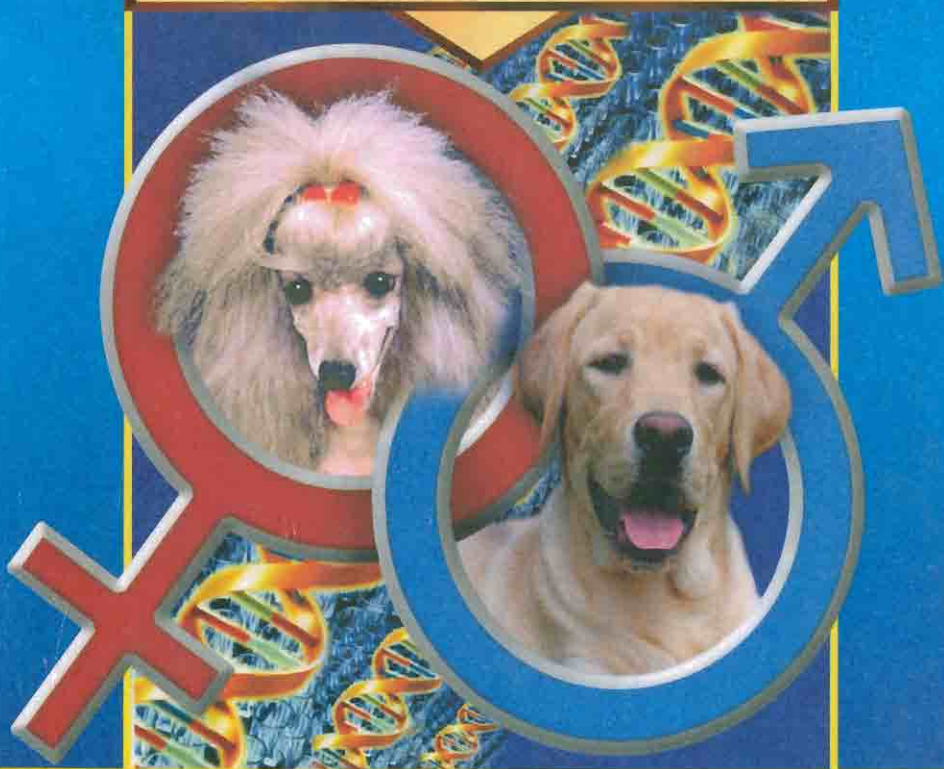


ВПЕРВЫЕ В РОССИИ

**БИБЛИОТЕКА
АМЕРИКАНСКОГО
КЛУБА
СОБАКОВОДСТВА**

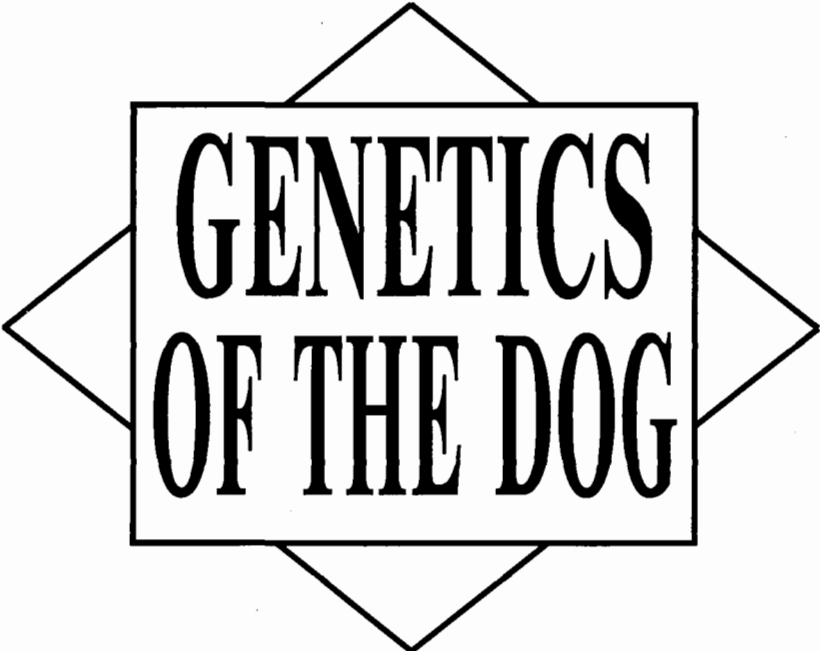
ГЕНЕТИКА СОБАК



Малькольм Б. Уиллис

**БИБЛИОТЕКА
АМЕРИКАНСКОГО
КЛУБА СОБАКОВОДСТВА**

**Malcolm B. Willis BSc (Dunelm),
PhD (Edin)**



**GENETICS
OF THE DOG**



IDG Books Worldwide, Inc.
An International Data Group Company
Foster City, CA • Indianapolis • Chicago • Dallas



HOWELL
BOOK HOUSE
New York

УДК 820(73)
ББК 84(7Coe)
У36

Серия
«БИБЛИОТЕКА АМЕРИКАНСКОГО КЛУБА СОБАКОВОДСТВА»
выпускается с 1996 года

GENETICS OF THE DOG

Original English language edition copyright

© 1989 by Malcolm B. Willis, © 1989 by Howell Book House

All rights reserved including the right of reproduction in whole or in part in any form. This translation published by arrangement with Macmillan General Reference, a wholly owned subsidiary of IDG Books Worldwide, Inc.

Оригинальный копирайт на англоязычное издание

© 1989 Малькольм Б. Уиллис, © 1989 «Howell Book House»

Все права защищены, включая право на полное или частичное воспроизведение в любом виде. Настоящий перевод опубликован с согласия издательства «Macmillan General Reference», входящего в состав компании «IDG Books Worldwide, Inc.»

The IDG Books Worldwide logo is a trademark or registered trademark in the United States and/or other countries under exclusive license to IDG Books Worldwide, Inc., from International Data Group, Inc. The New Complete trade dress is a trademark of Macmillan General Reference, a wholly owned subsidiary of IDG Books Worldwide, Inc., in the United States and/or other countries. Used by permission.

Логотип «IDG Books Worldwide» является торговой маркой или же зарегистрированной торговой маркой в Соединенных Штатах и/или других странах по эксклюзивной лицензии, предоставленной компанией «International Data Group, Inc.» издательству «IDG Books Worldwide, Inc.». Оформление коммерческой серии «The New Complete» является торговой маркой издательства «Macmillan General Reference», входящего в состав «IDG Books Worldwide, Inc.», в Соединенных Штатах и/или других странах. Используется с разрешения.

Перевод

© ЗАО «Издательство «Центрполиграф», 2000

Дизайн серии

© ЗАО «Издательство «Центрполиграф», 2000

Издание на русском языке

© ЗАО «Издательство «Центрполиграф», 2000

ISBN 5-227-00828-0

Охраняется Законом РФ об авторском праве.

Воспроизведение всей книги или любой ее части
воспрещается без письменного разрешения издателя.

Любые попытки нарушения закона будут преследоваться в судебном порядке.

