

## ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЙ СИГНАЛ КАК КЛЮЧЕВОЙ ФАКТОР ВО ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ ГЕНОТИП–СРЕДА

Д.В. Клочков, Р.Г. Гулевич, О.В. Трапезов

Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики  
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

Рассматривается поиск критических периодов в чувствительности гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы американских норок на фотопериодическое воздействие. Рассматривается модель трехступенчатого типа фотопериодической чувствительности.

**Ключевые слова:** американская норка, фотопериод, сигнал, размножение, плодовитость, генотип–среда.

### Исторический экскурс

Огромно влияние фотопериодизма на жизненно важные функции животных организмов. У всех филогенетических групп отмечено, что свет выступает в качестве сигнального фактора, информирующего организм о состоянии внешней среды и сигнализирующего о предстоящих в ней изменениях. Вполне вероятно, что именно свет среди других факторов среды оказался в процессе эволюции жизни на Земле сигналом такого ключевого значения; ведь он повторяется в течение веков эволюции, в течение геологических периодов жизни на Земле в совершенно определенной и математически точной последовательности, он не подвержен таким колебаниям, каким подвержены, например, температура или обеспеченность кормами.

Д.К. Беляев

Фотопериодизм (греч. *photos* – свет и *periodos* – определенный круг времени) – ответная реакция организмов на продолжительность периодов света и темноты в суточном ритме. Способность живых организмов реагировать на длину дня получила название *фотопериодической реакции*. Фотопериодизм был открыт в 1920 г. В. Гарнером и Х. Аллардом во время селекционной работы с табаком (Garner, Allard, 1920). Они обнаружили, что один из сортов, который цвел весной и осенью в теплице, не зацветает летом в открытом грунте. В связи с тем что летние ус-

ловия практически не отличались от тепличных, за исключением периода освещенности, было сделано предположение, что цветению препятствует длинный летний день. Предположение подтвердилось, когда удалось получить цветение табака летом при искусственно укороченном дне. В дальнейшем было установлено, что фотопериодическая реакция свойственна растениям разных таксономических групп.

Способность воспринимать и реагировать на длину дня широко распространена и в животном мире. Фотопериодические реакции животных контролируют наступление и прекращение периода размножения, эмбриональное развитие (активное или с диапаузой), плодовитость, осенние и весенние линьки, переход к зимней спячке, чередование обоеполых и партеногенетических поколений, миграции (яркий пример – перелеты птиц). Физиологические и биохимические основы фотопериодизма у животных во многом до конца неясны. Предполагают, что фотопериодические реакции осуществляются путем сложной цепи нервно-рефлекторных и гормональных процессов, контролируемых у позвоночных гипоталамо-гипофизарной системой.

Другие факторы, например, температура воздуха, как сигнал используются в меньшей мере, поскольку она изменяется не с такой строгой закономерностью, как фотопериод, и способна только запускать наступление у организмов тех или иных фаз или явлений преждевременно или

с запозданием. Это всего лишь «шум», который модулирует действие фотопериода.

С 1925 г., когда W. Rowan показал факты фотопериодического влияния на физиологические функции птиц, в промышленном птицеводстве была разработана целая индустрия фотопериодических технологий по оптимизации яйценоскости и мясной продуктивности (Rowan, 1925; Пигарев, 1965, 1990). Универсальность влияния фотопериодических условий на репродуктивную функцию, рост и развитие стала широко использоваться в работах на овцах, лошадях, крупном рогатом скоте (Линтварева, 1955; Цимборович, 1959; Эмме, 1960; Tucker *et al.*, 1984; Zinn *et al.*, 1986; Poulton, Robinson, 1987; Dahl *et al.*, 2000).

Начало фотопериодическим работам на пушных зверях положил в 1932 г. Т.Н. Bissonnette, добившийся изменения половых функций хорьков под влиянием дополнительного освещения в осенне-зимний период (Bissonnette, 1932, 1935).

Вскоре фотопериодические эффекты на пушных зверях стали прорабатываться и в нашей стране в Центральной научно-исследовательской лаборатории (ЦНИЛ) пушного звероводства при Министерстве внешней торговли СССР, располагавшейся на территории поселка Раисино (позже в 1950-х годах ЦНИЛ слилась с НИИ кролиководства и звероводства). Опытной базой этого научного звероводческого центра стала 1-я Московская зооферма (будущий зверосовхоз «Пушкинский»), а учебным центром – 2-я Московская зооферма (будущий зверосовхоз «Салтыковский») (Милованов, 2001. С. 10–13).

Следует сказать, что в стране в ту предвоенную пору были предприняты мобилизационные меры по развитию звероводства, поскольку эта отрасль обеспечивала поставки в страну конвертируемой валюты («нефтедоллары» появятся гораздо позже). Вся система звероводства полностью подчинялась Наркомвнешторгу СССР – необходимо было выполнять государственный план поставки на экспорт шкурок *серебристо-черных* лисиц клеточного разведения. Именно этот вид экспортной пушнины перед войной котировался очень высоко – одна шкурка лисы – пулемет! Поэтому к началу ВОВ Наркомвнешторг собрал в свое централизованное управление все специализированные звероводческие хозяйства и научные коллективы.

В 1939 г. в ЦНИЛ пушного звероводства, которой заведовал известный генетик-селекционер Борис Николаевич Васин, после окончания Ивановского сельскохозяйственного института в качестве лаборанта пришел Дмитрий Константинович Беляев. Начало его научной работы будет связано с изучением влияния отбора на интенсивность серебристости окраски меха у *серебристо-черных* лисиц в подмосковных звероводческих хозяйствах и в зверосовхозе «Тобольский» Тюменской области. Уже тогда намечались планы проведения первых фотопериодических экспериментов, но все прервала на долгие пять лет война. В конце 1945 г. по телеграмме-запросу министра внешней торговли А.И. Микояна Д.К. Беляев вернется в родную лабораторию. Послевоенное звероводство развивалось быстрыми темпами, Минвнешторг собирал кадры – звероводство давало стране такую нужную валюту.

Параллельно с проработкой вопросов частной генетики пушных зверей Д.К. Беляев начинает работы по анализу фотопериодических механизмов регуляции продуктивности *серебристо-черных* лисиц и соболей. Вместе с Н.Ш. Перельдиком и Н.Т. Портновой Д.К. Беляеву удалось изменением фотопериодических условий («подсвечиванием», как он говорил) сократить сроки беременности у соболей. С наступлением темноты в соболиных шедрах на несколько часов включали электрическое освещение для изучения влияния световой добавки на протекание беременности у самок. Если в обычных условиях беременность у соболей длится около 9 месяцев, то в опытной группе (она была названа «группой продленного дня») самки начали щениться уже через 6 (!) месяцев (Беляев и др., 1951). При этом потомство было совершенно нормальным (фото 1).

В результате проделанных экспериментов были четко показано влияние фотопериодизма не только на перестройку сезонности размножения, но и на такие сезонные функции, как весенняя линька и осенняя смена летнего мехового покрова на зимний. В 1949–1950 гг. полученные экспериментальные материалы публикуются в отраслевом журнале «Каракулеводство и звероводство» в соавторстве с Л.Г. Уткиным и Н.Т. Портновой (Беляев, Уткин, 1949; Беляев, Портнова, 1950). В 1950 г. Д.К. Беляев



**Фото 1.** Раисино. 1948 г. Центральная научно-исследовательская лаборатория пушного звероводства (ЦНИЛ). Гистологические исследования влияния фотопериодизма на протекание беременности у самок соболой.

Слева направо: Д.К. Беляев, Е.В. Клецкина, Л.Г. Уткин, И.Г. Повецкий.

обобщает эти исследования в «Журнале общей биологии» в статье «Роль света в управлении биологическими ритмами млекопитающих» (Беляев, 1950). Это были первые опубликованные в нашей стране работы по регуляции функции размножения и формирования зимнего мехового покрова у пушных зверей с помощью искусственных фоторежимов. Именно эти работы Д.К. Беляева по фотопериодизму зададут импульс поиска и другим исследователям, которые поставят вопрос: возможно ли изменением суточного соотношения света и темноты получать от пушных зверей два приплода в течение одного календарного года (Кузнецов, 1952а, б). В эксперименте 1963 г. были получены два приплода от *серебристо-черных* лисиц (Кузнецов, 1963; Беляев, 1976; Кузнецов и др., 1977). Фотопериодические работы на соболях на базе зверосовхоза «Пушкинский» продолжались и после отъезда Д.К. Беляева в Новосибирск, вплоть до 1960 г. (Беляев, Уткин, 1960а, б; Беляев и др., 1964).

