

ЭНДОКРИНОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОМЫШЛЕННОЙ ДОМЕСТИКАЦИИ СОБОЛЕЙ (*MARTES ZIBELLINA* LINNAEUS, 1758)

Н.К. Шульгина

Президиум Российской академии сельскохозяйственных наук, отделение зоотехнии, Москва, Россия, e-mail: hopesh@yandex.ru

В работе представлены отдельные моменты исторической доместикиции соболей на специализированных российских зверофермах. Установлено, что у 2–5-месячных самок соболей яичники секретируют половые гормоны в количествах, обеспечивающих в периферической крови их концентрации того же порядка, что и у размножающихся животных, а в 5-месячном возрасте наблюдается возрастание эндокринной активности яичников. Ретроспективный анализ связи репродуктивных показателей самок соболей на втором и третьем году жизни с содержанием половых стероидов в раннем возрасте показал, что оценившиеся самки по содержанию половых стероидных гормонов достоверно отличаются от покрытых, но неоценившихся (пропустовавших), а также от непокрытых (холостых) самок.

Введение

Клеточный соболь – это основной и главный российский вклад в мировое клеточное пушное звероводство.

Соболь, пушной зверь сибирской тайги, отнесен систематиками к самому многочисленному виду в отряде хищных млекопитающих (*Carnivora*). Как и американская норка (*Mustela vison*), он принадлежит к семейству куньих (*Mustelidae*), к роду куниц (*Martes*) и к подроду собственно куниц (*Martes*) (Бакеев и др., 2003, С. 8).

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

пятна площадью более 10 см² (Сабанеев, 1875; Тугаринов, 1913; Раевский, 1947; Павлюченко и др., 1979; Бакеев и др., 2003).

По характеру внутривидовой изменчивости окраски меха, шелковистости и степени мягкости волосяного покрова в ареале соболя в 1925 г. были выделены 18 географических рас (исторически название расы у соболей получило свой специальный термин – «кряж»). Но дальнейшее изучение заставило в 1938 г. уменьшить количество кряжей до 8: тобольский, алтайский, енисейский, минусинский, баргузинский, амурский, якутский, камчатский. Эта географическая изменчивость характеризуется постепенным потемнением окраски меха у соболей в направлении с запада на восток. При этом на севере ареала, а также в высокогорьях с экстремальными погодными условиями в зимнее время сформировались популяции с более светлой окраской меха (Доппельмайр, 1926; Дулькейт, 1929; Пономарев, 1944; Бакеев и др., 2003). Как известно, в 1939 г. по предложению крупнейшего английского биолога и эволюциониста Дж.С. Хаксли такую изменчивость, которая является результатом адаптации природных популяций к условиям среды, сопряженной с географической широтой, долготой или высоко-

той над уровнем моря, назовут *клинальной* (Huxley, 1939).

В генофонде пушных зверей клеточного разведения предполагается наличие всех возможных вариаций признаков в окраске меха, в размерах и массе тела, качестве мехового покрова, а различия в частоте их встречаемости позволяют отличить генофонд одной зверофермы от другой. Обмен племенным или генетическим материалом между хозяйствами или, как выражались в догенетическом прошлом, «прилитие крови» зверей, отловленных в дикой природе, обеспечивают прирост генетического разнообразия генофонда в конкретном звероводческом хозяйстве. Генофонд в звероводческом понимании – это коллективный генотип популяций соболей, норок, лисиц, песцов. Различия между геномом и генофондом такие же, как, к примеру, между отдельным зверем и всем стадом пушных зверей в целом. Например, серебристый песец может быть «кольского», «раисинского» или «салтыковского» типа, но все они будут представлять российский генофонд серебристой породы песцов.

Вводя в 1928 г. в генетическую и селекционную науку термин «генофонд», А.С. Серебровский понимал под этим термином всю полноту генетических потенций популяций как естественных, так и искусственных – породных и сортовых: «... в лице генофонда мы имеем такое же национальное богатство, как в виде запасов нефти, запасов золота, угля, скрытых в наших недрах» (Серебровский, 1928). Затем уже благодаря эволюционисту Ф.Г. Добржанскому термин «генофонд» появился в англоязычной литературе как «gene pool». Поэтому с 1950–1960 гг. в нашей литературе (в ряде статей, книг и рефератов) в обратном переводе на русский язык вместо «генофонд» ошибочно используется термин «генный пул», уже от английского «gene pool».

Современный генофонд соболей клеточного разведения комплектовался из амурских, енисейских, баргузинских и алтайских кряжей.

Начало промышленной доместикации соболей

Начало промышленной доместикации соболей потребовало в первую очередь решения проблемы их размножения в неволе. Уже к

началу XX в. истощение природных ресурсов соболя стимулировало попытки разведения этих ценных пушных зверей в специальных питомниках. При этом в отдельных случаях при совместном содержании самцов и самок удавалось получать приплод. Так было в питомнике С. Конрада и С. Мазурова на полуострове Песчаном близ Владивостока, где начиная с 1913 г. соболя как будто стали размножаться, и поголовье их увеличивалось (Тимофеев, Надеев, 1955; Мишуков, 1998; Бакеев и др., 2003, С. 165).

Но все же наиболее серьезная и целенаправленная работа по овладению технологией размножения соболей в неволе проводилась по специально разработанной программе на небольшой опытной ферме (на 10–15 соболей) в Московском зоопарке под научным руководством П.А. Мантейфеля. В необычное для половой активности летнее время в 1924 г. Мантейфель в своих наблюдениях документально зарегистрировал увеличение семенников у самцов и изменение состояния слизистой наружных половых органов («петли») у самок. Одна из самок была покрыта. Хотя потомства не получили, о первой надежде на получение приплода в условиях неволи (с проведением гона в летнее время) известили всех заинтересованных специалистов (Мишуков, 1998).

Летом 1928 г. на соболиной ферме Московского зоопарка было документально зафиксировано (13.06, 03.07 и 14.07) спаривание соболей. А на следующий год через 9 месяцев, 3 апреля 1929 г., от самочки по кличке «Кривой Зуб» было зарегистрировано рождение первых соболят. Зверей содержали в сетчатых вольерах на виду у посетителей зоопарка (Мантейфель, 1928, 1934, 1947).

Параллельно и независимо от экспериментов в Московском зоопарке на звероферме «Соловецкая» печально знаменитого Соловецкого лагеря особого назначения (СЛОН) находившиеся там в заключении специалисты вместе с заведующим питомником К.Г. Туомайненом 27 апреля 1929 г. также получили приплод от соболей в неволе. Соловецкая звероферма формально принадлежала Соловецкому обществу краеведения и по понятной причине лучше всех была обеспечена денежными и материальными средствами. Однако результаты той работы, представленные автором в 1930 г. в рукописной

форме, так и не были опубликованы (Туомайнен, 1930. Рукопись из фонда библиотеки ВНИИОЗ. Цит. по: Бакеев и др. 2003. С. 166).

Перед рождением первых соболят из Соловецкого лагеря освободили П.А. Петряева, которого и назначили управляющим создаваемой в 12 км от станции Пушкино, на территории бывшего имения барона фон Толгрена, крупнейшей в стране 1-й Московской зверофермы – будущего зверосовхоза «Пушкинский», где с конца 1928 г. началось комплектование соболиной фермы (Куличков, Портнова, 1967). И уже в 1931 г. там в производственных условиях был получен первый приплод соболей – началась работа по созданию уникального стада ценных пушных зверей (Мишуков, 1998).

Направление селекции в начальный период соболеводства

Соболя, обитающие на воле, чрезвычайно разнообразны и по окраске, и по качеству опушения, и по размерам. Самые крупные – уральские и камчатские соболя – в массе своей светлые, с грубым мехом. Темных особей больше встречается среди баргузинских и якутских соболей, которые, кроме того, славятся шелковистостью меха, но размер их тела небольшой. Следует сказать, что темные звери на воле вообще встречаются редко, – даже среди баргузинских соболей около половины добываемых особей имеют средний или светлый тон окраски.

