

Генетика окрасов

Аллели гена «Агути»

- **Фенотипическое проявление — Символ**
- Сплошной черный — A^s
- Доминантный желтый (рыжий) — A^y
- Агути (волче-серый) — A
- Чепрачный — a^{sa}
- Черно-подпалый — a^t

- Исходный ген А («агути») отвечает за волче-серый окрас диких псовых и большинства, если не всех пород собак, имеющих волчеобразный серый окрас. К таким породам можно отнести серую сибирскую хаски, серого норвежского элькхунда и других собак крайнего Севера. Возможно, что серая немецкая овчарка имеет генотип АА.

- В результате мутагенеза ген А дал четыре мутантных аллеля: два доминантных (A^s и A^y) и два рецессивных (a^{sa} и a^t) по отношению к исходному гену А.

- Ген A^s отвечает за сплошной черный окрас, характерный для многих пород. Этот окрас варьирует от угольно-черного до буро-чёрного. Последний образуется в результате различного числа остаточных агути-подобных волос. Нечистокровные черные собаки часто имеют бурый оттенок. При ближайшем рассмотрении их шерсти можно выявить некоторое количество зонарных волос наряду с чисто черными.

- Наиболее простое объяснение этому явлению заключается в том, что ген A^s сам по себе не может индуцировать образование чисто черных волос. Для этого ему требуется наличие достаточного количества модифицирующих полигенов, селекционно отобранных при выведении чистокровных пород.

- Можно также предположить, что ген A^s не полностью доминантен, тогда генотип A^sA^s определяет чисто черный окрас, а генотипы A^sA^y или A^sA — бурый.

- Агути-подобные волосы могут давать также специфический красноватый оттенок, описанный Литтлем (1957), который предположил, что такой оттенок образуется благодаря неполному доминированию A^s над A^y и a^t .

Литтл показал, что у особей A^sA^y красноватый оттенок встречается в основном на боках, голове, шее и конечностях, а особи с генотипом A^sa^t имеют красноватый оттенок только там, где должны располагаться подпалы у особей a^ta^t . Такое неполное доминирование вполне возможно. Однако, следует заметить, что статистически это еще не доказано.

- Доминантный аллельный ген A^y отвечает за рыжий окрас собаки. Этот ген дает чисто рыжих собак, но при этом обнаруживаются волосы с черными кончиками (т.н. типированные) на голове, плечах, вдоль спины, включая хвост.

- При наличии значительного количества таких волос можно говорить о соболином окрасе. Поэтому, этот аллель можно назвать также аллелью соболиного или соболе-рыжего окраса. По этой терминологии полностью рыжие формы можно обозначить как золотисто-соболиные или светло-соболиные.

- Количество зачерненных волос или степень проявления соболиного окраса варьирует, что обусловлено полигенами, которые наследуются независимо от А. В совокупности, эти полигены известны под названием «затеняющие».

- Литтл предположил, что соболиный окрас проявляется при гетерозиготном генотипе $A^y a^t$. Тогда, при скрещивании обеих особей соболиного окраса, потомство должно быть рыжим, соболиным и черно-подпалым в соотношении 1:2:1 соответственно. Экспериментально, примерно так и получалось.

- Ген чепрачности a^{sa} определяет V-образный характер пигментации шерсти по обеим сторонам туловища, как, например, у эрдельтерьера или бигля. На первый взгляд, фенотипы a^{sa} и a^t сходны, но чепрачные особи имеют больше рыжего, чем черно-подпалые, особенно на морде, плечах, боках и конечностях.

- Однако, большое распространение черного в чепрачном окрасе может напоминать черно-подпалый. Из двух этих окрасов чепрачный наиболее variabelен.

- Наиболее очевидно, что самым близким аллелем к гену A является аллель a^{sa} . В основном A и a^{sa} проявляются сходно. Так, у нечистокровных животных наблюдаются все переходы от зонарного (волче-серого) до чепрачного окрасов.

- Фокс (1978) предположил, что зонарный и чепрачный окрасы обусловлены действием одного и того же гена. Он скрещивал койота и бигля и в последующих двух поколениях получил в общей сложности 16 животных, которые летом были темно-соболиного окраса, а зимой светлели до светло-соболиного.

- Литтл (1957) предположил, что чепрачный и черно-подпалый окрасы обусловлены действием одного аллеля, а различия между ними являются результатом работы модифицирующих полигенов.

