

ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ И ЭВОЛЮЦИЯ

Л.В. Осадчук

Институт цитологии и генетики
Сибирского Отделения Российской
академии наук, Новосибирск

☼ Фотопериод (длина светового дня) является важнейшим средовым фактором, влияющим на сезонность размножения у серебристо-черных лисиц. Полученные ранее данные позволили предположить, что селекция серебристо-черных лисиц на элиминацию агрессивных и трусливых реакций по отношению к человеку затронула фотопериодический контроль сезонности размножения. Чтобы проверить эту гипотезу, селекционированных и контрольных самок серебристо-черных лисиц помещали в условия «скелетных» фотопериодов, которые являются аналогом удлинненных световых дней. Экспериментальный фотопериод с «ночной подсветкой» (короткий световой сигнал давался в ночной период), ускорял сроки наступления эстральной активности на 2–3 мес по сравнению с естественным сезонным размножением и в большей степени у селекционированных самок, чем у неселекционированных, и вызвал значительный гормональный дисбаланс и бесплодие у всех самок. Два других экспериментальных фотопериода с «утренней и вечерней подсветкой» (короткий световой сигнал давался в темновой период утром или вечером) индуцировали гормональный дисбаланс и снижали плодовитость только у неселекционированных самок. Утверждается, что селекция лисиц на доместикационное поведение привела к изменению взаимосвязи между эндогенным репродуктивным ритмом и средовым фотопериодом и повысила устойчивость к неблагоприятному действию измененного фотопериода на плодовитость.

☼ Ключевые слова: доместикация, серебристо-черные лисицы, фотопериод, размножение, стероидные гормоны.

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ И ГОРМОНАЛЬНЫХ РИТМОВ И ПЛОДОВИТОСТИ У СЕРЕБРИСТО-ЧЕРНЫХ ЛИСИЦ (*VULPES VULPES*): ЭФФЕКТЫ СЕЛЕКЦИИ НА ДОМЕСТИКАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

Многие стороны размножения у млекопитающих средних широт (сезонность спаривания, имплантация зародышей и т. д.) контролируются фотопериодом (длительностью светового дня). Эволюционное формирование и реализация репродуктивной стратегии у сезонно размножающихся видов животных включает световой фактор как сигнальный в детерминации сезонности размножения и плодовитости. Если дикие виды животных, обитающие в средних широтах, размножаются только в определенный сезон года, то многие домашние виды обладают способностью размножаться вне зависимости от сезона года (собаки, крупный рогатый скот, свиньи и др.). Некоторые домашние виды животных, такие как кошки, лошади, козы и овцы все же сохранили сезонность в размножении, однако ответ репродуктивной системы на длительность светового дня характеризуется видовыми особенностями. Например, лошади и кошки приходят в состояние половой активности в период удлиняющегося светового дня (ранней весной) [40]. У овец и кроликов, напротив, начало оварийальных циклов связано с уменьшением длительности светового дня, а с его увеличением половые циклы прекращаются [40]. Различия в фотопериодических ответах существуют не только между видами, но и внутри видов как результат породных различий, например, у овец [40].

В эффектах фотопериода на размножение репродуктивные гормоны являются трансдукторами, синхронизирующими репродуктивные ритмы организма с внешними геофизическими ритмами, обеспечивая адаптивные реакции вида. Механизмы, которые используют животные для измерения длительности фотопериода и преобразования этой информации в физиологические и поведенческие реакции, связанные с размножением, интенсивно изучаются [31, 33, 40]. Установлена ведущая роль эпифиза в передаче фотопериодического сигнала в форме изменений суточного ритма секреции эпифизарного гормона мелатонина [20, 22, 29, 31, 33, 43]. У всех животных мелатонин секретируется только ночью и длительность ночного пика мелатонина колеблется в зависимости от длины ночи, обеспечивая, таким образом, эндокринный индекс длительности дня [22, 31]. Свет, воспринимаемый глазом, передается в форме нервного импульса в супрахиазматические ядра гипоталамуса, которые связаны симпатической иннервацией с эпифизом и регулируют эндогенный ритм секреции мелатонина. Длительность секреции мелатонина, которая зависит от длительности фотопериода, определяет множественные эффекты света на репродуктивную систему, модулируя секрецию гипоталамического гонадотропин релизинг-фактора и гипофизарных гонадотропинов [29, 31, 33].

Серебристо-черные лисицы представляют типичный образец животных со строгой сезонностью размножения. Уже ранние эксперименты показали принципиальное значение фотопериода в регуляции сезонности размножения и плодовитости у этих животных. У самцов вне периода половой активности укорочение светового дня (длительность менее чем 12 часов) активизировало сперматогенез [10]. У самок в период полового покоя удлинение светового дня стимулировало наступление эстральной активности, а дополнительное освещение во время беременности — повышало плодовитость и позволяло преодолеть летальность некоторых окрасочных генотипов [2, 4, 7]. Содержание серебристо-черных лисиц вне периода размножения сначала в условиях сокращенного светового дня, а затем удлиненного стимулировало у самок дополнительную течку, а у самцов — сперматогенез, и даже позволило получить от самок два приплода за один календарный год [8].

У самцов серебристо-черных лисиц укороченный световой день не только стимулировал созревание сперматозоидов и секрецию тестостерона семенниками вне естественного сезона размножения, но и расширял ограниченную фотопериодом активную фазу репродуктивного цикла, подавляя, таким образом, сезонную регрессию семенников [26]. Интересно, что изменения в половой системе сопровождались модификацией суточного паттерна секреции мелатонина [27, 28]. У песцов — вида, таксономически близкого к лисицам, обработка самцов мелатонином индуцировала изменения в секреции тестостерона, лютеинизирующего и фолликулостимулирующего гормонов [37, 42].

Если роль укороченного светового дня в стимуляции репродуктивной активности у самцов серебристо-черных лисиц можно считать доказанной, то в отношении самок такой определенности не имеется. Несмотря на то, что внесезонную (в октябре-ноябре) эстральную активность у самок серебристо-черных лисиц можно вызвать комбинированным действием сначала укороченного светового дня, а затем удлиненного [10], подкожная имплантация мелатонина, имитирующая действие укороченного светового дня, не имела существенного влияния на сроки наступления эстральной активности [24]. Эти данные дают основание предполагать, что у самок серебристо-черных лисиц именно удлиненный световой день стимулирует сезонную активность репродуктивной системы. Использование так называемых «скелетных» фотопериодов, когда помимо светового дня, короткий световой импульс дается в ночной период, имитируя действие удлиненных световых дней, свидетельствует в пользу этого предположения. Содержание самок серебристо-черных лисиц осенью в условиях укороченного светового дня, но с дополнительной световой экспозицией ночью, стимулировало наступление внесезонной эстральной

активности [44] и увеличивало содержание половых стероидных гормонов в крови [13].