В первом соболином хозяйстве начальное стадо численностью в 100 голов скомплектовали из соболей различных кряжей, отловленных на воле в 1929–1932 гг. Это были животные, не отличавшиеся идеальным качеством опушения и нужной для селекции окраской, так как отловить исключительно хороших зверей в тайге было просто невозможно. Поэтому в 1932 г. в первоначально созданной коллекции только 4 % зверей имели желательную для селекции относительно темную окраску меха.

В 1935–1936 гг. провели дополнительный отлов еще около 80 баргузинских соболей. Опять же желательными для селекции, темными, из них были также далеко не все – лишь несколько особей. Кроме того, завезенные звери по поведению оказались очень дикими, не все шли в воспроизводство, особенно самки:

большая часть из них вообще не размножалась. Но, тем не менее, именно *эти несколько десятков зверей в основном и являются родоначальниками всех соболей, разводимых в настоящее время в нашей стране* (Портнова, 1941, 1966; Куличков, Портнова, 1967; Мишуков, 1998).

Позднее, в 1936 г., в «Пушкинский» были доставлены все наличные клеточные соболя с «Байкальской», «Повенецкой» (Карелия) и «Сахалинской» звероферм – всего около 200 голов (Милованов, 2001, С. 86–89).

Как только набралось достаточное количество животных, была поставлена задача: вывести на их основе «идеального соболя», который объединит все положительные качества различных кряжей: с крупным размером тела, темной окраской и шелковистым опушением. Задача для первых соболиных селекционеров оказалась непростой, так как исходное поголовье состояло в основном из светлых зверей (коричневых, песчано-желтых с большим горловым пятном) амурского, енисейского, уральского и алтайского кряжей. Работа к тому же затруднялась тем, что среди отловленных из природы зверей жестко действовал психо-эмоциональный стресс: многие самки вообще не давали приплода и их пришлось передерживать безрезультатно по 5–7 лет, другие стали размножаться лишь в возрасте 4–5 лет, третьи приносили приплод нерегулярно. Поэтому в первые годы племенную работу по улучшению окраски меха приходилось ограничивать стремлением покрывать темных самок только темными самцами и максимально использовать последних для увеличения выхода молодняка с более хорошей окраской.

Выдающимися по пушно-меховым качествам самцами покрывали максимальное количество самок, что позволило значительно улучшить стадо. Если в 1936 г. темные самцы составляли менее 30 %, то в 1940 г. их насчитывалось уже около 48 %. Увеличилась, хотя и в меньшей степени, также доля темных самок.

Зоотехник-селекционер зверосовхоза «Пушкинский» Н.Т. Портнова в статье «Наш опыт разведения соболей» напишет: «Соболей в наш совхоз завезли в 1929 г. На следующий год насчитывалось 180 взрослых зверей и несколько щенков. Соболя были очень светлыми, часто песочно-желтыми; многие из них имели большое горловое пятно и чрезмерную седину. Пре-

обладали животные амурского кряжа; меньше было енисейских, уральских и алтайских зверей. Особое внимание при подборе пар уделяем качеству волосяного покрова соболей. Любыми путями, даже в ущерб плодовитости, стремимся закрепить у зверей темную окраску волосяного покрова» (Портнова, 1966, С. 15–16).

Были разработаны наиболее приемлемые и удачные схемы скрещиваний для ускорения селекции на затемнение меха. При этом лучшие результаты получались при скрещивании темных баргузинских самцов с самками енисейского кряжа. Затем в полученном потомстве выделялись наиболее темные самки, и их снова скрещивали с баргузинскими самцами.

Хорошие результаты подобная схема давала также при скрещивании баргузинских самцов с самками амурского кряжа.

Помимо направленных скрещиваний соболей из разных кряжей были заложены линии и семейства с нужной для селекции темной окраской, хорошим опушением и наиболее высокой плодовитостью.

К 1940 г. был создан значительный массив соболей наиболее желательного селекционного типа, и появилась первая возможность организации дочерних соболиных ферм: первую партию племенного молодняка – 70 самок и столько же самцов – направили в Красноярский зверосовхоз.

Потери селекционных достижений в период Великой Отечественной войны и селекционная стратегия в восстановительный период

После окончания второй мировой войны для многих специалистов пушного звероводства в мире уже было очевидно, что эпоха ажиотажа клеточного разведения серебристо-черных лисиц заканчивается: с 1943 г. в Северной Америке, а позже и в Скандинавии начался новый звероводческий бум – разведение цветных норок (Милованов, 2001, С. 87). А вот по соболю колебаний мирового рынка не предвиделось, так как наша страна была по этому виду клеточной пушнины монополистом – за рубежом соболей не было. И.Д. Старков, один из известных специалистов соболеводства, по этому поводу в своей монографии напишет:

«...основным, наиболее перспективным и рентабельным объектом советского звероводства должен быть соболь, мех которого является самым дорогим. Единственным поставщиком соболиных мехов на международный рынок является СССР. Клеточное разведение соболей освоено только в нашей стране. Эту благоприятную конъюнктуру нужно использовать и всемерно форсировать разведение соболей, чтобы соболь как можно скорее стал ведущим объектом советского звероводства не только в количественном отношении, но и по рентабельности содержания. Быстрому же форсированию расширения соболиных ферм мешает недостаток фермовых самок соболей. Но мы имеем достаточно большой источник живых соболей, каким являются обширные пространства Севера, где водится соболь в диком состоянии. Запасы его достаточны для наших ферм» (Старков, 1947).

Итак, для расширения клеточного соболеводства не хватало только главного – племенного материала и уверенности в том, что затраты окупятся на 3–4-й год после завоза зверей, а не на 10-й.

В годы войны оригинатор соболеводства – Пушкинская соболиная ферма – понесла большой урон. Военная обстановка в октябре 1941 г. заставила эвакуировать лучший племенной материал в восточные районы страны. На ферме оставалось всего 70 самок, далеко не лучших по окраске и плодовитости. Хотя племенная документация на оставшихся зверей находилась в образцовом порядке, селекционную работу после снятия угрозы оккупации пришлось начинать заново. В 1947 г. для восстановления поголовья вновь завезли небольшое количество отловленных в тайге диких баргузинских соболей. И так же, как в предыдущих завозах, нужных для селекции темных особей среди них было очень мало. Но, тем не менее, все же эти соболя помогли восстановить стадо. Этому способствовало и то, что оставались хотя и худшие в племенном отношении, но все же представители тех линий и семейств, наследственные качества которых были хорошо известны (родословная их с данными бонитировки была аккуратно зафиксирована в томах племенных книг).

К 1952 г. основное стадо самок достигло 280 голов. Такой небольшой рост поголовья

объяснялся тем, что отбраковка зверей была очень строгой не только по качеству опушения и результатам размножения, но и по самому главному признаку – наиболее темной окраске меха. Для этого были разработаны специальные критерии при проведении бонитировки соболя (Куличков, Портнова, 1967): 1) летняя бонитировка растущего молодняка в клетках с выделением лучших по развитию особей; 2) оценка хода линьки и сроков формирования зимнего волоса с одновременным выделением лучших особей по окраске и качеству опушения; 3) бонитировка молодняка после завершения «созревания» меха, при которой берут каждого зверя в руки; 4) отобранных на племя зверей (в большем количестве, чем это требуется на формирование основного стада) высаживают в наиболее светлые клетки, отдельно самцов и самок, и вновь просматривают, сравнивая особей, сидящих рядом, и отбраковывают худших; 5) отобранных лучших, особенно самцов, сравнивают еще раз, посадив зверей в небольшие переносные клетки и поставив рядом, для дальнейшей более детальной их оценки друг с другом; 6) максимальный балл за окраску выдается только тем зверям, у которых совершенно ровная черная окраска всего туловища, включая голову и уши, без горлового пятна; 7) бонитировке подлежит весь молодняк, в том числе и заведомо предназначенный к забою на шкурку, так как это дает возможность не только оценить качество родителей по потомству, но и проверить, насколько оправдана выбранная стратегия подбора пар; 8) повторная бонитировка зверей на втором году жизни с выбраковкой животных, дающих ухудшение окраски.

