

М.Н. Сотская

Генетика окрасов собак. Ликбез.

Часть 1. При первом взгляде на многообразие пород собак создается впечатление о невероятном разнообразии их окрасов, систематизировать которое чрезвычайно трудно. Общее впечатление об окрасе создается в результате большого количества факторов: длины, формы извитости и толщины волос, сочетания цвета шерсти и подшерстка, общего состояния шерстного покрова собаки и т.д. Тем не менее, число этих факторов не безгранично и возникновение различных цветовых вариантов подчиняется вполне определенной закономерности.

Окрас шерстного покрова зависит от типа пигмента, формы пигментных гранул и распределения их по волосу и корпусу собаки, интенсивности, возрастной динамики и структуры шерстного покрова собаки. Пигментные зерна могут распределяться по волосу с различной плотностью и присутствовать как в корковом слое, так и в сердцевине. Иногда они распределены равномерно в клетках различных слоев волоса, иногда скапливаются в периферических или, наоборот, центральных отделах слоев. Они могут варьировать и по величине. Так, например темные остевые волосы содержат большие эллипсоидные гранулы, а более светлые и тонкие волосы подшерстка – мелкие сферические. Отдельные гранулы меланина могут группироваться и образовывать кластеры самой разнообразной формы.

При равномерном и плотном распределении пигмента тон окраски интенсивный.

Плотность пигмента может быть неодинаковой в остевых, покровных волосах и подшерстке. Остевые волосы, как правило, толще и окрашены ярче. Существует ряд факторов, прекращающих синтез феомеланина, в волосе. От этих факторов зависят оттенки окраса.

Многие окрасы меняются с возрастом. Это может быть вызвано как изменением структуры шерстного покрова, так и с перераспределением пигментов в волосе, нарушением процессов синтеза пигментов, действием факторов, препятствующих нормальному проникновению пигментов в волос. Корковый и покровный слои волос со временем частично стираются, мутнеют, и поэтому волосы перед линькой могут быть менее яркими, по сравнению с только что выросшими.

Визуальное восприятие окраса в огромной степени зависит от того, каким образом эумеланин и феомеланин распределяются по волосу и телу собаки

При сплошном окрасе гранулы эумеланина и феомеланина равномерно распределены по волосу. Волос окрашен одинаково от основания до конца. Сплошные окрасы бывают четырех цветов различной интенсивности: черный, коричневый, рыжий и белый.

У всех диких животных пигменты в волосе распределяются кольцевыми зонами: черная, желтая, лишенная пигментов (белая). Подобный тип окраса называется зонарным или "агути"- по названию южноамериканского грызуна, имеющего такой окрас. Зоны волоса могут иметь разную ширину и различную последовательность. Так конец волоса может быть черным, середина волоса желтая, а основание лишено пигмента. Так образуется рыжий с темными концами окрас, называемый соболиным.

При белом окрасе волосы лишены пигментов. При этом они, часто имеют сердцевину заполненную воздухом и обладают низкой теплопроводностью. Именно этим, обусловлена, зимняя окраска некоторых видов диких животных Севера.

Кроме, собственно окраса у собак принято выделять расцветку, под которой понимается наличие пятен, отличных от остального тона. Существует две основные группы расцветок: белая пятнистость и желтая пятнистость.

У животных с белой пятнистостью наблюдается большая изменчивость этого признака. В том случае, когда основной фон темный, окрас называется пегим по цвету основного окраса (черно-пегий, рыже-пегий и т.д.). Когда основной фон белый, окрас называется по цвету основного окраса черно-пятнистым, желто-пятнистым, коричнево-пятнистым. К разным вариантам белой пятнистости относятся и такие окрасы, как крапчатый, чалый и мраморный.

Желтая пятнистость выражена в виде подпала и чепрака различной интенсивности и протяженности, а также сильно варьирующей тигровости.

Трехцветный окрас образуется из сочетания пятнистого или пегого окраса с подпалом или чепраком. Поэтому, если присмотреться, то видно, что рыжие пятна у трехцветных собак всегда располагаются на традиционных зонах расположения подпала, но не на спине или хвосте.

Идентификацию окрасов сильно осложняет то, что одни и те же окрасы в различных породах часто называются совершенно по-своему. Поэтому многие владельцы воспринимают окрасы своих питомцев генетически некорректно, допуская путаницу в использовании терминологии и определении признака.

Говоря о генетической сущности того или иного окраса необходимо помнить, что он всегда является результатом сложного, но в то же время вполне определенного взаимодействия несколько пар аллелей. Таким образом, несмотря на то, что окрасы относятся к категории качественных признаков, они всегда полифакториальны.

Так, например, для образования черного окраса необходимо наличие, по крайней мере, пяти пар аллелей: В-С-D-E-K. Кроме того, существует еще множество генов-регуляторов, работающих на разных стадиях онтогенеза, способствующих правильному процессу синтеза пигмента, своевременной его миграции в кожу и волосы и т.д.

Более того, при рассмотрении того или иного окраса нужно помнить, что фактически мы имеем дело не с генами как таковыми, а с признаками, образованными целым рядом генов, часто сцепленных между собой. В настоящий момент приходится сталкиваться с тем, что некий признак, по традиции называемый геном или аллелем, существует и наследуется совершенно определенным образом, а молекулярно-генетический анализ ДНК не подтверждает наличия отдельного гена, инициирующего этот признак. Подобные факты, скорее всего, говорят о том, что данный признак является более сложным, чем принято считать.

В подавляющем большинстве случаев под общепринятым обозначением отдельных аллелей на самом деле скрываются комплексы.

4.2.

ФАКТОРЫ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПИГМЕНТОВ ПО ВОЛОСУ И КОРПУСУ СОБАКИ.

Визуальное восприятие окраса в огромной степени зависит от того, каким образом эумеланин и феомеланин распределяются по волосу и телу собаки. Этот процесс также генетически детерминирован. За него отвечают три генетических локуса – А, Е и К

ЛОКУС А "агути" (agouti). Точное генетическое обозначение этого гена – agouti signalling protein (ASIP), место локализации – 24 хромосома

Локус А представляет собой серию множественных аллелей.

Основные аллели локуса

- аy (Ay)

- aw
- at
- a

Аллели, инициирующие формирование зонарного и соболиного окраса

Аллель ay (yellow) – обуславливает образование так называемого соболиного (sable) окраса. Иногда его называют фавн (fawn – олений). Иногда говорят о рыжем с зачернением или затенением, муругом и т.п. При этом окрасе эумеланиновая зона волоса смещена к концу, феомеланиновая к середине, а бесцветная к основанию. Эумеланиновая зона может располагаться на самом конце волоса или простираться почти до самого его основания. Соответственно этому окрас может выглядеть как чисто рыжий с легкой темной рябью на спине или почти как черный. При наличии коричневого эумеланина темные концы волос могут стать практически незаметными. Аллель ay распространен весьма широко.

Робинсон обозначал этот аллель Ay и называл его "доминантным желтым". С его легкой руки это название прочно укоренилось в кинологической терминологии.

СОБОЛИНЫЙ ОКРАС

Соболиный окрас обусловлен сочетанием аллелей ayayB-E-куку. При этом окрасе у собаки волосы рыжие с темными концами, длина которых заметно варьирует. В одних случаях они практически незаметны, и сохраняются у длинношерстных собак только на концах ушей, а в других – отнимают значительную часть волоса. Длина темного конца волоса находится под значительным влиянием генов-модификаторов затеняющих полигенов. В результате собаки соболиного окраса могут быть почти чисто рыжими, а иногда очень сильно затемненными. Среди шпицеобразных собак восточной группы: шиб-ину и т.д. распространен так называемый сезамовый окрас – рыжий с ярко черными концами волос, который на довольно короткой шерсти создает впечатление припорошенности черным.

Собаки соболиного окраса отчетливо разделяются на две группы:

- Равномерно окрашенные – с однородным окрасом морды, конечностей и нижней части тела,
- Рыжие с "диким" распределением интенсивности пигментации – обратной маской, более светлыми конечностями, грудью и т.д. Подобный рисунок отчетливо выражен у собак японского происхождения и носит название «уражиро»

За счет чего возникает такое различие в распределении пигментов по корпусу не совсем ясно. Можно выдвинуть ряд гипотез его возникновения.

Соболиный окрас имеет тенденцию сильно меняться с возрастом. Так, щенки многих пород имеют почти черный или серый окрас. Подобным же образом окрашены и типичные дикие представители соболиного окраса – красные лисицы. Лисята в раннем детстве имеют серый окрас.

Многие соболиные собаки имеют маску, большей или меньшей протяженности. Такой окрас широко распространен у догов, боксеров, мопсов, среднеазиатских и кавказских овчарок, сенбернаров, бельгийских овчарок, пекинесов и др.

Вообще соболиный окрас весьма широко распространен как среди собак так и среди диких псовых.

Аллель aw(wild) – вызывает зонарное распределение пигментов в волосе и обуславливает «дикий» тип пигментации и типичен для многих аборигенных пород и пород "дикого" фенотипа. При зонарном окрасе волосы разных частей тела могут иметь разную ширину кольцевых зон и несколько отличаться по цвету, образуя достаточно характерный «дикий» рисунок. Так, обычно волосы, расположенные по гребню спины, имеют более широкие черные зоны, чем волосы, расположенные на животе и лапах. А у волос, растущих на хвосте, черные зоны оказываются смещенными к концу, а желтая зона и зона, лишенная пигмента - к основанию волоса. У маленьких щенков зонарность может быть совершенно незаметной из-за того, что разноцветные кольца в волосе оказываются узкими и слишком сближенными. Затем, по мере роста собаки и увеличения длины волос, зоны как бы растягиваются и становятся явными. Таким образом, равномерно окрашенные темные щенки постепенно светлеют и приобретают характерный для зонарности рисунок. У собак, носителей коричневого эумеланина образуется зонарно-коричневый окрас.

