

Основы наследования окраса и рисунка шерсти.

Холли Р. Стил

hsteel@mindspring.com

Генетике окраса и рисунка шерсти не всегда уделяют достаточное внимание, за исключением тех случаев, когда обнаруживают что-либо необычное. У меня всегда были Джек Рассел Терьеры с нестандартным окрасом и маркировкой, что и объясняет мою увлечённость этой темой. Первый терьер, которого я приобрела, был с крапом, как у далматина. У второго был огромный плащ на спине, а у третьего шерсть начала седеть в возрасте 18 недель.

Недавно моя подруга рассказала мне, что у неё был бело-рыжий кобель, который давал чёрно-белое потомство. «Книги говорят – это невозможно», - говорила она, и она отчасти права. Я нашла объяснение редкому таланту её кобеля, и описала это в статье, которая является дополнением этой статьи, и называется «Откуда появились эти чёрно-белые щенята?». Обсудив это отклонение от стандарта с несколькими десятками людей, я обнаружила, что очень немногие владеют практическими знаниями основ генетики окраса шерсти. Вам, конечно, не обязательно владеть этими знаниями, тема может оказаться довольно-таки неинтересной для вас, но если вы хотите понять причину появления нестандартного окраса, то вам необходимо владеть базовыми знаниями.

Цель этой статьи – объяснить окрас и рисунок шерсти собак на примере Джек Рассел Терьеров. Я не генетик и не ветеринар, поэтому не являюсь экспертом в этом вопросе. Я всего лишь передаю информацию из книг Малькольм Б. Уиллис «Генетика собак» и Кларенс Литтл «Наследование окраса шерсти собак». Также интерес представляет статья профессора Сьюи Энн Боулинг, которую можно найти на веб-сайте <http://bowlingsite.mcf.com/DogPage.html>. Любитель породы шелти написала серию замечательных статей о генетике собак, и вам стоит почитать её мнение на сайте <http://bowlingsite.mcf.com/Genetics/ColorGen.html>.

Окрас шерсти собак остаётся темой, требующей большего изучения, поэтому не рассчитывайте на то, что эта либо какая-то другая статья ответят на все ваши вопросы. Я до сих пор точно не выяснила, почему шерсть моей суки стала седой.

Несколько слов о генах.

Гены хранят всю информацию о вашей собаке, от цвета глаз до толщины когтей. Уиллис называет ген «единицей наследования». Гены всегда парные и находятся на определённом участке (локусе) в хромосомах.

Большинство людей знакомы с теорией доминантных и рецессивных генов, согласно которой все гены являются парными, и один имеет свойства, преобладающие над свойствами другого. Многие гены имеют ряд характеристик, позволяющих им проявлять себя по-разному. Такие гены называются аллельными. Они способствуют проявлению разнообразных окрасов и рисунков шерсти. Обратите внимание на то, что ген может иметь много аллелей, но собака наследует лишь два, по одному от каждого родителя.

Если собака несёт одинаковые аллели, она является гомозиготной. Если собака несёт в себе два различных аллеля в данном месте, то она гетерозиготна по этому гену. Свойства рецессивных аллелей скрыты, если присутствует доминантный аллель. Собака должна быть гомозиготна по рецессивным генам для того, что свойства этих генов проявились.

Самым лёгким способом анализа генетической информации является использование решётки Пеннета. Так как каждая собака несёт два гена в данном участке, вы можете использовать простую таблицу из 4 квадратов для расчета статистической вероятности того, как гены будут унаследованы потомством.

Например, рассмотрим простой ген цвета **B**. Серия гена **B** определяет, будет ли собака черного или печёночного окраса. Аллель черного окраса является доминирующим **B** и аллель печёночного окраса является рецессивным **b**.

Печёночный цвет является дисквалифицирующим для Джек Рассел Терьера, но, скажем, у вас есть два терьера, которые гетерозиготны по **B**, то есть они несут как желательный аллель **B**, так и нежелательные аллель **b**. Генотип, или генетическая структура, в данном случае у обоих терьеров записывается как **Bb**. Терьеры выглядят стандартными (фенотипически нормальными), так как доминант **B** дает им необходимый черный пигмент и подавляет наличие рецессивного гена печёночного окраса. Какова вероятность получения потомства печёночного окраса при разведении этих особей? Взгляните на решётку Пеннета на рис. 1.