Для закрепления нужных признаков у отбранного поголовья проводился дальнейший подбор пар с учетом известных свойств линий и семейств. При подборе пар обязательно учитывалось качество потомства этих зверей в прошлые годы. Во время проведения гона с целью дальнейшего исключения путаницы в родословной покрывтия самок двумя самцами не допускались.

Принятая форма племенной работы позволила создать идеального «пушкинского» черного соболя, не встречающегося в диких природных условиях.

В разработку методов и форм селекционно-племенной работы с соболем много труда

вложили первые селекционеры: А.М. Амплеева, А.А. Бычкова, И.С. Демина, И.Ф. Кудин, Е.А. Кузнецова, А.М. Макарова, И.В. Митрофанова, Н.Т. Портнова, А.Я. Чепцова. Огромную исследовательскую работу провели ученые: Д.К. Беляев, Б.И. Житков, Р.В. Клер, Н.Ш. Перельдик, П.А. Петряев, И.Д. Старков, Л.Г. Уткин.

За оригинальную окраску и высокое качество меха черный пушкинский соболь в 1964 г. на Международной ярмарке в Лейпциге за каждую шкурку лучшего лота получил по валютному курсу тех лет рекордную сумму: по 950 долларов, а уникальной звероферме присудили Большую золотую медаль (Куличков, Портнова, 1967).

В итоге многолетнего селекционного труда уникальное стадо черных пушкинских соболей в 1968 г. Министерством сельского хозяйства было утверждено как самостоятельная порода. Общее поголовье молодняка и основных зверей достигло свыше 20 тыс. голов, что позволило создать большие дочерние соболиные фермы в зверосовхозах «Сомовский» (Воронежская область), «Заря» (Ленинградская область), «Бирюлинский» (Татарстан), «Лесной» (Алтайский край).

Современное стадо пушкинского соболя по своей окраске характеризуется графитно-черным волосным покровом всего туловища, включая и голову (у зверей исходной формы она всегда более светлого тона по сравнению с остальной частью туловища). Изучение наследования основной окраски меха соболя выявило ее полигенную природу (Ильина, 1935; Павлов, Балиева, 1941; Старков, 1947; Кудина, 1969; Ильина Кузнецов, 1983; Колдаева, 2004).

Известный норвежский зверовод, владелец знаменитой фермы «Сандефармен» Х. Флоотен, посетив «Пушкинский» зверосовхоз, в книге почетных гостей оставил такую запись: «Пушкинский соболь поразил красотой». А представитель мехового бизнеса из США С. Эйтингон отметил: «Я – старый посетитель многих советских зверосовхозов и могу с уверенностью сказать, что темп ваших достижений намного опередил все, что американские и скандинавские фермеры могли себе представить» (Казакова, Докукин, 2003).

В связи с перспективностью разведения соболей в районе теперешней Балашихи в 1948 г. на 2-й Московской звероферме – в зверосовхозе «Салтыковский» – была организована соболи-

ная ферма, первоначально из 100 одноместных клеток (Афанасьев, 1968; Милованов, 2001). Исходный племенной материал получили из товарного стада зверосовхозов «Пушкинский» и «Раисинский», а также сюда вошло небольшое поголовье зверей, отловленное на воле в 1946, 1947 и 1950-х гг. (Милованов, 2001).

Был проведен большой цикл научных исследований, над которым работали: будущий автор теории дестабилизирующего отбора Д.К. Беляев, учитель многих поколений звероводов Е.Д. Ильина, один из первых дипломированных зоотехников-звероводов Ф.М. Ивонин, преподаватель кафедры звероводства М.К. Павлов, один из пионеров науки о кормлении пушных зверей П.Т. Клецкин.

В начале 1970-х гг. выбирается окончательное направление селекционно-племенной работы – не на получение чисто-черных соболей, как в «Пушкинском» зверосовхозе, а на создание животных, отличающихся темно-коричневой окраской, серо-голубым пухом, густым и шелковистым волосяным покровом. С учетом долголетия соболей было заложено их разведение по линиям (Снытко, Кирилушкин, 1983).

В результате многолетней и напряженной селекционной работы был создан второй, темно-коричневый, цветовой тип соболей, которые отличаются оригинальной окраской и особенно высокой плодовитостью. Это селекционное достижение в соответствии с Законом РФ «О селекционных достижениях» признали как тип и зарегистрировали под названием «Салтыковский соболь» (Каштанов, 2003).

В последние годы отдельной и особой гордостью салтыковских селекционеров стал «седой соболь». Его отличительная особенность – равномерное распределение чисто белых остевых волос на темно-коричневом фоне остального мехового покрова по всей площади шкурки. На декабрьском аукционе 2005 г. в Санкт-Петербурге топ-лот из пушнины с «седой» или «серебром» был продан по 1100 долларов за 1 шкурку (Сайдинов, 2006б).

Появление первых мутаций, затрагивающих окраску мехового покрова

За 25 генераций (Колдаева, 2004, С. 128) промышленной domestikации соболей на спе-

циализированных зверофермах зафиксировано появление *de novo* зверей с обширной белой пятнистостью или пегостями на лапах, кончике хвоста, мордочке и туловище. Размер и цвет пятен сильно варьируют. Окраска пятен может быть не только белой, но и желтой различной интенсивности (Кудина, 1969; Ильина, Кузнецов, 1983). По характеру наследования этого окрасочного новшества было высказано предположение о наличии у соболей двух мутаций, определяющих проявление белой пятнистости. Одна из них обусловлена доминантным геном, действие которого в виде белой пятнистости проявляется как в гетеро-, так и в гомозиготном состоянии. Другая мутация, по-видимому, обусловлена полудоминантным геном с рецессивным летальным эффектом. В гетерозиготном состоянии он вызывает развитие белой пятнистости, а в гомозиготном – белой окраски волосяного покрова. У пятнистых соболей глаза часто бывают синими или голубыми, а носовое зеркало частично или полностью депигментировано. Гомозиготные особи гибнут на пренатальной или постнатальной стадии развития. Отмечался лишь единичный случай рождения белого соболя, дожившего до 45-дневного возраста (Колдаева, 2004, С. 126–128).

В самые последние годы в племзверозаводе «Пушкинский» получен *de novo* соболь, по окраске сходный с пастелевой норкой. Пока еще небольшое поголовье таких зверей характеризуется однородной светло-коричневой, чистого тона окраской волосяного покрова. Окраска мордочки по тону несколько светлее окраски туловища. Горловое пятно отсутствует. Глаза и носовое зеркало коричневые. Характер наследования данной окраски находится в стадии изучения (Колдаева, 2004, С. 131).

Некоторые особенности размножения соболя в ходе промышленной domestikации

После экспериментального решения проблемы размножения соболей последовали обширные исследования биологии размножения этого зверя в условиях клеточного разведения в специализированных звероводческих хозяйствах (Беляев и др., 1951; Баевский, 1956, 1960; Баевский и др., 1958; Беляев, Уткин, 1960; Беляев, Терновская, 1972; Терновская, Беляев,

1975; Бернацкий и др., 1977, 1981; Бернацкий, Куличков, 1984; Чекалова, 2002а, б).

