

Оглавление

| | |
|---------------|----|
| Введение..... | 10 |
|---------------|----|

ЧАСТЬ I ОБЩАЯ ГЕНЕТИКА

РАЗДЕЛ I ОСНОВЫ ОБЩЕЙ ГЕНЕТИКИ

| | |
|--------------------------------------------------------------|-----------|
| Глава 1 | |
| Материальные основы наследственности..... | 11 |
| Предмет генетики..... | 11 |
| Организация живой клетки..... | 11 |
| Строение клетки..... | 12 |
| Глава 2 | |
| Молекулярные основы генетики..... | 15 |
| Роль ДНК в передаче наследственной информации..... | 15 |
| Строение ДНК..... | 15 |
| Генетический код..... | 15 |
| Представления о гене..... | 16 |
| Местоположение генов в хромосоме..... | 17 |
| Реализация генетической информации..... | 17 |
| Транскрипция..... | 17 |
| Синтез белка (трансляция)..... | 17 |
| Репликация (удвоение) ДНК..... | 18 |
| Репарация ДНК..... | 18 |
| Организация ДНК в хромосомах..... | 18 |
| Мобильные генетические элементы..... | 19 |
| Кариотип..... | 20 |
| Геномика..... | 20 |
| Геномика собаки..... | 21 |
| Глава 3 | |
| Преимственность наследственных свойств..... | 23 |
| Клеточный цикл..... | 23 |
| Интерфаза..... | 23 |
| Митоз..... | 23 |
| Фазы митоза..... | 23 |
| Цитокинез..... | 24 |
| Мейоз..... | 24 |
| Гаметогенез..... | 25 |
| Глава 4 | |
| Эпигенетические процессы и развитие зародыша..... | 26 |
| Оплодотворение и основные этапы эмбрионального развития..... | 26 |
| Эпигенетические процессы..... | 27 |

РАЗДЕЛ II ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ КЛАССИЧЕСКОЙ ГЕНЕТИКИ

| | |
|----------------------------------------------------|-----------|
| Глава 1 | |
| Законы Менделя..... | 28 |
| Моногибридное скрещивание..... | 28 |
| I закон Менделя..... | 28 |
| II закон Менделя..... | 28 |
| Анализирующее скрещивание..... | 29 |
| Правило чистоты гамет (III закон Менделя)..... | 29 |
| Полигибридное скрещивание..... | 29 |
| Дигибридное скрещивание..... | 29 |
| Тригибридное скрещивание..... | 30 |
| Глава 2 | |
| Качественные и количественные признаки..... | 32 |
| Качественные признаки..... | 32 |
| Количественные признаки..... | 32 |
| Наследование количественных признаков..... | 32 |
| Механизм действия полигенов..... | 33 |
| Глава 3 | |
| Признаки, сцепленные с полом..... | 35 |
| Определение пола..... | 35 |
| Наследование признаков, сцепленных с полом..... | 35 |
| Признаки, сцепленные с X-хромосомой..... | 35 |
| Признаки, сцепленные с Y-хромосомой..... | 35 |
| Признаки, ограниченные полом..... | 36 |
| Глава 4 | |
| Взаимодействие генов..... | 37 |
| Взаимодействие аллельных генов..... | 37 |
| Полное доминирование..... | 37 |
| Неполное, или промежуточное, доминирование..... | 37 |
| Сверхдоминирование..... | 37 |
| Кодоминирование..... | 37 |
| Взаимодействие неаллельных генов..... | 37 |
| Гены-модификаторы..... | 37 |
| Комплементарность..... | 38 |
| Эпистаз..... | 39 |
| Пенетрантность и экспрессивность..... | 40 |
| Пенетрантность..... | 40 |
| Экспрессивность..... | 40 |
| Плейотропное взаимодействие генов..... | 40 |
| Плейотропия..... | 40 |
| Летальные и сублетальные гены..... | 41 |
| Реципрокное скрещивание..... | 42 |

| | |
|-----------------------------------------|----|
| Глава 5 | |
| Изменчивость | 43 |
| Типы изменчивости | 43 |
| Генотипическая изменчивость | 43 |
| Фенотипическая изменчивость | 43 |
| Модификационная изменчивость | 43 |
| Мутационный процесс | 44 |
| Классификация мутаций | 44 |
| Генеративные мутации | 44 |
| Химеризм | 45 |
| Генные мутации | 45 |
| Хромосомные мутации | 46 |
| Геномные мутации | 46 |
| Комбинативная изменчивость | 46 |
| Рекомбинации | 46 |
| Сцепление | 47 |
| Кроссинговер | 47 |
| Наследственная конституция | 48 |
| Глава 6 | |
| Закон гомологических рядов | |
| Н. И. Вавилова | 49 |

ЧАСТЬ II ЧАСТНАЯ ГЕНЕТИКА СОБАКИ

РАЗДЕЛ 1 ОСОБЕННОСТИ ЭКСТЕРЬЕРА

| | |
|------------------------------------------------------------------------------|----|
| Глава 1 | |
| Немного о пороодообразовании собак | 51 |
| Глава 2 | |
| Размер тела собак | 53 |
| Основные генетические факторы, ответственные за размер собак | 53 |
| Характер наследования размеров собак | 53 |
| Селекция собак по размеру и выделение новых ростовых разновидностей | 54 |
| Особенности мелких пород | 54 |
| Глава 3 | |
| Особенности телосложения и пропорций тела | 56 |
| Форма черепа собак | 56 |
| Длина конечностей | 56 |
| Хондродисплазия | 56 |
| Глава 4 | |
| Форма и размер ушей | 58 |
| Форма ушей | 58 |
| Наследование формы и размеров ушной раковины | 58 |
| Глава 5 | |
| Хвосты и прибылые пальцы | 60 |

| | |
|-------------------------------------|----|
| Глава 6 | |
| Зубная система | 61 |
| Форма прикуса | 61 |
| Количество зубов | 61 |
| Другие дефекты зубной системы | 63 |