BB: 25% гомозиготных по аллелю **B**. Это идеальный вариант, потому что вы не хотите получить в разведении носителей печеночного окраса. Но нет никакого другого способа узнать, какие именно это щенки в помёте (отличающиеся генотипом от своих братьев и сестер, несущих рецессивный ген **b**), кроме как провести тест спаривания.

Bb: 50% гетерозиготных по **B**, как и их родители. Эти собаки регистрируются в реестре, потому что они имеют необходимый черный пигмент, но они будут давать потомство печеночного окраса **bb**, если будут спариваться с такими же носителями печёночного окраса.

bb: 25% гомозиготных по аллелю **b**, окрашенных в нежелательный печёночный цвет. Эти собаки не регистрируются в реестре.

Имейте в виду, что решётка Пеннета может показать вам лишь вероятность наследования. Это отнюдь не означает, что в одном помете от этих собак вы получите именно эти результаты. Вполне возможно, что весь помет будет печёночного окраса, либо вообще не будет щенков печёночного окраса.

К тому же, некоторые аллели подвержены влиянию модификаторов, второстепенных генов, которые не могут быть выражены в количественном плане. Модификаторы играют небольшую, но ощутимую роль в проявлении генов окраса. Они имеют тенденцию усиливать или уменьшать действие генов, которые они модифицируют. Например, в комбинации с генами, которые контролируют количество белого окраса у собаки, модификаторы увеличивают или уменьшают количество белого цвета. В некоторых генах, которые ослабляют цвет, таких как c^{ch} , модификаторы контролируют степень ослабления.

Окрас и рисунок шерсти.

У каждого гена окраса имеется по меньшей мере два аллеля, и эти группы аллелей называются сериями. Есть девять хорошо изученных серий, которые влияют на окрас и рисунок. Еще несколько серий упоминаются Уиллис и Литтл (**R** для обозначения чалого окраса и **P** для пигмента), но для обсуждения этой темы недостаточно данных. Не все из серий, перечисленные ниже, имеют отношение к Джек Рассел Терьерам, но я затрагиваю все из них для того, чтобы вы получили общее представление о генетике окраса.

Серия А.

Это серия, с которой знакомо большинство людей. Аллели, представленные ниже, описаны в книге Уиллиса и расположены в порядке доминирования.

A – доминантный черный;

a^y – доминантный желтый (золотисто-соболиный – рыжий у Джек Рассел Терьера);

a^g – агути (серо-волчий);

a^s – биколор чепрачный или седловидный (черный чепрак с интенсивным подпалом на голове и лапах, как у немецкой овчарки);
 a^t – биколор подпалый (черный с рыжей маркировкой на морде, лапах и низе живота, как у добермана).

Комментарий переводчика: чепрак – мягкая подстилка под седло поверх потника (суконная, ковровая).

Для того, чтобы основной цвет у ДРТ был черным, он должен нести, по меньшей мере, один аллель **A**. Черный цвет является доминирующим среди других цветов серии **A**. Абсолютно чёрный цвет – это чёрный от корней до кончиков волоса, без какой-либо примеси рыжего.

Аллель a^y , который даёт рыжий цвет, рецессивен по отношению к чёрному и доминантен ко всем другим генам в серии. Он может давать разные оттенки рыжего – от насыщенного соболиного с небольшой примесью чёрных волос до насыщенного рыжего без примесей. Некоторые ДРТ с a^y имеют угольно-черные отметины на морде, иногда вокруг рыжих пятен или вдоль позвоночника (**рис. 2**). Эти терьеры не являются триколор – можете определить это по расположению отметин, которые на морде у собаки триколор располагаются наоборот (рыжая маркировка вокруг чёрных пятен). Литтл (стр. 35) пишет, что такие собаки с чёрно-рыжей маркировкой (sooty tan) не гомозиготны по a^y , а скорее несут ген рыжей маркировки $a^y a^t$.

