

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВТОРИЧНОГО СООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ У АМЕРИКАНСКОЙ НОРКИ (*Neovison vison*)

© 2022 г. С. В. Бекетов^{1, 2, *}

¹Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

²Московская государственная академия ветеринарной медицины
и биотехнологии – МВА им. К.И. Скрябина, Москва, 109472 Россия

*e-mail: svbeketov@gmail.com

Поступила в редакцию 24.02.2022 г.

После доработки 18.03.2022 г.

Принята к публикации 22.03.2022 г.

Проведен статистический анализ вторичного (при рождении) соотношения полов в промышленной популяции американской норки (*Neovison vison* Schr.) породы стандартная темно-коричневая. Исследование выполнено на материалах Пушкинского племенного звероводческого хозяйства Московской обл. по данным журналов “Отбраковка молодняка”. Всего было проанализировано 1550 щенений 999 самки норки. Общий объем выборки за пять лет составил 10372 щенка. По результатам анализа в рассматриваемой популяции итоговая частота рождения самцов составила 0.492 ± 0.0067 с 95% доверительным интервалом $0.473 \leq P(A) \leq 0.511$. В отличие от других основных видов пушных зверей клеточного разведения: лисиц, песцов и соболей, у американской норки вторичный половой состав характеризуется непостоянством и неоднородностью с переменным преобладанием самок или самцов в потомстве в зависимости от паратипических факторов (возраст матери и размер помета). При этом, по мере старения матерей отклонение соотношения полов смещается в сторону преобладания в потомстве самцов, а при увеличении размера помета – в сторону увеличения количества самок.

Ключевые слова: пушные звери, американская норка, вторичное соотношение полов, изменчивость, возраст матери, размер помета.

DOI: 10.31857/S0016675822080021

В динамике половой структуры популяции, наряду с первичным, важное значение имеет вторичное (при рождении) соотношение полов, которое в соответствии с хромосомной теорией определения пола у подавляющего большинства млекопитающих близко к 1 : 1 или, если считать относительно числа родившихся самцов, равно 0.5 (50%) [1, 2]. Согласно Р. Фишеру соотношение полов 1 : 1 является эволюционно устойчивым, если энергетические затраты родителей на воспроизводство одинаковы и не зависят от пола потомков, гибель которых от образования зиготы до окончания периода родительской заботы – равновероятна [1].

Однако эти условия могут нарушаться. Действительно фактическое соотношение самцов и самок, определяемое сегрегацией мужских и женских детерминантов в мейозе у гетерогаметного пола, может поддерживаться за счет популяционно-генетических механизмов, и в первую очередь благодаря отбору генов, функционирующих в организме родителей и участвующих в контроле за соотношением полов у потомков [3]. В частности, у некоторых млекопитающих существуют генетические ме-

ханизмы (аберрантная система определения пола и мейотический драйв), обеспечивающие первично неравное соотношение полов. Также теоретически весьма вероятна как избирательность яйцеклеток к X-, Y-сперматозоидам, так и их способность к оплодотворению. Возможна и разная частота имплантации XX и XY-зигот [4, 5]. Еще чаще в научной литературе встречаются указания на зависимость вторичного соотношения полов от различных негенетических факторов: физиологического состояния матерей, их социально-иерархического статуса, возраста обоих или одного из родителей и т.д. [6–13].

При этом проводить оценку вторичного соотношения полов у млекопитающих в живой природе крайне затруднительно. В то время как в условиях животноводческих предприятий есть возможность получения наиболее точных сведений о соотношении самцов и самок среди новорожденных потомков, что особенно важно с учетом предпочтительного получения особей одного пола. Например в животноводстве для расширенного воспроизводства стада или молока требуется больше самок, а

для получения мяса и шерсти – самцов. Аналогично и в звероводстве: одним из эффективных способов увеличения размера шкурки пушных зверей без ухудшения их качественных показателей является преобладающее рождение в потомстве самцов. Поэтому изучению изменчивости вторичного соотношения полов у пушных зверей в условиях звероферм посвящено большое число научных работ. Подобные исследования проводились на песцах [14–20], лисицах [21, 22], соболе [23–25] и американских норках [26–28]. Однако несмотря на столь очевидную значимость проблемы, половой состав новорожденных и механизмы его регуляции у млекопитающих, в том числе и у пушных зверей, изучены еще недостаточно, а имеющиеся данные зачастую противоречивы. Это утверждение в полной мере относится и к американской норке – самому многочисленному объекту мирового звероводства. Например в 2015 г. было произведено около 80 млн шкурки норки [29].

Цель нашего исследования – изучение изменчивости вторичного соотношения полов у американской норки, в т.ч. в сравнении с основными видами пушных зверей, и оценкой действия тех факторов, которые наиболее часто рассматриваются как влияющие на соотношение полов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование выполнено на материалах Пушкинского племенного звероводческого хозяйства Московской обл. (ФГУП “Русский соболь”) по данным журналов “Отбраковка молодняка” за период с 1984 по 1988 гг. Объектом исследования была стандартная темно-коричневая норка. Всего было проанализировано 1550 щенений 999 самок. Общий объем выборки за пять лет составил 10372 щенка. При этом важно отметить, что указанные первичные данные представляют существенный интерес, т.к. в рассматриваемый период времени самок норки основного стада в российских зверохозяйствах использовали до четырехлетнего возраста, затем, начиная примерно с 2000-х гг., только до двух лет.