СОДЕРЖАНИЕ

Благодарности	6
Введение	8

ГЕНЕТИКА СОБАК

1. ОСНОВЫ ГЕНЕТИКИ	15
2. ПОЛИГЕННАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ	51
3. НАСЛЕДОВАНИЕ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПРИЗНАКОВ	75
4. НАСЛЕДОВАНИЕ ОКРАСА ШЕРСТИ	123
5. ГЕНЫ ОКРАСА ШЕРСТИ У КОНКРЕТНЫХ ПОРОД СОБАК	144
6. НАСЛЕДОВАНИЕ СТАТЕЙ, СТРОЕНИЯ КОЖИ, ТИПОВ И СТРУКТУРЫ ШЕРСТИ	185
7. НАСЛЕДОВАНИЕ ПОРОКОВ РАЗВИТИЯ СКЕЛЕТА И СТРУКТУРНЫХ ДЕФЕКТОВ	212
8. ДИСПЛАЗИЯ ТАЗОБЕДРЕННОГО СУСТАВА	249
9. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА И ЦНС	296
10. ГЕНЕТИКА ГЛАЗ	327
11. ГЕНЕТИКА СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ И СВЯЗАННЫХ С НЕЙ СИСТЕМ	369
12. ПОВЕДЕНИЕ	406
13. ДРУГИЕ НАСЛЕДСТВЕННЫЕ ПОРОКИ РАЗВИТИЯ	435
14. СЕЛЕКЦИЯ — ЦЕЛИ И МЕТОДЫ	459
15. ИНБРИДИНГ	501
16. ДРУГИЕ МЕТОДЫ РАЗВЕДЕНИЯ	520
17. ПЛЕМЕННОЕ РАЗВЕДЕНИЕ	533
Словарь терминов	552
Список литературы	563

НАСЛЕДОВАНИЕ ОКРАСА ШЕРСТИ

ЗНАЧЕНИЕ ОКРАСА ШЕРСТИ

Окраски и расцветки¹ шерсти, складывающиеся у отдельных видов, зависят от среды их обитания. Для одних животных расцветка выполняет роль камуфляжа, благодаря чему они сливаются с окружающей средой, становясь не столь заметными для хищников и/или потенциальной добычи. Другие приобрели апосематическую, или боевую окраску, отпугивающую потенциальных врагов. А третьи одеваются в яркий брачный наряд, чтобы продлить род. Кроме того, под воздействием определенных факторов, например при изменении температурного режима, апосематический окрас может измениться, как это происходит, например, у некоторых северных млекопитающих.

У крупных растительноядных видов животных наподобие слона, которые не охотятся и не служат добычей для хищников, за исключением человека, сложились невзрачные, тусклые окрасы, так как в других расцветках у них просто не было необходимости. Собака — потомок волка, достаточно резвого, чтобы убежать от врагов, и относительно сильного, чтобы вступить с ними в драку и дать отпор. Поэтому у волка было мало эволюционных стимулов для формирования различных расцветок шерсти, из-за чего все они зонарно-серые и лишь изредка черные или белые. Благодаря domestikации и селекции человек сумел вскрыть и закрепить у собак заложенную в их гено типе

¹ Расцветка (нем. — zeihnung, англ. — pattern, фр. — le dessin) — рисунок, образуемый различными окрасами на теле животного.

гамму цветов и расцветок, которые обернулись бы против них, живя они в дикой природе.

В стандарте любой породы собак перечислены допустимые, порочные и дисквалифицирующие окрасы. У одних их спектр крайне широк, у других — резко ограничен. Ведя селекцию, человек разводит ту или иную породу собак по окрасу, согласуя его со своим вкусом и потребностями, поэтому отбраковка особей с нестандартным окрасом вовсе не означает, что у них имеются биологические дефекты. Хотя ряд окрасов действительно может быть связан с пороками развития, как, например, лейцизм, нередко сочетающийся с глухотой и слепотой, или окрас мерль, являющийся летальным. Кроме того, мы отбраковываем собак по окрасу, если он мешает им выполнять свое прямое предназначение. Так, например, если охотник будет охотиться на лису с ярко-рыжей собакой, ему трудно будет отличить их друг от друга, в результате чего под выстрел может попасть его питомец, а не добыча. Хотя разумность дисквалификации собаки по окрасу только из-за того, что он кому-то не нравится, весьма сомнительна. Зачастую окрас попадает в категорию спорных только из-за того, что на ранних этапах существования породы он ассоциировался с прилитием кровей другой породы. Некоторые же окрасы, как, например, белый у немецкой овчарки, полностью ликвидируются в породе за счет жесткой селекции из-за того, что их связывают с физической дегенерацией. Подобные убеждения, как правило, не имеют под собой никаких оснований.

Я не ставил перед собой цель показать заводчикам, какие окрасы им следует разводить, а какие нет. Это их личное дело. Моя задача — постараться объяснить, каким образом возникает тот или иной окрас или расцветка, чтобы заводчикам легче было решать свои задачи, независимо от того, разумные они или ошибочные.

БИОХИМИЯ ОКРАСА ВОЛОСА

Тело собаки, как и большинства млекопитающих, покрыто волосяным покровом. В большинстве случаев он представлен двумя видами волос — остевыми, или покровными, под которыми находятся более тонкие и короткие пуховые, или подшерсток. У ряда собак имеются еще и украшающие волосы, образующие челку (шапочку), очесы на ушах (бурки), задней поверхности передних конечностей и на нижней поверхности хвоста (щетку,

перо, флаг), гриву (воротник), штаны (бриджи, клеши) и тапочки на лапах. У ряда собак подшерсток отсутствует (у большей части короткошерстных собак), а у некоторых практически нет и остевых волос (так называемые голые собаки).

Подшерсток состоит из коротких, пушистых, волнистых или курчавых волос. Он защищает собаку от перегревания или переохлаждения, а покровные — от непогоды. Последние могут быть разной длины (длинными, короткими, средней длины, но не короче пуховых) и структуры: прямыми, с изломом, полуволнистыми, волнистыми, курчавыми, толстыми и тонкими, плотно прилегающими (закрытая рубашка), полуприлегающими или прямостоящими (открытая рубашка), на ощупь — шелковистыми, мягкими, полужесткими, жесткими, щетинистыми, проволокообразными или игольчатыми, а по плотности — редкими или густыми.

Собственная окраска, то есть цвет шерсти, кожи, радужной оболочки глаз, зависит от пигмента. Остевой волос состоит из кутикулы, коркового и мозгового вещества, а на поперечном разрезе — из сердцевины (мозгового вещества), вокруг которой располагаются кольцевые зоны коркового слоя, содержащие зерна пигмента (красного, желтого, коричневого и черного, если идти от центра к периферии), чередующиеся с прозрачными зонами депигментации, заполненными пузырьками воздуха. Снаружи волос покрыт твердой тонкой оболочкой — кутикулой, плотно соединенной с корковым веществом. Размер сердцевины (мозгового или мякотного вещества), идущей от луковицы волоса и почти до конца стержня, и толщина кутикулы зависят от типа волос и породы собак, а окрас волоса — от наличия и количества в нем и в сердцевине пигментных зерен и от толщины воздушных зон. Таким образом, изучая влияющие на окрас шерсти генетические факторы, мы в действительности исследуем зерна пигмента в волосе.