Подобно соболиному, зонарный окрас часто сочетается с рисунком темной маской.

ЗОНАРНО-СЕРЫЙ ОКРАС

Основными окрасообразующими аллелями зонарно серого окраса являются: awaw B-E-куку.

Зонарно-серый окрас имеют собаки многих пород – немецкие овчарки, лайки, кавказские и среднеазиатские овчарки, шнауцеры, хаски, маламуты, вольфшпицы, шнауцеры, борзые и т.д. Этот окрас отличается большой степенью полиморфизма. Среди собак наблюдается необычайное разнообразие его фенотипов. Фактически, аналогичная изменчивость этого признака наблюдается и у диких родичей собаки – волков, шакалов и койотов. Часто он дополняется обратной или темной маской

У короткошерстных собак зонарность может быть практически незаметной и создает только некоторую неровность окраса. Серый окрас подобного типа имеют серые короткошерстные борзые, левретки, американские стаффордширские терьеры и др.

При наличии факторов, снижающих уровень синтеза феомеланина, желтые зоны волоса становятся бесцветными, придавая зонарно-серому окрасу серебристый оттенок (аналогично окрасу "перец с солью" шнауцеров). Под воздействием этих аллелей светлые отметины на корпусе собаки становятся чисто белыми или светло-серыми. Они могут в большей или меньшей степени контрастировать с основным окрасом. Еще больший контраст «диким» отметинам придает «обратная» маска. Подобный тип зонарного окраса наиболее типичен для аляскинского маламута, сибирского хаски и некоторых западносибирских лаек.

Светлый рисунок на голове обычно сочетается с сильно осветленными конечностями и нижней частью корпуса. У некоторых собак этот окрас несколько напоминает чепрачный.

Сильно варьируют и оттенки зонарного окраса. Он может быть буроватым, с хорошо выраженными желтыми, оранжевыми или красными зонами и, соответствующим окрасом отметин с более короткой или более светлой шерстью. Интенсивность и оттенки данного окраса могут зависеть от ряда причин, например, от типа феомеланина. Так, собака – носитель темно красного феомеланина будет иметь темно-бурый окрас с выраженным рисунком интенсивно окрашенного подпала. Подобный окрас имеют, например, суомен лаппинпорокойра, некоторые кавказские овчарки и похожие на них пастушьи собаки других горных пород.

Интенсивность зонарно-серого окраса зависит от действия многочисленных генов-модификаторов, вызывающих изменения в относительной ширине кольцевых зон волоса. В тех случаях, когда относительно более широкими оказываются желтые зоны, окрас становится зонарно-рыжим, увеличение ширины бесцветных зон ведет к общему осветлению окраса. Аналогичный эффект достигается и когда широкие желтые зоны имеют бледную окраску.

При значительном сужении желтых и бесцветных зон – волос становится практически черным. Большую роль в формировании этого окраса имеют и затеняющие полигены, способствующие расширению эумеланиновых зон волоса в его концевой части. Механизм действия этих полигенов недостаточно изучен.

Наиболее типичный зонарно-серый окрас с выраженным диким рисунком наблюдается у собак с шерстным покровом дикого типа. У длинношерстных собак этот рисунок оказывается в большой степени смазанным и производит впечатление равномерного. Дикий рисунок заметно меньше выражен и у собак с короткой шерстью. Так некоторые короткошерстные борзые, американские стафордширские терьеры имеют вполне выраженную зонарность шерсти почти, без какого-либо рисунка на корпусе собаки.

Среди немецких овчарок, шпицев, кавказских и среднеазиатских овчарок широко распространен зонарно-серый окрас с темной маской. В случае замены черного эумеланина на коричневый образуется зонарно-коричневый окрас. Он отмечается у сибирских хаски, бордер колли, австралийских овчарок, русских цветных болонок, чи хуа хуа и др.

Название «зонарный» для этого окраса принято далеко не во всех странах. Так в системе АКС (Американский кинологический клуб) этот окрас называют волчьим или диким соболиным (wild sable) Это вызывает определенные сложности для определения окрасов пород, использующих стандарты этой системы. Так, например, у чихуахуа соболиный и зонарный окрасы объединены под общим названием соболиный. У пекинесов такой окрас обычно называется серым, серо-рыжим или серо-палевым. У шпицев принято название волчий и т.д. Иллюстрации в посте о лайках.

ЧАСТЬ 3. ПРОДОЛЖАЮ ПРО ЛОКУС А .

Аллель at – обуславливает неравномерное распределение зонарно окрашенных волос с преимущественным содержанием эумеланина, и волос, содержащих феомеланин, по корпусу собаки с образованием своеобразного рисунка подпалого окраса. При этом окрасе подпалины очерчены совершенно четко, по типу окраса добермана. Совершенно четкий и вполне определенный рисунок отмечается и на голове. Подпалый окрас проявляется практически с рождения и мало меняется с возрастом.

Аллель a – обуславливает рецессивный сплошной равномерный окрас. Под воздействием этого аллеля эумеланин равномерно распространяется по всей протяженности волоса, а также и по всему корпусу собаки, образуя сплошной (не зонарный) окрас. Данный аллель рецессивен по отношению к другим аллелям локуса А, но эпистатичен к ряду аллелей локуса К и Е. Аналогичный рецессивный сплошной окрас описан у целого ряда животных, в частности у кошек, мышей, крыс, лошадей. Аллель a, координирующий его формирование у большинства других видов именуется «не-агути», (non-agouty), что вполне соответствует истинному положению вещей.

Поскольку подобный окрас у собак был выявлен впервые у немецких овчарок, то он был назван «рецессивный черный». Это название не вполне корректно, так как аллели aa

обуславливает черный окрас только при наличии аллеля В-, а при наличии аллелей bb – собака коричневая,. Более правильное название инициированного аллелями aa окраса – «рецессивный сплошной равномерный эумеланиновый»

Порядок доминирования в этом локусе

ay > aw > at > a

ЧЕПРАЧНЫЙ И ПОДПАЛЫЙ ОКРАСЫ

При этих окрасах, окрашенные в разный цвет (черный или коричневый и рыжий) волосы, распределяются по корпусу собаки неравномерно, образуя своеобразный рисунок, определяемый взаимным расположением черных и рыжих пятен. Аллели его обуславливающие переключают на определенных участках шерстного покрова синтез с эумеланина на феомеланин, или прекращают в них синтез эумеланина.

У собак за развитие этого чепрачного окраса это отвечает ген подпала – at. Еще совсем недавно говорили о наличии у собак двух аллелей – at (подпал) и asa(чепрак). Однако, молекулярно-генетические методы наличие специального аллеля asa не подтверждают. Чепрачный и подпалый окрасы обусловлены одним и тем же аллелем at. Отличия в проявление окраса вносит дополнительная мутация (дупликация) в гене – RALY, относящемуся к другому локусу.

Для проявления в фенотипе собаки чепрачного окраса необходимо наличие одного или двух копий гена RALY дикого типа, без дублирования +/+ (Dup\Dup) или +/- dup(Dup\dup). Подпалый окрас проявляется в фенотипе собаки в том случае, если собака имеет две копии дупликации в гене RALY – dup/dup.

Окрасообразующими аллелями этих окрасов являются :

подпалый – atat RALY dup/dupE-kyky,

чепрачный – atat RALY Dup- E-kyky

Подпалый окрас имеет всегда совершенно определенные отчетливые очертания. Подпалины имеют совершенно определенный рисунок и расположены на строго определенных местах. Симметричные пятна подпала с четкими границами, рыжего цвета, строго определенного рисунка, без промежуточных переходных тонов и без отметин на них, расположены на щеках и бровях на морде, под гортанью, двумя треугольниками на груди, на внутренней поверхности плеч и бедер, на пальцах, плюснах, лапах и вокруг анального отверстия. Наиболее четко он выражен у доберманов, ротвейлеров, английских кокеров, сеттеров-гордонов, некоторых терьеров и др. Щенки подпалого окраса имеют специфический рисунок практически с рождения. С возрастом он остается почти неизменным.

Чепрачный окрас может сильно варьировать. В одних случаях собака может быть практически черной или коричневой со следами рыжего на ногах, под хвостом и слабо выраженными желтыми точками над глазами, что отмечается, например, у американских кокеров. В других – чепрак может быть так мал, что собака выглядит почти рыжей с темной полосой на спине. Такие собаки распространены среди русских гончих. Иногда чепрачный окрас может выглядеть практически как подпалый. Высокую степень изменчивости имеет и специфический рисунок на голове собаки.

Столь широкие границы вариаций чепрачного окраса связаны также и с действием генов-модификаторов. Этот окрас достаточно сильно изменяется с возрастом. Чепрачные

щенки рождаются настолько темными, что выглядят практически черно-подпалыми или, даже, почти черными. С возрастом, протяженность подпалин заметно увеличивается.

Этот окрас демонстрирует широчайший спектр variability, проявляющуюся в протяженности и интенсивности рисунка чепрака,

Подпалый и чепрачный окрасы могут быть образованы сочетанием как черного с желтым, так и коричневого с желтым пигментов. Собака с сильно редуцированным чепраком коричневого цвета может выглядеть просто рыжей.