Изучение фотопериодического контроля репродуктивной функции у серебристо-черных лисиц, разводимых в неволе, становится все более актуальной задачей в связи с интенсивной domestikацией этого вида, которая, как показывают примеры исторической domestikации других видов, может привести к потере сезонности в размножении. На основе селекции серебристо-черных лисиц на элиминацию агрессивных и трусливых реакций по отношению к человеку в нашем институте была создана экспериментальная популяция животных [3, 19], которая является удачной экспериментальной моделью domestikации, поскольку позволяет исследовать ранние и наименее изученные особенности этого процесса. На этой модели были получены данные о дестабилизации сезонного ритма размножения и изменении фотопериодических ответов репродуктивной системы [6, 44], что дало возможность предполагать индуцированные селекцией преобразования в аппарате фотопериодического измерения времени и тесно сопряженной с ним гормональной активности гонад. Представляло интерес более детально выяснить у селектированных на domestikационное поведение серебристо-черных лисиц репродуктивные реакции в ответ на модификацию фотопериода, в частности, сезонные ритмы эстральной активности, гормональной секреции и плодовитость. Для этой цели контрольных (взятых из промышленной популяции) и селектированных самок серебристо-черных лисиц помещали в условия экспериментальных «скелетных» фотопериодов и сравнивали эффекты этих фотопериодов на эстральную активность, уровень половых стероидных гормонов и кортизола в крови и плодовитость.

МЕТОДИКА

Серебристо-черные лисицы принадлежат к семейству *Canidae* и являются цветными мутантами красной лисицы (*Vulpes vulpes*). Серебристо-черных лисиц разводят под контролем человека на промышленных фермах уже более столетия, но, несмотря на длительный период клеточного разведения, статус этих животных отличается от типично домашних. Они могут рассматриваться как практически дикие или полудоместичированные виды, так как не подвергались специальной селекции на domestikацию и сохранили при разведении в неволе поведенческий и репродуктивный фенотип, характерный для диких сородичей. Следует все же отметить, что в промышленных популяциях этих пушных зверей, очевидно, идет медленный, неконтролируемый и часто неосознанный процесс отбора животных на адаптацию к условиям неволи, который включает поведенческие реакции животного и стресс-реактив-

ность, а также целенаправленных отбор на повышение репродуктивного потенциала.

В настоящей работе использовали половозрелых самок серебристо-черных лисиц из промышленной, коммерческой популяции, а также серебристо-черных лисиц, селекционированных на элиминацию агрессивных и трусливых реакций по отношению к человеку. Селекция была начата в 1952 году академиком Д.К. Беляевым, в дальнейшем продолжена доктором биологических наук Л.Н. Трут, и в настоящее время популяция селекционированных животных поддерживается на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО РАН. Метод селекции по поведению и поведенческий фенотип селекционированных животных описаны ранее [5, 17, 18]. Селекционированные лисицы проявляют положительно-эмоциональную, дружелюбную реакцию на присутствие человека и являются моделью комфортного сосуществования с ним в условиях неволи [45, 46].

Размножение лисиц, живущих как в природных условиях, так и под контролем человека, имеет строго ограниченный и достаточно короткий период: начало естественного сезона размножения у серебристо-черных лисиц на широте Новосибирска — середина января, он длится до конца марта, но большинство самок спариваются с самцами в феврале. Самцы полигамны и активны в течение всего периода размножения. Самки моноэстричны и имеют в пределах сезона спаривания всего один короткий период эстральной активности и половой рецессивности, длящийся 2–4 суток. Беременность составляет 52 суток. Имплантация эмбрионов наблюдается на 15–17 день после покрытия. Величина помета колеблется у лисиц от 1 до 12 щенков, в среднем составляя 4–6 щенков.

С начала сентября по конец марта самок содержали в специально оборудованном шеде, снабженном вентиляцией и светозащитными шторами, и подвергали

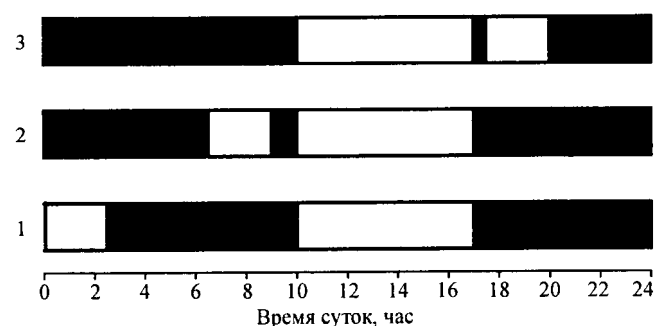


Рис. 1. Схема экспериментальных фотопериодов

1 — «ночная подсветка» (дополнительное искусственное освещение с 00 до 02.30); 2 — «утренняя подсветка» (дополнительное искусственное освещение с 6.30 до 9.00); 3 — «вечерняя подсветка» (дополнительное искусственное освещение с 17.30 до 20.00). Все экспериментальные фотопериоды включали естественное освещение с 10.00 до 17.00

ли действию трех экспериментальных фотопериодов. Контролем служили интактные животные, которых содержали при естественном освещении. Экспериментальные фотопериоды состояли из циклов свет:темнота (9.5 часов света: 14.5 часа темноты) общей длительностью 24 часа (рис. 1). Всех животных содержали с 10.00 до 17.00 при естественном освещении (т. е. при длительности светового дня соответствующей декабрю). Искусственное освещение предъявляли животным в разное время суток: с 00 до 02.30 ночи («ночная подсветка»), с 6.30 до 9.00 утра («утренняя подсветка») и с 17.30 до 20.00 вечера («вечерняя подсветка»). Искусственное освещение осуществляли лампами накаливания, дающими освещенность на уровне пола клетки 100 люкс. Самцов, которых использовали для спаривания с экспериментальными самками, содержали в условиях естественного освещения. На 45-й день после спаривания наблюдение за экспериментальными самками прекращали и их переводили в условия естественного освещения. Лисиц, которые не пришли в состояние эструса и не спаривались с самцами до середины марта переводили в условия естественного освещения.