РАЗДЕЛ 2 ШЕРСТНЫЙ ПОКРОВ СОБАКИ

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Глава 1 | |
| Строение шерстного покрова | 64 |
| Строение волоса | 64 |
| Циклические изменения волос | 65 |
| Глава 2 | |
| Типы шерстного покрова собак | 67 |
| Характер оброслости | 67 |
| Шерстный покров дикого типа | 67 |
| Собаки брудастого типа | 67 |
| Длина волос | 67 |
| Толщина волос | 68 |
| Характер извитости волос | 68 |
| Глава 3 | |
| Основные аллели, отвечающие за разные параметры шерстного покрова | 69 |
| Длина шерсти | 69 |
| Брудастость | 69 |
| Improper coat (IC) | 69 |
| Жесткошерстность | 70 |
| Извитость волос | 70 |
| Локусы, наличие которых предполагалось до начала молекулярно-генетической идентификации | 70 |
| Разные типы извитости волос | 70 |
| Украшающие волосы (подвесы) на хвосте и задней стороне конечностей | 71 |
| Риджи | 71 |
| Завихрения волос | 71 |
| Безволосость | 72 |
| Бесшерстность, наследуемая по доминантному типу | 72 |
| Аллели бесшерстности | 72 |
| Безволосость, наследуемая по рецессивному типу | 72 |
| Глава 4 | |
| Общие принципы формирования типа шерстного покрова | 74 |
| Основные аллели, формирующие шерстный покров | 74 |
| Степень развития подшерстка | 75 |
| Сложные наследственные факторы, формирующие шерстный покров собаки | 75 |
| Шерстный покров и конституция | 76 |
| Ненаследственные факторы, влияющие на шерстный покров собаки | 76 |

| | |
|----------------------------------------|----|
| Глава 5 | |
| Межпородные гибриды собак | 77 |
| Метисы борзых | 77 |
| Метисы брудастых собак | 77 |
| Метисы ротвейлера и вест хайленд | |
| вайт терьера..... | 77 |
| Метисы пуделя и волка (пуво) и пуделя | |
| и шакала (пуша)..... | 77 |
| Метисы голых собак | 78 |
| Метисы бульдогов | 78 |

РАЗДЕЛ 3 ГЕНЕТИКА ОКРАСА

| | |
|--------------------------------------------|----|
| Глава 1 | |
| История изучения окраса собак | 79 |

| | |
|---------------------------------------------|----|
| Глава 2 | |
| Формирование окраса | 81 |
| Формирование окраса..... | 81 |
| Пигменты..... | 81 |
| Распределение пигментов по волосу и корпусу | |
| собаки..... | 83 |
| Окраска и расцветка | 83 |
| Белая пятнистость..... | 83 |
| Желтая пятнистость..... | 83 |
| Трехцветный окрас..... | 83 |

| | |
|--------------------------------------------------------|----|
| Глава 3 | |
| Наследственные факторы, | |
| формирующие окрас шерсти | 84 |
| Список основных локусов окраса..... | 84 |
| Факторы, обуславливающие синтез пигментов..... | 85 |
| Факторы, обуславливающие распределение | |
| пигментов по волосу и корпусу собаки..... | 85 |
| Факторы, влияющие на интенсивность окраса | 87 |
| Факторы, оказывающие влияние главным | |
| образом на зумеланин..... | 87 |
| Аллели, снижающие уровень синтеза | |
| феомеланина..... | 88 |
| Осветление окраса, возникающее за счет | |
| смешивания окрашенных волос | |
| с неокрашенными..... | 88 |
| Ген KITLG..... | 88 |
| Наследственные факторы, вызывающие | |
| пятнистость | 89 |
| Мраморность..... | 89 |
| Крапчатость..... | 89 |

| | |
|--------------------------------------|----|
| Глава 4 | |
| Собственно окрасы собак | 90 |
| Черный окрас | 90 |
| Доминантный черный..... | 90 |
| Рецессивный черный..... | 90 |
| Визуально черный окрас..... | 90 |
| Аллели, способствующие некоторому | |
| осветлению черного окраса..... | 91 |
| Коричневый окрас | 91 |
| Зонарно-серый окрас | 93 |

| | |
|------------------------------------------------------|-----|
| Рыжие окрасы | 94 |
| Соболиный окрас..... | 94 |
| Рыжий окрас, обусловленный аллелями <i>e/e</i> | 94 |
| Интенсивность и оттенки рыжих окрасов..... | 94 |
| Проблемы идентификации | |
| рыжего окраса..... | 95 |
| Возможные варианты скрещивания | |
| рыжих собак разного типа..... | 95 |
| Белый окрас | 95 |
| Сильно осветленный рыжий..... | 95 |
| Крайняя степень пятнистости..... | 96 |
| Осветленные окрасы | 96 |
| Голубые окрасы..... | 97 |
| Врожденный окрас..... | 97 |
| Чепрачный и подпалый окрасы | 97 |
| Подпалый окрас..... | 97 |
| Чепрачный окрас..... | 97 |
| Тигровый окрас | 98 |
| Мраморный окрас | 99 |
| Основные аллели локуса..... | 99 |
| Мраморный окрас немецких догов..... | 100 |
| Другие доминантные мутации с полуметальным | |
| эффектом, сопровождающиеся изменением | |
| окраса | 100 |
| Беломордая и платиновая лисицы..... | 100 |
| Овчарка «панда»..... | 101 |
| Белая пятнистость..... | 101 |
| Крап | 102 |
| Чалость | 103 |
| Трехцветный окрас | 103 |
| Пятнистость, не передающаяся | |
| по наследству | 103 |
| Соматические мутации..... | 103 |
| Эмбриональные нарушения..... | 103 |

| | |
|------------------------------------|-----|
| Глава 5 | |
| Окрас кожных покровов | |
| и глаз собаки | 105 |
| Окрас кожных покровов | 105 |
| Цвет кожи голых собак..... | 105 |
| Окраска глаз | 106 |
| Нормальная окраска глаз..... | 106 |
| Аномальные окраски глаз..... | 106 |
| Голубые глаза..... | 106 |
| Голубые глаза хаски..... | 107 |
| Рубиновоглазие..... | 107 |
| Альбинизм глаз..... | 107 |
| Гетерохромия радужной оболочки | |
| при различных патологиях глаз..... | 108 |

РАЗДЕЛ 4 ГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ СОБАК

| | |
|-----------------------------------------|-----|
| Глава 1 | |
| Предмет генетики поведения | 109 |
| Начало исследований | |
| генетики поведения собак | 110 |