Факторы, подавляющие синтез феомеланина могут способствовать осветлению окраски подпала до светло-серого или белого как, например, у цверг-шнауцеров, восточно-европейских овчарок.

Аллели dd, способствующие осветлению окраса, влияют в основном на эумеланиновые зоны волоса. Черная и коричневая зоны окраса освещаются заметно сильнее, феомеланиновые же – т.е. зоны подпала часто сохраняют практически обычную интенсивность. Таким образом формируются голубой и изабелловый окрас с мало осветленным рыжим подпалом. Подобные окрасы встречаются у доберманов, цверг пинчеров, той-терьеров, чихуахуа.

При наличии аллеля Em собаки подпалого и чепрачного окраса имеют темную маску.

Аллель kbг инициирует появление на светлых зонах окраса тигрового рисунка .

Возможные генетические формулы подпалых и чепрачных окрасов

подпалый

- atat RALY dupdupB-D-E-IIkyky – черно-подпалый с рыжим подпалом
 - atat RALY dupdupbbD-E-IIkyky коричнево-подпалый с рыжим подпалом
 - atat RALY dupdupB-D-E-iikyky – черно-подпалый с белым подпалом
 - atat RALY dupdupbbD-E-iikyky – коричнево-подпалый с белым подпалом
 - atat RALY dupdupB-ddE-IIkyky – голубо -подпалый
 - atat RALY dupdupbbddE-IIkyky – осветленный коричнево-подпалый (изабелловый, лиловый, сиреневый)
- чепрачный
- atat RALY Dup- B-D-E-IIkyky – черно- чепрачный с рыжим подпалом
 - atat RALY Dup- bbD-E-IIkyky – коричнево- чепрачный с рыжим подпалом
 - atat RALY Dup- B-D-E-iikyky– черно- чепрачный с белым подпалом
 - atat RALY Dup- bbD-E-iikyky– коричнево- чепрачный с белым подпалом
 - atat RALY Dup- B-ddE-IIkyky – голубо - чепрачный
 - atat RALY Dup- bbddE-IIkyky– осветленный коричнево-чепрачный

ЧАСТЬ 4.

ГЕНЫ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ СИНТЕЗ ПИГМЕНТОВ

Синтез пигментов в организме строго генетически обусловлен. За тип пигментов отвечают гены локуса B.

ЛОКУС В (Broun). Точное генетическое обозначение гена tyrosinase related protein 1 (TYRP1). Место локализации – 11 хромосома. Аллели этого локуса представляют собой структурные гены белкового матрикса меланосом и отвечают за форму пигментных зерен эумеланина.

Основные аллели локуса

B

b

bc

bd

bs

Аллель B – обеспечивает образование черного эумеланина, Этот аллель имеют в генофонде собаки всех окрасов, кроме коричневого и палевого с розовым носом.

Аллели b – способствует образованию коричневого пигмента. Для его образования необходимо наличие пары рецессивных генов bb.

До сравнительно недавнего времени у собак были описаны только эти два аллеля. В то же время у животных многих видов, например, мышей, морских свинок, кошек, этот локус описан как серия множественных аллелей. Биохимические исследования последних лет подтверждают наличие нескольких аллелей коричневого окраса и у собак – bc, bs, bd (Schmutz, S.M.,2005). Эти аллели обеспечивают разные оттенки коричневых окрасов. Говорить о порядке их доминирования друг над другом практически невозможно. Также невозможно говорить о какой бы то ни было породной принадлежности этих аллелей. Фенотипически их носители тоже мало отличаются друг от друга.

Аллель B полностью доминирует над всеми аллелями b, то есть синтез черного феомеланина полностью подавляет синтез коричневого, т.е. черный окрас полностью доминирует над коричневым.

$B > b$ (bc, bs, bd)

ЛОКУС К (from black, "dominant black") Точное генетическое обозначение – бета - defensin CBD 103, локализован в 23 хромосоме. Данный ген кодирует белок бета-дефензин, способствующий запуску сигнала синтеза эумеланина.

Окончательная генетическая идентификация этого аллеля была завершена лишь в 2007 году.

Основные аллели локуса

• K (KB)

• kbr

• k (ky)

Аллель K (KB)– обуславливает сплошное распределение эумеланина по волосу и корпусу собаки. Именно этот аллель получил в наше время наименование «доминантный черный». Под его воздействием черный или коричневый эумеланин равномерно распределяются по волосу и телу собаки, образуя сплошной однородный окрас.

Аллель kbr - (Brindle) - тигровость – обуславливает неравномерное распределение пигментов по корпусу с образованием вертикальных полос.

Ранее аналогичный аллель относили к локусу E, однако среди исследователей постоянно возникали споры о месте его положения в локусе.

Тигровый окрас может сильно варьировать по ширине полос и цвету основного фона, что обусловлено взаимодействием с аллелями других локусов и влиянием генов-модификаторов.

Аллель k(ky) – рецессивный аллель локуса, не препятствующий проявлению аллелей A-локуса. Присутствует у зонарных, соболиных, чепрачных и подпалых собак.

Гипостатичен по отношению к паре аллелей aa.

В данном локусе аллель K чаще всего полностью доминирует над аллелями kbr и ky.

$K > kbr > ky$

Черный окрас

Для формирования черного окраса необходимо наличие совершенно определенных факторов: синтеза черного эумеланина, сплошного распределения пигментов по волосу и корпусу собаки, и полной интенсивности окраса.

Исследования последних лет показали, что генетически черный окрас может определяться разными группами аллелей. Можно с уверенностью говорить о наличии двух типов черного окраса – доминантного и рецессивного.

Доминантный черный окрас определяют в основном доминантные гены B-C-D- E- K-, и рецессивные gg и gg. Собаки, имеющие безупречный черный окрас, как правило, гомозиготны по большинству локусов. Этот тип характерен для собак, имеющих сплошной окрас. В целом доминантный черный окрас имеет более широкое распространение среди собак разных пород, чем рецессивный. Черные собаки с доминантным черным окрасом могут быть носителями практически любых рецессивных аллелей. Поэтому в породах, в которых присутствуют разные окрасы и разведение ведется смешанно, от них возможно рождение щенков любых окрасов.

Рецессивный черный окрас образуется при наличии аллелей aa B-E-. Этот вариант черного окраса рецессивен по отношению к зонарному, соболиному, чепрачному и подпалому окрасу, но, ни в коем случае, не к коричневому. Рецессивный черный окрас отмечен у животных многих видов: кошек, мышей, крыс. В природе появление животных – меланистов происходит примерно с такой же частотой, что и альбиносов. Несмотря на редкость, наличие меланистов отмечено у многих видов млекопитающих. Поэтому, наличие этого аллеля в геноме собаки вполне закономерно.

Черный окрас входит в число стандартных для многих пород. Исключительно черный, иногда с белыми отметинами окрас имеют такие породы как: русский черный терьер, шипперке, маркизье, аффенпинчер, хорватская овчарка, норвежский эльхунд, бельгийская овчарка – грюнендаль и т.д.

Иногда эффект черного окраса возникает в силу совсем других причин. Так, визуально черными могут быть собаки с крайне слабо выраженным подпалом или чепраком, а также собаки с зонарным окрасом или соболиным окрасом, если черные зоны волоса преобладают над всеми остальными. Подобная картина наблюдается и у некоторых черных лаек, разных овчарок, пекинесов, волко-собачьих гибридов и др. Практически черными могут быть и тигровые собаки. Особенно легко ошибиться можно при идентификации окраса у белой собаки с небольшими темно-пестрыми пятнами. Подобные окрасы возникают за счет действия генов-модификаторов и других факторов. Например, у

некоторых американских кокеров подпал часто сводится к осветленным концам лап, наличию светлых точек над глазами и светлому пятну вокруг ануса. Изредка осветленные зоны начинают просматриваться лишь в возрасте 2-3х лет. Окрас таких собак, рожденных от подпалых или рыжих, иногда ошибочно определяют как черный.

Такое разнообразие фенотипов черного окраса всегда вызывало много разных трактовок закономерностей его наследования.

Однако, к сожалению, мы все чаще и чаще сталкиваемся с тем, что многие черные собаки, особенно длинношерстные, на деле оказываются далеки от совершенства. Какие же факторы являются причиной этого?

Их можно разделить на две группы: во-первых - аллели, способствующие осветлению окраса; во-вторых - факторы, меняющие структуру шерсти.

Аллели способствующие некоторому осветлению черного окраса.

Некоторые собаки черного окраса имеют красный, коричневый, серый или бурый оттенок, особенно заметный на боках собаки и усиливающийся летом. Подобный эффект называют тюленьим (seal effect). Причина этого эффекта не совсем ясна. Очевидно, существует какой-то генетический фактор, влияющий на интенсивность синтеза эумеланина и уменьшающий плотность его распространения по корпусу собаки. Тюлений эффект имеет распространение в разных породах в разной степени. У некоторых он приводит к весьма заметному осветлению с возрастом. Так, например он распространен и ярко выражен среди бордер колли. У американской акиты он приводит к формированию окраса совершенно особого типа. У них тюлений эффект, вызывает заметное осветление и побурение черных волос. Такие собаки обычно имеют черную голову и практически черные ноги конечности. Черные пятна на корпусе становятся бурыми, но четко очерченными черным. Такой окрас внешне бывает похож на соболиный окрас малинуа с эффектом сильной экспрессии маски. Подобный окрас в Америке иногда называют шоколадным, однако он не имеет ничего общего с настоящим коричневым. В ряде случаев подобный эффект отмечается и у бордер колли, среднеазиатских овчарок, канне корсо и др..

