

речи, так как каждый ген производит действие, совершенно равнозначное другому гену. Поэтому обычная формула расщепления, будучи формально применимой и к нашему случаю, в действительности не позволит нам произвести расчета расщепления по фенотипам. В самом деле, какие зиготы по фенотипу будут включаться в число $27 l_1 l_2 l_3$? Здесь будут зиготы $L_1 L_1 L_2 L_2 L_3 L_3$ — с длиной уха 220 мм, $L_1 l_1 L_2 L_1 L_3 L_3$ — с длиной уха в 200 мм, $L_1 l_1 L_2 l_2 L_3 L_3$ — с длиной уха в 180 мм и наконец $L_1 l_1 L_2 l_2 L_3 L_3$ — с длиной уха 160 мм.

Очевидно, что для расчета расщепления в случае однозначных факторов нужно применять другой способ подсчета получающихся комбинаций.

Так как в нашем случае имеет значение не наименование гена (L_1 или L_2 ; l_1 или l_2 и т. д.), а лишь число доминантных генов, то поэтому решетку Пённета здесь удобнее строить таким образом, чтобы учитывать лишь число доминантных генов в зиготах. Таким образом гаметы, отделяемые гетерозиготами из F_1 $L_1 l_1 L_2 l_2 L_3 l_3$, получают такое обозначение их «стоимости», в отношении к длине уха, определяемое число доминантных генов:

Формула гамет	Число доминантных генов
$L_1 L_2 L_3$	3
$l_1 L_2 L_3$	2
$L_1 l_2 L_3$	2
$L_1 L_2 l_3$	2
$l_1 l_2 L_3$	1
$l_1 L_2 l_3$	1
$L_1 l_2 l_3$	1
$l_1 l_2 l_3$	0

Отсюда и решетка Пённета примет следующий вид:

	3	2	2	2	1	1	1	0
3	6	5	5	5	4	4	4	3
2	5	4	4	4	3	3	3	2
2	5	4	4	4	3	3	3	2
2	5	4	4	4	3	3	3	2
1	4	3	3	3	2	2	2	1
1	4	3	3	3	2	2	2	1
1	4	3	3	3	2	2	2	1
0	3	2	2	2	1	1	1	0

Расчет расщепления на основании этой решетки таков:

Число генов в зиготе	6	5	4	3	2	1	0
Длина уха	ок. 220	ок. 200	ок. 180	ок. 160	ок. 140	ок. 120	ок. 100мм
Число особей в F_2	1	6	15	20	15	6	1

Итак вот искомая формула расщепления при тригибридном скрещивании с однозначными факторами (рис. 14)

$$1:6:15:20:15:6:1$$

Как мы видим, наибольшее число особей в F_2 будет обладать длиной уха около 160 мм, т. е. такую же, как и все особи из F_1 .

Если же мы учтем, что ввиду сильной изменчивости количественных признаков длина уха у гетерозигот F_1 , не будет точно равна 160 мм, а будет фактически колебаться от 140 до 170 мм, то число особей из F_2 , сходных с особями F_1 , еще больше повысится. В F_2 особей с длиной уха от 140 до 180 мм должно быть 50 из 64, т. е. 78% от общего числа особей F_2 .

Таким образом неискушенный животновод, разводя F_1 и F_2 в малом количестве, может получить впечатление, что появившаяся в F_1 промежуточная форма ушей (или другого признака) становится константной при разведении и никакого расщепления и выщепления исходных форм далее якобы не получается. Это и составляет суть ложного, ныне устаревшего учения о постоянно промежуточной наследственности, державшегося однако и до настоящего времени среди собаководов. В действительности же, как мы видим, и здесь можно получить исходные формы в F_2 , но так как они должны появляться не часто, необходимо получить довольно большое число особей в F_2 , чтобы вывести желаемые повторения исходных форм.

Такого рода принцип расчета наследования с участием равнозначно действующих генов получил название принципа Нильсона-Элепо имени скандинавского ученого,

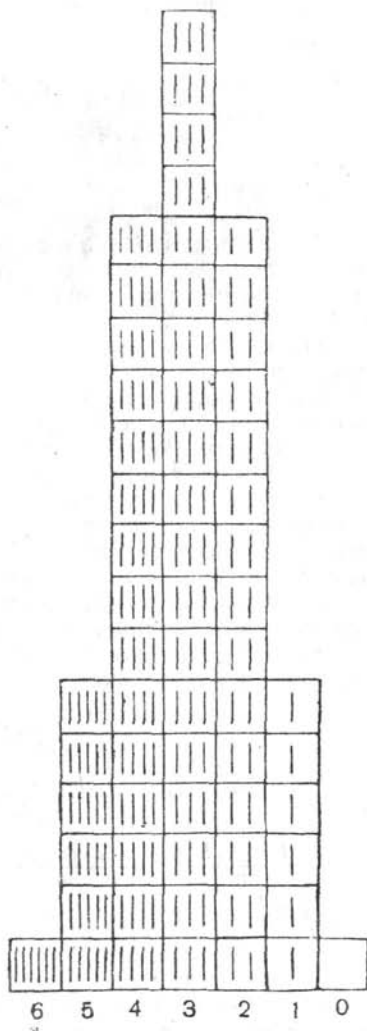


Рис. 14. Частота семи возможных типов комбинаций в F_2 при тригибридном скрещивании с однозначными факторами. Цифры обозначают число доминантных генов в зиготе.

(Из Сайнота и Денна, 1925).

его открывшего (1910 и 1911). Однозначные факторы называются еще иначе — полимерными, а само наследование называется полимерией, в частности — димерией в случае двух факторов, тримерией — трех (разобраный выше случай), тетрамерией — четырех, пентамерией — пяти и т. д.

Дадим формулы расщепления при полимерных скрещиваниях:

Число генов в зиготе											Число особей в формуле расщепления			
	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0			
Число											16			
особей F_2											64			
											256			
											1024			
	димерия											1		
	тримерия											4		
	тетрамерия											6		
	пентамерия											1		
		1	6	15	20	15	6	1				6		
		1	8	28	56	70	56	28	8	1				8
		1	10	45	120	210	252	210	120	45	10	1	10	

Мы видим, что максимальное количество особей в F_2 приходится на те зиготы, в которых содержится столько доминантных генов, сколько пар однозначных факторов участвует в скрещивании.

Итак мы видим, что наследование длины уха происходит по типу полимерного наследования. Длина уха с точки зрения генетической, следовательно, зависит от количества доминантных генов: чем больше последних, тем длинее ухо, и наоборот. При скрещивании любой особи с особью, имеющей меньшее количество доминантных генов длины уха, мы получаем промежуточные по длине уха формы, число которых во втором поколении будет наибольшим среди разнообразных типов расщепляющегося потомства. Чем больше различие в длине уха между взятыми формами, тем реже будут попадаться в F_2 особи, подобные исходным формам. Обратное скрещивание будет давать разный результат в зависимости от количества генов, отличавших исходные формы.

Расчет обратного скрещивания тригетерозиготы с короткоухим родителем будет таков:

$$F_2 \frac{L_1 l_1 L_2 l_2 L_3 l_3}{160 \text{ мм}} \times \frac{l_1 l_1 l_2 l_2 l_3 l_3}{100 \text{ мм}}$$

$$F_1 \text{ Гаметы: } L_1 L_2 L_3, l_1 l_2 l_3, L_1 l_2 l_3, l_1 l_2 L_3, L_1 l_2 l_3, L_1 l_2 l_3, l_1 l_2 L_3, l_1 l_2 l_3;$$

$$F_2 \frac{L_1 l_1 L_2 l_2 L_3 l_3}{160 \text{ мм}} + \frac{l_1 l_1 L_2 l_2 L_3 l_3}{140 \text{ мм}} + \frac{L_1 l_1 l_2 l_2 L_3 l_3}{140 \text{ мм}} + \frac{L_1 l_1 L_2 l_2 l_3 l_3}{140 \text{ мм}} +$$

$$+ \frac{L_1 l_1 l_2 l_2 l_3 l_3}{120 \text{ мм}} + \frac{l_1 l_1 L_2 l_2 l_3 l_3}{120 \text{ мм}} + \frac{l_1 l_1 L_2 l_2 l_3 l_3}{120 \text{ мм}} + \frac{l_1 l_1 l_2 l_2 l_3 l_3}{100 \text{ мм}}$$

Т. е. 160 мм — 1; 140 мм — 3; 120 мм — 3; 100 мм — 1.

Генетика длины уха может являться примером наследования количественно измеримых различий признака по типу полимерии, т. е. с участием однозначных факторов. Повидимому этот принцип Нильсона-Эле является основным законом наследования количественно измеримых различий признака, а такие случаи, как разобранные выше — случаи наследования ширины грудной клетки, может быть являются, как предполагает Филиппенко (1928), лишь суммарным выражением воздействия нескольких однозначных

факторов, не могущих быть обнаруженными при поверхностном ознакомлении с генетикой данного признака. Практически однако полезно различать случаи наследования количественного признака, протекающие по типу простого моногибридного скрещивания и случаи наследования по типу полимерного расщепления.

В качестве примера количественного признака, зависящего от нескольких однозначных факторов, можно привести повидимому

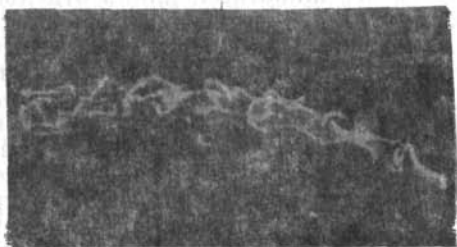


Рис. 15. Скелет приращенно-короткого хвоста у ротвайлера. (Из Шеме, 1924).

наследование приращенной короткохвостости у собак, как это следует из работы Клодницкого и Шпетта (1925). Как известно, изредка наблюдаются случаи рождения короткохвостых (и даже бесхвостых) собак. Такая короткохвостость в глазах неосведомленного человека сходна с искусственно получаемой короткохвостостью собак, в результате отрубания хвостов, практикующееся у целого ряда пород. Но это сходство поверхно-



Рис. 16. Скелет искусственно укороченного хвоста у ротвайлера. (Из Шеме, 1924).

стное. И та и другая короткохвостость различаются как по генотипу (1), так и по фенотипу (2):

1. Приращенная короткохвостость наследуется, приобретенная не наследуется.¹

2. Последний позвонок искусственно укороченного хвоста — круглый в поперечнике; на конце его имеется межпозвоночная пластинка. Последний позвонок приращенного короткого хвоста несколько сжат с боков, конец его несколько раздут, лишен межпозвоночной пластинки и равномерно закруглен; отдельные позвонки обычно несколько короче (рис. 15 и 16).

¹ О ненаследуемости приобретенных признаков см. ч. IV, гл. 5.

Размеры приращенно короткого хвоста бывают довольно различными: в опытах Клодницкого не превышали одной трети длины нормального хвоста.

Наследование такой приращенной короткохвостости обусловлено двумя или тремя парами однозначных генов — повидимому сходно с тем, что мы наблюдали при изучении генетики длины уха.

Таким же образом, по принципу однозначных факторов, наследуются вес животных, длина отдельных трубчатых костей и целый ряд других количественных признаков.

Указанными двумя типами не исчерпываются способы передачи по наследству количественных различий признака. В недавнее время (1927) Филипченко открыл отличный от указанных выше способ расщепления по количественным признакам, названный им типом «Маркиз» (Marquis — раса пшеницы). В этом последнем случае мы встречаемся прежде всего с наличием одной основной пары генов, обуславливающей проявление данной особенности. Но кроме того признак, появляющийся под влиянием основного гена, видоизменяется в своем количественном проявлении под влиянием других генов вторичного порядка, так называемых генов модификаторов, которые могут представлять собою не что иное, как однозначные факторы. Возможно что по такому способу у собаки наследуются длина шерсти и ряд других признаков.

Таким образом в наследовании количественно измеримых различий признака мы можем различать три основных типа:

I. Наследование по типу простого моногибридного скрещивания.

II. По типу простой полимерии: расщепление по однозначным факторам (принцип Нильсона-Эле).

III. По типу «Маркиз»: основной ген плюс гены-модификаторы (принцип Филипченко).

ГЛАВА VI

НОВООБРАЗОВАНИЯ ПРИ СКРЕЩИВАНИИ

Изучая однозначные факторы, мы познакомились с целым рядом примеров того, что определенное проявление какого-либо количественного признака является результатом совместного, взаимного воздействия нескольких генов; другими словами, несколько генов могут обуславливать один признак. Так например длина уха в 160 мм обуславливается тремя доминантными генами в зиготе L, l, L_2, l_2, L_3, l_3 . В этом случае каждый доминантный ген порознь дает иной эффект, нежели все три доминантных гена, вместе взятые.

Такие случаи суммарного участия нескольких генов в построении одного признака очень часты при образовании количественных различий признака. Но особенно интересны и эффектны суммарные воздействия генов на качественное проявление того или иного признака. В этом случае отдельные гены порознь дают совершенно иные качественные результаты, чем они же, взятые вместе. Такого

рода явления могут оказываться виновниками появления целого ряда интереснейших «новообразований при скрещивании».

Рассмотрим в качестве примера исследованное мною наследование окраски у доберман-пинчера (Ильин, 1927—1930). Если мы будем разводить гомозиготных в себе голубых доберманов, то убедимся, что эта окраска является константной в наследовании. Такую же неизменность в наследовании мы получим и при скрещивании кофейных между собою при условии их гомозиготности. Если же мы скрестим голубого добермана с кофейным, то мы будем свидетелями новообразования от скрещивания: полученное нами потомство будет обладать черным цветом шерсти.

Этот неожиданный результат находит себе объяснение в следующем. Генетический анализ показывает, что голубой доберман обладает геном черного цвета B , полное действие которого однако не может проявиться ввиду отсутствия гена D (усилителя), необходимого для развития интенсивного черного цвета. Таким образом формула гомозиготного голубого добермана такова: $BBdd$.

Кофейный доберман, напротив, обладает геном интенсивной окраски D , но лишен гена черного цвета, обладая его аллеломорфом — геном кофейного цвета b . Формула гомозиготного кофейного добермана поэтому такова: $bbDD$.

Таким образом в нашем скрещивании участвуют аллеломорфы

$$B > b$$

и

$$D > d$$

Путем скрещивания голубого добермана с кофейным мы создаем неизбежность соединения в одном зиготе доминантных генов из разных аллеломорфов: B и D .

$$P \frac{BBdd}{Bd} \times \frac{bbDD}{bD}$$

$$F_1 \quad BbDd$$

В результате этого мы получаем доберманов черного цвета, так как рождающиеся щенки имеют как гены черного цвета, так и гены интенсивности черного цвета. Несмотря на то, что среди предков этих щенков могло совершенно и не быть черных собак, тем не менее они являются истинно черными псами. Это явление лишний раз является доказательством ложности взглядов рядовых собаководов, желающих объяснить все случаи новообразований при скрещиваниях атавизмами, т. е. возвращением к признакам предков. Наше новообразование является лишь результатом взаимного действия генов из разных аллеломорфов, разобщенных в предыдущих поколениях по разным зиготам.

Генетическое объяснение факта появления разбираемого новообразования является вместе с тем и указанием дальнейшей судьбы потомства полученных нами черных собак. Само собой понятно, что полученные черные собаки, являясь дигетерозиготными, выделяют 4 сорта гамет: BD , Bd , bD , bd . В результате этого мы будем

наблюдать при скрещивании их между собой расщепление на черных, голубых и кофейных в отношении 9:3:4, как это следует из расчета скрещивания:

$$F_1 \frac{BbDd}{BD, Bd, bD, bd} \times \frac{BbDd}{BD, Bd, bD, bd}$$

$$F_2 \frac{9BD}{\text{черные}} + \frac{3Bd}{\text{голубые}} + \frac{3bD + 1bd}{\text{кофейные разных оттенков}}$$

Итак ген черного цвета B и ген интенсивности окраски D , находясь совместно в одной зиготе, дают совершенно иной качественный эффект, нежели каждый в отдельности.