- В 1976 году Виллис убедительно продемонстрировал различия между генами a^{sa} и a^t и доказал доминирование a^{sa} над a^t . Не очень правдоподобна также и идея о существовании более одного аллеля, кодирующего чепрачный окрас. В этом случае наблюдались бы явные скачкообразные различия, тогда как встречаются постепенные переходы от самых затемненных до самых светлых чепрачных окрасов.

Аллели протяженности окраса

- | ■ Фенотип — | Символ |
|---|----------|
| ■ Тигровость — | E^{br} |
| ■ Нормальное распространение черного пигмента, обусловленное действием других локусов — | E |
| ■ Полное отсутствие черной пигментации шерсти — | e |
| ■ | |

- Исходный ген дикого типа E отвечает за распространение или продуцирование черного пигмента по поверхности всего тела, например, у чисто черных, чепрачных или черноподпалых собак. Гены E и e являются мутантными аллелями гена E.

- Ген E^{br} отвечает за чередование черных и рыжих полос, что характерно для многих пород. Такой окрас называется тигровым. Ген E^{br} доминантен по отношению к гену E . Ген e отвечает за образование только желтого пигмента по всей поверхности тела и препятствует синтезу черного пигмента в волосе, не влияя на черную пигментацию мочки носа, кожи, губ, пасти и век.

- Тигровость может варьировать от почти черного окраса, с почти незаметными рыжими пестринами, до песочного, слегка украшенного черными штрихами.

- Несмотря на интенсивность пигментации все желтовато-коричневые, желтые, рыжие, красные животные содержат в волосах только желтый пигмент. Реальная степень выраженности окраски зависит от действия модифицирующих генов независимо от того, какой ген присутствует в геноме: A^y или e , или оба вместе.

Взаимодействие локусов А и Е

- Экспрессия аллелей агути зависит от присутствия гена Е, определяющего насколько полно распространяется черный пигмент по шерстному покрову животного под действием какого-либо из генов агути.

■ Окрас —	Генотип
■ Сплошной черный —	A^s-E-
■ Ау-рыжий —	A^y-E-
■ Чепрачный —	$a^{sa}-E-$
■ Подпалый —	$a^t a^t E-$

- При мутации гена E к e , весь пигмент волос становится желтым, т.е. прекращается синтез черного пигмента. При этом невозможно становится «выявить экспрессию агути аллелей, т.к. их экспрессия зависит от присутствия черного пигмента. Следовательно, все вышеперечисленные генотипы, при замене E на e , будут давать только рыжий окрас различной степени интенсивности.

■ Окрас —

■ е-рыжий —

■ —

■ —

■ —

Генотип

A^s-ee

A^y-ee

$A^{sa}-ee$

$a^t a^t ee$

- Описывая ранее каждый из сравниваемых локусов, мы выяснили, что у собак существует две независимые системы, отвечающие за рыжий окрас. Обе эти системы ведут себя рецессивно по отношению к черному окрасу. Так, A^y -рыжий окрас получается при скрещивании двух черных особей с генотипами A^sA^yEE ; а е-рыжий — при скрещивании собак любого окраса из агути-серии, но гетерозиготных по локусу E (Ee).

- Со сто процентной уверенностью, A^y -рыжий можно отличить от е-рыжего, когда от двух рыжих родителей получаются еще и чепрачный или черно-подпалый окрасы ($a^{sa}-EE$ или $a^t a^t EE$ соотв.), как это часто бывает у такс.

- У многих особей, окрашенных по типу **A^y**, обнаруживается варьирующее количество черного пигмента в шерсти, обычно в виде темно-типированных волос на голове, вдоль спины, на плечах и боках. Если такие волосы многочисленны, то получается соболиный окрас.

- Для **A^y**-рыжего окраса характерно также наличие черной маски, захватывающей морду и уши. Напротив, **e**-рыжий окрас не имеет заметных типированных волос или маски. Однако, некоторые **A^y**-рыжие особи бывают настолько лишены черных волос, что фенотипически неотличимы от **e**-рыжего окраса.

- Если в одной породе встречаются случаи, когда от двух рыжих особей получаются черные щенки, можно утверждать, что генофонд данной породы имеет как A^Y , так и e . Например, при скрещивании рыжей собаки с генотипом $A^Y A^Y EE$ и рыжей собаки с генотипом $A^s A^s ee$ потомство будет черным (генотип $A^s A^Y Ee$), так как A^s и E доминантны над A^Y и e соответственно.