Глава 2

Наследование общих особенностей поведения собаки..... 111

| | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--|
| Роль возбудимости нервной системы в обнаружении генетической детерминированности некоторых реакций собак..... 111 | |
| Оборонительные реакции собак..... 112 | |
| Агрессивность по отношению к человеку..... 112 | |
| Внутрипопуляционная агрессивность..... 113 | |
| Изучение генетики поведения гибридов собак с дикими псовыми..... 114 | |
| Специфические особенности поведения собак разных пород..... 114 | |
| Охотничье поведение..... 114 | |
| Пастушеское поведение..... 115 | |
| Специфическое поведение далматинов..... 115 | |
| Аппортировочная реакция..... 115 | |
| Улыбка..... 116 | |

| | |
|-----------------------------------------------|--|
| Глава 3 | |
| Исследования Скотта и Фуллера..... 117 | |
| Агрессивность в игре..... 118 | |
| Склонность к лаю..... 118 | |

| | |
|--------------------------------------------------------------------------|--|
| Глава 4 | |
| Корреляция между физическими и поведенческими признаками..... 119 | |
| Оценка рабочих качеств собак и селекция по ним..... 119 | |
| Кластерный анализ признаков поведения..... 119 | |
| Кластерный анализ пород собак..... 120 | |

| | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------|--|
| Глава 5 | |
| Роль генотипических и внешних факторов в формировании поведения в онтогенезе..... 121 | |
| Понятие о критических периодах..... 121 | |
| Основные периоды постнатального онтогенеза собак:..... 121 | |
| Неонатальный период, или период новорожденности..... 121 | |
| Период смешанного вскармливания..... 122 | |
| Период социализации..... 122 | |
| Ювенильный период..... 123 | |
| Становление оборонительного поведения собаки..... 123 | |

| | |
|-----------------------------------------|--|
| Глава 6 | |
| Сложные формы поведения..... 126 | |

ЧАСТЬ III

ОСНОВЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ И ЭВОЛЮЦИИ СОБАК

| | |
|---------------------------------------------|--|
| Глава 1 | |
| Краткие основы эволюции..... 127 | |
| Основные представления о популяции..... 127 | |
| Закон Харди — Вайнберга..... 128 | |
| Динамические процессы в популяции..... 128 | |

| | |
|-------------------------------------------------|--|
| Естественный отбор в популяциях..... 131 | |
| Стабилизирующий отбор..... 131 | |
| Движущий отбор..... 132 | |
| Дизруптивный, или разрывающий, отбор..... 132 | |

| | |
|------------------------------------------------------------------|--|
| Глава 2 | |
| Доместикация..... 133 | |
| Доместикация как эволюционное явление..... 133 | |
| Дестабилизирующий отбор..... 133 | |
| Роль стресса в эволюции и доместикации..... 134 | |
| Доместикационные изменения животных и их причины..... 134 | |
| Одомашнивание собаки..... 135 | |
| Изучение происхождения домашних животных..... 135 | |
| Пути одомашнивания собаки..... 136 | |
| Синантропизация..... 136 | |
| Приручение..... 137 | |
| Инфантилизм домашних животных..... 139 | |

| | |
|----------------------------------------------------------------------|--|
| Глава 3 | |
| Породообразование..... 140 | |
| Многообразие представителей семейства собачьих..... 140 | |
| Возможные пути пороодообразования..... 140 | |
| Аллопатрическое пороодообразование..... 140 | |
| Симпатрическое пороодообразование..... 141 | |
| Создание пород методом гибридизации..... 141 | |
| Межвидовая гибридизация..... 141 | |
| Учение о породе..... 142 | |
| Примитивные породы..... 142 | |
| Аборигенные породы..... 142 | |
| Заводские породы..... 143 | |
| Структура породы..... 144 | |
| Зональный тип..... 144 | |
| Породный тип..... 144 | |
| Элементы структуры породы, связанные с селекционной работой..... 145 | |

| | |
|----------------------------------------------------------|--|
| Глава 4 | |
| Методы разведения собак..... 146 | |
| Чистопородное разведение..... 146 | |
| Аутбредное разведение..... 146 | |
| Инбредное разведение..... 146 | |
| Чистая линия..... 146 | |
| Инбредная депрессия..... 147 | |
| Использование инбридинга в разведении собак..... 147 | |
| Степень инбридинга..... 148 | |
| Роль инбридинга в пороодообразовании..... 148 | |
| Межпородное скрещивание..... 149 | |
| Вводное скрещивание..... 149 | |
| Поглотительное скрещивание..... 150 | |
| Воспроизводительное скрещивание..... 150 | |
| Примеры воспроизводительного скрещивания..... 151 | |
| Эрдельтерьер..... 151 | |
| Доберман..... 151 | |
| Русская пегая гончая..... 151 | |
| Эстонская гончая..... 151 | |
| Отечественные породы служебных собак..... 151 | |

| | |
|-------------------------------------------------|-----|
| Современные новые породы | 152 |
| Процедура признания FCI новой породы собак..... | 152 |
| Промышленное скрещивание..... | 153 |
| Глава 7 | |
| Селекция | 154 |
| Определение понятия селекции | 154 |
| Искусственный отбор | 154 |
| Генетическая сущность отбора | 155 |
| Отбор по доминантному гену..... | 155 |
| Отбор против доминантного гена..... | 155 |
| Отбор по рецессивному гену..... | 155 |
| Отбор против рецессивного гена..... | 155 |
| Отбор в пользу гетерозигот..... | 155 |
| Отбор против гетерозигот..... | 155 |
| Методы отбора | 156 |
| Отбор по одному признаку..... | 156 |
| Отбор по нескольким признакам..... | 156 |
| Ответ на отбор..... | 157 |
| Подбор пар | 157 |
| Однородный подбор..... | 158 |
| Разнородный подбор..... | 158 |
| Разведение по линиям..... | 158 |

