

**Н. ИЛДИН**



**ГЕНЕТИКА  
И  
РАЗВЕДЕНИЕ  
СОБАК**

Проф. Н. А. ИЛЬИН

Заведующий Научно-исследовательской Кюнологической лабораторией Ц Ш. в/с  
РККА

# ГЕНЕТИКА и РАЗВЕДЕНИЕ СОБАК

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ВВЕДЕНИЕ В КЮНОЛОГИЮ

с 77 рисунками

---

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ  
АКАДЕМИИ

**И 16 ИЛЬИН Н. А.** — М.: 1992. — 164 с. с ил.

Предлагаем Вашему вниманию первое с 1932 г. переиздание книги Ильина «Генетика и разведение собак». В наше время, когда основные тенденции в разведении животных прочно закрепились на генетических принципах, блестящая работа профессора Ильина окажет неоценимую помощь специалистам-кинологам в их практической работе.

Выпуском этой книги Российское кинологическое Общество начинает издание серии книг по различным вопросам кинологии.

Готовятся к выпуску:

Языков «Дрессировка собак»

Р. Домманже «Дрессировка Фрамма».

Сборник стандартов пород собак (ФЦИ) и другая литература по кинологии

По поводу приобретения литературы обращаться:

121 002 Москва ул. Вахтангова д. 3.

Российское кинологическое общество.

Тел. 241-74-60

телефакс 241-74-60.

И 0301070000—064  
082 (02)-92 — 5-92

ISBN 5-082 (02)-064-4

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Сильное развитие обобщественного сектора в собаководстве нашего Союза властно потребовало подведения научного фундамента под практическую работу по использованию и разведению служебных собак. Это требование включает в себя, с одной стороны, побуждение к разворачиванию научно-исследовательской работы по биологии служебных собак и, с другой, — запрос со стороны рядовых работников собаководства и растущих новых кадров на популярные книги по кюнологии, излагающие последние достижения современной научной мысли.

Начало планомерной организации научной работы по кюнологии в служебном собаководстве по СССР было положено созданием научно-исследовательской кюнологической лаборатории при Центральной школе военного собаководства. Организация лабораторной базы для научной работы позволила приступить к концентрации рассеянных научных материалов по кюнологии в одной научной ячейке, что в свою очередь способствовало и составлению настоящей книги.

Наряду с довольно большим количеством практических книжек по собаководству современная литература как русская так и заграничная, совершенно лишена научно выдержанных руководств по собаководению, излагающих современные научные достижения. Большой спрос на такую литературу вызвал появление целого ряда фальсифицированных — «под науку» — книжек, написанных нередко лицами, не имеющими никакого отношения к науке и подчас совершенно неграмотными в биологии.

Издание общедоступных книг по кюнологии, излагающих современные достижения науки в применении к познанию собаки, должно дать необходимую собаководам теоретическую базу для их повседневной работы по разведению и использованию собак. Задачей настоящей книги и является ознакомление собаководов и вузовцев с основными данными по генетике и селекции собак, поскольку это является необходимой теоретической базой для сознательной работы по разведению и племенному улучшению собак.

Мы надеемся, что настоящая книга может послужить в качестве руководства и пособия по генетике и селекции собак для слушателей курсов и техникумов, для студентов зоотехнических, звероводческих и ветеринарных вузов и для рядовых работников собаководства, имеющих отношение к племенной работе (заведующий питомником, ветврач, начальник школы собаководства, осоавиахимовец и т. д.)

При составлении книги пришлось преодолеть немалые трудности.

Полное отсутствие такого рода руководств придавало работе по составлению книги пионерский характер. Единственная книга на эту тему — немецкого ветеринара Шеме — представляет собою своеобразную смесь научной осведомленности в некоторых вопросах и научной отсталости и непонимания современной биологии в целом и поэтому не могла быть использована для нашей работы, за исключением отдельных деталей. Ряд других книг под заглавием «кюнология» (в частности книга Мюллера, переведенная и на русский язык<sup>1</sup> дает почти исключительно сведения по анатомии и происхождению собак и описание их пород.

Наряду с этим большая разбросанность литературных научных кюнологических данных по различным источникам (журналы, специальные статьи, монографии и т. д.), при почти полном отсутствии сводочных работ, чрезвычайно усложнило сбор литературных данных.

Само собою понятно, что я не ставил себе целью дать полный охват проблем генетики в кюнологии, а лишь пытался дать, с одной стороны, введение в генетику и селекцию собак, а с другой — изложить результаты некоторых шаших работ по элементарной генетике служебных собак. Отмечая трудности, стоявшие на пути этой первой попытки изложения свода научных данных по биологии собаки, отдаю свою работу на суд читателей и прошу сообщать мне все замеченные недостатки как по линии конкретного материала, так и неполноты освещения основных вопросов.

*Н. А. Ильин.*

---

<sup>1</sup> Мюллер Г. Здоровая собака (Кюнология) Витебск 1929. (Русский перевод сильно искажен. Глава о разведении совершенно устарела).

## ВВЕДЕНИЕ

### КЮНОЛОГИЯ КАК НАУКА

Предметом изучения кюнологии (от греческих слов: *kuon* — собака и *logos* — учение, наука) являются строение, жизнь, породы и эволюция собак. В житейской практике очень часто этому слову придавали неправильное толкование, понимая под словом «кюнолог» каждого любителя собак, мало-мальски разбирающегося в породах собаки, ее содержании или дрессировки. Строго говоря, кюнология должна стать по своему содержанию и методам такой же наукой, как и любая другая наука, занимающаяся изучением живых существ.

Сообразно трем своим основным задачам кюнология как наука естественно распадается на три самостоятельных дисциплины: 1) наука о строении собаки — анатомия собаки, 2) наука о жизнедеятельности собаки как отдельной особи — физиология собаки, включающая в качестве одной из своих глав учение о высшей нервной деятельности собаки, и 3) наука о формах жизни собаки как звена в цепи следующих друг за другом поколений, получающихся благодаря способности собаки размножаться — биология собаки (или кюнология в узком смысле слова) с наиболее мощно развитой частью — генетикой собаки, непосредственно связанной с полупрактической частью — учением о разведении и селекции; здесь же в качестве особой главы можно выделить учение о породах собаки (кюнорасоведение).

Изложение основных данных по генетике в той ее части, которая является необходимой для сознательной работы по разведению собак, и является содержанием настоящей книги.

Приступая к знакомству с теоретическими основами учения о разведении собак, мы должны прежде всего иметь в виду то обстоятельство, что собаки (как и все остальные живые существа) не представляют собою животных, совершенно сходных друг с другом, но среди них можно легко обнаружить большое количество различий как между большими группами собак, имеющими в известной степени различное происхождение (разные породы собак), так и между отдельными особями, относящимися к одной породе и следовательно до некоторой степени, связанными общностью происхождения.

Это явление, носящее название *изменчивости*, открывает нам необозримое поле деятельности с почти неограниченными возможностями выбора соответствующих нашим потребностям свойств собаки.

Само собою понятно, что в большинстве случаев при разведении особенно ценными для нас будут являться те особенности и качества собаки, которые могут передаваться от родителей к потомкам. т.е. признаки наследственные. Изучение законов, согласно которым происходит передача признаков по наследству от родителей к детям, и будет являться вторым, основным вопросом, подлежащим нашему изучению.

Благодаря непрерывно происходившим процессам изменчивости и наследственности в связи с вековыми воздействиями внешней среды и влияниями искусственного отбора и развилась постепенно в давно прошедшие времена домашняя собака, получившаяся путем приручения диких и полудиких животных, близких к нашей собаке — волков и шакалов (рис. 1).

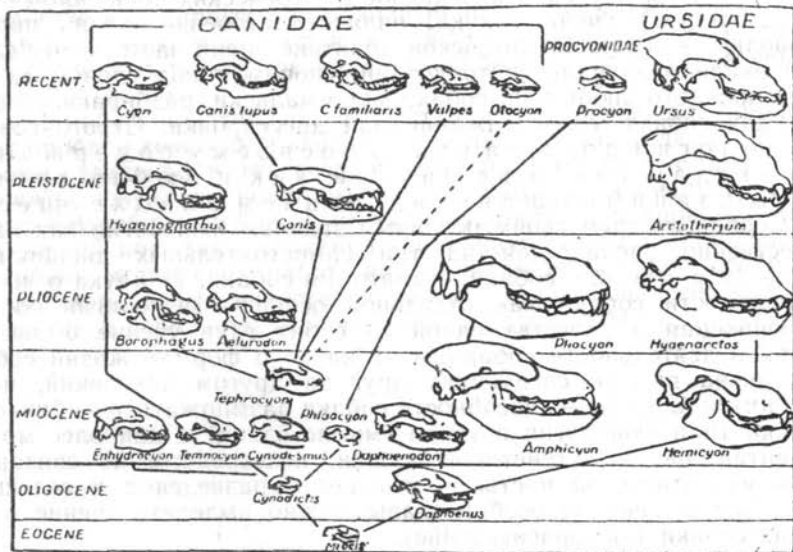


Рис. 1 «Родословное дерево» указывающее происхождение домашней собаки. Canidae — собачьи. Ursidae — медвежьи. Горизонтальные ряды — геологические эпохи, верхний ряд-современность. (Из Мэттью, 1930).

Только после того, как мы познакомимся с особенностями того собачьего материала, с которым мы имеем дело, после того как мы узнаем основные положения об изменчивости собак, о закономерностях в наследовании их свойств, — только после всего этого мы сможем приступить к разбору второй части прикладной биологии собаки — к учению о путях и способах выведения нужных нам форм и рабочих качеств, к учению о методах разведения собак. Таков план нашего изложения.

ГЛАВА I

ОБЩИЕ ДАННЫЕ ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ СОБАКИ

Каждому хорошо известно, что различные особи собак, даже принадлежащие к одной породе, чрезвычайно сильно отличаются друг от друга по внешним формам, жизненным особенностям и психическим свойствам. Совершенно невозможно найти двух собак, совершенно сходных между собою; опытный наблюдатель всегда сможет обнаружить между ними различия. Количество различий между отдельными особями еще более увеличивается благодаря существованию многих пород и подпород собак, различающихся между собою по целому ряду признаков. Это свойство организмов обладать большим или меньшим количеством различий (так же, как и само существование этих различий) как между отдельными особями, так и между группами особей, относящимися к одному и тому же виду животных (в нашем случае — к виду домашняя собака), носит название изменчивости.

Домашняя собака является чрезвычайно изменчивым животным. Другие виды животных, даже самые изменчивые, как например кролики и куры, обладают все-таки меньшим разнообразием форм, чем собаки.

Одно внешнее поверхностное знакомство с разными породами показывает нам очень большую изменчивость в строении и собаках. Так мы видим: стройных, легко сложенных борзых, на высоких ногах, с сильно развитой грудью и подтянутым пахом; неуклюжих, карликообразных такс, с короткими искривленными ногами; массивных, крепко стоящих ротвейлеров, с хорошо развитой мускулатурой; пропорционально сложенных, удлинненных немецких овчарок и почти квадратных эрдель-терьеров; уродливых: болезненно сложенных бульдогов и т. д. (рис. 2).

Размеры собак очень сильно колеблются. Самыми крупными собаками являются альпийские горные собаки, сан-бернарды, немецкие доги, борзые; самыми мелкими — различные комнатные собачки — джин, пекинские собачки, болонки.

По данным И. Ж. Сент-Илера, у наиболее крупных собак длина тела достигает 133 см (альпийские горные собаки), а у маленьких собак — 22 см (карликовые комнатные собачки).



Высота взрослых собак колеблется от 90 — 100 (борзые и горные пастушьи собаки) до 18 — 15 см (японский джин и пекинские собачки). Максимальный рост был отмечен Гольдсмисом у ирландского волкодава — 120 см.

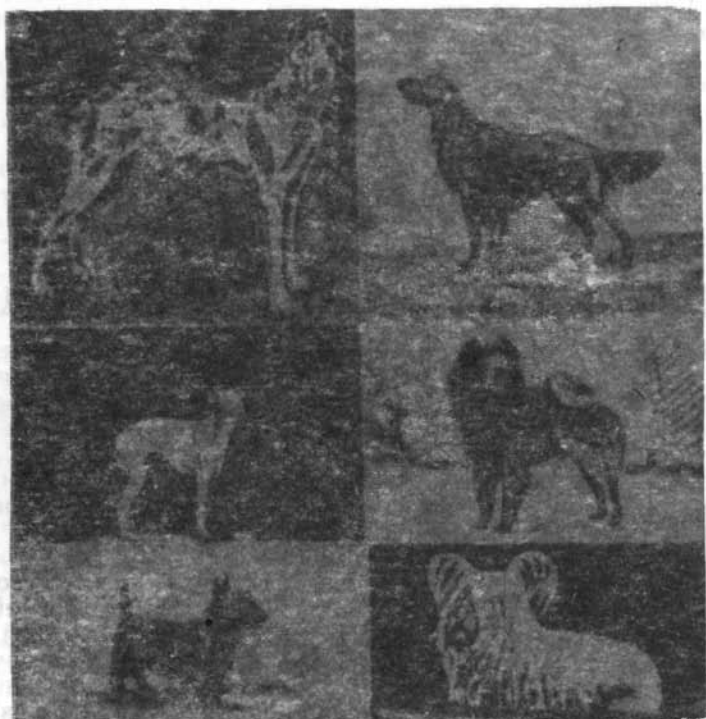


Рис. 2 Изменчивость телосложения собак. *A* — немецкий дог, *B* — ирландский сеттер, *C* — левретка, *D* — самоедская собака (лайкоподобная), *E* — шотландский терьер, *F* — скайтерьер. Примерно соблюдены относительные размеры собак. (Из Сайнота и Денна, 1925).

Вес собаки колеблется в среднем от 60 — 64 кг и выше (нюфаундленды, леонберги, сан-бернары) до 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub> — 1 кг и ниже (джин и пекинские собачки).

Отношение высоты тела, к его длине изменяется от 1:1 через 1:2 до 1:4. Отношение максимальных величин у крупных пород к минимальным (у мелких) является следующим.

По длине туловища . . . . .	6:1
« росту . . . . .	7:1
« весу . . . . .	55:1
« объему . . . . .	200:1 <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Последняя цифра по вычислениям Сент-Илера, первые 3 — по нашим вычислениям.

Число сосков у собак, как сообщает Дарвин, колеблется от 7 до 10, наиболее частое количество — 8. Мне удалось видеть фокстерьера с 6 сосками (сука «Лени» Климентовича рис. 3). Обычно на каждой стороне тела имеется равное число сосков: 4 или 5, но иногда бывает различное число на разных сторонах.

Пальцев на ногах нормально бывает 5 на передних и 4 — на задних. Довольно часты случаи появления пятого и шестого пальцев на задних лапах.

Число зубов у собаки также подвержено колебаниям. Обычное число зубов у собаки 42, из них 26 коренных: 6 пар — в верхней челюсти, 7 пар — в нижней, т. е.

$\frac{6 \text{ коренных}}{7 \text{ коренных}}$  Нередки случаи  $\frac{7 \text{ коренных}}{7 \text{ коренных}}$

У короткомордых пород собак часты случаи  $\frac{4 \text{ коренных}}{5 \text{ коренных}}$ , т. е. 18 коренных

зубов и даже  $\frac{4}{4}$ , т. е. 16 зубов У го-

лой африканской собаки особенно часто наблюдаются недоразвитие и недостача зубов. Как установил еще Дарвин, в некоторых случаях у нее образуется только по одному коренному зубу с каждой стороны и несколько плохо развитых резцов; минимальным числом зубов у этой собаки является 4.

Время появления настоящих зубов также является изменчивым: так у меделяна постоянные зубы появляются в 4 или 5 месяцев, а у других пород период появления зубов часто растягивается на 7 или 8 месяцев.

Анатомические признаки тоже подвергаются колебаниям. Обычно у собак головной мозг — высокий, округлых очертаний, а у борзой — низкий, удлинённый и спереди суженный.

Число хвостовых позвонков колеблется от 2 до 20—22. Как показал Сассик (1925), форма позвонков и величина их просвета, служащего вместилищем для спинного мозга, подвержены очень сильным колебаниям у разных пород собак (рис. 4).

«Размеры различных костей черепа, изгиб нижней челюсти, положение суставных головок относительно плоскости зубов, форма задней ветви челюсти; форма скуловых дуг и височных впадин, положение затылочных костей», — все это, как показал Кювье, подвергается значительным изменениям.

