

М. А. АРАКЕЛЯН

О ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПЕГОЙ ОКРАСКИ У НУТРИЙ

В статье изложены результаты экспериментов, доказывающие наследование доминантной ступенчато-эпистатической, рецессивно летальной мутации пегой окраски нутрии.

Пушное звероводство является одним из доходных отраслей производства. Нутриеводство в этом отношении занимает не последнее место. Нутрии дают ценные шкурки и вкусное мясо.

В Армянской ССР нутриеводством, имеющим промышленное значение, занимаются в Айгерличском зверосовхозе, где в основном разводятся стандартные нутрии. Имеется также некоторое поголовье мутантных цветных нутрий, в том числе пегих. Разводимые здесь стандартные нутрии (дикий тип) по окраске волосяного покрова не мономорфны, они бывают темно-коричневыми, коричневыми, с различными оттенками: желто-оранжевым, серым, буроватым и фиолетовым.

Материал и методика. Опыты проводились в Айгерличском зверосовхозе. Объектом нашего исследования были пегие нутрии, так как их генетическая конституция и наследование пегости еще не достаточно изучены.

Пигментация волосяного покрова пегих нутрий варьирует от почти сплошной коричневой окраски с небольшими белыми отметинами до почти сплошной белой окраски с незначительными участками пигментированных волос, расположенных вокруг глаз, ушей и на огулке, на хвосте и конечностях имеются мелкие коричневые пятна различной конфигурации. Белая часть тела имеет снежно-белый блеск; глаза коричневые (рис. 1).

Мутантный ген пегости нутрии обнаруживает разную экспрессивность (рис. 1).

Белая окраска нутрий в данном случае нами рассматривается как крайняя степень развития пегости с неполной пенетрантностью.

Следует все же отметить, что большинство айгерличских пегих нутрий имеет настолько незначительные по размеру пигментированные пятна, что их легко можно удалять при выделке шкурки, в результате чего получаются совершенно белые, высокоценные меха.

Опыты проводились по схеме: реципрокное скрещивание пегих нутрий со стандартными; скрещивание пегих нутрий с пегими; скрещивание выщепенцев стандартных нутрий между собой и со стандартными (рис. 2).

Подопытные и контрольные группы нутрий содержались и кормились в одинаково хороших условиях.

Результаты и обсуждение. Опыты показали, что при реципрокном скрещивании пегих нутрий со стандартными получаются как стандартные, так и пегие нутрии (табл. 1, рис. 2).