- **A^y**-рыжий не может иметь ген **A^s**, следовательно, этот аллель привнесен от **e**-рыжей особи. Т.о. это доказывает, что скрещиваемые рыжие собаки имеют разное генетическое происхождение своего окраса.

- Скорее всего большинство рыжих особей несут ген A^y . Фактически, любой рыжий окрас, который имеет некоторое количество черных волос на ушах или вдоль спины, скорее образован за счет действия гена A^y , чем e .

- Более четко выявить ген e можно:
1) при скрещивании чепрачного или черно-подпалого окрасов друг с другом в разных сочетаниях, если их генотипы $a^{sa}-Ee$ или $a^t a^t Ee$. Тогда, генотип всех рыжих потомков первого поколения будет ee ;

- 2) при скрещивании рыжих с чепрачными или черно-подпалыми: если получаются черные щенки, то рыжий производитель должен быть **A^s-ee;**

- 3) при скрещивании двух рыжих собак. Как было сказано, выше, если получаются черные щенки (A^sA^yEe), то один из родителей должен быть ee . В данном случае проблема состоит в том, чтобы определить, какой из производителей несет ee .

- Литтл предположил, что генотип **ee** несут следующие породы:
- Бигль
- Далматин
- Английский сеттер
- Золотой ретривер
- Сеттер гордон
- Ирландский сеттер
- Лабрадор ретривер
- Пойнтер
- Пудель

- Бернс и Фразер полагают, что золотистый кокер-спаниель тоже может нести **ee**, но Литтл считает, что в этой породе одновременно существуют и **A^y**-рыжие и **ee**-рыжие особи. Присутствие обоих генотипов в одной породе может вызвать путаницу у собаководов с начальными генетическими знаниями, которые не представляют, что могут одновременно существовать два генетически различных рыжих окраса.

- К таким породам Литтл отнес следующие:
- чау-чау
- английский спаниель
- филд-спанпель

- Аллель тигровости, E^{br} проявляет свои характерные черты только на рыжих областях, расположение и площадь которых определяется генами серии агути. Ген E^{br} индуцирует синтез черного пигмента в волосах, расположенных на рыжих ареалах в виде пигментированных полос или штрихов на рыжем фоне.

■ Окрас —	Генотип
■ Сплошной черный —	A^s-E^{br-}
■ Тигровый —	A^y-E^{br-}
■ Темно-тигровый —	$a^{sa}-E^{br-}$
■ Черно-тигровый —	$a^t a^t E^{br-}$

- Ген A^s эпистатичен по отношению к E^{br} . Это не удивительно, т.к. A^s -индивиды полностью черные и не имеют рыжих участков, на которых могли бы развиваться тигровины. Однако, в комбинации с геном A^y , E^{br} экспрессируется.

- Несомненно, что у большинства пород тигровый окрас определяется генотипом **A^y-E^{br}-**.

- Генотип $a^{sa}-E^{br}-$, определяющий чепрачно-тигровый окрас, дает тигровость на рыжих участках типично чепрачного окраса. Расположение полос будет зависеть от типа чепрачности. Если развитие чепрака незначительно, то полосы проявятся на большей части тела, хотя сами по себе они будут темными. Если чепрак развит значительно и охватывает большую часть туловища, то полосы останутся только на ногах и животе, и такая собака будет выглядеть, как очень темно-тигровая.

- Генотип $a^t a^t E^{br}$ -, определяющий темно-тигровый окрас, дает полосы, расположенные на подпалах. Фенотип таких животных — наиболее четкое доказательство того, что E^{br} работает только на рыжем фоне. Эти собаки, несомненно, черно-подпалые, несмотря на тигровость подпалов, интенсивность которой может варьировать.

Коричневый окрас

- Организм млекопитающих продуцирует всего два пигмента — это желтый и черный пигменты. Они содержатся в гранулах, расположенных внутри волоса. Цвет, количество и форма этих гранул и определяют окрас волоса. Черный волос имеет овальные, интенсивно окрашенные гранулы, содержащие черный пигмент меланин. Палевые, рыжие, красные или желтые волосы имеют более мелкие, округлые гранулы, содержащие желтый пигмент.

