

Генетика кошек: Комбинаторный подход

Массимо Пикарделло

Перевод: Н. Дмитриева, М. Литвина, Л. Вьюгина (под редакцией М. Литвиной)

Введение: комбинаторная модель генетики кошек - 2

Эумеланиновые окрасы без осветления по Мальтесу (черный, шоколадный, циннамон) - 4

Эумеланиновые окрасы с осветлением по Мальтесу (голубой, лиловый, фавн) - 5

Феомеланиновые окрасы (красный, кремовый) и окрасы, сцепленные с полом (черепашковые, голубо-кремовые) - 6

Гены-модификаторы осветления по Мальтесу: окрасы карамель и абрикосовый - 9

Эпистаз: белый окрас и «белая пятнистость» - 10

Ген «белой пятнистости» - 10

Бирманский ген «белые лапки» - 11

Серия аллелей белой пятнистости: генетика окрасов породы рэгдолл - 13

Ген белого окраса - 15

Рисунки тэбби: классическая теория – 16

Серебряные окрасы (дымчатые, затушеванные, серебристые тэбби) - 21

Теория одного гена – 21

Теория двух генов – 22

Другие окрасы на основе теории двух генов; золотые окрасы – 23

Противоречия теории двух генов – 25

Теория эпистатического модификатора золота – 25

Теория (золото = браун тэбби) – 26

Теория гена «широкой прикорневой зоны» - 26

Теория (золото = браун тэбби + модификатор «широкой прикорневой зоны») - наконец-то у нас есть полная генетическая модель для дымных, серебряных и золотых окрасов! – 27

Серебро против золота - 29

Цвет глаз у затушеванных серебряных и золотых окрасов: пример постоянства? - 29

Примеры комбинированных таблиц (решётки Пеннета) для серебряных окрасов - 30

Локус «расширения» и янтарный окрас - 33

Биохимия производства эумеланина-феомеланина, локус агути и локус «расширения» - 33

Появление янтарного окраса у кошек – 35

Генетика янтарного окраса – 36

Окрас гризли: новый доминантный аллель в локусе тэбби или в локусе «расширения» - 36

Современная теория тэбби - и подведение итогов по серебряным окрасам - 37

Сколько существует локусов тэбби? - 37

Как ген тикинга маскирует полосатый или мраморный окрасы - 39

Полигены распределения полосок агути: частота распределения полосок и ген «широкой полосы», например, в затушёванных окрасах – 39

Полигены распределения полос агути: последовательность зон – 44

Серебристо затушёванные: ген-ингибитор и распределение полосок - 46

Бурмезские и сиамские окрасы (сепия, минк, колор-пойнт); ген голубых глаз (Ojos Azules) – 47

Генетика структуры шерстного покрова: длинношерстность, рексовость, жесткошерстность и отсутствие шерсти – 49

Генетика костных структур и формы ушей: полидактилия, мэнская бесхвостость, фолды, кёрлы, бобтейлы, манчкин – 52

Получение результатов скрещиваний без использования таблиц - 55

Введение: комбинаторные принципы генетики кошек.

Цель данной работы - предоставить упрощённый и комплексный отчет о генетике кошек, в котором биология и биохимия сведены к минимуму. Данная цель достигнута путем систематического использования менделевских законов, основанных на одном или нескольких генах с полной доминантностью: их эффект проявляется полностью или не проявляется вообще, в соответствии с тем, какой вариант (аллель) гена принимать во внимание. Итак, мы будем больше оперировать комбинацией символов, представляющих гены, нежели белками ДНК. Имейте в виду, что цель математических моделей - объяснить таблицы Менделя: символы могут соответствовать, а могут не соответствовать настоящим генам, и в любом случае служат для упрощения реальной сложности биологической модели, которая основана не только на основных генах, но и на множестве генов-модификаторов. Каждый ген-модификатор обладает минимальным эффектом, который постепенно накапливается с увеличением их числа, и объединенный результат их воздействия даёт больший эффект. Иногда возникает необходимость показать две альтернативных математических модели, чтобы объяснить один и тот же эффект. Если обе модели показывают один и тот же результат во всех случаях, то они эквивалентны математически, но не биохимически, и для нас неважно, какая из них «биологически правильная» (возможно ни одна: биология имеет тенденцию к еще большей сложности!). С другой стороны, иногда разные модели не полностью эквивалентны: по статистике частота проявления признаков разных моделей через несколько поколений может быть различна. Обычно это справедливо для тех случаев, когда для сравнения используется модель на основе одного менделевского гена с моделью на основе группы модификаторов. Для того чтобы выбрать модель, наиболее соответствующую практическим данным, необходима достаточно большая база данных с экспериментальными результатами. Мы ограничим наше внимание только упрощенными моделями, которые не претендуют на абсолютную точность, но при этом они удобны и просты в использовании, с учётом некоторой приближенности.

Ниже даны необходимые биологические понятия. Каждая клетка содержит ядро, заключенное в мембрану. Ядра несут в себе наследственную информацию, которая биохимически закодирована в определенных спиралевидных белковых нитях - хромосомах. Соответствующие сегменты данных нитей несут определённую генетическую информацию и называются генами. Участок хромосомы, на котором расположен ген, называется локусом. У кошки 19 пар хромосом, которые в сумме составляют 38. Две хромосомы, составляющие пару, называются гомологичными (то есть подобными). Гены, находящиеся в соответствующих локусах гомологичных хромосом, влияют на один и тот же генетический признак. В случае если гены гомологичны, тогда и их воздействие одинаковое. В противном случае, воздействие может быть разным. Разные гены, находящиеся в одном и том же локусе гомологичных хромосом, называются аллелями.

Существует два вида деления клетки. В первом случае, называемым митозом, мембрана ядра разрывается, хромосомы выстраиваются в центре клетки, и каждая хромосома создает свою копию (за исключением редких ошибок биохимического считывания генетической информации, которые важны для объяснения мутаций и генетических рекомбинаций). Затем идентичные пары разделяются, и два набора хромосом расходятся к противоположным сторонам клетки. Таким образом, на противоположных полюсах клетки возникают две идентичные группы, состоящие из 38 хромосом. После этого клетка делится на две новые, которые идентичны начальной клетке. Это и есть механизм дупликации, при помощи которого происходит рост биологических тканей.

Но более интересным является другой механизм деления: механизм, связанный с оплодотворением, и называемый мейозом. При мейозе клетка делится на две новые, не равные и не идентичные исходной. Они называются гаметы (половые) клетки. Каждая гамета наделена только 19 хромосомами, по одной для каждой гомологической пары: половина генетической информации. Мейоз происходит следующим образом: как и в случае митоза, начальной стадией также является разрыв мембраны ядра и выравнивание 38 хромосом в центре клетки. После этого, однако, гомологичные хромосомы держатся вместе (так близко, что они могут обмениваться участками: важный процесс появления генетических рекомбинаций). На данной стадии, одна из двух хромосом от каждой пары перемещается к краю одной из сторон клетки, другая хромосома - к противоположной стороне: распределение хромосом по разным сторонам происходит случайно. По окончании этого процесса на каждой стороне находится по 19 хромосом, по одной из каждой гомологичной пары, но с произвольным набором. Далее, как и в митозе, следует разделение клетки на две, каждая из которых имеет только 19 хромосом. Гаметы сливаются с партнерской клеткой после спаривания, производя нормальную клетку с 38 хромосомами, составляющими 19 пар. Клетка, полученная в результате слияния, называется оплодотворенной и является первой клеткой нового котенка. Следовательно, каждая пара хромосом оплодотворенной клетки состоит из хромосом клетки отца и клетки матери.

Отсюда следует основной принцип генетического наследования: наследственная передача каждого генетического признака происходит сообразно тому факту, что оплодотворенная клетка наделяется парой аллелей, по одному от каждого родителя. Проявление признака зависит от того, какие аллели были переданы в оплодотворенную клетку и являются ли эти аллели одинаковыми (гомозиготными) или различными (гетерозиготными). Очень часто один из двух аллелей, имеющих разное воздействие на один и тот же генетический признак, преобладает над другим и подавляет его проявление: такой ген называется доминантным, а другой ген называется рецессивным.

Эумеланиновые окрасы без осветления по Мальтесу (черный, шоколадный, циннамон).

Мы начнем наше знакомство с гена **B**, отвечающего за черную пигментацию шерстного покрова. Точнее ген **B** заставляет пигментно-производящие клетки, находящиеся у корня волоса, высвободить пигмент под названием эумеланин. Эумеланин состоит из молекул сферической формы, которые окрашивают волос в чёрный цвет. Интенсивность секреции эумеланина зависит от температуры: при более низкой температуре волосяной покров будет иметь более интенсивный черный цвет. По этой же причине окрас многих черных длинношерстных кошек более бледный у основания волоса (ближе к телу температура выше), а у черных кошек с предельно короткой шерстью (например, у Девон Рекса) окрас темнее на пойнтах (морда, уши, хвост и лапы), в областях, наиболее удаленных от больших мышечных связок, генерирующих тепло. У гена **B** есть рецессивный аллель **b**. Данный аллель деформирует пигментные частицы, превращая их в длинные и овальные. В результате мы получаем шоколадную пигментацию. Существует другой аллель - **b'**, который производит еще более бледный окрас: циннамон. Ген **B** является доминантным по отношению к другим аллелям, а **b** является доминантным по отношению к **b'**. Представим, что мы скрестили гомозиготного **BB** кота с гомозиготной **bb** кошкой. Давайте заполним таблицу, в которой ряды соответствуют генам отцовской клетки, а столбцы соответствуют генам яйцеклетки. Каждая запись таблицы определяет возможный фенотип потомства (с одинаковой вероятностью). Легко заметить, что все котята черные по фенотипу, но являются носителями шоколадного окраса:

	B	B
b	Bb	Bb
b	Bb	Bb

Что получится при скрещивании кошек, полученных в первом поколении? При таком скрещивании во втором поколении мы получим:

	B	b
B	BB	Bb
b	Bb	bb

Следовательно, родившиеся котята будут чёрными гомозиготными с вероятностью $\frac{1}{4}$, черными гетерозиготными (носителями шоколада) - $\frac{1}{2}$, и шоколадными - $\frac{1}{4}$. Это не значит, что каждый помёт будет состоять из 75% черных и 25% шоколадных котят: тем не менее, такую статистику можно получить при значительном количестве помётов. И наконец, давайте рассмотрим случай **Bb** x **Bb'**

	B	b
B	BB	Bb
b'	Bb'	bb'

С той же самой вероятностью (25%) котята будут черными гомозиготными, черными - носителями шоколада, черными или шоколадными - носителями циннамона.

Задача 1.

У черной кошки родился шоколадный котёнок. Перечислите возможные окрасы кота. (Не принимая во внимание окрасы, не рассмотренные выше)

Задача 2.

Если котенок черный, а кошка шоколадная, какого цвета может быть кот?

Эумеланиновые окрасы с осветлением по Мальтесу (голубой, лиловый, фавн).

Для всех упомянутых выше окрасов существует окисленная версия, вызванная воздействием гена мальтесианского осветления, который обозначается символом **d**. Доминантный аллель **D** не приводит к осветлению окраса, в то время как рецессивный аллель **d** повышает концентрацию пигментных частиц по длине волоса, что проявляется в визуальном снижении интенсивности окраса. Под действием гена **dd** чёрный окрас становится голубым (то есть серым с голубым оттенком), шоколадный становится лиловым, а циннамон становится фавном (очень бледный цвет, напоминает кремовый, но без рыжины).

Ген **d** изменяет расположение пигментных частиц, а не их форму. Поэтому и его воздействие на генетический признак иное, нежели то, которое вызывает изменение формы (сферической или удлинённой). Более того, этот ген располагается в локусе отличном от локуса гена **B**. Следовательно, эти два гена, **B** и **d**, наследуются независимо. Следующая таблица показывает результат скрещивания голубого кота **BBdd** с черной кошкой, носителем гена осветления **BBDD** (мы будем часто использовать выражение «черный, носитель голубого»). По статистике половина котят будут черными, носителями голубого; вторая половина - голубыми.

	BBd	BBd
BBD	BBDD	BBDD
BbD	BbDd	BbDd

Если взаимодействуют два независимых гена, нам может понадобиться таблица с четырьмя рядами (соответствующими генетическому содержанию материнских гамет) и с четырьмя колонками (для отцовских гамет). Давайте, например, рассмотрим результат скрещивания кошки черного окраса, носительницы шоколадного и голубого (**BbDd**), и голубого кота, носителя фавна (**Bb^ldd**):

	BD	Bd	bD	bd
Bd	BBDD	BBdd	BbDd	Bbdd
Bd	BBDD	BBdd	BbDd	Bbdd
b^lD	Bb^lDd	Bb^ldd	bb^lDd	bb^ldd
b^ld	Bb^lDd	Bb^ldd	bb^lDd	bb^ldd

Как мы видим, $\frac{3}{8}$ котят по фенотипу - черные (носители различных окрасов), $\frac{3}{8}$ котят - голубые, $\frac{1}{4}$ - шоколадные, $\frac{1}{4}$ - лиловые, но котят окрасов циннамон и фавн не будет. Пожалуйста, обратите внимание, что в данной таблице четыре ряда попарно идентичны. Поэтому, таблицы: два ряда на четыре столбика было бы достаточно. Это происходит потому, что голубой кот является гомозиготным по рецессивному аллелю *d*. Полная таблица 4 на 4 необходима для результата скрещивания черного кота и кошки, носителей шоколадного и голубого окрасов (*BbDd*). Просчитать результат для данного случая мы предоставляем читателю.

Задача 1.

У голубой кошки родился лиловый котенок. Какого окраса может быть кот? Носителем каких окрасов он может являться? (Только на основе вышеизложенного материала).

Задача 2.

Перечислите возможные окрасы котят, родившихся от черной кошки, носительницы голубого, и гомозиготного голубого кота. Просчитайте вероятное соотношение каждого окраса.

Задача 3.

Каких окрасов могут получиться котята от гомозиготной голубой кошки и гомозиготного шоколадного кота? Просчитайте вероятное соотношение каждого окраса.

Примечание. Последний пример показывает, что котята от пары голубого и шоколадного окрасов могут быть черного окраса. На первый взгляд, это выглядит удивительным, так как черный является доминантным над голубым и шоколадным. Но здесь нет ошибки: шоколадный ген и ген осветления по Мальтесу находятся в разных локусах и соответственно взаимодействуют как независимые гены.

Феомеланиновые окрасы (красный, кремовый) и окрасы, сцепленные с полом (черепаховые, голубо-кремовые).

Генетические законы Менделя оперируют генами с высокой степенью экспрессивности и полной пенетрантностью: либо генетический признак проявляется полностью, либо не проявляется вообще. Считается, что гены окрасов как раз относятся к данной категории. Типичным резко выраженным генетическим признаком является пол: либо мужской, либо женский. Тем не менее, пол не может быть определен только одним геном. Если бы это было так, то один пол доминировал бы над другим (при неполной доминантности все индивидуумы были бы гермафродитами). Следовательно, в первом же поколении все индивидуумы были бы одного пола, что привело бы к исчезновению данного вида.

На самом же деле за генетику пола отвечает не один ген, а целая хромосома. Одна пара хромосом может иметь две не идентичные хромосомы. Одна, размером больше другой, в виде буквы «X». Другая, размером поменьше, похожа на букву «Y», то есть буква «X» без одного нижнего хвостика. Генотип мужчины состоит из пары XY. У женщины две хромосомы - XX. Таким образом, экспрессивность резко выражена без превалирования одного пола над другим. Более того,

нижеприведенная таблица показывает, что выполняется еще одно требование выживания вида: одинаковое процентное соотношение индивидуумов женского и мужского пола.

	<i>X</i>	<i>Y</i>
<i>X</i>	<i>XX</i>	<i>XY</i>
<i>X</i>	<i>XX</i>	<i>XY</i>

С другой стороны, так как хромосома *Y* представляет собой хромосому *X* без одного хвостика, то у мужских особей гены, находящиеся в локусах на этом хвостике, не имеют пары. Данный факт меняет их схему наследственной передачи. Такие гены называются сцепленные с полом.

Один из генов, отвечающих за окрас, является сцепленным с полом. Это ген *O*, который превращает черные пигментные частицы (эумеланин) сферической формы в другие пигментные частицы более вытянутой формы (феомеланин). Данный пигмент ответственен за глубокий интенсивный красный окрас выставочных кошек (и несколько более желтоват у кошек, чьи линии не подвергались целенаправленному отбору, например у бродячих кошек). Рецессивный аллель данного гена *o*, не изменяет эумеланин на феомеланин (т.е. никак не проявляется). В принципе, генотипы *BO*, *bo* и *b'O* могут давать три различных оттенка красного, каждый бледнее предыдущего, и иногда возможно различить их по фенотипу. Но разница столь незначительна, что некоторые предпочитают не делать различий: все эти вариации красного будут обозначаться как «красный». Подобным же образом соответствующие окрасы с осветлением по Мальтесу объединены в один цвет - кремовый.

Ген красного окраса в некоторой степени является особенным. Этот ген сцеплен с полом: мужские особи могут иметь либо *o*, либо *O* (красный или кремовый), но не оба аллеля. Тем не менее, женские особи могут иметь *oo*, либо *OO* (красные или кремовые), либо *Oo*. В последнем случае проявляется вторая особенность данного гена. Аллель *O* не доминирует над *o*. Генотип *Oo* не приводит к красному или кремовому окрасу у кошек. Вместо этого в клетках, производящих пигмент, у основания каждого волоса активируется только один из двух аллелей красного окраса из двух *X*-хромосом. Второй аллель остается неактивным и не проявляется. Следовательно, у кошек с генотипом *Oo*, шерсть частично красная/кремовая, а частично - черная/голубая (либо их более светлые варианты). Какой из двух аллелей будет активным, определяется случайным образом. Тем не менее, активация во всех соматических клетках происходит в короткий промежуток времени на ранних стадиях развития. Если активация происходит слишком рано, в таком случае мы видим большие «заплатки» черного и красного (либо варианты их осветлённых окрасов). Но если активация происходит позже, то эти два цвета хорошо перемешаны. Все эти фенотипы называются черепаховая или шоколадная черепаховая или черепаховая циннамон;

версии осветленных окрасов соответственно называются голубая черепаховая, лиловая черепаховая или черепаховая фавн (в некоторых ассоциациях перечисленные окрасы называются голубо-кремовая, лилово-кремовая и фавново-кремовая соответственно). Выше мы уже видели, как отличается наследственная передача генов сцепленных с полом. Безусловно, изменится и схема независимого взаимодействия двух аллелей, как показано далее.

Обычная таблица, в данном случае не годится.

	<i>O</i>		<i>O</i>	
<i>O</i>	<i>O</i>	<i>O</i>	<i>O</i>	<i>O</i>
<i>o</i>	<i>O</i>	<i>o</i>	<i>O</i>	<i>o</i>

Вместо неё получаем следующую - так как мужские особи не могут иметь генотип *OO*.

	<i>O</i>		-	
<i>O</i>	<i>O</i>	<i>O</i>	<i>O</i>	-
<i>o</i>	<i>O</i>	<i>o</i>	<i>o</i>	-

У красного кота присутствует только один аллель - *O*. Для ясности мы заменим отсутствующий аллель прочерком. Таким образом, если отсутствуют ген осветления и аллели окрасов шоколад и циннамон, то черепаховая кошка, повязанная красным котом, родит с одинаковой вероятностью красных и черепаховых кошек, красных и черных котов.