Эта модификация окраса вызывается какими-то дополнительными генетическими факторам, действующими одновременно с окрасообразующими генами черного окраса. Осветление окраса по типу тюленьего может возникать и при гетерозиготности по некоторым аллелям. Гетерозиготность по локусу E (Ee) может способствовать возникновению рыжеватого отсвета в шерсти, он становится еще более выраженным при одновременной гетерозиготности собаки по аллелю b. Аллели, уменьшающие уровень синтеза феомеланина у собак генотипа BB не вызывают видимых изменений тона, но у собак гетерозиготных по аллелю коричневого окраса (Bb), или гетерозигот Ee, они могут вызывать некоторое осветление (Little, 1957). Подобный же эффект может возникать и при гетерозиготности по локусу K.

Скрещивание черных собак с осветленными: серебристыми, белыми, рыжими, приводит к насыщению его аллелями, способствующими снижению интенсивности окраса, что в дальнейшем отрицательно сказывается на его яркости. Так, например, пудели, полученные от скрещивания черных и коричневых, черных и белых или черных и абрикосовых собак уже в первом поколении чаще всего имеют ослабленный черный окрас (антрацит, асфальт или маренго). При скрещивании черных собак тех пород, в генофонде которых нет аллелей, ослабляющих пигментацию, гетерозиготные собаки остаются яркими. Аналогичный эффект может наблюдаться и у собак коричневого окраса.

Caduff M, с соавт. (2017) указывают, что существуют две теории, объясняющие механизм Seal- эффекта.

1) Наличие особого аллеля в К-локусе, расположенного между KB и ky, $KB > k_{seal} > ky$. Но при этом авторы не отрицают, что эффект действия гипотетического аллеля k_{seal} можно это представить и просто виде неполного доминирования аллеля KB над ky. При тюленьем эффекте снижается степень эпистатического воздействия KB на аллели локуса A и феомеланин частично просвечивает через сплошной окрас. В зависимости от типа феомеланина это отсвет может быть сероватым, желтоватым, или красноватым.

2) Наличие отдельного генетического фактора, который действует независимо от К-локуса и приводит к снижению KB, и «мерцанию» аллелей А-Локуса (Caduff M, Bauer A, Jagannathan V, Leeb T Die Genetik , 2017).

• ДОМИНАНТНЫЙ

- awaw B-C-D- E-(Em-)K-S- – черный
- awaw B-E-C-D-(Em-)kyky – визуально черный – модифицированный зонарный
- awaw (ayay)B-C-D-E-(Em-)kbg- визуально – черный – модифицированный тигровый

• РЕЦЕССИВНЫЙ

- aaB- – черный
- atatB-C-D-E-(Em-)kyky – визуально черный – модифицированный подпалый

КОРИЧНЕВЫЙ ОКРАС

Коричневый окрас имеют животные многих видов, например, медведи, бобры, норки. Подобный цвет этих животных представляет собой своеобразную модификацию окраса агути, и принципиально отличен от настоящего коричневого окраса собак. В многочисленных описаниях окрасов собак в разнообразных переводах стандартов пород под коричневыми (шоколадными, кофейными и т.д) понимаются, например, темные варианты соболиного, разные варианты тигрового, ржаво-коричневыми называют цвета подпалин. Однако, в тоже время под коричневым у собак понимается совершенно определенный окрас, обусловленный наличием эумеланина коричневого цвета. Пигментированные участки кожи, например, мочка носа, губы, веки, а также когти и глаза, у коричневых собак всегда коричневые, часто осветленные, соответствующие основному тону окраски.

Основными окрасообразующими аллелями коричневого окраса являются аллели bbE-

Несмотря на то, что черный и коричневый окрасы генетически близки, между ними существуют заметные различия. Черный окрас сплошной и интенсивный, несмотря на то, что он может иметь разные оттенки, на них обычно не обращают внимания, и обусловлены они чаще всего особенностями строения шерсти. В отличие от черного окраса, коричневый может имеет множество оттенков и разную интенсивность, которые зависят от целого ряда генетических факторов.

Подобно черному, гранулы коричневого эумеланина вместе с зернами желтого или красного феомеланина равномерно рассеяны по волосам. Но, в отличие от черного эумеланина, чечевицеобразные гранулы коричневого эумеланина не полностью маскируют собой более мелкие гранулы феомеланина. Поэтому оттенок коричневого окраса в некоторой степени зависит и от цвета феомеланина и от факторов, которые влияют на уровень его синтеза.

Биохимические исследования последних лет подтверждают наличие у собак нескольких аллелей коричневого окраса – bc, bs, bd. Эти аллели обеспечивают разные оттенки коричневых окрасов. Однако, говорить о порядке их доминирования друг над другом практически невозможно. В настоящий момент современными молекулярно-генетическими методами показано наличие значительного внутривидового полиморфизма, который существует практически во всех исследованных породах, независимо от фенотипической изменчивости коричневого окраса. Поэтому в дальнейшем мы будем придерживаться единого обозначения аллелей - b.

Интенсивно и сплошь окрашенные коричневые собаки генотипически близки к черным и являются носителями аллелей bbC-D-E-(Em-)ggK-. Так окрашены собаки тех пород, в которых не имеют распространения факторы, ослабляющие окраску: лабрадоры, ньюфаундленды, кокеры, ретриверы и др.

Сплошной коричневый окрас могут иметь и собаки с генотипом aakuу, но при этом делить собак коричневого окраса на доминантных и рецессивных не имеет никакого смысла. Коричневый окрас независимо от его типа. в любом случае будет рецессивным по отношению к черному.

Большая часть коричневых собак несет в себе гены, которые делают окрас неоднородным и сильно осветляющимся с возрастом. Это, например, аллели aw, дающие зонарное окрашивание отдельных волос и неравномерную окраску тела, d – осветляющие общий тон окраски, R – обуславливающий равномерное вкрапление обесцвеченных волос по всему корпусу, G – возрастное осветление. Разнообразие комбинаций этих аллелей делает расчет ожидаемых вариантов тона практически нереальным. Тон и оттенки коричневого окраса могут зависеть от типа феомеланина. Собаки – носители красного феомеланина будут окрашены более интенсивно и могут иметь каштановый или красноватый оттенок. Собаки – носители аллелей желтого феомеланина, могут иметь более светлый и теплый тон окраса, например, ореховый. Тон коричневого окраса может зависеть и от наличия аллелей, оказывающих осветляющее действие на феомеланин. Под их воздействием сплошь окрашенные коричневые волосы приобретут холодный тон. Сочетание подобных аллелей с аллелями, осветлителями эумеланинового окраса dd или G, может привести к формированию окраса "изабелла" или серебристо-коричневого.

Своеобразный коричневый окрас формируется под воздействием аллелей awawbbkuу. У собак подобного генотипа коричневый эумеланин и желтый или красный феомеланин распределяется по волосу зонами. Такие собаки могут иметь зонарный рыже - коричневый окрас. При наличии аллелей подавляющих синтез феомеланина, соответствующие зоны волоса обесцвечиваются, что приводит к образованию неравномерного осветленного зонарно - коричневого окраса. Впечатление неровного коричневого окраса может создаваться и у коричнево тигровых собак генотипа awawbb kbr- или ayaybbk kbr- с редкими рыжими полосами.

Сочетание аллелей bb с аллелями подпала atatkuу формирует коричнево-подпалый или коричнево-чепрачный окраса со всеми возможными его модификациями.

У осветленных собак коричневый окрас может быть неравномерным даже при наличии аллеля K-. В таком случае, волосы подшерстка могут быть окрашены значительно светлее, чем остевые. Части тела, на которых больше остевых волос (спина, шея, хвост), будут казаться темнее, чем, например, ноги и живот собаки.

Таким образом, палитра коричневых окрасов необычайно широка. Они могут быть как сплошные так и зонарные, как темные так и светлые, с теплым или холодным тоном и т.д.

Широта вариации коричневого окраса в породе зависит от степени распространения в породе аллелей, влияющих на окрас. Большую роль играет и степень длинношерстности породы. Так, например, в генофонде пуделей присутствуют практически все перечисленные выше аллели, что и обуславливает широчайшую вариабельность коричневых окрасов в этой породе. В тех же породах, где отсутствуют аллели, влияющие на интенсивность окраса, картина гораздо проще. Мощный полиморфизм коричневого окраса способствует и разнообразию его названий. Так интенсивный окрас называют коричневым, шоколадным, баклажановым и т.д. Осветленные варианты называют кофейным, бежевым, изабелловым, сиреневым, лиловым и т.д. Необходимо иметь в виду, что основная масса названий не отражает генетической сущности окраса, и имеет свою породную специфику. Так, у шарпеев все окрасы коричневой гаммы, обусловленные наличием пары рецессивных аллелей bb называют дильютными. В то же время во всех остальных породах дильютными называются окрасы, осветленные благодаря действию рецессивных аллелей dd. Это вносит путаницу в общую номенклатуру названий.

Аллели коричневого окраса широко распространены среди легавых, такс, спаниелей, ретриверов и ньюфаундлендов, пуделей и водяных собак, доберманов и пинчеров, шпицев, чи хуа хуа и той терьеров, бордер и бирдед колли, австралийских овчарок, Типичны аллели коричневого окраса для примитивных борзых средиземноморского происхождения – фараоновой собаки, сицилийской борзой, поденко ибиценко, поденко канариа. При этом у борзых азиатского и европейского происхождения эти аллели отсутствуют. При желании можно "вычислить" истоки этого аллеля в породе и проследить пути его дальнейшего распространения.

