

## Роль гена *aleutian* в онтогенезе *Mustela vison*. 4. Влияние величин пометов и дат рождения щенков на расщепление в потомстве *ppAa* самок и *ppaa* самцов норок

Ю. В. Вагин

Институт молекулярной биологии и генетики НАН Украины  
Ул. Академика Заболотного, 150, Киев, 03143, Украина

---

*Установлена зависимость соотношения серебристо-голубого (генотип *ppAa*) и сапфирового *ppaa* молодняка, полученного от *ppAa* самок и *ppaa* самцов, от размеров пометов при рождении и дат рождения щенков норок *M. vison*.*

---

**Введение.** Ранее установлено, что расщепление в потомстве серебристо-голубых самок норок *M. vison*, гетерозиготных по гену *aleutian* (генотип *ppAa*), достоверно отклоняется от теоретически ожидаемого [1, 2]. Причиной подобного рода отклонений являются разнообразные биологические процессы, детально рассмотренные в сообщении [3]. Указанные процессы играют важную роль в формировании генетического разнообразия популяций. Среди них, по мнению многих эволюционистов, особое значение имеет положительный, или дарвиновский, отбор, поскольку именно ему отдается пальма первенства в трансформации генетических программ индивидуального развития организмов [4—6]. Вместе с тем, как это ни парадоксально, нельзя не отметить скудости фактов, подтверждающих его ведущую роль в этом процессе [7]. Ситуация еще усложняется, если обратиться к конкретным исследованиям о вкладе дарвиновского отбора в формирование млекопитающих на пренатальной стадии развития, так как ни одно из известных нам однозначно не подтвердило его присутствия на данном этапе онтогенеза [2].

Исходя из вышеизложенного Кимура [7], в отличие от неodarвинистов, определил роль естественного отбора, в основном, как функцию устране-

ния от дальнейшего размножения менее приспособленных особей. В то время как, по его мнению, генетическое разнообразие в природных популяциях, в том числе и резерв наследственной изменчивости, создается, как правило, не путем селекции, а стохастическим распространением нейтральных мутаций с их последующей фиксацией в популяциях. Его точка зрения подтверждается также и данными о нарушениях расщепления [3], поскольку большинство из них связано либо с действием эмбриональных леталей, либо с выраженным негативным влиянием рецессивных гомозигот, а носители указанных генетических аномалий практически полностью элиминируются.

Однако вполне возможно, что данный вывод не столько обусловлен скромной ролью дарвиновского отбора в процессах формообразования, сколько связан с трудностями его выявления. Преодоление этих трудностей зависит, в первую очередь, от использования верного методологического подхода.

По мнению автора, первым указанием на действие дарвиновского отбора в пренатальном онтогенезе является частичная элиминация одного из генотипов, подобная зафиксированной в потомстве *ppAa* самок и *ppaa* самцов [1, 2].

Вторым указанием в пользу его существования является наличие элиминирующих факторов, действие (или бездействие) которых на протяжении внутриутробного развития влечет за собой наруше-

ние расщепления по генотипу, фиксируемое при рождении молодняка. Поиску факторов подобного рода, влияющих на расщепление в потомстве *ppAa* самок и *ppaa* самцов норок, и посвящено настоящее исследование.

**Материалы и методы.** Анализ соотношения щенков генотипов *ppAa* и *ppaa* при рождении молодняка, полученного от скрещивания *ppAa* самок с *ppaa* самцами, проводили в зависимости от размеров пометов и дат рождения щенков у самок норок *M. vison*.

При статистической обработке данных использовали метод  $\varphi$  (Fisher) [8].

**Результаты и обсуждение.** Распределение самок по размерам их пометов показало, что чаще всего у норок рождалось от 5 до 7 щенков (рис. 1). Кроме того, средневзвешенный показатель размеров пометов составил 5,59 щенка на одну щенившуюся самку. Эти показатели стали основой для объединения пометов в две группы: малые (от 1 до 5) и большие (от 6 и более щенков) пометы. Суммарные (за пять сезонов размножения) данные по соотношению серебристо-голубых и сапфировых щенков при рождении в малых и больших пометах не различались между собой и составили 63,3 к 36,7 % и 66,9 к 33,1 % соответственно. Однако поскольку имелись указания на зависимость интенсивности частичной элиминации эмбрионов от их количества в утробе самок млекопитающих [9, 10], дальнейший анализ расщепления в потомстве в зависимости от дат рождения норчат проводили дифференцированно: в группах малых и больших пометов. К этому же побуждало и то обстоятельство, что повышенная элиминация *ppaa* зародышей [1, 2] могла стать результатом одновременного действия нескольких элиминирующих факторов или их различным сочетанием. Данный подход оказался весьма продуктивным.