Чтобы убедиться, насколько сильно изменчивы общие формы

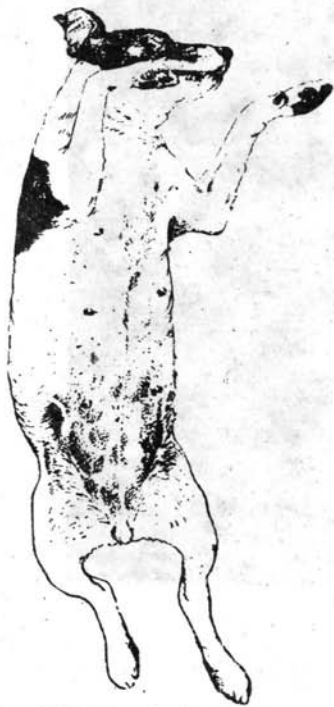


Рис. 3 Брюхо жесткошерстного фокстерьера самки с 6 несимметрично расположенными сосками. (ориг.)

череп у разных собак, достаточно бегло просмотреть рисунки черепов, помещаемые в статьях и книгах о происхождении домашних собак. Различие в черепах разных пород столь велико, что при первом взгляде можно нередко отнести их к разным видам животных.

Разобранных примеров достаточно, чтобы убедиться в сильной изменяемости форм и строения собаки; в точно такой же мере подвержены колебаниям и все физиологические и психические свойства собаки. Каждому конечно известны и те различия в нравах,

инстинктах и привычках, которые наблюдаются у различных собак. Ю. А. Васильев в научно-исследовательской кюнологической лаборатории Центральной школы военного собаководства исследовал способность к образованию условных рефлексов у собак разных пород и нашел, что не только собаки разных пород, но и собаки одной и той же породы должны



Рис. 4. Различия в форме позвонков и величине спинномозгового канала А — 3-й шейный позвонок: наверху — немецкого дога, внизу — карликового крысолова. В — 3-й грудной позвонок: слева немецкого дога, справа — гриффона. (Из Сассика, 1925).

быть отнесены к разным типам высшей нервной деятельности. Таких типов можно установить до 15: возбужденный, возбудимый, тормозимый, инертный, лябильный, уравновешенный, торпидный и т. п.

Из физиологических признаков, как установил Ю а т т и Якоб, даже пульс подвержен очень сильным колебаниям у разных собак. У молодых собак разных пород частота пульса колеблется от 95 до 140 ударов, у взрослых — от 70 до 125, у только что рожденных щенков — до 210—240.

Итак совершенно неоспоримо, что признаки собаки (как и всякого другого животного) подлежат чрезвычайно большим колебаниям у разных особей и собака по праву может быть названа одним из самых изменчивых животных. Этот факт с неизбежностью выдвигает необходимость специального изучения изменчивости собаки.

## СТАТИКА ИЗМЕНЧИВОСТИ

Как же нам изучать изменчивость? К изучению изменчивости, как и любого другого явления природы, можно подходить двояко.

Во-первых, изучая домашних собак, мы можем ограничиться только установлением существования тех или иных различий (по размерам, форме, окраске шерсти и т. п.) среди отдельных особей. Изучая таким образом большое количество животных, мы можем совершенно не обращать внимания на те причины, которые вызвали появление этих различий. В этом случае мы будем изучать изменчивость так сказать в неподвижном состоянии, статику изменчивости, как говорят — изменчивость как состояние (Филипченко).

Во-вторых, изучая изменчивость, мы можем исследовать ее как определенный процесс и выяснять те причины, которые обуславливают появление тех или иных различий. В этом случае мы будем заниматься изучением динамики изменчивости, изучением изменчивости как процесса (Филипченко).

Следует тут же отметить, что изучение изменчивости по существу должно происходить путем органического, целостного анализа всей изменчивости как таковой и таким образом противопоставление статики и динамики изменчивости является грубо-условным, методологически невыдержанным и потому имеющим лишь чисто практическое значение для введения в круг вопросов изменчивости.

Если мы вначале и займемся изучением и установлением существования определенных отличий среди собак, то мы сейчас же столкнемся с двумя разными «видами» изменчивости.

Во-первых, мы увидим, что отдельные особи собак, хотя бы даже и из одного помета, отличаются друг от друга в той или иной степени по размеру, росту, весу и т. д.; при этом мы наблюдаем индивидуальные различия между отдельными особями. В этом случае говорят об индивидуальной изменчивости.

Во-вторых, наряду с такими, в большинстве случаев мелкими индивидуальными различиями мы сталкиваемся с другими (нередко гораздо более значительными) отличиями, свойственными не отдельным особям, а характерными для целых групп особей, относящихся в наиболее характерных случаях к определенным породам или подпородам собак. Такого рода изменчивость называют групповой изменчивостью.

Таким образом индивидуальной изменчивостью называют наличие тех или иных (большинстве случаев мелких) различий между отдельными особями, относящимися к любой группе организмов (вид, порода, подпорода).

Групповой изменчивостью называют изменчивость организмов по признакам, свойственным (характерным) большей или меньшей группе животных, относящихся к одному виду (например к виду собак), или иначе: наличие различий между целыми группами особей, относящихся к одному виду.

## ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Если мы перейдем к рассмотрению индивидуальной изменчивости, то первый вопрос, который у нас должен возникнуть, будет: как учесть и выразить наблюдаемую нами изменчивость? Если мы имеем дело с качественно различными признаками, например с признаком присутствия определенной окраски или ее отсутствия, то учет изменчивости данного живого материала в элементарном виде не представит никаких затруднений: достаточно назвать, описать изучаемый признак (например белый цвет у известной, такой-то породы собак) и указать, как часто мы его встречаем (например в процентах от общего числа изученных особей).

Если же мы имеем дело с признаком количественно изменчивым, то приходится применять несколько более сложные способы учета изменчивости.

Разберем конкретный пример.<sup>1</sup> Изучая немецких овчарок Москвы, мы обнаружили, что длина головы у них является количественно изменчивым признаком. Среди овчарок мы встретили количество собак с короткой головой, длина которой равна 21 см. Наряду с этим нам попадались овчарки с очень длинной головой—в 28 см. Кроме того существует большое количество собак с промежуточной по величине головой, длина которой не достигает 28 см, но превышает 21 см. Когда мы изучили достаточно большое число немецких овчарок, то увидели, что все они по отношению к длине головы могут быть расположены в один непрерывный ряд, в котором имеются как формы с крайними длинами головы (самые короткоголовые и самые длинноголовые), так и особи с постепенными количественными переходами от самой короткоголовой до самой длинноголовой немецкой овчарки.

Для удобства учета изменчивости разобьем всех изученных нами овчарок на 8 групп, различающихся по длине головы на 1 см. Такие группы называются классами. Таким путем мы получим следующие 8 классов:

Длина головы ( в сантиметрах) . . . . . 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28.

Подсчитаем теперь, сколько особей обладает длиной головы в 21 см, затем длиной головы в 22, 23 см и т. д. и подпишем под каждым классом число собак, обладающих соответственной длиной головы. При этом для удобства в полученный нами таким образом ряд припишем и те ближайшие к крайним величинам длины головы, которые не были обнаружены ни у одной исследованной нами собаки (т. е. число собак этого класса равно нулю).

Таким путем мы получим следующую таблицу:

Длины головы (в сантиметрах) . . . . .	20 21 22 23 24 25 26 27 28 29	
Число собак . . . . .	— 1 5 9 31 36 32 13 4 —	Общее число собак (сокращенно л) 131

<sup>1</sup> Нижеследующее по материалам научно-исследовательской кюнологической лаборатории Центральной школы в/с. РККА

Полученный таким путем ряд собак носит название в а р и а ц и о н н ы й ряд (ряд изменчивости).

Взглянув на него, мы сразу составляем себе представление о характере изменчивости наших собак (немецкие овчарки. Москвы) и о распределении их по отдельным классам. Но само собою понятно, что одного представления о вариационном ряде далеко недостаточно, и поэтому при точном изучении изменчивости определяют целый ряд математических величин, характеризующих данный вариационный ряд. Для вычисления почти всех этих величин требуется знание специальных математических методов, и потому мы ограничимся только указанием способа вычисления двух элементарнейших величин, определение которых не представит никакого труда для любого читателя.

Прежде всего мы всегда вычисляем так называемую с р е д н ю ю в е л и ч и н у нашего вариационного ряда. Для вычисления ее мы поступаем таким образом: величину каждого класса умножаем на соответствующую ему частоту (т. е. на величину, выражающую число собак данного класса) и все полученные таким путем произведения мы складываем. Деля полученное число на общее число собак, мы и получаем искомую среднюю величину, обозначаемую сокращенной буквой *M* (начальная буква слова *Media*)

Вот ход этих вычислений:

$$21 \times 1 = 21$$

$$22 \times 5 = 110$$

$$23 \times 9 = 207$$

$$24 \times 31 = 744$$

$$25 \times 36 = 900$$

$$26 \times 32 = 832$$

$$27 \times 13 = 351$$

$$28 \times 4 = 112$$

Сумма = 3 277, деленная на 131 (общее число собак) = 25,01.

Вторая величина, характеризующая вариационный ряд, представляет собою тот класс, который чаще всего встречается в нашем вариационном ряде (класс с наибольшим числом собак). Этот класс называют м о д о й или сокращенно *Mo*. В нашем случае мода = 25. Здесь мода (25) практически равна средней величине (25,01), но нужно иметь в виду, что это совпадает далеко не всегда бывает таким точным.

Для удобства и быстроты ориентировки в данном вариационном ряде следует отдельно отмечать крайние предельные классы нашего ряда. Их называют пределами, сокращенно «*lim*» (начальные буквы слова *limites* — предел). В нашем случае пределы: 21—28.

Однако для достаточно полной характеристики вариационного ряда недостаточно определить среднюю величину и две других указанных величины. Дело в том, что таким путем мы не получаем точного выражения того обстоятельства, как распределены собаки по всему вариационному ряду и сильно ли они сконцентрированы вокруг средней величины (и моды). Рассмотрим например для сравнения с нашим первым вариационным рядом (!) другой (вооб-

ражаемый) вариационный ряд (II) состоящий из того же числа собак, но иначе распределенных по тем же классам.

Т а б л и ц а I

Классы Вариационный ряд	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	Общее число измеренных собак
	I . . . . .	—	1	5	9	31	36	32	13	4	
II . . . . .	—	1	1	3	29	61	33	2	1	—	131

Ясно видно, что ряд II при тех же пределах, при том же числе собак и той же моде, что и в ряде I, отличается иным распределением собак по вариационному ряду, и именно тем, что большинство собак гораздо более сконцентрированы вокруг средней величины, чем это мы видим в ряде I. Чтобы это выразить в точной форме и производится вычисление особой величины — так называемого квадрата тического уклонения, сокращенно обозначаемого греческой буквой  $\sigma$  (сигма). В нашем случае квадратическое уклонение ряда I равняется 1,38, ряда II—0,94; разница совершенно очевидна.

Ввиду большой сложности вычисления этой величины излагать его мы не будем, ограничимся лишь указанием, что квадратическое уклонение точно характеризует распределение особей в вариационном ряду, так как, если мы отложим вправо и влево от средней величины по величине квадратического уклонения, в образовавшемся таким путем участке вариационного ряда уложится около 68% от всего числа изученных особей, а при отсчете вправо и влево от средней величины по два квадратических уклонения мы обнимем около 95,5% от всего числа особей. Следовательно величина  $\sigma$  очень хорошо характеризует распределение особей в вариационном ряду.

Квадратическое уклонение приобретает еще большее значение потому, что исходя из него можно вычислить, на сколько точно определена средняя величина данного признака. Получаемое при этом число носит название средней ошибки средней величины ( $m$ ) и показывает, на какую величину может отличаться истинная средняя величина от вычисленной нами  $M$  как в одну (увеличение), так и в другую (уменьшение) сторону, что выражается знаком  $\pm$  (плюс-минус).

Итак мы видим, что учет индивидуальной изменчивости достигается:

- 1) построением вариационного ряда и
- 2) вычислением некоторых величин, характеризующих этот ряд в простейшем случае:

Пределы	— $lim$
Средняя величина с ошибкой	— $M \pm m$
Мода	— $M_0$
Квадратическое уклонение	— $\sigma$

Дадим все эти величины для измерения длины головы немецких овчарок:

$lim=21-29$ ;  $M \pm m=25,01 \pm 0,12$ ;  $M_0=25$ ;  $\sigma=\pm 1,38$ ;  $n=131$

Для примера приведем еще три вариационных ряда для немецких овчарок:

### I. Расстояние между надглазничными отростками

(в сантиметрах) 3 4 5 6 7 n=

Число собак — 29 44 5 — 78

$lim=4-6$ ;  $M \pm m=4,69 \pm 0,06$ ;  $M_0=5$ ;  $\sigma=\pm 0,58$ ;  $n=78$ .

### II. Длина туловища

44 45 49 52 55 56 57 58 59 60 61 62 63 64 65 66 67 n

— 1 1 1 1 1 — — 3 2 2 1 6 5 4 6 10

68 69 70 71 72 73 74 75 n

8 5 6 6 5 3 1 — 78

$lim=45-74$ ;  $M \pm m=66,02 \pm 0,62$ ;  $M_0=67$ ;  $\sigma=\pm 5,45$ ;  $n=78$

### III. Длина лба.

9 10 11 12 13 14 15 16 17 n

— 1 5 28 50 36 10 1 — 131

$lim=10-16$ ;  $M \pm m=13,14 \pm 0,09$ ;  $M_0=13$ ;  $\sigma=\times 1,03$ ;  $n=131$ .

Итак мы видим, что для учета индивидуальной изменчивости прежде всего необходимо составить вариационный ряд. Построение вариационного ряда в форме таких табличек, как это приведено выше, не совсем однако удобно для быстрого и легкого обозрения изменчивости. На практике поэтому мы всегда пользуемся графическим изображением вариационных рядов в форме кривых. Построение таких кривых производится точно так же, как и любых других кривых, обычно встречающихся в жизни. Для примера все-таки разберем один случай.

Возьмем вариационный ряд длины голов немецких овчарок, приведенный выше. Проведем на бумаге две линии под прямым углом и горизонтальную линию, (так называемую ось абсцисс) разделим на равные части, соответствующие нашим «классам» длины головы: 20, 21, 22 ... см. Вертикальную линию (так называемую ось ординат) также разделим на равные части, соответствующие количеству собак: 5, 10, 15 ... особей. Далее против величины каждого класса по вертикалям нанесем на бумагу крестики, соответствующие количеству собак, приходящихся на данный класс; так например против класса «21 см» поставим крестик на уровне, соответствующем одной особи, против класса «22 см» — на уровне пяти особей и т. д. Если мы соединим теперь нанесенные крестики сплошной линией, то и получим графическое изображение нашего вариационного ряда, т. е. то, что называется вариационной кривой, или кривой изменчивости (рис. 5).

Вычерчивание такого рода вариационных кривых чрезвычайно удобно. Одного взгляда на такую кривую достаточно, чтобы получить общее представление об изменчивости данной группы животных по интересующему нас признаку, например, по длине головы, по длине туловища и т. д. Для сравнения мы приводим вариационные



кривые немецких овчарок по двум другим признакам: по расстоянию между надглазничными отростками (рис. 6) и длине туловища (рис. 7)

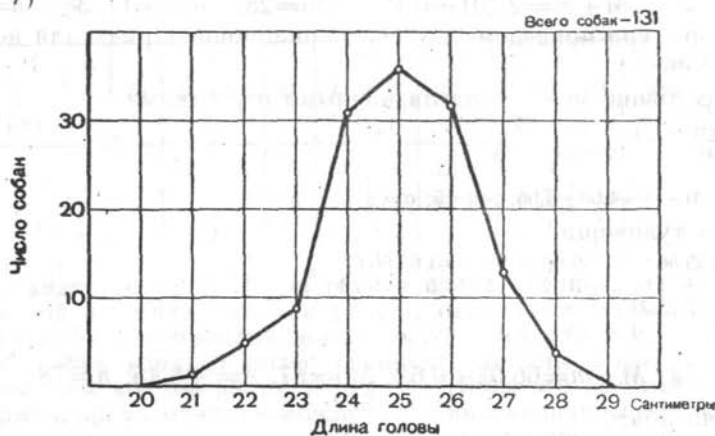


Рис. 5. Кривая изменчивости длины головы немецкой овчарки. (из Н. Ильина и Е. Масленниковой, 1930).