Для целого ряда пород коричневый окрас является единственным стандартным. Часто он сочетается с белой пятнистостью, крапом и чалостью.

• КОРИЧНЕВЫЙ СПЛОШНОЙ РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ

- а?а? ввD-E-IIK- – коричневый теплого тона интенсивный
- а?а? вв dd E-IIK- – коричневый теплого тона осветленный
- а?а? вв D-E-iiK- – коричневый холодного тона осветленный
- aa ввD-E-IIK-(kbr-kyky) – коричневый теплого тона интенсивный
- aa вв ddE-IIK-(kbr-kyky) – коричневый теплого тона осветленный
- aa вв D-E-iiK-(kbr-kyky) – коричневый холодного тона интенсивный

• ЗОНАРНО-КОРИЧНЕВЫЕ ОКРАСЫ

- без маски

awawbbC-D-E-II куку – зонарно коричневый теплого тона интенсивный

awawbbdd E-II куку – зонарно коричневый теплого тона осветленный

- awawbbE-ii куку зонарно коричневый осветленный холодного тона

- с темной маской

- awawbbD- Em-IIкуку – зонарный коричневый интенсивный

- awawbbdd Em-IIkyky – зонарный коричневый осветленный
- awawbb Em-iiyky – зонарно коричневый осветленный

ЧАСТЬ 5.

ЛОКУС E - (extension) – ген рецептора меланоцит стимулирующего гормона (MSHr). Точное генетическое обозначение melanocortin receptor 1 (MC1R), место локализации – 5 хромосома.

Данный локус обуславливает распределение черного или коричневого эумеланина по корпусу собаки, не изменяя при этом количества желтого пигмента.

Основные аллели локуса

Em

Eg

E

Eh

e

Аллель E – обуславливает распространение пигментов группы эумеланина (совместно с феомеланином) по всему корпусу. Рисунок окраса зависит от наличия того или иного аллеля локусов A и K. (О взаимодействии генов этих локусов см. ниже)

Аллель Em – обуславливает наличие эумеланиновой «маски». Эпистатичными по отношению к аллелю Em являются доминантный аллель K- и рецессивная пара аллелей aa. Под воздействием этих аллелей, наличие маски бывает просто не заметным на фоне сплошного окраса. Однако при этом собаки, имеющие сплошной окрас вполне могут быть носителями аллеля маски. На фоне зонарно-серого, чепрачного, подпалого и тигрового окрасов маска проявляется в полную силу. Однако у интенсивно рыжих собак – носителей коричневого пигмента она может также стать практически незаметной.

Аллель Em маски может проявлять разную степень экспрессивности, в силу чего маска имеет широкую вариабельность. Она может присутствовать только на морде, а часто и на всей передней части головы собаки, вплоть до ушей. Иногда наличию маски сопутствует и затемнение всей передней части тела.

Помимо разной экспрессивности на степень распространения маски и ее рисунок, характерный для той или иной породы, действуют и гены - модификаторами.

Аллель Eg(extention grizzle) – молекулярно-генетические исследования последних лет выявили наличие данного аллеля у борзых ряда пород. Под воздействием этого аллеля у его носителей происходит модификация подпалого окраса – расширяется зона подпала, происходит осветление чепрака, на морде и голове образуется светлая маска характерной формы, называемая «обратной». Аллель рецессивен по отношению к аллелям E и Em, но доминантен по отношению к аллелю e. У афганов этот окрас называется "Домино" у салюки – "гризли". Может он быть и в тигровом варианте. Генотип собак подобных окрасов atatkyky или atatkbr - .В последние годы данный аллель был выявлен при комплексном молекулярно-гетическом исследовании и у ряда других пород.

Аллель Eh - был обнаружен у английских кокер-спаниелей. Он обуславливает «соболиный» окрас собак этой породы. Фенотипически он похож на осветленный чепрачный или сильно затемненный соболиный окрас. Его действие, проявляется у собак с генотипом atat K-.

У кокеров генотипа atatEhEh куку он проявляется как "грязный рыжий"

Аллель e - препятствует распространению пигментов эумеланиновой группы по всему корпусу собаки. Темноокрашенными остаются только кожные покровы и глаза. Этот аллель эпистатичен по отношению ко всем другим генам окраса

В этой серии аллель e полностью рецессивен по отношению к предыдущим.

Порядок доминирования в этом локусе:

$E_m > E_g > E > E_h > e$

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ АЛЛЕЛЕЙ ЛОКУСОВ A, B, E, K.

aaB-E-(Em)-K-, aaB-E-(Em) kbr-, aaB-E-(Em)куку – собака черная

aa-bbE-(Em)K-, aabbE-(Em)kbr-, aabbE-(Em) куку – коричневая

a?a?B-eeK-, a?a?B-eekbr-, a?a?B-eeкуку – собака рыжая с черным носом

a?a?-bbeeK-, a?a?bbeekbr-, a?a?bbeekuкуку – рыжая с коричневым носом осветленная (палевая, кремовая)

ауауB-E-куку – собака рыжая с черными концами волос (соболиная, черно-соболиная) и черным носом

ауаубbE-куку – собака рыжая с коричневыми концами волос (коричнево-соболиная) и коричневым носом

аwаwB-E-куку – собака зонарно - серая

аwаубbE-куку – собака зонарно - коричневая с коричневым носом

atatB-E-куку – собака черно-подпалая

atatbbE-куку – коричнево-подпалая.

А тут будет некоторый повтор! Соболиный окрас мы уже рассматривали, но в этом тексте я его тоже оставляю.

РЫЖИЕ ОКРАСЫ

Рыжие окрасы собак весьма разнообразны и по сути составляют целую гамму, обусловленную действием ряда аллелей. К сожалению, определить визуально, тип и генетическую формулу рыжего окраса далеко не всегда возможно. Среди окрасов этой группы наблюдается огромное количество фенотипов – одинаковых внешне, но различных генетически. Рыжие окрасы можно разделить на две независимых группы: одна из которых обусловлена сочетанием генов ауау E-, а другая наличием пары аллелей ee.

Интенсивность и оттенки рыжих окрасов.

Рыжие собаки имеют очень разную интенсивность и оттенки, которые зависят от множества осветляющих факторов, действующих на феомеланин, его расположения в волосе, толщины и прозрачности коркового слоя, и др. Зависит это и от наличия аллелей, полигенного действия, влияющих на концентрацию феомеланина в волосах. Предполагается, что осветление феомеланина, приводящее к появлению кремовых, палевых окрасов связано с мутациями в гене MATP (membrane-associated transporter protein). Этот, также не окончательно идентифицированный в настоящий момент фактор обозначают как I. Мутации в этом гене приводят к осветлению феомеланина без влияния на эумеланин. При этом доминантный аллель I позволяет синтез феомеланина, а рецессивный аллель i препятствует этому процессу. Между этими аллелями отмечается неполное доминирование. Собаки, имеющие генотип II имеют интенсивно рыжий окрас, гетерозиготы Ii светло рыжие, а гомозиготы ii кремовые, палевые или почти белые, теплого оттенка. Фактически действие гена I аналогично действию предполагаемых прежними исследователями гена cd или гену

шиншилловости ссh. Наличием и взаимодействием этих генов объясняют разнообразие интенсивности рыжих окрасов.

Оттенки рыжих окрасов могут зависеть от типов феомеланина, а также и от других аллелей оказывающих осветляющее действие на окрас (d, G и пр.) Сочетание действия всех данных генов может приводить к очень сильному, вплоть до практически белого, осветлению рыжего окраса собак. Существует и предположение о возможном полигенном наследовании рыжего окраса по типу коммулятивной полимерии. Подобное предположение выдвигал и К.Литтл, говоря о наличии руфус-полигенов, влияющих на интенсивность окрасов феомеланиновой группы.

СОБОЛИНЫЙ ОКРАС

Соболиный окрас обусловлен сочетанием аллелей ayayB-E-kyky. При этом окрасе у собаки волосы рыжие с темными концами, длина которых заметно варьирует. В одних случаях они практически незаметны, и сохраняются у длинношерстных собак только на концах ушей, а в других – отнимают значительную часть волоса. Длина темного конца волоса находится под значительным влиянием генов-модификаторов затемняющих полигенов. В результате собаки соболиного окраса могут быть почти чисто рыжими, а иногда очень сильно затемненными. Среди шпицеобразных собак восточной группы: шиб ину и т.д. распространен так называемый сезамовый окрас – рыжий с ярко черными концами волос, который на довольно короткой шерсти создает впечатление припорошенности черным.

Собаки соболиного окраса отчетливо разделяются на две группы:

- Равномерно окрашенные – с однородным окрасом морды, конечностей и нижней части тела,
- Рыжие с "диким" распределением интенсивности пигментации – обратной маской, более светлыми конечностями, грудью и т.д. Подобный рисунок отчетливо выражен у собак японского происхождения и носит название «уражиро»

За счет чего возникает такое различие в распределении пигментов по корпусу не совсем ясно. Можно выдвинуть ряд гипотез его возникновения.

Соболиный окрас имеет тенденцию сильно меняться с возрастом. Так, щенки многих пород имеют почти черный или серый окрас. Подобным же образом окрашены и типичные дикие представители соболиного окраса – красные лисицы. Лисята в раннем детстве имеют серый окрас.

