

ФАУНА, ФЛОРА

УДК 591.8:34.23.59:636.082.12

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОЛОС ПО ДИАМЕТРУ
ПРИ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ ОВЕЦЭ.Б. Всеволодов¹, Г.Ж. Сарсекеева¹, И.Ф. Латыпов¹, Л. Алиев²,
В.А. Голиченков, А.С. Мусаева¹, Р. Жапбасов¹

(кафедра эмбриологии; e-mail: burlakovao@mail.ru)

Распределение диаметров волос изучено у диких видов овец (архар — *Ovis ammon*, муфлон — *O. musimon*), домашних овец (*O. aries*) и их гибридов. У диких видов и их помесей отмечены довольно четко разделенные субпопуляции тонких (подшерсток) волос (диаметром 10–22 мкм) и толстых (ость) волос (85–302 мкм). Волосы промежуточной между субпопуляциями толщины были редки. У домашних овец модальная толщина подшерстка была смещена направо (20–22 мкм) по сравнению с соответствующей модой для диких овец (12–14 мкм). Остевая субпопуляция у домашних овец представлена бедно и не так четко обособлена от подшерстка, причем максимальный диаметр волос < 150 мкм. У помесей диких видов с домашними овцами остевая субпопуляция волос была четко выражена, смещена к меньшим значениям диаметра, причем максимальный диаметр < 200 мкм. Такое же ограничение было найдено и у двухмесячных ягнят диких видов и их гибридов по сравнению со взрослыми особями.

Ключевые слова: *Ovis ammon*, *O. musimon*, *O. aries*, дикие и домашние овцы, подшерсток, ость, шерсть.

Дикие виды овец известны четкой дифференцировкой волос на ость, пух и небольшое количество переходных волокон. Самые толстые волосы ости могут быть более 300 мкм (около 1/3 мм), а самые тонкие волосы пуха могут не достигать и 10 мкм (1/100 мм), т.е. иметь диаметр как одна клетка крови — лимфоцит [1–3]. Одомашнивание овец сопровождалось исторической селекцией на относительное сглаживание различий волос по толщине.

Получение гибридов диких овец с домашними может помочь выявить характер взаимодействия генов домашнего и диких видов при формировании волосяного покрова.

В Чимкентском зоопарке был получен ряд межвидовых гибридов диких видов разных поколений с домашними овцами, что позволило охарактеризовать особенности гибридного волосяного покрова по сравнению с исходными видами.

Теоретически возможны два подхода к природе различий между остевыми и пуховыми волосами:

1) различия между ними стойко сохраняются за счет самоподдерживающейся экспрессии разных генов, т.е. возникшей разницы в эпигенетической наследственности двух субпопуляций первоначально единой популяции клеток эпидермиса [4];

2) эпигенетически обеспеченной разницы между остью и пухом нет, и отличия ости и пуха возникают только в силу складывающихся неодинаковых самоподдерживающихся гистофизиологических условий, например разных размеров заложившихся соединительнотканых сосочков луковиц волосяных фолликулов. Это подтверждается, в частности, микрохирургическими экспериментами английской исследовательницы Oliver [5], показавшей, что, меняя размер соединительнотканного сосочка, можно индуцировать в эпидермисе волосяные фолликулы разного размера.

Материалы и методы

Использовали овец трех видов: диких — муфлона (*Ovis orientalis*) и архара (*O. ammon*), а также домашних овец (*O. aries*), содержащихся в Чимкентском зоопарке в течение нескольких последних лет. Кроме того, исследовались грубошерстные домашние овцы и гибриды (муфлон × архар) разных поколений и сложные гибриды [(муфлон × архар) × домашняя овца]. Образцы волос состригались с латеральной поверхности тела вблизи лопатки у взрослых животных в апреле (перед линькой) и у двухмесячных ягнят (июнь), волосяной покров которых сохраняет незрелый (ювенальный) характер.

¹ Институт общей генетики и цитологии МОН РК, Казахстан.

² Чимкентский зоопарк, Казахстан.

