

Генетический контроль развития американских норок (*Mustela vison Schreber*).

3. Жизнеспособность и плодовитость сапфирового потомства, полученного от серебристо-голубых самок, гетерозиготных по гену *Aleutian*

Ю. И. Вагин

Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины
252143, Киев, ул. Академика Заболотного, 150

Установлено, что жизнеспособность и плодовитость сапфировых (генотип $rraa$) норок, рожденных серебристо-голубыми ($rrAa$) самками, выше, чем у норок аналогичного генотипа, рожденных сапфировыми самками. Кроме того, показано, что падеж $rraa$ молодняка полученного от $rrAa$ самок, в период эпизоотии чумки был значительно ниже, чем падеж молодняка генотипов $rrAa$, $rrAA$ и $rraa$ (из внутривидового разведения). Сделан вывод о повышенной общей приспособленности $rraa$ норок, рожденных $rrAa$ самками.

Введение. Ранее в потомстве серебристо-голубых ($rrAa$) самок, спаривавшихся с $rraa$ самцами, было зафиксировано отклонение от теоретически ожидаемого расщепления по генотипу, выразившееся в дефиците $rraa$ щенков при рождении [1]. Указанный дефицит был обусловлен избирательной элиминацией сапфировых зародышей. Дальнейший анализ позволил выявить конкретные элиминирующие факторы и определить время их действия в пренатальном онтогенезе [2]. Известно, что естественный отбор не может происходить без избирательной элиминации [3], однако наличие последней необязательно связано с действием естественного отбора [4—6]. Таким образом, получить более определенный ответ на вопрос, является ли избирательная элиминация сапфировых зародышей функцией естественного отбора (в нашем случае — эмбрионального отбора), представлялось возможным, лишь определив общую приспособленность «дефицитного» потомства. Дело в том, что общая приспособленность, как правило, повышается в ответ на действие естественного отбора, а ее основными компонентами являются жизнеспособность и пло-

довитость особей [7, 8]. Таким образом, оценив указанные компоненты $rraa$ норок, потомков серебристо-голубых ($rrAa$) самок, можно будет с большой определенностью говорить и о причине избирательной элиминации сапфировых зародышей.

Материалы и методы. Использованы данные, полученные в результате пятилетних исследований, по жизнеспособности и плодовитости американских норок генотипов $rraa$ из внутривидового и гетерогенного разведений зверей.

Ранний постнатальный отход $rrAa$ и $rraa$ щенков из гетерогенного разведения, фиксируемый в первые 7—10 дней после их рождения, был объединен и условно принят как отход только $rraa$ молодняка. Основанием для интеграции послужили данные о равном соотношении сапфировых и серебристо-голубых ($rrAa$) щенков в пометах с отходом и без отхода молодняка [1], из чего следовало, что жизнеспособность норчат указанных генотипов из смешанных пометов в постнатальном периоде развития выравнивалась. Провести прямую сравнительную оценку жизнеспособности сапфировых щенков из внутривидового и гетерогенного разведений не представлялось возможным, поскольку

щенки генотипов рrAa и рrаа при рождении фенотипически неразличимы.

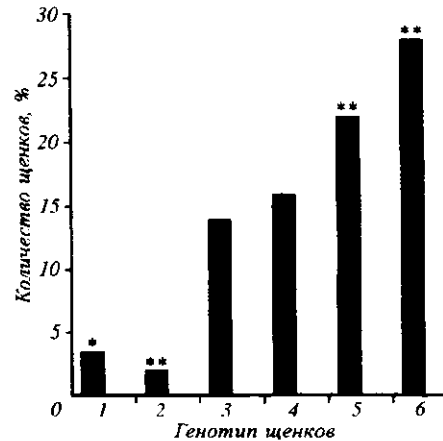
Кроме того, жизнеспособность норок была проанализирована в экстремальных условиях существования зверей — во время эпизоотии чумки в зверосовхозе.

Плодовитость самок рrаа, рожденных матерями рrAa, оценивали по стандартным показателям и сравнивали с плодовитостью самок рrаа, полученных из внутривидового разведения.

Все фактические данные подвергнуты статистической обработке [9].