Гены a^s and a^t дают черно-рыжих ДРТ (триколор, белый цвет которым дают гены другой серии). Литтл не согласен с тем, что чепрачный окрас даёт отдельный аллель, он считает, что все вариации рыжего окраса вызваны a^t , а модификаторы являются причиной изменения количества рыжего цвета. Уиллис с такой точкой зрения не согласен, и на основе изучения им эрдельтерьеров, жесткошёрстных фокстерьеров и биглей, можно утверждать, что a^s и a^t имеются и у ДРТ.

Оба аллеля a^s и a^t дают одинаковый базовый окрас. Тело собаки чёрное с большим количеством рыжего. У чепрачного биколора значительно больше рыжего, как показано на **рис. 3** и **рис. 4**. Большинство из этих собак рождаются с преимуществом черного, но по мере их взросления проявляется рыжий цвет. Некоторые ДРТ с этим геном имеют слабые чёрные отметины на висках и у основания ушей, а у некоторых чёрный цвет на голове может совсем отсутствовать.

С аллелем рыжего цвета a^t , являющегося рецессивным по отношению к другим аллелям серии **A**, проявление маркировок рыжего гораздо более ограничено (**рис. 5**). В этом случае также бывают вариации. У некоторых особей есть маленькие маркировки рыжего на щеках и бровях, а у других рыжие брови, большие пятна на щеках и на внутренней части ушей. (**рис. 6** и **рис. 7**).

Разбивка различных комбинаций серии **A**, обнаруженных у Джек Рассел Терьера:

AA – черный;
 Aa^y – черный с рыжим;
 Aa^s – черный с чепрачным (триколор);
 Aa^t – черный с подпалым (триколор);
 $a^y a^y$ – рыжий;
 $a^y a^s$ – рыжий с чепрачным (триколор);
 $a^y a^t$ – рыжий с подпалым (триколор);
 $a^s a^s$ – чепрачный (триколор);
 $a^s a^t$ – чепрачный (триколор) с подпалым (триколор);
 $a^t a^t$ – подпалый (триколор).

Серия В.

Эта серия состоит всего из двух аллелей, перечисленных в порядке доминирования.

В – черный;

b – печёночный (шоколадный, коричневый)

Доминантный ген **В** обуславливает развитие чисто чёрного окраса у терьеров, так же как и аллели **A** или **a^t** и даёт рыжим ДРТ черный окрас мочки носа. ДРТ с аллелем **bb** обладают носом печёночного (или коричневого) цвета и печёночным окрасом (хотя должны иметь чёрный) независимо от того, носит терьер аллель **A** или **a^t** (**рис. 8**). Собаки печёночного окраса также имеют тенденцию иметь более светлые глаза. ДРТ печёночного окраса не принимаются в реестр. Большинство ДРТ несут аллель **ВВ**.

Серия С.

Эта серия влияет на выработку пигмента меланина и включает пять аллелей.

C – основной фактор развития окраса, способствующий выработке меланина;

c^{ch} – шиншилловый окрас;

c^d – белая шерсть, черная мочка носа, темные глаза;

c^b – сероватая шерсть, голубые глаза;

c – альбинизм с розовыми глазами и носом.

Доминантный ген **C** даёт полное проявление цвета, по мнению Уиллиса. Почти все ДРТ являются гомозиготными, то есть несут оба гена **C**. Ген **c^{ch}** шиншиллы разбавляет цвет, так же, как и **d**. Но он имеет значительное влияние на рыжий цвет, придавая кремовый оттенок. Возможно, что ДРТ лимонного окраса приобрели свой светлый цвет от гена **c^{ch}**.

Серия D.

Ещё одна простая серия, состоящая из двух аллелей, перечисленных в порядке доминирования.

D – насыщенная пигментация;

d – ослабленная пигментация.

Большинство ДРТ имеют насыщенную пигментацию и гомозиготны по **D**. Терьеры с аллелем **dd** имеют шиферный (синевато-серый) окрас вместо чёрного или кремовый вместо рыжего. Эти цвета являются постоянными, присутствует при рождении и не являются результатом выцветания. Терьеры с ослабленной пигментацией также не регистрируются в нашем реестре.