От проксимального конца ненарушенного пучка состриженных волос для подравнивания отрезался примерно 1-миллиметровый сегмент с помощью свежего лезвия бритвы и отбрасывался. После этого также отрезался свежим лезвием как можно более короткий второй сегмент. Этот сегмент состоял (после отделения от пучка) из коротких (не более миллиметра) сегментов отдельных волос пучка (по одному от каждого волоса).

Эти сегменты волос переносились на предметное стекло, на которое было нанесено некоторое количество глицерина, распределялись по поверхности стекла и накрывались большим покровным стеклом. Препарат устанавливался на столик проекционного измерительного микроскопа — ланометра фирмы “Reichert”. Полученные данные с помощью нашей оригинальной компьютерной программы “rzbclg30.bas” распределяли по классам диаметра, причем по оси абсцисс откладывались классы диаметра на логарифмической шкале, а по оси ординат доля волос в данном классе в процентах. Средние для каждого класса значения диаметра отличаются для смежных классов в одно и то же число раз (примерно 1,12 раза).

Полученные для каждого животного данные о распределении диаметров волос по классам представлены в табличной форме. Для построения графиков использовалась программа Excel.

Микрофотографии волос сделаны с помощью цифровой фотокамеры на микроскопе Micros Austria при объективе 40× и увеличении на экране компьютера 500×.

Результаты и обсуждение

На рис. 1 представлены при одном и том же увеличении остевой, переходный и пуховые волосы диких видов овец. В остром волосе мощно развита сетчатая сердцевина, в то время как корковый слой составляет незначительную часть диаметра волоса на его периферии. Переходный волос гораздо тоньше и также включает хорошо развитую сердцевину, хотя ее сетчатая структура незаметна, вероятно, из-за сильной пигментации сердцевинки. В представленных здесь пуховых волосках сердцевина полностью отсутствует и различимы границы чешуек наружного слоя волоса — кутикулы.

Распределение волос по толщине у взрослых животных разных генотипов при взятии образцов волос в апреле, более чем за месяц до линьки, показано на рис. 2.

На рис. 2 видно, что у муфлона, архара и их гибридов четко выявляются по два максимума кривых, соответствующих пуху и ости (соответственно для пуха 13,5; 12; 13,5 и 21 мкм, а для ости 151; 170; 191, 214 мкм). У домашней овцы отчетливо выявляется только один пик, соответствующий пуховым