ЧАСТЬ IV ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АНОМАЛИИ

| | |
|-------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Глава 1 | |
| Генетические аномалии и пороки развития | 162 |
| Генетическая аномалия | 162 |
| Причины возникновения генетических аномалий | 162 |
| Наследование генетических аномалий | 162 |
| Пороки развития | 163 |
| Тератогенные факторы | 164 |
| Тератогены..... | 164 |
| Критические периоды беременности | 164 |
| Особенности содержания сук в период подготовки к вязке и во время беременности..... | 165 |
| Методы исследования | 165 |
| Генеалогический метод..... | 165 |
| Этапы генеалогического метода | 166 |
| Близнецовый метод..... | 166 |
| Цитогенетические методы..... | 166 |
| Биохимические методы..... | 166 |
| Молекулярно-генетические методы..... | 166 |
| Геномика как метод исследования животных..... | 166 |
| Глава 2 | |
| Аномалии внешних покровов | 168 |
| Клеточные нарушения..... | 168 |
| Первичная цилиарная дискинезия (PCD)..... | 168 |
| Аномалии соединительной ткани..... | 168 |
| Кожная астения (дерматоспараксия)..... | 168 |
| Юношеский целлюлит..... | 168 |
| Складчатая кожа шар пеев..... | 168 |
| Диспластические генодерматозы | 169 |

| | |
|---------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Ихтиоз..... | 169 |
| Ихтиоз золотистых ретриверов (Ichthyosis, ICT-A)..... | 169 |
| Ихтиоз немецких догов..... | 169 |
| Нарушения кератинизации | 169 |
| Нарушения роста волос, гипотрихозы | 170 |
| Врожденный гипотрихоз..... | 170 |
| Атрихозы..... | 170 |
| Рецидивирующая алопеция боковой поверхности тела собак..... | 170 |
| Цинковый дерматит..... | 170 |
| Дерматит вельш терьеров..... | 170 |
| Дермоидный синус | 171 |
| Дермоидные кисты..... | 171 |
| Синдром курчавой шерсти и сухого глаза у кавалеров (Curly Coat/Dry Eye Syndrome)..... | 171 |
| Аутоиммунные заболевания кожи..... | 172 |
| Черный акантоз..... | 172 |
| Системная красная волчанка..... | 172 |
| Солнечный дерматит мочки носа (нос колли)..... | 172 |
| Увеодерматологический синдром, или синдром Фогта — Коянаги — Харады..... | 173 |

| | |
|-------------------------------------------------------------------|-----|
| Глава 3 | |
| Аномалии пигментации | 174 |
| Альбинизм | 174 |
| Глазокожный альбинизм (OCA) (oculocutaneous albinism)..... | 175 |
| Неальбиностические амели ослабления пигментации | 175 |
| Заболевания, связанные с аномалиями пигментации..... | 176 |
| Алопеция ослабленного окраса (CDA — color dilution alopecia)..... | 177 |

| | |
|------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Глава 4 | |
| Аномалии нервной системы | 178 |
| Заболевания, которые могут служить моделью заболеваний человека | 178 |
| Нарколепсия..... | 178 |
| Обсессивно-компульсивное расстройство (ОКР)..... | 179 |
| Судорожные состояния | 179 |
| Эпилепсия..... | 179 |
| Ювенильная миоклоническая эпилепсия..... | 179 |
| Миотония..... | 180 |
| Гидроцефалия | 180 |
| Сирингомиелия..... | 181 |
| Микроцефалия..... | 181 |
| Мозговая грыжа..... | 181 |
| Атаксии | 181 |
| Неонатальная атаксия | |
| Бандеры (BNAt)..... | 182 |
| Спиноцеребеллярная атаксия / Атаксия с поздним началом (SCA, LOA)..... | 182 |
| Губчатая дегенерация мозжечка с мозжечковой атаксией тип 1..... | 182 |
| Губчатая дегенерация мозжечка с мозжечковой атаксией тип 2..... | 183 |
| Миопатия | 183 |

| | | | |
|-------------------------------------------------|-----|-----------------------------------------------------|-----|
| Центроядерная миопатия | 183 | Глава 6 | |
| Наследственная миопатия | | Аномалии опорно-двигательного | |
| немецких догов | 183 | аппарата | 199 |
| Мышечные дистрофии | 183 | Аномалии головного отдела | 199 |
| Дегенеративная миелопатия | 184 | Двойная мочка носа | 199 |
| Болезни гипомиелинизации | 184 | Аномалии позвоночника | 200 |
| Мультисистемная нейронная дегенерация | | Аномалии позвоночника и спинного мозга | 200 |
| собак | 185 | Аномалии хвостового отдела позвоночника | 201 |
| Полинейропатия | 185 | Доминантные мутации с летальным действием | 201 |
| Энцефалит мопсов (pug encephalitis, NME) | 186 | Аномалии хвоста другого происхождения | 201 |
| Болезни накопления | 186 | Аномалии передних конечностей | 202 |
| Воскови́дные липофу́сцинозы нейронов, | | Аномалии локтевого сустава | 202 |
| нейрональные | | Артрогриппоз | 203 |
| цери́дные липофу́сцинозы | 186 | Аномалии фаланг | 203 |
| Воскови́дный липофу́сциноз нейронов, | | Аномалии суставов задних конечностей | 204 |
| тип 8 (NCL8) | 187 | Вывих коленной чашечки (смещение коленной | |
| Воскови́дный липофу́сциноз нейронов, | | чашечки, люккация коленного сустава) | 204 |
| тип 10 (NCL10) | 187 | Множественная фиброзная дистрофия | 204 |
| Нейрональный цереи́дный липофу́сциноз | 187 | Тазобедренная дисплазия | 205 |
| Миостатин-мутация у уиппетов | 188 | Болезнь Легга — Кальва — Пертеса | 205 |
| Глава 5 | | Несовершенный остеогенез (OI) | 206 |
| Аномалии органов чувств | 189 | Наследственный витамин-D-резистентный | |
| Аномалии слуха | 189 | рахит (HVDRR) | 206 |
| Аномалии слуха, связанные | | Синдром Ван ден Энде-Гупта (VDEGS) | 206 |
| с гипопигментацией внутреннего уха | 189 | Дисплазия глаз и скелета, или хондро- | |
| Аномалии строения уха и вестибулярного | | рети́нальная дисплазия | 207 |
| аппарата | 190 | Спондилокаста́льный дизостоз | 207 |
| Зарощенные ушные каналы | | Глава 7 | |
| и ушные привески | 190 | Наследственные заболевания | |
| Аномалии зрения | 190 | системы крови | 208 |
| Аномалии строения глаз | 190 | Анемии | 208 |
| Глазные дермоиды и дермоидные кисты | 191 | Гемолитическая анемия | 208 |
| Аномалия глаз колли (CEA), | | Недостаточность фосфофруктокиназы | 208 |
| хориоидальная гипоплазия | 191 | Геморрагии | 209 |
| Аномалии век | 192 | Заболевания, связанные с изменениями | |
| Врожденный заворот век (энтропион) | 192 | численного состава и функциональных свойств | |
| Выворот век (эктропион) | 192 | клеток крови | 209 |
| Дистихиаз | 192 | Полицитемия. Перепроизводство красных | |
| Аномалии роговицы | 192 | кровяных телец у собак | 209 |
| Персистирующая перепонка зрачка | | Порфирия | 209 |
| (зрачковая мембрана) | 193 | Тромбоцитопатии | 210 |
| Аномалии хрусталика | 193 | Коагулопатии | 211 |
| Вывих хрусталика | 193 | Глава 7 | |
| Глаукома | 194 | Гемофилия | 212 |
| Узкая первичная глаукома | | Вазопатии | 214 |
| с закрытым углом/гониодисплазия | 194 | Болезнь фон Виллебранда | 214 |
| Заболевания, объединяемые в группу | | Наследственный васкулит | 215 |
| -Прогрессирующая атрофия сетчатки- | 194 | Гемобластозы (по А. А. Шимшурт, 2011, | |
| Другие аномалии сетчатки | 197 | и А. В. Гиршов, 2015) | 215 |
| Мультифокальная рети́нальная дисплазия | 197 | Лейкозы | 216 |
| Фокусная, или многофокусная, рети́нальная | | Острые лейкозы | 216 |
| дисплазия | 197 | Хронические лейкозы | 216 |
| Географическая рети́нальная дисплазия | 197 | Иммунодефициты и аутоиммунные аномалии | 217 |
| Расстройство сумеречного зрения. Куриная | | Селективный дефицит иммуноглобулина А (IgA) | 218 |
| слепота бриаров | 198 | Иммунодефицит, ассоциированный | |
| Дегенерация суппозиториев (колбочек) | | с демодекозом | 220 |
| сетчатки (Cone Degeneration) | 198 | Аутоиммунные заболевания | 220 |
| Мультифокальная ретинопатия | 198 | Аллергии | 221 |