Многие соболиные собаки имеют маску, большей или меньшей протяженности. Такой окрас широко распространен у догов, боксеров, мопсов, среднеазиатских и кавказских овчарок, сенбернаров, бельгийских овчарок, пекинесов и др.

Вообще соболиный окрас весьма широко распространен как среди собак так и среди диких псовых.

РЫЖИЙ ОКРАС, ОБУСЛОВЛЕННЫЙ АЛЛЕЛЯМИ ee.

Рецессивный ген e в гомозиготном состоянии, препятствует распространению черного или коричневого эумеланина по корпусу собаки. Собаки носители этих аллелей, независимо от формулы окраса имеют равномерно рыжий окрас. Эумеланин сосредоточен только в кожных покровах и радужной оболочке глаз. Сочетание аллелей bbee часто приводит к общему осветлению – окрас становится палевым. Поскольку аллели ee эпистатичны по отношению ко всем остальным генам окраса, то рыжие, особенно, осветленные собаки могут быть скрытыми носителями любых генов.

Поэтому скрещивание подобных особей с собаками других окрасов часто приводит к неожиданным результатам.

Некоторая неоднородность окраса у собак с обильным подшерстком может возникать за счет разной плотности пигмента в остевых и пуховых волосах.

Рыжий окрас такого типа имеют абрикосовые и красные пудели, английские и американские кокеры, лабрадоры, ирландские сеттеры и т.д.

В некоторых породах распространены рыжие окрасы обоих типов – бордер колли, австралийские овчарки, вельш корги, шпицы и т.д.

Проблемы идентификации рыжего окраса.

Наличие у собаки вместо черного пигмента коричневого может сильно затруднить визуальное определение формулы окраски.

В этом случае концы волос у соболиного окраса станут коричневыми, при зонарном окрасе будут наблюдаться чередование коричневых и желтых зон, т.е. фенотипически собаки будут чисто рыжими. Указать на наличие коричневого пигмента может цвет мочки носа, кожных покровов, когтей. Наиболее четко этот признак проявляется у щенков. Взрослые собаки с коричневыми носами могут на самом деле быть носителями черного пигмента. Дело в том, что с возрастом он часто уходит из наружных слоев эпидермиса, и, просвечивая изнутри, кажется коричневым. Такая картина наблюдается, например, у абрикосовых пуделей и ирландских сеттеров. Практически рыжими будут выглядеть и собаки со слабо выраженным чепраком и тигровые с узкими коричневыми полосами на рыжем фоне.

Интересную разновидность рыжего окраса представляет собой окрас некоторых короткошерстных примитивных охотничьих собак: поденку ибиценку, поденку португес и др, являющихся носителями аллелей коричневого эумеланина. Для всех собак этой группы типична коричневая или телесного цвета мочка носа, телесного цвета губы и веки, и ярко рыжий окрас генотипа $ayau\text{bb}kyku$. Благодаря наличию у них аллелей ayu , коричневый эумеланин сосредоточен на концах волос, что делает их фактически рыжими. Аналогичный окрас имеют и некоторые фараоновы собаки.

Таким образом, определяя окрас взрослой собаки рыжего окраса очень легко классифицировать его ошибочно.

Гены, ослабители окраса, такие как d , G , R и т.д. могут еще больше замаскировать фенотипическое проявление окраса и делать его практически неидентифицируемым у взрослой собаки. У щенков зачастую определить характер окраса бывает проще.

ВОЗМОЖНЫЕ ВАРИАНТЫ СКРЕЩИВАНИЯ РЫЖИХ СОБАК РАЗНОГО ТИПА.

Скрещивание между собой рыжих собак разного типа может привести к, казалось бы, неожиданному рождению у них черных, черно-подпалых или черно чепрачных щенков.

Например:

1.

P: $ayau\text{BBE}kyku$ – рыжий (соболиный) x $ayau\text{BB}eKk$ – рыжий

F: $ayau\text{BB}eKky$ – все черные

2.

P: $ayau\text{BBE}kyku$ – соболиный x $ayau\text{BB}eekyku$ рыжий

F: $ayau\text{BB}eekyku$ – все соболиные

3.

P: $awaw\text{BB}eekyku$ – рыжий x $ayau\text{BBE}kyku$ – соболиный

F: $ayaw\text{BB}eekyku$ – зонарно - серый с рыжим оттенком

4.

P: atatBB eeкуку – рыжий x ayat BBEEкуку – соболиный

F: atatBBeeкуку – рыжий, ayatBBEEкуку – соболиный, atatBBEEкуку, atatBBEEкуку–
черно-подпалый

5.

P: aaBBeeкуку – рыжий x аya BBEEкуку – соболиный

F: aaBBEEкуку – черный, аya BBEEкуку– соболиный

и т.д. и т.п.

ВОЗМОЖНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФОРМУЛЫ РЫЖЕЙ ГАММЫ ОКРАСОВ

Чисто рыжий(рецессивный рыжий)

- awaw(ауау)В (II)ееК- рыжий с черным носом

- awaw(ауау)вв (II)ееК- – палевый

- atatВ- IleeК- – рыжий с черным носом

- atatвв IleeК- – палевый

- aaВ- IleeК- (kbr-,kk) рыжий с черным носом

- aabbIleeК- (kbr-,kk)– палевый

соболиный

- ауауВ- IIE- куку – соболиный с черным носом

- ауауvv- IIE-куку –соболиный с коричневым носом

В данном перечне не учтены собаки осветленных рыжих окрасов.

ЧАСТЬ 6

ОСВЕТЛЕННЫЕ ОКРАСЫ

ОСНОВНЫЕ ГЕНЫ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ РАЗНУЮ СТЕПЕНЬ ИНТЕНСИВНОСТИ ОКРАСА.

ЛОКУС D (dilution) – разбавление. Точное генетическое обозначение – dilutes or pales eumelanin pigment to blue, and phaeomelanin subtly (MLPH). Этот локус определяет врожденную интенсивность пигментации.

Основные аллели локуса

D

d1

d2

Аллель D - определяет нормальную форму меланоцитов и обеспечивает развитие пигментации полной интенсивности. Пигмент расположен как в сердцевине, так и в корковом слое волоса.

Аллель d – обуславливает развитие врожденного ослабления окраса. Под действием этого аллеля происходит укорочение отростков меланоцитов, что приводит к нарушению процесса секретирования пигментных гранул, вследствие чего они слипаются. При этом не происходит уменьшения количества гранул, но они слипаются в беспорядочные группы, в результате чего нарушается их равномерное поступление в растущий волос, что ведет к возникновению отдельных пустот в стволе волоса и неравномерному скоплению гранул в разных участках волоса. Это в свою очередь приводит к сильному снижению поглощения света тканями волоса и фенотипическому ослаблению окраса. В гомозиготном состоянии

этот аллель вызывает рождение уже осветленных щенков. Действие этого фактора эффективней проявляется на фоне эумеланиновых окрасов.

Часто при этом нос и глаза также бывают осветленными. Интересно отметить, что этот феномен оказывается более заметным у черных и коричневых собак. Так выглядят голубые доги, мастино наполетано, веймаранские легавые, доберманы и другие собаки окраса "изабелла" и т.д.

Аллель D полностью доминирует над d.

$D > d$.

Разногласий относительно этого локуса между разными авторами нет.

В то же время, молекулярно-генетические исследования показывают наличие широкого полиморфизма белков в этом локусе. Отдельные аллели пока не идентифицированы, но предположение о возможности существования в этом локусе еще и других рецессивных аллелей с аналогичным действием вполне правомочно. Так, в частности, у кошек в аналогичном локусе описаны два рецессивных аллеля. Несколько аллелей этого локуса описано и у мышей. В настоящий момент у собак достоверно показано наличие в этом локусе по крайней мере одного рецессивного аллеля (A. Bauer, A. Kehl et.al. 2018). Вероятно, они могут оказывать влияние на оттенки ослабленного окраса. Дискутируется и наличие рецессивного аллеля, ассоциированного с алопецией.

ЛОКУС G - (greying) – обуславливает возрастное осветление окраса. Генетической идентификации гена пока нет

Основные аллели серии

G

g

Аллель G – способствует постепенному уменьшению плотности пигментов в корковом слое волоса. Под воздействием этого процесса, щенки, интенсивно окрашенные при рождении, с возрастом светлеют. С точки зрения Ильина (1932) пигмент, в этом случае, сосредоточен, главным образом, в сердцевине волоса, основной окрас как бы просвечивает через папиросную бумагу и выглядит осветленным. Действие данного аллеля проявляется только у длинношерстных собак.

Аллель g - рецессивный ген серии, в гомозиготном состоянии обеспечивает стойкую в течение всего онтогенеза окраску шерсти у большинства пород

Некоторые авторы, в частности К.Литтл, отмечают в этом локусе возможность неполного доминирования, проявляющегося в более позднем и менее интенсивном перецветании, а также разную степень экспрессивности аллеля G. Как показывает практика, аллель G полностью доминирует над g. Ситуации, описанные Литтлом вполне можно отнести за счет взаимодействия аллеля G с аллелями других локусов. Таким образом:

$G > g$.

