

ВЛИЯНИЕ ГЕНА *aleutian* НА РОСТ НОРОК *MUSTELA VISON*



Показана зависимость размеров шкур забитых норок *Mustela vison* от сочетания аллелей гена окраски меха *aleutian*. Указанную зависимость можно выразить формулой: $ppAa > ppAA > ppa$.

© Ю.В. ВАГИН, 2003

Введение. Ген *aleutian*, помимо широко известного влияния на окраску меха американских норок [1], контролирует также развитие еще ряда признаков *Mustela vison*. Наиболее изучено его влияние на репродуктивную функцию норок. Так, в ряде публикаций отмечался гетерозисный эффект плодовитости у серебристо-голубых, гетерозиготных по гену *aleutian* (генотип *ppAa*), самок [2–7]. В то же время у сапфировых (*ppaa*) самок отмечалось снижение плодовитости по сравнению с серебристо-голубыми *ppAA* и *ppAa* самками [3, 4]. При этом у *ppaa* самок наблюдался высокий процент пропустований (доля покрытых самок, не имевших приплода), отмечались смещение дат первого покрытия и более поздние сроки имплантации, растянутые сроки гона и родов, а также увеличение продолжительности беременности по сравнению с серебристо-голубыми и стандартными самками [3, 4, 8–11]. Кроме того, у сапфировых самок наблюдался высокий уровень раннего постнатального отхода молодняка [3, 4, 6].

Однако попытка определить «первичную» функцию алеутского гена, т.е. выявить конкретный молекулярный продукт, экспрессию которого он контролирует, успеха не имела [12].

Недавно было показано влияние алеутского гена на успех имплантации бластоцист [13]. Таким образом, стало очевидным, что алеутский ген экспрессируется, как минимум, уже к началу имплантации бластоцист. Поскольку экспрессия гена *aleutian* обнаружилась на столь ранней стадии пренатального онтогенеза, то и не удивительно наличие у него ярко выраженного плейотропного эффекта. Более того, можно вполне обоснованно предполагать, что в процессе дальнейших исследований в силу ранней экспрессии указанного гена будет выявлен еще ряд признаков, также находящихся под его контролем.

При анализе скорости роста *ppaa* норки различного происхождения было установлено, что *ppaa* норки (матери *ppAa*), которые развились из зародышей, выдержавших жесткую конкуренцию с бластоцистами *ppAa* за места имплантации и прошедших сито элиминации на пренатальной стадии онтогенеза, опережали в росте норки аналогичного генотипа из внутривидового (матери *ppaa*) разведения [14]. Эти различия объяснялись дарвиновским отбором *ppaa* особей (матери *ppAa*), несущих гены-модификаторы, которые ослабляют угнетающее действие на их рост гомозигот по рецессивному аллелю гена *aleutian*.

В связи с этим представляется важным получить ответ на вопрос: влияет ли на рост норок различное сочетание аллелей указанного гена?

Материал и методы. В одном из сезонов забоя зверей была проведена сравнительная оценка размеров шкур норок *M. vison*: потомков серебристо-голубых, гомозиготных по гену aleutian (*ppAA*), самок и самцов аналогичного генотипа (10678 шкур); потомков серебристо-голубых, гетерозиготных по гену aleutian (*ppAa*), самок и сапфировых самцов (659 шкур); потомков сапфировых самок и сапфировых самцов (2188 шкур). В силу наличия полового диморфизма показатели величин тела у норок размеры шкур самцов и самок оценивали отдельно. При этом все анализируемые шкуры норок зачастую укладывали в две размерные группы: у самцов это были «особо крупные» и «крупные», а у самок — «крупные» и «средние». Таким образом, представлялось вполне корректным при проведении сравнительной оценки размеров шкур ограничиться у самцов использованием данных о количестве «особо крупных», а у самок — о количестве «крупных» шкур.

Сортировку шкур забитых норок по размерным группам осуществляли специалисты по приемке меховой продукции в соответствии с утвержденными в Украине государственными стандартами.

Оценка достоверности различий между представленными выборками шкур норок проводилась на основе критерия ϕ (Фишера) [15].

