

Н. ИЛЬИН



ГЕНЕТИКА И РАЗВЕДЕНИЕ СОБАК

ПРЕДИСЛОВИЕ

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

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

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

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

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

Проф. Н. ИЛЬИН
Заведующий Научно-исследовательской Кюнологической лабораторией ЦШ, в/с
РККА

ГЕНЕТИКА И РАЗВЕДЕНИЕ СОБАК

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ВВЕДЕНИЕ В КЮНОЛОГИЮ

с 77 рисунками

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ
АКАДЕМИИ

При составлении книги пришлось преодолеть немалые трудности.

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

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

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

Н. А. Ильин.

ВВЕДЕНИЕ КЮНОЛОГИЯ КАК НАУКА

Предметом изучения кюнологии (от греческих слов: *kynos* — собака и *logos* — учение, наука) являются строение, жизнь, поведение и эволюция собак. В житейской практике очень часто этому слову придавали неправильное толкование, понимая под словом «кюнолог» каждого собаку, ее содержание или дрессировку. Строго говоря, кюнология должна стать по своему содержанию и методам такой же наукой, как и любая другая наука, занимающаяся изучением живых существ.

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

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

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

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

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

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

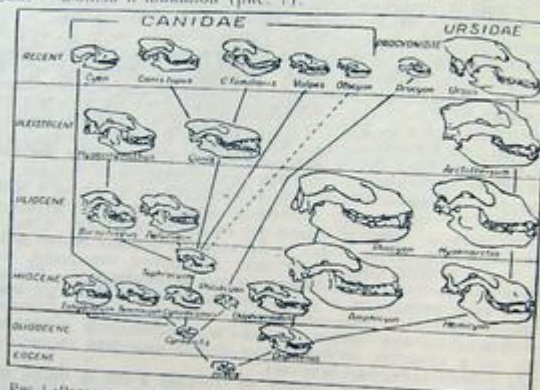


Рис. 1 «Родословное дерево» указывающее происхождение домашней собаки. Canidae — собачьи, Ursidae — медвежьи. Горизонтальные ряды — геологические эпохи, верхний ряд — современность. (Из Мэттью, 1930).

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

ЧАСТЬ I ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОБАК

ГЛАВА I

ОБЩИЕ ДАННЫЕ ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ СОБАКИ

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

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

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

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

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

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



Рис. 2 Изменчивость туловищных собак. А — борзый, В — ирландский сеттер, С — джек-терьер, D — симодская собака (слайхогубная), E — шотландский терьер, F — скайтерьер. Примерно соблюдены относительные размеры собак. (Из Сайнота и Девина, 1925).

Вес собак колеблется в среднем от 60 — 64 кг и выше (няу-фауленды, леонберги, сан-бернары) до 1 1/2 — 1 кг и ниже (джин и пекинские собачки).

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

По длине туловища	
к росту	6:1
к весу	7:1
к объему	55:1
	200:1*

* Последняя цифра по вычислениям Сент-Илера, первые 3 — по нашим вычислениям.

число сосков у собак, как сообщает Дарвин, колеблется от 7 до 10, наиболее частое количество — 8. Мне удалось видеть фокстерьера с 6 сосками (сука «Лени» Климентовича рис. 3). Обычно на каждой стороне тела имеется равное число сосков. 4 или 5, но иногда бывает различное число на разных сторонах. Пальцев на ногах нормально бывает 5 на передних и 4 — на задних. Довольно часты случаи появления пятого и шестого пальцев на задних лапах.

Число зубов у собак также подвержено колебаниям. Обычно число зубов у собаки 42, из них 26 коренных: 6 пар — в верхней челюсти, 7 пар — в нижней, т. е. 18 коренных. Нередки случаи 7 коренных в верхней и 6 коренных в нижней, т. е. 18 коренных. У коротконогих пород собак часты случаи 4 коренных, т. е. 16 коренных зубов и даже 3, т. е. 12 зубов у го-



Рис. 3. Брюхо жесткошерстной фокстерьерки с 6 сосками (ориг.)

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

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

Анатомические признаки тоже подвергаются колебаниям. Обычно у собак головной мозг — высокий, округлый очертаний, а у борз — низкий, удлинненный и спереди суженный.

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

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

Чтобы убедиться, насколько сильно изменчивы общие формы

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

Разобранных примеров достаточно, чтобы убедиться в сильной изменчивости форм и строения собаки; в точно такой же мере подвержены колебаниям и все физиологические и психические свойства собаки. Каждому конечно известны и те различия в инстинктах и привычках, которые наблюдаются у различных собак. Ю. А. Васильев и научный исследовательский кинологический лабораторий Центральной школы военного собаководства исследовал способность к образованию условных рефлексов у собак разных пород и показал, что не только собаки разных пород, но и собаки одной и той же породы должны



Рис. 4. Различия в форме позвонков и величине спинномозгового канала: А — 3-й шейный позвонок; сверху — немецкого дога, снизу — карликового кролика; В — 3-й грудной позвонок: слева — немецкого дога, справа — граффа (из Сассика, 1925).

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

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

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

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

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

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

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

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

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

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

Таким путем мы получим следующую таблицу:

Длина головы (в сантиметрах)	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	Общее число собак (сокращенно)
Число собак	—	1	5	9	31	36	32	13	4	—	144

ГЛАВА II

СТАТИКА ИЗМЕНЧИВОСТИ

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

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

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

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

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

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

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

Таким образом индивидуальной изменчивостью различий между теми или иными (большинство случаев мелких) различиями между отдельными особями, относящимися к любой группе организмов (вид, порода, подпорода).

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

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

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

Вот ход этих вычислений:

$$\begin{aligned} 21 \times 1 &= 21 \\ 22 \times 5 &= 110 \\ 23 \times 9 &= 207 \\ 24 \times 31 &= 744 \\ 25 \times 36 &= 900 \\ 26 \times 32 &= 832 \\ 27 \times 13 &= 351 \\ 28 \times 4 &= 112 \end{aligned}$$

Сумма = 3 277, деленная на 131 (общее

число собак) = 25,01.

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

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

Однако для достаточно полной характеристики вариационного ряда недостаточно определить среднюю величину и две других указанных величины. Дело в том, что таким путем мы не получаем точного выражения того обстоятельства, как распределены собаки по всему вариационному ряду и сильно ли они сконцентрированы вокруг средней величины (и моды). Рассмотрим например для сравнения с нашим первым вариационным рядом (!) другой (воображаемый) вариационный ряд (II) состоящий из того же числа собак, но иначе распределенных по тем же классам.

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

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

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

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

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

Итак мы видим, что учет индивидуальной изменчивости достигается:

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

Пределы — lim
Средняя величина — M
с ошибкой — $M \pm m$
Мода — Mo
Квадратическое отклонение — σ

Дадим все эти величины для измерения длины головы немецких овчарок:

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

Для примера приведем еще три вариационных ряда для немецких овчарок:

I. Расстояние между надглазничными отростками

(в сантиметрах) 3 4 5 6 7

Число собак — 29 44 5 — 78

lim = 4—6; $M \pm m = 4,69 \pm 0,06$; $Mo = 5$; $\sigma = \pm 0,58$; $n = 78$

II. Длина туловища

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

— 1 1 1 1 1 — 3 2 2 1 6 5 4 6 10

68 69 70 71 72 73 74 75

8 5 6 6 5 3 1 — 78

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

III. Длина уха

9 10 11 12 13 14 15 16 17

— 1 5 28 50 36 10 1 — 131

lim = 10—16; $M \pm m = 13,14 \pm 0,09$; $Mo = 13$; $\sigma = \pm 1,03$; $n = 131$

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

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

Вычерчивание такого рода вариационных рядов достаточно, чтобы получить общее представление об изменчивости данной группы животных по интересующему нас признаку, например, по длине головы, по длине туловища и т. д. Для сравнения мы приводим вариационные

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

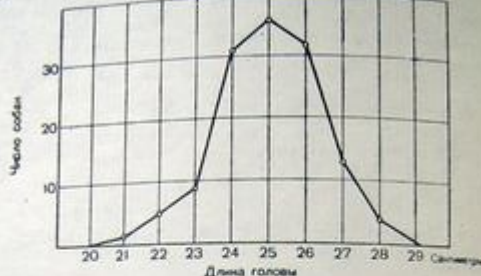


Рис. 5. Кривая изменчивости длины головы немецкой овчарки (из Н. Ильина и Е. Масленниковой, 1930).

Простое рассмотрение и сопоставление этих вариационных кривых, даже без вычисления средних величин и квадратического отклонения, позволяют нам высказывать суждения и делать выводы о характере распределения особей по классам, о пределах изменчивости и моде в вариационных рядах по разным признакам (рис. 8). На практике при изучении изменчивости количественно отличающихся признаков и рекомендуется прибегать к такого рода графическому изображению наших рядов изменчивости.

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

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

что этот «горб» находится обычно как раз в той части кривой, которая близка к средней величине (медиане). Следовательно

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

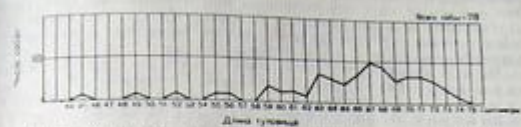


Рис. 7. Кривая изменчивости длины туловища венгерской овчарки. (из Н. Иллма и Е. Масленниковой, 1930)

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

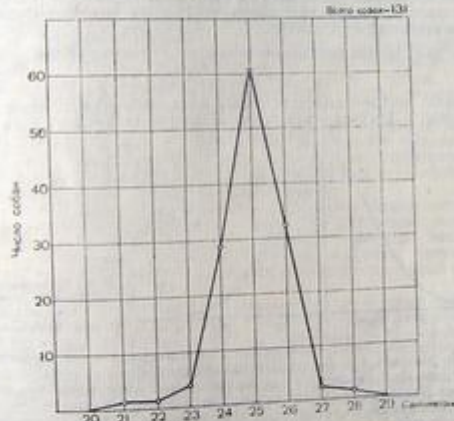


Рис. 8. Графическое изображение воображаемого ряда изменчивости (ряд II) для сравнения с рис. 5 (ряд I). Квадратическое уклонение. ряда I=1,38, ряда II=0,94. Пределы колеблени одинаковы (Ориг.).

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

17

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

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

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

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

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

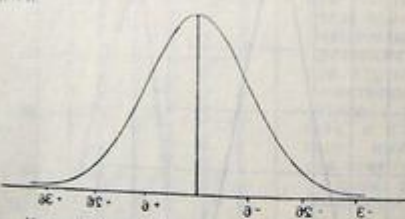


Рис. 9. Нормальная (идеальная) кривая. (из Юганиса).

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

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

18

ной (рис. 9). Но следует всегда иметь в виду, что нормальная кривая представляет собою идеальное выражение закона Кетла, т. е. закона, управляющего явлениями индивидуальной изменчивости.

ГРУППОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

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

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

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

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

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

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

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

гомологичных рядов Вавилова, давшего такую его формулировку:

Таблица 2

	Лайки	Легавые	Шпицобразные	Борзые	Овчарки	Самберланды	Волки	Шакалы
1 Надглазничные отростки:								
горизонтальные	+	+	+	+	+	+	+	+
спадящие	+	+	+	+	+	+	+	+
с выемкой	+	+	+	+	+	+	+	+
гладкие	+	+	+	+	+	+	+	+
2 Форма лба:								
выпуклый	+	+	+	+	+	+	+	+
плоский лоб	+	+	+	+	+	+	+	+
выпуклый	+	+	+	+	+	+	+	+
3 Длина морды:								
морда длинная (свыше 50)	+	+	+	+	+	+	+	+
средняя (45—50)	+	+	+	+	+	+	+	+
короткая (40—45)	+	+	+	+	+	+	+	+
молосовидная (ниже 40)	+	+	+	+	+	+	+	+
4 Ширина лба:								
широкий (свыше 33)	+	+	+	+	+	+	+	+
средний (28—33)	+	+	+	+	+	+	+	+
узкий (ниже 28)	+	+	+	+	+	+	+	+
5 Высота черепа:								
плоский (ниже 25)	+	+	+	+	+	+	+	+
высокий (25—30)	+	+	+	+	+	+	+	+
средний (30—33)	+	+	+	+	+	+	+	+
высокий (свыше 33)	+	+	+	+	+	+	+	+
6 Сагиттальный гребень:								
отсутствует	+	+	+	+	+	+	+	+
слабый (меньше 8)	+	+	+	+	+	+	+	+
средний (8—11)	+	+	+	+	+	+	+	+
сильный (больше 11)	+	+	+	+	+	+	+	+
7 Величина черепа:								
огромный (свыше 230)	+	+	+	+	+	+	+	+
большой (200—230)	+	+	+	+	+	+	+	+
средний (160—200)	+	+	+	+	+	+	+	+
маленький (100—160)	+	+	+	+	+	+	+	+
карликовый (меньше 100)	+	+	+	+	+	+	+	+

19

20

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

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

В этой таблице плюсом отмечены признаки, встречающиеся у собак данной группы, минусом же — неустраченные или недостоявшие признаки.

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

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

Таблица 3

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

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

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

По материалам научно-исследовательской конюшенной лаборатории Центральной школы в/с РККА.

21

Таблица 4

Окраска	Порода						
	Немецкая овчарка	Доберман-пинчер	Ротвайлер	Лайка	Дог	Такса	Борзая
Болочко-серая	+	+	+	+	+	+	+
Черная	+	+	+	+	+	+	+
Коричневая	+	+	+	+	+	+	+
Голубая	+	+	+	+	+	+	+
Рыжая и красная	+	+	+	+	+	+	+
Белая	+	+	+	+	+	+	+
Расцветка:							
С белыми пятнами	+	+	+	+	+	+	+
Тигровая	+	+	+	+	+	+	+
Черная с подпалами	+	+	+	+	+	+	+
Чалая	+	+	+	+	+	+	+

ГЛАВА III

ДИНАМИКА ИЗМЕНЧИВОСТИ

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

ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ВЫЗЫВАЕМАЯ ПРЯМЫМ ВЛИЯНИЕМ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

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

Следует иметь в виду прежде всего, что живой организм не пассивно бездействует в окружающей его внешней среде, он может существовать и правильно функционировать только при определенных условиях внешней среды, которые называются **границами жизни**. Живое существо может жить только при наличии воздуха, определенной атмосферного давления, при наличии определенного количества кислорода в воздухе и т. д. Предел существования

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

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

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

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

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

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

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

Таким же при воспитании в Индии также сильно отличаются от своих предков, разводимых в Англии: они обладают более сжатыми позвонками, более острой мечной мордой, меньшим ростом и более худощавыми членами, чем их предки.

Сеттеры настолько подвержены модификационным изменениям нового сеттера, покоего, на родителей по внешним формам и размерам: ноги были ступни, рыло острее, рост меньше, конечности суше и тоньше.

Англические гонимые, английские борзые и пойнтеры в короткий срок теряют свои типичные формы, характеризующие старинные английские породы.

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

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

22

кладется сдвигом высокой температурой внешней среды, так же как и сдвигом низкой: при температуре в 50—55° выше нуля живое вещество (белок) большинства живых существ свертывается, и жизнь неизбежно прекращается. Наконец для поддержания своего существования живые организмы нуждаются в пище и т. д.

Важное отклонение от средних условий внешней среды в ту или другую сторону является причиной, вызывающей большее или меньшее изменение в течении жизненных явлений. Видоизменения признаков отдельных особей под влиянием внешней среды называются **модификациями**. Можно привести большое количество примеров воздействия различных условий внешней среды на внешние формы существ.

Так например, свет оказывает большое влияние на внешние формы. В водоемах темных подземных пещер живет земноводное животное так называемый протей. Обычный, нормальный протей имеет глаза, а на коже покровы его белесые, лишены какой-нибудь окраски. Если воспитывать такого протей в аквариумах на ярком свете, у него развиваются глаза, а кожа становится темного цвета.

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

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

Одной из очень интересных модификаций под влиянием температуры является изменение окраски. Если взять кролика горностайской породы, удалить у него его белое волос и подвергнуть воздействию низкой температуры, то взамен белого волос вырастает черные. Действие на этого кролика то низкой, то высокой температуры, можно по желанию получать или чисто черные или чисто белые пятна.

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

23

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

Иранский уездник Коллер сообщает, что длинношерстные гималайские (табские) динги теряют свою длинную шерсть и становятся короткошерстными при перевозке из холодной области Гималаев в теплый климат Индии. То же самое якобы наблюдается при перевозке тибетских догов в Кашмир.

Наоборот, собаки, привезенные в более суровый климат, например в Памир, приобретают густой пушистый шерстный покров.

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

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

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

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

Так например английские бульдоги, которые при первом привозе в Индию были свирепыми и настояще храбрыми, что решалось хватать даже слона за хвост, теряли часть своей силы, свирепости и ловкости из-за утомления.

Полосатые способности голых бразильских и нойнтеров при переезде в Индию значительно ухудшаются.

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

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



Рис. 10. Ирландский сеттер (из Баззля, 1925).

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

Так например во времена Дарвина никому не удалось удержать в живых коз фаунадею в Индии и на мысе Доброй Надежды в Африке; до нас из английских равнин, Английских блю-гаундов (кровяные собаки) и верной Европы.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЫЗЫВАЕМАЯ НАСЛЕДСТВЕННЫМИ РАЗЛИЧИЯМИ.

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

Одним непосредственным воздействием внешних условий на развивающихся щенков не обуславливается все разнообразие форм домашних собак. Мы сталкиваемся постоянно с другой группой причин — с наследственностью, т. е. с совокупностью своих родителей, которые получил щенок по наследству от чужих модификаций у собак. Как бы сильны ни были видоизменяющие все-таки несомненно на все это бульдог остается бульдогом, сеттер — сеттером и т. д. Непосредственное влияние внешних факторов (модификация); но одновременное существование различных влияющих уже не явлением групповой изменчивости, обуславливающих особенностей, отличающих пластичных собак от непластичных, сеттеров от бульдогов, овчарок от догов и т. д.

В развитии организмов, кроме внешних факторов, очень большое значение имеют внутренние задатки, унаследованные от родителей нас к исследованию динамики изменчивости должны изучать изменчивость.

1) внешние факторы, обуславливающие модификации, и
2) внутренние факторы — наследственные задатки, — обуславливающие существование так называемых при рожденных признаков, т.е. наследственных признаков.

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

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

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

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

Таким образом путем мутации возникают внезапно две новые породы овец: англошведских с короткими, кривыми ногами и изогнутой спиной, появление которых относится к 1791 г., и мошановских с очень длинной и шелковистой шерстью, появление которых относится к 1828 г. Обе эти породы появились каждая от одних и тех же родителей, родившихся сразу со всеми своими особенностями своего ягненка, родившегося сразу со всеми своими особенностями от обычной овцы.

Не следует однако думать, что в результате мутации всегда

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

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

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

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

ЧАСТЬ II

ОБЩИЕ ЗАКОНЫ НАСЛЕДОВАНИЯ В ПРИМЕНЕНИИ К СОБАКЕ

ГЛАВА IV

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ МЕНДЕЛЯ (НАСЛЕДОВАНИЕ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ)

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

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

Предположим, что мы спариваем двух чистокровных собак, относящихся к одной и той же породе, совершенно сходных между собой, за исключением цвета шерсти: одна из них — кофейной (коричневого) цвета, другая — черного цвета (А.Л. и Г.Л. и т.д. и Н.И. и т.д.). Опыт показывает, что при условии полной «чистоты» собак рождающиеся при этом потомство все особи имеют черную окраску, совершенно сходную с окраской одного из родителей (рис. 11). Получающиеся при таком разнородном скрещивании потомки называются помесью, или гибридами.

Среди этих гибридов коричневая окраска совершенно не проявляется, она как бы подавлена черной окраской, почему эту последнюю и называют доминирующей (преобладающей) над коричневой, или просто — доминантной, а коричневую окраску называют рецессивной (отсутствующей) по отношению к черной окраске.

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

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

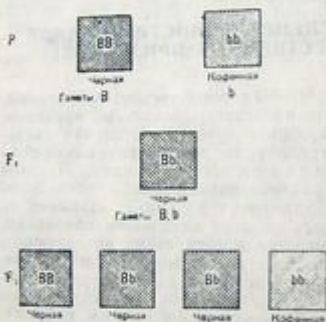


Рис. 11. Моногибридное скрещивание черной и кофейной собак (Ориг.)

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

Тот факт, с которым мы встречаемся при скрещивании черной и кофейной собак, является примером так называемого п р а в и л а единообразия, которое является частным случаем закона (вполне определенное) признаки обязательно проявляются неизменно и становятся такими же, какими они были у одного из «чистых» производителей.