У самок вели мониторинг состояния репродуктивной системы и содержания стероидных гормонов (эстрадиола, прогестерона, тестостерона и кортизола) в периферической крови. Для этой цели у самок регулярно проводили оценку внешнего вида гениталий и влагалищных мазков, а также брали кровь из *v. saphena* в утренние часы в различные фазы эстрального цикла и в различные сроки после покрытия самцом. Эстральный цикл серебристо-черной лисицы состоит из стадии анэструса (с апреля по январь), проэструса (10–14 дней) и эструса (2–4 дня). Наступление эструса дополнительно подтверждали по наличию спаривания, подсаживая самку к самцу. В анэструсе кровь у самок брали ежемесячно или дважды в месяц, в среднем и позднем проэструсе (фолликулиновая фаза овариального цикла) и в эструсе (лютеиновая фаза овариального цикла) — однократно. У лисиц овуляция яйцеклеток, которая делит овариальный цикл на фолликулиновую и лютеиновую части, наблюдаются в период эструса. После спаривания кровь у самок продолжали собирать с периодичностью 5–10 дней. Длительность гормональной активности желтых тел не отличается у беременных и небеременных самок лисиц [21], поэтому гормональные показатели оценивали без учета щенения. Кровь центрифугировали, плазму хранили при температуре -20°C для последующего определения гормонов. В фолликулиновой и лютеиновой фазах овариального цикла содержание гормонов в крови определяли только у самок, содержащихся в условиях «ночной» и «утренней подсветки». Для оценки плодовитости записывали величину помета в первые дни после рождения.

Таблица 1

Влияние экспериментальных фотопериодов на сезонные ритмы эстральной активности и плодовитость самок серебристо-черных лисиц

Фотопериод	Контроль			Селекция		
	Наступление эструса (дата первого спаривания)	Величина помета	Доля нерецептивных (не пришедших в эструс) самок	Наступление эструса (дата первого спаривания)	Величина помета	Доля нерецептивных (не пришедших в эструс) самок
Естественное освещение (n=12)	6 фев. ±4 дн. (n=11) [25.01–12.03]	4,4±0,8 (n=10)	8,3% (1)	3 фев. ±4 дн. (n=11) [20.01–10.03]	4,3±0,9 (n=11)	8,3% (1)
Ночная подсветка 00–230 (n=16)	16 дек. ±12 дн. + (n=9) [2.11–3.02]	1,3±0,9+ (n=9)	43,8%+ (7)	26 нояб. ±7 дн. *+ (n=16) [26.10–01.02]	0,1±0,1+ (n=16)	0%* (0)
Утренняя подсветка 630–900 (n=16)	16 фев. ±5 дн. (n=15) [18.01–22.03]	2,8±0,8 (n=15)	6,3% (1)	25 янв. ±3 дн. * (n=15) [06.01–25.02]	4,3±0,6 (n=12)	6,3% (1)
Вечерняя подсветка 1730–2000 (n=16)	4 фев. ±3 дн. (n=13) [18.01–11.03]	2,6±0,8 (n=12)	18,8% (3)	28 янв. ±2 дн. (n=16) [09.01–02.03]	5,4±0,6* (n=15)	0%* (0)

Примечание: В круглых скобках дано количество животных в группе, в квадратных скобках — даты первого и последнего спаривания в группе. * — достоверность различий между контрольными и селекционированными самками, содержащимися в условиях одного фотопериода, + — достоверность различий между интактными (содержались при естественном освещении) и экспериментальными (содержались при измененном фотопериоде) самками одного типа поведения ($P < 0,05$).

Статистическая обработка результатов проводилась с использованием двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA), теста множественного сравнения Newman-Keuls и критерия Стьюдента (t).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Из трех используемых экспериментальных фотопериодов только «ночная подсветка» оказывала ускоряющее действие на сроки наступления эстральной актив-

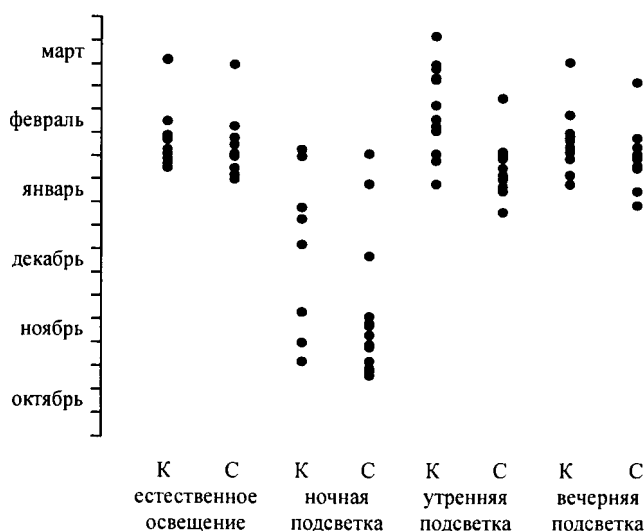


Рис. 2. Дата спаривания у самок серебристо-черных лисиц, содержащихся в условиях экспериментальных фотопериодов
К — контрольные (неселекционированные); С — селекционированные животные

ности у самок обеих поведенческих групп (табл. 1, рис. 2). В условиях этого фотопериода некоторые самки показали признаки активации репродуктивной системы за 2,5–3 месяца до начала естественного сезона размножения, что проявлялось в изменении состава влагалищного мазка, появлении рецептивного поведения и спаривания при подсадке к самцу. У лисиц, содержащихся в условиях этого фотопериода, первое покрытие было зарегистрировано у селекционированной самки 26 октября, а у контрольной самки — 2 ноября. В условиях естественного освещения первое спаривание произошло у самки из селекционированной популяции 20 января, а у контрольной самки — 27 января. Ускоряющий эффект «ночной подсветки» на эстральную активность был более выражен у селекционированных самок: средняя дата спаривания у них наблюдалась достоверно раньше, чем у контрольных (табл. 1, $P < 0,05$). 87,5% животных из селекционированной группы, содержащихся в условиях «ночной подсветки», пришли в эструс до начала естественного сезона размножения и были покрыты самцами. Оставшаяся часть животных этой группы сохранила эндогенный ритм эстральной активности, они пришли в эструс и были покрыты самцами в период естественного сезона размножения. Нерецептивных самок в этой группе не было. В группе контрольных (неселекционированных) самок только 43,8% пришли в эструс раньше естественного сезона размножения. Такое же количество самок (43,8%) вообще не имели признаков эстральной активности за весь период наблюдения (нерецептивные самки); оставшиеся животные сохранили эндогенный ритм эстральной активнос-

ти и были спарены с самцами в период естественного сезона размножения (табл. 1, рис. 2).