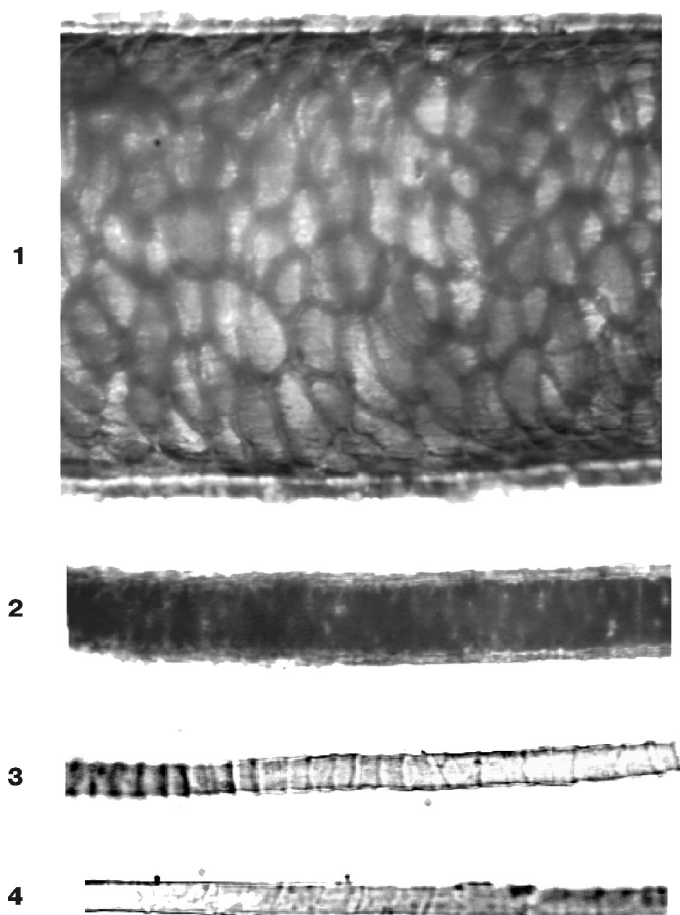


Рис. 1. Общий вид разных типов волос диких овец: 1 — волос взрослого архара (диаметр волоса 205 мкм), 2 — переходный волос (35 мкм) взрослого муфлона, 3 — волос (13,8 мкм) муфлона, 4 — пуховой волос (10 мкм) архара

волосам (21 мкм). У сложного 3-видового гибрида с кровью домашней овцы, как и у простых гибридов, для пуховых волос 13,5 мкм и ости 135 мкм.

У архара максимум кривой распределения, соответствующий пуху, приходится на наименьший класс значений диаметра. В диапазоне толщины волос от 19 до 95 мкм волосы почти не встречаются, и пик, соответствующий у архара остым волосам, четко отделен от пика, соответствующего пуху. У изученной особи муфлона максимумы ости и пуха смещены, по сравнению с архаром, вправо у “пухового максимума”, но влево у “остевого максимума”. При этом максимумы, связанные с пухом и остью, не изолированы так полно, как у архара, а соединены почти сплошной цепочкой классов волос промежуточной толщины, хотя в каждом таком классе волос мало.

У домашней овцы очень мало волос в трех первых (самые тонкие пуховые волосы) классах пуховых волос. Поразительно много волос сконцентрировано в единственном классе толщины 20—22,3 мкм (таблица), а в последующих классах вплоть до 35,5—39,8 мкм у домашних овец доля волос остается выше, чем у любых других, представленных на графике. Начи-