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

Заранее, до постановки опыта, мы лишены возможности установить доминантность того или иного признака. Но когда установлен доминантный и рецессивный признаки у данных пород, можно быть уверенным, что наследование этих признаков в одних и тех же условиях будет происходить всегда одинаково. Таким образом среди наших гибридов первого поколения кофейный цвет совершенно не проявляется. Не следует однако думать, что при таком скрещивании в потомстве окончательно исчезает способность образовывать кофейный цвет. Если мы скрестим между собой первое поколение наших гибридов, (т. е. брата с сестрой) то увидим, что в их потомстве кроме черных будут появляться и кофейные, и притом появляться в строго закономерном количестве: 75% черных собак и 25% кофейных, т. е. в среднем на каждые три черных собаки будет приходиться одна кофейная собака. Происходит, как говорит, расщепление на черных и кофейных в отношении 3:1.

Обязательность расщепления во втором поколении помесей носит всеобщий характер, и потому эта закономерность получила название закона расщепления, или второго закона Менделя. Согласно этому закону, второе поколение помесей состоит из особей, отличающихся друг от друга по своим признакам, т. е. второе поколение гибридов является разнородным в противоположность единообразному первому поколению помесей.

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

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

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

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

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

$$B \times b$$

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

$$\sigma B \times \phi b$$

Или (что совершенно одинаково):

$$\phi B \times \sigma b$$

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

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

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

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

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

$$B \times b$$

В виду постоянного рождения лишь черных щенков от нашего вполне «чистого» черного производителя, его гаметы очевидно содержат наследственный задаток черного цвета, а гаметы кофейного производителя содержат наследственный задаток кофейного цвета. Вместо слова наследственный задаток кофейного цвета требую термины наследственный задаток черного цвета и фактор (от греческого слова *генос*, что значит — рождаю, возбуждаю).

гомозиготами, что мы и обозначили вначале словами «чистые».

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

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

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

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

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

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

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

$$\begin{array}{c} \phi Bb \times \sigma Bb \\ \begin{array}{cc} B & b \end{array} \end{array}$$

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

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

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

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

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

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

¹ В зоотехническом термине «чистый» и «чистированный» часто придают несколько иной более расщепленный смысл.

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

Наше скрещивание получает при этом следующее обозначение: зиготы

$$\phi B \times \sigma b$$

отделяемые ими гаметы

$$\begin{array}{cc} B & b \end{array}$$

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

$$\begin{array}{cc} B & b \end{array}$$

Короче эту зиготу можно обозначить:

$$Bb$$

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

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

$$\begin{array}{c} \phi BB \times \sigma bb \\ \begin{array}{cc} B & b \end{array} \end{array}$$

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

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

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

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

394

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

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

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

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

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

$BbLl \times bblL$

дадут одних и тех же помесей $BbLl$.

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

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

Более понятно, что при скрещивании двух собак-дигибридов $BbLl$ рождающиеся щенки будут различны в зависимости от того, из каких яйцеклеток и сперматозоидов они развились. Возможно из каких-либо комбинаций гамет одного и другого родителей всего 16 различных комбинаций гамет одного и другого родителей (4x4). При изучении моногибридного скрещивания расчет всех

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

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

Таблица 5

	BL	Bl	bL	bl
BL	$BBLL$ 1	$BbLl$ 2	$BbLl$ 3	$BbLl$ 4
Bl	$BbLl$ 5	$BBll$ 6	$Bbll$ 7	$Bbll$ 8
bL	$BbLl$ 9	$BbLl$ 10	$bbLL$ 11	$bbLl$ 12
bl	$BbLl$ 13	$Bbll$ 14	$bbLl$ 15	$bbll$ 16

Таким путем, чисто механически, мы легко и быстро получаем все возможные комбинации при скрещивании собак гибридного Пеннета является незаменимым и практически легчайшим методом для выяснения получающихся форм при расщеплении.

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

Следовательно решетка Пеннета механически рассортировывает зиготы.

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

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

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

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

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

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

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

То же самое различие наследственных способностей при том же фенотипе мы обнаружим при разведении двух других типов собак второго поколения дигибридов.

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

Среди кофейных короткошерстных собак мы также встретим расщепления, и ординарных гетерозигот $bbLl$ (2 из 16), расщепляющихся при скрещивании между собой на 3 кофейных короткошерстных и 1 кофейный короткошерстный.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Число особей в F_2	Формула	Потомство $\rightarrow F_2$
1	$BBLL$	100% $BBLL$
2	$BbLL$	3 $BBLL$:1 $bBLL$
3	$BbLL$	3 $BBLL$:1 $bBLL$
4	$BbLL$	9 $BBLL$:3 $BbLL$:3 $bBLL$:1 $bBLL$
1	$BBBb$	100% $BBBb$
2	$BbbB$	3 $BbLL$:1 $bBLL$
1	$AaLL$	100% $AaLL$
2	$AaLL$	3 $BBLL$:1 $bBLL$
1	$BBbB$	100% $BBbB$

$$F_2 \quad \frac{BbLl}{BbLl} \times \frac{bbll}{bbll}$$
[illegible]
$$F_1 \frac{BbLIS_2}{BLS, BLs, BLS, bLS, BLs, bLS, bLS, bLS} \times \frac{bblls}{blls}$$

$$F_2 \frac{BbLIS_2 + BbLlIS_2 + BbLlSs + bbLIS_2 + bbLlSs + Bblls + bblls}{1 \quad 1 \quad 1 \quad 1 \quad 1 \quad 1 \quad 1}$$
$$F_1 \quad BbLlSs \times BbLlSs$$

525

$$F_1 \frac{\frac{BbLLSs}{\text{серый короткошерстный оловянный}}}{\frac{BLS}{p}} \times \frac{\frac{bbllxs}{\text{темнобелый длинношерстный пегий}}}{\frac{bls}{q}}$$

$$F_2 \frac{27BLS + 9BLS + 9BLS + 9bLS + 3BlS + 3bLS + 3bLS + 1bls}{BLS, BLS, BLS, bLS, BlS, bLS, bLS, bls} \times \frac{BbLLSs}{BLS, bLS, BlS, bLS, bLS, bls}$$

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

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

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

При моногибридном скрещивании	2
« дигибридном »	12
« тригибридном »	56
« тетрагибридном »	240
« пентагибридном »	992
« гексагибридном »	4 032
И. Т. Д.	

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

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

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

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

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

ЗАДАЧИ ПО ГЕНЕТИКЕ СОБАК

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

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

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

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

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

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

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

покрова, признаки формы экстерьера и строения тела, психические, физиологические свойства, врожденные болезни и т. д.

и т. п. подчиняются этим законам. До этого времени мы останавливались на изучении передачи по наследству так называемых качественных признаков, т. е. признаков, представляющих собою ясно обнаруживаемые качественные различия, изменения того или иного свойства организма. Но не все различия, изменения того или иного свойства животного обладают рядом особенностей, обнаруживающих ничтожные или же, наоборот, большие различия в своих размерах, величии, весе и т. д. Эти различия могут быть точно измеренными различиями в проявлении признака, беспрерывно изменяющиеся в величине от особи к особи, называются количественными признаками. Из числа таковых признаков можно упомянуть рост, длину тела, длину отдельных органов, ширину грудной клетки, таза и т. п., вес и т. д.

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

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

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

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

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

Были поставлены скрещивания между овцами породы меринской рамбуллы (сокращенно — R), обладающими узкой грудной клеткой

Таким образом мы видим, что чем больше число генов участвует в скрещивании, тем больше получается генотипических комбинаций и тем более запутанными оказываются расщепления. Если при моногибридном скрещивании рецессивная особь, гомозиготная по всем генам, встречается в количестве 1 на 4, то при тригибридном — 1 на 64, а при пентагибридном уже 1 на 1024.

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

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

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

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

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

Краткая формулировка этого закона может быть принята в таком виде:

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

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

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

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

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

№ 8. Две черных короткошерстных собаки повязаны между собой. Один из родившихся щенков был черным длинношерстным, другой — коричневым короткошерстным. Каково потомство можно ожидать от дальнейших скрещиваний этих же родителей?

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

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

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

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

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

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

ГЛАВА V

НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ РАЗЛИЧИЙ В ПРОЯВЛЕНИИ ПРИЗНАКА

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

Таким образом узкогрудость доминирует над широкогрудостью. Во втором поколении наблюдается ясное расщепление на широкогрудых и узкогрудых: 31 особь обладала узкой грудью, не шире узкогрудых рамбулей, и 10 особей были широкогрудыми. Отношение: 31:10. Подобно исходным судноудным овцам, соотношение точно соответствует отношению: 3:1.

Следовательно у овец существует и наследственный фактор широкогрудости, доминирующий над фактором узкогрудости. Такой же фактор обнаружен другим исследователем — Вридом — у лошадей, а материальными научно-исследовательскими кинологическими лабораториями Центральной школы В/С РККА дано основание предполагать его существование и у собак.

	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. 100 мм
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 неискусственный 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 выделения 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 равнозначных генов получал название принципа Нильсона-Эле — по имени скандинавского ученого.

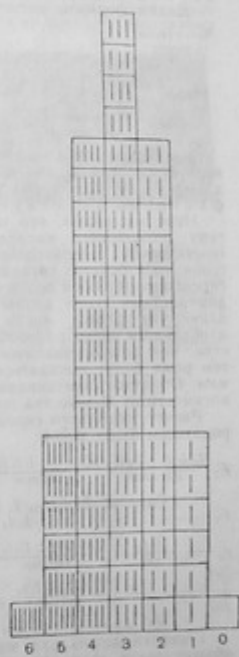


Рис. 14. Число генов и количество генов комбинаций в F_2 при тригибридном скрещивании с однозначными факторами. Цифры обозначают число доминантных генов в зиготе.
(Из Сайнота и Денна, 1925).

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 (разобранный выше случай), тетрамерией — четырех, пентамерией — пяти и т.д.

Дадим формулы расщепления при полимерных скрещиваниях:

Число генов в зиготе	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0
Число особей в формуле расщепления	1	6	15	20	15	6	1				
Число особей в F_2	1	6	15	20	15	6	1				
Число особей в F_2	1	6	15	20	15	6	1				

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 длиннее 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:

$$F_2 \frac{L_1 L_2 L_3 L_4 L_5}{160 \text{ мм}} \times \frac{l_1 l_2 l_3 l_4 l_5}{100 \text{ мм}}$$

Гаметы: $L_1 L_2 L_3, l_1 l_2 l_3, L_1 l_2 l_3, l_1 L_2 l_3, L_1 l_2 l_3, l_1 L_2 l_3, L_1 l_2 l_3, l_1 L_2 l_3$

$$F_2 \frac{L_1 L_2 L_3 L_4 L_5}{160 \text{ мм}} + \frac{L_1 L_2 L_3 L_4 l_5}{140 \text{ мм}} + \frac{L_1 L_2 L_3 l_4 L_5}{140 \text{ мм}} + \frac{L_1 L_2 L_3 l_4 l_5}{120 \text{ мм}} + \frac{L_1 L_2 l_4 L_3 L_5}{140 \text{ мм}} + \frac{L_1 L_2 l_4 l_3 L_5}{120 \text{ мм}} + \frac{L_1 L_2 l_4 l_3 l_5}{100 \text{ мм}} + \frac{L_1 l_4 L_2 L_3 L_5}{140 \text{ мм}} + \frac{L_1 l_4 L_2 L_3 l_5}{120 \text{ мм}} + \frac{L_1 l_4 L_2 l_3 L_5}{120 \text{ мм}} + \frac{L_1 l_4 L_2 l_3 l_5}{100 \text{ мм}} + \frac{L_1 l_4 l_2 L_3 L_5}{120 \text{ мм}} + \frac{L_1 l_4 l_2 L_3 l_5}{100 \text{ мм}} + \frac{L_1 l_4 l_2 l_3 L_5}{100 \text{ мм}} + \frac{L_1 l_4 l_2 l_3 l_5}{80 \text{ мм}}$$

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 может быть являются, случаи наследования ширины грудной клетки, лишь суммарным выражением воздействия нескольких однозначных факторов.

Размеры приращенного короткого хвоста бывают довольно различными: в опытах Клодинского 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 «Маркиза» (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 собак 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 «Маркиза»: 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 $L_1 L_2 L_3 L_4 L_5$. 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

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

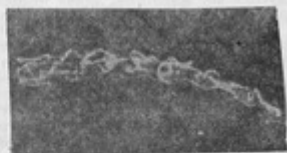


Рис. 15. Скелет приращенно-короткого хвоста у ротвейлера.
(Из Шемя, 1924).

наследование приращенной короткохвостости у собак, как это следует из работы Клодинского 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, практикующейся у целого ряда пород. Но это сходство поверхностное. И та и другая короткохвостость различаются как по генотипу (1), так и по фенотипу (2):



Рис. 16. Скелет искусственно укороченного хвоста у ротвейлера.
(Из Шемя, 1924).

1. Приращенная короткохвостость наследуется, приобретенная не наследуется.

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, лицевая межпозвоночная пластинка и равномерно закруглен; отдельные позвонки обычно несколько короче (рис. 15 и 16).

* О наследуемости приобретенных признаков см. ч. IV, гл. 5.

202а явления могут оказываться виновниками появления целого ряда интереснейших «новообразований при скрещивании».

Рассмотрим в качестве примера исследование много наследования окраски у доberman-пинчера (Итальян, 1927—1930). Если мы будем скрещивать гомозиготных в себе голубых доbermanов, то убедимся, что эта окраска является константной в наследовании. Такую же неизменность в наследовании мы получим и при скрещивании доbermanов между собой при условии их гомозиготности. Если же мы скрестим голубого доbermanа с кофейным, то мы будем свидетелем 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 генотип голубого добермана таков: *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 аллело-

$$B \geq b$$
$$D \geq d$$

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

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

$$F_1 \quad BbDd$$

В результате этого мы получаем доберманов черного цвета, так и 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 лишь раз является доказательством ложности взглядов рядовых собаководов, желающих объяснить все случаи новообразований при скрещиваниях атакизмами, т.е. возвращением к признакам предков. Наше новообразование является лишь результатом взаимного действия генов из разных аллеломорф, разобренных в предыдущих поколениях по разным зиготам.

Генетическое объяснение факта появления разбираемого потомства с тем и указанием дальнейшей судьбы образования является вместе с тем и само собой понятно, что полученные черные собаки, являясь дигетерозиготными, отдают 4 сорта гамет: BD, Bd, bD, bd. В результате этого мы будем

61

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

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

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 зреловозрастной «белолозой» (Омск).

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 наблюдать в N питомнике собак. В результате скрещивания

гладкошерстной овечьей овчарки и волнистошерстной русской овчарки был получен гибрид «Валета», обладавший по телу жесткой пружинящей шерстью и длинной «бородой», чрезвычайно сходным с жесткой шерстью и «бородой» эрдель-терьера (рис. 17). Характер «бороды» на подбородке придает голове «Валета» большое терьера с головой эрдель-терьера, но строение черепа обнаруживает очень мало черт тигриного сходства. Анализ этого любопытного случая еще не закончен, кажется очень вероятным, что онообозначивающиеся 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 доberman — $BBDD$). 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 разных пород с бешеными 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 кровь в глазных оболочках просвечивает через них, и глаза, сквозь его оболочки, выглядят красными. Такие животные, в результате чего глаза альбиносами; среди собак таковых доныне называют полными альбиносами; последние же имеют в некоторых пор не обнаружено, за исключением доныне чисто белых собак. Не считая этих случаев, описанные доныне чисто белые собаки всегда обладали пигментом в глазах, имеющих коричневые или голубой цвет, а также нередко и в коже. Такие особи по существу являются не настоящими альбиносами, а так называемыми псевдоальбиносами, но для простоты их также называют альбиносами. В качестве примера под этим неполный альбинизм — собак, можно привести таких лейщислов, или неполных альбиносов — собак, можно привести таких буль-терьеров (рис. 20), белых шницов, белых вогельских лаек и т. д.

Опыты Чеббеса и Врида (1927), с одной стороны, и Ильяна (1926) с другой, показали, что обычный неполный анизм, наблюдаемый у самоседских собак (Чебес и Врид) у наших лаек (вогульская, остяцкая и т. д.) (Ильян), обуслов-



Рис. 18. Белая вогу-
лайка «Сос». Лейдинг
биноид. (Орл.)

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



Рис. 19. Карликовый белый шпин
Лейцист, альбиномед.
(Из Баззани, 1926).

Аллеломорфы генов, участвующая в данном скрещивании, получила название альбинос-серий:

 $C \geq C^*$

Присутствие гена *C* является необходимым для развития окраски, но сам он не определяет окраски. Если $C > c^o$

ген *C* есть, то собака может быть цветной, но какой цвет она будет иметь, это определится 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. Лейст, альбиноид. (Из Базилля 1926).

которое ничто 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 выкрашена. 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*²), то какая бы краска ни была взята, стена окажется невыкрашенной, 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*.

Генетика в разведении собак

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*²) независимо от того, какие гены-возбудители у нее имеются. Если бы в только что перечисленных формулах ген *C* исчез и заменился геном *c*², то собаки стали бы альбиносами. Отсюда ясно, что альбиносы могут содержать в не проявившемся, как говорят — в криптомерном состоянии гены различных окрасок. Чеббео и Врият (1927) показали, что белые самодельные собаки содержат в криптомерном состоянии ген черного цвета, но наши, союзные лайки могут содержать самые различные гены окрасок. Вот например формулы альбиносов, получающиеся при исчезновении компонента («маляра») из указанных выше формул:

c^2BD — альбинос с криптомерными генами черного цвета
 c^2Bd — » » » голубого »
 c^2bd — » » » 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*² — *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 все вязки собак, отличающихся в отношении к генам окраски наличием основного фактора окраски («маляра»).

Разберем скрещивание черной собаки с альбиносом c^2c^2BBDD .

$$P \frac{CCBBDD}{\text{черная}} \times \frac{c^2c^2BBDD}{\text{альбинос}}$$

$$F_1 \frac{CcBBDD}{CBD, c^2BD} \times \frac{CcBBDD}{CBD, c^2BD} \quad (\text{черные})$$

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

По данным научно-исследовательской кинологической лаборатории Центра 68 689 собак в/с РККА.

Ген *W* («запавать», закрывающая стену) не позволяет проявиться ни одному из генов окраски шерсти, как говорят, «прикрывает» действие других генов.

Интересно отметить, что у собак (жюжурские овчарки и др.), так интенсивная пигментация кожи (жюжурские 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 $WCCBBDD$ будет белым, также как и особь w, w, c^2c^2BBDD . Наличие доминантно-белой окраски может явиться причиной рождения окрашенных потомков от скрещивания двух белых особей:

$$\frac{WCCBBDD}{WCBD, wCBD} \times \frac{wcc^2BBDD}{w^2c^2BD}$$

$$\frac{WcC^2BBDD + wC^2c^2BBDD}{\text{дополнительно белые}} \quad \frac{w^2c^2BBDD}{\text{черные}}$$

Такого рода явления обнаружены нами при скрещивании жюжурских 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 полифеничными (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 большими. 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 беззубость этой собаки. При этом ген *N* обуславливает вообще дефектность зубной системы, количество же зубов может при этом чрезвычайно

Здесь видим обычное моногибридное скрещивание. Не то будет, если мы ту же черную собаку $CCBBDD$ скрестим с альбиносом c^2c^2bbDD , хотя и сходным фенотипически с предыдущим альбиносом, но отличающимся от него заменой гена *B* на *b*:

$$P \frac{CCBBDD}{\text{черная}} \times \frac{c^2c^2bbDD}{\text{альбинос}}$$

$$F_1 \frac{CcBbDD}{CBD, CbD, c^2bD, c^2BD} \quad (\text{черные})$$

$$F_2 \frac{CcBbDD + 3CcbbDD}{\text{черные}} \neq \frac{3CcBbD + 1c^2c^2bbDD}{\text{кофейные}} \neq \frac{3CcBbD + 1c^2c^2bbDD}{\text{альбиносы}}$$

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^2c^2BBDD .

$$P \frac{CCbbDD}{\text{кофейная}} \times \frac{c^2c^2BBDD}{\text{альбинос}}$$

$$F_1 \frac{CcBbDD}{CBD, CbD, c^2bD, c^2BD} \quad (\text{черные})$$

$$F_2 \frac{9CBD}{\text{черные}} + \frac{3CcBd}{\text{кофейные}} + \frac{3CcBd + 1c^2c^2bbDD}{\text{альбиносы}}$$

Полагаю, что нет надобности подчеркивать, что фенотипически тождественное скрещивание кофейной собаки с альбиносом c^2c^2bbDD 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 «скорпидам». В таких скрещиваниях от альбиносов могут быть привнесены любые гены, оказывающиеся причиной новообразования 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 видно, есть ли краска на стене, или нет. Ген *W*, редко встреча-

сильно варьировать. Вот несколько зубных формул наших собак по данным Мажито, Кориеви и Лесбра:

Таблица 8

Число зубов	Резцы		Клики		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) «бурбообразное» строение туловища.

