

М.Н.Сотская

ГЕНЕТИКА ОКРАСА ТИБЕТСКОГО МАСТИФА

Из стандарта.

Окрас. Насыщенный черный, черно-подпалый. Подпалины от коричневого до рыжего цвета над глазами, на конечностях, и на кончике хвоста. Голубой, голубой с подпалом. Золотой (от насыщено палевого до глубокого красного), соболиный. Все окрасы должны быть максимально чистыми. Допустимо белое пятно на груди, а также небольшие белые пятна на лапах. Глаза темные. Нос, губы черные.

Пороки, связанные с пигментацией. Светлые глаза, недостаточная пигментация кожных покровов головы.

Дисквалифицирующие пороки. Окрасы, отличные от указанных в стандарте, например: зонарно-серый, белый, кремовый, коричневый, изабелла, тигровый, пестрый.

Основные аллели окраса.

a^w («азути»)– обуславливает распределение пигментов по волосу в виде разноцветных колец, способствует формированию зонарно-серого окраса, выходящего за рамки стандарта.

a^y (соболиный) – способствует такому распределению пигментов в волосе, при котором феомеланин располагается в основании волоса, а эумеланин – на конце, обуславливает формирование соболиного окраса. Присутствует у всех рыжих и палевых собак.

a^{sa} (чепрачный) – обуславливает формирование нестандартного чепрачного окраса. В модифицированном состоянии может встречаться у слишком зачерненных или собак со слишком протяженными подпалинами, а также у серо-подпалых тибетских догов.

a^t (подпал) обуславливает развитие подпалого окраса, называемого также «тан» (от английского – black & tan) или «фантом»

a (рецессивный сплошной) – обуславливает развитие одного из типов черного и голубого окрасов

B – обуславливает синтез черного эумеланина. Присутствует у всех собак стандартных окрасов

b – обуславливает синтез коричневого эумеланина, способствует формированию нестандартного коричневого и коричнево-подпалого окраса тибетских догов.

C – (полный окрас) присутствует у собак всех окрасов нормальной интенсивности

c^{ch}–(***шиншилловость***)– может обуславливать формирование осветленных рыжих окрасов и осветление цвета подпала у черно-подпалых собак

c (***лейцизм***) – в генофонде данных пород отсутствует

D (***окрас нормальной интенсивности***) – обуславливает нормальную плотность пигментов во всех слоях волоса. Способствует развитию окраса нормальной интенсивности.

d – (***ослабление окраса***) – обуславливает развитие голубого и голубо-подпалого окрасов, а также некоторые варианты осветленных рыжих окрасов

E^m– (***наличие темной маски***) – присутствует у всех собак имеющих маску

E (***распределение эумеланина по всему корпусу собаки***) – может присутствовать у собак всех окрасов без маски

e (***препятствует распространению эумеланина по всему корпусу собаки***) – может обуславливать один из вариантов рыжего окраса. Вопрос о наличии данного аллеля в породе не ясен.

G (***возрастное осветление окраса***) – в породе отсутствует

g (***отсутствие возрастного осветления***) – присутствует у всех представителей породы.

K (***доминантный сплошной окрас***) – может обуславливать один из типов черного и голубого окрасов

k^{br} (***тигровый окрас***) – может обуславливать нестандартный для тибетского дога тигровый окрас

k (***позволяет проявляться аллелям локуса A***) – присутствует у собак рыжего и подпалого окрасов, его наличие возможно и у собак рецессивных сплошных окрасов

M (***фактор Мерля***) – в породе отсутствует

m (***нормальный окрас***) – присутствует у всех представителей породы

R (***чалость***) – присутствует у многих представителей породы

r (***отсутствие чалости***) – степень частоты распространения данного аллеля в породе не ясна

S (***окрас без пятен***) – обуславливает формирование сплошного окраса без пятен

s (***белая пятнистость***) – присутствует у всех представителей породы с белыми отметинами любого размера

Окрасы тибетского мастифа

Основные окрасы тибетских мастифов: черный, голубой, черно-подпалый, голубой с подпалом, рыжий разной интенсивности и оттенков. Допускаются небольшие белые отметины на груди или концах лап. В качестве племенного брака изредка отмечаются

зонарно-серые, коричневые и коричневые с подпалом, палевые с осветленными носами и веками и почти белые собаки.