Простое рассмотрение и сопоставление этих вариационных кривых, даже без вычисления средней величины и квадратического

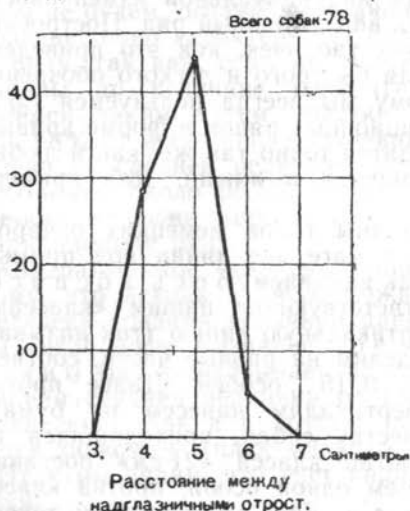


Рис. 6. Кривая изменчивости расстояния между надглазничными отростками, являющегося показателем ширины черепа немецкой овчарки. (Из Н. Ильина и Е. Масленниковой, 1930).

уклонения, позволяют нам высказывать суждения и делать выводы о характере распределения особей по классам, о пределах изменчивости и моде в вариационных рядах по разным признакам (рис. 8). На практике при изучении изменчивости количественно отличающихся признаков и рекомендуется прибегать к такого рода графическому изображению наших рядов изменчивости.

Если рассмотреть большое количество вариационных кривых, то можно без труда обнаружить некоторые их особенности, являющиеся для всех них общими. Обычный вид этих кривых таков, что они имеют больший или меньший «горб» (вершина) приблизительно по середине кривой, а справа и слева от этого «горба» кривая более или менее равномерно спадает до нуля. Замечательно, что этот «горб» находится обычно как раз в той части кривой, которая близка к средней величине (медиане). Следовательно наи-

ольшее число особей приходится на класс с величиной, близкой к средней величине, а чем дальше от средней величины лежит другой какой-нибудь класс, тем меньше особей к нему относится.

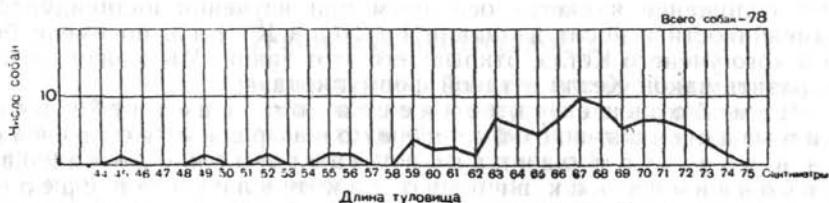


Рис. 7. Кривая изменчивости длины туловища немецкой овчарки. (из. Н. Ильина и Е. Масленниковой, 1930).

Обратимся вновь к ряду изменчивости длины головы. Наибольшее число особей (36) приходится на класс с длиной головы в 25 см; средняя же величина равна 25,01 см. Собаки, не сильно

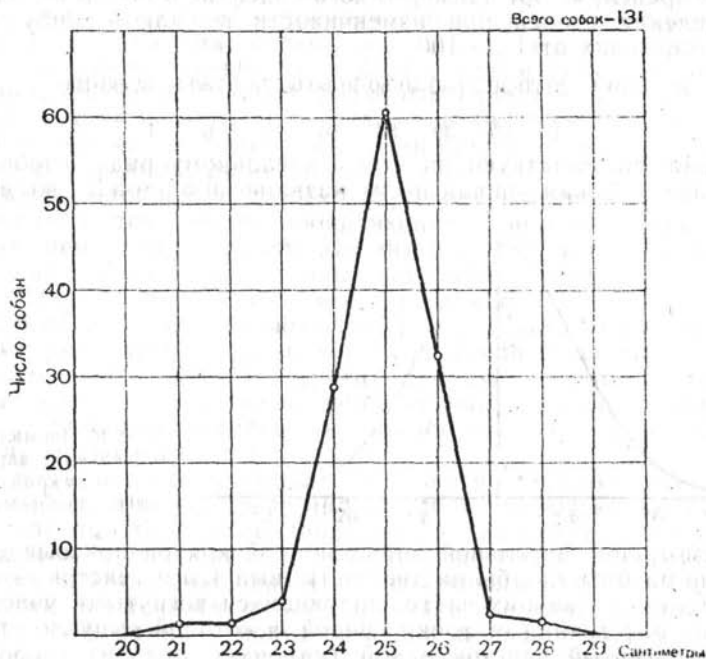


Рис. 8. Графическое изображение воображаемого ряда изменчивости (ряд II) для сравнения с рис. 5 (ряд I). Квадратическое отклонение ряда I=1,38, ряда II=0,94. Пределы колеблемости одинаковы (Ориг.).

отклоняющиеся от средней величины, например с черепом в 24 см, встречаются в несколько меньшем количестве—31. Собак с черепом, более сильно отклоняющимся от средней длины, например

с черепом в 22 см, имеется значительно меньше — 5 штук, а с черепом в 21 см — всего 1 особь из 131. Таким образом чем дальше отстоит от средней величины данный признак, тем меньше особей им обладает, т. е. наибольшие отклонения встречаются реже всего. Это положение является основным при изучении индивидуальной изменчивости и носит название закона Кетлэ, по имени бельгийского ученого Кетлэ, открывшего этот закон. Мы можем коротко выразить закон Кетлэ в такой формулировке:

Чем больше уклоняется от средней величины данная особь, тем она реже встречается и при этом одинаково часто при одинаковых отклонениях как вправо так и влево от средней величины. Или иначе: Частота появления данной особи обратно пропорциональна величине отклонения от средней величины.

Если рассчитать математически точно частоту появления тех или иных особей, то мы получим совершенно симметрическую кривую, равномерно спадающую от срединного «горба» к своим крайним пределам. Вот пример такого «идеального» (вычисленного) распределения особей при изменчивости по какому-нибудь признаку в пределах от 1 до 100:

Размеры	0-1	1-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100	Общее
Число особей.	—	1	6	15	30	50	30	15	6	1	—	число— 154

Кривая, соответствующая этому идеальному ряду, изображена на рисунке 9. Такая кривая носит название *нормальной кривой*.

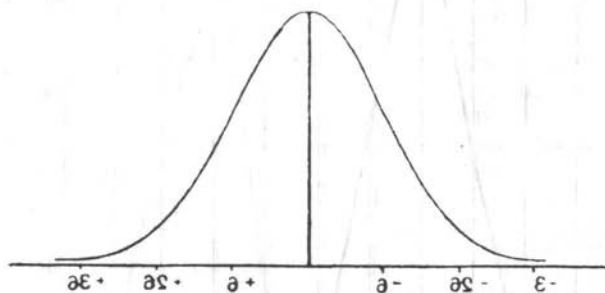


Рис. 9. Нормальная (идеальная) вариационная кривая. (Из Иоганнсена).

Рассмотрение идеальной вариационной кривой показывает, что ее можно разбить как бы на две части: выпуклый участок — «горб» и затем две спадающих части, являющихся вогнутыми участками. Половина расстояния от точки кривой, в которой выпуклость переходит в вогнутый участок одной (например правой) стороны до соответствующей точки с другой (левой) стороны служит мерилем изменчивости данного ряда, характеризующим распределение особей в вариационном ряду. Половина этого расстояния является квадратическим отклонением —  $\sigma$ , о котором мы говорили выше.

На практике мы встречаемся с кривыми, в большей или меньшей степени приближающимися к такой идеальной кривой. Сравните для примера рисунки 6, 7 и 8 с рисунком нормальной кривой.

вой (рис. 9). Но следует всегда иметь в виду, что нормальная кривая представляет собою и д е а л ь н о е выражение закона Кетлэ, т. е. закона, управляющего явлениями индивидуальной изменчивости.

### ГРУППОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

После общего ознакомления с индивидуальной изменчивостью и с законом, ею управляющим, естественно возникает вопрос: в чем же состоит явление групповой изменчивости и какие закономерности можно обнаружить при ее изучении?

Групповая изменчивость, т. е. наличие тех или иных различий, свойственных большим или меньшим группам животных, может быть легко изучена на собаках благодаря наличию большого количества пород.<sup>1</sup> Если мы будем изучать и сравнивать друг с другом целый ряд внешних и внутренних признаков, характеризующих породы собак, то мы столкнемся с удивительным явлением. Среди самых различных пород мы сможем обнаружить одинаковые проявления одного и того же свойства. Так например среди немецких овчарок мы постоянно встречаем собак по окраске серых, черных, черных с подпалами; среди лаек—серых, черных, черных с подпалами, рыжих, пятнистых и белых; среди доберман-пинчеров—черных, кофейных, голубых, редко изабелла; среди борзых—черных, голубых, рыжих, пятнистых, белых; среди догов—черных, голубых, рыжих (изабелла), пятнистых; среди таксов—черных, черных с подпалами, кофейных, рыжих и т. д.

Вообще говоря, в самых различных породах мы встречаемся с целым рядом групп, проявляющих одинаковые признаки; мы наблюдаем таким образом как бы параллельные, тождественные, или, как говорят, гомологичные (сходные), ряды групповой изменчивости, проходящие сквозь все породы собак.

Такие же параллельные ряды мы можем обнаружить и на целом ряде других признаков. Так среди различных пород мы сможем найти формы шерсти: длинную—короткую, жесткую—волнистую; мы встречаем уши: стоячие, висячие, полувисячие; хвост: прямой, серповидный, кольцеобразный, крючковатый к концу, свернутый колечком и т. д.

Такого рода параллелизм в развитии целого ряда признаков среди разных пород представляет собою настолько распространенное явление, что если мы наблюдаем какие-нибудь признаки, встречающиеся среди целого ряда пород собак и отсутствующие в какой-нибудь одной породе, то это позволяет нам п р е д в и д е т ь возможность появления этого признака и в этой последней породе.

Все эти данные, полученные на большом количестве самых различных видов животных и растений, позволили установить закон групповой изменчивости, открытый советским ученым Н. И. Вавиловым в 1920 г. Закон этот получил название закона

<sup>1</sup> Следует однако подчеркнуть, что сам факт существования большого количества пород среди собак объясняется не только биологическими особенностями собаки (изменчивость, плаксивость), но и тем воздействием на нее человека (искусственный отбор), который производился в течении многих веков при хозяйственном использовании собаки как домашнего животного.

гомологичных рядов Вавилова, давшего такую его формулировку:

Таблица 2

	Лайки	Легавые	Шпицеобразные	Борзые	Овчарки	Санбернары	Волк	Шкал
1. Надглазничные отростки:								
горизонтальные . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
спадающие . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
с выемкой . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
гладкие . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
2. Форма лба:								
вогнутый . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
плоский лоб . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
выпуклый . . . . .	+	+	-	-	?	+	+	+
3. Длина морды:								
морда длинная (свыше 50) . . . . .	-	-	+	+	+	-	+	-
средняя (45—50) . . . . .	+	+	+	+	-	+	+	+
короткая (40—45) . . . . .	-	+	+	-	-	+	-	-
мопсовидная (ниже 40) . . . . .	-	+	+	-	-	-	-	-
5) Ширина лба:								
широкий (свыше 33) . . . . .	+	+	+	-	+	+	+	+
средний (28—33) . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
узкий (ниже 28) . . . . .	+	+	+	+	+	-	+	+
5. Высота черепа:								
плоский (ниже 25) . . . . .	-	-	-	+	-	+	+	-
низкий (25—30) . . . . .	+	+	-	+	+	+	+	-
средний (30—33) . . . . .	+	+	+	-	+	+	-	+
высокий (свыше 33) . . . . .	+	-	+	-	-	+	-	+
6. Сагиттальный гребень:								
отсутствует . . . . .	+	+	+	-	-	-	-	+
слабый (меньше 8) . . . . .	+	+	+	+	-	-	-	+
средний (8—11) . . . . .	+	+	-	+	+	+	+	+
сильный (больше 11) . . . . .	-	+	-	+	+	+	+	-
7. Величина черепа:								
огромный (свыше 230) . . . . .	-	+	-	+	+	+	+	-
большой (200—230) . . . . .	-	+	-	+	+	+	+	-
средний (160—200) . . . . .	+	+	-	+	+	-	+	+
малый (100—160) . . . . .	+	+	+	-	-	-	+	+
карликовый (меньше 100) . . . . .	-	+	+	-	-	-	-	-

«Виды и роды, генетически близкие между собою, характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такою правильностью, что, зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов».

В недавнее время С. Н. Боголюбский (1928) исследовал применимость закона Вавилова к строению черепа у собак. Выше (стр. 20) я привожу извлечение из таблицы гомологичных признаков черепа собак, являющейся результатом его работы.

В этой таблице плюсом отмечены признаки, встречающиеся у собак данной группы, минусом же — не встреченные или недостовверные признаки.

В связи с этой таблицей интересно здесь же упомянуть о параллельном проявлении бульдогообразности черепа не только среди собак, но и среди других видов животных. Так этот тип строения черепа был найден у собак, лисицы, рогатого скота, коз, овец, свиней и в умеренной форме даже у человека.

Интересные данные по групповой изменчивости числа зубов (зубная формула) у собак можно отметить, сопоставив данные разных исследователей зубов у собак. Сопоставив данные Бленвилля, Сент-Илера, Филеля, Корневен и Лесбра, мы получаем такую таблицу:

Таблица 3

Порода	Общее число коренных зубов	Верхняя челюсть, Коренные зубы			Нижняя челюсть, Коернные зубы						
Дог . . . .	16, 18, 20, 22, 24	4—4	5—5	—	—	—	4—4	5—5	6—6	7—7	—
Борзая . . .	27, 30	—	—	6—6	7—7	—	—	—	—	8—7	8—8
Шпиц . . .	20, 22	—	5—5	6—6	—	—	—	5—5	—	—	—

Очень ясное выражение закона Вавилова можно видеть при исследовании различных типов окраски у собак. Гомологичные ряды окрасок у собак дает нижеследующая таблица <sup>1</sup> (стр. 22).

Итак мы видим, что закон Вавилова может быть обнаружен как при изучении внешних признаков собак (окраска, расцветка и т. п.), так и анатомических признаков (зубная формула, строение черепа и т. п.). Закон Вавилова таким образом является важным законом групповой изменчивости и наряду с законом Кетле должен быть всегда на учете при изучении изменчивости как состояния.

<sup>1</sup> По материалам научно-исследовательской кюнологической лаборатории Центральной школы в/с РККА.

Окраска	П о р о д ы							
	Немецкая овчарка	Доберман-пинчер	Ротвайлер	Лайка	Дог	Такса	Борзая	Пойнтер
Волчьё-серая . . . . .	+			+			+	
Черная . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
Кофейная . . . . .		+	+	+		+	+	+
Голубая . . . . .		+		+	+		+	
Рыжая и красная . . . . .	+	+		+	+	+	+	+
Белая . . . . .	+			+			+	
Расцветка:								
С белыми пятнами . . . . .	+	+	+	+	+	+	+	+
Тигровая . . . . .					+	+	+	
Черная с подпалами . . . . .	+	+	+	+				
Чалая . . . . .				+	+	+		+

## ГЛАВА III

## ДИНАМИКА ИЗМЕНЧИВОСТИ

И закон Кетлэ и закон Вавилова позволили нам обобщить чрезвычайно важные факты из области изменчивости собак. Не следует однако забывать, что оба эти закона ограничивались только анализом закономерностей статического порядка, т. е. анализом изменчивости как состояния или изменчивости в неподвижном виде. Изучение изменчивости как процесса, или динамика изменчивости, сводится к исследованию тех причин, которые ответственны за образование индивидуальной и групповой изменчивости.

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ВЫЗЫВАЕМАЯ ПРЯМЫМ ВЛИЯНИЕМ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

а) **Общее понятие о модификации.** Специальные исследования (а также и повседневные житейские наблюдения) совершенно ясно доказали, что в развитии и изменчивости различных признаков животного вообще, а собаки в частности, имеют прежде всего большое значение условия внешней среды, при которых происходят развитие и жизнь собаки.

Следует иметь в виду прежде всего, что живой организм немислим без окружающей его внешней среды он может существовать и правильно функционировать только при определенных условиях внешней среды, которые называются г р а н и ц а м и ж и з н и. Живое существо может жить только при наличии воздуха, определенного атмосферного давления, при наличии определенного количества кислорода в воздухе и т. д. Предел существованию

кладется слишком высокой температурой внешней среды, так же как и слишком низкой: при температуре в 50—56° выше нуля живое вещество (белок) большинства живых существ свертывается, и жизнь неизбежно прекращается. Наконец для поддержания своего существования живые организмы нуждаются в пище и т. д.

Всякое отклонение от средних условий внешней среды в ту или другую сторону является причиной, вызывающей большее или меньшее изменение в течении жизненных явлений. Видоизменения признаков отдельных особей под влиянием внешней среды называются м о д и ф и к а ц и я м и. Можно привести большое количество примеров воздействия различных условий внешней среды на внешние формы существ.