После переезда в новосибирский Академгородок по приглашению директора Института цитологии и генетики СО АН СССР члена-корреспондента АН СССР Н.П. Дубинина Д.К. Беляев сразу же продолжает начатые в Пушкинском зверосовхозе работы по изучению влияния фотопериодических условий на плодовитость, но уже не на соболях и лисах, а на другом важном

объекте клеточного пушного звероводства – американских норках разных генотипов. Ведь в 1960-х гг. зверосовхозы превращаются в настоящие фабрики пушнины; так, по выходу шкурок норки СССР в 1965 г. занимает второе место в мире после США, значительно опередив скандинавские страны. Именно в эти годы особенно интенсивно ведутся исследования по воздействию световых условий на воспроизводительную функцию у норок (Беляев и др., 1962, 1963).

Новосибирский научный центр еще только создавал материальную базу, но Д.К. Беляев уже организует фотопериодические эксперименты в зверосовхозе «Белоярский» Мошковского района Новосибирской области. Зверосовхоз располагался в 60 км от Новосибирска на берегу р. Оби. Причем от районного центра Мошково до села Белоярка (35 км) зимой нужно было добираться целый день на тракторных саниах по огромным сугробам. Следует сказать, что руководство, специалисты и рядовые звероводы «Белоярского» зверосовхоза с энтузиазмом восприняли идею фотопериодизма и создали для той поры неплохие технические условия в проведении экспериментальной работы по дополнительному освещению норок. Удлинение светового дня в марте привело к стимуляции половой функции норок и увеличению их плодовитости. Проведение этих экспериментов по времени совпадало с аналогичными исследованиями американских ученых (Holcomb *et al.*, 1962а, б). По этой причине полученные результаты нужно было срочно опубликовать – приоритет есть приоритет (Беляев и др., 1962; Клочков, 2002).

В 1962 г. при активном содействии и участии экономиста-зверовода М.Н. Жукова (фото 2), имевшего опыт строительства крупного зверосовхоза «Северинский», завершилось строительство экспериментальной зверофермы ИЦиГ, на которой и были развернуты основные фотопериодические опыты не только на норках, но и на лисах.

Именно на этой звероферме (фото 3) было показано, что изменением соотношения света и темноты в течение суток можно добиться снижения эмбриональной смертности и даже преодоления ее, как было с видимыми мутациями с летальным рецессивным действием – *белой грузинской* ( $W^G/W^G$ ) мутацией у лисиц



**Фото 2.** Справа налево: М.Н. Жуков – имея опыт строительства крупного зверосовхоза «Северинский» Краснодарского края, принимал самое активное участие в строительстве экспериментальной зверофермы Института цитологии и генетики СО АН СССР; Д.К. Беляев – директор ИЦиГ СО АН СССР; М.Д. Абрамов – автор первого вышедшего в 1957 г. практического пособия по генетическим основам цветного норководства (НИИПЗК); Н.Ш. Перельдик – основатель школы кормления пушных зверей в нашей стране (НИИПЗК). 1975 г.

и *Shadow* ( $S^H/S^H$ ) у норок (Беляев и др., 1962, 1963; Беляев, Клочков, 1965; Беляев и др., 1973; Belyaev *et al.*, 1975).

Особо впечатляющие результаты были получены при отработке метода ускоренного созревания меха у норок. На экспериментальной звероферме ИЦиГ СО АН СССР в летне-осенний период испытывались 12 различных фотопериодических световых режимов, из которых впоследствии выбрали два наиболее перспективных. Прошло немного времени и при обсуждении результатов этой работы с директором зверосовхоза «Магистральный» Д.Г. Ковешниковым была принята программа производственных испытаний метода ускоренного созревания меха норок на базе зверосовхоза. Результат был убедительным – меховой покров у норок созревал на месяц раньше обычных контрольных сроков.

Следует сказать, что одновременно и независимо от фотопериодического метода, созданного в ИЦиГ СО АН СССР, был разработан более экономичный и более технологичный прием в ускорении созревания опушения – использование «фотопериодического гормона» мелатонина (коммерческое название – мелакирил). Однако следует сделать оговорку: при использовании

фотопериодического метода, созданного в ИЦиГ СО АН, качество меха было гораздо выше, чем при использовании мелакирила. Это было подтверждено независимой экспертизой во Всесоюзном НИИ меховой промышленности, что и было доложено на состоявшемся в октябре 1982 г. в зверосовхозе «Магистральный» семинаре по фотопериодизму (фото 4).

Испытание разных фотопериодических режимов позволило Д.К. Беляеву сделать вывод: свет – это регулятор, способный изменить гормональный статус организма. При этом наиболее значимы так называемые управляющие гормоны, которые вырабатываются в гипоталамо-гипофизарной системе мозга. Гипоталамо-гипофизарная система – объединение структур гипофиза (мозгового придатка в форме округлого образования) и гипоталамуса (отдела головного мозга) – выполняет важнейшие для организма функции. И эта система – самое защищенное место организма! Гипофиз надежно спрятан в костном углублении и имеет связь с остальными органами и системами только через узенький канал. Гипофиз выделяет гормоны,



**Фото 3.** На экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО АН СССР. 1976 г.

Слева направо: В.И. Евсиков (исследуя генетико-селекционные аспекты моногибридного гетерозиса в норководстве, осуществил вместе с Д.К. Беляевым первый в нашей стране генетический синтез трехрецессивных жемчужных норок, но не по американскому,  $k/k a/a p/p$ , а по шведскому паломину –  $t^p/t^p a/a p/p$ ; в настоящее время разрабатывает генетико-эволюционные вопросы гомеостаза плодовитости млекопитающих); Д.К. Беляев; В.М. Гукин (работал главным зоотехником Белоярского зверосовхоза, с 1962 по 1981 гг. заведовал экспериментальной зверофермой ИЦиГ СО АН СССР); Л.П. Зверева (научный сотрудник ИЦиГ СО АН СССР, провела обширные исследования по генетико-гистологическим вопросам меланогенеза у мутантных форм американской норки).



**Фото 4.** Участники семинара по проблемам фотопериодизма в клеточном пушном звероводстве в зверосовхозе «Магистральный» Алтайского края. 1982 г.

Первый ряд: в центре Д.К. Беляев, справа от него – директор зверосовхоза Д.Г. Ковешников, слева – начальник Главного управления звероводства РСФСР М.И. Казаков.

управляющие работой почти всей эндокринной системы, к примеру, гормон роста соматотропин или гормоны, которые регулируют деятельность половых желез. С помощью гормонов можно усилить или ослабить любой процесс, через гормоны можно влиять на активность генов.

Вдова Д.К. Беляева, Светлана Владимировна Аргутинская в своих воспоминаниях писала: «Подводя итоги своих исследований, Д.К. Беляев подчеркивал: “Генетики и селекционеры животных не имеют в своих руках таких мощных формообразующих факторов, как радиационные воздействия и химические мутагены, поэтому надо всемерно использовать световой фактор, эффекты которого далеко еще не исчерпаны”». Эти представления о связи световых влияний с нейрогормональной системой возникли у Д.К. Беляева еще в 1950-х гг. и были тогда абсолютно новыми. Именно в опытах по фотопериодизму он обнаружил сильнейшее действие смены режима освещения на строго стабилизированные сезонные функции пушных зверей. Обдумывая результаты экспериментов, Беляев пришел к пониманию ключевой роли отбора по поведению в процессе одомашнивания диких животных. Он предположил, что отбор по поведению, затронув

нейрогормональные компоненты фотопериодических механизмов регуляции, может вызвать реорганизацию сезонных функций животных, в частности, изменить моноэстричность, характерную для диких животных, на полиэстричность, отличающую домашних животных.

Свою идею о ведущей роли отбора по поведению и роли нейрогормональной регуляции в наследственной перестройке в процессе доместикации Д.К. Беляев изложил в ряде докладов в 1951–1952 гг. Это была чистая идея без экспериментального подтверждения, помимо того что новая, еще и сложная для восприятия.

На заседании производственно-технического совета в Главзверопрое с участием ученых его выступление было встречено молчанием непонимания. С.В. Аргутинская вспоминала: «Прозвучало несколько вопросов. ДК [Беляев] еще раз разъяснил свои представления и предложил модель эксперимента. Все-таки решили согласиться на проведение опытов, дали “добро” и даже определили зверосовхоз. После окончания совещания, уходя, я с горечью и почти с вызовом сказала во всеулышание: “Один Павел Александрович кое-что понял!” Это о П.А. Петряеве – он был выдающейся лично-

стью, говорили, что он бывший гвардейский офицер царской армии. Осваивал азы звероводства на практике, отбывая срок на Соловках. Впоследствии П.А. Петряев был директором Пушкинского зверосовхоза и какое-то время директором Московского зоопарка. Он воспринял мои слова как комплимент и позже на заседании МОИП перед научной аудиторией, когда ДК уже более основательно рассказал о своей идее, после обсуждения прислал мне записку: “Ну как, я кое-что понимаю?”