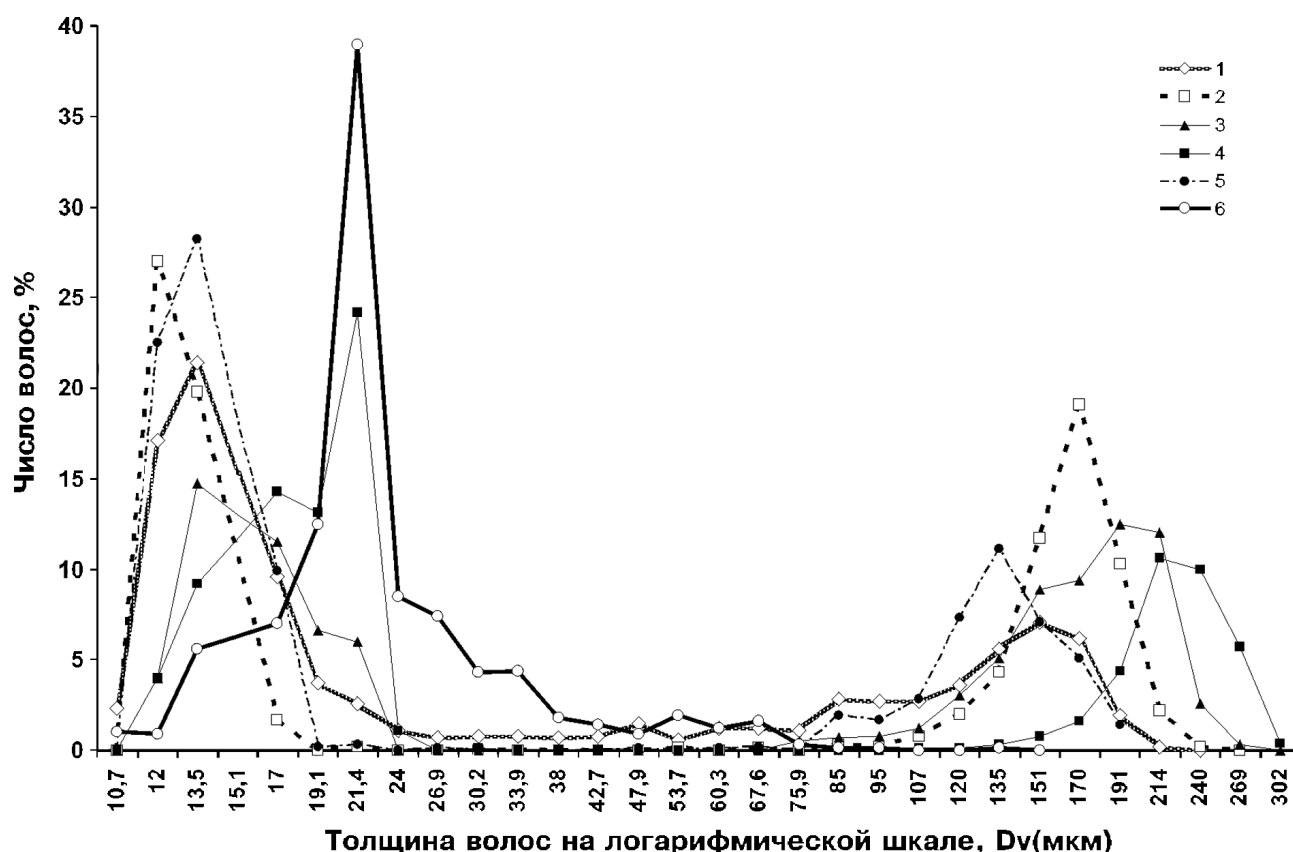


Рис. 2. Распределение волос по толщине у взрослых межвидовых гибридов овец и исходных форм (архар, муфлон, домашняя овца): 1 — муфлон, 2 — архар, 3 — F1 — гибрид 1-го поколения от скрещивания муфлона с архаром, 4 — еще один аналогичный гибрид, 5 — сложный межвидовой гибрид, полученный от скрещивания 2-го поколения гибридов муфлон × архар с домашней овцой, 6 — домашняя овца.

По оси абсцисс — толщина волос (мкм) на логарифмической шкале, по оси ординат — доля волос, приходящихся на каждый класс толщины (%)

ная с диаметра 76 мкм, у домашних овец волосы практически отсутствуют, хотя на 1000 волос нашелся один волос в классе 126—141 мкм.

Таким образом, волосяной покров муфлона, оставаясь очень близким к таковому архара, слегка смещен от него в сторону домашней овцы.

Особенности распределения волос по толщине у диких овец, домашних овец и их гибридов

Генотип (сезон)	% волос в соответствующих диапазонах диаметра (разброс в %)							
	10—14 мкм	10—19,9 мкм	20—22,3 мкм	20—44,6 мкм	44,7—99 мкм	100—199 мкм	200—315 мкм	> 45 мкм
Муфлон* (весна)	41 ± 1,2	54 ± 1,6	3 ± 0,5	8 ± 0,9	11 ± 1,0	27 ± 1,4	0,2 ± 0,14	38 ± 1,5
Архары (весна)	42 ± 5,5 (38—47)	54 ± 4,8 (48—59)	3,6 ± 3,4 (0,2—7)	3,6 ± 3,4 (0,2—7)	0,35 ± 0,35 (0—0,7)	26 ± 24 (3—48)	14 ± 12 (2—25)	40 ± 12 (28—51)
Домашние овцы (весна)	8 ± 0,7 (7—8)	24 ± 3,5 (20—27)	40 ± 0,7 (39—40)**	64 ± 3 (61—67)	7 ± 1 (6—8)	2,6 ± 2,4 (0,1—5)	0	9 ± 3 (6—12)
Гибриды архар × × муфлон (весна)	16 ± 3,0 (13—19)	39 ± 2 (37—41)	15 ± 9 (6—24)	16 ± 9 (6—25)	1 ± 1 (0—2)	24 ± 16 (7—40)	21 ± 2,4 (15—27)	46 ± 14 (34—57)
Гибриды с кровью домашних овец (весна)	36 ± 15 (20—51)	49 ± 12 (37—61)	10 ± 10 (0,3—21)	12 ± 11 (0,4—23)	18 ± 14 (4—33)	19 ± 16 (2,7—35)	0	38 ± 1,6 (36—39)

* — статистические ошибки у единственного муфлона показывают доверительный интервал при сравнении разных столбиков в одной строчке, а остальные приводятся для сравнения доверительных интервалов между строчками каждого столбика.