- У животных коричневого окраса (иногда его называют шоколадный или печеночный) или коричнево-чепрачных, или коричнево-подпалых, гранулы в коричневых волосах имеют меньше черного пигмента, чем в черных волосах, и оптически выглядят как коричневые. У тех же животных рыжие волосы не изменены.

- Очевидно, что мутантный ген, продуцирующий коричневый цвет, действует только на гранулы, содержащие черный пигмент, осветляя их. Для человеческого глаза это выглядит как коричневый. Т.о, здесь мы имеем дело с двумя альтернативными генами, определяющими черный окрас волос (**B**) и коричневый окрас волос (**b**).

- Исходным является ген **B**. Он доминантен по отношению к мутантному гену **b**. Ген **b** изменяет все черные волосы на коричневые, а так же осветляет все пигментированные участки кожи губ, пасти, когтей, мочки носа и радужину глаз.

- Сплошной коричневый окрас получается при комбинации гена **b** с геном **A^s** из агути-серки (**A^s-bb**).

- Т.к. ген **b** не влияет на пигментацию рыжих районов, то можно всех рыжих собак разделить на два типа: это «черные» рыжие собаки, несущие ген **B** в генотипе **A^y-B-** или **B-ee**, и «коричневые» рыжие собаки, несущие **b**: **A^y-bb** или **bbee**.

- Эти окрасы внешне не идентичны, так как во втором случае происходит ослабление пигментации кожи и глаз и такие собаки при рыжем окрасе будут иметь коричневую мочку нос, обводку глаз, губ, осветленные глаза и пр.

Ослабление окраса

- Пигментные гранулы в нормально окрашенном волосе расположены достаточно непрерывно по мере роста волос. В основании цвет менее интенсивен. Например, черные волосы имеют интенсивно черный окрас на концах, бледнея к основанию и становясь совсем голубоватыми у корня, благодаря постепенному уменьшению количества гранул по направлению к коже.

- То же самое происходит и с пигментацией рыжих волос. Они интенсивно пигментированы на концах, бледнея до палевого у основания. При внешнем осмотре более бледные основания полос не видны, но заметны у стриженных или длинношерстных особей.

- «Голубизна» голубых собак тоже является результатом уменьшения количества пигментных гранул, однако это обусловлено другими механизмами. Гранулы в волосах таких собак откладываются не непрерывно, а островками или глыбками. Вследствие этого, одни участки волос содержат больше пигмента, другие меньше.

- В результате этого, для человеческого глаза шерсть, состоящая из таких волос, будет выглядеть серой в случае черного пигмента или палевой в случае желтого пигмента. Различия в диспозиции пигментных гранул обязаны паре генов: **D** и **d**. Последний вызывает прерывистое распределение пигментных гранул в волосе. Таким образом, ген **D** отвечает за интенсивное прокрашивание, а ген **d** — за ослабление пигментации.

- У млекопитающих существует четыре основных окраса, именуемые как черный, голубой, коричневый и лиловый У собак встречаются все четыре окраса и получаются они в результате комбинаций генов **b** и **d** с **A^s** и **E**.

- **Окрас** —
- Черный —
- Голубой —
- Коричневый —
- Лиловый —

Генотип

$A^s-B-D-E-$

$A^s-B-ddE-$

$A^s-bbD-E-$

$A^s-bbddE-$

- У многих пород собак встречаются и другие окрасы. Если вместо A^s - в геноме присутствуют $a^t a^t$ те же самые четыре основных окраса дают различных двуцветных или подпалых собак.

- | ■ Окрас — | Генотип |
|------------------------|------------------|
| ■ Черно-подпалый — | $a^t a^t B-D-E-$ |
| ■ Голубо-подпалый — | $a^t a^t B-ddE-$ |
| ■ Коричнево-подпалый — | $a^t a^t bbD-E-$ |
| ■ Лилово-подпалый — | $a^t a^t bbddE-$ |

- Ген **d** влияет как на черную (коричневую), так и на желтую пигментацию. Следовательно, голубо-подпалый и лилово-подпалый корректнее было бы обозначить как голубо-кремовый и лилово-кремовый. Однако, приставку - подпалый следует сохранять в тех случаях, когда нужно подчеркнуть определенный характер распределения цветов.

- Ген **d** присутствует у огромного количества пород собак и распространенность его зависит от степени популярности голубого окраса Ген **b** не так распространен, но встречается особенно часто у спаниелей. Действительно, некоторые породы спаниелей всегда гомозиготны по гену (**bb**).