Статистический анализ данных проводили по методике Н.Н. Хромова-Борисова [30]. Биометрическая обработка дискретных случайных величин (данные по вторичному соотношению полов у пушных зверей) сводилась к решению вероятностной модели, удовлетворяющей следующим двум предположениям: 1) вероятность рождения самца $P(A)$ есть величина постоянная, 2) пол новорожденного не зависит от всех предыдущих или последующих актов рождения.

Анализ адекватности модели, помимо оценивания ее параметров, включал проверку статистических гипотез о постулатах модели или вытекаю-

щих из них следствий, в т.ч. проверку согласия с теоретически ожидаемым соотношением полов 1 : 1 как для отдельных выборок – $\chi^2_{1:1}$, так и для суммарных численностей – χ^2_T ; обобщенную проверку согласия с соотношением 1 : 1 – χ^2_S ; проверку согласия с наблюдаемым соотношением суммарных численностей полов – $\chi^2_{\{A : B\}}$, где A – число самцов и B – число самок; проверку однородности выборочных распределений – χ^2_H . Для статистической характеристики вероятности рождения самцов использовали точечные и интервальные оценки параметра $P(A)$.

Дополнительно была проведена оценка действия тех факторов, которые чаще всего рассматриваются как влияющие на вторичное соотношение полов – это возраст родителей (без учета возраста самцов) и величина помета. Алгоритм проведения семейного анализа по вторичному соотношению полов состоял из двух последовательных статистических тестов. Предварительно в ходе индивидуального исследования всего потомства одного из родителей с использованием статистической таблицы, предложенной Н.Н. Хромовым-Борисовым для малых выборок [31], выявлялись выдающиеся отцы и матери, дававшие в помете достоверное отклонение от ожидаемого расщепления полов 1 : 1, как в сторону преобладания самцов, так и самок. После чего проводился анализ родословных. При этом из статистического исследования исключали потомство тех родителей, которые имели менее трех спариваний, а также пометы с мертворожденными или неопределенными по полу щенками, т.е. соблюдался принцип случайности, поскольку особи (независимо от изучаемого признака) имели равную вероятность попадания в анализируемую выборку. Все расчеты, включая оценку значимости критерия, получены с помощью программы STATISTICA [32–34].

РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам анализа щенений американской норки в Пушкинском зверохозяйстве частота рождения самцов как по отдельным годам, так и суммарно за весь рассматриваемый пятилетний период 1984–1988 гг., не отклонялась от теоретически ожидаемого соотношения 1 : 1. Общая доля потомков мужского пола составила 49.2% ($\chi^2_T = 2.62$, $p = 0.1052$), с колебанием частот появления самцов в популяции от 0.481 (48.1%) в 1984 г. до 0.516 (51.6%) в 1988 г. (рис. 1, табл. 1). При этом отмечали статистически высоко значимую неоднородность расщепления по полу в анализируемой популяции ($\chi^2_H = 19.78403$, $P = 0.0006$).

Последующий популяционный анализ был направлен на изучение возможной связи возраста

самки и размера помета с изменчивостью вторичного соотношения полов. Было установлено, что у молодых однолетних матерей преимущественно рождались самки (частота рождения самцов – 0.478), а у взрослых матерей (возраст – 2 и 3 года) – самцы (соответственно 0.534 и 0.538) при высоко достоверном отклонении от 1 : 1 для суммарных выборок $\chi^2_{S(v=4)} = 28.145877$ ($p = 1.2 \times 10^{-5}$) и случайно для суммарных численностей $\chi^2_{T(v=1)} = 2.624602$ ($p = 0.0596$) (табл. 2).

При анализе совокупной выборки, сгруппированной по величине помета, в небольших по размеру выводках – 3, 4 и 5 щенков, наблюдалось достоверное преобладание в потомстве самцов с соответствующей частотой рождения 0.598, 0.557 и 0.563. Напротив, в крупных по размеру пометах (9 и 11 щенков) доля самцов в потомстве достоверно снижалась (соответственно, 46.9 и 42.3%) при этом значения статистических критериев, как и в случае возраста матерей, оказались высоко значимы для $\chi^2_{S(v=9)} = 71.77253$ ($p = 1 \times 10^{-8}$) и недостоверны для $\chi^2_{T(v=1)} = 3.1583$ ($p = 0.0755$) (табл. 3).

Проверка однородности выборочных распределений в обоих исследованиях свидетельствует о статистически высоко значимой гетерогенности расщепления по полу – по данным рассматриваемых сводных выборочных данных $\chi^2_{H(v=9)} = 13.19885$ ($p = 4.2 \times 10^{-3}$) (табл. 2) и $\chi^2_{H(v=8)} = 42.16961$ ($p = 7.8 \times 10^{-7}$) (табл. 3).