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

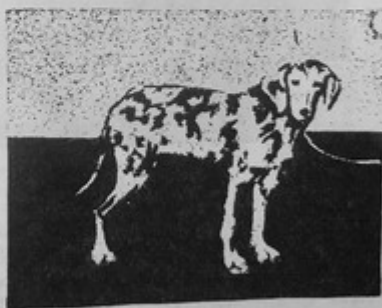


Рис. 21. Норвежская гончая «дункер» серо-пятнистая (тигровая). (Из Врифта, 1925).

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

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

Как указывали Г у б и н и О с о в с к и й (1896), встречающиеся чрезвычайно редко белые борзые непременно бывают глухими.

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

у собак с белыми пятнами и белыми пятнами.

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

Такие семидетальные гены вместе с истинными детальными (смертоносными) генами образуют особую группу генов, действующую

на красную пигментацию, не затрагивая черного (Чеббес и Врифт, 1927).

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

Блэзмей (Blazey, 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 плейотропным действием генов, обуславливающих белую окраску.

IV. Интересный плейотропный фактор был открыт норвежским ученым Врифтом 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», «кранчатая» 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 подпадами, 50% себе подобными (рис. 22 и 23. «Кранчатость» является результатом действия плейотропного гена в гомозиготном состоянии, который обуславливает следующие признаки:

1. «Кранчатость»;
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).

70

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

Число детальных и семидетальных генов, известных у собак, пока невелико. Но нет никаких сомнений в том, что оно значительно увеличится при дальнейшей научной работе с собакой. 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 утеем, 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 лишний 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 из того, что щенки от такой вязки будут голубые длинношерстные?

№ 17. Голубая сука скрещивалась с двумя нормальноволосяными кобелями. От кобеля № 1 она принесла 8 щенков: все голые, за исключением темени, пальцы ног таких же голых и 3 нормальноволосяных. От кобеля № 2 она родила 4 щенка: 2 голых и 2 нормальноволосяных. Каковы генотипы родителей и щенков? Можно ли, спаривая нормальноволосяных щенков между собой, получить голых?

№ 18. От скрещивания 2 черных родились щенки, голые 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, помеховые и кофейнопомеховые щенки; голубых и белых ни в одном из последующих поколений не было. Каковы генотипы родителей? Каковы ожидаемые соотношения расщепления?

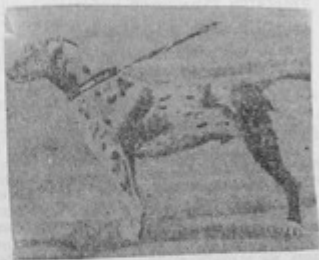


Рис. 23. Норвежская гончая «дункер», черная с подпадами и белыми пятнами. (Из Врифта, 1925).

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

V. К числу семидетальных генов относится рецессивный ген, вызывающий шель в мягком небе у буль-терьеров, открытый тоже Врифтом (1919 и 1925). Подобный же признак встретился нам

Врифтом (1919 и 1925). Подобный же признак встретился нам в Москве у английского бульдога. Такие щенки вскоре по рождению погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и погибают, так как при сосании молока вытекает через шель и

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, подвергавшиеся ныне коренному изменению у нас в СССР, с другой стороны, обстоятельства, заложенные в самой природе собаки. К числу первых относятся: 1) малая доступность собаки, авиду ее дороговизны, как объекта для научной работы ученой генетики, в изолированных отдельных научных лабораториях, 2) раздробленность и частновладельческий характер собаководства и в связи с этим отсутствие до недавнего времени крупных общесоветских собаководческих хозяйств и 3) отсутствие желания и даже боязни собаководов привлечь к работе генетиков и предоставить им возможности для работы. К числу вторых обстоятельств можно причислить относительно (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, как признака те с практической точки зрения признаки собаки, остались пока почти дослонами и физиологические свойства, остались пока будущим, 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 авиду 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 совокупности 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, скрывающих животное во время его работы. К таковым относятся волчий-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 бульдогов, 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 близкородственного 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 браке или случайной вязке. В нашей практике был случай с доберманом В. Г. Голубев смог предположить и затем доказать неправильность сведений, сообщенных для записи в родословные книги.

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

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

и только в них. Просматривая большие серии животных, можно видеть, как депигментация, начавшись в определенной точке, распространяется на соседние участки кожи, и таким образом имеющееся 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 различных животных имеется некоторая общая схема распределения по туловищу и т. д., в той или иной степени уклоняющаяся у отдельных видов. Все *нтд* пары, будучи расположены симметрично на противоположных сторонах тела, но отдельные точки

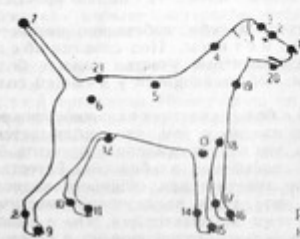


Рис. 24. Карта распределения главнейших начальных точек депигментации у собак.

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

Каждая *нтд* обуславливает депигментацию строго определенного участка кожи, называемого полем депигментации и 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 *нтд*. Труды лаборатории Московского зоопарка, т. IV, 1928 г.

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 (*Zeichnung* — 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 сплошьокрашенные. 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 отослать 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 неправомерность этого предположения: при скрещивании пятнистой мыши с альбиносом 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 доказывает

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

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, ибиских борзых (красно-бурые уши), жесткошерстных голчих 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 существенно принимают участие еще и другие гены, обуславливающие развитие тех или других начальных точек депигментации как на поверхности *ntd*. 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 *ntd*, 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 самым распространенной, истинно универсальной расцветкой среди разных пород собак.

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

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

Среди таких расцветок можно выделить две основных: мажорный и минорный вида желтые пятнистости.

Под словами «подпалы» подразумевают огненно-рыжие (сплошные) 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 Чарльз 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 обширная группа, в некоторых случаях недостаточно хорошо анализированная, включает в себя разного вида тигровые, стручатые, полосатые и другие расцветки. С этими расцветками мы познакомимся ближе в последующем изложении, а теперь 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, ризен-шнауцера, боксера — из заграничных пород и лайку и южнорусскую и кавказскую овчарку — из пород СССР (рис. 26 и 27). Генетической литературе нет ни одной большой научной работы, посвященной генетике указанных выше пород: есть лишь одна небольшая заметка Чеббса и Врида (1927), посвященная генетике

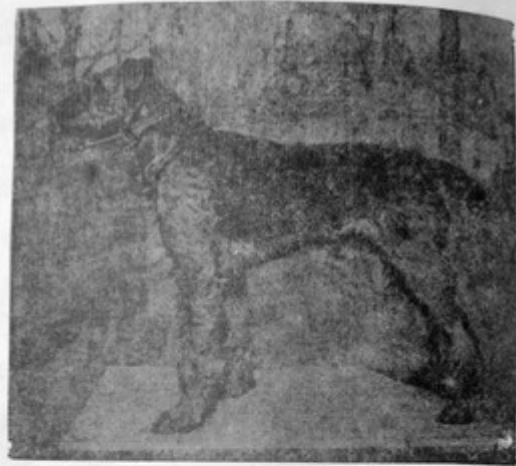


Рис. 27. Эрдель-терьер «Адам». (Ориг.).



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

белой окраски самодской собаки, могущей быть причисленной к группе лаек, и наша работа (Ильин, 1931) по наследованию окраски шерсти доберман-пинчера. Нижесказанные данные по генетике служебных собак являются результатом нашей работы в научно-исследовательской кинологической 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 изредка у лаек; что касается цвета 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,

² Ильин, Н. А. Наследование окраски у доберман-пинчера. Труды Ленинской Академии по динамике развития, т. VI, 1931 г.
³ Подобное изложение результатов этих работ публикуется ныне в специальных научных трудах.

В наследовании упомянутых трех основных окрасок участвуют аллеломорфы:

Проявление генов этих окрасок легче всего может быть пронаблюдировано у доберманов, у коих все они встречаются. Ген В в присутствии гена D вызывает полную, интенсивную пигментацию волос. Ген d обуславливает общее ослабление пигментации отдельных волос по сравнению с пигментацией черного волоса. При этом

Ген *D* действует совершенно по-новому (по сравнению с серией *D*⁺), обуславливая своеобразное распределение пигмента в корковом веществе в виде отдаленных участков, лишенные совершенно пигмента. Черный пигмент микотного слоя, рассматриваемый через беспигментную «мутную» среду коркового слоя, создает впечатление стаально-голубоватого цвета. Что черный предмет при рассмотрении в среде полупрозрачной, «мутной» среду выглядит голубым, можно убедиться, рассматривая растущую, накрытый матовым стеклом, или же растущую точно вспомнить синий цвет щеки и подбородка мышины при начале роста волос вскоре после бритья.

Своеобразный черный цвет рыси-циганки (рис. 1) представляет собою результат перемешивания черных волос с белыми («серебристость» чашесть) или же особый (ослабленный под влиянием соответствующего гена?) оттенок обоего черного цвета.

Ген А является геном, распределяющим по волосу пигменты, обусловленные другими генами (В, b, D, d...). Наличие гена А вызывает образование на цветном волосе характерной окраски, с менее слабой пигментацией. Цвет волос — перевязи или зоны, колеблется у разных генотипов от интенсивно рыжего или интенсивно желтого через светложелтый до бесцветного. В результате присутствия этой перевязи по длине волоса образуются зоны, окрашенные в разные цвета; в типичном случае яркой волосистой окраски чередуются следующие зоны: черная кончик — желтая зона — черная зона — ослабленное окрашивание — черная зона — черная зона — переходящая по длине его разными пигментными зонами зонами получил название зонами волоса типа агутти (agouti) — по имени американского зверька, имеющего такие волосы в типичном проявлении.

Цвет зон различным в зависимости от других генов. Так собака ААВВВВ

с доминантными генами черного цвета, имеет зоны: черный — черно-серый, как указано выше. Собака **ААВВdd** имеет зоны: черный — серый/бурый (голубой) — желтый. Собака **ААВв** 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. Не в действительности, как уже упомянуто, интенсивность жел-



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 переязыки на зонарном волосе соответствуют рецессивны по отношению к меньшим степеням интенсивности окраски переязыки. Наследование интенсивности окраски желтой переязыки — независимо от наследования других признаков.

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

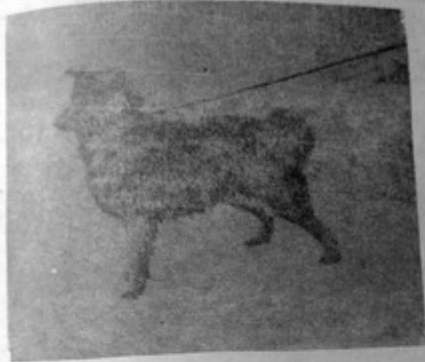


Рис. 37. Рыжий гибрид кавказской овчарки и лайки «Ванда». (Ориг.).

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

IV. $E > e^p > e$.



Рис. 38. Рыже-черный (?) 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 отграничены 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 встречаемся 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, 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 часто и сильно пятнистые особи с крупными белыми пятнами, рассеянными по всему туловищу; очень редко такие же собаки встречаются



Рис. 40. Пятнистая кавказская овчарка. «Плюст», из бассейна р. Терек. (Ориг.).

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

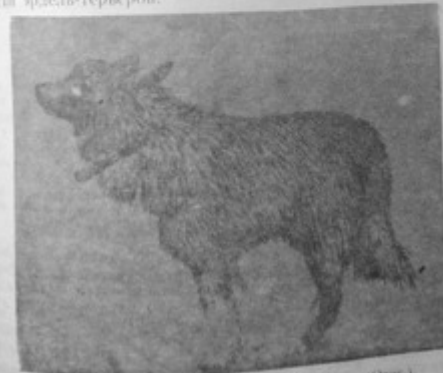


Рис. 41. Пятнистая лайка «Добрыя». (Ориг.).

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

V. $S > s$.

Хотя здесь же следует отметить, что наследование пятнистости является очень сложным и не исчерпывается влиянием одной лишь аллеломорфы.

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

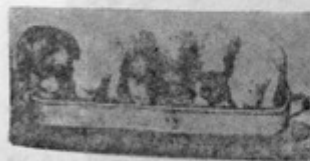


Рис. 42. Серо-зональная лисья «Фингал» (слева), светло-пестрая лайка (справа), 6 щенков от «Люты» и «Фингал» (слева направо): черный с белым пятном, белый, зонарно-серый, зонарно-серый с белым пятном, зонарно-серый с белым пятном и желтый с белым пятном. (Ориг.).

альбиносов. Среди лаек и боксеров альбиносы, или вернее лейцисты, не редки; среди немецких овчарок — очень редки. Альбицизм был подробно разобран выше (гл. 4 ч. II), напомним лишь, что здесь мы имеем дело с аллеломорфой:

VI. $C > c^l$,

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

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

VI. $S > e^d > e^c$.



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

Помимо рецессивной белой окраски существует еще доминантная белая окраска:

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 алаш.

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
 $CCaabbddEESS$ — голубой
 $CCaABBDDe^c e^c SS$ — тигровый
 $CCaABBDDeeSS$ — желтый
 $CCaABBDDeeSS$ — желтый
 $SSaabbDDeeSS$ и другие
 $SSa^d a^d BBDDDEESS$ — черный с подпалами (доберман-пинчер, ротвейлер, немецкая овчарка, лайка)
 $CCa^d a^d BBddEE^c$ — кофейный с подпалами (доберман-пинчер)
 $CCaabbDDEESS$ — голубой с подпалами
 $CCaabbDDEESS$ — черный с белыми пятнами
 $e^c e^c AAABBDDEESS$ — кофейный с белыми пятнами
 $e^c e^c aaBBDDDEESS$ — белые
 $e^c e^c aaabbDDEESS$ — белые
 И вообще:

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: черпятинистая обычного типа (ss), желтая (ee), тигрово-полосатая ($e^c e^c$), очень редко встречаются альбинос ($c^c c^c$) и так называемого типа арлекин ($BBDD$) и кофейный (bb) цвет. Ньюфаундленды бывают: черные ($BBDD$, черно-подпалые цветов (ss) и тигрово-полосатые ($e^c e^c$). Леонберги бывают желтые (ee ?) разных оттенков по интенсивности, зонарные (AA), бело-пятнистые (ss) и очень редко белые ($c^c c^c$). Сан-бернарды почти исключительно пятнистые (ss) с красной, желтой или коричневой пигментацией (рис. 44). Английские бульдоги: красные ($CCee$), желтые ($c^c c^c ee$), тигровые ($e^c e^c$), пятнистые (ss) разных окрасок. Гораздо реже встречаются чисто черные ($BBDD$), черно-пегие ($BBDDss$) и черно-подпалые ($BBDDa^d a^d$). 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).

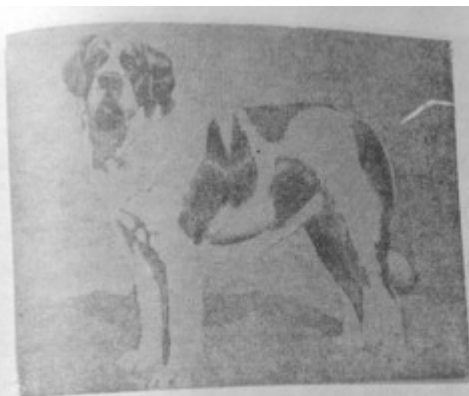


Рис. 44. Пятнистый сан-бернар.
(Из собрания клуба «Сан-бернар», 1928).



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

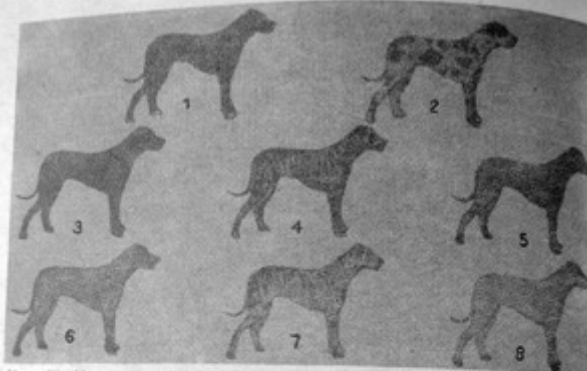


Рис. 46. Основные наследственные типы окрасок немецких догов: 1 — черный с рецессивной белой пятнистостью, 2 — черный с доминантной белой пятнистостью (типа «арлекин»), 3 — одноцветный черный, 4 — тигрово-полосатый, 5 — желтый (Изабелла), 6 — ослабленный черный (голубой), 7 — ослабленный тигровый (голубо-тигровый),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

(Из Литтля и Джонса, 1919)

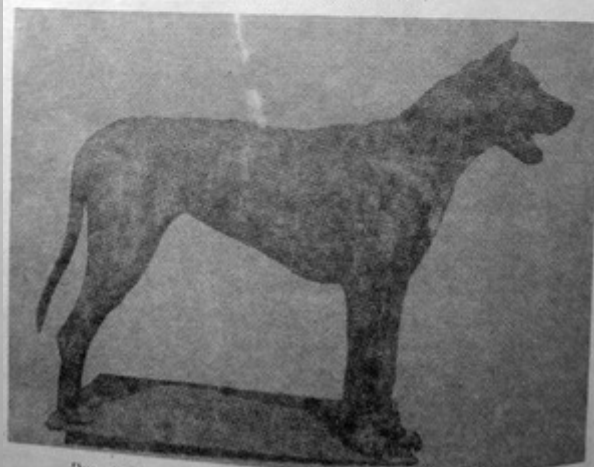


Рис. 47. Черно-палый немецкий дог «Шельма». (Ориг.).

Дважды своеобразными и новыми для читателя признаками являются пятнистость типа «арлекин» и чалость. Пятнистость типа «арлекин» (см. ниже) встречается у немецких и далматских догов (Dalmatian or coach dogs), характеризуется очень сильным развитием белого и сильной редукцией пигментированных участков, имеющих вид отдельных редуктивных 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 «экстенсивно-попунктового» (см. ниже) пойнтера, поставленным 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 мышьастые доги (рис. 47) обычно содержат ген чалости, имея следующую формулу (при наличии белых отметин):

$$CCaaBB DDEE hhssRR$$

ТИПЫ ОКРАСОК БОРЗЫХ СОБАК

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

97

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 коричневому, и следовательно все они являются BB . Отсюда ясно, что среди грей-хаундов не встречаются кофейные собаки.

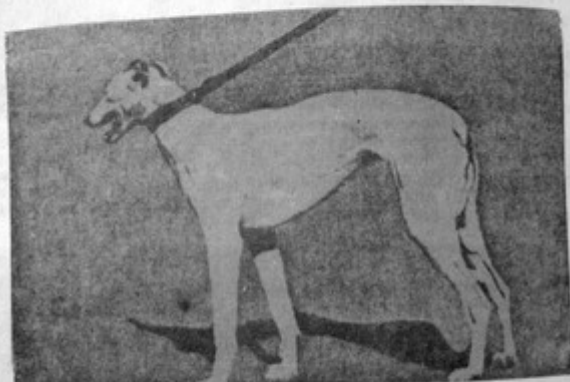


Рис. 48. «Белая» борзая — крайняя степень пятнистости. (Из Уоррена, 1927).

ТИПЫ ОКРАСОК У ТАКСОВ

Таксы представляют собою группу собак, окраски которых подвергались довольно детальному генетическому анализу. Наиболее обстоятельным является исследование Анкера (Anker, 1925), применяющее 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 подпала, черные полосы на красном фоне, белые отметины и своеобразная мраморная «тигровость». Наследование этих признаков обуславливается следующими генами:

B — черный цвет, b — кофейный.
 R — доминирующий ген красного цвета, прикрывающего (эпистатического) все остальные цвета.

C — ген для «тигровости», эпистатический над геном для черного цвета.

Четвертый ген ($Q = D$) вызывает черные поперечные полосы на красных (желтых) цветах, 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, обуславливается известным уже нам доминантным геном A , а наличие подпала — особым рецессивным геном (обозначаемым Дакером символом f), но весьма возможно — идентичным разобранному выше гену a .

