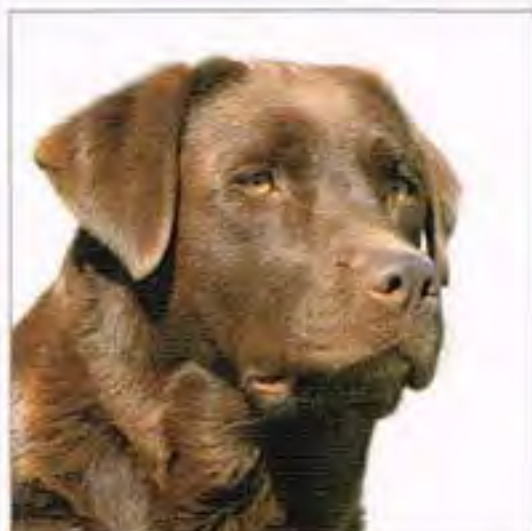


ПРАКТИЧЕСКОЕ РУКОВОДСТВО ДЛЯ ЭКСПЕРТОВ И ЗАВОДЧИКОВ

Бернар Дени



ОКРАСЫ СОБАК




ROYAL CANIN

СОБСТВЕННО ОКРАСЫ



Черный



Голубой



Коричневый



Бежевый



Красно-рыжий



Темно-рыжий



Светло-рыжий



Палевый



Слоновая кость



Серебристо-песочный



Платиновый



Белый

КОМБИНИРОВАННЫЕ ОКРАСЫ



Рыжий с маской



Рыжий с зачернением*



Рыжий тигровый



Черно-подпалый



Рыжий чепрачный

МОДИФИЦИРОВАННЫЕ ОКРАСЫ



Поседение



Мраморность



Белая пятнистость



Пятнистость с кралом



Пятнистость с испещренностью

*Рыжий окрас с темными концами волос в нашей стране, как и во многих других, традиционно называется соболиным. Концы волос могут быть как черными, так и коричневыми. Этот окрас, в принципе, можно отнести к «собственно окрасам». Именно он встречается чаще всего у рыжих собак различных оттенков (прим. ред.).



ОКРАСЫ СОБАК



Publisher: Diffomédia/Paris
Art Director: Élise Langellier
Graphics: Guy Rolland
Layout: Élise Langellier
Illustrations: Mickaël Masure
Scientific coordination Royal Canin: Pascale Pibot
Editorial coordination: Céline Davaze
Translation: Jennifer Mulholland
Proofreading: Cressy Brooks

Фотографии собак с купированными ушами сделаны до 1987 года, то есть до принятия Европейской конвенции, рекомендующей отказаться от хирургических операций, имеющих целью изменение внешнего облика домашних животных. Эти фотографии использовались только в случаях, если у авторов не было возможности использовать другие, более поздние фотографии для демонстрации того или иного признака.

© 2008 Aniwa S.A.S. – 10, rue du Colisée – 75008 Paris

Legal deposit: 2^e quarter 2008
Printed in the EU by Diffo Print Italia

Издание на русском языке подготовлено ООО «Индустрия рекламы»,
105264, г. Москва, ул. 7-я Парковая, д. 27
тел: 744-85-68, факс: 621-81-78

Над изданием работали:

Рюмин Я.О.	Сотрудник Royal Canin (Россия)
Варлюэль Я.Г.	Сотрудник Royal Canin (Россия)
Гармаш С.И.	Сотрудник Royal Canin (Россия)
Ширипова Е.В.	Сотрудник Royal Canin (Россия)
Кузьмина В.В.	Сотрудник Royal Canin (Россия)
Блейз А.И.	Перевод
Осипов А.Г.	Перевод
Сотская М.Н.	Научный редактор
Бровко А.Г.	Верстка
Блейз О.С.	Литературный редактор-корректор
Мизина Л.И.	Ответственный редактор русского издания
Никифоров А.В.	Генеральный директор ООО «Индустрия Рекламы»

Издание не предназначено для продажи, все права на издание на русском языке принадлежат ЗАО «Рускан».
© 2009 г.

Все права защищены. Ни одна часть данной публикации не может быть воспроизведена, сохранена в системах памяти или передана любыми доступными средствами — электронными, механическими, посредством фотокопий или записей или другими методами — без предварительного разрешения владельца авторских прав.

Эта книга — долгожданный результат работы, представленной также в широко известном документе «Номенклатура окрасов собак», и плод скрупулезных исследований, проведенных Зоотехнической комиссией и профессором Бернаром Дени. В 1979 году Центральное кинологическое общество Франции (SCC) выступило с инициативой составления перечня некорректных наименований окрасов, который должен был помочь организациям по контролю за деятельностью питомников выявить закономерности генетики окрасов.

Указанный перечень был составлен профессором Кеиннек и одобрен Зоотехнической комиссией в марте 1980 года. Во втором квартале 1980 года он был опубликован в № 30 «Официального французского кинологического обозрения» (*Revue Officielle de la Sympathie Française*). Проблема состояла в том, что информация перечня часто понималась неверно в связи с неоднозначностью терминологии, используемой для описания окрасов. Поэтому стала очевидной необходимость разработки номенклатуры, которая предоставила бы кинологам четкую, адекватную и недвусмысленную терминологию. В то же время новая номенклатура позволила бы пересмотреть и сократить внушительный перечень окрасов, хранящийся в базе данных Центрального кинологического общества и включающий в себя 260 наименований (!).

Для выполнения этой задачи Зоотехническая комиссия инициировала, с одной стороны, крупномасштабные научные дебаты, а с другой — полевые исследования, целью которых было установление неоспоримой корреляции между новой номенклатурой и традиционно используемой терминологией.

Пять заседаний Зоотехнической комиссии, посвященных этой задаче, представляли собой обсуждение предварительного отчета, составленного профессором Дени. Профессор Дени лично изучил данные по 150 породам, полученные на выставках собак в Париже и Нанте (а впоследствии продолжил эту работу в сотрудничестве с Реймоном Трике).

В результате была создана универсальная номенклатура, простая в использовании и применимая ко всем породам собак.

Я счастлив отдать дань уважения работе, проведенной Зоотехнической комиссией за время ее существования, и поздравить профессора Дени с крупным достижением, которое представляет собой новая номенклатура.

Генетика окрасов в последнее время является областью, вызывающей большой интерес у заводчиков. Благодаря развитию генетики животных и новым возможностям практического применения ее достижений, генетика превратилась в важную составляющую охраны здоровья собак. Заводчики, взявшие на вооружение использование генетических данных, прекрасно понимают принципы контроля и искоренения наследственных заболеваний!

Мы надеемся, что настоящая публикация завершит повсеместное распространение новой номенклатуры. Несомненно, одной из целей Royal Canin при выпуске этой книги было также и это, а не только постоянное обогащение опыта специалистов компании в сфере племенного разведения! Центральное кинологическое общество и его Научная комиссия выражают свою горячую поддержку этому начинанию.

Жерар АРТЮС,
Президент

Центрального кинологического общества Франции



Совершенно очевидно, что создание единой терминологии, однозначно понимаемой всеми пользователями, представляет собой задачу неоспоримой важности. Такая терминология находит каждодневное применение во всех областях жизни: как у профессионалов, так и у любителей и просто частных лиц.

Для некоторых из нас собаки являются неотъемлемой составляющей частной жизни, для других — профессией. Есть и такие, для кого эта профессия является главной страстью и самым большим удовольствием в жизни.

Шерсть наших собак имеет самые разные окрасы. Как дать этим окрасам определение, оценку, описание таким образом, чтобы все — и эксперты, и участники выставок, и заводчики, и «простые» владельцы собак — понимали наши термины однозначно? Перед вами замечательная книга, которая дает ответ на этот сложный вопрос. Вне всякого сомнения, она станет общепризнанным руководством, тем более, что ее язык доступен всем: и любителям, и специалистам-практикам, и ученым.

Участие в публикации этой работы — почетная задача для Международной кинологической федерации (FCI). Поскольку наша организация работает с четырьмя официальными языками (французским, английским, немецким и испанским) и представлена более чем в восьмидесяти странах, вопрос унификации терминологии для нас является животрепещущей проблемой. Уже только по одной этой причине публикация Royal Canin имеет для нас огромное значение.

Как обычно, Royal Canin дарит читателю прекрасно написанную и богато проиллюстрированную книгу. Сама ее тематика требует высокого уровня наглядности представления, и Royal Canin подходит к этой задаче с огромным вниманием и скрупулезностью.

Поэтому мы с огромным удовольствием приглашаем вас ознакомиться с этим изданием. Это неисчерпаемый кладезь информации, поданной с многочисленными подробностями и снабженной фотоматериалами и пояснениями. Мы верим, что эта книга окажется чрезвычайно полезной и важной для вас, когда вы выберете ТУ САМУЮ породу, о которой всегда мечтали, и станете делиться впечатлениями и обмениваться опытом с друзьями и коллегами, как и вы, принадлежащими к миру собаководства.

Желаем вам незабываемого чтения!

Ханс Мюллер,
Президент FCI

Ив де Клерк,
Исполнительный директор FCI

Вот уже более 40 лет специалисты Научно-исследовательского центра Royal Canin работают в постоянном сотрудничестве с заводчиками. Вместе они ищут все новые возможности максимального раскрытия достоинств породистой собаки — как физических, так и эстетических. Поддержание здоровья кожи и красоты шерсти животного (которые, как известно, достоверно отражают общее состояние его здоровья) относится к числу основных насущных проблем диетологов Royal Canin.

Окрас и качество шерсти являются в первую очередь результатом селекции и проявлением генотипа собаки. Особенности этого проявления (фенотип) зависят в первую очередь от воздействия факторов окружающей среды, важнейшим из которых является питание. В биологических процессах, связанных с обновлением кожи и шерсти, ежедневно задействуется до 30% белков, потребляемых взрослой собакой с кормом.

Некоторые аминокислоты, такие как тирозин и фенилаланин, непосредственно вовлечены в процесс синтеза меланинов — основных пигментов шерсти. В качестве примера: для того, чтобы гарантировать оптимальное проявление черного окраса, в организме должно быть сосредоточено в два раза больше тирозина и фенилаланина, чем обычно требуется для нормального развития щенка. Следовательно, диетологические рекомендации, основанные на изучении одного лишь физического развития организма, не позволяют оценить его потребности, связанные с таким «затратным» метаболическим процессом, как синтез меланина. Цвет шерсти зависит также от адекватного поступления в организм микроэлементов. Так, недостаточность цинка или меди может привести к потускнению или обесцвечиванию шерсти. Витамин А и витамины группы В также играют большую роль в процессе обновления клеток кожи и шерсти. Один из главных аспектов красоты шерсти — это ее блеск, а наличие блеска тесно связано с достаточным потреблением полиненасыщенных жирных кислот.

Даже эти немногочисленные примеры убедительно доказывают, что питание, наряду с наследственностью и надлежащим уходом, входит в триаду факторов, имеющих основополагающее значение для красоты шерсти.

Royal Canin имеет честь представлять работу профессора Бернара Дени и работать вместе с ним над третьим изданием «Номенклатуры окрасов шерсти собак». Публикуя это прекрасно иллюстрированное практическое руководство по определению окрасов, необходимое как экспертам, заводчикам, так и любителям, мы в очередной раз выражаем свою готовность к постоянному и тесному сотрудничеству с ними.



Жан-Кристоф ФЛАТЕН,
Президент — генеральный директор Royal Canin

	Введение	10
	От окраса волка — к окрасам собак	14
	Краткий обзор стандартизированной номенклатуры окрасов собак	16
1	ГЕНЕТИКА ОКРАСОВ	23
	Основные сведения	24
	Генетика: введение	26
	Пигменты и действие генов	32
	Локусы, определяющие основной цвет окраса	34
	Локус B (black) — черный цвет	34
	Локус A (agouti) — агути	35
	Локус E (extension) — распространение цвета	40
	Локусы, влияющие на интенсивность пигментации	44
	Локус C (colouration) — цвет	44
	Локус D (dilution) — разбавление	46
	Локус G (greying) — поседение	47
	Локус M (Merle) — мраморность	48
	Локус P (pink eye) — розовоглазость	49
	Локус пятнистости	50
	Локус S (self, solid) — сплошной окрас	50
	Локус T (ticking) — тиковая испещренность, крапчатость	51
	Цвет глаз и крайних участков тела	54
	Цвет глаз	54
	Мочка носа и когти	56
	Телесный цвет	58
	Сводные таблицы	60
	Данные молекулярной генетики	66
	Изучение структуры окраса: шаг за шагом	68
2	СОБСТВЕННО ОКРАСЫ	73
	Черный окрас	78
	Голубой окрас	80
	Коричневый окрас	82
	Бежевый окрас	84
	Рыжий окрас	86
	Песочный окрас	90
	Белый окрас	92
3	КОМБИНИРОВАННЫЕ ОКРАСЫ	95
	Окрасы рыжий с маской и песочный с маской	98
	Окрасы рыжий с зачернением и песочный с зачернением	102
	Рыжий и песочный тигровые окрасы	106
	Черно-подпалый окрас и его варианты	110
	Рыжий чепрачный окрас и его варианты	114
4	МОДИФИЦИРОВАННЫЕ ОКРАСЫ	117
	Окрасы с поседением	120
	Мраморные окрасы	124
	Пятнистые окрасы	128
5	ПРАКТИЧЕСКАЯ РАБОТА	139
	Литература	152
	Глоссарий	153
	Дополнительные примечания к русскому изданию	155



Профессор Бернар Дени

Профессор Бернар Дени получил диплом Национальной школы ветеринарной медицины города Альфор в 1967 году. В 1969 году начал преподавательскую карьеру на кафедре зоотехники и сельского хозяйства, в 1976 году получил звание профессора и должность старшего преподавателя. С 1979 года возглавляет одно из отделений Ветеринарного коллежа города Нанта. Прекратил преподавательскую деятельность в 2002 году, однако ведет активную работу во многих областях: является президентом Этозоотехнического общества, членом Французской академии сельского хозяйства, членом научных комиссий Центрального кинологического общества (SCC) и Международной кинологической федерации (FCI).



Журнал
«Официальное
французское
кинологическое
обозрение»
(Revue Officielle
de la Cynophilie
française),
№ 68 —
2-е издание,
1989 год.

Настоящее издание представляет собой исправленную и дополненную версию брошюры «Les couleurs de robe chez le chien» («Окрасы собак»), опубликованную Центральным кинологическим обществом (SCC) в 1984 году и переизданную в 2007 году. Основной целью этой брошюры было предложить стандартизованную номенклатуру окрасов собак, которая после выхода издания в свет стала известна как «новая номенклатура».

Инициатива создания новой номенклатуры исходила от SCC и была выдвинута в связи с тем, что каждый год появлялись все новые и новые описания окрасов, их перечень постоянно расширялся, и ситуация становилась все более запутанной. Кроме того, клубы пород обычно совершенно не интересовало, каким образом описания окрасов, над которыми они так усердно работали, соотносятся с описаниями клубов других пород.

С нашей точки зрения, традиционные описания харак-

теризовались тремя чертами.

- Во-первых, **они относились к конкретным породам.** Практически не принимались в расчет общие черты между окрасами различных пород, так же, как и между окрасами собак и других видов животных (например, лошадей, масти которых были изучены очень тщательно).
- Во-вторых, большое внимание уделялось красоте описаний. **В них использовались эпитеты и образные выражения**, как правило, лаконичные и легко запоминающиеся: серебристо-серый, цвет палой листвы, лиловый, персиковый, перец с солью... Благодаря этому заводчики и любители той или иной породы могли очень быстро научиться распознавать и называть свойственные ей окрасы.
- В-третьих, традиционные описания **отличались излишне частным подходом к окрасу** и не принимали в расчет его подлинной природы. Однако хорошо известно, что на шерсти различной текстуры или длины, с более или менее выраженным зачернением, один и тот же окрас выглядит совершенно по-разному.

При существовавшем изобилии терминов вариативность описаний доходила до абсурда. Часто один и тот же окрас у разных пород имел различные наименования, и наоборот, — один и тот же термин (например, «серый») описывал окрасы, имеющие совершенно различную природу. Возникла настоятельная необходимость прояснить ситуацию, и по этому вопросу было созвано специальное собрание Центрального кинологического общества.

С самого начала мы руководствовались намерением построить классификацию на подлинной типологии различных окрасов, не принимая в расчет различия в оттенках, а также по максимуму учитывать генетику окрасов, если она помогает прояснить ситуацию.



ЦЕНТРАЛЬНОЕ КИНОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Наш метод был описан в брошюре SCC, но мы еще раз приведем его основные принципы здесь.

- Отправной точкой для нашей деятельности послужила докторская диссертация в области ветеринарии, научное руководство которой мы осуществляли (*ex: Buffet, 1976*).
- Вместе с нами над первоначальной версией доклада работал наш коллега Патрик Костиу, профессор кафедры анатомии и морфологии Коллежа ветеринарной медицины города Нанта.
- Совместно с Эмилем Гийе (в то время вице-президентом SCC) и Реймоном Трике (президентом Комиссии по стандартам FCI до 2007 года) мы осмотрели сотни собак, сравнивая традиционную и новую номенклатуры, и выработали обоснованное мнение.

Доклад «Предложения по номенклатуре окрасов собак» был заслушан и одобрен на собрании SCC в 1982 году, после чего предложенный метод постепенно получил распространение в Европе.

Какие же уроки мы извлекли за 25 лет применения новой номенклатуры?

Как и следовало ожидать, мы столкнулись с сильной оппозицией со стороны многих судей и заводчиков, которые не желали отказываться от привычной им терминологии в пользу новой системы, которую часто называли излишне сложной и громоздкой. Многие из них считали, что для понимания новой номенклатуры и для перехода на нее требуются слишком большие усилия, — и пользовались упрощенными «равнозначными» терминами, не совсем хорошо понимая, что они делают. Однако в то же время мы были удивлены тем, насколько многие энтузиасты-кинологи согласились сделать усилие, необходимое для освоения новой системы, и находили ее логичной, простой, выдерживающей испытание временем и хорошо обеспечивающей универсальность терминологии.

Оглядываясь назад, мы полагаем, что было бы полезно, если бы именно эти «просвещенные» энтузиасты выступали на собраниях вместо нас и нашего коллеги Костиу.



Новая номенклатура войдет в употребление благодаря поддержке судей и профессиональных заводчиков.

Мы сами в первую очередь готовы признать, что некоторые из предложенных нами описательных конструкций тяжелы и грубоваты, но объединить точность терминов и изящество слога просто не представлялось возможным. Утрата красоты, даже поэтичности, некоторых традиционных описаний была неизбежной. На их место пришла строгая научная терминология. Что касается мнения о ее сложности — можем сказать, что видели по опыту: «шок новизны» проходит очень быстро. Преодолев первые сомнения и вникнув в классификацию, пользователи начинали успешно применять ее.

Однако нашей главной задачей не являлось внедрение повсеместного применения новой номенклатуры. По требованию SCC мы подготовили научный доклад, и собрание сочло, что его материалы имеют достаточное практическое значение для того, чтобы быть утвержденными и принятыми к применению. Несмотря на все, что произошло за последние двадцать лет, SCC сейчас вновь проявила интерес к этой работе, инициировав издание этой книги. Этим организация подтвердила, что данная номенклатура во Франции носит характер официальной и даже предлагается для использования в FCI. В настоящий момент это не является срочным вопросом, но важно, чтобы те заводчики, которые еще не пересмотрели свою точку зрения на систему окрасов в связи с новыми тенденциями, наконец сделали это.

Никого не удивит, если традиционная номенклатура будет по-прежнему использоваться заводчиками для повседневных практических нужд. Традиция начнет изменяться очень постепенно и только при содействии экспертов, которые играют важную роль при формировании мнения по подобным вопросам. Однако, даже если заводчики решительно заявят о своей верности традиционной терминологии, есть по крайней мере три причины, по которой им следует обратить внимание на новую номенклатуру:

- способность составить по требованию SCC описание окраса, понимая используемые в нем термины, а не просто переписав их из различных источников;
- уверенность в том, что они могут распознать любой окрас в любой породе (а уже одно это должно приносить определенное удовлетворение);
- возможность при желании изучить генетику окрасов. Это тема широко освещается в данной книге, поскольку новая номенклатура во многом (хотя и не во всем) основывается на генетике. Точное описание окраса «естественным образом» приводит нас к описанию выраженных в этом окрасе генов, а при необходимости — и к рациональному объяснению результатов вязки.

Поскольку тема окрасов в принципе вызывает всеобщий интерес, было бы полезно добавить сюда еще один пункт. Работая над новой номенклатурой, мы рассматривали возможность ее применения и для других видов животных. Мы надеемся однажды опубликовать исследование, в котором продемонстрируем, что она может эффективно применяться и для других домашних млекопитающих (со скидкой на некоторые частные особенности). Уже проведено подобное исследование на кроликах, лошадях и крупном рогатом скоте, и к настоящему моменту мы начали работу с кошками.

Это означает, что, сделав усилие для понимания новой номенклатуры окрасов собак и их генетической природы, мы автоматически придем к пониманию основ генетики окрасов любых животных.

Мы надеемся, что все эти практические и культурные соображения сделают нашу книгу интересной для читателя.

По первоначальному замыслу книга должна была представлять собой просто третье издание брошюры SCC, очень схожее с двумя предыдущими изданиями, но дополненное, слегка измененное и, что самое главное, снабженное новыми, многочисленными и высококачественными иллюстрациями. Но позже было решено сделать совершенно иную публикацию, имеющую форму «практического руководства», в традициях Royal Canin. Основные положения брошюры SCC содержатся и в настоящем издании, однако здесь они изложены несколько иначе и дополнены новым текстом и заголовками. Я уверен, что внимание, которое Royal Canin и издательство Diffomédia уделили качеству оформления и иллюстраций книги, сделает книгу гораздо более наглядной и существенно облегчит читателям процесс «обогащения» их знаний в области новой номенклатуры окрасов собак. Я хотел бы выразить самую искреннюю благодарность обеим организациям.

Бернар ДЕНИ



Пятнистый окрас с рыжим чепраком у акита-ину. Эта книга объясняет, почему нельзя назвать такой окрас пятнистым рыже-белым.

От окраса волка — к окрасам собак¹



Естественный окрас волка лег в основу определения «волчье-серый», используемого для окрасов агути.

Для каждого вида диких животных обычно характерен только один окрас, что способствует его фенотипической однородности. В действительности мутации, связанные с изменением окраса, иногда происходят, но новые признаки не имеют шансов закрепиться, поскольку естественный отбор исключает их различными способами:

- мать и другие сородичи животного, являющегося носителем мутации, не признают его «своим», убивают или изгоняют;
- если же, несмотря на это, такое животное достигает репродуктивного возраста, его не признают потенциальные партнеры. Оно не может дать потомства, а следовательно — и передать мутантный признак;
- как правило, измененный окрас не может выполнять защитной функции, поскольку не сливается со средой обитания.

Однако при одомашнивании человек предоставил животным с необычным окрасом определенную степень защиты и даже использовал их в разведении, в связи с чем частота проявления новых окрасов возросла. Кроме того, за долгие века жизни с человеком сами животные стали менее агрессивными, в частности по отношению к своим собратьям. Они стали более терпимо относиться к особям с признаками мутаций, и необычный окрас перестал быть препятствием для размножения.

При первом взгляде на многочисленные породы собак создается впечатление, что существует невероятное разнообразие их окрасов. Потенциально подобным генетическим разнообразием обладают и другие виды животных. Однако именно у собак оно стало более заметным.

¹ см. с. 155

Причина этого — накопление мутантных признаков, которым человек позволил обогатить существующую гамму окрасов, и осуществляемый человеком отбор — целенаправленный или нет, — который постепенно привел к изменению фенотипического проявления первоначальных окрасов.

Хорошим примером является зонарно-серый окрас (wild). Долгое время его описывали как «волчье-серый», но в последние годы появилась тенденция к предпочтению терминов «песочный с интенсивным зачернением» или «агути» (в среде русскоязычных кинологов обычно используются термины «зонарно-серый», «волчий» — прим. ред.). Просто наблюдая за волками в зоопарках, можно заметить, что, с одной стороны, песочный цвет в их окрасе иногда заменяется рыжим, превращая его в «рыжий с зачернением», а с другой стороны — что количество черных волос в шерстном покрове у разных особей более или менее различается. (В нашей стране рыжий с темными концами волос традиционно называется «соболиным». Концы волос могут быть как черными, так и коричневыми — прим. ред.)

У собак (мы очень подробно рассмотрим это ниже) селекция привела к сосуществованию двух противоположных тенденций: в одних случаях зачернение практически исчезает, — а в других, напротив, становится очень явно выраженным. Очевидно, что эти результаты совершенно не похожи друг на друга, и мы можем сказать, что, хотя «волчий» окрас и является самым распространенным у собак, он отличается высокой степенью полиморфизма и создает впечатление большого разнообразия, даже если в действительности оно и носит вторичный характер.

Путем селекции человек создал также бесчисленное множество вариаций различных признаков (например, оттенков основного тона, чередования темных и светлых колец на волосе, расположения белых отметин), которые дополнительно усиливают это впечатление разнообразия.

Заводчики и любители собак уделяют очень много внимания оригинальности шерсти животных выбранной ими породы — и потому стремятся, чтобы ее описание было максимально выразительным и как можно больше отличалось от других. Именно «языковая избыточность» этих описаний и привела к пересмотру номенклатуры окрасов и к появлению нашей публикации.

Несмотря на все разнообразие характеристик и названий окрасов отдельных пород, их спектр у собак совсем не так велик. Сами же окрасы, типичные для породы и отдельных ее представителей, отличаются от похожих окрасов других пород лишь рядом мелких признаков, и формирование их подчиняется вполне определенным закономерностям.

У различных собак количество черного цвета в окрасе существенно варьируется.



▲ Джек-рассел-терьер (рыжий) окрас с небольшим зачернением



▲ Сибирский хаски. Преобладающий у него доминантный доминантный

Краткий обзор стандартизованной номенклатуры окрасов собак



▲ Рыжий с примесью черных волос является классическим окрасом у многих пород, в частности у таксы.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ КОММЕНТАРИИ

Терминология новой номенклатуры

Новая номенклатура использует традиционные термины — но здесь им присвоены точные значения. Впрочем, вводятся также и новые понятия. Отказаться от существовавшей системы полностью было невозможно.

Так, в течение долгого времени ослабленный черный окрас именовался «голубым» не только в среде заводчиков, но также и в среде генетиков. Логично было бы называть его «серым», как при разбавлении черной краски получается серая... но серым как заводчики, так и генетики привыкли называть свойственный некоторым породам окрас, образующийся при сочетании черных и белых волос. Мы сохранили эту прочно устоявшуюся традицию, хотя и отдавали себе отчет в том, что это будет связано с некоторыми проблемами при использовании номенклатуры для описания других видов животных.

«Рыжий с примесью темных волос» — классический окрас для многих пород. Мы сохранили это описание, хотя предпочли бы заменить его на «рыжий с зачернением», поскольку темные волосы не могут быть, например, коричневыми: черное «напыление» должно состоять только из «угольно-черных» (или «черных, как сажа») волос. *(В случае, если собака является носителем аллелей bb, возможен рыжий окрас с коричневыми концами волос — прим. ред.)*

Есть и другие примеры того, что в новой номенклатуре присутствуют термины, не отвечающие подлинно логическим соображениям.



А. Давыдов

Общие комментарии

Первоначальный текст доклада «Предложения по номенклатуре окрасов собак» (*Propositions pour une nomenclature des robes chez le chien*), составленный нами в соавторстве с нашим коллегой профессором Патриком Костиу, в данной книге, как и в двух предыдущих изданиях брошюры Центрального кинологического общества, не приводится. Мы лишь кратко излагаем тезисы этого доклада. Кроме того, значительные фрагменты его текста присутствуют в разделах, посвященных анализу различных окрасов.

Цвет шерсти, кожи и радужной оболочки глаз зависит от присутствия пигментов, именуемых меланинами и существующих в двух формах:

- эумеланин, или темный пигмент, может быть черным или коричневым (чисто-коричневым);
- феомеланин, или светлый пигмент, имеет рыжий цвет.