Мы можем подвести итог и вывести закономерность для сцепленных с полом признаков: коты получают этот признак (в данном случае - окрас) только от своей матери, а кошки получают его от обоих родителей. Ниже приводится сложный пример - результат скрещивания черного кота, носителя шоколада и гена осветления (*BbDdo-*) с голубо-кремовой кошкой, носителем окраса фавн (*Bb^lddOo*):

	<i>BDo</i>	<i>Bdo</i>	<i>bDo</i>	<i>bdo</i>	<i>BD-</i>	<i>Bd-</i>	<i>bD-</i>	<i>bD-</i>
<i>BdO</i>	<i>BBDdOo</i>	<i>BBddOo</i>	<i>BbDdOo</i>	<i>BbddOo</i>	<i>BBDdO-</i>	<i>BBddO-</i>	<i>BbDdO-</i>	<i>BbddO-</i>
<i>BdO</i>	<i>BBDdOo</i>	<i>BBddOo</i>	<i>BbDdOo</i>	<i>BbddOo</i>	<i>BBDdO-</i>	<i>BBddO-</i>	<i>BbDdO-</i>	<i>BbddO-</i>
<i>b^ldO</i>	<i>Bb^lDdOo</i>	<i>Bb^lddOo</i>	<i>bb^lDdOo</i>	<i>bb^lddOo</i>	<i>Bb^lDdO-</i>	<i>Bb^lddO-</i>	<i>bb^lDdO-</i>	<i>bb^lddO-</i>
<i>b^ldO</i>	<i>Bb^lDdOo</i>	<i>Bb^lddOo</i>	<i>bb^lDdOo</i>	<i>bb^lddOo</i>	<i>Bb^lDdO-</i>	<i>Bb^lddO-</i>	<i>bb^lDdO-</i>	<i>bb^lddO-</i>
<i>Bdo</i>	<i>BBDdoo</i>	<i>BBddoo</i>	<i>BbDdoo</i>	<i>Bbddoo</i>	<i>BBDdoo-</i>	<i>BBddoo-</i>	<i>BbDdoo-</i>	<i>Bbddoo-</i>
<i>Bdo</i>	<i>BBDdoo</i>	<i>BBddoo</i>	<i>BbDdoo</i>	<i>Bbddoo</i>	<i>BBDdoo-</i>	<i>BBddoo-</i>	<i>BbDdoo-</i>	<i>Bbddoo-</i>
<i>b^ldoo</i>	<i>Bb^lDdoo</i>	<i>Bb^lddoo</i>	<i>bb^lDdoo</i>	<i>bb^lddoo</i>	<i>Bb^lDdoo-</i>	<i>Bb^lddoo-</i>	<i>bb^lDdoo-</i>	<i>bb^lddoo-</i>
<i>b^ldoo</i>	<i>Bb^lDdoo</i>	<i>Bb^lddoo</i>	<i>bb^lDdoo</i>	<i>bb^lddoo</i>	<i>Bb^lDdoo-</i>	<i>Bb^lddoo-</i>	<i>bb^lDdoo-</i>	<i>bb^lddoo-</i>

В левой половине таблицы представлены генотипы кошек (два аллеля красного!). Легко увидеть, (нижняя четверть таблицы), что $\frac{3}{16}$ - черные (носительницы различных других окрасов), $\frac{3}{16}$ - голубые, $\frac{1}{16}$ - шоколадные, $\frac{1}{16}$ - лиловые, но, ни одной коричневого или окраса циннамон. В верхней четверти представлены соответствующие черепаховые окрасы: $\frac{3}{16}$ - черные черепаховые, $\frac{3}{16}$ - голубые черепаховые, $\frac{1}{16}$ - шоколадные черепаховые, $\frac{1}{16}$ - лиловые черепаховые, но, ни одной коричневой или черепаховой фавн. Правая половина таблицы содержит генотипы котят. Снова в нижней четверти представлено процентное соотношение эумеланиновых окрасов у котят: $\frac{3}{16}$ - черные (носители различных окрасов, как отмечалось выше), $\frac{3}{16}$ - голубые, $\frac{1}{16}$ - шоколадные, $\frac{1}{16}$ - лиловые. Верхняя четверть содержит те же самые пропорции, но для феомеланиновых окрасов у котят. Тем не менее, мы различаем генотипы красных и кремовых, что дает нам одинаковые пропорции: $\frac{1}{4}$ - красного окраса и $\frac{1}{4}$ - кремового.

Задача.

Отец черепаховой кошки черный. Какого окраса может быть мать кошечки, носительницей каких окрасов она может являться? (Только на основе вышеизложенного материала).

Гены-модификаторы гена осветления (окрасы карамель и абрикосовый).

Доказательства, представленные заводчиками Бирмы, указывают на существование гена, который изменяет осветленные окрасы, делая их рыжеватыми и придавая им металлический блеск (особенно заметный у табби окрасов). Предположительно данный фенотип является результатом действия доминантного гена **Dm**, находящегося в локусе, отличном от локуса гена осветления (а соответственно действующего независимо). Когда **Dm** воздействует на эумеланиновые осветленные окрасы (голубые, лиловые и фавн), получаются соответственно окрас карамель; при воздействии на феомеланиновые окрасы получается абрикосовый. Рecessивный аллель **dm** не изменяет обычные окрасы. Вероятно, данный ген влияет как на форму пигментных частиц, так и на их компоновку.



Рис. Бирма окраса карамель линкс-пойнт на основе голубого.

Множество фотографий кошек окраса абрикос и карамель у Бирмы, Бурмы, Дэвон Рексов, Ориентальной Короткошерстной, Сиамской, Австралийского Миста и домашних можно посмотреть в Интернете на сайте Лэсли Моргана Блит (Lesley Morgan Blythe) <http://www.catagility.com/Dm.htm>. Очевидно, что комбинаторика аналогична гену осветления: например, скрещивание двух кошек с генотипом **BBddDmdm** приводит к появлению 75% карамельного окраса на основе голубого и 25% голубого окрасов.

Задача.

Докажите, что от двух кошек с генотипом **BbddDmdm** мы получим $\frac{9}{16}$ котят с окрасом карамель на основе голубого, $\frac{3}{16}$ котят с окрасом карамель на основе лилового, $\frac{3}{16}$ голубых и $\frac{1}{16}$ лиловых.

Эпистаз: ген белого окраса и ген белой пятнистости.

Во втором разделе мы рассмотрели проявление доминантности: черный ген **B** доминирует над шоколадным аллелем **b**. Доминантность означает, что один из двух аллелей одного и того же гена подавляет в фенотипе проявление другого гена. С другой стороны, мы столкнулись с некоторыми генами, которые изменяют признак фенотипа, они обычно контролируются другими генами, находящимися в другом локусе. Например, красный ген **O** изменяет черный цвет на красный, а ген осветления **d** превращает черный в голубой, а красный в кремовый. Иногда говорят, что черный доминирует над голубым, но это не совсем правильно: доминантным геном над **d** является не **B**, а **D**. Эффект воздействия **d** накладывается и изменяет воздействие гена **B**. Данный феномен называется эпистазом. Подобным образом, эпистатическое действие **O** над **B** и его аллелями преобразует эумеланин в феомеланин.

Ген белой пятнистости:

Теперь рассмотрим два других случая эпистаза. Первый относится к «белой пятнистости» гена **S**, который подавляет пигментацию волоса в определенных областях тела. Данный ген эпистатичен по отношению ко всем вышеупомянутым генам различных окрасов и по отношению ко всем другим генам, с которыми мы познакомимся дальше, за исключением гена **W**, производящего полную депигментацию волоса по всему телу. Ген **W** мы обсудим в следующей главе. Фактически шерсть в областях воздействия гена «белой пятнистости» **S** белая. В этих областях также отсутствует и пигментация кожи. Поэтому в таких областях, которые не имеют шерстного покрова: на мочке носа и подушечках лап, пигментация также отсутствует, то есть кожа розового цвета. Более того, если в начальной стадии деления соматических клеток ген **S** воздействует на клетки, которые участвуют в развитии тканей глаза, то отсутствие пигментации может привести к синему или голубому цвету глаз, когда формирование глаза окончено. Конечно

же, может случиться так, что только один глаз голубой, а второй обычно окрашен (жёлтый или оранжевый). Недалеко от клеток тканей глаза располагаются клетки тканей уха: очень часто ухо со стороны голубого глаза может иметь от небольшого отклонения от нормы до полной глухоты. Рецессивный аллель *s* не влияет на отсутствие пигментации, то есть позволяет проявиться цвету по всему телу. Следующая таблица содержит пример скрещивания черного кота с черно-белой кошкой, гетерозиготной по *Ss*. Одна половина котят будет окраса черный с белым, а другая - чисто черного окраса. Читателю предлагается заполнить таблицу, принимая во внимание ген *B*.

	<i>S</i>	<i>s</i>
<i>s</i>	<i>Ss</i>	<i>ss</i>
<i>s</i>	<i>Ss</i>	<i>ss</i>

Ген *S* имеет широкий спектр действия: от очень маленьких белых пятнышек (белые пятна и медальоны) до белого, покрывающего почти все тело: например, в таких окрасах, как арлекин и ван. Действие гена постепенно и частично это вызвано полигенами. Но исследования показали, что количество белого у гомозиготных *SS* кошек больше, чем у гетерозиготных *Ss* кошек, например в окрасе ван. При знакомстве с другими аллелями *S* мы вернемся к этой теме, для того чтобы дать объяснение различным рисункам породы Рэгдолл.

Бирманский ген «белые лапки»

Важно отметить, что ген *S* контролирует генетическое наследование белых пятен, но не их размер и местоположение. Не совсем ясно, контролируется ли расположение пятен полностью генетически. Несомненно, можно проследить некоторую закономерность передачи распределения белых пятен от родителей к котят. Эта закономерность встречается, например, в породах Священная Бирма и Рэгдолл - прослеживается в окрасе «белых лапок», а так же рисунок в виде перевернутой буквы «V» на морде двухцветных кошек. На самом деле генетики не имеют единого мнения об окрасе «белые лапки»: является ли он результатом действия одного из аллелей гена *S* или совершенно отдельного гена, расположенного в другом локусе. И в последнем случае является ли этот ген доминантным? Если он доминантный, тогда должны существовать кошки, гетерозиготные по окрасу «белые лапки». Котята от родителей с таким генотипом, с вероятностью 25% будут рождаться без белого. Но до сих не было зарегистрировано ни одного случая появления котенка сплошного пойнтового окраса в пометах Бирмы! С другой стороны, в течение многих поколений Бирму скрещивали только с Бирмой, поэтому возможно, что они все гомозиготны по гипотетическому окрасу «белые лапки» в гене «белой пятнистости».

В статье Ж. П. Маас «Введение в наследственность генов альбинизма, «белой пятнистости» и эпистатического белого» (J.P.Maas, Introduction into the Heredity of the Albino Series, Piebald

Spotting and Epistatic White, 1995), основанной на фактах полученных голландскими заводчиками Бирмы, показано, что в результате экспериментального скрещивания Бирмы с кошками сплошных пойнтовых окрасов (без белого), в пометах появляются котята только сплошных пойнтовых окрасов (без белых пятен). Если это так, то ген бирманского окраса «белые лапки» действительно существует: назовем его s^b (b - первая буква от названия породы «Бирма»). Несомненно, если бы «белые лапки» были бы результатом влияния доминантного гена «белой пятнистости», то, по крайней мере, половина котят первого поколения имела бы белые пятна. Более того: ген «белые лапки» s^b должен быть рецессивным! С другой стороны, мы уже упоминали тот факт, что французский клуб заводчиков «Sacred Cat of Burma» (из частной беседы с М.А. Taranger) утверждает, что это доказательство ошибочно: первое поколение котят может быть либо окраса «белые лапки», либо колор-пойнт. Если это так, то наиболее правдоподобная теория состоит в том, что бирманский окрас «белые лапки» вызван генотипом «белая пятнистость» (либо гетерозиготным генотипом Ss , который уменьшает количество белого, как мы увидим вскоре, либо гомозиготным генотипом SS), который жестко контролируется геном из другого локуса. Действие последнего гена проявляется в снижении экспрессивности белого только до лапок и ограничении очертаний белой области: мы будем называть этот ген *mit* (от английского слова «mitt», что в переводе значит «перчатка»). Так как форма перчаток Бирмы оригинальна, регулирующий её ген *mit*, скорее всего, был бы рецессивным, таким образом, Бирмы были бы гомозиготными *mit mit*. Тогда все котята от скрещивания двух Бирманских кошек с генотипом $SS\ mit\ mit$ будут иметь оригинальную пятнистость – «перчатки». Тем не менее, скрещивание двух Бирм с генотипом $Ss\ mit\ mit$ привело бы к появлению 75% котят с белыми «перчатками» и 25% колор-пойнтов (без белого). Но на самом деле такое распределение окрасов среди котят не происходит. Как уже упоминалось выше, противоречие можно объяснить только предположением, что благодаря инбридингу все Бирмы гомозиготны по гену SS : но в таком случае скрещивание Бирмы с колор-пойнтами (без белого) должно привести к появлению гетерозиготных кошек породы Бирма. Таким образом, мы не можем объяснить данное противоречие, что заставляет нас отбросить теорию, предложенную французским клубом «Sacred Cat of Burma». Очевидно и другое противоречие: при скрещивании Бирмы с генотипом $SS\ mit\ mit$ и колор-пойнта с генотипом $ss\ Mit\ Mit$ все котята должны были бы быть окраса колор-пойнт с белым (не окраса «белые лапки», следовательно, не Бирмы). Исходя из вышеизложенного, мы думаем, что ген *mit*, контролирующий очертания белого, не существует.

Но даже более здравая модель, предложенная Ж.П. Маасом, имеет некоторые недостатки. Более того, имейте в виду, что наличие специального рецессивного бирманского гена «белые лапки» приводит к некоторым сомнительным с точки зрения генетики выводам. Должно было бы существовать, по крайней мере, два различных гена, производящих белую пятнистость (один - для

бирманского окраса «белые лапки» и другой - для других различных белых пятен). Их взаимодействие может привести к появлению абсолютно белых кошек, у которых очень низкая вероятность появления полностью белых котят (хотя надо заметить, это выглядит крайне неправдоподобно). Это противоречит существующим статистическим данным о наследовании белого, как мы увидим ниже.

Серия аллелей белой пятнистости: генетика окрасов породы Рэгдолл

Окрасы с белыми лапками также существуют и в других породах, например, в породе Рэгдолл. Вероятно, в данной породе за этот окрас отвечает ген, отличный от гена «белые лапки», встречающегося у Бирм. Здесь мы видим другое проявление белой пятнистости: белая полоса на животе Рэгдоллов окраса миттед. Из-за того, что наблюдается смешение его проявления с проявлением типичной «белой пятнистости», ген окраса «белые лапки» у породы Рэгдолл видимо находится в том же самом локусе, что и ген «белой пятнистости» S .

В последние годы генетика распределения белого цвета в породе Рэгдолл была хорошо изучена (смотрите, например, статью Робина Пикеринг, стр. 73-86, и Роя Робинсона, стр. 93-95, в «Полном справочнике по породе рэгдолл» (Robin Pickering и Roy Robinson, The definitive Guide to Ragdolls, L. Wallace, R. Pickering & D. Pollard, editors, Ragdoll World U.K., 1995). Это стало известно благодаря тому факту, что вязки между Рэгдоллами окрасов биколор, миттед и колор-пойнт (без белого) достаточно часты. Котята первого поколения от скрещивания Рэгдоллов окрасов миттед и колор-пойнт могут быть без белых пятен или миттед. Таким образом, миттед у Рэгдоллов относится к действию гена эпистатичного по отношению к окрасу без белого. Когда родители окраса миттед гетерозиготны по генотипу, по статистике половина котят рождается без белых пятен. Когда родители - гомозиготны, все котята будут окраса миттед. А сейчас мы увидим, что ген окраса миттед у Рэгдоллов, обозначим его s^m , является неполностью рецессивным по отношению к S . Неполная доминантность S над s^m может быть использована для объяснения различной степени проявления белой пятнистости у Рэгдоллов. К тому же для Рэгдоллов окраса колор-пойнт (без белого), генотип которых гомозиготен ss , существует еще пять различных генотипов. У Рэгдоллов миттед - генотип $s^m s$ (они гетерозиготны по аллелю «белые лапки»). В их фенотипе значительно больше белого, чем у Бирмы: обычно не только лапы, но и задние конечности до скакательного сустава, и узкая полоска на нижней части тела от подбородка до основания хвоста. Генотип Ss ведет к появлению идеального биколора: не более $1/3$ белого на спине, белые ноги и почти полностью белая нижняя часть тела с продолжением белого на морде в виде перевернутой буквы «V». Генотип $s^m s^m$ дает окрас миттед с большим количеством белого (*high mitted*): он очень близок к окрасу биколор (на выставке такие кошки регистрируются, как биколоры), при этом возможно меньшее количество белого на спине, чем $1/3$, с редкими разрывами пятен на конечностях и белой нижней частью туловища, часто плавно переходящей в

перевернутый V-образный рисунок на морде. Остальные генотипы дают Рэгдоллов с большим количеством белого, которые участвуют в выставках как биколоры, несмотря на то, что их окрас не является идеальным с точки зрения стандарта. Рэгдоллы $Ss^{m/}$ имеют окрас со средним количеством белого (*mid-high white*): обычно более $\frac{1}{3}$ белого на спине, перевернутая буква «V» на морде, белые конечности и нижняя часть тела с прерывающимися пятнами на конечностях. И, наконец, у Рэгдоллов с генотипом SS окрас с большим количеством белого (*high white*) представляет собой ни что иное, как окрас «ван». В действительности аллели белой пятнистости действуют не только у Рэгдоллов, но и во всех других породах, и их фенотипы мы можем увидеть во всех породах, в которых признана «белая пятнистость» (за исключением Бирмы, где «белая пятнистость» является нежелательной, так как по стандарту требуется другое распределение белого). Наиболее изучена «белая пятнистость» в породе Рэгдолл: в стандарте подробно описаны эти окрасы. Вероятнее всего, что окрас Ван в других породах, таких как Турецкий ван, имеет точно такой же генотип.

Задача.

Докажите, что вероятность получения окрасов с белым при скрещивании кошек породы Рэгдолл соответствует следующей схеме:

- без белого х без белого = 100% без белого (то есть колор-пойнт)
- без белого х миттед = 50 % без белого, 50% миттед
- без белого х биколор = 50% без белого, 50% биколор
- миттед х миттед = 50% миттед, 25% колор-пойнт, 25% миттед с большим количеством белого (*high mitted*)
- биколор х биколор = 50% биколор, 25% колор-пойнт, 25% с большим количеством белого (*high white*)
- миттед х биколор = 25% колор-пойнт, 25% миттед, 25% биколор, 25% со средним количеством белого (*mid-high white*)
- без белого х миттед с большим количеством белого (*high mitted*) = 100% миттед
- без белого х со средним количеством белого (*mid-high white*) = 50% биколор, 50% миттед
- без белого х с большим количеством белого (*high white*) = 100% биколор
- миттед х миттед с большим количеством белого (*high mitted*) = 50% миттед, 50% миттед с большим количеством белого (*high mitted*)
- миттед х со средним количеством белого (*mid-high white*) = 25% миттед, 25% биколор, 25% миттед с большим количеством белого (*high mitted*), 25% со средним количеством белого (*mid-high white*)
- миттед х с большим количеством белого (*high white*): 50% биколор, 50% со средним количеством белого (*mid-high white*)
- биколор х миттед с большим количеством белого (*high mitted*) = 50% миттед, 50% со средним количеством белого (*mid-high white*)
- биколор х со средним количеством белого (*mid-high white*) = 25% миттед, 25% биколор, 25% со средним количеством белого (*mid-high white*), 25% с большим количеством белого (*high white*)
- биколор х с большим количеством белого (*high white*) = 50% биколор, 50% с большим количеством белого (*high white*)
- миттед с большим количеством белого (*high mitted*) х миттед с большим количеством белого (*high mitted*) = 100% миттед с большим количеством белого (*high mitted*)
- миттед с большим количеством белого (*high mitted*) х со средним количеством белого (*mid-high white*) = 50% миттед с большим количеством белого (*high mitted*), 50% со средним количеством белого (*mid-high white*)
- миттед с большим количеством белого (*high mitted*) х с большим количеством белого (*high white*) = 100% со средним количеством белого (*mid-high white*)
- со средним количеством белого (*mid-high white*) х со средним количеством белого (*mid-high white*) = 50% со средним количеством белого (*mid-high white*), 25% миттед с большим количеством белого (*high mitted*), 25% с большим количеством белого (*high white*)
- со средним количеством белого (*mid-high white*) х с большим количеством белого (*high white*) = 50% со средним количеством белого (*mid-high white*), 50% с большим количеством белого (*high white*)
- с большим количеством белого (*high white*) х с большим количеством белого (*high white*) = 100% с большим количеством белого (*high white*).

Ген белого окраса

Наследование белого окраса регулируется геном **W**, который вызывает полное отсутствие пигментации всего тела. Депигментация ведет к абсолютно белому окрасу шерсти, розовой мочке носа и подушечкам лап. Так же может быть затронут цвет глаз. В этом случае один или оба глаза будут голубыми, и кошка может быть глухой на соответствующее ухо. Рecessивный аллель **w** не вызывает депигментацию, то есть позволяет проявление цвета. Ген **W** является эпистатическим по отношению ко всем остальным генам, отвечающим за окрас. В частности, ген **W** является эпистатическим над геном **S**: генетически белая кошка может быть носителем "белой пятнистости", которая, как очевидно, не проявляется в фенотипе. Так как **W** является эпистатическим, все котята от гомозиготной по данному гену кошки, будут белыми. С другой стороны, у белой гетерозиготной кошки, скрещенной с котом любого сплошного окраса, отличного от белого, с одинаковой вероятностью родятся белые и цветные котята:

	W	w
w	Ww	ww
w	Ww	ww

Белые

Давайте подробно рассмотрим один пример: результат скрещивания гетерозиготного белого кота, носителя черного окраса (гомозиготного) и гетерозиготного по гену "белой пятнистости" (**Ww Ss BB o- DD**) с черепаховой с белым кошкой, которая гетерозиготна по гену "белой пятнистости", а так же является носителем осветления по Мальтесу (**ww Ss BB Oo Dd**). В таблице мы опустим локус **B**, так как оба родителя гомозиготны по данному гену, и все котята унаследуют данную комбинацию. Левая часть таблицы содержит информацию о генотипах белых котят (50%). Верхняя часть правой половины и левая часть оставшейся четверти содержит информацию о котятках с белой пятнистостью (37.5%). Оставшиеся 8 ячеек в нижнем правом углу относятся к котяткам без белого: половина из них - черные, $\frac{1}{4}$ - красные и $\frac{1}{4}$ - черепаховые (кошки).