Рис. 17. Гибрид гладкошерстной немецкой овчарки и волнистошерстной южно-русской овчарки «Валет»; обладает жесткой шерстью и эрделеподобной «бородой» (Ориг.)

Такое явление взаимодействия наследственных факторов, т. е. суммарного участия нескольких генов в построении одного признака, и оказывается нередко ответственным за проявление подобных новообразований при скрещиваниях, представляющих собою совершенно новые генетические сочетания.

Интересный случай новообразования при скрещиваниях удалось нам наблюдать в N питомнике собак. В результате скрещивания

гладкошерстной немецкой овчарки и волнистошерстной русской овчарки был получен гибрид «Валет», обладавший по телу жесткой пружинящей шерстью и длинной «бородой», чрезвычайно сходными с жесткой шерстью и «бородой» эрдель-терьера (рис. 17). Характерная «борода» на подбородке придает голове «Валета» большое сходство с головой эрдель-терьера, но строение черепа обнаруживает очень мало черт такого сходства. Анализ этого любопытного случая еще не закончен, но кажется очень вероятным, что это новообразование является результатом сочетания в одной зиготе нескольких генов из разных пар.

Такого рода новые формы, появляющиеся в результате скрещивания, вследствие нового сочетания в одной зиготе нескольких наследственных зачатков из разных аллеломорф получили название новых генетических комбинаций. Легко понять, что в случае появления такой новой комбинации обычно нетрудно добиться ее константности при разведении. Уже в следующем поколении (в F_2) мы получаем гомозиготные формы (в нашем случае с доbermanами — $BBDD$). Вся задача заводчика и должна сводиться к тому, чтобы путем скрещивания суметь разыскать этих гомозигот, и тогда константность новополученной комбинации обеспечена.

ГЛАВА VII

ЯВЛЕНИЯ АЛЬБИНИЗМА

Еще более яркие случаи многочисленных новообразований при скрещиваниях, возникающих в результате суммарного действия нескольких генов, можно наблюдать при спаривании собак различных окрасок с белыми собаками.

Чисто белые животные, лишенные красящего вещества на всем теле, носят название альбиносов (от латинского слова *albus* — белый). Обычно окрашенные собаки содержат в коже, шерсти и глазах своеобразное химическое вещество, придающее цвет их покровам, так называемый пигмент. У многих животных это красящее вещество, пигмент, в редких случаях, совершенно отсутствует, в результате чего получается особь с чисто белой шерстью и белой кожей; при этом вследствие отсутствия пигмента и в глазу, сквозь его оболочки, просвечивает кровь в кровеносных сосудах, в результате чего глаз выглядит красным. Такие животные называются полными альбиносами; среди собак таковых до сих пор не обнаружено, за исключением немногих случаев у немецких догов. Не считая этих случаев, описанные доныне чисто белые собаки всегда обладали пигментом в глазах, имеющих коричневый или голубой цвет, а также нередко и в коже. Такие особи по существу являются не настоящими альбиносами, а так называемыми лейцистами, но для простоты их также называют альбиносами, подразумевая под этим неполный альбинизм. В качестве примеров таких лейцистов, или неполных альбиносов — собак, можно привести белых булль-терьеров (рис. 20), белых шпицов, белых вогульских лаек (рис. 18 и 19), белых гиляцких лаек и т. д.

Опыты Чеббеса и Врифта (1927), с одной стороны, и наши (Ильин, 1926) с другой, показали, что обычный неполный альби-низм, наблюдаемый у самоедских собак (Чебес и Врифт) и у наших лаек (вогульская, остяцкая и т. д.) (Ильин), обусловлен



Рис. 18. Белая вогульская лайка «Сос». Лейцист, альбиноид. (Ориг.).

одним рецессивным геном. При скрещивании альбиноса с любой окрашенной гомозиготной особью (серой, черной, рыжей и т. д.) получают соответственно окрашенные животные. Во втором поколении расщепление на белых и на окрашенных (не различая цвета).



Рис. 19. Карликовый белый шпиц
Лейцист, альбиноид.
(Из Базилля, 1926).

Аллеломорфа генов, участвующая в данном скрещивании, получила название альбиносери:

$$C > c^a$$

Присутствие гена C является необходимым для развития какой бы то ни было окраски, но сам он окраски не вызывает. Если

ген C есть, то собака может быть цветной, но какой цвет она будет иметь, это определяется другими генами, специфически вызывающими ту или иную окраску. Эти последние гены называют факторами-возбудителями данной окраски, например ген-возбудитель черного цвета B , ген — возбудитель коричневого цвета b и т. д. Ген C , как необходимый для развития любой окраски, называется основным фактором окраски, или иначе — компонентом. Если основного фактора окраски нет, собака несмотря на присутствие генов-возбудителей будет белой.

Для того чтобы легче понять генетическую обусловленность альбинизма, можно пояснить это следующим грубым сравнением.



Рис. 20. Белый буль-терьер. Лейцист, альбиноид.

(Из Базиля 1926).

которое ничего не объясняет по существу, но лишь позволяет легче усвоить разбираемый вопрос.

Сравним основной фактор окраски с маляром, ген — возбудитель данного цвета — с окраской определенного тона, а шерсть собаки — со стеной, которая подлежит окрашиванию.

Если есть маляр (основной фактор) и краска (ген-возбудитель) — стена (шерсть собаки) может быть покрашена. Цвет окраски стены при одном и том же маляре может быть различным в зависимости от того, какая краска будет использована. Но если маляра нет (c^a), то какая бы краска ни была взята, стена окажется неокрашенной, т. е. в нашем случае собака останется белой.

Таким образом, если мы имеем дело с какой-либо окрашенной собакой, мы можем быть уверены, что она обладает основным фактором окраски. Отсюда ясно, что те формулы, которые мы устанавливали для собак разного цвета, были неполны: мы всегда пропускали обозначение гена C .

Формула черной собаки CBD
 » голубой CBD
 » кофейной Cbd и Cbd

В целях сокращения можно опускать обозначение гена *C* в формулах окрашенных собак, но всегда иметь в виду, что обозначение этого гена подразумевается.

Как мы уже сказали, если у собаки нет гена *C*, то она является альбиносом (c^a) независимо от того, какие гены-возбудители у нее имеются. Если бы в только что перечисленных формулах ген *C* исчез и заменился геном c^a , то собаки стали бы альбиносами. Отсюда ясно, что альбиносы могут содержать в не проявившемся, как говорят — в криптомерном состоянии гены различных окрасок. Чеббео и Вридт (1927) показали, что белые самодеские собаки содержат в криптомерном состоянии ген черного цвета, но наши, союзные лайки могут содержать самые различные гены окрасок.¹ Вот например формулы альбиносов, получающиеся при исчезновении комплемента («маляра») из указанных выше формул:

c^aBD — альбинос с криптомерными генами черного цвета
 c^aBd — » » » » голубого »
 c^abD —
 c^abd — » » » » кофейного »

Несмотря на фенотипическое сходство следует однако строго различать не проявление генов в фенотипе вследствие нахождения их в криптомерном состоянии от нахождения их в рецессивном состоянии. В первом случае гены принадлежат к разным аллеломорфам ($c^a - B$), во втором случае, к одной аллеломорфе ($B - b$).

Таким образом несмотря на фенотипическую однородность собак-альбиносов они могут быть неоднородными в генотипическом отношении, могут различаться по криптомерным, скрытым генам окраски. Эта генотипическая неоднородность альбиносов и является причиной многочисленных новообразований, получающихся при скрещиваниях окрашенных собак с белыми.

Конечно не всегда скрещивание белой собаки с окрашенной ведет к новообразованиям; во многих случаях можно быть лишь свидетелями обыкновенного моногибридного скрещивания. Таковы все вязки собак, отличающихся в отношении к генам окраски лишь наличием основного фактора окраски («маляра»).

Разберем скрещивание черной собаки с альбиносом $c^a c^a BBDD$.

$$P \frac{CCBBDD}{CBD} \times \frac{s^a c^a BBDD}{c^a BD}$$

$$F_1 \frac{C c^a BBDD}{CBD, c^a BD} \times \frac{C c^a BBDD}{CBD, c^a BD} \quad (\text{черные})$$

$$F_2 \frac{CCBBDD + 2C c^a BBDD}{3 \text{ черные}} \neq \frac{c^a c^a BBDD}{1 \text{ альбинос}}$$

¹ По данным научно-исследовательской кинологической лаборатории Центральной школы в/с РККА.

Здесь видим обычное моногибридное скрещивание.

Не то будет, если мы ту же черную собаку $CCBBDD$ скрестим с альбиносом $c^a c^a bbDD$, хотя и сходным фенотипически с предыдущим альбиносом, но отличающимся от него заменой гена B на b :

$$P \frac{CCBBDD}{\text{черная}} \times \frac{c^a c^a bbDD}{\text{альбинос}}$$

$$CBD \quad c^a bD$$

$$F_1 \frac{Cc^a BbDD}{CBD, CbD, c^a BV, c^a bD} \times \frac{Cc^a BbDD}{CBD, CbD, c^a BD, c^a bD} \quad (\text{черные});$$

$$F_2 \frac{*cbd}{\text{черные}} \neq \frac{3CbD}{\text{кофейные}} \neq \frac{3c^a BD \neq 1c^a bD}{\text{альбиносы}}$$

Это скрещивание является уже дигибридным, хотя фенотипно оно было совершенно сходно с предыдущим скрещиванием. В F_2 появляются не только исходные черные и белые собаки, но и кофейные (!), которые являются новообразованиями при скрещивании, возникшими за счет участия в расщеплении генов b , криптомерно скрытых в исходном альбиносе.

Наиболее любопытны новообразования, которые возникают уже в F_1 при скрещивании окрашенных с белыми.

В качестве примера разберем скрещивание кофейной собаки с альбиносом $c^a c^a BBDD\Sigma$

$$P \frac{CCbbDD}{\text{кофейная}} \times \frac{c^a c^a BBDD}{\text{альбинос}}$$

$$CbD \quad c^a BD$$

$$F_1 \frac{Cc^a BbDD}{CBD, CbD, c^a BD, c^a bD} \times \frac{Cc^a BbDD}{CBD, CbD, c^a BD, c^a bD} \quad (\text{черные});$$

$$F_2 \frac{9CBD}{\text{черные}} + \frac{3CbD}{\text{кофейные}} + \frac{3c^a BD + 1c^a bD}{\text{альбиносы}}$$

Полагаю, что нет надобности подчеркивать, что фенотипически тождественное скрещивание кофейной собаки с альбиносом $c^a c^a bbDD$ не дает никаких новообразований ни в F_1 , ни в F_2 .

Так как альбиносы могут содержать в криптомерном состоянии различные гены, то поэтому, скрещивая цветную собаку с белой неизвестного генотипа, следует быть готовым к самым неожиданным «сюрпризам». В таких скрещиваниях от альбиноса могут быть привнесены любые гены, оказывающиеся причиной новообразований уже при первом скрещивании. Таким путем могут получаться черные, серые разных оттенков, желтые, пятнистые различных расцветок и т. д.

Явления наследования при альбинизме еще более осложняются тем, что помимо альбиносов разобранного выше генотипа могут встречаться альбиносы и другого сорта — с доминантным геном белой окраски w . Для облегчения понимания действия этого доминантного гена его можно сравнить с белой занавесью, наброшенной на стену (см. выше наши сравнения): из-за этой занавеси не видно, есть ли краска на стене, или нет. Ген W , редко встре-

чающийся у собаки, подавляет действие любого другого гена окраски; если даже есть и основной фактор окраски («маляр») и какой-либо ген — возбудитель определенного цвета («краска»), ген *W* («занавесь», закрывающая стену) не позволяет проявиться ни одному из генов окраски шерсти, как говорят, «прикрывает» действие других генов.

Интересно отметить, что у собак с белой шерстью может быть интенсивная пигментация кожи (южнорусские овчарки и др.), так что кожа может быть интенсивно черной, коричневой, пятнистой и т. д. Все окрашенные формы лишены этого гена, т. е. они являются формами *w*.

Таким образом животное *WWCCBBDD* будет белым, также, как и особь *w, w, c^a c^a BBDD*.

Наличие доминантно-белой окраски может явиться причиной рождения окрашенных потомков от скрещивания двух белых особей:

$$\frac{WwCCBBDD}{WCBD, wCBD} \times \frac{wwc^a c^a BBDD}{wc^a BD}$$

$$\frac{WwCc^a BBDD}{\text{доминантно белая}} + \frac{wwCc^a BBDD}{\text{черная}}$$

Такого рода явления обнаружены нами при скрещивании южнорусских овчарок и др.

Участие в скрещивании гена доминантно-белого цвета может обусловить еще большую сложность появления новообразований при скрещивании, являя пример запутаннейшего суммарного действия многих генов на один внешний признак.

ГЛАВА VIII

МНОЖЕСТВЕННОСТЬ ДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ

Из изложенного мы видим, что один признак может обуславливаться многими генами. Генетика дает много доказательств и противоположного явления: один ген может вызывать несколько признаков. Некоторые гены обладают множественным действием.

Такие гены называются *плейотропными* (Пляте) или *полифенными* (Геккер).

У собак ныне известно уже несколько таких генов. Разберем некоторые из них:

1. В отделе об изменчивости мы упоминали о дефектах в строении зубной системы нагой африканской (или египетской) собаки. Большинство зубов у нее недоразвивается, а оставшиеся зубы являются больными. В крайних случаях у этой собаки имеется лишь по одному коренному зубу с каждой стороны и несколько плохо развитых резцов. Немецкий ученый Пляте недавно установил (1925 и 1930), что недоразвитие зубной системы является побочным действием гена *N*, обуславливающего безволосость этой собаки. При этом ген *N* обуславливает вообще дефективность зубной системы, количество же зубов может при этом чрезвычайно

сильно варьировать. Вот несколько зубных формул нагих собак по данным Мажито, Корневен и Лесбра:

Таблица 8

Число зубов	Резцы		Клыки		Коренные		Общее число зубов
	Верхняя челюсть	Нижняя челюсть	Верхняя челюсть	Нижняя челюсть	Верхняя челюсть	Нижняя челюсть	
«Средняя норма» собак	3—3	3—3	1—1	1—1	6—6	7—7	42
Голая собака № 1	3—3	4—1	1—1	1—1	4—4	4—4	34
« » № 2	3—3	3—2	1—1	2—2	2—2	3—2	24
« » № 3 (?)	1—2	0—0	1—0	1—0	3—3	3—3	16
« » № 4 (?)	2—3	1—1	0—0	0—0	2—2	2—2	15
« » № 5 (?)	1—2	0—0	0—0	1—0	0—0	0—0	4

Как оказалось, этот ген является плейотропным, обуславливая одновременно следующие признаки:

- 1) нагота тела,
- 2) дефекты зубной системы и
- 3) «борзообразное» строение туловища.