Отсутствие этих пигментов приводит к появлению белого цвета.

▼ Доберман: коричнево-подпалый окрас



А. Давыдов

Таким образом, существует четыре базовых окраса: черный, коричневый, рыжий и белый. Первые три из них могут встречаться в ослабленной форме, а также существенно варьироваться в оттенках. В окрасе собаки может присутствовать один из вышеперечисленных цветов или сочетание нескольких из них. В зависимости от того, как сформирован окрас, определенный цвет может в той или иной степени превалировать в нем над другим (или другими) и иметь тот или иной оттенок. В результате получается большое разнообразие окрасов, но количество их базовых типов при этом невелико.

Существуют различные классификации окрасов, и у каждой из них имеются свои недостатки. Подразделение окрасов на собственно окрасы и комбинированные окрасы — классический способ, предложенный Лесбром (Lesbre) в 1930 году, — вышел из употребления, поскольку оказался недостаточным после новейших генетических открытий. В первоначальном докладе «Предложения по номенклатуре окрасов у собак» классификация построена следующим образом:

- исходные окрасы, в которых все волосы идентичны друг другу по расцветке;
- производные окрасы, в которых есть по-разному окрашенные волосы, но нет зон белого цвета;
- пятнистые окрасы, в которых зоны белого цвета более или менее равномерно распределены по всему телу животного.

Очевидно, что эта классификация используется и по сей день. Тем не менее, и она подвергалась критике, поскольку рыжие окрасы с небольшой примесью черных волос рассматриваются в ней как «исходные», хотя не все волосы в них выглядят одинаково (в основном, волосы рыжие, и лишь малая часть их имеют кольцо черного цвета).

Убедившись, что предшественники Лесбра, не колеблясь, прибегали каждый

▲ Бурый. Рыжий окрас с черной маской



Существует четыре базовых окраса: черный, коричневый, рыжий и белый.

▲ Голландский Кориандель окрас



▲ Мелкошёрстный чёрный окрас



▲ Белый. Белоснежный окрас, белоснежный окрас



▲ Непричесанный пудель

к своей собственной классификации или пользовались его терминологией, руководствуясь подчас противоречащими друг другу убеждениями, мы пришли к созданию новой классификации, которая, что вполне очевидно, ничего не меняет в описании окрасов. Мы предлагаем подразделение на **собственно окрасы, комбинированные и модифицированные окрасы.**

Собственно окрасы содержат только один пигмент (темный либо светлый) или не содержат пигмента вообще. В связи с этим мы можем выделить три типа окрасов: темные, светлые и белые.

Комбинированные окрасы содержат два пигмента, темных или светлых, но белый полностью отсутствует. Мы выделяем пять типов окрасов: **рыжий с маской, рыжий с зачернением, рыжий тигровый, черно-подпалый и рыжий чепрачный.**

Модифицированные окрасы образуются на основе собственно окраса или комбинированного окраса, который можно распознать при тщательном осмотре, но который претерпел изменение фенотипического выражения. Такие окрасы можно подразделить на три категории: **серые окрасы и окрасы с постепенным поседением, мраморные окрасы (мерль) с частичным высветлением основного тона и, наконец, пятнистые окрасы,** в которых базовый окрас частично скрыт более или менее крупными белыми пятнами.

Все эти окрасы подробно описаны в соответствующих разделах.

Рыжие окрасы с примесью черного относятся к группе комбинированных окрасов (так же, как и окрасы с маской, тигровые, подпалые и чепрачные).



▲ Собака с окрасом мерль (серый окрас)

Окрасы с поседением относятся к одному из трех типов **модифицированных окрасов** (так же, как и окрасы **мерль** с частичным осветлением основного тона).

Правообладатели фотографий

Фотографии на обложке: C. Hermeline/RC (a), J.-M. Labat/RC (b-c) and C. Renner/RC (d)

Arioko/Royal Canin: p111d

B. Denis: p10a; p37; p43a, b; p83b, c; p91c, d; p101c; p105g-h; p105a, d; p107c; p108b, d; p109a; p112a-b; p113c; p115a, d; p116b-c; p122; p123d; p125a; p130b-c; p131a; p135a-b; p145c; p146a-c; p147a-c; p148a-c; p149a-c

D. Évrard: p46; p81a; p118b; p127c

© witkra - Fotolia.com: p52a

© NickR - Fotolia.com: p109b

Dr Eric Guaguère, с любезного разрешения PMCAC Editions: p59a

C. Hermeline/Diffomédia: p13; p19a, b; p30a, b, c, e, f; p31b-f; p33a; p40a, b; p47; p49b; p53; p54b, d; p56a-c; p57 a-c; p59b; p64 c-i; p75; p77a-j; p78a-b; p79a-g; p81 b-c; p83a, d; p85a-b; p87 a-e; p88a; p90; p91a; p93b-e; p95; p97 a-e; p99 a-d; p100a, c, d; p101 a, b, d; p103a; p104a-f; p107a-b; p108a, c, e, f; p111a, b, c, e; p113a, d; p115b-c; p117; p118a, c; p121a; p123a, c; p126a-b; p127a-b; p129a, d, e, f; p131b-c; p132; p133a-c; p134; p135c-d; p137b; p140; p141a-c; p142a-b; p143a-c; p144a-b; p145a-b

C. Hermeline/Royal Canin: p1a; p12; p15a; p18b; p25a; p38b; p39b; p55a; p55f; p91b; p100b; p103b; p113b; p123b

Beans/istockphoto.com: p44

J.-M. Labat: p83e; p92

J.-M. Labat/Cogis: p89a

J.-M. Labat/Royal Canin: p1b-c; p18a; p18c, d; p24; p25b; p31a; p39a; p42; p45; p49a; p54f; p55b, c, e; p60c, d, g; p64a, b; p65; p81d; p88b; p93a

Y. Lanceau/Cogis: p121b

Y. Lanceau/Royal Canin: p16; p30d; p38c; p54a, c; p54c; p55d; p58; p60 a, b, e, h; p121c; p129b-c

J.-P. Lenfant/Royal Canin: p15b; p105c; p116a

M. Philip: p54e

Royal Canin: p89b; p125b; p130a

P. Psaila/Royal Canin: p17b; p60f

C. Renner/Royal Canin: p1d; p23; p105b

M. Seiko : p14; p38a

Simon/Cogis: p116d

C. Tesn/Royal Canin: p33b

С любезного разрешения заводчика Летиции Берглин публикуется фотография принадлежащей ей суки Impressive Bull Fantasia (с. 52, b).

С любезного разрешения Жака Миулена — его фотография французского бульдога (с. 52, c).

С любезного разрешения Клуба породы пикардийский спаниель — фотографии на страницах 136 (a, b) и 137 (a).

С любезного разрешения г-жи Хольдереггер Вальсер — фотографии австралийской пастушьей собаки (с. 138, a-f)

Иллюстрации: Микаэль Мазюр (издательство Diffomédia)



**ГЕНЕТИКА
ОКРАСОВ**



ГЕНЕТИКА ОКРАСОВ

Основные

Генетика — достаточно сложный предмет. Некоторые заводчики посвящают много времени его изучению, они могут верно интерпретировать то, что видят, и даже составлять программу вязок на научной основе, но другие чувствуют себя на этой почве менее уверенно.



Генетика — краеугольный камень новой номенклатуры окрасов собак.

В настоящем разделе освещаются две темы: номенклатура окрасов и генетика. Номенклатура здесь приводится в кратком изложении, поскольку подробным описаниям окрасов посвящена вся вторая часть книги (разделы 2, 3 и 4). Поэтому вторая часть более объемна, но можно сказать, что она написана для целей первой, хотя и посвящена не только генетике. Генетика — неотъемлемая часть нашей темы и необходимое дополнение к описаниям окрасов, позволяющее читателю понять, на чем основана новая номенклатура.

Чтобы пользоваться этой книгой, необязательно иметь глубокие знания по генетике. Мы надеемся, что описаний и иллюстраций достаточно для передачи достоверной и полезной информации. Можно даже вообще не иметь представления о генетических законах, если эта тема неинтересна читателю или у него есть другие причины, чтобы обходить ее стороной.

Между целенаправленным изучением генетики и полным отсутствием интереса к ней есть и третья возмож-



сведения



ность, которой мы рекомендуем воспользоваться читателю: просто ознакомьтесь с таблицей генов окраса (*страница 60*) и взгляните на «практическую работу» в пятом разделе. Практическая задача идентификации окрасов путем определения генов, соответствующих каждому локусу, носит отчасти развлекательный характер, что было очень удобно для нас на семинарах, и при этом отлично помогает понять механизмы наследования. .



Генетика:

Организм собаки состоит из десятков миллиардов клеток. В ядре каждой из них содержится одна и та же генетическая информация (геном). Функция генетической информации двояка:

- обеспечивать процесс синтеза клетками специфических белков: белков тканей, ферментов, гормонов, пигментов кожи и так далее;
- при воспроизводстве — передавать потомству наследуемые характеристики организма.

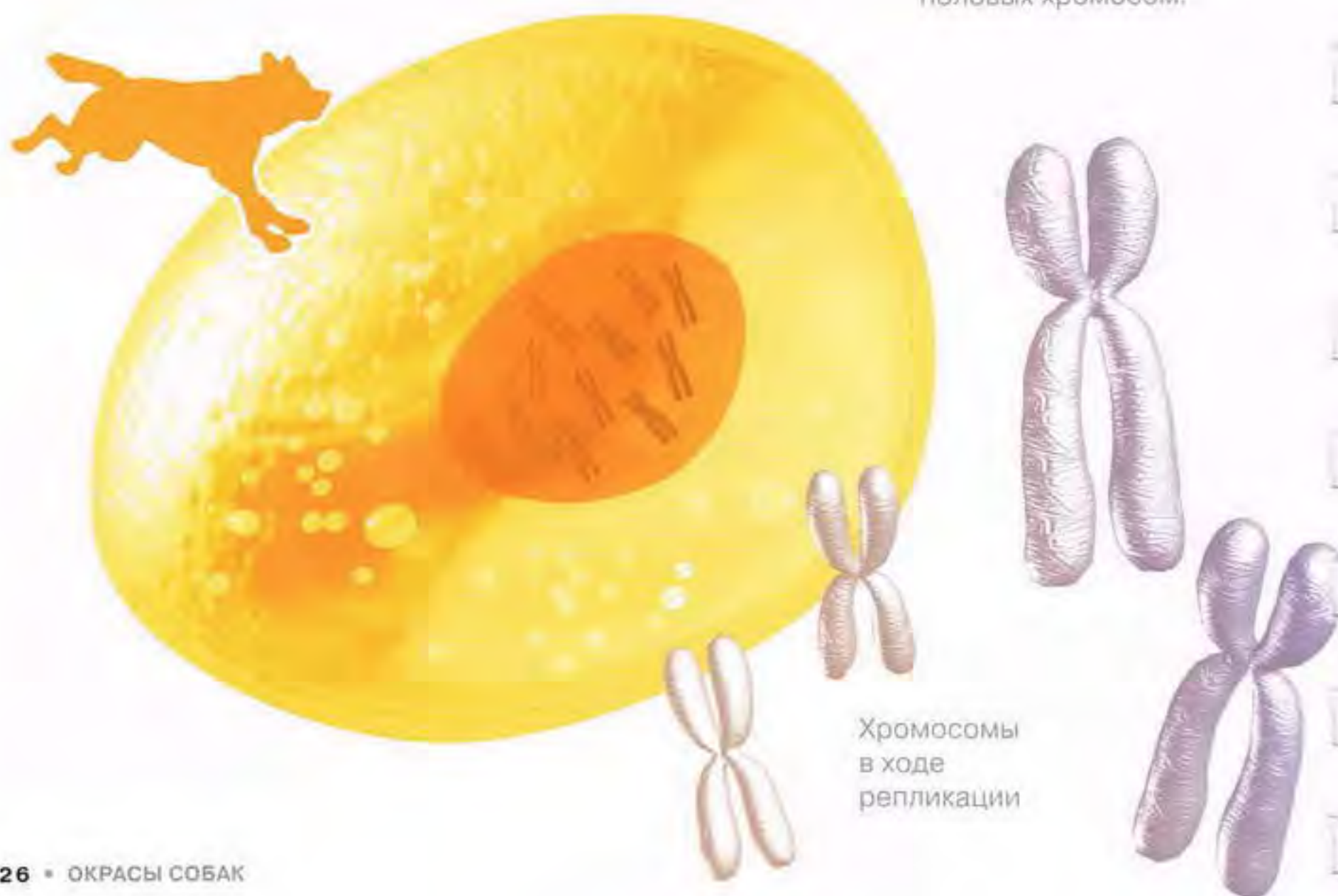
Гены: создатели жизни

И в клетках кожи, и в клетках сердечной мышцы, и в любых других клетках содержащаяся в ядре генетическая программа одинакова.

В структуре клеточного ядра присутствуют длинные нити, образующие **хромосомы**. Количество хромосом, присутствующих в клеточном ядре, для определенного биологического вида всегда будет одинаковым. У собаки 78 хромосом, у человека — 46, однако хромосомы собаки короче человеческих.

Организм собаки состоит из десятков миллиардов клеток.

В каждой клетке имеется ядро, содержащее 38 пар неполовых и одну пару половых хромосом.



Введение

Хромосомы группируются попарно. Поэтому более точным будет сказать, что у собаки 38 пар неполовых хромосом и одна пара половых хромосом (XY у самцов и XX у самок). Хромосомы фиксируют наследуемые признаки. В каждой паре хромосом один из элементов передается от отца, а второй — от матери.

Каждая хромосома образована молекулой **дезоксирибонуклеиновой кислоты, или ДНК**, спирально закрученной вокруг своей оси, подобно нити пряжи. Если молекулу ДНК «распутать», то с помощью соответствующего оборудования можно наблюдать очень специфическую структуру «двойной спирали».

В одной молекуле ДНК закодировано столько информации, что из нее можно было бы составить энциклопедию объемом в 1000 страниц, а общая длина нитей ДНК, содержащихся в одной клетке, может достигать метра!

Хромосому можно сравнить с палочкой, пустой внутри и разделенной на тысячи сегментов. Каждый сегмент называется **локусом**, и в нем располагается **определенный ген**.

Ген содержит информацию (генетический код), позволяющую клетке синтезировать определенный белок. У собаки выделено около 20 000 генов (у человека — 25 000).



Локус: сегмент хромосомы, в котором локализуется тот или иной ген

Ген: часть цепи ДНК

Гены: память жизни

Итак, хромосомы объединяются в пары, один из элементов пары наследуется от матери, а другой — от отца, причем каждый из материнских элементов при образовании пары «распознает» соответствующий отцовский элемент. Обычно ген может присутствовать в определенном количестве вариантов, в связи с чем формы синтезируемого клеткой белка также могут быть неодинаковыми для разных особей. Эти варианты гена называются **аллелями**.

Различия в комбинациях аллелей обуславливают разнообразие внешнего облика собак и различия между породами.

Признак, не имеющий внешнего проявления, называется рецессивным. Точнее, такой признак может проявиться, но лишь при условии, что рецессивный аллель гена будет присутствовать в обеих хромосомах пары, то есть собака будет **гомозиготной**.

Примеры трех аллелей, расположенных в локусе А



Каждый локус хромосомы содержит определенный ген, и этот ген всегда расположен в одном и том же месте.

Примеры двух аллелей, расположенных в локусе В



Если два аллеля гена в данном локусе идентичны, собака называется гомозиготной по данному гену.

Если в данном локусе присутствуют два различных аллеля гена, собака называется гетерозиготной по данному гену.

Фазы формирования окраса шерсти



Определенный ген отвечает за образование специфического белка, от которого зависит окрас шерсти, — например, эумеланина.



Эумеланин образует гранулы темного пигмента.



Эти гранулы секретируются меланоцитами — клетками, расположенными в эпидермисе и в матриксе волосяных фолликулов.



При росте волоса гранулы пигмента перемещаются из матрикса в корковый слой.



Окрас шерсти зависит от типа и степени концентрации пигментов.



Внешний вид собаки, структура ее органов и другие признаки зависят от особенностей генов.

Если собака **гетерозиготна** по генам, от которых зависит ее окрас, то один из аллелей гена обычно доминирует над другим. Внешнее проявление будет иметь только тот признак, который обусловлен доминантным аллелем соответствующего локуса.

Генетические признаки обычно обозначают буквами. **Доминантные аллели** обозначают прописными (заглавными) буквами, а **рецессивные аллели** — строчными буквами (например: В — черный, b — коричневый).

Заключение

Геном каждой клетки организма определяет внешний облик собаки и в частности особенности ее окраса, поскольку тип пигментов, формирующих окрас, также зависит от генетического кода.

Однако, чтобы организм синтезировал эти пигменты (меланины), клетки должны содержать достаточное количество необходимых веществ, в том числе аминокислот (тирозина, фенилаланина, цистина) и микроэлементов (меди). Недостаток этих незаменимых (не синтезируемых организмом) веществ приводит к изменениям окраса.

Следовательно, питание играет чрезвычайно важную роль в поддержании красоты шерсти. Многие окрасы собак могут «раскрыться» полностью и проявить все свои нюансы и достоинства только при соответствующем питании.



Каждая хромосома образована молекулой дезоксирибонуклеиновой кислоты, или ДНК, напоминающей по структуре скрученную нить.



Так обычно изображают хромосому в процессе дупликации.

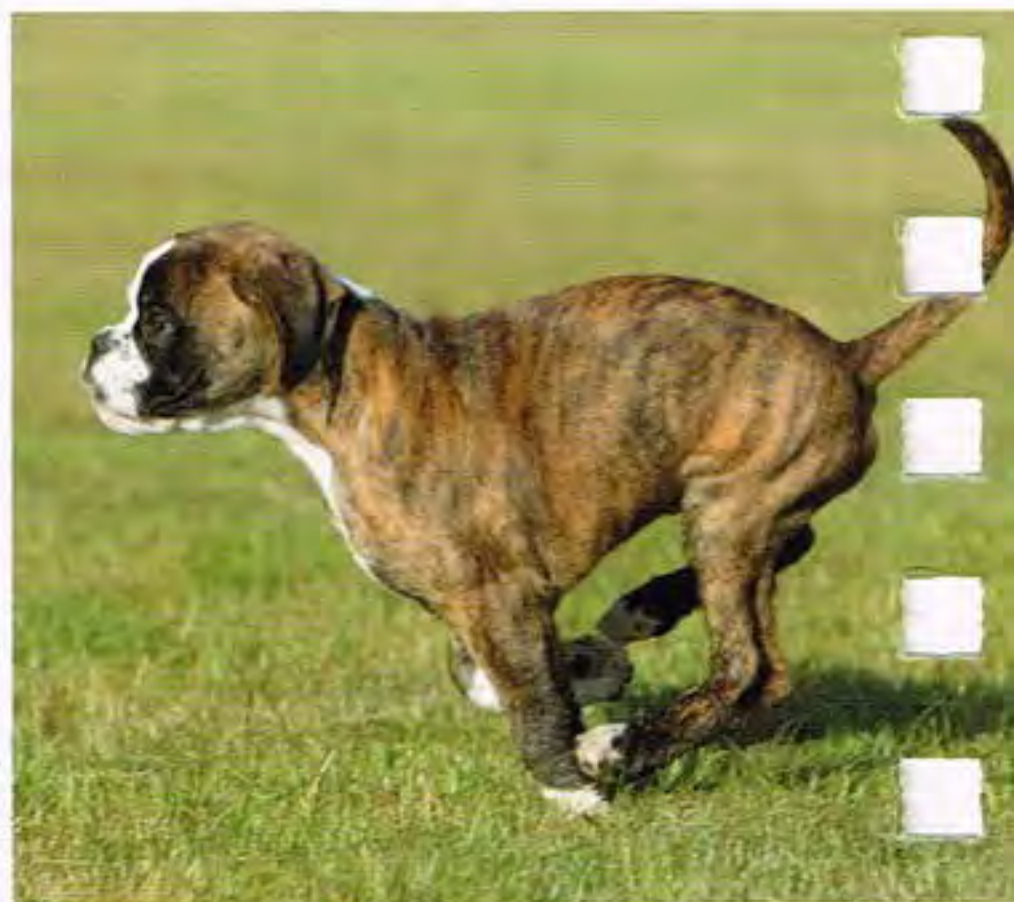
Разнообразие окрасов: каждый из существующих окрасов обусловлен уникальной комбинацией генов.



▲ Ризеншнауцер ▼ Шляп-ица



▲ Командор ▼ Боксер



▲ Немецкий дог ▼ Голден Ретривер

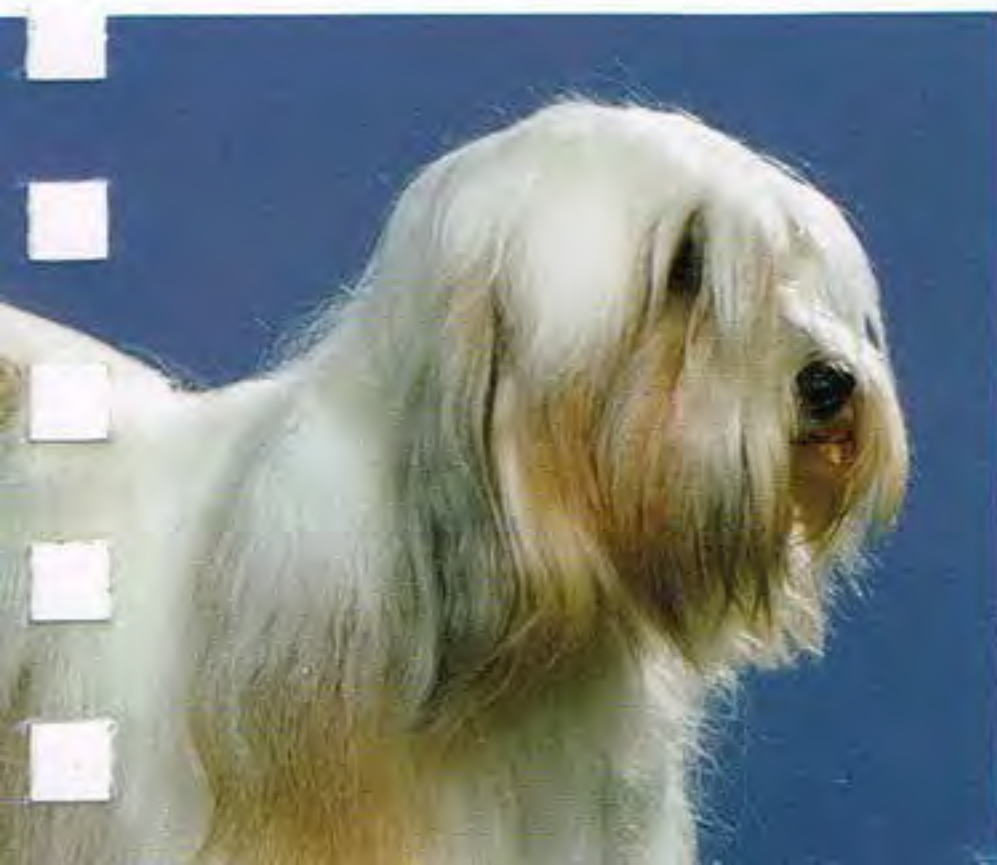




▲ Английский коккер-спаниель ▼ Американский стаффордширский терьер



▲ Мини-терьер ▼ Бельгийский овчарка



▲ Тибетский терьер ▼ Немецкая овчарка



Пигменты

Как уже было сказано выше, у млекопитающих за цвет шерсти, кожи и радужной оболочки глаз отвечают в первую очередь пигменты, именуемые меланинами. Эти пигменты существуют в двух формах:

- эумеланин, или темный пигмент, цвет которого варьирует от черного до коричневого;
- феомеланин, или светлый пигмент, цвет которого варьирует от красного до желтого.

Эумеланин и феомеланин

Эти пигменты присутствуют в волосе в виде гранул овальной формы диаметром от 0,1 до 2 микрон, в зависимости от вида животного и от типа меланина. Гранулы эумеланина обычно более крупные.

«Белый цвет» шерсти, собственно говоря, не является цветом: при отсутствии гранул пигмента эффект белого создает воздух, заключенный в твердую прозрачную оболочку (в данном случае образованную корковым слоем волоса). Этим также объясняется белый цвет снега: воздух задерживается между кристаллами льда.

Некоторые гены, расположенные в различных локусах, могут оказывать влияние на следующие процессы:

- синтез эумеланина, присутствующего во всем волосе или в его частях;
- замещение эумеланина феомеланином во всем волосе или в его частях;
- ингибирование меланогенеза по всей поверхности тела или в отдельных зонах.

Эти локусы можно классифицировать следующим образом:

- локусы, определяющие основной цвет окраса;
- локусы, влияющие на интенсивность окраса;
- локусы пятнистости.

Ниже мы также рассмотрим вопрос цвета глаз и «крайних участков тела» (ушей, лап, кончика хвоста).



Корковый слой волоса прозрачен. В отсутствие пигмента волос кажется белым из-за находящегося внутри воздуха.



Эумеланин
(темный пигмент:
черный или
коричневый)



Феомеланин
(светлый пигмент:
красный или
желтый)

и действие генов

Для обозначения генов мы используем классические, простые для понимания символы:

- «дикий» ген обозначается знаком «+». Обычно его легко идентифицировать — но не всегда, как мы увидим при рассмотрении локуса A;
- тот же самый «дикий» ген обозначается прописными буквами, как и все аллели, которые доминируют над ним (однако такие обозначения приняты не всеми авторами — прим. ред.).

Одно из ограничений, связанных с использованием этой системы, — возможность возникновения неясностей, связанных с доминантностью или рецессивностью того или иного аллеля. Это означает, что один и тот же ген может быть обозначен прописной, а затем строчной буквой (хотя это случается редко). Существуют и другие правила идентификации генов и локусов (в частности те, что описаны в работе COGNOSAG — *Committee on Genetic Nomenclature of Sheep and Goats*, Комитета по генетической номенклатуре овец и коз), которые пока не получили широкого распространения, но на которые, тем не менее, ссылаются авторы вышедшей в 2001 году публикации по генетике собак Рувински и Сэмпсон (*Ruvinski and Sampson*).

ВАЖНО:

В данной главе мы последовательно обращались только к данным классической генетики. Эти данные позволяют интерпретировать большинство практических наблюдений заводчиков и прогнозировать результаты вязок. Однако в молекулярной генетике уже получены результаты, не всегда согласующиеся с классическими представлениями.

По всей видимости, действие генов в большей степени обусловлено их расположением в тех или иных локусах, чем их вариантами (доминантность, рецессивность и т.д.), и этим объясняется сложность прогнозирования результатов скрещивания. Вне всякого сомнения, в молекулярной генетике вскоре будут получены более полные данные, и то, что мы безуспешно ищем сегодня, станет совершенно очевидным по прошествии нескольких лет. Но пока мы ограничимся таблицей (смотрите с. 66 — 67).



▲ Буль-терьер



▲ Вест-хайленд-уайт-терьер

Белый, по сути, не является окрасом. Это результат отсутствия пигмента.

Локусы, основной цвет

Основной цвет окраса собаки определяется действием генов трех различных локусов: В (black — черный), А (agouti — агути) и Е (extension — площадь распространения цвета). Разнообразие аллелей, встречающихся в этих локусах, определяет различия в окрасе разных представителей вида.

Локус В (black) — черный цвет

С этим геном все совершенно ясно — он встречается в виде двух аллелей:

- В⁺ (и тогда эумеланин имеет черную окраску),
- b (и тогда эумеланин имеет коричневую или темную окраску).

Оттенок коричневого может варьировать под воздействием модифицирующих генов или в результате взаимодействия с другими генами цвета (например, с^{ch}), но он сохраняет несомненно рецессивный характер по отношению к черному.



В⁺: эумеланин
имеет черный
цвет



b: эумеланин
имеет
коричневый
(темный) цвет



определяющие окраса

Локус А (agouti) — агути



Различные варианты распределения эумеланина по волосу при окрасе агути

На волосе «агути» присутствует тикинг*

Этот признак получил свое название от южноамериканского грызуна агути, обладателя типичного «дикого» окраса, характерного для многих млекопитающих.