Так например, свет оказывает большое влияние на внешние формы. В водоемах темных подземных пещер живет земноводное животное так называемый п р о т е й. Обычный, нормальный протей лишен глаз, а кожные покровы его бледны, лишены какой-нибудь окраски. Если воспитывать такого протей в аквариумах на ярком свете, у него развиваются глаза, а кожа становится темного цвета.

Интересный случай модификаций под влиянием световых раздражений был изучен на другом земноводном животном, так называемой п я т н и с т о й с а л а м а н д р е, несколько напоминающей по своим внешним формам наших тритонов. Саламандры обладают яркой пятнистостью кожи: спина и брюхо покрыты многочисленными желтыми пятнами, неправильно расположенными на черном основном фоне. Специальными опытами было установлено, что относительное число и величина черных и желтых пятен могут быть видоизменены при перемещении молодых саламандр в ящики с почвами разного цвета: при воспитании саламандр на черной садовой земле наблюдается постепенное уменьшение величины и количества желтых пятен за счет увеличения площади черных пятен; при воспитании на желтой глинистой почве число и величина желтых пятен увеличиваются.

Т е м п е р а т у р а, в которой находятся живые существа, является одним из факторов, вызывающих модификации. Так под влиянием повышенной температуры величина глаза у плодовых мушек уменьшается; у особого сорта бескрылых от рождения мух под влиянием высокой температуры могут даже вырасти крылья. У рыб число лучей в спинном плавнике под влиянием повышенной температуры увеличивается.

Одной из очень интересных модификаций под влиянием температуры является изменение окраски. Если взять кролика горностаевой породы, удалить у него его белые волосы и подвергнуть воздействию низкой температуры, то взамен белых волос вырастут черные. Действуя на этого кролика то низкой, то высокой температурой, можно по желанию получать или чисто черные или чисто-белые пятна.

Большое количество модификаций может быть получено у животных под влиянием разной пищи. Уже количество пищи сказывается на внешних формах и величине животного. Общеизвестно значительное увеличение свиней в весе при откармливании. В приводимом Джонсом опыте два бычка одного помета



получали различные количества пищи: один систематически голодал, другой получал большое количество пищи; в результате в возрасте 2 лет первый бычок был в  $4\frac{1}{2}$  раза тяжелее второго: живой вес первого был 655,2 кг, второго — 147,4 кг. Если кормить цыплят мясом, получается целый ряд своеобразных изменений формы клюва, формы желудка и т. д. Если подбавлять в пищу канарейкам кайенского перцу, птицы эти становятся красно-оранжевого цвета, при прибавлении кармина становятся белыми, а при прибавлении корней некоторых растений — фиолетовыми.

Очень большое количество модификаций получается при изменении химических условий внешней среды. Из большого количества данных возьмем только два примера. Изменяя степень солености воды, можно получить изменение количества позвонков в позвоночном столбе некоторых рыб. Под влиянием изменения солености и щелочности воды некоторые рачки настолько сильно видоизменяются, что становятся совершенно не похожими на своих предков, приближаясь по форме к рачкам совсем другого вида.

Изложенных примеров совершенно достаточно для того, чтобы показать, какое большое влияние оказывает внешняя среда на развитие признаков живых существ.

**б) Модификации признаков собаки.** Собака не представляет исключения, и у нее также можно легко наблюдать модификации, т. е. изменения особей под влиянием внешней среды.

Каждый, кто хотя бы немного имел дело с собаками, хорошо знает, какие значительные изменения происходят в тех случаях, когда развивающийся щенок был лишен достаточного выгула для движений или недостаточно питался, или получал неправильный пищевой рацион. Все эти изменения представляют собой примеры модификаций. Целый ряд модификационных изменений получается также в случае перевоза собаки из страны с одними климатическими условиями в местность с другими климатическими условиями.

К сожалению, в настоящее время известно очень мало точных, строго проверенных данных. Большинство же старых данных, в том числе и сообщаемые Дарвином, малодостоверны и требуют тщательной проверки. Ввиду из некоторого интереса мы приводим все-таки их с указанными оговорками и не ругаясь за точность.

Дарвин сообщил ряд данных об собак изменениях при перевозке их из Англии в Индию. Так например, щенки английских бульдогов, перевезенные в Индию, при воспитании в новом месте не развивают столь выдающейся нижней челюсти, как их родители: морда бульдогов становится тоньше и все тело — легче.

Таксы при воспитании в Индии также сильно отличаются от своих предков, разводимых в Англии: они обладают более сжатыми ноздрями, более остроконечной мордой, меньшим ростом и более худощавыми членами, чем их предки.

Сеттеры настолько подвергаются модификационным изменениям нового климата, что во времена Дарвина никогда не удавалось получить хотя бы одного сеттера, похожего на родителей по внешним формам и размерам: ноздри были стянута, рыло острее, рост меньше, конечности суше и тоньше.

Английские гончие, английские борзые и пойнтеры в короткий срок (через 1—2 поколения) теряют свои типичные формы, характеризующие стандартные экземпляры.

Наблюдения, сделанные над собаками, перевезенными из Европы, в другие страны, дают нам также целый ряд модификаций.

Охотничьи собаки, перевезенные в Гвинею, сильно меняют свои внешние формы: уши у них удлиняются и иногда даже становятся торчащими в стороны.

Известны изменения шерстного покрова, наблюдающиеся у собак при перевозе их из одного климата в другой. К сожалению, приходится отметить, что далеко не все из сообщаемых сведений обладают достаточной доказательностью ввиду давности и неточности сделанных наблюдений; поэтому следует с большой осторожностью относиться к этим данным.

Немецкий ученый Келлер сообщает, что длинношерстные гималайские (тибетские) доги теряют свою длинную шерсть и становятся короткошерстными при перевозе из холодной области Гималаев в теплый климат Индии. То же самое якобы наблюдается при перевозе тибетских догов в Кашмир.

Наоборот собаки, привезенные в более суровый климат, например в Памир, покрываются густой пушистой шерстью.

Ясные изменения можно обнаружить на доberman-пинчерах, вывезенных из Германии в СССР. В государственных питомниках Смоленска, Тифлиса и Ленинграда можно было видеть, что у доберман-пинчеров, содержащихся на воле, шерсть становится более густой и часто образуется заново густой подшерсток. Как известно, у типичных доберман-пинчеров шерсть короткая, редкая, так что она позволяет отчетливо выступать всем выпуклостям мускулатуры собаки и собака имеет «вылитые формы»; подшерсток при этом слабо развит и иногда почти совсем отсутствует. Интересно отметить, что образование густого подшерстка происходит только у некоторых из особей, в то время как прочие собаки, находящиеся в тех же условиях, что и первые, остаются почти без изменений.

Сходные факты наблюдались в прошлом на ирландских сеттерах (рис. 10), ввозимых в Россию. Ирландские сеттеры на своей родине в XIX веке были далеко не такими длинношерстными и густошерстными, какими мы привыкли видеть их теперь на наших выставках. При перевозе в Россию (в связи с более суровым климатом и может быть худшими условиями ухода за шерстью?) отдельные особи в короткий срок становились более густошерстными (более густопсовыми). Доказательность этих данных увеличивается тем, что Сабанеев (1896) сообщил данные о шерсти одних и тех же особей как до привоза и в момент привоза, так и спустя несколько лет.

Таким образом мы видим, что собаки обладают способностью сильно видоизменять свои внешние формы под влиянием внешних условий. Наблюдения показали, что наряду с такими изменениями, собаки обнаруживают также целый ряд изменений и своей жизнедеятельности.

Ряд не вполне доказательных наблюдений можно найти в старых работах и в частности у Дарвина.

Так например английские бульдоги, которые при первом приезде в Индию были свирепы и настолько храбры, что решилась хватать даже слона за хобот, теряют часть своей силы, свирепость и ловкость их уменьшаются.

Психические способности гончих, борзых и пойнтеров при переезде в Индию значительно ухудшаются.

Собаки, перевезенные на берег Гвинеи, часто разучаются лаять, и потомки их (в третьем — четвертом поколении) не лают, а воют. Следует отметить однако, что в последнем случае, собственно говоря, мы можем иметь дело и не с чистой модификацией, так

как в результате подражания вой может переходить в лай и наоборот. Так например несколько гиляцких лаек, не умевших лаять, будучи привезены в Центральную школу собаководства РККА, в короткий срок научились лаять. Точно так же легко научаются лаять и волки. Б. Лебеде в сообщил мне, что, по его наблюдениям, один волк научился лаять в течение одной недели.



Рис. 10. Ирландский сеттер.  
(Из Базилля, 1925).

Изменения процессов жизнедеятельности собаки, происходящие под влиянием новых внешних условий, иногда настолько значительны и серьезны, что собаки теряют способность жить в данных климатических условиях и в короткий срок гибнут. В этом случае мы имеем дело с крайней неподатливостью живого организма.

Так например во времена Дарвина никому не удалось удержать в живых ньюфаундлендов в Индии и на мысе Доброй Надежды в Африке; по данным Дарвина, тибетский бульдог, живущий в горах, быстро погибает в индийских равнинах. Английские блюд-гаунды (кровяные собаки) и английские бульдоги повидимому не могут жить в холодных лесах Северной Европы.

Эти последние факты показывают, что не все собаки в равной мере легко поддаются воздействию внешней среды, видоизменяя как свои внешние формы, так и процессы жизнедеятельности. Такие породы, как сеттеры, бульдоги и т. д. представляют собою пример так называемых пластических (т. е. легко изменяющихся под влиянием среды) форм в противоположность не пластическим формам.

Пластическими формами мы называем животных, легко обнаруживающих морфологические и физиологические изменения под влиянием факторов внешней среды (температура, свет, климат в целом и т. д.).

Непластическими формами мы называем животных, трудно поддающихся или совсем не поддающихся изменениям под влиянием внешней среды.

Таким образом разные породы обладают различной степенью пластичности по отношению к внешней среде. Кроме того, если мы будем изучать разных собак, принадлежащих к одной и той же породе, то увидим, что и среди них мы встретим неодинаковую податливость по отношению к внешней среде. Так например привезенные выше наблюдения над доберман-пинчерами, перевезенными из Германии в СССР, показывают нам, что отдельные особи этой породы обладают разной степенью пластичности: так одни из этих собак сравнительно легко образуют более густой шерстный покров и подшерсток, другие же особи, находящиеся в тех же условиях, что и первые, оказываются в этом отношении почти совсем не пластичными.

Если собаки легко изменяют какие-нибудь свои признаки, то из этого не следует, что изменения под влиянием внешней среды обязательно касаются в с е х особенностей данного организма.

Так например, по данным Дарвина физиологические процессы английских собак из породы спаньэлей очень легко видоизменяются при переезде этих собак в Индию, в результате чего они отлично себя чувствуют и легко размножаются на новом месте в противоположность ньюфаундлендам (см. выше). Следовательно в этом отношении спаньэли являются пластичными, в то время как ньюфаундленды совершенно неподатливы. Тем не менее в отношении своих внешних форм они оказываются чрезвычайно устойчивыми. Даже в течении 8—9 поколений спаньэли в Индии по своим внешним формам остаются точно такими же, как и их предки; в этом отношении они проявляют резко выраженную непластичность.

Таким образом собаки могут быть пластичными в одних своих свойствах и признаках и непластичными по другим признакам.

Наблюдения над английскими бульдогами показывают нам, что такого рода непластичность по тем или иным признакам может наблюдаться лишь в определенных условиях внешней среды, в то время как в других условиях эта непластичность может отсутствовать и заменяться пластичностью.

Мы видели, что английские бульдоги под влиянием индийского климата подвергаются целому ряду изменений как в физиологических признаках, так и признаках внешней формы. Однако те же самые бульдоги в лесах Северной Европы неспособны так изменить свои физиологические процессы, чтобы иметь возможность там существовать.

Следовательно, под влиянием различных внешних условий организм собаки может изменяться в разной степени и различным образом.

Мы можем прийти к следующим выводам:

1. Разные породы с различной легкостью поддаются изменениям под влиянием одних и тех же условий внешней среды.
2. Отдельные особи одной и той же породы могут обладать разной степенью пластичности (доберман-пинчеры).

3. Собака по одним признакам может быть пластичной, по другим — непластичной.

4. Степень видоизменения под влиянием внешней среды, может быть различна.

5. Под влиянием разных климатических условий одна и та же порода может давать совершенно различные изменения (английские бульдоги).

Итак изучение модификаций у собаки совершенно ясно показывает, что в изменчивости различных признаков собаки имеют большое значение внешние условия, при которых происходят развитие и жизнь собаки. Главнейшей причиной, вызывающей индивидуальную изменчивость собак, является непосредственное влияние внешней среды, обуславливающее появление модификаций.

Но спрашивается: исчерпываются ли этим все причины, вызывающие изменчивость собак; Можно ли сказать, что вся изменчивость сводится к модификациям?

Даже одно поверхностное наблюдение и размышление показывает, что это не так.

### **ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЫЗЫВАЕМАЯ НАСЛЕДСТВЕННЫМИ РАЗЛИЧИЯМИ.**

Мы уже знаем, что одни породы являются более пластичными, другие — менее пластичными; больше того: разные особи из одной породы в разной мере поддаются видоизменяющему воздействию внешней среды. Можно ли полагать, что эта разной степени пластичность является модификацией? Конечно нет. Здесь мы сталкиваемся с другой группой причин, вызывающих изменчивость. Различия в пластичности щенка одной породы и щенка другой породы безусловно обуславливаются различием их происхождения, различием тех задатков, которые они получили по наследству.

Одним непосредственным воздействием внешних условий на развивающихся щенков не обуславливается все разнообразие форм домашних собак. Мы сталкиваемся постоянно с другой группой причин — с наследственностью, т. е. с совокупностью тех внутренних задатков, которые получил щенок по наследству от своих родителей. Взять хотя бы все разобранные нами выше случаи модификации у собак. Как бы сильны ни были видоизменения внешних форм у бульдогов, таксов, сеттеров и т. д., но все-таки несмотря на все это бульдог остается бульдогом, сеттер — сеттером и т. д. Непосредственное влияние внешних факторов обычно является причиной индивидуальной изменчивости (модификации); но одновременное существование различных типов собак, т. е. один из случаев групповой изменчивости, обуславливается уже не явлением модификаций, а наличием наследственных особенностей, отличающих пластичных собак от непластичных, сеттеров от бульдогов, овчарок от догов и т. д.

В развитии организмов, кроме внешних факторов, очень большое значение имеют внутренние задатки, унаследованные от родителей. Таким образом изучение динамики изменчивости должно привести нас к исследованию двух групп причин, обуславливающих изменчивость:

- 1) внешние факторы, обуславливающие модификации, и
- 2) внутренние факторы—наследственные задатки,— обуславливающие существование так называемых п р и р о ж д е н н ы х, т. е. наследственных признаков.

Явление модификаций лежит в основе индивидуальной изменчивости, наследственность же обуславливает существование групповой изменчивости.

Изменчивость, связанная с наследственными различиями, может быть вызвана двумя группами явлений. Во-первых, мы встречаемся с изменчивостью в том или ином признаке как результат перекомбинаций и проявления наследственных особенностей среди потомков от родителей, имеющих «смешанное» наследственное строение; в простейшем случае это происходит при различных видах скрещивания разнородных производителей. Во-вторых, в редких случаях мы можем наблюдать внезапные изменения наследственных особенностей данного индивида, происходящие заведомо без участия скрещивания и являющиеся результатом своеобразного скачкообразного процесса называемого м у т а ц и е й.

Изменчивость, вызываемая скрещиванием, особенно ясно может наблюдаться при изучении наследования количественных различий в проявлении признака (см. ниже ч. II гл. 2). Так например помеси от скрещивания крупных и мелких животных нередко обнаруживают в потомстве очень большую изменчивость, причем среди детей наблюдаются колебания от самых крупных через промежуточные состояния до мелких. Точно так же нередко при скрещивании, в потомстве наблюдается большое разнообразие и в окраске, форме и т. д.; таким образом иногда проявляются так называемые н о в о о б р а з о в а н и я при помощи скрещивания (см. ниже, ч. II гл. 3). Так как подобное возрастание изменчивости при скрещивании является результатом новых колебаний разных наследственных задатков, имевшихся у родителей, то и сами эти состояния признаков у различных особей при скрещивании обычно называют к о м б и н а ц и я м и.