Два других экспериментальных фотопериода — «утренняя» и «вечерняя подсветки» не оказывали столь выраженного ускоряющего эффекта на сроки наступления эстральной активности, как фотопериод с «ночной подсветкой». У селекционированных самок, содержащихся в условиях «утренней подсветки», наблюдались более ранние сроки наступления эструса по сравнению с контролем ($P < 0,05$), однако средние даты спаривания не выходили за границы естественного сезона размножения (табл. 1, рис. 2).

Плодовитость самок серебристо-черных лисиц оценивали по величине помета в первые дни после рождения (табл. 1). Несмотря на то, что все самки, содержащиеся в условиях «ночной подсветки» и пришедшие в эструс, были спарены с самцами, роды были зафиксированы лишь у двух контрольных и двух селекционированных самок. Почти все родившиеся щенки оказались нежизнеспособными. У самок из других экспериментальных фотопериодов не были обнаружены изменения в величине помета. Тем не менее при объединении двух групп контрольных самок, содержащихся в условиях «утренней и вечерней подсветки», средняя величина помета была достоверно ниже, чем у интактных животных ($P < 0,05$). В то же время у селекционированных животных величина помета не отличалась между этими фотопериодическими и интактной группой (табл. 1). У самок, содержащихся в условиях «вечерней подсветки», величина помета была выше у селекционированных животных по сравнению с контролем ($P < 0,05$).

Эффекты экспериментальных фотопериодов на уровни эстрадиола, прогестерона, тестостерона и кортизола в периферической крови у самок серебристо-черных лисиц, находящихся в состоянии анэструса, представлены на рис. 3. Во-первых, наблюдалась определенная сезонная динамика в гормональном статусе самок. Уровни эстрадиола и тестостерона у самок из обеих поведенческих групп, содержащихся в условиях естественного освещения, увеличивались от сентября к декабрю ($P < 0,05$), в то время как максимальные уровни кортизола и прогестерона наблюдались в октябре-ноябре ($P < 0,05$). В ответ на действие всех экспериментальных фотопериодов у лисиц обеих поведенческих групп наблюдалось транзитное повышение уровня эстрадиола в октябре-ноябре ($P < 0,05$), однако в декабре различия с интактными группами исчезали. Уровни тестостерона в осенний период, наоборот, были ниже у самок, содержащихся в условиях экспериментальных фотопериодов по сравнению с интактными самками ($P < 0,05$), однако в декабре эти различия также исчезали. В ответ на действие всех экспериментальных фотопериодов исчезал наблюдаемый у интак-

тных животных подъем уровня кортизола и прогестерона в осенний период (рис. 3). В декабре уровни кортизола и прогестерона у животных, содержащихся в условиях искусственных фотопериодов, не отличались или даже превышали гормональные уровни у животных, содержащихся в условиях естественного освещения (рис. 3). Уровни кортизола и прогестерона в периферической крови у самок из селекционированной популяции в течение всего осеннего периода были достоверно ниже ($P < 0,05$), чем у контроля.

Изменения уровней половых стероидных гормонов в периферической крови у лисиц в фолликулиновой и лютеиновой фазах овариального цикла под влиянием экспериментальных фотопериодов представлены на рис. 4. У самок всех групп уровень эстрадиола повышался ($P < 0,05$) и достигал максимальных значений в конце фолликулиновой фазы (поздний проэструс, ПЗ), в ранней лютеиновой фазе (эструс, Э), уровень эстрадиола снижался ($P < 0,05$). Пиковые значения уровня эстрадиола в период позднего проэструса у животных, содержащихся в условиях «ночной подсветки», были значительно ниже ($P < 0,05$) по сравнению с таковыми у интактных животных. У самок из группы «ночной подсветки» уровень эстрадиола в поздней лютеиновой фазе (10-й день после покрытия) был повышен по сравнению с интактными животными ($P < 0,05$). Уровень эстрадиола в лютеиновой фазе у самок, содержащихся в условиях «утренней подсветки», был снижен по сравнению с интактными животными, начиная с 10 дня после покрытия ($P < 0,05$).

Уровень прогестерона в периферической крови у животных, содержащихся в условиях естественного освещения, значительно увеличивался в конце фолликулиновой фазы овариального цикла, достигая максимальных значений на 5–15-й день лютеиновой фазы ($P < 0,05$). В лютеиновой фазе цикла прогестерон секретируется у лисиц в основном желтыми телами, являясь абсолютно необходимым для гормонального поддержания беременности [34]. Таким образом, такая же модель изменений гормона наблюдалась у самок из групп с «ночной и утренней подсветкой» независимо от типа поведения. Однако в ранней лютеиновой фазе (в эструсе и на 5-е сутки после спаривания) у них наблюдались достоверно сниженные уровни прогестерона по сравнению с интактными животными ($P < 0,05$). У лисиц, содержащихся в условиях «ночной подсветки», независимо от типа поведения, пониженный уровень прогестерона сохранялся в дальнейшем (на 10-е и 15-е сутки после спаривания).

Динамика изменений уровня тестостерона в фолликулиновую и лютеиновую фазы цикла в целом была аналогична таковой для уровня эстрадиола (рис. 4). Содержание гормона росло в фолликулиновую фазу цикла, достигало максимальных значений в позднем проэструсе и уменьшалось к началу лютеиновой фазы ($P < 0,05$).