ТИПЫ ОКРАСОК У ЛЕГАВЫХ И ГОНЧИХ СОБАК

Группа охотничьих собак заключает 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 спанелей 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 беспрерывный ряд переходов.

Как показал Литтль (Little S. 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 BBe цвет носового зеркала — черный, у желтых собак bbe — коричневый.

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

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

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

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: Be^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 сообщал о кофейно-пегих сеттерах с подпалом. 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 якорного 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 доберман-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 подпала у сеттеров-гордонов бывает различной. Меньшее развитие подпала 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).

Английские Блю-бельтон	$aaBBEEss$.
Лемон-бельтон	$aaBBEess$.
сеттеры Трехколерный	$aaBBee^s$ ss.
Ирландский сеттер	$aaBBeeSS$ (одноцветный) или
»	$aaBBeeSS$ (с белыми отметинами).
Сеттер-гордон	$a'a'BEESS$ или
»	$a'a'BEEess$

¹ Ввиду того, что за последние 20—30 лет разведение этих подпород было более изолированным, 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 часто на практике: от двух блю-белтонов могут родиться не только блю-белтоны, но и лемон-белтоны и трехцветные.

От двух лемон-белтонов обычно рождаются лишь лемон-белтоны.

От двух сеттеров-гордонов иногда рождаются крапчатые (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
	$aaBBeeSS$ красный	$\times a'a'bb'e'e$ черно-подпалый	$\rightarrow aa'BbEeSS = aa'BbEeSS$ красный
	$a'a'BBeeSS$ 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-белтонов как раз голубой оттенок их черных пятен является следствием волос, такой тиковой испещренности, так как длинные черные стально-перемешанные с белыми волосами и дают своеобразную голубую или голубоватую внешность этих питей. Гомозиготные блю-белтоны производят 100% щенков с тиковой испещренностью. Аналогичная тиковость встречается и у оранжево-чалых сеттеров среди лемон-белтонов.

Этот признак обуславливается доминантным геном T . Спаниэли. Длинношерстные спаниэлы делятся на сухопушных и так называемых подпалых, т.е. идущих на водоплавающих дичь. Оставшая в стороне вторая, как более редкая, и потому, что сухопушные спаниэлы делятся на спрингер-спаниэлов и коккер-спаниэлов (от английских слов *springer* — прыгун и *cock* — петух).

Окраска спаниэлов бывает черная, коричневая, желтая и красная.

Эти цвета постоянно связаны с белой пятнистостью. Пятнистость у спаниэлов, по исследованиям Барроуза и Баггоуза (Barrow and Phillips, 1915), является доминантной и обуславливается несколькими одноименными факторами.

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

101 102

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

Чепрачность эта может быть различной в зависимости от интенсивности 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 одноименных факторов.

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

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 близнецовый 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 габризов).

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

Кроме того повидимому существуют еще специальные гены позволяющие появиться одновременно серому (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 подпалах» и т.д.

Уитней (1928) недавно показал существование среди гончих так называемой тиковой испещренности, о которой мы говорили выше, в пунктах о сеттерах и коккер-спаниэлах (рис. 50 и 51). Так же, как и там, этот признак доминантен. Этот признак постоянен среди так называемых голубо-тиковых лисгонов (Blue-tick foxhound), у которых он наблюдается очень часто в гомозиготном состоянии.

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

Во время печатания настоящей книги я ознакомился с интересной брошюрой И. Пахомова «Порода гончих», М. 1931 г., в которой надел указанием, что голубые русские гончие с английскими гончими обладают чепраком, русским пятном, и этим можно видеть материал, подтверждающий мои выводы о доминировании чепрачности.

103 104

Среди спаниэлов 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 Берроузу-Филлипсу ($=c^2$).

Райт (1918) нашел у коккер-спаниэлов 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 обуславливается доминантным геном — T .

$T > t$.

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

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



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

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

Некоторые материалы по исследованию 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 гончих

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. Питниста (наверху) и тиково-испещренная (внизу) гончих. (Из Уитней, 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 «шампани» у кро-

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

- 1) возрастную изменчивость (появление серебристости и тикости 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 пятнистости типа «арлекин» независимо от породы, у догов — см. выше. Это — «мраморообразная» пятнистость с большими площадями непигментированных участков



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

и с относительно малыми участками пигментированных пятен неправильной формы (и нередко в форме крапичков). Помимо арлекины обладают подпадами своеобразного цвета, которые название всего назвать желтовато-розовыми и лишь в редких случаях — красными. Повидимому побочным действием генов, определяющих расцветку арлекинов, является ослабленность цвета глаз: оба или один глаз — мозаично-пятнистые с голубовато-белыми пятнами; в случае разноглазости один из глаз является стеклянноподобным 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 собак-проводов была даже высказана мысль, что арлекины являются продуктом скрещивания гончих с догами, что однако является совершенно лишним 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 соловов-пегих (*ees*) гончих в кризотомном состоянии, так как через соловов-пегих могут быть привнесены эти расцветки и разноглазость при условии скрещивания с черным или бурым (коричневым). В этом случае мы очевидно имеем бы следующие скрещивания (в случае гомозиготности обоих производителей).

$$I. \text{W}^{\text{Weess}}HH \times \text{B}^{\text{BEEss}}hh \rightarrow \text{B}^{\text{BEEss}}Hh$$

Солово-пегий с криптомерным геном — арлекин Черно-пегий Арлекин с черными пятнами

или

$$II. \text{B}^{\text{BEEss}}HH \times \text{bb}^{\text{EEss}}hh \rightarrow \text{Bb}^{\text{EEss}}Hh$$

Кофейно-лило-буро-пегий Арлекин с черными пятнами

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-белые («стеклянные» доги) и чрезвычайно редко — красные (у альбиноидов немецких догов). Известны случаи разного цвета правого и левого глаза (разноглазость зафиксирована в наследовании гончих-арлекинов — (немецкие доги). В других породах встречается лишь изредка двух пигментов в пределах одного глаза, причем более темный пигмент может вклиниваться в виде небольшого сектора, клина или кини 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 добермана-пинчера глаза темнее, у голубого добермана глаза более светлые; то же самое у карих, у голубого добермана глаза более светлые; то же самое у

105

106

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

$$Y \times y$$

Чрезвычайно интересной особенностью является изученное нами на собаках явление так называемых рубиновых глаз. Среди собак нередко встречаются рубиноглазые особи. При поверхностном осмотре нормальные глаза и глаза рубиновые нередко совершенно не отличаются друг от друга, и только при внимательном разглядывании, имен некоторый опыт, удается 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 отсечение зрачка, наблюдаемое при известных положениях глаза собаки и глаза наблюдателя.

Наилучшим способом различения рубиновых глаз от нормальных является рассматривание их внутри светлого помещения, для чего устанавливается голова 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 жерды 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 и нормальный глаз такого явления или совсем не обнаруживает и при любых поворотах зрачок остается темным, или дает зеленое отсечение.

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» рубиноглазых, так например наряду с обычным красным оттенком встречается и

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

Интересно отметить, что как само рубиноглазие, так и степень интенсивности отсечения 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 нормальноглазых.

Частота появления рубиноглазых у собак довольно велика. У каких собак может встретиться этот признак? Можно представить себе две возможности: 1) рубиноглазые могут встретиться у собак любой породы, хотя чаще и встречается у определенных пород, и 2) рубиноглазые могут 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. Тзи-терьеры.
12. Таксы.
13. Беспородные дворняжки — 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 рубиноглазую, встречаются много других. Самка «Шельма». В. Озаровского, у самца «Лорда» и пятнами (рис. 52). Левый глаз очень сильно рубиновый, правый — почти нормальный, без малейшего рубинового отблеска. Замечательна связь асимметрии с пигментацией: в то время как на «монокля», вокруг левого, рубинового глаза пигментированы и в окраске радужины. Радужины обоих глаз — белесовато-голубые, пигмента, чем радужина глаза обладает большим количеством темнопигментированной полосы 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 рубино-

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

глаз: это «№ 838 «Лора», сын «Цезаря» и «Амхи», оба — рубиноглазые. Интересно, что нерубиновым глазом является опять-таки правый глаз, так же, как и у «Шеллы». Чрезвычайно интересно было бы скрестить «Шеллу» и «Лору» и изучить их потомство.

Рубиновые глаза у ирландских коричневых сеттеров тоже очень распространены. Так например на выставке весною 1926 г. в помещении сельскохозяйственной выставки в Нескучном саду и изучал целый ряд рубиноглазых ирландцев: 500 «Анто» с прекрасным



Рис. 32. Ирландский крестовый дог «Шелла» с нерубиновым рубиноглазием. (Снимок с фото В. Островского).

рубиноглазием, «№ 191 «Ральф», «№ 498 «Масс Лен», «№ 503 «Рекс» («беловатым» рубиноглазием) и многих других. Наряду с этим («беловатым» рубиноглазием) ирландцев, например «Маркис», были и нерубиновглазые ирландцы, например «№ 617» и «№ 618». Среди сеттеров гординов также встречаются и рубиноглазые. Среди сеттеров гординов также встречаются и рубиноглазые. Среди сеттеров гординов также встречаются и рубиноглазые. Среди сеттеров гординов также встречаются и рубиноглазые.

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

Таким образом рубиноглазые 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 рубиноглазых совершенно естественно встал вопрос о непосредственных причинах, вызывающих рубиноглазие. 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 рубиноглазие не обуславливается полностью флюоресценцией: она настолько слаба, что практически с нею можно почти не считаться; таким образом рубиноглазие зависит от других причин, для выяснения которых полезно напомним некоторые данные, касающиеся нормальных глаз.

Свет, попадающий в нормальный глаз собаки, человека и т. д., большей частью поглощается черным пигментом сосудистой оболочки и сетчатки, оставшая 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 испытанным 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 глазоизмерителем, 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, исследователи при рассматривании такого глаза заслоняют 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 преломления света световых лучей в глаз иными путями, как через радужину, руби-

¹ См. об этом: Wrights The factors of the albino series of guinea pigs... Genetics, V, 10, 1925.

² Илья Н. А. Рубиноглазие у морских свинок. Труды лаборатории морского зоопарка, т. I, стр. 107, 1926 г.

³ Илья Н. А. Рубиноглазие среди млекопитающих. Там же, т. I, стр. 121.

Обзорная таблица основных генов окраски собак (Наложение влияния остальных генов см. в части III в гл. 2, 4 и 5 части II)

№№ по порядку	Символы для аллеломорф	Действие отдельных генов
I	$B > b$	B — возбудитель черного пигмента b — возбудитель кофейного пигмента
II	$D > d$	D — усилитель: пигмент и в кожном и в волосном веществе d — ослабитель: пигмент преимущественно в кожном веществе, в кожном же веществе — лишь отдельные бланши пигмента (голубой цвет)
III	$E > e^f > e$	E — полное распространение черного и кофейного пигмента по шерсти e^f — частичное распространение черного и кофейного пигмента (тигровые) e — полное нераспространение черного и кофейного пигментов (желтые и красные)
IV	см. в гл. I.	A — зональность a — незональность
IVa	$a^f > A > a$ $S < s$	a^f — наличие подпала при незональности S — одноцветность (отсутствие белых пятен) s — белые пятна преимущественно в форме пятен
VI	$H > h$	H — пятнистость типа «арлекин»
VII	$C > c^f > c$	C — основной фактор окраски c^f — ослабитель красного до желтого c — ген неполного альбиноса (вернее — лейкоцизма)
VIII	$W > w$	W — ген доминантно-белого цвета (жестокосный овчарки и некоторые (?) лайки)
IX	$R > r$	R — ген чистоты: наличие беспигментных волос среди пигментированных (немецкие доги)
X	$T > t$	T — «тигровая испещренность»: равномерная перемешанность белых и пигментированных волос (сеттеры, пойнтеры, гончие)
XI	R^f	R^f — доминантный красный (рыжий) (таксы)
XII	$Q > q$	Q — ген «тигровости», прикрывающий действие гена черного цвета B (таксы)
XIII	$Q > q$	Q — ген струйчатой полосатости: черные поперечные полосы на красном фоне (полосатые таксы), сходной по действию с геном e^f
XIV	$Int > int^f > int$ (см. § 1 гл. I)	Int — ген грязно-белой (ослабленной) перелива на зонарном волосе int^f — желто-коричневая (среднеусиленная) перелива int — яркожелтая (усиленная) широкая перелива Int_1 — «серо-белые» подпалы Int_2 — светло-желтые подпалы int_1 — рыжие подпалы
XV	$Int_1 > int_1^f > int_1$ (см. § 1 гл. I)	Примечание. Может быть $XV = Int_1$
XVI	$Y > y$	Y — ген желто-коричневого глаза
XVII	$P > p$	P — ген голубого глаза p — ген рубиновых глаз p' — ген «особых рубиновых глаз, не зависящих от окраски шерсти (немецкие доги, сеттеры и др.)

ность по рабочим качествам собаки, т. е. ее действительные племенные достоинства, не зависят от цвета глаз. Поэтому, чем скорее мы откажемся от браковки собаки по ее цвету глаз, тем быстрее мы станем на путь более полного (и следовательно более экономного) использования нашего собачьего материала.

То же самое мы должны сказать и об отсутствии отблеска из-за глаза и о рубиновом и зеленом отблеске.

ГЛАВА XI

ТИПЫ СТРУКТУРЫ ШЕРСТНОГО ПОКРОВА

По структуре шерстного покрова среди собак наблюдается чрезвычайно большое разнообразие не только при сравнении разных пород между собою, но даже в пределах одной породы (рис. 53).

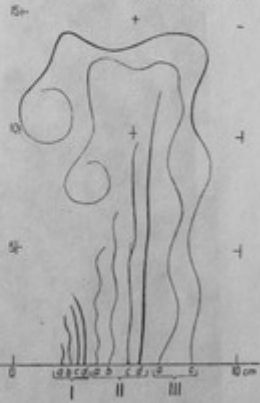


Рис. 53. Типы шерсти у короткошерстной таксы (I), «игло-короткошерстной» немецкой овчарки (II) и длинношерстного пуделя (III). а — пудель (водолюбитель), б — промежуточный (остро-пуховый), с — остевой, d — вырывающийся (кроющий) волос (увеличено в 10 раз).

Так например среди немецких овчарок имеются три отродья: короткошерстная с прямой шерстью (stochaarig), жесткошерстная (rauh-oder drahthaarig) и вислоухово-волосатая длинношерстная (zaithaarig). Различные породы дают еще большее разнообразие. Из многообразия типов шерстного покрова можно выделить следующие характерные группы: короткошерстный — длинношерстный (рис. 54, 55) — шелковистый (болонок, рис. 56), жесткошерстный (рис. 54, 55) — вислоуховый (отродье немецкой овчарки, рис. 57) — вислоуховый (отродье немецкой овчарки, рис. 57) — волнистый (рис. 58) — волнистый (рис. 58) — волнистый (рис. 58).

(пудель, рис. 58) — завитой (пудель); полуголый — голый (африканская, египетская собака) и т. д.

Основных типов можно наметить пять:

1. Обычная короткая шерсть (доберман-пинчер) — Kurzhaar.
2. Длинношерстные (сеттер, спаньель) — Langhaar.
3. Иго-короткошерстные — Stockhaar (рис. 59).
4. Жесткошерстные — Rauhaar (рис. 55).
5. Harot — Nacktheit.



Рис. 54. Брюссельский жесткошерстный гриффон. (Из Базеля, 1926).

Наследование длинношерстности изучено целым рядом авторов начиная с Ари. Ланга в 1910 г.

В наследовании свойств шерстного покрова принимает участие по меньшей мере 3 пары генов:

$$L > l$$

$$R > r$$

$$N > n$$



Рис. 55. Жесткошерстная немецкая овчарка. (Из Базеля, 1926).



Рис. 57. Вислоухово-волосатая немецкая овчарка. (Из Базеля, 1926).



Рис. 56. Болонок. (Из Базеля, 1926).



Рис. 58. Шауроволосый черный пудель «Шнуренпудель» (Из Базеля, 1926).

ЭКСТЕРЬЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМЫ И ТЕЛОСЛОЖЕНИЯ

Совокупность всех внешних признаков данного животного называется экстерьером — от французского слова *exterieur* (внешность). Этот термин введен французским зоотехником Буржелом в 1862 году.

Тот идеальный экстерьер, который мы считаем наиболее желательным и типичным для данной породы, называется стандартом — от английского слова *standard* (мерка, норма, мерило, образец).

В понятие экстерьера входят, с одной стороны, качественные признаки — прежде всего признаки окраски — и с другой — количественно измеримые признаки телосложения. Последние и определяют главным образом тип телосложения и характер общего облика данной группы животных.

Наследование количественных признаков, в частности количественных экстерьерных признаков, обычно проходит в зависимости от целого ряда наследственных факторов. Как мы видели выше (см. часть II, глава 2), основным законом наследования количественных признаков является принцип Нильсона-Эле. При рассмотрении наследования экстерьерных особенностей телосложения и следует всегда иметь в виду сложность наследования в зависимости от нескольких генов.

Учет наследования количественных различий признака очень усложняется тем обстоятельством, что проявление количественного признака чрезвычайно сильно видоизменяется влиянием внешних факторов. Поэтому при отборе по экстерьерным количественным признакам следует учитывать большую фенотипическую изменчивость каждого количественного признака и вследствие этого добиваться предоставления наилучших условий для развивающихся щенков.

Ниже коротко упомянем ряд случаев наследования особенностей телосложения собак.

ТЕЛОСЛОЖЕНИЕ, РОСТ И ВЕЛИЧИНА

Наследование величины и веса, судя по данным Анкера и др., происходит по принципу Нильсона-Эле.

Рост наследуется промежуточно. Узкая грудная клетка доминирует над широкой. По данным проф. Геймана форма туловища и телосложение сан-бернара доминирует над телосложением такса, именно таксоносность наследуется независимо от формы тела, и (см. ниже, § 4). О наследовании «безобразного» строения туловища африканской собаки см. ч. II, гл. 5).

При скрещивании доберман-пинчера и ротвайлера телосложение рождающихся гибридов является промежуточным между той и другой породой.

По данным Ильина и Масленниковой, в образовании разномасштабных частей тела немецких овчарок следует различать основные признаки и связанные с ними признаки, размер которых

располагается уже теперь довольно значительными материалами. Вригт (1929) показал наследование своеобразной коротконосности (коротконосности) пекинских собак (рис. 61 и 62) и коротконосности шнауцеров. Бокельман — в 1920 г. и Ильин в 1930 г. показали наследование по Менделю так называемого орбитального угла, т. е. угла



Рис. 61. Гибрид коротконосой Пекинской собаки и нормальноносой (F₁ шнауцера) собаки. Решающая коротконосность. (Из Вригта, 1929).

между плоскостью, проходящей через глазные орбиты и лобной плоскостью. Этот орбитальный угол является основным признаком, отличающим череп собаки от черепа волка и определяющим вес облик и конфигурацию собачьего черепа.

Ильин показал, что при скрещивании собак с малым и большим орбитальным углом получается промежуточное F₁ ближе



Рис. 62. Вышепавшийся тип черепа Пекинской собаки при обратном скрещивании гибрида с Пекинской собакой.

к более крупному углу. В наследовании принимают участие полимерные гены.

Следующим наследственным признаком черепа является форма скулового отростка верхней челюсти (в форме углубления, как показал Шемер (1922), также очень большое количество форм черепа. Ильин (1930) различает 6 основных форм этого угла: острый, острый с закруглением вершины, дугообразный, промежуточный, тупой и развернутый почти до 180°. Первый тип является свойственным преимущественно волкам, последние же

L — ген короткошерстности (Lang, 1910, и др.).
l — ген длинношерстности.
R — ген вихрастости и жесткошерстности (Anker, 1925).
r — его аллеломорф.
N — ген безволосости (nagota) (Plate, 1925 и 1930, Schotteler 1930).
n — ген, позволяющий образоваться нормальному обволосению.
Из этого вытекают следующие формулы:
Короткошерстный — L r n.
Длинношерстный — l r n.
Жесткошерстный — TR n и l K n.
Безволосый — NN.
Полунагой — N n.

Как мы видим, короткошерстность доминирует над длинношерстностью. Однако повидимому у некоторых пород помимо генов R



Рис. 50. Иголошерстная немецкая овчарка. (Из Базля, 1926).