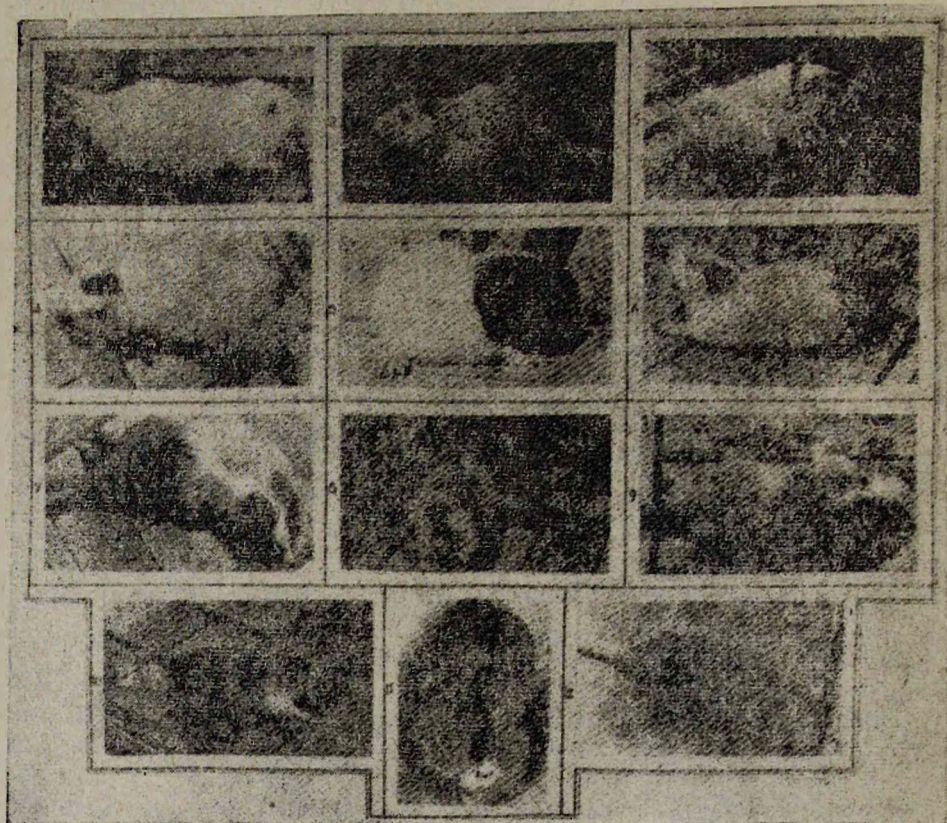


Рис. 1. Разная степень пегости у нутрий.

От 64 маток получено 352 щенят, со средней величиной помета 5,50. Из них 175 щенят, или 49,72%, были пегими, а 177, или 50,28%, имели стандартную окраску, что соответствует отношению 1 : 1. Это говорит о том, что пегие нутрии являются гетерозиготными по доминантному мутантному гену.

При скрещивании пегих нутрий между собой также получаются и пегие, и стандартные нутрии. От 42 маток было получено 188 щенят со средней величиной помета 4,48. Из них 125, или 66,5%, были пегими, а 63 щенка, 33,5%, имели стандартную окраску, что соответствует отношению 2 : 1 вместо ожидаемого 3 : 1.

Как при разведении выщепенцев стандартных нутрий «в себе», так и при скрещивании их со стандартными получаются только стандартные нутрии. Здесь от 87 маток получено 489 щенят, со средней величиной помета 5,62. Все они имели темно-коричневую и коричневую окраску с различными оттенками.