Серия E.

Эта серия влияет на распространение черного пигмента.

E^m – равномерное проявление чёрного пигмента с черной маской;

E – равномерное проявление чёрного пигмента без черной маски;

e^{br} – тигровый окрас;

e – ограничение черного пигмента (создает рецессивный красный/желтый).

E^m является самым доминантным в серии, но не обнаружен у ДРТ. Он встречается у боксеров и мопсов, которые имеют палевый окрас с черными мордами. Большинство ДРТ несут **EE** с полным проявлением черного пигмента, но иногда всплывает и тигровый окрас. Тигровый окрас – это черные полосы на рыжем фоне. Терьеры с тигровым окрасом

не принимаются в реестр. Рецессивный ген **e** в случае, когда он гомозиготен, ограничивает черный пигмент (за исключением носа) и производит весь диапазон окраса от красного до желтого (**рис. 9**). Маркировки не содержат черные волосы, где бы то ни было, независимо от того, какие гены несёт терьер – **A**, **a^v** или **a^t**. Также, хотя и редко, встречаются ДРТ с аллелем **ee** и они принимаются в реестр, потому что их носы черного цвета и классификация их окраса подпадает под широкое понятие «рыжий».

Серия G.

Эта серия влияет на прогрессивное поседение.

G – позволяет проявляться седине;

g – не позволяет проявляться седине.

Это тип поседения, который встречается у пород керри блю терьер и старая английская овчарка. Эти особи имеют чёрный окрас при рождении и становятся серыми по мере взросления. Это не тот тип поседения, который мы наблюдали у ДРТ, так как он требует присутствия доминантного гена, другими словами, хотя бы один родитель должен быть серым. У моей суки, которая начала сесть преждевременно, были стандартные по окрасу родители и некоторые из её щенков поседели так же, как и она, но не все. ДРТ являются носителями **gg**.

Серия M.

Эта серия даёт окрасы арлекин и блю-мерль, которые встречаются у догов, австралийских овчарок и среди других пород. Доминантный ген **M** (фактор мерль) необходим для окраса мерль, но не встречается у ДРТ. Поэтому мы знаем, что наши собаки несут **mm**.

Комментарий переводчика: разбросанные рваные чёрные пятна, полосы, кляксы, крап и пестрины, не сливающиеся друг с другом на чисто белом фоне – окрас арлекин, на серовато-голубом фоне – окрас блю-мерль.

Серия S.

Эта серия даёт белую пятнистость и его аллели перечислены в порядке убывания доминантности:

S – сплошной окрас, нет белых пятен;

sⁱ – ирландская пятнистость (единичные небольшие белые участки на морде, лбу, груди, животе, стопах);

s^p – пегая пятнистость;

s^w – крайняя степень пегости.

Несмотря на то, что ДРТ в основном белые собаки, белый цвет не является основным – это на самом деле пятнистость. Цветные пятна на терьере показывают базовый, истинный цвет собаки. ДРТ получили белый окрас от двух генов пегей пятнистости **s^p** и **s^w**, а обилие белого цвета в значительной степени продиктовано модификаторами. Собака с положительными модификаторами будет иметь больше базового цвета, а собака с отрицательными модификаторами будет иметь больше белого цвета. Из-за модификаторов тяжело установить, является ли терьер гомозиготным по одному из аллелей пегей пятнистости или по обоим. По мнению Уиллис и Литтл, некоторые аллели в серии **S** могут иметь неполное доминирование над другими, и это, скорее всего, связано с модификаторами. Уиллис (стр. 72) говорит: «В целом, аллель **s^p** доминантен по отношению к аллелю **s^w**, но появление собак с генотипом **s^ps^w** во многом зависит от присутствующих у них генов-модификаторов. При большом количестве положительных

генов-модификаторов они выглядят так же, как собаки с генотипом $s^P s^P$, а при большом количестве отрицательных генов-модификаторов – как с $s^w s^w$ ».