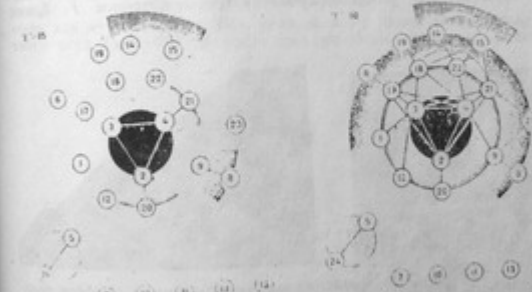
и в наследовании длины шерсти принимают участие еще и другие гены, видоизменяющие проявление этого признака у гетерозигот. У таких собак наблюдается при гетерозиготном состоянии гена длинношерстности своеобразная мозаичность, заключающаяся в том, что у одной и той же особи с короткой шерстью имеется и длинная шерсть, причем соотношение между тем и другим видом шерсти приблизительно равное. Такое явление называется у гибридов (короткошерстных) — пойнтеров (и длинношерстных) сеттеров, так называемых дроунеров, и у гибридов — английских борзых с густопсовыми.

Остановившись на деталях подразделения шерстяного покрова не будем из-за недостатка места.

обусловлен величиной первых и особенностями внешних условий развития. Так например у немецких овчарок нами было установлено существование так называемого индикатора ядра, состоящего из 3 признаков размера черепа, с которыми связаны размеры 8 других органов, а с этими последними связаны размеры еще 6 органов (рис. 60). Таким образом гены количественных при-



Рис. 60. Схема взаимосвязности (корреляции) величин различных частей тела немецкой овчарки. Каждый кружок с номером внутри обозначает определенный промер на туловище, голове или конечностях. Черта между двумя промерами указывает на наличие связи (корреляции) между соответствующими промерами. Вугрешиной треугольник 3—4—2 представляет собою индикаторное ядро, т. е. величина взаимосвязности (коэффициент корреляции). Поверх указаны связи, корреляция выше 50%, внизу справа — выше 60% внизу слева — выше 65%. (Из Н. Ильина и Е. Масленниковой, 1930).



знаков могут определить величину лишь небольшого числа органов, которые чисто физиологически обуславливают размеры других органов и т. д.

ЧЕРЕП, ЕГО РАЗМЕРЫ И ФОРМА

Размеры черепа следуют принципу Нильсона-Эле. Что касается формы черепа, обусловленной соотношением количественных признаков черепных особенностей, то в этом отношении мы

Не останавливаясь на деталях, упомянем еще ряд других наследственных особенностей черепа собаки (Ильин): величина слуховых пузырей (bullae) (рис. 66, 67 и 68), округлость, сплюснутость и ребристость слуховых пузырей, скуловая ширина черепа (рис. 69).

два — исключительно одомашненным собакам (рис. 64). Остальные могут встречаться и у тех и у других.
При скрещивании собаки с «острым» углом этого отростка с собакой с «развернутым» углом в F_1 получается «промежуточ-

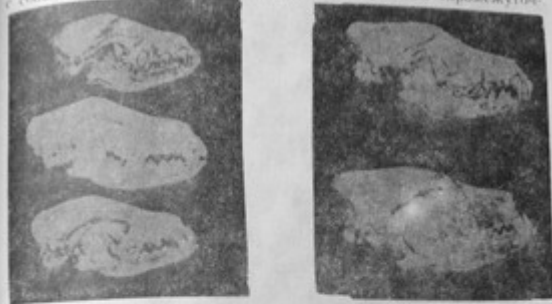


Рис. 63. Форма скулового отростка верхней части у немецких овчарок (слева) — «развернутый» и у волков (справа) — острый угол.
(Из Н. Ильина, 1931).

ный или «тупой» (рис. 64) угол, а в F_2 явное выпячивание всех типов угла (рис. 65). В наследовании этого признака принимают



Рис. 64. Форма скулового отростка у F_1 гибрида волка X собака — «промежуточный» угол.
(Из Н. Ильина).

участие две независимых аллеломорфы. Доминирующие гены дают приближение к острому углу, рецессивные гены — к «развернутому» углу.

121

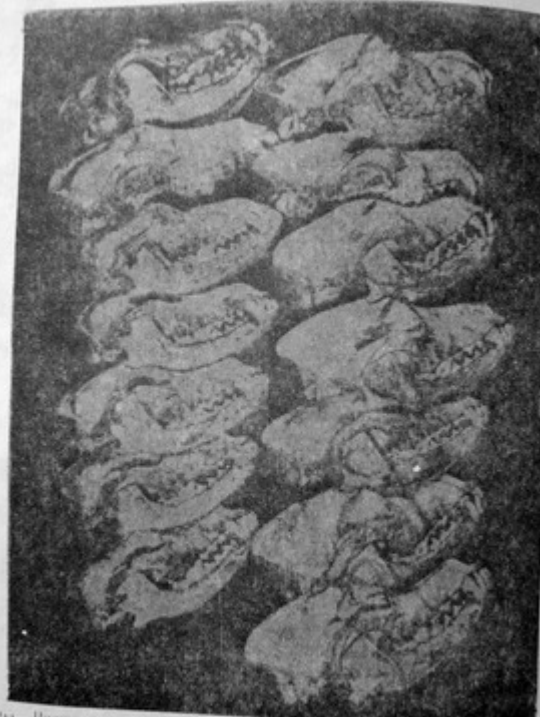


Рис. 65. Расщепление по форме скулового отростка верхней челюсти в F_2 гибридов волка и собаки.
(Из Н. Ильина, 1931).

Кроме того — вероятно менделевское наследование следующих особенностей (Шеме): ширина верхней челюсти (доминирует над скуловой дугой).

122



Рис. 66. Слуховые пузыри округлые у волка (справа) и малые сплюснутые у немецкой овчарки (слева).



Рис. 67. Наследование величины и формы слуховых пузырей при скрещивании волка с собакой. Сверху слева 2 черепа немецкой овчарки, справа — 2 черепа волка, внизу — F_1 волко-собак.
(Из Н. Ильина, 1931).

123



Рис. 68. Расщепление по величине и форме слуховых пузырей в F_2 волко-собак. Крайний правый череп со слуховыми пузырями собачьего типа (малые, сплюснутые), крайний слева — с пузырями волчьего типа (большие, выпуклые), посередине — промежуточные.
(Из Н. Ильина, 1931).

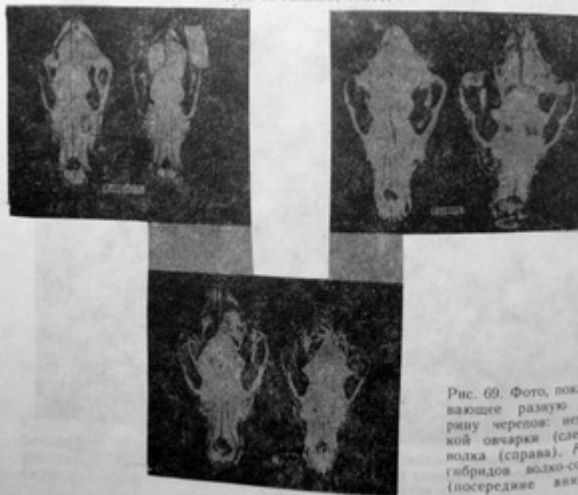
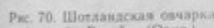


Рис. 69. Фото, показывающее разную ширину черепов: немецкой овчарки (слева), волка (справа). F_1 — гибридов волко-собак (посередине внизу).

124

Интересно указать, что породному типу подвергается не только ряд отдельных черепных особенностей, но даже иногда и форма всего черепа в совокупности. Так например наблюдается интересное явление доминирования (неполного!) кирпичеобразной головы удель-терьера при скрещивании с доберман-пинчером, доминирование бульдогообразности и т. д.

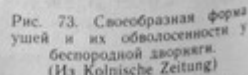
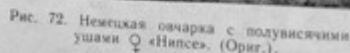
а) Еще Пляте в 1925 г. показал в скрещиваниях египетской безволосой собаки с пинчером, что височье уха доминирует над стоячим. Мои наблюдения дали подтверждение этому на фокстерьерах Москвы. Так например любителям фокстерьеров известны случаи рождения собак со стоячими ушами от двух нормальных височью собак (Ильин).


$$H^u \supset H \supset H_0.$$
$$H^a H^a = H^a H,$$

Наши наблюдения (Ильин, 1927—1930) позволяют дать следующие формулы.

НН=висячие.
НН=полувисячие (рис. 72).
НН=стоячие (рис. 71 и 73).
Наследование постава ушей этим еще не исчерпывается, так как помимо упомянутых типов встречаются еще тип ушей, промежуточный между полустоячим ухом типа «колли» и полувисячим.

Остатываться на этом вопросе однако долее не будем.



6) Н о с. На наследовании формы носа останавливаться не будем и лишь упомянем о своеобразной расплюснутости на две части носового зеркала, которую будем называть *двуносостью*. От такой «двуносости» у пойнтеров сообщал еще С. Бюссье. (1896)

Наши наблюдения показывают неполное доминирование формы ног эрдель-терьера над ногами доберман-пинчера, ризен-шнауцера и т. д.

Имеется ряд данных, говорящих в пользу наследования излишнего против нормы (4 пальца) пятого пальца на задней ноге собак (рис. 75).

Что же касается хвоста, то о наследовании его длины мы уже говорили выше (ч. II, гл. 2 и 5, см. также ниже, ч. IV, гл. 5). Упоминанием здесь лишь, что не только длина хвоста, но и его форма и постав также наследственны. Следует лишь иметь в виду большую фенотипическую изменчивость способа держания хвоста как в зависимости от психо-физиологических особенностей данной особи, так и в зависимости от условий развития.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Наибольшее значение среди физиологических особенностей собак имеют:

1. Особенности высшей нервной деятельности (психо-физиологические).

3. Сила выносливости, м.т.п.

Последняя группа признаков донные совершенно не подвергала генетическому анализу. Что касается болезней, то ряд данных об их наследовании был сообщен выше, в главе о множественных действиях генов (ч. II, гл. 5). Здесь интересно лишь добавить, что врожденная глухота является наследственной, а именно обуславливается одним рецессивным геном.

Анализ наследования признаков высшей нервной деятельности имеет чрезвычайное существенное значение для собаководства, но, к сожалению, мы пока не располагаем серьезными познаниями в этой области.

Единственными работами являются пока что исследования научно-исследовательской кинологической лаборатории Центральной школы в/с РККА и некоторые данные, собранные Адамс-дом.

Л. Адамец сообщает, что активный, «почти нервный» температурный англического пойнтера наследуется по типу неполного инбрида. В степях Моравии были проведены под наблюдением Адамца скрещивания быстро работавших и потому легко подвижных, медлительных в летнюю жару пойнтеров с малотемпературными, медлительными немецкими легавыми. Полученные гибриды пригодны для работы в местных условиях.

научно-исследовательской лаборатории кюнологической лабо-
ратории Центральной школы собаководства, докторам некоторых ма-

Наследуемость этого признака несомненна, но способ наследования не вполне ясен. Здесь однако мы видимому имеем дело с доминирующим признаком.

Таксономия доминирует над нормальным строением ног, как это показал еще Ланг (1910). Ланг опубликовал описание полу-



Рис. 74. Гибрид, ♀, от скрещивания сам-
барара и таксы ♀ — А — сбоку, В —
спереди.
(По Гейму из Ланга, 1914).



Рис. 75. Подмазательные шенки гибриды F_2 лайки и немецкой овчарки — на фоне лапак имеется помимо 4 нормальных, 5-й расширенный на две части пальца. (Ориг.)

туралы, показывающие возможность наследования тормозимости и возбудимости собаки. Одним из интересных результатов тормозимости являются особенности в поведении гетерозиготных собак. Гибриды первого поколения от скрещивания немецких овчарок с лайками (лишь изредка получаются возбудимыми, но либо тормозимыми и инертными, либо инертными и лайковыми (Ильин и Васильев)). Если данное явление не обуславливается вредным действием условий развития воспитания, то оно может быть поставлено в связь с накоплением доминантных генов, например доминантных факторов в F_1 . Если это так, то это было бы случаем гибридной силы при скрещивании — гетерозиса, аналогичного тому, что наблюдалось Литтлем и Тиндлером при изучении наследования предрасположенности к раковому заболеванию (усиление роста новообразований в F_1) и т. п. Лишь во втором поколении можно обнаружить выщепление различных типов высшей нервной деятельности как тормозимых, так и возбудимых (Ильин и Васильев).

В более ясной форме наблюдали подобное явление при скрещивании волка с собакой: тормозимость первого поколения гибридов и выщепление возбудимых и тормозимых во втором поколении (Ильин).

Возможно, что данное явление не представляет собою лишь случайности но является выражением некоторой общей закономерности. Тем не менее это утверждение отнюдь не обуславливает и не требует такой же точно неизменности результатов скрещивания всех производителей и всех пород между собой. И в самом деле: опыт показывает, что гибриды F_1 доберман-пинчера с немецкой овчаркой и доберман-пинчера с эрдель-терьером часто бывают возбудимыми. Это обстоятельство показывает необходимость строго определенного набора различий в генах исходных родителей для получения описываемого результата. Если это так (что близко к полной доказательности), то и некоторые скрещивания определенных производителей — лаек и немецких овчарок могут дать уже в F_1 возбудимых потомков.

Во всяком случае является очевидной наследуемость определенных типов предрасположений по линии высшей нервной деятельности в зависимости от ряда генов. Следует однако иметь в виду возможность сравнительно легкого превращения возбудимой собаки в тормозимую под влиянием чисто внешних факторов: перенесенной чумы, неправильного воспитания и дрессировки и т. п. Также образом наряду с врожденной тормозимостью (и отсюда часто — трусливостью) чрезвычайно часто бывает и приобретенная тормозимость. Одна и другая тормозимость сходны между собой лишь фенотипически, но не генотипически. В то время как тормозимость в первом случае будет передаваться по наследству, тормозимость во втором случае никакого наследственного влияния на потомство не произведет.

В самом последнее время мы получили опытное подтверждение правды этого последнего предположения, т. е. имеем возбудимых гибридов первого поколения от скрещивания определенных производителей: немецкая овчарка — лайка.

129

Весьма вероятно, что высота и тембр голоса собак (лая и воя) являются наследственными, так как отдельные семьи русских гончих обладали резко отличными, разными голосами, сохранявшимися при всех условиях воспитания. Однако, надо сказать, что генетический анализ еще фактически почти не коснулся этой области, и вся работа здесь еще впереди.

ЧАСТЬ IV МЕТОДЫ РАЗВЕДЕНИЯ И ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ СОБАК

ГЛАВА XIV

СЕЛЕКЦИЯ И МЕТОДЫ РАЗВЕДЕНИЯ

Слово «селекция» имеет тройный смысл. Во-первых, селекцией называют особый метод разведения животных, который сводится к отбору животных, обладающих ценными фенотипическими (фенотипический отбор) и генотипическими достоинствами (генотипический отбор). В этом понимании селекция есть один из методов разведения. Во-вторых, словом «теория селекции» обозначают науку которая изучает способы подбора производителей и различные методы разведения животных по их генотипическим и фенотипическим особенностям. И, в третьих, словом «селекция» обозначают совокупность практических мероприятий по улучшению животных и непосредственную практическую работу, которую ведет животновод в производстве с целью улучшения стада животных.

Обозначая IV часть именем «селекция», мы употребляем широкое толкование этого слова, подразумевая совокупность тех приемов и методов, которые употребляются при улучшении данной группы животных (т. е. селекция во втором смысле).

Основное содержание науки о селекции сводится к изучению методов разведения животных.

Что называется методом разведения животных? Методом разведения животных называют способы подбора производителей по их генотипическим особенностям и их здоровью. Ниже мы познакомимся с различными видами методов разведения с различными способами подбора производителей и кроме того познакомимся с теми общими принципами, которые необходимо проводить в жизнь при непосредственной работе по подбору производителей.

Прежде всего перейдем к ознакомлению с различными методами разведения животных. В зависимости от общих целей, которые преследует разведение животных, все методы разведения могут быть разделены на две группы: так называемые консервативные методы и прогрессивные методы.

Как показывает само название, консервативные методы разведения ставят своей целью в основном сохранять и поддерживать на определенном уровне то, что у же имеется в нашем распоряжении.

131

Прогрессивные методы разведения, наоборот, ставят своей задачей непрерывное улучшение данной породы животных, непрерывное продвижение вперед с целью значительного изменения всего облика стада.

На практике в большинстве случаев пользуются консервативными методами с некоторым уклоном в прогрессивность. Разделение на прогрессивные и консервативные методы является условным, как и целый ряд других разделений; на практике мы встречаемся обычно с некоторым «средним» направлением племенной работы.

В настоящее время, в период реконструкции всего нашего собаководства, мы стоим перед большой и очень важной проблемой повышения племенных достоинств наших служебных собак, и потому перед каждым работником служебного собаководства стоит ныне задача усвоения и проведения на практике чисто прогрессивного направления в разведении.

К консервативным методам разведения относится прежде всего так называемое чистое разведение. К прогрессивным методам или же к методам консервативным с уклоном в прогрессивность относится целый ряд более специальных методов разведения, с которыми мы познакомимся ниже.

Что представляет собою «чистое разведение»? (по английски — «пур бриндинг» — pure breeding).

Чистым разведением в обычном животноводческом смысле слова называют такое разведение, при котором спариваемые производители отличаются лишь в тех признаках, которые считаются несущественными для характеристики данной расы или породы. Животновод недавнего времени полагал, что чистое разведение чем-то принципиально отличается от любого другого спаривания производителей, и поэтому животноводы старого времени спаривали производителей при чистом разведении противопоставляли спаривание разнородных производителей, которое они именовали скрещиванием. В действительности однако никакой принципиальной разницы между спариванием и скрещиванием нет. Поэтому в настоящее время мы употребляем термины «спаривания» и «скрещивания» как равнозначные слова. Чистое разведение отличается от разнородного скрещивания только количественно, но не качественно. При скрещивании двух собак, относящихся к одной породе, мы нередко наблюдаем столь же большое различие в генотипе, как и при скрещивании собак, относящихся к разным породам.

В самом деле: мы хорошо знаем, что тот материал, который именуется чистокровным или племенным, в действительности почти никогда не бывает гомозиготным, являясь в большинстве случаев гетерозиготным по нескольким, а иногда и по многим генам. Таким образом, хотя мы и производим чистое разведение, но никогда не гарантированы от возможности расщепления в потомстве, что мы и наблюдаем постоянно в настоящее время.

Несмотря на то, что чистое разведение по существу не является «чистым» в истинном смысле этого слова, все-таки это разведение имеет ряд преимуществ, заключающихся в том, что, работая методом чистого разведения, мы имеем дело с материалом, более

132

или менее стойким по данным признакам и таким образом хотя бы частично устоявшимся в отношении той или иной группы генотипов, большинство собаководов должны значительную часть выведенных чистых прогрессивных пород разводить и с тем, в разведении собак одной породы с целью увеличения количества однотипных собак и дальнейшего повышения их служебных, генотипических качеств.

Этот метод разведения имеет очень большие преимущества для повседневной практической работы и, собственно говоря, должен быть единственным для работы рядового собаковод и собаковод-оолавниаимовца, хотя полной гарантии в чистоте материала у нас далеко нет, но все-таки некоторую уверенность мы имеем.

Если мы в действительности хотим добиться чистоты разведения, то неизбежно должны перейти на более высокую ступень разведения, которая уже по существу представляет собой некий своеобразный метод, применяемый при любом виде производства. Этот метод заключается в так называемом разведении в разведениях, к ознакомлению с которым мы должны сейчас перейти.

ГЛАВА XV

РОДСТВЕННОЕ РАЗВЕДЕНИЕ (ИНБРИДИНГ)

По родственным разветвлениям понимают односторонне или двусторонне спаривание животных, более или менее близко родственное между собой. По этому понятию соответствует английский термин инбрид (Inbreeding) и немецкий — инзукт (Inzucht). При этом в случае спаривания родителей с детьми или брата с сестрой говорят о кровосмешении (инцест); в случае скрещивания животных, находившихся во второй, третьей или четвертой степени прямого или бокового родства, говорят о близком разведении (кросс-бридинг), и наконец в случае скрещивания родственности нечеткой степени — о кровосмешении (инцесте). В зависимости от соотношения к одной заводской линии, говорят о разведении по отношению (линии-бридинг). Название «родственное разведение» применяется как для обозначения скрещиваний при самых близких степенях родства (братья—сестры, отец—дети) родства, так и для обозначения инбрида вообще, независимо от степени родности широкого

Среды и условия жизни вообще и собакособов в частности, при рассмотрении убеждают во вредном действии условий стеньяк родимого как при близниках, так и при более дальних стеньяках общины. Влияние родственного разведения на приписываемую общине, ослабление телосложения собак, уменьшение процент мертворожденности щенков в одном помете, большой процент молодячка противящихся, слабость и малая устойчивость организма, уменьшение веса рождающихся щенков, появление белых отметин, ослабление пигментации и т. д. животных, наклонность к рахиту, появление диспегматоза и т. д. трудно найти такой отрицательный, не приписываемый бы действию инбридинга, появления которого не было бы, что большинство собакособов

Фиг. 12. Убедение это настолько свято...