Профессор Московской ветеринарной академии Г.И. Азимов во время сдачи мной кандидатского экзамена по физиологии после ответа по билету с пристрастием расспрашивал меня об этой идее ДК и в 1954 г. написал в своей книге со ссылкой на Д.К. Беляева: “Нужно полагать, что домашние животные потеряли строгую сезонность размножения... главным образом в связи с изменением их высшей нервной деятельности”. Это и было первым упоминанием о работе, которая, развиваясь и расширяясь, продолжается уже около 50 лет.» (цит. по: Аргутинская, 2002. С. 25–28).

**Поиск критических периодов в чувствительности гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы животных на фотопериодическое воздействие. Американская норка клеточного разведения как модель**

В литературе по фотопериодизму явление стадийности в чувствительности организма к фотопериодическому сигналу из среды осталось до конца не раскрытым, что приводит иногда к неправильной интерпретации экспериментальных результатов даже опытными исследователями.

Так, еще в 1982 г. Z. Boissen-Agasse выносит в оглавление своей статьи, опубликованной в журнале «Biology Reproduction», категорическое заключение: «норка – животное короткого дня» (... the mink a short day mammal) (Boissen-Agasse *et al.*, 1982). Но многолетние работы по фотопериодизму, проведенные в Институте цитологии и генетики СО РАН, указывают на необоснованность и поспешность такого заключения.

**Фотопериодизм и репродуктивные процессы у американской норки клеточного разведения**

Чувствительность норок клеточного разведения к фотопериодическим воздействиям оценивалась по функциональному состоянию гонад, гаметогенезу, сезонному уровню половых гормонов, характеру эстральной цикличности, плодовитости и половому поведению. Для оценки поэтапных сдвигов физиолого-морфологических процессов в гонадах использовались варианты световых режимов, представленных на графике.

**Влияние фотопериодических условий на функцию гонад у американской норки**

Для выяснения вопроса о влиянии световых условий на фолликулогенез были проведены опыты с применением *постоянного освещения*: 1) вне сезона размножения (октябрь–ноябрь); 2) в сезон размножения (февраль–март). Результаты опытов приводятся в табл. 1.

На фоне существенного увеличения массы яичников в марте (160 мг) по сравнению с ноябрем (100 мг) различий по массе гонад между группами не обнаружено. Однако благо-

	Режимы освещения и номер экспериментальных групп										
	1-я серия опытов				2-я серия опытов						
	1	2	3	4	1	2	3	4	5	6	7
Июль								☀			
Август									☀		
Сентябрь										☀	

■ – сокращенный световой день (8 часов: с 9:30 до 17:30); ☀ – постоянное освещение; □ – естественные условия освещения

**График.** Варианты световых режимов.

даря гистологическому анализу были выявлены различия в сезонной реактивности на световые воздействия. Так, постоянное освещение вне сезона размножения (октябрь–ноябрь) привело к снижению числа примордиальных и созревающих фолликулов типа  $\geq 4C$  и резкому (в 8 раз) увеличению числа фолликулов с хорошо развитой полостью. И все же этот фотостимулирующий эффект не приводил к созреванию зрелых графовых фолликулов. Вместе с этим отмечалось значительное увеличение числа атретических фолликулов поздних стадий (A3 –  $171,5 \pm 35,7$ , A4 –  $477,7 \pm 69,4$  против A3 –  $83,9 \pm 3,6$ , A4 –  $169,4 \pm 44,1$  в контроле).

В марте на фоне общих как для контрольных, так и для подопытных самок процессов снижения числа примордиальных растущих фолликулов типа 3C и  $\geq 4C$  и увеличения числа созревающих фолликулов у подопытных самок по сравнению с контролем отмечается уменьшение числа созревающих фолликулов на ранних стадиях развития типа ПП с увеличением числа фолликулов типа РП и ГП (табл. 1).

#### Последствия варьирующих фотопериодических воздействий на фолликулогенез

Для выяснения влияния вариаций фотопериодических воздействий в летне-осенний период на фолликулогенез, а также в дальнейшем на функциональное состояние яичников в сезоне размножения также были испытаны I и II световые режимы с применением *постоянного освещения*: 1) вне сезона размножения (октябрь–ноябрь); 2) в сезон размножения (февраль–март). Результаты опытов приводятся в табл. 2.

В нормальных фотопериодических условиях у контрольных *стандартных* норок в ноябре количество примордиальных фолликулов колеблется около 1000 (табл. 2). Фотопериодические воздействия вызвали увеличение числа примордиальных фолликулов: при первом фотопериодическом режиме до 2591 ( $p < 0,001$ ), при втором – до 2210 ( $p < 0,01$ ). По количеству растущих фолликулов разница между контрольной и подопытными группами меньшая. В 1-й группе отмечена тенденция к большему числу фолликулов типа 3C и  $\geq 4C$ . В 1-й группе число растущих фолликулов существенно не

отличалось от контроля. Во 2-й группе фотопериодические воздействия вызвали трехкратное увеличение числа зрелых графовых пузырьков. Возможно, что за счет этого число созревающих фолликулов на более ранних стадиях развития (типа ПП и РП) у них незначительно снижено. 2-я группа по числу созревающих фолликулов не отличалась от контроля.

Изменение фотопериодических условий содержания норок в летне-осенний период отразилось на картине фолликулогенеза в сезоне размножения (март). У самок 1-й группы это выразилось в трехкратном снижении числа примордиальных фолликулов, более чем двухкратном снижении растущих фолликулов типа 1C ( $p < 0,01$ ), тенденции к снижению числа растущих фолликулов типа 2C, 3C,  $\geq 4C$  и созревающих фолликулов типа ПП и РП и незначительному повышению числа зрелых фолликулов по сравнению с контролем. В 1-й группе это выразилось в общей однозначной тенденции к снижению числа всех растущих и созревающих фолликулов.

#### Влияние фотопериодических воздействий в летне-осенний период на уровень эстрадиола в крови у самок норок

Изменение светового режима приводит к изменению содержания эстрадиола в крови стандартных самок (рис. 1).

После постоянного освещения у норок 1-й группы в июле отмечалось снижение уровня эстрадиола по сравнению с контролем ( $p < 0,01$ ). В период сокращенных световых дней (август, сентябрь) содержание гормона у самок 1-й группы было выше, чем в контроле (соответственно  $p < 0,05$ ;  $p < 0,01$ ). У норок 2-й группы повышение уровня эстрадиола зарегистрировано только в августе. После окончания световых воздействий на фоне естественного освещения у самок 1-й и 2-й групп в октябре наблюдается более низкий уровень эстрадиола, чем в контроле ( $p < 0,05$ ,  $p < 0,01$  соответственно). Затем в январе–феврале у самок 1-й группы уровень гормона повышался ( $p < 0,01$ ,  $p < 0,05$  соответственно), тогда как у самок 2-й группы концентрация эстрадиола в крови не отличалась от контроля. В марте уровень эстрадиола в подопытных группах не отличался от контроля.

Таблица 1

Влияние постоянного освещения на фолликулогенез в яичниках норок в разные сезоны года (число фолликулов разного типа) (Клочков, 1992)

Месяц	Группа	n	Тип фолликулов							
			примордиальные	растущие				созревающие		
				1С	2С	3С	≥4С	ПП	РП	ГП
Ноябрь	Опыт	8	2865,5 ± 132,7**	37,3 ± 8,0	12,0 ± 1,0	10,6 ± 1,2*	12,6 ± 3,3	17,2 ± 5,1**	–	
	Контроль	8	3703,7 ± 151,7	38,3 ± 3,0	15,1 ± 1,8	17,5 ± 2,8	11,3 ± 4,0	2,1 ± 1,2	1,0 ± 0,4	
Март	Опыт	8	1555,2 ± 150,9	39,4 ± 5,5	3,6 ± 1,3	7,8 ± 2,0	17,0 ± 2,8*	11,4 ± 2,6*	8,6 ± 1,7*	
	Контроль	8	1251,6 ± 192,1	42,6 ± 9,8	7,0 ± 1,9	7,2 ± 1,4	33,2 ± 5,8	4,4 ± 1,7	4,6 ± 1,0	

\*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$  по сравнению с контролем; 1С, 2С, 3С, ≥4С – растущие фолликулы с 1, 2, 3, 4 и более слоями гранулезных клеток; созревающие фолликулы: ПП – появление полости, РП – хорошо развитая полость, ГП – граафов пузырьки.