Различные мутации в локусе А оказывают влияние на распределение эумеланина и феомеланина по коже и шерстному покрову:

- **на коже** зона феомеланина может быть очень ярко выраженной, так что эумеланин оказывается оттеснен к концу волоса. Кожа может казаться полностью рыжей. Встречается и обратный случай: темная зона становится очень широкой, распространяясь практически на весь волос;
- **на всем шерстном покрове** — описанные выше процессы могут варьировать на разных частях тела, до такой степени, что животное будет иметь черный окрас на спине и боках и рыжий — на нижней поверхности тела.

Количество и природа аллелей, которые могут присутствовать в локусе А, очень спорны. Суть ведущихся дебатов мы изложим ниже. По нашему мнению, основной задачей является

Волос (игла) с единственным темным кольцом посередине



Разнообразие вариантов распределения темных колец на иглах дикобраза. У собак расположение темного кольца только посередине не встречается. На этом образце, в свою очередь, не присутствует вариант с неявно выраженным темным кольцом на конце.

Различные варианты зачернения



Незначительное зачернение



Умеренное зачернение



Существенное зачернение

*Тикинг — зонарное окрашивание волоса, которое образуется при чередовании двух пигментов, черного и желтого. Не следует путать с «тиковостью», «тиковой испещренностью», то есть наличием темных пятен цвета исходного окраса на белых отметинах (прим. ред.).

A^s черныйA⁺ агути («волчье-серый»)a^y рыжий с зачернением

a^{sa} рыжий с черным чепраком

a^t черно-подпалый

определить вначале наиболее «вероятный» облик локуса A и аллели, которые помогут с относительно низкой степенью риска интерпретировать большинство случаев.

Итак, мы можем утверждать существование следующих аллелей для локуса A:

- A^s («s» от англ. «self» — здесь: «собственный») квалифицируется как «доминантный черный». В подавляющем большинстве случаев он дает сплошной черный окрас². По отношению к остальным аллелям серии он безоговорочно доминантен. Впрочем, у особей A^sa^y могут встречаться блики красного тона.
- A⁺ обычно называется «волчье-серым» и отвечает за окрасы, традиционно описываемые этим словосочетанием, — например, окрасы некоторых северных пород (элкхаунда, кеесхонда и других). Каждый волос шерсти в этом случае будет двухцветным, хотя на более светлых частях тела (прежде всего на лапах) темная полоса на волоске захватывает только самый его кончик. Весьма вероятно, что этот ген отвечает также и за окрасы, которые мы называем «песочными со сплошным зачернением» или «агути», встречающиеся у таких пород, как шнауцер или итальянский грейхаунд. Считается, что A⁺ соответствует окрасу, характерному для диких видов семейства псовых или, иными словами, для волка.
- a^y («y» от англ. «yellow» — желтый) отвечает за рыжий окрас с зачернением. Все еще близкий к дикому окрасу, он очень часто встречается у собак и со временем стал очень многовариантным в связи с возможностью различий в коли-

Комментарий:

До определения генов, присутствующих в других локусах, было бы логично использовать термины «темный» и «светлый», однако мы сохранили определения «черный» и «рыжий», поскольку они просты для понимания и широко используются.

² см. с. 155

честве черного цвета. Фактически, он варьируется от рыжего с легкой вуалью до рыжего с существенным зачернением, в зависимости от того, усиливалось или ослабевало в ходе селекции действие полигенов, ответственных за проявление черного цвета. Нельзя со всей уверенностью утверждать, что A^+ доминантен по отношению к a^u , но это не так уж важно. Аллель a^u доминантен по отношению к a^{sa} и a^l и временами полудоминантен по отношению к a^l ; $a^u a^l$ дает рыжий окрас с зачернением и рыжими отметинами.

- a^{sa} («sa» от англ. «saddle» — седло) отвечает за **рыжий окрас с черным чепраком**, который может сокращаться до размеров небольшого «седла» или, наоборот, распространяться до такой степени, что окрас выглядит как черно-подпалый. Чепрак состоит либо из черных, либо из двухцветных волос. Весьма вероятно, что между a^{sa} и a^l существуют отношения неполной доминантности, что может служить объяснением наличия многочисленных промежуточных окрасов — от рыжего чепрачного до черно-подпалого — однако объяснение это, разумеется, будет не единственно возможным. Рыжий чепрачный окрас может стать результатом и другого детерминизма помимо a^{sa} (см. «Дебаты...»).
- a^l дает очень характерную черно-подпалую модель. Возможно, он также может дать «рыжий с зачернением и желтоватым подпалом», так как маловероятно, чтобы во всех случаях появления такого окраса ответственность за него лежала на комбинации $a^u a^l$ (см. выше).



А. Завьялов

Ген A^* отвечает за окрас, традиционно называемый «волчье-серым», или «агути» (например, у алкхаунда).

Варианты влияния гена a^{sa}



Минимальное проявление чепрачности



Умеренное проявление чепрачности



Максимальное проявление чепрачности

Дебаты в отношении локуса А

По нашему мнению, эти разногласия не должны мешать практическому применению представленного перечня окрасов, однако, они, разумеется, заслуживают упоминания. Относительно количества и природы аллелей локуса А среди исследователей до сих пор нет единодушного мнения.

Следует ли проводить различие между генами A^+ и a^u ?

Прежде всего следует задаться вопросом о том, есть ли вообще основания проводить различие между A^+ и a^u . Вполне очевидно, что «волчье-серый» окрас на самом деле представляет собой песочный с интенсивным зачернением, и поэтому с генетической точки зрения для его возникновения может оказаться достаточным сочетание a^u и sc^h (который осветляет феомеланин — см. далее). Но поскольку большинство авторов поддерживают вариант с A^+ , мы также сохранили его в списке. В этой книге мы старались в основном пользоваться объяснениями с a^u , но, возможно, в некоторых случаях мы не избежали ошибки. Тем не менее, мы убеждены в том, что A^+ и a^u очень близки друг к другу и, более того, в предыдущей работе сознательно облегчили себе задачу, используя только A^+ .

A^+ обычно используется без упоминания его взаимодействия с другими генами, что может привести к предположению, что он один передает «волчье-серый» окрас (он же песочный с интенсивным зачернением). В действительности весьма вероятно, что этот момент связан также с присутствием или, наоборот, отсутствием sc^h , который также играет определенную роль в приобретении феомеланином красного, а не желтого цвета. *(Действие аллеля sc^h заключается в том, что он прекращает синтез феомела-*



Аллель A^+ дает «волчье-серый» окрас, или агути, соответствующий окрасу диких псовых.



Аллель a^u отвечает за рыжий окрас с зачернением (в данном случае — с «углём»), очень близкий к «дикому» варианту A^+ .



Интенсивность зачернения (у этого мопса — незначительная) управляется генетическими факторами, которые биологам еще только предстоит открыть.

нина в волосе — прим. ред.) Следовательно, рыжие окрасы с крайней степенью зачернения также нужно связывать с А.

Какие гены могут быть ответственны за степень распространения зачернения?

Если интерпретировать степень распространенности черных волос строго с точки зрения «полигенов зачернения», как мы уже сделали, то, вероятно, еще предстоит открыть «аллели, близкие к a^u » каждый из которых мог бы дать зачернение той или иной степени» или же локусы QTL *(то есть локусы, ответственные за количественные признаки — прим. ред.)*, в соответствии со специфической молекулярно-генетической номенклатурой, оказывающие более сильное воз-

действие на интенсивность зачернения, чем собственно полигены.

Какие генетические факторы отвечают за рыжий чепрачный окрас?³

Рыжий окрас с черным чепраком и его генетическая интерпретация стали предметом интенсивных споров среди биологов. Часто бывает сложно провести границу между рыжим окрасом с интенсивным зачернением и рыжим чепрачным окрасом. Иногда последний вариант может оказаться просто результатом особого типа распространения и густоты «зачернения», и, следовательно, просто частным случаем рыжего окраса с зачернением, обусловленного действием аллеля a^u . Основной аргумент в пользу этой гипотезы заключается в том, что волоски шерсти часто бывают двухцветными. Сюда следует добавить наблюдение о том, что с возрастом чепрак иногда становится менее четким, и в результате окрас приближается к рыжему с умеренным зачернением.

Когда чепрак занимает большую площадь, возникает естественный вопрос о том, можно ли разграничить этот окрас с черно-подпалым. Мы уже говорили в этой связи о возможности неполного доминирования a^{sa} над a^l , однако, некоторые авторы полагают, что и один аллель a^l может оказаться достаточным фактором, и в таком случае рыжий с обширным чепраком становится просто вариацией черно-подпалого. По большому счету, само существование a^{sa} уже находится под вопросом, но, как и в случае с A^+ , большинство исследователей склоняется к тому, чтобы сохранить его. В любом случае, чепрачный окрас —



▲ Рыжий чепрачный окрас

Рыжий чепрачный окрас и его генетическая интерпретация стали предметом длительных споров.

хороший пример признака, проявление которого может управляться несколькими различными генетическими механизмами.

Значение окраски «крайних участков тела» (мочки носа и когтей)

Нет ничего невозможного в том, что полное отсутствие эумеланина в шерсти собаки при сохранении его в коже носа и когтях тоже может являться (по крайней мере, с генетической точки зрения) вариантом рыжего окраса с зачернением. Поэтому цвет носа может представлять особый интерес в плане изучения генетического детерминизма сплошных рыжих окрасов, так как красноватый нос служит единственным свидетельством проявления аллеля e (см. далее). Для доказательства этой гипотезы можно использовать следующий аргумент: в некоторых случаях щенки могут быть определенно рыжими с зачернением, но с возрастом, по мере смены шерсти, становятся совершенно рыжими, в то время как их нос (и когти) остаются черными или коричневыми.

Черный окрас: один ген или несколько?⁴

Некоторое время среди специалистов бытовало мнение — в особенности в отношении бельгийских овчарок — что в локусе A присутствует рецессивный аллель, ответственный за черный окрас. Все больше и больше авторов приходило к убеждению в существовании этого гена, который, как предполагалось, мог присутствовать и у других пород — таких как шелти, немецкая и австралийская овчарки. Если это так — значит, существует два гена, способных давать черный окрас у собак, хотя в подавляющем большинстве случаев окрас определяется именно «доминантным черным». Что интересно, недавно было высказано предположение о том, что доминантный черный может быть расположен и не в локусе A , но, по нашему мнению, эта теория еще недостаточно обоснована для того, чтобы ею можно было свободно оперировать.



▼ Бельгийская овчарка-фризленг

Вполне вероятно, что черный окрас у собак может проявляться в результате действия двух различных генов.

³ см. с. 155

⁴ см. с. 155



Черная маска у мопса (вверху) и боксера (внизу).

Локус E (extension) — распространение цвета

Локус E также контролирует пропорцию эумеланина и феомеланина, но, по-видимому, в большей степени отвечает за их распространение по всему телу собаки, чем по отдельным волоскам. В процессе исследований и наблюдений, проводившихся на материале различных пород собак, выяснялось, что с исторической точки зрения далеко не всегда легко отличить аллели локуса A от аллелей локуса E.

Дикий аллель E^+ не проявляется вовсе и, в свою очередь, позволяет проявиться генам локуса A.

По мнению Литтла (Little, 1957), в данном локусе расположены еще три аллеля: E^m , e^{br} и e .

- E^m дает высокую концентрацию эумеланина на морде, в то время как на линии верха и хвосте, а иногда и на груди его остается мало. В общем и целом, это дает рыжий окрас с маской. E^m гипостатичен по отношению к A^s , то есть не может проявиться в его присутствии.

При наличии A^+ (или a^y) и a^l маска добавляется к другим признакам: $a^y E^m$ дает рыжий с зачернением и маской; $a^l E^m$ дает черно-подпалый, причем единственными отметинами на голове являются «брови». Также следует отметить, что, поскольку E^m не сочетается с другими генами локуса A, кроме A^s , A^+ (или a^y) и a^l , собака, описываемая как «рыжая с маской», в действительности всегда является «рыжей с зачернением и маской» и, с генетической точки зрения, соответствует формуле $a^y E^m$. Без сомнения, в этом случае мы имеем дело с чрезвычайно слабо выраженным зачернением, которое может остаться незамеченным (при гладкой шерсти).



Ген E^m дает высокую концентрацию эумеланина в области морды собаки, чем и объясняется наличие маски.

- **e^{br} модифицирует распространение зачернения, организуя пигментацию в виде тигровости.** Этот ген гипостатичен по отношению к A^s и типично проявляется лишь в присутствии A^+ (или a^y). Однако при наличии a^l тигровость располагается на рыжих зонах, что дает «черно-тигровый» окрас.

Встречаются и отношения кодоминантности между E^m и e^{br} , поскольку «рыжие окрасы с тигровой маской» тоже существуют. При скрещивании они должны давать рыжий с маской, рыжий с тигровой маской и рыжий тигровый. У боксеров последней категории не существует, что заставляет нас поверить в летальные свойства генотипа $e^{br}e^{br}$ в рамках данной породы (это старая теория, изложенная еще Линхартом (*Lienhart, 1937*) и до сих пор не опровергнутая). То же самое может относиться и к некоторым линиям уиппетов. Однако в других породах (немецкий дог, грейхаунд) все же встречаются особи $e^{br}e^{br}$.

Примечание: в нескольких случаях у помесных собак мы наблюдали рыжий чепрачный окрас с тигровостью на рыжих зонах. Такой же тип окраса наблюдался у кане корсо. Данное явление, которое считается невозможным при наличии a^y , типично для a^l . Из этого следует, что теория, согласно которой рыжий чепрачный окрас представляет собой всего лишь вариант рыжего с зачернением, верна не во всех случаях.

- **под воздействием e из шерсти полностью исчезает эумеланин, и окрас становится сплошным рыжим.** Аллель e подавляет действие всех генов локуса A^s .



E^+ позволяет проявиться A^s : черный окрас.



e подавляет действие A^s : рыжий окрас.



Ген e^{br} модифицирует распространение черных волос, организуя пигментацию в виде тигровости.

⁵ см. с. 155

Дебаты в отношении локуса E

Можно задаться вопросом (см. дебаты об *ay* на стр. 38), действительно ли генотип *ee* ведет к исчезновению эумеланина во всем теле — явлению, при котором мочка носа выглядит кирпично-красной. Когда речь идет о собаках, исследователи обычно не придают особого значения окрасу крайних участков тела и зон, в которых располагаются слизистые оболочки (нос, когти, веки и т.д.), тогда как у других видов животных окрас определяют именно по этим зонам.



▲ Американский кокер-спаниель

У этой породы мы обычно не проводим различия между рыжей особью с черным носом и рыжей — с красно-кирпичным.

Масти крупного рогатого скота

Так, в описаниях крупного рогатого скота, согласно классической терминологии, термин «рыжий» означает, что все крайние участки тела и зоны слизистых (нос, веки, зоны вокруг ушей, кисточка хвоста, анально-вагинальная зона и копыта) окрашены в темный цвет, а термин «палевый» — что эти участки светлые. В первом случае образуется масть, типичная для партенейской или джерсейской породы, во втором — для лимузинских коров. Никому и в голову не придет утверждать, что генетические формулы этих двух мастей полностью идентичны. Тем не менее, когда речь идет о собаках, мы иногда не проводим различия между рыжей особью с черным носом и рыжей — с красно-кирпичным.

Соотношение фенотипов *B_{ee}* и *b_{bee}* у собак

И все же Темплтон с соавторами (*Templeton and coll., 1977*) утверждают, что у лабрадоров особи *B_{ee}* — рыжие с черным носом, а *b_{bee}* — песочные с розоватым носом. Эта теория, вне сомнения, интересна, однако к настоящей теме она не имеет отношения: ведь бывают и темно-рыжие собаки с красноватым носом — например, некоторые пойнтеры или бретонские эпаньоли (среди которых, более того, встречаются рыжие собаки, имеющие черный нос, с тем же оттенком рыжего).

Отношения доминантности между аллелями, присутствующими в локусе E

Вопрос о закономерностях проявления доминантности между различными аллелями локуса E остается спорным. Большинство авто-

ров, включая Литтла (Little, 1957), располагают их в последовательности E^m , E^+ , e^{br} , e .

E^m доминирует над E^+ , а e кодоминантен e^{br} . В свою очередь, e^{br} полудоминантен по отношению к E^+ и e , поскольку генотипы E^+e^{br} и $e^{br}e$ менее склонны к тигровости, чем $e^{br}e^{br}$ (однако, вне сомнения, важно не столько то, как модифицирующие гены ведут себя в этих отношениях полудоминантности, сколько то, как они влияют на степень тигровости).

Робинсон (Robinson, 1982) приводит другой порядок проявления доминантности: E^{br} , E^+ , e . Но вопрос о том, доминантен или рецессивен E^{br} по отношению к E^+ , не имеет принципиального значения.

Более важен вопрос о подавлении аллеля E^m . В сущности, Робинсон с готовностью признает факторное происхождение черной маски, но полагает, что для выявления отве-

чающего за нее гена в локусе E нам не хватает аргументов, и предлагает временно использовать для него условное обозначение «Ma»⁶.

Выводы

Итак, мы убедились, что многие вопросы, связанные с локусами A и E , остаются спорными. Вероятно, ответы на них даст молекулярная генетика, и следует ожидать, что по результатам ее данных будут выявлены новые, пока еще неизвестные гены.

На настоящий момент представляется более продуктивным сосредоточиться не столько на спорных и не до конца проясненных вопросах, сколько на классических концепциях, позволяющих дать верные объяснения большинству наблюдаемых окрасов (см. «Сводные таблицы»).



▲ Корова ламунгской (справа) и бирманской (слева) пород.

У крупного рогатого скота эти две масти считаются совершенно разными. У собак же аналогичные окрасы (рыжий с черной мочкой носа и рыжий с красноватой мочкой носа) иногда не отличают друг от друга.

⁶ см. с. 156

Локусы, на интенсивность

Некоторые гены способны ослаблять или полностью подавлять основной цвет. Они располагаются в локусах C (colouration — цвет), D (dilution — разбавление), G (greying — поседение), M (merle — мерль, мраморность) и P (pink eye — розовоглазость). В эту группу можно также включить локус пятнистости S (self — собственный).



▲ Настоящий альби

Локус C (coloration) - цвет

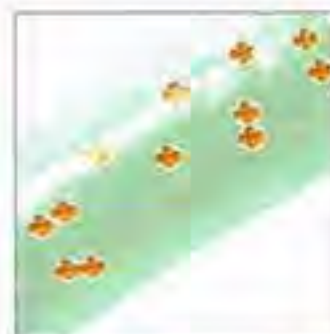
Группу генов, отвечающих за цвет, иногда называют также серией альбиностических аллелей (у собак альбинизм встречается редко, но весьма распространен среди некоторых грызунов, генетика окраски которых хорошо изучена).

В этом локусе присутствуют как минимум три аллеля: C^+ , c^{ch} , c .

- C^+ , так называемый «ген цвета», сам по себе не проявляется, но позволяет проявляться генам других локусов. Он доминантен, но иногда проявляет неполную доминантность по отношению к c^{ch} .
- c , как и у других видов, предположительно ведет к полному альбинизму (с «красными» глазами). У собак он встречается редко (хотя был выявлен у некоторых пекинесов). Высказывалось также предположение о существовании гена псевдо-альбинизма, c^b , дающего исключительно светлый, почти белый окрас с депигментированными крайними участками тела и «голубыми» глазами. Этот фенотип также достаточно редок, вследствие чего вопрос о существовании данного аллеля c^b , доминантного по отношению к c , не дискутируется.
- c^{ch} разбавляет рыжий пигмент и превращает его в песочный. На черный окрас он почти не оказывает влияния (не вызывает сомнений, что некоторые черные собаки принадлежат к типу $A^s c^{ch} c^{ch}$, хотя обнаружить это по внешним признакам невозможно). С другой стороны, он может осветлять коричневый окрас:



C^+



$c^{ch}c^{ch}$



cc



Ген c^{ch} в гомозиготном состоянии существенно разбавляет светлый пигмент.

ВЛИЯЮЩИЕ ПИГМЕНТАЦИИ

Литтл (1957) предполагает, что темно-коричневые собаки принадлежат к типу C^+C^+ , а более светлые — к $schsch$, и даже высказывает гипотезу о существовании промежуточного варианта C^+sch .

В присутствии ау ген sch формирует песочный окрас с зачернением. Вариации песочного окраса объясняются действием полигенов: присутствием одного либо двух аллелей sch . (В первом случае аллель получает возможность для проявления, поскольку его частичная доминантность по отношению к C^+ непостоянна.)

Если особь гомозиготна по аллелю sch и при этом в ходе селекции были накоплены осветляющие полигенетические факторы, могут формироваться исключительно светлые оттенки, такие как «бисквитный» (по традиционной номенклатуре) у лабрадоров. Хорошими примерами предельной степени разбавления светлого пигмента служат сибирский хаски и аляскинский маламут.

Большинство авторов утверждают, что белый окрас (с черным цветом носа и других оконечностей тела, такой как у вест-хайленд-уайт-терьеров), иногда может возникать также под влиянием $schsch$. Это аргументируется тем, что в некоторых случаях можно различить на линии спины песочные блики. Другие авторы связывают этот белый с черными оконечностями окрас с особым аллелем sc , рецессивным по отношению к sch . Как бы то ни было, главная задача при работе с этим окрасом — отличить его от обширной пятнистости (см. ниже).

Комментарий⁷:

У немецких овчарок рыжий окрас может разбавляться и превращаться в песочный под влиянием генов, расположенных не в C , а в других локусах, но при этом воздействующих только на феомеланин. Аллель Int^c (c — cream, «сливочный цвет»), оказывающий очень сильный разбавляющий эффект, доминирует над Int^f (f — fawn, «рыжий»), влияние которого выражено слабее и который доминирует над неактивным диким аллелем Int^+ (Carver, 1984). Если локус Int действительно существует, как полагают Споненберг и Ротшильд (Spönenberg and Rothchild, 2001), не исключено, что он влияет не только на немецких овчарок. Тот факт, что две собаки песочного окраса могут дать рыжее потомство, заставляет предположить, что под влиянием sch может возникать и обратный эффект.

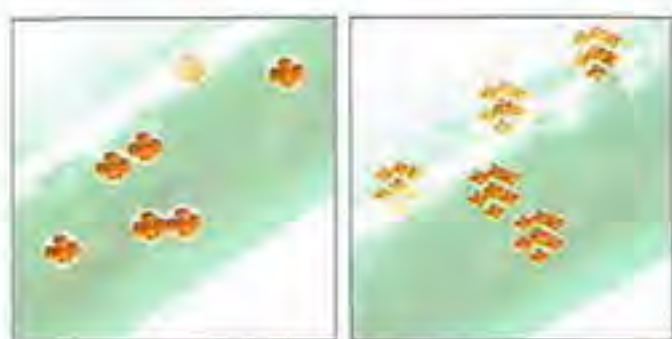


Изменение рыжего тона на песочный у немецких овчарок может объясняться влиянием особого гена.

⁷ см. с. 156

Сокращение
количества
гранул
пигмента

Конгломераты
гранул
пигмента



cchcch

dd



Поскольку не исключено, что у некоторых пород (возможно, у пуделей и самоедских лаек) сохранились оба генетических механизма, решить эту проблему не всегда бывает легко.

Есть вероятность, что локус С исключительно полиморфен и включает в себя целых пять генов: C^+ , c^{ch} , c^e , c^b и c . Но на практике для понимания причин формирования окраса и принятия решения по его классификации в подавляющем большинстве случаев достаточно учитывать лишь C^+ и c^{ch} .

Локус D (dilution) — разбавление

Группа генов D также влияет на интенсивность пигментации, однако механизм воздействия здесь иной. Если гены локуса С просто сокращают количество гранул пигмента, то под влиянием генов D гранулы, как правило, спрессовываются вместе и образуют конгломераты, в результате чего их светопоглощающая способность снижается и цвет становится более светлым (например, черный превращается в «голубой»).

В этом локусе обнаружено два аллеля: D^+ , который сам по себе не проявляется, но обеспечивает проявление генов, относящихся к другим локусам, и рецессивный d , разбавляющий как эумеланин, так и феомеланин, в результате чего черный цвет превращается в голубой, коричневый — в бежевый, а рыжий — в песочный.

Чтобы определить, какой ген отвечает за разбавление цвета в каждом конкретном случае — c^{ch} или d , — необходимо принимать во внимание два фактора:

- Если разбавленными оказываются одновременно и феомеланин (обратите внимание на цвет носа), и эумеланин, то можно не сомневаться, что это произошло под влиянием d . Однако остается вероятность, что c^{ch} нейтрализует его действие.
- Как указывалось выше (в описании локуса С), c^{ch} придает песочному окрасу легкий блеск, тогда как под влия-

Разбавление
эумеланина ведет
к формированию
голубого окраса
(например,
у немецких догов).



▲ Немецкий дог

нием d образуются тусклые, матовые цвета. Кроме того, можно считать установленным фактом, что d оказывает не такое сильное разбавляющее воздействие, как sch .

Шерсть, окрас которой разбавлен под влиянием d , подвержена специфической разновидности алопеции; в особенности это касается голубых окрасов.

Связано ли это с плеiotропным эффектом d или объясняется влиянием какого-либо другого гена или даже некоего еще не выявленного аллеля, нам неизвестно. Однако у многих собак типа dd подобных проблем не возникает.

Локус G (greying) — поседение

Согласно общепринятому мнению, в этом локусе существует два аллеля.

Первый из них, G , постепенно привносит в не разбавленный от рождения окрас белесые волоски, смешивающиеся с окрашенными, и приводит в конце концов к более или менее значительному осветлению шерсти в целом («возрастное перецветание»).

Второй — дикий — аллель G^+ неактивен. (Обычно этот аллель обозначают g , «отсутствие возрастного ослабления окраса» — прим. ред.)

И для G , и для G^+ характерно неполное доминирование, в результате чего особи GG^+ перецветают позже и не так заметно, как GG . Более того, представляется, что интенсивность осветления зависит от породы: так, пудели и бедлингтон-терьеры светлеют очень значительно, а керри-блю-терьеры — существенно меньше; есть вероятность, что влияние генотипа GG^+ в определенных случаях оказывается ослабленным (вследствие чего некоторые предполагают, что в действительности ген осветления может быть рецессивным).



«Поседение» — результат появления белесых волос в окрашенной шерсти



▲ Бедлингтон-терьер

У бедлингтон-терьера ген поседения проявлен полностью.

⁸ см. с. 156

M^+M^+ :
черный окрас



MM^+ : голубая
мраморность



В присутствии гена M темный фоновый окрас проявляется только отдельными участками, распределенными относительно неравномерно.

MM : окрас
близкий к
белому



У собак ген G встречается достаточно часто. Основным критерием его проявления остается, опять же, постепенное изменение «нормального» от рождения окраса. Если действие этого гена сочетается с влиянием других генов, вызывающих разбавление цвета (таких как s или d), может возникать большое разнообразие оттенков.

Комментарий: нельзя исключать, что теория единственного гена посеждения представляет собой лишь удобное упрощение. В последнее время набирает сторонников гипотеза о существовании нескольких генов посеждения, которая способна объяснить, с одной стороны, значительные вариации в интенсивности пигментации, а с другой — различия в направленности («центробежной» или «центростремительной») распространения светлых волос.

Локус M (Merle) — мраморность

Согласно классическим гипотезам, в этом локусе могут содержаться два аллеля: M , отвечающий за мраморность, и неактивный M^+ . В случае гетерозиготности M оказывает весьма определенное действие на темный окрас (эумеланин): он осветляет или микширует фоновый цвет, не затрагивая при этом отдельные — распределяющиеся случайным образом — участки исходной пигментации.

- При взаимодействии с A^s он формирует голубую мраморность, блю-мерль (в данном случае речь идет о черном окрасе — прим. ред.);
- при взаимодействии с a^l — классическую голубую мраморность с рыжими отметинами;
- таким же путем образуются редко встречающиеся разновидности мраморного окраса: бежевая мраморность и бежевая мраморность с рыжими отметинами (у австралийских овчарок).