Большой научный и практический интерес представляет изучение роли генетических факторов в регуляции вторичного соотношения полов. Из научных публикаций известно, что на изменчивость соотношения полов в приплоде сельско-

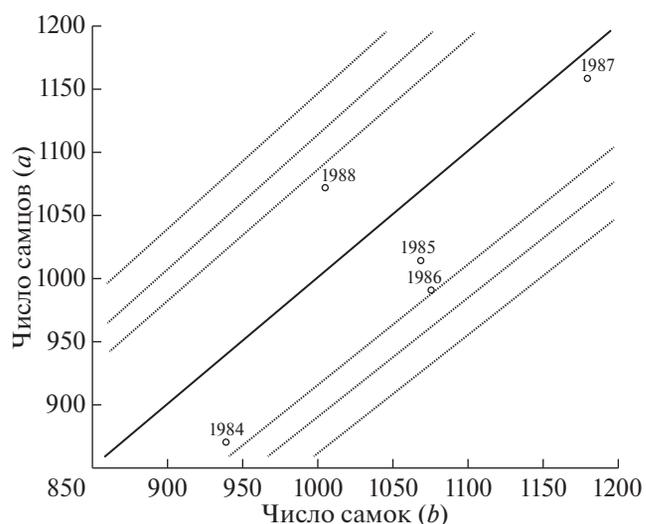


Рис. 1. Изменчивость вторичного соотношения полов у норки (1984–1988 гг.). Точки с координатами (a_i ; b_i) – наблюдаемое вторичное соотношение полов по годам. Сплошная линия соответствует геометрическому месту точек для ожидаемого соотношения полов 1 : 1. Символом о – обозначены расщепления по полу в потомстве с недостоверным отклонением от теоретически ожидаемого соотношения полов 1 : 1.

хозяйственных животных может оказывать влияние происхождение матери и отца. В рассматриваемой популяции американской норки оценку отдельных животных (родительские формы) проводили по их способности давать в потомстве преимущественно щенков мужского или женского пола.

Были исследованы семьи по каждому из 361 самцов и каждой из 999 самок. Всего по итогам тестирования было выявлено шесть отцов с до-

Таблица 1. Сводные результаты статистического анализа данных о вторичном соотношении полов у норки (Пушкинское зверохозяйство)

Год	Номер выборки	Наблюдаемые численности			Частоты рождения самцов, p_i	Вычисленные значения частных статистик			
		самцов, a_i	самок, b_i	всего, n_i		$\chi^2_{i\{1:1\}}$	$P_{[1:1]}$	$\chi^2_{i\{A:B\}}$	$P_{[A:B]}$
1984	1	870	939	1808	0.481	2.6318	0.1047	8.1282	0.0870
1985	2	1014	1069	2083	0.487	1.4522	0.2281	2.7657	0.5978
1986	3	990	1076	2067	0.479	3.5781	0.0585	1.6207	0.8051
1987	4	1158	1180	2337	0.496	0.2071	0.6490	1.4974	0.8271
1988	5	1072	1005	2077	0.516	2.1613	0.1415	5.7721	0.2168
Всего	$r = 5$	A = 5104	B = 5269	N = 10372	$S_p = 2.459$				
Значения сводных статистик		$\chi^2_T = 2.6246$ $v = 1$ $p = 0.1052$				$\chi^2_S = 10.0306$ $v = 5$ $p = 0.0744$		$\chi^2_H = 19.7840^{***}$ $v = 4$ $p = 5.5 \times 10^{-4}$	

Примечание. *** $p < 0.001$.

Таблица 2. Сводные результаты статистического анализа данных о вторичном соотношении полов у норки в зависимости от возраста матерей (Пушкинское зверохозяйство)

Возраст матерей (лет)	Номер выборки	Наблюдаемые численности			Частоты рождения самцов, p_i	Вычисленные значения частных статистик			
		самцов, a_i	самок, b_i	всего, n_i		$\chi^2_{1:1}$	$P_{[1:1]}$	$\chi^2_{A:B}$	$P_{[A:B]}$
1	1	1964	2146	4110	0.478	8.059367**	0.004527	6.55375*	0.010466
2	2	1934	1765	3699	0.523	7.721276**	0.005437	1.16970	0.279463
3	3	1279	1114	2393	0.534	11.376930***	0.000744	1.00471	0.316174
4	4	92	79	171	0.538	0.988304	0.320157	4.47069*	0.034481
Всего	$r = 4$	A = 5269	B = 5104	N = 10373	$S_p = 2.073$	$\chi^2_S = 28.145877***$ v = 4 $p = 1.2 \times 10^{-5}$		$\chi^2_H = 13.19885**$ v = 3 $p = 4.2 \times 10^{-3}$	
Значения сводных статистик		$\chi^2_T = 2.624602$ v = 1 $p = 0.0596$							

Примечание. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Таблица 3. Сводные результаты статистического анализа данных о вторичном соотношении полов у норки в зависимости от величины помета (Пушкинское зверохозяйство)