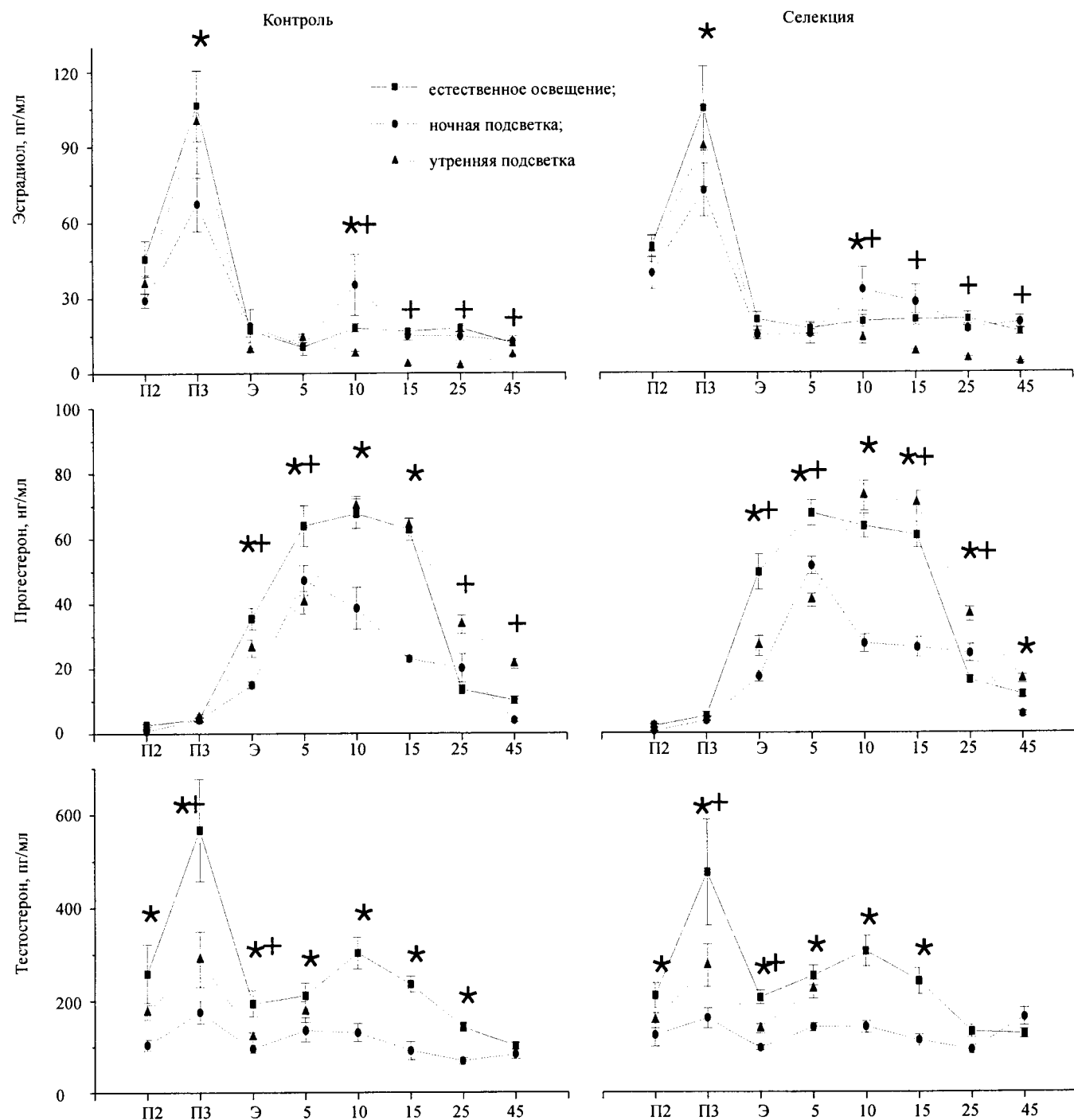


Рис. 4. Уровень стероидных гормонов в периферической крови у самок серебристо-черных лисиц в фолликулиновой и лютеиновой фазах овариального цикла при длительном содержании в условиях экспериментальных фотопериодов

П2 — средний проэструс, П3 — поздний проэструс; Э — эструс; цифрами обозначены дни после начала лютеиновой фазы. Количество животных в группах варьировало от 9 до 14. Достоверность различий между интактными самками и содержащимися в условиях: * — «ночной подсветки», + — «утренней подсветки» ($P < 0,05$)

Тестостерон у самок продуцируется тека-клетками развивающегося фолликула, а также желтыми телами и является предшественником в биосинтезе эстрогенов, что объясняет синхронность его изменений с эстрадиолом. В нашем исследовании «ночная и утренняя подсветки» достоверно ($P < 0,05$) снижали уровень тестостерона у

самок как в фолликулиновую, так и в лютеиновую фазу овариального цикла независимо от типа поведения. Особенно сильное депрессивное действие на уровень тестостерона оказывал режим «ночной подсветки». Например, у интактных самок в период позднего проэструса (П3) уровень тестостерона составил $567,7 \pm 109,6$ (конт-

роль) и $475,0 \pm 113,3$ нг/мл (селекция), в то время как у животных, содержащихся в условиях «ночной подсветки», он составил $175,3 \pm 24,4$ (контроль) и $160,4 \pm 21,7$ нг/мл (селекция).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Согласно современным представлениям [30], эффекты короткого светового импульса, предъявляемого в темновую фазу цикла свет:темнота, сводятся к снижению и укорочению длительности ночной секреции мелатонина, которая полностью не восстанавливается при последующем темновом периоде. Таким образом, экспериментальные фотопериоды с дополнительным освещением в ночной период («скелетные») должны сокращать длительность ночной (повышенной) секреции мелатонина до некоторой критической величины, что может вызвать отчетливую фотопериодическую реакцию. В отношении репродуктивной системы «скелетные» фотопериоды могут имитировать эффекты удлиненных световых дней. У баранов, которые размножаются в условиях укороченного светового дня, воздействие даже очень короткими световыми импульсами (длительностью 1 мин) в темновой период снижало уровень тестостерона и пролактина в крови [31]. Аналогичный эффект вызывался помещением этих животных в условия удлиненного светового дня [41]. Дополнительный одночасовой световой импульс в ночное время суток оказывал на репродуктивную функцию овец такое же действие, как удлиненный световой день [38]. В целях внесезонной стимуляции эструса и овуляции у кобыл испытывали ряд фотопериодов как с удлиненным световым днем, так и «скелетных». Наиболее эффективными оказались два фотопериода (16C:8T и 10C:8T:2C:4T), т. е. эффекты «скелетного» фотопериода и удлиненного дня были одинаковы [32].

Используемые в данной работе экспериментальные фотопериоды отличались друг от друга положением короткого периода дополнительного освещения в темновой фазе цикла свет:темнота и относились к типу «скелетных». Согласно вышеприведенным литературным данным, короткий световой импульс, который давался в темновой фазе этих фотопериодов, подавлял секрецию мелатонина у животных, сокращая длительность гормонального сигнала, дающего ЦНС информацию о длительности светового дня. С учетом этих представлений можно условно принять, что «длительность светового дня» при «утренней и вечерней подсветке» составляла 10–10,5 часов, а при «ночной подсветке» — около 17 часов; таким образом, последний экспериментальный фотопериод был аналогичен по воздействию удлиненному световому дню (рис. 1). В наших экспериментах репродуктивные ответы, а именно — смещение эстральной активности на более ранние сроки у

самок в условиях «ночной подсветки», — формировались на основе влияния фотопериода на модель ночной секреции мелатонина. Поэтому характер репродуктивных ответов указывает на то, что у самок серебристо-черных лисиц именно удлиненные световые дни имеют сигнальное значение для сезонной активации репродуктивной системы.