II. Как пример плейотропного гена, можно привести и основной фактор окраски у самоедских собак, который не только является комментом для окраски, но кроме того в гетерозигот

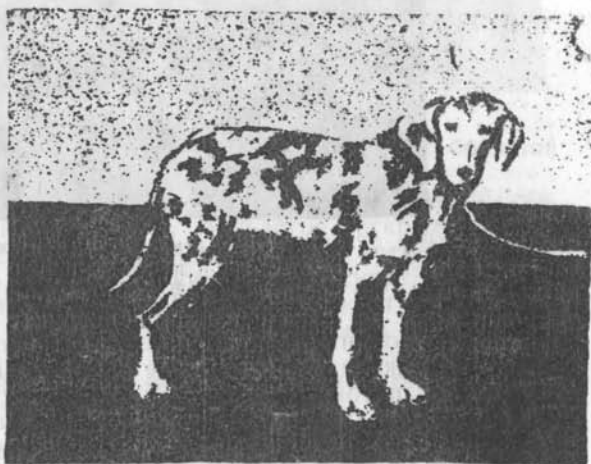


Рис. 21. Норвежская гончая «дункер» серо-пятнистая (тигровая).
(Из Врифта, 1925).

ных состояниях действует ослабляющим образом на красный пигмент, не затрагивая черного (Чеббеси Врифт, 1927).

III. Далее интересным является плейотропное действие генов белого цвета у борзых собак и у буль-терьеров.

Как указывали Губини Основский (1896), встречающиеся чрезвычайно редко белые борзые непременно бывают глухими.

Аналогичное явление отмечено было еще Дарвином для кошек: белые кошки с голубыми глазами всегда глухи. Глухота

в этом случае повидимому связана с отсутствием пигмента и так называемом коричневом органе внутреннего уха.

Блэмей (Blamey, 1929) недавно сообщил о сходном явлении у буль-терьеров. Чисто белые буль-терьеры (рис. 20) являются глухими и в то же время вообще обладают пониженной жизнеспособностью. Повидимому и здесь мы имеем дело с плеiotропным действием генов, обуславливающих белую окраску.

IV. Интересный плеiotропный фактор был открыт норвежским ученым Вридтом у гончей из норвежской породы дункер.

Обычная расцветка этой собаки — серая, с большими темными пятнами и маленькими белыми отметинами (рис. 21). Эта рас-

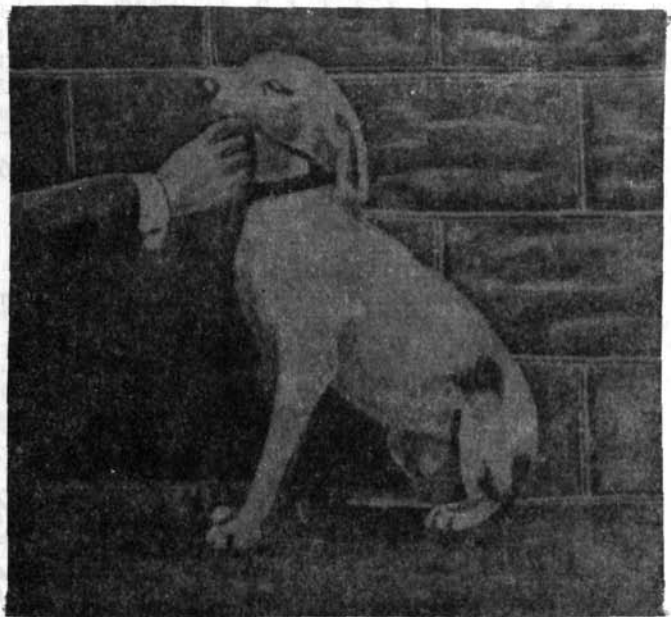


Рис. 22. Норвежская гончая «дункер», «кrapчатая» белопятнистая.
(Из Врифта, 1925).

цветка обуславливается гетерозиготным состоянием одного гена, почему при скрещивании с себе подобными эта собака дает расщепление в потомстве на: 25% черных с подпалами, 50% себе подобных 25% «кrapчатых», белых с неправильными серыми пятнами (рис. 22 и 23. «Кrapчатость» является результатом действия плеiotропного гена в гомозиготном состоянии, который обуславливает следующие признаки:

1. «Кrapчатость».
2. Микрофтальмия (малый размер глазных яблок).
3. Колобома (дефект радужины глаз).
4. Глаукома (повышение внутриглазного давления, влекущее за собой выпячивание глазного яблока и в конечном итоге — слепоту).

5. Слепота.
6. Голубой цвет глаз.
7. Часто — глухота.
8. Общая слабость организма и подверженность заболеваниям.
9. Ненормальности в половой жизни самок (редкое наступление течки и т. п.).

Такие собаки очень трудно выживают и нередко гибнут в результате ряда заболеваний и таким образом разбираемый плейотропный ген «кряпчатости» как бы подготавливает почву для гибели собак. Поэтому подобные гены называются полусмертельными, или «семилетальными» (с е м и -п о л у ; л е т а л ь н ы й — с м е р т е л ь н ы й). Этот же самый ген встречается у таксов (анкер) и видимому у немецких догов.

Такие семилетальные гены вместе с истинными летальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действую-

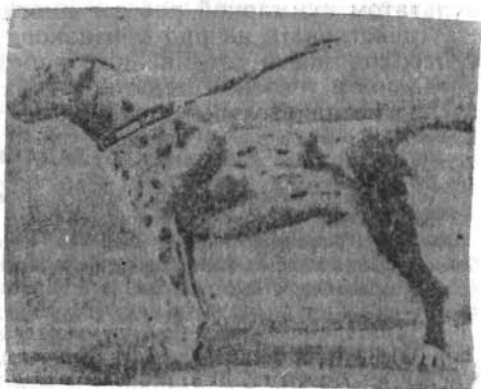


Рис. 23. Норвежская гончая «дункер», черная с подпальными и белыми пятнами.
(Из Вридта, 1925).

щих лишь в гомозиготном состоянии. Они представляют большой практический интерес ввиду их вреда.

V. К числу семилетальных генов относится рецессивный ген, вызывающий щель в мягком нёбе у бульдогов, открытый тоже Вридтом (1919 и 1925). Подобный же признак встретился нам в Москве у английского бульдога. Такие щенки вскоре по рождении погибают, так как при сосании молоко вытекает через щель в нёбе и через носовое отверстие наружу, и щенки сдыхают от голода.

В недавнее время (1929) Вридт открыл точно такой же ген у пекинских собачек.

Семилетальные гены являются переходом к летальным генам. Тогда как при наличии семилетального гена животное все-таки рождается и лишь после погибает, летальный ген, попадая в зиготу в двойных дозах, убивает ее или с момента оплодотворения, или на самых ранних стадиях развития.

VI. Таким летальным геном является ген короткохвостости который, как показал Вильморэн (1913), очевидно убивает зиготу, находясь в ней в двойной дозе, следствием чего является невозможность выведения гомозиготных бесхвостых щенков. Клод-

ницкий и Шпетт (1925) кроме того показали, что остающиеся в живых короткохвостые собаки нередко обладают пониженной жизнеспособностью.

Число летальных и семилетальных генов, известных у собаки, пока невелико. Но нет никаких сомнений в том, что оно значительно увеличится при дальнейшей научной работе с осбакой. Но и те данные, какими мы ныне располагаем, имеют немалое значение для практики собаководства.

Заканчивая настоящую главу, мы должны подчеркнуть что действия всех генов безусловно многообразны и, строго говоря, не может быть резкого разделения на плейотропные и неплейотропные гены. Видимая же простота действия того или иного гена является лишь результатом недостаточности наших современных научных знаний — действительность как всегда, гораздо сложнее. Если же мы учтем, что все гены с их плейотропным действием находятся во взаимодействии, что каждый признак является результатом суммарной работы многих генов и что каждый ген может действовать на ряд признаков, — то мы убедимся лишней раз в необходимости для каждого работника в области собаководства детального усвоения генетики собаки по всем, даже на первый взгляд незначительным признакам.

ЗАДАЧИ

№ 15. Каков генотип черного короткошерстного кобеля, имевшего 3 братьев, из которых 2 были кофейные длинношерстные и 1 черный короткошерстный?

№ 16. Черная короткошерстная сука, мать которой была длинношерстной голубой, повязана черным короткошерстным кобелем, имевшим 7 братьев, из которых 4 были длинношерстные голубые, а 3 короткошерстные черные. Каковы шансы на то, что щенки от такой вязки будут голубые длинношерстные?

17. Голая сука скрещивалась с двумя нормальноволосями кобелями. От кобеля № 1 она принесла 8 щенков: все голые, за исключением темени, пальцев ног и кончика хвоста, покрытого немногими шерстинками. От кобеля № 2 она родила 4 таких же голых и 3 нормальноволосях. Каковы генотипы родителей и щенков? Можно ли, спаривая нормальноволосях щенков между собой, получить голых?

18. От скрещивания 2 черных родились черные, кофейные и голубые щенки. Каковы генотипы родителей? В каких отношениях должны родиться щенки разных фенотипов?

19. От скрещивания белой суки с зонарно-серым кобелем родились щенки черные и черно-пятнистые, зонарно-серые и зонарно-серые с белыми пятнами. Каковы генотипы родителей? Каковы ожидаемые отношения при расщеплении?

№ 20. От скрещивания белой суки с черным кобелем родились 8 зонарно-серых щенков. Каковы генотипы родителей?

21. Белая сука повязана с голубым кобелем. Родились черные и белые щенки. Каковы генотипы родителей?

№ 22. От скрещивания рыжей суки с белым кобелем родились черные, тигровые и белые щенки. Каковы генотипы родителей? В каком отношении должно ожидать появление указанных окрасок?

№ 23. От скрещивания белой собаки с голубой родились черные, кофейные, чернопегие и кофейнопегие щенки; голубых и белых ни в одном из последующих пометов не было. Каковы генотипы родителей? Каковы ожидаются цифры расщепления?

ЧАСТЬ III НАСЛЕДСТВЕННЫЕ СВОЙСТВА СОБАК

(Частная генетика собаки)

Ознакомившись вкратце с некоторыми основными и общими закономерностями в наследовании признаков у собак, обратимся теперь к частному разбору отдельных наследственных свойств нашего животного.

Генетика собак, несмотря на всю ее важность для практики, изучалась очень мало. Наряду с громадным развитием науки о наследственности в целом в наших знаниях по генетике собак имеются огромные пробелы. Больших систематических работ в этой области еще не было произведено.

Причинами такого несколько странного положения дел являются, с одной стороны, переходящие обстоятельства, подвергающиеся ныне коренному изменению у нас в СССР, с другой стороны, обстоятельства, заложенные в самой природе собаки. К числу первых относятся: 1) малая доступность собаки, ввиду ее дороговизны, как объекта для научной работы ученого генетика, в изолированных отдельных научных лабораториях, 2) раздробленность и частновладельческий характер собаководства и в связи с этим отсутствие до недавнего времени крупных обобществленных собаководческих хозяйств и 3) отсутствие желания и даже боязнь собаководов привлечь к работе генетиков и предоставить им возможности для работы. К числу вторых обстоятельств можно причислить относительную (по сравнению с кроликами, мышами и т. д. медленность размножения и сложность воспитания собак.

Всеми этими обстоятельствами и объясняются случайность и несистематичность исследования генетики собаки. Столь важные с практической точки зрения признаки собаки, как признаки телосложения и физиологические свойства, остались пока почти не затронутыми научным анализом. Все это еще дело будущего.

Ознакомление с наследственными свойствами собаки мы начнем с наиболее изученных признаков — окраски и расцветки.

ГЛАВА IX

ТИПЫ ОКРАСКИ И РАСЦВЕТКИ ШЕРСТИ

Изучение генетики окраски имеет немалое значение в служебном и охотничьем собаководстве.

1. Прежде всего ввиду наибольшей доступности окраски для генетического исследования эта область служит первым под-

ступом к изучению генетики собаки. При этом мы распознаем общие закономерности наследования у собак, убеждаемся в применимости общих законов наследования и т. д.: здесь мы зачастую получаем возможность установить основные группы совокупно наследующихся признаков, не зависящих от других групп признаков, так называемые группы сцепления и т. д.

2. Окраска и расцветка имеют значение как один из элементов экстерьера собаки. Определенные окраски у служебных собак играют роль защитных окрасок, скрадывающих животное во время его работы. К таковым относится вольче-серая окраска немецких овчарок и лаек и т. п. В противоположность этому другие окраски являются резко бросающимися в глаза, как например белая окраска при работе собаки на темном фоне, но в тоже время защитными на другом фоне — белая на снегу. Изучение их наследования может иметь значение в деле борьбы с вредными для работы окрасками. В любительском спортивном собаководстве окраска как элемент экстерьера имела также огромное значение, как свойство, имеющее зачастую решающее значение при оценке собаки.

3. Окраска в ряду других признаков является нередко одним из показателей конституциональных особенностей организма. Несмотря на малую изученность этой проблемы, тем не менее не следует забывать указанного обстоятельства. На многих животных открыты удивительные связи определенных типов окраски с продуктивностью и рабочими качествами. Вспомним хотя бы глухоту чисто белых борзых собак или общую ослабленность конституции у белых бультерьеров, или общую ослабленность жизнедеятельности «кряпчатых» норвежских гончих дункер (см. выше, гл. 5 ч. II).

Вообще говоря, форма неразрывно связана с функцией, форма и функция представляют собою как бы две стороны одного и того же явления. Диалектика учит нас, что там, где мы не нашли еще связи формы с функцией, мы должны ее искать. Поэтому наследование окраски приобретает еще большее значение, так как окраска может быть как бы индикатором жизнедеятельности организма и играть роль так сказать индикаторного признака.

4. Знание генетики окраски сыграет большое значение как один из методов определения и проверки ближайшего родства (родители—дети) собак при записи в родословные книги. Если например собаковод предлагает для записи собаку с доминантной окраской в качестве потомка от двух рецессивных по окраске собак, можно определенно утверждать о возможном обмане или случайной вязке. В нашей практике был случай с доберманами, в котором благодаря знанию генетики окраски мой ученик В. Г. Голубев смог предположить и затем доказать неправильность сведений, сообщенных для записи в родословные книги.

Все вышеизложенное заставляя нас с большим вниманием относиться к изучению генетики окраски собак.

* *

*

В общем понятии «окраска» различают: собственно окраску или цвет и расцветку или рисунок.

Под собственной окраской понимают цвет шерсти, цвет кожи и цвет глаз, оговаривая отдельно, о чем идет речь. В дальнейшем в настоящей главе будет идти речь только об окраске шерсти, окраске же глаз будет посвящена глава 2-я.

Под расцветкой (Zeihnung—по-немецки, pattern—по-английски и le dessin—по-французски) понимают тот рисунок, который образуют разные окраски на теле одной особи в своем взаимном расположении. Собаки, окрашенные сплошь в один цвет, при этом обозначаются как одноцветные или сплошноокрашенные. При наличии двух цветов шерсти на теле одной особи говорят о двухцветных, трех цветов—трехцветных собаках.

Такое распределение пигмента по шкуре, при котором наряду с участками кожи, покрытыми пигментированными волосами, имеются поля большего или меньшего протяжения, обладающие волосами, вполне лишенными пигмента, т. е. белыми,—обозначается общим именем белой пятнистости, или просто пятнистости (пегости).

Это общее понятие включает в себя: собственно пятнистость и так называемые белые отметины. Под словами «белые отметины» понимают беспигментные участки кожи с белыми волосами небольшой площади, наблюдающиеся у в общем сплошь окрашенных животных.