В пушковых волосах мозгового вещества нет, а в корковом слое очень мало пигмента и пигментных клеток, из-за чего они имеют светлый вид.

Изучая гамму окрасов у мышей, Э.С. Рассел [814] обнаружил следующие семь вариантов изменений в зернах пигмента в остром волосе:

- 1) окраса;
- 2) формы (эллипс, овал, круг, неправильная форма);
- 3) размера;
- 4) количества в сердцевине;
- 5) в пигментных зонах;

- 6) плотность расположения;
- 7) смещение к наружному краю сердцевины.

У собак подобных исследований не проводилось, но вышеприведенные изменения, скорее всего, характерны и для них.

С биохимической точки зрения пигмент у млекопитающих имеет крайне ограниченные цвета, зависящие, как правило, от его разновидностей — гемоглобина, имеющего красный цвет благодаря железопорфиру (гему), и меланинов (продуктов окислительных превращений аминокислоты тирозина): эумеланина — коричневого или черного цвета и феомеланина — желтого или красноватого.

Нам вряд ли поможет углубленное изучение биохимии меланинов, и те, кому хочется детально в этом разобраться, могут обратиться к работе Э.Г. Сирла [842]. Важно уяснить, что тот или иной вид меланина формируется не в какое-то определенное время, а на разных стадиях развития организма. Некоторые его виды формируются во время внутриутробного развития, так что новорожденный имеет окрас взрослой особи, другие же — в постнатальном периоде, из-за чего окончательный окрас складывается в пубертатном возрасте.

Длительное формирование окраса у собак затрудняет его оценку. Заводчик, регистрирующий помет до отъема щенков от груди матери или сразу же после этого, вполне может допустить ошибку при описании их окраса, если тот еще не сформировался. Кроме того, каждый заводчик может по-своему называть один и тот же окрас, согласно своим знаниям цветовой палитры, личным предпочтениям или его сравнением с чем-то хорошо известным, например с цветом почвы, минералов, цветов или известных животных, не говоря уже о том, что в различных породах собак эта расцветка может иметь разную терминологию.

Изучением окрасов и расцветок собак занимались многие ученые, включая Н.А. Ильина [445], К.К. Литтла [556], М. Бёрнс и М.Н. Фрэзера [142], а также Л.Ф. Уитни [987]. Некоторые из них, особенно Н.А. Ильин и Л.Ф. Уитни, работали с кроссами, а К.К. Литтл — с данными заводчиков.

Пытаясь охватить все окрасы и расцветки собак, мы в первую очередь сталкиваемся с недостаточным количеством статистически достоверных данных о них. Вторая трудность заключается в том, что мы зачастую переносим знания об окрасе одной породы собак на другую, что не всегда верно.

В этой главе мы поговорим о генах, отвечающих за тот или иной окрас (его проявление, подавление или разбавление), характерных для всех собак, независимо от их породы. Наследо-

вание окраса осуществляется по принципу множественного аллелизма. Разнообразие окрасов у собак обусловлено не только комбинативной и мутационной изменчивостью, а также серией множественных аллелей. Каждый новый аллель локуса пигментации, вызывая синтез нового пигмента, дает другую окраску, что используется в выведении новых пород.

Не следует забывать, что гены, отвечающие за один и тот же окрас, могут давать в той или иной породе совершенно разные оттенки и отливы, поскольку они зависят не только от генотипа, но и от длины шерсти, по-разному отражающей свет.

Ген агути, аллели гена агути, или серии гена *A*

Ген *A* (*agouti*) определяет зонарное проявление пигмента и дает окрас типа агути, характерный для диких животных. Аллели гена агути, пожалуй, самая сложная серия окраса у собак, названная в честь дикого зонарного окраса южноамериканского горбатого зайца. Зонарным он называется потому, что остевой волос на своем протяжении окрашен неравномерно из-за разного распределения в нем пигмента феомеланина или эумеланина. В зависимости от различных аллелей гена агути количество феомеланина в волосе либо возрастает, либо сводится на нет. Кроме того, при окрасе агути содержание феомеланина в волосах на разных участках тела варьирует, из-за чего расцветка приобретает оттенки — более темные на спине и более светлые на животе. Следует учитывать, что зонарный окрас типа агути у ряда пород собак формируется лишь к пубертатному периоду.

М. Бёрнс и М.Н. Фрэзер [142] использовали следующие символы серии аллеля агути:

- *A* — доминантный черный;
- *a^y* — доминантный желтый (золотисто-соболий);
- *a^s* — агути, зонарно-серый, или серо-волчий;
- *a^s* — седловидный, или чепрачный (черное или печеночное седло с интенсивным подпалом на голове и конечностях);
- *a^t* — двухцветный, биколор, подпалый (черное или печеночное седло, распространяющееся на большую часть тела с подпалом на бровях и лапах).

К.К. Литтл [556] использовал вместо *A* — *A^s*, вместо *a^s* — *a^w*, а *a^s* причислил к *a^t*, объясняя это их равнозначным действием. Но я (М.Б. Уиллис [996]), работая с немецкими овчарками, убедился, что это не так.

Все серии аллеля агути вызывают у щенков глубокий окрас, напряженность которого падает от спины (ремня) к животу и конечностям. С возрастом он становится более светлым.

Так, например, у длинношерстной колли с генотипом $a^y a^y$ будет золотисто-соболий окрас, а при генотипе $a^y a^i$ — среди соболий появятся темные волосы. У других пород подобная разница в фенотипе может быть едва уловимой. Некоторые заводчики пекинесов ошибочно называют соболий окрас тигровым.

Глубина желто-коричневого пигмента (подпала) может существенно варьироваться и меняться от ложно-белого, крайне бледно-кремового, через светло-желтый, или изабелловый, и желтовато-коричневый до ржаво-красного или напряженного темно-печеночного, вплоть до цвета красного дерева. Ослабленные тона и оттенки подпала доминируют над более напряженными и глубокими.

Скорее всего, истинный двухцветный окрас ($a^i a^i$) имеет рецессивную природу, так как у немецких овчарок он наблюдается лишь при отсутствии гена белого окраса или чисто-черного (азонарного). К.К. Литтл [556] приводит данные о вязках двухцветных эрдельтерьеров, такс и фокстерьеров, потомки которых имели только двухцветный окрас.

Влияние серии аллеля *A* на проявление окраса шерсти

Тип пигментации	Символ аллелей	Взаимоотношение между аллелями
Чисто-черный или коричневый	A^s	$A^s > A^y > A > a > a^{sa} > a^s > a^i$
Доминантный желтый или соболий	A^y	
Агути, дикий, или зонарный	A	
Азонарный ген чистого окраса	a (a^g)	
Чепрачный*	a^{sa} (a^w)	
Подпалый с площадью пятен более 30%	a^s	
Подпалый с площадью пятен менее 30%	a^i	

* — зонарно-серый окрас типа гризли, то есть включающий черные и красные волосы.