Изменчивость, вызываемая образованием и проявлением новых мутаций, принадлежит к числу явлений, более трудно и более редко обнаруживаемых, чем комбинационная изменчивость. При тщательном наблюдении какой-нибудь вполне «чистой» группы животных из поколения в поколение иногда вдруг обнаруживается внезапное, как бы скачкообразное появление индивидов, более или менее резко отличающихся от остальных особей и являющихся сразу неизменными (константными) в наследовании своих признаков; повлечение таких мутаций заведомо не связано со скрещиванием и перекомбинацией наследственных задатков.

Таким образом путем мутации возникли внезапно две новых породы овец: анконовских с короткими, кривыми ногами и изогнутой спиной, появление которых относится к 1791 г., и мошановских с очень длинной и шелковистой шерстью, появление которых относится к 1828 г. Обе эти породы появились каждая от одного ягненка, родившегося сразу со всеми своими особенностями от обычной овцы.

Не следует однако думать что в результате мутации всегда

возникают новые особи, резко и значительно отличающиеся от исходных форм. Помимо таких «скачкообразных» мутаций наблюдаются и так называемые ступенчатые мутации, при которых вновь появляющиеся формы связаны рядом переходов с исходной формой.

Недавние опыты американского ученого Меллера (1926) над плодовой мушкой дрозофила показали что количество мутаций можно значительно увеличить при помощи воздействия рентгеновских лучей. Такое же ускорение мутационного процесса и вместе с тем увеличение числа мутаций были получены Гагером и Блеком (1928) при помощи воздействия лучами радия.

Когда нам удастся вполне овладеть процессом образования новых мутаций и научиться управлять ими, тогда человечество получит в руки новое мощное средство использования животных и растений для своих потребностей.

Ввиду особой важности изучения явлений наследственности мы познакомимся с ними значительно большем объеме, нежели с изменчивостью, к каковой задаче и приступим в следующей части

**ОБЩИЕ ЗАКОНЫ НАСЛЕДОВАНИЯ В  
ПРИМЕНЕНИИ К СОБАКЕ**

---

ГЛАВА IV

**ОСНОВНЫЕ ЗАКОНЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ МЕНДЕЛЯ  
(НАСЛЕДОВАНИЕ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ)**

**Моногибридное скрещивание.** Чтобы хорошо уяснить себе законы, согласно которым передаются по наследству различные признаки, само сабою понятно, нужно разобрать простейшие случаи наследования, например изучить передачу по наследству каких-либо хорошо распознаваемых качественных признаков. С этой целью спаривают двух особей, различающихся между собою лишь по какому-нибудь одному ясно заметному признаку, например по цвету, шерсти и т. д., но сходных по всем остальным признакам. Изучая проявление данного признака в нескольких последующих поколениях потомства на большом статистическом материале, можно установить законы, согласно которым наследуется изучаемый признак. Впервые законы наследственности были открыты на растениях австрийским ученым Грегором Менделем в 1865 г. В течении 35 лет эти замечательные открытия оставались неизвестными широким кругам ученых, и лишь в 1900 г. законы эти были вновь открыты одновременно тремя учеными: Де-Фризом, Чермаком и Корренсом. С этого года и началось быстрое развитие науки о наследственности и изменчивости, называемой ныне генетикой.

Изучение наследственности у собак, так же как и у других животных, должно начинаться с разбора простейших случаев спаривания собак, различающихся лишь по одному признаку.

Предположим, что мы спариваем двух чистокровных собак, относящихся к одной и той же породе, совершенно сходных между собою, за исключением цвета шерсти: одна из них — кофейного (коричневого) цвета, другая — черного цвета (А. Ланг, Л. Плате и Н. Ильин). Опыт показывает, что при условии полной «чистоты» собак рождающееся при этом потомство по своей окраске является совершенно одноформенным и притом все особи имеют черную окраску, совершенно сходную с окраской одного из родителей (рис. 11). Получающиеся при таком разнородном скрещивании потомки называются помесями, или гибридами.



Среди этих гибридов коричневая окраска совершенно не проявляется, она как бы подавлена черной окраской, почему эту последнюю и называют д о м и н и р у ю щ е й (преобладающей) над коричневой, или просто — д о м и н а н т н о й, а коричневую окраску называют рецессивной (отсутствующей) по отношению к черной окраске.

Это явление — однородность гибридов первого поколения по своим внешним признакам — является настолько неизменным при скрещивании вполне «чистых» производителей, что получило название з а к о н а е д и н о о б р а з и я первого поколения гибридов, или первого закона Менделя. Этот закон может быть сформулирован таким образом:

Первое поколение гибридов (помесей), получающееся при скрещивании «чистых» производителей, обладает одинаковыми признаками.

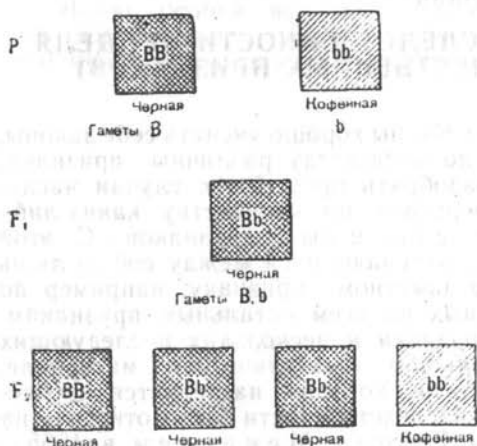


Рис. 11. Моногибридное скрещивание черной и кофейной собак. (Ориг.)

В разбираемом нами случае все гибриды первого поколения проявляли признаки одного из родителей, но это бывает не всегда так. Не менее часты случаи, когда гибриды первого поколения обладают признаками, промежуточными между признаками отца и матери: так например гибриды от скрещивания собак со стоячими ушами с собаками с висячими ушами обычно обладают ушами промежуточного типа. т. е. полувисячими.

Тот факт, с которым мы встречаемся при скрещивании черной и кофейной собак, является примером так называемого п р а в и л а д о м и н и р о в а н и я, которое является частым случаем закона единообразия. Согласно правилу доминирования, некоторые (вполне определенные) признаки обязательно проявляются неизменными у гибридов первого поколения, развиваясь так же точно и становясь такими же, какими они были у одного из «чистых» производителей.

Выяснить, какой признак является доминантным и какой рецессивным, можно только путем опыта скрещивания собак соответствующих форм, различающихся по определенному признаку.

Заранее, до постановки опыта, мы лишены возможности установить доминантность того или иного признака. Но когда установлены доминантность и рецессивность данных признаков у данных пород, можно быть уверенным, что наследование этих признаков в одних и тех же условиях будет происходить всегда одинаково.

Таким образом среди наших гибридов первого поколения кофейный цвет совершенно не проявляется. Не следует однако думать, что при таком скрещивании в потомстве окончательно исчезает способность образовывать кофейный цвет. Если мы скрестим между собой первое поколение наших гибридов, (т. е. брата с сестрой) то увидим, что в их потомстве кроме черных будут появляться и кофейные, и притом появляться в строго закономерном количестве: 75% черных собак и 25% кофейных, т. е. в среднем на каждые три черных собаки будет приходиться одна кофейная собака. Происходит, как говорят, расщепление на черных и кофейных в отношении 3:1.

Обязательность расщепления во втором поколении помесей носит всеобщий характер, и потому эта закономерность получила название закона расщепления, или второго закона Менделя.

Согласно этому закону, второе поколение помесей состоит из особей, отличающихся друг от друга по своим признакам, т. е. второе поколение гибридов является разнородным в противоположность единообразному первому поколению помесей.

Чем же объясняется явление расщепления во втором поколении помесей? Очевидно, что черные собаки-гибриды первого поколения хотя и были подобны по своим внешним признакам (по окраске) одному из своих родителей, но по своим производительным свойствам сильно отличаются от него. Их черный, вполне «чистый», родитель при скрещивании с себе подобным дает щенков только черных, черные же собаки первого поколения при скрещивании с себе подобными приносят, кроме черных, и кофейных.

Следовательно, хотя между исходными «чистыми» черными собаками и их черными детьми—гибридами от черных с кофейными—и есть сходство по внешним признакам, но они резко различаются по своим наследственным способностям. В этом случае говорят, что эти собаки сходны по своему фенотипу, т. е. по проявлению развитых признаков во взрослом состоянии, но при всем том собаки эти резко различаются по своим наследственным, или, как говорят, генотипическим, свойствам.

Легко понять, что «чистые» черные собаки, которые при скрещивании с себе подобными (а также и с кофейными собаками) дают постоянно лишь черных щенков, обладают наследственными задатками черного цвета и лишены наследственных задатков кофейного цвета. Черные же собаки первого поколения, которые при скрещивании с себе подобными дают не только черных, но и кофейных, очевидно, несмотря на свой черный цвет, обладают в скрытом состоянии наследственным задатком способности давать кофейную окраску.

Для того чтобы лучше усвоить разбираемые вопросы, познакомимся с теми условными обозначениями признаков в виде формул, которые ныне применяются в генетике. Ученые условились обозначать буквами признаки, отличающие одного родителя от дру-

гого; при этом доминирующие признаки обозначаются большими буквами, а рецессивные по отношению к ним признаки — соответственными малыми. Выбрать ту или иную букву для обозначения признака является делом условным, но, условившись раз, следует постоянно придерживаться условленных обозначений. Обозначим например собаку с наследственным признаком (и его задатком) черного цвета буквой *B* (начальная буква английского слова Black — черный) и собаку с наследственным признаком кофейного цвета буквой *b*. Тогда наше скрещивание может быть выражено следующей формулой:

$$B \times b$$

Если мы захотим обозначить пол наших производителей, то можем употреблять значки: — для обозначения самца (кобеля), — для обозначения самки (суки). Обозначая пол наших собак, мы получим следующее:

$$\sigma B \times \varphi b$$

Или (что совершенно одинаково):

$$\varphi b \times \sigma B$$

Суть процесса оплодотворения сводится, как известно, к тому, что самец выбрасывает из своего тела мужские половые клетки, так называемые сперматозоиды, которые, попадая в тело самки, оплодотворяют женские половые клетки, так называемые яйцеклетки (яйца). И тот и другой вид половых клеток — мужские и женские, сперматозоиды и яйцеклетки — совокупно называются половыми клетками вообще, или гаметами.

При слиянии гамет самца и самки, т. е. яйцеклетки со сперматозоидом, получается зародыш, из которого и развивается взрослый организм.

Оплодотворенная яйцеклетка и развивающийся из нее взрослый организм называется зиготой. Следовательно и взятые нами производители — самец и самка — являются зиготами, каждая из которых отделяет свой сорт гамет.

Так как каждый организм (зигота) образуется только путем слияния двух гамет (одной — от отца, другой — от матери), то очевидно, что все задатки наследственных особенностей живых существ передаются именно через гаметы.

Спрашивается: Какие же наследственные задатки будут находиться в гаметах, при нашем скрещивании:

$$B \times b$$

В виду постоянного рождения лишь черных щенков от нашего вполне «чистого» черного производителя, его гаметы очевидно содержат наследственный задаток черного цвета, а гаметы кофейного производителя содержат наследственный задаток кофейного цвета. Вместо слова наследственный задаток черного цвета употребляют термин наследственный фактор, или ген черного цвета (от греческого слова геное, что значит — рождаю, возбуждаю).

Будем условно изображать яйцеклетку в виде замкнутого круга с обозначениями внутри находящихся в ней генов, а сперматозоид — в виде круга с хвостиком.

Наше скрещивание получает при этом следующее обозначение: зиготы

$$\text{♀ } B \times \text{♂ } b$$

отделяемые ими гаметы



При слиянии гамет получится оплодотворенная яйцеклетка, обозначение которой будет иметь у нас двойную черту, окружающую символы:

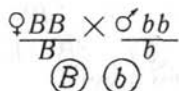


Короче эту зиготу можно обозначить:



Таким образом мы видим, что полученное нами потомство должно быть обозначено двумя буквами. Почему эти новые собаки обозначаются двумя буквами? Совершенно очевидно потому, что они имеют двойственное происхождение: от слившихся яйцеклетки и сперматозоида.

Если это так, то не должны ли мы дать такое же двойное обозначение и нашим взятым исходным производителям? Безусловно — да. И ввиду того, что наша черная самка произошла от слияния двух гамет, каждая из которых обладала задатком (геном) черного цвета  $B$ , она должна получить обозначение  $BB$ , кофейный же самец должен получить обозначение  $bb$ . Таким образом наше скрещивание должно иметь следующий вид:



Вышенаписанные формулы ясно показывают то обстоятельство, о котором мы уже вскользь упоминали, а именно: при всем сходстве по фенотипу черного исходного производителя и его таких же черных щенков они сильно отличаются по своим генотипическим наследственным свойствам. Тогда как мать-производительница получила от обоих своих родителей гены черного цвета ( $BB$ ), ее щенки имеют кроме гена черного цвета еще и ген кофейного цвета в скрытом состоянии ( $Bb$ ).

Такие зиготы, в которых содержатся два соответствующих одинаковых наследственных задатка—или оба доминантных ( $BB$ ), или оба рецессивных ( $bb$ ), называют гомозиготами.

Такие же зиготы, которые содержат один доминантный ген, а другой, ему соответствующий—рецессивный ( $Bb$ ), называют гетерозиготами.

Таким образом гибрид представляет собою гетерозиготу; взятые же нами в качестве исходных производители должны быть

гомозиготами, что мы и обозначили вначале словами «вполне чистый».<sup>1</sup>

Для того, чтобы произвести расчет явлений во втором поколении гибридов, необходимо выяснить, какие гаметы будут отделяться гибридами первого поколения—черными собаками  $Bb$ .

Здесь можно было бы мыслить себе несколько возможностей: или предполагать, что гибриды первого поколения отделяют только один какой-нибудь сорт гамет или несколько сортов гамет; можно было бы также предполагать, что разные гены у гибрида смешиваются между собою или, наоборот, не смешиваются.

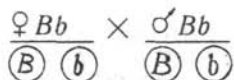
Грегор Мендель в 1865 г. прочно установил, что различные соответствующие гены (в нашем случае—гены черного и кофейного цветов) у гетерозигот не смешиваются между собою, не сливаются друг с другом — они сохраняются «чистыми» и каждая в отдельности попадает в гамету.

Таким образом наша гетерозигота  $Bb$  отделяет два сорта гамет: один сорт с геном  $B$ , другой сорт с геном  $b$ . Никаких других гамет, например гамет, в которых содержались бы оба гена —  $B$  и  $b$ , образоваться не может. Все гаметы остаются «чистыми» т. е. содержат только один из пары соответственных генов (один доминирующий над другим).

Это составляет содержание третьего закона Менделя, самого важного из всех основных законов наследственности — закон чистоты гамет: при образовании половых клеток в каждую гамету попадает только один из каждой пары соответствующих генов.

Какие же гены будут получены вторым поколением помесей, получающихся от скрещивания гетерозиготных черных собак  $Bb$  между собой?

Так как каждая гетерозиготная собака  $Bb$  отделяет по два сорта гамет ( $B$  и  $b$ ):



то очевидно, что тут мы будем иметь дело с 4 возможными комбинациями при учете генотипического состава получаемых щенков:

1) от самки будет получен ген  $B$ , от самца тоже ген  $B$ ; щенок должен иметь формулу  $BB$ ;

2) от самки получен ген  $B$ , от самца—ген  $b$ ; щенок будет иметь формулу  $Bb$ ;

3) от самки получен ген  $b$ , от самца—ген  $B$ ; формула щенка должна быть  $bB$  (или, что является одним и тем же,  $Bb$ ) и

4) от самки получен ген  $b$ , от самца—ген  $b$ ; формула щенка— $bb$ .

Какова частота появления каждой из этих четырех комбинаций? Очевидно, что эти четыре сочетания должны встречаться одинаково часто, т. е. на каждые 10 собак  $BB$  должны приходиться в среднем 10 собак  $Bb$ , 10 собак,  $bB$  и 10 собак  $bb$ . Выражая в процентах: каждая из этих четырех комбинаций должна встречаться в количестве 25.

<sup>1</sup> В зоотехнии термину «чистый» и «чистокровный» часто придается несколько иной более расплывчатый смысл.

Какой же внешний вид, какой фенотип будут иметь эти 4 комбинации?

Легко разобрать, что щенки  $BB$  (гомозиготные) и щенки  $Bb$  и  $bB$  (гетерозиготные) все будут черного цвета вследствие наличия у них доминантного гена черного цвета. Общее количество собак черного цвета следовательно будет:  $25\% + 25\% + 25\% = 75\%$ . Остальные щенки должны быть кофейными, число их будет равняться  $25\%$  от общего количества потомков. Иначе говоря, мы получаем расщепление в отношении 3:1, т. е. 3 доминантные на 1 рецессивный.