	WSoD	WS - D	WsoD	Ws - D	wSoD	wS - D	wsoD	ws - D
wSOD	WwSSOoDD	WwSSO-DD	WwSsOoDD	WwSsO-DD	wwSSOoDD	wwSSO-DD	wwSsOoDD	wwSsO-DD
wSod	WwSSOoDd	WwSSO-Dd	WwSsOoDd	WwSsO-Dd	wwSSOoDd	wwSSO-Dd	wwSsOoDd	wwSsO-Dd
wSoD	WwSSooDD	WwSSo-DD	WwSsooDD	WwSso-DD	wwSSooDD	wwSSo-DD	wwSsooDD	wwSso-DD
wSod	WwSSooDd	WwSSo-Dd	WwSsooDd	WwSso-Dd	wwSSooDd	wwSSo-Dd	wwSsooDd	wwSso-Dd
wsOD	WwSsOoDD	WwSsO-DD	WwssOoDD	WwssO-DD	wwSsOoDD	wwSsO-DD	wwssOoDD	wwssO-DD
wsOd	WwSsOoDd	WwSsO-Dd	WwssOoDd	WwssO-Dd	wwSsOoDd	wwSsO-Dd	wwssOoDd	wwssO-Dd
wsoD	WwSsooDD	WwSso-DD	wWssooDD	WwssO-DD	wwSsooDD	wwSso-DD	wwssooDD	wwssO-DD
wsod	WwSsooDd	WwSso-Dd	WwssooDd	WwssO-Dd	wwSsooDd	wwSso-Dd	wwssooDd	wwssO-Dd

К данному моменту читатель должен уметь заполнить таблицу для скрещивания кошек с генами S и W , как упомянуто в нижеизложенных задачах. Возможно, читатель сможет найти необходимые ответы без заполнения всей таблицы.

Задача 1.

У кошки окраса фавн в помете родился белый котенок и два биколора: лиловый с белым и фавн с белым. Какого окраса может быть кот и носителем генов каких окрасов он может являться? (Только на основе вышеизложенного материала).

Задача 2.

Какого окраса будут котята (и в каком соотношении) от вязки голубой с белым кошки (голубой гомозиготной и гетерозиготной по гену "белой пятнистости") и лилового с белым кота (гомозиготного лилового и гетерозиготного по гену "белой пятнистости")?

Задача 3.

Как Вы ответите на предыдущий вопрос, если голубая с белым кошка не гомозиготная голубая, а носительница лилового окраса?

Окрасы тэбби: классическая теория.

До сих пор мы обсуждали гены сплошных окрасов и окрасов с белым. А теперь обратим наше внимание на генетику тэбби окрасов. В этой главе мы представим классическую теорию на основе одного локуса тэбби. Современная же теория включает как минимум 2 локуса тэбби, а также допускает существование локуса расширения и нескольких генов-модификаторов: эту теорию мы изложим позднее, после глав о серебряных окрасах и локусе расширения. Большинство читателей, заинтересованных в установлении возможных окрасов потомства, могут пропустить современную теорию, если только им не интересно спрогнозировать более точно возможность получения определенных окрасов тэбби и появления различных вариантов окраса в одном помете. Каждый тэбби (или, как мы обычно говорим, агути) волос состоит из нескольких чередующихся окрашенных полос. Во время роста волоса клетки, производящие пигмент, поочередно проходят две фазы. В одной фазе производится пигмент интенсивного окраса. Данный пигмент имеет почти сферическую форму. В другой фазе пигмент более удлинённый, он выглядит светлее и имеет красноватый оттенок. Данный феномен активируется геном агути A . Его рецессивный аллель a препятствует проявлению окраса агути, и, следовательно, ведет к появлению сплошных окрасов. Окрас тэбби должен рассматриваться как естественный. Действительно не-агути аллель (a) усиливает интенсивность окраса, таким образом, заполняя агути полосы наиболее насыщенным цветом. Итак, аллель A позволяет проявиться естественному окрасу агути. На определенных участках тела шерсть состоит из волос агути типа. На остальных участках тела полосы волос агути заполняются цветом полностью (точно так же, как это случается у «не-агути» кошек сплошных окрасов). Это так называемый рисунок тэбби. Существует три основных окраса тэбби: тикированный, полосатый и классический (или мраморный в терминологии некоторых ассоциаций). У всех трех окрасов одинаковые отметины на лбу. Тикированный окрас, как и в

Абиссинской породе, не должен иметь остаточный тэбби. Допускаются отметины на голове (изредка на ногах и хвосте в менее идеальном окрасе): все другие волосы имеют агути полосы (по крайней мере, там, где пигментация достаточно сильная, чтобы это заметить. Например, очень часто волосы на животе слишком светлые, чтобы были видимы агути полосы. На теле, ногах и хвосте кошек полосатого окраса - тонкие параллельные полосы. Мраморный окрас имеет более широкие разводы, расположенные по бокам в виде спиралей, яблочек или фигуры бабочки. Три окраса тэбби производятся тремя аллелями гена, чья неполная доминантность проявляется следующим образом: тикированный аллель (T^a) является доминантным; полосатый (T) является рецессивным по отношению к тикированному, но доминантным над мраморным окрасом; мраморный окрас (t^b) является рецессивным. Существует два других окраса. Первый - это пятнистый окрас, где линии становятся пятнами, часто организованными вдоль линий, где обычно располагаются полосы в полосатом окрасе. Уровень доминантности пятнистого и полосатого окрасов одинаков, и многие думают, что они производятся одним и тем же самым тэбби аллелем T , под воздействием группы модификаторов (полигенов). Некоторые породы (например, Бенгальская порода благодаря своему необычному генофонду, унаследованному от своего дикого предка - азиатского леопардового кота или *Felis Bengalensis*) демонстрируют характерный пятнистый рисунок, с большими пятнами в виде розеток, расположенных вдоль линий полос. Весьма вероятно, но не совсем еще ясно, производится ли этот нетипичный пятнистый окрас также геном T под воздействием полигенов или нет. Второй окрас (изначально появившийся у Американской Короткошерстной, а затем у Бенгальской породы) - это окрас марбл, который напоминает мраморный, но с более удлиненными случайно расположенными яблочками и спиральями, с более широкими, часто закрытыми линиями. Считается, что этот окрас - результат воздействия генов-модификаторов на ген t^b : и в самом деле котята окраса марбл, скрещенные с пятнистыми тэбби, имеют разрывы в виде розеток и случайные пятна, частично расположенные соответственно окрасу марбл. Также существует окрас агути, очень близкий к тикированному окрасу и появляющийся под воздействием того же самого гена, но имеющий ожерелье на шее и кольца тэбби на ногах и хвосте (как, например, Сингапура). С некоторыми возможными исключениями, объяснение которых приводится в следующем параграфе, у эумеланиновых кошек ген агути воздействует не только на окрас шерсти, но и на мочку носа, которая приобретает кирпично-красный оттенок (у темно-коричневых тэбби) или различные оттенки розового с обводкой основного цвета.

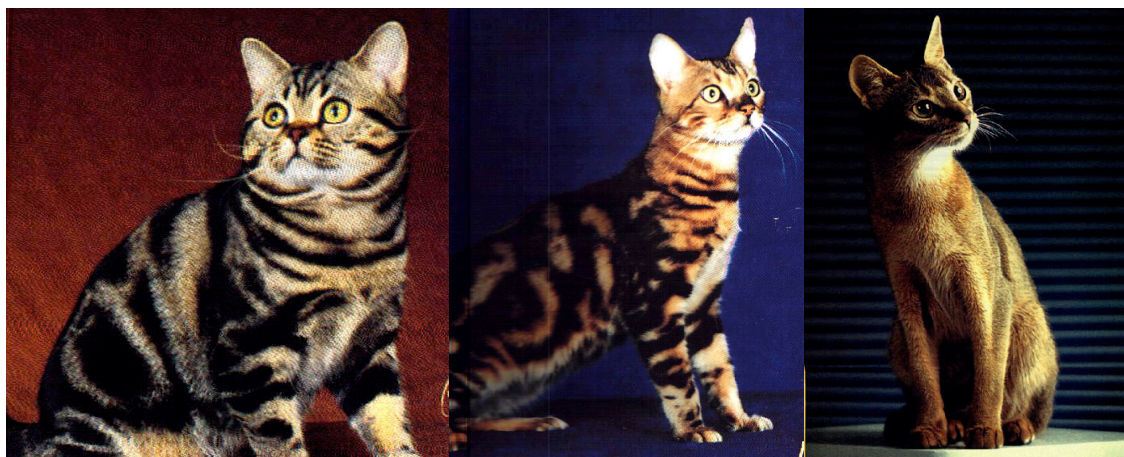


Рис. Мраморный, марбл и тикированный окрасы тэбби

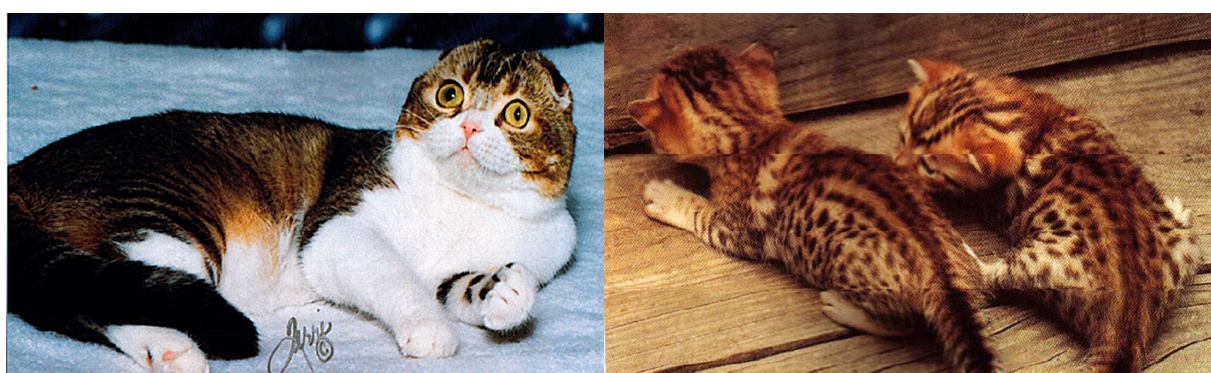


Рис. Полосатый и пятнистый окрасы тэбби

И, наконец, недавно в породе Чаузи появился еще один окрас, возможно унаследованный от дикого предка, камышового кота: окрас "гризли". Данный окрас был замечен только у кошек эумеланиновых окрасов (единственные окрасы, признанные у Чаузи!). У котов данного окраса конечности и морда обычно полностью окрашены (даже блюдечко носа черное, в противоположность тому, что обычно случается у окрасов тэбби: смотрите следующий параграф). Волосы на теле имеют полосы агути (до пяти), которые при рассмотрении под микроскопом показывают бледно-желтый цвет, но не очень теплый, и на первый взгляд создают впечатление серебряных кончиков, хотя они не являются результатом действия генов серебра.



Рис. Тот же самый камышовый кот: окраса гризли в молодом и зрелом возрасте



Рис. Чаузи окраса "гризли"

Пока еще не ясно, является ли данный фенотип результатом действия нового доминантного аллеля в локусе тэбби (аллель "гризли тэбби") или действием эпистатического гена, находящегося в другом локусе, локусе "расширения" E , как это можно видеть у других видов животных, например, у кроликов, у которых "стальной" аллель E^S в локусе "расширения" дает стальной окрас, несколько похожий на окрас "гризли" у кошек. Позже мы остановимся на генетике и фенотипе кошек, связанных с локусом "расширения". То обстоятельство, что морда кошек окраса "гризли" не кирпично-красного цвета с черной обводкой, ведет к гипотезе, что окрас "гризли" скорее является результатом действия аллеля в эпистатичном локусе "расширения", а не проявлением аллеля в локусе тэбби. В любом случае, даже в гипотезе с новым аллелем в локусе тэбби, аллель окраса "гризли" является доминантным над всеми другими аллелями. Гены агути и тэбби находятся в различных локусах. Заполнение цветом, вызванное аллелем a из локуса агути является эпистатичным над действием гена тэбби. То есть, говоря другими словами, кошки сплошных окрасов являются носителями окраса тэбби и могут его передавать генетически. Можно легко убедиться в этом: остаточный тэбби наблюдается у черных (или дымчатых, смотрите ниже) котят до того, как окрас полностью сформируется. Даже после того, как формирование окраса завершено, у черных кошек при прямом свете можно увидеть разницу в отражении лучей в тех участках, которые были заполнены цветом под воздействием гена, таким образом, делая видимым скрытый в генотипе окрас.

Доминантность аллелей тэбби одного над другим является неполной. Например, кот с генотипом Ta^b имеет тикированный окрас, который накладывается на мраморный. В результате, получится тикированный окрас, но с неравномерным тикингом и с остаточным тэбби на конечностях, хвосте и груди, и этот рисунок напоминает мраморный окрас. До того, как окрас полностью сформируется, котята с таким генотипом могут довольно отчетливо демонстрировать мрамор, носителями которого они являются. Нечто похожее происходит и с котятами окраса серебристый затушеванный TaT или Ta^b : часто и у них остаточный тэбби отчетливо выражен, но

рисунок исчезает с возрастом (неравномерный тикинг у взрослой кошки маскируется геном ингибитором, о нем написано в следующей главе).

Действие гена тэбби у красных и кремовых окрасов аналогично. Но ген «не-агути» проявляется меньше на феомеланиновых окрасах, нежели на эумеланиновых. Поэтому маловероятно, что остаточный тэбби у красных и кремовых кошек исчезает под воздействием «не-агути» гена. Некоторые генетики утверждают, что ген *a* не проявляется вообще на феомеланиновых окрасах, и частичное подавление рисунка у сплошных красных и кремовых окрасов происходит благодаря полигенам. В любом случае добиться уменьшения или полного отсутствия остаточного тэбби у феомеланиновых окрасов можно лишь с помощью жесткого отбора. Поэтому становится ясно, что для появления остаточного тэбби более важно накопительное действие множества генов (полигенов) нежели действие одного гена. Чтобы понять, насколько слабо воздействует «не-агути» ген на красный окрас, достаточно взглянуть на черепаховых (или голубо-кремовых кошек): остаточный тэбби почти всегда присутствует на красных участках, в то время как на черных - рисунок исчезает.

Следующая таблица содержит генотипы котят, полученных от мраморного кота, гетерозиготного по агути *Aa BB o- DD t^bt^b*) и черепаховой кошки, носительницы осветления по Мальтесу и полосатого окраса (*aa BB Oo Dd T^aT*). Так как кот гетерозиготен только по двум генам, то таблица состоит из четырех столбцов. У кошки же три гетерозиготных гена: поэтому в таблице восемь рядов.

	<i>At^boD</i>	<i>At^b - D</i>	<i>at^boD</i>	<i>at^b - D</i>
<i>aTaOD</i>	<i>AaTa^tbOoDD</i>	<i>AaTa^tbO - DD</i>	<i>aaTa^tbOoDD</i>	<i>aaTa^tbO - DD</i>
<i>aTaOd</i>	<i>AaTa^tbOoDd</i>	<i>AaTa^tbO - Dd</i>	<i>aaTa^tbOoDd</i>	<i>aaTa^tbO - Dd</i>
<i>aTa^oD</i>	<i>AaTa^tb^{oo}DD</i>	<i>AaTa^tb^o - DD</i>	<i>aaTa^tb^{oo}DD</i>	<i>aaTa^tb^o - DD</i>
<i>aTa^od</i>	<i>AaTa^tb^{oo}Dd</i>	<i>AaTa^tb^o - Dd</i>	<i>aaTa^tb^{oo}Dd</i>	<i>aaTa^tb^o - Dd</i>
<i>aTOD</i>	<i>AaTt^bOoDD</i>	<i>AaTt^bO - DD</i>	<i>aaTt^bOoDD</i>	<i>aaTt^bO - DD</i>
<i>aTOd</i>	<i>AaTt^bOoDd</i>	<i>AaTt^bO - Dd</i>	<i>aaTt^bOoDd</i>	<i>aaTt^bO - Dd</i>
<i>aToD</i>	<i>AaTt^b^{oo}DD</i>	<i>AaTt^b^o - DD</i>	<i>aaTt^b^{oo}DD</i>	<i>aaTt^b^o - DD</i>
<i>aTod</i>	<i>AaTt^b^{oo}Dd</i>	<i>AaTt^b^o - Dd</i>	<i>aaTt^b^{oo}Dd</i>	<i>aaTt^b^o - Dd</i>

Левая половина таблицы показывает генотипы котят агути. Пожалуйста, обратите внимание на то, что эти котята не являются мраморными из-за тикированного или полосатого тэбби аллеля, переданного им их матерью. Данный аллель частично доминирует над мраморным. Эти окрасы тэбби генетически переданы матерью, несмотря на то, что они не видны в ее «не-агути» фенотипе. Неполная доминантность может стать причиной недостатков в окрасе у этих котят.

Задача.

1. Назовите окрасы котят (и возможное процентное соотношение этих окрасов), родившихся от родителей окрасов черный мрамор $Aa t^{b^b} BB DD$ и голубой полосатый $Aa Tt^b BB dd$.
2. Как Вы ответите на предыдущий вопрос, если черный мрамор является гетерозиготным по аллелю осветления по Мальтесу?

Серебристые окрасы (дымчатые, затушеванные, серебристые тэбби).

Перейдем теперь к серебристым окрасам: дымчатый, серебристый тэбби, серебристая затушеванная и шиншилла (а также их феомеланиновые эквиваленты, называемые cameo). В этом классе окрасов у основания волос отсутствует пигментация, шерсть серебряно-белая без руфизма. Но у некоторых серебристых тэбби пигмент распределен в областях тэбби отметин по всей длине волоса: от кончика до корня. У серебристых тэбби агути-области бледно-серебристого цвета с четким контрастом по отношению к рисунку тэбби. У идеальной шиншиллы не должно быть остаточного рисунка, и окрашены только кончики волос (типпинг). То же самое описание соответствует и серебристой затушеванной, но типпинг занимает около трети длины волоса (иногда немного меньше). Серебряное основание у дымчатых окрасов составляет приблизительно от одной трети до половины длины волоса, остальная часть волоса окрашена.

Теория одного гена

Не так давно считалось, что за появление серебристых окрасов отвечает один основной ген, который называется ген ингибитор и обозначается буквой **I**. Полагали, что он подавляет пигментацию и нейтрализует руфизм (оттенки рыжего цвета у эумеланиновых окрасов, как в области агути у темно-коричневых тэбби). Здесь мы имеем дело с одним геном, который может произвести такое количество различных окрасов. Дымы - это «не-агути» кошки, у которых под воздействием гена **I** у основания волос исчезает окрас. Основной окрас - серебристо-белый, равномерный по всему телу. У большинства кошек пигментация отсутствует на $\frac{1}{3}$ длины волоса, у некоторых - наполовину.

Все остальные серебристые кошки - агути. Серебристо затушеванные и шиншиллы имеют скрытый тикированный рисунок. Ген **I** превращает цвет волоса у основания в серебристый, в то время как без его воздействия волос будет иметь более светлые полосы агути и менее интенсивную пигментацию. Тем не менее, ген **I** убирает все красноватые оттенки из этих полосок, также превращая их в серебряные. Оба эффекта накладываются друг на друга и делают волос серебряным на две трети, если ген **I** воздействует мягко (серебристая затушеванная), и на всю длину, кроме кончика (последней окрашенной агути полосы), если воздействие сильное (шиншилла). Тот факт, что эумеланиновые шиншиллы и серебристая затушеванная являются агути, доказывается тем, что у них кирпично-красная (или темно-розовая) мочка носа с темной обводкой, типичной для тэбби.

И, наконец, серебристые тэбби являются агути с мраморным или полосатым/пятнистым окрасом. Конечно же, ген **I** больше проявляется в областях агути, нежели в области рисунка тэбби. Это приводит к четкому тэбби рисунку с хорошим контрастом по отношению к фоновому окрасу.

Но теперь очевидно, что генетическая модель серебристых тэбби не может быть объяснена с помощью одного гена. В действительности, если бы только один ген отвечал за серебристые окрасы, тогда не только у дымных окрасов, но и у серебристых тэбби рисунок у основания волоса должен быть тоже обесцвечен. Иногда встречаются серебристые тэбби, такие, как описаны выше, но в большинстве случаев рисунок тэбби полностью покрашен до самого основания волос. Генетик Рой Робинсон (Roy Robinson) в своей знаменитой книге "Генетика для заводчиков кошек" (Genetics for Cat Breeders, Кембридж, 1972, 2-ое издание) предполагает, что рисунок тэбби преодолевает действие гена **I**. Но это неубедительно, так как у дымов происходит как раз, наоборот: по всему телу цветом заполняются «не-агути» области. Как бы то ни было, теория Робинсона не объясняет, почему у серебристых тэбби у основания волоса рисунок тэбби серебристый.

Теория двух генов

Более поздние теории (смотрите статью Дж. Джерома (J. Jerome) в журнале "TICA Trend" издание 13, номер 6 за декабрь 1992/январь 1993, стр. 14 и в "TICA Yearbook" 12 (1991), стр. 218) утверждают, что серебряные окрасы являются результатом совместного действия двух генов, один из которых (стиратель - eraser) подавляет пигментацию у основания волоса, а второй (выбеливатель - bleaching) нейтрализует руфизм. Последний мы будем называть "серебряный ген" и обозначим **Sv**. Ген-стиратель будет обозначаться **I**, но читатель должен иметь в виду, что в некоторых недавних публикациях мягкую форму гена **I** обозначают знаком **Sh**, который дает происхождение серебристым затушеванным, а его сильную форму - знаком **Ch**, который дает происхождение шиншиллам. Нет доказательств, что эти два проявления гена **I** соответствуют двум разным аллелям, а не группе полигенов. В действительности разница между серебристой затушеванной и шиншиллой не столь очевидна. Поэтому мы не используем два разных аллеля **Sh** и **Ch** и не делаем различия между генотипом серебристой затушеванной и шиншиллы (если принимать во внимание законы Менделя). При желании читатель легко может записать наши результаты через **Sh/Ch**.

Теперь благодаря теории 2 генов можно легко записать список генотипов для различных серебристых окрасов:

Дымчатый: aa I- Sv-

Серебристая затушеванная и шиншилла: A- T^aT^a I- Sv-

Серебристый тэбби полосатый/пятнистый:

A- TT I- Sv- если тэбби рисунок у основания волос серебристый (серебристая тэбби, которая по генотипу шиншилла или затушеванная в соответствии с большим или меньшим количеством серебра)

A- TT ii Sv- если тэбби рисунок у основания волос полностью окрашен, не серебристый.