Рис. 10 иллюстрирует нам проявление белого окраса, вызванного $s^P s^w$ и модификаторами. Хотя модификаторы определяют количество белого окраса, они не определяют расположение пигментных пятен. Уиллис, ссылаясь на других исследователей, говорит, что собаки, по всей видимости, имеют стандартные «центры пигментации». Он говорит на стр. 71: «Бёрнс и Фрезер (1966) утверждали, что наиболее важными центрами пигментации у собаки являются уши, голова и область вокруг глаз, поэтому-то эти участки становятся белыми в последнюю очередь. Следующие наиболее важные центры пигментации располагаются у основания хвоста, в области рёбер, на пояснице и нижней части спины».

Обилие белого цвета может затруднить определение базового цвета терьера. Например, терьер триколор с несколькими пятнышками на ухе может казаться только черным просто потому, что белая пятнистость покрывает все области рыжего цвета на собаке (**рис. 11**).

Серия Т.

Эта серия даёт крап.

T – вызывает крап;

t – не вызывает крап.

У некоторых ДРТ есть крап. Это доминантная черта, и у особей проявляется появлением маленьких пятнышек на белой шерсти по мере взросления (**рис. 12**). Цвет крапа определяется основным цветом собаки. ДРТ с крапом имеют генотип **TT** или **Tt**, а без крапа – **tt**. Наиболее выраженный пример крапа у далматина. Далматины белого цвета получают от $s^w s^w$ и являются носителями **TT**.

Теперь, когда вы знаете, что собой представляет каждая серия, и как она выглядит в письменном виде, вы можете написать приблизительный генотип окраса шерсти вашей собаки. Генотип типичного ДРТ триколор, со средним количеством цвета, будет вероятно выглядеть следующим образом: $a^t a^t BBCCDDEEggmms^P s^w tt$.

Но так как известно, что терьеры одной породы гомозиготны по определенным признакам, которые редко встречаются у ДРТ, вы можете сократить эту формулу до наиболее важных генов. Если речь будет идти о типичном ДРТ (как сказано выше), вам нужно всего лишь показать серии A и S: $a^t a^t s^P s^w$.

Если вы определили генотип для двух выбранных вами собак, то вы сможете вычислить, какое они будут производить потомство, используя решётку Пеннета.

Надеюсь, эта статья окажется полезной для некоторых из вас, кто не был уверен в наследовании окраса. Книжки, которые содержат эти данные, не печатаются и информацию о генетике окраса ДРТ трудно найти. С точки зрения разведения, окрас не имеет значения, если вы не разводите то, что не принимается в системный реестр. Цвет и маркировка должны приниматься во внимание в последнюю очередь, когда вы пытаетесь разводить здоровых, рабочих, хорошо движущихся терьеров с ярким темпераментом.

Если у Вас есть вопросы или комментарии к этой статье, вы можете связаться со мной по электронной почте по адресу hsteel@mindspring.com

Холли Р. Стил, журналистка и любитель породы ДРТ, Джорджия, США.

Эта статья впервые появилась на веб-сайте [Georgia Jack Russell Terrier Club](http://GeorgiaJackRussellTerrierClub.com) в мае 2001 года. Все права защищены.

**Рисунок 1.
Решётка Пеннета.**

	Bb ○	B	b
Bb □		BB	Bb
B		BB	Bb
b		Bb	bb

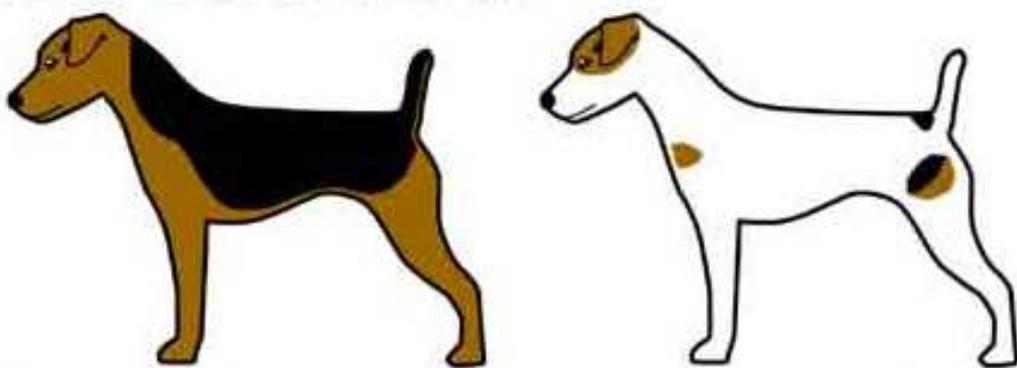
Рисунок 2.