Полное отсутствие пигмента в белых участках кожного покрова пятнистых животных вполне сходно с тем, что наблюдается во всей коже полных альбиносов, это и дает основание относить белопятнистых животных к числу частичных альбиносов. Естественно возникает вопрос: имеется ли генетическая общность полного и частичного альбинизма, или нет? Если наследование частичного альбинизма обуславливается теми же факторами, что и наследование полного альбинизма, но только ограниченными в своем действии определенной площадью, то при скрещивании пятнистых животных с полными альбиносами следовало бы ожидать только рождения альбиносов—либо полных, либо частичных. Опыты, поставленные Дэрбишайром (Darbyshire, 1902), показали неправильность этого предположения: при скрещивании пятнистой мыши и альбиноса рождались исключительно одноцветные потомки. То же самое было получено нами при скрещивании черно-пегих и белых лаек. Следовательно наследственные факторы, обуславливающие полный и частичный альбинизм, в корне различны и относятся к разным аллеломорфам.

Пятнистость и отметины являются одним из очень распространенных признаков среди животных вообще и собак в частности. Уже в древнем Египте были пятнистые собаки, что доказывается нахождением их изображений на памятниках старины.

Появление пятнистых форм является следствием того, что пигмент исчезает в каких-либо местах кожного покрова и таким образом возникают белые участки кожи. Мои исследования показали (Ильин, 1928), что процесс исчезновения пигмента (депигментация), ведущий к образованию пегих форм, протекает строго закономерно. Можно убедиться, что различные участки кожи неоднородны в отношении к процессу депигментации: исчезновение пигмента обычно начинается в строго определенных местах кожи

и только в них. Просматривая большие серии животных, можно видеть, как депигментация, начавшись в определенной точке, распространяется на соседние участки кожи, и таким образом имеющаяся у одного животного маленькое белое пятнышко постепенно и последовательно (у различных животных) превращается в большое белое пятно.

Эти строго определенные точки тела получили название начальных точек депигментации (Ильин, 1928), сокращенно: *нтд*. Распределение главнейших из них у собаки дается на прилагаемом рисунке-карте (рис. 24).

Удивительно, что, несмотря на все различие пятнистостей, у разных животных имеется некоторая общая схема распределения по туловищу и т. д., в той или иной степени уклоняющаяся у отдельных видов.¹ Все *нтд* пары, будучи расположены симметрично на противоположных сторонах тела, но отдельные точки

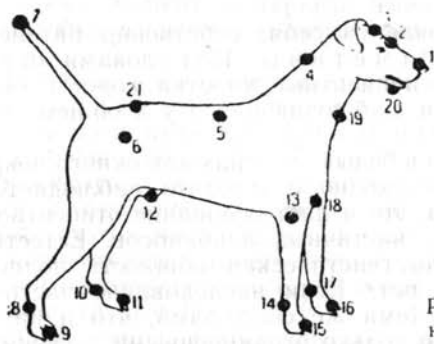


Рис. 24. Карта распределения главнейших начальных точек депигментации у собак.

могут встречаться отдельно, показывая большую или меньшую независимость от своих партнеров противоположной стороны.

Каждая *нтд* обуславливает депигментацию строго определенного участка кожи, зываемого полем депигментации данной *нтд*. В случае слабого функционирования *нтд* поле депигментации ее мало и может быть совершенно изолированным от других белых пятен. При дальнейшем же увеличении площади, депигментированной вокруг данной *нтд*, поле депигментации ее может слиться с полем депигментации соседней точки, и таким образом может возникнуть большое белое пятно, образование которого связано с двумя или даже большим количеством точек. Таким образом между собакой, имеющей все *нтд*, но с малыми полями депигментации (соответственно малыми белыми пятнами), и собакой, имеющей огромные белые пятна (соответственно огромные поля депигментации), среди которых затеряны пигментированные участки в виде отдельных маленьких островков, — между этими собаками нет принципиально качественной разницы, но лишь разница количественная. Поэтому и ту и другую собаку мы должны называть

¹ См. подробнее: Ильин Н. А., Распределение и наследование белых пятен *нтд*. Труды лаборатории Московского зоопарка, т. IV, 1928 г.

например «черной с белыми пятнами», но не отличать вторую собаку названием «белой с черными пятнами» (хотя с житейской точки зрения это будет правильнее). Сравните например рисунок 25.

При этом следует отметить, что некоторые места на шерсти пятнистых животных являются особенно устойчивыми в сохранении пигмента при образовании пятнистых форм (пигментные центры). К таким местам относятся например концы ушей и основание хвоста, которые очень часто остаются пигментированными и тогда, когда вся остальная шкура является уже чисто белой; с этим мы встречаемся у многих наших лаек (рыжие или черные уши), фокс-



Рис. 25. Черно-пятнистая, почти белая немецкая овчарка.
(Ориг.).

терьеров, ибичких борзых (красно-бурые уши), жесткошерстных гончих и др.

Насколько сложными оказываются узоры пятнистости при анализе ее с точки зрения начальных точек депигментации и пигментных центров, настолько же сложным является и наследование этого свойства. Самый факт наличия пятнистости обуславливается обычно одним простым геном, при наличии которого и может образоваться пятнистость. Пятнистости в отношении к этому гену бывают двух родов: рецессивных и доминантных. Но кроме этого гена в образовании расцветки, узора, пятнистого животного несомненно принимают участие еще и другие гены, обуславливающие развитие тех или других начальных точек депигментации или совокупности *и т. д.* Одни начальные точки депигментации как например точки белых пятен на ногах, спине и т. д., являются доминантными; другие, как например точки белых пятен на кончике носа, ушах, бедрах и т. д., рецессивны. Если принять во внимание возможность наследственных видоизменений протяженности полей

депигментации отдельных *мтд*, то мы увидим, что причудливые узоры пятнистых животных являются следствием совокупного действия целого ряда различных наследственных факторов.

Белая пятнистость в той или другой форме является самой распространенной, истинно универсальной расцветкой среди разных пород собак.

Остальные расцветки встречаются гораздо реже и приурочены к немногим породам. Поэтому рассмотрение их мы и будем производить в соответствующих местах нашего дальнейшего изложения.

Упомянем лишь сейчас, что второй основной группой расцветок является сочетание разных форм «темной» окраски (серого, черного, кофейного или голубого) с желтыми или рыжими пятнами.

Среди таких расцветок можно выделить две основных: наличие подпал и разного вида желтые пятнистости.

Под словами «подпалы» подразумевают огненно-рыжие («подпаленные») или желтые пятна, расположенные в строго определенных местах туловища: у глаз, на нижней части морды, на губах, на ногах снизу и нижней части груди. Если основной фон черный, собаку называют «черно-подпалой», кофейный — «кофейно-подпалой» и т. д. Типичнейшим примером этой расцветки является доберман-пинчер. Эта расцветка столь типична и в основном устойчива, что еще Чрльз Дарвин сделал попытку (1868) сформулировать правило, согласно которому «черные собаки с желтыми ногами, к какой бы породе они ни принадлежали, почти всегда имеют желтые пятна на верхнем и нижнем углах каждого глаза, и губы их всегда окрашены обыкновенно в тот же цвет». Это правило и ныне имеет свою ценность, следует лишь иметь в виду и существование немалого числа исключений из него. Во всяком случае желтый цвет ног и глазных пятен находится в известном соотношении.

Второй тип расцветок темной окраски с желтым обозначен нами выше общим названием **желтая пятнистость**. Эта довольно сборная группа, в некоторых случаях недостаточно хорошо анализированная, включает в себя разного вида тигровые, струйчатые, полосатые и другие расцветки. С этими расцветками мы познакомимся ближе в последующем изложении, а теперь, предпослав некоторые общие замечания об окраске и расцветке, перейдем к ознакомлению с главнейшими наследственными типами окраски и расцветки у разных пород собак, далеко не ставя своей задачей исчерпывающего перечисления всех окрасок всех пород.

ТИПЫ ОКРАСОК СЛУЖЕБНЫХ СОБАК

К служебным собакам причисляют прежде всего: доберман-пинчера, немецкую овчарку, эрдель-терьера, ротвайлера, ризеншнауцера, боксера — из заграничных пород и лайку и южнорусскую и кавказскую овчарку — из пород СССР (рис. 26 и 27). Генетика служебных собак доныне совершенно не изучалась. В мировой литературе нет ни одной большой научной работы, посвященной генетике указанных выше пород: есть лишь одна небольшая заметка Ч е б б с а и В р и д т а (1927), посвященная генетике

белой окраски самоедской собаки, могущей быть причисленной к группе лаек, и наша работа (Ильин, 1931) по наследованию окраски шерсти доберман-пинчера.¹ Нижеизложенные данные по генетике служебных собак являются результатом нашей работы в научно-исследовательской кюнологической лаборатории (НИКЛ).



Рис. 26. Кавказская овчарка «Гром». (Ориг.).

РККА.² Генетический анализ эрдель-терьеров, ризен-шнауцеров и кавказских овчарок еще не закончен, почему данные о них ниже не приводятся.

Основные цвета, встречающиеся у служебных собак — черный, кофейный и голубой. Черный цвет встречается среди немецких овчарок (рис. 28), доберман-пинчеров (рис. 29), ротвайлеров, ризен-шнауцеров, лаек и изредака у боксеров. Кофейный цвет встречается у доберманов и очень редко у лаек; что касается ротвайлеров, мне известен редкий случай рождения типичных ротвайлеров кофейного цвета (один из них, осмотренный мною,

¹ Ильин, Н. А. Наследование окраски у доберман-пинчера. Труды Ленинской Академии по динамике развития, т. VI, 1931 г.

² Подробное изложение результатов этих работ публикуется ныне в специальных научных трудах

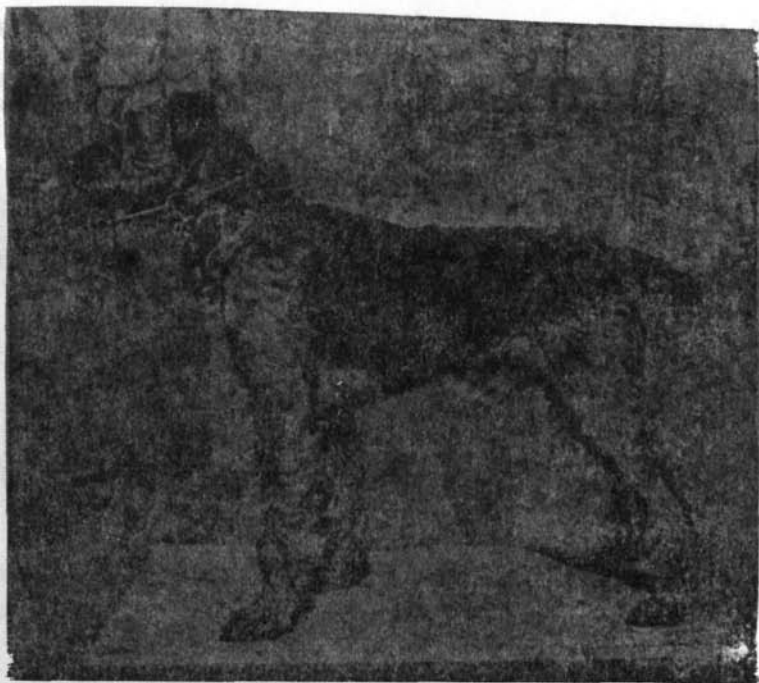


Рис. 27. Эрдель терьер «Адам». (Ориг.).



Рис. 28. Черная немецкая овчарка. (С немецкого оригинала).

принадлежит Н. Сергееву), родившихся от двух обычных черных: из 8 щенков в помете 2 были кофейные, остальные, как обычно, черные. Голубой цвет у служебных собак встречается только у доберманов. Во время экспедиции кюнологической лаборатории в область Коми (1929) был обнаружен голубой цвет у нескольких местных собак, но по видимому это были не чистые лайки, а гибриды их с пришлым материалом.



Рис. 29. Черный с подпалами доберман-пинчер. Подпалы на рисунке незаметны. (С фотографии, переданной А. Н. Мазовер).

В наследовании упомянутых трех основных окрасок участвуют 2 аллеломорфы:

I	B	$>$	b	
	черный цвет		кофейный цвет	(B — от английского слова black — черный)
II	D	$>$	d	
	усилитель		ослабитель, переводящий черный в голубой	(d — от английского слова dilute — разбавленный ослабленный)

Проявление генов этих окрасок легче всего может быть проанализировано у доберманов, у коих все они встречаются.

Ген B в присутствии гена D вызывает полную, интенсивную пигментацию волос.

Ген b обуславливает общее ослабление пигментации отдельных волос по сравнению с пигментацией черного волоса. При этом

пигмент одинаково развит и в наружном, так называемом корковом слое волоса и в сердцевине его — мякотном слое (рис. 30).

Ген *d* действует совершенно по-иному. Почти не затрагивая пигмента мякотного вещества, он обуславливает своеобразное распределение пигмента в корковом веществе в виде отдельных зерен и глыбок; при этом здесь образуются участки, лишенные совершенно пигмента. Черный пигмент мякотного слоя, рассматриваемый через беспигментную «мутную» среду коркового слоя, создает впечатление стально-голубоватого цвета. Что черный предмет при рассмотрении его через полупрозрачную, «мутную» среду выглядит голубым, можно убедиться, рассматривая раствор туши, накрытый матовым стеклом, или же достаточно вспомнить синий цвет щек и подбородка мужчины при начале роста волос вскоре после бритья.

Своеобразный черный цвет ризен-шнауцеров представляет собою результат перемешивания черных волос с белыми («серебристость», чалость) или же особый (ослабленный под влиянием соответствующего гена?) оттенок обычного черного цвета.

У немецкой овчарки, лайки и кавказской овчарки мы встречаемся с характерным «серым» цветом разных оттенков (рис. 31, 32 и 33). Наиболее типичная окраска получила название вольчьей-серой или зонарно-серой. Образование этой окраски вызывается доминантным геном *A*, всегда отсутствующим у черных, кофейных и голубых собак.

Ген *A* является геном, распределяющим по волосу пигменты, обусловленные другими генами (*B*, *b*, *D*, *d*...). Наличие гена *A* вызывает образование на цветном волосе характерной перевязи, с менее слабой пигментацией. Цвет этой перевязи или зоны, колеблется у разных генотипов от интенсивно рыжего или интенсивно желтого через светложелтый до белесого. В результате присутствия этой перевязи по длине волоса образуются зоны, окрашенные в разный цвет; в типичном случае яркой вольчьей-серой окраски чередуются следующие зоны: черный кончик—желтая зона—черная зона—ослабленное по окраске основание. Такого рода волос с чередующимся по длине его разными пигментированными зонами получил название зонарного волоса типа агутти (*agouti*) — по имени американского зверька, имеющего такие волосы в типичном проявлении.

Рис. 30. Микроскопическое строение волоса кофейного доberman-пинчера. (Ориг.).

Цвет зон зонарного волоса, также как и их число, может быть различным в зависимости от других генов. Так собака *A A B B D D*,

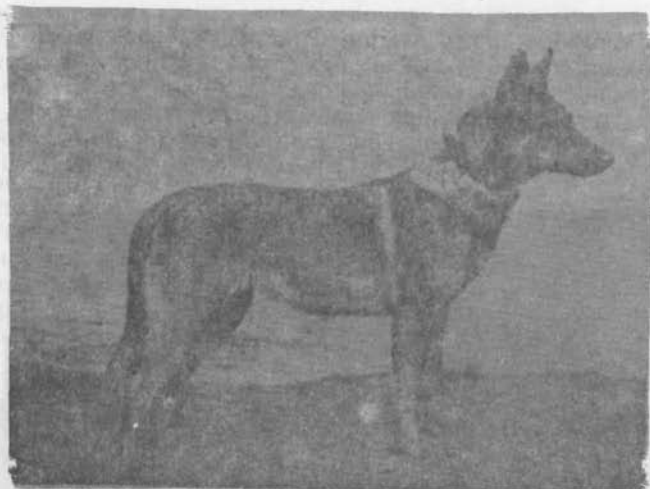


Рис. 31. Зонарно-серая немецкая овчарка «Аза». (Ориг.).