В условиях клеточного разведения при сложившейся полигамии 1:3 репродуктивность одно- и двухлетних самок соболей ниже, чем взрослых. Эта задержка развития половой системы у самок проявляется в том, что на следующий год после рождения – в возрасте 14–15 месяцев – спариваются только 33 % самок, а приносят потомство после этого всего лишь 17 % молодых самок, которые достигают возраста 2 лет (Уткин, Соболев, 1980).

В отношении проявления или отсутствия этой особенности задержки полового развития у их сородичей в дикой природе данные очень противоречивы. По сведениям одних авторов в природе до 60 % молодых самок во вторую осень своей жизни имеют желтые тела беременности (т. е. надо полагать, столько же их спаривается в возрасте 14–15 месяцев) (Мантейфель, 1947; Залекер, 1952, 1953, 1956; Залекер, Полузадов, 1956; Монахов, 1971, 1973). По данным же Ю.Б. Баевского (1956), таких эффектов у вольных соболей не наблюдается – доля беременных среди молодых самок в дикой природе гораздо ниже, она имеет выраженное сезонное проявление и колеблется от 9,8 до 14,8 % (Рожнов, Сергеев, 2002).

В ходе промышленного разведения предпринимались многочисленные и разнообразные попытки разблокировать задержку полового созревания молодых самок соболей путем самых различных манипуляций: гормональной обработкой животных (Бернацкий и др., 1977, 1981; Бернацкий, Куличков, 1984); изменением интенсивности освещенности клеток (Жоченов, 1974; Снытко, 1977); дозированным облучением ультрафиолетовыми лучами (Кудина и др., 1972); содержанием в непосредственной близости в соседних клетках рядом с молодыми самками взрослых половозрелых самцов (Маматкина, 1967а); стимулированием молодых самок запаховыми сигналами (Моравецкий, 1988, 1991; Рожнов, Сергеев, 2002); длительным содержанием щенков-самочек в одном гнезде с матерью до возраста 4–4,5 месяца (Сергеев, Рожнов, 2005). Но все эти манипуляции ожидаемого эффекта не давали.

Хотя применяемая в хозяйствах селекция на скороспелость самок соболей малоэффективна

(Чекалова, 2002а, б), ожидаемый эффект, может быть, не столь революционно быстро, но все же происходит. Проведенные аспиранткой кафедры звероводства Московской ветеринарной академии З.С. Ручкиной под руководством профессора Т.М. Чекаловой исследования на огромной выборке (1745 самцов и 20 595 самок) в разных климатических зонах: на северо-западе (Ленинградская область), в Центральном регионе (Московская и Воронежская области), Восточной Сибири (Красноярский край) показали, что за последние 24 года разведения этого вида в условиях неволи (а это 1/3 всего исторического периода интенсивной промышленной domestikации соболей) статистически достоверно – в два с лишним раза (с 26,5 до 70,2 %) увеличилась доля покрытых однолетних самок, на полтора щенка (с 2,17 до 3,60 на одну основную самку) повысилась их плодовитость. Причем начало сезона размножения (время спаривания) у однолетних самок соболей сместилось на более ранние сроки – в среднем на неделю. Такое, на первый взгляд, незначительное ускорение наступления сезона спаривания дает возможность проявиться у однолетних самок нескольким периодам охоты, что уже благоприятно сказывается на их оплодотворяемости: среди самок, покрытых в один период охоты, приносят приплод 5,9 %, а в три периода – 37,5 % (Ручкина, 2005, С. 16).

И это касается не только молодых самок соболей. В 2002 г. Т.М. Чекалова, анализируя способность молодых самцов соболей к спариванию, сообщает: «В 1979 г. в Салтыковском зверосовхозе среди однолеток способность к покрытию самок проявили 26 %, в 1999 г. в том же хозяйстве в 3-й бригаде – 50 %, а во 2-й – 73 %» (Чекалова, 2002б).

Здесь мы должны еще раз подчеркнуть, что в условиях промышленного разведения соболей, как, впрочем, и других пушных зверей, исторически отбор сопутствующе и стихийно, незаметно для самого селекционера идет на ручной или domestikационный тип поведения (хотя существующий на сегодня бонитировочный ключ и не содержит в себе поведенческих показателей). Если посмотреть на процесс в динамике, то можно заметить, что за 25 поколений domestikации соболя в условиях клеточного разведения стали другими: у них происходил,

и достаточно эффективно, *движущий отбор на уменьшение стрессуемости и повышение стрессоустойчивости в условиях антропогенной среды*. У изначально диких зверей в ряду поколений интенсивно осуществляется перестройка нервной системы. Так, уже в 1967 г. селекционеры зверосовхоза «Пушкинский» Б.А. Куличков и Н.Т. Портнова в своих публикациях сообщали следующее: «Если раньше мы боялись потревожить самку с молодняком, то теперь щенков осматриваем в день их рождения, чтобы своевременно выявить слабых и оказать им необходимую помощь. Условия содержания соболей совершенно изменились. В первые годы разведения каждому соболу предоставлялась клетка площадью 24 м² с высотой 4 м, в которой сохраняли естественную растительность, деревья. Но уже в 1932–1935 гг. ввели шедовое содержание зверей и площадь клеток сократили до 6 м², а высоту до 2 м. В 1948–1950 гг. соболей, как и пушных зверей других видов, перевели на содержание в клетках с приподнятыми сетчатыми полами; площадь клеток сократили до 3 м², а высоту до 1 м. Теперь соболей основного стада содержатся в клетках размером 1,2 × 0,9 × 1 м, а для молодняка текущего года рождения клетки еще меньше: 0,6 × 0,9 × 0,7 м с механизированным поением и раздачей корма» (Куличков, Портнова, 1967).

Такую технологию разведения и содержания могли выдерживать стрессоустойчивые, спокойные, с отсутствием страха, не боящиеся людей звери, иными словами, под меняющуюся в сторону меньшей комфортности технологию отбирались звери с доместикационным типом поведения. То есть шла коэволюция технологии содержания и нервной системы соболей. А специальные исследования, проведенные на других видах пушных зверей, показывали, что такое поведение положительно коррелирует с повышенной плодовитостью (Беляев, Трут, 1964а, б; Беляев, 1968; Илларионов, 1976).

Эти эффекты промышленной доместикации пушных зверей особо подчеркивал в своем докладе на конференции, посвященной 100-летию выхода в свет книги Ч. Дарвина «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания», руководитель звероводческой отрасли страны В.А. Афанасьев: «...одним из главных условий ускоренной доместикации пушных

зверей является новая система их содержания в клетках уменьшенного размера с сетчатым полом, в которых зверь находится от обслуживающего персонала на расстоянии длины человеческой руки. Постоянный контакт человека с обслуживаемыми животными на близком расстоянии, отбор и подбор более спокойных зверей приведут постепенно к перестройке у них типа высшей нервной деятельности. Можно предполагать, что через продолжительное время по мере дальнейшей доместикации у клеточных пушных зверей наметятся явления полиэстричности» (Афанасьев, 1968, 1972).

Для сравнения. Если в 1932 г. количество зарегистрированных щенков на одну основную самку составило всего лишь 0,03 щенка, то через пять лет – 1,62, а в 1940 г. – почти по 2 щенка (Казакова, Докукин, 2003). В 2006 г. в зверосовхозе «Салтыковский» этот показатель составил уже 2,62 щенка (Сайдинов, 2006а). В июне 2006 г. на Всероссийском совещании по пушному клеточному звероводству в г. Зеленогорске Ленинградской области генеральный директор ОАО «Племзверосовхоз “Салтыковский”» А.В. Сайдинов сообщит, что по их «салтыковскому» типу соболей он достиг почти 2,9 щенка (Сайдинов, 2006б, С. 8).