Черный окрас

У черных собак оба пигмента - черный эумеланин и желтый феомеланин равномерно рассеяны по волосам, но при этом гранулы эумеланина крупнее и плотность их распределения в волосе превышает плотность гранул феомеланина, поэтому черный пигмент практически полностью маскирует желтый, и волосы выглядят черными.

Черный окрас может быть представлен несколькими генетическими вариантами.

1. Черный окрас обусловленный совместным действием аллелей ***B-D-E-*** (или ***E^m-***)***K-***. При скрещивании с собаками других окрасов он доминирует. При этом черные собаки могут быть гетерозиготны по аллелям ***d, e, k^{br}, k, s.***

2. Как показывают современные исследования, черный окрас ряда собака может быть обусловлен наличием аллелей ***aa***. Таким образом, черный окрас может быть и рецессивным. Так, в частности один из современных исследователей генома собаки профессор Университета г. Саксатчеван в Канаде Шейла Шмутц (Sheila M.Schmutz 2005 г.) указывает на наличие этого аллеля у собак молосской группы.

Кроме многочисленных сугубо научных статей, посвященных изучению генома животных разных видов, этому автору принадлежит исключительно интересный сайт в Интернете о генетике окрасов собак (Genetics of Coat Color and Type in Dogs).

Наличие у тибетских мастифов черных окрасов разных типов подтверждают и наблюдения специалистов по породе, которые отмечают периодическое рождение тибетских мастифов черного окраса от обоих родителей подпалого окраса. Черный подобного типа окрас рецессивен по отношению к черно-подпалому и соболиному окрасам, но доминантен по отношению к голубому и рыжему окрасу обусловленному аллелями ***ee***.

Таким образом, в породе тибетский мастиф, очевидно, имеют место черные окрасы обоих типов.

3. Визуально черными могут быть собаки с крайне слабо выраженным подпалом или чепраком (***a^t, a^{sa}-B-C-D- E-(E^m-)kk-S-***), а также черные собаки с маленькими белыми отметинами (***B-C-D-E-(E^m-)K-ss*** или ***aaB-C-D-E-(E^m-)K-(kk)ss***)

Возможные генетические формулы собак черного окраса доминантный

черный сплошной

- ***a^ya^yB-C-D-E-(E^m-)K-S-***
- ***a^ta^tB-C-D-E-(E^m-)K-S-***

черный с практически незаметной белой отметиной на груди

- $a^y a^y B-C-D-E-(E^m-)K-ss$
- $a^t a^t B-C-D-E-(E^m-)K-ss$

рецессивный

- $aaB-C-D-E-(E^m-)kk$ – сплошной
- $a^{sa} a^{sa} B-C-D-E-(E^m-)kk$
- – модифицированный чепрачный

Голубой окрас

Чаще всего голубым называют осветленный (разбавленный) черный окрас. Он инициирован наличием пары рецессивных аллелей **dd**. Сплошной голубой окрас образуется благодаря сочетанию аллелей **B-ddK**-. Возможен и вариант **aaB-ddkk**. В этих случаях, как правило, несколько осветленной оказывается пигментация мочки носа и глаз.

Возможные генетические формулы голубого окраса

- $a^y a^y B-C-ddE-ggK-$
- $a^t a^t B-C-ddE-ggK-$
- $aaB-C-ddE-ggkk$
- $aaB-C-ddE-ggK-$

Подпалый окрас.