Рис. 32. Кавказская овчарка «ахалчихского типа» «Шаль» 2 года 6 месяцев. (ориг. с фотографии собаки Московского зоопарка, переданной Павловским).

с доминантными генами черного цвета, имеет зоны: черный — зонарно-серый, как указано выше. Собака $AA BB dd$ имеет зоны: черный — серебрянный (голубой) — желтый. Собака $AA bb b$ имеет зоны: кофейный (интенсивный или ослабленный) — желтый и т. д.

Итак, у только что перечисленных генотипов при изменении типичного цвета волос желтая зона оставалась неизменной. Но в действительности, как уже упомянуто, интенсивность желтой



Рис. 33. Кавказская овчарка «тушинского типа» «Иза» 3 лет.
(Ориг. с фотографии собаки Московского зоопарка, переданной Павловским).

зоны может колебаться от яркожелтого до светложелтого и даже до почти совсем белого (грязно-белого).

Как показали наши работы по скрещиванию волка с собакой в Московском зоопарке, большие степени интенсивности окраски слабо пигментированной перевязи на зонарном волосе соответственно рецессивны по отношению к меньшим степеням интенсивности окраски перевязи. Наследование интенсивности окраски желтой перевязи — независимо от наследования других признаков.

¹ Труды Ленинской Академии по динамике развития (печатаются), т. VII, 1913 г.

Мы видим следовательно, что пигментация зонарного волоса является результатом суммарного действия нескольких генов, и поэтому понятно, что изменение генотипа по этим генам является причиной большого многообразия внешнего вида окрасок зонарных собак. Так например среди зонарных немецких овчарок, встречаются так называемые чепрачные, своеобразно тигровые, желто-зонарные, светлобелесые и т. д.; все эти окраски являются результатом совокупного действия гена зонарности и ряда различных генов-модификаторов. Общим для всех зонарных собак однако является наличие в шерсти в большем или меньшем количестве волос зонарного типа.

Зонарно-серая окраска является наиболее часто встречающейся у распространеннейших служебных собак — немецких овчарок, а также и у лаек.

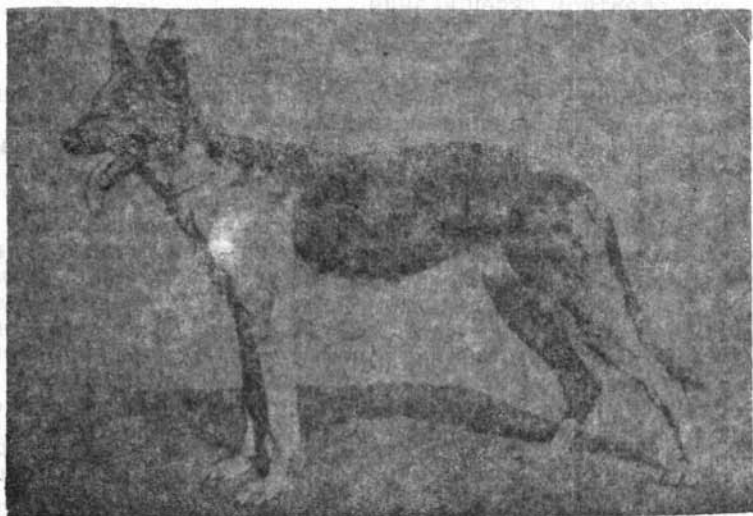


Рис. 34. Чепрачная зонарно-серая немецкая овчарка. (С немецк. ориг.).

Среди немецких овчарок, помимо зонарных и разобранных выше черных, встречается еще своеобразная окраска, приближающаяся частично к зонарной: чисто черная с рыжими подпалами, упомянутая в вводной части настоящей главы; также черно-подпалые обычны среди лаек и обязательны для доберман-пинчера и ротвайлера. У черно-подпалых собак тоже встречаются отдельные волоски, приближающиеся по пигментации к типу зонарных, но они приурочены лишь к подпалам.

Не следует однако путать резко ограниченные и ясно выраженные подпалы от слабо и нечетко выделяющихся более светлых участков шерсти в тех же местах у зонарных (в частности наиболее резко — у чепрачных) собак (рис. 34); последнее является лишь побочным результатом действия гена зонарности.

Генетические исследования черно-подпалой окраски показали, что ген этой окраски составляет одну аллеломорфу с геном черного цвета. Черный цвет доминирует, хотя и не полно, над черным с подпалами: гетерозиготы оказываются черными, но в некоторых случаях обладают ничтожным количеством желтых волосков за ушами и на нижней части морды:

$$a > a^t \quad t \text{ — начальная буква английского слова } \textit{tan}, \text{ что значит — загорелый, подпалый}$$

В то же самое время опыт показал, что черный с подпалами при скрещивании с зонарным ведет себя точно так же, как и при скрещивании с черным: в первом поколении гибридов не проявляется, а во втором поколении выщепляется в числе 25% при прямом и 50% при обратном скрещивании.

$$A > a^t$$

Следовательно черный с подпалами рецессивен по отношению к черному и по отношению к зонарному. Кроме того мы уже знаем, что зонарный и черный также составляют менделевскую пару:

$$A > a$$

Таким образом здесь мы встречаемся с тремя генами: A , a , a^t , каждая пара из которых:

$$A \text{ и } a;$$

$$A \text{ и } a^t;$$

$$a \text{ и } a^t;$$

представляет собою менделевскую пару генов, или аллеломорфу, т. е. один из генов доминирует над другим и дает моногибридные расщепления.

Такие группы генов (в нашем случае — 3 гена), из которых любая взятая пара генов представляет собою менделевскую аллеломорфу, носят название множественных аллеломорф. В некоторых случаях множественные аллеломорфы состоят из 10 и даже большего числа наследственных факторов. Пользуясь буквенными обозначениями, мы можем изобразить множественную аллеломорфу в виде одного ряда, расположив гены в порядке их доминантности:

$$\text{III. } A > a > a^t$$

У немецких овчарок мы встречаемся со всеми тремя генами. У лайки мы обнаружили то же самое. Доберман-пинчеры обладают лишь геном подпалости; все доберман-пинчеры имеют формулу: $a^t a^t$. Очень редко попадают особи, называемые доберманами, лишенные совершенно подпал; как правило, эти собаки не представляют собою чистых доберманов, а являются гибридами.

Следует при этом отметить, что наличие подпал у доберман-пинчера повидимому генотипически не тождественно с наличием подпал у немецких овчарок, сеттеров и лаек. Так при скрещивании черно-подпалых доберман-пинчеров с серо-зонарными немецкими овчарками рождающиеся гибриды обладают подпалами, близкими по типу (но не тождественными) к подпалам доберман-пинчера; подпалы эти у гибридов однако обычно широки и расплывчаты по цвету: менее интенсивны, чем подпалы доберманов, но более интенсивны, чем окраска соответствующих мест (щеки, губы и т. д.) зонарных немецких овчарок. Таким образом можно полагать, что наличие подпал у доберман-пинчера доминирует над зонарностью немецких овчарок:

$$a' > A;$$

в то время как при скрещивании немецких овчарок и сеттеров (см. ниже § 5), и также волко-собак, мы имеем дело повидимому с парой:

$$Ara'.$$

Если это так, то мы возможно имеем дело с четверной аллеломорфой:

$$A' rA ra ra'$$

Интенсивность окраски подпал у черно-подпалых, кофейно-подпалых и т. д. варьирует от цвета красного дерева (преимущественно доберманы и ротвайлеры) через ржаво-красный и красно-коричневый до желтого и светложелтого и даже серовато-белого и почти чисто белого цвета (последние два у черно-подпалых лаек и немецких овчарок; не путать с зонарными собаками).

Интенсивность окраски подпал наследуется тем же способом, что и интенсивность окраски желтой перевязи на зонарных волках, т. е. ослабление доминирует над более усиленными, более интенсивными оттенками.

У всех собак разобранных выше окрасок и расцветок — черных, кофейных, голубых зонарных и черных с подпалами — мы наблюдаем в той или иной форме проявление черного пигмента. Но, помимо фенотипов с черным пигментом, среди служебных собак встречаются и особи с красным пигментом. Сюда относятся различных оттенков «красные» собаки: рыжие, желтые, палевые и т. п. Среди немецких овчарок изредка встречаются желтые индивиды (рис. 35 и 36); среди доберманов и ризен-шнауцеров — тон, называемый *изабелла*, т. е. светложелтые, палевые особи; среди лаек из некоторых местностей рыжий и желтый цвет также нередки. У боксеров красный цвет является одним из наиболее распространенных и встречающимся в различных оттенках: от темнокрасного через желто-красный до светложелтого.

Наследование желтого или красного цвета обуславливается особым рецессивным фактором *e*; у всех форм, содержащих черный пигмент, присутствует обязательно *E*.

$$E > e$$

Все желтые собаки являются *ee* (рис. 35 и 38):

Подавляющее большинство немецких овчарок и доберманов является *EE*, лишь несколько процентов из их числа имеет geno-



Рис. 35. Светло-желтоватая немецкая овчарка молодая. (ориг.).

тип *Ee*. Ризен-шнауцеры повидимому тоже редко обладают строением гетерозиготов по этому гену. Среди лаек можно встретить



Рис. 36. Светло-желтоватая немецкая овчарка-щенок «Хромозома». (Ориг.).

гораздо большее число особей *Ee*, хотя точно цифр мы не имеем.

В эту же аллеломорфу $E > e$ входит еще один ген e^p , встречающийся среди служебных собак только у боксеров. Таким образом

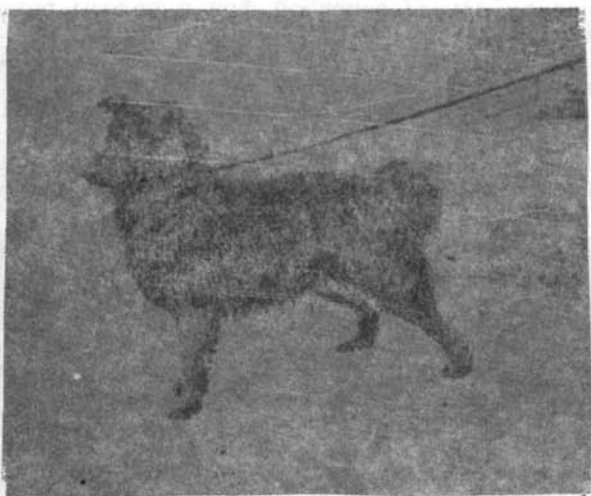


Рис. 37. Рыжий гибрид кавказской овчарки и лайки «Ванда». (Ориг.).

эта аллеломорфа оказывается также множественной аллеломорфой, состоящей из 3 членов:

$$\text{IV. } E > e^p > e.$$

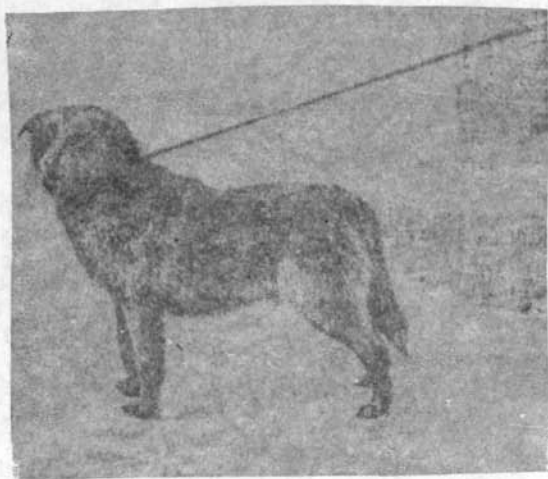


Рис. 38. Рыже-чепрачный (?) гибрид кавказской овчарки и лайки «Вулкан» — брат «Ванды» см. рис. 37 (Ориг.).

Ген e^p обуславливает развитие так называемой тигровой, или полосатой, расцветки, при которой наблюдается развитие коричневых и черных поперечных полос на желтом основном фоне. В типичном случае основной фон и полосы резко ограничены друг от друга.

Как установлено, проявление этой расцветки является следствием неполного распространения черного пигмента по телу. В этом смысле желтая «тигровая» пятнистость является переходом к чисто желтому цвету ee , при котором мы наблюдаем полное нераспространение черного пигмента несмотря на наличие генов B или b . Отсюда происходит и буквенное обозначение генов:



Рис. 39. Пятнистая немецкая овчарка. (Ориг.).

E — начальная буква английского слова extension — распространение; надстрочный значок p в символе e^p обозначает слово partialis, т. е. частичный.

Помимо желтой пятнистости у служебных собак мы встречаем и с белой пятнистостью. Здесь наиболее распространенной формой являются белые отметины. Несмотря на то, что собаководы предпочитают немецких овчарок, доберман-пинчеров, ризен-шнауцеров, ротвайлеров, боксеров и эрдель-терьеров без белых отметин, тем не менее отметины среди всех этих собак встречаются довольно часто (рис. 39). Чаще всего бывает белое пятно на груди, «звезда» на лбу и белые кончики пальцев, реже — на брюхе, на носу и т. п. Как раз в этих местах локализованы наиболее распространенные «начальные точки депигментации» (подробнее об этом смотри в водной части настоящей главы об окрасках). Среди лаек,

помимо таких слабо пятнистых собак (рис. 41), очень часты и сильно пятнистые особи с крупными белыми пятнами, рассеянными по всему туловищу; очень редко такие же собаки встреча-



Рис. 40. Пятнистая кавказская овчарка. «Пьяст», из бассейна р. Терека. (Ориг.).

ются среди немецких овчарок. То же самое наблюдается и среди закавказских (рис. 40). Гэтс (1926) изучал недавно пятнистость и среди эрдель-терьеров.

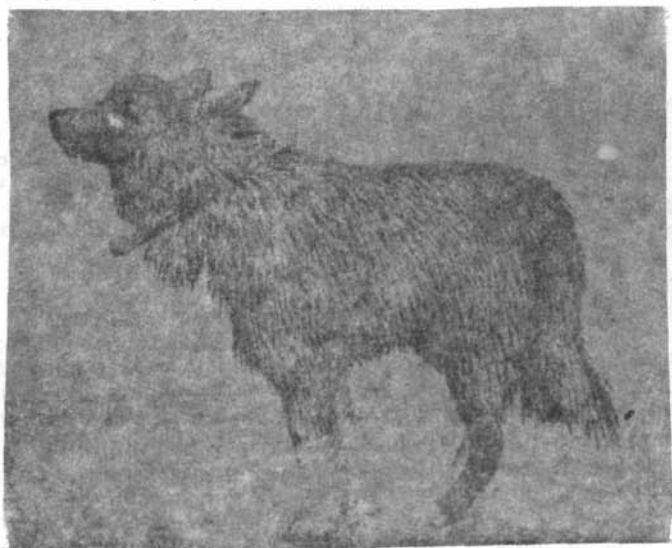


Рис. 41. Пятнистая лайка «Добрый» (Ориг.).

Появление пятнистости обусловлено рецессивным геном белой пятнистости S . У собак без белых пятен имеется ген одноцветности S . Таким образом мы имеем дело со следующей аллеломорфой:

$$V: S > s.$$

Хотя здесь же следует отметить, что наследованные пятнистости являются очень сложными и не исчерпываются влиянием одной лишь аллеломорфы.