При этом следует учитывать промежуточное доминирование между рецессивными аллелями и неполное доминирование a^{sa} над a^e .

Ген A отвечает за образование в окрашенном волосе перевязи (зоны) с менее глубокой пигментацией. Цвет этой перевязи варьируется в зависимости от генотипа от напряженно-красного или интенсивного желтого до бледно-желтого, бледно-кремового, вплоть до белесого, или ложно-белого. Из-за этого по длине волоса образуются зоны, окрашенные в разный цвет. Цвет зон, как и их число, может быть различным в зависимости от других генов окраса. При серой зонарности волос имеет черный конец, за которой идет голубая (серебристая) зона и желтое основание. Окрас при этом называется зонарно-серым, волчьим, а при наличии аллеля c^{ch} , ведущего к исчезновению пигмента в желтой зоне основания волоса, из-за чего она становится белой — «перец с солью», или шиншилловый. Следует учесть, что при сильно суженных белой и желтой зонах волос выглядит практически черным, а при резко суженной черной зоне — почти белым. При собольей зонарности конец волоса также черный, середина песочно-коричневая с красным отливом, а основание — желтое (серебристо-желтое, золотистое или серо-желтое). Большие степени интенсивности окраса слабо пигментированной зоны при зонарном окрасе рецессивны по отношению к меньшим. Наследование интенсивности окраса желтой зоны (основания волоса) происходит независимо от наследования других признаков. Если в волосе зонарного собольего окраса вместо черного пигмента присутствует коричневый, собака выглядит красной, а вот при сужении желтой и коричневой зон — черной. Пигментация зонарного волоса является результатом суммарного действия нескольких генов плюс генов-модификаторов, что и обуславливает многообразие фенотипического проявления расцветок у зонарных собак (принцип Ю.А. Филипченко или наследование по типу «Маркиз»).

Серии гена B

В 1914 году К.К. Литтл [552] впервые описал аллеломорфные гены — B , обуславливающий развитие чисто-черного окраса (black — черный), и b — коричневого (шоколадного, желто-коричневого или красного).

Данное разъяснение может ввести в заблуждение, так как собаки с генотипом BB или Bb будут иметь черный пигмент лишь при взаимодействии определенной группы аллеломорф-

ных генов. А вот у собак с генотипом bb окрас зависит от породы, поэтому и может быть желтовато-коричневым разной степени интенсивности с коричневым или красным оттенком, но не черным.

Аллель $B > b$, то есть всегда доминантный по отношению к b (см. табл. 1).

У печеночных собак с генотипом bb не синтезируется черный пигмент, поэтому края век, губ, мочка носа и когти у них имеют печеночный, а не черный окрас. Вот почему в стандартах пород, в которых допускается коричневый (печеночный, кофейный и их оттенки) окрас, сказано, что пигментация мочки носа, краев век, губ и когти у таких собак — коричневые, а глаза — ореховые, а не карие.

Интенсивность и оттенки коричневого пигмента, скорее всего, зависят от генов-модификаторов, которые Р. Робинсон [798] называет красно-коричневыми полигенами. Их переносят собаки чисто-черного окраса, но у них они не имеют фенотипического проявления. У коричневых (печеночных или красных) собак эти полигены приводят к напряжению (плюс-полигены) или ослаблению (минус-полигены) основного окраса. Заводчики не в состоянии определить их наличие, но вполне могут вести селекцию для получения более напряженных или разбавленных оттенков коричневого, печеночного или красного окрасов.

Альбинизм или серия аллеля C

В идентификацию серии аллеля C (colour — цвет) внесли вклад разные ученые. Согласно М. Бёрнс и М.Н. Фрэзеру [142], их пять, а по К.К. Литтлу [556] — четыре. При этом он оспаривает проявление одного из них, а для двух других использует собственное обозначение. С учетом вышесказанного используется следующее написание серии аллеля C :

— C — основной фактор развития окраса, или комплемент, хотя сам он его не вызывает, так как связан не с меланинами, а с генами, отвечающими за тот или иной окрас, которые называют факторами-возбудителями данного окраса;

— c^h — зонарный окрас «перец с солью», или шиншилловый, при которых окрас волоса определяется чередованием черных и белых зон, из-за чего собака может выглядеть как практически черной, так и белой (М. Бёрнс и М.Н. Фрэзер обозначают его символом c^s);

— c^d — белый окрас шерсти с черной мочкой носа и карими глазами, обусловленный ослаблением красного цвета до бледно-кремового;

— c^b — серовато-светлый или белый окрас шерсти с розовым оттенком и голубоглазием, нередко сочетающимся с глухотой;

— c — альбинизм с розовой мочкой носа и розовой радужной оболочкой глаз (К.К. Литтл обозначает его символом c^a).

Взаимоотношение между аллелями: $C > c^d > c^{ch} > c^b > c^a$. Причем рецессивные аллели проявляют друг к другу промежуточное доминирование, а c^d над c^{ch} — неполное.

У всех животных альбиносов ($c^a c^a$) ген, вызывающий депигментацию кожи, волос и их производных, обуславливает депигментацию радужной оболочки глаз (кроме крокодилов, носорогов и тигров, у которых наблюдается голубоглазие) и некоторое снижение жизнеспособности. Среди собак истинных альбиносов не выявлено (М. Бёрнс и М.Н. Фрээр [142]), поэтому тех из них, у которых имеется генотип $c^a c^a$ и голубоглазие, называют лейцистами (неполный альбинизм у самоедов был описан в 1927 году норвежскими учеными Чеббесом и Вридтом, а в 1926-м — Н.А. Ильиным). Следует учесть и тот факт, что у собак описан ген, имеющий плейотропное действие, который обычно вызывает бесшерстность, нарушения развития зубов, а у борзых — белый окрас шерсти и глухоту.

Аллель C необходим для экспрессии основного окраса, поэтому многие животные имеют генотип CC . Однако при его отсутствии собака не обязательно будет выглядеть белой, что подтверждает генотип $c^{ch}c^{ch}$, при котором она имеет окрас «перец с солью». К.К. Литтл обнаружил, что при наличии аллелей c^{ch} и a^s у собаки будет окрас как у шиншиллы, почему он и назвал его шиншилловым. Дело в том, что проявление окраса зависит от взаимодействия многих аллеломорфных генов. Так, например, аллель c^{ch} , никак не влияющий на черный пигмент, ослабляет желто-коричневый, напряженность которого падает от генотипа CC к Cc^{ch} и $c^{ch}c^{ch}$. А вот собаки с генотипом $c^{ch}c^{ch}$, имеющие в других локусах аллели желтого (желто-коричневого) окраса вместо черного, действительно будут выглядеть белыми.