АЛЛЕЛИ, СНИЖАЮЩИЕ ИНТЕНСИВНОСТЬ СИНТЕЗА ФЕОМЕЛАНИНА

Важное место в процессе образования пигментов в организме животных играет процесс превращения аминокислоты в меланин при участии фермента тирозиназы. Разнообразные изменения в структуре тирозиназы, возникающие благодаря действию различных генов, приводят к нарушениям пигментации, вплоть до ее полного исчезновения, т.е. альбинизма. У большинства видов животных за синтез тирозиназы находится под

контролем генов локуса C(color), представляющего собой серию сложных аллелей, называемых альбиностическими. До недавнего времени, по аналогии считалось, что серия альбиностических аллелей присутствует и у собак, и именно они ответственны за уменьшение синтеза феомеланина в волосах. Однако, молекулярно генетические исследования последних лет показали, что у собак мутации в данном локусе отсутствуют. И, те изменения окраса, которые в течение многих лет относили за счет действия аллелей cd, sch, c и др. происходят благодаря аллелей другого, а точнее других, тоже еще не идентифицированных генетически, локусов.

Исследования проводимые в университете г. Саксатчеван в Канаде группой под руководством Шейлы Шмутц (Sheila M.Schmutz) – ведущей современной группы по изучению генома собаки, показывают безусловное наличие этого феномена. Предполагается, что осветление феомеланина, приводящее к появлению кремовых, палевых окрасов связано с мутациями в гене MATP (membrane-associated transporter protein). Этот, также не окончательно идентифицированный в настоящий момент фактор обозначают как I.

Данный аллель рецессивен и эпистатичен ко всем остальным локусам окраски, поэтому сильно осветленная рыжая собака может иметь потенциально любой окрас.

ЛОКУС I - (Intense)

Способствует изменению уровня синтеза феомеланина, приводящее к появлению кремовых, палевых окрасов. Генетически окончательно не идентифицирован. Мутации в этом гене приводят к осветлению феомеланина без влияния без влияния на эумеланин. Фактически действие гена I аналогично действию предполагаемых прежними исследователями гена cd или гену шиншилловости sch. Наличием и взаимодействием этих генов объясняют разнообразие интенсивности рыжих окрасов.

Основные аллели локуса

Аллель I позволяет синтез феомеланина в полной мере

Аллель i - рецессивный аллель локуса препятствует этому процессу.

Между данными аллелями отмечается неполное доминирование.

Гомозиготы II – интенсивно рыжий окрас,

Гетерозиготы Ii – светло рыжий окрас

Гомозиготы ii – кремовый, палевый почти до белого окраса теплого оттенка

К этой группе относят все возможные варианты осветленных окрасов: голубые, палевые, кремовые, кофейные, изабелла и т.п. Как мы уже упоминали, осветление окрасов может происходить за счет большого количества генетических факторов. Генетическая идентификация осветленных окрасов бывает затруднена, так как среди них наблюдается огромное количество фенотипов. Особенно сложным, а скорее всего нереальным, оказывается идентификация генотипа окраса у длинношерстных собак тех пород, в генофонде которых содержатся многочисленные осветляющие аллели разных локусов. Так, например, практически невозможно воссоздать генетическую формулу окраса светло коричневого пуделя или кремового шпица. Крайне трудным оказывается и предварительный расчет возможных окрасов потомков в пометах собак осветленных окрасов при отсутствии четких регламентаций по скрещиванию собак, относящихся к разным цветовым гаммам.

ИНТЕНСИВНОСТЬ И ОТТЕНКИ РЫЖИХ ОКРАСОВ

Рыжие собаки имеют очень разную интенсивность и оттенки, которые зависят от множества осветляющих факторов, действующих на феомеланин, его расположения в волосе, толщины и прозрачности коркового слоя, и др. Зависит это и от наличия аллелей, полигенного действия, влияющих на концентрацию феомеланина в волосах.

Предполагается, что осветление феомеланина, приводящее к появлению кремовых, палевых окрасов связано с мутациями в гене MATP (membrane-associated transporter protein). Этот, также не окончательно идентифицированный в настоящий момент фактор обозначают как I. Мутации в этом гене приводят к осветлению феомеланина без влияния на эумеланин. При этом доминантный аллель I позволяет синтез феомеланина, а рецессивный аллель i препятствует этому процессу. Между этими аллелями отмечается неполное доминирование. Собаки, имеющие генотип II имеют интенсивно рыжий окрас, гетерозиготы Ii светло рыжие, а гомозиготы ii кремовые, палевые или почти белые, теплого оттенка. Фактически действие гена I аналогично действию предполагаемых прежними исследователями гена sd или гену шиншилловости sch. Наличием и взаимодействием этих генов объясняют разнообразие интенсивности рыжих окрасов.

Оттенки рыжих окрасов могут зависеть от типов феомеланина, а также и от других аллелей оказывающих осветляющее действие на окрас (d, G и пр.) Сочетание действия всех данных генов может приводить к очень сильному, вплоть до практически белого, осветлению рыжего окраса собак. Существует и предположение о возможном полигенном наследовании рыжего окраса по типу коммулятивной полимерии. Подобное предположение выдвигал и К.Литтл, говоря о наличии руфус-полигенов, влияющих на интенсивность окрасов феомеланиновой группы.

ГОЛУБЫЕ ОКРАСЫ

Под общим названием «голубые» существует целая группа осветленных окрасов, как врожденных, так и проявляющихся с возрастом.

ВРОЖДЕННЫЙ ОКРАС

Дильютный голубой окрас. Чаще всего голубым называют ослабленный черный окрас. Чаще всего он инициирован наличием пары рецессивных аллелей dd. Подобные окрасы часто называют дильютными. Название "дилютный" происходит от латинского delution – разбавление. Сплошной голубой окрас образуется благодаря сочетанию аллелей B-ddK-. Возможен и вариант aaB-ddkk. В этих случаях, как правило, несколько осветленной оказывается пигментация морды носа и глаз. Таковы немецкие доги, мастино неаполитано, чау-чау, ньюфаундленды и др.

Собаки, гомозиготные по рецессивным аллелям d (генотип dd), рождаются осветленными и остаются такими в течении всей жизни. У подпалых собак интенсивность темного окраса заметно снижается, а ослабление интенсивности окраса подпалин остается практически незаметной. Это происходит потому, что рецессивные аллели локуса D влияют в основном на эумеланин.

Осветленный серебристый или осветленный серый могут иметь собаки зонарно-серого окраса, несущие аллели dd, даже не имеющие фактора понижающего уровень синтеза феомеланина

Практически голубыми или серебристыми могут быть собаки серо-тигрового окраса, модифицированного аллелями dd, G- и ii.

Голубыми называют и ослабленных подпалых собак генотипа $atatB-dd$. Еще большее ослабление пигментации может наблюдаться у подпалых собак генотипа $atatB-iidd$. Похожий фенотип могут иметь и некоторые собаки серо-мраморного окраса $atatB-iiddMm$.

Голубой окрас, образовавшийся благодаря осветляющему воздействию аллелей угнетающих синтез феомеланина

Сплошной голубой окрас более чистого тона с темным носом формируется у короткошерстных собак при сочетании аллелей $awawB-iikk$. Таковы, например, голубые уиппеты или левретки.

У собак с более ли менее длинной шерстью такое сочетание аллелей инициирует окрас "перец с солью". Возможные генотипы подобных собак – $awawB-iikk$, или $ayayB-iikk$. Практически голубой или серебристый окрас могут иметь собаки окраса "перец с солью", дополнительно осветленные аллелями dd .

ГОЛУБОЙ ИЛИ СЕРЕБРИСТЫЙ ОКРАС, РАЗВИВАЮЩИЙСЯ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ФАКТОРА ВОЗРАСТНОГО ОСВЕТЛЕНИЯ.

Для целого ряда пород отмечено наличие возрастного осветления окраса. В этих случаях щенки рождаются черными и постепенно перецветают в голубой. Подобный окрас обусловлен действием доминантного аллеля G . Нос и глаза у таких собак бывают темными. Эффект возрастного осветления эффективней проявляется у собак с зонарным и соболиным окрасом, чем у собак сплошного окраса. Окрас такого типа наблюдается у керри блю терьеров, пуделей, бобтейлей, бирдед колли, пули и ряда других длинношерстных пород.

ВОЗМОЖНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФОРМУЛЫ ФЕНОТИПИЧЕСКИ ГОЛУБЫХ ОКРАСОВ СПЛОШНОЙ ГОЛУБОЙ ОКРАС, ВРОЖДЕННЫЙ

- $a?a?B-dd E- gg K-$
- $aa B- ddE- K-(kk)$

ГОЛУБОЙ ОКРАС СОБАК С ВОЗРАСТНЫМ ПЕРЕЦВЕТОМ

сплошной, рожденный черным

- $a?a?B-D- E- G- K-$ – сплошной, рожденный черным
- $aaB- D-E-G-$ – сплошной, рожденный черным
- $a?a?B- dd E- G-K-$ голубой, сильно осветляющийся с возрастом

ОСВЕТЛЕННЫЕ КОРИЧНЕВЫЕ ОКРАСЫ

Окрасы этой группы обычно носят название "изабелла", "ливерный", "сиреневый", «лиловый» кофе с молоком и т. п. Эти окрасы могут формироваться тем же путем, что и разнообразные голубые. Единственным отличием генетических формул этих окрасов будет наличие пары рецессивных аллелей bb вместо доминантного $B-$.

Но, кроме того осветление коричневого окрас может идти и по другим направлениям .