Поскольку у части животных, содержащихся в условиях «ночной подсветки», наблюдалась активация репродуктивной системы до начала естественного сезона размножения, то можно говорить о синхронизации у них эндогенного репродуктивного ритма с внешним ритмом освещения. У остальных самок такой синхронизации не происходило, и они либо следовали эндогенному репродуктивному ритму, либо проявляли фоторефрактерность. Поскольку репродуктивная система у селекционированных самок оказалась более чувствительна к действию экспериментальных фотопериодов, особенно фотопериода с «ночной подсветкой», по сравнению с контрольными животными, то можно говорить о том, что селекция по поведению изменила взаимосвязь между эндогенным репродуктивным ритмом и средовым фотопериодом. Полученные данные показывают, что отбор на доместикационное поведение благоприятствует особям с более четкой синхронизацией репродуктивных ритмов средовому фотопериоду. В связи с этим уместно отметить, что селекционированные серебристо-черные лисицы характеризовались изменением морфофункционального состояния эпифиза и повышенной ночной концентрацией мелатонина в эпифизе [8, 9]. В совокупности эти факты и результаты настоящей работы позволяют интерпретировать наследственное преобразование фотопериодической регуляции размножения серебристо-черных лисиц в процессе селекции на доместикационное поведение как результат реорганизации эпифизарного трансдуктора фотопериодического сигнала.

В данной работе у самок серебристо-черных лисиц оценивали эффекты экспериментальных фотопериодов на гормональный статус для того, чтобы выяснить эндокринные механизмы специфических ответов репродуктивной системы. Следует отметить, что уровни стероидных гормонов, представленные у самок серебристо-черных лисиц в настоящем исследовании, соответствуют полученным другими авторами на лисицах и песцах [21, 34–37]. Гормональные ответы на действие экспериментальными фотопериодами можно разделить на два этапа. Первый, начальный этап, характеризовался повышением уровня эстрадиола в крови — гормона, секретируемого яичниками. Таким образом, можно говорить о том, что все экспериментальные фотопериоды имели стимулирующее влияние на секрецию эстрадиола яичниками. С другой стороны, на начальном этапе фотопериодической реакции наблюдается понижение уровней кортизола и прогестерона в периферической

крови у самок всех фотопериодических групп по сравнению с контролем. У серебристо-черных лисиц в период анэструса прогестерон синтезируется в кровь в основном надпочечниками, являясь предшественником в биосинтезе глюкокортикоидов [11]. Таким образом, этот факт объясняет параллельные изменения этих гормонов. В период анэструса также отмечены сниженные уровни кортизола и прогестерона в периферической крови у самок из селекционированной популяции по сравнению с контролем, что совпадает с ранее полученными данными о снижении адренокортикальной функции у лисиц при селекции на доместикационный характер поведения [1, 12, 15].

У серебристо-черных лисиц уровень кортизола имеет характерные сезонные колебания с повышенными значениями в осенний период [16], которые объясняют изменениями в обмене веществ и сменой шерстного покрова при переходе к зимнему периоду [39]. В нашем исследовании увеличение уровня кортизола в период октября-ноября наблюдалось только у животных, содержащихся в условиях естественного освещения, и отсутствовало у животных, содержащихся в условиях экспериментальных фотопериодов. Это совпадает с ранее полученными фактами о координированном смещении циклов линьки и формирования зимнего шерстного покрова и секреции кортикостероидов у лисиц при действии искусственных фотопериодов [25, 24]. Таким образом, представленная работа показывает специфическое участие адренокортикальной системы в фотопериодических ответах у серебристо-черных лисиц. Можно думать, что снижение функциональной активности этой системы у селекционированных лисиц может играть определенную роль в формировании особенностей фотопериодических ответов.

Второй этап в гормональных ответах на действие экспериментальных фотопериодов связан с активацией репродуктивной системы. В целом данные настоящей работы свидетельствуют о супрессивном действии всех экспериментальных фотопериодов на гормональную активность яичников в фолликулиновой и лютеиновой фазах овариального цикла у серебристо-черных лисиц обоих типов поведения, причем наиболее выраженное воздействие оказал режим «ночной подсветки». Обнаруженное фотопериодическое подавление гормональной секреции яичниками у лисиц обеих поведенческих групп в активную фазу репродуктивного цикла свидетельствует о том, что у них не наблюдалось, по-видимому, «нормального» развития фолликулов и желтых тел, что, в свою очередь, неблагоприятно повлияло на имплантацию и развитие эмбрионов и, в конечном счете, на плодовитость.

В настоящей работе было обнаружено неблагоприятное влияние экспериментального фотопериода с «ночной подсветкой» на плодовитость серебристо-чер-

ных лисиц из обеих поведенческих групп. Фактически, почти все самки были бесплодны, а небольшое количество рожденных щенков оказалось мало жизнеспособным. Полученные факты можно объяснить значительно пониженным уровнем прогестерона в период беременности, особенно в период имплантации, а также недостаточно полным развитием сперматогенеза у самцов в случае внесезонных спариваний. Фотопериоды с «утренней и вечерней подсветкой», которые в меньшей степени противостоят эволюционно сложившейся системе сезонных приспособлений, не повлияли на плодовитость селекционированных самок, однако она снизилась у контрольных самок. Несмотря на то, что эти экспериментальные фотопериоды снижали гормональную активность яичников у самок обеих поведенческих групп в фолликулиновую фазу овариального цикла и в доимплантационный период беременности, селекционированные животные «преодолевали» этот гормональный дисбаланс. Самым ранним репродуктивным эффектом, отмеченным при селекции серебристо-черных лисиц на доместикационное поведение, было увеличение уровня овуляции и количества желтых тел [14, 27, 28]. По-видимому, повышенное количество овулирующих и оплодотворенных яйцеклеток могло способствовать большей устойчивости репродуктивной функции селекционированных самок к неблагоприятному действию измененного фотопериода на плодовитость в наших экспериментах.

Проведенное исследование показывает, что антропогенные воздействия, в частности модификация фотопериодических условий, играют значительную роль в реализации репродуктивного потенциала диких животных, разводимых в неволе. Если содержание серебристо-черных лисиц в неволе сопровождается изменениями в естественном освещении, то можно ожидать негативного влияния этого фактора на плодовитость. В свою очередь, повышение количества низкоплодных особей будет способствовать их элиминации из популяции, приводя с течением времени к повышению доли животных, резистентных к фотопериодическим модификациям. Использование популяции серебристо-черных лисиц, селекционированных на доместикационное поведение, показывает, что роль светового фактора в регуляции размножения изменяется в процессе доместикации. В частности, результаты настоящей работы демонстрируют, что при одомашнивании не только поведенческие реакции на человека, но и фотореактивность может выступать фактором отбора из-за тесной взаимосвязи с плодовитостью, которая реализуется через гормональные системы.