Подпалый окрас, называемый также окрасом «тан» (от английского – black & tan) или «фантом», имеет всегда совершенно определенные отчетливые очертания. Подпалины имеют совершенно определенный рисунок и расположены на строго определенных местах. Симметричные пятна подпала с четкими границами, чистого рыжего или красного 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 пястях, плюснах, лапах и вокруг анального отверстия. Наиболее четко он выражен у доберманов, ротвейлеров, английских кокеров, сеттеров-гордонов, некоторых терьеров и др.

Щенки подпалых собак рождаются с выраженным рисунком, который с возрастом только чуть расширяется и приобретает большую четкость очертаний.

Окрасообразующими генами подпалого окраса являются рецессивные аллели $a^t a^t$ в гомозиготном состоянии, и аллели **kk**.

При наличии у собаки аллелей, обуславливающих синтез черного эумеланина (**B**) образуется черно-подпалый окрас, а при наличии аллелей, обуславливающих синтез коричневого (**vv**) – коричнево-подпалый.

Собаки носители аллелей шиншилловости ($c^{ch}c^{ch}$) имеют белый или светло серый подпал. Интенсивность цвета подпала зависит и от руфус-полигенов, описанных Р.Робинсоном, а также и других осветляющих факторов. Осветление общего тона окраса может возникать при наличии аллелей **dd**. Собаки имеющие генотип $a^t a^t B-dd$ – голубые с подпалом.

Как отмечает Ш.Шмутц (S. Schmutz 2005 г.), эффект действия аллелей **dd** может проявляться по-разному в эумеланиновых и феомеланиновых зонах. При этом эумеланиновые зоны окраса освещаются заметно сильнее, феомеланиновые же сохраняют практически обычную интенсивность. Это приводит к формированию голубого окраса с рыжим подпалом нормальной интенсивности или рыжего окраса с голубой маской.

Еще большее ослабление пигментации может наблюдаться у подпалых собак генотипа $a^t a^t B-c^{ch}c^{ch}dd$ или генотипа $a^{sa} a^{sa} B-c^{ch}c^{ch}dd$. В некоторых случаях подобное сочетание нескольких пар рецессивных генов приводит к разным неприятным последствиям: алопеции цветных собак, ухудшению функций иммунной системы и т.д. Очевидно, в силу этих обстоятельств ослабленные голубые окрасы встречаются довольно редко и во многих породах считаются нежелательными.

У подпалого окраса есть своеобразный «двойник», который приводит к нарушению правильности очертаний рисунка подпала. Это **чепрачный** окрас, обусловленный наличием аллеля a^{sa} . Подобно аллелю a^t данный аллель на определенных участках шерстного покрова переключает синтез эумеланина на феомеланин, или прекращает в них синтез эумеланина.

Этот аллель также обуславливает неравномерное распределение зонарно окрашенных волос по корпусу собаки с образованием своеобразного рисунка чепрака. В отличие от подпалого чепрачный окрас может сильно варьировать, собака может быть как практически рыжей с черной или серой спиной с вкраплениями рыжих волос или практически черной со следами рыжего на ногах, под хвостом. Сами волосы имеют зонарное распределение пигментов.

Современными молекулярно-генетическими методами совершенно точно идентифицирован аллель a^t . Биохимический состав и местоположение аллеля a^{sa} в геноме пока точно не установлено. В настоящий момент одни генетики оспаривают его наличие, но в тоже время другие утверждают, что аллелей подобного действия может быть несколько. В то время как аллели черноподпалого окраса $a^t a^t$ полностью рецессивны по отношению к вышестоящим аллелям локуса **A** (a^w, a^y, a^{sa}), между аллелями a^w, a^y, a^{sa} наблюдается неполное или промежуточное доминирование. Столь широкие границы вариаций чепрачного окраса связаны также и с действием генов-модификаторов.