Размер помета (щенков)	Номер выборки	Наблюдаемые численности			Частоты рождения самцов, p_i	Вычисленные значения частных статистик			
		самцов, a_i	самок, b_i	всего, n_i		$\chi^2_{1:1}$	$P_{[1:1]}$	$\chi^2_{A:B}$	$P_{[A:B]}$
3	1	102	78	180	0.567	3.2	0.073638	7.49**	0.006204
4	2	256	172	428	0.598	16.49***	0.000049	4.58*	0.032347
5	3	415	330	745	0.557	9.70**	0.001843	2.11	0.146339
6	4	828	643	1471	0.563	23.27***	0.000001	5.30*	0.021325
7	5	1289	1237	2526	0.510	1.07	0.300945	6.01*	0.014225
8	6	1094	1195	2289	0.478	4.46*	0.034697	2.25	0.133614
9	7	730	827	1557	0.469	6.04*	0.013985	2.52	0.112411
10	8	313	317	630	0.497	0.03	0.862490	9.71**	0.001833
11	9	135	184	319	0.423	7.53**	0.006068	2.19	0.138990
Всего	$r = 9$	A = 5162	B = 4983	N = 10145	$S_p = 4.662$	$\chi^2_S = 71.77253***$ v = 9 $p = 1 \times 10^{-8}$		$\chi^2_H = 42.16961***$ v = 8 $p = 7.8 \times 10^{-7}$	
Значения сводных статистик		$\chi^2_T = 3.158305$ v = 1 $p = 0.0755$							

Примечание. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

стоверным отклонением от соотношения полов 1 : 1 в сторону увеличения самок и один отец с достоверным превышением доли самцов в потомстве. Среди самок основного стада в рассматриваемой популяции только у двух из них значимо преобладали сыновья при рождении.

Таким образом, в изучаемой популяции американской норки только у 1.9% отцов и примерно 0.2% матерей наблюдались достоверные отклонения от ожидаемого соотношения 1 : 1 ($p < 0.05$) в потомстве, причем в ходе анализа родословных не удалось установить наследственную передачу рассматриваемого признака.

С учетом всего вышесказанного дополнительный интерес представляет сравнение результатов анализа вторичного соотношения полов у норки с ранее полученными нами данными на песце, лисице и соболе. Сводные результаты проведенного сравнительного анализа изменчивости вторичного соотношения полов по годам представлены в табл. 4, где можно видеть, что наибольшим отклонением от соотношения полов 1 : 1 в сторону преобладания самцов характеризуется песец (55.1%), далее по мере убывания — лисица (53.6%), соболь (52.7%) и норка (49.2%), у которой суммарно самцов рождается меньше, чем самок. При этом наиболее узкими доверительными интервалами ха-

Таблица 4. Изменчивость вторичного соотношения полов в популяциях пушных зверей с оценкой статистических критериев по уровню значимости (Пушкинское зверохозяйство)

Годы	Вид животного, порода и породный тип	<i>n</i>	Частота рождения самца $P(A) \pm m_{P(A)}$	Двусторонний доверительный интервал для $P(A)$ с уровнем надежности 95%	Отклонения n_i , %		Уровень значимости		
					$\chi^2_{i\{1:1\}}$	$\chi^2_{i\{A:B\}}$	χ^2_S	χ^2_T	χ^2_H
1984–1988	Вуалевый песец	15396	0.551 ± 0.0040	$0.543 \leq P(A) \leq 0.559$	100	Нет	$p < 0.05$	$p < 0.05$	$p > 0.05$
1980–1989	Серебристо-черная лисица	17285	0.536 ± 0.0095	$0.515 \leq P(A) \leq 0.558$	70	20	$p < 0.05$	$p < 0.05$	$p < 0.05$
1982–1987	Черный соболь	5714	0.527 ± 0.0066	$0.513 \leq P(A) \leq 0.541$	33.3	Нет	$p < 0.05$	$p < 0.05$	$p > 0.05$
1984–1988	Стандартная темно-коричневая норка	10372	0.492 ± 0.0067	$0.473 \leq P(A) \leq 0.511$	Нет	Нет	$p > 0.05$	$p > 0.05$	$p < 0.05$

Примечание. $P(A)$ – вероятность рождения самца; $m_{P(A)}$ – ошибка; $\chi^2_{i\{1:1\}}$ – проверка согласия с соотношением 1 : 1 для отдельных выборок; $\chi^2_{i\{A:B\}}$ – проверка согласия с соотношением суммарных численностей полов, где А – число самцов и В – число самок; χ^2_S – обобщенная проверка согласия с соотношением 1 : 1; χ^2_T – проверка согласия с соотношением 1 : 1 для суммарных численностей; χ^2_H – проверка однородности выборочных распределений.

рактируются средние частоты рождения самцов у песца и соболя, а наиболее широкими у норки и лисицы.

Можно также видеть, что в популяции песца во все рассматриваемые годы самцов появлялось больше, чем самок со статистически высоко значимым отклонением от ожидаемого соотношения 1 : 1 (100%), у лисицы по семи из десяти лет (70%), у соболя только по двум годам из шести (33.3%), а у норки вообще ни по одному (табл. 4).

У песца, соболя и норки все выборки по годам полностью согласовались с суммарным соотношением А : В (отсутствие отклонений), в то время как у лисицы значимо отклонялись 20% выборок, хотя для статистически однородного материала на уровне значимости 0.05 допустимо только 5% отклонений. При этом, в отличие от норки, оценочные значения статистики χ^2_S у песца, лисицы и соболя усиливают вывод о неслучайности преобладания самцов среди новорожденных. Причем в популяциях этих трех видов пушных зверей значение статистики χ^2_S почти равно сумме значений статистик χ^2_T и χ^2_H . Следовательно, в совокупное отклонение от соотношения 1 : 1 у них вносят

вклад два компонента изменчивости: отклонение от 1 : 1 для суммарных численностей полов А : В и отклонение выборочных распределений от однородности.