- Это американский и ирландский водяной спаниели и Суссекс. У других пород разрешены как ген **B**, так и **b**. Любопытно, что породы, имеющие ген **b**, как правило, не имеют гена **d**, следовательно лиловая комбинация (**bbdd**) крайне редко встречается.

- Однако, этот генотип формирует основу уникального окраса веймаранской гончей, генотип окраса которой: **A^s-bbddE-**.

- Большинство любителей-собаководов имеют свои предпочтительные термины для обозначения различных окрасов. Так, коричневый окрас часто называют печеночным или шоколадным. Лиловый окрас настолько редок и необычен, что для него нет общего термина. Окрас веймаранской гончей описывается как серебристый, что является по общему признанию наиболее подходящим термином. Однако, для собаководов полезно знать, что в генетике млекопитающих термин «лиловый» обозначает окрас, обусловленный генотипом **bbdd**.

- В комбинации с генами **A^y** и **E^{br}** гены **B** и **D** и их аллели дают четыре типа тигровых собак.

■ Окрас —	Генотип
■ Черно-тигровый —	$A^y-B-D-E^{br-}$
■ Голубо-тигровый —	$A^y-B-ddE^{br-}$
■ Коричнево-тигровый —	$A^y-bbD-E^{br-}$
■ Лилово-тигровый —	$A^y-bbddE^{br-}$

- Сказанное применимо ко всем формам тигровости, описанным ранее. Сомнительно, чтобы некоторые коричневые и лиловые формы отчетливо распознавались собаководами. В любом случае они были бы необычны.

- Ген **b** действует только на черный пигмент, следовательно, все рыжие фенотипы выглядят обычно, но присутствие этого гена выявляется по изменениям окраски радужины глаз, кожи, когтей. Ген **d** ослабляет рыжий до кремового, при этом изменения пигментации кожи, глаз и когтей незначительны.

- Соболиный окрас имеет генотип **A^y-B-D-E-**. Интенсивность затенения зависит от наличия модифицирующих полигенов. Причем, черное затенение может быть ослаблено до коричневого под воздействием гена **b**, тогда получится шоколадно-соболиный окрас. Однако, сомнительно, чтобы такой окрас можно было легко распознать

- . Многие собаководы определяют такой окрас как желтый или рыжий, особенно, если затенение незначительно и тогда оно не выделяется на рыжем фоне. Соответственно, голубо-соболиный или лилово-соболиный сразу и не отличить от простого кремового или палевого.

Аллели белого окраса, альбинизма

- Серия аллелей белого окраса или альбиносическая фундаментально контролирует синтез пигмента по всему телу. Можно только удивляться, почему целая серия генов так названа, хотя альбинизм чрезвычайно редок среди собак. Ответ следует искать в общей генетике окрасов млекопитающих. Альбинизм может быть редок у собак, но он обычен у многих млекопитающих.

- Лocus альбинизма более мутабилен, чем другие локусы. Таким образом, появилась серия аллелей с характерными фенотипами. Более того, эти фенотипы сходны у всех видов млекопитающих, поэтому общие знания хорошо применимы и в случаях собак, так как явление альбинизма у них крайне редко.

- Общее количество мутантных аллелей локуса альбинизма неизвестно, но, по крайней мере, три из них установлены.

- **Фенотип -** **Символы гена**

- Полное проявление окраса — C
- Шиншилла — C^{ch}
- Голубоглазый альбинизм — C^b
- Полный альбинизм — c

- Все нормально окрашенные собаки имеют ген **C**, который разрешает экспрессию генов синтеза пигментов. Типично, что аллели, следующие ниже в таблице, разрешают экспрессию все меньшего количества пигмента. Последний ген в таблице полностью запрещает синтез любого пигмента.

- Аллель шинилла (c^{ch}) характерен тем, что осветляет рыжий до бледно-желтого, и почти или совсем не влияет на развитие черного пигмента. Похоже, что этот ген присутствует у пород, имеющих бледно-желтый окрас, таких, как норвежский элькхунд. Ген c^{ch} осветляет как A^y -рыжих; так и ee -рыжих собак. В частности, наиболее ожидаемым генотипом для золотого ретривера следует признать $c^{ch}c^{ch}ee$.