Полное отсутствие пигмента во всей шкурке собаки ведет к появлению чисто белых собак с черными глазами — неполных



Рис. 42. Серо-зональная ногульская лайка «Фингал» (слева), светло-полевая лайка (справа). 6 щенков от «Лютры» и «Финнала» (слева направо): черный с белым пятном, белый, зонарно-серый, зонарно-серый с белым пятном, зонарно-серый с белыми пятнами и желтый с белыми пятнами. (Ориг.).

альбиносов. Среди лаек и боксеров альбиносы, или вернее лейцисты, не редки; среди немецких овчарок — очень редки. Альбиносы среди прочих служебных собак мне не известны. Так как альбинизм был подробно разобран выше (гл. 4 ч. II), напомним лишь, что здесь мы имеем дело с аллеломорфой:

$$VI. C > c^a,$$

где C — основной фактор окраски, c^a — ген неполного альбинизма (правильнее — лейцизма; см. гл. 4 ч. II).

Повидимому у лайки в эту же аллеломорфу входит еще ген c^d , ослабляющий красный цвет до желтого (рис. 42), и если это так, то VI аллеломорфа должна приобрести следующий вид:

$$\text{VI. } S > c^d > c^a.$$



Рис. 43-а. Южно-русская овчарка «Султанка». (Ориг.)

Помимо рецессивной белой окраски существует еще доминантная белая окраска:

$$\text{VII. } W > w.$$



Рис. 43-б. Южно-русская овчарка «Тарзан».

(Из журнала «Собаководство и Дрессировка», 1927).

где W — доминантный белый цвет, w — его аллеломорфа у окрашенных собак. Доминантная белая окраска встречается у южно-русских овчарок (рис. 43) и повидимому изредка у лаек.

Разобрав основные гены окраски и расцветки у служебных собак, приведем наследственные формулы для некоторых, наиболее частых окрасок (для гомозиготных особей):

$CCAABBDDEESS$	— зонарно-серый
$CCaaWWDEESS$	— черный
$CCaabbDDEESS$	— кофейный
$CCaBBddEESS$	— голубой
$CCaBBDDe^p e^p SS$	— тигровый
$CCaBBDDeeSS$	} — желтый
$CCAABBDDeeSS$	
$SSaabbDDeeSS$	
и другие	
$SSa' a' BBDDEESS$	— черный с подпалами (доберман-пинчер, ротвайлер, немецкая овчарка, лайка).
$CCa' a' bbDDEESS$	— кофейный с подпалами (доберман-пинчер)
$CCa' a' BBddEE^{ss}$	— голубой с подпалами
$CCaabbDDEESS$	— черный с белыми пятнами
$CCaabbDDEEss$	— кофейный с белыми пятнами
$c^a c^a AABBDDEESS$	} белые
$c^a c^a aaBBDDEESS$	
$c^a c^a aabbDDEESS$	
И вообще:	}
$c^a c^a$	
W	

ТИПЫ ОКРАСОК «СТОРОЖЕВЫХ» СОБАК

К числу сторожевых собак нередко причисляют самые различные породы собак, и в этом отношении полного единодушия нет. Мы имеем здесь в виду прежде всего немецких и далматских догов, ньюфаундлендов, сан-бернардов, леонбергов и английских бульдогов.

У немецких догов встречаются следующие окраски: черная ($BBDD$), голубая ($BBdd$), желтая (ee), тигрово-полосатая ($e^p e^p$), пятнистая обычного типа (ss) и так называемого типа арлекин; очень редко встречаются альбиносы ($c^a c^a$).

У далматских догов пятнистость типа «арлекин», черный ($BBDD$) и кофейный (bb) цвет.

Ньюфаундленды бывают: черные ($BBDD$, черно-подпалые ($a' a' BBDD$), коричневые (bb), зонарные (AA), бело-пятнистые разных цветов (ss) и тигрово-полосатые ($e^p e^p$).

Леонберги бывают желтые ($ee^?$) разных оттенков по интенсивности, зонарные (AA), бело-пятнистые (ss) и очень редко белые ($c^a c^a$).

Сан-бернары почти исключительно пятнистые (ss) с красной, желтой или коричневой пигментацией (рис. 44).

Английские бульдоги: красные ($CCee$), желтые ($c^d c^d ee^?$), тигровые ($e^p e^p$), пятнистые (ss) разных окрасок. Гораздо реже встречаются чисто черные ($BBDD$), черно-пегие ($BBDDss$) и черно-подпалые ($BBDDa' a'$).

Из этого короткого перечисления мы видим, что главнейшими окрасками сторожевых собак являются те же, что встречались нам и у служебных собак.

¹ См. обзорный рисунок основных наследственных типов окрасок (рис. 46).

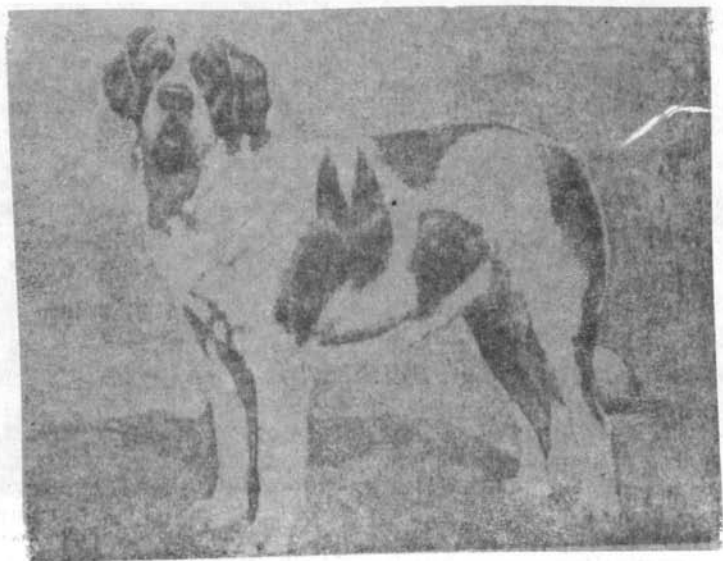


Рис. 44. Пятнистый сан-бернар.
(Из собраний клуба «Сан-бернар», 1928).

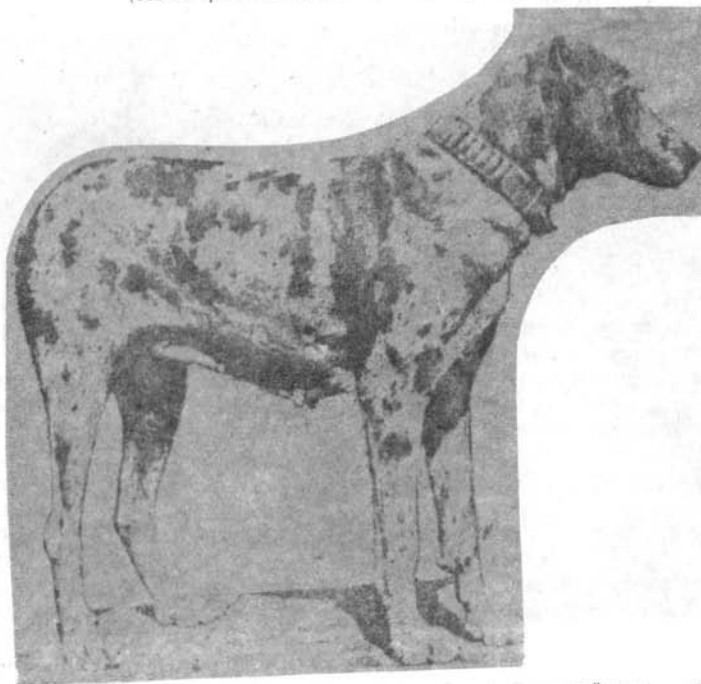


Рис. 45. Мраморно-пятнистый (типа «арлекин») немецкий дог «Дора».
(Ориг.).

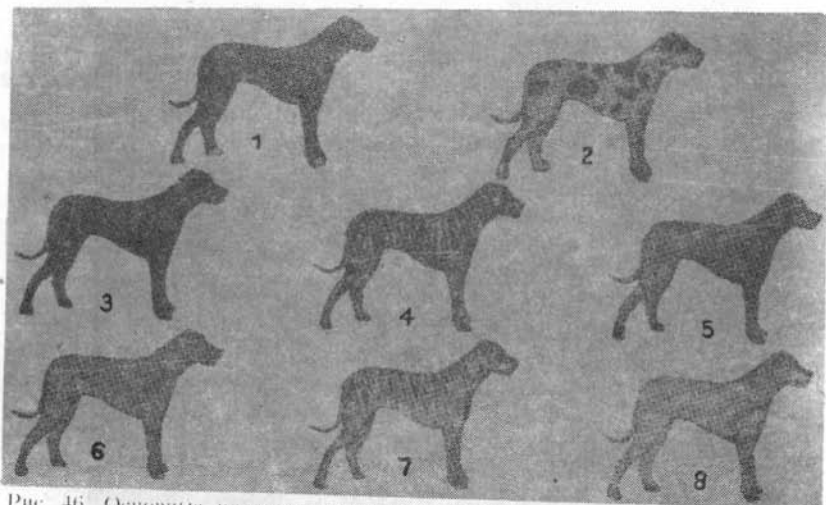


Рис. 46. Основные наследственные типы окрасок немецких догов: 1 — черный с рецессивной белой пятнистостью, 2 — черный с доминантной белой пятнистостью (типа «арлекин»), 3 — одноцветный черный, 4 — тигрово-полосатый, 5 — желты (Изабелла), 6 — ослабленный черный (голубой), 7 — ослабленный тигровый (голубо-тигровый), 8 — ослабленный желтый (светлая Изабелла).

(Из Литтля и Джонса, 1919)

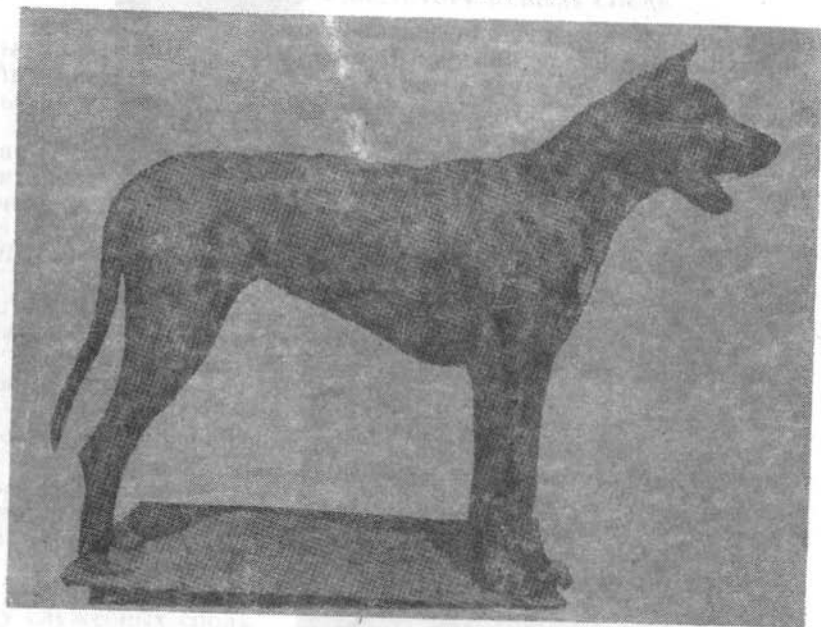


Рис. 47. Черно-чалый немецкий дог «Шельма». (Ориг.).

Двумя своеобразными и новыми для читателя признаками являются пятнистость типа «арлекин» и чалость.

Пятнистость типа арлекин (см. ниже) встречающаяся у немецких и далматских догов (Dalmatian or coach dogs), характеризуется очень сильным развитием белого и сильной редукцией пигментированных участков, имеющих вид отдельных пигментных пятен неправильной формы (преимущественно у немецких догов) или круглых (преимущественно у далматских), рассеянных по белому фону шкурки (рис. 45). Как было установлено Литтлем и Джонсом (1919), эта пятнистость является доминантной:

$$H > h,$$

где H — ген доминантной пятнистости типа «арлекин» (рис. 46).

Интересно здесь упомянуть также о скрещивании далматского дога, обладающего пятнистостью типа «арлекин» и «испещренно-тикового» (см. ниже) пойнтера, поставленном недавно Уитнеем (Whitney, 1928). Гибриды от этого скрещивания были все пятнисты типа «арлекин».

Чалость представляет собою такое состояние шерстного покрова, при котором между отдельными окрашенными волосками встречаются совершенно бесцветные, белые волосы, что придает характерный серебристо-ослабленный цвет шкурке. Литтль и Джонс (1919) показали, что ген этого признака доминантен (R) над нормальным состоянием (r):

$$R > r.$$

Так называемые мышастые доги (рис. 47) обычно содержат ген чалости, имея следующую формулу (при наличии белых отметин):

$$CCaaBB DDEE hhssRR.$$

ТИПЫ ОКРАСОК БОРЗЫХ СОБАК

К группе борзообразных собак принадлежат: благородная русская борзая, английская борзая, (грей-хаунд), шотландская оленья собака (дир-хаунд), ирландский волкодав, персидская борзая (таз) и так называемые хорты, левретки и некоторые другие. Несмотря на большие внешние отличия, к этим же собакам близки по строению черепа и некоторым другим признакам таксы, происходящие, по Келлеру, от борзых.

Среди борзых собак встречаются прежде всего следующие 5 основных окрасок: черная, голубая, красная, желтая и белая, и 2 основных расцветки: белая пятнистость и тигровость.

Уоррен (Warren, 1927) показал на английских борзых, что борзые, считающиеся белыми, в действительности являются пятнистыми собаками, у которых пигментированные участки сильно редуцированы так, что остается лишь маленькое пигментное пятнышко на шуре, ушах, хвосте и т.п. (рис. 48). Таким образом белые собаки являются генетически ss , но обладают добавочными генами — модификаторами протяженности белого.

Пятнистость является обычной среди русских борзых, грей-хаундов, левреток и персидских борзых.

Что касается генетической формулы остальных цветов, то она соответствует формулам тех же окрасок, разобранных выше на служебных и сторожевых собаках.

У благородных русских борзых помимо перечисленных цветов встречается еще зонарно-серый и коричневый цвета.

Английские борзые, как показал Уоррен, являются гомозиготными по гену черного цвета в отношении к коричневым, и следовательно все они являются *BB*. Отсюда ясно, что среди грей-хаундов не встречаются кофейные собаки.



Рис. 48. «Бела» борзая — крайняя степень пятнистости.
(Из Уоррена, 1927).

ТИПЫ ОКРАСОК У ТАКСОВ

Таксы представляют собою группу собак, окраски которых подвергались довольно детальному генетическому анализу. Наиболее обстоятельным является исследование Анкера (Anker, 1925), примыкающее в некоторых пунктах к более раннему исследованию Ибсена (Ibsen, 1916).

У таксов встречаются следующие основные окраски: черная, кофейная, своеобразная красная, желто-красная, зонарно-серая, и расцветки: наличие подпал, черные полосы на красном фоне, белые отметины и своеобразная мраморная «тигристость». Наследование этих признаков обуславливается следующими генами:

B — черный цвет, *b* — кофейный.

R' — доминирующий ген красного цвета, прикрывающего (эпистатического) все остальные цвета.

C' — ген для «тигрности», эпистатичный над геном для черного цвета.

Четвертый ген ($Q = D$) вызывает черные поперечные полосы на красных (желтых) собаках.

Обычный желтый цвет, вызываемый геном e , встречается у короткошерстных таксов повидимому очень редко, но у длинношерстных очевидно не является редкостью.

