159
2003	0,344	0,168
2004	0,270	0,180
2005	0,365	0,204
2006	0,441	0,154
2007	0,368	0,227
$\bar{x} \pm S$	$0,334 \pm 0,0583^{***}$	$0,187 \pm 0,0260$
$H_1: \sigma_1^2 \neq \sigma_2^2 \neq \sigma^2$	$5,028 > F_{0,975}(7,7) = 4,995$	
М-W U-тест	$Z_{\text{скор.В}} = 3,361, p = 0,000778$	

*** $p < 0,001$.

Таблица 4

Средняя плодовитость самок черных соболей зверосовхоза «Пушкинский» в товароведческой оценке интенсивности пигментации в 1982–1987 гг.

Годы	«Головка высокая», «головка нормальная»	«Подголовка высокая», «подголовка нормальная»
1982	2,33	2,44
1983	2,45	2,51
1984	2,34	2,39
1985	2,20	3,08
1986	2,27	2,83
1987	2,25	2,52
$\bar{x} \pm S$	$2,31 \pm 0,09^*$	$2,63 \pm 0,3$
$H_1: \sigma_1^2 \neq \sigma_2^2 \neq \sigma^2$	$9,560 > F_{0,975}(5,5) = 7,146$	
М-W U-тест	$Z_{\text{скоп.В}} = -2,562, p = 0,010406$	

* $p < 0,05$.

Таблица 5

Средняя доля пропустовавших самок черных соболей зверосовхоза «Пушкинский» в товароведческой оценке интенсивности пигментации в 1982–1987 гг.

Годы	«Головка высокая», «головка нормальная»	«Подголовка высокая», «подголовка нормальная»
1982	0,273	0,266
1983	0,279	0,245
1984	0,306	0,269
1985	0,344	0,139
1986	0,317	0,201
1987	0,286	0,240
$\bar{x} \pm S$	$0,3 \pm 0,03^{**}$	$0,23 \pm 0,05$
$H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2 = \sigma^2$	$3,372 < F_{0,975}(5,5) = 7,146$	
t-статистика	$t = 3,230, df = 10, p = 0,009025$	

** $p < 0,01$.

Это находит выражение в меньшей величине пометов и относительно небольшом количестве популяций, в которых число беременных самок превышает 70 %. Считается, что большая интенсивность воспроизводства у соболей северных районов ареала (светлые популяции) может быть обусловлена многоплодием самок во всех возрастных группах и прежде всего у животных старше двух лет (Монахов, Бакеев, 1981).

По свидетельству П.А. Петряева (1950), животные, полученные от скрещивания соболей из амурских, енисейских, уральских и алтайских кряжей с соболями из баргузинского кряжа, имели пониженный «средний деловой выход щенков», что указывало на отрицательную корреляцию плодовитости с интенсивностью пигментации волосяного покрова.

Какова же возможная причина наблюдаемых отличий показателей воспроизводства у темных и светлоокрашенных соболей?

ОБСУЖДЕНИЕ

В дикой природе фактор кормообеспечения является определяющим (Lindström, 1988; Angerbjörn *et al.*, 1991). Соболю как полифагу в определенные периоды и сезоны года нуждается в

растительных кормах, причем независимо от обилия в угодьях животной пищи (Абрамов, 1967). Особенно велико значение растительных кормов во второй половине лета, осенью и в первой половине зимы. В такие периоды соболю становится больше растительной пищей, чем плотоядной, но растительность его не является вынужденной, связанной с недостатком животных кормов. Она выработалась и наследственно закрепились у данного вида как физиологическая потребность в сезонной смене компонентов рациона (Монахов, Бакеев, 1981).

По мнению ряда зоологов (Насимович, Тимофеев, 1973), наиболее растительноядны соболя «темных» кряжей, основным растительным кормом которых являются кедровые орехи. При этом соболю связан с кедром не только как с древесной породой, продуцирующей весьма важный для него корм; большую роль играет то обстоятельство, что урожаи кедровых семян положительно сказываются на численности грызунов и некоторых птиц, в свою очередь служащих кормом соболю. Кроме того, в комлевых дуплах упавших и стоящих кедров, в сложном лабиринте прикорневых пустот соболю находит убежище (Абрамов, 1967).