Серебристый мраморный тэбби:

A-t^bt^b I- Sv- если тэбби рисунок у основания волос серебристый (серебристая тэбби, которая по генотипу шиншилла или затушеванная в соответствии с большим или меньшим количеством серебра)

A- t^bt^b ii Sv- если тэбби рисунок у основания волос полностью окрашен, не серебристый.

В этом списке генотипов предполагается, что гены тэбби являются гомозиготными в дымных, затушеванных, шиншиллах и в серебристых полосатых/пятнистых тэбби, так как доминирование гена тэбби является неполным. Например, генотип **T^aT^a** производит промежуточный окрас: нечто среднее между тикированным и полосатым (в особенности на конечностях и хвосте, также часто и на боках). У таких серебристых затушеванных и шиншилл тикинг неравномерный. Эти кошки также регистрируются как серебристая затушеванная или шиншиллы, но их окрас не идеальный.

Серебристый тэбби может иметь превосходный контраст между основным фоном и рисунком тэбби даже без гена стирателя **I**. В действительности ген-выбеливатель **Sv** превращает полосу рыжеватого агутти в областях основного цвета в бледное белое серебро. Поэтому эти области очень светлые и отчетливые, и выглядят как серебро. Более того, если ген **I** отсутствует, то рисунок тэбби имеет интенсивную окраску по всей длине волоса до самого корня. Это еще больше увеличивает контраст, особенно у черных серебристых тэбби, у которых отсутствие руфизма делает черный цвет более насыщенным.

Другие окрасы на основе теории двух генов; золотые окрасы

Давайте рассмотрим, что случится, если в генотипах серебристой затушеванной и шиншиллы убрать ген "стиратель". Тогда генотип будет выглядеть так: **A- T^aT^a ii Sv-**. Фенотипично такая кошка будет выглядеть как серебристо тикированная тэбби, но не затушеванная, то есть, с окрашенной полосой ближе к телу. Насколько известно, никто не видел таких кошек (смотрите комментарии ниже). Если мы сделаем то же самое с дымчатым окрасом, мы получим генотип **aa ii Sv**, который фенотипично проявляется как «не-агути» без руфизма (то есть, без рыжеватых оттенков в эумеланиновых окрасах, и без теплых тонов в феомеланиновых окрасах). Такие котята могут быть результатом скрещивания серебристых родителей, гетерозиготных по гену **I**. Во втором поколении потомки могут иметь генотип **ii sv sv**. Таким образом, мы получим кошек сплошных

окрасов, скрещивая линию дымчатых («не-агути») с тикированными тэбби из линии серебристых затушеванных или шиншилл (давайте скажем, гомозиготных агути $AA\ T^a\ T^a$). Последний соответствует окрасу Абиссинской породы. Тем не менее, никто не может ожидать появления у Абиссинцев тикированных тэбби котят с теплым рыжим окрасом от гетерозиготных $Ii\ Sv\ sv$ затушеванных или шиншилловых окрасов. На самом деле все серебристо затушеванные и шиншилловые окрасы отбирались по признаку отсутствия руфизма, то есть предпочтение отдавалось особям без полигенов руфизма.

Но при скрещивании шиншилл или серебристых затушеванных, гетерозиготных по Sv и несущих геном "стирателем" I , мы можем получить котят с генотипом $I- sv\ sv$. Это тикированные тэбби с более бледным окрасом у основания, но без холодных тонов, производимых аллелем sv (по-прежнему без очень теплого красноватого оттенка, как результат отбора в линиях разведения шиншилл и затушеванных с полигенами без руфизма). Основной оттенок скорее золотой, нежели красновато-коричневый. В эумеланиновых версиях данный класс окраса называется золотой затушеванный. Фенотипически соответствующие феомеланиновые окрасы очень близки к красным (или кремовым) тикированным тэбби и не выделены в отдельный класс окрасов. Подобным образом мы можем получить золотых тэбби, скрещивая серебряных тэбби, гетерозиготных по аллелю Sv . Давайте сравним генотипы золотых и черных тэбби окрасов:

Золотой затушеванный или золотистая шиншилла: $A- T^a T^a\ I- sv\ sv$

Золотой полосатый/пятнистый тэбби: $A- TT\ I- sv\ sv$ (отсутствие пигментации в области рисунка тэбби у корня волос: золотой тэбби шиншилла или затушеванная в зависимости от количества пигментации)

Черный полосатый/пятнистый тэбби: $A- TT\ ii\ sv\ sv$ (у основания волос в области рисунка тэбби нет депигментации)

Золотой мраморный тэбби: $A- t^b t^b\ I- sv\ sv$ (отсутствие пигментации в области рисунка тэбби у корня волос: золотой тэбби шиншилла или затушеванная в зависимости от количества пигментации)

Черный мраморный тэбби: $A- t^b t^b\ ii\ sv\ sv$ (у основания волос в области рисунка тэбби нет депигментации).

Противоречия теории двух генов

Нужно предупредить читателя, что теорию двух генов нельзя считать безупречной. И в самом деле, она предполагает существование некоторых фенотипов кошек, которых до сих пор никто не видел. Например, генотип $aa\ I- sv\ sv$ должен выглядеть как "золотой дым", то есть дым с золотым вместо серебристого цвета. Но до сегодняшнего дня никто не видел золотых «не-агути» кошек. В

соответствии с теорией двух генов, можно предположить, что аллель *sv* не активируется у «не-агути» кошек. Если и так, заметьте, что генотипы эумеланиновых кошек сплошных окрасов без руфизма отличаются от генотипов кошек соответствующего окраса с руфизмом только наличием полигенов. Мы также встретились с другим сомнительным результатом у серебристых (но не золота). Генотип *A-T^aT^aiiSv-* должен соответствовать серебристым, за исключением затушеванных окрасов. То есть серебристым окрасам без подавления пигмента у основания волоса и без тикированного рисунка. Мы уже видели ранее, что ген *I* изменяет полосы агути на серебристые полосы. Вы можете заметить чередующиеся черные и серебристые полосы в области агути у черных серебристых полосатых или мраморных тэбби, у которых нет пигментации у основания волос. Но тикированные тэбби должны иметь такие чередующиеся полосы по всему телу. Насколько нам известно, никто не видел таких кошек. Вероятно мы могли бы предположить, что аллель *Sv* активен только в присутствии гена *I* и фактически изменяет и усиливает эффект гена *I*.

Два предположения, высказанных выше, чтобы "спасти" теорию двух генов, означают, что серии аллелей *Sv/sv* активируются аллелем *I*. Но для подтверждения данной гипотезы нет достаточного количества экспериментальных исследований.

Теория эпистатического действия генов-модификаторов золотого окраса.

За исключением доводов, приведенных в предыдущей главе, теория двух генов математически эквивалентна другой генетической модели, которая появилась некоторое время тому назад. Данная модель объясняет золотой окрас эпистатическим действием второго гена *g* на ген *I* (подобно тому, как объясняется действие мальтесианского гена-"разбавителя": так же, как рецессивный аллель *d* эпистатически воздействует на ген *B* и серию его аллелей). Другой аллель *G* никак не проявляется (отсутствие пигментации золотого окраса в основании волоса).

И, наконец, важно понимать, что ген *Sv* нейтрализует проявление руфизма у эумеланиновых окрасов, и намного менее заметно его действие у феомеланиновых окрасов. Типпинг некоторых красных дымчатых или красных серебристых затушеванных окрасов имеет достаточно теплый оттенок (особенно у красных дымчатых окрасов).

Теория (золото = черный тикированный тэбби)

Следующая генетическая модель, которая была принята во внимание, отождествляет золотые затушеванные окрасы с тикированными тэбби. (На самом деле мы должны сказать "агути тэбби", которое является в организации TICA официальным названием тикированного рисунка без полосок на конечностях, но давайте договоримся в этой статье использовать термин "тикированный тэбби", указывающий на тэбби аллель, производящий данный рисунок и более употребителен в других фелинологических ассоциациях. Так как пигментация является тепло-

зависимым процессом, то окрас волосяного покрова у кожи обычно светлее. Это справедливо для всех кошек, включая тикированных тэбби (посмотрите на основу волоса у Абиссинской породы!). Поэтому фенотипы золотых и тикированных тэбби часто очень похожи. Данная теория очень привлекательна, так как она дает ответы на многие вопросы, на которые не могут ответить теории одного и двух генов. Единственный факт, который данная теория не может объяснить, это - почему у некоторых тикированных тэбби депигментация в основании волоса почти не выражена, а у других (а именно, у золотых) депигментация сильнее. Но это может быть результатом действия группы полигенов. И в самом деле, золотые окрасы получают в результате скрещивания линий серебристых затушеванных и шиншилл, которые, конечно, отбираются по наибольшей депигментации не только по гену-ингибитору *I*, но и по полигенам, отвечающих за депигментацию. Поэтому от двух шиншилл или серебристых затушеванных, гетерозиготных по гену-ингибитору, получатся тикированные тэбби котят с отсутствием пигментации в основе волоса, как у золотых. Все же мы будем придерживаться теории двух генов, так как она наиболее удовлетворительна в объяснении существования двух различных видов окраса серебристых тэбби: серебристых тэбби, у которых тэбби волос покрашен по всей длине, и тех, у которых нет пигментации в основании волоса. Но в отношении любых других фенотипических признаков, генетическая модель, отождествляющая золотых с тикированными тэбби, имеет те же самые процентные соотношения, что и теория двух генов, а так же она представляется логичной и интересной моделью (тот факт, что цвет глаз золотых тэбби отличен от цвета глаз обычных тикированных тэбби, объясняется ниже, в конце данной главы).

Теория гена "широкой полосы"

Давайте продолжим ознакомление с различными генетическими моделями серебристых и золотых окрасов представлением альтернативной модели, основанной на двух генах, но имеющих другое, в отличии генов теории двух генов, действие (смотрите статью Х. Лорример (H. Lorrimer) в подписке Internet Fancier's List за март и апрель 1995). Фактически одним из генов остается ген серебра, который нейтрализует руфизм. Другой - это доминантный ген, который делает полосы агути шире, обозначим его как *Wb* (широкая полоса в переводе с английского "wide-band"). Тем не менее, плавное изменение длины типпинга указывает на то, что этот эффект вызван группой полигенов. Данная теория легко решает проблему несуществующих золотых дымчатых окрасов (конечно же, ген "широкой полосы" воздействует только на агути кошек!), но не может объяснить фенотип дымов, у которых отсутствует, как руфизм, так и пигментация у корней волос, и все же они - не агути. Тем не менее, существует один интересный вариант этой теории, который работает очень хорошо: его мы приводим в следующей главе.

Теория (золото = черный тикированный тэбби + гены-модификаторы "широкой полосы")

Наконец-то у нас есть полная генетическая модель для дымчатых, серебристых и золотых окрасов! Давайте вернемся к теории, которая отождествляет золотой затушеванный окрас с окрасом тикированный тэбби (агути тэбби в ТСА). В настоящее время эта теория является наиболее убедительной из всех доныне известных нам, за исключением одного важного факта: данная теория не допускает частичной депигментации в основании волос, то есть одной из характерных черт в фенотипе золотых окрасов. Однако кошки, зарегистрированные как золотые, демонстрируют различные уровни депигментации, при этом у некоторых пигментация почти полная... Поэтому нужно принять во внимание вероятность того, что депигментация у золотых окрасов не является результатом действия основного гена, чье проявление характеризуется 100% экспрессивностью (либо пигментация полностью отсутствует, либо полностью выражена). Вместо этого депигментация у золотых окрасов может быть результатом действия целого комплекса полигенов, с эффектом плавного перехода (а иногда, увы, почти нулевым...). Но тогда у нас уже есть замечательный кандидат для данной группы полигенов: упомянутые в предыдущей главе гены-модификаторы "широкой полосы". Теперь серебристо затушеванные, это ни кто иные, как тикированные тэбби с увеличенной "широкой полосой" (за исключением цвета глаз: об этом мы поговорим позже). И, если это так, то все встает на свои места: все золотые должны быть тэбби (нет золотых дымов!) с частичной депигментацией у основания волос (с различным уровнем депигментации, который зависит от накопленных полигенов "широкой полосы"). Несомненно, данная теория предполагает, что совершенные золотые затушеванные окрасы будут появляться от скрещивания серебристо затушеванных, гетерозиготных по серебру и гомозиготных по рисунку тикированный тэбби. Что если серебристо затушеванный окрас так же гетерозиготен по гену тикированный тэбби? Например, они являются носителями полосатого рисунка. Тогда, если бы родители вместо серебристо затушеванных были чёрными тэбби, мы увидели бы тэбби полосы на ногах, так как аллель тикинга, лишь частично доминантен над полосатым. Но они серебристо затушеванные, и остаточный рисунок будет присутствовать, но в осветленном варианте. В действительности некоторые серебристо затушеванные демонстрируют слабые полосы тэбби на конечностях. А их золотые котята - черные тэбби! Те котята, которые являются носителями полосатого рисунка, будут иметь достаточно отчетливые полосы на ногах - очень нежелательная, но часто наблюдаемая особенность у золотых затушеванных окрасов. С другой стороны, гены-модификаторы "широкой полосы" превращают другие рисунки тэбби (пятнистый, полосатый и мраморный) в окрасы золотой тэбби, соответственно золотой пятнистый тэбби, золотой полосатый тэбби и золотой мраморный тэбби. В этих вариациях окрасов в областях агути частично отсутствует пигментация в основании волос, и эти области имеют теплый абрикосовый оттенок.

Итак, к этому моменту у нас есть убедительная теория для золотых окрасов. Но тогда мы должны пересмотреть и изменить нашу теорию для серебристых окрасов! Вместо двух генов для серебристого окраса, одного, отвечающего за депигментацию, и другого, отвечающего за серебристый окрас, мы должны использовать только один ген, который производит серебро и подавляет пигментацию, как мы уже наблюдали на примере дымчатых окрасов. Мы не будем вводить отдельный основной ген ("стиратель"), ответственный за депигментацию, в противном случае, как мы уже наблюдали, теория будет предполагать появление несуществующих золотых дымов, то есть не-агути, без руфизма и с депигментацией у основания волосяного покрова. С другой стороны, на первый взгляд, кажется, что мы теряем возможность четкого объяснения того факта, что у одних серебристых тэбби отсутствует пигментация в основании волос, а у других нет (согласно теории двух генов). Но это не так: различная степень депигментации в тэбби отметинах может объясняться как результат действия генов-модификаторов, схожих (а может быть и тех же самых) с генами-модификаторами "широкой полосы", различные степени проявления которых мы наблюдаем у кошек тэбби. Злоупотребляя пояснениями, позвольте сказать, что эти дополнительные гены-модификаторы принадлежат к той же группе полигенов, что и гены-модификаторы "широкой полосы" (хотя, в общем-то, мы не должны этого делать, так как они воздействуют на области тэбби отметин, а гены-модификаторы "широкой полосы" воздействуют на области агути: но мы уже видели большое количество кошек золотого окраса, у которых отсутствует пигментация не только в области "широкой полосы", но и в тэбби отметинах...). Под этим углом зрения становится ясно, что эта новая генетическая модель состоит из сохранения гена "стирателя" или ингибитора *I* (снова принятого ответственным за "стирание" и серебро, как в теории одного гена) и заменяет ген серебра *Sv* на группу полигенов, которую мы обозначим символом *Wb* ("широкая полоса"). И что особенно приятно, так это тот факт, что степень проявления генов-модификаторов "широкой полосы" может отвечать за различия в фенотипах серебристо затушеванных и шиншил! Тем не менее, это полигены, и поэтому они не являются предметом простых менделевских законов: для того, чтобы следовать математике данных моделей, нам нужна статистика, чьи результаты нелегко заметить в фенотипах. По этой причине мы не сможем объяснить все результаты посредством простых таблиц.

Серебро против золота

Стоит заметить, что уточнение теории одного гена, представленное в предыдущей главе, как и все остальные представленные выше теории, исключает генетическую возможность существования одновременно и серебряного и золотого окраса у кошек: серебро является результатом действия гена ингибитора, который отсутствует у золотых окрасов. У серебристых затушеванных и золотых ген "стиратель" присутствует в виде аллелей "широкой полосы" или в

виде генов-модификаторов. Согласно последней представленной нами теории, рисунок золотого окраса является результатом подавления генов "широкой полосы" на полосатых волосках в соответствии с геном агути: если тэбби рисунок тикинг, тогда у нас получаются прекрасные золотые окрасы, равномерно прокрашенные по всему телу; но если русинок полосатый, пятнистый или (еще хуже) мраморный, тогда мы видим большие или меньшие участки рисунка, а у основания шерсть апельсиновая. Такие окрасы могут быть классифицированы как золотые тэбби (полосатые, пятнистые или мраморные соответственно). Из-за того, что у таких золотых окрасов области изменения естественной пигментации меньше, точно определить окрас сложнее, особенно у котят. И ещё более трудно, если они проявляются как остаточный рисунок у молодых гетерозиготных по тэбби рисунку кошек только с одним аллелем тикинга, поэтому некоторые племенные книги (например, племенная книга TICA) не признают такие окрасы.

И, наконец, обратите внимание на то, что действие генов "широкой полосы" создает длинные агути полосы, окрашенные феомеланистически: поэтому может быть тяжело, или даже невозможно, определить данный окрас у феомеланиновых кошек. Если "широкая полоса" не длинная, тогда это легче, например, как в случае с черепаховым тикированным тэбби рисунком.

Цвет глаз у серебристо затушеванных и золотых: пример постоянства?

Мы упоминали, что золотые и тикированные тэбби очень похожи. Тем не менее, обычный цвет глаз у тикированных тэбби - медный (Персидская порода) или золотистый, ореховый и зеленый (Абиссинская порода). У эумеланиновых шиншилл и серебристых затушеванных цвет глаз изумрудный или сине-зеленый, а у феомеланиновых - медный или золотой. При соответствующих скрещиваниях и селекции был получен медный цвет глаз у эумеланиновых шиншилл и серебристых затушеванных. Соответствующий стандарт на этот окрас, называемый пьютер, признается в большинстве европейских фелинологических ассоциациях, но пока не в TICA.

Разница в стандарте между золотыми и эумеланиновыми тикированными тэбби заключается в небольшом различии в окрасе шерсти и в очевидной разнице в цвете глаз (изумрудный против медного цвета). У серебристых тэбби глаза зеленые или желто-зеленые, зеленые предпочтительнее (большинство европейских ассоциаций также признают медный цвет глаз). У феомеланиновых серебристо затушеванных и серебристых тэбби признаются глаза медного, изумрудного (у затушеванных черепах) или зеленого цвета (у черепаховых серебристых тэбби), причем медный цвет предпочтительнее.

Окрас «пьютер» доказывает, что у серебристо затушеванных изумрудный цвет глаз не является результатом действия генов серебра. По большей части цвет глаз контролируется основными менделевскими генами (хотя и полигены, безусловно, участвуют). Тем не менее,

серебристо затушеванные кошки эумеланинового окраса появляются не так часто. Поэтому, если даже цвет глаз и окрас шерсти контролируются независимыми генами, их процентное соотношение вероятностей не является независимым. Устойчивая связь между цветом глаз и окрасом шерсти существует у затушеванных и шиншилловых окрасов. Возможное объяснение этой связи может быть сделано из предположения, что основные гены, ответственные за серебро и изумрудный цвет, глаз находятся в одной и той же хромосоме и соответственно передаются вместе или не передаются. Такая связь называется корреляцией и изменяет комбинационную вероятность наследственной передачи. Нарушение связи маловероятно: во время фазы близкого контакта до наступления мейоза должна произойти генетическая рекомбинация (то есть, молекулярный обмен) между парными хромосомами, несущими оба гена. Тем не менее, мы должны помнить, что вероятность рекомбинации тем выше, чем больше расстояние между локусами в одной и той же хромосоме: свыше определенного расстояния передача генов фактически считается независимой. Итак, объяснение зависимости цвета глаз, приведенное здесь, предполагает, что локусы серебристого окраса и цвета глаз находятся достаточно близко в одной и той же хромосоме. Альтернативное достаточно убедительное объяснение основывается на том, что цвет глаз контролируется группой полигенов, которые не имеют никакого отношения к серебристому окрасу, но специально отбирались по этому признаку у серебристых затушеванных окрасов.

Примеры комбинированных таблиц (реши́тки Пеннета) для серебристых окрасов

Ген **I** (и для тех, кто предпочел теорию двух генов, также ген **Sv**) эпистатичен по отношению к аллелям серии гена **B**, гена **O** и их соответствующих окрасов с геном осветления по Мальтесу. То есть, серебро эпистатично над сплошными окрасами (как эумеланиновыми, так и феомеланиновыми), но не над белым (**W**) и белой пегостью (**S**). В действительности оба гена **S** и **W** эпистатичны над серебром. Например, в фенотипе, соответствующем **W-B-A-T^aT^aI-(Sv-)**, белый окрас будет маскировать серебристый затушеванный, но цвет глаз может быть как голубым (из-за действия гена **W**), так и изумрудным.

Давайте рассмотрим типичное скрещивание. Давайте сначала построим таблицу исходя из теории двух генов. Кот, **WwaaBBT^aTi^asvsv**, - гетерозиготный белый, без агути, носитель гомозиготного черного и тикированного рисунка, гетерозиготного по полосатому. Кошка, **AaBBT^aTi^aSvsv**, - серебристо затушеванная, гетерозиготная по агути, "отбеливателю" и "стирателю", носительница полосатого (достаточно редкое явление в реальной жизни, так как отмечалось выше, что гибридный рисунок тэбби не дает хорошего серебристо затушеванного окраса). Как обычно в таблице мы опускаем гомозиготный ген **BB**, общий для обоих родителей.