** — показаны резкие отличия в распределении волос по диаметру у домашних, даже грубошерстных, овец по сравнению с дикими видами и их гибридами.

Полужирный шрифт — рост доли волос в среднем диапазоне диаметра 20—45 мкм, курсивный шрифт — падение доли волос в крайних диапазонах < 20 мкм и > 45 мкм.

Что касается гибридов архара с муфлоном, то они отличаются от архара сдвигом пиков диаметров как пуховых, так и остевых волос вправо, т.е. в сторону больших диаметров волос. Не исключено, что мы имеем здесь пример эффекта гетерозиса, вызванного отдаленным межвидовым скрещиванием. У этих гибридов отмечается четкая, как у архара, обособленность пиков ости и пуха при отсутствии волос промежуточных классов толщины от 24—27 мкм до 76—135 мкм.

У сложного межвидового гибрида с 1/4 крови муфлона, 1/4 архара и 1/2 домашней овцы пик, соответствующий пуху, носит промежуточный характер между архаром и муфлоном, и влияние на него домашнего генотипа не проявляется. Зато пик, соответствующий ости, четко смещен влево так, что максимум приходится уже на 135 мкм, в то время как у диких видов и их гибридов эти пики лежат в диапазоне 151—214 мкм. Таким образом, домашний компонент генотипа сложного гибрида не оказал видимого влияния на пик пуховых волос, но серьезно ограничил максимальную толщину остевых волос (не более 200 мкм). Обособленность пиков ости и пуха выражена лучше, чем у муфлона и домашней овцы (почти отсутствуют волосы в диапазоне 24—76 мкм).

Это почти полное отсутствие волос в диапазоне нескольких десятков микрометров между массивом тонких и массивом толстых волос позволяет предложить термины “пуховая субпопуляция” и “остевая субпопуляция” волос.

У пуховой субпопуляции границами на кривой распределения волос с логарифмическим масштабом оси абсцисс должны служить значения диаметров от самого тонкого встреченного волоса до того значения диаметра, при котором поднявшаяся кривая распределения вновь максимально сближается с осью ординат. У остевой субпопуляции левой границей должна быть точка, где кривая вновь начинает подъем от оси абсцисс, а правой границей — максимальная толщина волоса.

Например, для муфлона пуховая субпопуляция простирается от волос диаметром от 11 до 24 мкм, а остевая — от 85 до 214 мкм. У сложного гибрида соответствующие границы 11—19 и 85—214 мкм, а у домашней овцы пуховая популяция представлена широким диапазоном от 11 до 48, а остевая выражена крайне слабо в диапазоне от 54 до 135 мкм.

Из таблицы видно, что при одомашнивании овец произошло перераспределение волос по диапазонам диаметра. Очень сильно возросла доля волос в диапазоне 20—45 мкм (около 2/3 всех волос) и осо-