В некоторых породах, имеющих сплошной окрас в разведение попадают особи, представляющие собой сильно замаскированных чепрачных. Внешне подобная модификация чепрачного окраса может проявляться в легком осветлении концов лап, точек над бровями и волос вокруг анального отверстия. Постоянное скрещивание таких особей с собаками, имеющими сплошной окрас способствует накоплению генов-модификаторов, все более и более приближающих чепрачный окрас к сплошному. Отмечаются подобные особи среди шнауцеров, немецких и восточно-европейских овчарок, американских кокеров и др. Во многих породах имеют место оба аллеля. При этом аллели $a^t a^t$ способствуют развитию нормального подпалого окраса с четким рисунком. Аллели $a^{sa} a^{sa}$ способствуют развитию модифицированного рисунка подпала, иногда сопровождающегося его сильным затемнением. Зачерненные подпалины отмечаются в качестве порочного окраса даже у доберманов, являющихся примером "классического подпала".

Гены разных локусов, модифицирующие рыжий окрас, могут способствовать осветлению окраски подпала до светло-серого или белого как, например, у цверг-шнауцеров, восточно-европейских овчарок.

Возможные генетические формулы подпалого окраса

- $a^t a^t B-C-D-E- kk$ – черно-подпалый с желтым подпалом
- $a^t a^t B-c^{ch} c^{ch} D-E- kk$ – черно-подпалый с белым или светло-серым подпалом
- $a^t a^t B-C-dd E- kk$ – голубо-подпалый с желтым подпалом
- $a^t a^t bbC-D-E- kk$ – коричнево-подпалый с желтым подпалом
- $a^t a^t bbc^{ch} c^{ch} D-E kk$ – коричнево-подпалый с белым подпалом

Рыжий окрас.

Рыжие окрасы собак весьма разнообразны и по сути составляют целую гамму, обусловленную действием ряда аллелей. Так тибетские мастифы могут иметь рыжий окрас самых разных оттенков. У собак существуют две независимые системы, отвечающие за рыжий окрас, одна из которых обусловлена сочетанием генов $a^y a^y E-$, а другая наличием пары аллелей ee .

При рыжем окрасе, обусловленном сочетанием аллелей $a^y a^y B-E-$ собаки имеют темные концы волос. Такой окрас называется соболиным. При этом длина темных концов волос может заметно варьировать, что обусловлено наличием генов-модификаторов или затеняющих полигенов. Часто этот окрас сочетается с темной маской, обусловленной наличием аллеля E^m -. Маска рыжих собак может быть как черной, так и голубой. Это связано с тем, что у собак соболиного окраса эффект действия аллелей dd может проявляться по-разному

в эумеланиновых и феомеланиновых зонах. При этом эумеланиновые зоны окраса осветляются заметно сильнее, феомеланиновые же сохраняют практически обычную интенсивность. Это приводит к формированию рыжего окраса с голубой маской.

Соболиный окрас доминантен по отношению к черно-подпалому и рецессивному черному окрасам, но рецессивен по отношению к доминантному сплошному окрасу.

Рецессивные аллели **ee**, препятствуют распространению эумеланина по корпусу собаки. Собаки сплошного окраса, с генотипами **B-eeK-**, или **aaB-ee** имеют равномерный рыжий окрас без маски. Некоторая неоднородность окраса у собак с обильным подшерстком может возникать за счет разной плотности пигмента в остевых и пуховых волосах.

Скрещивание между собой рыжих собак разных генотипов может приводить к рождению щенков черного окраса. Например:

P: $a^y a^y BBEEkk$ – рыжий (соболиный) $xa^y a^y BBeeKK$ – рыжий

F: $a^y a^y BBeeKk$ – все черные

Случаев рождения черных или черноподпалых щенков от двух рыжих родителей разных оттенков среди тибетских догов до сих пор отмечено не было. На этом основании есть основания предполагать, что в Российской популяции носители аллелей **ee** отсутствуют или частота их мала.

