

Генетика окрасов южнорусской овчарки (М.Н.Сотская)

Подборка фотографий для статьи сделана Еленой Покачаловой

При пятнистом окрасе пятна должны быть светлых тонов и не иметь четко обозначенных границ.

Мочка носа крупная, чёрная. У палевых и палево-белых собак допускается сезонное осветление мочки носа, при этом окантовка мочки носа обязательно должна быть чёрной.

Глаза: Овальной формы, небольшие, прямо и широко посаженные. Цвет глаз от тёмно до светло - коричневого. Предпочтительны более тёмные глаза. Веки сухие, плотно прилегающие, с полной, широкой чёрной обводкой.

Окончательный окрас формируется в период от 18 до 24 месяцев, поэтому щенки и молодые собаки окрашены, как правило, более интенсивно.

Дисквалифицирующие пороки: Черный, рыжий, бурый, голубой, коричневый, трехцветный окрас. Выраженная маска, чепрак.

Отсутствие пигментации век, розовая или пятнистая мочка носа, розовые губы.

Основные аллели окраса ЮРО

A^y – распределение пигментов по волосу зонами типичными для доминантно рыжего (соболиного окраса) – может присутствовать у собак практически всех окрасов, кроме рецессивно черных и зонарных.

a^w – распределение пигментов по волосу равномерными зонами. Обуславливает формирование зонарного окраса.

a^t – распределение пигментов по телу в виде характерного рисунка подпала. Вопрос о степени распространения данного аллеля среди собак этой породы неясен.

a – (сплошное распределение пигментов по волосу) – вопрос о степени распространения данного аллеля среди собак этой породы неясен, может обуславливать порочный черный, а также черный цвет отметин при пегом пятнистом окрасе

B – синтез черного эумеланина. Присутствует у всех представителей породы, кроме порочных коричневых и палевых со светлым носом

b – синтез коричневого эумеланина. Обуславливает развитие порочного коричневого окраса. Очевидно, частота этого аллеля в популяции ЮРО не велика.

D – нормальная плотность пигментных зерен в волосе, присутствует у большинства представителей породы.

d – препятствует нормальной плотности эумеланиновых зерен в волосе. вопрос о степени распространения данного аллеля среди собак этой породы неясен, может обуславливать порочные осветленные окрасы.

E^m – наличие темной маски – инициирует развитие оговоренный в качестве порока в стандарте маски. Наличие этого аллеля в породе весьма вероятно, поскольку хорошо известны несущие маску породы, с которыми в свое время метизировали ЮРО.

E – распространение эумеланина по всему телу собаки в соответствии с формулой окраса – присутствует у большинства собак, кроме основной массы белых, ряда кремовых и палевых присутствует у многих белых, кремовых и палевых собак

G – наличие возрастного осветления окраса. Судя по всему, в генофонде данной породы распространен достаточно широко

g – отсутствие возрастного осветления окраса. Частота распространения аллеля в породе неясна.

I- позволяет синтез феомеланина в полной мере, присутствует у интенсивно окрашенных собак

i – снижает уровень синтеза феомеланина в волосах. Присутствует у многих осветленных (белых, кремовых, палевых и осветленных серых) собак.

KB (K)– обуславливает сплошное распределение эумеланина по волосу и телу собаки – «доминантный черный».

k^{br} – обуславливает неравномерное распределение пигментов по корпусу с образованием вертикальных полос – тигровый окрас .

k^y – рецессивный аллель локуса, не препятствующий проявлению аллелей локуса **A**. Широко распространен в породе.

M – мраморный окрас, в генофонде породы отсутствует

m – немраморный окрас – присутствует у всех представителей породы

R – способствует развитию черезволосицы (смесь белых и окрашенных волос в окрасе), в породе распространен достаточно широко

r – отсутствие черезволосицы – вопрос о степени распространения в породе данного аллеля неясен

S – окрас без белых пятен, – вопрос о степени распространения в породе данного аллеля неясен

s – наличие белых пятен, присутствует у большинства представителей породы

s'' – крайняя степень пятнистости – обуславливает развитие одного из типов белого окраса

T – наличие крапа на белых отметинах, присутствует у многих собак, носителей аллелей ss , вопрос о степени распространения в породе данного аллеля неясен

t – отсутствие крапа на белых отметинах, распространено у большинства представителей породы

Южнорусская овчарка крупная брудастая собака с длинной волнистой шерстью.