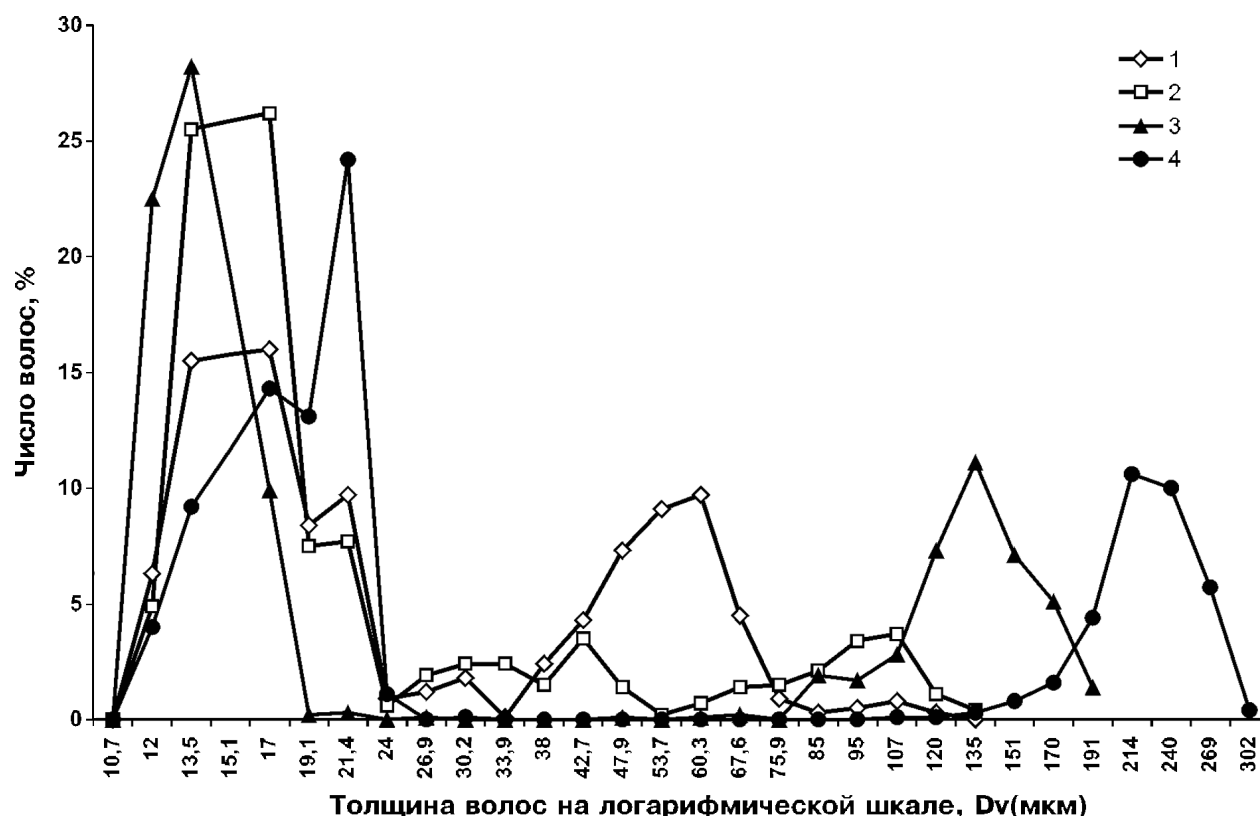


Рис. 3. Сравнение распределения волос по толщине у ягнят и взрослых животных сходного генотипа: 1 — F3 гибрид 3-го поколения архара и муфлона по кличке Сарсенкуль (ягненок 2 мес.), 2 — сложный гибрид с 1/2 крови домашней овцы и по 1/4 крови архара и муфлона по кличке Сапар (ягненок 2 мес.), 3 — сложный гибрид с 1/2 крови домашней овцы и по 1/4 крови архара и муфлона по кличке Наурызгуль (взрослое животное), 4 — F1 гибрид архара и муфлона по кличке Бота (взрослое животное). По оси абсцисс — средние значения классов диаметров волос на шкале логарифмического масштаба. По оси ординат — процент волос в данных классах толщины

бенно в узком диапазоне 20—22 мкм. Это произошло за счет серьезного снижения доли самых толстых (> 100 мкм) и самых тонких (< 20 мкм) волос.

Изученные архары существенно отличаются от единственного изученного муфлона гораздо меньшей долей волос в диапазоне 45—99 мкм, но большей долей волос > 200 мкм.

Гибриды диких видов овец отличаются от чистых исходных родительских видов пониженной долей наиболее тонких волос (10—14 мкм) и в то же время повышенным содержанием фракции волос 20—45 мкм, т.е. в ту же сторону, что домашние овцы отличаются от диких, хотя и не столь сильно.