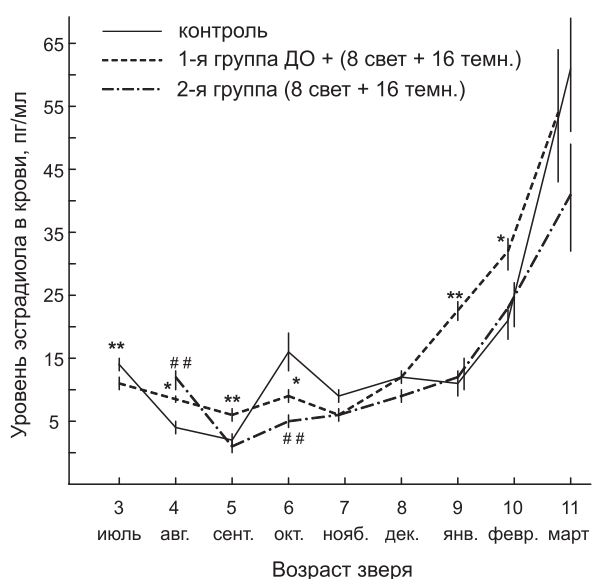
Таблица 2

Влияние фотопериодических условий на фолликулогенез у стандартных норок (число фолликулов различных типов)

Месяц	Группа	n	Тип фолликулов							
			примордиальные	растущие				созревающие		
				1С	2С	3С	≥4С	ПП	РП	ГП
Ноябрь	Контроль	8	1331,9 ± 147,4	55,4 ± 9,6	18,7 ± 2,5	27,3 ± 4,7	11,1 ± 1,8	6,9 ± 1,3	0,8 ± 0,3	
	I	8	2591,1 ± 169,8***	51,4 ± 7,5	26,7 ± 4,4	31,2 ± 8,8	8,7 ± 2,3	6,1 ± 2,2	2,3 ± 0,4*	
	II	8	2210,0 ± 181,4**	53,4 ± 8,6	19,0 ± 3,9	22,2 ± 2,9	10,0 ± 1,7	8,6 ± 2,4	1,0 ± 0,2	
Март	Контроль	8	3479,7 ± 15,8	37,6 ± 11,9	19,4 ± 4,5	28,8 ± 7,9	16,3 ± 4,2	10,9 ± 1,8	4,4 ± 0,7	
	I	8	912,7 ± 161,8***	20,4 ± 5,5	13,7 ± 2,4	22,2 ± 2,8	13,7 ± 3,2	7,0 ± 2,3	5,3 ± 0,9	
	II	8	3866,3 ± 823,2	14,6 ± 3,0	15,6 ± 2,5	19,5 ± 3,6	8,5 ± 2,7	6,1 ± 3,3	4,2 ± 1,0	

\*  $p < 0,05$  по сравнению с контролем; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ ; К – контроль; 1-я группа – постоянное освещение с 20.06–20.07, сокращенный день с 21.07–10.10; 2-я группа – сокращенный день с 21.07–10.10; 1С, 2С, 3С, ≥4С – растущие фолликулы с 1, 2, 3, 4 и более слоями гранулезных клеток. Созревающие фолликулы: ПП – появление полости, РП – хорошо развитая полость, ГП – граафов пузырьки.





**Рис. 1.** Влияние световых режимов на уровень эстрадиола в крови самок норок стандартного генотипа в постнатальном онтогенезе (Гулевич, Клочков, 1988).

\*  $p < 0,05$  – различия между 1-й группой и контролем;  
 \*\*  $p < 0,01$  – различия между 1-й группой и контролем;  
 ##  $p < 0,01$  – различия между 2-й группой и контролем.

### Влияние постоянного освещения в разные сезоны на сперматогенез

Постоянное освещение в ноябре не оказало влияния на массу тела животных: у подопытных и контрольных самцов она составила в среднем 1750 г. В то же время постоянное освещение привело к снижению массы семенников:  $0,95 \pm 0,08$  г в опыте и  $1,41 \pm 0,11$  г в контроле ( $p < 0,01$ ).

Гистологическая картина выявила уменьшение под воздействием постоянного освещения диаметра семенных канальцев:  $72,9 \pm 1,4$  мкм в опыте и  $96,4 \pm 4,2$  мкм в контроле ( $p < 0,01$ ).

Анализ процентного соотношения канальцев разного типа показал характерную тенденцию преобладания у подопытных животных канальцев I типа и снижения числа канальцев IV типа, что можно расценить как торможение процесса сперматогенеза (табл. 3).

На это же указывают и результаты подсчета клеточных элементов в канальцах III типа (табл. 4). У подопытных животных насчитывается больше сперматогоний типа А, но меньше сперматоцитов в стадии зигонемы по сравнению с контролем.

Постоянное освещение в марте не привело к изменению массы тела самцов – в среднем она составила 2,0 кг. Тогда как масса семенников весной увеличилась по сравнению с осенью. Хотя масса семенников у подопытных зверей составила  $6,2 \pm 0,3$  г против  $7,6 \pm 0,4$  г у контрольных ( $p < 0,05$ ), диаметр семенных канальцев у подопытных животных ( $225,5 \pm 2,4$  мкм) был больше, чем у контрольных ( $210,0 \pm 1,9$  мкм,  $p < 0,001$ ). Просвет канальца придатка был заполнен зрелыми спермиями. На II стадии ЦСЭ помимо клеток Сертоли встречаются сперматогонии типа А и В, сперматоциты первого порядка двух поколений в прелептоне и пахине и 2 генерации сперматид 6-го и 17-го этапов сперматогенеза.

Результаты подсчета сперматогенных клеток на VI стадии ЦСЭ показали: число сперматоцитов в стадии пахинемы у подопытных животных составило  $23,0 \pm 0,5$  против  $18,6 \pm 0,4$  в контроле ( $p < 0,001$ ). Подопытные звери по числу сперматид ( $116,2 \pm 2,9$ ) превосходили контроль ( $79,3 \pm 1,6$ ;  $p < 0,001$ ).

Итак, количественный анализ сперматогенного эпителия позволил установить стимулирующее действие постоянного освещения на сперматогенез самцов норок весной и тормозящее – осенью.

**Таблица 3**

Частота встречаемости семенных канальцев разного типа в зависимости от светового режима (ноябрь)

Группа	n	Соотношение семенных канальцев разных типов в зависимости от светового режима, %			
		I	II	III	IV
Постоянное освещение	8	$50,5 \pm 10,7$	$4,2 \pm 1,2$	$0,0 \pm 5,7$	$25,3 \pm 9,1$
Контроль	8	$29,5 \pm 9,3$	$5,2 \pm 1,6$	$24,3 \pm 4,3$	$41,0 \pm 10,0$

**Таблица 4**

Число сперматогенных клеток на разных стадиях дифференцировки в семенных канальцах III типа при различных световых режимах. Среднее число клеток на поперечном срезе канальца (ноябрь)

Тип клеток	Постоянное освещение	Контроль
Сперматогонии типа А	1,16 ± 0,09**	0,66 ± 0,05
Промежуточные	0,01 ± 0,01	0,02 ± 0,01
Сперматогонии типа В	0,02 ± 0,01	0,01 ± 0,01
Сперматоциты	3,83 ± 0,25*	4,75 ± 0,30

\*  $p < 0,05$  (по сравнению с контролем); \*\*  $p < 0,01$ .

#### Влияние фотопериодических воздействий в летне-осенний период на сперматогенез

Фотопериодические воздействия в ноябре повлияли на массу гонад стандартных самцов. Максимальная масса гонад отмечена в 1-й группе в условиях сокращенного светового дня в течение 3 месяцев, несколько меньшей была она в 3-й группе – сокращенный день в течение 2 месяцев (август и сентябрь). Такая же экспозиция в более ранние сроки во 2-й группе (июль и август) не оказала существенного влияния на массу гонад (табл. 5).

Между массой семенников и диаметром канальцев наблюдается четкая связь.

Гистологический анализ семенников у контрольных самцов показывает, что у них преобладали канальцы I типа (76,1 %), содержавшие клетки Сертоли и сперматогонии (табл. 6). Значительно меньше (19,1 %) было канальцев II типа и еще меньше (4,7 %) – III типа. В 1-й серии опытов при 3-месячном содержании в условиях сокращенного 8-часового дня в семенниках наблюдалось сильное увеличение числа канальцев I типа, увеличение числа канальцев III типа и появление канальцев IV типа (сперматоциты в пахинеме) и V типа (сперматоциты II порядка и сперматиды). У самцов 3-й группы по сравнению с контрольными животными уменьшилось число канальцев I типа (но на меньшую величину, чем в 1-й группе) и возросло число канальцев III и IV типов. Во 2-й группе при двухмесячном сокращенном дне, но в более

ранние сроки (июль и август) отмечалось еще меньшее снижение числа канальцев I типа (по сравнению с 1-й и 3-й группами), но и меньшее увеличение числа канальцев III типа.

Фотопериодические воздействия влияют не только на распределение канальцев, но и на динамику пролиферативных процессов. Так, гистологический анализ канальцев III типа выявил различия в соотношении сперматогоний и сперматоцитов в зависимости от режима освещения животных (табл. 7). Наибольшие сдвиги в процессе сперматогенеза отмечены при содержании норок в условиях сокращенного дня в течение 3 месяцев (1-я группа) и 2 месяцев (3-я группа). Характерно более чем 4-кратное увеличение числа сперматоцитов 1-го порядка в стадии зигонемы по сравнению с контролем. Воздействие 2-месячным сокращенным днем в более ранние сроки оказалось не столь эффективным.