Результаты и обсуждение. Анализ раннего постнатального отхода молодняка, проведенный на протяжении пяти сезонов щенения для двух возрастных групп самок норок, показал, что уровень гибели щенков рrаа из гетерогенного разведения и щенков аналогичного генотипа из внутривидового разведения в первые 7—10 дней после рождения в целом различался (табл. 1). При этом в четырех случаях из семи смертность молодняка рrаа из гетерогенного разведения была достоверно ниже.

Кроме того, сравнительную оценку жизнеспособности щенков различных генотипов и различного происхождения проводили в экстремальных условиях существования зверей — во время эпизоотии чумки. На рисунке представлены данные о падеже норчат в этот период. Эпизоотия вспыхнула примерно через месяц после отсадки молодняка. Расчеты убедительно показывают, что сапфировые щенки, рожденные серебристо-голубыми матерями, гетерозиготными по гену *Aleutian*, характеризуются большей устойчивостью к чумке, чем чистопород-



Дифференциальная гибель щенков в период эпизоотии чумки. Генотип родителей: 1 — самки рrAa × самцы рrAa; 2 — самки рrAa × самцы рrаа; 3 — самки рrаа × самцы рrаа; 4 — самки рrAa × самцы рrAa рr; 5 — самки рrAa × самцы рrаа. Генотипы щенков: 1—3 — рrаа (сапфировые); 4 — рrAa (гомозиготные серебристо-голубые); 5, 6 — серебристо-голубые, гетерозиготные по гену *Aleutian*. Различия достоверны при $p > 0,99$ (*) и $z > 0,999$ (**)

ные сапфировые щенки и серебристо-голубые щенки генотипов рrAa и рrAa ($p > 0,999$). Различий в устойчивости к чумке между чистопородными серебристо-голубыми (рrAa) и чистопородными сапфировыми щенками не обнаружено. На фоне высокой устойчивости к чумке сапфировых (матери рrAa) щенков бросается в глаза очень низкая резистентность серебристо-голубых щенков генотипа рrAa. Она достоверно ниже, чем у чистопородных норчат генотипов рrAa и рrаа.

Попытка оценить жизнеспособность молодняка в период эпизоотии в зависимости от возраста матерей и величин помётов не дала определенных результатов.

В соответствии с использованным селекционным методом часть самок рrаа, полученных в условиях гетерогенных скрещиваний, вовлекалась в чистопородное разведение норок сапфирового окраса. Такой подход позволил сравнить плодовитость сапфировых самок различного происхождения (табл. 2). Результаты анализа выявили повышенные репродуктивные свойства сапфировых самок, рожденных серебристо-голубыми (рrAa) матерями. Сравнение с чистопородными сапфировыми норками показало, что у них в шести случаях из семи отмечалась большая величина помётов к моменту регистрации щенков при расчете на одну покрытую самку. Данное репродуктивное превосходство складывалось из увеличения числа щенков при рождении и уменьшения доли покрытых, но не давших приплода, самок. В численном выражении

Таблица 1
Ранний постнатальный отход сапфирового молодняка различного происхождения, %

Сезон щенения	Происхождение щенков			
	Гетерогенное разведение		Внутривидовое разведение	
	Возраст самок, годы			
	1	2	1	2
1-й	11,4±3,0*	—	27,9±5,7	—
2-й	8,2±1,8	8,9±2,3*	10,8±1,2	16,8±2,2
3-й	15,0±1,3	—	14,9±0,8	—
4-й	17,3±1,7	12,2±1,4**	17,0±0,9	24,3±1,5
5-й	12,7±1,8**	—	23,4±1,9	—

Примечание. Различия в отходе сапфировых щенков достоверны при * $p > 0,95$; **при $p > 0,999$.

Таблица 2
 Плодовитость сапфировых самок различного происхождения в условиях внутривидового разведения (анализ пяти сезонов щенения)

Происхождение самок	Возраст самок, годы	Щенков в помете при рождении, М±m					Покрытые самки, не давшие приплода, %					Зарегистрировано щенков на покрытую самку, %				
		Сезон щенения														
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
Самки праа матерей праа	1	5,64± ±0,15	4,93± ±0,19	4,85± ±0,24	4,83± ±0,18	4,92± ±0,12	10,6	16,9	38,4	12,5	20,9	4,37	3,66	2,52	3,29	2,98
То же	2	—	5,50± ±0,24	—	4,97± ±0,15	—	—	26,0	—	11,5	—	—	3,38	—	3,33	—
Самки праа матерей ррАа	1	5,97± ±0,24	5,00± ±0,50	5,09± ±0,31	5,29± ±0,34	4,66± ±0,23	12,7	16,7	32,8	8,7	10,8*	4,68	3,22	2,76	3,70	3,46
То же	2	—	5,16± ±0,47	—	5,05± ±0,44	—	—	13,8*	—	4,5	—	—	3,69	—	3,68	—

Примечание. Различия достоверны при *р > 0,95.