Таким образом, вопрос о наличии рыжего окраса этого типа у тибетских мастифов не вполне ясен.

Интенсивность и оттенки рыжих окрасов.

Рыжие собаки имеют очень разную интенсивность, которая зависит от множества осветляющих факторов, действующих на феомеланин, его расположение в волосе, толщину и прозрачность коркового слоя, и др.

Исследователи пытаются по-разному трактовать разнообразие оттенков красных, рыжих, желтых окрасов собак. Их оттенки зависят от типа феомеланина, а также от наличия аллелей, влияющих на его концентрацию в волосах, главное место в этом процессе играют аллели шиншилловости $c^{ch}c^{ch}$. Существенную роль в формировании интенсивности рыжего окраса играют гены полимерного действия, названные Робинсоном **руфус-полигенами**. Ослабляют интенсивность окраса и аллели **dd**. Еще большее осветление может дать сочетание аллелей **dd** $c^{ch}c^{ch}$

Возможные генотипы рыжего окраса

- $a^y a^y BBC-D-E^m-kk ss$ – рыжий с черной маской
 $a^y a^y BB c^{ch}c^{ch} D-E^m-kk ss$ – осветленный рыжий с темной маской

- $a^y a^y BBC-dd E^m-kk ss$ – рыжий с серой маской
- $a^y a^y BB c^{ch} c^{ch} dd E^m-kk ss$ – осветленный рыжий с маской
- $a^y a^y BBC-D- E- kk ss$ – рыжий без маски
- $a^y a^y BB c^{ch} c^{ch} D- E- kk ss$ – осветленный рыжий с без маски
- $a^y a^y BBC-dd E- kk ss$ – осветленный рыжий без маски
- $a^y a^y BB c^{ch} c^{ch} dd E- kk ss$ осветленный рыжий без маски с осветленным носом

Тибетский мастиф. Варианты скрещиваний.

Черный х черный

Черный окрас может иметь как минимум следующие варианты генотипа

1. $aaC-D-kk$
2. $aa C-D-K-$
3. $a^y a^y C-D-K-$
4. $a^t a^t C-D-K-$
5. $a^y a^t C-D-K-$

При скрещивании двух производителей рецессивного черного окраса возможно рождение только черных и голубых щенков. При скрещивании между собой производителей доминантного черного или доминантного и рецессивного черного окрасов возможно рождение щенков всех вариантов окраса: черных, голубых, подпалых, рыжих разной интенсивности.

Черно-подпалый х черно-подпалый

Черно-подпалый окрас может иметь следующие варианты генотипа

1. $a^t a^t C-D-kk$
2. $a^t a C-D-kk$

При скрещивании между собой особей гомозиготных по аллелям $a^t a^t$ возможно рождение только подпалых щенков с подпалом разной интенсивности. При гетерозиготности обоих производителей по аллелям d возможно рождение голубо-подпалых особей.

В случае, если оба подпалых производителя гетерозиготны по аллелям рецессивного сплошного окраса – $a^t a$, от них возможно рождение щенков черного окраса. При гетерозиготности их и по аллелям d , возможны варианты рождения от них щенков подпалого, черного, голубого и голубо-подпалого окрасов.