Однако на феомеланин M воздействует далеко не столь однозначно. Контраст между фоновым цветом и цветом пятен ярко выражен только у щенков, а при экспертизе взрослых собак, как правило, остается незамеченным. Именно таким образом собаки, которые, будучи взрослыми, классифицируются как рыжие, оказываются носителями гена мраморности. Кроме того, если носитель гена M является одновременно и носителем гена пятнистости, то под влиянием M белые зоны получают более обширными. Нередко у собак типа MM^+ один или оба глаза — «фарфоровые» (бледно-голубые).

В случае гомозиготности M может вызывать полную депигментацию (у некоторых немецких догов) или белую пятнистость, иногда даже обширную, у собак, не обладающих геном пятнистости (у такс). Эта комбинация генов нежелательна, поскольку она влечет за собой аномалии развития глаз (микрофтальмию), глухоту той или иной степени и заболевания кожи. Поэтому настоятельно рекомендуется не использовать собак типа MM в разведении: при скрещивании один из родителей должен

относиться к типу MM^+ , а второй — к M^+M^+ , а скрещивание между двумя собаками типа MM^+ недопустимо.

Наличие связи между белым мраморным окрасом (который у немецких догов прежде назывался «арлекин») и голубым мраморным не вызывает сомнений — в основном потому, что у немецких догов окраса «арлекин» основной цвет на некоторых участках оказывается голубым или серым, а не идеально белым. Высказывалось предположение, что белая мраморность может возникать под действием гена мраморности в сочетании с модифицирующими генами, но более вероятным представляется, что за ее формирование отвечает другой аллель — M^h (мраморность типа «арлекин»).

В отличие от M , M^h полностью депигментирует участки фонового цвета, не воздействуя при этом на пятна. Вопрос об отношениях доминантности между M^h и M достаточно сложен, и подробно останавливаться на нем мы не станем, поскольку генотип M^hM производит такой же эффект, как и MM .

Итак, не исключено, что локус M включает в себя не два, а три аллеля: M , M^h и M^+ , частично доминантные по отношению к дикому аллелю.

Споненберг (*Sponenberg, 1985*) дает принципиально иное объяснение окрасу «арлекин» у немецких догов. По его мнению, этот окрас возникает под влиянием так называемого гена H (harlequin, «арлекин»), модифицирующего M , доминантного, но летального в случае гомозиготности. Поэтому у немецких догов с белой мраморностью («арлекинов») гетерозиготными должны быть и ген мраморности, и модифицирующий ген (MM^+ , HH^+). Летальный фактор будет проявляться у гомозиготных особей HH , а также у некоторых MM , HH^+ . В отсутствие гена M модифицирующий ген H не оказывает видимого влияния.

Кроме того, Споненберг и Ламорё (*Sponenberg and Lamoreux, 1985*) выявили другой модификатор M , который они назвали геном «твидовости» (Tw). Он доминирует над диким аллелем Tw^+ и, воздействуя на особей MM^+ , во-первых, увеличивает размеры участков с нормальной пигментацией и придает им более четкие очертания, а во-вторых, вызывает появление пятен промежуточного цвета, среднего между нормальным и разбавленным основным цветом.

Локус P (pink eye) — розовоглазость

По-видимому, у собак может существовать рецессивный по отношению к этому локусу аллель, который разбавляет эумеланин (не влияя при этом на феомеланин?) и ослабляет пигментацию глаз, в результате чего последние становятся красными. Именно этот фактор отличает « p » от других генов, вызывающих разбавление цвета (d , s), под воздействием которых радужная оболочка сохраняет нормальный цвет или видоизменяется лишь слегка.

P встречается у собак очень редко, однако сообщалось, что его обнаружили у пекинесов.



Немецкий дог, белая мраморность



Австралийская овчарка, бежевая мраморность

Локус

Единственный известный в наши дни аллельный ряд, регулирующий пятнистость у собак, связан с локусом S и обуславливает проявление так называемой «беспорядочной пятнистости».

Локус S (self, solid) — сплошной окрас

Большинство авторов вслед за Литтлом (1957) полагают, что в этом локусе присутствуют четыре аллеля и что последовательность проявления их доминирования такова:

- S^+ — равномерный окрас
- s^i — ирландская пятнистость (соответствующая ограниченной пятнистости)
- s^P — беспорядочная пятнистость
- s^w — обширная пятнистость

Эти аллели связаны между собой отношениями частичной доминантности, но несистематическим образом: так, у собак S^+s^P может проявляться фенотип s^i . Кроме того, они испытывают сильное воздействие модифицирующих генов, в результате чего границы между соседними классами пятнистости оказываются размытыми.

В связи с этим:

- вполне возможно, что у собак SS (ограниченная пятнистость) проявляется только под влиянием полигенов, однако у многих из них белые отметины,



ПЯТНИСТОСТИ

имеющиеся при рождении, исчезают в возрасте около 8 недель;

- собаки $s^w s^w$ могут выглядеть совершенно белыми (самоедские лайки, пиренейские горные собаки и т.д.). Отличить их от $sc^h sc^h$ (или $sc^e sc^e$) непросто, если только собаки с отметинами на ушах и у основания хвоста не встречаются среди представителей породы достаточно редко: дело в том, что sc^h (или sc^e) не может сосуществовать с s^w в рамках одной породы.

Локус Т (ticking) — тиковость, тиковая испещренность, крапчатость

У многих пятнистых особей наблюдается более или менее обильная тиковая испещренность на белых зонах. Она возникает под влиянием доминантного аллеля локуса Т. *(Пожалуйста, обратите внимание: английский термин ticking, в зависимости от контекста, может означать два различных поня-*





А. Игумин

Молодой далматин: с возрастом ген Т проявляется все более и более отчетливо.



У пятнистых особей доминантный аллель в локусе Т формирует более или менее обильную крапчатость на белых зонах.

тия: «тикинг», то есть чередование темных и светлых колец на волосе в окрасе «агути», и «тиковость», то есть испещренность — прим. ред.) Интенсивность тиковости, как полагают, определяется действием полигенов, но результаты спаривания собак других пород с далматинами (окрас которых определяется как «белый крапчатый») свидетельствуют о том, что в локусе Т может присутствовать несколько аллелей. Кроме того, Т и Т⁺ могут быть связаны между собой отношениями частичной доминантности.

Также поднимался вопрос о том, не этот ли ген отвечает за комбинированный характер окраса. На сегодняшний день представляется, что граница между пятнистостью и «смешанностью», «комбинированностью» недостаточно отчетлива для того, чтобы подтвердить гипотетическое существование доминантного гена в локусе R (гоап, «чалый»). Поэтому фактором, объясняющим тиковость и смешанность, можно считать именно Т, до тех пор, пока не появятся новые аргументы в поддержку гипотезы о гене R.

Сама по себе пятнистость может быть смешанной (в этом случае окрас напоминает по виду голубую плесень). За это явление может отвечать какой-то особый ген.

Обратите внимание, что ген Т проявляется не сразу при рождении: пятнистость и смешанность возникают позднее и лишь постепенно (см. с. 136—138).

Кожные отметины

С теоретической точки зрения, исчезновение пигмента под влиянием гена пятнистости должно отражаться также и на коже. Но известно, что зачастую этого не происходит: пигментация кожи сохраняется, и в результате возникают неравномерно распределенные пятнышки на коже, покрытые белой шерстью. Эти цветные пятна называются кожными отметинами. Насколько нам известно, генетические гипотезы их возникновения пока не выдвигались.

Обратите внимание: у собак sc^sc (или $schsch$) кожа сохраняет исходный цвет.

Кожные отметины у бульдога



А. Игумин





Цвет глаз и крайних

У собак цвет глаз определяется аллелями локуса Ir (Iris — «радужная оболочка»), связанными между собой отношениями частичной доминантности. Кроме того, на окраску радужной оболочки могут оказывать влияние некоторые гены, определяющие цвет шерсти.

Желтые глаза допустимы у веймаранера.

Депигментированная (голубая) радужная оболочка передается рецессивным путем. Голубые глаза могут сочетаться с любым окрасом шерсти.

Цвет глаз

Примеры, на которые мы ссылаемся в этой главе, не новы, но признаны классическими, и данные, о которых пойдет речь, полностью согласуются с результатами более поздних исследований.

В локусе Ir (Iris, «радужная оболочка») выделяются три аллеля, порядок проявления доминантности которых таков:

- Ir^+ — темная (темно-коричневая) радужная оболочка;
- ir^m — радужная оболочка орехового («промежуточного») цвета
- ir^y — желтая радужная оболочка

Ввиду того, что эти аллели связаны между собой отношениями частичной доминантности, возможные комбинации их многочисленны и дают широкое разнообразие цветов. Проблема усложняется тем, что на цвет глаз почти наверняка влияют модифицирующие гены.

Более того, считается, что депигментированная («голубая») радужная оболочка передается рецессивным путем, но, насколько нам известно, ни один тест на аллелизм до сих пор не дал результатов, которые позволили бы предположить существование в локусе Ir четвертого аллеля.

В целом, цвет радужной оболочки передается по наследству независимо от окраса шерсти; даже голубые глаза встречаются у собак всех окрасов. Тем не менее, некоторые гены,



участков тела

определяющие окрас, могут в той или иной степени влиять и на цвет глаз.

- dd разбавляет цвет радужной оболочки («дымчатые глаза»).
- bb осветляет глаза у собак типа BB (в результате под действием ir^m получаются светло-ореховые глаза, а под действием ir^y — бледно-желтые).
- В некоторых случаях влияние s^{ws} может распространяться и на радужную оболочку (при условии, что ему полностью или частично подверглись веки); в этом случае «фарфоровые глаза» являются проявлением депигментации. Возможно, именно это происходит у далматинов, однако объяснить данным явлением все без исключения случаи невозможно.
- Под влиянием M один или оба глаза иногда оказываются полностью или частично «фарфоровыми»: на радужной оболочке возникает зона ограниченной пигментации.
- Проявлением этого также бывают голубые глаза (сочетающиеся с белым окрасом шерсти).

Собак с желтыми глазами (так называемыми «глазами хищной птицы») также часто выбраковывают на выставках. Исключения делаются редко, лишь для таких пород, как веймаранер и венгерская выжла. «Фарфоровые» глаза в сочетании с любым окрасом, кроме мраморного, также не

Признано существование трех аллелей, отвечающих за цвет радужной оболочки глаза: Ir^+ (темная), ir^m (ореховая) и ir^y (желтая радужная оболочка).



допускаются, хотя для некоторых пород (далматин, сибирский хаски) считаются приемлемыми.

Примечание. Тот факт, что у сибирских хаски цвет песочных зон очень близок к белому, не может служить достаточным объяснением того, что у собак этой породы часто встречаются «фарфоровые» глаза, поскольку у аляскинских маламутов последние наблюдаются редко. Скорее всего, это просто рецессивный фактор, частота проявления которого у хаски по тем или иным причинам повышена.

Мочка носа и когти

Основные цвета мочки носа и когтей варьируют схожим образом, но определить цвет когтей труднее.

Мочка носа может быть окрашена в один из следующих цветов:

- черный или голубой,
- коричневый или бежевый,
- красноватый (который легко спутать с редко встречающимся на этом участке тела бежевым цветом, если нет возможности вынести определенное суждение на основании окраса шерсти),
- розовый (полная депигментация).



Черный нос



Голубой нос



Коричневый нос

Красноватый нос — следствие полного исчезновения эумеланина под влиянием аллелей *ee*; таким образом, он четко связан с рыжим окрасом. Однако, как уже указывалось, у рыжих особей встречается и «эумеланистический» нос: эумеланин может исчезнуть из организма в целом, но сохраниться на мочке носа.

Этому существует три возможных объяснения:

- в одних случаях действие аллелей *ee* проявляется сильнее, а в других — слабее (вероятно, в зависимости от модифицирующих генов);
- существует два соседствующих аллеля, один из которых воздействует на весь организм, а другой только на кожу;
- у некоторых рыжих собак черный нос может объясняться действием A^+ или a^u , а не *e*.

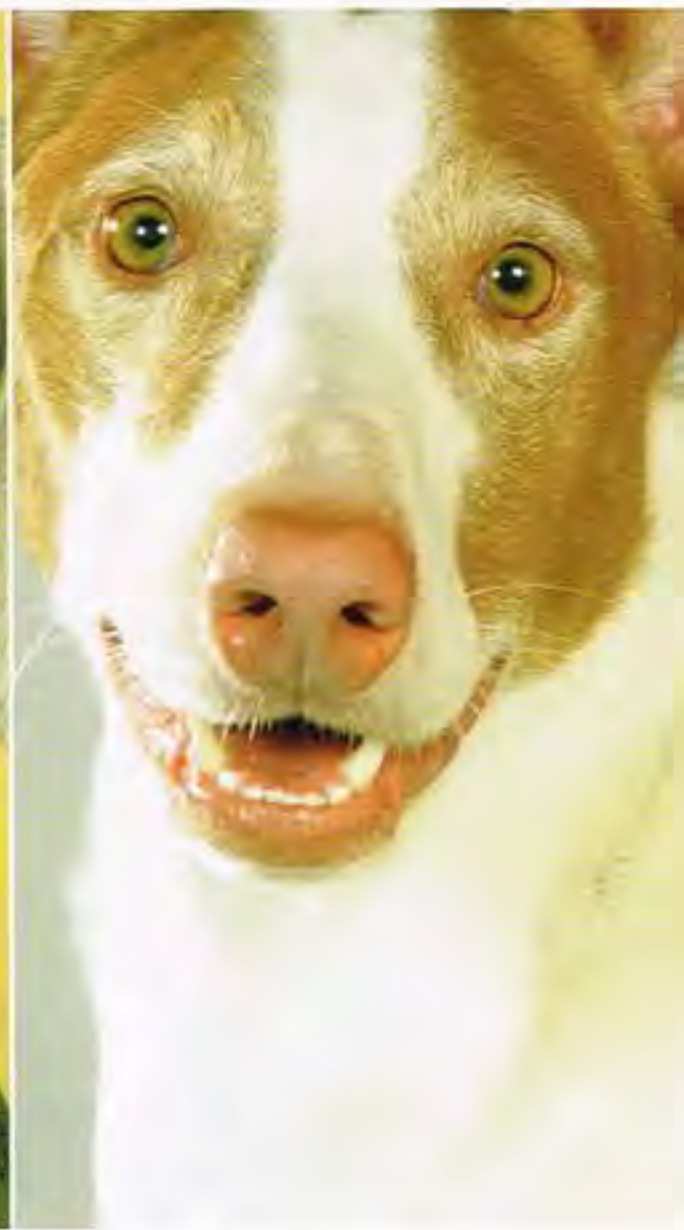
Следует отличать красноватый («феомеланистический») нос от телесно-розового (депигментированного). Последний встречается только в сочетании с белой пятнистостью в окрасе и объясняется распространением депигментации на область носа. Иногда (например, у ибицкой борзой — «поденко ибиценко») этот признак расценивается как желательный, но у других пород в подавляющем большинстве случаев выбраковывается (см. ниже).



Красноватый нос



Бежевый нос



Розовый нос

Телесный цвет

Этим термином обозначается цвет любого депигментированного участка кожи или слизистых оболочек, легко доступного для наблюдения. Ввиду последнего обстоятельства применение термина ограничивается теми участками, на которых шерсть скудна или отсутствует вовсе (нос, губы, веки, вульва, мошонка).

Среди заводчиков собак широко распространено мнение, что появление телесного цвета — это признак деградации. Вплоть до 50-х годов XX века многие эксперты разделяли и открыто поддерживали такое представление.

Среди новых аргументов в пользу того, что этот признак не является наследственным, можно привести данные о селекции крупного рогатого скота фризской породы: до 70-х годов XX века во Франции предпринимались попытки вывести коров, у которых голова и нос были бы совершенно черными, за исключением белого треугольника на лбу. К настоящему времени в результате скрещивания с североамериканской голштинской породой было достигнуто исключительное многообразие мастей. При этом у многих особей носы оказываются полностью или частично телесного цвета, однако никто еще не заявлял о нежелательности данного признака.

Кеиннек (*Queinnes, 1977*) подробно рассматривает эту тему и приходит к выводу о том, что, согласно современ-



▲Щенок английского бульдога

ным научным представлениям, «депигментация носа или век не связана сколько-нибудь существенным образом с депигментацией кожи».

Таким образом, телесный цвет — это исключительно вопрос эстетики. Телесный цвет связан с белой пятнистостью и у носителей сплошного окраса не встречается. Более светлые зоны, наблюдаемые у особей со сплошным окрасом, особенно вдоль средней линии, окрашены не в телесный цвет. Создается впечатление, что ген белой пятнистости просто «не знает», что на границе носа и других слизистых оболочек надо останавливаться, и иногда распространяет свое влияние и на них (а подчас, как мы уже видели, даже на радужную оболочку глаз). Добиться приемлемой пигментации носа, губ и век у собак с частично белой головой — это непростая задача, требующая длительного времени; и еще сложнее она остановится в случае совершенно белых (в результате влияния s^w) особей. Дело в том, что эта цель попросту противоречит естественной тенденции. И все же мы, разумеется, не станем оспаривать мнение о том, что телесный цвет не слишком приятен для глаза.



При сплошном окрасе головы обесцвечивание мочки носа в действительности связано не с депигментацией, а с другими явлениями, как правило, прогрессирующими (витилиго, спонтанная гипопигментация и т.д.).



Сводные таблицы

Структура шерсти не имеет прямого отношения к окрасу. И все же она, несомненно, заслуживает упоминания — хотя бы для того, чтобы кратко обозначить локусы и гены, предположительно отвечающие за нее. Далее будут упоминаться четыре локуса: L, Wh, Wa и K.

Гены, влияющие на структуру шерсти

Локус	Аллель	Тип шерсти	Доминантность	Внешний вид
Локус L	L ⁺	Короткая шерсть	-	
	l	Длинная шерсть	-	
Локус Wh	Wh	Жесткая шерсть	Возможна частичная доминантность	
	Wh ⁺	Гладкая шерсть		
Локус Wa	Wa ⁺	Прямая шерсть	Частичная доминантность	
	wa	Волнистая шерсть		
Локус K	K ⁺	Прямая шерсть	Частичная доминантность	
	k	Курчавая шерсть		

Гены, влияющие на цвет шерсти

Локус, определяющий основной цвет				
Локус	Аллель	Действие	Доминантность	Внешний вид
Локус В	B ⁺	Черный эумеланин	-	
	b	Коричневый эумеланин		
	A ^s	Распространение эумеланина (черный окрас: «доминантный» черный)		
	A ⁺ , a ^y	Ограничение эумеланина (рыжий окрас с зачернением, некоторые рыжие чепрачные окрасы). Один или два гена, по мнению разных авторов; см. текст		
Локус А	a ^{sa}	Рыжий с зачернением	Иногда A ⁺ или a ^y проявляют неполную доминантность по отношению к a ^t a ^{sa} и a ^t связаны между собой отношениями частичной доминантности	
	a ^t	Черно-подпалый		
	a	Рецессивный черный		
	E ^m	Черная маска (рыжий с маской окрас)		
Локус Е	E ⁺	Позволяет проявляться генам других локусов	Отношения кодоминантности между E ^m и e ^{br} Частичная доминантность — между E ⁺ и e ^{br} и между e ^{br} и e	
	e ^{br}	Тигровость (рыжая тигровость). Не исключено, что в каком-либо другом локусе существует ген тигровости		
	e	Полное исчезновение эумеланина (рыжий окрас)		

Взаимоотношения между локусами А и Е	A^s	Эпистатичен по отношению к E^m и e^{br}
	A^+, ay	проявляются одновременно с E^m
	a^{sa}, a^t	проявляются одновременно с e^{br} (действие e^{br} ограничено только рыжими зонами)
	e^{br}	эпистатичен по отношению к A^+ и ay
	e	эпистатичен по отношению ко всем аллелям локуса А

Локусы, влияющие на интенсивность пигментации				
Локус	Аллель	Действие	Доминантность	Внешний вид
Локус С	C ⁺	Позволяет проявляться генам других локусов	-	
	c ^{ch}	Осветляет феомеланин и коричневый эумеланин. Возможно существование c ^e (белая шерсть, черный нос) и c ^b (белая шерсть, голубые глаза)		
	c	Полный альбинизм (встречается очень редко)		
(Возможно, в другом локусе существует ген, оказывающий действие, сходное с c ^{ch})				
Локус D	D ⁺	Позволяет проявляться генам других локусов	-	
	d	Разбавляет эумеланин и феомеланин		
Локус G	G	При рождении шерсть «нормального» цвета, но с возрастом постепенно появляются белые волоски (поседение)	G и G ⁺ связаны между собой отношениями частичной доминантности	
	G ⁺	Позволяет проявляться генам других локусов		

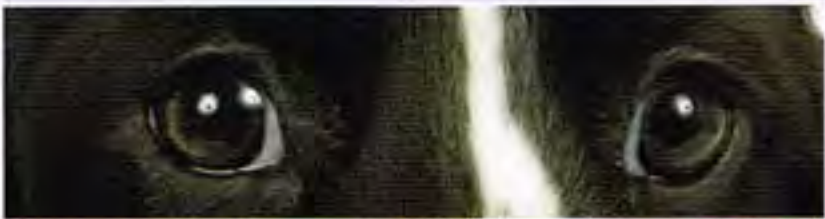
В зависимости от породы генотипы GG⁺ дают различные фенотипы. Иногда это наводит на мысль о том, что ген поседения рецессивен.

Локус	Аллель	Действие	Доминантность	Внешний вид
M Locus	M	Пятнистый окрас («мраморный» или белый; см. ниже)	M и M+ связаны между собой отношениями частичной доминантности	
	M+	Позволяет проявляться генам других локусов		
MM дает полностью или частично белый окрас, оказывая неблагоприятное побочное действие на зрение, слух и т.д. MM+ дает пятнистый окрас, иногда сочетающийся с разноглазием. Возможно, существует M^h, отвечающий за «белую мраморность» и занимающий промежуточное положение между M и M+ (см. текст).⁹				

Локусы пятнистости				
Локус	Аллель	Действие	Доминантность	Внешний вид
Локус S	S ⁺	Сплошной окрас	Все аллели связаны между собой отношениями частичной доминантности. Однако более важным является воздействие модифицирующих генов	
	s ⁱ	Ограниченная пятнистость		
	s ^p	Неравномерная пятнистость		
	s ^w	Обширная пятнистость		
Локус T	T	Наличие крапа и, возможно, чалости на белых зонах	Частичная доминантность	
	T ⁺	Позволяет проявляться генам других локусов		
(Возможно, существует локус R, отвечающий за проявление чалости)				

⁹ см. с. 156

Гены, влияющие на цвет глаз и крайних участков тела

Локус	Аллель	Действие	Внешний вид
Локус Ir	Ir ⁺	Темная (темно-коричневая) радужная оболочка глаза	
	irm	Ореховый цвет радужной оболочки	
	iry	Желтая радужная оболочка	
Все эти аллели связаны между собой отношениями частичной доминантности. Возможно, существует также рецессивный 4-й аллель, под влиянием которого образуется «голубая» радужная оболочка. На цвет радужной оболочки глаза влияют также некоторые гены, отвечающие за цвет шерсти (см. текст).			

Мочка носа и когти

Цвет мочки носа и когтей определяется генами, отвечающими за цвет шерсти





Данные

Первые открытия в области генетики окрасов были совершены в начале XX века, после чего шло постоянное накопление новых данных. В 1968 году был опубликован важный труд Серла* (Searle, 1968), где на основе доступных в то время данных по млекопитающим была подтверждена гипотеза их внутренней согласованности, связанной с устойчивой межвидовой гомологией: общими для различных видов являются не только некоторые очевидные характеристики, но и определенные локусы и гены.

Мы уже отмечали и по-прежнему полагаем, что время для окончательного объединения данных классической и молекулярной генетики настанет лишь через несколько лет. Но, пока эта книга готовилась к печати, нам стало известно, что совсем недавно была опубликована обзорная работа на эту тему (Schmutz and Berggren, 2007).

Авторы этой работы опираются в основном на данные молекулярной генетики, однако предоставляют также развернутую таблицу, в которую сведены все доступные на этот момент результаты исследований. Буквально в последнюю минуту нам удалось включить ее в нашу публикацию. Чтобы не создавать читателю лишних затруднений, мы использовали в ней те же условные обозначения генов, которые употребляются на протяжении всей нашей книги. В статье, о которой идет речь, применяется другая система кодировки.

В наши дни генетика претерпевает настоящую «молекулярную революцию», причем настолько бурную, что в представлении широкой публики само понятие «генетика» стало фактически отождествляться с генетикой молекулярной. Разумеется, последняя охватывает и область окрасов животных, в которой нас, без сомнения, ожидает еще множество новых открытий, помимо тех, что уже совершены к настоящему времени. Исследователи, приступившие к изучению локуса K (см. выше), в недавно опубликованной статье (Kerns et al., 2007) высказывают мнение, что генетическая система, управляющая чередованием эумеланин/феомеланин, у собак иная по сравнению с другими млекопитающими. В связи с этим возникает вопрос, не настало ли время пересмотреть некоторые устоявшиеся представления о межвидовой гомологии.

Единственной задачей классической генетики по-прежнему остается объяснение сегрегаций, тогда как молекулярная генетика стремится объяснить процессы, протекающие на клеточном уровне. Объединение усилий принесет обоим этим направлениям большую пользу, и рано или поздно это непременно случится. Между тем остается фактом, что сегрегации могут объясняться различными причинами и, в том числе, действием непредпочтительных генов, — однако точность классификации внешних признаков от этого по существу не зависит. Настоящая книга носит сугубо образовательный характер; ее основная цель — научить читателя определять окрас и разбираться во внутренней логике принятой номенклатуры, а также познакомить его с «механизмом» работы генов, отвечающих за цвет. И даже если в наших представлениях о том, какие именно гены управляют тем или иным цветом, впоследствии обнаружатся ошибки, на общих принципах работы генов это практически не отразится.

Как указывалось на с. 33, мы решили использовать в настоящем издании только данные классической генетики. По нашему мнению, лучше подождать несколько лет до завершения исследований в области молекулярной генетики и лишь затем объединить результаты двух этих направлений.

И все же читатели, интересующиеся этой темой, постоянно следят за новыми публикациями в Интернете и статьями,

*Данные, опубликованные Серлом, в сочетании с результатами более поздних исследований по-прежнему позволяют объяснить большую часть наблюдаемых сегрегаций — несмотря на открыто высказывавшиеся сомнения в правомерности некоторых выводов (а, возможно, и благодаря этим возражениям).

молекулярной генетики

которые недавно начали появляться в кинологической прессе (отметим для примера превосходную работу Vanbutsele, опубликованную журналом Клуба породы бельгийская овчарка в 2007 году). Это означает, что полностью обойти молчанием доступные ныне данные молекулярной генетики невозможно. Поэтому мы включили в рассмотрение следующий материал, в котором обобщенные результаты исследований молекулярной генетики (*André, 2007*) объединены со сведениями из некоторых исследовательских отчетов, включенных в библиографию к настоящему изданию.

Локус В. Идентифицирован аллель *b* (коричневый окрас).

Локус А. Подтверждено существование *a^y* (рыжий с зачернением). На настоящий момент представляется, что значительная вариативность в распределении зачернения не связана с несколькими вариантами *a^y* (полиаллелизмом); единственный фактор, который здесь надо принимать в расчет, — это влияние модифицирующих полигенов («затенение»).

Локус Е. Подтверждено существование *E^m* (рыжий с маской) и *e* (исчезновение эумеланина: рыжий окрас). Подтвердить наличие гена тигровости (*e^{br}*) в локусе Е не удалось, хотя таковой был выявлен в другом локусе (см. Локус К).

Локус D. Идентифицирован аллель *d* (разбавление эумеланина и феомеланина).

Локус М. Идентифицирован аллель *M* (ген мраморности, формирующий окрасы мерль).

Локус К. Новый локус, к которому могут относиться доминантный ген черного окраса (*K*) и ген тигровости (*k^{br}*).

Локус S. Пока не идентифицировано ни одного аллеля. «Эффект побеления» формально связывался с тремя аллелями этого локуса, чем на первый взгляд хорошо объяснялась сегрегация, однако в действительности последняя может определяться действием множества генов.