Результаты вышеперечисленных опытов стимулировали постановку более детальных экспериментов с 1-месячными воздействиями в летне-осенний период как с постоянным освещением так и с сокращенным световым днем в июле, августе и сентябре соответственно (график). Содержание в этих условиях

**Таблица 5**

Масса гонад и диаметр семенных канальцев у самцов норок при разных световых режимах

Группа	n	Масса гонад	Диаметр семенных канальцев (мкм)
1-я серия опытов			
1	18	2,04 ± 0,14***	99,50 ± 4,95***
2	8	0,82 ± 0,06	68,89 ± 4,03
3	8	1,68 ± 0,16**	90,34 ± 4,60**
4	8	0,91 ± 0,04	76,6 ± 1,33
2-я серия опытов			
1	8	0,77 ± 0,07	75,22 ± 1,95
2	8	0,93 ± 0,06	84,69 ± 2,08**
3	8	1,03 ± 0,06	84,71 ± 2,04**
4	8	0,97 ± 0,06	73,85 ± 1,83
5	8	0,96 ± 0,06	79,57 ± 1,50
6	8	0,90 ± 0,03	76,69 ± 2,87
7	8	0,91 ± 0,04	76,60 ± 1,33

\*\*  $p < 0,01$  по сравнению с контролем; \*\*\*  $p < 0,001$ .

Таблица 6

Частота встречаемости семенных канальцев разного типа  
в зависимости от светового режима

Группа	n	Тип канальцев				
		I	II	III	IV	V
1-я серия опытов						
1	18	4,1 ± 1,9***	20,0 ± 7,4	14,2 ± 3,1**	49,6 ± 7,3***	12,0 ± 5,1*
2	8	4,17 ± 1,3**	17,5 ± 4,2	20,1 ± 4,9**	20,6 ± 6,3***	–
3	8	19,6 ± 9,9***	15,8 ± 2,4	17,8 ± 2,5**	46,7 ± 11,3***	–
2-я серия опытов						
1	8	55,7 ± 11,7	31,5 ± 8,9	7,0 ± 1,8	5,7 ± 2,5*	–
2	8	48,8 ± 12,4	8,2 ± 4,0*	24,4 ± 8,1*	18,5 ± 8,1*	–
3	8	57,7 ± 9,4	19,5 ± 4,2	19,8 ± 3,6**	3,0 ± 3,0	–
4	8	79,6 ± 8,2	11,2 ± 5,1	8,2 ± 2,8	0,9 ± 0,6	–
5	8	63,2 ± 10,7	16,9 ± 3,7	19,9 ± 6,2*	–	–
6	8	96,9 ± 2,1	1,6 ± 1,1*	1,5 ± 1,0*	–	–
Контроль	8	76,1 ± 4,8	19,1 ± 4,2	4,7 ± 1,0	–	–

\*  $p < 0,05$  (по сравнению с контролем); \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

Таблица 7

Число сперматогенных клеток  
на разных стадиях дифференцировки  
в семенных канальцах III типа  
при различных световых режимах  
(среднее число клеток  
на поперечном срезе канальца)

Группа	n	Сперматогонии	Сперматоциты
1-я серия опытов			
1	18	1,66 ± 0,06***	31,86 ± 1,04***
2	8	3,12 ± 0,12***	12,42 ± 0,47***
3	8	2,15 ± 0,07***	30,55 ± 1,12***
4	8	4,49 ± 0,13	7,72 ± 0,30
2-я серия опытов			
1	8	2,89 ± 0,13***	15,78 ± 0,80***
2	8	4,18 ± 0,14	11,44 ± 0,42***
3	8	3,51 ± 0,13**	14,69 ± 0,54***
4	8	3,09 ± 0,14	9,94 ± 0,37**
5	8	5,28 ± 0,16**	11,05 ± 0,39**
6	8	2,18 ± 0,18***	6,24 ± 0,45
7	8	4,49 ± 0,13	7,72 ± 0,30

\*\*  $p < 0,01$  по сравнению с контролем; \*\*\*  $p < 0,001$ .

не оказало существенного влияния на массу семенников, но гистологическое исследование показало, что диаметр семенных канальцев при сокращенном дне в августе и сентябре увеличивался, а при других вариантах светового воздействия он оставался без изменения (табл. 5). Более детальный гистологический анализ состояния семенных канальцев вскрыл большую чувствительность животных к контрастным световым воздействиям в отдельные периоды года. Так, в целом в эти 3 месяца гонады самцов более чувствительны к действию сокращенного дня. Активизация сперматогенеза приводит к увеличению количества канальцев III типа и к появлению канальцев IV типа.

Максимальная количественная реакция при сокращенном дне зарегистрирована в августе (табл. 6). Постоянное освещение в сентябре характеризуется ингибирующим действием, регистрируется незначительное число канальцев II и III типов. При постоянном освещении в июле только в одиночных случаях регистрируются канальцы IV типа, а постоянное освещение в августе, возможно, приводит к более активному сперматогенезу, если учитывать высокую долю канальцев II типа.

Эта картина подтверждается в целом анализом пролиферативных процессов в канальцах III типа. При сокращенном дне во все летние месяцы наблюдается активизация трансформации сперматогониев I порядка в сперматоциты, в результате чего при снижении числа сперматогоний I порядка существенно увеличивается число сперматоцитов ( $p < 0,001$ ). При постоянном освещении в сентябре ярко проявляется ингибирующее действие света, выражающееся в резком (в 2 раза) снижении числа сперматогониев I порядка на фоне стимулирующего действия на сперматогенез постоянного освещения в июле и августе (табл. 7).

**Усиление стимулирующего эффекта  
при резком переходе  
от постоянного освещения  
к сокращенному световому дню**

Эксперименты с 1-месячным содержанием самцов норок в условиях сокращенного дня и постоянного освещения стимулировали дальнейшие исследования влияния комбинированных световых режимов на морфофизиологические процессы в гонадах.

Для этого были сформированы три группы животных: 1-я группа: комбинация резкого перехода от постоянного освещения (20 июня–20 июля) к сокращенному 7-часовому световому дню (21 июля–10 октября). 2-я группа: сокращенный день (21 июля–10 октября). 3-я группа – контрольная, содержащаяся в условиях естественного фотопериода.

В каждой группе животных 5–10 октября и 1–5 марта был проведен гистологический анализ семенников. Масса гонад контрольных норок в октябре составила  $0,91 \pm 0,04$  г, в то время как в 1-й группе их масса увеличилась до  $2,22 \pm 0,22$  г ( $p < 0,001$ ), а во 2-й группе – на меньшую величину  $1,68 \pm 0,16$  г ( $p < 0,01$ ).

Установлено, что масса гонад коррелировала с гистологической структурой семенников. Диаметр семенных канальцев в октябре у контрольных самцов был равен  $76,6 \pm 1,3$  мкм, в 1-й группе зафиксировано увеличение диаметра до  $105,1 \pm 5,1$  мкм ( $p < 0,001$ ) и до  $90,3 \pm 4,6$  мкм ( $p < 0,01$ ) во 2-й группе. Диаметр семенных канальцев связан с прогрессивными пролиферативными процессами. У самцов обеих подопытных групп наблюдается значительное увеличение числа канальцев II и III типов за счет снижения числа канальцев I типа. У самцов 1-й группы регистрируется появление канальцев IV типа со сперматоцитами в стадии пахинемы (табл. 8).

В сезоне же размножения, в марте, длительное последствие светового летне-осеннего воздействия проявилось, по-видимому, в более раннем снижении активности морфофизиологических процессов в гонадах. У подопытных животных отмечалось снижение массы гонад. Так, при массе гонад  $7,1 \pm 0,5$  г в контроле в 1-й группе она снизилась до  $5,5 \pm 0,6$  г ( $p < 0,05$ ), во 2-й группе – до  $4,6 \pm 1,0$  г ( $p < 0,05$ ). Одновременно у контрольных животных регистрировался максимальный диаметр семенных канальцев:  $198,8 \pm 3,8$  мкм, что было значительно выше показателей 1-й группы:  $139,1 \pm 9,5$  мкм

**Таблица 8**

Частота встречаемости семенных канальцев разного типа  
в зависимости от светового режима

Месяц	Группа	n	Типы семенных канальцев, %				
			I	II	III	IV	V
Октябрь	Контроль	8	$76,2 \pm 4,8$	$23,8 \pm 4,0$	–	–	–
	1	8	$13,6 \pm 8,1^{***}$	$23,3 \pm 4,0$	$40,0 \pm 8,8^{***}$	$23,1 \pm 8,4^{**}$	–
	2	8	$19,7 \pm 9,9$	$33,6 \pm 2,4^*$	$46,7 \pm 11,3^{**}$	–	–
Март	Контроль	8	–	–	$1,0 \pm 1,0$	$48,0 \pm 2,2$	$51,0 \pm 2,2$
	1	8	$2,3 \pm 2,3$	$14,6 \pm 9,9$	$34,7 \pm 5,7^{**}$	$34,3 \pm 5,3^{**}$	$14,1 \pm 5,2^{***}$
	2	8	$5,2 \pm 2,9$	$50,0 \pm 16,9^{**}$	$21,7 \pm 7,4^{**}$	$18,3 \pm 9,7^{**}$	$4,8 \pm 3,2$