Для ЮРО типична гамма осветленных окрасов: белый, кремовый, палевый, а также серые разных оттенков и интенсивности. Характерно осветление всех окрасов по мере роста и взросления собаки.

Осветление окраса может зависеть от целого ряда причин.

Это может быть недостаточная плотность пигментных зерен, отсутствие пигмента в корковом слое или сердцевине волоса; слишком большая плотность и недостаточная прозрачность покровного слоя волоса. Среди этих факторов есть как моногенные, так и полигенные.

Их можно разделить на две группы:

во-первых – аллели, способствующие осветлению собственно окраса

во-вторых - факторы, меняющие структуру шерсти.

Врожденное осветление окраса.

Щенки некоторых собак рождаются уже осветленными. Одной из причин этого может быть гомозиготность по рецессивным аллелям локуса D , так называемая дильютность

ЛОКУС D (*dilution*) – разбавление. Этот локус определяет врожденную интенсивность пигментации.

Основные аллели локуса

- D
- d

Аллель D - определяет нормальную форму меланоцитов и нормальную плотность пигментных зерен в волосе, что 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 конгломераты, 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 (**dd**) этот аллель вызывает рождение уже осветленных щенков. При этом обычно мочка носа и глаза также бывают осветленными в тон основного окраса.

Интересно отметить, что этот феномен эффективней проявляется на фоне эумеланиновых окрасов, и оказывается более заметным у черных и коричневых собак – черный окрас видоизменяется до голубого, а коричневый до лилового (сиреневого, «изабелла» , кофе с молоком и т.п.) Для ЮРО такой окрас не характерен, и относится к категории нестандартных, однако наличие этих аллелей в породе отмечается и рождение подобных щенков все же изредка отмечается.



Возрастное изменение интенсивности окраса

Окрас очень многих собак сильно изменяется по мере роста и взросления собаки. Ярко окрашенные щенки заметно осветляются. Окончательный окрас ЮРО формируется в период от 18 до 24 месяцев, поэтому щенки и молодые собаки окрашены, как правило, более интенсивно.

Заметное возрастное осветление шерстного покрова типично и для собак других пород имеющих аналогичный шерстный покров. Особенно ярко это выражено у собак зонарного и соболиного окрасов. Такое осветление происходит за счет расширения светлых зон волоса по мере увеличения их длины. Это создает впечатление общего осветления шерстного покрова.

У некоторых брудастых собак с тонкой и длинной шерстью осветление окраса происходит в связи с затруднением поступления пигментных зерен в длинные тонкие волосы. Такие волосы не дают возможности создания в них достаточной плотности пигментных гранул, содержащих эумеланин. По мере удлинения волос, пространство между пигментными гранулами увеличивается и волосы становятся светлей. В более толстых и жестких волосах не происходит постепенного уменьшения концентрации эумеланиновых гранул и они сохраняют интенсивный окрас.

Этот процесс не связан с аллелями вызывающими врожденное или возрастное осветление, а только с изменением структуры волоса.

Кроме того, на интенсивность возрастного изменения окраса и его интенсивность влияет множество других факторов, касающихся строения волоса, степени прозрачности его покровного слоя и др.

Многие белые собаки в щенячем возрасте имеют палевый или кремовый окрас, и становятся белыми после отрастания взрослой шерсти с более толстым и рыхлым корковым слоем волоса.

Помимо осветления, связанного с возрастным изменением структуры волоса, существуют и целый ряд генетических факторов, способствующих возрастному осветлению окраса. Это, прежде всего доминантные аллели пока не идентифицированного генетически локуса *G* - (*greying*).

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

Алель *g* - рецессивный ген серии, в гомозиготном состоянии обеспечивает не изменяющуюся в течение всего период онтогенеза интенсивность окраса 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***.

Осветление окраса, возникающее за счет смешивания окрашенных волос с неокрашенными

ЛОКУС *R* (*Roan*)–черезволосица. Генетической идентификации локуса пока нет. **Черезволосица** смесь белых и окрашенных волос, благодаря которой окрас выглядит осветленным. Этот феномен также имеет тенденцию усиливаться с возрастом.