Принимая во внимание эти новые открытия, состав локусов А и Е можно описать следующим образом:

- Локус А: *A⁺*, *a^y*, *a^{sa}*, *a^t*, *a*
- Локус Е: *E^m*, *E⁺*, *e*.

Добавив к этой структуре гены локуса К в порядке доминантности и обозначив их по той же системе кодировки, которой мы пользовались до сих пор, мы получим: *K^b* (доминантный черный), *K^{br}* (тигровость), *K⁺* (дикий аллель, неактивный и, таким образом, позволяющий проявляться генам других локусов).

Основные цвета:

Локус А: *A^y*, *A⁺*, *a^t*, *a*

Локус В: *B⁺*, *b* (несколько вариантов)

Локус Е: *E^m*, *E⁺*, *e*

Локус К: *K^b*, *K^{br}*, *K⁺*.

Разбавленные цвета:

Локус D: *D⁺*, *d* (один из вариантов связан с заболеваниями кожи)

Локус С: *C⁺*, *c^{ch}* (предположительно, осветляет как феомеланин, так и эумеланин, что противоречит классической теории), *c*.

Локус Р: *P⁺*, *p* (избыточное разбавление, не достигающее, однако, до побеления).

Локус I: *I⁺*, *i* (разбавляется только феомеланин).

Локус G: *G*, *G⁺*.

Белые отметины:

Локус М: *M*, *M⁺*.

Локус S: *S⁺*, *sⁱ*, *s^p*, *s^w*.

Локус Т: Т (тиковость), *T⁺*.

Локус R: *R⁺*, *r* (чалость).

Локус Н: Н (белая мраморность в присутствии *MM⁺* или *MM*), *H⁺*.

Изучение структуры окраса: шаг за шагом

Рыжий с маской

Рыжий чепрачный с маской

Рыжий чепрачный с маской, белыми пятнами и крапом

Em	Рыжий с маской
Em + asa	Рыжий чепрачный с маской
Em + asa + Sp + T	Рыжий чепрачный с маской, белыми пятнами и крапом



Em + asa + sp + I

Черно-подпалый
 Голубая мраморность с рыжим подпалом
 Голубая мраморность с рыжим подпалом,
 белыми пятнами и тиковостью

Черно-подпалый

a^t

Голубая мраморность
с рыжим подпалом

$a^t + M$

Голубая мраморность
с рыжим подпалом,
белыми пятнами
и тиковостью

$a^t + M + sp + T$



at + M + sp + T

Рыжий с зачернением Рыжая тигровость Рыжая тигровость с поседением

ay	Рыжий с зачернением
ay + ebr	Рыжая тигровость
ay + ebr + G	Рыжая тигровость с поседением



ay + ebr + G



**СОБСТВЕННО
ОКРАСЫ**



**СОБСТВЕННО
ОКРАСЫ**

В соответствии с классификацией, применявшейся до Лесбра, эти окрасы именуются «собственно окрасами».

В шерсти такого типа содержится только один пигмент – темный или светлый – или вообще никакого. По этой причине выделяются три типа собственно окрасов: темные, светлые и белые.

Темные окрасы

Окрасы шерсти, содержащей эумеланин. Если пигмент не ослаблен, он дает черный или коричневый окрас; если ослаблен — голубой или бежевый.



Светлые окрасы

Они определяются наличием в шерсти феомеланина. Если концентрация пигмента близка к нормальной, это дает рыжий цвет; если же пигмент ослаблен — песочный. Как рыжий, так и песочный окрас может встречаться в огромном количестве вариаций.

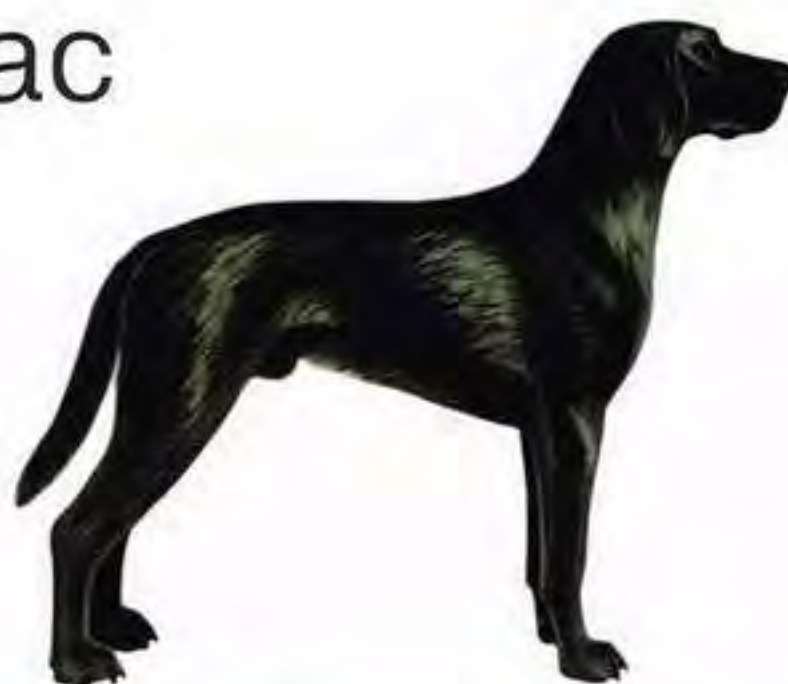


Белые окрасы

Такие окрасы характерны для животных с шерстью, вообще не содержащей цветового пигмента.



Черный окрас



КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА:



$A^s B^+ S^+$

Локус В (черный); B^+ ; эумеланин черного цвета.

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ ВСТРЕЧАЕТСЯ ЧЕРНЫЙ ОКРАС:

шотландский терьер, черный цвергшнауцер, грюнендаль, ньюфаундленд, шпиц, немецкий дог, мопс, пудель, курчавошерстный ретривер, лабрадор, пули и т.д.

Определение

Черный относится к группе собственно окрасов. Каждый волос шерсти черен от корня до кончика без сколько-нибудь очевидного осветления цвета. Нос собаки также черный.

Комментарии

На первый взгляд многие окрасы кажутся черными, но при тщательном исследовании становится ясно, что это не истинный черный цвет, так как волоски имеют поперечные полосы другого цвета. В действительности это рыжий окрас с крайней степенью зачернения (агути). Рыжий тигровый окрас с очень частыми полосами также иногда может производить впечатление черного.

Различия в климатических условиях и рационе тоже могут обуславливать легкую вариативность цвета, проявляющуюся в виде красноватых бликов, но после линьки и обновления шерстного покрова этот эффект пропадает.





▲ Пастушеский комондор ▼ Кавказская овчарка



▲ Шотландский фолд ▼ Ризеншнауцер



▲ Пули (висцеральный комондор) ▼ Кауказийский овчарка



▲ Пули



Голубой окрас



Черный → Голубой



КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА:



$A^s B^+ dd S^+$

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ ВСТРЕЧАЕТСЯ ГОЛУБОЙ ОКРАС:

бриар, немецкий дог, грейхаунд, бедлингтон-терьер, уиппет

Определение

Голубой окрас, до сих пор также называемый «аспидным», возникает при ослаблении черного пигмента шерсти. В действительности это более или менее светлый серо-голубой цвет, который по мере потемнения приближается к аспидному или шиферному. Все волоски шерсти и нос собаки — голубого цвета, причем эти характерные признаки явно выражены с самого рождения. Это означает, что окрасы, именуемые голубыми в традиционной номенклатуре некоторых пород, исключаются из группы окрасов, являющихся результатом постепенного перецветания черного (с примесью белых волос), при которых собаки рождаются черными и с черным носом. Эти последние окрасы называются серыми и встречаются у пуделей, керри-блю-терьеров и тд.

Комментарии

Определение «голубой» часто используется для описания цвета шерсти в совершенно других значениях. Иногда его путают с серым (см. выше). Также голубыми называют другие окрасы, в действительности являющиеся гораздо более сложными и встречающиеся у овернского брака, голубой гасконской гончей, австралийской пастушьей собаки, кокер-спаниеля и тд.

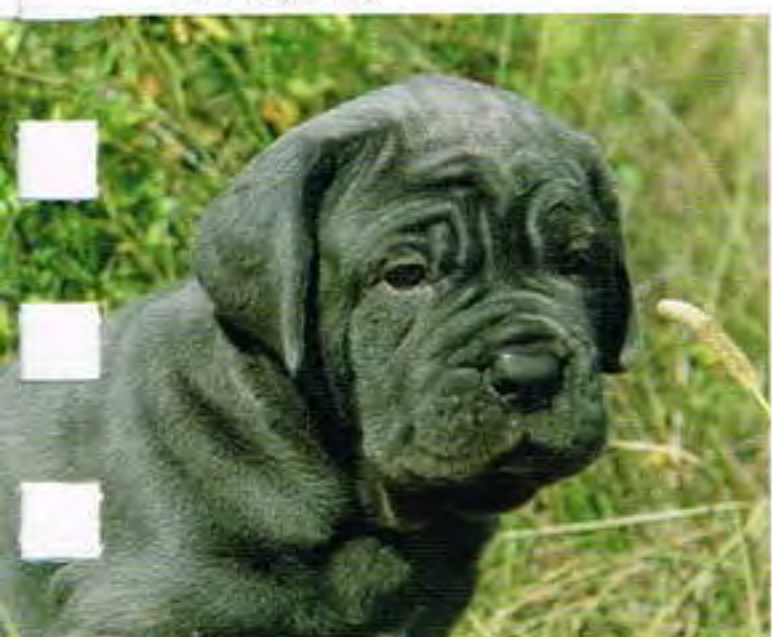
Часто случается, что более темные зоны окраса оказываются темно-голубыми, так что провести различие между этим цветом и черным не всегда бывает легко; также встречаются варианты, когда голубой цвет возникает при смеси черных и белых волос на пятнистых зонах (тиковость, чалость).

Факторы риска

Голубой цвет бывает легко перепутать со слабовыраженной алопецией, даже несмотря на то, что ее причиной является ген, расположенный близко к D-локусу («феномен сцепления»), а не сам генотип dd. Известно, что многие собаки с ослабленным пигментом никогда не сталкиваются с этой проблемой, но, с другой стороны, описанный синдром встречается и у особей с нормальной пигментацией.



▲ Немецкий дог



▲ Щенок маслинно-чёрного цвета



◀ Голубой окрас этого пуми выглядит очень светлым вследствие текстуры шерсти: при курчавой шерсти пигмент проявляется слабее, чем при гладкой.



▲ Бирман

Коричневый окрас



КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА:



$A^s bb S^+$

Аллель s^{ch} не может оказывать на коричневый окрас слабо выраженный осветляющий эффект (см. раздел 1, «Генетика окрасов»).

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ ВСТРЕЧАЕТСЯ КОРИЧНЕВЫЙ ОКРАС:

ньюфаундленд, пудель, барбет, лабрадор, бедлингтон-терьер, чесапик-бей-ретривер, суссекский спаниель

Определение

Коричневый окрас (ярко выраженный коричневый) в традиционных номенклатурах описывается различными терминами. Его называют шоколадным, печеночным, каштановым (что по сути своей ошибочно, так как каштан имеет красно-коричневый или рыже-коричневый цвет). Окрас называется коричневым, если шерстный покров состоит только из волос равномерного коричневого цвета. Нос собаки при этом также коричневый. Коричневый цвет окраса сам по себе бывает разного оттенка, что иногда требует уточнения терминологии и использования определений «светло-коричневый» или «темно-коричневый». Значительную роль играет и текстура шерсти: чем длиннее или курчавее шерсть, тем светлее будет оттенок.

Комментарии

При коричневом окрасе радужная оболочка глаз обычно светлее, чем при черном, но это не считается серьезным недостатком.

Коричневый окрас также часто путают с рыжим — либо из-за недостаточного знания номенклатуры, либо вследствие трудностей с восприятием цвета. В случае сомнений помните: если нос у собаки черный, то окрас следует классифицировать как рыжий. Однако рыжие собаки с коричневым носом также существуют.



При коричневом окрасе глаза, как правило, светлее, чем при черном.



▲ Либрадор ▼ Грей



▲ Либрадор ▼ Грей



▲ Шотландский пудель



▲ У ньюфаундлендов коричневый окрас раньше называли «бронзовым», что хорошо иллюстрирует вариативность традиционных номенклатур.

▲ В этом случае коричневый окрас кажется очень светлым из-за курчавой текстуры шерсти пуделя, которая затрудняет распространение пигмента по волосу.

Бежевый окрас



Коричневый ➔ Бежевый



КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА:



A^s bb dd S^+

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ ВСТРЕЧАЕТСЯ БЕЖЕВЫЙ ОКРАС:

веймаранер

Определение

Бежевый окрас получается при «разбавлении» коричневого. Все волосы шерсти и нос собаки бежевого цвета, хотя нос ближе к светло-коричневому. Такой окрас у собак встречается редко. У него есть множество разных оттенков, в том числе лиловый и серебристый.

Комментарии

У собак с бежевым окрасом радужная оболочка еще светлее, чем у собак с коричневым; иногда она оказывается того же цвета, что у хищных птиц, то есть желтого.

К этому окрасу можно отнести те же самые комментарии в отношении слабовыраженной алопеции, что и к голубому.

Поскольку бежевый окрас редок, шансов спутать его со светло-рыжим или песочным довольно мало. Если у собаки голубой нос, окрас следует считать песочным; при бежевом окрасе нос тоже будет бежевым (светло-коричневым).



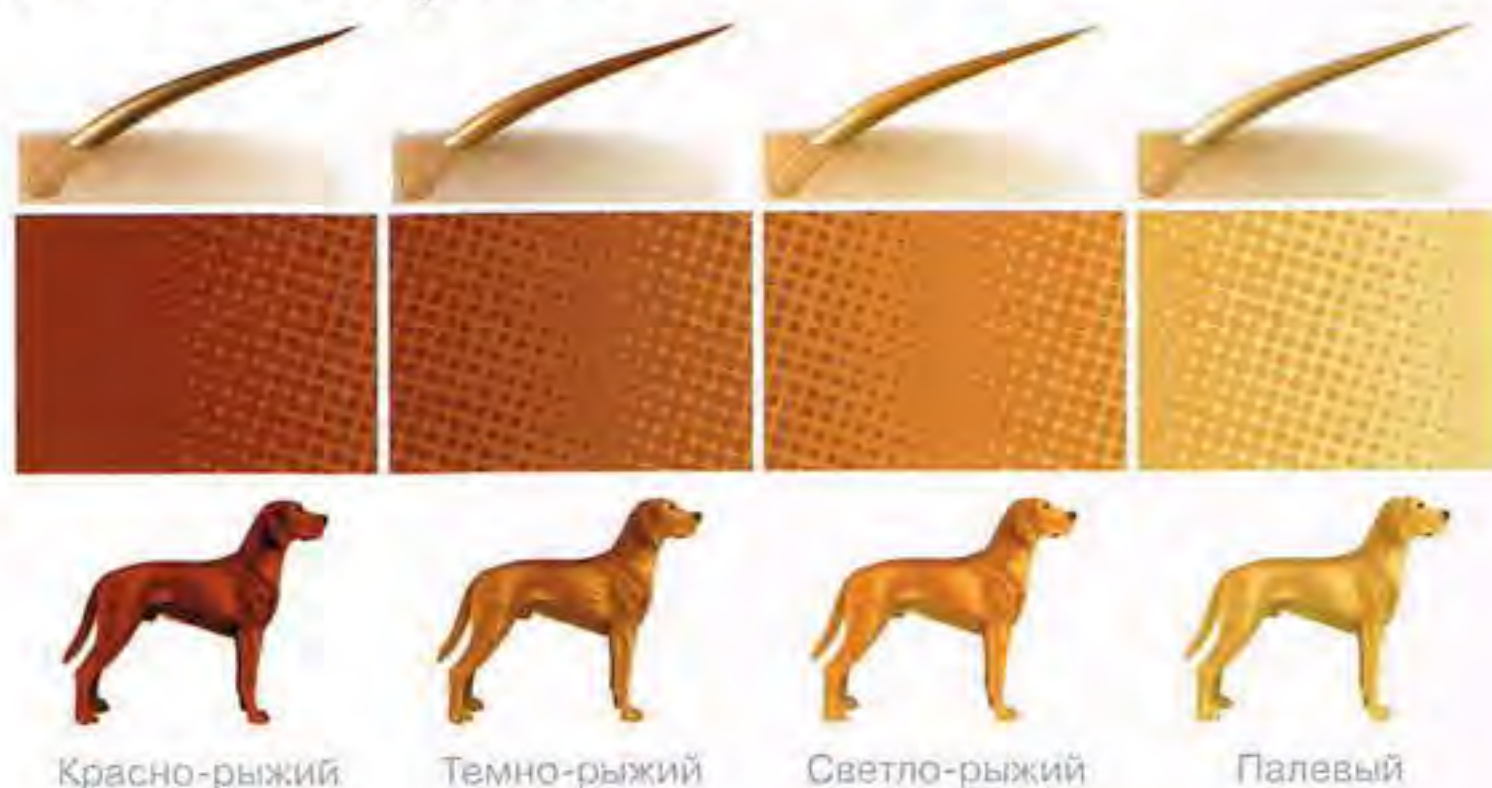
◀ При бежевом окрасе веймаранера желтые глаза («глаза хищной птицы») не являются недостатком.

Оттенки бежевого окраса веймаранера могут быть различными. Например, на фотографии внизу собака существенно темнее, чем на фотографии вверху.

▲ ▼ Веймаранер



Рыжий окрас



КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА:



Как обсуждалось в разделе «Генетика окрасов», рыжий окрас с красноватым носом совершенно однозначно обусловлен аллелями *ee*. Остальные элементы генетической формулы невозможно определить с уверенностью. Окрасы с «эумеланистическим» носом могут быть:

- также *ee*, но с неполным исключением эумеланина, влияющего на окраску носа.
- или же *a/a* с исчезнувшим вследствие долгой полигенетической селекции зачернением.

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ ВСТРЕЧАЕТСЯ РЫЖИЙ ОКРАС:

ирландский терьер, ирландский красный сеттер, чау-чау, кавалер-кинг-чарльз-спаниель (рубиновый окрас), акита-ину (рыжий с песочным «подпалом»), рыжий бретонский бассет, кокер-спаниель, голден ретривер, пудель, лабрадор, слюги.

Определение

Популярный термин «рыжий» охватывает все оттенки шерсти, в окраске которой принимает участие один только феомеланин. Спектр этих оттенков очень широк, и потому возникает определенная необходимость в подклассах.

Специалисты пришли к соглашению о том, что их количество будет ограничено четырьмя: красно-рыжий, темно-рыжий, светло-рыжий и палевый.

Красно-рыжий окрас имеет глубокий теплый оттенок, близкий к оттенку красного дерева. Вся шерсть ровного красного цвета, без высветления на нижней поверхности тела. Самый показательный пример этого окраса — ирландский красный сеттер.

Темно-рыжий окрас характеризуется темным цветом и, хотя и может иметь красноватый оттенок, никогда не обретает теплого тона красно-рыжего. Даже у короткошерстных собак он всегда выглядит приглушенным. На нижней поверхности тела животного возможно высветление окраса, вследствие чего цвет там становится менее ярко выраженным.

Светло-рыжий включает в себя все промежуточные оттенки между темно-рыжим и палевым. Для этого окраса характерен сплошной золотисто-желтый цвет, чем и объясняются выразительные эпитеты («золотой» и другие), используемые в описаниях таких пород, как кокер-спаниель, бретонский эпаньоль, кавалер-кинг-чарльз-спаниель окраса бленим (красно-белый), голден ретривер и т.д.

Как и в предыдущем случае, шерсть может иметь более светлый (вплоть до палевого) оттенок на нижней поверхности тела.

При палевом окрасе шерсть имеет светлый оттенок, наиболее близкий к желтому, без малейшего потемнения где бы то ни было. Этот светлый вариант часто называют также лимон-



▲ Светло-рыжий голден ретривер ▼ Венгерская выжла



▼ Ирландский красный сеттер



▲ При рыжем окрасе нос может быть черным, коричневым или рыжеватым. У венгерской выжлы он часто оказывается красноватого цвета.

Более светлый окрас ушей, конечностей и нижней поверхности тела английского кокер-спаниеля объясняется иной текстурой шерсти в этих областях. ▼

▲ Рыжий окрас отличается огромным разнообразием оттенков. У красных ирландских сеттеров он очень близок к цвету красного дерева.

При рыжем окрасе оттенок часто бывает светлее на нижней поверхности тела. ▼



▲ Английский кокер-спаниель ▼ Ховварт





▲ Ирландский терьер

У жесткошерстных собак рыжий окрас часто имеет приглушенный оттенок, как у этого ирландского терьера.



▲ Кинг-чарльз-спаниель

У кавалер-кинг-чарльз-спаниеля рыжий окрас традиционно называется рубиновым.

ным, пшеничным или просто желтым. Он встречается, например, у лабрадоров.

При рыжем окрасе цвет носа может быть различным: иногда он также рыжий (ближе к красноватому), но может быть черным, коричневым, голубым и даже бежевым.

Комментарии

Вариативность оттенков от красно-рыжего до палевого окраса объясняется преимущественно действием полигенных факторов.

Тем не менее, генотип dd может приводить к осветлению окраса без превращения его в песочный. Как уже говорилось, воздействие dd на феомеланин выражено в значительно меньшей степени, чем воздействие $schsch$. Рыжий выглядит не столько «разбавленным», сколько приглушенным. Именно это дает нам право рассуждать, например, о рыжих собаках с голубым носом, в то время как с генетической точки зрения они являются песочными с голубым носом. Это классический пример полного расхождения между номенклатурой и генетикой. Тот факт, что одни называют этот окрас светло-рыжим, а другие — песочным, играет очень незначительную роль. Селекционеры принимают во внимание потенциальное вмешательство фактора d только в том случае, если они намерены провести генетический анализ.

Существует порода, служащая идеальной иллюстрацией этого момента, — голден ретривер. У некоторых собак этой породы рыжая шерсть теплого оттенка и черный нос, в то время как у других — и в наши дни их появилось особенно много — шерсть окрашена в более светлый или даже более глухой рыжеватый цвет, а нос имеет голубую окраску.

На выставках у темно-рыжих и светло-рыжих собак часто отмечается более бледный оттенок на нижней поверхности тела и конечностях.

Более светлые области (приближающиеся по оттенку к песочному цвету) часто выделяются очень резко, так что такие окрасы можно сравнить с черно-подпалым или рыжим чепрачным окрасом (при большой площади чепрака). Для описания окрасов такого типа можно даже использовать определение «рыжий с песочным подпалом»; оно пока еще не в ходу, но многие специалисты соглашаются в том, что вскоре его могут начать использовать. Это в частности показывает, насколько легко составляются и корректируются новые номенклатуры. Порода, которая может послужить прекрасной иллюстрацией такого рыжего окраса со светлыми оконечностями тела, или даже «рыжего с песочным подпалом» — это акита-ину.

Есть вероятность, что этот песочный подпал при рыжем окрасе возникает под действием особого, пока еще не открытого гена. Если провести параллель с генетикой мастей лошадей, то этот ген может действовать подобно гену подласости (Pa — от французского *pangaré*, «подласый, имеющий светлые «подпалины» на носу, животе, внутренних частях ног и вокруг глаз»).



▲ Акита-ину - ▼ Пудель



▲ У акита-ину более светлые участки тела существенно отличаются по цвету от основного окраса и очерчены очень четко, в связи с чем окрас выглядит как «рыжий с песочным подпалом».

◀ У пуделей вследствие курчавой текстуры шерсти окрас выглядит более светлым.

Песочный окрас



▲ Фото: Ю. С. Савицкий

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ ВСТРЕЧАЕТСЯ
ПЕСОЧНЫЙ ОКРАС:

гоlden ретривер, лабрадор,
бедлингтон-терьер, уиппет

КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА:



В целом, вся приведенная выше информация, касающаяся рыжих окрасов, применима также и к песочным. Если в некоторых случаях действия гена dd вполне достаточно, чтобы дать на выходе относительно темный песочный цвет (который, как мы уже говорили, часто путают с рыжим), то осветление феомеланина чаще всего происходит благодаря $schsch$. Возможно также, что оба осветляющих гена могут действовать одновременно.



Определение

Вследствие ослабления пигментации («разбавления» тона) существует большое разнообразие светлых оттенков — от кремового до почти белого. Эти окрасы отнесены к отдельной группе и характеризуются термином «песочные».

Среди всех наблюдаемых вариантов особняком стоят три: слоновая кость, серебристый и платиновый.

Для окраса **слоновая кость** характерен приглушенный желтый оттенок, который делает его очень похожим на светло-бежевый. Термин «слоновая кость» включает среди прочих и окрасы, обычно именуемые «кремовым» и «изабеллой».

Серебристо-песочный окрас еще светлее, чем предыдущий вариант, и может даже создавать впечатление серебристо-серого. Иногда бывает трудно отличить его от платинового.

Платиновый окрас является следствием существенного «разбавления» феомеланина. Шерсть кажется белой с металлическим отливом, но при тщательном исследовании ее можно без труда отличить от действительно белой.



▲ Лабрадор



▲ Гладкий реингрэндер ▲ Уинстон



▲ Лабрадор

◀ Шерсть на ушах и кончике хвоста этого лабрадора платинового окраса имеет более темный оттенок.

Комментарии

Если причиной песочного окраса является sc^hsc^h , шерсть всегда будет относительно яркого тона.

Полигенетические факторы ответственны также и за различия в оттенках, как, например, в случае с рыжим.

Это объясняет, почему разнообразие оказывается столь велико, вплоть до возникновения почти белых окрасов.

При очень светлых песочных окрасах осветление может быть неравномерным на различных участках тела. Вследствие этого уши, хвост и, возможно, спина оказываются более темного, иногда почти рыжего оттенка.

Белый окрас



▲ Белая пиренейская горная собака



КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА:



В большинстве случаев белый окрас является результатом полного проявления генотипа $s^{ws} s^{ws}$ (неполным оно будет в том случае, если останется небольшое количество пигмента, особенно на ушах).

ПРИМЕЧАНИЕ.

Также причиной возникновения белого окраса может быть и $sc^{ch} sc^{ch}$ с дополнительным эффектом модифицирующих генов, или даже гипотетический sc^{ce} . Обратите внимание: совершенно белые собаки встречаются и среди редких ММ-гомозиготных особей. И наконец, существуют, судя по всему, еще и псевдо-альбиносы (см. раздел 1, «Локус С», с. 44).

Вопрос пигментации кожи у белых собак до сих пор еще недостаточно изучен.

Если рассуждать логически, ген, отвечающий за пятнистость, должен был бы лишать пигментации не только шерстный покров, но и кожу, но на деле это происходит лишь частично, причем на окрашенных участках кожи шерсть остается белой. Когда эти окрашенные участки кожи малы по размеру, можно говорить о кожных отметинах. В принципе, при генотипе $sc^{ch} sc^{ch}$ пигментация кожи сохраняется.

Определение

Шерсть собаки выглядит совершенно белой, без малейшего следа другого цвета. Если присутствуют небольшие зоны цветности, свидетельствующие о крайней степени проявления белой пятнистости (уши, основание хвоста и др.), окрас следует квалифицировать не как белый, но как белый с отметинами соответствующего цвета.

Комментарии

Когда обесцвечивание является результатом проявления генотипа $s^{ws} s^{ws}$, получить при помощи селекции белых собак с идеально пигментированным носом и веками бывает очень сложно (поскольку приходится работать с модифицирующими полигенами). Генотип $s^{ws} s^{ws}$ часто «стремится» оказать действие на слизистые оболочки, и это признанный факт. Впрочем, белые собаки с идеально пигментированным носом и веками действительно существуют. Такой проблемы не возникает с $sc^{ch} sc^{ch}$ (или с sc^{ce}).

О розовом или телесном цвете можно говорить, когда депигментацией охвачены не только нос и веки, но также и ано-генитальная зона, пасть и внутренняя поверхность ушей. Возможно даже, что так называемая «глухота белых собак» встречается у особей с полностью депигментированной внутренней поверхностью ушей (это гипотеза, и она, насколько нам известно, еще не подтверждена).