Результаты исследований и их обсуждение. Анализ размеров шкур серебристо-голубых и сапфировых норок *M. vison* различного происхождения осуществляли по фактическим материалам одного сезона забоя зверей. Он показал, что относительное количество «особо крупных» шкур у серебристо-голубых, гомозиготных по гену aleutian (*ppAA*), серебристо-голубых, гетерозиготных по гену aleutian (*ppAa*), и сапфировых (*ppaa*) самцов составило 58,3; 69,7 и 16,9 % соответственно (рис. 1). При этом отмеченные размерные различия между шкурами *ppAA* и *ppAa*, *ppAA* и *ppaa*, а также *ppAa* и *ppaa* самцов были достоверны ($p < 0,001$).

Аналогичный анализ шкур самок показал, что относительное количество «крупных» шкур у серебристо-голубых, гомозиготных по гену aleutian, серебристо-голубых, гетерозиготных по гену aleutian, и сапфировых самок норок составило 43,9; 39,1 и 7,4 % соответственно (рис. 2). При этом различия в относительном количестве «крупных»

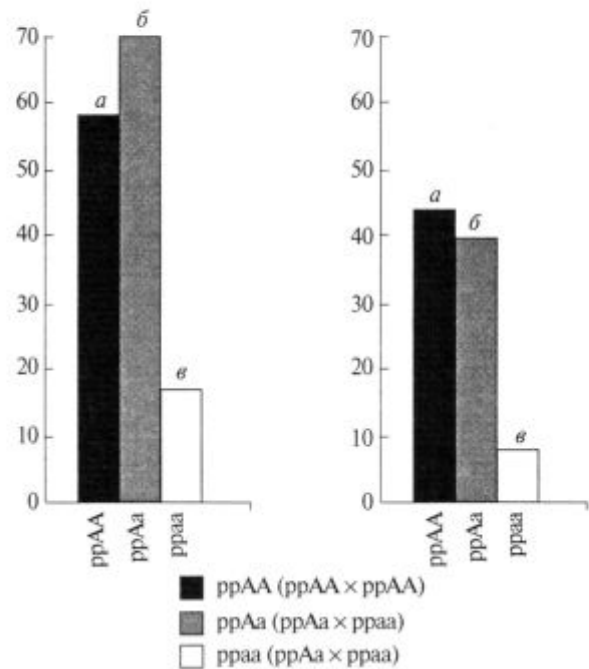


Рис. 1. Относительное количество «особо крупных» шкур (по вертикали, %), полученное при забое серебристо-голубых (*ppAA*, *ppAa*) и сапфировых самцов норок. Различия между *a*–*б*, *в* и *б*–*в* достоверны ($p < 0,001$)

Рис. 2. Относительное количество «крупных» шкур (по вертикали, %), полученное при забое серебристо-голубых (*ppAA*, *ppAa*) и сапфировых самок норок. Различия между *a*–*в* и *б*–*в* достоверны ($p < 0,001$)

шкур между *ppAA* и *ppaa*, а также между *ppAa* и *ppaa* самками были достоверны ($p < 0,001$). В то же время достоверных различий по аналогичному размерному показателю между шкурами *ppAA* и *ppAa* самок не наблюдалось.

Ранее было установлено, что сапфировые норки обоих полов, рожденные серебристо-голубыми, гетерозиготными по гену aleutian самками, опережали в росте сапфировых норок, рожденных сапфировыми самками [14]. Этот факт объяснялся тем, что повышенная элиминация сапфировых бластоцист [16], происходившая при их совместной имплантации с *ppAa* бластоцистами, сопровождалась дарвиновским отбором *ppaa* потомков, успешно преодолевших элиминирующий барьер [13].