На основании суммарного (за пять сезонов размножения) распределения по датам щенения (рис. 2) самки норок были разделены на три группы: щенившиеся в начале (19—24 апреля), в разгар (25—29 апреля) и в период спада (30 апреля—11 мая) родовой деятельности. Поскольку данные по соотношению *ppAa* и *ppaa* щенков в малых пометах (рис. 3) для самок, щенившихся на подъеме (с 19 по 24 апреля) и в пике (с 25 по 29 апреля) родовой активности самок, не различались между собой, то они были объединены и сравнивались с аналогичными данными для самок, щенившихся на спаде родовой активности, то есть после 29 апреля. Сравнение показало, что в поздних пометах соотношение *ppAa* и *ppaa* щенков составило 48,8 к 51,2 %, что соответствовало теоретически

ожидаемому и достоверно ( $p < 0,01$ ) отличалось от аналогичного показателя (67,6 к 32,4 %) для самок, щенившихся в период с 19 по 29 апреля.

Таким образом, можно констатировать, что соотношение щенков *ppAa* и *ppaa* в пометах малой величины зависит от даты их рождения.

Очевидно, что события, приведшие к повышенной гибели сапфирового потомства, зафиксированные по результатам нарушения генотипического расщепления при рождении щенков [1, 2], происходили на пренатальных стадиях онтогенеза. Причем, как показал предварительный анализ, они с высокой степенью вероятности происходили до или во время имплантации [11]. Так как даты рождения щенков жестко связаны с датами имплантации зародышей, а все различия в продолжительности беременности норок обусловлены исключительно

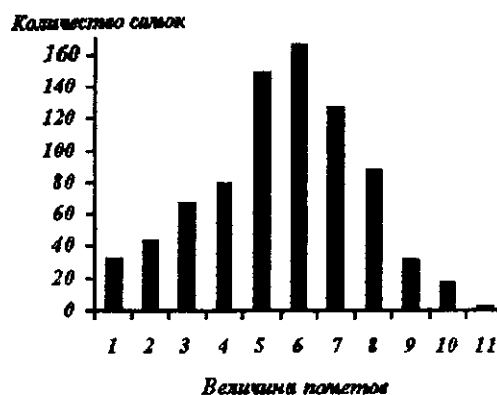


Рис. 1. Распределение самок по размерам их пометов за пять сезонов размножения

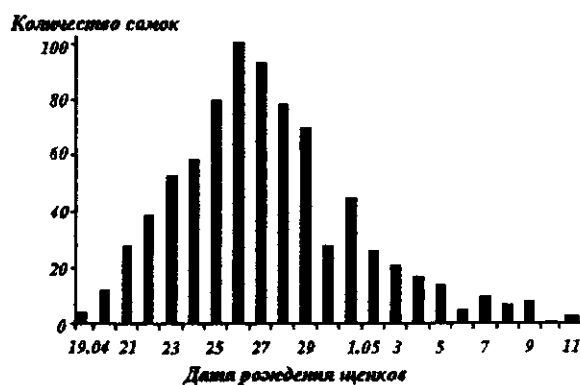


Рис. 2. Распределение самок по датам их щенения за пять сезонов размножения



Рис. 3. Соотношение ppAa (1) и ppaA (2) щенков в малых пометах в зависимости от даты их рождения: а — 19.04—24.04; б — 25.04—29.04; в — 19.04—29.04; з — 30.04—11.05

варьирующей длительностью эмбриональной диапаузы [12, 13], можно предположить что повышенная элиминация ppaA зародышей происходила при имплантации. Хотя нельзя при этом полностью исключить связь этих событий с доимплантационным этапом.

Известно, что воспроизводительная функция норки находится под фотопериодическим (соотношение длительностей светлой и темной частей суток) контролем, влияющим на репродуктивную функцию самок и в том числе на длительность эмбриональной диапаузы, определяя тем самым сроки начала имплантации бластоцист [14—16]. Следовательно, фотопериодизм, опосредованно контролируя сроки начала имплантации [17], мог оказать влияние на соотношение сапфировых и серебристо-голубых (ppAa) щенков в потомстве серебристо-голубых (ppAa) самок, поскольку ранние и поздние сроки рождения щенков связаны с имплантацией бластоцист в существенно различающихся фотопериодических условиях.

В ряде экспериментов было показано, что искусственное изменение фотопериодических условий влияет на генотипический состав потомства. Дополнительное освещение самок во время беременности позволило получить гомозиготных грузинских белых лисят ( $W^G W^G$ ) и гомозиготных по гену шедоу ( $S^H S^H$ ) норчат, обычно погибающих в эмбриональном периоде развития [18, 19].

Таким образом, фотопериодизм, играя решающую роль в регуляции репродуктивного цикла многих видов млекопитающих путем воздействия на их гормональную сферу [20], по всей вероятности, мог выступать и в качестве одного из факторов, определяющих повышенную элиминацию сапфировых эмбрионов.

Анализ соотношения молодняка в больших пометах у самок, щенившихся в начале, разгаре и на спаде родовой активности, не выявил различий в

соотношениях ppAa и ppaA норчат, которые составили 67,0 к 33,0 %, 66,2 к 33,8 % и 68,1 к 31,9 % соответственно. Эти данные отличаются от аналогичных, полученных при анализе малых пометов (рис. 3). Следовательно, помимо фотопериодизма, на генотипический состав потомства ppAa самок и ppaA самцов норки могла влиять и величина пометов при рождении щенков.