| | |
|-------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Глава 8 | |
| Аномалии сердечно-сосудистой системы | 222 |
| Аномалии (пороки) строения сердца | 222 |
| Дилатационная кардиомиопатия (ДКМП)..... | 223 |
| Глава 9 | |
| Аномалии пищеварительной системы | 225 |
| Аномалии зубной системы | 225 |
| Неправильное расположение и форма зубов..... | 225 |
| Кариес | 225 |
| Образование зубного камня..... | 226 |
| Пародонтоз..... | 226 |
| Заболевания слизистой оболочки рта | 226 |
| Фиброматоз десен..... | 226 |
| Гиперпластический гингивит..... | 226 |
| Дисплазия твердых тканей зубов | 226 |
| Дисплазия эмали..... | 226 |
| Зубная гипоминерализация (синдром Райна)..... | 227 |
| Аномалии пищевода, желудка и кишечника | 227 |
| Аномалии строения..... | 227 |
| Грыжи ЖКТ..... | 228 |
| Удвоения органов ЖКТ..... | 228 |
| Пилороспазм..... | 228 |
| Гипертрофический пилоростеноз..... | 228 |
| Паралич пищевода..... | 229 |
| Воспалительные заболевания кишечника | 230 |
| Гистиоцитарный язвенный колит..... | 230 |
| Энтеропатия с потерей белка у собак..... | 231 |
| Аномалии поджелудочной железы | 231 |
| Нарушения процесса пищеварения | 231 |
| Муковисцидоз..... | 232 |
| Аномалии обмена веществ | 232 |
| Недостаточность фосфофруктокиназы..... | 234 |
| Фармакогенетика | 235 |
| Злокачественная гипертермия..... | 235 |
| Чувствительность к лекарственным препаратам (MDR1)..... | 235 |
| Глава 10 | |
| Аномалии выделительной системы | 236 |
| Заболевания почек и мочевыводящих путей | 236 |
| Пороки развития почек..... | 236 |
| Эктопический мочеточник у собак..... | 236 |
| Наследственный нефрит..... | 237 |
| Поликистоз почек..... | 237 |
| Мочекаменная болезнь..... | 239 |
| Гипероксалурия..... | 239 |
| Гиперурикозурия (HUU)/ Мочекаменная болезнь далматинов..... | 240 |
| Проект LUA-dalmatians..... | 240 |
| Глава 11 | |
| Аномалии эндокринной системы | 241 |
| Гипоталамо-гипофизарные расстройства | 241 |
| Комбинированный дефицит гормонов гипофиза..... | 242 |
| Аномалии роста и размера собаки | 242 |
| Карликовость..... | 242 |
| Истинная карликовость..... | 243 |
| Ложная пропорциональная карликовость..... | 243 |
| Карликовость, связанная с ахондроплазией..... | 244 |
| Ложная карликовость, связанная с хондриодистрофией..... | 244 |
| Остеохондродисплазия миниатюрных пуделей..... | 244 |
| Хондродисплазия аляскинского маламута..... | 244 |
| Акромегалия | 245 |
| Заболевания щитовидной железы | 245 |
| Болезни околощитовидных желез | 247 |
| Гиперпаратиреоз..... | 247 |
| Болезни эндокринной части поджелудочной железы | 248 |
| Заболевания надпочечников | 249 |
| Глава 12 | |
| Аномалии половой системы | 250 |
| Аномалии строения половых органов | 250 |
| Пороки развития половых желез | 250 |
| Гермафродитизм..... | 250 |
| Синдром тестикулярной феминизации..... | 250 |
| Синдром персистенции мюллеровых протоков (Persistent Mullerian Duct Syndrome (PMDS))..... | 251 |
| Крипторхизм..... | 251 |
| Глава 13 | |
| Аномалии, сцепленные с полом | 253 |
| Гемофилия | 253 |
| Нарушения нервно-мышечной проводимости | 253 |
| Синдром пошатывания, связанный с гипомиелинизацией..... | 254 |
| X-сцепленная миотубулярная миопатия (XLMTM)..... | 254 |
| X-сцепленный тремор..... | 254 |
| Аномалии глаз..... | 254 |
| X-сцепленная эктодермальная дисплазия (XHED)..... | 255 |
| X-сцепленный тяжелый комбинированный иммунодефицит (XSCID)..... | 255 |
| X-сцепленная наследственная нефропатия (XLHN)..... | 255 |
| X-сцепленный наследственный нефрит (синдром Альпорта) самоедов..... | 255 |
| Сцепленный с полом врожденный гипотрихоз..... | 255 |
| X-алопеция собак северных пород..... | 255 |
| Пигментная керодерма..... | 256 |
| Спастическая параплегия..... | 256 |
| Заключение | 257 |
| Источники иллюстраций | 258 |
| Список литературы | 264 |
| Литература на русском языке | 264 |
| Литература на иностранных языках | 267 |
| Интернет-ресурсы | 280 |
| Алфавитный указатель | 281 |