проведенные на крысах и морских свинках ввиду большей длительности опыта и большего количества исследованных поколений.

Опыты по гибридизации белых крыс были начаты американским исследователем Еленой Кинг (King) в 1909 г. в двух парках крыс, происходящих из одного помета. От этих двух пар крыс путем постоянного скрещивания брата с сестрой из одного и того же помета были получены две линии, в каждой из которых в определенной степени родственные разведения — кровосмешения; потомство одной пары никогда не спаривалось с потомством от другой пары. До 1923 г. всего было получено свыше 7 тыс. пометов, заключающих свыше 50 тыс. крыс; данные об гибридах простираются до 40 последовательных поколений.

При разведении производился суровый отбор. Все слабые, мелкие и порочные животные удалялись, и к спариванию допускались самые крупные и наиболее сильные особи.

В первых же поколениях гибриды крыс обнаружилось проявление вредного действия инбрида, как его представляют себе многие собаководы. В одном поколении из 30 другим наблюдалось бесперывное падение силы и жизнеспособности животных; численность животных в помете стала быстро падать, упав с численности 6,8 особей в первом поколении до величины 5 особей в помете в третьем поколении; многие из родившихся были очень легко весными, среди них часто встречались уроды, очень много было мертворожденных, а некоторые самки даже остались бесплодными. Поверхностный наблюдатель, удовлетворившись описанием картины, пришел бы к выводу, что уже 3—4 поколения инбрида у крыс дают резко выраженное вредное действие на жизнеспособность. Но тщательный исследователь при каждом опыте ставил контрольные наблюдения над нормальными животными, не находившимися под опытом. В данном опыте оказалось, что инбридизированные животные (живущие при тех же условиях, что и инбридизованные, но происшедшие от постоянно неродственных животных), чистый обнаруживали точно такие же признаки «вырождения», что и инбридизированные животные. Как только условия существования и инбридизированные животные, в частности характер получаемых пищи, подверглись коренному изменению, тотчас же и в помете контрольных, так и инбридизированных крыс исчезли все вышеописанные признаки дегенерации: вес рождающихся увеличился, уродства исчезли, плодовитость увеличилась. Таким образом, очевидно, что и в данном случае не инбрид был причиной всех этих неблагоприятных изменений в потомстве, а исключительные условия существования.

Как только неблагоприятные условия были бы заменены нормальными, плодородность, жизнеспособность и вес инбридных животных не только быстро достигли нормы, но даже обогнали такие же величины у контрольных. Большею частью инбридированные животные обладали большим количеством потомства, чем контрольные. Например, в помете было 7,39, в то время как у инбридированных крыс — 6,75 т. е. практически та же величина, с кото-

водов на спаривание брата с сестрой среди породистых собак
считается как на совершенно недопустимое явление.

Для каждого собаководо-практика, не говоря уже о специалисте-собаководе, необходимо точно знать, насколько справедливо мнение о безусловной предности инбрида, как такового. Каковы же фактические данные по этому вопросу? Наблюдаются ли в действительности вышеперечисленные явления как следствия родственных вязаний?

ственного разведения родственного разведения приведем известные. Как например, влияние у сан-бернаров из отродья (племен) течения, наблюдающиеся у гошпи-гунде. По свидетельству немецкого известнейшего гошпи-гунде-гошпи-гунде (Shame), у этих собак, разводимых ветеринарного врача Р. Шеме (Shame), у этих собак, разводимых в течение многих лет без участия посторонних производителей, наблюдается наклонность к исчезновению пигмента, укорочение верхней челюсти и выдающаяся нижняя челюсть (субулозидный прикус), частое появление рахита, слабое развитие костяка (с «рыхлыми» костями), порочные задние ноги и т. д. Эти данные нередко приводятся собаководами в доказательство вреда от инбрида.

Штауб (Staub) произвел сбор сведений относительно условий разведения и содержания этих собак. При этом было установлено, что гошпид-гунде в течении многих поколений содержались в очень плохих условиях существования: они жили в помещениях холодных и сырых, с полом, выложенным каменными плитами; пища была чрезвычайно скудная и заключалась в жидкой похлебе с хлебом и кукурузой; суки не имели почти никакой возможности к достаточно нормальному физическому развитию, ибо не обладали достаточным выгулом, и т. д. Само собой понятно, что такие условия содержания никоим образом не могут способствовать улучшению расы или даже развитию признаков потомства на уровне нормального состояния; очевидно именно эти плохие условия содержания собак и ответственны за появление и развитие вышеперечисленных отрицательных особенностей у гошпид-гунде.

Следует отметить, что собаководственная практика прямо перенасыщена аналогичными примерами, основывающимися на недостаточной изученности того или иного случая. Кроме того необходимо подчеркнуть, что все более или менее отрицательные с точки зрения практики признаки, появление которых приписывается влиянию инбрида, появляются не только при спаривании близких родственников, но и при скрещиваниях безусловно неродственных между собою производителей. Следовательно разбор наблюдаемых на практике случаев никоим образом не может дать указаний — является ли появление того или иного вредного признака результатом действия инбрида самого по себе, или же оно является следствием тех же причин, что вызывают появление подобного свойства и при скрещиваниях неродственных. Осведомленные наблюдатели, производимые практиками, несомненно для решения нашего вопроса, и для этого необходимы специально поставленные, планомерные селекционные опыты.

Такого рода опыты были поставлены и на собаках (о них сообщу ниже), но особенный интерес представляют собою опы-

рой был начат опыт (6,8). При всем этом потомство одной пары хотя и незначительно, но несравненно ясно отличалось от потомства другой пары: крысы от одной пары обладали несколько большей плодовитостью, а крысы от другой исходной пары характеризовались более ранним наступлением половой зрелости и большей продолжительностью жизни.

Что нам даст гэты вопыт? Он паказвае, што гібрид, спарожыўшыся з гатункам, хутка прыводзіць да ўзнікнення новай групы жывотных у вельмі кароткім часе. Гэтыя вынікі дазваляюць зрабіць высновы аб прыродных і селекцыйных пераходах, якія адбываюцца ў прыродзе і ў сельскай гаспадарцы. Улучэнне ў гэтых даследаваннях спецыяльнага паддзелу ў Інстытуте жывёлагаўдзялення і жывёлаводства, які займаецца даследаваннямі па генетыцы і селекцыі жывёл, дазваляе ўдасканаліць іх і зрабіць больш плуцкімі.

Изложенный вывод не вызывает никаких сомнений, ибо он подтверждается всей совокупностью данных опытов Кинг, и большая часть которых я изложил выше.

Значение наследственных особенностей взятых производителей для того или иного характера образующего потомства при скрещивании бриде с еще большей ясностью вытекает из опытов родственного разведения морских свинок, детально изученного американским ученым С. Райтом (Wright). Опыты были начаты в 1906 г. с 35 парами морских свинок, от 23 из которых были получены отдельные семьи путем тесного инбрида (ницеста) братьев с родными сестрами. Работа производилась до 1921 г. включительно, за которое время было получено свыше 30 тыс. животных, обильноющих до 20 поколений. В отличие от опытов с инбридом кроликов отбора разводимых морских свинок не производилось.

При рассматривании всего материала из этих опытов удалось установить понижение плодотворности и жизнеспособности потомства. Однако детальное обследование отдельных инбридированных семей показало, что между ними наблюдаются очень сильные отличия. Так например в то время как одна семья давала большое количество мертворожденных, другие семьи рождали очень мало мертворожденных; одни семьи давали малое количество детенышей в помете, другие семьи — большое количество; одни рождали легковесных детенышей, другие — полновесных; одни приносили молодняк, медленно растущий, другие — быстро растущий; одни состояли из животных, сильно восприимчивых к туберкулезу, другие превосходили неинбридированных свинок в отношении устойчивости против туберкулеза и т. д.

Таким образом между отдельными семьями наблюдаются ясно заметные отличия. Напротив, внутри отдельных семей наблюдаются полное сходство во отношении всех наследственных признаков — как физиологических: плодородность, скорость и характер роста и развития; общая жизнеспособность, устойчивость против заболеваний и т. п., так и внешнеморфологических: окраска, расцветка и прочие признаки формы. Гибрид в течении многих поколений апоматически привел к подбору и закреплению однообразных наследственных факторов.

Если родители обладают наследственными факторами, обуславливающими проявление отрицательных («вредных») признаков,

1950-1951

то вся инбридированная семья, полученная от этих родителей, проявляет соответствующие отрицательные признаки; если же исходная родительская пара обладает генами положительных («по-хорошему») признаков, то именно эти признаки оказываются за-крепленными в их инбридированном потомстве. И в том и в другом случае спустя короткий срок инбрид автоматически приводит к образованию однородной группы вполне гомозиготных животных, при разведении обнаруживающих идеальную постоянность; следовательно инбрид сам по себе не оказывает вреда, а при хороших и сильных потомках, как и при прочих видах разведения, но при не только из изложенных выше опытов, но также и из многочисленных других опытов, как например опыты по инбриду коз, опыты на овцах, рогатом скоте и т. д.

Длительный инбрид уменьшает гетерозиготность и увеличивает гомозиготность данной группы. Скорость повышения гомозиготности выражена С. Райтом в точной формуле.

Прирост числа гомозигот, само собой понятно, зависит от степени родства инбридируемых животных и от числа поколений инбрида.

При самооплодотворении (возможном только у низших организмов) процент гомозигот уже во втором поколении достигает свыше 85, а в четвертом поколении — свыше 95.

При скрещивании братьев с сестрами скорость увеличения гомозиготности медленнее, хотя практически достаточно велика и является наибольшей из всех возможных случаев разведения собак. С величинами в 50% гомозигот через восемь поколений инбрида брата с сестрой величина гомозиготности достигает 90%, а через 11 поколений — 95%. Приблизительные числа увеличения гомозиготности при инбриде брата с сестрой дает следующая упрощенная таблица:

Поколение инбрида	Приблизительный % гомозигот
Исходная, случайно-скрещивавшаяся группа	50
2-е поколение	70
4-е »	85
6-е »	90
8-е »	94
10-е »	96
12-е »	98
14-е »	99

При постоянном инбридировании двоякоплодных братьев с двоюродными сестрами увеличение гомозиготности идет более медленным темпом. Так через 8 поколений число гомозигот будет приблизительно 75%, а через 12 поколений приблизительно 82%. При более далеких степенях родственного разведения увеличение числа гомозигот идет еще медленнее (рис. 76).

Еще медленнее конечно образование гомозиготных групп при неродственных скрещиваниях.

Оба основных вывода из опытов инбрида, описанных выше — вывод о безвредности инбрида самого по себе и вывод об автома-

тическом подборе однообразных наследственных факторов — находят полное подтверждение и на собаках.

Очень интересный опыт на собаках был специально проведен ученым Шапоружем (Chapourge). Он подучил гибрида мопса с боксером и скрестил его с его же матерью — мопсом; полученных таким образом самцов он опять скрещивал с этой же суккой — мопсом в течении ряда поколений.

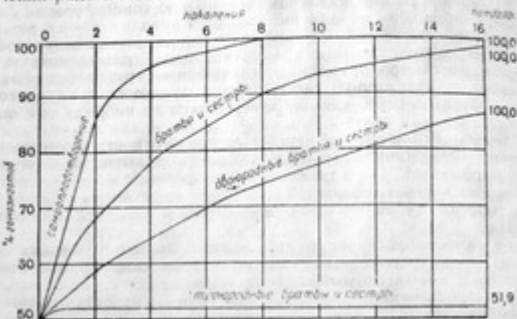


Рис. 76. Падение гетерозиготности при гибриде. По вертикали — процент гетерозиготных особей. (По Райту, 1922).

Это скрещивание может быть передано следующей схемой:

	$\bar{Q} M_1$ (мопс) $\times$ $\bar{C} B_1$ (боксер)
1-е поколение	$\bar{C} B_1 \times \bar{Q} M_1$
2-е »	$\bar{C} B_2 \times \bar{Q} M_1$
3-е »	$\bar{C} B_1 \times \bar{Q} M_2$
4-е »	$\bar{C} B_2 \times \bar{Q} M_2$

и т. д.

Ясно выраженное кровосмешение в этом опыте не оказало никакого вредного влияния на здоровье и жизнеспособность рождавшихся и выросших собак, число которых в данном опыте достигло около 50. (Все рождавшиеся собаки обязательно обследовались лично Шапоружем, так что ошибок быть не могло). Напротив, Шапоруж полагает, что отметил благоприятное воздействие этого скрещивания на здоровье рождающихся щенят.

При этом необходимо указать, что кобель B_2 , сын суки — мопса M_1 и одновременно ее внук, правнук и праправнук — обнаруживал почти полное сходство с типом мопса, приближение к которому начиная с B_2 с каждым поколением становилось все больше, так что пятое поколение помесей практически уже представляло собою семью мопсов.

138

Таким образом эти опыты Шапоружа целиком и полностью согласуются с общими выводами о действии инбрида, которое я изложил выше.

В практике разведения собак можно найти очень много примеров безвредного действия многократно примененного инбрида. Шапоруж приводит родословную одного из знаменитых английских сеттеров — «Дэзи I», которую мы даем здесь в сокращенном виде.

Таблица 10

КОРАП				ШПИНГ			
Кора I		Фред I		Кора Базр		Рок II	
Белл I	Дэзи I	Малль II	Рок (а)	Джет I	Регент	Джет I	Регент
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Малль	Понто	Белл I	Дэзи I	Пег	Рок
Плат	Плат	Дэзи I	Пег	Рок	Малль II	Плат	Плат
Стар. Малль	Понто	Стар. Мал					

5. При отборе родственное разведение дает очень быстрое закрепление отбираемых признаков, что ведет к ускорению инбрида. Производители из инбридированной семьи обладают гораздо большей степенью гомозиготности и следовательно «константности» в разведении, нежели производители, получаемые отбором при неродственном разведении.

ГЛАВА XVI

ЧИСТЫЕ ЛИНИИ И ОТБОР

При тесном инбриде, т. е. при непрерывном последовательном скрещивании братьев с сестрами, получаются, как мы видим, однородные линии животных, получили название кровных линий, или же blood line (blood line). Идеалом селекционной работы и должно являться получение кровных линий.

Конечно название такой линии — «кровная» является чисто условным, так как никакой связи между кровью и передачей по наследству отдельных генотипически обусловленных признаков нет. Кровная линия обладает высокой степенью гомозиготности, причем гомозиготность тем больше, чем больше поколений инбрида прошло с момента начала работы.

Кровная линия является группой животных до известной степени аналогичной чистой линии, которая наблюдается только у растений. Под выражением «чистая линия» подразумевается потомство, происходящее от одной особи, размножившейся путем самооплодотворения. Такого рода потомство конечно может быть получено только у организмов, могущих соответствующим образом размножаться, т. е. у растений. Хотя у животных «чистой линии» в строгом смысле получить нельзя, но на практике нередко blood line неправильно называется чистой линией. Только тот материал может быть сочтен высокоценным, который содержит большое количество кровных линий по данным хозяйственно-полезным признакам.

Чистая линия противопоставляется так называемой популяции (населению) — от латинского слова populus (народ). Популяция называется фенотипически и генотипически разнородная группа животных, представляющая собою смесь большого количества генотипов. С популяцией мы всегда имеем дело, когда начинаем работать на каком нибудь исходном материале (обычно генотипически мало изученном). Таким образом можно сказать, что все ныне живущее население в Москве составляет популяцию людей Москвы.

Чистая линия и популяция резко отличаются между собой в изменениях, которые происходят в той или другой при воздействии естественного или искусственного отбора.

Регулярно проводимый даже чисто фенотипический отбор может произвести чрезвычайно резкое изменение в облике всей группы животных. (Учение о большом значении естественного и искусственного отбора легко даже в основу эволюционного учения).

141

теории, разработанной Дарвином). Может возникнуть вопрос: до какой же степени отбор, проводимый в данной группе животных, может давать результаты. Если взять популяцию и производить в ней искусственный отбор, то нетрудно убедиться, что этот искусственный отбор из поколения в поколение даст например увеличение средней величины веса данной группы. Но это увеличение веса при искусственном отборе не будет беспрерывным. Через несколько поколений, в некоторых случаях раньше, а в других позже мы дойдем до известного предела в работе по подбору. Продолжаемый далее отбор не даст никаких результатов, и у нас будет сохраняться средняя величина, достигнутая в результате отбора.

Чем можно объяснить это явление? Скандинавский ученый Иогансен показал, что отбор в пределах популяции сводится к тому, что мы отбираем (выбираем) из совокупности различных генотипов определенную чистую линию; чем дольше будем проводить этот отбор, тем больше вероятность того, что мы в конце концов отберем довольно однородный с генотипической точки зрения материал. Как только мы выделим из данной популяции отдельные чистые линии, тотчас же неизбежно придем к пределу, дальше которого отбор не будет иметь влияния. С точки зрения современных генотипических представлений нетрудно понять, что если мы имеем дело с количественными признаками, то действие отбора в популяции сводится по существу к накоплению однородных факторов, и когда мы выделим чистую линию гомозиготную по имеющимся в данной популяции однозначным факторам, то тогда и наступает конец возможности отбора.

Возникает вопрос: а что будет, если производить отбор в пределах чистой линии? Длительные опыты, поставленные Иогансеном в течение шести лет, показали, что отбор в пределах чистой линии не дает никакого результата.

Отбор в пределах чистой линии является недействительным. Это обстоятельство является совершенно естественным, так как в пределах идеальной чистой линии мы имеем дело с гомозиготным материалом; поэтому ясно, что отбору не с чем оперировать.

Под влиянием действия отбора не может получиться создание нового наследственного признака или новой группы генов. Отбор является только механическим сортировщиком, который отбирает, ликвидирует одни генотипы и оставляет другие. Так как в чистой линии имеется 100% однородных, в идеале — гомозиготных форм, то ясно, что отбор здесь никакого эффекта дать не может. Это обстоятельство должно быть нами постоянно учтено в нашей повседневной работе.

Как видим, отбор может быть двух видов: во-первых, отбор может быть только по фенотипу, — это так называемый фенотипический отбор; во-вторых, отбор по характеру получаемого потомства и по наследственным зачаткам — это генотипический отбор. Принципиальная разница между ними заключается в том, что в первом случае мы работаем по существу вслепую, так как не обращаем внимания на генотип, во втором случае мы работаем, пользуясь определенными руководящими данными, которые дает нам генетика.

142

для служебных целей. Это тоже является примером промышленного скрещивания.

Перейдем ко второму виду гетерогенного спаривания. Вторым методом его является так называемая видоая гибридизация, суть которой заключается в скрещивании животных, относящихся к различным видам.

Этот метод гетерогенного спаривания по существу представляет собою некоторое видоизменение торгово-промышленного скрещивания, так как оно в животноводстве в большинстве случаев применяется с целью получения пользовательного животного, хотя в некоторых случаях применение его может быть и несколько шире.

При скрещивании например лошади с ослом или кобылы с самцом-ослом получаются мулы и лошаки, которые представляют собой чрезвычайно выносливых животных. При скрещивании лошади с зеброй получаются зебронды, которых используют для сельскохозяйственных работ на юге Украины, в государственном заповеднике; эти помеси крупнее и зебры и лошади.

Волк при скрещивании с собаками дает вполне плодотворное потомство. Точно так же шакал с собакой дает плодущее потомство. Немецким ученым Гильце и Мером были получены тройные помеси: волко-шакало-собаки.

Напротив, лиса с собакой потомства не дает. Описанные «лисо-собаки» представляют собою продукт ошибки или заблуждения. Даже искусственное оплодотворение между лисой и собакой остается без последствий.

Недавно наши опыты (Ильин, 1923—1930) показали, что при скрещивании волка с собакой наблюдается явное наследование всех признаков по законам Менделя. Отсюда вытекает возможность постоянного использования волка для скрещивания его со служебными собаками (лишь в умелых руках).

ПРЕОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ (ГРЕЙДИНГ)

Третий метод гетерогенного спаривания называют преобразовательным скрещиванием (или — поглощением «грейдинг»). Это такой метод работы, при котором добиваются вытеснения генов данной улучшаемой группы животных путем замещения их генами из другой улучшающей группы животных. В работе по наследованию чисто качественных монофакторially обусловленных признаков этот метод почти не имеет никакого значения: он применяется преимущественно в работе по улучшению количественно измеренных признаков, и именно признаков, наследуемых в зависимости от ряда однозначных факторов.