Таким образом, согласно результатам, представленным в табл. 4, вероятность рождения самцов у песца и соболя превышает 1/2 и постоянна. Подобное постоянство и однородность отклонений у этих двух видов очевидно обусловлены присутствием в популяции “выдающихся” родительских форм, передающих этот признак по наследству. У лисицы также не исключается влияние генетического фактора на отклонение в соотношении полов при рождении, но, скорее всего, присутствие таких “выдающихся” животных в популяции лисицы количественно ограничено, что и отражается в непостоянстве подобных отклонений, в то время как у норки определяющим в смещении соотношения полов является влияние паратипических факторов (возраста и размера помета).

ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам проведенного анализа частота рождения самцов в потомстве норки составила 0.492 ± 0.0067 с 95%-ным доверительным интер-

валом, $0.473 \leq P(A) \leq 0.511$, что согласуются с данными В.Н. Большакова и Б.С. Кубанцева [16], полученными на Светлоярской звероферме (Волгоградская обл.), где самцы составляли суммарно 48.2% приплода стандартной норки. В то же время, согласно И.Г. Зенову [26], в Пушкинском зверохозяйстве в 1964–1967 гг. в ходе анализа потомства разных пород норок (10754 щенков) доля самцов в среднем составила 50.8%.

При рассмотрении других представителей семейства Mustelidae можно видеть, что у соболя, по наблюдениям К.Д. Нумерова в зверосовхозе “Соболевский” (Красноярский край), при рождении 1116 щенков самцов было в среднем 53.6% [23], а в Салтыковском зверохозяйстве (Московская обл.) в период с 1959 по 1964 гг. самцы в приплоде составляли 52.7% [24].

Что касается вторичного соотношения полов у диких кунных, то у горностая (*Mustela erminea* L.) и колонка (*Mustela sibirica* Pall.), как и у соболя, почти всегда наблюдалось превышение числа самцов над самками в потомстве [16]. В этом отношении американская норка представляет собой исключение, что отчасти можно считать дополнительным аргументом в пользу ее выделения в самостоятельный род *Neovison* Baryshnikov et Abramov, 1997 [35, 36], куда был отнесен также вымерший вид – морская норка (*Mustela macrodon*†, Prentiss, 1903), или в новой номенклатуре – *Neovison macrodon*† [37].

Следует отметить, что для представителей семейства Canidae (кроме одомашненных лисицы и песца) у диких животных наиболее полно вторичное соотношение полов изучено у обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*), волка (*Canis lupus*) и енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*) [16]. Так, при исследовании изолированной дикой популяции лисицы в районе г. Магдебурга (бывшая ГДР) среди новорожденных животных в 33 выводках (153 щенка) доля самцов составила 56.4% [38]. Сходные результаты были получены при анализе полового состава лисиц в районе г. Берна (Швейцария) [39].

У волка (*Canis lupus*) так же как у песца и лисицы число самцов во вторичном соотношении полов превышало число самок. Например в Северо-Западном Причерноморье среди 474 щенков волка из 93 помётов самцов было 54.6% [40]. Близкое к вышеприведенному значению вторичное соотношение полов наблюдали у волков в Красноярском крае, Новосибирской обл., в Беловежской пуше и Туве [16]. При содержании волков в неволе отмечено преимущественное рождение самцов (52.7%) в 316 выводках, но имеются сведения, что в дикой природе при низкой плотности населения волка вторичное соотношение полов примерно одинаковое, либо преобладают самки [41]. Так, в Витебской обл. (Белоруссия) у волков доля

самок среди щенков достигала 70% в популяции с низкой плотностью и снижалась до 40–50% в популяции с высокой плотностью [42]. По данным В.Г. Гептнера с соавт. [43] у дикой енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*) число самцов в помётах превосходит число самок. Непосредственно при разведении в зверохозяйствах число особей мужского пола среди новорожденных щенков енотовидной собаки в среднем было на 4% больше, чем самок [16].

То есть, за исключением американской норки, у остальных хищных пушных зверей, разводимых в зверохозяйствах (песцов, лисиц, соболей, енотовидных собак), достаточно устойчиво прослеживается преобладание самцов в потомстве при рождении, что может быть обусловлено генетическими факторами.

В связи с этим показательное исследование Л.Н. Трут [44], проведенное на лисице. По ее данным соотношение полов у потомства доместизируемой популяции серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* L.) составляло 0.52 ($p < 0.05$). Однако при спаривании носителей гена *S* (белая отметина на лбу или “звездочка”) или стандартных родителей, в потомстве которых *de novo* возникает “звездочка”, этот сдвиг был выше. Особенно высокое численное превосходство самцов наблюдалось среди *SS*-гомозигот (от 0.62 ± 0.08 до 0.86 ± 0.13) и несколько менее выражено оно было у *Ss*-потомков (от 0.50 ± 0.02 до 0.65 ± 0.05).

Было выдвинуто предположение, что изменения гена, регулирующего развитие (результатом действия которого является пегость), коррелируют с генетическими изменениями поведения в процессе доместикации и способствуют отбору либо *Y*-несущих спермиев, либо зигот мужского пола [44, 45].