	<i>W a T^a i sv</i>	<i>W a T i sv</i>	<i>w a T^a i sv</i>	<i>w a T i sv</i>
<i>w A T^a I Sv</i>	<i>WwAaT^aT^aLi Sv sv</i>	<i>WwAaT^aT^aLi Sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aLi Sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aLi Sv sv</i>
<i>w A T^a I sv</i>	<i>WwAaT^aT^aLi sv sv</i>	<i>WwAaT^aT^aLi sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aLi sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aLi sv sv</i>
<i>w A T^a i Sv</i>	<i>WwAaT^aT^aii Sv sv</i>	<i>WwAaT^aT^aii Sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aii Sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aii Sv sv</i>
<i>w A T^a i sv</i>	<i>WwAaT^aT^aii sv sv</i>	<i>WwAaT^aT^aii sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aii sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aii sv sv</i>
<i>w A T I Sv</i>	<i>WwAaT^aT^aLi Sv sv</i>	<i>WwAaT^aT^aLi Sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aLi Sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aLi Sv sv</i>
<i>w A T I sv</i>	<i>WwAaT^aT^aLi sv sv</i>	<i>WwAaT^aT^aLi sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aLi sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aLi sv sv</i>
<i>w A T i Sv</i>	<i>WwAaT^aT^aii Sv sv</i>	<i>WwAaT^aT^aii Sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aii Sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aii Sv sv</i>
<i>w A T i sv</i>	<i>WwAaT^aT^aii sv sv</i>	<i>WwAaT^aT^aii sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aii sv sv</i>	<i>wwAaT^aT^aii sv sv</i>
<i>w a T^a I Sv</i>	<i>WwaaT^aT^aLi Sv sv</i>	<i>WwaaT^aT^aLi Sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aLi Sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aLi Sv sv</i>
<i>w a T^a I sv</i>	<i>WwaaT^aT^aLi sv sv</i>	<i>WwaaT^aT^aLi sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aLi sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aLi sv sv</i>
<i>w a T^a i Sv</i>	<i>WwaaT^aT^aii Sv sv</i>	<i>WwaaT^aT^aii Sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aii Sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aii Sv sv</i>
<i>w a T^a i sv</i>	<i>WwaaT^aT^aii sv sv</i>	<i>WwaaT^aT^aii sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aii sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aii sv sv</i>
<i>w a T I Sv</i>	<i>WwaaT^aT^aLi Sv sv</i>	<i>WwaaT^aT^aLi Sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aLi Sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aLi Sv sv</i>
<i>w a T I sv</i>	<i>WwaaT^aT^aLi sv sv</i>	<i>WwaaT^aT^aLi sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aLi sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aLi sv sv</i>
<i>w a T i Sv</i>	<i>WwaaT^aT^aii Sv sv</i>	<i>WwaaT^aT^aii Sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aii Sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aii Sv sv</i>
<i>w a T i sv</i>	<i>WwaaT^aT^aii sv sv</i>	<i>WwaaT^aT^aii sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aii sv sv</i>	<i>wwaaT^aT^aii sv sv</i>

Левая половина таблицы содержит генотипы белых котят. В третьем столбце, первая ячейка состоит из серебристо затушеванных, вторая - из золотых затушеванных, третья - из серебристых без пигментации в основании волоса (на самом деле такой окрас не встречается: смотрите комментарии выше по поводу противоречий теории двух генов), четвертая - из тикированных тэбби (здесь мы игнорируем цвет глаз). Следующие четыре ячейки представляют те же самые окрасы с тикированным рисунком, где тикированный окрас отчасти является гибридом между тикированным и полосатым рисунком (общее впечатление ближе к тикированному из-за неполной доминантности **T^a** над **T**). Девятая ячейка состоит из дымчатых, десятая - из мистических "золотых дымчатых", появление которых предсказывает теория двух генов, но их никто никогда не видел (смотрите также выше о противоречиях этой теории). В одиннадцатой ячейке представлены сплошные черные без руфизма, и в двенадцатой - сплошные черные, у которых может быть некоторое количество руфизма. Последние четыре ячейки соответствуют тем же самым окрасам с той разницей, что гены тэбби рисунка различны, но они не оказывают никакого влияния на фенотип котят, так как рисунок маскируется «не-агути» геном **aa**.

Давайте теперь обсудим последний столбец. Первые четыре ячейки содержат те же окрасы, что и соответствующие ячейки третьего столбца, за исключением частичной гибридизации тикированного и полосатого окрасов, и то же самое справедливо для всех ячеек в нижней части четвертого столбца, где, с другой стороны, гибридизация не видима, так как котята «не-агути», (на самом деле последние четыре ячейки внизу содержат генотипы более чем гибридные, но также невидимые в фенотипе). Наконец, в пятой ячейке - серебристо полосатые тэбби, в шестой ячейке таблицы - золотые полосатые тэбби, седьмая - не затушеванный серебристо полосатые тэбби (и

этот окрас не встречается) и в восьмой - не затушеванные золотые полосатые тэбби (также не встречающиеся). А сейчас давайте заполним такую же таблицу исходя из полной теории с одним геном - "стирателем" серебра: геном ингибитором *I*. Конечно, мы не можем учесть в таблице действие полигенов, которые ответственны за широкие полосы агути-кошек.

	<i>W a T^a i</i>	<i>W a T i</i>	<i>w a T^a i</i>	<i>w a T i</i>
<i>w A T^a I</i>	<i>WwAaT^aT^aIi</i>	<i>WwAaT^aTi</i>	<i>wwAaT^aT^aIi</i>	<i>wwAaT^aTi</i>
<i>w A T^a i</i>	<i>WwAaT^aT^aii</i>	<i>WwAaT^aTii</i>	<i>wwAaT^aT^aii</i>	<i>wwAaT^aTii</i>
<i>w A T I</i>	<i>WwAaT^aTi</i>	<i>WwAaTTi</i>	<i>wwAaT^aTi</i>	<i>wwAaTTi</i>
<i>w A T i</i>	<i>WwAaT^aTii</i>	<i>WwAaTTii</i>	<i>wwAaT^aTii</i>	<i>wwAaTTii</i>
<i>w a T^a I</i>	<i>WwaaT^aT^aIi</i>	<i>WwaaT^aTi</i>	<i>wwaaT^aT^aIi</i>	<i>wwaaT^aTi</i>
<i>w a T^a i</i>	<i>WwaaT^aT^aii</i>	<i>WwaaT^aTii</i>	<i>wwaaT^aT^aii</i>	<i>wwaaT^aTii</i>
<i>w a T I</i>	<i>WwaaT^aTi</i>	<i>WwaaTTi</i>	<i>wwaaT^aTi</i>	<i>wwaaTTi</i>
<i>w a T i</i>	<i>WwaaT^aTii</i>	<i>WwaaTTii</i>	<i>wwaaT^aTii</i>	<i>wwaaTTii</i>

Левая половина таблицы состоит из гетерозиготных белых, носителей агути (верхняя половина) и «не-агути» (нижняя половина), и тикированных, полосатых или нечетких рисунков. Ряды содержат генотипы носителей и не носителей серебра поочередно. Правая половина соответствует той же самой генетической информации, что и левая, но для кошек без белого. Верхняя половина - это агути кошки. В первом ряду во второй снизу колонке находятся генотипы серебристо затушеванных (или шиншилл), и в последней - генотипы тэбби кошек с нечетким рисунком (и поэтому, по всей вероятности, с нежелательным остаточным рисунком на ногах и хвосте). В соответствующих ячейках второго ряда - те же окрасы без серебра: это тикированные тэбби (золотые, если цвет глаз сине-зеленый); остерегайтесь золотых с остаточным рисунком в последнем столбце. В третьем ряду те же ячейки дают серебристо затушеванных котят с остаточным рисунком и серебристых полосатых тэбби соответственно. В следующем ряду у нас (с плохим окрасом) тикированные тэбби или золотые и полосатые тэбби соответственно. Нижняя правая четверть таблицы соответствует не-агути кошкам. Ряды состоят из дымчатых и сплошных окрасов поочередно. Очевидно, что эта таблица проще и в ней нет несуществующих окрасов.

Задача.

Каких окрасов (и их процентное соотношение) будут котята, полученные от кота серебристого тэбби *Aa t^h Bb o- Ii Sv Sv* и черепаховой дымчатой кошки *aa T^h BB Oo Ii Sv sv*?

Локус "расширения" и янтарный окрас.

Данная глава дает общее понятие о генетике янтарного окраса, который зависит от генов в локусе "расширения". Для более глубокого понимания большей части данного раздела читатель должен обратиться к презентации доктора Адриана Кайон, "Локус "расширения" - или - Введение в окрасы-X" (Dr. Adriana Kajon, "The Extension Locus - or - An Intro to X-Colors").

Биохимия производства эумеланина и феомеланина, локус агути и локус "расширения"

Пигментация шерсти (и кожи) соответствует разновидностям пигмента меланина, синтезируемого меланоцитами (пигментно-производящие клетки). Как рассматривалось выше, существует две их разновидности: эумеланин (частицы округлой формы, дающие окрасы на основе черного) и феомеланин (частицы более вытянутой формы, что приводит к окрасам на основе красного цвета).

Производство меланина является результатом связывания соответствующего гормона (гормон, стимулирующий меланоцит - melanocyte stimulating hormone, MSH) с его особым рецептором (melanocortin receptor MC1R): данный рецептор генетически закодирован в определенном локусе, в локусе "расширения". Когда связывание происходит, меланоцит синтезирует эумеланин. До сих пор мы рассматривали два основных локуса, отвечающих за производство феомеланина: сцепленный с полом "красный" локус, который неизменно останавливает производство эумеланина в пользу феомеланина, и локус агути, который вызывает периодический переход от (производства) эумеланина к феомеланину. Ген агути (и связанные с ним гены-модификаторы "широкой полосы") добивается данного эффекта благодаря кодированию белка agouti signal protein ASP, который является антагонистом MSH: на самом деле, он связывается с MC1R, соответственно предотвращая связывание с MSH. Данный эффект зависит от времени, и является причиной появления (феомеланиновых, красных) агути полос.

Синтез эумеланина вместо феомеланина также регулируется ферментом тирозиназы: когда уровень тирозиназы в меланоците уменьшается, производится феомеланин. Гены в локусе "расширения" контролируют уровень тирозиназы в меланоците.

У большинства млекопитающих, доминантный аллель ***E*** в локусе "расширения" повышает уровень тирозиназы, отсюда пигмент эумеланина. Рецессивный аллель ***e***, наоборот, понижает уровень тирозиназы и пигментацию феомеланина. У людей существует несколько различных аллелей в локусе "расширения", отвечающих за различные оттенки ражих волос и бледной кожи. Интересное проявление различных аллелей в данном локусе происходит у кроликов: доминантный аллель ***E^S*** распределяет пигмент по длине волоса таким образом, что кончики волос остаются не окрашенными. Данное явление лежит в основе появления окрасов "гризли" (серебряные кончики). Данный аллель является доминантным над аллелем "расширения", ответственным за окрас по всей

поверхности волоса, который у кроликов обозначается E^D . Оба они доминантны над аллелями, производящими феомеланин или распределяющими окрас шерсти по различным участкам тела.

Действие рецессивного и доминантного аллелей гена "расширения" независимы от локуса агути, и поэтому он может появляться в генотипе не-агути животных.



Рис. Британский «стальной» кролик



Рис. Камышовый кот окраса чаузи



Рис. Чаузи "грязли"

Появление янтарного окраса у кошек

Новые окрасы, полученные на основе локуса "расширения", вероятно, появились у кошек давно, но первые наблюдения и последовательное изучение начали проводиться в последней декаде прошлого века, при разведении Норвежской лесной кошки в Скандинавии. Было замечено, что некоторые кошки с возрастом меняют свой окрас с черного или голубого на окрас, похожий на красный или кремовый, соответственно. Похожий, но не совсем: подушечки лап остаются черными или серыми. Это явление наблюдалось как у сплошных окрасов, так и у тэбби. Некоторые наглядные фотографии с кошками данных окрасов можно найти на сайте "The Extension Locus - or - An Intro to X-Colors", Адрианы Кайон. Заводчики провели экспериментальные скрещивания, чтобы понять генетику данных окрасов. В результате скрещивания со Священными Бирмами окраса шоколад-пойнт родились только черные тэбби и голубые тэбби котят: итак проявление х-окраса не зависит ни от известных аллелей в локусе B , отвечающих за такие окрасы, как шоколадный, циннамон, лиловый или фавн, ни от аллелей альбинизма в сиамском окрасе (ни от их рецессивных аллелей: локус альбинизма описывается в следующей главе). Другое

экспериментальные скрещивания были поставлены между кошками сплошных х-окрасов и сплошных не х-окрасов: не родилось ни одного тэбби. Данный факт указывает на то, что ген агути не отвечает за х-окрасы.



Рис. Развитие котенка янтарного окраса

Как уже отмечалось выше, трудно или практически невозможно определить наличие локуса "расширения" (который превращает цвета на основе черного в цвета с рыжими оттенками) у чисто феомеланиновых котов. С другой стороны, легко определить сплошные х-окрасы (то есть черные при рождении, а затем постепенно превращающиеся в красные) и их осветленные варианты (голубые при рождении). Эти окрасы называются янтарный и светло-янтарный соответственно. До сих пор не было зарегистрировано ни одного шоколадного, лилового, циннамон или фавн янтарного окраса, но, возможно, это связано с тем, что в Скандинавии шоколадный, лилового, циннамон или фавн окрасы не признаны у Норвежской лесной (в других породах существуют шоколадные х-окрасы).

Генетика янтарного окраса

Теперь нам должно быть ясно, как моделировать комбинаторику генетики янтарного окраса. Доминантный аллель ***E*** влияет на появление нормально окрашенных котят, рецессивный гомозиготный ее-генотип дает янтарный окрас.

Задача.

1. Каково процентное соотношение котят янтарного цвета, родившихся от родителей янтарного окраса?
2. Какова вероятность появления янтарных котят от янтарного кота и не янтарной кошки, носительницы янтарного?
3. Если двух кошек, полученных в задаче 2, не янтарного окраса скрестить вместе, какова вероятность получения янтарных котят в их потомстве?

Окрас гризли: новый доминантный аллель в локусе тэбби или в локусе "расширения"?

Мы познакомились с окрасом гризли в главе о локусах агути и тэбби. Возможное объяснение происхождения данного окраса - это наличие нового доминантного аллеля в локусе тэбби. Давайте вспомним, что у некоторых кошек окраса "гризли" абсолютно черные морды (в то время как у тэбби четкий рисунок и типпинг) и нет обводки вокруг зеркальца носа (другая типичная характеристика тэбби). Тем не менее, изучение под микроскопом шерсти кошек окраса "гризли" показывает наличие полосок агути (полоски феомеланина между полосками эумеланина).

Другое возможное объяснение окраса "гризли" - это предположение наличия другого доминантного аллеля в локусе "расширения", например, такого, как аллель E^S , отвечающего за стальной окрас у кроликов (первая часть данной главы) и доминантного по отношению к аллелям E и e ; который перераспределяет пигмент окраса по длине волоса. Тот факт, что у кошек окраса "гризли" есть полосы "агути", указывает на то, что в любом случае это действие не идентично действию аллеля E^S у кроликов, который оставляет неокрашенными только кончики волос.

Для того, что бы решить, какая из моделей (модель "расширения" или модель "агути") может оказаться верной, было поставлено экспериментальное скрещивание кошек окраса "гризли" с кошками янтарного окраса. На сегодняшний день существует очень немного кошек янтарного окраса: что ведет к предположению, что большинство кошек не являются гетерозиготными по рецессивному аллелю e янтарного окраса в локусе "расширения". Поэтому если рисунок "гризли" является проявлением аллеля E^S , то все или некоторые котята с генотипом $E^S E$ или $E^S E^S$ будут не янтарными "гризли", а носителями янтарного гена. Во втором поколении некоторые котята будут янтарного окраса, а некоторые "гризли", но ни одного котенка янтарного окраса с рисунком "гризли". Наоборот, если рисунок соответствует аллелю "гризли" в локусе тэбби, тогда мы можем предположить, что рисунок "гризли" в "гризли" локусе "расширения" имеет "нормальный" аллель, то есть EE : тогда не было бы котят янтарного окраса, но некоторые котята были бы носителями янтарного, а некоторые были бы "гризли". Во втором поколении родятся котята янтарного окраса и вместе с тем окраса "гризли". (Конечно же, увидеть серебряные кончики у кошки янтарного окраса будет гораздо сложнее, нежели у черного животного, но все-таки возможно, особенно до того, как янтарный окрас полностью поменяется на красный).

Так как фенотип Норвежских лесных кошек (у которых был обнаружен янтарный окрас) сильно отличается от фенотипа Чаузи (у которых наблюдается окрас "гризли"), даже можно сказать совершенно противоположный, ни один заводчик пока не заинтересовался проведением данного эксперимента.

Современная теория тэбби - и подведение итогов по серебристым окрасам:

Сколько существует локусов тэбби?

Согласно классическому объяснению генов тэбби, приведенному в предыдущей главе, окрасы тэбби являются результатом действия различных аллелей одного и того же локуса с неполной доминантностью в следующем порядке: T^a , T , t^b . Если бы это было так, то от тикированных родителей рождались бы только тикированные котята, при условии, что один из родителей гомозиготен. Если же оба гетерозиготны, возможны два варианта рисунка: 75% тикированных котят и 25% - что-то между полосато-пятнистым и мраморным окрасом (полосато-пятнистый, если один из родителей носитель данного аллеля, и мраморный рисунок, если оба носители мраморного рисунка. Конечно же, у маленьких котят из-за неполной доминантности степень проявления рисунка может варьировать, что затрудняет определение окончательного рисунка, не так как у взрослых кошек. Итак, мы должны ожидать, что это правило действительно для них. Но многочисленные факты свидетельствуют о появлении всех трех типов рисунка в одном помете. Более подробные сведения можно найти в статье доктора Кэрол Джонсон "Генетика серебристых тэбби и затушеванных окрасов на примере Американских Короткошерстных кошек" (Genetics of the silver tabby and shaded patterns, in particular in the American Shorthair, by Dr. Carol Johnson) - это важная справочная информация для данной главы. Также для лучшего понимания можете обратиться к статье Хиттер Лорример "Наследование рисунков тэбби" (Tabby pattern inheritance, by Dr. Heather Lorrimer).

Итак, мы можем утверждать, что аллель тикинга находится в другом локусе и частично эпистатичен по отношению к полосато-пятнистому и мраморному аллелям, которые находятся в обычном локусе. Исходя из вышеизложенного, должно существовать (по крайней мере) два локуса тэбби. По отношению к простой классической теории (вот почему мы начали с нее) наследственная передача рисунков тэбби сильно не изменится, за исключением того, что теперь мы можем получить все три рисунка в одном помете.

Кроме этого существует еще одно менее заметное изменение. Очень часто мы видим тикированных кошек с остаточным рисунком на туловище, шее, хвосте, конечностях и голове. Давайте рассмотрим два противоположных случая: Абиссинская порода, у которой нет полосок, и Сингапура, у которой полоски находятся на задней и внутренней части скакательного сустава и на хвосте. Ассоциация TICA даже включила в свое "Единое описание окрасов" два различных рисунка тэбби для различия между двумя выше указанными окрасами: тикированный - все волоски (за исключением живота) имеют тикинг, без полосок; и агути - с полосками на хвосте и ногах. В классической теории наличие остаточных полос у тикированного рисунка (это и есть агути) объясняется как результат гетерозиготного генотипа T^aT с (отчасти) рецессивным аллелем полосатого рисунка. Но такого не может быть по двум причинам. Во-первых, неполная

доминантность тикированного над полосатым с возрастом становится все более выраженной и все больше проявляется в фенотипе, в то время как у Сингапуры полосы не бледнеют. Во-вторых, если бы это было бы так, наследование агути рисунка всегда было бы равно 50%: 25% чисто тикированных (без полосок) и 25% чисто полосатых. Но никто никогда не видел чисто тикированных Сингапур и, тем более, полосатых Сингапур.

Итак, существует другое объяснение агути рисунка (тикированного с остаточными генетически стабильными полосками на ногах и хвосте): в соответствии с существующей статистикой наследственности должен быть отдельный аллель или, более вероятно, относительно небольшая группа полигенов. Если это отдельный аллель, естественное место для него - это второй локус тэбби, локус для аллеля тикинга, или иначе третий локус тэбби; наоборот, если мы имеем дело с группой полигенов, тогда очевидно, что мы должны учесть существование достаточного количества локусов для них. Итак, существует значительное количество локусов тэбби! Для упрощения в дальнейшем будем считать, что существует два основных локуса плюс локусы полигенов.