Преобразовательное скрещивание, производимое в течение долгого ряда поколений, в конце концов может дать настолько большое видоизменение фенотипа и генотипа данной группы животных, что практически они приближаются в данной улучшаемой группе.

Задача вытеснения одних генов и замещения их другими генами достигается путем систематического употребления в случку самцов улучшающей породы и выбраковкой всех гибридных самцов.

143

Несмотря на все принципиальное различие, ни тот, ни другой отбор не в силах дать нам какое-либо изменение в пределах чистой линии. Изменение это может наступить лишь в том случае, если в этой линии произойдет мутация или в эту линию будет введен какой-либо новый ген путем скрещивания с другой группой животных.

Инбрид и генотипический отбор должен являться двумя мощными факторами в нашей повседневной практической работе.

ГЛАВА XVII

РАЗНОРОДНОЕ СПАРИВАНИЕ

В противоположность чистому разведению отличают так называемое гетерогенное (разнородное) спаривание (кроссбридинг). Гетерогенным спариванием называют методы разведения при которых спаривают разнородных производителей, в крайнем случае принадлежащих к разным породам или же к разнородностям. Гетерогенное спаривание в большинстве случаев является методом, более трудным по своему осуществлению, чем чистое разведение, более трудным для своего применения на практике больших знаний и требует для своего осуществления в большинстве случаев и эффективность этого в большинстве случаев. В большинстве случаев и эффективность этого в большинстве случаев. В большинстве случаев и эффективность этого в большинстве случаев.

Гетерогенное спаривание подразделяется на несколько различных видов.

ПРОМЫШЛЕННОЕ СКРЕЩИВАНИЕ И ВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

Первый метод гетерогенного спаривания — это так называемый метод торгово-промышленного скрещивания, преследует своей целью получение пользовательных животных, т. е. таких, которые могут быть использованы сами по себе своей работой (или мехом, мехом и т. д.), но не могут служить для племенных целей.

Мы хорошо знаем, что наше служебное собаководство нередко нуждается в такого рода животных, которые своим фенотипом: выносливостью, дрессированностью, хорошими рабочими качествами — даже независимо от своих генотипических особенностей, т. е. хорошие же генотипические достоинства нужны для наших животных для того, чтобы иметь хороших производителей, т. е. хороших же генотипов необходим для того, чтобы иметь хорошую живую фабрику потомков, производящую большое количество однородного хозяйственно-полезного материала (шенков).

Интересным примером получения немецкими легавыми в Моравии является спаривание пойнтеров с немецкими легавыми в Моравии с целью получения собак, уравновешенных (см. ч. III, гл. 6).

В некоторых районах нашего Союза пользуются например скрещиванием немецких овчарок и доберман-пинчеров с целью получения хорошо работающих, хорошо дрессирующихся рабочих собак.

144

а в некоторых случаях и самок (сходных с первичным малопородным материалом).

Эти полученные гибриды рассортировываются таким образом: все самцы идут на убой, и из самок выбирают наилучших и только в крайнем случае оставляют в стаде. Оставленные на племя гибриды в следующем поколении после выбраковки опять должны пускаться на скрещивание с улучшающей породой. Таким образом, производя в течение поколений непрерывное скрещивание с улучшающей породой и производя непрерывную выбраковку самок и строжайший отбор среди самок, можно добиться того, что в течение сравнительно короткого срока мы создадим новую группу животных, сравнительно более высококлассных, чем исходная взятая популяция.

Когда таким образом будет создана группа более совершенных животных, следует приступить к инбриду, чтобы добиться повышения гомозиготности среди этой группы.

Этот метод скрещивания иногда называется поглощением, так как при этом как бы производится поглощение одной породы признаками другой породы.

Этот метод имеет не малую ценность в так называемом экстенсивном хозяйстве, т.е. хозяйстве, которое рассчитано в своем ведении на сравнительно большую площадь и в котором имеется сравнительно малая затрата труда и специального оборудования. Поэтому этот метод мог бы быть ценным для тех товарищей, которым придется иметь дело не только с хорошим импортным племенным материалом, но и с большой массой малопородных местных собак.

Животновод старого времени предполагал, что при работе преобразовательным скрещиванием или поглощением удастся добиться изменения свойств крови данного организма; почему и результат скрещивания улучшающей с улучшаемой породой назывался «полукровкой», а результат скрещивания гибрида обратно с улучшающей породой назывался «3/4-ти кровкой», последовательный результат скрещивания назывался особями, имеющими 7/8 кровь и т.д.

Таким образом неправильные представления старых животноводов можно изобразить в следующей схеме:

$$\begin{aligned} M \times K \\ 1/2 \times K \\ 3/4 \times K \\ 7/8 \times K \\ 15/16 \times K \end{aligned}$$

т.д., где М — местная улучшаемая порода, и К — улучшающая культурная порода. М при скрещивании с К дает полукровку.

145

Полукровка, скрещенная с К, дает 3/4-кровку, 3/4-кровка, скрещенная с К, дает 7/8-кровку и т.д.

Эта схема исходила из представления, что якобы мы имеем дело с непрерывным поглощением крови одной группы кровью другой породы. Очевидно это базируется на взгляде, что кровь является носителем наследственности. Еще Чарльз Дарвин и предшественники считали, что кровь является местом скопления наследственных зачатков организма, что было высказано им в форме гипотезы, которую он сам назвал временной, не считая ее истинной, но необходимой для временного объяснения фактов. Гипотеза эта, называемая гипотезой пангенезиса, гласит, что каждый орган выделяет наследственные зачатки в кровь. Все зачатки, попадающие в кровь, собираются в половых клетках. Чтобы проверить правильность или неправильность этого, был поставлен целый ряд экспериментов. Из их большого числа достаточно привести несколько примеров. Красивый эксперимент был поставлен английским ученым Гальтоном. Он рассуждал таким образом: если в самом деле в крови содержатся наследственные зачатки свойств данного организма, то тогда мы сможем изменить потомство данного организма путем переливания ему крови из другого организма, обладающего другим наследственным составом. Для контроля он скрестил двух белых чистопородных кроликов и получил при этом белое потомство; далее, спаривая черных кроликов, выбрав таких, которые давали только черное потомство, он перелил всю кровь из черного в белого, и наоборот. Эта операция конечно не легка и удается только при достаточной умелости и аккуратности. Если наследственные зачатки передаются через кровь, то в случае такого рода переливания, мы должны получить изменение потомства. Действительность же показала, что никакого изменения потомства в результате такого рода операции не происходило.

Другой интересный опыт был проделан английским ученым Гиппом. Он исходил из следующих рассуждений: если через кровь передаются наследственные зачатки, то мы должны тогда наблюдать воздействие организма матери на свойства потомка, который развивается внутри матки и снабжается кровью, исходящей из матки. Для того, чтобы проверить это предположение, им проделан был следующий чрезвычайно тонкий опыт. Он брал проверенных в смысле потомства серо-заячьих фландров и белых ангорских кроликов, оплодотворял белого кролика белым, а фландров — фландрами, и после того как со дня оплодотворения прошло несколько дней, он производил операцию беременным самкам: вскрывал брюшную полость, разрезал матку, извлекал оплодотворенное яйцо из белой крольчихи и пересаживал в матку беременной серой фландрской крольчихи, но предварительно прооперированной с удалением имевшегося яйца. Если наследственные зачатки содержатся в крови, то оплодотворенное яйцо, будучи пересаженным в утробу серо-заячьей самки, должно было бы дать серо-заячьего кролика. Опыт же показал, что никакого изменения в развитии окраски при этом не происходило. Оплодотворенное яйцо с набором наследственных зачатков развивалось в белого кролика и в том

146

здесь оперируют такими терминами, которые никакого отношения к генетике не имеют. Точно также слово «чистокровный» должно быть взято из нашего повседневного лексикона и заменено другим более подходящим словом.

Слово «чистокровный» в том смысле, как оно понимается собаководом, не включает в себя содержания, касающегося генетических особенностей. Таким термином часто обозначают животное, экстерьер которого приближается к идеальному стандарту.

Поскольку нас интересуют работы должны заниматься выяснением гомозиготности и гетерозиготности животного и, откинув слово «чистокровный», заменить его суждением, с одной стороны, о фенотипе животного и, с другой, — о его генотипе.

Чтобы закончить вопрос о преобразовательном скрещивании следует перечислить некоторые правила, которым необходимо следовать в случае применения преобразовательного скрещивания.

1. Ограничиваться в работе немногими признаками. Чем меньше отличительных признаков между улучшаемыми и улучшающими группами собак, тем легче и быстрее можно получить улучшенных животных, наиболее приближающихся к полной гомозиготности. Поэтому необходимо прежде всего обращать внимание на наиболее важные с хозяйственной точки зрения признаки, игнорируя признаки малопользуемые.

2. Производить фенотипический отбор среди получаемых гибридов.

3. Добиваться, насколько это осуществимо, производства генотипического отбора, т.е. выбирать для племенного разведения животных, дающих наилучший приплод.

4. Применять породистых производителей, наиболее близких к гомозиготности по признакам, подвергающимся селекции.

5. Гибридных самцов подвергать выбраковке, спаривая полученных самок с производителями улучшающей породы.

При указанных условиях уже 3—4 последовательных скрещивания с хорошими самцами могут значительно поднять общий уровень улучшаемых собак.

ВВODНОЕ (АУТКРОССИНГ) И ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Четвертый метод гетерогенного спаривания называется в в о д н ы м скрещиванием (ауткроссинг). Старые животноводы называли это скрещивание «прилитием капля крови». Само собою понятно, что это последнее название совершенно не соответствует действительности, так как при скрещивании ни о каких каплях крови и вообще о крови речи быть не может.

Вводным скрещиванием называется такой метод, при котором несколько раз (или вообще говоря несистематическое, шаблонное) спаривание улучшаемых производителей с улучшающей породой. Полученные гибриды вновь спариваются с исходной формой, причем при помощи генотипического отбора стремятся закрепить те гены, которые желательны было бы ввести в исходную породу путем скрещивания ее с улучшающей породой.

147

148

случае, когда было пересажено в утробу серо-заячьей самки, и наоборот.

Интересные опыты были поставлены итальянскими учеными Морпурго с кроликами и Ильиним (1924—1925) — с морскими свинками. В своих опытах автор этой книги исходил из следующих предположений: если в крови находятся наследственные зачатки, то можно было добиться изменения окраски кролика путем сшивания его кровяного русла с кровеносной системой кролика другого цвета. Морпурго, правда, не имел в своем распоряжении генетически проверенного опытного материала, мне же удалось работать с генетически точно проверенными животными.

В простейшем случае можно взять белую свинку ишить эту свинку, предположим, с черной свинкой, обладающей генами, унаследованными над соответствующими генами, имеющимися у белой свинки.

Сшивание производится таким образом: разрезаются бока свинки, кожа, подкожный слой, мышцы брюшины и последовательно сшиваются. Понятно, что эта операция чрезвычайно трудная и не все животные при этом выживают, но в положительных случаях удается добиться того, что в случае удачного сшивания, пороки одного животного совершенно, срываются с пороками другого и совершенно невозможно установить границу между кожей одного и другого животного. Гистологическое исследование показывает, что удается добиться полного сращения кровеносных сосудов.

Если ввести какое-нибудь химическое вещество в кровь одного животного, то получается переход этого химического вещества в кровь другого животного. Например можно ввести эфир под кожу одного животного, и тогда засыпает оба. Если у ирриального животного удалить обе почки, то оно издает с признаками почечного отравления, или уремии; если у одного из двух сшитых животных удалить почки, то оба остаются живыми, но почки соседа начинают усиленно функционировать и увеличиваться в размере. Если отделить одного от другого, то животное, лишённое почек, вскоре издыхает.

Такого рода искусственное соединение двух организмов в один новый организм получило название п а р а б и о з а.

Парабиоз, казалось, мог разрешить вопрос о передаче наследственных особенностей организма, через кровь.

Если бы в организме черной свинки находились наследственные гены, хотя бы химические вещества, обуславливающие развитие черного цвета, то при сшивании черной свинки с белой, мы должны были бы добиться роста черных волос у белой свинки.

Мы взяли также двух белых животных, из которых одно было лишено основного фактора окраски и обладало геном-возбудителем пигмента, а другое было лишено некоторых других генов, необходимых для развития пигмента. Если бы гены функционировали в крови, то тогда бы основным фактором от белого животного — перешел бы к альбиносу, а ген-возбудитель второго животного — перешел бы к животному, обладающему фактором окраски, и они должны были бы после сшивания стать оба черными.

Опыт показал, что несмотря на то, что они должны были соединиться между собою, никаких изменений пигментации при парабиозе не произошло.

Приведенных мною опытов совершенно достаточно, чтобы показать, что кровь никакого отношения к передаче генов, обладающих наследственными признаками, не имеет. Понятно, что гены крови могут поэтому лишь ввести, в заблуждение, потому что

гетерозиготами рождаются щенки с длинными нормальными хвостами (хвосты при этом отрезаются или попросту выдергиваются). Бурбон обладает от рождения коротким зачаточным хвостом, что является главным отличительным признаком этого порождения, так как тип телосложения и формы головы является малопостоянным. По свидетельству С. а. б. а. н. е. в. а., разновидность эта выведена путем длительного подбора куших псов.

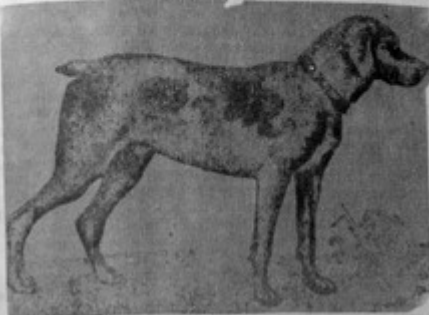


Рис. 77. Летная собака, брак-бурбон («бурбон») с приращенно-коротким хвостом.
(По Беллери, из Сабанова, 1896).

Изложенные факты указывают, что рождение короткохвостых и бесхвостых щенков среди нормальных собак оставалось и является сейчас загадкой человека, следствием чего и являются очевидные попытки подбора и выведение короткохвостых пород. Это приводит к мысли, что быть может и обычной обрезания (купирующей) хвостов является как подражание естественным случаям рождения приращенно короткохвостых собак. Нам кажется это вполне вероятным, и следовательно при этом обычный ход рассуждений собаковода должен быть поставлен на голову: не потому ли рождается изредка приращенно короткохвостые щенки, что в родящихся породе практикуется обрубание хвоста, а потому именно такой породе практикуется обрубание хвоста, что нередко наблюдается в появлении обычной обрубания хвоста, что нередко наблюдается в появлении приращенно короткохвостых щенков.

Аналогичные данные, показывающие на неслучайность механических повреждений, известны и из других областей.

¹ Это конечно относится к тем случаям, когда обрубание хвоста вызвано прямой необходимостью, как например помеха хвоста и затруднение при калении у ездовых гонимых лаек (хотя и этот случай подлежит детальной проверке).

курицы показало, что никакого изменения ее наследственных задатков не произошло. Она дала такое же потомство, как и до того, как это изменение произошло.

Не останавливаясь на дальнейших примерах, отметим, что современные научные данные с полной несомненностью установили, что все признаки, приобретаемые данным организмом в течение его индивидуального существования, по наследству не передаются.

Таким образом в повседневной практической работе нечего опасаться передачи по наследству того физиологического состояния, в котором находится данный организм. Так например, нечего бояться, что производитель в состоянии линьки или с невылизанной шерстью пока целиком шерстью передаст это своему потомству. Точно так же плохое выдрессированная собака, что касается влияния здоровья, то оно не оказывает специфического влияния на потомство, но может являться неблагоприятным моментом для условия протекания беременности (см. ниже, гл. 6).

Вопрос о взаимоотношении организма и среды в смысле образования наследственных признаков является эволюционным вопросом, и здесь лишь нужно сказать, что внешняя среда безусловно является фактором, ответственным за эволюцию организма. Она является фактором, который может вызвать новые наследственные признаки, но это вызывание происходит не путем наследования приобретенных признаков, т. е. не путем закрепления того, что получилось в фенотипе данной особи под влиянием внешней среды—это происходит путем мутации в генах, вызванной внешними факторами. При этом одной из характерных особенностей получения мутации под влиянием внешних факторов является тот факт, что между количеством внешнего раздражителя и качеством получаемого признака никакой связи нет (экспериментальное возмущение мутации—см. об этом курсы общей генетики).

Таким образом никакого решающего влияния состояние, в котором находится организм, на потомство не производит.

Главнейшее, что должно быть учтено в производителе, — это генотипические особенности. Как же подходить к подбору производителей в каждом отдельном случае?

Ознакомившись с различными методами разведения и с вопросом о наследовании приобретенных признаков, постараемся вкратце изложить схему подбора, независимо от применяемого метода скрещивания.

ГЛАВА XIX

СХЕМА ПОДБОРА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ

Подбор производителей, как мы видели, является одной из основных задач при разведении собак. Удачный или неудачный выбор кобеля и суки как производителей определяет качество получаемого потомства. Поэтому для достижения успеха является подбор производителей. Однако для выяснения, правильно ли подобраны производители, не следует забывать и о гигиене вязки, правильном уходе за беременной и кормящей сукой и о рациональном воспитании молодяка.

У одного племени, живущего в Африке, имеется интересный обычай: по наступлении половой зрелости производится удаление всех волос на теле за исключением волос на голове. Несмотря на то что этот обычай применяется в течении нескольких тысяч лет, все-таки волосы приходится выщипывать.

Таким образом все механические повреждения, без всякого сомнения, по наследству не передаются. Может возникнуть вопрос: быть может более глубокие изменения по наследству передаются? Опыт показал, что любое приобретенное изменение, вызванное в организме, по наследству не передается.

Приведем один очень показательный пример, который был получен ученым, защищавшим возможность приобретения наследственных признаков.

Это опыт с саламандрами, произведенный ученым Каммерером. Как мы видели (см. I ч.), у саламандры можно вызвать изменение окраски путем помещения ее на соответствующий фон. Нормальная расцветка черных и желтых пятен при помещении на желтый фон в течении нескольких лет изменяется в сторону увеличения желтого, а на черном фоне—увеличения черного. В природе встречаются две разновидности саламандр одна, типичная, содержащая большое количество черного пигмента, а другая—очень малое количество его, расположенного в виде полосок. Если скрестить обыкновенную типичную форму с полосчатой, то наблюдается обыкновенное расщепление во втором поколении: три типичных и одна полосчатая.

Каммерер брал более темную, типичную саламандру и помещал ее на желтый фон. В течении четырех лет окраска ее становилась более желтой и сходной с полосчатой формой. После такого видоизменения окраски он удалил из саламандры половую железу и пересаживал ей нормальную половую железу от типичной, более черной саламандры. Если те химические изменения, которые произошли в фенотипе организма, могут передаваться зародышевым клеткам путем соматической индукции, тогда ясно, что при пересадке новой железы должно получиться изменение генов в пересаженной железе и тогда у этой саламандры в новой половой железе должны образовываться иные гены, нежели присущие этой половой железе (типичной формы), а именно—гены полосчатости: саламандра, по фенотипу приближающаяся к полосчатой форме, должна была давать гены полосчатой формы, а не типичной, обыкновенной формы.

Опыт показал противоположное: если взять типичную форму, превратившуюся в полосчатую и подвергшуюся пересаживанию половой железы после пожелтения, и скрестить с приращенной половосчатой формой, то родятся все типичные неполосчатые, потому что сходство это является лишь фенотипическим сходством и никакого изменения генов признаков нет.

Интересный эксперимент произвел американский ученый Липпикотт. Работая с курами голубого цвета, он установил, что в некоторых случаях голубая курица к старости белеет. Эти куры были генотипически выверены, и генотип каждой из них он знал. На этом примере можно легко высказать вопрос: влияет ли изменение сомы на гены, или нет. Скрещивание этой побелевшей

ном уходе за беременной и кормящей сукой и о рациональном воспитании молодяка.

Собаковод, желая заняться разведением, должен прежде всего тщательно продумать весь вопрос и поставить себе совершенно ясную и определенную задачу, которую он хочет преследовать при получении молодяка.

Исходя из этой цели и применяясь к конкретному материалу, имеющемуся в нашем распоряжении, мы выбираем метод скрещивания, а исходя из цели и метода скрещивания, мы и проводим конкретную работу по выбору партнеров для скрещивания самцов и самок.