Основные аллели локуса

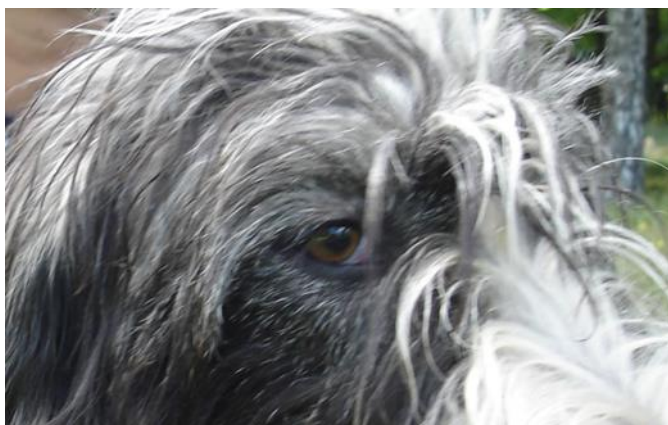
- ***R***
- ***r***

Алель *R* – обуславливает черезволосицу. Распространен главным у брудастых собак.

Алель *r* - рецессивный ген локуса, в гомозиготном состоянии препятствует развитию черезволосицы и присутствует у всех нормально окрашенных собак.

Как показывает опыт, черезволосица является доминирующим признаком.

$R > r$



Черезволосица



Черезволосица

Аллели снижающие уровень 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 нарушениями пигментации, вплоть до ее полного исчезновения, т.е альбинизма. У большинства видов животных 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 подобные мутации в данном локусе отсутствуют. И, те изменения окраса, которые в течение многих лет относили за счет действия аллелей c^d , c^{ch} , c и др. происходят благодаря аллелям локуса **I**. В настоящий

момент показано, что доминантный аллель локуса *C* позволяет развиваться окрасу полной интенсивности, а рецессивные аллели локуса связаны с альбинизмом.

ЛОКУС *I* - (*Intense*)

Способствует изменению уровня синтеза феомеланина, приводящее к появлению кремовых, палевых окрасов. Ген *MFSD12*, локализованный в 20 хромосоме собаки был идентифицирован в 2019 году (Hédan B, Cadieu E, et.al. 2019). Мутации в этом гене приводят к осветлению феомеланина без влияния на эумеланин. Фактически действие гена *I* аналогично действию предполагаемых прежними исследователями гена *c^d* или гену шиншилловости *c^{ch}*. Наличием и взаимодействием этих генов объясняют разнообразие интенсивности рыжих окрасов. Кроме того, поскольку, волосы собак и черного и тем более зонарно-серого окраса так же содержат и гранулы феомеланина, то его осветление способствует и осветлению этих окрасов.

Основные аллели локуса

- *I* - позволяет синтез феомеланина в полной мере
- *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

Можно предположить и наличие в этом локусе и других рецессивных аллелей, в разной степени влияющих на синтез феомеланина.

Рецессивные аллели локуса *E*

В последние годы в локусе *E* у ряда пород собак открыты новые рецессивные аллели *e₂* и *e₃*, обуславливающие разные оттенки рыжих окрасов от красного до белого. (Durig N., Letko S., et al 2018; Schmutz, S. M., et al. 2015). Механизм их действия и распространение в разных породах еще нуждаются в дальнейшем изучении.

Кроме этих аллелей несомненно наличие и других факторов, которые могут влиять на интенсивность и оттенки феомеланина.



Основные окрасы

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. А иногда, под воздействием разных осветляющих факторов практически белыми могут с возрастом становиться собаки других окрасов. 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 и другие 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.

Чисто-белые от рождения собаки не являются альбиносами, они имеют пигментированную мочку носа и слизистые. Часто они имеют черную или серую кожу. Такой окрас возникает благодаря действию аллелей, полностью блокирующих синтез феомеланина в волосе. В настоящий момент предполагается, что осветление феомеланина, приводящее к появлению белых, кремовых, палевых окрасов связано с рецессивными аллелями локуса *I*.

Таким образом, вероятно у белых собак рецессивные аллели локуса *I* (*ii*), вместе с аллелями *ee* играют ведущую роль в формировании окраса. Обесцвечивание феомеланина до белого могут обуславливать и некоторые рецессивные аллели локуса *E*: e^1 , e^2 и e^3 . Существует и ряд других факторов, оказывающих осветляющее воздействие на феомеланин, относящихся к пока не идентифицированным локусам. Так, Шейла Шматц (2008) допускает наличие особого гена, инициирующего формирование чисто белого окраса, при котором в волосах собаки полностью отсутствуют пигменты. Некоторые белые собаки при этом имеют черную кожу. Подобный белый окрас, отмечается у сравнительно небольшого количества пород, например, некоторых белых пуделей, бишон фризе, мальтийских болонок, вест хайленд уайт терьеров и др. Нельзя исключить его наличие и у ЮРО, правда, в последние годы, к сожалению, его частота заметно снижается.