Рис. 81. Окрасы, обусловленные аллелями E^b и e^b
 81а — английский кокер спаниель собачьего окраса. Генотип $a^1/a^1 E^b/E^b k^p/-$
 81б — рисунок обратной маски на голове английского кокера спаниеля
 81в — финский лахунд с окрасом, инициированным аллелем e^b
 81г — чихуахуа окраса «маски», инициированного аллелем e^b



Рис. 82. Разные варианты зонарного окраса
 82а — западно-сибирская лайка; 82б — аляскинский маламут
 82в — эскимосская собака; 82г — норвежский эльхунд



Рис. 83. Разные типы рыжего окраса
 Собачьи окрасы: 83а — динго; 83б — такса; 83в — алано
 Рыжий окрас, обусловленный аллелями e/e : 83г — пудель; 83д — ирландский сеттер; 83е — венгерская выгла



84a



84б



84в

ASD - AF457 - M/M - 268/274, D/D, S/S



84г

Рис. 84. Разные типы белого окраса

84a — белый пудель — осветленный рыжий окрас $a^1/a^1 B/- D/- e/e I/I$
 84б — бультерьер — крайняя степень пятнистости $a^1/a^1 B/- D/- E/- I/I s^s/s^s$
 84в — белый доberman — альбинос, гомозиготен по аллелям c^{st}/c^{st}
 84г — австралийская овчарка, гомозиготная по аллелю M — «дابل мерль»



85a



85б

Рис. 85. Собаки гималайского окраса
 85a — беспородная собака
 85б — такса



86a



86б



86в

Рис. 86. Собаки осветленных окрасов, обусловленных действием разных аллелей

Врожденный:

86a — голубой от рождения дог $a^1/a^1 B/- d/d E/- g/g K^k/-$;86б — осветленный коричневый окрас веймаранера $a^1/a^1 b/b d/d E/- g/g K^k/-$

Возрастной перецвет:

86в — сука мать и щенки серебристого пуделя $a^1/a^1 B/- D/- E/- G/- K^k/-$

Раздел II

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ КЛАССИЧЕСКОЙ ГЕНЕТИКИ

Глава 1

Законы Менделя

В 1860-е годы XIX века чешский монах Грегор Мендель, исследуя наследование признаков у гороха и пшеницы, открыл закономерности передачи наследственных свойств. Обобщения, позволившие предсказать вероятность того, что потомство двух определенных родителей будет обладать теми или иными признаками, были сформулированы им в 1865 году в виде законов, которые впоследствии получили название **законов Менделя**. Значимость законов Менделя была оценена лишь в 1900 году, когда эти закономерности были открыты вторично тремя разными исследователями — Корренсом, де Фризом и Чермаком. В настоящее время представления о генетических механизмах значительно расширены, но основные закономерности, открытые Менделем, остаются правомочными. И несмотря на все большее распространение методов молекулярно-генетического анализа, простой гибридологический метод продолжает оставаться в силе.

Моногибридное скрещивание

I закон Менделя

Произведем скрещивание двух гомозиготных по генам окраски собак — черной и коричневой.

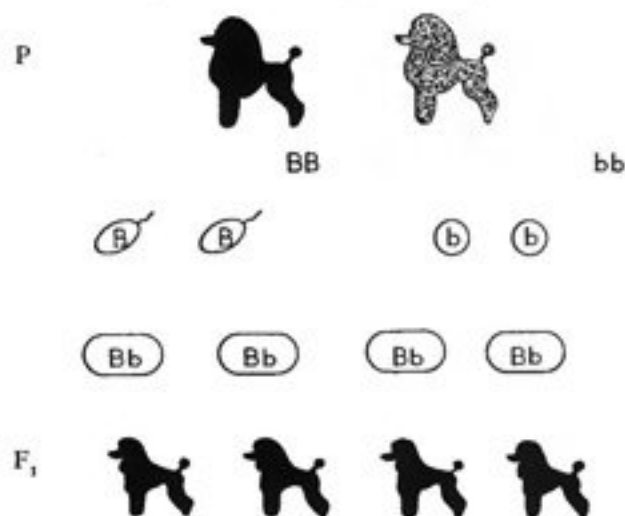


Рис. 15. Единообразие гибридов первого поколения
B — аллель, отвечающий за синтез черного пигмента,
b — аллель, отвечающий за синтез коричневого пигмента

Черный кобель имеет генотип **BB**, коричневая сука — **bb**. Родителей в генетике обозначают латинской буквой P (от латинского *parenta* — «родители»). Они образуют половые клетки — гаметы, содержащие гаплоидный набор хромосом. Таким образом, сперматозоиды будут нести один аллель **B**, а яйцеклетки — аллель **b**.

В результате оплодотворения образуются зиготы, содержащие диплоидный набор хромосом и несущие аллели **Bb**. Гибриды первого поколения, которых в генетике принято обозначать **F₁**, окажутся гетерозиготными по этому гену — **Bb**. Аллель **B** полностью доминирует над аллелем **b**, поэтому все полученные щенки будут черными. Иногда доминирование одного аллеля над другим обозначают таким образом: **B > b**.