И все же в большинстве случаев при отсутствии у собаки основного фактора окраса, несмотря на наличие у нее генов — возбудителей окраса, она будет белой, то есть лейцистом. Генотипическая неоднородность лейцистов является причиной многочисленных новообразований, причем не всегда желательных, получающихся при их кроссе с окрашенными партнерами. Это

связано с тем, что основной окрас у лейцистов находится в скрытом (криптомерном) состоянии.

К.К. Литтл [556] сомневается в существовании аллеля c^d и заявляет, что белый окрас шерсти с черной мочкой носа, окантовки глаз и губ, обусловлен действием аллелей $c^{ch}c^{ch}$ в присутствии гена ослабителя желтого окраса — ee или доминантного желтого окраса — a^y . Действительно, большая часть белых собак с черной мочкой носа, краями век и губ с генотипом a^ya^y , как и основная масса наблюдаемых мной овчарок такого окраса, имеет желтоватые отметины, что подтверждает мнение К.К. Литтла.

Аллель c^b обуславливает появление серовато-светлого окраса шерсти с голубоглазием, что следует из работы К. Пирсона и К.Х. Ашера [715], исследовавших пекинесов и померанцев. Этот аллель, скорее всего, встречается у единичных пород собак.

От редактора

Лейцистов легко спутать с собаками доминантного белого окраса, имеющими в генотипе редко встречающийся доминантный ген белого окраса — W , подавляющий действие любого другого гена, отвечающего за окрас. Они будут белыми, даже если в их генотипе имеются ген C и гены — возбудители окраса. Дело в том, что ген W не даст проявиться фенотипически гену, отвечающему за окрас, как бы скрыв его под белым покрывалом. Поэтому из-под обеих собак доминантного белого окраса может родиться цветное потомство, а из-под доминантной белой и цветной могут появиться новые комбинации цветов и расцветок, что объясняется суммарным действием многих генов, отвечающих за один и тот же признак. Генотип же окрашенных собак имеет только аллели ww .

Ген — ослабитель окраса или серия аллеля D

К.К. Литтл и Э.Э. Джонс [557] идентифицировали аллели D (dilution — разбавление) и d , проявляющиеся идентично аллелям B и b . Первый усиливает интенсивность пигмента в корковом и мягкотном веществах волоса, а второй обуславливает перераспределение и уменьшение гранул пигмента в корковом веществе. Сами по себе они не отвечают за пигментацию волоса, а вступают в эпистаз с аллелями, лежащими в других локусах, обуславливая различную степень их экспрессии. В присут-

ствии одного или обоих аллелей D собака будет иметь окрас, связанный с проявлением вызывающих его генов, а при генотипе dd он окажется ослабленным. Степень ослабления окраса зависит от того, какой пигмент содержится в волосе — черный или желто-коричневый, и от генов-модификаторов (см. табл. 3).

Подпалые собаки с генотипом dd зачастую обладают пониженной жизнеспособностью. Так, например, голубые доbermanны с генотипом a^1Bd , как и изабелловые с генотипом a^1bd , легко погибают от самых различных причин.

Распространение окраса, желтая пятнистость или серия аллеля E

К.К. Литтл [552] впервые ввел название серии аллеля E (extension — распространение), а затем описал четыре его аллеля [556]:

- E — обуславливает равномерное распространение окраса;
- E^m — ген маски на морде (эпистатичный к генам других аллелей, например a^y , и проявляющийся независимо от аллеля e^{br}), встречающийся в двух видах: E^mB — черная маска и E^mb — коричневая с такого же цвета мочкой носа, краями век и губ;
- e — ограничивает распространение окраса;
- e^{br} — ген тигрового окраса, встречающийся в двух видах: $e^{br}B$ — с полосами черного цвета и $e^{br}b$ — с полосами коричневого цвета;
- e^p — ген желтой пятнистости.

Взаимоотношение между аллелями: $E^m > E > e^{br} > e^p > e$. При чем доминирование носит чаще всего полный характер, а генотип E^me^{br} и Ee^{br} приводит к появлению тигрового рисунка на местах подпала (в первом случае с маской, а во втором — без нее).

Термины распространение и ограничение распространения окраса относятся больше к темному, чем к желто-коричневому пигменту. Аллели E и E^m , при наличии гранул черного пигмента в волосе, обуславливают их равномерное распределение в нем. Разница между ними состоит лишь в том, что при наличии аллеля E^m у собаки будет черная маска на морде, а при E — нет, хотя мочка носа и у тех и у других будет черной, а края век — темными. Если же эти аллели будут у собак с генотипом AB (в гомо- или гетерозиготном состоянии), они будут чисто-черными, а у собак с генотипом Abb — печеночными, то есть без маски. Так что определить у них наличие аллелей E^m и E можно, лишь проанализировав родословные или со слов заводчика.

Аллель тигрового окраса e^{br} обуславливает чередование полос черного и желто-коричневого пигментов, напоминающих рисунок у тигра, встречающийся у боксеров, бультерьеров и догов.

Аллель e не позволяет формироваться черному пигменту, даже если он есть в гранулах волос, кроме мочки носа и краев век.

Аллели E могут оказаться замаскированными, если собака несет ген зонарного или доминантного белого окраса, точно так же аллели AA , а возможно, и Aa^y маскируют ген e^{br} , из-за чего собака выглядит черной. Правда, в некоторых случаях, при генотипе Aa^ye^{br} , собака может иметь слабо выраженный крап.

При генотипе $a^ya^yE^m$ собака будет иметь красно-желтый или соболий окрас с черной маской, при a^ya^yE — без нее, а при $a^ya^ye^{br}$ — с темно-тигровым рисунком на местах подпала. При генотипе E^me^{br} у собаки будет черная маска, а при Ee^{br} — тигровый рисунок на ее месте.

Генотипы a^sE^m и a^tE^m дадут черно-подпалый окрас с черной маской, a^sE и a^tE — с желто-коричневой, а a^se^{br} и a^te^{br} — с тигровым рисунком вместо нее.

При генотипах a^see и a^tee у черно-подпалой собаки полностью исчезнет черный пигмент, кроме мочки носа, так что шерсть на его месте будет иметь различные оттенки желтовато-коричневого цвета. При генотипах же $AAee$, Aa^yee , Aa^see и Aa^tee у собаки также исчезает черный пигмент, но окрас ее будет чисто-красно-желтоватым.

Как видите, собак красного или желтого окрасов можно получить двумя путями — при генотипе $A-ee$, как, например, у желтых лабрадоров с генотипом $AAee$, так и при a^yEE , как у боксеров оленьего окраса с красным оттенком.

Конкретная взаимосвязь между аллелями a^y и e не установлена. К.К. Литтл [556] предположил, что генотипы a^y-ee и a^ya^y-e не только обуславливают появление красного окраса, но и раннюю смерть. У немецких овчарок аллели a^y с e обуславливают крайне бледный окрас, а аллели a^s с ee — чрезвычайно светлый серо-соболий. Возможно, серо-соболий окрас у немецких овчарок вызван генотипом a^s-E^m или a^s-E , а золотисто-соболий — a^s-ee , а не a^y-ee . Собаки тускло-золотистого окраса без черного конца хвоста имеют генотип a^s-ee , a^t-ee или a^sa^tee и могут дать потомков чисто-соболевого окраса только из-под партнеров соболевого окраса.