Все получаемые числа вполне согласуются с опытом, почему мы и имеем полное право утверждать о правильности написанных формул.

В науке является общепринятым обозначать различные поколения буквами. Так исходное родительское поколение обозначается буквой  $P$  — от латинского слова *Parentes* (родители), все последующие поколения обозначаются буквами  $F$  — от слова *Filiale* (сыновнее) — с прибавлением подстрочных цифр, обозначающих порядок поколения гибридов: первое поколение гибридов обозначается  $F_1$ , второе  $F_2$ , третье —  $F_3$ , четвертое —  $F_4$  и т. д.

Если принять во внимание все вышесказанное, то наш простейший случай скрещивания в формулах примет такой вид:

$$P \frac{BB}{B} \times \frac{bb}{b};$$

$$F_1 \frac{Bb}{B,b} \times \frac{Bb}{B,b};$$

$$F_2 \frac{BB+2Bb+bb}{3B \quad :1b}$$

Итак мы разобрали случай скрещивания гибридов первого поколения между собой или, вообще говоря, гетерозигота с гетерозиготой, т. е.:

$$Bb \times Bb$$

Но на практике мы постоянно имеем дело и с любыми другими случаями скрещивания собак первого поколения; например скрещивание их с гомозиготами-доминантами (черными собаками):

$$Bb \times BB$$

Или же с гомозиготами-рецессивами (кофейными собаками):

$$Bb \times bb$$

Нетрудно видеть, что оба эти случая представляются собою не что иное как скрещивание гетерозигот  $Bb$  с собаками, имеющими генотипическую формулу одного из родителей  $P$ . Следовательно то же самое мы получаем при скрещивании гетерозиготы  $Bb$  обратно с одним из родителей. Поэтому-то такие скрещивания назы-

вают о б р а т н ы м и с к р е щ и в а н и я м и, причем такое название особенно удержалось за случаем скрещивания с рецессивным гомозиготой:  $Bb \times bb$ , которое нередко также называется обратным а н а л и з и р у ю щ и м скрещиванием.

Таким образом обратным скрещиванием в тесном смысле слова называют скрещивание гетерозиготы с гомозиготой-рецессивом.

Разберем сначала, какое потомство получается при таком скрещивании.

Гетерозиготный пес  $Bb$ , как уже нам известно, отделяет два сорта гамет:  $B$  и  $b$ . Гомозиготная рецессивная кофейная собака  $bb$  очевидно отделяет один сорт гамет:  $b$ . Следовательно в этом скрещивании возможны два сочетания гамет:  $Bb + bb$ , сходных с исходными формами, в равных количествах, т. е. в отношении 50% черных на 50% кофейных, или 1:1. Изобразим это в формулах:

$$F_1 \frac{Bb}{B,b} \times \frac{bb}{b};$$

$$F_2 \frac{Bb \times bb}{1 : 1}$$

Практическое удобство обратного скрещивания с рецессивной гомозиготой состоит в том, что при помощи его простым и быстрым способом возможно выяснить, сколько сортов гамет выделяет испытуемая особь (в нашем случае гетерозигота). Это удобство особенно ясно выступает в дальнейшем при разборе более сложных случаев.

Разбор скрещивания гетерозиготы с гомозиготой-доминантом не представит затруднений; и здесь получается два сорта потомков, но при условии полного доминирования они не различимы фенотипически, т. е. расщепления по фенотипу не происходит:

$$F_1 \frac{Bb}{B,b} \times \frac{BB}{B};$$

$$F_2 BB + Bb$$

Разберем теперь, какое потомство  $F_3$  должно быть у собак второго поколения в случае прямого скрещивания.

Как известно, в  $F_2$  при прямом скрещивании мы имеем три генотипа собак:  $BB$ ,  $Bb$  и  $bb$ .

Собаки типа  $BB$ , будучи разводимы путем спаривания с любыми собаками:  $BB$  или  $Bb$  или  $bb$ , очевидно могут давать только щенков черного цвета, так как каждый из потомков неизбежно получает от них доминантный ген черной окраски. Следовательно это собаки  $BB$ , наблюдающиеся в количестве 25% среди второго поколения, в полне тождественны своему «чистому» черному предку из первоначального скрещивания.

Собаки типа  $bb$  при скрещивании между собой очевидно могут давать только потомков кофейного цвета. Эти собаки вполне тождественны своему «чистому» кофейному предку из первоначального скрещивания.

Собаки типа *Bb* при скрещивании между собой будут вести себя вполне подобно тому, что наблюдалось при скрещивании гетерозигот первого поколения, т. е. в потомстве их будет происходить расщепление: 3 черных : 1 кофейный. Следовательно 50% собак второго поколения будут вполне сходны с гибридами первого поколения. Скрещивания собак *Bb* с собаками *BB* и *bb* разобраны выше.

Расчет потомства, получаемого от скрещивания  $F_3$  между собой, ведется точно таким же образом и потому не может представить затруднений (рекомендуется проделать это самому читателю).

Оособо следует остановиться на расщеплении в  $F_2$  в случае неприменимости правила доминирования, т. е. в случае образования гетерозигот с промежуточными признаками.

И в этом случае первое поколение гибридов удовлетворяет закону единообразия. Но вследствие того, что гетерозиготы отличаются по фенотипу от гомозигот, отношения в  $F_2$  видоизменяются.

Так при скрещивании собак с висячими ушами (*HH*) с собакой со стоячими ушами (*hh*) получаются гибриды с полувисячими ушами (*Hh*)—явление, носящее название неполного доминирования.

Легко понять, что в  $F_2$  мы получаем не расщепление 3:1, а 1:2:1 ввиду фенотипического отличия гетерозигот от гомозигот:

$$P \frac{HH}{H} \times \frac{hh}{h}$$

$$F_1 \frac{Hh}{H,h} \times \frac{Hh}{H,h}$$

$$F_2 HH + 2Hh + hh$$

висячие, полувисячие, стоячие

**Дигибридное скрещивание.** Все разобранные выше примеры скрещиваний касались тех случаев, когда скрещиваемые особи отличаются друг от друга одним лишь признаком цвета, формы и т. д. Такого рода скрещивание носит название одногибридного, или моногибридного скрещивания (по-гречески *monos* означает — один).

Совершенно очевидно, что такие идеальные случаи на практике редки. В большинстве случаев спариваемые производители отличаются не по одному какому-либо признаку, а по двум, трем или вообще по многим признакам.

Если исходные особи отличаются:

в двух признаках	—	скрещивание называют	дигибридным,
«трих	»	»	тригибридным,
«четырёх	»	»	терагибридным,
«пяти	»	»	пентагибридным,
«шести	»	»	гексагибридным,
«семи	»	»	сентагибридным,
«восьми	»	»	октогибридным,
«девяти	»	»	нонагибридным,
«десяти	»	»	декагибридным

И. Т. Д.



Обычно все скрещивания в которых производители отличаются во многих признаках (свыше трех, четырех), носят название полигибридных скрещиваний.

Сделать расчет дигибридного и полигибридных скрещиваний нетрудно, если усвоить твердо закон чистоты гамет.

В качестве примера возьмем конкретный случай скрещивания, поставленного профессором Арн. Лангом в Цюрихе. Этот ученый скрестил самца «Вотана», типичного ньюфаундленда с черной длинной шерстью, и суку «Флору», легавую собаку с короткой коричневой шерстью. (рис. 12).

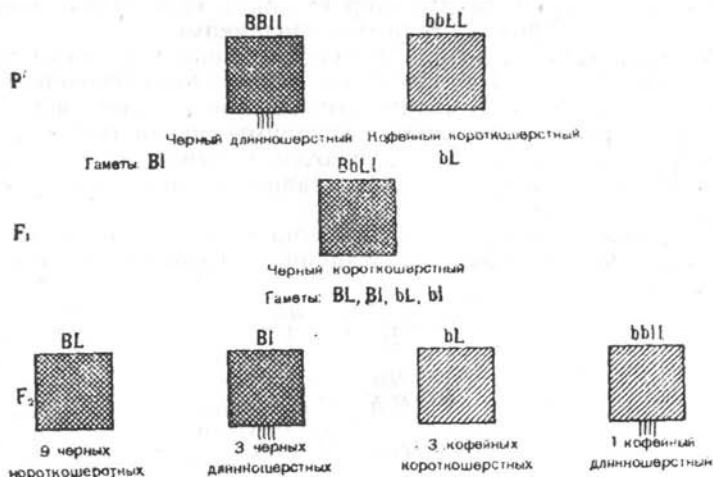


Рис. 12 Дигибридное скрещивание черной длинношерстной и кофейной короткошерстной собак (Ориг.).

Нам уже известно, что черный цвет доминирует над кофейным. Это условно обозначается таким образом:

$$B > b$$

Кроме того специальными опытами установлено, что короткошерстость ( $L$ ) доминирует над длинношерстостью ( $l$ ), что обозначается следующим образом:

$$L > l$$

Итак в этом примере мы имеем дело с двумя различными парами взаимно исключаящих друг друга в своем проявлении генов: с парой генов окраски шерсти ( $B$  и  $b$ ) и с парой генов длины шерсти ( $L$  и  $l$ ).

Такого рода пара взаимно исключаящих в своем проявлении генов, один из которых доминирует над другим, называется аллеломорфами. Таким образом мы имеем сейчас дело с двумя аллеломорфами: с аллеломорфой окраски и с аллеломорфой длины шерсти.

В условиях «чистоты» производителей, т. е. их гомозиготности, самец «Вотан» должен получить обозначение  $BBU$ , самка «Флора» —  $bbLL$ .

Легко можно определить характер первого поколения помесей, если сделать расчет, руководствуясь теорией чистоты гамет. Родитель  $BbLl$  будет образовывать половые клетки, в каждую из которых обязательно попадет один ген  $B$  и один ген  $l$ ; т. е. половые клетки, или, как их называют, гаметы, должны обозначаться  $Bl$ . По теории чистоты гамет в каждую половую клетку должен попасть один ген из каждой пары, и только один из этой пары, т. е. следовательно не может быть гамет  $BB$  или  $ll$ , а будут только  $Bl$ .

Половые клетки, отделяемые самкой «Флорой»  $bbLL$  могут быть тоже только одного сорта, а именно  $bl$ .

Из изложенного ясно, что первое поколение помесей, получающееся в результате слияния половой клетки (сперматозоида) отца «Вотана» и половой клетки (яйцеклетки) матери «Флоры», должно иметь форму  $BbLl$ . По правилу доминирования все эти помеси должны быть черными короткошерстными, и притом все потомство должно быть днoформенным. И в самом деле, все помеси, полученные проф. Лангом, имели формы короткошерстной легавой собаки с черной шерстью. Так как известно, что щенки и длинношерстных ньюфаундлендов при рождении коротковолосы и лишь потом обрастают длинной шерстью, то проф. Лангу пришлось выждать долгое время, прежде чем он смог утверждать о короткошерстности этих гибридов.

Итак первое поколение помесей по внешнему виду от своих родителей получает только доминирующие качества, и притом совершенно безразлично, у кого из родителей были доминирующие особенности—у отца или у матери. Иначе говоря, скрещивания

$$BbLl \times bbLL$$

и

$$BbLL \times bblL$$

дают одних и тех же помесей  $BbLl$ .

Теперь необходимо узнать, каким будет второе поколение, помесей. Здесь будет происходить более сложное расщепление, чем в случае моногибридного скрещивания, и для уяснения его необходимо опять рассчитать, какие половые клетки будут отделять помеси первого поколения, и установить возможные комбинации соединений гамет.

Как мы уже говорили, по закону чистоты гамет в каждую половую клетку обязательно попадает один из пары соответствующих генов. Таким образом двойной гибридом (или, как говорят, дигбридом)  $BbLl$ , полученный при скрещивании «Вотана» и «Флоры» образует 4 сорта половых клеток, а именно:  $BL$ ,  $Bl$ ,  $bL$  и  $bl$ . Эти 4 рода гамет представляют собою четыре возможные комбинации, которые можно сделать из 4 элементов — генов  $B$  и  $b$ ,  $L$  и  $l$ .

Вполне понятно, что при скрещивании двух собак-дигбридов  $BbLl$  рождающиеся щенки будут различны в зависимости от того, из каких яйцеклеток и сперматозоидов они развились. Возможно всего 16 различных комбинаций гамет одного и другого родителей ( $4 \times 4$ ). При изучении моногибридного скрещивания расчет всех

возможных комбинаций гамет не представлял какого-либо затруднения; но в случаях дигибридного и полигибридного скрещиваний вообще мы сталкиваемся с большим количеством возможных сочетаний, и поэтому тогда применяется специальный способ, предложенный английским профессором Пённетом, носящий название решетки Пённета.

Этот способ сводится к следующему. Чертят квадрат и на верхней стороне его выписывают половые клетки, отделяемые одним, и на одной из боковых сторон — другим из спариваемых производителей. Руководствуясь количеством гамет, квадрат разграфляют в виде решетки, отдельные клетки которой заполняют путем вписывания соответствующих гамет от обоих родителей.

Т а б л и ц а 5

	<i>BL</i>	<i>Bl</i>	<i>bL</i>	<i>bl</i>
<i>BL</i>	<b>BLL</b> 1	<i>BBl</i> 2	<i>BbLL</i> 3	<i>BbLl</i> 4
<i>Bl</i>	<i>BBl</i> 5	<b>BBll</b> 6	<b>BbLl</b> 7	<b>Bbll</b> 8
<i>bL</i>	<i>BbLL</i> 9	<i>BbLl</i> 10	<b>bbLL</b> 11	<i>bbLl</i> 12
<i>bl</i>	<i>BbLl</i> 13	<i>Bbll</i> 14	<i>bbLl</i> 15	<b>bbll</b> 16

Таким путем, чисто механически, мы легко и быстро получаем все возможные комбинации при скрещиваниях собак гибридного происхождения. При полигибридных скрещиваниях решетка Пённета является незаменимым и практически легчайшим методом для выяснения получающихся форм при расщеплении.

Очень интересно и ценно, что все возможные гомозиготы расположены на одной диагонали квадрата (на чертеже они выделены другим шрифтом), по другой диагонали расположены все дигетерозиготы, т. е. особи с наследственной формулой *BbLl*.

Следовательно решетка Пённета механически рассортировывает зиготы.

Разберем теперь, какими признаками будет обладать собаки второго поколения с различными наследственными формулами.

выясненными при помощи решетки Пённета. Перечислим одну за другой все 16 комбинаций.

- 1) *BBLl* — щенки будут черные, короткошерстные и будут представлять собою новые комбинации признаков.
- 2) *BBLl* } Несмотря на их гетерозиготность, все щенки с этими
- 3) *BbLL* } формулами будут черными и короткошерстными
- 4) *BbLl* } вследствие наличия у них доминирующих генов
- 5) *BBLl* } *B* и *L*, препятствующих проявиться генам *b* и *l*.
- 6) *Bbll* — щенки будут черные и длинношерстные, вполне подобные по этим признакам и по их наследованию своему деду «Вотану».
- 7) *BbLl* — щенки, тождественные щенкам № 4.
- 8) *Bbll* — щенки подобные щенкам № 6, несмотря на гетерозиготность по гену *B*.
- 9) *BbLL* } черные и короткошерстные щенки, как №№ 3 и 4.
- 10) *BbLl* } щенки будут коричневыми, короткошерстными, подобно своей бабке, легавой «Флоре».
- 11) *bbLL* } тождественны №№ 4, 7 и 10.
- 12) *bbLl* } черные длинношерстные щенки, тождественные № 8 и подобные № 6.
- 13) *BbLl* —
- 14) *Bbll* —
- 15) *bbLl* — коричневые короткошерстные щенки, как №№ 11 и 12.
- 16) *bbll* — новая комбинация признаков: коричневые длинношерстные щенки.

Разобрав все возможные комбинации, можно убедиться, что во втором поколении получаются собаки четырех типов, а именно:

- 1) черные короткошерстные собаки с двумя доминирующими генами, т. е. *BL*-особи; таких всего будет 9 из 16.
- 2) черные длинношерстные: *bL*-особи; из 16 из будет 3
- 3) Коричневые короткошерстные: *bL*-особи; таких будет также 3 из 16, и
- 4) коричневые длинношерстные: *bl*-особи; из 16 щенков таких встретится всего только одна собака.