В северо-восточной и восточной частях ареала обитания соболя, а также в горах место

кедра как продуцента высококалорийного корма занимает кедровый стланик, а в бассейне нижнего Амура и в Приморском крае – корейский кедр. И хотя ареал соболя в целом значительно шире, неоднократно отмечалось сходство его конфигурации с общим очертанием ареалов указанных древостоев.

Можно предположить, что исчезновение соболя на большей части бывшего ареала Европейского Севера связано не только с перепромыслом, но и с более ограниченными кормовыми возможностями местных лесов (Надеев, Тимофеев, 1955). Исторические документы свидетельствуют о том, что еще в середине XIX в. в верховьях реки Вычегды (Карелия) росли кедровые леса, ныне исчезнувшие, а соболь встречался не только в бассейнах Печоры, Северной Двины и Мезени, но и в литовских, белорусских и брянских лесах, а также на Кольском полуострове (Насимович, Тимофеев, 1973).

Роль кедра настолько велика, что его семена, особенно в годы снижения численности мышевидных грызунов, становятся для соболя главной пищей в течение значительной части зимы (табл. 1).

Вместе с тем соболь постоянно заселяет и те леса, где кедр отсутствует. Чаще всего это происходит в годы неурожая кедровых орехов, если при этом мало и другого корма. Последнее свидетельствует о большой пластичности вида, но не может рассматриваться как довод в пользу малой связи этого хищника с кедром.

Временное или полное выпадение кедровых орехов из рациона соболя снижает стабильность его кормовой базы и иногда неблагоприятно сказывается на упитанности зверьков, что характерно для Урала и равнинной части Западной Сибири, северо-восточной Якутии и ряда районов Камчатской области (области «светлых» кряжей), в которых нет ни кедра, ни кедрового стланика (Надеев, Тимофеев, 1955).

В то же время питание преимущественно растительной пищей имеет свои как положительные, так и отрицательные стороны. Семена кедра неполноценны по аминокислотному составу белка, в них мало витаминов. В какой-то степени недостаток витаминов компенсируется поеданием ягод, но во всех растительных кормах, потребляемых соболем, наблюдается дефицит витамина А, что отрицательно сказывается на

росте и развитии молодняка, вызывает резорбцию эмбрионов и ряд патологических изменений в органах размножения самцов и самок.

Нехватку витамина А соболя компенсируют, поедая мелких зверьков целиком вместе с богатыми этим витамином печенью и почками (Бакеев, Курис, 1972). Именно мышевидные грызуны являются основным кормовым ресурсом относительно высокоплодовых популяций соболей «светлых» кряжей. Одновременно этот источник корма является и менее стабильным по сравнению с преимущественным потреблением семян кедра.

Так, на Урале и в Зауралье определен четырехлетний цикл изменения плодовитости у соболя (2 года повышенной и 2 года сниженной плодовитости), который совпадает с циклическими изменениями численности мышевидных грызунов (Монахов, Бакеев, 1981). В то же время в более благоприятной по кормовым условиям зоне кедровых лесов плодовитость соболя зависит от плодоношения кедра, который ежегодно способен давать урожай.

Исследованиями Т.П. Некрасовой (1961, 1974) установлено, что периодичность урожаяев проявляется не в правильном повторении семенных лет через определенные промежутки времени, а в смене периодов семенных лет несеменными, разными по продолжительности и неравномерными по абсолютным величинам урожаяев.

Величина урожайности кедровых лесов зависит от многих факторов и прежде всего от таксационной характеристики древостоев (возраста, состава, полноты, типа леса) и производительности лесорастительных условий, включая климатический фактор. Например, максимальное плодоношение кедра ограничивает неравномерный ход весны и периодические засухи в первой половине лета, в то время как на хорошо увлажненных, но не заболоченных почвах кедровники обладают высокой энергией плодоношения (Данченко, Бех, 2007). При этом формируемое число макростробилов, характеризующее биологическую урожайность кедра сибирского, отличается высоким уровнем изменчивости (Братилова, Пастухова, 2004). В среднем урожай кедровых орехов может колебаться от нескольких десятков килограммов до 300–500 кг, максимально до 800 кг на 1 га.