При этом в генотипах отселектированных *ppaa* бластоцист по всей вероятности содержались гены, нивелирующие отрицательный эффект алеутского рецессивного аллеля, экспрессия которого в гомозиготе приводила, судя по всему, к понижению способности *ppaa* бластоцист к имплан-

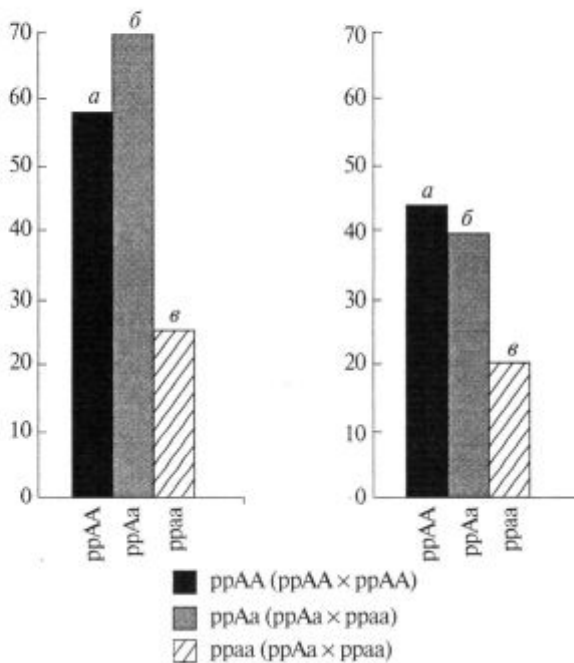


Рис. 3. Относительное количество «особо крупных» шкур (по вертикали, %), полученное при забое серебристо-голубых (*ppAA*, *ppAa*) и сапфировых (матери *ppAa*) самцов норок. Различия между *а–в* и *б–в* достоверны ($p < 0,001$)

Рис. 4. Относительное количество «крупных» шкур (по вертикали, %), полученное при забое серебристо-голубых (*ppAA*, *ppAa*) и сапфировых (матери *ppAa*) самок норок. Различия между *а–б*, *в* и *б–в* достоверны ($p < 0,001$)

тации. Подобные гены по своей функциональной роли относят к генам-модификаторам, а их наличие в геноме изначально было постулировано для объяснения генетического механизма, направленного на устранение отрицательных последствий рецессивных мутаций [17]. Таким образом, действие дарвиновского отбора могло быть направлено на селекцию *ppaA* бластоцист, в составе генома которых содержались гены-модификаторы. Это, в свою очередь, привело к снижению отрицательного эффекта алеутского рецессивного аллеля, представленного у сапфировых норок в гомозиготной форме.

Для того чтобы выяснить, насколько нивелировано угнетающее действие рецессивного гомозиготного аллеля гена *aleutian* на рост *ppaA* норок, рожденных самками *ppAa*, было проведено сравнение размеров их шкур со шкурами *ppAA* и *ppAa* норок.

Проведенный анализ размеров шкур показал, что относительное количество «особо крупных»

шкур у серебристо-голубых, гомозиготных по гену *aleutian*, серебристо-голубых, гетерозиготных по гену *aleutian*, и сапфировых (матери *ppAa*) самцов норок составило 58,3; 69,7 и 25,3 % соответственно (рис. 3). При этом отмеченные размерные различия между шкурами *ppAA* и *ppaA* (матери *ppAa*), а также *ppAa* и *ppaA* (матери *ppAa*) самцов были достоверны ($p < 0,001$).

Аналогичный анализ шкур самок показал, что относительное количество «крупных» шкур у серебристо-голубых, гомозиготных по гену *aleutian*, серебристо-голубых, гетерозиготных по гену *aleutian*, и сапфировых (матери *ppAa*) самок норок составило 43,9; 39,1 и 20,1 % соответственно (рис. 4). При этом различия в относительном количестве крупных шкур между *ppAA* и *ppaA* (матери *ppAa*), а также между *ppAa* и *ppaA* (матери *ppAa*) самками были достоверны ($p < 0,001$).

Таким образом, последствия действия дарвиновского отбора на *ppaA* норок, рожденных *ppAa* матерями, выразились лишь в определенном снижении отрицательного эффекта алеутского рецессивного аллеля на их рост.

Итак, полученные результаты позволяют сделать вывод о дифференцированном влиянии различных сочетаний аллелей гена *aleutian* на рост как самок, так и самцов американских норок. При этом у представителей обоих полов просматривается определенная закономерность «силы» этого влияния, которую можно выразить следующей формулой: $ppAa > ppAA > ppaA$.