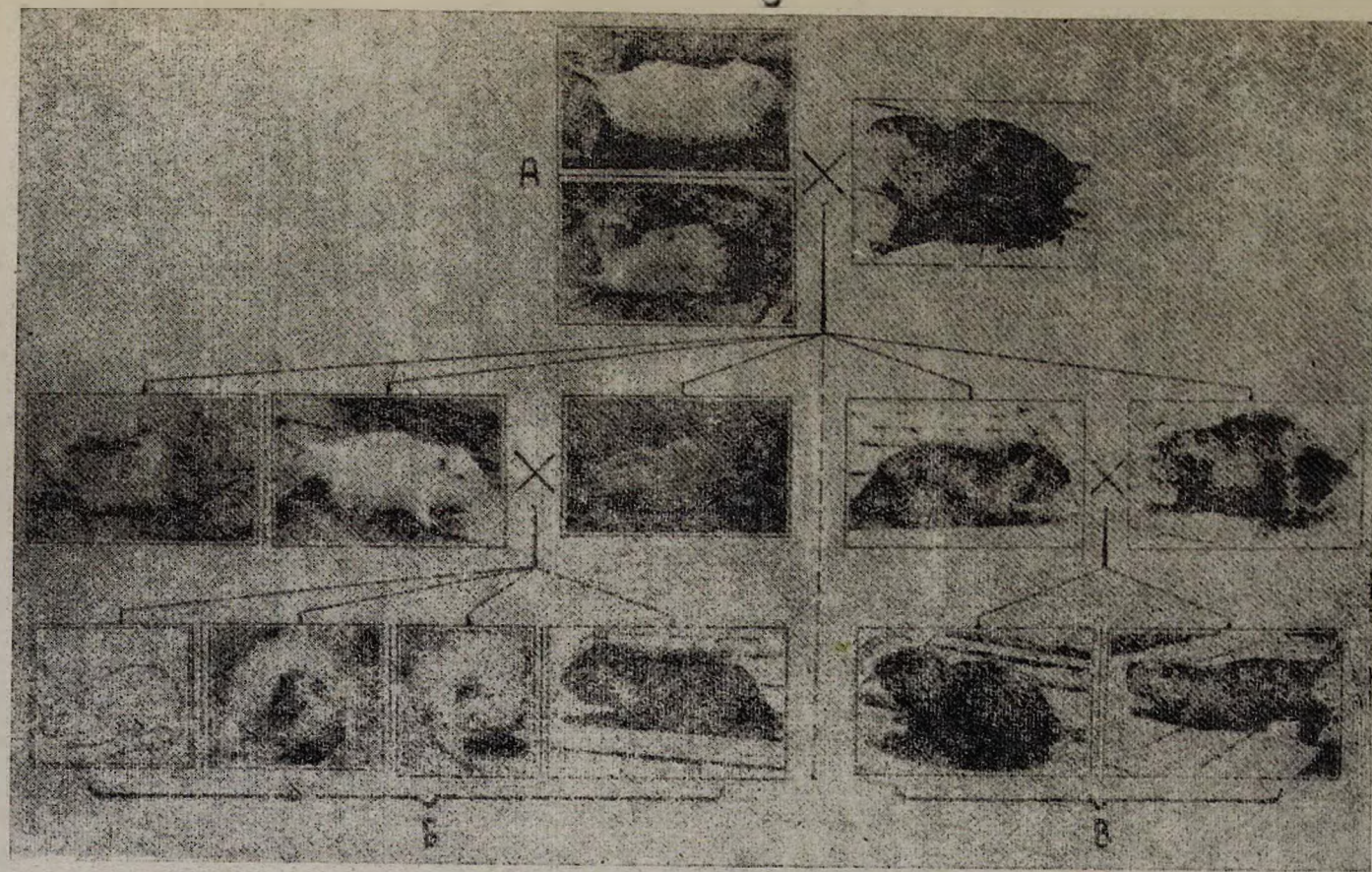


Рис. 2. А—скрещивание пегих нутрий со стандартными: получается и пегос. и стандартное потомство; Б—скрещивание пегих нутрий между собой: получается 25% пегих летальных (пунктир), 50% пегих жизнеспособных и 25% стандартных; В—скрещивание стандартных нутрий между собой: получается потомство со стандартной окраской.

Таблица 1

Плодовитость нутрий и распределение щенят по окраске шкурки

Метод скрещивания	Количество маток	Получено всего щенят	Средняя величина помета	Из числа щенят				Соотношение
				пегие	%	стандартные	%	
Пегие × стандартные (и обратно)	64	352	5,50	175	49,72	177	50,28	1:1
Пегие × пегие	42	188	4,48	125	66,5	63	33,5	2:1
Стандартные × стандартные	87	49	5,62	—	—	489	100	0:1

Самая низкая плодовитость была при скрещивании пегих нутрий между собой. Здесь величина помета оказалась почти на 25% меньше, чем при разведении стандартных «в себе» или при реципрокном скрещивании пегих нутрий со стандартными. Это следует объяснить тем, что у них 25% щенят, гомозиготных по мутантному гену пегости, очевидно, погибает на ранних стадиях эмбрионального развития.

Генетический анализ показывает, что мутантный ген пегости действует плейотропно и является доминантным (А), так как гетерозиготные особи (Аа) обладают мутантным признаком, что же касается летального его эффекта, то он — рецессивен, поскольку только гетерозиготные животные жизнеспособны, а гомозиготные — (АА) погибают.

Теперь постараемся выяснить степень влияния мутантного гена пегости на изменение других биологических особенностей организма нутрий.

Результаты изучения содержания общего белка и белковых фракций в сыворотке крови взрослых животных показали, что количество общего белка у пегих нутрий составляло 7,31, у стандартных — 6,63 г%, альбумина у пегих — 35,74, α-глобулина — 24,50, β-глобулина — 15,60 и γ-глобулина — 24,16%, у стандартных нутрий соответственно — 32,90, 27,50, 14,24 и 25,36%. Разница в этих показателях между группами нутрий незначительная — $P < 0,90$ и $P < 0,95$.

Концентрация РНК в печени пегих нутрий составляла 35,43, в мышцах — 4,86 мг%, а ДНК соответственно — 21,80 и 5,29 мг%.

У стандартных же нутрий концентрация РНК в печени составляла — 38,13, в мышцах — 6,02, ДНК соответственно — 26,46 и 6,36 мг%.

Соотношение РНК и ДНК у пегих составляло в печени 1,63, в мышцах — 0,92, а у стандартных соответственно — 1,44 и 0,95. Здесь также разница по всем показателям незначительная — $P < 0,90$ — $P < 0,95$.

Сумма 17 видов аминокислот в печени и мышцах пегих нутрий соответственно составляла 104,92 и 76,11, а у стандартных — 98,95 и 104,51 мг%.

Убойный выход у пегих нутрий составил 57,8, у стандартных — 57,0%. Химический состав мяса у этих нутрий почти одинаковый. «Сердечный коэффициент» у пегих нутрий — 0,41, у стандартных — 0,39%.