Для согласования с классической теорией, ген тикированного тэбби в новом локусе тэбби мы продолжим обозначать T^a . Тем не менее, будьте внимательны, данный аллель отвечает за тикинг всего шерстного покрова (за исключением живота), таким образом, удаление или подавление частично незамаскированных рисунков тэбби будет определяться аллелями полосато-пятнистого или мраморного генов в старом локусе тэбби (за исключением остаточного рисунка на ногах, хвосте и голове). По этой причине, а также для того, чтобы избежать путаницы в обозначениях, доктор Джонсон (Dr. Johnson) в своей работе "Генетика серебристых тэбби и затушеванных окрасов на примере Американских Короткошерстных кошек" (Genetics of the silver tabby and shaded patterns, in particular in the American Shorthair) называет данный аллель символом U (от английского слова "Unstriped", что в переводе значит "неполосатый") и его рецессивный аллель, находящийся в том же локусе, она обозначает символом u : аллель u не подавляет рисунок, другими словами, он ответственен за то, что в области рисунка тэбби не появляется тикинг. Обозначим данный рецессивный аллель символом t^a . Таким образом, у нас получаются следующие генотипы:

$T^a - t$ - тикированный рисунок, частично или полностью маскирующий полосато-пятнистый рисунок

$T^a - t^b t^b$ тикированный рисунок, частично или полностью маскирующий мраморный рисунок

$t^a t^a uu$ полосатый или пятнистый рисунок

$t^a t^a tt^b$ полосатый или пятнистый рисунок (отчасти) доминирующий над мраморным

$t^a t^a t^b t^b$ мраморный рисунок (или марбл)

Как гены тикинга маскируют полосатый или мраморный рисунки

Только что представленная новая теория рисунков табби требует дальнейшего отражения в соответствии с описанным выше. В прежней теории аллель тикинга являлся частично доминантным по отношению к остальным (полосато-пятнистым и классическим) рисункам. Действие рецессивного аллеля должно было проявляться частично или полностью с самого рождения и постепенно исчезать с возрастом. Если рецессивный аллель отсутствует (гомозиготный по тикингу T^aT^a генотип), тогда, конечно же, все котята уже были бы полностью тикированными от рождения, так как отсутствовала кодировка гена другого рисунка.

Но в соответствии с новой теорией, в генотипе всегда присутствует кодировка другого рисунка, так как их аллели находятся в другом локусе табби. Как же теперь происходит маскировка? Является ли действие маскировки более выраженным, если новый локус табби гомозиготен по аллелю T^a (как, например, у Абиссинской породы, тикированный рисунок которой действительно не имеет полосок и поэтому должен быть гомозиготен по аллелю T^a)? Или даже у гомозиготных T^aT^a кошек мы можем ожидать некоторый рисунок на боках с остаточными полосками или разводами мраморного рисунка? Похоже, что последний ответ правильный: у всех У Пикси-бобов рисунок сильно стерт и поэтому они все должны быть гомозиготными по аллелю T^a , но при этом у них у всех хорошо выражены пятна, по крайней мере, до того, как они повзрослеют.

Но тогда у некоторых гомозиготных T^aT^a кошек нет остаточных полос и пятен, в то время как у других есть. Следовательно, отсутствие или наличие остаточного рисунка не полностью определяется новым локусом табби: здесь опять мы приходим к заключению, что наличие остаточного рисунка регулируется другими генами или (что более вероятно) группой полигенов.

Для того чтобы лучше понять механизм маскировки, в следующей главе мы рассмотрим, как может меняться рисунок табби. Такое возможно при изменении распределения полос табби в каждом конкретном волоске или местоположения волос агути в шерстном покрове. Мы рассмотрим соответствующие гены, объясняющие данные изменения.

Но, во-первых, позвольте нам упомянуть тот факт, что геномные исследования доказали существование нескольких локусов генов табби. Как мы уже говорили в предыдущих разделах, существует локус для тикинга и еще один локус для полосатого/мраморного рисунка. Гомозиготные кошки по аллелю тикинга являются тикированными, гомозиготные кошки по другому аллелю не тикированные, а гетерозиготные по аллелю тикинга являются тикированными по телу, но с полосками на лапах хвосте и морде (агути рисунок в ТІСА).

Полоски доминируют над мраморным рисунком. Тикинг эпистатический относительно полосок/мрамора, то есть маскирует полоски или мрамор. Однако у гетерозиготных по тикингу кошек, эта маскировка зависит от возраста – в юном возрасте полосатые/мраморные отметины

более заметны (мы говорим он отключен). Локализация этих локусов в хромосоме было описано в статье E. Eizirik et al., [“Defining and Mapping Mammalian Coat Pattern Genes: Multiple Genomic Regions Implicated in Domestic Cat Stripes and Spots”](#).

Однако, есть два важных дополнения к статье. Первое- это просто терминология: вместо того, чтобы использовать старые обозначения: T^a , T , T^b для аллельных последовательностей, авторы используют новые обозначения. Для локуса тикинга, ответственного за тикированный рисунок, они вводят два новых обозначения: Ti^A и Ti^+ , первая аллель частично доминирует над второй (как мы только что упоминали, гетерозиготное сочетание Ti^A и Ti^+ приводит к тикированности с остаточным (спрятанным) рисунком на морде, лапах и хвосте). На другом локусе, локусе тэбби, последовательность такая: Ta^M , Ta^b - первая аллель ответственна за полосы (макрель) и доминирует над второй, которая отвечает за классический мраморный рисунок. Поэтому в таблице выше, теперь следует писать так:

$Ti^A - Ta^M$ – тикированный рисунок, частично или полностью маскирующий полосы /мрамор

$Ti^A - Ta^b Ta^b$ - тикированный рисунок, частично или полностью маскирующий мрамор

$Ti^+ Ti^+ - Ta^M$ – полосатый или пятнистый рисунок

$Ti^+ Ti^+ - Ta^b Ta^b$ - мраморный рисунок

Второй момент описанный в упомянутой выше статье - это объяснение пятнистого рисунка, который получается от работы группы полигенов, модифицирующих полосы в пятна (несколько других локусов). Одного дополнительного локуса, вероятно недостаточно, исходя их разнообразия пятнистых рисунков: по плотности (от редких пятен до частых), расположение (вертикальное, с намеком на полосы, или хаотичное, или продольное, как у бенгалов), различные формы самого пятна (пятна, розетки, бенгальский мрамор). Если мы хотим все это получить из одного локуса, нам потребуется очень много аллелей! Итак, это первый пример RF полигенов, связанные с табби рисунками (мы собираемся ввести еще несколько в следующих разделах). Но, в целях упрощения расчетов, мы предположим, только один локус для пятнистой модификации, и акцентируем внимание на трех аллелях, которые, в порядке доминирования (от доминантного до рецессивного) должны быть: Ts^{sp} , Ts^{ma} , ts . Первая аллель ответственна за изменение рисунка с полосок на пятно, вторая за мраморный рисунок, третья не вызывает никакой пятнистости.

Но, как уже говорилось, только в редких случаях современная теория расходится в прогнозах со старой теорией локуса. Как уже отмечалось ранее, различия связаны с тем, что в одном помете котят могут рождаться с большим количеством вариантов по рисунку, чем возможно, если учитывать только рисунок родителей, как это делается по старой теории. Например, по теории одного локуса, помёт от двух тикированных родителей может содержать котят тикированных и полосатых/пятнистых, или котят тикированных и мраморных, но не тикированный, полосатых/пятнами и мраморных в одном помете. Это объясняется тем, что по теории одного

локуса, у тикированной кошки должна быть как минимум аллель T^a , другая аллель может быть T^a , если все котята тикированный, или T или t^b , но конечно не одновременно. В случае, если оба родителя гетерозиготный, то есть имеют только один аллель T^a , то мы ожидаем 25% котят не тикированных. Если генотип обоих родителей $T^a t^b$, то не тикированные котята будут $t^b t^b$ - мраморные. Если генотип обоих родителей $T^a T$ то не тикированные котята будут TT - полосатыми. Если один из родителей $T^a T$, а другой $T^a t^b$, то не тикированные котята имеют генотип $T t^b$ - полосатые, так как T доминирует над t^b . Но в теории нескольких локусов — это не так. Например, если оба родителя имеют генотип $Ti^A Ti^+ Ta^M Ta^b$, тогда как раньше 75% котят были тикированные (хотя два из трех этих котят будут гетерозиготными по локусу тикинга, следовательно, могут иметь табби отметины на морде, лапах и хвосте). Из оставшихся 25% не тикированных, одна четвертая будет гомозиготна по Ta^b (мрамор), одна четвертая гомозиготна по Ta^M (полоски), и половина гетерозиготна по $Ta^M Ta^b$ (полоски, носительство мрамора). Соответственно, в одном помете будут тикированные, полосатые и мраморные котята. Кроме того, на основе наличия пятнистый/мраморный модификаторов в локусе пятнистого рисунка, мы также можем пятнистых и/или мраморных котят в одном помете.

Но все выводы из теории одного локуса все еще верно. Поэтому, в этой статье, для простоты и значительного сокращения размера таблиц, мы будем в дальнейшем использовать старую терминологию.

Полигены распределения полос агути: частота полос и гены "широкой полосы", например, в затушеванных окрасах.

У каждого волоска в зонах окраса агути есть чередующиеся полосы генетически полного окраса (эумеланинового или феомеланинового) или полосы агути. Феомеланиновые агути полосы - результат воздействия сигнального протеина агути (ASP) (антагониста стимулирующего гормона меланоцита) на рецептор меланокортина, как это было объяснено в предыдущей главе. Например, давайте возьмем эумеланиновый волос. При достижении достаточно высокого уровня протеина воспроизведение пигментов в пигмент-производящих клетках переключается с эумеланина на феомеланин, но после этого уровень протеинов понижается и через некоторое время вновь производит эумеланин. Поэтому кончик волоса всегда эумеланиновый, а на остальной части волоса - чередующиеся полосы. Частота чередующихся полос обратно пропорциональна времени, которое необходимо для повышения или понижения уровня протеина ASP до переходного уровня. Необходимый интервал времени неодинаков не только для разных волосков, но даже и для каждой из полосок в одном и том же волоске; в результате возникает нестандартное распределение полос (положение, ширина и количество) от волоска к волоску. "Широкая полоса" была введена для

объяснения золотых окрасов: полоса агути возле кожи широкая из-за продолжительного периода пигментации, или мы можем сказать, что из-за низкой частоты. (Тем не менее, подтверждение вероятностного распределения в наследовании показывает, что гены "широкой полосы" и гены частоты полос могут находиться в различных локусах, что мы и собираемся обсудить в данном разделе, и поэтому наследуются независимо.)

Маскирующий эффект тикированного рисунка над другими рисунками табби связан с частотой полос. Важный аспект в данном случае - не длина агути полос, которая, на самом деле так важна для дымчатых и золотых окрасов. Важный аспект заключается в переходе между полосами. Если пигментные фолликулы соседних волосков хорошо синхронизированы на уровне ASP, тогда у этих волосков будут полосы одинаковой длины и также расположены. В таком случае тикинг выглядит более однородным и обычно темнее. Так происходит в Абиссинской породе. У Абиссинских кошек очень равномерный тикинг: у каждого волоса на большом участке более или менее одинаковое количество полос, а у соответствующих полос разных волосков более или менее одинаковая ширина. У несеребрёных Абиссинских кошек подшерсток ярко рыжий и достаточно широкая прикорневая полоса, которая превращает подшерсток в великолепный абрикосовый у диких и циннамоновых окрасов и чистый, с хорошо выраженным контрастом у голубых. Общий эффект должен быть выражен в равномерном тикинге и окрасе по бокам, от спины к животу, где тикинг отсутствует и внезапно волос меняет окрас и становится бледнее. У голубых Абиссинцев живот имеет розоватый оттенок, контраст между голубым и розовым цветами дает изумительный эффект. Интересно отметить, что данный эффект часто присутствует у серебристых затушеванных Абиссинцев, несмотря на то, что селекция данного варианта окраса началась не так давно из-за того, что многие крупные ассоциации этот окрас признали недавно (например, в американских ассоциациях некоторые серебристо затушеванные Абиссинцы демонстрируют относительно равномерный тикинг на боках благодаря последовательному чередованию полосок с резким контрастом по отношению к абсолютно белому животу).

Совершенно обратное происходит с Американскими Короткошерстными и Персидскими кошками. Во многих ассоциациях для этих пород предпочтителен серебристо затушеванный окрас, который должен казаться сверкающим. Это достигается путем отбора животных с неодинаковой частотой полосок агути. Отсутствие перехода между полосками делает серебро более выраженным и создает эффект сверкания (у Персидских кошек за счет длинной шерсти это более заметно).

Должен существовать ген, контролирующий частоту полос, так как этот эффект передается генетически. По причине того, что местоположение и число полос агути сильно варьирует, более вероятно предположить наличие семейства полигенов (скорее всего их не так много, поскольку наследование относительно предсказуемо, в то время как большая группа полигенов усложняет наследование и ведет к более сложной статистике и делает ее размытой (смотрите, например,

книгу Роя Робинсона, Генетика для заводчиков кошек (Genetics for Cat Breeders), 2^{ое} издание, Глава 4, или экскурс от автора этой работы - Инбридинг для закрытых систем разведения (Inbreeding for closed stud systems)). И как результат - необходимость в выборе из большего количества генов, селекция и инбридинг группы полигенов нуждаются в большем количестве поколений (чем больше группа, тем значительно большее число поколений должно быть взято для статистики) нежели для простого основного гена.

Несмотря на то, что мы имеем дело с небольшой группой полигенов (или группой аллелей), мы будем рассматривать ее как один ген для простоты. Доктор Джонсон (Dr. Johnson) в Генетике серебристых тэбби и затушеванных окрасов, в частности, на примере Американской Короткошерстной породы (Genetics of the silver tabby and shaded patterns, in particular in the American Shorthair) называет данный ген "слияние" (Confusion). Возьмем букву «F» (от «frequency», что означает частота) для обозначения данного гена. Доминантный аллель **F** вызывает упорядоченное распределение полос, в то время как рецессивный аллель **f** нарушает этот порядок.

Необходимо отметить, что рецессивный аллель **f** достаточно силен для того, чтобы замаскировать полосатый, пятнистый и мраморный рисунок. Действительно, контраст тэбби отметин в основном зависит от равномерности чередования полос в соседних волосках. Например, хорошее животное с мраморным рисунком должно иметь генотип (**F**- или лучше **FF**) чтобы рисунок был ярче; то же самое справедливо и для пятен у кошек Бенгальской породы (это является генетической причиной, по которой заводчики Бенгальской кошки должны предпочитать недостаток тикинга: это просто-напросто означает меньше частых коротких полос против редких полос внутри пятен). В частности, существует четыре породы, в которых мраморный рисунок отбирается по контрасту, с генетическим кодом **FF**: Персидская, Экзотическая, Американская Короткошерстная и Бенгальские кошки окраса марбл.

Давайте подробнее рассмотрим вариант, когда мы хотим получить серебристо затушеванный окрас хорошего качества из-под скрещивания браун тэбби с серебристо мраморным тэбби (вопрос интересен для заводчиков Американской Короткошерстной породы, что и было рассмотрено в ранее упомянутой работе доктора Джонсон, но ответ был дан без уточнения на вычисление процентного распределения). Вопрос в том, сколько поколений мы должны ждать до того, как сумеем восстановить совершенный серебристо затушеванный рисунок с помощью селекции. Здесь мы приводим более точное объяснение с подсчетом вероятностей. Чтобы не занимать много места, мы не станем заполнять решетку Пеннета: результат может быть получен при умножении результатов лишь части таблиц.

Читатель, которому данный метод кажется слишком сложным, перед тем, как начать вычисления, должен прочитать последнюю главу данного документа.

Вязка кошки с нарушенной частотой распределения полос **ff**, например, серебристо затушеванной Американской Короткошерстной или Персидской кошки, с котом с упорядоченным последовательным распределением полос **F-** (или лучше **FF**), например, с Американским Короткошерстным окраса черный мрамор или серебристый мрамор, обычно приводит к рождению котят с равномерным типингом в первом поколении, но при этом они все носители **f**. При их вязке во втором поколении мы можем ждать 25% котят с нарушенной частотой распределения полос, то есть серебристо затушеванных хорошего качества вместо излишне затемненных. Конечно, если мы начинаем с очень хорошей серебристо затушеванной, она должна быть гомозиготной по тикингу (**T^aT^a**), как мы объясняли в главе о серебристых окрасах: маскирующий эффект тикинга по отношению к рецессивному полосатому, пятнистому или мраморному рисункам проявляется во всей полноте. Тогда в результате вышеупомянутой вязки в первом поколении все котята будут гетерозиготными тикированными (**T^at^a**), то есть, если это затушеванные, они будут затушеванными с плохим рисунком и с остаточным тэбби. Все котята первого поколения будут гетерозиготными **Ff**, то есть скорее хорошими классическими тэбби или слишком темными тикированными тэбби или излишне затемненными серебристыми затушеванными.

Во втором поколении 25% котят должны быть нетикированными **t^at^a**, например, серебристыми мраморными тэбби, 50% гетерозиготными тикированными **Tata**, то есть серебристо затушеванными с плохим типингом или браун тэбби с остаточными отметинами, и 25% - гомозиготными **T^aT^a**, то есть затушеванными или тикированными браун тэбби с великолепным рисунком. Если мы делаем отбор по окрасу у серебристо затушеванных, мы должны ограничить наше внимание этими 25%. Все они не могут быть великолепными представителями окраса: идеальные серебристо затушеванные должны быть гомозиготными **ff**, и это случится только в 25% случаев. Итак, во втором поколении только 25% от 25%, или один из 16 котят будет иметь желаемый рисунок.

При скрещивании серебристо затушеванного окраса, гетерозиготным по серебру, с черным мраморным окрасом в первом поколении можно ожидать, что половина котят будет серебристыми, а другая половина - браун тэбби; и все серебристые котята должны быть гетерозиготными серебристыми, поскольку, если серебристо затушеванная - гомозиготная, тогда все котята - гетерозиготные серебристо затушеванные (Почему? Оставим найти ответ на вопрос читателю). Поэтому при скрещивании двух серебристых затушеванных из первого поколения в самом нежелательном случае мы все же ожидаем только 75% серебристых котят. Если наша цель - восстановить красивый ярковыраженный серебристый затушеванный рисунок, накапливая эти вероятности, мы видим, что наши шансы составляют только 25% к 75%, то есть 3 из 16 во втором поколении: но для того, чтобы получить этих котят во втором поколении, мы должны ограничить вязку только между серебристыми кошками первого поколения: все они будут серебристыми,

только если серебристый затушеванный предок - гомозиготный по серебру (**II**), в противном случае сводит наши шансы к 50%: тот факт, что нам нужно выбрать двух таких кошек для следующего скрещивания сокращает все возможности еще на четверть. Но, даже не принимая во внимание данную возможность (то есть, выбрав гомозиготного по тикингу и серебру затушеванного предка), все равно приходится ожидать появления только $\frac{1}{16}$ к $\frac{3}{16}$, то есть $\frac{3}{256}$, то есть - один из 85. Но кошка за всю свою жизнь не может родить 85 котят! Правда, мы можем использовать несколько разных пар из первого поколения, но как мы уже наблюдали, ожидаемое количество подходящих кошек в первом поколении сильно ограничено.

Если первая вязка была между серебристо затушеванной кошкой и серебристо мраморным котом, то все или некоторые котята первого поколения гомозиготные по серебру, что увеличивает слабые шансы найти подходящих кошек для последующей вязки, но очевидно, что существует оправданная надежда восстановить хороший серебристо затушеванный рисунок, но не раньше, чем в третьем, а то и в четвертом поколении, а возможно, если нам не повезет, то и вообще не удастся получить желаемое, продолжая инбридинг внутри той же самой родственной линии. Конечно же, для того, чтобы осуществить задуманное, мы должны повязать кошку из первого поколения с котом от других родителей. Нам нужны великолепные представители серебристого окраса. Чтобы увеличить шансы, данный кот должен быть гомозиготным по наибольшему количеству признаков: **II T^aT^a ff**. Тогда от вязки с этим котом в первом поколении будут котята с генотипом **I- T^at^a Ff**, то есть у нас 1 шанс из 8 добиться желаемого результата: мы должны разделить на 8 небольшую вероятность успеха в первом поколении ($\frac{1}{16}$), и вероятность получения нужных котят во втором поколении $\frac{1}{16}$ к $\frac{1}{8} = \frac{1}{128}$. Таким образом, фактически невозможно добиться нашей цели во втором поколении, даже с использованием ауткросса кошки второго поколения с серебристо затушеванным котом совершенного окраса.

Разумеется, после скрещивания с серебристым или черно-мраморным котом для восстановления совершенного затушеванного окраса нужно от трех до четырех поколений, при этом с ауткроссом на серебристо затушеванный совершенный окрас во втором и третьем поколении. Здесь мы учитываем только равномерность распределения полос, и наши расчеты верны лишь при условии, что она зависит от простого менделевского гена, а не группы полигенов. Если мы предполагаем группу полигенов, как это объяснялось выше, то следует ожидать большее количество поколений до того, как нам удастся восстановить рисунок.

Но, к сожалению, это не совсем так. Мы забыли о двух проблемах: о сохранении полос на корпусе, шее, ногах и хвосте, о которых мы упоминали выше, и о генах "широкой полосы", необходимых для получения совершенных серебристых затушеванных окрасов, описанных в главе о серебристых кошках. Мы должны избавиться от недостатков в рисунке с помощью дальнейшей

селекции. Чтобы понять, как этого добиться, мы должны рассмотреть еще один значимый ген. И этим мы займемся в следующих главах.

Обратите внимание также: если мы начинаем с ауткрасса на черное мраморное животное вместо серебристого мраморного, мы провоцируем появление «ржавчины» или руфизмов на серебристых окрасах. «Ржавчина» - результат действия группы полигенов, и для её устранения нам потребуется, по крайней мере, 2 поколения, если во втором поколении мы делаем аутокросс на серебристо затушеванного предка с чистым окрасом без «ржавчины» (с помощью селекции внутри линии мы возможно никогда не сможем устранить «ржавчину», остается надеется, что нам только очень повезет).