Но до конца еще не установлены причины задержки полового созревания соболей; до сих пор все еще неясен биологический смысл необычного полового возбуждения или «ложного гона» соболей в феврале–марте месяце (Клер, 1941; Раевский, 1947; Баевский, 1956, 1960; Маматкина, 1964, 1967б, в, 1968; Клер, Снытко, 1973; Терновский, 1977).

Эти эффекты, по мнению некоторых авторов, могут быть связаны с различной степенью функциональной активности системы гипофиз-гонады (Маматкина, 1968; Чекалова, Орлова, 1984; Чекалова, 1986).

Исследование последовательных этапов становления эндокринной функции яичников самок в течение всех физиологических периодов (Шульгина и др., 1981; Шульгина, 1983, 2006а, б) позволило поставить вопрос о выяснении связи между закономерностями развития этой функции в пубертатный период и их воспроизводством. В соболеводстве до настоящего времени не освещен вопрос о связи индивидуальной изменчивости и секреторной

функции гонад с последующей репродуктивной способностью самок в двухлетнем возрасте.

Материалы и методы

Работа проводилась на соболиной ферме зверосовхоза «Пушкинский» Московской области в период с 1978 по 1985 гг. Средовые условия для зверей: кормление, содержание, проведение зооветеринарных мероприятий отвечали нормам, разработанным специально для клеточного соболеводства (Афанасьев, Перельдик, 1966; Павлюченко и др., 1979; Перельдик и др. 1981).

Кровь у животных брали из сосуда когтя до кормления. Плазму крови до специальных исследований хранили при температуре от -10 до -20 °С.

Определение концентрации половых стероидных гормонов: эстрадиола (E_2), активных андрогенов (A) и прогестерона (P) проводили радиоиммунологическим методом не менее чем в двух параллельных пробах (Шульгина, и др., 1983).

Результаты и обсуждение

Исследование динамики половых стероидных гормонов в периферической крови самок в процессе постнатального онтогенеза показало, что гонады 5-месячных самок по уровню секретируемых гормонов не уступают размножающимся животным (Шульгина и др., 1981). В дальнейшем было показано, что у части самок в 5-месячном возрасте состояние гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы таково, что позволяет говорить о высокой степени ее функциональной зрелости (Шульгина, 1983, 2006а, б).

Ретроспективный анализ динамики уровня половых стероидов в периферической крови самок соболей на различных этапах онтогенеза в зависимости от результатов гона и щенения в двухлетнем возрасте проводился по результатам размножения животных 1978 г. ($n = 30$) и 1979 г. ($n = 140$) годов рождения.

Интересным и обоснованным, на наш взгляд, было рассмотрение содержания половых стероидов у самок, которых разделили на оценившихся после гона в 27 месяцев – (1 подгруппа);

покрытых, но неощенившихся, т. е. пустых – (2 подгруппа); непокрытых или холостых, но имевших изменения наружных половых органов – (3 подгруппа); и непокрытых–холостых, не имевших изменений наружных половых органов в сезон проведения гона (4 подгруппа). В этом случае можно выделить действительно начавших размножаться (ощенившихся) самок как от тех, которые проявляли половую активность в период размножения, но не имевших потомства – пропустовавших (2 и 3 подгруппы), так и от непокрытых-холостых без изменения наружных половых органов.

Для всех подгрупп при анализе их отличий по эндокринной функции гонад были выделены три периода, характеризующихся активацией этих функций: период предположительной пубертации (5 месяцев); период неполной активации гонад или «ложного гона» (февраль–март); период истинной активации гонад или время проведения гона (июнь–июль).

На основе проведенных нами исследований выявлен период оценки последующей воспроизводительной способности самок соболей (значительная эндокринная активность гонад, высокая индивидуальная изменчивость концентрации гормонов в крови, завершение соматического развития). С этих позиций особый интерес представляет сравнение концентрации гормонов у 5-месячных самок 1–4 подгрупп. Уровень эстрадиола, прогестерона и активных андрогенов в крови был максимальным у оценившихся впоследствии самок (соответственно 162 ± 40 ; 600 ± 224 ; 338 ± 51 пг/мл), а минимальным – у непокрытых–холостых без изменения наружных половых органов самок (соответственно 48 ± 28 ; 386 ± 86 ; 113 ± 13 пг/мл). Оценившиеся самки по концентрации эстрогена (E_2) более чем в 2,5, а по содержанию активных андрогенов (A) в 3 раза превосходят самок 4-й подгруппы. Содержание гормонов в крови у самок 2- и 3-й подгрупп занимает промежуточное положение между уровнями стероидов у животных 1- и 4-й подгрупп.

Аналогичный характер изменения содержания гормонов у самок в зависимости от результатов размножения в 27 месяцев наблюдали у животных 1979-го года рождения.

Достоверные различия в уровне гормонов у оценившихся и непокрытых–холостых в гон са-

мок в 5-месячном возрасте говорят, таким образом, в пользу выдвинутого нами предположения о близости морфо-функциональных характеристик яичников некоторых самок в это время к их состоянию у половозрелых животных.

Сопоставление уровней половых стероидов у самок выделенных подгрупп в периоды «ложного» и истинного гона было необходимо для оценки правильности наших предположений.

В период истинного гона характер изменения концентраций E_2 , P и A в крови самок 1–4-й подгрупп существенно различается. Уровень E_2 у впоследствии оцененных самок превосходит содержание гормона у не оцененных ($P < 0,41$) и непокрытых–холостых без изменения наружных половых органов (ИНПО) ($P < 0,001$). По уровню активных андрогенов (A) 1- и 2-я подгруппы отличаются в августе, а 1- и 4-я – в июле ($P < 0,05$). У оцененных впоследствии самок концентрация прогестерона (P) в крови больше по сравнению с животными 2-й подгруппы в августе–сентябре ($P < 0,05$), с животными 3-й подгруппы – в июле и сентябре ($P < 0,05$), а по сравнению с самками 4-й подгруппы – в июле ($P < 0,05$).

Концентрация эстрогенов (E_2) в крови у оцененных самок в возрасте 15 и 5 месяцев достоверно не отличается (162 ± 40 и 153 ± 17 пг/мл). У животных 2- и 3-й подгрупп содержание эстрогенов (E_2) более 100 пг/мл отмечается лишь в возрасте 15 месяцев (107 ± 7 и 123 ± 11 пг/мл). У самок же 4 подгруппы ни разу за весь период исследований содержание эстрогенов (E_2) не достигает этого уровня.

По уровню активных андрогенов (A) самки соболей 1-й подгруппы отличаются в июле от животных 4-й подгруппы ($P < 0,05$), от животных 2- и 3-й подгрупп – в августе ($P < 0,01$). Между собой по этому показателю самки 2- и 4-й подгрупп отличаются в течение всего периода истинного гона ($P < 0,1$).

Концентрация прогестерона (P) различается у самок 1-, 2- и 4-й подгрупп в июле ($P < 0,05$), а у животных 2- и 3-й подгрупп – в июле–августе ($P < 0,01$). В сентябре самки всех подгрупп отличаются по содержанию в крови этого гормона ($P < 0,05$).

В период неполной активизации гонад (период «ложного гона») содержание эстрогенов (E_2) и активных андрогенов (A) не достигает

тех же величин, которые были зафиксированы у животных в возрасте до 5 месяцев, тогда как уровень прогестерона (P) достоверно не отличается у самок в 11- и 5-месячном возрасте. У оцененных впоследствии самок по сравнению с непокрытыми–холостыми без изменения наружных половых органов (ИМПО) в исследуемый период в более ранние сроки отмечается увеличение в крови концентрации эстрогена (E_2) (январь) и андрогенов (A) (март). Иначе говоря, подъем уровня этих стероидов у самок 4-й подгруппы как бы «сдвигается» на более поздние сроки.