Доминантный желтый (золотисто-соболиный – рыжий у Джек Рассел Терьера) с угольно-чёрной маркировкой.



Этот терьер соболиного окраса с чёрными отметинами у глаз и на морде. Если бы у него не было бы белого цвета на морде, то, вероятно, морда была бы чёрная от глаз до носа. Несмотря на количество чёрного цвета, размещение его указывает, что данная собака не является триколор, а скорее a^y терьер (возможно $a^y a^t$). Присутствие аллелей биколор диктует, что в чёрно-рыжем рисунке всегда преобладает рыжий цвет, а не чёрный. Эта собака соболиного окраса – разновидность рыжего – с угольно-чёрной маркировкой.

**Рисунок 3.
Чепрачный окрас (a^s).**



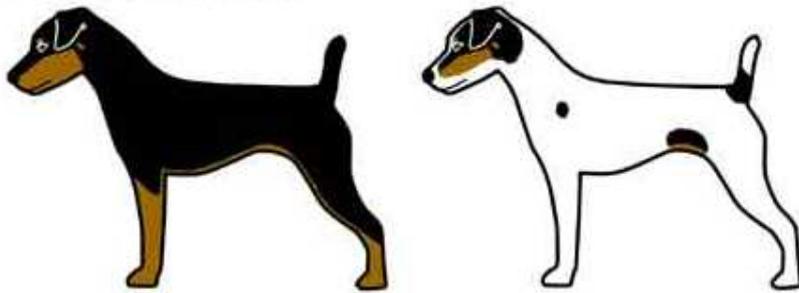
Слева представлен базовый окрас терьера с чепрачной маркировкой. Такой терьер выглядит как эрдельтерьер либо немецкая овчарка. Терьер справа имеет точно такой же рисунок, но с генами, которые дают белую пятнистость.

Рисунок 4.
Чепрачный окрас (a^s).



У этой суки выраженная чепрачная маркировка. У неё было больше чёрного цвета на голове, когда она была щенком, но сейчас у неё только немного чёрных волосинок у основания ушей. Если бы у неё были пятна только на голове, то, возможно, её бы ошибочно принимали за рыже-белую.

Рисунок 5.
Подпалый окрас (a^t).



Слева представлен базовый окрас подпалого терьера. Он выглядит как доберман или манчестерский терьер. Терьер справа имеет точно такой же рисунок, но с генами, которые дают белую пятнистость.

Рисунок 6-7.
Подпалый окрас (a^t).



Терьер слева на **рис. 6** имеет подпалую маркировку. Трудно определить каковым является терьер справа на **рис.7** из-за расположения белого, но, вероятно, он несёт **a^t**. Гены-модификаторы влияют на количество рыжего цвета в окрасе ДРТ, несущих **a^s** и **a^t**, иногда приводя к тому, что трудно определить рисунок.

**Рисунок 8.
Печёночный окрас.**



Печёночный цвет заменяет весь чёрный пигмент у собак **bb**, но не влияет на рыжие волосы. Большинство печёночных ДРТ являются триколор, вероятно, из-за того, что триколор ДРТ встречаются чаще, чем чёрные. **Рис. 8** показывает печёночного триколор ДРТ. Обратите внимание на коричневый нос.

**Рисунок 9.
Рецессивный красный/жёлтый.**



Основываясь на окрасе этой собаки и её потомков, считаю, что данный терьер гомозиготен по **e**. Аллель **e** ограничивает чёрный пигмент везде, кроме носа.

Рисунок 10.
Белая пятнистость.