- Второй аллель шиншиллы, обозначенный Литтлем, как c^e , возможно, отвечает за почти белый фенотип с кремовой тенью вдоль спины, на плечах и голове. Если принять существования этого аллеля, то генотип этих окрасов будет $A^y-c^e c^e$ или $c^e c^e ee$. Можно также предположить, что белые вариации окраса у некоторых пород имеют эти же генотипы, например, вестхайленд-уайт-терьер.

- Ни один из полностью белых окрасов у собак не является настоящим альбиносным, так как при этом собаки имеют темные глаза. Следует заметить, что возможность существования аллеля типа шиншилла c^{ch} основывается более на фенотипических наблюдениях, чем на результатах экспериментальных скрещиваний.

- Существование нескольких аллелей шиншиллы можно подвергнуть сомнению, предположив, что не шиншилла, а модифицирующие полигены ослабляют рыжий до палевого во многих случаях. В конечном итоге, пока следует признать достоверным существование только одного аллеля гена шиншилла.

- Литтл часто упоминал в своей книге, что ген **C** не полностью доминантен по отношению к **c^{ch}**. Но это противоречит наблюдениям у других видов животных. Однако, если признать, что в случаях, описанных Литтлем, рыжий окрас ослабляется под действием полигенов, а не **c^{ch}**, тогда неполное доминирование **C** не удивительно.

- Полный альбинизм, выраженный в чисто белой шерсти, розовых зрачках и просвечивающей красной радужине, крайне редок у собак. Витни (1947) и Литтл (1957) описали таких альбиносов у пекинесов.

Ослабление окраса, сопряженное с розовоглазием

- Эта форма ослабления, в целом, обычна для млекопитающих, но редка у собак. Возможно, что одна из форм осветленного фенотипа с голубыми глазами имела этот ген. Для подобного типа ослабления характерны голубоватый или сероватый окрас и красноватые глаза.

- Его следует отличать от обычного ослабления до голубого (ген **d**), когда зрачки остаются темными. Несмотря на уменьшение количества пигмента, «розовоглазое ослабление» не связано с локусом альбинизма, а является мутантной формой (**p**) гена **P**, также отвечающего за развитие интенсивной окраски шерсти и глаз.

- При скрещивании между некоторыми из обнаруженных «альбиносов» были получены щенки с темно-окрашенной шерстью и глазами, что может произойти только, если у родителей за окрас отвечали разные независимые гены, продуцирующие розоватые глаза и осветленный окрас шерсти. Например, кроссы между **ССpp** (розовоглазое ослабление) а **c^bc^bPP** (голубоглазое ослабление) дают интенсивно окрашенное потомство (**Cc^bPp**).

- Красноватые глаза не всегда полностью лишены пигмента (в противном случае они были бы розовыми) и радужина у них часто голубоватая.

- Гены **c^b** и **p** взаимодействуют друг с другом в генотипе **c^bc^bpp** и продуцируют псевдоальбиносов. При этом, каждый действует так, чтобы удалить пигмент, разрешенный другим. Глаза в этом случае должны быть розовыми, а шерсть почти или совершенно белая. У животных, гомозиготных по **b** (**bb**) гены **c^b** и **p** могут иметь больший эффект на окрас глаз, чем у имеющих **B**.

Грифельно-серое ослабление

- О гене грифельно-серого окраса известно очень мало. Он наследуется как доминантный и фенотипически сходен с геном ослабления до голубого (**d**). Этот ген обнаружен лишь однажды у колли (символ **Sg**).

Ослабление по типу «пуховки»

- Это необычное ослабление в значительной степени промежуточно. Щенячья шерсть таких мутантных черных особей сначала серая, потом, к 6-8 месяцам, становится нормальной черной с легким, светловатым оттенком. Ген не оказывает воздействия на желтый пигмент и цвет мочки носа. Ген «пухового ослабления» обнаружен пока только у колли (символ **pp**). Как действует и как наследуется этот ген неизвестно.

Мраморный окрас (мерль)

- Мерль — название, данное для обозначения окраса, при котором наблюдается неровное прокрашивание в виде более темных и более светлых участков одного и того же цвета. Такой окрас встречается у шелти, колли, такс, мраморных догов (арлекинов). Окрас мерль получается в случае гетерозиготного состояния гена **M**, который доминантен по отношению к исходному **m**.

- Светлые участки получаются при смешении нормальных и осветленных волос, причем, это более заметно на черном фоне, чем на рыжем. В гомозиготном состоянии ген мерль дает сплошной белый окрас, частично или полностью голубую радужину глаза, часто редуцированное глазное яблоко, частичную или полную стерильность.