Светлый нос у собак с пигментированной шерстью розовым не бывает. С другой стороны, розовый нос встречается при пятнистом окрасе, когда нос окружен белой шерстью.

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ ВСТРЕЧАЕТСЯ БЕЛЫЙ ОКРАС:

вест-хайленд-уайт-терьер, венгерский куvas, маремма, пиренейская горная собака, самоедская лайка, мальтийская болонка, кoton-де-полеар, аргентинский дог, бишон фризе, белая швейцарская овчарка, пудель



▼ Бультерьер



▲ Самойская лайка ▼ Пуши



▲ Вест-хайленд-уайт-терьер ▼ Пушиль



**КОМБИНИРОВАННЫЕ
ОКРАСЫ**



КОМБИНИРОВАННЫЕ ОКРАСЫ

В комбинированных окрасах задействованы два пигмента — темный и светлый. Белый при этом полностью отсутствует. Таким образом, эти окрасы являются двухпигментными, но не двухцветными. В зависимости от распределения эумеланина и феомеланина можно выделить пять типов комбинированного окраса. Мы начнем с описания комбинаций рыжего и черного, а затем рассмотрим и другие возможные варианты.

Рыжий окрас с маской

Это рыжий окрас с черной маской, охватывающей большую или меньшую часть морды. Следует отметить, что маски, вообще очень распространенные у собак, могут присутствовать и у следующих четырех окрасов.



Рыжий окрас с зачернением

Основной признак этого окраса — волосы, сами по себе окрашенные в два цвета. Окрасы этого типа называют также «зонарными», «соболиными», «агути». Количество темного пигмента варьируется в очень значительной степени, вследствие чего рыжий окрас с зачернением выражается в множестве различных фенотипов, от почти рыжего до почти черного, включая все промежуточные варианты.



Рыжий тигровый окрас

При **рыжем тигровом окрасе** эумеланин сконцентрирован в поперечных полосах («тигровость»). Они могут быть более или менее многочисленными и в первом случае могут также давать эффект черного окраса.



Черно-подпалый окрас

Это всем хорошо знакомый окрас, соответствующий «черному с рыжим подпалом», часто встречающемуся в традиционных номенклатурах. Рыжие отметины расположены на оконечностях тела. Иногда они встречаются и при окрасе с зачернением, в результате чего получается любопытный вариант: рыжий с зачернением и рыжим подпалом.



Рыжий чепрачный окрас

В случае **рыжего чепрачного окраса** эумеланин менее или значительно менее агрессивен, чем в предыдущем примере, и действие его ограничивается подчас областью середины спины. Шерсть чепрака может также иметь окраску агути, и тогда мы говорим о рыжем окрасе с зачернением и чепраком.

Во всех этих окрасах рыжий цвет может заменяться песочным, а черный — коричневым. Существует множество комбинаций: рыжий с коричневым «затемнением», песочный с голубой тигровостью, бежевый с песочным подпалом (этот вариант крайне редок, но оттого еще более интересен) и т.д.



Окрасы рыжий с маской и песочный с маской



КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА



A^+ (или a^y) E^m

Для рыжего с маской всегда характерна очень легкая, едва заметная черная вуаль (зачернение).

Чтобы рыжий заменился на песочный, в генотипе должны появиться факторы $s^{ch}s^{ch}$ или dd .

Что касается цвета самой маски, то он зависит от тех же самых генов, которые дают черный, коричневый, голубой и бежевый окрасы (см. разделы о соответствующих окрасах).

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ
ВСТРЕЧАЮТСЯ ДАННЫЕ ОКРАСЫ

бельгийская овчарка, бульмастиф

Определение

Окрас рыжий с маской — это полностью рыжий окрас с маской, занимающей большую или меньшую часть морды. Тщательный осмотр обычно позволяет выявить присутствие редких черных волос на линии верха, на хвосте и даже на груди.

Определение «рыжий с маской» подразумевает «с черной маской», но окрас может также встречаться в варианте «рыжий с коричневой маской» или даже «с голубой маской» (в действительности, с генетической точки зрения, данный окрас будет классифицироваться как «песочный с голубой маской»).

Те же самые комбинации встречаются и при песочном окрасе. Он может сочетаться с черной, коричневой, голубой и даже с бежевой маской.

Нос всегда имеет тот же цвет, что и маска.

Комментарии

В случае возникновения сомнений нет необходимости в том, чтобы тратить много времени на тщательное выяснение того, какой окрас имеет данная собака: рыжий (или песочный) с маской — или же рыжий (или песочный) с легким зачернением и маской. В принципе, допустимо считать эти варианты единым окрасом.



▲ Фигли бразилейру ▼ Бульмастиф



▼ Бельгийская овчарка



▼ Слюги



«Время от времени рыжий окрас с маской встречается у пород, для которых характерен рыжий окрас с зачернением, как видно на примере этого бульмастифа.

У этого слюги с четкой маской песочный окрас светлее на крайних участках тела (см. главу «Рыжий окрас», с.86).

«Маска иногда сочетается с зачернением на груди, как у этой бельгийской овчарки.



▲ Египетский пастухи одичавшие терьеры



▲ Ка-де-бо (майорский мастиф) - ▼ Монс





▲ Ка-де-бо ▼ Шар-пеи



« Окрас этого шар-пея — рыжий с голубой маской. (С генетической точки зрения, он должен классифицироваться как песочный, так как голубая кожа носа свидетельствует о присутствии гена-разбавителя.)

Песочный окрас с голубой маской ▼



▼ Песочный окрас

У бордоских догов маска часто имеет коричневый цвет ▼

▼ Бордоский дог



Окрасы рыжий с зачернением и песочный с зачернением



ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ
ВСТРЕЧАЮТСЯ ДАННЫЕ ОКРАСЫ

Рыжий (или песочный) с зачернением (то есть с «вуалью» именно черного цвета) — это самый распространенный окрас среди псовых. Породы, у которых встречается этот окрас, часто сочетающийся с маской, крайне многочисленны. Ограничив выбор породами с равномерным окрасом, мы можем привести в качестве примеров леонбергера, тервюрена, мопса и шнауцера.

Рыжий с коричневой «вуалью» и песочный с голубой «вуалью» встречаются менее часто. Первый характерен для волчьей собаки Саарлоса и бордоского дога, а второй — для уиппета и итальянского грейхаунда (в последнем случае это песочный окрас, полностью перекрытый голубой «вуалью» и в результате кажущийся голубоватым).



Определение

В традиционных номенклатурах у этих окрасов существует множество названий, в том числе «волчий», «заячий», «кабаний» и т.д.

Для рыжего окраса с зачернением характерны двухцветные волосы, чаще всего рыжие у корня и темные у кончика, но существуют и другие возможные варианты (см. раздел «Генетика окрасов»), кроме того, среди двухцветных волосков могут встречаться и полностью черные. Высокая вариативность окрасов этого типа является следствием различий в интенсивности зачернения. Тип «вуали» зависит от ширины темной зоны волоса, которая может быть различной на разных частях тела собаки. Это очень заметно у длинношерстных собак, тогда как на гладкой или жесткой шерсти идентифицировать типы окраски волос существенно труднее.

Зачернение может быть очень легким, легким, умеренным, интенсивным или очень интенсивным. Различия между этими вариантами, разумеется, достаточно субъективны. В случае рыжего окраса с очень легкой черной вуалью черный цвет заметен только по краю ушей и на спине; такой окрас очень близок к чисто рыжему. При рыжем с очень интенсивным или сплошным зачернением (в случае расширения черной зоны на волосках «агути») шерстный покров выглядит черным, однако окрас все равно должен классифицироваться как «агути». Термин «рыжий с умеренным зачернением» (или просто «с зачернением») означает относительное равновесие между двумя цветовыми пигментами.

Если вместо черного пигмента присутствует коричневый, мы получаем рыжий окрас с коричневой «вуалью», что встречается довольно редко. Встречается также рыжий с голубой «вуалью», который с генетической точки зрения есть не что иное, как песочный с голубой «вуалью».

Рыжий пигмент часто уступает место песочному, давая на выходе песочный окрас с «вуалью» (черной, коричневой, голубой или бежевой). В этих случаях классифицировать интенсивность проявления «вуали» можно так же, как и для рыжего окраса (см. выше). Очень часто рыжий с зачернением и песочный с «вуалью» окрасы сочетаются с маской. Нос в этих случаях имеет тот же цвет, что и «вуаль» (и маска, если она присутствует).

Замечания и комментарии

Рыжий с зачернением и песочный с «вуалью» окрасы, иллюстрирующие эволюцию окрасов диких видов, у собак очень распространены, но это далеко не всегда признается в традиционных номенклатурах, в особенности если речь идет о песочном с «вуалью». Причиной путаницы является часто используемое определение «серый» (иногда в сочетании с другими терминами: волчье-серый, серебристо-серый, серо-голубой), так как в действительности серый — это совершенно иной цвет. Необходимо отметить, что в этом случае работы по генетике, увы, не проясняют ситуацию, так как термин «волчье-серый» является классическим и в этой отрасли.

Более того, следует помнить и о том, что окрас, воспринимаемый на первый взгляд как рыжий, нельзя считать рыжим с очень легким зачернением только лишь из-за присутствия нескольких черных волосков на ушах. С другой стороны, окрас, выглядящий «более или менее» черным или голубым, с точки зрения селекционера не так уж легко поместить в категорию окрасов «с очень густой вуалью», так как, если внимательно изучить шерсть, окажется, что вся она относится к типу «агути» (как это бывает, например, у итальянских грейхаундов). Ошибки в идентификации, таким образом, будут более чем понятны, однако это ни в коем случае не должно заставить нас отказаться от попыток установить истину.

В рыжих окрасах с зачернением (или песочных с «вуалью») очень часто присутствует также и маска. Представленные далее фотографии иллюстрируют возможные различия в степени выраженности «вуали»: от очень легкой до крайней, дающей практически сплошную «вуаль». В последнем случае окрас можно определить как агути.

КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА



A⁺ или a^y

Поскольку степень выраженности «вуали» определяется действием полигенетических факторов, все рыжие окрасы с зачернением несут одну и ту же генетическую формулу — A⁺ (или a^y — см. обсуждение в главе, посвященной генетике, с. 38), к которой добавляется действие генов, ответственных за изменение цвета и, иногда, — за появление маски.

Возможно, однако, что генетический детерминизм окрасов с «вуалью» даже более сложен.

- Во-первых, аллель A⁺ может нести ответственность за очень высокую или даже крайнюю степень проявления «вуали», которую, вероятно, следует называть по-другому (например, «агути»). Тогда большинство окрасов с зачернением будет определяться действием аллеля a^y. Эти моменты уже обсуждались в разделе «Генетика окрасов».

- Во-вторых, пока остается нерешенным вопрос о том, могут ли другие аллели (отличные как от A⁺, так и от a^y) влиять на интенсивность проявления «вуали», дополняя действие полигенетических факторов. Ответ на этот вопрос может дать молекулярная генетика, которая уже доказала — и прежде всего в области генетики медицинской — что полиаллелизм играет существенно более важную роль, чем предполагалось ранее.



▲ Голландская овчарка ▼ Гельсинкский гриффон





▲ Мопс ▼ Мопсиф



▲ Леонбергер ▼ Бельгийская овчарка терзюрден



▲ Испанский мастиф ▼ Глазговерская такса



▼ Кеесхонды

▼ Шарлизанская овчарка «волче-серая» окраса





▲ Шар-пея ▼ Шнауцер



▲ Темные зоны в волосках шерсти этого шар-пея занимают более значительную площадь, чем светлые, из-за чего окрас в целом кажется почти черным. Но при внимательном осмотре становится очевидно, что в действительности это рыжий окрас со сплошным зачернением («темный агути»).

▲ У шнауцеров окраса «перец с солью» все волоски окрашены по типу «агути», однако их светлые зоны обширнее темных. Столь же правомерно будет охарактеризовать окрас в целом как «песочный с ярко выраженной «вуалью», «песочный со сплошным зачернением» или «светлый агути». (Окрас «перец с солью» определяется взаимодействием аллелей агути и аллелей шиншилловости — прим. ред.)



▲ Уиппет ▼ Волчья собака Саарлоса



▲ Песочный окрас с голубой вуалью — довольно необычный для уиппета.

▲ В рыжем с «вуалью» окрасе этой волчьей собаки Саарлоса наблюдается заметное осветление на крайних участках тела.

Рыжий и песочный тигровые окрасы



КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА



e^{br}

Тигровость традиционно связывается с аллелем e^{br} либо в гомозиготном состоянии, либо, при наличии маски, в сочетании с E^m . Кроме того, присутствует влияние, с одной стороны, A^+ (или a^+), а с другой — генов, обеспечивающих черный (либо коричневый, либо голубой) цвет шерсти, если же основной тон песочный — то $c^{ch}c^{ch}$ или dd . Недавно был выявлен ген тигровости, не относящийся к локусу E .

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ ВСТРЕЧАЮТСЯ ДАННЫЕ ОКРАСЫ

Данный окрас встречается у представителей многих пород и нередко сочетается с маской. В числе пород, демонстрирующих этот окрас без маски (или классифицируемых как таковые), — мастиф, голландская овчарка и грейхаунд.

Редко встречающийся рыжий с коричневыми полосами окрас наблюдается у французского бульдога. Песочный с голубыми полосами также редок, однако часто встречается у мастино-наполетано.

Определение

Рыжий (или песочный) тигровый окрас характеризуется наличием черных поперечных полос (так называемой «тигровости») на фоне светлого основного цвета. Цвет полос — как правило, черный, но встречается также голубой или коричневый. Степень выраженности данного признака может быть различной:

- **редкая тигровость:** полосы тонкие и расположены довольно далеко друг от друга;
- **умеренная тигровость:** полосы средней ширины и расположены на средних расстояниях друг от друга;
- **частая тигровость:** полосы широкие и расположены очень близко друг к другу; светлые зоны в окрасе сведены к минимуму.

При очень частой тигровости полосы зрительно сливаются друг с другом, и поначалу можно принять тигровый окрас за сплошной темный, однако при внимательном рассмотрении обнаружатся отдельные зоны светлой пигментации.

На гладкой шерсти тигровость всегда выражена четко. Гораздо труднее определить ее у жесткошерстных и длинношерстных особей (но в последнем случае, если голова и фронтальные части конечностей покрыты короткой шерстью, то идентификация легко проводится по этим участкам).

Нос при тигровом окрасе имеет тот же цвет, что и темный пигмент шерсти. Тигровые окрасы могут также сочетаться с маской.

Замечания и комментарии

Очень частая тигровость или сплошной окрас?

Иногда очень частая тигровость не поддается определению и классифицируется как сплошной окрас того или иного цвета (как, например, у некоторых голубых мастино-наполетано).

С сугубо описательной точки зрения эта ошибка не столь уж серьезна, поскольку описание зрительного впечатления от окраса дается верно. Однако тщательный осмотр позволил бы выявить истинную картину, и пренебрежение им влечет за собой не только неверную оценку окраса конкретной собаки, но и возможные ошибки в дальнейшей селекционной работе.

Тигровый окрас с маской = гетерозиготная особь

Поскольку генетическая формула $E^{me}e^{br}$ предположительно гарантирует, что тигровый окрас с маской возникает только у гетерозиготных особей, вывести чистую линию собак, имеющих одновременно и тигровый окрас, и маску, в принципе невозможно.

Еще один ген тигровости?

Согласно последним данным, появление линий, в которых присутствует только тигровый окрас (без маски), может объясняться влиянием еще одного недавно открытого гена тигровости. Следующая серия фотографий демонстрирует постепенный переход от тигровости к почти сплошному окрасу. Во многих случаях тигровый окрас сочетается с маской.



▲ Фотос. Гриндальсбург



▲ Сопливатский охотник



▲ Уинстон

◀ Голубая тигровость у уиппета (довольно редкий окрас)



▲ Голландская овчарка



▲ Голландская овчарка ▼ Силки-овчарка



▲ Длинношерстная голландская овчарка тигрового окраса

▼ Мастино-наполетано



▲ Бельгийский терьер ▼ Кайи Койко



« Очень редкий окрас: рыжий с очень густой коричневой тигровостью. Здесь он показан на примере мастино-наполетано «старого» типа.

▲ Рыжий окрас с очень густой голубой тигровостью



▲ Критская гончая

« У этой критской гончей (порода еще не получила официального признания) наблюдается рыжий тигровый окрас с песочным подпалом, также покрытым полосами. Данный окрас классифицируется как «рыжий с песочным подпалом, тигровый». Следовательно, действие уже несколько раз упоминавшегося выше гена, отвечающего за появление песочного подпала, может накладываться на действие генов, формирующих рыжий с зачернением и тигровый рыжий окрасы.



▲ Тигр

« В связи с этим интересно провести сравнение с тигром, хотя у последнего характер тигрового окраса несколько иной. Велика вероятность, что наличие песочного «подпала» у тигра и у критской гончей обусловлено одним и тем же геном. Это явление подтверждает существование «межвидовой гомологии локусов» — совпадения некоторых генов у различных видов.

Черно-подпалый окрас и его варианты



КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА



$a^t a^t$

Рыжий подпал всегда образуется в результате воздействия $a^t a^t$ на черную, коричневую, голубую или бежевую пигментацию. При этом должны присутствовать гены, соответствующие тому или иному из перечисленных цветов, и, возможно, $c^{ch} c^{ch}$. Традиционно черный с рыжими отметинами окрас связывается с генотипом A^+ (или a^+), при котором A^+ частично доминирует над a^t . Согласно этой интерпретации, зафиксировать данный окрас невозможно, однако, судя по всему, это правило применимо не во всех случаях.

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ ВСТРЕЧАЮТСЯ ДАННЫЕ ОКРАСЫ

босерон, ротвейлер, швейцарская юрская гончая, доберман, жесткошерстная такса

Определение

Черно-подпалый окрас характеризуется «наложением» рыжих отметин на основной черный фон. Области рыжей пигментации всегда дислоцируются на крайних участках тела (пасть, губы, щеки, верхние веки, горло, две отметины на груди, лапы, фронтальная сторона бедер и анус). Эти отметины всегда располагаются на одних и тех же местах, однако у некоторых пород могут распространяться на несколько большую площадь.

Черный цвет может замещаться коричневым, голубым или бежевым, а рыжий — песочным. Сформулировать название окраса в этих случаях несложно: например, черный с песочным подпалом, коричневый с рыжим подпалом и т.д. Необходимо принять к сведению, что четыре разновидности темных окрасов, встречающихся у доберманов и других пинчеров, а также редкий бежевый окрас с песочным подпалом (в традиционной номенклатуре — «изабелла»), за исключением вариантов с голубым и бежевым фоном, в настоящее время запрещены к использованию в разведении в связи с проблемами, возникающими вследствие «синдрома ослабленных окрасов».

Встречаются, хотя и редко, окрасы, в которых рыжие (или песочные) отметины покрыты тигровыми полосами. В таких случаях окрас можно описать, например, как «черно-подпалый с тигровым подпалом».

Иногда встречается рыжий с зачернением окрас с рыжими отметинами на крайних участках тела. Он классифицируется как «рыжий с зачернением и рыжим подпалом» и встречается достаточно часто, например, у жесткошерстных такс.

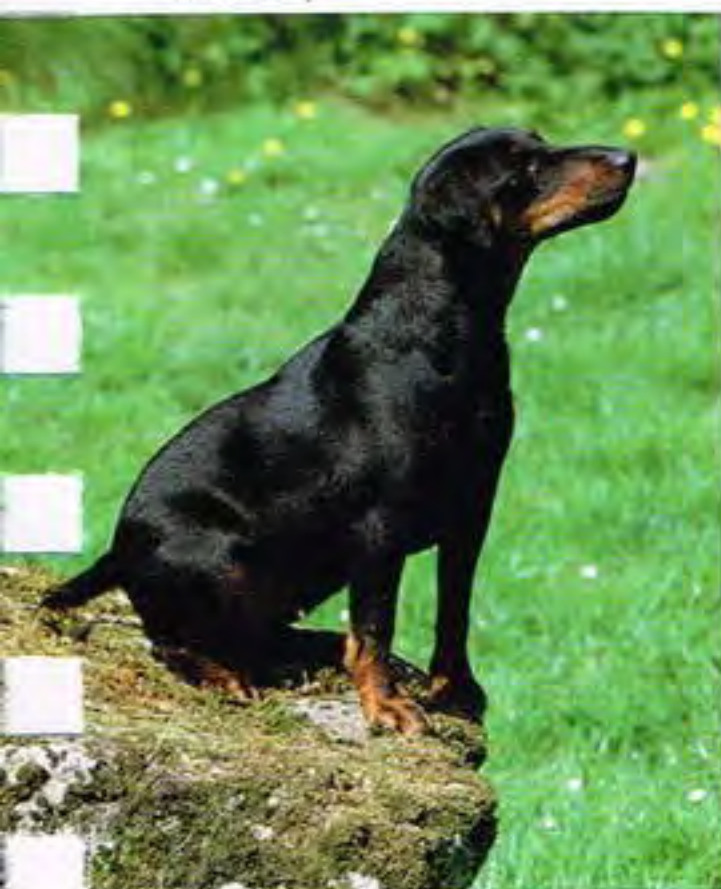
Замечания и комментарии

Окрас с рыжим подпалом, или окрас «четыре глаза»

Черно-подпалый окрас хорошо известен не только заводчикам, но и широкой публике. Иногда его называют «четы-



▲ Ротвейлер



▼ Боксер



▲ Ягдтерьер ▼ Финский лаппхунд



▼ Шнауцер



▲ Окрас этого шнауцера классифицируется как черный с песочным подпалом.

◀ Мочка носа этой собаки кажется черной из-за того, что рыжие крапины вокруг губ скрыты маской.



Молодой доберман голубого окраса с рыжим подпалом. Такой окрас у доберманов и других пинчеров в настоящее время запрещен к использованию в разведении, поскольку он часто сопровождается «алопецией ослабленных окрасов».

▲ Доберман

ре глаза», потому что рыжие «пятна» над глазами создают впечатление дополнительной пары глаз. Этому же типу окраса обязан своим возникновением термин «рыжие чулки», особенно часто применяемый в описании окраса босеронов.

Черный окрас с песочным подпалом

У некоторых пород охотничьих собак желательным признаком считаются так называемые «светло-рыжие подпалины». Подразумевается черный окрас с песочным подпалом.

Черный окрас с рыжим подпалом и зачернением

Выше указывалось, что на рыжий подпал может, хотя и очень редко, распространяться тигровость. Кроме того, на нем может присутствовать «зачернение» (в особенности на передних конечностях). Наличие такого зачернения чаще всего расценивается как нежелательный признак. Причины его появления, несомненно, носят полигенетический характер, и устранить его можно только последовательной селекцией.

Черно-подпалый окрас с маской

И, наконец, данный тип окраса может сочетаться с маской. Идентифицировать эту разновидность можно по темному (без отметин) цвету морды.

Коричнево-подпалый окрас часто встречается у доберманов.



▲ Доберман



▲ Тибетский масииф ▼ Жесткошерстная такса

▲ Пример голубого окраса с песочным подпалом у длинношерстной собаки



Финский лаппхунд: рыжий окрас с зачернением и рыжим подпалом, но на длинной шерсти. ▼

▲ У этой жесткошерстной таксы рыжий подпал выделяется очень четко, но основной цвет — близкий к черному, однако не совсем черный. Таким образом, ее окрас можно описать как «рыжий с зачернением и рыжим подпалом» или, еще лучше, как «агути с рыжим подпалом». Это классический вариант окраса для данной породы.

Такса: рыжий окрас с коричневой «вуалью» и рыжим подпалом. ▼



▲ Такса ▼ Финский лаппхунд



Рыжий чепрачный окрас и его варианты



КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА



a^{sa}

Вопрос о генетической предопределенности рыжего чепрачного окраса остается открытым (см. раздел "Генетика окрасов"). Некоторые авторы приписывают его возникновение особому гену a^{sa} , но другие высказываются в пользу влияния a^1 , усиленного действием полигенов. Тем не менее, сохраняется вероятность того, что рыжий чепрачный окрас представляет собой вариант рыжего с зачернением. В случаях, когда чепрак занимает очень большую площадь, вмешательство a^1 не исключено. Под влиянием A^+ (или a^v) чепрак может возникать в окрасе с зачернением, но при этом он бывает достаточно четко очерченным; другие случаи могут объясняться действием a^{sa} .

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ ВСТРЕЧАЮТСЯ ДАННЫЕ ОКРАСЫ

немецкая овчарка, блаухаунд, вельштерьер, лейкленд-терьер, сибирский хаски. Рыжий окрас с коричневым чепраком и песочный с голубым чепраком встречаются редко. Иногда они наблюдаются у лейкленд-терьеров, а среди сибирских хаски иногда встречаются песочные особи с коричневым чепраком.

Определение

Рыжий чепрачный окрас можно считать производным от черно-подпалого, то есть возникающим вследствие более или менее значительного расширения «феомеланистических» зон. Поскольку в этом процессе выделяется ряд промежуточных стадий, результаты могут варьироваться в достаточно широких пределах: от обширного чепрака, захватывающего лоб, линию верха и бока, до совсем небольшого, ограниченного областью седла. Чепрак может быть черным, коричневым, голубым или даже бежевым, а основной рыжий цвет может замещаться песочным. В подобных случаях окрас описывается, например, как «рыжий с коричневым чепраком», «песочный с голубым чепраком» и т.д. Чепрак иногда выглядит сплошным, а иногда — с зачернением, но даже в первом случае волосы шерстного покрова зачастую оказываются двухцветными, с широкой темной зоной на конце. Иногда данный тип окраса сочетается с маской.

Замечания и комментарии

Черно-подпалый или рыжий чепрачный?

В случаях, когда периферические феомеланиновые зоны остаются довольно ярко выраженными, но, тем не менее, тяготеют к расширению, может возникнуть вопрос: следует ли классифицировать наблюдаемый окрас как черно-подпалый или как рыжий чепрачный? Дать объективный ответ на этот вопрос невозможно, поэтому оба варианта вполне приемлемы, и предпочтение какого-либо из них не влечет за собой нежелательных генетических последствий. Это в свою очередь, заставляет задаться вопросом о том, где пролегает граница между двумя упомянутыми окрасами.

Рыжий чепрачный или рыжий с зачернением?

Иногда провести различие между двумя этими типами окраса бывает затруднительно, однако в действительности результат не так уж важен.

Песочный или белый?

У некоторых северных пород (сибирский хаски, аляскинский маламут) песочный окрас может осветляться настолько, что на первый взгляд его по ошибке можно принять за белый. Классифицировать окрас как песочный помогает наличие пятен над глазами и отсутствие белого цвета на кончике хвоста. Впрочем, у некоторых особей может дополнительно присутствовать ограниченная белая пятнистость. Если она имеется только на груди и пальцах, различить ее невозможно, но иногда наличие пятнистости может подтвердить небольшая белая отметина на кончике хвоста.

Окрас с характерными отметинами

У аляскинских маламутов желательным признаком считаются характерные отметины на фронтальной части чепрака, между глазами и вокруг глаз. Причины возникновения таких отметин — чисто полигенные.



▲ Аiredale-терьер



▲ Немецкая овчарка



▲ Сибирский хаски

« Сибирский хаски с чепраком, образованным «вуалью». Вопреки широко распространенному представлению, светлые зоны являются не белыми, а очень светлыми песочными. Чтобы убедиться в этом, достаточно рассмотреть принципы, по которым распространяется белая пятнистость (см. раздел 4, глава «Пятнистые окрасы»). Однако в окрасах такого рода может присутствовать и белая пятнистость. На первый взгляд она незаметна, но выявить ее помогает наличие белой отметины на кончике хвоста.



▲ Лейкленд-терьер с очень слабо выраженным чепраком



▲ Сибирский хаски ▼ Помесь хаски



▲ Сибирский хаски ▼ Акита-ину

▼ Песочный хаски с коричневым чепраком, образованным «вуалью»

▲ Трудно определить окрас этой помесной собаки: коричневый или с коричневой «вуалью».