оно составило в среднем 9,6 %, что позволило получить звероводческому хозяйству около 30 «лишних» щенков на 100 покрытых самок.

Итак, анализ представленных данных показывает, что плодовитость и жизнеспособность сапфирового потомства, преодолевшего барьер жесткой избирательной элиминации в условиях гетерогенной беременности, выше, чем у сапфирового молодняка из чистопородного разведения. Это позволяет сделать вывод о повышении их общей приспособленности, поскольку плодовитость и жизнеспособность, наряду со скоростью развития, являются ее основными компонентами [7, 8]. В свою очередь, повышение общей приспособленности обусловлено, как правило, действием естественного отбора; применительно к нашему случаю — внутриутробной селекцией зародышей в условиях гетерогенной беременности серебристо-голубых (ррАа) самок норок. Таким образом, в качестве фундаментальной причины отмеченного дефицита сапфирового молодняка при рождении [1] выступает, по всей видимости, эмбриональный отбор, «сито» которого оказалось непреодолимым для большинства сапфировых зародышей. На основании данных настоящего исследования, а также полученных ранее [2] можно предположить, что «жесткость» эмбриональной селекции в решении «конкурентных споров» между зародышами ррАа и праа определялась сочетанием действия двух элиминирующих факторов: количества бластоцист и длительности светового дня во

время их имплантации. При этом степень «жесткости» селекции возрастала по мере увеличения количества бластоцист и уменьшения длительности светового дня. По-видимому, отмеченные выше «жесткие условия» не препятствовали успешной имплантации зародышей ррАа. В свою очередь, сапфировые, которым все же удалось «избежать» элиминации и имплантировать, могли обладать более высокой общей приспособленностью, что нашло свое выражение в повышенной плодовитости и жизнеспособности сапфирового потомства, полученного от серебристо-голубых (ррАа) самок.

Ключевыми моментами внутриутробной селекции, обострявшими и разрешавшими конкурентные взаимоотношения зародышей, являлись, по всей вероятности, так называемые критические периоды эмбрионального развития животных, к которым относится и имплантация бластоцист [10]. Можно предположить, что они характеризуются резкими изменениями направлений и (или) интенсивности действия селективных факторов, обусловленными дифференциальной экспрессией генома зародышей на различных стадиях пренатального онтогенеза [11] и приводящими к значительному усилению элиминирующей функции отбора. Результатом этих процессов может стать существенное повышение генетически детерминированной избирательной смертности.

Таким образом, изучение процессов реализации фенотипической информации при взаимодействиях между зародышами различных генотипов и

материнским организмом (естественной средой их развития) в критических периодах эмбриогенеза представляется важным моментом в познании закономерностей внутриутробной селекции.

Собранные нами доказательства в пользу существования эмбриональной селекции немногочисленны [12—16]. Их дальнейшее накопление и анализ связаны не только с необходимостью познания закономерностей внутриутробных селективных процессов, но и с практическим использованием в деле повышения плодовитости сельскохозяйственных животных, сопровождающимся большими трудностями [17, 18]. В первую очередь к ним относится «бессилие» массового отбора в повышении воспроизводительного потенциала животных, поскольку коэффициенты наследования многоплодия в силу высокой стабилизации величин пометов очень низкие [19—23].

Вполне вероятно, что познание процессов эмбриональной селекции позволит разработать более надежные и эффективные методы использования воспроизводительного потенциала сельскохозяйственных животных.