В заключение, длительная селекция серебристо-черных лисиц на элиминацию агрессивных реакций по отношению к человеку изменила взаимосвязь между эндогенным репродуктивным ритмом и средовым фотопери-

одом и повысила устойчивость к неблагоприятному действию измененного фотопериода на плодовитость.

Автор выражает искреннюю благодарность за помощь д.б.н. Л.Н. Трут, а также коллективу Экспериментального хозяйства Института цитологии и генетики СО РАН.

Работа поддержана грантами РФФИ 04-04-49652 и Президиума РАН по программе «Динамика генофондов растений, животных и человека».

Литература

1. Бажан Н.М., Красс П.М., Колпаков М.Г., Трут Л.Н. Изменение секреторной активности коры надпочечников у серебристо-черных лисиц в процессе domestikации // ДАН СССР. — 1974. — Т. 216, № 4. — С. 922–924.
2. Беляев Д.К. Роль света в управлении биологическими ритмами млекопитающих // Ж. общ. биол. — 1950. — Т. 11. — С. 39–50.
3. Беляев Д.К. Генетические аспекты domestikации животных // Проблемы domestikации животных и растений. Под ред. Б.С. Матвеева. — М.: Наука. — 1972. — С. 39–45.
4. Беляев Д.К. Теоретические основы и практические аспекты использования фотопериодизма в разведении пушных зверей // Световой фактор в повышении продуктивности пушных зверей. — М.: Колос. — 1976. — С. 7–30.
5. Беляев Д.К., Трут Л.Н. Поведение и воспроизводительная функция животных. II. Коррелятивные изменения при селекции на приручаемость // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биологии. — 1964. — Т. 69. — С. 5–14.
6. Беляев Д.К., Трут Л.Н. Реорганизация сезонного ритма размножения серебристо-черных лисиц (*Vulpes fulvus*) в процессе отбора на способность к domestikации // Ж. общ. биол. — 1983. — Т. 44, № 6. — С. 739–752.
7. Беляев Д.К., Трут Л.Н., Рувинский А.О. Генетически детерминированная летальность у лисиц и возможности ее преодоления // Генетика. — 1973. — Т. 9, № 9. — С. 71–82.
8. Колесникова Л.А. Морфофункциональное состояние эпифизов серебристо-черных лисиц с различными типами поведения // Изв. СО АН СССР. Серия биол. наук. — 1981. — Вып. 1. — С. 135–139.
9. Колесникова Л.А. Особенности суточного ритма биосинтетической активности эпифиза у относительно диких и domestikируемых серебристо-черных лисиц // Генетика. — 1997. — Т. 33, № 8. — С. 1144–1149.
10. Кузнецов Г.А. Получение от серебристо-черных лисиц двух приплодов в году // Научные труды ВНИИ пушного звероводства и кролиководства. — 1963. — Т. 4. — С. 29–50.
11. Осадчук Л.В. Продукция прогестерона и эстрадиола надпочечниками и яичниками *in vitro* у самок серебристо-черных лисиц в различные стадии эстрального цикла // Известия СО АН СССР. Серия биол. наук. — 1989. — Вып. 3. — С. 64–68.
12. Осадчук Л.В. Феногенетический анализ пренатального развития глюкокортикоидной функции надпочечников у серебристо-черных лисиц после длительной селекции на domestikационный тип поведения // Генетика. — 1997. — Т. 33, № 11. — С. 1534–1538.
13. Осадчук Л.В. Влияние фотопериода на секрецию стероидных гормонов, сезонные ритмы размножения и плодовитость у самок серебристо-черных лисиц // Известия РАН. Серия биол. — 1999. — № 2. — С. 191–200.
14. Осадчук Л.В. Оценка потенциальной плодовитости, эмбриональной смертности и жизнеспособности у серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) после длительной селекции на domestikационное поведение // Зоол. ж. — 2001. — Т. 80, № 7. — С. 864–870.
15. Оськина И.Н., Осадчук Л.В. Изменение динамики кортикостероидного ответа на АКТГ у серебристо-черных лисиц при селекции по поведению // Изв. СО АН СССР. Серия биол. наук. — 1985. — Вып. 2. — С. 118–122.
16. Павлова С.И. Влияние кастрации на функцию коры надпочечников и ее сезонные изменения у серебристо-черных лисиц // Изв. СО АН СССР. Серия биол. наук. — 1973. — Вып. 1. — С. 151–153.
17. Трут Л.Н. Некоторые новые данные по селекции серебристо-черных лисиц (*Vulpes Fulvus Desm.*) по свойствам их оборонительного поведения // Генетика поведения / Под. ред. В.К. Федорова. — М.: Наука. — 1969. — С. 107–119.
18. Трут Л.Н. Очерки по генетике поведения. Новосибирск: Наука. — 1978. — 216 стр.
19. Трут Л.Н. Генетика и феногенетика domestikационного поведения // Вопросы общей генетики / Под. ред. Ю.П. Алтухова. — М.: Наука. — 1981. — С. 323–331.
20. Arendt J. Melatonin and the pineal gland: influence on mammalian seasonal and circadian physiology // Reviews of Reproduction. — 1998. — Vol. 3. — P. 13–22.
21. Bonnin M., Mondain-Monval M., Dutourne B. Oestrogen and progesterone concentrations in peripheral blood in pregnant red foxes (*Vulpes vulpes*) // J. Reprod. Fert. — 1978. — Vol. 54. — P. 37–41.
22. Chemineau P., Malpau B., Delgadillo J.A. et al. Control of sheep and goat reproduction: use of light and melatonin // Animal Reprod. Sci. — 1992. — Vol. 30. — P. 157–184.
23. Christiansen I.J. The use of artificial photoperiods for advancing the breeding season in foxes // Biology, Pathology and Genetics of Fur Bearing Animals. Eds. Murphy B.D., Hunter D.B. Canada Milk Breeders Association. Ontario. Canada. — 1988. — P. 43–46.
24. Connor M.L. Melatonin as a furring enhancer: effect on growth rate, feed consumption and reproduction in silver fox // Biology, Pathology and Genetics of Fur Bearing Animals. Eds. Murphy B.D., Hunter D.B. Canada Milk Breeders Association. Ontario. Canada. — 1988. — P. 437–443.
25. Forsberg M. Seasonal breeding and the significance of light // Reproduction in Carnivorous fur bearing animals. Eds. A.H. Tauson, M. Valtonen. Nordiska Jordbruksforskarens Forening. Copenhagen. — 1992. — P. 17–38.
26. Forsberg M., Fougner J.A., Hofmo P.O. et al. Photoperiodic regulation of reproduction in the male silver fox (*Vulpes vulpes*) // J. Reprod. Fert. — 1989. — Vol. 87. — P. 115–123.
27. Forsberg M., Madej A. Effects of melatonin implants on plasma concentrations of testosterone, thyroxine and prolactin in the male silver fox (*Vulpes vulpes*) // J. Reprod. Fert. — 1990. — Vol. 89. — P. 351–358.
28. Forsberg M., Fougner J.A., Hofmo P.O., Einarsson E.J. Effect of melatonin implants on reproduction in the male silver fox (*Vulpes vulpes*) // J. Reprod. Fert. — 1990. — Vol. 88. — P. 383–388.
29. Hazlerigg D.G. What is the role of melatonin within the anterior pituitary? // J. Endocrinol. — 2001. — Vol. 170. — P. 493–501.
30. Hoffmann K., Illnerova H., Vanecek J. Effect of photoperiod and one minute light at night-time on the pineal rhythm on the N-acetyltransferase activity in the Djungarian hamster *Phodopus sungorus* // Biol. Reprod. — 1981. — Vol. 24. — P. 551–556.
31. Lincoln G.A. Photoperiod-pineal-hypothalamic relay in sheep // Animal Reprod. Sci. — 1992. — Vol. 28. — P. 203–217.
32. Malinowski K., Johnson A.L., Scanes C.G. Effects of interrupted photoperiods on the induction of ovulation in anestrus mares // J. Anim. Sci. — 1985. — Vol. 61. — P. 951–955.
33. Malpau B., Viguie C., Skinner D.C. et al. Seasonal breeding in sheep: mechanism of action of melatonin // Animal Reprod. Sci. — 1996. — Vol. 42. — P. 109–117.
34. Moller O.M. Progesterone concentration in the peripheral plasma of the blue fox (*Alopex lagopus*) during pregnancy and the oestrous cycle // J. Endocrinol. — 1973. — Vol. 59. — P. 429–438.
35. Mondain-Monval M., Bonnin M., Scholler R., Canivenc R. Androgens in peripheral blood of the red fox (*Vulpes vulpes*) during the reproductive season and the anoestrus // J. Steroid Biochem. — 1979. — Vol. 11. — P. 1315–1322.
36. Mondain-Monval M., Farstad W., Smith A.J. et al. Relationship between gonadotrophins, inhibin and sex steroid secretion during the