\*  $p < 0,05$  по сравнению с контролем; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

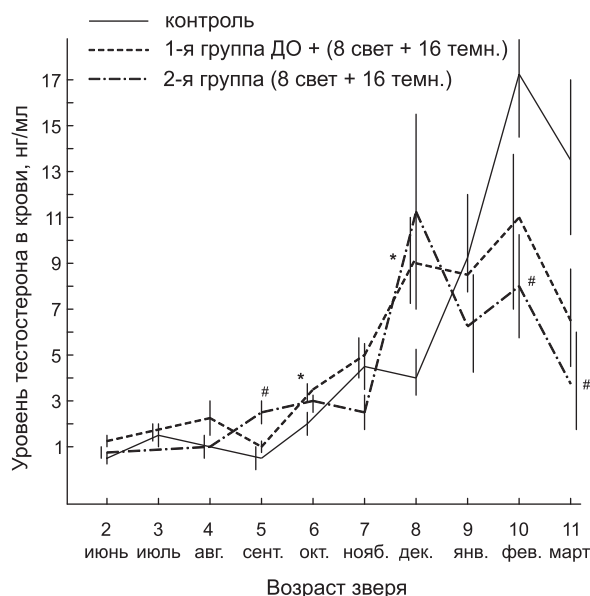
( $p < 0,001$ ) и 2-й группы:  $112,3 \pm 13,4$  мкм ( $p < 0,001$ ). Гистологическая картина семенников свидетельствовала об усилении деструктивных процессов в семенниках подопытных самцов (табл. 8).

Анализ уровня тестостерона в крови по месяцам исследования подтвердил коллинеарность содержания в крови тестостерона с пролиферативными процессами в семенниках (рис. 2).

Под воздействием установленных фотопериодических режимов повышался уровень тестостерона в октябре и январе, особенно у самцов 1-й группы, что коррелировало с гистологической картиной сперматогенеза. Однако такая ранняя активация сперматогенеза привела к более быстрому его угасанию, что прослеживается и по уровню тестостерона. В это же время у подопытных самок уровень эстрадиола в период половой активности не отличался от контрольного уровня (рис. 1). Гистологический анализ функционального состояния яичников также свидетельствовал об отсутствии в нем более ранних деструктивных процессов.

### Влияние фотопериодических условий на процесс беременности и плодовитость у норок разных генотипов

Первые исследования, проведенные в зверосовхозе «Белоярский» Новосибирской области, показали, что дополнительное освещение (2 ч 30 мин) в вечернее время самок норок в



**Рис. 2.** Влияние световых режимов на уровень тестостерона в крови самцов норок стандартного генотипа в постнатальном онтогенезе (Gulevitch *et al.*, 1995).

\*  $p < 0,05$  различия между 1-й группой и контролем; #  $p < 0,05$  различия между 2-й группой и контролем.

течение беременности увеличивало их плодовитость. Широкомасштабные исследования, проведенные более чем на 3 тыс. самок норок в зверосовхозах «Черепановский» (Новосибирская область), «Северинский» (Краснодарский край) и «Лесной» (Алтайский край), показали, что дополнительное освещение самок в период беременности привело к увеличению их плодовитости (табл. 9). Анализ материалов показал,

**Таблица 9**

Влияние дополнительного освещения на плодовитость самок норок разных генотипов в зверосовхозах «Белоярский», «Черепановский» (Новосибирская область), «Лесной» (Алтайский край) и «Северинский» (Краснодарский край)

Генотип	Число самок		Родилось щенков		Разность опыт–контроль	Зарегистрировано на 5-й день		Разность опыт–контроль
	опыт	контроль	опыт	контроль		опыт	контроль	
Стандартные (+/+)	380	380	6,5	6,1	+0,4*	6,1	5,9	+0,2
Белые-хедлунд (h/h)	105	105	6,4	5,3	+1,1***	5,7	4,5	+1,2***
Сапфировые (a/a p/p)	193	193	5,9	5,4	+0,5*	5,0	4,6	+0,4*
Серебристо-голубые (p/p)	368	368	6,2	5,7	+0,5*	5,8	5,3	+0,5*
Шведское паломино (t <sup>s</sup> /t <sup>s</sup> )	101	101	5,5	5,1	+0,4*	5,4	4,9	+0,5*

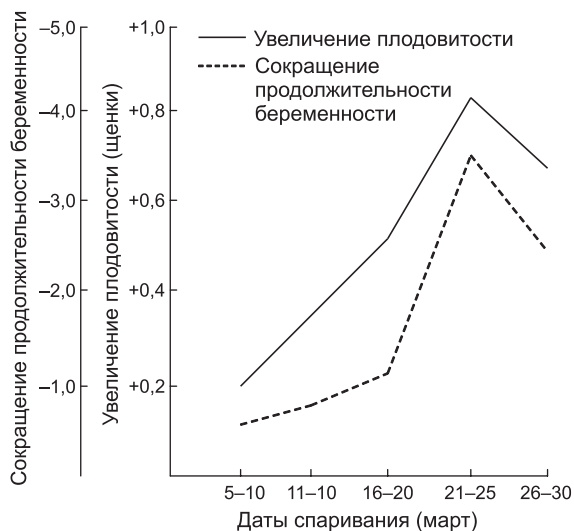
Примечание. Учитывалась плодовитость подопытных и контрольных норок с учетом даты спаривания. \*  $p < 0,05$  (по сравнению с контролем); \*\*\*  $p < 0,001$ .

что эффект повышения плодовитости зависит от длительности интервала между последним спариванием норки и началом их дополнительного освещения. Чем меньше этот интервал, тем выше эффект светового воздействия на сокращение длительности беременности (рис. 3). Но при этом обнаружилось, что наиболее чувствительными к фотопериодическому сигналу оказались норки, гомозиготные по рецессивным мутациям, затрагивающим окраску волосяного покрова (!) – именно по ним оказалось наиболее выгодно применять данную технологию.

Дополнительное освещение самок в сезоне спаривания вызвало увеличение не только плодовитости, но и массы тела новорожденных норчат. Так, живая масса сотен новорожденных щенков от освещаемых дополнительно самок колебалась по исследованным группам от  $10,0 \pm 0,1$  г (стандарт +/-) до  $10,8 \pm 0,1$  г (пастель *b/b*), а в контрольных группах она колебалась соответственно от  $8,7 \pm 0,1$  г до  $9,7 \pm 0,2$ . Имея большую массу тела при рождении, норчата от подопытных самок и в 1-месячном возрасте сохраняли значительное превосходство по массе по сравнению с контрольными. Так, по стандартным самкам это превосходство составило 15,5 % ( $168,4 \pm 2,8$  г против  $145,8 \pm 2,3$  г в контроле), а по самцам 16,0 % ( $190,0 \pm 3,5$  г против  $163,8 \pm 2,3$  г в контроле).

### Эффект фотопериодических воздействий на размножение в последующие сезоны размножения

Анализ результатов размножения в 2 последовательных годах (подопытные самки в первый



**Рис. 3.** Изменение плодовитости и продолжительности беременности норки в зависимости от интервала между датой последнего спаривания и началом дополнительного освещения (Беляев, Клочков, 1965; Клочков, 1991).

год находились в условиях дополнительного освещения, а в последующий – в естественных фотопериодических условиях) зафиксировал «последствие» дополнительного освещения, заключающегося в повышенной плодовитости самок в следующем после светового воздействия году (табл. 10). Это явление заслуживает особого внимания, учитывая тот факт, что на размножение в следующем году отбираются самки с высокими репродуктивными показателями.

### Заключение

Норки – моноэстричные сезонно размножающиеся животные. Вне зависимости от вре-

**Таблица 10**

Влияние дополнительного освещения на репродукцию норки в следующем году

Группа	n	Плодовитость		Зарегистрировано щенков	
		1-й год	2-й год	1-й год	2-й год
Подопытные 1-й год (ДО) 2-й год (ЕО)	25	$7,3 \pm 0,6$	$6,8 \pm 0,5$	$6,9 \pm 0,6$	$6,2 \pm 0,5$
Контроль	25	$6,7 \pm 0,6$	$5,1 \pm 0,4$	$6,4 \pm 0,5$	$4,8 \pm 0,4$
Разность опыт–контроль		+0,6	+1,7	+0,5	+1,4
Достоверность различий		$p > 0,05$	$p > 0,05$	$p > 0,05$	$p > 0,05$

Примечание. ДО – дополнительное освещение, ЕО – естественное освещение.