В свою очередь, семейный анализ, проведенный на популяции песца, показал, что 8% самцов (23 из 287) и 1% самок (10 из 906) имели в своем потомстве достоверное отклонение от теоретического соотношения полов 1 : 1 с преимущественным рождением потомков мужского пола [20]. У лисицы соответствующие показатели составили примерно 2.6% семей по самцам и 1.3% семей по самкам относительно совокупной родительской популяции, или всего 15 “выдающихся” отцов и 13 “выдающихся” самок с достоверным отклонением от соотношения полов 1 : 1 в сторону увеличения доли сыновей ($p < 0.05$) и три самки с достоверным преобладанием дочерей ($p < 0.05$) [22].

Последующий генеалогический анализ показал, что во всех случаях, когда в родословной присутствовало два или более “выдающихся” самца, дававших достоверное отклонение полов в потомстве от 1 : 1, они оказывались родственниками по мужской линии. Правда, признак этот проявлялся не у всего мужского потомства “выдающегося” сам-

ца, поэтому можно говорить о неполной пенетрантности соответствующего генетического фактора [20, 22].

Несмотря на то, что у соболя около 3.6% семей по самцам и примерно 2.4% семей по самкам значимо отклонялись от ожидаемого соотношения 1 : 1 в сторону преобладания самцов наследование этого признака установить не удалось [25]. Тем не менее, с учетом того, что случаи резорбции эмбрионов у соболей очень редки, то дифференцированная по полу эмбриональная смертность, даже если она и имела место, не может быть причиной подобного сдвига полов [16] и, скорее всего, устойчивая величина вторичного соотношения полов у соболя связана с рядом его генетических и адаптивных особенностей. Однако у американской норки не установлено влияние генотипических факторов на изменчивость вторичного соотношения полов.

Среди множества негенетических факторов возраст в известной степени является показателем определенного физиологического состояния организма, которое может оказывать влияние на выражение у потомства различных свойств и признаков родителей, в том числе — на соотношения по полу. В первую очередь на изменение вторичного соотношения полов в потомстве разных видов млекопитающих влияет возраст матери. Так, согласно сведениям [15, 17, 18] у голубых песцов клеточного разведения доля самцов при рождении уменьшалась по мере старения матерей. Напротив, по данным С.Б. Жегалова [21] самки серебристо-черных лисиц в четырехлетнем возрасте давали в потомстве в среднем 49.0% самцов со значительным повышением этого показателя у старых матерей (8–9 лет), который составлял 60.1%.

В этом контексте представляют интерес данные по соотношению полов в потомстве собак. Например, у немецкой овчарки преобладание в помете щенков мужского пола было характерно для старых самок при спаривании с молодыми самцами и молодых самок со старыми, а также для молодых самок, дающих большие пометы и старых — малоплодовитых. В противоположных случаях в пометах отмечали увеличение доли самок [46]. У гиеновидных собак (*Lycan pictus*) возраст не влиял на долю самцов в помете, но в потомстве первородящих самок соотношение полов было сильно смещено в пользу сыновей (63%), а при повторных рождениях преобладали дочери (64%) [47].

Что касается американской норки, то по нашим наблюдениям доля самцов в потомстве стандартной темно-коричневой норки увеличивалась по мере старения матерей. Однако по данным других научных источников мы не можем подтвердить эту закономерность, поскольку измен-

чивость вторичного соотношения полов в зависимости от возраста самок у норок ранее никем не исследовалась. Косвенно влияние возраста самок норок на вторичное соотношение полов прослеживается в исследовании польских авторов, установивших, что более продолжительная беременность, сравнительно поздние сроки спаривания и больший интервал между первым и вторым коитусом с достоверностью позволяют прогнозировать отклонение соотношения полов у новорожденных в сторону преобладания самок [28].

Кроме возрастных отличий на вторичное соотношение полов заметное влияние оказывает также величина помета. По данным Э.В. Ивантера [14], большие пометы существенно отклоняют средний показатель вторичного соотношения полов в пользу самцов, С.Б. Жегалов у лисиц также наблюдал увеличение удельного веса мужского пола в больших пометах [21].

По сведениям Н.В. Граковой и Н.Н. Гракова [27] известно, что среди пометов у норки с одним щенком отклонение в сторону преобладания самцов было больше, чем в многоплодных пометах. При этом полученные в настоящей работе результаты полностью подтвердили указанную закономерность.

Таким образом, в отличие от других основных видов пушных зверей клеточного разведения, у американской норки вторичный половой состав характеризуется существенной неоднородностью и ограничен изменчивостью в пределах 50% с переменным преобладанием самок или самцов в потомстве в зависимости от таких паратипических факторов как возраст матери и размер помета. С учетом полученных результатов и того, что контролировать размер помета сложнее, чем возраст, в практике звероводства для преимущественного получения у американской норки потомства мужского пола в структуре самок основного стада достаточно увеличить долю взрослых двухлетних матерей.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Fisher R.A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Oxford Univer. Press, 1930. 196 p.
2. Macke E., Magalhães S., Bach F., Olivieri I. Experimental evolution of reduced sex ratio adjustment under local mate competition // Science. 2011. V. 334. P. 1127–1129. <https://doi.org/10.1126/science.1212177>
3. Ryu D., Ryu J., Lee C. Genome-wide association study reveals sex-specific selection signals against autosomal nucleotide variants // J. Hum. Genet. 2016. V. 61.