Полигены распределения полос агути: последовательность зон

Другой важный генетический фактор в установлении чистого серебристо затушеванного окраса - отсутствие чередующихся полос агути на волоске. Чтобы это понять, рассмотрим окрасы серебристо-мраморный или черный мраморный. В этих окрасах кончик волоса интенсивно окрашен основным генетическим цветом – в данном случае - черным; область агути состоит из полос агути и более светлыми зонами – выбеленных для серебристо мраморного или рыжеватых для черного мраморного окрасов. Переход от кончика волоса к зоне агути очень четкий. В худшем варианте классического мрамора этот переход менее четкий: отметины стушеваются за счет агути волосков. Мы уже обсудили, в главе про серебряные окрасы, случай с серебряной полосой в основании волоса; такое же случается и у черно-мраморных окрасов. Цвет у основания виден только, если раздвинуть шерсть, поэтому рисунок не нарушается, однако большое количество агути полос на волосе приглушает рисунок. Это приглушение рисунка заводчики бенгалов называют тикингом, что немного неуместно, так как Бенгалы, будучи тэббированными всегда имеют тикинг в агути зоне. Благодаря тикингу заводчики Бенгалов добиваются осветления внутри розеток.

С другой стороны, не в случае с Бенгалами окраса пятнистый или марбл, такое появление агути-волосков внутри рисунка часто предпочтительно для получения безупречного затушеванного серебра: так как помогает растушевать остаточные полосы на теле. Опять же, при неравномерном распределении агути зон появляется недостаток в распределении последовательности зон. Это говорит о том, что мы должны представить новый ген, отвечающий за генетическую передачу последовательности зон. Благодаря широкому диапазону распределения зон агути на волосе, нам следует предположить, что существует группа полигенов, но, в целях упрощения, мы только представим один простой менделевский ген, который назовем *Ad (agouti area distribution)*: доктор Jonson в статье «Генетика серебристых тэбби и затушеванных окрасов, особенно у Американских Короткошерстных» называет этот ген *Хаос (Chaos)*. Доминантная

аллель **Ad** отвечает за неправильное распределение (неразбериху), рецессивная аллель **ad** - за упорядочение полосок, т.е. не растушеванность полос, пятен или бабочек. Из-за такого доминирования, в случае вязок чистого затушеванного серебра с серебристым тэбби, все котята первого поколения, скорее всего, не будут иметь полос (рисунка) на теле (напротив, недостаток связанности для частого распределения регулируется рецессивным геном *f*, следовательно, все такие котята, вероятно, будут иметь достаточно однородный тикинг, что может показаться тяжеловатым). Это, конечно, правильно только при нашем сверхупрощении, которое предполагает, что эти два фактора контролируются простыми менделевскими генами, а не несколькими полигенами.

С описанием этого нового фактора, результат вязки, описанный выше (чистое, яркое, затушеванное серебро с серебристо-мраморным рисунком), целью которой было получение отличного затушеванного рисунка, становится затруднительным. Затушеванная особь имеет генотип **Ad-**, мраморный рисунок имеет генотип **adad**. В первом поколении все котята являются **Adad** или **adad**, в случае, если затушеванный родитель гетерозиготен: **Adad**. Как уже ранее описывалось, это подходит для хорошей растушевки полос на теле, но в этом случае мы должны вывести котят с генотипом **adad** из разведения. Таким образом, мы сохраняем двух животных с генотипом **Adad** в разведении и вяжем их для получения второго поколения, в котором, конечно, мы получим 25% котят с генотипом **adad**, непригодных для наших целей, 50% - с генотипом **Adad**, хорошего, но, возможно, безупречного качества и, в любом случае, нежелательных для разведения, потому что они могут дать потомство с генотипом **adad** в следующем поколении, и, наконец, 25% - котят с генотипом **AdAd**, которые нам нужны. Таким образом, только ¼ потомства удовлетворяет нашим требованиям. Следовательно, количество поколений, которое нам необходимо для восстановления безупречного затушеванного рисунка, увеличится: четыре (три, только если делать вязки на безупречное, чистое, играющее, затушеванное серебро вне закрытой группы во втором или в третьем поколении), теперь их стало не четыре, а пять (четыре, вероятно, достаточно, при вязках на безупречное, чистое, играющее затушеванное серебро вне закрытой группы во втором или в третьем поколении, и линейное разведение повторяется с таким количеством пар братьев и сестер первого поколения, насколько это возможно). Достаточно долгое ожидание!

Локус *Area Distribution* контролирует стирание полос с тела. Полосы на лапах и хвосте, а также, ожерелье, держатся дольше и, вероятно, контролируются генами из других локусов, следовательно, действуют независимо (или другими генами из этой группы полигенов, находящимися в другом локусе).

Этот факт делает нашу цель, намеченную выше (получение безупречного затушеванного рисунка), еще более медленно достижимой. В действительности, это даже дольше, чем ожидается,

потому, что мы все еще должны вновь вводить гены широкой полосы, уже представленные в главе о серебристых окрасах. Мы еще раз обратимся к ним их в следующей части, это просто повторение основ обновленной теории о тэбби на серебристых окрасах.

Серебристо-затушёванные: ген-ингибитор и распределение полосок

Давайте вернемся к окончанию предыдущей главы о серебристых окрасах с целью рассмотрения их в свете данной теории и анализа дальнейшего разведения яркого затушеванного серебристого окраса. Мы просто ввели ген тикированного тэбби окраса, ответственного за растушевку всех полос, кроме полос на ногах, шее, хвосте и вдоль позвоночника, плюс гены, отвечающие за частоту полос и зонального распределения, которые обеспечивают чистоту и контрастность рисунка и разрывающие остаточный тэбби-рисунок соответственно. Все это, однако, одинаково хорошо применимо для черных тикированных рисунков, где часто мы не хотим слишком сильной контрастности: нам нравится сильный руфизм, но при видимом, четко обозначенном черном тикинге, как у абиссинской породы, который часто имеет нечеткие зоны распределения; такая алогичность вызвана геном зонального распределения, но не частотой распределения полос.

С другой стороны, этого недостаточно, чтобы иметь серебристо тикированный окрас, нам нужен серебряный ген **I-**, который подавляет пигментацию (не руфизм, если только это частично не вызвано вторичными полигенами). Таким образом, этого недостаточно, чтобы получить безупречный серебристо затушеванный окрас, потому что в целом серебристо тикированный тэбби выглядит слишком темным. Безупречное затушеванное серебро должно иметь длинную и чистую основу волоса – результат работы полигенов, отвечающих за распределение широкой прикорневой полосы на шерстинках. Основа волоса становится белой из-за расширения зоны прикорневой полосы, а окрашенные полосы, находящиеся у основания волоса, исчезают: окрас становится не только контрастным (соль и перец), но и ограниченным темными кончиками (или может быть с добавочной полосой или двумя около кончика волоса). В случае с браун тэбби, не серебряных, действие полигенов широкой полосы дает усиление теплого цвета подшерстка вплоть до золота.

Вернемся к случаю линейного разведения серебристо затушеванного окраса. В надежде восстановить безупречный серебристо затушеванный рисунок (после вязки с серебристым тэбби или с браун тэбби) мы должны брать в расчет возможную передачу полигенного комплекса, отвечающего за широкую прикорневую полосу, что является более сложным, когда мы имеем дело с группой генов вместо простых менделевских генов. Серебристый тэбби или браун тэбби рисунки могут иметь незначительное действие полигенов широкой прикорневой полосы (в таком случае, возможно, у нас были бы серебристые тэбби с действительно светлой зоной у основания волоса или золотистые тэбби. Из-за сложности распознавания при рождении окраса золотого тэбби и не

золотого браун тэбби с большой прикорневой зоной, некоторые ассоциации, например, ТІСА, не регистрируют золотистые тэбби окрасы, за исключением тикированных вариантов – золотых затушеванных). Если предок, которого использовали для скрещивания, не имеет широкой прикорневой полосы, шансы восстановить безупречный затушеванный рисунок снижаются, и мы должны ждать еще одно поколение, чтобы добиться этой цели. Конечно, если несколько заводчиков скооперируются в работе над данной программой, и родится достаточное количество котят в каждом поколении, то, именно такой подход может быть более эффективным и уменьшит количество поколений, отделяющих нас от цели до четырех вместо пяти или шести. Далее, исходя из того, что всегда после первого скрещивания мы стараемся избегать инбридинга животных, вместо использования линейного скрещивания на первоначального безупречного затушеванного серебристого предка, мы используем его потомков, достаточно близких по крови, но без разрывов затушеванного серебристого рисунка, принесенных предком с классическим тэбби окрасом.

Бурмезские и сиамские окрасы (сепия, минк, колор-пойнт); ген голубых глаз (Ojos Azules).

Все варианты окрасов шерсти, представленные до сих пор, являются полностью окрашенными (возможно с серебристой или золотистой депигментацией). Существует серия генов, называемых *альбино-серией*, которая действует на распределение цвета и дает увеличение вариантов оттенков интенсивности окраса. Альбино-серия состоит из доминантного аллеля *C* (полное окрашивание) и нескольких других: аллель бурманского окраса *c^b*, сиамского – *c^s*, голубоглазого альбиноса – *c^a* и полного альбиноса с розовыми глазами - *c*. Аллель бурманского окраса частично доминирует над аллелем сиамского. Эти оба аллеля доминируют над *c^a*, который, в свою очередь, доминирует над *c*. Последние два гена редкие, и экспериментальных доказательств недостаточно, чтобы выяснить, доминирует ли *c^a* над *c* частично или полностью. Аллель *c^b* делает пигментацию светлее: гранулы пигмента становятся длиннее и в итоге окрас имеет красноватый оттенок. У идеального животного пойнты (голова, уши, лапы, хвост) должны быть того же оттенка, что и тело, но т.к. пигментация зависит от температуры, пойнты часто немного темнее. Эта группа окрасов (в эумеланиновых, феомеланиновых или черепаховых вариациях) называется *сепия*. Мы говорим не «черная сепия», а «сил-сепия» или «соболь». Породы, в которых разрешены только окрасы сепия, - это бурманская (соболь, голубая сепия, шоколадная сепия и т.д.) и сингапура (соболиный тикированный тэбби). На цвет глаз также действует *c^b*. Например, бурмы имеют золотистые глаза, шартрезы – зелено-золотые или желто-зеленые, но никогда не имеют медных или зеленых глаз.

Аллель *c^s* усиливает окрас пойнтов, как у Сиамов или Гималайцев (персы колор-пойнтовых окрасов). Тело светлое (как правило, цвета слоновой кости в темных эумеланиновых окрасах или кремово-белое – в светлых эумеланиновых или феомеланиновых окрасах). Пойнты интенсивно

прокрашены, но их цвет имеет красноватый оттенок. Пойнты генетически черного пойнтового кота являются скорее темно-коричневыми (котиковыми), чем черными. Все окрасы имеют пойнтовые варианты. Цвет глаз также изменен – на голубой.

Генотип $c^b c^s$ дает переходный фенотип, при котором пойнты интенсивно окрашены, с красноватым оттенком, а тело – светлее, но с тем же оттенком. В целом, окрас светлее, чем бурманский, но менее контрастный, чем сиамский. Эти окрасы называются *минк*, и они типичны для Тонкинезов. Цвет глаз аквамариновый (среднее между голубо-зеленым и зелено-голубым).

Последние два аллеля называются *альбинос*. Аллель c^a полностью останавливает пигментацию на теле и пойнтах (они становятся белыми) и делает глаза голубыми. Аллель c полностью прекращает пигментацию везде: пойнты и тело – белые, а глаза – прозрачные с розовым оттенком из-за кровяных сосудов на сетчатке.

Генетическая передача в альбино-группе прямая. Приведем пару очевидных таблиц. При скрещивании двух солидов, один из которых несет аллель бурманского окраса, а другой – сиамского, мы получим 25% гомозиготных, полностью окрашенных котят, 25% полностью окрашенных котят, несущих аллель бурманского окраса, 25% полностью окрашенных с аллелем сиамского окраса и 25% - окраса минк.

	C	c^b
C	CC	Cc^b
c^s	Cc^s	$c^b c^s$

Во втором примере мы скрещиваем гомозиготного Сиама с Бурмой, несущей сиамский ген, и получаем 50% пойнтовых котят и 50% - минк (конечно, котята будут иметь переходный тип – несущий черты Сиама и Бурмы. Такой тип часто наблюдается у Тонкинезов слабого типа).

	c^b	c^s
c^s	$c^b c^s$	$c^s c^s$

И, наконец, гомозиготные пойнтовые кошки, скрещенные с гомозиготными котами окраса сепия, дают всех котят окраса минк.

Что касается голубого цвета глаз, ценное наблюдение состоит в том, что голубой цвет глаз зависит не только от генов c^s и c^a (и W), но также от недавно открытого доминантного гена **Oa**, действием которого на окрас являются всегда голубые глаза и белый кончик хвоста. Этот ген является отличительным для одной породы – Американской Голубоглазки (Ojos Azules). Недавние исследования показали, что ген *Ojos Azules* может иметь опасное влияние на здоровье кошки, и все бридговые программы были запрещены.

Задача.

Рассчитайте окрасы (и их вероятность) котят от пары: браун тэбби, несущий аллель сиамского окраса, с генотипом **Aa tbtb Bb o-Ccs** и сил-минк черепаха с генотипом **aa Ttb BB Oo cbcs**.

Генетика структуры шерстного покрова: длинношерстность, рексовость, жесткошерстность и отсутствие шерсти.

Соматические особенности, регулируемые законами Менделя, не ограничиваются окрасом шерсти. В этой главе мы рассмотрим структуру шерсти. Во-первых, давайте поговорим о длине шерсти, за которую отвечает доминантный аллель **L** – короткая шерсть, и рецессивный аллель **l** – длинная шерсть. Влияние **l** усиливается или ослабевает группой модифицирующих генов, поэтому шерсть может быть различной по длине (длинная, полудлинная и т.д.). Например, рассмотрим скрещивание перса с генотипом **ll** с гетерозиготной экзотической короткошерстной с генотипом **Ll** (т.е., несущей длинную шерсть).

	l	l
L	Ll	Ll
l	ll	ll

Статистически, половина котят являются персами, а другая половина – экзотическими короткошерстными, несущими аллель длинной шерсти. Обратите внимание на то, что длинношерстные котята являются генетическими персами, потому, что они имеют два аллеля длинной шерсти, и часть генотипа, отвечающая за морфологию, одинакова у экзотов и персов. Это противоречит правилам Cat Fancy Association, CFA.

Существуют и другие гены, отвечающие за структуру шерсти. Особенно интересна группа генов отвечающих за кудрявость шерсти. Они называются *рекс*-серией. В нее входят гены Корниш Рексов **r**, Девон Рексов **re** и Селкирк Рексов **Rs**. Гены **r** и **re** – рецессивные, **Rs** – доминантный.

У Корниш Рексов ген отвечает за рост шерсти без покровных волос, состоящей только из короткого, густого, мягкого подшерстка, лежащего в ровные параллельные волны. У Девон Рексов ген разрешает рост и покровных волос, и подшерстка, но оба типа волос слабые и волнистые, шерсть реже, чем у Корниш Рексов. Волны у Девон Рексов из отдельных волос,

непоследовательные, шерсть не имеет последовательного волнистого рисунка, он беспорядочен. И, наконец, шерсть Селкирк Рексов состоит из полудлинных кудрявых волос, их форма похожа на штопор.

Генетическое наследование рексовых генов прямое. Рассмотрим пример: половина котят от кота Корниш Рекса и кошки с нормальной шерстью, несущей аллель корниш-рекссовой шерсти, имеют шерсть Корниш Рекса, а другая половина имеет нормальную шерсть (но эти котята несут аллель *r*).

	<i>R</i>	<i>r</i>
<i>r</i>	<i>R r</i>	<i>r r</i>

Аналогично происходит и при вязке Девон Рекса с кошкой, имеющую обычную шерсть, но несущую аллель *re*, 50% котят рождается с девон-рекссовой шерстью и 50% - с нормальной шерстью (несущие аллель *re*):

	<i>Re</i>	<i>re</i>
<i>re</i>	<i>Re re</i>	<i>re re</i>

В последнем примере мы рассмотрим вариант вязки Селкирк Рекса, гетерозиготного по гену *rs*, с кошкой с нормальной шерстью (соответственно, гомозиготной по *rs*). Половина котят будет иметь селкирк-рекссовую шерсть, другая половина – нормальную шерсть. Очевидно, что последние не несут ген селкирк-рекссовой шерсти, т.к. ***Rs*** является доминантным.

	<i>Rs</i>	<i>rs</i>
<i>rs</i>	<i>Rs rs</i>	<i>rs rs</i>

Все эти три гена рексовой шерсти имеют разные локусы, соответственно, они действуют как независимые гены. Например, вот что получится, если скрестить Корниш Рекса, не несущего аллель девон-рекссовой шерсти (***rr ReRe***) с Девон Рексом, не несущим аллель корниш-рекссовой шерсти (***RR rere***): все котята будут иметь нормальную шерсть, но будут являться носителями аллелей и корниш- и девон-шерсти.

	<i>r Re</i>
<i>R re</i>	<i>R r Re re</i>

При вязке полученных животных между собой, во втором поколении мы получим следующее:

	<i>R Re</i>	<i>R re</i>	<i>r Re</i>	<i>r re</i>
<i>R Re</i>	<i>RR Re Re</i>	<i>RR Re re</i>	<i>Rr Re Re</i>	<i>Rr Re re</i>
<i>R re</i>	<i>RR Re re</i>	<i>RR re re</i>	<i>Rr Re re</i>	<i>Rr re re</i>
<i>r Re</i>	<i>Rr Re Re</i>	<i>Rr Re re</i>	<i>rr Re Re</i>	<i>rr Re re</i>
<i>r re</i>	<i>Rr Re re</i>	<i>Rr re re</i>	<i>rr Re re</i>	<i>rr re re</i>

В первой строке и первом столбце получаются котята с нормальной шерстью, так же, как и в третьей клетке второй строки, и во второй клетке третьей строки. Вторая и четвертая клетки второго столбца - котята с девон-рексовой шерстью, а две последние клетки третьего столбца - котята с корниш-рексовой шерстью. Наконец, в последней клетке второй строки мы видим девон-рексовую структуру шерсти, а последняя клетка третьей строки – корниш-рексовую. В правом нижнем углу находятся клетки таблицы, в которых у котят одновременно и корниш- и девон-рексовые характеристики шерсти. Таких котят сложно идентифицировать, так как у них была бы переходная текстура шерсти, с частично волнистыми участками по телу и нечетким завитком на других частях тела, с редкими остевыми волосами и слабой структурой.

Другой ген, контролирующий структуру шерсти, является ген проволочной шерсти ***Wh*** (*Wirehair*), это доминантный ген, который производит жесткие волнистые волосы, закрученные на концах. Такая структура шерсти является определяющей характеристикой породы Американская Жесткошерстная, (жесткошерстная версия Американской Короткошерстной породы). Следующая таблица показывает результат скрещивания гетерозиготной Американской Жесткошерстной (***Whwh***) с Американской Короткошерстной (***whwh***): 50% котят будут гетерозиготными Американскими Жесткошерстными, другая половина – Американскими Короткошерстными.

	<i>Wh</i>	<i>wh</i>
<i>wh</i>	<i>Wh wh</i>	<i>wh wh</i>

Совсем другой породой с кудрявой шерстью является *Laperm*: данный ген является доминантным и отвечает за хорошо выраженные, отдельные пружинистые локоны. Этот ген, вероятно, не такой же, как *Sr* и / или *Wh*, поскольку структура шерсти различна.

И, наконец, мы упоминали рецессивный ген бесшерстности ***hr*** (свойственный Канадским Сфинксам, далее Сфинксы), который останавливает рост шерсти везде и полностью. На теле остается только тонкий пушок, за исключением задней поверхности ушей, хвоста и лап. Доминантный аллель ***Hr*** ответственен за нормальную шерсть. Отсутствие шерсти является отличительной характеристикой Сфинксов, породы, гомозиготной по ***hr***. При вязке Сфинкса с кошкой с нормальной шерстью (скажем, гомозиготной по нормальной шерсти, ***HrHr***), все котята

будут иметь нормальную шерсть, и нести аллель **hr**. Если скрестить животных, полученных от этой вязки, то во втором поколении 25% котят будут голые, 50% – с нормальной шерстью, но несущие аллель **hr**, и 25% - гомозиготные с нормальной шерстью (т.е., они не несут **hr**). Мы можем проверить статистическое распределение с помощью соответствующей таблицы:

	Hr	hr
Hr	Hr Hr	Hr hr
hr	Hr hr	hr hr

Гены девон-рексовости и бесшерстности находятся в одном и том же локусе: аллели «нормальной шерсти» **Hr** и **Re** совпадают, и порядок доминирования в локусе бесшерстность–девон-рексовость такова: **Hr**, **re**, **hr**. То есть, кудрявость Девон Рекса доминирует над бесшерстностью.

Другой ген, который ведет к бесшерстности, ген Донских Сфинксов (или Петерболдов) **Pd**. Это доминантный ген, находящийся в другом локусе от гена **h**, и, соответственно, действующий независимо. Следовательно, кошка может быть голой из-за одного или *обоих* генов **hr** и **Pd**: для того, чтобы избежать фенотипичной голости при сомнительном генотипе, скрещивание Сфинксов и Донских Сфинксов (или Петерболдов) не разрешено. Существуют вариации (или, возможно, другие аллели шерсти в локусе), которые дают частично голых кошек с относительно редким, жестким или мягким, кудрявым типом шерсти («браш»).