Урожайность изменяется также и в широтном направлении (Некрасова, 1961). Так, если урожай кедровников средней тайги принять за 100 %, то в насаждениях идентичных типов леса южной тайги он составит 130 % (Крылов и др., 1983).

При этом вариабельность экологической структуры не только определяет колебания репродуктивного процесса, но и влияет на численность населения соболя, что представлено в табл. 6. Как следует из приведенных данных, стабильная кормовая база, несмотря на снижение плодовитости, в целом обеспечивает высокую численность соболя.

Напротив, популяции, населяющие районы с отсутствием в древостоях кедр, характеризуются крайне низкой плотностью населения. Яркий пример тому лиственничные леса северо-востока, где в лучших соболиных угодьях западной части Якутии на 1 тыс. га по охотоведческому учету насчитывалось всего лишь 0,08–0,6 зверьков (Тавровский, 1958). Угнетенность и малая продуктивность популяций соболя этого пояса, видимо, определяются целым комплексом неблагоприятных факторов, но прежде всего недостатком кормов в бедных в фаунистическом отношении лиственничных лесах в сочетании с малоснежностью, морозностью и суровостью зим, влияющих на энергетический баланс соболя (Формозов, 1935, 1990).

В связи с этим примечательно, что наиболее крупными являются именно светлые соболя в отличие от мелких темных. При этом у соболя

четко прослеживаются две адаптационные кормовые стратегии, одна из которых ориентирована на потребление высококалорийных кедровых орехов («темные» особи), вторая – мышевидных грызунов («светлые» особи). В частности, в кедровых лесах с момента созревания семян кедр желудки большинства соболей бывают наполнены раздробленными орешками, остатки полевок (независимо от их численности) встречаются в кишечнике не у всех зверьков и чаще в небольшом количестве (Монахов, Бакеев, 1981). Напротив, несмотря на урожай кедровых орехов и ягод, у соболей Урала и некоторых районов Камчатки («светлые» популяции) наиболее низкие показатели их плодовитости совпадают с периодами малой численности мышевидных грызунов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные подтверждают правомочность гипотезы о том, что в зависимости от обеспеченности кормовыми ресурсами по параметру «стабильность–неустойчивость» у соболя сформировались два генетически устойчивых экологических типа животных: темный, мелкий и малоплодный, и светлый – более крупный и плодовитый. Первый тип ориентирован на относительно стабильную кормовую базу и населяет преимущественно зону кедровых лесов (темные кряжи), второй – лиственничные леса и окраины ареала (светлые

Таблица 6

Показатели воспроизводства и плотность популяции соболя в зависимости от продуктивности кедр (*Pinus sibirica*) (Монахов, Бакеев, 1981)

Географический район	Продуктивность кедр	Средний процент беременных самок	Среднее количество эмбрионов у беременных самок	Среднее количество эмбрионов у взрослых беременных самок	Плотность популяции (экз./1000 га)
Западносибирская сильно заболоченная тайга	плодоносит редко	86,6	3,7–4,19	3,3	2–4
Средняя и Восточная Сибирь	среднее плодоношение	80	3,47	3,01	2–4
Горные леса юга Сибири (Кузнецкий Алатау, Алтай, Западный Саян, Забайкалье)	высокое плодоношение	76,1	3,14	2,39	> 5

кряжи). Сходная дифференциация с различным соотношением темных и светлоокрашенных животных в зависимости от экологических условий кормообеспечения наблюдается также в пределах конкретного кряжа и внутри отдельных популяций.

Затемнение окраски меха в этом случае может служить своего рода маркерным признаком определенного физиологического статуса животных.