Наконец, гибрид с примесью домашней крови отличается от гибридов двух диких видов в обратную сторону от той, которую мы ожидаем, т.е. имеет распределение еще более “дикое”, чем сами дикие виды, за исключением, однако, верхней границы толщины волос (> 200 мкм), которых у таких гибридов нет, как и у домашних овец.

При взятии проб волос вскоре после линьки резко возрастает доля предельно толстых остевых волос. Это объясняется тем, что восстановление остевых волос происходит после линьки раньше и в пробу попадают преимущественно грубые остевые волосы и совсем мало пуховых.

Некоторые особенности распределения волос по диаметру, характерные для ягнят, у которых “созревание” волосяного покрова еще не закончено (возраст около 2 мес.), представлены на рис. 3.

Из рис. 3 видно, что для ягнят не характерно почти полное отсутствие волос в интервале значительного диаметра от 24—27 мкм до 76—120 мкм, которое разделяет массивы волос пуха и ости у взрослых животных сходных генотипов. Более того, у ягненка с кровью только диких видов имеется хорошо выраженный пик, напоминающий остевую субпопуляцию волос, но приходящий на диапазон диаметров волос 38—76 мкм, в котором волосы у взрослых особей диких видов практически отсутствуют.

У ягненка с примесью крови домашней овцы намечаются даже 2 субпопуляции “квазиостевых” волос: диапазоны 27—48 мкм и 60—135 мкм. Это означает, что четкое обособление массивов волос пуха и ости происходит в процессе “созревания” волосяного покрова с возрастом, вероятно, отчасти путем утолщения волос ягнят диапазона 27—76 мкм до величин, характерных для массива остевых волос взрослых. У взрослых животных остевые субпопуляции приходятся на диапазоны 151—302 (без примеси домашней крови) и 85—191 мкм — с 1/2 домашней крови.

Диаметр волоса в каждый данный момент зависит от: 1) размеров сосочка, выделяющего соответственно больше или меньше стимуляторов пролиферации и поддерживающего тем самым определенный объем камбия луковицы вокруг себя [1, 4]; 2) от гор-

монального статуса организма (кортизоны, гормоны щитовидной железы и др.). Размер сосочка может определяться масштабами агрегации дермальных клеток зародыша, вероятно, путем их сползания в формирующиеся центры аттракции.

Такое сползание клеток к центрам аттракции описано для миксомицетов (аттрактантом в этом случае является циклический аденозинмонофосфат) [5].

Проблема природы химических агентов трандукционных цепочек, специфически проявляющихся в сосочках при закладке волосяных фолликулов, упомянута в кратком обзоре Дж.Е. Роджерса [6].

Одомашнивание может свестись к мутации одного или нескольких генов, воздействующих на агрегацию клеток зачатка сосочка с закреплением этих мутаций в процессе селекции.

У двухмесячных ягнят присутствует, как и у домашних овец, значительное количество волос в диапазоне диаметров 24—76 мкм, каких почти нет у взрослых архаров и взрослых гибридов архар × муфлон, но какие встречаются у взрослых домашних грубошерстных овец. Это означает, что волосы ягнят к двум месяцам не достигают окончательной толщины или потому, что сосочек продолжает расти и после двух месяцев и еще не достиг полного размера, или клетки камбия пока неспособны реагировать в полной мере на стимулирующее воздействие сосочка, или стимулирующее воздействие пока ослаблено. Как бы то ни было, но волосяной покров ягнят архара сближается по своим параметрам со взрослыми домашними грубошерстными овцами. Возникает вопрос: не является ли домашний волосяной покров овец результатом “замороженной” ювенилизации дикого волосяного покрова?

Выводы

1. Для взрослых особей диких видов овец — архара (*Ovis ammon*) и муфлона (*O. musimon*) и их гибридов характерно наличие двух максимумов, соответствующих пуховой и остевой субпопуляциям, между которыми промежуточных волос мало.