Несмотря на то, что аллели *ee* прекращают синтез эумеланина в шерстном покрове, он продолжает вырабатываться в кожных покровах собаки и глазах. Белые собаки с черным носом, губами, веками и темными глазами имеют генотип *B/-e/e*. (*B* – аллель способствующий образованию гранул черного эумеланина).



Белая собака с черной мочкой носа



Белая собака с черной мочкой носа



Белые от рождения собаки с коричневым носом – $b/be/e$ (b/b , аллели отвечающие за образование гранул коричневого эумеланина). Для ЮРО коричневая мочка носа и осветленные глаза является дисквалифицирующим пороком, однако с учетом сложного происхождения породы, рождение щенков подобного типа возможно.



Белый щенок с коричневой мочкой носа

Нужно отметить, что аллели e/e эпистатичны по отношению ко всем другим аллелям окраса. Поэтому гомозиготные по этим аллелям собаки могут быть потенциальными носителями всех окрасов. Это обстоятельство необходимо учитывать при скрещивании белых или кремовых собак разных типов с окрашенными. Окрас подобного типа рецессивен по отношению ко всем остальным окрасам, поэтому скрещивание таких светлых собак между собой приводит к рождению только белых или кремовых щенков.

Фактически можно говорить о наличии, по меньшей мере, двух типов белого окраса. Первый – описанный выше, обесцвеченный и осветленный рецессивный рыжий, а второй - генетически пятнистый окрас с остаточными темными пятнами в пигментных центрах.

Крайняя степень пятнистости

Практически белый окрас могут иметь и пятнистые собаки с небольшими темными пятнышками или даже отдельными темными волосками в пигментных центрах. Их окрас обусловлен не идентифицированными аллелями s''/s'' т.е. они обладают экстремальной пятнистостью. Очевидно, что это справедливо для большинства собак пятнистых пород, например, лаек, бультерьеров, шпицев, чихуахуа и т.д. При этом во многих породах

одновременно существуют белые окрасы обоих типов. Скрещивание их между собой может приводить к рождению окрашенных щенков. Белые собаки с экстремальной пятнистостью могут иметь проблемы с пигментацией кожных покровов головного отдела, например, не полностью пигментированную мочку носа и век, что является дисквалифицирующим пороком. Это нужно учитывать при селекции собак.

Белые собаки, относящиеся к породам, имеющим в своем генофонде большое количество разнообразных осветляющих аллелей, например *d*, *G*, *i*, *e*, а также *R*, могут представлять собой сильно осветленные варианты других окрасов. При этом, они могут приобретать чисто белый окрас лишь с возрастом, а в щенячьем возрасте быть окрашенными. Так, например, щенки ЮРО с доминантным рыжим окрасом с осветленным феомеланином, генетически ($A^y/- B/- D/- G/- i/i k^y/k^y$) могут иметь типичный «соболиный» окрас, который у ЮРО называется «барсучьим». С возрастом такие «барсуки» осветляются практически до белого окраса, иногда сохраняя легкий сероватый налет по спине. До подобного же состояния могут осветляться и собаки зонарно серого окраса.

Мне приходилось наблюдать у пуделей несколько случаев, когда практически белыми становились собаки соболиного, тигрового и чепрачного окраса, родившиеся от серебристых. Такой эффект получается при сочетании аллелей *ii* - снижающих уровень синтеза феомеланина и аллелей *GG*, инициирующих возрастное осветление. Аналогичное явление наблюдается и у ЮРО.



Шерсть собаки соболиного окраса с фактором обесцвечивания феомеланина



Собака соболиного окраса с фактором снижающим уровень синтеза феомеланина



Собака соболиного окраса с фактором снижающим уровень синтеза феомеланина



Возрастная динамика изменения соболиного «барсучьего» окраса с фактором снижающим уровень синтеза феомеланина.