SUMMARY. The correlation between the skin size of *Mustela vison* mink and the combination of the alleles of *aleutian* colour gene has been shown. The studied relation can be presented as $ppAa > ppAA > ppaA$.

РЕЗЮМЕ. Показано залежність розмірів шкір забитих норок *Mustela vison* від поєднання алелів гена забарвлення хутра *aleutian*. Вказану залежність можна виразити формулою: $ppAa > ppAA > ppaA$.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Евсиков В.И. Генетика окраски и некоторых других признаков норки (*Lutreola vison* Brisson) // Генетика. — 1966. — № 9. — С. 74–91.
2. Johansson J. Zuchtergebnisse und Grosse von Mutationen — nersen in Verleich zum Standardnerz // Dtsch. Pelztierzucht. — 1956. — 30, № 4. — P. 61–66.
3. Евсиков В.И. Некоторые вопросы генетики норки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Новосибирск, 1965. — 25 с.

4. Беллев Д. К., Евсиков В.И. Влияние мутаций окраски меха на плодовитость норок (*Lutreola vison* Brisson). Сообщ. 1 // Генетика. — 1967. — № 2. — С. 21–33.
5. Беллев Д.К., Евсиков В.И., Шумный В.К. Генетико-селекционные аспекты проблемы моногибридного гетерозиса // Генетика. — 1968. — 4, № 12. — С. 47–62.
6. Евсиков В.И. Генетические и феногенетические основы регулирования плодовитости млекопитающих : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Новосибирск, 1974. — 44 с.
7. Евсиков В.И., Вагин Ю.В., Осетрова Т.Д., Матыско Е.К. Плодовитость цветных самок американских норок, гетерозиготных по некоторым генам окраски меха // Цитология и генетика. — 1985. — 19, № 5. — С. 377–383.
8. Беллев Д.К., Железова А.И. Генетика плодовитости животных. Сообщ. 2. Некоторые физиологические особенности размножения мутантных норок // Генетика. — 1968. — 4, № 1. — С. 45–57.
9. Гулевич Р.Г., Клочков Д.В. Генетические особенности эндокринной функции половых желез у норок // Эндокринология размножения пушных зверей. — Новосибирск, 1992. — С. 54–77.
10. Евсиков В.И. Генетико-эволюционные аспекты проблемы гомеостаза плодовитости млекопитающих (на примере норок) // Генетика. — 1987. — 23, № 6. — С. 988–1002.
11. Вагин Ю.В. Роль гена *aleutian* в онтогенезе *Mustela vison*. Дарвиновский отбор *ppaa* потомства как результат конкуренции *ppAa* и *ppaa* бластоцист за места имплантации у *ppAa* самок норок // Биополимеры и клетка. — 2003. — 19, № 2. — С. 157–163.
12. Войтенко Н.Н., Куликов А.В., Никулина Э.М., Вишневская Г.Б., Трапезов О.В. Влияние плеiotропного действия однолокусной (*pp*) и двулокусной (*aapp*) мутаций генов окраски норок на метоболизм серотонина в мозге // Генетика. — 1994. — 30, № 11. — С. 1513–1515.
13. Вагин Ю.В. Роль гена *aleutian* в онтогенезе *Mustela vison*. 6. Факторы, влияющие на расщепление в потомстве *ppAa* самок и *ppaa* самцов норок // Биополимеры и клетка. — 2001. — 17, № 6. — С. 565–567.
14. Вагин Ю.В. Роль гена *aleutian* в онтогенезе *Mustela vison*. Анализ скорости роста сапфирового потомства различного происхождения // Биополимеры и клетка. — 2002. — 18, № 5. — С. 449–451.
15. Плохинский Н.А. Биометрия. — Новосибирск, 1961. — 312 с.
16. Вагин Ю.В. Роль гена *aleutian* в онтогенезе *Mustela vison*. 2. Анализ расщепления в потомстве норок, полученном от скрещивания *ppAa* самок и *ppaa* самцов // Биополимеры и клетка. — 2001. — 17, № 2. — С. 166–168.
17. Шеннард Ф.И. Естественный отбор и наследственность. — М.: Наука, 1964. — 214 с.

Поступила 23.01.03