Как по длине ости и пуха на брюшке и огузке, так и по тонине волосяного покрова между пегими и стандартными нутриями заметной разницы не наблюдалось.

Выживаемость молодняка, полученного при всех методах скрещивания, к отсадке от матерей (в возрасте 50 дней) у пегих щенят составляла в среднем 89,4%, у однопометных (выщепенцев) стандартных — 88,6%.

Таким образом, анализ фактического материала показывает, что пегие нутрии как по биологическим особенностям, так и по конституциональной крепости и жизнеспособности почти не отличаются от стандартных.

Обобщая изложенное, следует сказать, что у айгерличской нутрии мы обнаруживаем явление наследования доминантной, рецессивно летальной мутации пегой окраски [1, 2].

Результаты наших экспериментов по наследованию пегой окраски у нутрий точно совпадают с данными, полученными в опытах с платиновыми и снежными лисицами, с породой декстер крупного рогатого скота, серыми каракульскими овцами, желтыми мышами, беломордыми песцами, белыми азербайджанскими, золотистыми и черными нутриями, а также с данными о серповидноклеточной анемии у людей и др. [3—7].

Полученные нами данные укладываются в рамки сложившихся представлений о монофакторальном наследовании признаков при моногибридном скрещивании, однако они дают нам лишь общее понятие о наследовании пегости и не проливают свет на такие важные вопросы, как причины разной экспрессивности гена пегости и летальности всех гомозиготных по доминантному гену эмбрионов.

Полученные данные, на наш взгляд, являются результатом взаимодействия неаллельных генов типа эпистаза, в аспекте которого мы и хотим подвергнуть генетическому анализу фактический материал.

Генотипы пегих нутрий можно представить в виде $AaBb$, $AaBv$ и $AaBv$, а стандартных — $aaBB$, $aaBv$ (темно-коричневые) и $aavv$ (светло-коричневые или коричневые с желтовато-бурым оттенком, называемые также соломенными).

Мутантный ген A является эпистатичным по отношению к гену B .

При скрещивании пегих нутрий, имеющих генотип $Aaav$ (крайний вариант пегости), со стандартными — $aaBB$ (темно-коричневый) в F_1 получаются и пегие — $AaBv$ и стандартные нутрии — $aaBv$ в отношении 1 : 1.

Результаты скрещивания показывают, что ген A в гетерозиготе (Aa) не полностью подавляет ген B , в силу чего в F_1 получаются не чисто белые, а пегие нутрии.

При скрещивании пегих дигетерозиготных нутрий ($AaBv$) из F_1 между собой в F_2 происходит расщепление признаков (рис. 3).

Как видно из рис. 3, в F_2 при скрещивании пегих нутрий ($AaBv$) между собой получаются:

	<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>
<i>AB</i>	<i>AAVBV</i> летальный	<i>AAVB</i> летальный	<i>AaBV</i> пегие	<i>AaBv</i> пегие
<i>Ab</i>	<i>AAVBv</i> летальный	<i>AAVb</i> летальный	<i>AaBv</i> пегие	<i>Aabv</i> пегие
<i>aB</i>	<i>AaBV</i> пегие	<i>AaBb</i> пегие	<i>aaBV</i> темно-коричневые	<i>aaBv</i> темно-коричневые
<i>ab</i>	<i>AaBv</i> пегие	<i>Aabv</i> пегие	<i>aaBv</i> темно-коричневые	<i>aaBV</i> светло-коричневые

Рис. 3. Скрещивание пегих нутрий между собой.

1) Нежизнеспособные эмбрионы 2) В разной степени пегие нутрии

1 *AABV*2 *AABv*1 *AAVb*4 — гомозиготные по мутантному гену *A*, погибают.2 *AaBV* — пегие, со значительными пигментированными отметинами.4 *AaBv* — почти белые, с незначительными пигментированными пятнами.2 *Aaav* — белые, с мелкими пигментированными точечками.8 особей, гетерозиготных по мутантному гену *A*, жизнеспособные.

3) Стандартные нутрии

1 *aaBV* — темно-коричневый2 *aaBv* — темно-коричневые1 *aavb* — светло-коричневый или коричневый с желтовато-бурым оттенком.

4 особи жизнеспособные.

Анализ данных показывает, что ген *A* в однократной дозе в гетерозиготе оказывается неполностью эпистатичным по отношению к гену *B*, и в особенности к *BB*, в результате чего в *F* получаются нутрии разной степени пегости.