« Сибирский хаски: песочный окрас с коричневым чепраком, образованным «вуалью»

Данный окрас, классифицируемый как «рыжий с интенсивным осветлением на крайних участках тела», можно также описать как «песочный с рыжим чепраком» или даже, в крайнем случае, как «рыжий с песочным подпалом». Однако четкую границу здесь провести трудно. ▼





**МОДИФИЦИРОВАННЫЕ
ОКРАСЫ**



МОДИФИЦИРОВАННЫЕ ОКРАСЫ



Базовый окрас

(который может быть собственно окрасом — или комбинированным) не поддается определению: он претерпел модификацию, в результате которой его внешний облик изменился.

Выделяют три основных типа модификаций: поседение, мраморность и пятнистость.

Поседение

Базовый окрас, наблюдаемый у новорожденных щенков, сохраняется в течение нескольких недель, но затем в нем начинают появляться белые волосы — в большем или меньшем, иногда очень значительном количестве.

Для описания такого окраса применяются три специфических определения: **серая шерсть** состоит из густо перемешанных между собой черных и белых волос, **серо-бежевая** — из коричневых и белых, а **чалая** — из рыжих и белых.

В действительности поседению подвержена шерсть любого окраса. Но, разумеется, принять для каждого случая особый термин невозможно. Чтобы констатировать наличие седины, проще добавлять эпитет «седеющий» в обычное описание окраса, например: «рыжий с седеющей черной вуалью», «песочный с седеющей голубой вуалью» и т.д.

Мраморность («мерль»)

Окрасы этого типа в традиционной номенклатуре иногда также обозначаются термином «арлекин». Мраморность может возникать только на темных («эумеланистических») зонах шерстного покрова. Мраморный окрас характеризуется наличием темных пятен, имеющих нормальную пигментацию, но неправильную форму, на фоне светлого основного цвета (разбавленного и/или седеющего), а иногда даже белого. Наиболее распространены:

- голубая мраморность, которую лучше было бы называть «серо-голубой», но можно ограничиться и первым термином (основной цвет — серо-голубой или серый, пятна — черные);
- бежевая мраморность (основной цвет — бежевый или серо-бежевый, пятна — коричневые);
- белая мраморность (основной цвет — полностью или большей частью белый, пятна — темные, нередко черные или коричневые).

Примечание: «песочная мраморность» (рыжие пятна на песочном фоне) существует только в теории, поскольку ген, отвечающий за мраморность, не проявляется в присутствии феомеланина (за исключением кратких переходных периодов в молодом возрасте).

Белая пятнистость

Пятнистый (пегий) окрас характеризуется наличием белых пятен различного размера и местоположения на фоне любого из цветовых паттернов, описанных в этом разделе. Минимальная пятнистость сводится к одному небольшому пятнышку на груди; с возрастом к ней добавляются также отчетливые белые отметины на пальцах. При крайней степени проявления белой пятнистости собака кажется почти белой, но сохраняются цветные зоны на ушах, а иногда также у основания хвоста. Между ограниченной и обширной пятнистостью выделяется множество промежуточных стадий, определяющих характер умеренной пятнистости, которая также варьируется в широких пределах.

В зависимости от площади белых пятен, окрас можно охарактеризовать как «рыжий чепрачный с белыми отметинами», «песочный с голубой тигровостью, с белым» или «белый с рыжими отметинами». Выбор описания зависит от того, преобладают ли в окрасе белые или цветные зоны — или же распределение цветов достаточно равномерно.

Белые зоны могут быть сплошными, но зачастую на них присутствуют цветные пятна (крап) или примесь цветных волос. В зависимости от того, насколько обильно представлен такой дополнительный цвет, окрас можно описать как «коричнево-белый с легким крапом», «густо испещренный белый с рыжими отметинами» и т.д.

Как правило, появление белых пятен на шерстном покрове сопровождается также депигментацией кожи на этих участках. Но иногда пигментация кожи местами сохраняется, в результате чего на коже возникают более или менее крупные темные отметины, покрытые белой шерстью. Такие участки, на которых кожа сохранила пигментацию, а волосы обесцветились, называют «кожными отметинами». Их наличие можно констатировать в описании окраса, например: «черно-белый окрас с небольшими кожными отметинами».

Окрасы с поседением



КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА



G

Серые, серо-бежевые и красно-чалые собаки — носители генов, отвечающих, соответственно, за черный, коричневый и рыжий окрасы в сочетании с геном поседения G. При наличии аллелей G и G+ влияние этого гена ослабевает: у особей GG+ эффект поседения менее выражен, а у особей GG — проявляется в более позднем возрасте (см. раздел «Генетика окрасов»).*

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ
ВСТРЕЧАЮТСЯ ОКРАСЫ
С ПОСЕДЕНИЕМ

пудель, скай-терьер, шапендоз



Определение

Серый окрас образуется из густо перемешанных между собой черных и белесых волос. В научных исследованиях, посвященных описаниям экстерьера домашних животных, его обычно называют серым, хотя таковым он выглядит только у собак, а у животных других видов производит впечатление голубого.

Однако термином «голубой» предпочтительно обозначать только описанный выше сплошной окрас, идентифицируемый в том случае, когда шерсть и мочка носа животного окрашены в голубой цвет от рождения. В отличие от них, собаки с серым окрасом рождаются черными, а с возрастом перецветают, и только нос у них по-прежнему сохраняет черный цвет.

По той же причине лучше избегать слова «серый» в описаниях окрасов, относящихся к другим категориям: так, стальной серый окрас шотландских терьеров желательно определять как песочный тигровый, а стальной серый немецких овчарок — как песочный с зачернением (см. соответствующие главы).

Бежево-серый и красно-чалый окрасы выделяются как отдельные разновидности серого, хотя встречаются не так уж часто. Первое определение применяют к седеющей коричневой шерсти, а второе — к седеющей рыжей. Распознать седину на песочной шерсти, по-видимому, довольно трудно.

Замечания и комментарии

Поседению подвержены все окрасы, однако, за исключением пород, в стандарты которых входит серый окрас, данный фактор в принципе расценивается как нежелательный.

* см. примечание 8 на с. 156



▲ Ский-терьер



▲ Пудель ▼ Норкский терьер



▲ Бежево-серый или красно-чалый окрас возникает у пуделей под влиянием гена G, привнесенного в результате нежелательного скрещивания с особями серого окраса. Обычно к таким собакам не применяют вышеуказанных определений, а классифицируют их окрас либо как испорченный коричневый, либо как абрикосово-рыжий.

Поэтому полигенетическая селекция, направленная на усиление серого окраса, не проводится, и он остается сравнительно редким. Заводчики без труда замечают осветление шерсти с возрастом, но далеко не всегда связывают это явление с геном поседения. Зачастую факт поседения вообще игнорируют, сохраняя в описании окраса лишь указание на основной цвет. При необходимости отметить этот фактор в описании достаточно просто добавлять к наименованию окраса эпитет «седеющий» — например, «седеющий рыжий с зачернением» (что довольно часто можно наблюдать у бриаров). *(В более привычной для русскоязычных читателей терминологии можно охарактеризовать этот окрас как «соболиный с сединой» — прим. ред.).*

Разумеется, при рыжем чепрачном окрасе поседение гораздо более отчетливо выражается на черном чепраке, чем на рыжих зонах. Так, например, йоркширского терьера, от рождения имеющего рыжий чепрачный окрас, впоследствии описывают как рыжего с серым чепраком, пренебрегая тем фактом, что и рыжие зоны также стали бледнее. В действительности его следует классифицировать как «красно-чалый с серым чепраком» или, при желании, как «седеющий рыжий чепрачный» («чепрачный с сединой»), поскольку ген поседения воздействует на весь шерстный покров. На этом примере нетрудно заметить, как гибка и удобна в обращении новая номенклатура.



▲ Серый бордовый окрас



▲ Пикардийская овчарка ▼ Арденнский бувье



▲ Степень поседения варьируется в зависимости от породы. У пикардийской овчарки седина выражена не очень сильно, так что в целом окрас остается темным.

Йоркширские терьеры рождаются с рыжим чепрачным окрасом, но постепенно седеют и превращаются в рыжих с серым чепраком. Однако в действительности ген поседения воздействует на весь шерстный покров, так что данный окрас было бы точнее описать как «красно-чалый с серым чепраком» или «седеющий рыжий чепрачный».¹⁰ ▼

▲ Ген поседения может воздействовать на шерсть любого окраса. Окрас этого арденнского бувье можно описать как «седеющий рыжий с зачернением».

Бежево-серый (то есть седеющий коричневый) бородатый колли. ▼



▲ Йоркширский терьер ▼ Бородатый колли



Мраморные окрасы



КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА



М

Мраморность в окрасе обычно объясняется воздействием генотипа MM^+ . Таким образом, данный окрас невозможно закрепить.

Белая мраморность, вероятно, возникает под влиянием M^bM^+ . Но не исключено, что генетическая обусловленность данных окрасов более сложна, по крайней мере, в некоторых случаях (см. раздел «Генетика окрасов»).

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ
ВСТРЕЧАЮТСЯ МРАМОРНЫЕ
ОКРАСЫ

колли, вельш-корги-кардиган,
немецкий дог

Определение

Окрасы этого типа известны также под названиями «арлекин» и «мерль». Они характеризуются наличием пятен с неровными краями, распределенных по телу животного случайным образом.

Эти пятна содержат неразбавленный пигмент, и цвет их всегда темнее, чем основной, фоновый цвет, образованный тем же пигментом, но разбавленным (на голубом фоне возникают черные пятна, на бежевом — коричневые).

Иногда основной цвет оказывается полностью или частично серым, а не голубым, но можно не принимать этого в расчет, чтобы не усложнять терминологию.

Выделяется два основных типа мраморности:

- **голубая мраморность с черными пятнами** (черные пятна, голубой фон, черная мочка носа);
- **бежевая мраморность с коричневыми пятнами** (коричневые пятна, бежевый фон, коричневая мочка носа).

Зачастую эти окрасы сочетаются с рыжим или песочным подпалом (см. ниже); в подобных случаях можно использовать такие описания, как «голубая мраморность с рыжим подпалом» (или «с рыжими отметинами»).

Песочная мраморность с рыжими пятнами (рыжие пятна, песочный фон) существует только в теории, поскольку ген, отвечающий за мраморность, не проявляется в присутствии феомеланина (за исключением кратких переходных периодов в молодом возрасте).

У немецких догов окраса «арлекин» основной цвет может осветляться вплоть до белого. Даже если некоторые ограниченные зоны остаются голубыми, в описании мы ограничиваемся констатацией черно-белой мраморности.

Замечания и комментарии

Мраморные окрасы часто сочетаются с «фарфоровыми» глазами.

Настоятельно рекомендуется никогда не скрещивать двух мраморных особей, так как подобная пара дает 25% ММ-гомозиготного потомства, имеющего характерные аномалии (см. раздел «Генетика окрасов»).

Не исключено, что в генотипе особей с белой мраморностью присутствует также ген пятнистости.



▲ Арлекин-дог

▲ У этого немецкого дога мраморность выражена очень характерно: множество более или менее неровных пятен на голубом, сером или серо-голубом (см. соответствующие главы) фоне.



▲ Топсидерм

▲ Ген мраморности превращает черно-подпалый окрас в «голубую мраморность с рыжим подпалом».



▲ Шелти

Несмотря на длинную шерсть, данный окрас определяется как голубая мраморность с рыжим подпалом и легкой белой пятнистостью.

Не исключено, что у этой австралийской овчарки окрас такой же, как и у шелти.

Но рыжие отметины видны только на задних конечностях, так как на передние распространилась белая пятнистость.

▼ Австралийская овчарка





▲ Австралийский овчарка



Ген мраморности превращает коричневый окрас с рыжим подпалом в «бежевую мраморность с рыжим подпалом», которая здесь, вдобавок, сочетается с белой пятнистостью.

Белая мраморность

▼ Немецкий дог



Пятнистые окрасы



КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА



s

Пятнистости каждого типа соответствует свой особый ген: ограниченной — s^l , умеренной — s^p , обширной — s^m . Высокая вариативность объясняется феноменом неполной доминантности и влиянием полигенов (см. раздел «Генетика окрасов»)

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ ВСТРЕЧАЮТСЯ ПЯТНИСТЫЕ ОКРАСЫ

Пятнистые (пегие) окрасы встречаются очень часто. Примерами могут послужить такие породы, как боксер, колли, пиренейская горная собака, голубая гасконская гончая, австралийская овчарка, пикардийский спаниель. Во многих случаях при наличии небольших белых отметин приходится формально относить окрас к другому типу.

Более того, в рамках одной и той же породы нередко сосуществуют различные типы пятнистости. У боксеров и колли пятнистость всегда ограниченная, а у пиренейских горных собак — обширная.



Определение

Окрас считается пятнистым, если в дополнение к любому из вышеописанных типов окраса наличествуют белые отметины любого размера, распределяющиеся в различных случаях по-разному. По степени выраженности белых отметин выделяются три разновидности пятнистого окраса:

- **ограниченная пятнистость:** исходный окрас животного сохраняется в качестве фона, на котором присутствуют отдельные белые отметины;
- **умеренная пятнистость:** зоны исходного окраса и белые участки распределены относительно равномерно;
- **обширная пятнистость:** в окрасе отчетливо доминирует белый цвет.

Ограниченная пятнистость

Белые пятна присутствуют лишь на конечностях тела или в соседних с ними зонах. При минимуме пятнистости наличествует лишь небольшая белая отметина на груди. При максимуме — белые отметины на конечностях, на груди, животе, шее и голове, а также белая «звездочка» на лбу. Крайний случай характеризуется наличием белого «ошейника».

В целом, при данном типе пятнистости доминирует исходный окрас, а белые пятна занимают лишь ограниченные участки.

Такая схема распределения пятен напоминает паттерны, отмечавшиеся при описании темных окрасов с рыжим подпалом. По аналогии с ними данный тип окраса можно охарактеризовать выражением «с белым подпалом». Подставляя в описание цвет, доминирующий в окрасе, можно использовать такие характеристики, как, например, «рыжий с белым подпалом».



▲ Боксерский дог

Все представленные здесь окрасы характеризуются ограниченной пятнистостью, варьирующейся в пределах от самой скудной до почти умеренной.

У боксеров пятнистость всегда ограниченная.



▲ Боксер



▼ Бирдер-хаули



▲ Бирский дельтауид ▼ Антенцеллер-дельтауид



Примеры умеренной пятнистости



▲ Фокстерьер



▲ Русская псовая борзая



▲ Английский спрингер-спаниель

Умеренная пятнистость

Белые пятна распространены по всему телу животного. Исходный цвет сохраняется только в пятнах неправильной формы, различных по количеству и величине, однако в целом занимает достаточно большую площадь, на первый взгляд сопоставимую с совокупной площадью белых зон. Таким образом, данный паттерн пятнистости является переходным от окрасов, в которых преобладает исходный цвет, к окрасам с выраженной доминантой белого.

Для отражения факта равновесия между цветными и белыми участками в описании окраса можно использовать такие выражения, как «черно-белый» и, возможно, «бело-черный» — при желании подчеркнуть доминанту цветных или, соответственно, белых участков.

Обширная пятнистость

Исходный пигмент в значительной степени замещен белым и сохраняется лишь в нескольких окрашенных пятнах на голове и у основания хвоста, а также иногда на боках. Белый цвет отчетливо доминирует в окрасе.

Чтобы подчеркнуть явное преобладание белых зон над цветными, окрасы данного типа описываются, например, как «белый с коричневыми отметинами» или «белый с рыжими отметинами с зачернением». Чтобы заострить внимание на различных стадиях депигментации, можно использовать такие выражения, как «белый с крупными / мелкими отметинами».

Крайняя степень обширной пятнистости — полная депигментация, при которой исходный цвет окраса сохраняют только глаза и мочка носа (за исключением случаев так называемого «дадли-носа» телесной окраски). Таким образом, собаку можно считать полностью белой.

Замечания и комментарии

Пятнистый окрас у различных видов домашних млекопитающих иногда называют «пегим». Но мы отказались от этого термина, поскольку он позволяет различать только две разновидности окраса: «пегий с цветными пятнами», объединяющий в себе все случаи умеренной и обширной пятнистости, и «цветной с пегинами», соответствующий ограниченной пятнистости.

Теоретически, термин «пятнистость» по своему значению шире, чем «белая пятнистость». С наличием белых пятен он стал устойчиво связываться лишь под влиянием данных генетики.¹¹

Если слизистые оболочки (носа, глаз, заднего прохода и наружных половых органов) окружены белыми зонами, не исключено, что они тоже подверглись депигментации (см. раздел 2, глава «Белый окрас»).

¹¹ см. с. 156



Примеры обширной
пятнистости

▲ Сен-жерменский брик



▲ Американский бульдог ▼ Джек-рассел-терьер





Пятнистый окрас с крапом

КРАТКАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СПРАВКА



Т

Возможно, единственной причиной возникновения испещренных и крапчатых окрасов является ген Т. Различия в интенсивности проявления этих особенностей объясняются действием полигенов.

Генетические основы возникновения отметин на коже на данный момент еще не до конца ясны.

ПОРОДЫ, У КОТОРЫХ
ВСТРЕЧАЮТСЯ ДАННЫЕ ОКРАСЫ

Кокер-спаниель, голубая гасконская гончая, пикардийский спаниель, джек-рассел-терьер

Пятнистые окрасы
с характерными особенностями

Определение

Чаще всего данный окрас выглядит так: на белом фоне располагаются пигментированные пятна неправильной формы или же случайным образом расположенные волоски, напоминающие об основном, первоначальном окрасе шерсти. Такой тип окраса называется **крапчатым** или **испещренным**, и к нему нередко добавляются «веснушки».

Крапчатость

Данный тип окраса выглядит как пятнистый в варианте переходном от умеренного к обширному при малых размерах пигментированных участков. Последние обычно насчитывают в диаметре всего несколько миллиметров и обладают округлой формой и именно тем цветом, который имела бы шерсть на этих частях тела, если бы не белая пятнистость. Если пятна темные (черные, коричневые или голубые), их обычно именуют «тиковостью»; если рыжие — «каштановой тиковостью». Для описания окраса можно добавлять любое из этих определений. Так, к примеру, можно говорить о черно-белом окрасе с тиковостью. Однако проще будет именовать его все-таки «крапчатым».

Густота крапа указывается путем добавления к названию окраса терминов «незначительный», «умеренный» или «густой». Если пятнышек всего несколько и расположены они далеко друг от друга, крап следует считать «незначительным». И наоборот, многочисленные пятнышки, расположенные очень близко друг к другу, так что сквозь них едва проглядывает белый фон, составляют «густой крап».

Черно-белый пойнтер
с незначительным крапом, Т

А.Полухин



▲ Немецкий пойнтер



▲ Французский эпаньоль ▼ Бассет-хаунд

▲ Коричнево-белый немецкий пойнтер с густым крапом

◀ Коричнево-белый французский эпаньоль с незначительным крапом



◀ Бассет-хаунд, рыжий чепрачный окрас с белой пятнистостью и крапом. В этом случае крап черный в зоне чепрака и рыжий на конечностях.



Пятнистый смешанный окрас

Испещренность

При этом окрасе на светлых зонах белые волосы густо перемешаны с волосами первоначального окраса. В традиционных номенклатурах, описывающих домашних животных в целом, для характеристики смеси белых и рыжих волосков (а на начальном этапе разработки также и коричневых) использовался термин «красно-чалый», а для смеси белых и черных или голубых — «седеющий» («серый»). Однако, во-первых, определение «красно-чалый» следует признать не вполне понятным, а во-вторых, определению «седеющий» сейчас придается более общее значение, которое мы уже обсуждали. Следовательно, было бы лучше придерживаться термина «тиковая испещренность», подразумевая под этим, что цветные волосы дают представление о так называемом «первоначальном» цвете, которым обладала бы шерсть, если бы на этом месте отсутствовала белая пятнистость.

В соответствии с этим можно выделить незначительно, умеренно и густо испещренные окрасы, в зависимости от количества пигментированных шерстинок.



Основу окраса этого джек-рассел-терьера составляет черно-подпалый, однако эту картину нарушает белая пятнистость с крапом. Если придерживаться терминологических правил, требующих, чтобы описание начиналось с белого в случаях, когда он превалирует, мы получим «белый крапчатый с признаками черно-подпалого». Это определение отличается точностью, но ему недостает изящества. Можно также говорить о «черно-подпалом с обширной белой пятнистостью и крапом».



▲ Гриффон Кортальса ▼ Бретонский эпаньоль



▲ У этого французского гриффона Кортальса наблюдается обширная пятнистость при наличии густой испещренности.
 ▲ Пикардийский спаниель, коричнево-подпалый окрас с густой испещренностью на зонах пятнистости. В традиционных номенклатурах такой окрас именуется «палой листвой».
 ► Бретонский эпаньоль, черно-подпалый окрас с тиковой испещренностью и крапом.
 ▼ В данном случае испещренность не так ярко выражена, как у гриффона Кортальса, упоминавшегося выше. Присутствует также крап.

▲ Пикардийский спаниель ▼ Английский кракер-спаниель



Окрас без кожных отметин



Окрас с кожными отметинами



Кожные отметины — это пигментированные отметины на коже под депигментированной шерстью.

Окрасы с кожными отметинами (см. с. 52 и 131)

Обычно исчезновение пигментации на белых зонах захватывает и кожу, и шерсть.

Однако случается и так, что пигментация кожи при этом сохраняется на некоторых участках в виде более или менее обширных пятен неправильной формы, а шерсть в этих зонах остается белой. Эти пятна, в пределах которых кожа пигментирована, а шерсть — нет, мы называем «кожными отметинами». Этот фактор можно включить в описание экстерьера, говоря, к примеру, о черно-белом окрасе с незначительными кожными отметинами.

Замечания и комментарии

Классификация окрасов с густой и очень густой испещренностью часто представляет трудности для кинологов, еще не освоивших новую номенклатуру, так как им бывает трудно допустить, что шерсть, на вид «более или менее» равномерно окрашенная, на самом деле является пятнистой.

Наилучшим способом убедить себя в этом будет внимательный осмотр щенков изучаемой породы: при рождении данные характеристики не видны, так что белые пятна выглядят равномерными по цвету. Испещренность или крап проявляются лишь с возрастом.

Окрас далматина очень характерен — белый фон с более или менее крупным крапом. Эта порода прошла тщательную селекцию по признаку размера пятен.

Однако характерные особенности не могут служить гарантией отсутствия у рассматриваемого окраса проблем с депигментацией.



◀▲Щенки голубого пикардийского спаниеля. Здесь хорошо видно, как постепенно проявляется испещренность.



▲ ▼ Пикардийский спаниель



В первые недели жизни характерные особенности пятнистого окраса — такие как мелкий крап или испещренность — еще не видны. Они проявятся постепенно, по мере того, как шерсть щенка станет идентичной шерсти матери.
 Подросший щенок на фотографии иллюстрирует эту фазу эволюции окраса: пятнистость еще видна, но ее цвет уже изменился.



▲ В три дня



▲ В две недели

Австралийская пастушья собака.
От рождения до двухнедельного возраста у щенков сохраняется обширная белая пятнистость, создающая впечатление «чистого» окраса. В возрасте пяти недель уже заметна испещренность, а к восьми неделям щенок приближается по окрасу к взрослой собаке. Окрас становится еще более ярко выраженным к восьми месяцам.



▲ В четыре недели ▼ В восемь недель



▲ В пять недель

▼ В восемь месяцев





**ПРАКТИЧЕСКАЯ
РАБОТА**



ПРАКТИЧЕСКАЯ РАБОТА

Здесь мы можем говорить о рыжем окрасе с сильным высветлением крайних участков тела. Его можно было бы даже назвать «песочным с рыжим чепраком».

Такой окрас иногда ошибочно классифицируют как пятнистый рыже-белый. В действительности, если бы имела место пятнистость, она захватывала бы также и лоб. Граница между рыжими и песочными частями была бы еще более выраженной; не было бы и следа рыжего воротника, хорошо различимого на фотографии. Слизистые оболочки (мочка носа, губы, веки) были бы не столь интенсивно пигментированными, и, возможно (но не обязательно), даже имела бы место депигментация.

Поскольку слизистые оболочки окрашены в черный цвет, можно утверждать, что животное относится к генотипу B^+ . Невозможно сделать никаких выводов об A и T , пока в колонке «Другие» стоит знак вопроса; это свидетельствует о том, что существование «специального», пока не идентифицированного гена, ответственного за сильное высветление шерсти на крайних участках тела, находится под вопросом (см. таблицу на с. 150-151).

Сейчас мы рассмотрим и идентифицируем несколько случайно выбранных окрасов. Вы сможете проверить, насколько легко у вас получается составлять генетические формулы, соответствующие локусам той или иной цветности. Точнее говоря, мы постараемся определить проявившиеся гены, но об их гомозиготности или гетерозиготности по одной лишь особи судить, как правило, невозможно.

Обычно подтвердить гомозиготное состояние аллеля можно лишь в том случае, когда присутствует рецессивный ген. Исключение составляет локус M .





▲ Русский пегий борзый

«Песочно-белый» окрас (умеренная пятнистость). Животное относится к генотипу $schsch$. Это явно не генотип dd , так как в этом случае нос был бы голубым



▲ Русский пегий борзый

Обратите внимание на песочные отметины над глазами, по обеим сторонам морды и на конечностях (несомненно, здесь имеет место тиковая испещренность). Данный окрас определяется как «черный с песочным подпалом и белой пятнистостью».



▲ Австралийский келп-дог

«Бежевый с рыжим подпалом и белой пятнистостью».

«Коричневый с рыжим подпалом и белой пятнистостью».



▲ Австралийская овчарка

Сильно пигментированное пятно над левым глазом показывает, что на других участках тела присутствует белая пятнистость с интенсивно выраженной испещренностью. Более того, четко различим черно-подпалый фоновый окрас. По этим причинам окрас идентифицируется как «белый с интенсивно выраженной испещренностью, с признаками черно-подпалого». (Можно было бы также сказать: «черно-подпалый, с обширной белой пятнистостью, с интенсивно выраженной испещренностью на белых зонах»).



▲ Австралийская овчарка



▲ Керри-терьер

Окрас — «**рыжий с очень густой тигровостью**». На хвосте и, в меньшей степени, на линии верха заметны тигровые полосы. Возможно, также присутствует маска.



▲ Керри-терьер

Здесь присутствует неявно выраженная маска. Окрас — «**песочный с маской**». Даже несмотря на то, что черная «вуаль» на шерсти незаметна, очевидно, что в локусе А присутствует аллель а. Возможно также, на груди имеется белое пятнышко, но, скорее всего, это результат высветления.



▲ Хитишская собака

Здесь показана та же ситуация и та же генетическая формула, что на фото 1, но в менее интенсивном проявлении.

В этом случае основания для идентификации окраса как белого дает только шерсть. Присутствие пятен на коже свидетельствует о том, что окрас определяется проявившимся в высокой степени геном пятнистости. Черный нос указывает на то, что собака относится к типу B^+ (и D^+ , иначе нос был бы голубым). О генах локусов А, Е, С, G или М мы не можем сказать ничего. Животное, скорее всего, относится к типу T^+ , так как отметины на коже не имеют ничего общего с крапом на шерсти.



▲ Китайская хохлатая собака

Шерсть на ушах и шее свидетельствует о рыжем окрасе. Кожа пигментирована, что вполне нормально, однако, на груди присутствует ограниченная пятнистость.



▲ Китайская хохлатая собака



▲ Шибобу

В данном случае можно с легкостью узнать **рыжий окрас с зачернением**, сильно высветленный на крайних участках и нижней поверхности тела, как уже было показано на фотографиях, иллюстрирующих действие генов локусов А и I. Присутствие черной «вуали» на шее определенно свидетельствует о том, что наличие светлых областей не связано с белой пятнистостью.



▲ Далиматин

Здесь мы видим интенсивную пятнистость, охватывающую все тело, но также и крап. По всей видимости, селекция проводилась в направлении получения более крупных черных отметин. Окрас следует описывать как **«крапчатый белый»** (или **«белый с черными пятнами»**).