мени спаривания концентрация прогестерона у самок норок увеличивается к 15–30 марта, достигая пика – 40–160 нг/мл и снижаясь к концу беременности (Allais, Martinet, 1978). Для самок характерна различная продолжительность беременности за счет эмбриональной диапаузы, контролируемой весенним увеличением продолжительности дня (Hansson, 1947; Абрамов, 1974). Исследованиями установлена зависимость лютеотропной фазы репродукции норок от световых условий в сезоне года. Изучение этого процесса (Martinet *et al.*, 1980, 1981) позволило авторам сделать следующие заключения: 1) основным лютеотропным гормоном у норок является пролактин. Ежедневные инъекции пролактина вызывают повышение уровня секреции прогестерона, более раннюю имплантацию бластоцист и сокращение продолжительности беременности; 2) искусственное удлинение или сокращение продолжительности светового дня оказывало стимулирующее или тормозящее влияние на секрецию прогестерона; 3) процесс спаривания также регулирует продолжительность беременности – у самок, спаренных по двум периодам с интервалом 7–10 дней, продолжительность беременности меньше, чем у спаренных по одному периоду.

Лютеотропное действие пролактина отмечено также в ряде других исследований (Murphy *et al.*, 1980; Parke *et al.*, 1980). Хотя роль эпифиза в этом процессе не ясна, обнаружена связь секреции пролактина с мелатонином (Martinet *et al.*, 1981). Показано, что прогестерон играет важную роль в имплантации и регуляции продолжительности эмбриональной диапаузы и что определенное количество функционирующих желтых тел необходимо для поддержания оптимального числа эмбрионов (Murphy *et al.*, 1983).

В наших исследованиях удлинение светового дня во время сезона размножения активировало наступление эструса, но в то же время вызывало более быстрое его окончание.

Анализ массового материала, полученного на норках, содержащихся в условиях дополнительного освещения, указывает на общий гормональный фактор, вызывающий сокращение продолжительности беременности с увеличением уровня плодовитости. На основании работ В.Д. Murphy с соавт. (1983) одним из этих

факторов может быть пролактин. И в работах американских и канадских исследователей было показано, что дополнительное освещение во время беременности увеличивало плодовитость норок (Holcomb *et al.*, 1962a; Aulerich *et al.*, 1963; Bowness, 1970, 1972).

Стимулирующее действие света продемонстрировано и в опытах с экспериментальной регуляцией жизнеспособности лисиц и норок (Беляев и др., 1973; Беляев, Железова, 1976). Было показано, что летальность гомозигот по некоторым мутациям, приводящим к гибели эмбрионов на доимплантационных стадиях развития, может быть преодолена или смещена во времени путем дополнительного освещения матерей во время беременности.

Явление «последствия» световых воздействий, отмеченное в опытах по фотопериодической стимуляции плодовитости норок, основано на свойстве норок иметь «долгосрочную фотопериодическую программу», контролирующую развитие и становление репродуктивных функций. У норок, выращенных в модифицированных фотопериодических условиях, по сравнению с контролем изменялось время половой активации в сезоне размножения, сокращалась продолжительность беременности.

В первых экспериментах с увеличением продолжительности дня во время половой активности были показаны более ранние спаривания, но в то же время и более быстрое их окончание. Модификации фотопериодических условий в летне-осенний период выявили дифференциальную чувствительность к коротким и длинным дням по месяцам воздействий.

Фотопериодический сигнал оказывает влияние на функцию гонад, в особенности на сперматогенез у самцов норок.

В этом отношении следует отметить определенные различия в чувствительности к фотопериодическому сигналу самок и самцов – более четкие и дифференцированные реакции характерны для самцов. Август для самцов – критический переходный период в чувствительности к длительности дня. Причем, если в июле четко регистрируются положительная реакция на постоянное освещение и отрицательная на сокращенный день, то в сентябре напротив положительная – на сокращенный день и отрицательная – на постоянное освещение. Осенью

постоянное освещение самцов вызывало резкое торможение сперматогенеза, весной в сезоне размножения наоборот стимулировало его. У самок же постоянное освещение как осенью, так и весной стимулировало активность яичников.

Фотопериодический сигнал действует в качестве специфического фактора в механизме сезонной регуляции половой функции. С одной стороны, он может действовать как стресс-фактор, приводя адренокортикальную функцию в состояние напряжения, и резко тормозить сперматогенез у неполовозрелых животных (Ramaley, 1974), с другой – дозированное воздействие фотопериодическим сигналом способно стимулировать половую функцию у половозрелых самцов норок (Bowness, 1970, 1972).

Эксперименты показывают, что оптико-гипоталамо-гипофизарная система норок реагирует как на короткие, так и на длинные дни, но отношение к ним в различные периоды года разное. В период осеннего равноденствия (22 сентября) короткие дни обладают стимулирующим действием, напротив, в период, предшествующий весеннему равноденствию (22 марта), стимулирующим действием обладают длинные дни. В свете этих данных разделение животных по их реактивности на фотопериодический сигнал на «короткодневных» и «длиннодневных» в определенной степени условно.

Результаты экспериментов с применением месячной экспозиции (сокращенный день или постоянное освещение) в летне-осенний сезон дают основание говорить о наличии критических периодов в реактивности гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы норок, контролирующей сперматогенез. Сокращенный день оказался мало эффективным в июле, но в августе и сентябре его действенность возрастала. Напротив, постоянное освещение оказывало стимулирующее действие в июле и тормозило сперматогенез в сентябре.

Учет такой стадийности дает возможность создания композиционных синтетических фотопериодов (постоянное освещение + сокращенный день), способных увеличить эффективность фотопериодических воздействий на норок.

В процессе эволюции у животных возникли сложные связи с фотопериодическими условиями среды. На примере норок видно, что в

комбинациях фотопериодических режимов, в которых месячное постоянное освещение сопровождалось резким переходом к сокращенному световому дню, отчетливо видно использование животными и условий удлиненного светового дня и последующего сокращенного дня для активизации гипоталамо-гипофизарно-гонадного комплекса. В этом отношении уместно провести аналогию реагирования гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы норок с двухступенчатой системой фотопериодической реактивности насекомых (Заславский, 1975; Фоменко, Заславский, 1978), заключающейся в том, что некоторые виды насекомых (например божья коровка) для прохождения диапаузы нуждаются в ступенчатом воздействии определенных периодов длинных и коротких дней. По наблюдениям этих авторов, резкий переход от длинного к короткодневному фотопериоду, – основа фотопериодической реактивности у насекомых (Тыщенко, 1973).

Оценивая фотопериодическую реактивность норок в плане ступенчатой фотореактивности, следует отметить, что в целом эволюция фотопериодической чувствительности норок пошла дальше. Можно говорить о наличии трехступенчатого типа фотопериодической реактивности, состоящей из: 1) стадии реактивности на максимальные по длительности дни лета; 2) стадии, учитывающей короткие дни осени и зимы, и 3) стадии, идущей при максимальном напряжении функциональных систем, – реакции на возрастающие по длительности весенние дни при подготовке к сезону размножения.

## Литература

- Абрамов М.Д. Норководство. М.: Колос, 1974. 208 с.
- Аргутинская С.В. Дима // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. 284 с.
- Беляев Д.К. Роль света в управлении биологическими ритмами млекопитающих // Журн. общ. биологии. 1950. Т. 11. № 1. С. 39–50.
- 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.
- Беляев Д.К., Железова А.И. Опыт экспериментальной регуляции эмбриональной жизнеспособности у