Не следует забывать, что собака с генотипом $c^{ch}c^{ch}ee$ может выглядеть белой или желтовато-белой (бледно-кремовой) из-за сильного разведения окраса.

Поседение шерсти или серия аллеля G

К.К. Литтл [556] выделил два аллеля: поседения шерсти — G (greying — седина) и его отсутствия, характерного для большинства гомозиготных собак — g .

Речь идет не о возрастном поседении, наступающем с возрастом, а о прогрессирующем осветлении черного окраса до голубого или серо-голубого оттенка. Большинство пород собак имеет генотип gg , а меньшая часть, такие, как бедлингтон-терьеры, керри-блю-терьеры и бобтейлы, имеют в нем ген G . Щенки этих пород при рождении имеют черный окрас. Те из них, которые имеют генотип GG или Gg , со временем перецветут, приобретя голубой окрас различной интенсивности, а вот малыши с генотипом gg так и останутся черными. Многие породы собак, в которых имеется голубой окрас, гомозиготные по гену G (GG), и лишь некоторые из них, как, например, керри-блю-терьер, гетерозиготные по этому признаку (Gg), поэтому среди них нет-нет да и появляются чисто-черные особи (gg), из-за чего заводчики несут определенные материальные потери (таких собак не экспонируют на выставках, но их вполне можно использовать в разведении).

При этом следует помнить, что аллели dd также вызывают ослабление черного окраса до голубого, но щенки с генотипом $BBdd$ или $Bbdd$ рождаются не черными, а шиферно-голубыми (синевато-серыми).

Ген мерль или серия аллеля M

Летальный ген мерль, фактор мерль, ген M , доминантный по отношению к рецессивному аллелю m , отвечающему за равномерную пигментацию. Э.Л. Митчелл [634] подчеркивал, что в гомозиготном состоянии (MM) ген M ведет к рождению щенков белого окраса с грубыми аномалиями со стороны органов чувств. Такие щенки часто погибают во время внутриутробного развития, а если и рождаются, то вскоре умирают. Э. Сорсби и Дж.Б. Дейви [871] исследовали фактор мерля у такс, колли и шелти, Г.У. Хэкмен [372] — у такс, а К.К. Литтл [556] — у различных пород собак. Большинство пород собак имеет генотип mm , проявляющийся, как правило, в черном (или ином окрасе), за который отвечает ген, лежащий в другом локусе. При генотипе Mm , встречающемся, например, у догов, такс, колли, шелти, бобтейла, вельш-корги-кардигана, пигмент остается на от-

дельных участках тела, из-за чего собаки выглядят окрашенными под мрамор, то есть на чисто-белом (при окрасе арлекин) или серовато-голубом (при окрасе блю-мерль) фоне у них разбросаны рваные черные пятна, кляксы, полосы, крап и пестрины, не сливающиеся друг с другом. При кроссе арлекинов между собой они дадут в помете щенков черного окраса, арлекинов и нежизнеспособных, белых.

Аллель *M* больше воздействует на черный, чем на желтово-коричневый пигмент, из-за чего колли зонарного собольего окраса ($a^y a^t$ или $a^y a^y$) с генотипом *Mm* имеют не столько мраморный рисунок, сколько пятна золотистого цвета. Окрас блю-мерль возникает при сочетании аллелей *Mm* с $a^s a^t$ или $a^s a^s$, а чаще всего — с $a^t a^t$, особенно ярко проявляясь у собак, несущих аллели белого окраса ($s^i s^p s^w$), проявляющиеся в небольшом количестве белых отметин, характерных для колли. У такс однотонный мерль называется дэпл, а двухцветный, с небольшим количеством белого цвета, — дубль дэпл. Мраморный рисунок у догов называется арлекин, и хотя его и связывают с генотипом *EE Mm*, М. Бёрнс и М.Н. Фрэзер [142] считают, что получить истинные рваные черные пятна на белом фоне крайне сложно из-за влияния фактора мерль на черный пигмент, хотя это и возможно при генотипе *Ee Mm* или *Ee^{br} Mm*.

Э. Сорсби и Дж.Б. Дейви [871] обнаружили, что фактор мерль в гетерозиготном состоянии (*Mm*) нередко сочетается с разноглазием.

Несмотря на то, что контролировать и получать окрасы, обусловленные генотипом *Mm*, крайне сложно, доказательств, подтверждающих его связь с пороками развития, нет, чего нельзя сказать о генотипе *MM*.

Собаки с генотипом *MM*, принадлежащие к породам, несущим в локусе *S* гены белой пятнистости, будут иметь белый или почти белый окрас, и, согласно Э.Л. Митчеллу [634], могут страдать глухотой, слепотой и структурными дефектами глаз. Вязать гетерозиготных по фактору мерль собак между собой крайне опасно, так как четверть их потомков (около 25%) будет иметь генотип родителей, из-за чего Международная кинологическая федерация (FCI) предложила в 1976 году запретить участие таких собак в выставках.

У пород собак, несущих в генотипе аллели *Mm* и не имеющих гена белого окраса, форма *MM* вызывает эффект дэпл, сопровождающийся различным количеством белых отметин — от единичных до сливающихся в сплошной белый окрас, из-за чего на шерсти остаются ограниченные пятна с рисунком дэпл. По-

роки в окрасе и расцветке, характерные для колли, типичны и для такс (Д. Дауш, В. Вегнер, М. Михаэлис и Й. Риц [215]).

Р.Г. Шейбл и Й.А. Брумбах [824], Р. Робинсон [798] и Д.П. Споненберг [873] считают, что существует более одного гена мерль, для написания чего последний предложил символ M^n и заметил, что гетерозигота $M^n m$ дает белесоватые участки на шерсти, а Mm — синеватые. Данные Д.П. Споненберга наводят на предположение, что аллель M^n в гомозиготном состоянии летальный, а в сочетании с генотипом MM приводит к гибели половины гетерозигот.

Д.П. Споненберг [872] исследовал также фактор мерль у австралийской овчарки, страной происхождения которой является Америка. Так, в помете гомозиготной по фактору мерль суки было 64 щенка с окрасом мерль и 2 с иной расцветкой, причем они никогда не давали в потомстве окрас мерль. Это позволяет предположить, что аллель мерль возникает за счет транспозиции участка ДНК. Позже Д.П. Споненберг и М.Л. Ламорю [874] пришли к выводу, что благодаря аутосомной мутации гена мерль возникает рисунок, названный ими твидовым и обозначенный символом Tw . Твидовые пятна рисунка мерль, в отличие от обычного окраса мерль, с их точки зрения, крупнее и обладают большим разбросом глубины тона.

Серия аллеля P

К.К. Литтл [556] выдвинул гипотезу о существовании доминантного аллеля P , влияющего на напряженность пигмента, и рецессивного аллеля p , снижающего содержание черного и коричневого пигментов, но не влияющего на желто-коричневый и желтый.