В F_2 , как мы видим, происходит расщепление на пегие и стандартные нутрии в соотношении 8 : 4 или 2 : 1 (66,6% : 33,4%), что полностью совпадает с полученными нами экспериментальными данными (табл. 1).

А теперь вкратце рассмотрим изучаемый вопрос в популяционно-генетическом аспекте, допустив применение свободного скрещивания пегих нутрий между собой (табл. 2).

Таблица 2
Распределение генотипов при панмиксии пегих нутрий.

Генотипы родителей	Количество типов гамет	AA — — (леталь)	Aa — —	aaB — — aavv*	Соотношение
AaBB × AaBB	по 2	1	2	1	2:1
AaBB × AaBv	2+4	2	4	2	2:1
AaBB × Aaavv	по 2	1	2	1	2:1
AaBv × AaBB	4+2	2	4	2	2:1
AaBv × AaBv	по 4	4	8	4*	2:1
AaBv × Aaavv	4+2	2	4	2*	2:1
Aaavv × AaBB	по 2	1	2	1	2:1
Aaavv × AaBv	2+4	2	4	2*	2:1
Aaavv × Aaavv	по 2	1	2	1*	2:1
		16	32	16	2:1

распределение генотипов			концентрация аллелей	
p ²	2Pq	q ²	P	q
0,25	0,50	0,25	0,5	0,5

* По одной особи имеют генотип — aavv.

Из анализа данных табл. 2 ясно видно, что при панмиксии 25% популяции — эмбрионы (с генотипами 4 AaBB+8 AaBv+4 Aaavv), гомозиготные по мутантному доминантному гену (A), нежизнеспособные, — погибает в эмбриональном периоде развития. Из жизнеспособной части популяции 32 особи, или 66,6% (с генотипами 8 AaBB+16 AaBv+8 Aaavv), составляли нутрии разной степени пегости, из коих 25% были особи со значительными пигментированными отметинами, а 75% — с незначительными, мелкими пятнами и точечками. Отмечаемая же в эксперименте частота их составляла соответственно — 27,2 и 72,8%. 16 особей, или 33,4% состава популяции (с генотипами 4 aaBB+8 aaBv+4 aavv), имели стандартную окраску. Здесь наблюдаемое соотношение пегих (не полностью окрашенных) и стандартных (полностью окрашенных) нутрий составляло 2 : 1 (вместо ожидаемого 3 : 1).

Эти данные также точно совпадают с фактическими данными, полученными в наших опытах.

Совпадение результатов различных опытов отмечается и при свободном скрещивании пегих нутрий со стандартными.

Так, при всевозможных сочетаниях разных генотипов пегих нутрий — АаВВ, АаВв и Аавв — со стандартными — ааВВ, ааВв и аавв — получается 50% пегих с разной экспрессивностью и 50% нутрий со стандартной окраской. В наших опытах наблюдаемая частота их составляла 49,72% (пегих) и 50,28% (стандартных), что соответствует отношению 1 : 1.

Итак, как показывают экспериментальные данные, неполный эпистаз проявляется в разной степени, что и обуславливает разную экспрессивность гена пегости у нутрий.

Если идентифицировать каждый генотип пегих особей, гетерозиготных по гену А, по отдельным группам, то выясняется следующее.

В наименьшей степени эпистаз проявляется при взаимодействии гена А с ВВ, при генотипе особей АаВВ, которые являются пегими, имеющими значительные пигментированные отметины.

Несколько сильнее выражен он при взаимодействии гена А с Вв у особей, имеющих генотип АаВв, — белые или почти белые, с некоторыми незначительными пигментированными пятнами.

В еще большей мере эпистаз проявляется при взаимодействии гена А с вв, у особей с генотипом Аавв — полностью белые, иногда с очень незначительными мелкими пигментированными точечками на конечностях и на хвосте.

У жизнеспособного же молодняка при неполном эпистазе, одинаковых условиях развития и разной степени пегости наблюдается некоторая обратная тенденция: чем слабее действие эпистаза, тем сравнительно выше жизнеспособность и наоборот.