- periovulatory period and the luteal phase in the blue fox (*Alopex lagopus*) // *J. Reprod. Fert.* — 1993. Suppl. 47. — P. 47–56.
37. Mondain-Monval M., Smith A.J., Simon P. et al. Effect of melatonin implantation on the seasonal variation of FSH secretion in the male blue fox (*Alopex lagopus*) // *J. Reprod. Fert.* — 1988. — Vol. 83. — P. 345–354.
 38. Ortavant R., Pelletier J., Ravault J. P. et al. Photoperiod: main proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm mammals // *Oxford Rev. Reprod. Biol.* — 1985. — Vol. 7. — P. 305–345.
 39. Pilbeam T.E. Elevated cortisol levels during summer and winter fur moults in mink // *Scientifur.* — 1979. — Vol. 3. — P. 6–9.
 40. Reece W.O. Physiology of domestic animals. Williams and Wilkins, Baltimore, USA. — 1997. — 450 p.
 41. Schanbacher B.D., Wu W., Nienaber J.A., Hahn G.L. Twenty-four-hour profiles of prolactin and testosterone in ram lambs exposed to skeleton photoperiods consisting of various light pulses // *J. Reprod. Fert.* — 1985. — Vol. 73. — P. 37–43.
 42. Smith A.J., Mondain-Monval M., Andersen Berg K. et al. Effects of melatonin implantation on spermatogenesis, the moulting cycle and plasma concentrations of melatonin, LH, prolactin and testosterone in the male blue fox (*Alopex lagopus*) // *J. Reprod. Fert.* — 1987. — Vol. 79. — P. 379–390.
 43. Steinlechner S., Niklowitz P. Impact of photoperiod and melatonin on reproduction in small mammals // *Anim. Reprod. Sci.* — 1992. — Vol. 30. — P. 1–28.
 44. Trut L.N. Circadian rhythms of photosensitivity and seasonal reproduction cycles in the silver fox (*Vulpes fulvus* Desm) // 3 Congr. Int. Sci. Prod. Anim. Fourrure, Versailles. France. — 1984. Com. N 36.
 45. Trut L.N. Domestication of the fox: roots and effects // *Scientifur.* — 1995. — V. 19. — P. 11–18.
 46. Trut L.N. Early canid domestication: the farm-fox experiment // *Amer. Scientist.* — 1999. — Vol. 87. — P. 160–169.

Photoperiodic regulation of reproductive and hormonal rhythms, and litter size in silver foxes (*vulpes vulpes*): effects of selection for domestic behaviour

L.V. Osadchuk

Institute of Cytology and Genetics, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk

❁ SUMMARY: The silver fox is a strictly seasonal breeder, and photoperiod is the primary environmental cue that regulates reproduction in this species. The aim of the present paper is to study effects of long-term selection of silver foxes for domestic behaviour on photosensitivity in respect of oestrus activity, ovarian hormonal function and the litter size. Adult silver fox females from the commercial and selected population were exposed to artificial photoperiods (9.5L:14.5D) from September until March in a specially equipped shed. The females of two behaviour types maintained in natural daylight served as a control. The experimental groups received illumination in two fractions, one of 7 and one of 2.5 hours duration. The 7-hour period was natural daylight from 10:00 to 17:00 and the additional light pulse was artificial illumination at night (00:02:30), in the morning (06:00–08:30) and in the evening (17:30–20:00). The results demonstrate that a light pulse at night can induce early oestrus and ovarian hormonal activity in anoestrus fox females and the effect was expressed in most extent in selected than in control females. Additionally, this photoperiod decreased dramatically the litter size in both behavioural groups. Photoperiods with morning and evening additional light pulse did not change the temporal pattern of the reproductive rhythm but the litter size was also decreased in control-combined group but not in selected one. All artificial photoperiods depressed the ovarian hormonal activity during follicular and luteal phases of the ovarian cycle and the group with the night additional light pulse had a most pronounced response. The data obtained suggested that behavior selection resulted in an alteration in the relationship between the endogenous reproductive rhythm and environmental photoperiod and increased resistibility to detrimental effects of artificial photoperiods on the litter size.

❁ KEY WORDS: domestication, silvery-black vixens, photoperiod, duplication, steroid hormones.