- P. 423–426.
<https://doi.org/10.1038/jhg.2015.169>
4. Kirby D.R., McWhitter K.G., Teitelbaum M.S., Darlington C.D. A possible immunological influence of sex ratio // *Lancet*. 1967. V. 15. № 2(7507). P. 139–140.
[https://doi.org/10.1016/s0140-6736\(67\)92971-6](https://doi.org/10.1016/s0140-6736(67)92971-6)
 5. Бекетов С.В. Вторичное соотношение полов у млекопитающих // *Усп. совр. биологии*. 2001. Т. 121. № 4. С. 357–377.
 6. Clutton-Brock T.H., Iason G.R. Sex ratio variation in mammals // *Q. Rev. Biol.* 1986. V. 61. № 3. P. 339–374.
 7. James W.H. Are there preconceptional determinants of mammalian sex? A response to boklage // *Hum. Reprod.* 2005. V. 21. № 10. P. 2486–2490.
<https://doi.org/10.1093/humrep/del226>
 8. Chason R.J., McLain A.C., Sundaram R. et al. Preconception stress and the secondary sex ratio: A prospective cohort study // *Fertil. Steril.* 2012. V. 98. № 4. P. 937–941.
<https://doi.org/10.1016/j.fertnstert.2012.06.037>
 9. Stubblefield J.W., Orzack S.H. Resource transfers and evolution: Helpful offspring and sex allocation // *Theor. Popul. Biol.* 2013. V. 83. P. 64–81.
<https://doi.org/10.1016/j.tpb.2012.09.004>
 10. Orzack S.H., Stubblefield J.W., Akmaev V.R. et al. The human sex ratio from conception to birth // *PNAS*. 2015. V. 112. № 16. P. E2102–2111.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1416546112>
 11. Gellatly C., Petrie M. Prenatal sex selection and female infant mortality are more common in India after first born and second born daughters // *J. Epidemiol. Comm. Health.* 2017. V. 71. P. 269–274.
<https://doi.org/10.1136/jech-2016-207489>
 12. Page A.E., Myers S., Dyble M., Migliano A. Why so many agta boys? Explaining. “Extreme” sex ratios in Philippine foragers // *Evol. Hum. Sci.* 2019. № 1. P. e1.
<https://doi.org/10.1017/ehs.2019.4>
 13. Gellatly C. The global male-bias in sex ratio at Birth is sustained by the sex ratio genotypes of replacement offspring // *Genetica*. 2019. V. 147. P. 249–258.
<https://doi.org/10.1007/s10709-019-00074-2>
 14. Ивантер Э.В. К вопросу о соотношении полов в потомстве голубых песцов // *Вопр. экологии. Вопр. экол. наземных позвоночных*. Киев: Высшая школа, 1962. Т. 6. С. 64–65.
 15. Maciejowski J. Genetycz no-populacyjne badania nad rozrodem Lisow Polarnich // *Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. Sektio E*. 1972. V. 27. № 23. P. 359–381.
 16. Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций и ее динамика. М.: Наука, 1984. 232 с.
 17. Łabecka S. Wpływ wieku samic na długość okresu Ciąży, Liczebność Miotu i Stosunek Płci u lisow polarnich Niebieskich (*Alopex lagopus* L.) // *Zootechnika*. 1985. V. 21. № 114. P. 43–56.
 18. Kuzniewicz J. Kształtowanie się liczebności szczeniat w Miotach i Proporcji Płci potomstwa lisow polarnich Niebieskich w zależności od wieku samic // *Zootechnika*. 1986. V. 29. P. 169–176.
 19. Бекетов С.В., Каштанов С.Н. Изменчивость вторичного соотношения полов у песца (*Alopex lagopus* L.) // *Генетика*. 2002. Т. 38. № 10. С. 1417–1421.
 20. 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.
 21. Жегалов С.Б. Закономерности наследования пола у животных // *Успехи современной биологии*. 1950. Т. 30. Вып. 1. № 4. С. 30–35.
 22. Каштанов С.Н., Бекетов С.В., Лазебный О.Е. Анализ вторичного соотношения полов у лисицы (*Vulpes vulpes* L.) // *Генетика*. 2007. Т. 43. № 2. С. 240–244.
 23. Нумеров К.Д. О половом, возрастном составе и размножении соболя в енисейской Сибири // *Зоол. журн*. 1966. Т. 45. Вып. 3. С. 421–429.
 24. Монахов Г.И. Изменчивость и стабильность соотношения полов в популяциях соболя // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1975. Т. 80. № 4. С. 61–67.
 25. Бекетов С.В., Каштанов С.Н. Статистический анализ изменчивости вторичного соотношения полов у соболя (*Martes zibellina* L.) // *Генетика*. 2002. Т. 38. № 2. С. 15–16.
 26. Зенов И.Г. Взаиморегуляция между соотношением полов в потомстве и плодовитостью у животных // *Генетика*. 1969. Т. 5. № 2. С. 92–96.
 27. Гракова Н.В., Граков Н.Н. Особенности полового состава в пометах американской норки в эмбриональный период и при рождении // *Тез. докл. 3-ей Всесоюз. науч. конф. “Биология и патология пушных зверей”*. Петрозаводск. 1981. С. 128–130.
 28. Felska-Błaszczak L., Ławrów N., Lasota B. et al. The sex ratio in farmed american mink (*Neovision vison*) // *Arch. Anim. Breed.* 2018. V. 61. P. 359–363.
<https://doi.org/10.5194/aab-61-359-2018>
 29. Паркалов И.В. Инновационные подходы к повышению эффективности клеточного звероводства в современных условиях: Дис. ... д-ра с.-х. наук. М.: ИФ им. К.И. Скрябина, 2021. 300 с.
 30. Хромов-Борисов Н.Н. Биометрические аспекты популяционной генетики // *Генетика популяций*. М.: Высшая школа, 1996. С. 251–303.
 31. Захаров И.А., Горячева И.И. Половые соотношения в популяциях *Adalia bipunctata* и популяционно-генетическое значение явления бессамцовости // *Генетика*. 1998. Т. 34. № 12. С. 1630–1638.
 32. Joaquim P. Marques de sa applied statistics using Spss, Statistica, Matlab and R. Berlin: Springer, 2007. 505 p.
 33. Afifi A., May S., Clark V.A. Computer-Aided Multivariate Analysis. N.Y.: Chapman and Hall/CRC, 2003. 512 p.
 34. Murtaugh P.A. In defense of P values // *Ecology*. 2014. V. 95. № 3. P. 611–617.
 35. Абрамов А.В. Систематика рода *Mustela* (Carnivora, Mustelidae) мировой фауны: Дис. ... канд. биол. наук, Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 1999. 200 с.
 36. Абрамов А.В., Хляп Л.А. Отряд Carnivora // *Млекопитающие России: систематико-географический справочник*. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2012. Т. 52. С. 313–382.
 37. Wozencraft W.C. Order Carnivora. Mammal Species of the World / Eds Wilson D.E., Reeder D.M. Baltimore: J. Hopkins Univ. Press, 2005. P. 532–628.