▲ Фокстьерсер

У этой собаки рыжие зоны имеют приглушенный оттенок, а пигментация темного чепрака и мочки носа ослаблена. Поэтому следует говорить о **«песочном окрасе с голубым чепраком и белой пятнистостью»**. Впрочем, его можно также описать и как **«рыжий с голубым чепраком и белой пятнистостью»**.

Окрас «белый с коричневыми пятнами».



▲ Джек-рассел-терьер

Этот окрас следует охарактеризовать как «рыжий с очень интенсивным зачернением, с белым»; однако, это может быть и «рыжий чепрачный с белым». У животного присутствует также маска.



▲ Континентальный той-сигнелл папидон

Здесь мы можем определить окрас просто как «агути», но с рыжиной на крайних участках тела (ее видно только на голове) и белыми пятнами. В традиционной номенклатуре это «кабаний» окрас. По-другому его можно описать как «рыжий с интенсивным зачернением и белой пятнистостью».



▲ Шотландский эрнборн



▲ У-курский

Здесь можно различить и чепрак, и тигровость на рыжих зонах. Перед нами окрас «рыжий тигровый с чепраком».



▲ Немецкий дог

Это пример воздействия гена мраморности на пигментированные участки шерсти при обширной белой пятнистости. Таким образом, окрас следует классифицировать как «белый с голубой мраморностью» или, еще лучше, «серо-мраморно-пятнистый». С генетической точки зрения, белая пятнистость, возможно, объясняется наличием sw , но скорее всего здесь присутствует гомозиготный генотип ММ. Как уже указывалось выше, использование таких собак в разведении должно быть запрещено.



▲ Афганская борзая

Не дайте себя запутать: здесь мы видим затруднение в распространении пигмента по длинной светлой волнистой шерсти. Судя по линии верха и голове, это обычный «рыжий окрас с маской».

21



A photograph of a long-haired dog, likely a Komondor or Pulis, standing on a green lawn. The dog has thick, corded fur in shades of grey and white. A person's hand is visible near the dog's head, and the lower legs of a person wearing red trousers are visible in the background. In the top left corner, there is a small circular icon with the number 22.

A German Shorthaired Pointer (Shorthair) is shown in profile, standing on a green lawn. The dog has a brown coat with white speckles (belton pattern). It has a long, narrow head, a dark eye, and a long, slightly curved tail. The background is a blurred wooden fence. In the top left corner, there is a small circular icon with the number 23.



▲ Грейхаунд

В первую очередь необходимо обратить внимание на редкие пигментированные зоны песочного тигрового окраса. Таким образом, окрас следует признать **«белым с песочно-тигровыми отметинами»**.



▲ Корги/шарпей/тибетский терьер

На красно-рыжем фоне хорошо заметно зачернение. Окрас — просто **«рыжий с зачернением»** или, если вы хотите дать ему более точное определение, **«красно-рыжий с умеренным зачернением»**.



▲ Жесткошерстная такса

На шерсти с интенсивным зачернением различимы рыжие отметины. Окрас будет **«рыжий с зачернением, с рыжим подпалом»**, или, еще точнее, **«агути с рыжим подпалом»**. С генетической точки зрения следует придерживаться классической интерпретации *ay/a¹*, применимой, однако, не во всех случаях. Ответственность за этот окрас, возможно, несет особый, до сих пор не идентифицированный ген.



▲ Мопс

«Голубой окрас с белыми отметинами». Здесь мы также наблюдаем пограничный вариант между ограниченной и умеренной пятнистостью.

№ фото	Локус В	Локус А	Локус Е	Локус С	Локус D	Локус G	Локус М	Локус S	Локус Т	Другие
1	B ⁺	?	ee	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	S ⁺	?	?
2	B ⁺	?	ee	c ^{ch} c ^{ch}	D ⁺	G ⁺	M ⁺	S ⁺	T ⁺	
3	B ⁺	a ^t a ^t	E ⁺	c ^{ch} c ^{ch}	D ⁺	G ⁺	M ⁺	s ^p	T ⁺ или T	
4	bb	a ^t a ^t	E ⁺	C ⁺	D ⁺	G ⁺	MM ⁺	s ^p	T ⁺	
5	bb	a ^t a ^t	E ⁺	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	s ⁱ	T ⁺	
6	B ⁺	a ^t a ^t	E ⁺	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	s ^w s ^w	T	
7	B ⁺	A ⁺ или a ^y	e ^{br} или E ^m e ^{br}	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	S ⁺	?	? (тигровость)
8	B ⁺	a ^y	E ^m	c ^{ch} c ^{ch}	D ⁺	G ⁺	M ⁺	S ⁺	T ⁺	
9	B ⁺	?	ee	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	S ⁺	?	?
10	B ⁺	?	?	?	D ⁺	?	?	s ^w s ^w	T ⁺	
11	B ⁺	?	ee	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	s ⁱ	T ⁺	
12	B ⁺	A ⁺ или a ^y	E ⁺	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	S ⁺	?	
13	B ⁺	A ^s	E ⁺	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	s ^w s ^w	T	
14	B ⁺	a ^s a ^s	E ⁺	C ⁺	dd	G ⁺	M ⁺	s ^p	T ⁺	
15	bb	A ^s	E ⁺	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	s ^w s ^w	T	
16	B ⁺	a ^y или a ^s a ^s	E ^m	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	s ^p	T ⁺	
17	B ⁺	A ⁺	E ⁺	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	s ^p	T ⁺	

№ фото	Локус В	Локус А	Локус Е	Локус С	Локус D	Локус G	Локус М	Локус S	Локус Т	Другие
18	B ⁺	asa	e ^{br}	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	S ⁺	?	?
19	B ⁺	A ^s	E ⁺	C ⁺	D ⁺	G ⁺	MM	sw ?	T ⁺	
20	B ⁺	ay	E ^m	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	S ⁺	T ⁺	
21	bb	A ⁺ или ay	e ^{br}	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	s ⁱ	T ⁺	?
22	B ⁺	A ^s	E ⁺	C ⁺	D ⁺	G ⁺	MM ⁺	s ⁱ	T ⁺	
23	bb	A ^s	E ⁺	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	s ⁱ или sp	T	
24	B ⁺	A ⁺ или ay	e ^{br}	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	swsw	T ⁺	?
25	B ⁺	ay	E ⁺	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	S ⁺	?	
26	B ⁺	aya ^t	E ⁺	C ⁺	D ⁺	G ⁺	M ⁺	S ⁺	T ⁺	
27	B ⁺	A ^s	E ⁺	C ⁺	dd	G ⁺	M ⁺	s ⁱ or sp	T	

Локус В: «черный»

B⁺: черный
b: коричневый

Локус А: «агути»

A^s: сплошной черный
A⁺: волчье-серый
ay: рыжий с зачернением
asa: рыжий чепрачный
a^t: черно-подпалый

Локус Е: «распространение»

E^m: рыжий с маской
E⁺: не проявляется
e^{br}: тигровый
e: исчезновение эумеланина

Локус С: «пигментация»

C⁺: не проявляется
cch: песочный

Локус D: «ослабление»

D⁺: не проявляется
d: ослабленный/разбавленный (голубой, бежевый, песочный)

Локус G: «поседение»

G: поседение
G⁺: не проявляется

Локус М: «мраморность»

M: мраморность
M⁺: не проявляется

Локус S: «сплошной»

S⁺: не проявляется
sⁱ: ограниченная пятнистость
sp: нерегулярная пятнистость
sw: агрессивная/обширная пятнистость

Локус Т: «тиковость»

T: крапчатость, испещренность
T⁺: не действует

ЛИТЕРАТУРА

В нижеследующий список включены авторы, упоминавшиеся в тексте книги. Некоторые публикации посвящены в целом генетике собак в некоторых содержатся дополнительные сведения по молекулярной генетике. Поскольку предоставление подробного обзора имеющихся публикаций не входит в круг задач нашей работы, список не является полным и исчерпывающим.

ANDRÉ C – *Le génome du chien. Apports de la génétique moléculaire*. In: DENIS B., *Génétique et sélection chez le Chien*, PMCAC et SCC, Paris, 2^e édition, 2007.

BERRYERE TG, KERNS JA, BARRSH GS, et al – *Association of an agouti allele with fawn or sable coat color in domestic dogs*. *Mammalian Genome*, 2005; 16: 262-272.

BUFFET DH – *Les robes chez le chien. Essai de normalisation d'une nomenclature*. Thèse Doct. vét., Alfort-Créteil, 1976.

BURNS M, FRASER MN – *Genetics of the Dog*. Oliver & Boyd, Edinburgh and London, 1966.

CANDILLE SI, KAELEN CB, CATTANACH BY, et al – *A β defensin mutation causes black coat color in domestic dogs*. *Science*, 2007; 318: 1418-1423.

CARVER EA – *Coat colour genetics of the German Shepherd dog*. *Journal of Heredity*, 1984; 75: 247-252.

Committee on Genetic Nomenclature of Sheep and Goats (COGNOSAG) – *Standardized genetic nomenclature for sheep and goats*. *Proceedings of the COGNOSAG Workshop*, Manosque, France, July 3-5, 1986.

DENIS B, COSTIOU P – *Les couleurs de robes chez le Chien*. Société Centrale Canine Ed., Paris, 1^{re} édition : 1982; 2^e édition : 1989.

DENIS B – *Génétique et sélection chez le Chien*. PMCAC et SCC, Paris, 2^e édition, 2007.

HUTT FB – *Genetics for dog breeders*, W.H. Freeman and Company, San Francisco, 1979.

KERNS JA, CARGILL EJ, CLARK LA, et al – *Linkage and segregation analysis of black and brindle coat color in domestic dogs*. *Genetics*, 2007; 176: 1679-1689.

LAUVERGNE JJ, SILVESTRELLI M, RENIERI C, et al – *A new proposition to describe horse colour*. *Livestock Prod. Sci.*, 1991, 17, 219-229.

LESBRE FX – *Précis d'extérieur du cheval et des principaux mammifères domestiques*. Vigot Frères, Paris, 3^e éd., 1930.

LIENHART R – *Quelques cas nouveaux de léthalité*. *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie*, 1937 ; 126 : 336-341.

LITTLE CC – *The inheritance of coat color in dogs*. Comstock publishing Associates, New-York, 1957.

OSTRANDER EA, GIGER U, LINDBLAD-TOH K – *The Dog and its genome*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New-York, 2006.

PECHOIN D, DAUPHIN B – *Dictionnaire des difficultés du français d'aujourd'hui*. Larousse, Paris, 1998.

QUEINNEC G – *Rapport sur le ladre dans l'espèce canine*. *Revue officielle de la cynophilie française*, 1977; 21: 23-24.

ROBINSON R – *Genetics for dog breeders*. Pergamon Press, Oxford, 1982.

RUVINSKY A, SAMPSON J – *The genetics of the dog*. CABI Publishing, Oxon (UK) et New-York (USA), 2001.

SCHLEGER W, STURI I – *Hundezüchtung in Theorie und Praxis : Jugend und Volk*. Wien und München, 1986.

SCHMUTZ SM, BERRYERE TG – *Genes affecting coat colour and pattern in domestic dogs: a review*. *Animal Genetics*, 2007; 38: 539-549.

SEARLE AG – *Comparative Genetics of Coat Colour in Mammals*. Logos Press, London, 1968.

SPONENBERG DP, LAMOREUX ML – *Inheritance of tweed, a modification of merle, in Australian Shepherd Dogs*. *J Hered.* 1985; 76: 303-304.

SPONENBERG DP, ROTHSCCHILD MF – *Genetics of Coat Colour and Hair Texture*. In: RUVINSKY, A. et SAMPSON, J., *The genetics of the dog*, CABI Publishing, Oxon (UK) et New-York (USA): 2001, 61-85.

SPONENBERG DP – *Inheritance of the harlequin colour in Great Dane dogs*. *J Hered.* 1985; 76: 224-225.

TEMPLETON JW et al – *Coat color genetics in the Labrador Retriever*. *J Hered.* 1977; 68: 134-136.

VANBUTSELE JM – *La génétique des couleurs du Berger belge et du Schipperke*. *Le Berger Belge et le Schipperke*, 2007; 3: 7-11.

WILLIS MB – *Genetics of the dog*. H.E. and G. Witherby LTD, London, 1989.

ГЛОССАРИЙ

Агути — зонирование волоса в два разных цвета (одна зона светлая, другая — темная). Сс. 14, 15, 34-38, 52, 78, 97, 102-103, 105, 113, 146, 149, 151.

Алель — альтернативный вариант гена в каждом локусе (у каждого гена есть один аллель материнского происхождения и один — отцовского). Сс. 16, 28, 29, 33-39, 40-49, 50-55, 57, 60-64, 67, 82, 86, 103, 105-106, 120, 140, 143.

Белые отметины — области белого цвета, локализованные на крайних участках тела, имеющие разное расположение и разную степень распространенности. Сс. 15, 35, 50, 67, 115, 119, 128, 148-149.

Ген — участок цепочки ДНК, образующий хромосому. Сс. 13, 25-30, 32-34, 36-41, 43-50, 52, 54, 57, 59, 60-64, 66-67, 80, 88, 90, 92, 98, 101, 103, 106-107, 109-110, 114, 119, 120-125, 127, 132, 140, 144, 147, 149.

Геном — генетическая информация, содержащаяся в каждом клеточном ядре. Сс. 26, 29.

Гетерозиготность — сосуществование двух разных аллелей в одном гене. Сс. 28-29, 48-49, 107, 140.

Гипостатический (ген) — ген, влияние которого замаскировано влиянием другого гена (эпистатического), расположенного в другом локусе. с. 40.

Гомозиготность — сосуществование двух идентичных аллелей в одном гене. Сс. 28, 44-45, 48-49, 106, 125, 140, 147.

Доминантный (ген) — генетическая характеристика, имеющая приоритет при столкновении с рецессивным аллелем. Сс. 44, 52, 60, 128.

Зачернение — зона шерсти типа агути (волосы светлые у корня, темные у конца), образующая более или менее густые темные участки на теле животного. Сс. 10, 15, 16, 19, 28, 35-39, 40-41, 61, 67, 72, 78, 86, 97-99, 102-103, 105, 109-110, 112-115, 120, 122-123, 130, 145-146, 149, 151.

Кожные отметины (веснушки) — локализованная пигментация кожи, различимая в зонах, где шерсть окрашена в белый цвет. Сс. 52, 92, 119, 132, 136.

Локус — тот или иной сегмент хромосомы. Сс. 25, 27-29, 32-36, 38-52, 54, 60-64, 66-67, 78, 80, 92, 106, 109, 140, 143-145, 150-151.

Мраморность, «мерль» — пятна неправильной формы с неровными краями, темнее по цвету, чем основной окрас шерсти, разбросанные по телу животного в случайном порядке (синоним — «арлекин»). Сс. 19, 44, 48-49, 55, 63, 67, 70, 118-119, 124-127, 147-148.

Плеотропный (эффект) — одновременное влияние гена на несколько признаков. С. 46.

Поседение — наличие белых волос в шерсти другого цвета. Сс. 19, 44, 47-48, 62, 72, 118-120, 134, 151.

Рецессивный (ген) — генетическая характеристика, не проявляющаяся в фенотипе, если собака не гомозиготна по этой характеристике. Сс. 28-29, 33-34, 39, 43, 45-47, 49, 54, 56, 61-62, 64, 140.

Телесный цвет — депигментация, встречающаяся в зонах, где шерсть редка или отсутствует (мочка носа, губы, веки, вульва, мошонка). Сс. 57, 58, 59, 130.

Тигровость — темные вертикальные полосы на более светлом фоне. Сс. 19, 41, 43, 61, 67, 72, 78, 97, 106-110, 112, 119-120, 143, 147-149, 150-151.

Тиковость — темные пятна (черные, коричневые, голубые) на белых отметинах. Сс. 35, 51-52, 67, 70, 80, 132, 151.

Феомеланин — пигмент, ответственный за светлый окрас шерсти (красный или желтый). Сс. 17, 32, 35, 38, 40, 45-46, 48-49, 62, 66-67, 77, 88, 90, 96, 119, 124.

Хромосома — ядерная клеточная структура, несущая наследственную информацию (у собак

тридцать восемь пар хромосом, плюс одна пара половых хромосом). Сс. 26-29.

Эпистатический (ген) — ген, влияние которого может маскировать влияние гена, расположенного в другом локусе. Когда воздействие одного гена маскирует воздействие другого, расположенного в ином локусе, мы считаем

первый ген не доминантным по отношению ко второму, а эпистатическим. Маскируемый ген именуется гипостатическим. с. 62.

Эумеланин — пигмент, ответственный за темный окрас шерсти (черный или коричневый). Сс. 17, 29, 32, 34-35, 39-42, 46, 48-49, 57, 61-62, 66-67, 77-78, 86, 96-97.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ПРИМЕЧАНИЯ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

¹ К с. 14

ПРИМЕЧАНИЕ. Еще раз подчеркиваем, что в переводе данного издания сохранена авторская терминология, хотя для русскоязычных кинологов более привычно именовать «рыжий окрас с зачернением» соболиным, а «песочный с интенсивным зачернением» — зонарно-серым или волчьим.

² К с. 36: «A» («s» от англ. «self» — здесь: «собственный») квалифицируется как «доминантный черный». В подавляющем большинстве случаев он дает сплошной черный окрас.

ПРИМЕЧАНИЕ. Такое обозначение было введено Литтлом (1957), он называл этот окрас «собственно окрасом». Более поздние исследователи, в том числе Робинсон (Robinson, 1982), Уиллис (Willis, 1989), Споненберг (Spontenberg, 2001), сохранили данное обозначение, но назвали окрас «доминантным черным». До последнего времени считалось, что этот аллель является доминантным в данной серии и обуславливает равномерное распределение эумеланина и феомеланина по всему волосу. В начале XXI века группа исследователей из США, Канады и Великобритании при помощи молекулярно-генетического метода показала, что данный аллель относится к генному локусу, расположенному в другой хромосоме, отличной от хромосомы, содержащий локус «агути» (Kerns et al., 2003, 2005). Этот локус был обозначен «K». Исследования показали, что к этому же локусу относится и аллель тигровости, ранее обозначавшийся «E» или «e^{br}».

³ К с. 39: «Какие генетические факторы отвечают за рыжий чепрачный окрас?»

ПРИМЕЧАНИЕ О ЗАТЕНЯЮЩИХ ПОЛИГЕНАХ. Робинсон (1982) предполагал наличие системы генов-модификаторов (полигенов), отвечающих за длину темного конца волоса при соболином окрасе. От обширности этой темной зоны зависит большая или меньшая затененность окраса. Кроме того, у ряда животных описаны аллели-ингибиторы меланина, действие которых проявляется в снижении способности разных частей волоса накапливать пигментные гранулы. Этот феномен особенно заметен на длинной шерсти. В присутствии аллеля-ингибитора в верхушечной части волоса сохраняется полный запас пигментов, но в направлении к основанию волоса количество пигмента заметно уменьшается. Такое распределение пигмента по волосу носит название типинга.

Поскольку похожие аллели отмечаются и у кошек, и у песцов, и у серебристо-черных лисиц, то на основании закона гомологических рядов Н.Н. Вавилова вполне логично допустить их наличие и у собак.

⁴ К с. 39: «Черный окрас: один ген или несколько?»

ПРИМЕЧАНИЕ. Исследования последних лет показали, что генетически черный окрас определяется несколько иначе, чем это было принято считать ранее. Кроме того, теперь можно с уверенностью говорить о наличии двух типов черного окраса — доминантного и рецессивного.

Доминантный черный окрас определяют в основном доминантные гены B-, C-, D-, E-, K-, S- и рецессивные gg и tt. Собаки, имеющие безупречный черный окрас, как правило, гомозиготны по большинству локусов. Этот тип характерен, прежде всего, для собак с собственно окрасами. В целом доминантный черный окрас имеет более широкое распространение среди собак разных пород, чем рецессивный.

Рецессивный черный окрас. Молекулярно-генетические исследования, проведенные в рамках программы «Геном собаки», показали, что в локусе «A» присутствует рецессивный аллель a, инициирующий формирование сплошного окраса. При наличии в генотипе собаки аллелей B- и E- образуется сплошной черный окрас. Этот вариант черного окраса рецессивен по отношению к зонарному, соболиному, чепрачному и подпалому окрасу, но ни в коем случае не к коричневому. Рецессивный черный окрас отмечен у животных многих видов: кошек, мышей, крыс. В природе животные-меланисты встречаются с той же низкой частотой, что и альбиносы. Несмотря на их редкость, наличие меланистов отмечено для многих видов млекопитающих. Поэтому наличие этого аллеля в геноме собаки вполне закономерно. Однако, судя по всему, частота проявления этого аллеля среди собак весьма невелика.

⁵ К с. 41 (о влиянии локуса E, и в частности о механизмах возникновения тигровости).

Аллель k^{br} («br» от англ. brindle, тигровость) обуславливает неравномерное распределение пигментов по корпусу с образованием вертикальных полос. Ранее аналогичный аллель относили к локусу E, однако среди исследователей постоянно возникали споры о месте его положения в локусе.

Тигровый окрас может варьироваться от почти черного с едва заметными рыжими пестринами до песочного с едва заметными темными полосами. Очевидно, что столь высокая степень варибельности тигрового окраса зависит от наличия специфических генов-модификаторов, а также от аллелей локусов A и E.

Тигровый окрас не проявляется на фоне действия аллелей aa. Таким образом, эта пара аллелей эпистатична по отношению к аллелю k^{br}. Сочетание a^wB-k^{br} дает серо-тигровый окрас, а сочетание a^{ay}B-k^{br} — рыже-тигровый. При наличии аллелей a^{at} или a^{as} полосы заметны только на светлых участках. Такие собаки были получены Литтлом в экспериментальных многопородных скрещиваниях. Замена аллелей B- на bb приводит к образованию коричневых полос на фоне основного окраса, что в ряде случаев делает их практически незаметными. При наличии аллеля E^m получается тигровый окрас с маской.

⁶ К с. 43 (дебаты в отношении локуса E, отношения доминантности между аллелями этого локуса)

ПРИМЕЧАНИЕ. Мнения исследователей по поводу наличия и характера доминирования одних аллелей этого локуса над другими, основанные на наблюдениях за скрещиваниями собак разных пород, иногда расходятся довольно сильно. В частности, ранее в составе данно-

го локуса числился аллель $E^{br}(e^{br})$, который, как считалось, обуславливает тигровость. Однако молекулярно-генетические исследования показали, что аллель, кодирующий развитие тигровости, относится к локусу К. Серьезные разногласия между учеными возникали и по поводу аллеля $E^m(e^m)$, обуславливающего проявление у собаки темной маски. Робинсон считал, что наличие маски связано с доминантным геном особого локуса — Ма (mask), поскольку маска наблюдается и у тигровых, и у зонарно-серых собак, в то время как многие собаки собачьего окраса маски не имеют. В течение длительного периода большинство ученых придерживалось именно этой точки зрения. Однако современные исследования однозначно доказали принадлежность этого аллеля именно к локусу Е.

Эпистатичными по отношению к аллелю E^m являются доминантный аллель К- и рецессивная пара аллелей аа. Под воздействием аллелей К- и аа наличие маски бывает просто незаметным на фоне сплошного окраса. Однако при этом собаки, имеющие сплошной окрас, вполне могут быть носителями аллеля маски. На фоне зонарно-серого, чепрачного, подпалого и тигрового окрасов маска проявляется в полную силу. Однако у интенсивно-рыжих собак — носителей коричневого пигмента она может также стать практически незаметной. Аллель E^m (маска) может проявлять разную степень экспрессивности.

* К с. 45 (об аллелях Int):

ПРИМЕЧАНИЕ. Предположение о наличии аллелей Int было выдвинуто российским генетиком Н.А. Ильиным (1932). Однако многие более поздние авторы ставят наличие этих аллелей под сомнение.

* К с. 47 (о действии гена поселения G):

ПРИМЕЧАНИЕ. Необходимо помнить о том, что появление светлых волос в шерстном покрове может носить разный характер и обуславливаться различными причинами.

Так Робинсон (1982) называет локус G прогрессирующим поселением, ссылаясь при этом на Литтла. Однако у Литтла прогрессирующее поселение у собак, по аналогии с другими видами животных, названо чалостью. Чалость представляет собой совершенно другое явление и определяется аллелем R.

Описывая прогрессирующее поселение у собак, Робинсон по сути дела имеет в виду именно чалость, а не возрастное изменение окраса, вызванное геном G. Под воздействием последнего происходит осветление, но не окончательное обесцвечивание самих волос, и ни в коем случае не перемешивание окрашенных волос с обесцвеченными, что характерно для чалости. Чалость (R — roan) отличается значительным количеством индивидуальных вариаций и имеет отчетливую тенденцию возрастного проявления. Например, щенки некоторых спаниелей, континентальных легавых, английских сеттеров в детстве имеют пятнистый окрас, который с возрастом становится чалым. В данном случае наблюдается отчетливое взаимодействие аллелей чалости и тигровой испещренности — Т. Чаще всего чалость отмечается у собак с пуделеобразной шерстью, у шнауцеров, черных терьеров, континен-

тальных легавых, спаниелей, гончих и некоторых других пород.

Современные авторы отмечают также наличие ряда других аллелей, способствующих осветлению окраса у разных животных.

* К с. 63: «Возможно, существует M^b , отвечающий за «белую мраморность» и занимающий промежуточное положение между М и M^+ ».

ПРИМЕЧАНИЕ. Большинство авторов аллель M^+ обозначается как m. В настоящий момент считается также, что «белая мраморность» инициируется не аллелем M^b , а расположенным в другом локусе аллелем Н.

* К с. 122: «Йоркширские терьеры рождаются с рыжим чепрачным окрасом, но постепенно седеют и превращаются в рыжих с серым чепраком. Однако в действительности ген поселения воздействует на весь шерстный покров, так что данный окрас было бы точнее описать как «красно-чалый с серым чепраком» или «седеющий рыжий чепрачный»».

ПРИМЕЧАНИЕ. У некоторых собак с тонкой и длинной шерстью осветление окраса происходит в связи с затруднением поступления пигментов в волосы подобного типа. Интересно отметить, что в ряде случаев осветление в большей степени касается черных волос, чем рыжих или желтых. Это связано с разницей в размере пигментных гранул эумеланина и феомеланина. Тонкие шелковистые волосы не дают возможности создания в них достаточной плотности пигментных гранул, содержащих эумеланин. По мере удлинения волос в них создается разреженность пигментных гранул и, соответственно, происходит их осветление. Пигментные зерна, содержащие феомеланин, значительно мельче, чем эумеланиновые, — они продолжают поступать в волос беспрепятственно и создают в нем достаточную плотность пигмента. Поэтому интенсивность окраса рыжих волос с возрастом практически не меняется. Такое явление наблюдается у йоркширских терьеров с наиболее правильным окрасом и структурой шерстного покрова.

В более толстых и жестких волосах не происходит постепенного уменьшения концентрации эумеланиновых гранул, и они сохраняют интенсивный черный цвет. Разная степень осветления рыжих и черных волос говорит о том, что этот процесс не связан ни с аллелем возрастного, ни с аллелем врожденного ослабления окраса, а только с изменением структуры волоса.

* К с. 128: «Теоретически, термин «пятнистость» по своему значению шире, чем «белая пятнистость». С наличием белых пятен он стал устойчиво связываться лишь под влиянием данных генетики».

ПРИМЕЧАНИЕ. В «классической» генетике окрасов существуют понятия «белая пятнистость», к которой относятся обычная белая пятнистость, крапчатость и мраморность, — а также «желтая пятнистость», включающая в себя тигровость, подпал и чепрак.

М.Сотская, к.б.н.

СОБСТВЕННО ОКРАСЫ



Черный



Голубой



Коричневый



Бежевый



Красно-рыжий



Темно-рыжий



Светло-рыжий



Палевый



Слоновая кость



Серебристо-песочный



Платиновый



Белый

КОМБИНИРОВАННЫЕ ОКРАСЫ



Рыжий с маской



Рыжий с зачернением



Рыжий тигровый



Черно-подпалый



Рыжий чепрачный

МОДИФИЦИРОВАННЫЕ ОКРАСЫ



Поседение



Мраморность



Белая пятнистость



Пятнистость с крапом



Пятнистость с испещренностью