Белая пятнистость или серия аллеля S

Одним из первых ученых, изучавших белую пятнистость у собак, в частности у грейхаундов, был Д.К. Уоррен [963]. Он обнаружил, что белая пятнистость рецессивна по отношению к цветному окрасу, и предложил серию из трех аллелей, вызывающих депигментацию разных участков тела, которую К.К. Литтл [556] довел до четырех:

— S — сплошная пигментация шерсти или однотонный окрас;

- s^i — ирландская пятнистость или единичные белые участки малой площади с четкими границами;
- s^p — пегость, или 80% белого в окрасе;
- s^w — крайняя степень пегости, когда имеются небольшие окрашенные участки на белом фоне.

Пигментные центры — концы ушей и основание хвоста. Взаимоотношение между различными аллелями следующее: $S > s^i > s^p > s^w$.

Эту последовательность признают М. Бёрнс и М.Н. Фрэзер [142], хотя они и предполагают, что s^i следовало бы обозначать символом s^l .

Г.М. Аллен [11] еще в 1914 году показал, что белая пятнистость у млекопитающих, включая и собак, проявляется в строго определенных местах и на симметричных участках тела. Действительно, единичные мелкие белые пятна у собак располагаются на пальцах, груди, животе, морде или на конце хвоста. При дальнейшем увеличении белой пятнистости они все больше вытесняют основной окрас, поднимаясь выше лучезапястного и запястно-го суставов и окружая шею в виде воротника. Занимая все большую площадь, белые пятна появляются на корпусе, теряют симметричность, но еще имеют четкие границы. Г.М. Аллен называет пятна или участки на теле с сохранившимся пигментом центрами пигментации и утверждает, что каждый из них наследуется самостоятельно.

От редактора

В 1928 году Н.А. Ильин доказал, что появление пятнистых собак является следствием исчезновения пигмента, происходящего по определенным законам¹. Депигментация, начавшись в определенной точке, распространяется на соседние участки кожи, постепенно превращаясь в большое белое пятно. Начальные точки депигментации парные и располагаются симметрично, хотя и могут быть независимыми друг от друга, так что каждая из них обуславливает депигментацию строго определенного участка тела (см. рис. 16). Независимые точки начальной депигментации, сливаясь с областью пигментации, образуют большое белое пятно. К пигментным центрам, устойчивым к сохранению пигмента, относятся точки на ушах и конце хвоста. Белая пятнистость

¹ И л ь и н Н.А. Распределение и наследование белых пятен. Труды лаборатории Московского зоопарка, т. IV, 1928.

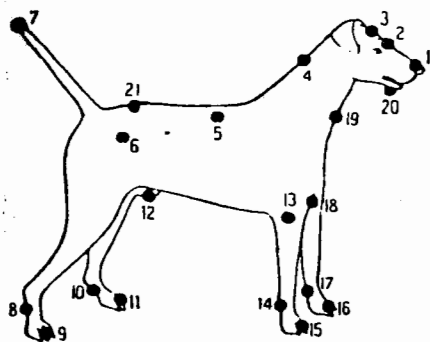


Рис. 16. Карта распределения главнейших начальных точек депигментации у собак по Н.А. Ильину, 1928 г.

тость объясняется действием простого гена, который может вести себя и как доминантный, и как рецессивный. Так, например, точки депигментации на лапах, спине и животе — доминантные, а на концах ушей, мочки носа, хвоста и бедрах — рецессивные.

М. Бёрнс и М.Н. Фрэйзер [142] доказывают, что важнейшие центры пигментации у собаки находятся на ушах, голове и вокруг глаз, поэтому-то эти участки становятся белыми в последнюю очередь. Следующие наиболее важные центры располагаются у основания хвоста, в области ребер, на пояснице и нижней части шеи.

По-видимому, на размер окрашенных пятен влияет их цвет: черные — крупнее печеночных, а те — больше красных и желтых (К.К. Литтл [555]). Заводчик, желающий получить породу собак чисто-белого окраса путем селекции серии аллеля S , не должен забывать об этом.

Имея дело с серией генов S , следует помнить о существовании генов-модификаторов, вызывающих разное проявление белой пятнистости. Их число и экспрессия остаются невыясненными, ясно лишь одно, что они делятся на положительные и отрицательные: первые обуславливают преобладание цветных, а вторые — белых пятен. Эти гены-модификаторы воздействуют на каждый из четырех аллелей серии S , вызывая разную степень перекрытия одного генотипа другим.

Несмотря на то, что большинство пород собак, у которых не допускаются белые пятна, имеет генотип SS , они нет-нет да и появляются на пальцах, груди, конце хвоста или на морде у новорожденных, исчезая или сохраняясь, особенно у собак черного окраса, во время перецветания щенков. К.К. Литтл [556],

исследовав 2353 собаки 7 пород, в которых белая пятнистость не допускается, у 11,3% из них обнаружил белый окрас с чепраком, цветными пятнами на боках или ушах, а также черно-белый окрас. Это объясняется не влиянием различных аллелей s , а действием минус-модификаторов аллеля S .

Доминирование гена S над тремя аллелями s зависит от породы собак и наличия у них генов-модификаторов. Обычно он доминантен по отношению к аллелю s^i , но не в сочетании с аллелем s^p или s^w .

Название «ирландская пятнистость» (s^i) принадлежит Л. Донкастеру [238], впервые описавшему ее у диких ирландских крыс, имеющих особый пятнистый рисунок: белые полосы или пятна на том или ином участке тела — на морде, лбу, груди, животе, лапах или конце хвоста. Как известно, белая пятнистость проявляется в первую очередь именно на этих участках, так что селекция по ирландской пятнистости приводит в итоге к преобладанию белого цвета из-за накопления отрицательных генов-модификаторов. Это особенно хорошо видно на примере басенджи, имеющей генотип $s^i s^i$, количество белого в окрасе которой варьируется от единичных крохотных белых пятен при наличии положительных генов-модификаторов до белого воротника и подследников — при отрицательных генах-модификаторах.

Понятно, что собаки с генотипом $s^i s^i$ и наличием положительных генов-модификаторов внешне могут выглядеть так же, как собаки с генотипом SS и отрицательными генами-модификаторами. Окрас таких собак называется ложной ирландской пятнистостью. Если в породе отсутствует ген ирландской пятнистости, она имеет генотип SS , а вот собак с генотипами Ss^i и $s^i s^i$ невозможно внешне отличить друг от друга из-за перекрытия их генотипов.

К.К. Литтл [556] сообщает о результатах 68 вязок собак с различными комбинациями аллелей s^i и s^p , придя к заключению, что первый доминирует над вторым, так как суки с генотипом $s^i s^i$ от кросса с кобелями, имеющими генотипы $s^i s^p$ или $s^p s^p$, давали в помете щенков только с ирландской пятнистостью.

Большинство пород собак, особенно басенджи, колли и боксер, несут в своем генотипе аллель s^i (см. главу 5).