38. *Stubbe M.* Zur Populationsbiologie des Rotfuchses *Vulpes vulpes* (L.) // *Hercinia*. 1967. В. 4. № 1. С. 1–10.
39. *Wandeler A.* Einige Daten über den Berischen Fuchsbestand // *Rev. Suisse Zool.* 1968. V. 75. № 4. P. 1071–1075.
40. *Гурский И.Г.* Волк в Северо-Западном Причерноморье (участок обитания, структура популяции, размножение) // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1978. Т. 83. Вып. 3. С. 29–38.
41. *Mech L.D.* Disproportionate sex ratios of wolf pups // *J. Wildlife Manag.* 1975. V. 39. № 4. P. 737–740.
42. *Sidorovich V.E., Stolyarov V.P., Vorobei N.N. et al.* Litter size, sex ratio, and age structure of gray wolves, *Canis lupus*, in relation to population fluctuations in northern Belarus // *Canadian J. Zool.* 2007. V. 85. P. 295–300. <https://doi.org/10.1139/Z07-001>
43. *Гентнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др.* Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1967. Т. 2. 1004 с.
44. *Трум Л.Н.* Некоторые аспекты генетики пегостей серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes* L.) и взаимоотношения вектора отбора и направления изменчивости // Сб. науч. тр. ин-та цитол. и генетики “Проблемы генетики и теории эволюции”. Новосибирск: Наука, 1991. С. 67–84.
45. *Trut L.N.* Sex ratio in silver foxes: Effects of domestication and the star gene // *Theor. Appl. Genet.* 1996. V. 92. P. 109–115. <https://doi.org/10.1007/BF00222959>
46. *Lopes Martins A.C., Vaz M.A., Macedo M.M. et al.* Maternal age, paternal age, and litter size interact to affect the offspring sex ratio of german shepherd dogs // *Theriogenology*. 2019. V. 135. P. 169–173. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2019.06.022>
47. *Creel S., Creel N.M., Monfort S.L.* Birth order, estrogen and sex-ratio adaptation in african wild dogs (*Lycyaon pictus*) // *Anim. Reprod. Sci.* 1998. V. 53. № 1–4. P. 315–20. [https://doi.org/10.1016/s0378-4320\(98\)00121-3](https://doi.org/10.1016/s0378-4320(98)00121-3)

A Variation of Secondary Sex Ratio in American Mink (*Neovison vison*)

S. V. Beketov^{a, b, *}

^a*Vavilov Institute of General Genetics of Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia*

^b*Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology – MVA by K.I. Seryabin, Moscow, 109472 Russia*

**e-mail: svbeketov@gmail.com*

A statistical analysis of the secondary (at birth) sex ratio in the farming population of the american mink (*Neovison vison* Schr.) of the standard dark brown breed was carried out. The study was done on the materials of the Pushkin breeding farm of the Moscow region according to the pedigree books. A total of 1550 puppies of 999 mink females were analyzed. The total sample size for 5 years was 10372 puppies. Based on the results of the analysis in the expected population, the birth rate of males is estimated to be $0.492 + 0.0067$ with a 95% confidence interval of $0.473 \leq P(A) \leq 0.511$. Unlike other main species of farming fur-bearing animals of: arctic foxes, foxes and sables, in the american mink, the secondary sex ratio is characterized by inconstancy and heterogeneity with a variable predominance of females or males in the offspring, depending on paratypic factors (mother's age and litter size). At the same time, as mothers age, the deviation of the sex ratio shifts towards the predominance of males in the offspring and, with an increase in the size of the litter, towards an increase in the number of females.

Keywords: fur-bearing animals, american mink, secondary sex ratio, variation, maternal age, litter size.