Зонарно-серый цвет, встречаемый обычно у жесткошерстных таксов, обусловливается известным уже нам доминантным геном A , а наличие подпал — особым рецессивным геном (обозначенным Анкером символом t), но весьма возможно — идентичным разобранному выше гену a' .

ТИПЫ ОКРАСОК У ЛЕГАВЫХ И ГОНЧИХ СОБАК

Группа охотничьих собак включает в себе наибольшее количество пород. Из их числа выделяются большие подгруппы под названием борзых, гончих и легавых собак.

Немецкие авторы нередко противопоставляют борзых (Hetzhund) собственно охотничьим собакам.

Л. П. Сабанеев (1896) термин «легавые» толковал очень широко, включая в него не только сеттеров и пойнтеров, но и спанзелей и ряд других пород. Мы будем придерживаться этого широкого понимания термина «легавый».

Мы не будем здесь заниматься полным перечислением пород охотничьих собак и типов их окрасок, а ограничимся лишь несколькими наиболее типичными примерами.

а) **Пойнтеры**. Основным цветом являются: черный, кофейный, желтый, изредка белый, Очень часты и наиболее популярны пятнистые формы с пигментированными участками указанных только что цветов. Среди пятнистых форм различают особенно пятнистые с крупными пигментированными пятнами: кофейно-пегие, черно-пегие и желто-пегие, и крапчатые формы с пигментированными пятнами в форме многочисленных мелких пятнышек на белом фоне. Генетических различий между пегими и крапчатыми формами не установлено (пока?), да к тому же следует иметь в виду, что между ними нет резкой грани, а существует непрерывный ряд переходов.

Как показал Литтль (Little C. C., 1914), цвет носового зеркала у пойнтеров находится в связи с генами $B-b$. Даже у желтых и желто-пегих собак, у которых эти гены находятся в скрытом состоянии вследствие «полного нераспространения черного пигмента» (e), гены $B-b$ определяют цвет носового зеркала. Таким образом у желтых собак BVe цвет носового зеркала — черный, у желтых собак $bbee$ — коричневый.

б) **Сеттеры**. Среди сеттеров различают три подпороды: английский сеттер, ирландский сеттер и сеттер-гордон (шотландский).

До пятидесятых годов XIX века, несмотря на существование разновидностей, сеттеров не разделяли на подпороды и лишь с 1860—1861 гг. на английских выставках были выделены отделы сначала ирландцев и позже гордонов.

Как показывают измерения Сабанеева (1896, стр. 227), нет основания говорить о существовании трех пород сеттеров, глубоко различающихся по экстерьеру, так как среди всех трех подпород встречаются и крупные и мелкие, толстоногие и тонконогие, толстомордые и тонкомордые и т. д. Различия между этими подпородами сводятся преимущественно к окраске и длине шерсти и к некоторым незначительным экстерьерным различиям.¹

Английские сеттеры преимущественно бывают бело-пятнистыми с пигментированными пятнами черного («блю-бельтон»), коричневого и лимонно-желтого цветов («лемон-бельтон»). Наряду с этим бывают так называемые трехколерные, т. е. собаки с черными и желтыми пятнами на белом фоне. Такие сеттеры, согласно нашим наблюдениям, имеют следующую формулу: $Ve^b s$.

Помимо пятнистых бывают изредка и одноцветные формы: черные, красные, лимонно-желтые и кофейные, но в большинстве случаев они обладают где-нибудь небольшими белыми отметинами.

Еще Сабанеев в сообщал о кофейно-пегих сеттерах с подпадами. Изредка попадаются чисто-белые сеттеры, хотя здесь не исключена возможность и крайних степеней пятнистости.

Ирландские сеттеры по окраске блестяще-золотисто-красные, цвета «полированного красного дерева». Интенсивность этого цвета колеблется от почти яркорыжего до золотисто-каштанового. Очень часты белые отметины; в прошлом веке было очень много пятнистых ирландцев, теперь таковые немногочисленны.

Сеттер-гордон обладает расцветкой черно-подпалой, близкой по тону к доberman-пинчеру.

П. М. Иловайский сообщил мне о трех случаях голубых гордонов. Судя по происхождению этих немногочисленных собак, голубой цвет был признаком рецессивным, как и у других собак.

Протяженность желтых подпал у сеттеров-гордонов бывает различной. Меньшее развитие подпал повидимому является частично рецессивным по отношению к большей протяженности их.

Наблюдения, собранные мною по генетике сеттеров, говорят за почти полное сходство наследования окрасок сеттеров с соответствующими окрасками служебных собак.

На основании моих данных можно привести следующие сокращенные формулы некоторых сеттеров (в случае их гомозиготности).

	Блю-бельтон	$aaBBEEss$.
Английские	Лемон-бельтон	$aaBBeess$.
сеттеры	Трехколерный	$aaBBe^p e' ss$.
Ирландский	сеттер	$aaBBeeSS$ (одноцветный) или
»	»	$aaBBeeSS$ (с белыми пятнами).
Сеттер-гордон	$a'a'BBEESS$ или
»	»	$a'a'BBEEss$

¹ Ввиду того, что за последние 20—30 лет разведение этих подпород шло более изолированно, чем до выставок 1860—1870 гг. возможно, что ныне установилось некоторое расслоение и дифференцировка и по более существенным особенностям.

На основании этих формул легко понять те результаты скрещивания сеттеров между собой, которые часты на практике: от двух блю-бельтонов могут родиться не только блю-бельтоны, но и лемон-бельтоны и трехколерные.

От двух лемон-бельтонов обычно рождаются лишь лемон-бельтоны.

От двух сеттеров-гордонов иногда рождаются красные (ирландцы). От скрещивания ирландца с гордоном рождаются чисто черные (иногда с небольшим количеством желтых волосков за ушами) или чисто черные и красные, или наконец только черные с подпалами.

Результаты последнего скрещивания хорошо известны опытным практикам-собаководам, и они даже специально пользуются им для получения чисто черных сеттеров. Изобразим это скрещивание в генетических формулах:

I случай	} $aaBBeeSS$ красный (ирландец)	} $\times a'a'BBEESS$ черно-подпалый (гордон)	} $\rightarrow aa'BBEeSS$ черный	
II случай				} $aaBBeeSS$ красный
III случай	} $a'a'BBeeSS$ ирландец	} $\times a'a'BBEESS$ гордон	} $\rightarrow a'a'BBEeSS$ черно-подпалый	

Уитней (Whitney, 1928) недавно изучал особую «тиковую испещренность» у сеттеров, заключающуюся в том, что белые волосы более или менее равномерно перемешаны с пигментированными (сходство с чалостью — см. § 2). У блю-бельтон-сеттеров голубой оттенок их черных пятен является следствием как раз такой тиковой испещренности, так как длинные черные волосы, перемешанные с белыми волосами и дают своеобразную стальную-серую или голубоватую внешность этих пятен. Гомозиготные блю-бельтоны продуцируют 100% щенков с тиковой испещренностью.

Аналогичная тиковость встречается и у оранжево-чалых сеттеров среди лемон-бельтонов.

Этот признак обуславливается доминантным геном *T*.

в) Спаньэли. Длинношерстные спаньэли делятся на сухопутных и так называемых водяных, т. е. идущих на водолавающую дичь. Оставляя в стороне вторых, как более редких, отметим, что сухопутные спаньэли делятся на спрингер-спаньэлей и кокер-спаньэлей (от английских слов *springer* = прыгун и *cock* = вальдшнеп).

Окраска спаньэлей бывает черная, коричневая, желтая и красная.

Эти цвета постоянно связаны с белой пятнистостью.

Пятнистость у спаньэлей, по исследованиям Барроус и Филлипса (Barrows and Phillips, 1915), является доминантной и обусловленной несколькими однозначными факторами.

Нередка здесь и чалость, которая, как показали цитированные авторы, является доминантной, так же, как и у догов.

Среди спаньзелей изредка появляются и белые особи, но, как показали упомянутые авторы, в действительности это не белый цвет, а палево-желтый, получающийся из желтого цвета под влиянием гена-ослабителя dd по Берроус-Филлипсу ($=c^{d?}$).

Райт (1918) нашел у коккер-спаньзелей особую чалость, или, как называет, Уитней (1928), тиковую испещренность (см, сеттеры). Этот признак, подобно такой же особенности сеттеров, заключается в том, что среди пигментированных волос распределяются отдельные группы чисто белых волос. Эта особенность обусловливается доминантным геном — T .

$$T > t.$$

г) Гончие. С генетической точки зрения гончие исследованы далеко недостаточно.

Интересное открытие было сделано у норвежских гончих породы дункер Вридтом (Vriedt), установившим существование



Рис. 49. Чепрачная костромская гончая. Чепрак — черный, остальное красного или красно-желтого цвета. (Ориг.).

гена особой «кrapчатости», обладающего плейотропным действием (см. выше, ч. II, гл. 5).

Некоторые материалы по наследованию окраски у гончих дают также мои наблюдения над русскими — костромскими, англо-русскими, англо-франко-русскими и другими близкими породами гончих.

По этим наблюдениям (к сожалению, еще недостаточно полным), своеобразная чепрачность русских костромских гон-

чих (рис. 49) доминирует над другими формами расцветок, т. е. над отсутствием этой чепрачности.¹

Чепрачность эта может быть различной в зависимости от изменения протяженности черного чепрака и от изменения интенсивности черного и красного пигментов.

Вариации протяженности чепрака повидимому наследуются по обычной схеме наследования количественных признаков, т. е. с участием ряда однозначных факторов.

Изменения интенсивности черного пигмента в чепраке костромичей могут быть двух родов: во-первых, незначительные количественные (модификаторные) изменения и, во-вторых, чисто качественные различия, дающие у костромичей по меньшей мере тройную серию: интенсивно-черный — серо-черный — слабый светлосерый.

Интенсивность красного пигмента дает у костромичей такую серию: красный — желтый — цвета какао с молоком. Последние два оттенка рецессивны по отношению к красному, но взаимоотношения между ними пока не вполне ясны; кажется очень вероятным множественный аллеломорфизм.

Белая пятнистость у англо-франко-русских и других гончих безусловно рецессивна (хотя повидимому и не полностью).

Цвет пигментированных пятен у пятнистых гончих зависит конечно от ряда специальных генов, обуславливающих особую пигментацию. Здесь можно наметить следующие наследственные особенности:

Черный — серый (кофейный цвет является редкостью и повидимому встречается преимущественно у гибридов).

Красный — желтый — соловый («половый», или лимонный).

Кроме того повидимому существуют еще специальные гены позволяющие появиться одновременно черному (или серому) и красному (или желтому, или соловому), т. е. гены частичного нераспространения черного пигмента (желтая пятнистость) и гены подпалости. Таким образом могут образоваться трехцветные собаки: черно-желто-белые, и подпалые собаки: «черно-пегие в подпалинах» и т. д.

У и т н е й (1928) недавно показал существование среди гончих так называемой т и к о в о й и с п е щ р е н н о с т и, о которой мы говорили выше, в пунктах о сеттерах и коккер-спаньэлях (рис. 50 и 51). Так же, как и там, этот признак доминантен. Этот признак постоянен среди так называемых г о л у б о - т и к о в ы х лисогонов (Bluetick foxhound), у которых он наблюдается очень часто в гомозиготном состоянии.

Насколько мне известно, голубой цвет у лисогонов не является голубым как таковым (т. е. результатом действия гена *d* см. *a*), но собака является черно-тиковой, производя лишь впечатление стального-голубой.

¹ Во время печатания настоящей книги я ознакомился с интересной брошюрой Н. Пахомова «Порода гончих». М., 1931 г., в которой нашел указание, что гибриды русской гончей с английскими гончими обладают чепраком русской гончей; в этом можно видеть материал, подтверждающий мои выводы о доминировании чепрачности.

К тому, что мы изложили выше о тиковости, необходимо добавить еще следующее.

У черно-подпалых собак тиковость проявляется лишь в красно-пигментированных участках, так что черные места остаются

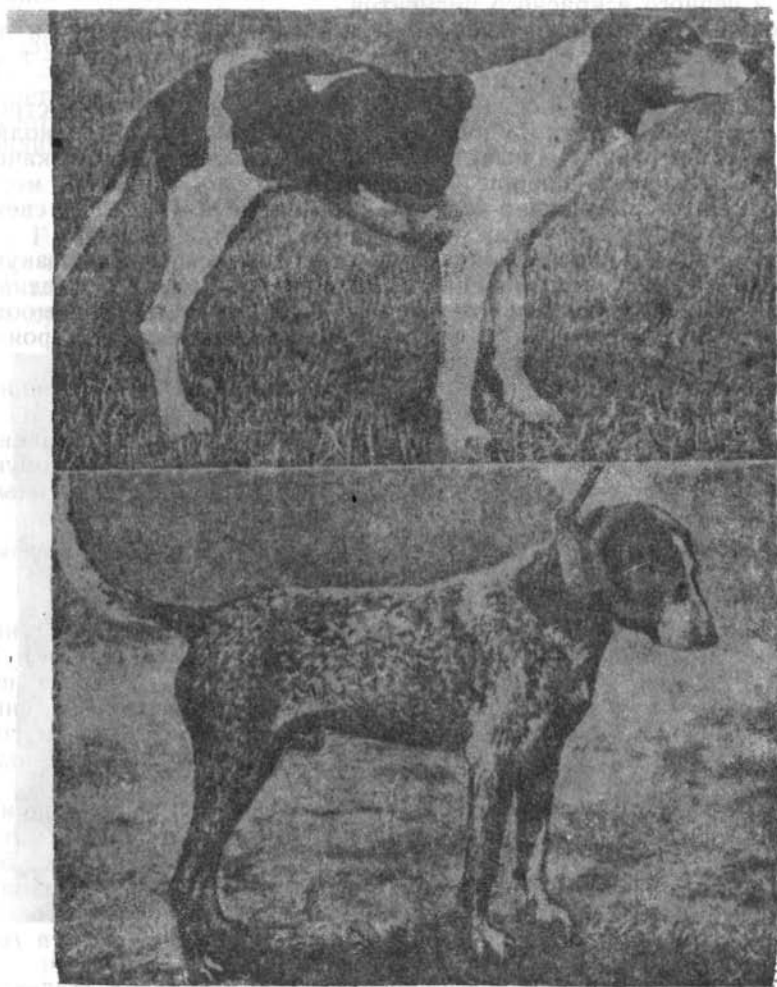


Рис. 50. Пятнистая (наверху) и тиково-испещренная (внизу) гончие.
(Из Уитнея, 1928).

неизменными. Тиковая испещренность не обнаруживается при рождении, но начинает проявляться лишь в возрасте около 4 недель.

Это обстоятельство позволяет нам провести параллель тиковой испещренности у собак с серебристостью типа «шампань» у кро-

ликов, с серебристостью лошадей «в яблоках» и романовских овец. Во всех случаях мы имеем:

- 1) возрастную изменчивость (появление серебристости и тиковости лишь с определенного возраста),
- 2) доминантное наследование и
- 3) по всей видимости участие в наследовании однозначных факторов.

К гончим относится интересная по окраске порода — арлекины, расцветка которых столь характерна, что получила даже общее название пятнистость типа «арлекин» независимо от породы, у которой она встречается (ср. например пятнистость типа «арлекин» у догов — см. выше. Это — «мраморообразная» пятнистость с большими площадями непигментированных участков



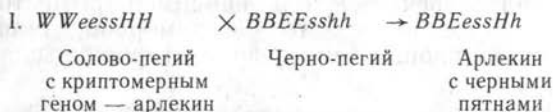
Рис. 51. Сильное развитие тиковой испещренности у ♂ гончей.
(Из Уитнея, 1928).