Генотипы мерлевых окрасов:

- | ■ Окрас — | Генотип |
|------------------------------|--------------|
| ■ Голубой мерль — | A^s-Mm |
| ■ Голубой/биколорный мерль — | $a^t a^t Mm$ |
| ■ Рыжий/соболиный мерль — | A^y-Mm |

- При «голубом» или пятнистом мерле районы нормальной и голубой окраски резко различаются. В типичном случае — это голубая собака с черными пятнами неправильной формы, разбросанными на голубом фоне. Сходный эффект можно видеть у черно-подпалого мерля, в большей степени на черпаке и в меньшей — на животе.

- Ген **M** — больше влияет на черный/коричневый пигмент, нежели на желтый, поэтому, у чисто рыжих собак мерлевая пятнистость не так явно выражена. Замечено, что ген **M** усиливает белую пятнистость. **MM** по фенотипическим проявлениям (белый окрас, частичная глухота, микрофтальмия).

- Из-за того, что ген мерль в гомозиготном состоянии несет ряд нежелательных признаков, не следует скрещивать гетерозигот, а тем более гомозигот между собой. Логичнее получать мраморных собак, скрещивая мраморных и нормально окрашенных особей. В этом случае получатся как мраморные, так и нормальные щенки.

CN — ослабление

- Этот ген ослабляет как черный пигмент, так и желтый: черный до тускло-серого, а желтый до бежевого или почти белого. Соболиный окрас трансформируется в серебристо серый или почти белый в соответствии со степенью затененности. Мочка носа окрашена в светло-рыжевато-коричневый цвет, что заметно отличает действие гена **cn** от действия других генов ослабления окраса.

- Волос **сn**-щенков имеет более тонкое строение и может даже казаться слегка волнистым. Этот эффект исчезает у взрослых. Наследуется рецессивно и является полулетальным, вызывая дефицит нейтрофилов крови, что серьезно влияет на способность индивидуума противостоять бактериальной инфекции. Большая часть щенков, несущих **сnсn** погибает в течении нескольких первых месяцев жизни. «**сn** — **ослабление**» пока известно только для колли.

Прогрессирующее поседение

- Литтл (1957) предположил, что прогрессирующее поседение, или посерение, которое наблюдается у некоторых пород собак, происходит благодаря действию полудоминантного гена **G**. Автор не приводит экспериментальных данных по скрещиванию для подтверждения своего предположения

- Витни (1952, 1958) опубликовал результаты, которые указывают на то, что прогрессирующее посеждение детерминировано одним геном. Сначала он обозначил этот ген как **si**, потом согласился с термином Литтля (**G**). Характер наследования гена (рецессивный, полудоминантный или доминантный) до сих пор еще не ясен окончательно.

- Термин «поседение» употребляется в генетике млекопитающих в случае, когда надо отметить появление значительного количества белых волос на теле. В этом случае количество темных волос превосходит количество белых и животное кажется темным, испещренным белыми волосками. Если количество белых волос больше, чем темных, то такой окрас называют чалым. Непонятно пока, то ли это две отдельные генетические формы, та ли различные степени экспрессии одного гена.

- Щенки, имеющие ген **G** рождаются черными (или интенсивно окрашенными), потом сереют (светлеют). Гетерозиготы **Gg** могут изменяться до темно-серо-голубого. В некоторых случаях это происходит достаточно быстро, но, в основном, животные седеют на протяжении всей жизни. Сходные изменения происходят с гомозиготами, но более резко и глубоко.

- Поседение начинается в возрасте нескольких недель и со временем окрас становится серо-голубым. Причем, степень выраженности варьирует как от породы, так и от индивидуума. Поседение может происходить равномерно по всей поверхности туловища, а может и частично. Так, например, у бедлингтона верх головы и часть плеч могут стать почти белыми.

- | ■ Окрас — | Генотип |
|----------------------------------|----------------|
| ■ Серебристый — | $A^s-B-D-E-GG$ |
| ■ Шоколадно-серебристый — | $A^s-bbD-E-GG$ |
| ■ Голубо-серебристый — | $A^s-B-ddE-GG$ |
| ■ Кремово-серебристый — | $A^s-B-D-eeGG$ |
| ■ Светло кремовый, серебристый — | $A^s-B-ddeeGG$ |
| ■ | |

- Животные имеющие вышеперечисленные окрасы являются серебристыми или чалыми, у которых белые или слабопрокрашенные волосы перемежаются с окрашенными. При этом, если на тела много окрашенных волос, то цвет их легко фенотипически идентифицировать, но, если их мало, определить окрас можно лишь по общему впечатлению.