Известно, что величины пометов при рождении щенков обнаруживают сильную положительную корреляцию с числом имплантирующих бластоцист, которое, в свою очередь, отрицательно коррелирует с длительностью эмбриональной диапаузы норки и сроками овуляции яйцеклеток [12, 13, 16, 21]. Как следствие, у самок, имевших малые поздние пометы, количество способных к имплантации бластоцист, скорее всего, было небольшим.

Эта связь указывает на число имплантирующих бластоцист как еще один возможный внутриутробный фактор, ответственный за повышенную элиминацию ppaA потомства.

Однако, и это очевидно, ни первый, ни второй из указанных элиминирующих факторов не оказывают самостоятельного действия на генотипический состав потомства ppAa самок и ppaA самцов. Решающую роль в этом процессе играет их определенное взаимосочетание.

Yu. V. Vagin

Role of the aleutian gene in *Mustela vison* ontogenesis. 4. Effect of litter value and date of birth on deviation in the minks offspring of ppAa females × ppaA males

Summary

Correlation of silver-blue (ppAa genotype) and sapphire (ppaA) offsprings obtained from ppAa females and ppaA males was established to depend on the litter value at birth and the date of birth in *Mustela vison* mink cubs.

Ю. В. Вагин

Роль гена aleutian в онтогенезе *Mustela vison*. 4. Влияние величин помета и дат народження щенят на розщеплення у потомстві ppAa самиць і ppaA самців норки

Резюме

Виявлено залежність співвідношення сріблясто-блакитного (генотип ppAa) і сапфірового ppaA молодняка, отриманого від ppAa самиць і ppaA самців, від розмірів пометів при народженні та дат народження щенят норки *M. vison*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вагин Ю. В. Роль гена aleutian в онтогенезе *Mustela vison*. 1. Анализ расщепления в потомстве норки, полученном от скрещивания ppAa самок и ppAa самцов // Биополимеры и клетка. — 2001. — 17, № 1. — С. 78—89.
2. Вагин Ю. В. Роль гена aleutian в онтогенезе *Mustela vison*. 2. Анализ расщепления в потомстве норки, полученном от

- скрещивания *ppAa* самок и *ppaa* самцов // Биополимеры и клетка.—2001.—17, № 2.—С. 166—168.
3. Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику.— Минск.: Высшая школа, 1974.—448 с.
  4. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии.—М.: Наука, 1982.—383 с.
  5. Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции.—Берлин: РСФСР, 1921.—312 с.
  6. Докинз Р. Эгоистический ген.—М.: Мир, 1993.—316 с.
  7. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности.—М.: Мир, 1985.—394 с.
  8. Плохинский Н. А. Биометрия.—Новосибирск: СО АН СССР, 1961.—312 с.
  9. Hanna B. L., Sawin P. B., Sheppard L. B. Recessive buphthalmos in the rabbit // Genetics.—1962.—47, N 5.—P. 519—529.
  10. Radachonska A. Effect on the gene Mosaik (Ms) on growth rate, weight of organs and hair structure in mouse // Genet. pol.—1970.—7, N 2.—P. 257—274.
  11. Вагин Ю. В. Роль гена *aleutian* в онтогенезе *Mustela vison*. 3. Анализ плодовитости норок генотипов *ppAA* и *ppAa* // Биополимеры и клетка.—2001.—17, № 3.—С. 249—252.
  12. Hansson A. The physiology of reproduction in mink (*Mustela vison* Schreb.) with special reference to delayed implantation // Acta Zool.—1947.—28.—P. 1—136.
  13. Enders R. K. Reproduction in the mink (*Mustela vison*) // Proc. Amer. Philos. Soc.—1952.—96.—P. 691—755.
  14. Hammond J. Control by light of reproduction in ferrets and mink // Nature.—1951.—167, N 4239.—P. 150—151.
  15. Bowness E. R. Let there be light // Fur of Canada.—1956.—22, N 2.—P. 93—97.
  16. Беляев Д. К., Клочков Д. В., Железова А. И. Влияние световых условий на воспроизводительную функцию и плодовитость норок (*Mustela vison* Schreber) // Бюл. МОИП. Отд-ние биологии.—1963.—68, № 2.—С. 107—125.
  17. Allais C., Martinet L. Relation between daylight ratio, plasma progesterone levels and timing of nidation in mink (*Mustela vison*) // J. Reprod. Fert.—1978.—54.—P. 133—136.
  18. Беляев Д. К., Трут Л. Н., Рувинский А. Е. Генетически детерминированная летальность у лисиц и возможности ее преодоления // Генетика.—1973.—9, № 9.—С. 71—82.
  19. Беляев Д. К., Железова А. И. Опыт экспериментальной регуляции эмбриональной жизнеспособности у норок // Генетика.—1976.—12, № 6.—С. 55—59.
  20. Хофман К. Фотопериодизм у позвоночных // Биол. ритмы.—М.: Мир, 1984.—С. 130—163.
  21. Беляев Д. К., Железова А. И. Опыт экспериментальной регуляции эмбриональной жизнеспособности у норок // Генетика.—1976.—12, № 6.—С. 55—59.

УДК 575.1.113.114.12  
Надійшла до редакції 12.02.2001