Черный х рыжий

Черный окрас может иметь как минимум следующие варианты генотипа

1. $aaC-D-kk$
2. $aa C-D-K-$
3. $a^y a^y C-D-K-$

4. $a^t a^t C-D-K-$

5. $a^y a^t C-D-K-$

Рыжий окрас может иметь как минимум следующие варианты генотипа

1. $a^y a^y C-D- kk$

2. $a^y a^t C-D- kk$

3. $a^y a C-D- kk$

Возможны следующие варианты скрещиваний

Рецессивный черный с рыжим

1. $aaC-D-kk \times a^y a^y C-D- kk$

Потомки: $a^y a C-D- kk$ все рыжие

2. $aaC-D-kk \times a^y a^t C-D- kk$

Потомки : $a^y a C-D- kk$ – рыжие, $a^t a C-D- kk$ – подпалые

3. $aaC-D-kk \times a^y a C-D- kk$

Потомки: $aaC-D-kk$ – черные, $a^y a C-D- kk$ – рыжие

Доминантный черный с рыжим

Черные производители доминантного типа могут быть гетерозиготны практически по всем аллелям, поэтому при таких вариантах скрещиваний возможно рождение щенков всех предусмотренных стандартом окрасов. Нельзя исключить и возможность рождения особей нестандартных окрасов.

Подпалый с рыжим

Черно-подпалый окрас может иметь следующие варианты генотипа

1. $a^t a^t C-D-kk$

2. $a^t a C-D-kk$

Рыжий окрас может иметь как минимум следующие варианты генотипа

1. $a^y a^y C-D- kk$

2. $a^y a^t C-D- kk$

3. $a^y a C-D- kk$

В зависимости от генотипа производителей в подобных случаях возможно рождение рыжих, подпалых, и черных щенков рецессивного типа окраса. В случае гетерозиготности производителей по аллелям d возможно рождение голубых и голубо-подпалых щенков. А в случае их гетерозиготности по аллелю c^{ch} – рождения щенков с рыжим окрасом и подпалом разной интенсивности.

Подпалый с черным

Черно-подпалый окрас может иметь следующие варианты генотипа

1. $a^t a^t C-D-kk$

2. $a^t a C-D-kk$

Черный окрас может иметь как минимум следующие варианты генотипа

1. $aaC-D-kk$

2. $aa\ C-D-K-$
3. $a^y a^y\ C-D-K-$
4. $a^t a^t\ C-D-K-$
5. $a^y a^t\ C-D-K-$

Рецессивный черный с подпалым

1. $aa\ C-D-kk$ х $a^t a^t\ C-D- kk$

Потомки: $a^t a\ C-D- kk$ все подпалые

2. $aa\ C-D-kk$ х $a^t a\ C-D- kk$

Потомки : $aa\ C-D- kk$ – черные, $a^t a\ C-D- kk$ – подпалые

Доминантный черный с подпалым

Черные производители доминантного типа могут быть гетерозиготны практически по всем аллелям, поэтому при таких вариантах скрещиваний возможно рождение щенков всех предусмотренных стандартом окрасов. Нельзя исключить и возможность рождения особей нестандартных окрасов.

Рассматривая возможные варианты скрещиваний производителей окрасов, указанных выше мы учитывали действие только основных генных локусов. Помимо этого возможно рождение потомков как с маской так и без нее, а также рыжих собак, окрас которых обусловлен действием аллелей ee , однако вопрос о и частоте этих аллелей в породе не вполне ясен.

Рыжий с рыжим

Рыжий окрас может иметь как минимум следующие варианты генотипа

1. $a^y a^y\ C-D- kk$
2. $a^y a^t\ C-D- kk$
3. $a^y a\ C-D- kk$

Рыжие собаки могут быть гетерозиготны по аллелям подпала – a^t , рецессивного сплошного – a , шиншилловости – c^{ch} , ослабления окраса – d и др. Исходя из этого ясно, что от них возможно получение щенков всех стандартных цветовых вариантов.

В случае рождения щенков непредусмотренных окрасов желательно прибегнуть к методам генетической идентификации производителей. Да и в целом из-за малой численности породы представления о генетике окрасов тибетских мастифов достаточно скудны и базируются в основном на чисто визуальных наблюдениях. Поэтому вопрос о генетической идентификации современными методами для породы весьма актуален. Особенно важна она для собак черного и рыжего окрасов, поскольку остается совершенно неясным вопрос о наличии в породе аллелей ee , а также о частоте аллелей a и K

Консультант РКФ по вопросам генетики собак, к.б.н. Сотская М.Н.