Таким образом, сезонные изменения функции гонад (второй и третий периоды) также говорят в пользу предположения о близости по морфо-функциональному состоянию яичников части самок 5-месячного возраста к половозрелым животным.

Аналогичное ретроспективное сопоставление результатов гона самок 1979-го года рождения (в 27 месяцев) с уровнем гормонов в крови в раннем возрасте дало тот же результат. Исследование 2 генераций животных (самки 1978 и 1979 гг. рождения) позволило снизить зависимость полученных результатов от влияния факторов среды (условия содержания, кормления, витаминного обеспечения, климатических условий).

При объединении данных (по годам исследования) было видно, что увеличение содержания эстрогенов (E_2) в крови у оцененных впоследствии самок происходит с трех месяцев до максимума в пять месяцев; в содержании андрогенов (A) у них прослеживается та же картина, а концентрация (P) у самок, оцененных впоследствии, самая высокая в возрасте 2 месяцев.

Возвращаясь к анализу содержания половых стероидов у животных 1978 г. рождения, необходимо отметить, что в возрасте 5 месяцев концентрация гормонов у оцененных в последующем самок была в 2,5 раза выше, чем у животных других подгрупп. Уровень эстрогенов (E_2) в крови оцененных самок превышал 100 пг/мл и в возрасте 5, и в возрасте 15–17 месяцев. У не оцененных–пустых в последующем животных содержание (E_2) в крови было более 100 пг/мл только на втором году жизни (в 15 месяцев).

В дальнейшем прослеживается тенденция: оценившиеся самки имели более высокие уровни гормонов (в возрасте 15–17 месяцев – по содержанию эстрогена E_2 ; в возрасте 16 месяцев по содержанию прогестерона Р и активных андрогенов А они преобладали над не оценившимися – пустыми животными; в возрасте 15–18 и 25–26 месяцев – над непокрытыми – холостыми в последующем самками без изменения наружных половых органов ИНПО).

Наши выводы подтверждаются также рядом других данных.

Учитывая, что половина самок 1978 г. рождения родилась от матерей, начавших размножаться в возрасте 15 месяцев, а другая – от матерей, начавших размножаться в возрасте 27 месяцев, мы сравнили содержание гормонов в крови у тех и других.

Выяснилась достоверная разница ($P < 0,05–0,01$) между потомками разных матерей в раннем возрасте. Так, в августе, сентябре и октябре первого года жизни концентрация эстрогенов (E_2) в крови достоверно ($P < 0,05$) выше у первых: 42 ± 5 против 21 ± 4 ; 110 ± 10 против 73 ± 16 и 29 ± 6 против $2,2 \pm 1$ соответственно. По содержанию прогестерона (Р) самки разного происхождения различались ($P < 0,01$) в 2–4- и 5-месячном возрасте, а по уровню андрогенов (А) – в июле и сентябре первого года жизни.

В дальнейшем также отмечаются достоверные различия в содержании половых стероидов в крови самок разного происхождения. Однако наиболее интересны отмеченные отличия в раннем возрасте.

Можно предположить, что морфо-функциональное состояние яичников потомков ранозревающих самок соболей уже на первом году жизни более совершенно, чем у потомков позднозревающих животных. Это проявляется, в частности, в достоверно более высоком уровне гормонов в крови в первые 5 месяцев жизни (рис. 1, 2, 3).

Кроме того, было установлено, что животные с уровнем эстрогенов (E_2) выше среднего ($M \pm m$) для обследованной группы среди 5-месячных потомков ранозревающих самок соболей составляют 52 %, а среди 5-месячных потомков позднозревающих самок – 4 %.

С другой стороны, сопоставление динамики изменения массы тела самок в зависимости от

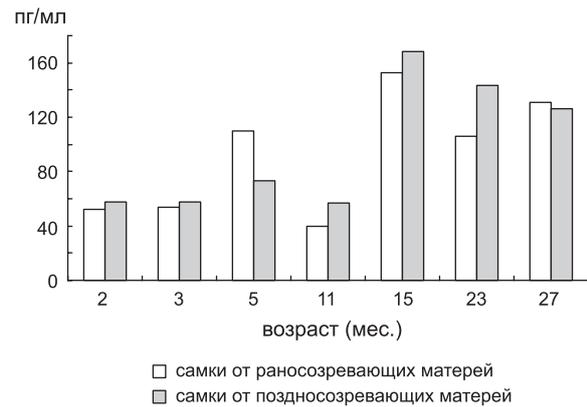


Рис. 1. Уровень эстрадиола в плазме крови самок соболей, родившихся от рано и позднозревающих матерей.

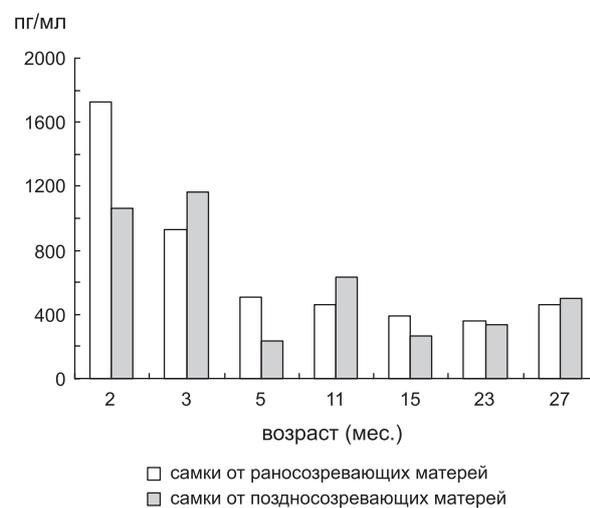


Рис. 2. Уровень прогестерона в плазме крови самок соболей, родившихся от рано и позднозревающих матерей.

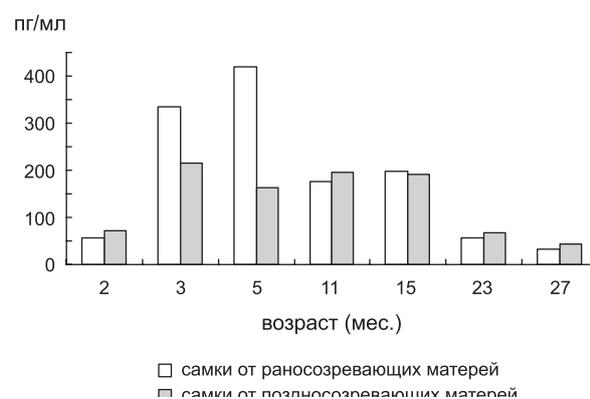


Рис. 3. Уровень андрогенов в плазме крови самок соболей, родившихся от рано и позднозревающих матерей.

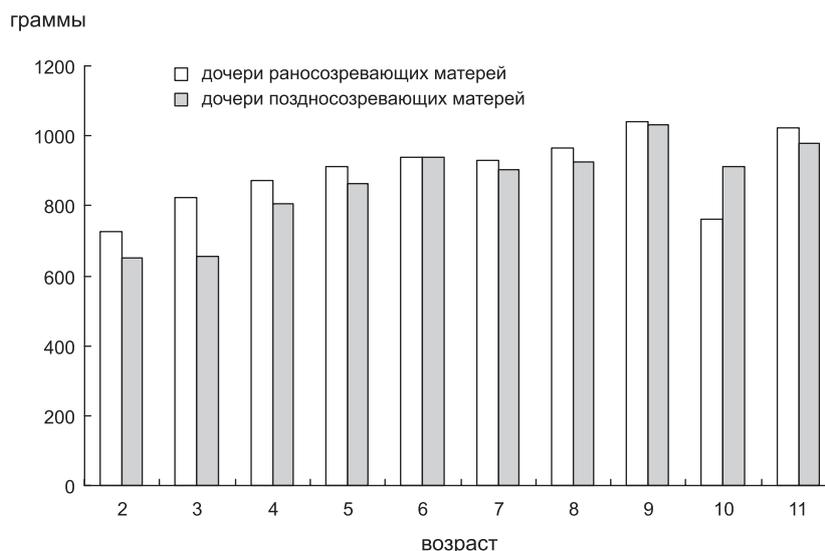


Рис. 4. Живая масса самок соболей различного происхождения.