Большая часть коричневых собак несет в себе гены, которые делают окрас неоднородным и сильно осветляющимся с возрастом. Это, например, аллели aw , дающие зонарное окрашивание отдельных волос и неравномерную окраску тела, d – осветляющие общий тон окраски, R – обуславливающий равномерное вкрапление обесцвеченных волос по всему корпусу, G – возрастное осветление. Разнообразие комбинаций этих аллелей делает расчет ожидаемых вариантов тона практически нереальным. Тон и оттенки

коричневого окраса могут зависеть от типа феомеланина. Собаки – носители красного феомеланина будут окрашены более интенсивно и могут иметь каштановый или красноватый оттенок. Собаки – носители аллелей желтого феомеланина, могут иметь более светлый и теплый тон окраса, например, ореховый. Тон коричневого окраса может зависеть и от наличия аллелей, оказывающих осветляющее действие на феомеланин. Под их воздействием сплошь окрашенные коричневые волосы приобретут холодный тон. Сочетание подобных аллелей с аллелями, осветлителями эумеланинового окраса dd или G, может привести к формированию окраса "изабелла" или серебристо-коричневого. Своеобразный коричневый окрас формируется под воздействием аллелей awawbbkkyk. У собак подобного генотипа коричневый эумеланин и желтый или красный феомеланин распределяется по волосу зонами. Такие собаки могут иметь зонарный рыже - коричневый окрас. При наличии аллелей подавляющих синтез феомеланина, соответствующие зоны волоса обесцвечиваются, что приводит к образованию неравномерного осветленного зонарно - коричневого окраса. Впечатление неровного коричневого окраса может создаваться и у коричнево тигровых собак генотипа awawbb kbr- или ayaybbk kbr- с редкими рыжими полосами.

Сочетание аллелей bb с аллелями подпала atatkyk формирует коричнево-подпалый или коричнево-чепрачный окраса со всеми возможными его модификациями.

У осветленных собак коричневый окрас может быть неравномерным даже при наличии аллеля K-. В таком случае, волосы подшерстка могут быть окрашены значительно светлее, чем остевые. Части тела, на которых больше остевых волос (спина, шея, хвост), будут казаться темнее, чем, например, ноги и живот собаки.

Таким образом, палитра коричневых окрасов необычайно широка. Они могут быть как сплошные так и зонарные, как темные так и светлые, с теплым или холодным тоном и т.д. Широта вариации коричневого окраса в породе зависит от степени распространения в породе аллелей, влияющих на окрас. Большую роль играет и степень длинношерстности породы. Так, например, в генофонде пуделей присутствуют практически все перечисленные выше аллели, что и обуславливает широчайшую вариабельность коричневых окрасов в этой породе. В тех же породах, где отсутствуют аллели, влияющие на интенсивность окраса, картина гораздо проще. Мощный полиморфизм коричневого окраса способствует и разнообразию его названий. Так интенсивный окрас называют коричневым, шоколадным, баклажановым и т.д. Осветленные варианты называют кофейным, бежевым, изабелловым, сиреневым, лиловым и т.д. Необходимо иметь в виду, что основная масса названий не отражает генетической сущности окраса, и имеет свою породную специфику. Так, у шарпеев все окрасы коричневой гаммы, обусловленные наличием пары рецессивных аллелей bb называют дильютными. В то же время во всех остальных породах дильютными называются окрасы, осветленные благодаря действию рецессивных аллелей dd. Это вносит серьезную путаницу в общую номенклатуру названий.

ЧАСТЬ 7.

БЕЛЫЙ ОКРАС

Белый окрас по своей сути весьма разнообразен. Это может быть ослепительный снежно белый окрас, а может быть и теплый с кремовым или палевым оттенком. Фенотипы белого окраса по-разному формируются в процессе онтогенеза. В одних случаях щенки рождаются чисто белыми, а в других палевыми разной интенсивности и светлеют с возрастом. Белый окрас может быть обусловлен разными наследственными факторами. Одни гены могут напрямую влиять на синтез меланинов. Другие могут препятствовать

поступлению меланобластов в меланоциты, или нарушать процесс проникновения пигментов в волосы. Синтез эумеланина прекращается под воздействием пары рецессивных генов *ee*. На уровень синтеза феомеланина могут влиять разные факторы, большинство из которых пока не идентифицировано. Вообще вопрос о причинах разнообразия оттенков рыжего, кремового и белого окраса один из самых сложных в генетике окрасов собак.

Важное место в процессе образования пигментов в организме животных играет процесс превращения аминокислоты в меланин при участии фермента тирозиназы. Разнообразные изменения в структуре тирозиназы, возникающие благодаря действию различных генов, приводят к нарушениям пигментации, вплоть до ее полного исчезновения, т.е. альбинизма. У большинства видов животных за синтез тирозиназы находится под контролем генов локуса *C* (*color*), представляющего собой серию сложных аллелей, называемых альбиностическими. До недавнего времени, по аналогии считалось, что серия альбиностических аллелей присутствует и у собак, и именно они ответственны за уменьшение синтеза феомеланина в волосах. Фактически, до 2007 года этот локус мы представляли примерно таким образом .

ЛОКУС *C* – (*color*) – (*TYR*)- тирозиназа.. Место локализации – 21 хромосома

Основные аллели локуса

C

cd

csh

ce

ca

Аллель *C* – представляет собой структурный ген молекулы тирозиназы и обеспечивает способность организма синтезировать пигмент любого цвета. Присутствует у всех нормально окрашенных собак.

cd, *csh*, *ce* -аллели уменьшающие уровень синтеза феомеланина

Аллель *ca* – обуславливает один из видов альбинизма

Однако, молекулярно генетические исследования последних лет показали, что у собак мутации в данном локусе отсутствуют. И, те изменения окраса, которые в течение многих лет относили за счет действия аллелей *c*, *csh*, *cd* и др. происходят благодаря аллелям другого, а точнее других, тоже еще не идентифицированных генетически, локусов. Предполагается, что осветление феомеланина, приводящее к появлению кремовых, палевых окрасов связано с мутациями в гене *MATP* (*membrane-associated transporter protein*). Этот, также не окончательно идентифицированный в настоящий момент фактор обозначают как *I*. Мутации в этом гене приводят к осветлению феомеланина без влияния на эумеланин. При этом доминантный аллель *I* позволяет синтез феомеланина, а рецессивный аллель *i* препятствует этому процессу. Между этими аллелями отмечается неполное доминирование. Собаки, имеющие генотип *Ii* имеют интенсивно рыжий окрас, гетерозиготы *Ii* светло рыжие, а гомозиготы *ii* кремовые, палевые или почти белые, теплого оттенка. Фактически действие гена *I* аналогично действию предполагаемых прежними исследователями гена *cd* или гену шиншилловости *csh*..

Исследования генома собаки обнаружили наличие гена *SLC45A2* (*Solute carrier family 45, member 2*), иначе обозначаемого *membrane-associated transport protein* (*MATP*), место

локализации – хромосома 5. Этот ген отвечает за нормальную работу клеток, продуцирующих феомеланин и кодирует белок, являющийся промежуточным звеном синтеза меланина. В 2007г генетиками была обнаружена мутация в этом гене, оказывающая избирательное ослабляющее действие на феомеланин. Этот ген имеет большое количество аллелей, описанных у животных других видов и человека. Ряд этих аллелей приводит к образованию альбинизма.

В настоящее время локус C выглядит несколько иначе :

- C – полная пигментация
- caZ – альбинизм доберманов
- caL – альбинизм небольших длинношерстных собак

В этом локусе могут быть и другие аллели способствующие развитию кожно - глазного альбинизма, а также аллели , снижающие уровень синтеза феомеланина

Таким образом, часть белых собак это сильно обесцвеченные рецессивно рыжие собаки. Факторов, которые могут оказывать на уровень синтеза феомеланина достаточно много и они могут находиться в разных локусах, то степень обесцвеченности тоже может быть разная. Зависит этот окрас и от особенностей строения шерстного покрова собаки. В ряде случаев щенки белых собак рождаются отчетливо палевыми или кремовыми и белеют с возрастом. Это может быть связано как с наличием факторов возрастного изменения окраса, так и просто с возрастным изменением шерстного покрова.

Чисто-белые от рождения собаки не являются альбиносами, они имеют пигментированную мочку носа и слизистые рта. Их называют лейцистами. Часто они имеют черную или серую кожу. Ранее предполагалось, что подобный окрас возникает благодаря действию гена с, полностью блокирующего синтез феомеланина в волосе. Исследования Шейлы Шмутц и других современных авторов подтверждают наличие гена с аналогичным действием, однако относящегося к какому-то другому локусу, который пока не идентифицирован.

Поскольку гены ee эпистатичны по отношению к другим генам окраса, то белая собака может быть потенциальным носителем любого окраса. Нужно отметить, что белый окрас, обусловленный лейцизмом, отмечается у сравнительно небольшого количества пород, например, некоторых белых пуделей, бишон фризе, мальтийских болонок, шпицев, самоедов, вест хайленд уайт терьеров и др.

Практически белый окрас могут иметь и пятнистые собаки с несколькими темными волосками в пигментных центрах. Робинсон утверждает, что многие чисто белые от рождения собаки имеют генотип ssws, т.е. обладают экстремальной пятнистостью. Очевидно, что это справедливо для большинства собак пятнистых пород, например, лаек, бультерьеров и т.д. Скрещивание подобных собак с собаками других окрасов, аналогично скрещиванию между собой окрашенных собак. Их основной окрас определяется окрасом цветных пятен.

Возможные генетические формулы белого окраса

носители аллелей ee

- a?a?B-D-eeii – с черным носом
- a?a?bbD-eeii – с коричневым носом

носители аллелей ssws

- при любых аллелях локуса A

- В-D-E-K-(kk)swsw – с черным носом
- bbC-D-E-K-(kk)swsw – с коричневым носом

И т.д.