Итак рассматриваемое нами скрещивание двух дигибридных собак можно кратко выразить в таких формулах:

$$BbLl \times BbLl \rightarrow 9BL + 3bL + 3bL + 1bl.$$

Результаты поставленных опытов вполне оправдывают произведенные нами расчеты, и на большом материале легко можно получить соотношения 9:3:3:1. Конечно, если мы имеем дело с небольшим количеством рождающихся щенков, то нет надежды получить точные числа отношений 9:3:3:1, а можно лишь говорить о большей или меньшей вероятности появления того или иного типа собак. Во всяком случае и при дигибридном скрещивании мы наблюдаем расщепление во втором поколении потомков.

Теперь следует обратить внимание на получаемые четырех-типа собак при дигибридном скрещивании и выяснить их возможное наследственное поведение при дальнейшем разведении.

Мы уже выяснили, что черных короткошерстных собак во втором поколении будет 9 из 16. Но конечно собаки с формулой

*BbLL* и собаки *BbLl* и *BbLL* и *BbLl* подобны друг другу только по своему наружному виду, но резко отличаются по своим наследственным задаткам, т. е. они сходны по своему фенотипу, их же наследственные особенности, или, как говорят, их генотипы, различны.

Собаки с формулой *BbLL* являются двойными гомозиготами и потому при скрещивании между собой будут давать всегда только себе подобных, т. е. черных короткошерстных; точно так же будут разводиться в чистоте без расщепления и собаки *bbll*.

Собаки с формулой *BbLl* являются двойными гетерозиготами (дигетерозиготами), и при скрещивании их между собой мы будем получать расщепление 9:3:3:1.

Собаки *BbLl* являются гомозиготными по гену черной окраски, но гетерозиготными по гену длины шерсти (моногоheterозиготы) и потому при скрещивании друг с другом будут расщепляться на 3 короткошерстных и 1 длинношерстную собаки.

Сходное моногибридное расщепление будет получаться и при разведении собак *BbLL*, гомозиготных по короткошерстности, но гетерозиготных по гену черного цвета.

У всех перечисленных черных короткошерстных собак фенотип один и тот же, но различие их генотипов, как мы видим, обуславливает различие в их потомстве. Этот факт — сходство фенотипов при глубоких различиях во внутреннем строении наследственного вещества — имеет огромное практическое значение и настойчиво говорит собаководу-практику и тем более кюнологу о недостаточности оценки достоинств собаки как породистого животного по одним лишь внешним признакам строения, форм и окраски; нужно отбросить от себя привычку по одним морфологическим данным описательных или лишь иногда цифровых стандартов определять достоинства собаки как породистого животного.

То же самое различие наследственных способностей при тождестве фенотипов мы обнаружим при разведении двух других типов собак второго поколения дигбридов.

Черных длинношерстных собак в  $F_2$  3 из 16. Из них *Bbll* являются двойными гомозиготами, и, как таковые, они будут константными при разведении, т. е. при скрещивании с себе подобными будут давать только себе подобных. Собаки же *Bbll* при скрещивании между собой расщепляются, как моногоheterозиготы, на черных длинношерстных и кофейных длинношерстных в отношении 3:1.

Среди кофейных короткошерстных собак мы также встретим двойных гомозигот *bbLL* (1 из 16), разводящихся в чистоте без расщепления, и ординарных гетерозигот *bbLl* (2 из 16), расщепляющихся при скрещивании между собой на 3 кофейных короткошерстных и 1 кофейный короткошерстный.

О константности при разведении *bbll* кофейных длинношерстных мы уже говорили выше.

Сведем в виде таблицы результат скрещиваний отдельных особей из  $F_2$  с себе подобными:

Таблица 6

Число особей в $F_2$	Формула	Потомство — $F_3$
1	$BBLL$	100% $BBLL$
2	$BbLl$	3 $BL:1bl$
2	$BbLL$	3 $BL:1bL$
4	$BbLl$	9 $BL:3Bl:3bL:1bl$
1	$BBll$	100% $BBll$
2	$Bbll$	3 $Bl:1bl$
1	$bbLL$	100% $bbLL$
2	$bbLl$	3 $bL:1bl$
1	$bbll$	100% $bbll$

Рассмотрение этой таблицы позволяет отметить чрезвычайно интересный факт, а именно: во втором поколении гибридов мы получаем новые формы собак, не подобные исходным родительским формам ( $P$ ), но представляющие собою новое сочетание генов (и следовательно признаков), участвовавших в скрещивании. К числу таковых относятся черные короткошерстные и кофейные длинношерстные; одна девятая часть черных короткошерстных и все кофейные длинношерстные будут являться двойными гомозиготами ( $BBLL$  и  $bbll$ ) и как таковые, будут константны при дальнейшем разведении.

Эти примеры показывают, что генетика открывает практике возможность сочетать определенные признаки двух разных пород в одной особи. Если признаки, характеризующие желаемый стандарт, являются рецессивными, работа кюнолога будет довольно легка и для этого не потребуются длительного подбора; но если кюнолог будет иметь дело с доминантными признаками, тогда задача усложняется, так как будет необходимо отобрать гомозиготных собак от массы гетерозиготных, не представляющих ценности как производителей вследствие расщепления их потомства. Во всей этой работе путеводной руководящей звездой для кюнолога будут являться данные генетики, которая дает возможность создавать новые, ценные для современности признаки или даже новые породы.

Производя расчет  $F_2$  при прямом дигибридном скрещивании, нетрудно будет перейти и к обратному скрещиванию: в этом случае мы получим расщепление, аналогичное расщеплению при обратном моногибридном скрещивании, а именно распадение потомства на равные по количеству группы, но не на две, а на четыре. И здесь мы имеем возможность установить в результате скрещивания число сортов гамет, отделяемых гетерозиготным родителем:

$$F_1 \frac{BbLl}{BL, Bl, bL, bl} \times \frac{bbll}{bl} ;$$

$$F_2 BbLl + Bbll + bbLl + bbll$$

$$1 : 1 : 1 : 1$$

В разбираемом нами скрещивании гетерозиготы фенотипно не отличимы от гомозигот. Это происходит в том случае, когда один признак полностью доминирует над другим. Но мы знаем из предыдущего изложения, что во многих случаях доминирование неполное и происходит образование промежуточных по форме гетерозигот; таковы случаи передачи по наследству висячих и стоячих ушей (*H* и *h*) и др.

В тех случаях, когда фенотипно гетерозиготы отличимы от гомозигот, отношения во втором поколении потомков, как мы уже знаем, изменяются. При моногибридном скрещивании отношение 3:1 преобразовывается в отношение 1:2:1. При дигибридном скрещивании отношение 9:3:3:1 преобразовывается в отношение  $3BbL:6Bbl:1BBL:2Bbl:3bbL:1bl$  в случае неполного доминирования в одной паре генов (*B—b*) и полного в другой паре (*L—l*). Такого рода случай был в опытах проф. П л я т е в Иене (1925), когда он имел дело с потомством собак, у которых происходило расщепление по признакам: простая пятнистость — *s* и одноцветность — *S* (полное доминирование), и по признакам: висячие уши — *H* и стоячие — *h* (неполное доминирование). При этих опытах расчет такой:

$$F_1 \quad SsHh \times SsNh$$

одноцветные собаки  
с полувисячими  
ушами.

$F_2$	$3shh$	+	$6SHh$	+	$1sHH$	+	$2sHh$	+	$3Shh$	+	$1sh$
одноцветные с висячими ушами			одноцветные с промежуточными по форме ушами.		пятнистые с висячими ушами		пятнистые с промежуточными по форме ушами.		одноцветные со стоячими ушами		пятницветные со стоячими ми ушами.

Если при дигибридном скрещивании обе пары признаков наследуются с образованием промежуточных по форме гетерозигот, то наблюдается расщепление на еще большее количество фенотипных групп, что легко рассчитать самому.

**Полигибридные скрещивания.** Перейдем теперь к разбору тригибридного скрещивания, т. е. спаривания, в котором участвуют три пары генов. В качестве третьей аллеломорфы возьмем упомянутую аллеломорфу так называемой простой пятнистости, т. е. присутствие белых отметин на груди, концах лап и хвосте, и доминантный над ней признак — одноцветность:

$$S > s.$$

Пользуясь нашими формулами, производим расчет тригибридного скрещивания:

$$P \quad \frac{BLLSS}{BLS} \times \frac{bbllss}{bls}$$

черный короткошерстный одноцветный      кофейный длинношерстный пятнистый

$$F_1 \quad \frac{BbLISs}{BLS, BLs, Bls, bLS, Bls, bLs, bIS, bls} \times \frac{BbLISs}{BLS, BLs, Bls, bLS, Bls, bLs, bIS, bls}$$

$$F_2 \quad 27BLS + 9BLs + 9BLS + 9bLS + 3BlS + 3bLs + 3bIS + 1bls.$$

Число гамет, отделяемых тригибридом из  $F_1$  должно быть как это следует из закона чистоты гамет. Расчет возможных комбинаций в  $F_2$  при помощи решетки Пеннета дает следующее:

Таблица 7

	<i>BLS</i>	<i>BLs</i>	<i>BLS</i>	<i>bLS</i>	<i>Bls</i>	<i>bLs</i>	<i>bIS</i>	<i>BLS</i>
<i>BLS</i>	<i>BBLSS</i>	<i>BBLSS</i>	<i>BBLISs</i>	<i>BbLISS</i>	<i>BBLISs</i>	<i>BbLLSs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>
<i>BLs</i>	<i>BBLSSs</i>	<i>BBLSSs</i>	<i>BBLISs</i>	<i>BbLLSs</i>	<i>BBLISS</i>	<i>BbLLSs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>
<i>bLS</i>	<i>BbLSSs</i>	<i>BbLSSs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>
<i>bLS</i>	<i>BbLSSs</i>	<i>BbLSSs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>
<i>Bls</i>	<i>BBLISs</i>	<i>BBLISs</i>	<i>BBLISs</i>	<i>bbLISs</i>	<i>BBLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>
<i>bLs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>bbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>bbLISs</i>	<i>bbLISs</i>	<i>bbLISs</i>
<i>bIS</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>bbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>bbLISs</i>	<i>bbLISs</i>	<i>bbLISs</i>
<i>bIs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>bbLISs</i>	<i>BbLISs</i>	<i>bbLISs</i>	<i>bbLISs</i>	<i>bbLISs</i>

Окончательный разбор решетки Пеннета даст нам формулу расщепления: 27:9:9:3:3:3:1, или же, выписывая фенотипы разных групп, получим следующие данные:

- 27 *BLS* — черные короткошерстные, одноцветные,
- 9 *BLs* — черные короткошерстные, пятнистые,
- 9 *BLS* — черные длинношерстные, одноцветные,
- 9 *bLS* — кофейные короткошерстные, одноцветные,
- 3 *Bls* — черные длинношерстные, пятнистые,
- 3 *bLs* — кофейные короткошерстные, пятнистые,
- 3 *bIS* — кофейные длинношерстные, одноцветные,
- 1 *bIs* — кофейные длинношерстные, пятнистые.

Обратное тригибридное скрещивание с тройным рецессивом рассчитывается следующим образом:

$$F_1 \frac{BbLISs}{BLS, BLs, BLS, bLS, Bls, bLs, bIS, bIs} \times \frac{bbllss}{bIs}$$

$$F_2 \frac{BbLISs + BbLISs + BbLISs + bbLISs + bbLISs + BbLISs + bbLISs}{1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1}$$

И в данном случае обратное скрещивание с рецессивом позволяет установить число гамет, образуемых гетерозиготой. Всего при этом получается 8 различных фенотипов в равных количествах.

При обратном скрещивании тригибрида с тройной доминантной гомозиготой:

$$F_1 BbLISs \times BBLSS$$



в случае полного доминирования никакого расщепления по фенотипу конечно не будет: все получаемое потомство будет сходно по фенотипу, различаясь лишь генотипически.

Подобным же образом, как мы рассчитывали дигибридные и тригибридные скрещивания, разбираются и более сложные случаи полигибридных скрещиваний. Не останавливаясь на них, укажем, что помимо таких, довольно кропотливых способов мы можем произвести расчет расщеплений, применяя специальные формулы, довольно легко усваиваемые.

Приведем некоторые из них.

Число особей в формуле расщепления (или иначе — число клеток в решетке Пеннета)  $= 4^n$ , где  $n$  — обозначает число пар генов, участвующих в скрещивании.

Отсюда число особей в формуле расщепления равняется:

При моногибридном скрещивании	$= 4^1 =$	4
« дигибридном »	$= 4^2 =$	16
« тригибридном »	$= 4^3 =$	64
« тетрагибридном »	$= 4^4 =$	256
« пентагибридном »	$= 4^5 =$	1 024
« гексагибридном »	$= 4^6 =$	4 096
и т. д.		

Иначе говоря, чтобы узнать число особей в формуле расщепления достаточно число 4 помножить на себя столько раз, сколько пар генов участвует в скрещивании.

Число генотипов в  $F_2 = 3^n$ , следовательно:

При моногибридном скрещивании	$=$	3
« дигибридном »	$=$	9
« тригибридном »	$=$	27
« тетрагибридном »	$=$	81
« пентагибридном »	$=$	243
« гексагибридном »	$=$	729
и т. д.		

Число фенотипов в  $F_2$  при условии полного доминирования  $= 2^n$ . Следовательно:

При моногибридном скрещивании	$=$	2
« дигибридном »	$=$	4
« тригибридном »	$=$	8
« тетрагибридном »	$=$	16
« пентагибридном »	$=$	32
« гексагибридном »	$=$	64
и т. д.		

Этой же величине  $2^n$  равно и число гомозигот в  $F_2$ , число сортов гамет, отделяемых гетерозиготой, и число особей гетерозиготных по всем генам в  $F_2$ .

Число гетерозигот в  $F_2 = 4^n - 2^n$ ,

Следовательно:

При моногибридном скрещивании	$=$	2
« дигибридном »	$=$	12
« тригибридном »	$=$	56
« тетрагибридном »	$=$	240
« пентагибридном »	$=$	992
« гексагибридном »	$=$	4 032
и т. д.		

Таким образом мы видим, что чем большее число генов участвует в скрещиваниях, тем больше получается генотипических комбинаций и тем более запутанными оказываются расщепления. Если при моногибридном скрещивании рецессивная особь, гомозиготная по всем генам, встречается в количестве 1 на 4, то при тригибридном — 1 на 64, а при пентагибридном уже 1 на 1 024.

На практике мы почти всегда имеем дело со скрещиваниями собак, различающихся по многим генам; следовательно мы почти всегда имеем дело с полигибридными скрещиваниями. Таким образом задача генетического исследования особей и отбора нужных нам генотипических комбинаций как будто невероятно усложняется и при более сложных случаях становится как будто практически совершенно неосуществимой.

В действительности это и было бы именно так, если бы не существовало еще одной очень важной закономерности, открытой тем же Менделем и получившей название четвертого закона Менделя, или закона независимости признаков.

Эту закономерность легко усвоить, разбирая второе поколение при дигибридном скрещивании. В самом деле, попробуем сосчитать, какое количество щенков из 16 должно быть черными и какое количество — коричневыми. Мы увидим, что черных должно быть 12 штук ( $9BL+3Bl$ ), а коричневых 4 ( $3bL+1bl$ ). Следовательно, если обращать внимание только на окраску, то и в случае дигибридного скрещивания мы наблюдаем расщепление 3:1 ( $12:4=3:1$ ) в отношении к цвету псовины, как будто кроме пары генов  $B-b$ : других и не было.

Легко убедиться, что то же самое приложимо и к паре генов  $L-l$ , из 16 щенков второго поколения 12 — короткошерстных ( $9BL+3bl$ ) и 4 — длинношерстных ( $3Bl+1bl$ ).

Таким образом мы убеждаемся, что каждая пара наследственных особенностей в отношении расщепления ведет себя независимо от другой. Эта закономерность имеет широчайшее применение, и она-то и получила название закона Менделя о независимости признаков, или четвертого закона Менделя.

Краткая формулировка этого закона может быть принята в таком виде:

При скрещивании каждая пара генов ведет себя так, как будто других генов кроме нее не существует, давая в  $F_2$  расщепление в отношении 3:1.

Благодаря этому закону мы можем каждый случай скрещивания рассматривать как моногибридное скрещивание, обращая внимание лишь на одну пару соответствующих признаков.

Только благодаря этому закону и можно без затруднения производить практическую работу по выбору нужных нам наследственных комбинаций, так как в противном случае мы

<sup>1</sup> В действительности существует целая группа явлений не подчиняющихся волне этому закону (сцепления признаков, закон Морган), но ввиду отсутствия таких явлений у собак, мы на этом не останавливаемся, отсылая интересующихся к подробным курсам общей генетики.

с трудом смогли бы разобраться в бесчисленном количестве генотипических комбинаций при расщеплениях.