происхождения также показало преимущество потомков раносозревающих животных (рис. 4).

Таким образом, исследование связи уровня половых стероидных гормонов в периферической крови на различных этапах постнатального онтогенеза самок соболей с некоторыми показателями их размножения (оценившиеся и не оценившиеся—пустые, имевшие или не имевшие изменения наружных половых органов в период гона) и происхождения (от рано- или поздносозревающих матерей) показало, что в раннем возрасте, а именно в 5 месяцев, самки соболей достоверно отличаются по уровню гормонов. Впоследствии оценившиеся самки имеют достоверно более высокие уровни эстрогенов (E_2), прогестерона (P) и андрогенов (A) в крови в этом возрасте. У покрытых, не имевших потомства (пустых) и непокрытых—холостых самок с ИНПО эти показатели были достоверно ниже. Худшими были животные, у которых в период гона половая активность не отмечалась.

Все полученные результаты опираются на данные, полученные при анализе воспроизводства 27-месячных животных.

В итоге можно сделать вывод: найденные достоверные отличия самок соболей различных подгрупп позволяют предположить, что при определенных условиях возможно проведение раннего отбора молодых животных до забоя на шкурку с целью выбраковки поздносозревающих особей.

Литература

- Афанасьев В.А. Изменения пушных зверей под влиянием одомашнивания (Управление звероводством Министерства сельского хозяйства СССР). Совещание, посвященное 100-летию выхода в свет книги Чарлза Дарвина «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания» (1968), 18–20 декабря 1968 г. // Тез. докл. М.: Изд-во МГУ, 1968. С. 23–28.
- Афанасьев В.А. Изменение пушных зверей при разведении в клетках. Проблемы domestikации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 33–37.
- Афанасьев В.А., Перельдик Н.Ш. Клеточное пушное звероводство. М.: Колос, 1966.
- Баевский Ю.Б. Изменчивость плодовитости баргузинских соболей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 59. Вып. 6. С. 15–26.
- Баевский Ю.Б. О резорбции и перемещении зародышей у соболя // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 4. С. 115–119.
- Баевский Ю.Б., Беляев Д.К., Уткин Л.Г. Наблюдения над яичниковыми яйцами соболя // Докл. АН СССР. 1958. Т. 120. № 2. С. 439–440.
- Бакеев Н.Н., Монахов Г.И., Сеницын А.А. Сосьоль. Вятка, 2003. 336 с.
- Беляев Д.К., Перельдик Н.Ш., Портнова Н.Т. Экспериментальное сокращение периода эмбрионального развития у соболей // Журн. общ. биологии. 1951. Т. 12. № 4. С. 260–265.
- Беляев Д.К. Улучшить племенную работу в лисоводстве // Кролиководство и звероводство. 1968. № 5. С. 37–39.
- Беляев Д.К., Уткин Л.Г. Вопросы повышения плодовитости соболей, разводимых в неволе // Вопросы

- биологии размножения пушных зверей // Науч. тр. НИИПЗК. 1960. Т. 5. С. 95–115. [Некоторые данные по размножению соболей, разводимых в неволе // Там же. С. 40–70.]
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Поведение и воспроизводительная функция животных, Сообщение I. Корреляция свойств поведения со временем размножения и плодовитостью // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964а. Т. 69. № 4. Вып. 3. С. 5–19.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Поведение и воспроизводительная функция животных, Сообщение II. Корреляционные изменения при селекции на приручаемость // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964 б. Т. 69. № 4. Вып. 4. С. 5–14.
- Беляев Д.К., Терновская Ю.Г. Биология размножения соболя при клеточном разведении. Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1972. 480 с.
- Бернацкий В.Г., Снытко Э.Г., Носова Н.Г. Вызов суперовуляции у соболей с помощью гонадотропных гормонов в период анеструса // Тр. НИИПЗК. 1977. Т. 15. С. 53–57.
- Бернацкий В.Г., Уткин Л.Г., Куличков Б.А. Гормональная стимуляция овуляции у соболя // Тр. НИИПЗК. 1981. Т. 26. [Биология и ветеринария пушных зверей и кроликов]. С. 100–104.
- Бернацкий В.Г., Куличков Б.А. Стимуляция репродуктивной функции молодых самок соболей хорионическим гонадотропином // Тр. НИИПЗК. 1984. Т. 31. [Достижения науки в области звероводства и промышленного кролиководства]. С. 107–112.
- Доппельмаир Г.Г. Географическое распространение соболя и районы соболиного промысла // Уральский охотник. 1926. № 4/5. С. 4–22.
- Дулькейт Г.Д. Материалы по изучению биологии соболя и соболиного хозяйства острова Большой Шантар. Владивосток, 1929. 119 с.
- Залекер В.Л. Плодовитость соболей в природе // Каракулеводство и звероводство. 1952. № 3. С. 40–42.
- Залекер В.Л. К вопросу о плодовитости соболей в природе // Каракулеводство и звероводство. 1953. № 2. С. 51–53.
- Залекер В.Л. Материалы по размножению и возрасту соболей в природе // Тр. ВНИО. 1956f. Вып. 16. Вопросы биологии пушных зверей. С. 122–144.
- Залекер В.Л., Полузадов Н.Е. Размножение и питание соболей в природе // Охота и охотничье хозяйство. 1956. № 8. С. 25–26.
- Илларионов М.С. Поведение лисиц и их воспроизводительность // Кролиководство и звероводство. 1976. № 6. С. 17–18.
- Ильина Е.Д. Основы генетики и селекции пушных зверей. Главпушнина НКВТ, 1935.
- Ильина Е.Д., Кузнецов Г.А. Основы генетики и селекции пушных зверей. М.: Колос, 1983. 280 с.
- Казакова Т.И., Докукин Ю.М. Племязверосовхозу «Пушкинский» 75 лет // Кролиководство и звероводство. 2003. № 6. С. 6–10.
- Каштанов С.Н. Из истории племзавода «Салтыковский» // Кролиководство и звероводство. 2003. № 6. С. 11–14.
- Клер Р.В. Течка и беременность у некоторых видов куньих // Тр. Моск. зоотех. ин-та. М., 1941. Т. 1. С. 20–61.
- Клер Р.В., Снытко Э.Г. Зависимость оплодотворения соболей от особенностей гона // Тр. НИИПЗК. 1973. Т. 12.
- Колдаева Е.М. Пушные звери клеточного разведения. Генетика и селекция (книга первая). М.: ФГУП Изд-тво «Известия», 2004. 296 с.
- Коченов С.С. Влияние разной освещенности шедов на воспроизводительную функцию взрослых самок соболей // Тр. НИИПЗК. 1974. Т. 13. Проблемы пушного звероводства и кролиководства. С. 60–64.
- Кудина Н.И. Материалы научной конференции МВА по вопросам ветеринарии, зоотехнии, товароведения. М., 1969.
- Кудина Н.И., Павлюченко В.М., Григорьев М.Ю., Имшенецкая Е.С. Влияние ультрафиолетового облучения на половое созревание молодых самок соболей // Пути повышения продуктивности сельскохозяйственных животных. Одесса, 1972. С. 24–28.
- Куличков Б.А., Портнова Н.Т. Русский соболь. М.: Колос, 1967.
- Маматкина Э.Г. Некоторые закономерности половой циклики соболя // Тр. ВСХИЗО. 1964. Т. 17.
- Маматкина Э.Г. Некоторые факторы, влияющие на размножение молодых самок соболей // Тр. ВСХИЗО. 1967а. Вып. 26. С. 114–118.
- Маматкина Э.Г. Плодовитость соболей в зависимости от показателей роста // Тр. ВСХИЗО. 1967б. Вып. 26. С. 119–122.
- Маматкина Э.Г. Возрастные изменения половых органов самок соболей // Тр. ВСХИЗО. 1967в. Вып. 26. С. 123–127.
- Маматкина Э.Г. Размножение соболей в зверосовхозах и пути повышения их плодовитости: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1968. 193 с.
- Мантейфель П.А. К вопросу о размножении соболя в неволе // Пушное дело. 1928. № 10. С. 18–21.
- Мантейфель П.А. Соболь. М.; Л.: КОИЗ, 1934. 108 с.
- Мантейфель П.А. Жизнь пушных зверей. М.: Госкультпросветиздат, 1947. 88 с.
- Монахов Г.И. Изменчивость плодовитости соболей Предбайкалья и Забайкалья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76. Вып. 5. С. 40–44.