Ю. В. Вагин

Генетичний контроль розвитку американських норок (*Mustela vison Schreber*). 3. Життєздатність та плідність сапфірового потомства, отриманого від сріблясто-блакитних самок, гетерозиготних за геном *Aleutian*

Резюме

Встановлено, що життєздатність та плідність сапфірових (генотип *ppaa*) норок, народжених сріблясто-блакитними (*ppAa*) самками, вища, ніж у норок аналогічного генотипу, народжених сапфіровими самками. Крім того, зазначено, що падіж *ppaa* молодняка, здобутого від *ppAa* самок в період епізоотії чумки, був значно нижчим за падіж молодняка генотипів *ppAa*, *ppAA* та *ppaa* (з внутрішньопорідного розведення). Зроблено висновок про підвищену загальну пристосованість *ppaa* норок, народжених *ppAa* самками.

Yu. V. Vagin

Genetic control of minks (*Mustela vison Schreber*) development. Communication 3. Viability and fertility of sapphire offspring born by silver-blue females heterozygous by *Aleutian* gene

Summary

It was established that viability and fertility of sapphire (genotype *ppaa*) minks being born by silver-blue (*ppAa*) females were higher than those obtained from sapphire females. The *ppaa* young animals murrain obtained from *ppAa* females was shown to be considerably lower during the plague epizootic than that of *ppAa*, *ppAA* and *ppaa* (from intrabreeding) genotypes. One can draw the conclusion of heightened total suitability of *ppaa* minks being born by *ppAa* females.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вагин Ю. В. Генетический контроль развития американских норок (*Mustela vison Schreber*). 1. Расщепление по генотипу в потомстве серебристо-голубых самок, гетерозиготных по гену *Aleutian* // Биополимеры и клетка.—1996.—12, № 5.—С. 18—20.
2. Вагин Ю. В. Генетический контроль развития американских норок (*Mustela vison Schreber*). 2. Факторы, влияющие на дефицит сапфирового потомства серебристо-голубых самок, гетерозиготных по гену *Aleutian* // Там же.—№ 6.—С. 57—62.
3. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора.—М.: Наука, 1968.—451 с.
4. Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику.—М.: Мир, 1984.—230 с.
5. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция.—М.: Мир, 1982.—488 с.
6. Доккинз Р. Эгоистический ген.—М.: Мир, 1993.—316 с.
7. Майр Э. Зоологический вид и эволюция.—М.: Мир, 1968.—597 с.
8. Майр Э. Эволюция // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева.—1980.—25, № 3.—С. 266—277.
9. Плохинский Н. А. Биометрия.—Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961.—312 с.
10. Светлов П. Г. Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез // Вопр. цитологии и общ. физиологии.—М.: Л., 1960.—С. 263—285.
11. Гилберт С. Биология развития.—М.: Мир, 1994.—228 с.
12. Hull P. Partial incompatibility not affecting total litter size in the mouse // Genetics—1964.—50, N 4.—P. 563—570.
13. Hanna B. L., Sawin P. B., Sheppard L. B. Recessive buphthalmos in the rabbit // Ibid.—1962.—47, N 5.—P. 5190-5-529.
14. Radachonska A. Effect on the gene Mosaik (Ms) on growth rate, weigh of organs and hair structure in mouse // Genet. pol.—1970.—7, N 2.—P. 257—274.
15. Беляев Д. К., Железова А. И. Опыт экспериментальной регуляции эмбриональной жизнеспособности у норок // Генетика.—1976.—12, № 6.—С. 550-6-59.
16. Беляев Д. К., Трут Л. Н., Рувинский А. О. Генетически детерминированная летальность у лисиц и возможности ее преодоления // Генетика.—1973.—9, № 9.—С. 71—82.
17. Беляев Д. К. Генетика и проблемы селекции животных // Там же.—1966.—2, № 10.—С. 36—48.
18. Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция.—М.: Наука, 1967.—591 с.
19. Плохинский Н. А. Наследуемость.—Новосибирск: Наука, 1964.—196 с.
20. Беляев Д. К. О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их значении для теории эволюции и селекции животных // Изв. Сиб. отд. АН СССР.—1962.—№ 10.—С. 111—124.
21. Smith M. H., Garten C. T., Ramsey P. R. Genic heterozygosity and population dynamics in small mammals // Isozymes IV: Genetics and evolution / Ed. C. L. Markert.—New York, 1975.—P. 85—102.
22. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе.—М.: Изд-во иностр. лит., 1957.—403 с.
23. Евсиков В. И. Генетические и фенотипические основы регулирования плодовитости млекопитающих: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.—Новосибирск, 1974.—44 с.