- Так, все **bb** можно идентифицировать по наличию коричневой мочки носа и осветленных глаз. Шерсть может быть с легким коричневатым оттенком. Таким же образом **ee**-серебристые животные могут иметь бледно-желтый или кремовый оттенок. Все фенотипы можно легко распознать до начала посеждения. Следует отметить, что **As-B-ddE-GG** должны иметь голубой окрас даже до начала посеждения благодаря наличию гена **d**, а не **G**.

- Экспрессия гена **G** может быть не так заметна благодаря эффекту ослабления за счет гена **d**. Любая порода, где какие-то особи рождаются интенсивно окрашенными, а затем постепенно бледнеют до отчетливо более светлого окраса, имеет в своем генофонде ген **G**. Очевидно, что он имеется у таких пород, как бедлингтон, керриблютерьер, бобтейл, пудель.

- ген G может присутствовать у кернтерьера, денди-динмонттерьера, скайтерьера и йоркширского терьера. Можно также предположить его наличие у австралийского терьера и австралийского шелкового терьера.

Белая пятнистость

- Наличие белого узора на туловище характерно для многих пород собак. Более того, у многих из них характер расположения белых отметин является чуть ли не основным признаком. Теоретически, белые участки рассматриваются как белые пятна, не взирая на количество белого.

- Раньше этот термин употреблялся только, когда количество белого лимитировано в виде пятен на темном фоне. Теперь термин «белая пятнистость» употребляется более широко и включает также случаи, когда белый преобладает или же собака почти вся белая. При этом белое поле можно рассматривать как одно большое белое пятно.

- Распределение и распространение белых отметин следует относительно правильной прогрессии. Так, если расположить пятнистых собак по мере убывания прокрашенных участков, то выявляется следующая закономерность

- Сначала белые отметины появляются на груди, лапах, морде и кончике хвоста. По мере увеличения площади белый распространяется на всю грудь, живот, конечности. Далее — на плечи и холку, затем бока и верхнюю часть спины. Постепенно, на теле остаются немногочисленные пигментированные пятна, уменьшающиеся в размерах

- . На этой стадии также наблюдается закономерность в расположении оставшихся окрашенных пятен. Чаще всего они остаются на боках, голове, особенно вокруг ушей и в основании хвоста.

- Причиной такой общей закономерности развития белой пятнистости состоит в отсутствии пигмент-образующих клеток в коже раннего эмбриона при корнях волос. Эти клетки образуются в определенных местах, что соответствует приблизительно участкам на голове и вдоль спины у развивающихся эмбрионов.

- Если что-то препятствует образованию достаточного количества первичных точек пигментации или скорость распространения пигмент-образующих клеток по туловищу тормозится в ходе развития эмбриона, то щенки рождаются с белыми отметинами.

- Хотя структура кожи остается нормальной и на ней вырастают нормальные волосы, они будут бесцветными (т.е. белыми для человеческого глаза), так как пигмент-продуцирующие клетки не успели распространиться в эти участки. Так как эмбриональное развитие — это строго детерминированный процесс, то для этих клеток возможность своевременно занять свою позицию так же строго ограничена во времени.

- Следует, однако, отметить, что, несмотря на общие тенденции в увеличении количества белого, существуют значительные вариации. Особенно это касается собак с преобладанием белого. У них пятна могут возникать в любом месте головы, плеч, боков и, как правило, не обязательно симметрично.

- Напротив, положение белой проточины на морде и отметин, образующих воротник (так называемая воротниковая степень пятнистости) относительно постоянно и служит отличительной чертой таких пород, как бостон-терьер, колли и сенбернар.

- Литтл выдвинул гипотезу, что разнообразие распределения пятен на туловище можно объяснить существованием трех мутантных аллелей гена **S**, определяющего сплошной (небелый) окрас.

- Аллель ирландской пятнистости продуцирует наименьшую степень пятнистости. Белые отметины варьируют от пятен начиная с морды, груди, плеч, головы, ног и кончая узким воротником на шее. Типичным примером экспрессии variability ирландской пятнистости $s^i s^i$ по Литтлю является бассенджи.