2. При одомашнивании овец, судя по грубошерстным породам, пуховая субпопуляция волос сместилась к большим значениям диаметра, остевая субпопуляция стала слабо выраженной (с устранением предельных диаметров) и резко выросла частота волос, переходных между двумя субпопуляциями диаметров.

3. Гибриды диких видов с домашними овцами сохраняют достаточно выраженную остевую субпопуляцию, хотя и смещенную в сторону меньших значений диаметра волоса.

4. В двухмесячном возрасте волосы остевой субпопуляции еще не достигают окончательной толщины, и распределение волос по диаметрам в целом отчасти напоминает таковое домашних овец.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Всеволодов Э.Б. Волосяные фолликулы. Алма-Ата: Наука, 1979. 190 с.
2. Соколов В.Е., Петрищев Б.И. Кожный покров домашних млекопитающих (копытные). М.: Институт проблем экологии и эволюции РАН, 1997. 288 р.
3. Ryder M.L., Stephenson S.K. Wool growth. L.; N.Y.: Academic Press, 1968. 805 с.
4. Нуртазин С.Т., Всеволодов Э.Б. Биология индивидуального развития. Алматы: Қазақ Университеті, 2005. 261 с.
5. Oliver R.F. The dermal papilla and development and growth of hair // J. Soc. Cosmetic Chem. 1971. Vol. 22. P. 741—755.
6. Rogers G.E. Hair follicle differentiation and regulation // Int. J. Dev. Biol. 2004. P. 48, 163—170.

Поступила в редакцию
10.05.12

HAIR DIAMETERS DISTRIBUTION IN SHEEP INTERSPECIES HYBRIDS

E.B. Vsevolodov, G.Zh. Sarsekeeva, I.F. Latypov, L. Aliev,
V.A. Golichenkov, A.S. Musaeva, R. Zhabbasov

Hair diameters distribution was studied in wild sheep species (Argali — *Ovis ammon*, Mouflon — *O. musimon*), domestic sheep (*O. aries*) and their hybrids. In wild species and their hybrids rather distinctly separated subpopulations of thin (underwool) hairs (10—22 mcm diameter) and thick (kemps) hairs (85—302 mcm) were detected, intermediate diameters being rare. In domestic sheep the kemp subpopulation was very poor, not distinctly separated from the underwool, maximal hair diameter being < 150 mcm. In wild × domestic crosses the kemp subpopulation was clearly expressed, shifted to lower diameter range, maximal diameters being < 200 mcm. The same restriction was found in 2-month wild species lambs, comparing with adults.

Key words: *Ovis ammon*, *O. musimon*, *O. aries*, wild and domestic sheep, underwool, kemp, hairs.

Сведения об авторах

Всеволодов Эдуард Борисович — докт. биол. наук, гл. науч. сотр. Института общей генетики и цитологии Министерства образования и науки Республики Казахстан Тел.: 8-727-269-46-16-устно 107; e-mail: eduardvsevolodov@mail.ru

Сарсекеева Гульнара Жаткамбаевна — ст. науч. сотр. Института общей генетики и цитологии МОН РК. Тел.: 8-727-269-46-16-устно 107; e-mail: eduardvsevolodov@mail.ru

Латыпов Игорь Фалихович — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Института общей генетики и цитологии МОН РК. Тел.: 8-727-269-46-16-устно 107; e-mail: eduardvsevolodov@mail.ru

Алиев Латипша — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Чимкентского зоопарка. Тел.: 8-7252-47-60-7; e-mail: eduardvsevolodov@mail.ru

Голиченков Владимир Александрович — докт. биол. наук, зав. кафедрой эмбриологии биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-14-19; e-mail: burlakovao@mail.ru

Мусаева Айжан Сеилхановна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Института общей генетики и цитологии МОН РК, зав. лабораторией генетики и цитогенетики животных. Тел.: 8-727-269-46-16-устно 105; e-mail: aimus@mail.ru

Жаббасов Рахимбек — докт. биол. наук, гл. науч. сотр. Института общей генетики и цитологии МОН РК. Тел.: 8-727-269-46-16-устно 107; e-mail: Zhabbasov_r@mail.ru