и с относительно малыми участками пигментированных пятен неправильной формы (и нередко в форме крапинок). Помимо этого арлекины обладают подпалами своеобразного цвета, которые правильнее всего назвать желтовато-розовыми и лишь в редких случаях — красными. Повидимому побочным действием генов, определяющих расцветку арлекин, является ослабленность цвета глаз: оба или один глаз — мозаично-пятнистые с голубовато-белыми пятнами; в случае разноглазости один из глаз является стеклянно-голубовато-белым или во всяком случае более светлым.

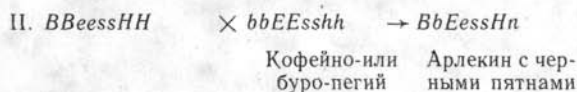
Наследование расцветки типа «арлекин», как мы полагаем на основании наших наблюдений, обуславливается геном *H*, аналогичным соответствующему гену догов (см. § 2); одним из собаководов была даже высказана мысль, что арлекины являются продуктом скрещивания гончих с догами, что однако является совершенно лишенным каких бы то ни было оснований. Очевидно

мы в данном случае имеем проявление закона Вавилова, а именно — параллельное образование сходных признаков у догов, с одной стороны, и арлекинов — с другой.

Хотя эта расцветка является доминантной, но она, по нашему мнению, встречается у соловых и солово-пегих (*eess*) гончих в криптомерном состоянии, так как через солово-пегих могут быть привнесены эти расцветки и разноглазость при условии скрещивания с черным или бурым (коричневым). В этом случае мы очевидно имели бы следующие скрещивания (в случае гомозиготности обоих производителей).



или



Таким образом ген расцветки типа «арлекин» должен быть причислен к генам — распределителям темного пигмента, т. е. оказывающим свое содействие лишь в присутствии гена полного распространения темного пигмента.

ГЛАВА X

ТИПЫ ОКРАСОК ГЛАЗ

Цвет глаза обуславливается, во-первых, качеством пигмента, находящегося в радужной оболочке глаза (радужина, *iris*), и, во-вторых, распределением пигмента в толще радужины.

Глаза у собак бывают следующих основных цветов: карие, коричневые, желтые, голубые, голубовато-белесые («стеклянный глаз») и чрезвычайно редко — красные (у альбиноидов немецких догов). Известны случаи разного цвета правого и левого глаза у одной и той же особи (разноглазость); в некоторых породах эта разноглазость зафиксирована в наследовании (гончие-арлекины — см. гл. I, § 5г), в других породах встречается лишь изредка (немецкие доги). Также может быть мозаичное распределение двух пигментов в пределах одного глаза, причем более темный пигмент может вклиниться в виде небольшого сектора, клина или отдельных полосок в более светлый пигмент, и наоборот (арлекины и немецкие доги).

Вообще говоря, цвет глаз чаще всего варьирует в некоторой связи с общим цветом шерсти, но это далеко не всегда обязательно. Так например у черного доберман-пинчера глаза темно-карие, у голубого добермана глаза более светлые; то же самое у немецких догов и т. д.

У ряда собак можно установить менделевскую пару окраски глаз: коричневый (вернее — желтый) — голубой:

$$Y > y.$$

● Чрезвычайно интересной особенностью является изученное нами на собаках¹ явление так называемых рубиновых глаз.

Среди собак нередко встречаются рубиногоглазые особи. При поверхностном осмотре нормальные глаза и глаза рубиновые нередко совершенно не отличимы друг от друга, и только при внимательном разглядывании, имея некоторый опыт, удастся отметить различие между ними. Иногда рубиновые глаза отличаются цветом своей радужной оболочки, которая бывает в этих случаях довольно светлой — белесовато-голубой, что обозначается названием «белый глаз». Всегда ли «белые глаза» являются в то же время и рубиновыми? — это вопрос нерешенный; что же касается цвета радужины рубинового глаза, то она часто бывает нормально окрашенной.

Главнейшее свойство, отличающее рубиновый глаз — это характерное, сильное рубиново-красное отсвечивание зрачка, наблюдаемое при известных положениях глаза собаки и глаза наблюдателя.

Наилучшим способом различения рубиновых глаз от нормальных является рассмотрение их внутри светлого помещения, для чего устанавливают свою голову на уровне глаз испытуемой собаки — так, чтобы оптическая ось изучаемого глаза была приблизительно параллельна зрительной оси нашего глаза. При этом следует стать таким образом, чтобы, кроме рассеянного и падающего сверху света, в глаз собаки попадал свет, идущий из-за спины наблюдателя, например из окна, двери или от электрической лампочки. В случае отсутствия подходящих условий можно ограничиться тем, что собаку устанавливают в полутемном углу мордой к свету, а наблюдатель становится перед ней, имея свет за своей спиной.

В описанных условиях при медленном поворачивании головы собаки легко удается добиться такого положения ее, при котором зрачок сильно светится изнутри, испуская как бы огненное рубиново-красное мерцание или блеск. При тех же самых условиях нормальный глаз такого явления или совсем не обнаруживает и при любых поворотах зрачок остается темным, или дает зеленое отсвечивание.

Интенсивность освещения зрачка рубиновых глаз является постоянной для данного глаза, поставленного в одни и те же условия, но для различных рубиновых глаз она довольно сильно варьирует. Точно так же варьирует и «цветность» рубиноглазия, так например наряду с обычным красным оттенком встречается и

¹ Ильин Н. А. Рубиноглазие у млекопитающих. Собаки. Труды лаборатории Московского зоопарка, т. I, 1926 г.

Его же. Рубиновые глаза у собак. «Собаководство и дрессировка», № 1 за 1928 г.

Его же. Рубиноглазие у морских свинок. Труды лаборатории Московского зоопарка, т. I, 1926 г.

рубиновый отблеск, как бы разбавленный белесоватостью (например у ирландских сеттеров). Таким образом этот признак фенотипически довольно сильно изменчив.

Интересно отметить, что как само рубиноглазие, так и степень интенсивности отсвечивания зрачка вполне сохраняются в течение нескольких часов после насильственной смерти животного (хлороформирование или кровопускание); после же начинающегося помутнения роговицы различить этот признак затруднительно. Во всяком случае в течение первых полчаса-часа после смерти можно легко отличить рубиноглазую собаку от нормальноглазой.

Частота появления рубиноглазия у собак довольно велика. У каких собак может встретиться этот признак? Можно представить себе две возможности: 1) рубиноглазие может встретиться у собаки любой породы, хотя чаще и встречается у определенных пород, и 2) рубиноглазие может встретиться только у собак некоторых строго определенных пород.

Безусловно более вероятным является первое предположение.

Мне лично удалось видеть десятки рубиноглазых собак, относящихся к следующим породам:

1. Немецкие доги мраморной окраски.
2. Ирландские сеттеры.
3. Сеттер-гордоны.
4. Лайки.
5. Немецкие короткошерстные легавые.
6. Боксеры.
7. Гончие.
8. Эрдель-терьеры.
9. Немецкие овчарки.
10. Белые шпицы.
11. Тэн-терьеры.
12. Таксы.
13. Беспородные дворняги — сложные полигибриды.

Рубиновые глаза у немецких догов встречаются очень часто, и мраморные немецкие доги в подавляющем большинстве имеют рубиновые глаза; наличие их почти всегда связано со слабой пигментированностью радужины. При этом интересно отметить случаи асимметрии глаз по рубиноглазию, встреченные мною у догов: у самки «Шельмы». В. Озаровского, у самца «Лорда» и других. Самка «Шельма» — мраморная, с темными кофейно-серыми пятнами (рис. 52). Левый глаз очень сильно рубиновый; правый глаз вполне нормален, без малейшего рубинового отблеска. Замечательна связь асимметрии с пигментацией: в то время как на морде, вокруг правого, нерубинового, глаза — темные пятна в виде «монокля», вокруг левого, рубинового глаза пигментированных пятен нет, и шерсть чисто белая. Вместе с тем имеется различие и в окраске радужины. Радужины обоих глаз — белесовато-голубые, но радужина нерубинового глаза обладает большим количеством пигмента; чем радужина глаза рубинового, что и выражается наличием темнопигментированной полоски на внутреннем крае радужины правого глаза.

На 2-й выставке собак РСФСР в «Аквариуме» с 14 по 17 мая 1927 г мне удалось видеть дога, асимметричного по рубиново-

глазю: это ♂ № 838 «Лорд», сын «Цезаря» и «Амки», оба — рубиновоглазые. Интересно, что нерубиновым глазом является опять-таки правый глаз, так же, как и у «Шельмы». Чрезвычайно интересно было бы скрестить «Шельму» и «Лорда» и изучить их потомство.

Рубиновые глаза у ирландских коричневых сеттеров тоже очень распространены. Так например на выставке весной 1926 г. в помещении сельскохозяйственной выставки в Нескучном саду я изучил целый ряд рубиновоглазых ирландцев: 500 «Анго» с прекрасным



Рис. 52. Немецкий мраморный дог «Шельма с асимметричным рубиновоглазием. (Ориг.) с фот. В. Озаровского).

рубиновоглазием, ♂ 491 «Ральф», ♀ 498 «Мисс Лен», ♂ 503 «Рекс» (с «беловатым» рубиновоглазием) и многих других. Наряду с этим были и нерубиновоглазые ирландцы, например ♂ «Маркиз».

Среди сеттеров-гордонов также встречаются и рубиновоглазые и нерубиновоглазые собаки: к числу первых относятся ♂ №№ 617, 618, ко вторым — №№ 614, 623 весенней выставки 1926 г.

Тэн-террьер, такс и дворняга с рубиновыми глазами были встречены мною в единичном случае каждый, но и эти отдельные случаи говорят в пользу первого, высказанного выше предположения о широкой распространенности рубиновоглазия. Среди служебных собак (немецкая овчарка, эрдель-террьер, лайки) также найдены рубиновоглазые особи.

Рубиновые глаза встречаются не только у собак. Изученные особенно подробно на морских свинках¹, они были затем обнаружены у человека, кошки, собаки, кролика, мыши и крысы².

Таким образом рубиновоглазые являются общим и повидимому тождественным свойством отрядов грызунов, хищных и приматов среди млекопитающих животных. Есть основание думать, что это свойство является общим для всего класса млекопитающих.

При изучении рубиновоглазия совершенно естественно встал вопрос о непосредственных причинах, вызывающих рубиновоглазие. Отчего зрачки рубиновых глаз испускают своеобразное свечение, в то время как зрачок нормальных глаз обычно является черным?

Прежде всего возникло предположение, что изучаемое явление представляет собой результат флюоресценции, с которой огненно-красный отблеск глаз имеет весьма большое сходство с внешней стороны. Поставленные мною специальные опыты в однородном свете доказали, что рубиновоглазие не обуславливается полностью флюоресценцией: она настолько слаба, что практически с нею можно почти не считаться; таким образом рубиновоглазие зависит от других причин, для выяснения которых полезно напомнить некоторые данные, касающиеся нормальных глаз.

Свет, падающий в нормальный глаз собаки, человека и т. д., большей частью поглощается черным пигментом сосудистой оболочки и сетчатки, остальная же часть диффузно (рассеянно) отражается из глаза и выходит наружу через зрачок; этот отражающийся из глаза свет идет всегда в том же направлении, в каком он попал в глаз. Это и является непосредственной причиной того, что зрачок нормального глаза кажется наблюдателю черным, так как, желая рассмотреть зрачок, мы становимся перед испытуемым глазом и тем самым ставим преграду тем единственным лучам, которые могли бы быть отражены по направлению к нашему глазу. При желании видеть дно глаза освещенным глазные врачи пользуются так называемым *глазным зеркалом*, направляющим лучи света в том же направлении, в каком мы смотрим в глаз.

Зрачок глаз у альбиносов (например, у белого ангорского кролика и т. д.) не черный, а розово-красный, что находит себе объяснение в том, что свет попадает в такой глаз не только через зрачок, но и через радужину, белковые и сосудистые оболочки, лишенные либо совсем, либо частично пигмента, вследствие чего исследователь при рассматривании такого глаза заслоняет собою лишь часть световых лучей, могущих попасть в глаз.

Сопоставление этих фактов вызвало у меня вопрос: не зависит ли разница между зрачком нормального глаза и рубинового от аналогичной причины? Специально поставленные опыты дали утвердительный ответ на этот вопрос. В случае прекращения доступа световых лучей в глаз иными путями, как через радужину, руби-

¹ См. об этом:

Wright's The factors of the albino series of guinea pigs... *Genetics*, V. 10, 1925 V. 10, 1925.

Ильин Н. А. Рубиновоглазие у морских свинок. Труды лаборатории эксп. биологии Московского зоопарка, т. I, стр. 107, 1926 г.

² Ильин Н. А., Рубиновоглазие среди млекопитающих. Там же, т. I, стр. 121, 1926 г.

ново-красное отсвечивание не наблюдается, и зрачок выглядит чисто черным. Точно так же и зрачок альбиностического глаза выглядит чисто черным при попадании света только через зрачковое отверстие. Если свет попадает не только на зрачок, но и на радужину рубинового глаза, тогда удается совершенно ясно наблюдать рубиновое отсвечивание.

Зрачок рубинового глаза потому нам кажется светящимся, что в такой глаз свет может попасть не только через зрачок (как в нормальном глазу), но и иными путями (как в альбиностическом глазу). Таким образом в пигментной ширме глаза (в склере, в сосудистой оболочке, в строме или в пигментном слое радужины) пигмент расположен не столь равномерно и густо, как в нормальном черном глазу, но в ней, (в пигментной ширме глаза) имеются прорывы, которые и дают возможность проникать в глаз световым лучам иным путем, кроме отверстия зрачка; в этом отношении рубиновый глаз приближается к альбиностическому. В пользу связи меньшей пигментации глаза и рубинового отблеска говорят также факты асимметрии по рубиновоглазую, приведенные выше.

Некоторые заграничные ученые (например, Соллас, Райт) предполагали, что связь между рубиновоглазием и слабой пигментацией столь велика, что наличие рубиновоглазия влияет в то же время на интенсивность окраски шерсти, ослабляя ее. При точной проверке это оказалось несправедливым, так как постоянно встречаются рубиновоглазки как с ослабленной (чаще всего среди немецких догов), так и с усиленной окраской шерсти.

Остается розобрать еще вопрос о наследовании рубиновоглазия. Имеющиеся материалы довольно скудны. Удалось установить все-таки, что при спаривании двух рубиновоглазок между собой рождаются все рубиновоглазки; черноглазые доги обязательно имеют хотя бы одного из родителей нерубиновоглазого. Все эти данные (в случае отсутствия им противоречащих) говорят за то, что рубиновоглазие является наследственным признаком, зависящим от одного рецессивного гена; нормальные глаза очевидно должны вести себя как доминантный признак.

Ген рубиновоглазия имеет условное обозначение p_r , а ген нормальных глаз — P . Таким образом можно написать:

$$P > p_r,$$

т. е. нормальные глаза доминируют над рубиновыми.

Во многих случаях однако рубиновоглазие не является результатом действия специального гена рубиновоглазия, но является следствием побочного действия каких-либо генов окраски шерстяного покрова собаки (например у арлекинов и может быть у некоторых догов).

Среди собаководов широко распространено мнение, что светлый глаз является признаком, порочащим служебную собаку. Это — безусловно ни на чем не обоснованное предубеждение. Цвет глаз и рабочие качества собаки наследуются согласно четвертому закону Менделя, т. е. независимо друг от друга, и поэтому хорошо дрессируемые собаки бывают как среди темноглазых, так и среди светлоглазых собак. Точно так же и гомозиготность и гетерозигот-