Так как эффективность разведения искусственно поддерживаемых популяций во многом зависит от характера наследственной обусловленности признака, его изменчивости и наследуемости (Дубинин, Глембоцкий, 1967), в селекции стандартных пород пушных зверей (окраска дикого типа), очень важно учитывать эколого-географические особенности их исходных форм. Отсюда при массовом отборе соболей на плодовитость маловероятно повышение этого показателя продуктивности у зверей с высокой интенсивностью затемнения меха.

Можно допустить, что основная причина низкой плодовитости самок темных соболей при промышленном разведении заключается в высокой доле их пропускований, что, вероятно, закреплено генетически с высокими эмбриональными потерями, а также изначально небольшим числом желтых тел беременности по сравнению со «светлоокрашенными» самками.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов К.Г. Соболев в охотничьем хозяйстве Дальнего Востока. М.: Наука, 1967. 116 с.
- Бакеев Н.Н. Географическая изменчивость соболей и структура населения // Соболев, куницы, харза. М.: Наука, 1973. С. 39–48.
- Бакеев Н.Н., Курис Н.М. О связи эпизоотии у соболя с недостаточным по витамину А питанием // Тез. докл. VIII Всесоюз. конф. по природной очаговости болезней животных и охране их численности. Киров, 1972. Т. 1.
- Бекетов С.В., Каштанов С.Н. Русский соболь – 70 лет селекции // Природа. № 5. 2002. С. 52–58.
- Братилова Н.П., Пастухова А.М. Особенности роста и формирования фитомассы сосны кедровой сибирской в зависимости от интенсивности урожая в начальный период онтогенеза // Хвойные бореальной зоны: теор. и науч.-практ. журнал. Красноярск: СибГТУ, 2004. Вып. 2. С. 77–81.
- Брэфорд Г.Е. Селекция на многоплодие // Генетика воспроизведения у овец. М.: Агропромиздат, 1987. С. 11–32.
- Глушков В.М., Граков Н.Н., Козловский И.С. и др. Управление популяциями охотничьих животных. Киров, 1999. 212 с.
- Данченко А.М., Бех И.А. Ресурсы кедрового ореха в Томской области // Вестник ТГУ. 2007. № 300 (11). С. 122–126.
- Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция. М.: Наука, 1967. 487 с.
- Ильина Е.Д., Портнова Н.Т. Воспроизводительность и окраска клеточных соболей // Кролиководство и звероводство. 1969. № 1. С. 16.
- Каштанов С.Н., Лазебный О.Е., Бекетов С.В., Имашева А.Г. Влияние искусственного отбора по признаку окраски меха на приспособленность промышленной популяции соболя *Martes zibellina* L. // Генетика. 2008. Т. 44. № 6. С. 835–840.
- Каштанов С.Н., Рубцова Г.А., Лазебный О.Е. Исследование генетической структуры промышленной популяции соболя (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) по микросателлитным маркерам // Информ. вестник ВОГиС. 2010. Т. 14. № 3. С. 426–431.
- Козловский И.П. Первые почты и первые почтмейстеры в Московском государстве. Варшава: Типография Варшавского учебного округа, 1913. Т. I. 530 с.
- Колдаева Е.М. Пушные звери клеточного разведения. Генетика и селекция (Книга первая). М.: ФГУП Изд-во «Известия», 2004. 296 с.
- Колдаева Е.М., Сергеев Е.Г. Качество стад и генофонд пушных зверей в хозяйствах страны в 1988–1989 гг. М., 1990.
- Колдаева Е.М., Сергеев Е.Г. Качество стад и генофонд пушных зверей в хозяйствах страны в 1990–1991 гг. М., 1992. Вып. 4. 48 с.
- Крылов Г.В., Таланцев Н.К., Козакова Н.Ф. Кедр. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 216 с.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. К проявлению пятнистости у соболей (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) в условиях промышленной доместикации // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 84–88.
- Кузнецов Г.А., Сергеев Е.Г. Перспективы создания цветных форм соболей (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 3. С. 605–611.
- Куличков Б.А., Портнова Н.Т. Русский соболь. М.: Колос, 1967.
- Маматкина Э.Г., Монахов Г.И. Об интенсивности размножения соболей // Кролиководство и звероводство. 1968. № 2. С. 16–17.
- Мантейфель П.А. К вопросу о размножении соболя в неволе (предварительное сообщение зоопарка) // Пушное дело. 1928а. № 1.
- Мантейфель П.А. К вопросу о размножении соболя в неволе // Пушное дело. 1928б. № 10. С. 18–21.
- Мантейфель П.А. Размножение соболей и куниц в Московском зоопарке // Пушное дело. 1929. № 7.
- Мантейфель П.А. Соболев. М.; Л.: КОИЗ, 1934а. 108 с.
- Мантейфель П.А. О реконструкции охотничье-промысловой фауны млекопитающих СССР: Отдельный оттиск из сборника «Социалистическая реконструкция и наука». Вып. 2. М.: Изд-во НКТП СССР, 1934б. С. 41–53.
- Мантейфель П.А. Соболев в неволе // Кролиководство и звероводство. 1941. С. 7–10.
- Мантейфель П.А. Жизнь пушных зверей. М.: Госкультпросветиздат, 1947. 88 с.