Сознательный собаковод должен прежде всего помнить, что служебная собака предназначена для несения определенной работы, как нужной и важный помощник человека, а отнюдь не является игрушкой и забавой для бездельника. Отсюда ясно, что общей целью, которая объединяет всех советских собаководов, является создание мощных массивов наиболее производительных функционирующих собак, соответствующих требованиям, предъявляемым к ним нашим служебным собаководством. В осуществлении этой цели мы должны стремиться к получению молодяка с наследственными задатками полезных служебных качеств, но отнюдь не гнаться за требованиями прихотливой моды, стремящейся надеть собаку рядом порою и изящных, но бесполезных особенностей.

ОБЩИЙ ПОДХОД К ВЫБОРУ ПРОИЗВОДИТЕЛЯ

Доньше у нас общепринято в собаководстве, что подбором производителей занимаются почти исключительно владельцы (и питомники) сук, владельцы же кобелей не прилагают специального труда и особенно не задумываются над выбором партнера, наиболее соответствующего их кобелю. Однако мы считаем необходимым в интересах развития служебных качеств нашего собачьего материала настоятельно рекомендовать владельцам собачьего материала как и владельцам сук, активно прорабатывать вопросы подбора производителей, как партнеров для своей собаки независимо от ее пола. Обычной ошибкой собаководов является то, что он закрепляет самца-производителя и к этому самцу подбирает различных самок. В действительности же в процессе работы надо избегать такого рода односторонности и производить взаимный подбор.

Заводчик только тогда сможет более или менее сознательно подобрать партнера для своего животного, если он будет знать производителей (и притом задолго до самой вязки),—это должно быть изучение своего собственного пса и лишь затем по возможности также детальное изучение намеченного кандидата в партнеров.

В чем заключается выбор производителя? Он заключается прежде всего в оценке производителя. Мы должны оценить качество данного животного как кандидата в партнеров к другому животному с целью получения желаемого приплода или непосредственно в первом поколении, или в более далеком будущем. Не генетик при подборе производителей производит оценку только по эк-

экстерьеру животного, только по фенотипу, по внешним признакам животного. Мы же должны при оценке производителей оценивать не только их фенотип, но и генотип, то есть наследственность, сколько генотипических признаков. Мы должны прежде всего стараться выявить генотип животного по данным, интересующим нас признакам.

Изучение и оценка собаки как производителя распадается на следующие конкретные отделы: 1) изучение экстерьера, 2) оценка ее здоровья, 3) испытание ее рабочих качеств и 4) выяснение ее наследственных (генотипических) особенностей.

ЭКСТЕРЬЕР

Определенные требования к экстерьеру для нас необходимы, поскольку для выявления физиологических свойств собаки она нуждается в совершенно своеобразной совокупности признаков ее строения, морфолого-анатомических особенностей, которые позволяют животному быть рабочей «машиной» для осуществления рабочих способностей собаки. Следовательно необходимо, чтобы собаковод, познакомившись со стандартными требованиями для данной породы, критически разобрался в них и практически изучил примеры типичных представителей.

При этом не следует ограничиваться поверхностным осмотром собаки. Чрезвычайно желательно биометрическое (измерительное) исследование. Далее необходимо детально разобраться во всех отдельных признаках своей собаки, тщательно обдумав, какие из особенностей являются лишь результатом неблагоприятных внешних условий развития и воспитания (например недоразвитие из-за голодания, плохого выгула и т. д., следы разгита и пр.) и какие из особенностей обусловлены наследственными особенностями родителей (общий тип строения туловища и конечностей, форма черепа и т. д.). При разведении служебных собак мы должны быть особенно требовательны по отношению к практически важным свойствам и игнорировать все второстепенное, несущественное, маловажное.

КОНДИЦИИ

То физиологическое состояние, в котором в момент исследования находится собака, обязательно отражается и на ее формах. Это состояние называется кондицией (дословно—состояние). То физиологическое состояние, в котором находится в данный момент собака, обязательно отражается в той или иной степени на здоровье и формах животного; поэтому на некоторые собаки с теми или иными условиями. Кондиция организма некоторых собак склонны придавать слишком большое значение. В действительности же кондиция производителя никак не определяет

Такого рода биометрическое исследование пока еще не вошло широко в обиход служебного собаководства. В дальнейшем необходимо будет обратиться к широкому развитию таких исследований путем создания служебных собак путем. В настоящее же время биометрическое исследование лаборатория может быть произведено в научно-исследовательской лаборатории Центральной Школы военного собаководства РККА по предварительному согласованию.

157

шим значением в наследовании не обладают, имея то же самое значение, что и здоровье производителя.

Кондиция производителя относится к числу приобретенных в течение данного периода индивидуального развития собаки. Все же признаки приобретенные, т. е. полученные у взрослого животного под влиянием факторов внешней среды, условий развития, содержания, кормления и т. д., как мы уже знаем, по наследству не передаются и не оказывают никакого влияния на наследственные особенности рождающегося молодняка, как это твердо установлено наукой.

ЗДОРОВЬЕ

При оценке здоровья производителей следует отличать наследственные болезни от приобретенных.

Наследственные болезни особенно вредны, так как они, в явном ли виде или в скрытом состоянии, обязательно передаются потомкам и по мере наличия их у производителя должны безусловно дисквалифицировать производителя. К числу таковых например относятся: глаукома (повышенное глазное давление), колобома (дефекты в радужине глаза), периодическое воспаление глаз, серое бельмо хрусталика (наследственная катаракта), свистящее удушье, расщепленность неба, некоторые виды эпилепсии (падучей) и т. д. Нередко болезни передаются по наследству не как таковые, а в форме предрасположений к ним (периодическое воспаление глаз и т. п.).

Приобретенные болезни имеют гораздо меньшее значение, поскольку они не затрагивают наследственных зачатков и по наследству не передаются. Поэтому целый ряд таких заболеваний, особенно в слабой степени, препятствием к спариванию служить не может (кожные заболевания, глистные инвазии и т. д.).

Тем не менее общее здоровье производителей имеет очень большое значение, поскольку здоровые дети могут получаться легче всего от здоровых родителей. При этом состояние здоровья суки по большей части имеет большее значение, чем здоровье кобеля, так как больная мать обычно не может дать хорошее потомство ввиду того, что условия развития щенков в ее утробе будут далеки от нормы и щенки в утробе истощенной матери не смогут получить в достаточном количестве питательных веществ и развиваться слабым и хилым. Вообще нужно принять за правило—больную суку не вязать. Здоровье самца также может иметь здесь значение, так как от больного, истощенного самца может быть не вполне здоровая сперма; кроме того установлено, что в случае некоторых заболеваний самца происходит деформация сперматозоидов, в некоторых случаях—слабая активность их и даже иногда нарушена целостность хвостика сперматозоидов. В отдельных случаях однако помощь советом окажет ветеринарный врач.

РАБОЧИЕ КАЧЕСТВА

В тесной связи со здоровьем собаки находится и ее работоспособность. Следует однако твердо помнить, что состояние работоспособности собаки перед вязкой и в момент ее, степень обученности,

158

ведения животных. Поэтому совершенно необходимо каждому собаководу ознакомиться хотя бы с начатками генетики и с современными принципами племенного разведения.

ПРОСТЕЙШЕЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНОТИПИЧЕСКИХ ДОСТОИНСТВ

Основная конкретная задача при выборе партнера для спаривания заключается в определении генотипических особенностей производителя. Определить генотип производителя полностью нет никакой необходимости (и практически невозможно). Следует лишь стремиться установить, насколько ценен генотип животного в отношении интересующих нас признаков.

Родословные в этом отношении приносят не так уж много пользы. Самым лучшим доказательством ценности генотипа производителя является качество производимого им потомства. Таким образом учет всего потомства мероприятий для оценки племенных достоинств собаки. К сожалению, в настоящее время организация такого рода учета в государственном масштабе пока еще не налажена, но мы настраиваем ныне о проведении соответствующих мероприятий. Тем более сознательный заводчик обязан ныне собирать как можно полнее сведения о племенной работе данного интересующего его производителя и вести точнейший учет всего потомства своей собаки.

Делая оценку данного производителя, следует иметь в виду как качество его потомков, так и отношение числа хороших потомков к неудовлетворительным. Общий высокий уровень большинства его потомков имеет большее значение, чем наличие одного выдающегося примера наряду с большим количеством малоудовлетворительных животных. Еще более конечно обесценивает способность данного производителя давать со всеми суками малоценное потомство. При этом следует выяснять, являются ли потомки от данной суки (кобеля) в среднем лучшими по данному признаку, чем мать (отец) в том же возрасте, или же худшими, и так с разными партнерами: данного кобеля с лучшими и худшими суками и наоборот.

К сожалению, суки в меньшей степени могут быть подвергнуты такой индивидуальной оценке производительности ввиду меньших количеств их вязок, чем кобели. Последние конечно редко когда могут быть так полно обследованы (особенно в начале их племенной работы).

Поэтому помимо оценки потомства данного производителя необходимо изучить племенные достоинства бл и ж а й ш и х родителей: отца, матери, братьев, сестер, далее дядей и теток родителей.

Если отец данного производителя с разными суками и его мать с разными кобелями давали хорошее потомство, это даст

В имеющихся вскоре появиться в печати «Трудах научно-исследовательской зоологической лаборатории Центральной школы в/с РККА» печатается статья о генетическом обосновании ведения родословных книг.

В родословных собак мы считаем совершенно необходимым учет братьев и сестер данной особи и братьев и сестер родителей.

160

дрессированности собаки, продолжительность и качество ее обучения не имеет и к а к о г о значения в передаче этих свойств потомству. Передается по наследству лишь наследственные задатки, определяющие способность собаки к обучению. Поэтому безразлично, был ли хорошо выдрессирован производитель, или плохо. Важно лишь, чтобы он обладал соответствующими наследственными задатками. Это же относится и ко всем остальным рабочим качествам собаки. Все эти свойства передаются по наследству в виде тех или иных предрасположений. Здесь особенно важно внимательно наблюдать за поведением и вдумчивость заводчика, так как здесь уловить наследственные особенности производителя нередко трудно, нежели в других случаях.

НАСЛЕДСТВЕННЫЕ ЗАДАТКИ

Однако наибольшее значение при подборе по рабочим качествам, точно так же, как и по экстерьеру и здоровью, имеют наследственные задатки производителей. Таким образом мы видим, что следует обратить особое внимание на различие между признаками и наследственными задатками производителей.

Все признаки, которые можно обнаружить у взрослого животного: экстерьерные, физиологические (рабочие качества и пр.), анатомические и т. д. в совокупности, как мы знаем из предыдущего, называются фенотипом. В подборе производителей наиболее важным является отнюдь не фенотип собаки, а ее способность рожать то или иное потомство при скрещивании с определенными особями. Следовательно основное значение при этом имеет совокупность наследственных задатков животных, т. е. его наследственная конституция, или генотип.

Практическая ценность производителя тем выше, чем лучше потомство он способен давать. Следует различать между умением увеличивать количество животных и умением повышать их качество.

Широко распространены мнения: «подобное производит подобное», «яблоко от яблони не далеко падает» и т. п. Как мы знаем из вышеизложенного все подобные суждения совершенно неверны. Далеко не каждая хорошая по внешности и рабочим качествам собака может дать столь же хорошее потомство. Наоборот, очень часто «подобное производит неподобное» и т. д. Производитель, будучи очень низок по своим индивидуальным качествам, может тем не менее давать выдающееся потомство, передающее по наследству свои особенности. И наоборот, идеальный пес может давать никчемное потомство. Каждый опытный собаковод, порывшись в своей памяти, сможет вспомнить не мало примеров из повседневной жизни (хотя бы последних лет), подтверждающих последние положения.

Отсюда ясна необходимость изучения основных законов наследственности для каждого собаковода, особенно для разведения собак чистого собаководства, желающего заниматься разведением. Еще раз следует со всей настоятельностью подчеркнуть огромное значение, которое имеет данные генетики для практического раз-

159

подыскивают для нее кобеля с соответствующими хорошими племенными качествами. Отнюдь не понимая это так примитивно, как это делают собаководы, у которых распространен уравнивающий подбор по внешности производителя.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подбор производителей является одним из основных методов повышения служебных качеств нашего собачьего материала. Успешное развитие советского собаководства определяется прежде всего успешным использованием тех наших внутренних возможностей, которые заложены в наследственных особенностях наших собак как импортированных, так и местных. Наряду с мероприятиями, способствующими улучшению условий содержания, воспитания и развития собак, улучшение генофонда—основа быстрого и успешного развития служебного собаководства в СССР.

Поэтому мы должны обратить особое внимание на изучение и разработку проблем генетики и селекции служебных собак, помня о том, что качество массовых собак определяется тем фондом закладываемых в них наследственных задатков, ценных служебных качеств, концентрация которых (задатков) и быстрота накопления зависит от правильной, генетически обоснованной работы по подбору производителей.

Быстрая работа по улучшению генофонда наших собак возможна лишь при условии ичерпания всех наших внутренних ресурсов как по линии собачьего материала, так и по линии полного использования в этом отношении наших наличных кадров. В отношении первого следует заострить внимание прежде всего на правильном генетическом подборе производителей и, во-вторых, на необходимости детального исследования местных пород нашего Союза: лайках, украинских овчарках, закавказских овчарках и т. д. На этом последнем вопросе в настоящей книге мы из-за отсутствия места остановились лишь ненадолго.

Что касается вопроса о кадрах, то здесь мне хотелось бы обратиться к призыву ко всем работникам служебного собаководства о необходимости быстрее приложения к повседневной практической работе достижений современной генетики. Работа эта очень трудна, готовых рецептов нет и быть не может, и поэтому успех может быть достигнут лишь путем длительного и упорного труда в производстве и прежде всего путем работы над собой. Упорно двигаясь вперед и повышая свою генетическую грамотность, мы будем работать для успешной социалистической реконструкции собаководства как части всего народного хозяйства СССР.

¹ Подробнее см. о местных породах СССР в печатающемся ныне «Трудах научно-исследовательской зоологической лаборатории Центральной школы в/с РККА».

Работы автора настоящей книги по генетике собак.

1. Основные законы наследственности и киология. «Собаководство и дрессировка», № 1 за 1926 г.
2. Скрещивания собак, отличающиеся по многим признакам. Там же, № 6 за 1926 г.
3. Рубиноглазые у млекопитающих. — Собаки. Труды лаборатории Московского зоопарка, т. I, 1926 г.
4. Рубиновые глаза у собак. «Собаководство и дрессировка», № 1 за 1928 г.
5. — О влиянии родственного разведения. Там же, № 7 и 8 за 1928 г.
6. Внешний вид служебных собак.
7. Теоретические основы разведения собак. 2 главы (XI и XII) в «Руководстве по использованию военнотрудовых собак в РККА», Гиз, М., 1930 г.
8. Научные основы подбора собак-производителей. «Собаководство и дрессировка», № 11 и 12 за 1930 г.
9. Наследование окраски у доберман-пинчеров. Труды Ленинской Академии по физиологии развития, т. VI, 1931 г.
10. Расщепление при скрещивании волка и собаки и материалы по генетике домашней собаки. Труды Ленинской Академии по физиологии развития, т. VII, 1931 г.

Помимо того ныне печатается ряд статей автора и его сотрудников в «Трудах научно-исследовательской зоологической лаборатории Центральной школы в/с РККА».

Литература по генетике собак и подбору производителей помимо работ автора, к сожалению, совершенно отсутствует на русском языке. На иностранных языках литературы по генетике с собаководческим уклоном также нет, но зато имеется ряд специальных работ по генетике собак, освещающих тот или иной узкий вопрос. Главы по разведению собак в руководствах по собаке далеко недостаточны по содержанию и не стоят на современном научном уровне, а потому и непригодны.

Для дальнейшего усовершенствования лучше всего порекомендовать общие курсы по генетике. Из них мы считаем наиболее пригодными для этой цели следующие:

1. Синиот Э. и Дени Л. Курс генетики. Гиз, М., 1931 г.
2. Гольдшмидт Р. Учение о наследственности.
3. Филиппченко Ю. А. Генетика. Гиз, 1929 г.

ожидать более ценного генотипа и у данной особи. Производительные племенные качества отца и матери имеют большое значение в оценке генотипа данного производителя. Племенные качества брата и сестры в отношении к передаче свойств дрессировки, экстерьерных количественных особенностей, выносливости и т. д. имеют такое же значение в оценке генотипа данной особи, как и племенные достоинства родителей. Большая однородность племенных качеств однопородников данного производителя чрезвычайно повышает шансы на хорошие племенные достоинства.

Далее имеет некоторое значение и однородность или разнородность по своим качествам тех семей (пометов), в которых родители данного производителя, т. е. иначе говоря, учет фенотипов и племенных качеств дядей и теток исследуемой особи.

Прадеды не имеют большого значения в оценке производительности данной собаки, а об остальных предках совершенно не приходится и говорить; наличие классных предков, начиная с прадедов, никаким образом не может хоть сколько-нибудь гарантировать генотипическую ценность производителя.

Наибольшее значение в оценке производительности данной особи имеют племенные особенности ближайших предков и ближайших боковых родственников: особое значение при этом имеют именно самцы, племенные качества которых, ввиду их большой отобразности и меньшего числа, в среднем обычно выше качества самок.

СХЕМА ОЦЕНКИ ПРОИЗВОДИТЕЛЯ

Таким образом при сознательном выборе производителя по его наследственным достоинствам необходимо изучить:

1. Фенотип самого производителя (экстерьер, рабочие качества и здоровье).
2. Фенотип его отца, матери и деда, бабушки.
3. Собственное потомство производителя при скрещивании с разными партнерами.
4. Племенные достоинства его отца при вязках с разными самками.
5. Племенные достоинства его матери при вязках с разными кобелями.
6. Племенные достоинства его братьев и сестер как однопородников, так и прочих с разными производителями. В частности обратить особое внимание на племенные особенности однопородников.

Практически при выборе производителя прежде всего обратиться внимание на качество даваемого им потомства с разными партнерами. Далее выяснить, имеет ли он хороших родных братьев и сестер, дающих хорошее потомство и дающих плохое потомство (отношение первых ко вторым). Наконец выяснить фенотип и племенные качества его родителей.

При этом стараются произвести уравнивающий подбор производителей: при плохих племенных качествах (испытанных или предполагаемых, судя по ближайшим родственникам) данной суки

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	Стр.
Введение. Киология как наука	3
Часть I. Изменчивость собак	5
Глава I. Общие данные об изменчивости собак	7
Глава II. Ставка изменчивости	11
Индивидуальная изменчивость	12
Групповая изменчивость	13
Глава III. Динамика изменчивости	22
Изменчивость, вызываемая прямыми влияниями внешней среды	—
Изменчивость, вызываемая наследственными различиями	28
Часть II. Общие законы наследования в применении к собакам	—
Глава IV. Основные законы Менделя (наследование качественных признаков)	31
Задачи по генетике собак (№№ 1—14)	50
Глава V. Наследование количественных различий в проявлениях признаков	51
Глава VI. Новобразования при скрещиваниях	60
Глава VII. Явления альбилизма	63
Глава VIII. Мутационность действия генов	68
Задачи (№№ 15—23)	72
Часть III. Наследственные свойства собак (частная генетика собак)	72
Глава IX. Типы окраски и расцветки шерсти	74
Типы окрасок служебных собак	94
Типы окрасок сторожевых собак	97
Типы окрасок борзых собак	98
Типы окрасок у таксов	99
Типы окрасок летучих и голых собак	106
Глава X. Типы окраски глаз	112
Обзорная таблица основных генов окраски собак	113
Глава XI. Типы структуры шерстного покрова	118
Глава XII. Экстерьерные особенности формы и телосложения	119
Телосложение, рост и величина	125
Череп, его размеры и форма	127
Уши и нос	128
Глава XIII. Физиологические особенности	—
Конечности и хвост	—
Часть IV. Методы разведения и основы селекции собак	131
Глава XIV. Селекция и методы разведения	133
Глава XV. Родственное разведение (инбридинг)	141
Глава XVI. Чистые линии и отбор	143
Глава XVII. Разнородное скрещивание и видовой гибридизация	144
Промышленное скрещивание и видовой гибридизация	148
Преобразовательное скрещивание (грейдинг)	150
Введение (аутроосинг) и воспроизводительное скрещивание	155
Глава XVIII. Наследование преобретенных признаков	156
Глава XIX. Схема подбора производителей	157
Общий подход к выбору производителей	158
Экстерьер	159
Кондиция	159
Здоровье	160
Рабочие качества	162
Наследственные задатки	162
Простейшее определение	162
Схема оценки производителя	162
Заключение	—