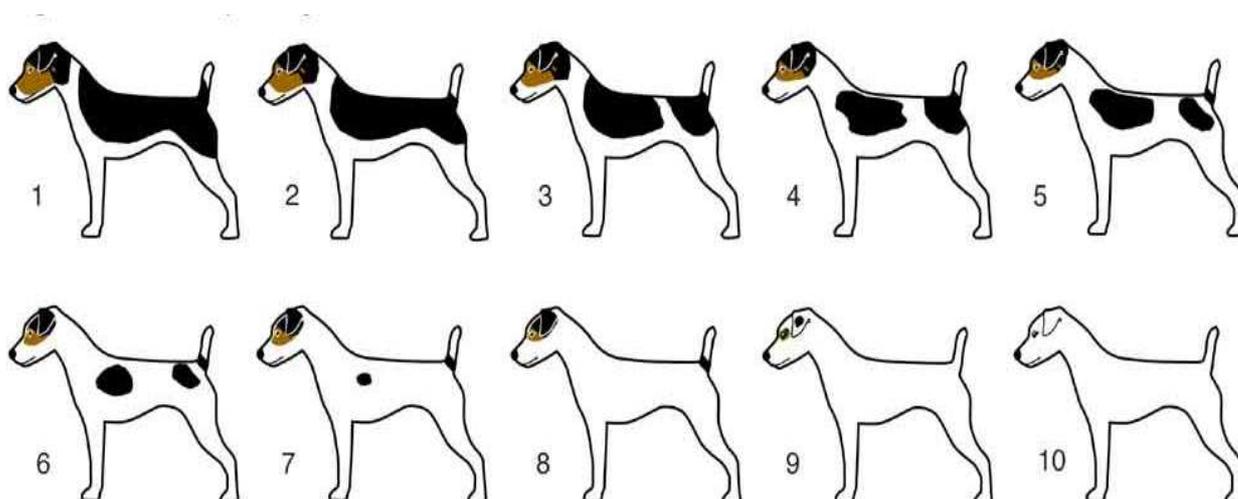


Рис. 10 показывает диапазон белой пятнистости, существующей в комбинации аллелей s^P и s^W . Совпадение действия этих двух аллелей вызвано положительными модификаторами (дающими больше цвета) и отрицательными модификаторами (ограничивающими количество цвета). Маркировка $s^P s^P$ в **п.1** частично перекрывает рисунок окраса, вызванный аллелем s^i ирландской пятнистости. Полностью белая собака в **п.10** представляет собой $s^W s^W$ в комбинации с отрицательными генами-модификаторами. Маркировки, проиллюстрированные в данном рисунке, чётко демонстрируют количество окраса и его расположение. Понятно, что маркировки на ДРТ очень разнообразны и отличаются от приведённых. Эти иллюстрации базируются на иллюстрациях из книги К. Литтл.

Рисунок 11.
Белая пятнистость.



Терьер на **рис. 11** имеет несколько чёрных пятен на одном ухе. Он может быть носителем A либо a^t . Но это практически невозможно определить, так как белый цвет перекрывает все рыжие пятна. В такой ситуации вы должны поискать доказательство наличия рыжих волос (у истинно чёрного терьера не будет рыжих волос), а также вы должны посмотреть на его родителей. Если данная собака происходит от двух собак-триколор, то он точно триколор, а не чёрно-белый пёс.

Рисунок 12.
Крап.



Этот щенок – носитель a^1a^1 имеет крап. С возрастом у него будет больше крапа. Вы можете чётко увидеть крап, так как терьер по типу шерсти является промежуточным между гладким и жёстким. Крап менее очевиден у собак с длинной шерстью.

Глоссарий статьи:

Аллель
Доминирующий
Ген
Генотип
Гетерозиготный
Гомозиготный
Локус
Фенотип
Рецессивный

Библиография статьи:

1. "Генетика собак", Малькольм Б. Уиллис. Хауэлл Дом Книги, Нью-Йорк. 1989 год.
2. "Наследование окрасов у собак", Кларенс С. Литтл. Хауэлл Дом Книги, Нью-Йорк. 1957 год.