Возможные генетические формулы белого окраса

носители аллелей ee

- $a^2/a^2 B/- D/- e/e i/i$ – с черным носом
- $a^2/a^2 b/b D/- e/e i/i$ – с коричневым носом

носители аллелей s^w/s^w

- *при любых аллелях локуса A*
- $B/- D/- E/-G/G i/i K^B/- (k^{br}/-, k^y/k^y) s^w/s^w$ – с черным носом
- $b/b C/- D/- E/-G/G i/i K^B/- (k^{br}/-, k^y/k^y) s^w/s^w$ – с коричневым носом

И т.д.

Собаки серых тонов

К этой группе окрасов можно отнести целую группу окрасов: осветленный черный, зонарно серый, и сильно модифицированный тигровый окрасы. Как правило, все эти окрасы бывают осветленными благодаря

воздействию ряда генетических факторов. Среди них наиболее заметным оказывается возрастное изменение окраса.

Осветленный черный окрас

Черный окрас в своем нормальном виде у ЮРО является дисквалифицирующим пороком. Однако в осветленном состоянии он представляет собой стандартный серый окрас. Поэтому мы рассматриваем черный окрас в качестве основы одного из типов серого окраса.

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

Генетически черный окрас может определяться разными группами аллелей. В настоящее время 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/- KB/-*. Собаки, имеющие безупречный черный окрас, как правило, гомозиготны по большинству локусов. 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 *a/a B/-E/-*. Этот вариант черного окраса рецессивен по отношению к зонарному, соболиному, чепрачному и подпалому окрасу.

Черный окрас у ЮРО практически никогда не бывает насыщенного и яркого черного окраса, у них он обычно тускловатый и осветленный, и благодаря воздействию выше перечисленных факторов осветляется до серого состояния.



Черный

Тюлений (seal) эффект

Многие ЮРО черного окраса имеют красноватый, коричневатый, сероватый или бурый оттенок, особенно заметный на боках собаки и усиливающийся летом. Заметен он бывает и на фоне осветленного окраса. Подобный эффект называют **тюленьим (seal effect)**. Причина этого эффекта не совсем ясна, в ряде случаев он проявляется у собак гетерозиготных по локусу К (KBk^y)

У некоторых собак он приводит к весьма заметному осветлению, которое проявляется с возрастом. Скрещивание черных собак с осветленными других типов часто приводит к насыщению его аллелями, способствующими снижению интенсивности окраса.



Зонарно-серый окрас

Зонарно-серый окрас имеют собаки многих пород, которых на разных этапах развития породы скрещивали с ЮРО – немецкие овчарки, кавказские и среднеазиатские овчарки и т.д. Поэтому, наличие у ЮРО этого окраса вполне логично.

Основными окрасообразующими аллелями зонарно-серого окраса являются: a^w/a^w $B/-E/-I/-$ k^y/k^y .

Аллель a^w (wild) – вызывает зонарное распределение пигментов в волосе и обуславливает «дикий» тип пигментации и типичен для многих аборигенных пород и пород "дикого" фенотипа. Этот окрас называют **«зонарный»**, **«волчий»**, **« дикий соболиный»** и т. п. 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.

Зонарно-серый 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. 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. Это зависит главным образом от цвета феомеланиновых зон волоса, обусловленных аллелями, ответственными за интенсивность феомеланина, в частности от аллелей локуса **I**. Красный феомеланин придает окрасу более яркий рыжий оттенок, а желтый – светлый.

Аллели **ii** убирают феомеланин из зонарно окрашенных волос, придавая зонарно-серому окрасу серебристый или голубой оттенок (аналогично окрасу "перец с солью" шнауцеров). Под воздействием этих аллелей светлые отметины становятся чисто белыми или светло-серыми. Они могут в большей или меньшей степени контрастировать с основным окрасом. Раньше считалось, что подобный эффект возникает за счет действия аллелей $c^{ch}c^{ch}$ (*шиншилловость*), одноименное название имело и само это явление.

Интенсивность зонарно серого окраса зависит и 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 с заметным рыжим оттенком, увеличение ширины бесцветных и бледно желтых зон ведет к общему осветлению окраса.

При значительном сужении желтых и бесцветных зон, волос может стать практически черным. Большую роль в формировании зонарного окраса имеют и затеняющие факторы, которые способствуют расширению эумеланиновых зон волоса в его концевой части. Очевидно, что именно этот фактор Р.Робинсон называет затеняющими полигенами.