При скрещивании гомозиготных собак получается одинаковое по фенотипу потомство. Эти результаты иллюстрируют **I закон Менделя — закон единообразия гибридов первого поколения** (рис. 15).

Анализируя это скрещивание, мы говорим только об одном признаке — черном или коричневом окрасе. Все многообразие признаков, определяющих как сходство, так и различие родителей, в данный момент нас не интересует. Такой тип скрещивания называют **моногибридным**.

II закон Менделя

Произведем скрещивание между собой потомков из первого поколения (**F₁**).

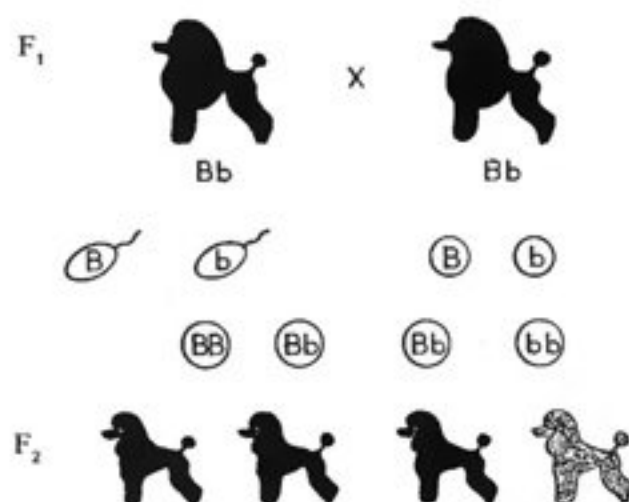


Рис. 16. Расщепление признаков во втором поколении

Глава 3

Особенности телосложения и пропорций тела

Форма черепа собак

Существует три основных типа черепов, характерных для собак разных породных групп (рис. 3б, в, г, цв. вкл.).

- **Мезоцефалия, или среднеголовость** — умеренно длинный и широкий череп. Такой череп имеют дикие псовые и собаки, по строению близкие к дикому типу. Это лайки и другие шпицеобразные собаки, европейские овчарки, терьеры. Фактически мезоцефальный череп имеет большинство пород собак. При этом относительная ширина и длина лицевого отдела черепов мезоцефального типа может заметно варьировать. При скрещиваниях мезоцефальных собак с разной формой черепа, как правило, длинномордость доминирует над короткомордостью, широкая форма черепа и нижней челюсти — над узкими, короткая теменная часть — над длинной. На примере московских популяций беспризорных собак в последние десятилетия стала ощутимо заметна метизация с широкоголовыми собаками: питбулями, американскими стаффордширскими терьерами, ротвейлерами и т. п. Доля собак с головами, несущими в себе признаки подобных пород, стала значительно больше. Но в то же время при внутривидовом разведении собак более узкие и длинные головы, сочетающиеся с узкой грудной клеткой, часто доминируют над относительно более широкими.

- **Долихоцефалия (акромегалия, или скафоцефалия)** характеризуется разросшимися, в основном в длину, костями черепа и, частично, конечностей. Вызывается такой рост, по-видимому, длительным и интенсивным синтезом СТГ и высокой чувствительностью к нему тканей опорно-двигательной системы. Представлены долихоцефалы такими породами собак, как различные борзые и колли. Собаки подобного типа чаще всего имеют несколько уплощенную грудную клетку. Скрещивание долихоцефальных собак с мезоцефальными обычно приводит к рождению щенков с черепами промежуточной формы (фото). Метисы борзых и колли обычно имеют столь же длинную лицевую часть черепа, но более широкую мозговую часть. Этот эффект сохраняется и в последующих поколениях.

В тех случаях, когда синтез СТГ не прекращается по достижению собакой нормального роста, возможно возникновение гигантизма, сопровождающегося удлинением лицевых костей и конечностей (акромегалия). Это уже аномалия, связанная с нарушением функции передней доли гипофиза.

- **Брахицефалия (акромикрия, или молсообразность)** — укорочение костей лицевого черепа и морды — возникает при низком уровне синтеза СТГ. Показано, что длительное введение щенкам бульдога СТГ предотвращает развитие признаков «бульдожины» и вызывает удлинение верхнечелюстных и нижнечелюстных костей. Все брахицефальные собаки имеют

достаточно мощный костяк и объемную грудную клетку. К породам брахицефального типа относятся английские и французские бульдоги, бульмастифы, боксеры, пекинесы, мопсы и др. Достаточно часто элементы брахицефалии отмечаются и у собак с патологическими типами карликовости. Сравнение геномов собак брахицефальных и небрахицефальных пород показало, что участок хромосомы 1 ассоциирован с широкой формой черепа (Vanpasch et al., 2010). Этот участок содержит ген **THBS2**, который, возможно, и отвечает за брахицефальность. Брахицефалия наследуется по рецессивному типу; скрещивание брахицефальных собак с собаками мезоцефального типа показывает практически полное доминирование черепа нормального типа, но при этом головы метисов бульдогов, боксеров, мопсов и прочих имеют весьма характерный облик — несколько укороченную, но в то же время более длинную, чем у брахицефалов, лицевую часть черепа, часто с выраженными брылями. Часто встречаются перекус, высокий лоб, глаза круглые с сырыми веками, черепная часть достаточно широкая с менее выраженным стопом.

Внутри каждой из форм черепа можно отметить вариации, касающиеся относительной ширины черепа, длины лицевого отдела и т. д.

Длина конечностей

По длине конечностей мы также можем выделить три основные группы пород собак (рис. 3а, б, в, цв. вкл.).

- Собаки с нормальной длиной конечностей.
- Собаки с удлинёнными конечностями, которые возникают как следствие долихоцефалии, наиболее типичной для борзых, отсюда ее ходовое название — борзообразность.
- Хондродистрофия, или ахондроплазия, она же таксообразность, типична для такс, бассетов, корги и других коротконогих пород.