Генетика костных структур и формы ушей: полидактилия, мэнская бесхвостость, фолды, кёрлы, бобтейлы, манчкин.

Физиологические особенности строения костей и хрящей контролируются несколькими основными менделевскими генами. Эти гены могут быть опасными, потому что они могут быть причиной аномалий или отклонений от нормального функционирования важных систем организма. Мы рассмотрим шесть из них, все они доминантные. Генетическое наследование доминантных генов уже понятно, однако, в этой главе мы неоднократно будем обращаться к таблицам.

Первый ген, который мы рассмотрим - ген полидактилии **P**, который отвечает за большее количество пальцев: больше пяти на передних лапах и/или больше четырех на задних. Рецессивный аллель **p** отвечает за нормальное количество пальцев. У некоторых кошек пальцев меньше нормы. Мы не будем рассматривать этот феномен, потому что не ясно, является ли это влиянием определенного гена, или это гипотетический ген в локусе **P**. Кошки с полидактилией или кошки с ненормальным количеством пальцев на лапах допущены к чемпионатам только в нескольких специфических породах. Это также разрешено в классе домашних кошек, т.к.

домашних кошек не разводят, и нет зафиксированной генетической информации (в любом случае, такие кошки должны быть стерилизованы до достижения половозрелого возраста).

Следующий ген ***M*** (*Manx*) дает бесхвостых кошек; его рецессивный аллель ***m*** позволяет хвосту быть нормальным. К несчастью, этот ген не только потенциально опасен: он специфически опасен, т.к. может вызывать тяжелые аномалии бедренных костей и слабость задних лап. В гомозиготном состоянии он обычно летален. Гомозиготные котята Мэнкса обычно умирают еще до рождения (часто настолько рано, что зародыш рассасывается). Следовательно, все Мэнксы (или Кимрики – длинношерстная вариация Мэнкса) являются гетерозиготными ***Mm***. Для того, чтобы избежать частой и опасной предродовой смертности, вязки двух Мэнксов строго запрещены. Программы разведения основываются на аутбредном скрещивании с породами, близкими по типу к Мэнксам, но с нормальными хвостами (такими, как британская и американская короткошерстные, или даже лучше, кошки, рожденные по мэнксовым линиям, но небесхвостые, т.е., гомозиготны ***mm***). Действие ***M*** в чем-то постепенно: существуют полностью бесхвостые Мэнксы, у других есть хвостик-обрубок или даже длиннее. Хвост любой видимой длины штрафуются в чемпионате TICA.

Другой ген, действующий на форму хвоста (но не приводящий к опасным побочным эффектам) – это ген короткого хвоста (*Bobtail*), который приводит к образованию извитого хвоста-помпона Японских Бобтейлов. В некоторых ассоциациях фенотип с извитым хвостиком из-за гена короткохвостости разрешен и в других породах (например, Американский Бобтейл в TICA). Это доминантный ген, по всей вероятности, неаллельный к гену *Manx* (т.е., в другом локусе). Факт, что эти два гена не находятся в одном локусе, можно было бы легко доказать вязкой Японского Бобтейла с Мэнксом, но для заводчиков такие вязки не представляют интереса. У гена короткохвостости нет символа. Мы могли бы отметить его как ***Jb***. Несколько вариантов этого гена проявляются в различных породах короткохвостых кошек: возможно, разница является действием групп полигенов.

Рассмотри еще два гена, которые модифицируют ушной хрящ. Это ген *Fold* (***Fd***) и ген *Curl* (***Ac***). Рецессивные аллели ***fd*** и ***ac*** отвечают за нормальные уши. Действие аллеля ***Fd*** заключается в сложении ушей вперед и прижимании их близко к черепу. Это определяющая характеристика породы Шотландская Вислоухая (Скоттиш-фолд). Ген ***Ac*** заворачивает ухо назад, что является пороодообразующим признаком у породы Американский Кёрл (существует две вариации длины шерсти - длинношерстный и короткошерстный). Ген вислоухости особенно опасен, потому что он может вызывать черепные аномалии (несращение лобных долей) и костные проблемы бедер, задних лап и хвоста (позвоночник может быть утолщенным и жестким, кошка не может нормально двигаться и погибает от аномалий костной системы). В гомозиготной форме этот ген обычно летален: котята погибают до рождения. Чтобы избежать подобного риска, Скоттиш-фолдов не

вяжут между собой, обычно их скрещивают с Британской или Американской Короткошерстными, или лучше всего, с *Шотландскими Страйтами*, т.е., кошками из линий Шотландских Вислоухих (следовательно, с типом Шотландских Вислоухих), которые гомозиготны *fdfd* (следовательно, имеют прямые уши). Похоже, что ген Американских Керлов *Ac*, не несет никаких опасных побочных эффектов.

Гены *Fd* и *Ac* находятся в разных локусах, поэтому они действуют независимо друг от друга. Для практики, читатель может заполнить таблицу скрещивания Шотландской Вислоухой кошки с короткошерстным Американским Кёрлом (два варианта: гомозиготный керл *AcAc* и гетерозиготный керл *Acac*). Конечно, Шотландская Вислоухая должна быть гетерозиготной *Fdfd* (гомозиготы *FdFd* летальны!). В первом случае генотип двух родителей таков: Американский Кёрл *fdfdAcAc* и Шотландская Вислоухая *Fdfdacac*; во втором варианте, соответственно, *fdfdAcac* и *Fdfdacac*. Мы рассмотрим здесь только второй случай, как более сложный. Сразу же видно, что 25% котят имеют прямые уши, 25% - вислоухие, 25% - загнутые назад и 25% - между двумя экстремальными типами. Трудно представить, как будет выглядеть средний фенотип между вислоухим и кёрлом... и, к счастью, у нас нет экспериментальных свидетельств, т.к. такой тип разведения не должен проводиться кем попало (кроме, может быть кого-то, кто обожает генетические аномалии). Задача по подсчету результатов в случае гомозиготного Американского Кёрла остается за читателем.

И, наконец, ген *манчкинов* (или, может сказать, кошек-такс), который является доминантным геном, недавно открытым и описанным. Порода Манчкин непризнанна в чемпионатах, но на выставках TICA ее можно увидеть в классе новых пород, и все большее число заводчиков TICA занимаются ею. Название породы дано по названию карликов из книги «Волшебник страны Оз». Фенотип имеет сходные черты с породой собак – таксой. Ген отвечает за очень короткие лапы, поэтому тело находится очень низко, и Манчкин передвигается извиваясь. Ген не вызывает карликовости, только укорочение лап: тело при этом остается нормальным. К сожалению, этот ген значительно изменяет обычную структуру костей, но, кажется, заводчики Манчкинов собрали достаточно доказательств того, что ген не опасен. Таким образом, он не вызывает опасных костных деформаций или серьезных проблем в передвижении (например, Манчкины могут без проблем прыгать). Нам необходимо подождать и собрать заключительные доказательства через некоторое время; факт, что порода Манчкин на первый взгляд является непризнанной, может быть объяснен ее необычным, в чем-то странным видом. Возможно, те же трудности были у такс, когда они появились. У гена Манчкинов пока нет своего символа.

Мы дополним эту главу наблюдением, что есть и другие физиологические изменения, связанное со скелетом, и, возможно, благодаря доминирующему гену, его часто можно видеть у чистопородных кошек: неровный хвост. Это аномальная форма хвостовых позвонков, которая

формируется, когда два последовательных хвостовых позвонка соединяются под углом. Данное проявление является дисквалификацией у всех чистопородных кошек, но допускается в классе домашних кошек, по тем же причинам, что и полидактилия.

Получение результатов скрещиваний без использования таблиц.

До сих пор мы анализировали результаты скрещивания между сложными генотипами посредством больших объемных таблиц, содержащих ячейки для каждой возможной комбинации всех сложных генов. Эта процедура слишком медленная, чаще всего нам нужен результат быстро и без лишней возни. Легко анализировать, когда генотипы простые и содержат один или два гена. Например, что получится, если скрестить черного кота, несущего шоколад, с гомозиготной шоколадной кошкой (обычно гомозиготные гаметы в таблице пишут один раз, а не дважды):

	<i>B</i>	<i>b</i>
<i>b</i>	<i>Bb</i>	<i>bb</i>

Половина котят будет черными, несущими шоколад, другая половина – гомозиготными шоколадными. Усложним задачу, добавим еще один ген. Пусть черный кот несет шоколад и осветление (***BbDd***), а шоколадная кошка – осветление (***bbDd***). Для этого мы используем следующую таблицу:

	<i>BD</i>	<i>Bd</i>	<i>bD</i>	<i>bd</i>
<i>bD</i>	<i>BbDD</i>	<i>BbDd</i>	<i>bbDD</i>	<i>bbDd</i>
<i>bd</i>	<i>BbDd</i>	<i>Bbdd</i>	<i>bbDd</i>	<i>bbdd</i>

По статистике, из восьми котят один котенок по окрасу будет черным, носитель шоколада; два – черными, носители шоколада и осветления; один – голубым, носитель шоколада (говорят, носитель лилового окраса!); один – шоколадный; два – шоколадные, носители осветления; и один – гомозиготный лиловый. Этим результатам присуща симметрия, которая отражается в симметрии между левой и правой половинами таблицы. Это предполагает возможность разделения полной таблицы размера 2 на 4 на две отдельные таблицы. Это на самом деле возможно, вот две «частичные» таблицы:

	<i>B</i>	<i>b</i>
<i>b</i>	<i>Bb</i>	<i>bb</i>

	<i>D</i>	<i>d</i>
<i>D</i>	<i>DD</i>	<i>Dd</i>
<i>d</i>	<i>Dd</i>	<i>dd</i>

Полная таблица получается «умножением» каждой ячейки первой «частичной» таблицы на все ячейки второй таблицы, данная операция называется «тензорный анализ» в математике.

Неполные таблицы показывают, что:

- вероятность того, что котенок является черным, гетерозиготным по шоколаду, или гомозиготным шоколадным одинакова – 50% в каждом случае;

- вероятность того, что котенок является: чистым, не несущим осветления (т.е., гомозиготным по полному окрасу) равна 25%; неосветленным, носителем осветления, - 50%; осветленным (гомозиготным по гену осветления) – 25%. Комбинируя эти данные (т.е., умножая соответствующие вероятности), получим полное распределение вероятностей: генотип **BbDD**, **bbDD**, **Bbdd**, **bbdd** имеют вероятность 12,5% каждая, **BbDd** и **bbDd** – по 25%. То же самое, что мы получали, глядя в полную таблицу!

Теперь исследуем результат скрещивания черного кота, носителя шоколада и осветления **BbDd**, с шоколадной черепаховой кошкой, тоже носительницей осветления **bbDdOo**. Нам необходимо ввести добавочный компонент в таблицу. Вот частичная таблица, показывающая наследование гена **O** (*Orange*):

	<i>o</i>	-
O	<i>O o</i>	<i>O -</i>
<i>o</i>	<i>O o</i>	<i>o -</i>

Как мы видим, в 50% генотипов, которые были получены в последнем примере, происходит замещение черного окраса красным (или голубого кремовым): это генотипы котов. Другая половина (кошки) получена в результате замещения соответствующими черепаховыми окрасами. Краткие выводы:

- коты имеют эумеланиновые солидные окрасы (черный, голубой, шоколадный или лиловый) **BbDDo**, **bbDDo**, **Bbddo**, **bbddo** с вероятностью 3,125% каждый, и **BbDdo**, **bbDdo** с вероятностью 6,25% каждый; феомеланиновые солидные окрасы (красный или кремовый) **BbDDO**, **bbDDO**, **BbddO**, **bbddO** с вероятностью 3,125% каждый и **BbDdO**, **bbDdO** с вероятностью 6,125% каждый;
- кошки получают черепаховые окрасы **BbDDOo**, **bbDDOo**, **BbddOo**, **bbddOo** с вероятностью 6,125% каждый, и **BbDdOo**, **bbDdOo** с вероятностью 12,5% каждый.

Давайте перейдем к рассмотрению других генов. Скрестим кота серебристо-черного тэбби окраса, носителя шоколада и осветления **Aa T^t Bb o Dd Ii SvSv** (здесь, ради упрощения, мы принимаем теорию двух генов, описанную в главе о серебре, для того, чтобы избежать вычислений, включающих полигены, такие как модификаторы широкой полосы), с шоколадной черепаховой *дымчатой* кошкой, носительницей осветления, **aa t^t bb Oo Dd Ii Svsv**. Заметьте, что (за исключением осветления) эта задача точно такая же, как задача в конце главы о серебре. Чтобы быстрее ее решить, просто сделаем добавочные таблицы: агути, тэбби, ингибитор **I** и серебро (=отбеливание) **Sv**:

	<i>A</i>	<i>a</i>
<i>a</i>	<i>Aa</i>	<i>aa</i>

	<i>T</i>	<i>t^b</i>
<i>t^b</i>	<i>Tt^b</i>	<i>t^bt^b</i>

	<i>I</i>	<i>i</i>
<i>I</i>	<i>II</i>	<i>Ii</i>
<i>i</i>	<i>Ii</i>	<i>ii</i>

	<i>S_v</i>
<i>S_v</i>	<i>S_v S_v</i>
<i>sv</i>	<i>S_v sv</i>

Шаг за шагом можно определить вероятность каждого генотипа, полученного в результате этой вязки, умножая вероятность из таблицы на индивидуальный коэффициент (например, умножаем на $\frac{1}{4}$, если мы рассматриваем осветление котят от двух не осветленных носителей, или котят не-агути от родителей-агути; на $\frac{1}{2}$ - при рассмотрении пойнтовых котят от солидов, несущих пойнты). Для составления полной таблицы нужно много времени и терпения. Часто мы только рассматриваем возможные генотипы, а не рассчитываем их вероятность, и данный метод позволяет сделать это быстро.

Задача.

Черную дымчатую длинношерстную кошку повязали с короткошерстным блю-тэбби-пойнтовым котом. Два их котенка являются короткошерстными сильвер-тэбби. Их снова повязали. Какова вероятность, что их потомство будет длинношерстными блю-пойнтами («не серебро», и «не агути»). Подсказка: мы рассматриваем котят с несколькими рецессивными генами. Какими генами? В любом случае, котята гетерозиготных родителей, которые гомозиготны по рецессивным генам, имеют вероятность $\frac{1}{4}$, поэтому результат следует увеличить на $\frac{1}{4}$.

Решение.

Оба родителя несут следующие рецессивные гены: «не агути», «не серебро», «осветление», «колорпойнт» и «длинную шерсть». Среди котят мы рассматриваем тех, кто гомозиготен по рецессивным генам: длинношерстных блю-пойнт, не агути и без серебра.

В каждом из пяти локусов вероятность гомозиготной рецессивной комбинации равна $\frac{1}{4}$. Следовательно, требуемая вероятность $\frac{1}{4} \times \frac{1}{4} \times \frac{1}{4} \times \frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = (\frac{1}{4})^5 = \frac{1}{1024}$. Мы сможем получить такого котенка в одном случае из 1024...

Вот пять решеток Пеннета (комбинационных таблиц) по каждому локусу:

	<i>A</i>	<i>a</i>
<i>A</i>	<i>AA</i>	<i>Aa</i>
<i>a</i>	<i>Aa</i>	<i>aa</i>

	<i>C</i>	<i>cs</i>
<i>C</i>	<i>CC</i>	<i>Ccs</i>
<i>cs</i>	<i>Ccs</i>	<i>cscs</i>

	<i>D</i>	<i>d</i>
<i>D</i>	<i>DD</i>	<i>Dd</i>
<i>d</i>	<i>Dd</i>	<i>dd</i>

	<i>L</i>	<i>l</i>
<i>L</i>	<i>LL</i>	<i>Ll</i>
<i>l</i>	<i>Ll</i>	<i>ll</i>

	<i>I</i>	<i>i</i>
<i>I</i>	<i>II</i>	<i>Ii</i>
<i>i</i>	<i>Ii</i>	<i>ii</i>

Обратите внимание, что каждый локус ограничивает общую вероятность до $\frac{1}{4}=25\%$. Тэбби-локус не дает никакого ограничения, т.к. мы не обращаем внимания на специфический тэбби-рисунок, мы принимаем все рисунки у этих котят (как обычно бывает с пойнтовыми котятами: у большинства пород рисунок не различим, т.к. не проявляется на туловище). Но если мы хотим какой-то конкретный рисунок у котят, мы должны иметь родителей с таким рисунком. Например, предположим, что у обоих родителей тигровый рисунок в гетерозиготной форме, и они несут мраморный аллель (конечно, трудно узнать, какой рецессивный рисунок они несут, т.к. их черный дымчатый родитель является «не агути», и его рисунок нельзя увидеть, разве что, при рождении: эта информация должна быть зафиксирована в родословной). Поэтому, если мы спрашиваем, какова вероятность, что появятся котята с мраморным рисунком, мы всегда выбираем гомозиготный рецессивный рисунок, и далее ограничиваем вероятность до $\frac{1}{4}$, таким образом, ответ будет: один котенок из 4096 котят. Наоборот, если мы спрашиваем, какова вероятность тигровых котят, мы рассматриваем гомозиготный доминантный ген и гетерозиготную комбинацию, и это ограничивает вероятность на коэффициент $\frac{3}{4}$: в этом случае ответ – один котенок из $4096 \cdot 1024 = 3072$ котят.

Задача.

Рассмотрим ту же задачу, когда два первоначальных животных являются партиколорами (биколорами).
Более подробно:

- кот: черный дымчатый с белым, длинношерстный;
 - кошка: блю-тэбби-пойнт с белым, короткошерстная;
 - их котята: «А» - серебря-тэбби с белым, короткошерстный и «В» - серебря-тэбби, короткошерстный, без белого.
- Котят скрестили. Какова вероятность получения в их потомстве длинношерстного блю-пойнта (без серебра, без агути, без белого).

Решение.

Мы добавим один дополнительный локус – белую пятнистость (*Piebald Spotting*). Ясно, что родители должны быть гетерозиготными по этому локусу, потому что один котенок без белого. Следовательно, котенок «В» гомозиготен по данному гену ss , но котенок «А» может быть или гомозиготен или гетерозиготен по гену белой пятнистости. Мы должны рассмотреть два случая отдельно, а потом соединить результаты. Следующая таблица дает нам вероятность, что котенок «А» будет гетерозиготен Ss или гомозиготен SS . Таблица имеет четыре варианта, но мы знаем, что один из них не подходит для данного случая, т.к. котенок «А», будучи биколором, не может иметь генотип ss . Поэтому в таблице мы видим только три подходящих варианта, все с одинаковой вероятностью относительно друг друга. В двух случаях «А» становится гетерозиготным Ss (вероятность $\frac{2}{3}$ или 66,66...%), в одном случае – гомозиготным SS (с вероятностью $\frac{1}{3}$ или 33,33...%). Теперь мы должны решить задачу в случае, когда котенок «А» является гетерозиготным и умножить полученную вероятность на $\frac{2}{3}$, а потом решить задачу снова, исходя из того, что «А» – гомозиготен, и умножить полученную вероятность на $\frac{1}{3}$, и затем сложить два результата.

	S	s
S	SS	Ss
s	Ss	ss

Давайте рассмотрим случай с гомозиготным котенком первым. Котенок «А» имеет генотип SS в локусе белой пятнистости, а котенок «В» – ss . Следующая таблица показывает, что все котята от «А» и «В» гетерозиготны (Ss), то есть, с белым. Вероятность, что появятся котята без белого, в этом случае равна нулю.

	S	S
s	Ss	Ss
s	Ss	Ss

Теперь рассмотрим случай, когда котенок «А» – гетерозиготен (Ss). Тогда вероятность, что котята от «А» и «В» будут с белым (гетерозиготными Ss), равна $\frac{1}{2}$, а вероятность, что они будут без белого, тоже равна $\frac{1}{2}$, что видно из следующей таблицы:

	S	s
s	Ss	ss
s	Ss	ss

Теперь мы можем объединить эти два случая. Если котенок «А» является гомозиготным (**SS**), то вероятность получения желаемых котят равна нулю: эта вероятность должна быть умножена на коэффициент $\frac{1}{3}$, но, естественно, результат останется равным нулю.

Напротив, в случае, если «А» – гетерозиготен (**Ss**), вероятность этого события будет $\frac{2}{3}$, как видно выше; более того, вероятность появления котят без белого равна $\frac{1}{2}$. Следовательно, вероятность, что «А» будет гетерозиготен, и котята будут без белого равна $\frac{1}{2}$, умноженная на $\frac{2}{3}$, то есть $\frac{1}{3}$.

Снова используем наш составной принцип. Результат из всех локусов, кроме белой пятнистости, таков, что только один блю-пойнтовый длинношерстный котенок (без агути, без серебра) мог бы родиться из 4069 котят. Теперь, если мы присоединим для анализа локус белой пятнистости, этот результат далее должен быть умножен на $\frac{1}{6}$; таким образом, мы можем ожидать только одного такого котенка (без агути, без серебра, без белого) из $4096 \times 6 = 24576$. Не очень вероятно... и означает что «А» и «В» вряд ли смогут произвести такое количество котят за свою жизнь...

Задача.

Решите такую же задачу, в случае, если «А» и «В» **оба** с белым. Предупреждение: аргументы похожи, но мы не можем далее принимать, что оба родителя являются гомозиготными **SS**; и «А», и «В» могут иметь два разных генотипа – **SS** и **Ss**. Если «А» или «В» имеют генотип **SS**, тогда вероятность, что их котята не будут партиколорами, равна нулю. Рассчитайте данный случай.