Зонарный окрас имеет ярко-выраженную возрастную изменчивость. У маленьких щенков зонарность может быть совершенно незаметной из-за того, что разноцветные кольца в волосе оказываются узкими и слишком сближенными. Такие щенки часто кажутся практически черными или темно-бурыми. 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, а при широких светлых зонах окрас часто становится сильно осветленным, а часто и почти белым. У ЮРО подобные окрасы иногда называют «отмеченными серым».



Зонарно серая собака

Белая пятнистость

Белая пятнистость встречается у ЮРО часто и имеет очень широкую вариабельность. Генетически пятнистая собака может иметь сплошной окрас с несколькими белыми волосками на груди или быть практически белой с маленьким темным пятнышком на конце уха. Вызывает белую пятнистость ряд рецессивных генов из серии множественных аллелей, относящихся к локусу S .

Эти гены вызывают депигментацию разных участков корпуса собаки. Протяженность зон депигментации может зависеть от целого ряда аллелей. Серия множественных аллелей локуса S включает в себя следующие гены, вызывающие пятнистость разной степени.

Аллель S - сплошной окрас

Аллель s^i - небольшие белые участки в первичных центрах депигментации, так называемая "ирландская пятнистость"

Аллель s^p - пегость, при которой примерно 50% тела имеет белую окраску.

Аллель s^w - крайняя степень пятнистости, когда сохраняются небольшие темные участки в пигментных центрах.

Между s^i , s^p , s^w имеет место неполное доминирование, однако S - полностью доминирует над всеми этими аллелями. Молекулярно-генетический анализ подтверждает наличие разных аллелей в данном локусе, однако идентифицировать их визуально не представляется никакой возможности. Кроме разных аллелей локуса S , на развитие белой пятнистости оказывают влияние многочисленные гены-модификаторы. В связи с этим, анализируя характер пятнистости, говорить в практическом собаководстве о каких-либо конкретных обозначениях рецессивных генов данной серии чаще всего совершенно бессмысленно. Таким образом, для того, чтобы представлять данный локус вполне достаточно всего двух аллелей S и s . Для обозначения крайней степени пятнистости, инициирующей развитие практически белого окраса целесообразно оставить обозначение s^w . Аллели s^w/s^w обуславливают у ЮРО один из типов белого окраса. При этом собаки имеют только небольшие цветные пятна на чисто белом фоне и выглядят практически белыми.

Протяженность и рисунок белых пятен у ЮРО могут широко варьировать, но при этом предпочтительной является пятнистость типа ирландской. У серых и палевых собак возможна белая проточина на голове и морде, а также белые отметины на шее. Допустимы и белые лапы. При пятнистом окрасе пятна должны быть светлых тонов и не иметь четко обозначенных границ.



Собака с "ирландской пятнистостью"



Собака с "ирландской пятнистостью"



Собака серо-пегого окраса



Собака с крайней степенью пятнистости

Крап

На белых пятнах часто образуется темный крап в цвет основного окраса. Формирование крапа инициирует доминантный аллель локуса *T* (*Tiking*). Точной генетической идентификации локуса пока нет.

Основные аллели локуса

T

t

Аллель T – вызывает развитие на белом фоне мелких темных пятен-крапа, так называемой *тиковой испещренности*. Крап проявляется на белых участках тела у пятнистых собак. Поэтому для его развития необходимо наличие рецессивной пары *ss*. У многих пятнистых собак присутствуют гены обоих локусов, как *ss* так и *T*.

Распространен этот ген у пятнистых и пегих собак достаточно широко. Его экспрессия очень сильно варьирует.

Аллель t. В гомозиготном состоянии препятствует развитию крапа на белых пятнах.

Высокая степень изменчивости крапчатости заставляет предполагать наличие генов-модификаторов, влияющих на его развитие.

Крап имеет тенденцию проявляться с возрастом. Щенки рождаются с чисто белыми пятнами, на которых постепенно начинает проявляться крап и с возрастом он становится гуще и гуще. У таких длинношерстных собак как ЮРО, крап можно увидеть только на коже, а не шерсти это просто смешение белых и цветных прядей. В таких случаях наблюдается эффект изменения окраса с возрастом: белый щенок постепенно становится серым. Как показывает опыт, аллель *T* полностью доминирует над аллелем *t*.

T > t