Метод обратного скрещивания и закон независимости признаков — это два могучих рычага в деле прикладной работы по разведению животных.

Изложением этого закона мы и закончим наше ознакомление с основными законами наследования качественных признаков у собаки.

С целью более полного усвоения изложенного в этой главе и с целью получения навыков применения усвоенных знаний к практической повседневной работе собаководов, мы предлагаем ниже несколько задач по генетике, составленных нами на основании фактов, действительно имевших место в нашей кюнологической работе.

На основании опыта обучения генетике настоятельно рекомендую с а м о с т о я т е л ь н о проработать все эти задачи с карандашом в руке, производя все расчеты на бумаге.

### ЗАДАЧИ ПО ГЕНЕТИКЕ СОБАК

№ 1. Коричневая (кофейная) сука была повязана черным кобелем и оценилась 15 щенками; из них 8 было черных, 7 коричневых. Каковы генотипы родителей и потомков?

№ 2. Каков будет  $F_1$  если гомозиготного черного кобеля скрестить с коричневой сукой? Каково будет  $F_2$ ? Каково будет потомство от скрещивания  $F_1$  обратно: с черным кобелем — с коричневой сукой?

№ 3. Черная сука несколько раз была повязана одним и тем же черным кобелем и принесла всего 18 черных и 5 коричневых щенков. Сколько черных щенков из числа родившихся должны быть гомозиготными?

№ 4. Четыре суки — №№ 1, 2, 3 и 4 — повязаны одним и тем же черным кобелем. Сука № 1 коричневая, оценилась несколькими щенками, один из которых коричневый, остальные неизвестны. Сука № 2 коричневая оценилась черным щенком. Сука № 3 черная оценилась коричневым щенком. Сука № 4 черная принесла много щенков — все черные. Каковы генотипы кобеля и всех четырех сук? Какое потомство должно ожидать от этих 4 вязок?

№ 5. Коричневая сука, оба родителя которой были черные, повязана черным кобелем, отец которого черной, а мать коричневая. Каково должно быть потомство? Каковы генотипы суки, кобеля и щенка? Что можно сказать о генотипах родителей взятых собак?

№ 6. Коричневая длинношерстная сука повязана гомозиготным черным короткошерстным кобелем. Какова внешность  $F_1$ ?  $F_2$ ? Каково потомство от скрещивания  $F_1$  с черным короткошерстным родителем? Каково потомство от скрещивания  $F_1$  с коричневым длинношерстным родителем? Каково потомство от скрещивания  $F_2$  с черным длинношерстным псом? с коричневым короткошерстным псом?

№ 7. Гомозиготная черная сука с висячими ушами скрещена с гомозиготным кофейным кобелем со стоячими ушами. Какова

внешность  $F_1$ ?  $F_2$ ? Каково потомство от скрещивания  $F_1$  с гомозиготной черной собакой с висячими ушами?—гомозиготной коричневой собакой со стоячими ушами?— с гомозиготной черной собакой со стоячими ушами?— с гомозиготной коричневой собакой с висячими ушами?

№ 8. Две черных короткошерстных собаки повязаны между собою. Один из родившихся щенков был черный длинношерстный, другой— коричневый короткошерстный. Какое потомство можно ожидать от дальнейших скрещиваний этих же родителей?

№ 9. Черная короткошерстная сука повязана коричневым короткошерстным кобелем. Все потомки были черные; большинство короткошерстных и несколько длинношерстных. Каковы генотипы родителей? Какое потомство будет получено, если этот кобель будет повязан с гомозиготной черной длинношерстной сукой?

№ 10. Каков генотип черного короткошерстного кобеля, имевшего 7 братьев, из коих 3 было черных короткошерстных, 4 коричневых длинношерстных, 4 черных длинношерстных и 4 коричневых короткошерстных?

№ 11. Две суки—№№ 1 и 2— были повязаны двумя кобелями— №№ 3 и 4. Все четыре собаки— черные короткошерстные. Сука № 1 от обоих кобелей давала щенков— всех черных и короткошерстных. Сука № 2 от кобеля № 3 давала черных и коричневых, но всех короткошерстных; она же от кобеля № 4 давала лишь черных щенков, часть из которых были длинношерстные, остальные кофейношерстные. Каковы генотипы №№ 1 и 2 и №№ 3 и 4?

№ 12. Кофейная короткошерстная сука повязана черным длинношерстным кобелем. От этого скрещивания родились 8 черных короткошерстных, 7 черных длинношерстных, 6 коричневых короткошерстных и 9 коричневых длинношерстных щенков. Каковы генотипы родителей? Какое ожидается расщепление?

№ 13. Черная короткошерстная сука повязана черным длинношерстным кобелем. От этого скрещивания родилось (в несколько пометов) 7 черных короткошерстных, 8 черных длинношерстных, 2 кофейных короткошерстных и 3 кофейных длинношерстных щенков. Каковы генотипы родителей? Какое ожидается расщепление?

№ 14. Кофейный короткошерстный кобель повязан с черной короткошерстной сукой. От этого скрещивания родилось (в несколько пометов) 14 черных короткошерстных, 4 черных длинношерстных, 13 кофейных короткошерстных и 6 кофейных длинношерстных щенков. Каковы генотипы родителей? Какое ожидается расщепление?

---

## ГЛАВА V

### НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ РАЗЛИЧИЙ В ПРОЯВЛЕНИИ ПРИЗНАКА

Изложенные в предудещей главе основные законы наследственности— законы Менделя— имеют универсальное всеобщее применение. В частности все признаки окраски и формы шерстного

покрова, признаки формы экстерьера и строения тела, психические, физиологические свойства, природные болезни и т. д. и т. п. подчиняются этим законам.

До сего времени мы останавливались на изучении передачи по наследству так называемых качественных признаков, т. е. признаков, представляющих собою ясно обнаруживаемые качественные различия, изменения того или иного свойства организма. Но наряду с такими качественными признаками животное обладает целым рядом особенностей, обнаруживающих ничтожные или же, наоборот, большие различия в своих размерах, величии, весе и т. д. Эти могущие быть точно измеренными различия в проявлении признака, непрерывно изменяющиеся в величине от особи к особи, называются нередко признаками количественными, или количественно измеримыми. Из числа таковых признаков можно упомянуть рост, длину тела, длину отдельных органов, ширину грудной клетки, таза и т. п., вес и т. д.

Следует здесь же подчеркнуть, что противопоставление качественных и количественных признаков является формально условным и чрезвычайно искусственным, но мы условимся под именем «количественных» признаков принимать количественно измеримые различия того или иного признака.

Наследование количественных признаков хотя и следует основным законам Менделя, но в большинстве случаев происходит несколько более сложным способом, чем тот, с которым мы познакомились. Вообще говоря, не нужно думать, что передача по наследству тех или иных признаков всегда протекает по тем простым схемам, которые мы разобрали выше; во многих случаях способ наследования подвергается большим или меньшим осложнениям.

К числу таковых, более сложно наследующихся признаков и относятся количественно измеримые различия в проявлении данного признака.

Даже в случае более простого способа их наследования мы сталкиваемся с довольно большими затруднениями при учете их наследования, вследствие их большой изменчивости. В отделе, посвященном изменчивости, мы познакомились с примерами больших колебаний измеримых признаков, и в частности мы видели, какое большое значение имеют условия, в которых живет животное, для проявления такого признака, как вес. То же самое наблюдается и со всеми другими количественными различиями. Поэтому с целью избежать ненаследственных вариаций, обусловливаемых в своем развитии лишь условиями питания, содержания и т. д. во всех опытах наследования и во всех случаях отбора по количественным признакам все животные помещаются в совершенно одинаковые, наиболее благоприятные внешние условия в отношении корма, содержания, ухода, климатических факторов и т. д.

Как например наследования количественного признака, передающегося согласно простейшей моногибридной схеме, мы рассмотрим наследование ширины грудной клетки, изученное американским ученым Ритцманном (Ritzmann) на овцах (1923).

Были поставлены скрещивания между овцами породы мериносы рамбуле (сокращенно—*R*), обладающими узкой грудной клеткой

и соутдоунскими овцами (сокращенно—*S*), обладающими широкой грудной клеткой (рис. 13.). Те и другие овцы сильно изменчивы по ширине груди, и потому для изучения наследственности необходимо построение вариационного ряда, пределы которого и средняя величина являются показателями развития признака. На прилагаемой при сем схеме каждая черная точка соответствует одной измеренной овце. Мы видим из нее, что ширина груди гибридов этих двух пород соответствует ширине груди рамбулье.

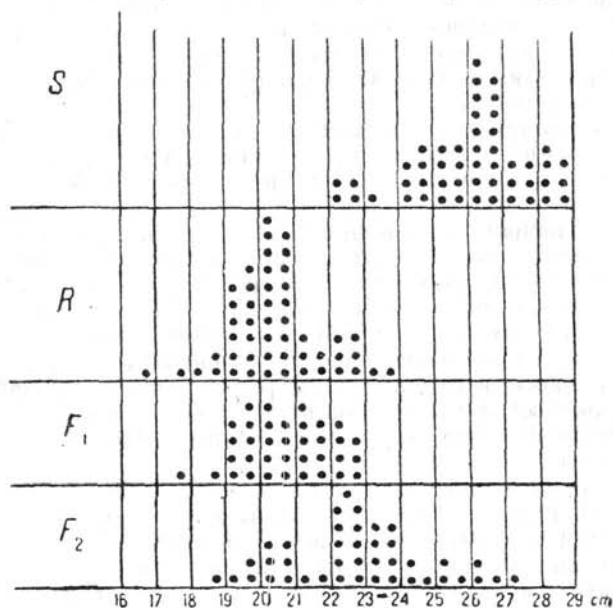


Рис. 13. Наследование ширины грудной клетки. Каждая точка соответствует одной особи.  
(По Ритцману, 1923, из Врифта).

Тогда как соутдоунские овцы имеют среднюю ширину груди = 25,8 см, а мериносы рамбулье — 20,2 см, гибриды  $F_1$  имеют ширину груди = 20,5 см.

Таким образом узкогрудость доминирует над широкогрудостью. Во втором поколении наблюдается ясное расщепление на широкогрудых и узкогрудых: 31 особь обладала узкой грудью — не шире узкогрудых рамбулье, и 10 особей были широкогруды, подобно исходным соутдоунским овцам. Отношение: 31:10 совершенно точно соответствует отношению: 3:1.

Следовательно у овец существует наследственный фактор узкогрудости, доминирующий над фактором широкогрудости. Такой же точно фактор обнаружен другим ученым—Вридтом—у лошадей, а материалы научно-исследовательской кюнологической лаборатории Центральной школы в/с. РККА дают основание предполагать его существование и у слу-

жебных собак; большая узкогрудость собак повидимому доминирует над широкогрудостью.

Таким образом мы видим, что наследование количественно измеримых различий признака может протекать согласно простейшей моногибридной схеме и все усложнение последней сводится при этом лишь к учету большой изменчивости изучаемого признака.

Гораздо чаще однако количественные признаки наследуются по более сложным схемам. Ознакомление с этими более сложными случаями будет особенно наглядным, если взять две породы животных, резко отличающихся между собой по величине количественного признака — так, что между ними не будут встречаться переходные формы.

Если мы, например, скрестим особь из породы, обладающей короткими ушами с представителем длинноухой породы, то и в этом случае при достаточном числе потомков сможем наблюдать во втором поколении гибридов ясное расщепление. Однако число различных фенотипов в  $F_2$  вопреки упрощенным схемам, разобранным нами выше, может быть очень велико, а особи, сходные с первоначальными формами коротко и длинноухого родителя, будут встречаться очень редко. Большая часть гибридов второго поколения будет обладать всеми ступенями длины уха, промежуточными между крайними членами: коротким и длинным ухом.

Хотя с первого взгляда такого рода явления производят впечатление фактов, не согласующихся с основными законами, но в действительности это не что иное, как небольшое осложнение обычной схемы.

Американский ученый К а с т л ь (Castle, 1909) поставил такого рода исследование по генетике длины уха у кроликов, особенно пригодных для изучения этого вопроса ввиду их легкой размножаемости и наличия пород, резко отличающихся по длине уха.

Для опыта были взяты кролики из породы «бараны» со средней длиной уха в 220 мм и польские кролики с длиной уха в 100 мм. Гибриды между ними, как показал опыт, обладали промежуточной длиной уха около 160 мм. Во втором поколении произошло ясное расщепление, причем появились кролики со всеми длинами уха — от самой малой до самой большой.

Исследования Л а н г а (Lang, 1910) показали, что в наследовании такого признака, длина уха, участвуют три пары генов из разных аллеломорф:

$$\begin{array}{l} \text{I } L_1 > l_1 \\ \text{II } L_2 > l_2 \\ \text{III } L_3 > l_3 \end{array}$$

При этом каждый из этих генов производит совершенно одинаковое действие. При наличии только рецессивных генов длина уха равняется около 100 мм; каждый же доминантный ген (независимо от того, из какой он аллеломорфы) увеличивает длину уха приблизительно на 20 мм.

Ввиду однозначности их действия гены эти и получают одинаковое буквенное обозначение с подстрочным обозначением по-

рядкового номера аллеломорфы. Такие гены называются **о д н о з н а ч н ы м и ф а к т о р а м и**.

Таким образом короткоухий польский кролик обладает лишь рецессивными генами всех трех аллеломорф; его формула:  $l_1 l_1 l_2 l_2 l_3 l_3$ , почему его длина уха и равна 100 мм. Напротив, длинноухий кролик «баран» обладает всеми доминантными генами и имеет формулу  $L_1 L_1 L_2 L_2 L_3 L_3$ ; так как каждый доминантный ген увеличивает основную (100 мм) длину уха на 20 мм, то 6 доминантных генов увеличат ее на 120 мм:

$$100 \text{ мм} + 120 \text{ мм} = 220 \text{ мм}$$

Имея в виду участие 3 аллеломорф независимых генов и помня закон чистоты гамет, нетрудно произвести расчет разбираемого скрещивания:

$$P \frac{L_1 L_1 L_2 L_2 L_3 L_3}{\text{около } 220 \text{ мм}} \times \frac{l_1 l_1 l_2 l_2 l_3 l_3}{\text{около } 100 \text{ мм}}$$

Гаметы  $L_1 L_2 L_3$

$l_1 l_2 l_3$

$$F_1 \frac{L_1 L_1 L_2 L_2 L_3 L_3}{\text{около } 160 \text{ мм}}$$

Так как гибриды  $F_1$  имеют 3 доминантных гена, то поэтому они должны иметь длину уха  $100 \text{ мм} + (20 \times 3) = \text{около } 160 \text{ мм}$ .

Ввиду того, что все эти гены оказывают совершенно однозначное действие, такая же длина уха—160 мм—получилась бы и при других генетических формулах, содержащих 3 доминантных гена, а именно:

$$L_1 L_1 L_2 l_2 l_3 l_3; L_1 l_1 L_2 L_2 l_3 l_3; l_1 l_1 L_2 L_3 l_3; l_1 l_1 L_2 l_2 L_3 L_3$$

(То же самое применимо конечно и к другим длинам уха).

Имея в виду эту однозначность действия генов, и следует производить расчет  $F_2$ .

Перед нами тригибридное скрещивание.

При скрещивании гибридов  $F_1$  между собою, каждый из гетерозиготов  $l_1 l_1 l_2 l_2 l_3 l_3$  будет образовывать 8 сортов гамет, а именно:

$$\begin{array}{ll} L_1 L_2 L_3 & l_1 l_2 l_3; \\ l_1 L_2 L_3 & l_1 L_2 L_3; \\ L_1 l_2 L_3 & L_1 l_2 l_3; \\ L_1 L_2 l_3 & l_1 l_2 l_3; \end{array}$$

Скрещивание  $F_1$  должно дать 64 комбинации, расчет которых мы обычно производили при разборе наследования качественных признаков при помощи решетки Пеннета. Как мы помним, формула расщепления в  $F_2$  при тригибридном скрещивании такова:

$$27 L_1 L_2 L_3 + 9 l_1 L_2 L_3 + 9 L_1 l_2 L_3 + 9 L_1 L_2 l_3 + 3 l_1 l_2 L_3 + 3 l_1 L_2 l_3 + 3 L_1 l_2 l_3 + 1 l_1 l_2 l_3.$$

Применима ли эта формула к нашему случаю? Конечно—да. Но даст ли нам эта формула возможность произвести расчет числа фенотипов в  $F_2$ ? Разберемся в этом вопросе.

Эта формула пригодна для случаев полного доминирования. В нашем же случае ни о каком доминировании не может быть