- Милованов Л.В. История звероводства: «Салтыковский». М.: Колос-ПРЕСС, 2001. 168 с.
- Мишуков Л.К. С чего началось соболеводство? // Кролиководство и звероводство. 1998. № 5/6. С. 15.
- Монахов Г.И., Бакеев Н.Н. Соболя. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 240 с.
- Надеев В.Н., Тимофеев В.В. Соболя. М.: Изд-во технической и экономической литературы по вопросам заготовок, 1955. 404 с.
- Насимович А.А., Тимофеев В.В. Географические особенности питания // Соболя, куницы, харза. М.: Наука, 1973. С. 32–35.
- Некрасова Т.П. Плодоношение кедра в Западной Сибири. Новосибирск: СО АН СССР, 1961. 72 с.
- Некрасова Т.П., Мишуков Н.П. Области семенной продуктивности кедрового сибирского на Западно-Сибирской равнине // Биология семенного размножения хвойных в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 3–15.
- Павлов М.К., Балиева И.В. Племенная работа в соболеводстве // Кролиководство и звероводство. 1941. № 6. С. 15–19.
- Павлюченко В.М., Уткин Л.Г., Григорьев М.Ю. и др. Клеточное разведение соболей. М.: Колос, 1979. 184 с.
- Палкин Г.А. Творческое наследие П.А. Петряева // Кролиководство и звероводство. 1989. № 4. С. 15.
- Петряев П.А. Соловецкая пресса на службе краеведения // Матер. С.О.А.О.К. 1926. Вып. 1. С. 134–136.
- Петряев П.А. Культура соболя // Охрана природы. 1950. № 11. С. 23–28.
- Полузадов Н.Б. Соболя в Свердловской области // Записки Уральского отдела Географического об-ва СССР. Свердловск: КОИЗ, 1955. Вып. 2. С. 159–164.
- Пономарев А.Л. Об изменчивости и наследовании окраски и расцветки у соболей // Зоол. журнал. 1938. Т. 17. Вып. 3. С. 482–503.
- Портнова Н.Т. Опыт работы соболиной фермы Пушкинского звероводческого совхоза // Кролиководство и звероводство. 1941. № 6. С. 20–22.
- Портнова Н.Т. Наш опыт разведения соболей // Кролиководство и звероводство. 1966. № 4. С. 15–16.
- Разведение соболей / Под ред. И.Д. Старкова. М.; Л.: Всесоюз. кооп. объедин. изд-во, 1939. 52 с.
- Свищёва Г.Р., Каштанов С.Н. Репродуктивная стратегия соболя (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758): анализ наследуемости размеров приплода в промышленных популяциях // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 3. С. 598–604.
- Сергеев Е.Г., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2001 г. М., 2001. Вып. 3. 14 с.
- Сергеев Е.Г., Конкина В.В., Кузнецов Г.А. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2004 г. М., 2004. Вып. 6. 27 с.
- Сергеев Е.Г., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2007 г. М., 2007. Вып. 9. 38 с.
- Сергеев Е.Г., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2008 г. М., 2008. Вып. 10. 35 с.
- Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Федорова О.И. Качество стада и генофонд пушных зверей в хозяйствах Московской области 1995–1996 гг. п. Родники, 1997. 12 с.
- Сергеев Е.Г., Конкина В.В., Балаш С.Л. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2006 г. М., 2006а. Вып. 8. 42 с.
- Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2002 г. М., 2002. Вып. 4. 27 с.
- Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2003 г. М., 2003. Вып. 5. 26 с.
- Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2005 г. М., 2005. Вып. 7. 36 с.
- Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2006 г. М., 2006б. Вып. 7. 36 с.
- Сергеев Е.Г., Кузнецов Г.А. Изменчивость в топографии, экспрессивности и пенетрантности белой пятнистости в ходе промышленной domestikации соболей (*Martes zibellina* Linnaeus, 1758) // Информ. вестник ВОГиС. 2009. Т. 13. № 3. С. 598–604.
- Сергеев Е.Г., Федорова О.И., Кузнецов Г.А. Качество стада и генофонд пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации 1996–1997 гг. М., 1998. Вып. 6. 20 с.
- Сергеев Е.Г., Федорова О.И., Кузнецов Г.А. Качество стада и генофондов пушных зверей в хозяйствах Московской области в 1997–1998 гг. М., 1999а. Вып. 2. 44 с.
- Сергеев Е.Г., Федорова О.И., Кузнецов Г.А. Качество стада и генофондов пушных зверей в хозяйствах Московской области в 1999 г. М., 1999б. Вып. 7. 40 с.
- Сергеев Е.Г., Федорова О.И., Кузнецов Г.А., Конкина В.В. Результаты размножения клеточных пушных зверей в хозяйствах Российской Федерации в 2000 г. М., 2000. Вып. 2. 27 с.
- Тавровский В.А. Соболя северо-западной Якутии и пути восстановления его промысла // Восстановление промысловых запасов соболя в Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 50–142.
- Терновская Ю.Г. О плодовитости соболей с разной окраской меха // Кролиководство и звероводство. 1969. № 4. С. 14–16.
- Туомайнен К.Г. 1930. Рукопись из фонда библиотеки ВНИИОЗ // Бакеев и др. 2003. С. 166.
- Фомин С.В., Фомина Н.С., Трапезов О.В. Фенотипический параллелизм в абберациях окраски волосяного покрова у северных морских котиков (*Callorhinus ursinus*), американских норок (*Mustela vison*) и соболей (*Martes zibellina*) // Вавилов. журн. генет. и селекции. 2011. Т. 15. № 3. С. 493–515.
- Формозов А.Н. Колебание численности промысловых животных. М.; Л.: КОИЗ, 1935. 108 с.
- Формозов А.Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1990. 287 с.
- Angerbjörn A., Arvidson B., Norén E., Strömberg L. The effect of winter food on the reproduction in the arctic fox, *Alopex lagopus*: a field experiment // J. Animal Ecol. 1991. V. 60. Issue 2. P. 705–714.
- Lindström E. Reproductive effort in the red fox, *Vulpes vulpes*, and future supply of a fluctuating prey // Oikos. 1988. V. 52. No. 1. P. 115–119.

**ENVIRONMENTAL CONDITIONS AS A PROVOCATIVE BACKGROUND
FOR REPRODUCTION INDICES IN SABLES (*MARTES ZIBELLINA*)
DIFFERING IN COAT PIGMENTATION HEAVINESS**

S.V. Beketov, T.I. Kazakova, I.E. Chernova

Afanas'ev Institute for Fur and Rabbit Farming, Russian Academy of Agricultural Sciences,
Moscow, Russia, e-mail: svbeketov@gmail.com

Summary

This work concerns sable domestication at Russian fur farms. There are two ecotypes of sables: (1) dark with small body size and poorly fertile and (2) diluted with large body size and more fertile. The former lives in Siberian pine forests with a stable food potential, and the latter prefers larch forests and margins of the range.

Key words: reproductive indices, ecotype, sable, *Martes zibellina*.