Аллель пегости s^p отвечает за различную степень депигментации шерсти. Наиболее типичная в этом смысле порода — бигль. Большинство собак этой породы имеет генотип $s^p s^p$, а часть — Ss^p и $s^p s^w$. Проявление пегости зависит и от генов-модификаторов: при положительных белый цвет может быть сведен к минимуму, а при отрицательных — к максимуму (см. табл. 15).

ТАБЛИЦА 15

Процентное отношение окрашенных собак и с белой пятнистостью по К.К. Литглу, 1957 г.

Содержание пигмента (в %)	% собак в каждой породе			
	американский кокер-спаниель		бигль	боксер
	черный	красный		
100	—	—	—	18,3
90—99	21,04	1,85	55,9	73,7
80—89	16,88	2,31	19,6	1,35
70—79	14	2,77	8,3	0
60—69	11,68	2,54	5,4	0,06
50—59	10,65	4,85	3,2	0,06
40—49	7,01	4,62	2,8	0,06
30—39	7,54	7,87	1,4	0,18
20—29	4,15	12,9	1,3	0,12
10—19	4,15	26,6	1,4	0,18
0—9	2,86	33,6	0,7	5,73
Всего осмотрено собак	385	432	816	1780

Вы видите разный эффект аллелей s и пигментации, а также типичное распределение аллелей S , s^i и s^w у боксеров. В верхней строке таблицы, там, где у собак имеется 1—10% белого в окрасе, речь идет об ирландской пятнистости, то есть о генотипе $s^i s^i$ с некоторыми генами-модификаторами S , в нижней, где окрас занимает до 10% тела или отсутствует, — с генотипом $s^w s^w$, а в промежуточных — об эффектах отрицательных генов-модификаторов на аллель s^i и положительных — на аллель s^w .

У американского кокер-спаниеля ирландская пятнистость не допускается, поэтому они имеют в генотипе различные комбинации аллелей S , s^p и s^w . Это вполне очевидно, особенно если учитывать тот факт, что аллели белой пятнистости оказывают большее влияние на красный, чем на черный пигмент. С другой стороны, у биглей проявляются преимущественно эффекты $s^p s^p$ и $S s^p$ с генами-модификаторами, так как аллелей s^w у них или почти, или вовсе нет.

В целом аллель s^p доминантен по отношению к аллелю s^w , но появление собак с генотипом $s^p s^w$ 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 отрицательных — как с $s^w s^w$.

Аллель крайне выраженной степени белой пятнистости s^w встречается у пород, имеющих чисто-белый окрас и генотип $s^w s^w$, белым покрывалом скрывающий любой другой цвет. Однако в присутствии положительных генов-модификаторов отдельные цвета все-таки могут проявиться в точках пигментации (на ушах, морде и вокруг глаз), наглядным примером чего служат белые силихем-терьеры. Согласно К.К. Литтлу [556], приблизительно у 60% собак этой породы и у 9% самоедов цветные пятна занимают 1—10% поверхности тела (это говорит о разнице в строгости селекции при разведении этих двух пород).

Аллель s^w рецессивен по отношению к остальным аллелям белой пятнистости, но перекрывает генотип SS в присутствии отрицательных генов-модификаторов. Главная трудность в породах, имеющих генотип $s^w s^w$, заключается в идентификации у них других аллелей белой пятнистости, но если речь не идет об их кроссе, то это не имеет большого значения.

Тиковая испещренность, крапчатость или серия аллеля T

У некоторых пород собак на чисто-белом основном фоне разбросаны маленькие цветные пятна. Это называется тиковой испещренностью, или крапом, которую вызывает доминантный аллель T . Рецессивный же аллель t не имеет такого эффекта.

Большинство пород собак имеет генотип tt , за исключением отдельных охотничьих, у которых имеется тиковая испещренность, наиболее выраженная у далматина. Цвет крапа у пород собак с генотипом TT или Tt , несущих серию аллелей белой пятнистости, зависит от основного окраса шерсти. При отсутствии же серии аллелей S у них не будет внешнего проявления тиковой испещренности.

Тиковая испещренность проявляется не с момента рождения щенка, а ко времени продукции у него пигмента, то есть после трехнедельного возраста. К.К. Литтл [556] предполагает, что ген крапчатости может взаимодействовать с аллелем a^i , даже если собака имеет генотип Aa^i . В этом случае крап располагается на местах подпала, характерного для собак с генотипом $a^i a^i$.

Некоторые авторы, например М. Бёрнс и М.Н. Фрэзер [142], полагают, что, в отличие от тиковой испещренности, за чалость, то есть равномерное распределение на теле окрашенных и депигментированных волос (1:1), отвечает другой локус с парой генов: вызывающим ее — R и не вызывающим — r .

К.К. Литтл [556] скептически относится к этому, так как не всегда можно отличить тиковую испещренность от чалости.

Так, Л.Ф. Уитни [987] обнаружил, что у английских пойнтеров аллель *T* может не проявиться внешне, а М. Бёрнс и М.Н. Фрэзер [142] видели, как из-под двух чисто-белых на вид пойнтеров родились щенки с тиковой испещренностью. Так что вполне можно предположить, что тиковая испещренность и чалость — проявление одного и того же признака.

ГИПОПИГМЕНТАЦИЯ

Исчезновение пигмента на строго определенных участках кожи с нормальной пигментацией, называемое витилиго, или песью, известно у человека и изучалось на примере единичных случаев у собак. Известно, что витилиго у людей является наследственным, обусловленным проявлением доминантного признака с разной степенью пенетрантности (Э.Б. Лернер [543]), и сопровождается рядом других заболеваний.

О трех случаях витилиго у немецких овчарок в Индии сообщают С. Сен и А.И. Ансари [848], причем депигментации подвергались у них преимущественно слизистая полости рта, мочка носа и края век. Витилиго наблюдалось также у чау-чау (Д. Энгстрём [260]), доберманов (Г.Х. Мюллер и Р.У. Кирк [651]) и у бельгийских тервюренгов (М.Б. Махаффи и др. [600]). У всех у них была депигментация вокруг мочки носа и полости рта, а у чау-чау — слизистой языка и щек.

Известно, что некоторые химические вещества, например тирозин, участвующий в синтезе меланина, могут уменьшить площадь витилиго. И все же в развитии песивости нельзя исключить генетическую природу, М.Б. Махаффи и др. [600] обнаружили семейственную предрасположенность к ней 20 из 35 обследованных ими бельгийских тервюренгов. Дело в том, что в 50-х годах эта порода развивалась в США на основе близкородственного разведения из-за крайне ограниченного генофонда. Появление данного признака не удалось связать с факторами внешней среды, с питанием, сцеплением или ограничением полом. Неизвестны и пути его наследования — доминантный, рецессивный или полигенный. Ученые подчеркивают, что не следует путать витилиго с участком депигментации слизистой нижней губы напротив клыка верхней челюсти, типичным для большинства пород собак, связанным, скорее всего, с давлением зуба или с местным нарушением метаболизма в этой области.