- Монахов Г.И. Репродуктивный процесс в популяциях соболя // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 6. С. 53–64.
- Моравецкий А.Ф. Роль «ложного гона» в размножении соболя // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюз. совещ.). М., 1988. С. 99–101.
- Моравецкий А.Ф. Роль хемокоммуникации в половом созревании самок соболя // Проблемы химической коммуникации животных. М.: Наука, 1991. С. 380–388.
- Милованов Л.В. История звероводства: «Салтыковский» (ОАО «Племенной зверосовхоз “Салтыковский”» Московской области – 70 лет). М.: Колос-Пресс, 2001. 168 с.
- Мишуков Л.К. С чего началось соболеводство? // Кролиководство и звероводство. 1998. № 5/6. С. 15.
- Павлов М.К., Балиева И.В. Племенное дело 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.
- Перельдик Н.Ш., Милованов., Ерин А.Т. Кормление пушных зверей. М.: Колос, 1981. 335 с.
- Пономарев А.Л. Реакция некоторых куньих (*Mustelidae*) на градиент температуры // Зоол. журнал. 1944. Т. 23. Вып. 1. С. 51–55.
- Портнова Н.Т. Опыт работы соболиной фермы Пушкинского звероводческого совхоза // Кролиководство и звероводство. 1941. № 6. С. 7–9.
- Портнова Н.Т. Наш опыт разведения соболей // Кролиководство и звероводство. 1966. № 4. С. 15–16.
- Раевский В.В. Жизнь кондо-сосьвинского соболя. М., 1947. 220 с.
- Рожнов В.В., Сергеев Е.Г. Возможные подходы и пути решения проблемы задержки полового созревания соболя: компенсаторная роль конспецифичных запаховых сигналов в период раннего развития щенков // Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы восстановления и дальнейшего развития клеточного пушного звероводства и кролиководства России». Родники, Моск. обл., 2002. С. 141–150.
- Ручкина З.С. Репродуктивный потенциал однолетних соболей в условиях клеточного содержания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 18 с.
- Сабанеев Л.П. Соболя и соболиный промысел. М.: Типография Готье, 1875. 73 с.
- Сайдинов А.В. Историю хозяйства делают люди // Кролиководство и звероводство. 2006а. № 4. С. 1. 16–21.
- Сайдинов А.В. Звероводы обсуждают программу развития отрасли // Кролиководство и звероводство. 2006б. № 5. С. 5–11.
- Сергеев Е.Г., Рожнов В.В. Ускоряет ли поздняя отсадка половое созревание самок соболей? // Кролиководство и звероводство. 2005. № 3. С. 18.
- Серебровский А.С. Геногеография и генофонд сельскохозяйственных животных // Научное слово. 1928. № 29. С. 3–22.
- Снытко Э.Г. Воспроизводительная способность молодых самок соболей в условиях продленного светового дня // Тр. НИИПЗК. 1977. Т. 16: Проблемы пушного звероводства и кролиководства. С. 113–117.
- Снытко Э.Г., Кирилушкин И.Ф. Эффективность оценки соболей по качеству потомства // Тр. НИИПЗК. 1983, № 29. С. 111–115
- Старков И.Д. Биология и разведение соболей и куниц. М., 1947.
- Терновская Ю.Г., Беляев Д.К. Некоторые особенности размножения соболя в связи с его поведением // Тр. Второго всесоюз. совещ. по млекопитающим. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1975. С. 118–120.
- Терновский Д.В. Биология кунцеобразных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 280 с.
- Тимофеев В.В., Надеев В.Н. Соболя. М.: Изд-во техн. и эконом. лит-ры по вопросу заготовок, 1955. 403 с.
- Тугаринов А.Я. Соболя в Енисейской губернии. Красноярск, 1913. 20 с.
- Туомайнен К.Г. К вопросу о разведении соболей в неволе. 1930 г. 29 с. (Рукопись из фонда библиотеки ВНИИОЗ). Цит. по: Бакеев и др. 2003. С. 166.
- Уткин Л.Г., Соболя А.А. Воспроизводительная способность самок соболей // Науч. тр. НИИПЗК. М., 1980. Т. 22. С. 62–66.
- Чекалова Т.М., Орлова Т.В. Способ определения овуляции после спаривания у самок соболей // Особенности селекционно-племенной работы в животноводстве. М.: МВА, 1984. С. 98–101.
- Чекалова Т.М. Особенности гона самок соболей разного возраста // Повышение эффективности селекционно-племенной работы в животноводстве. М.: МВА, 1986. С. 135–139.
- Чекалова Т.М. Воспроизводительная способность песцов (*Alopes lagopus*), лисиц (*Vulpes vulpes*), соболей (*Martes zibellina*) и пути ее увеличения в промышленном звероводстве: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. М., 2002а. 37 с.
- Чекалова Т.М. Потентность молодых самцов соболей // Кролиководство и звероводство. 2002б. № 1. С. 18.
- Шульгина Н.К., Полинцев Ю.В., Розен В.Б., Дивеева Г.М. Показатели эндокринной функции гонад на начальных этапах постнатального онтогенеза самок соболей // Проблемы эндокринологии. 1981. № 6 (27). С. 71–74.

- Шульгина Н.К. Эндокринная функция яичников самок соболей в постэмбриональном онтогенезе и ранняя оценка их репродуктивной способности: Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1983. 24 с.
- Шульгина Н.К. Эндокринная функция яичников самок соболей в период постэмбрионального онтогенеза // Проблемы соболиного хоз-ва России: Сб. матер. V Всерос. науч.-практ. Интернет-конф. по соболю (апрель–декабрь, 2005 г.). Киров, 2006а. С. 251–259.
- Шульгина Н.К. Содержание половых стероидов в крови самок соболей в течение первых двух лет жизни // Докл. РАСХН. 2006б. № 6 С. 11.
- Huxley J.S. Clines: an auxiliary method in taxonomy // Bijdr. Dierk. 1939. T. 27. P. 491–520.

THE ENDOCRINOLOGICAL ASPECTS OF FUR FARM SABLE (*MARTES ZIBELLINA* LINNAEUS, 1758) DOMESTICATION

N.K. Shulgina

Russian Academy of Agricultural Sciences, Department of Animal Breeding, Moscow, Russia,
e-mail: hopesh@yandex.ru

Summary

Some effects of historical process of sable domestication at The Russian special fur sable farms are presented. 2–5 month young age females of sable are characterized with the same level of sex steroids in peripheral blood as in adult reproductive animals. The elevation of ovarian endocrine activities at the age of 5 month is revealed. The retrospective analysis of reproductive success at the age of 2–3 year old displayed the positive role of steroids hormone in young sable females in comparison with mated, no mated and whelped females.