В полной мере эпистаз должен был проявиться, вероятно, под действием двойной дозы доминантного гена АА —. Однако в гомозиготе этого гена у эмбрионов с генотипами ААВВ, ААВв и ААавв не только сильно подавляется функция гипостатического гена В, контролирующего синтез пигмента меланина, но и смертельно, биологически необратимо, подавляется также процесс развития самих эмбрионов, в результате чего они погибают еще на ранних стадиях эмбрионального развития, и мы эту стадию эпистаза практически не можем наблюдать.

Резюмируя изложенное, следует подчеркнуть, что степень подавляющего действия доминантного мутантного гена на гены, регулирующие синтез и распределение в организме пигмента, может варьировать в зависимости от условий в широких пределах — от едва обнаруживаемой до вполне явно выраженной, обуславливающей соответственно формирование и развитие разного рисунка пегой окраски (рис. 1).

В наших опытах мы столкнулись с интересным явлением — ступенчатым по степени и силе действия эпистазом, зависящим от сочетания взаимодействующих неаллельных генов, возможно и субгенов, играющих роль модификаторов, обуславливающих разную экспрессивность пегой окраски и жизнеспособность у нутрий.

Это явление мы предлагаем назвать *ступенчатым эпистазом*.

Таким образом, результаты экспериментов доказали наследование

доминантной ступенчато-эпистатической, рецессивно летальной мутации пегой окраски у нутрии.

Экспрессивностью гена пегости и жизнеспособностью у нутрий можно управлять путем соответствующего подбора родительских пар.

Во избежание гибели в пометах 25% пегих эмбрионов, обусловленной генетической конституцией организма, необходимо в производственных условиях, как правило, производить скрещивание пегих нутрий со стандартными.

Ереванский зооветеринарный институт,
кафедра генетики и зоологии

Поступило 10.V 1977

Մ. Ա. ԱՌԱՔԵԼՅԱՆ

ԿՈՒՂԲԵՐԻ ԲԴՏ ԳՈՒՅՆԻ ԺԱՌԱՆԳՄԱՆ ՕՐԻՆԱԶԱՓՈՒՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ:

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ուսումնասիրությունները կատարվել են Հայկական ՍՍՀ էջմիածնի շրջանի կուղբարուծական սովխոզում, որտեղ բուծվում են բղետ և ստանդարտ (շականակագույն) կուղբեր:

Պարզվել է, որ բղետ և ստանդարտ կուղբերի տրամախաչումից ստացվում են բղետ և ստանդարտային սերունդներ՝ 1:1 հարաբերությամբ: Բղետ կուղբերի «ինքը իր» մեջ բուծումից ստացվում են և բղետ և ստանդարտային կուղբեր 2:1 հարաբերությամբ (3:1 փոխարեն): Ստանդարտային կուղբերի զուգավորումից ստացվում են միայն ստանդարտային սերունդներ:

Բղետության մուտանտ գենը դոմինանտ է ստանդարտայինի նկատմամբ: Կուղբերի մուտանտ գենը ունի տարբեր աստիճանի էքսպրեսիվություն (արտահայտվածություն), որը ոչ ալելային գենների փոխազդեցության արդյունք է և ընթանում է էպիստազի ձևով: Բղետ գույնի և կենսականության էքսպրեսիվությունը զրոսերվում է ոչ ալելային գենների տարբեր փոխազդեցությամբ, աստիճանային կտրգով: Ոչ ալելային գենների նման փոխազդեցությունը կարելի է անվանել աստիճանաձև էպիստազ:

Այսպիսով, կուղբերի բղետության մուտանտ գենի ժառանգումը դոմինանտ, աստիճանաձև էպիստատիկ է, իսկ լետալությունը՝ ռեցեսիվ:

ЛИТЕРАТУРА

1. Аракелян М. А., Бояджян Л. А., Папазян Е. В. Тез. докл. научн. конф., Ереван, 1975.
2. Аракелян М. А., Бояджян Л. А., Папазян Е. В. Тез. докл. третьего съезда Армянского об-ва генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова, Ереван, 1976.
3. Беляев Д. К., Евсиков В. И. Генетика, 2, 1967.
4. Ильина Е. Д., Кузнецов Г. А. Основы генетики и селекции пушных зверей, М., 1969.
5. Кузнецов Г. А., Мусаев М. Н., Дивеева Г. М. Кролиководство и звероводство, 5, 1964.
6. Мусаев М. Н., Кузнецов Г. А. Кролиководство и звероводство, 10, 1960.
7. Самков Ю. А., Мусаев М. Н. Разведение нутрий, М., 1974.