- норок // Генетика. 1976. Т. 1. № 6. С. 55–59.
- Беляев Д.К., Клочков Д.В. О повышении плодовитости у норок путем дополнительного освещения // Кролиководство и звероводство. 1965. № 12. С. 2–5.
- Беляев Д.К., Клочков Д.В., Железова А.И. Влияние света на процессы размножения и плодовитость норок // Проблемы зоологических исследований в Сибири. Горно-Алтайск, 1962. С. 270–271.
- Беляев Д.К., Клочков Д.В., Железова А.И. Влияние световых условий на воспроизводительную функцию и плодовитость норок // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биологии. 1963. Т. 18. Вып. 2. С. 9–13.
- Беляев Д.К., Перельдик Н.Ш., Портнова Н.Т. Экспериментальное сокращение периода эмбрионального развития у соболей // Журн. общ. биологии. 1951. Т. 12. № 4. С. 260–265.
- Беляев Д.К., Портнова Н.Т. К вопросу об ускорении созревания меха у лисиц // Каракулеводство и звероводство. 1950. № 5. С. 47–50.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н., Рувинский А.О. Генетически детерминированная летальность у лисиц и возможности ее преодоления // Генетика. 1973. Т. 9. № 9. С. 71–79.
- Беляев Д.К., Уткин Л.Г. Влияние сокращенного светового дня на сроки созревания меха у лисиц // Каракулеводство и звероводство. 1949. № 2. С. 59–62.
- Беляев Д.К., Уткин Л.Г. Некоторые данные по размножению соболей, разводимых в неволе // Науч. тр. НИИПЗК. М., 1960а. С. 40–70.
- Беляев Д.К., Уткин Л.Г. Вопросы повышения плодовитости соболей, разводимых в неволе // Науч. тр. НИИПЗК. М., 1960б. С. 95–115.
- Беляев Д.К., Уткин Л.Г., Куличков Б.А. Влияние светового режима на развитие мехового покрова у норок // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1964. № 4. Вып. 1. С. 91–100.
- Гулевич Р.Г., Клочков Д.В. Эндокринная функция гонад и надпочечников у самок норок двух генотипов в постнатальном онтогенезе // Журн. эвол. биохимии и физиологии. 1988. Т. 24. С. 445–450.
- Заславский В.А. Распространенность ступенчатых фотопериодических реакций среди насекомых и клещей // Энтотом. обзор. 1975. Т. 54. № 2. С. 291–304.
- Клочков Д.В. Фотопериодическая регуляция репродуктивной функции животных и ее практические аспекты: Дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: ИЦИГ СО РАН, 1991. 330 с.
- Клочков Д.В. Влияние фотопериодических условий на фолликулогенез в раннем постнатальном онтогенезе норок // Эндокринология размножения пушных зверей. Новосибирск, 1992. С. 112–123.
- Клочков Д.В. Свет – это жизнь // Дмитрий Константинович Беляев: Книга воспоминаний. Новосибирск: Изд-во СО РАН. Филиал «Гео», 2002. С. 143–146.
- Кузнецов Г.А. Влияние светового режима на половые функции самок серебристо-черных лисиц // Каракулеводство и звероводство. 1952а. № 3. С. 31–34.
- Кузнецов Г.А. Влияние светового режима на половые функции самок серебристо-черных лисиц // Каракулеводство и звероводство. 1952б. № 6. С. 31–34.
- Кузнецов Г.А. Получение от серебристо-черных лисиц двух приплодов в год // Науч. тр. НИИПЗК. Т. 4. М., 1963. С. 29–50.
- Кузнецов Г.А., Казаков М.И., Кузнецов В.Г., Казакова Г.П. Изучение возможности получения от голубых песцов двух приплодов в году при изменении длительности светового дня // Проблемы пушного звероводства и кролиководства: Науч. тр. НИИПЗК. М., 1977. Т. 15. С. 159–168.
- Линтварева Н.И. Влияние светового фактора на функции размножения животных // Вопр. физиологии размножения лошадей: Науч. тр. ВНИИК. М., 1955. С. 44–65.
- Милованов Л.В. История звероводства. Салтыковский. М.: Колос-Пресс, 2001. 168 с.
- Пигарев Н.В. Свет в интенсивном птицеводстве. М.: Колос, 1965. 360 с.
- Пигарев Н.В. Энергосберегающий световой режим для яичных кур // Изв. Тимирязевской сельскохоз. академии. 1990. № 6. С. 136–149.
- Тыщенко В.Н. О происхождении и эволюции фотопериодической реакции насекомых // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34. № 4. С. 539–558.
- Эмме А.М. Фотопериодическая реакция размножения // Усп. соврем. биологии. 1960. Т. 49. С. 240–259.
- Фоменко Р.Б., Заславский В.А. Ступенчатые фотопериодические реакции у тли (*Megoura vicia* Vuct.) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1978. № 69. С. 102–109.
- Цимборович А.Ф. Влияние светового фактора на организм овец асканийской тонкорунной породы // Науч. записки Херсонского сельскохоз. ин-та. 1959. С. 201–207.
- Allais C., Martinet L. Relation between daylight ration plasma progesterone levels and timing of nidation in mink (*Mustela vison*) // J. Reprod. Fertil. 1978. V. 54. № 1. P. 133–136.
- Aulerich R., Holcomb L.C., Schaible P.J., Ringer R.K. Influence of photoperiod on reproduction in mink // Fur Trade J. Canada. 1963. V. 43. № 3. P. 8–19.
- Belyaev D.K., Trut L.N., Ruvinsky A.O. Genetics of the *W* locus in foxes and expression of its lethal effects // J. Hered. 1975. V. 66. P. 331–338.

- Bissonnette T.H. Modification of mammalian sexual cycles; reactions of ferrets (*Putorius vulgaris*) of both sexes to electric light added after dark in November and December // Proc. Roy. Soc. Lond. 1932. V. 110. P. 322–336.
- Bissonnette T.H. Modification of mammalian sexual cycles: IV. Delay of oestrus and induction of anoestrus in female ferrets by reduction of intensity and duration of daily light periods in the normal oestrous season // J. Exptl Biol. 1935. V. 12. № 4. P. 315–320.
- Boissen-Agasse Z., Boissin J., Ortavant R. Circadian photosensitive phase and photoperiodic control of testis activity in the mink (*Mustela Peale and Beauvois*), a short day mammal // Biol. Reprod. 1982. V. 26. № 1. P. 110–119.
- Bowness E.L. Light on control of environment // U.S. Fur Rancher. 1970. V. 49. № 7. P. 12–13.
- Bowness E.L. Light control shows great promise in cutting feed cost // U.S. Fur Rancher. 1972. V. 51. № 2. P. 5–6.
- Dahl G.E., Buchanan B.A., Tucker H.A. Photoperiodic effects on dairy cattle: a review // J. Dairy Sci. 2000. V. 83. P. 885–893.
- Garner W.W., Allard H.A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants // J. Agric. Res. 1920. V. 18. P. 553–606.
- Gulevich R.G., Klotchkov D.V., Ivanova L.N., Osadchuk L.V. Gonadal function in mink under artificial photoperiods // J. Reprod. Fertil. 1995. V. 103. P. 147–152.
- Hansson A. The physiology of reproduction in the mink (*Mustela vison* Schreber) with special reference to delayed implantation // Acta Zool. 1947. V. 28. P. 136.
- Holcomb L.C., Schaible P.J., Ringer R.K. The effects of varied lighting regimes on reproduction in mink // Fur Trade J. Canada. 1962a. V. 39. № 9. P. 10–17.
- Holcomb L.C., Schaible P.J., Ringer R.K. The effects of varied lighting regimes on reproduction in mink // Mich. Agric. Exptl. Stn. Q. Bull. 1962b. V. 44. P. 666–678.
- Martinet L., Allais C., Allain D. The control of progesterone secretion in the pregnant mink // 2nd Intern. Sci. Congr. Fur Anim. Prod. Denmark. 1980. P. 1–5.
- Martinet L., Allais C., Allain D. The role of prolactin and LH in luteal function and blastocyst growth in mink (*Mustela vison*) // J. Reprod. Fertil. 1981. Suppl. 29. P. 119–130.
- Murphy B.D., Humphrey W.D., Stepstone S.L. Luteal function in mink: The effects of hypophysectomy after the preimplantation rise in progesterone // Anim. Reprod. Sci. 1980. V. 3. № 1. P. 225–232.
- Murphy B.D., Mead R.A., McKilbin P.E. Luteal contribution to the termination of preimplantation delay in mink // Biol. Reprod. 1983. V. 28. № 2. P. 479–503.
- Papke R.L., Concanon P., Travis H.F., Hansel W. Control of luteal function and implantation in the mink by prolactin // J. Anim. Sci. 1980. V. 50. № 4. P. 1102–1107.
- Poulton A.L., Robinson T.J. The response of rams and ewes of three breeds to artificial photoperiod // J. Reprod. Fertil. 1987. V. 79. № 2. P. 609–626.
- Ramaley J.A. A review of adrenal-gonadal interactions at puberty // Life Sci. 1974. V. 14. P. 1623–1633.
- Rowan W. Relation of light to birds migration and development change // Nature. 1925. № 115. P. 424–425.
- Tucker H.A., Petitclerc D., Zinn S.A. The influence of photoperiod on body weight gain, body composition, nutrient intake and hormone secretions // J. Anim. Sci. 1984. V. 59. P. 1610.
- Zinn S.A., Chapin L.T., Tucker H.A. Response of body weight and clearance and secretion rates of growth hormone to photoperiod in Holstein heifers // J. Anim. Sci. 1986. V. 62. P. 1273.

## PHOTOPERIODIC SIGNALING AS A KEY FACTOR IN GENOTYPE–ENVIRONMENT INTERACTION

D.V. Klochkov, R.G. Gulevich, O.V. Trapezov

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia, e-mail: trapezov@bionet.nsc.ru

### Summary

Critical periods have been sought in the sensitivity of the hypothalamic-pituitary-gonadal axis to photoperiod in American minks. A three-step model of photoperiod sensitivity is presented.

**Key words:** American mink, sensitivity to photoperiod, reproduction, genotype-environment interaction.