Хондродисплазия

Хондродисплазия, хондродистрофия, или ахондроплазия, также вызывается действием СТГ, но в этом случае в определенном возрасте снижается чувствительность клеток костной ткани конечностей к СТГ при сохранении чувствительности кожи и других тканей. При этом задерживается рост трубчатых костей конечностей и развивается коротконогость. Так, таксы, бассеты, вельш корги и т. п. несут дополнительную копию гена **FGF4**, расположенного в 18-й хромосоме. Этот ген кодирует белок — фактор роста фибробластов, который играет критическую роль при формировании костной и хрящевой тканей. Под его воздействием происходит слишком раннее окостенение протеинового слоя в костях конечностей, необходимого для

быть выделено несколько классов длинношерстности. Длинношерстные породы могут сохранять выраженные отличия покровных волос и подшерстка (колли, ретриверы, ньюфаундленды и т. д.) или почти не иметь подшерстка, как, например, сеттеры. У некоторых из них остевые волосы стали настолько тонкими, что практически не отличаются от подшерстка (йоркширские терьеры, афганы). Длинные волосы могут быть прямыми, волнистыми, курчавыми.



Рис. 52. Шнуровая шерсть

Толщина волос

Волосы собак могут иметь разную толщину и жесткость. Собак с грубой и толстой шерстью выделяют в особую категорию жесткошерстных.

К этой категории относятся шнауцеры, жесткошерстные терьеры, жесткошерстные таксы, брюссельский и бельгийский грифоны, норфолк и норвич терьеры, московский дракон. Шерсть жесткошерстных собак имеет ряд специфических особенностей. Остевые волосы имеют особое строение: сравнительно тонкий конец, толстую, с мощным покровным слоем, среднюю часть и значительно тоньше в основании. Они бывают прямыми или с легкой извилиной, так

называемым надломом. Утолщенная часть волоса составляет примерно одну треть часть от его общей длины. Жесткие остевые, проволокообразные волосы надежно скрывают под собой короткий, плотный и нежный подшерсток. Такой покров хорошо защищает собаку от дождя, холода или жары, укусов насекомых и т. д. Жесткая шерсть почти не намокает и легко очищается от механических загрязнений.

Линька у жесткошерстных собак почти не выражена. Отмершие жесткие волосы долго сидят в волосяных луковицах, они делают шерстный покров собаки растрепанным и перестают обеспечивать достаточную защиту подшерстку. Поэтому их приходится искусственно удалять при помощи вычесывания или выщипывания. Специфических генов, отвечающих за формирование волос такого типа, современными методами пока не выявлено.

Характер извитости волос

Волосы собак могут иметь разнообразную форму. Изменение направленности волосяной луковицы приводит к возникновению извитости волос. Кроме того, на это может влиять и эксцентрическое расположение волоса в фолликуле, а также неравномерность кератинизации, определяемая структурой белка.

Прямой волос имеет прямой, лишь с небольшим изгибом в месте расширения стержень; изогнутый — с постепенным изгибом в одну сторону; волос с надломом — с резким переломом в одну сторону; волнистый имеет стержень, отклоняющийся от прямой оси в обе стороны; курчавый или спиральный закручен в одну сторону и образует плотные кольца или спирали.

Курчавая шерсть может быть также очень разной: волосы могут закручиваться в спираль или кольца, быть похожими на металлическую стружку или равномерно волнистыми. Завитки могут иметь и разный размер. У собак типа пуделей, комондоров и пули остевые волосы и подшерсток имеют одинаковую длину и перевиваются друг с другом. Отмирающие волосы не выпадают самостоятельно, а плотней и плотней скручиваются друг с другом и с живыми волосами, постепенно по мере роста отодвигаясь все дальше от кожи. Следующую генерацию волос постигает та же участь. В результате образуются шнуры или пластины, достигающие значительно большей длины, чем живые волосы (рис. 52).

2. Распределяющие пигменты по волосу и всему корпусу.
3. Обуславливающие разную степень на интенсивности окраса.
4. Обуславливающие появление пятнистости.

Факторы, обуславливающие синтез пигментов

Синтез пигментов в организме строго генетически обусловлен. За тип эумеланина отвечают гены локуса **B**. Генов, обуславливающих синтез феомеланина, пока не найдено.

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

Основные аллели локуса

B b

b^r b^d

b^s

Амели В обеспечивает образование гранул **черного эумеланина**. Этот аллель имеют в генотипе собаки всех окрасов, кроме коричневого и палевого с розовым носом.

Аллели b способствуют образованию гранул **коричневого пигмента**. Для его образования необходимо наличие пары рецессивных генов **b/b**.

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

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

B > b (b^r, b^s, b^d).

Факторы, обуславливающие распределение пигментов по волосу и корпусу собаки

Визуальное восприятие окраса в огромной степени зависит от того, каким образом эумеланин и феомеланин распределяются по каждому волосу и телу собаки. Этот процесс также генетически детерминирован. За него отвечают три генетических локуса — **A, E и K**.

ЛОКУС A, агутти (agouti). Точное генетическое обозначение этого гена — **agouti signalling protein (ASIP)**, место локализации — 24-я хромосома.

Локус **A** представляет собой серию множественных аллелей.

Основные аллели локуса

- **A^r (a^r)**
- **a^w**
- **a^f**
- **a**



Рис. 79. Схема возможного распределения пигментов по длине волоса при зонарных окрасах

Аллели, инициирующие формирование зонарного и соболиного окрасов

Амели a^r (yellow) обуславливает образование так называемого **соболиного (sable)** окраса. Поскольку это доминантный аллель в этой серии, его часто обозначают **A^r**. Иногда этот окрас называют «**фавн**» (fawn — олений), **рыжий с зачернением или затемнением, муругий** и т. п. При этом окрасе эумеланиновая зона волоса смещена к концу, феомеланиновая — к середине, а бесцветная — к основанию. Относительная длина эумеланиновых и феомеланиновых зон может сильно варьировать. Соболиному окрасу часто сопутствует темная маска. Аллель **a^r** распространен весьма широко.

Робинсон обозначал этот аллель **A^r** и называл его **доминантным желтым**. С его легкой руки это название прочно укоренилось в кинологической терминологии.

Амели a^w (wild) вызывает зонарное распределение пигментов в волосе, обуславливая окрас, типичный для многих аборигенных пород и пород «дикого» фенотипа. Этот окрас называют «**зонарный**», «**волчий**», «**дикий соболиный**» и т. п. (рис. 82а, б, в, г, цв. вкл.). При зонарном окрасе волосы разных частей тела могут иметь разную ширину кольцевых зон и несколько отличаться по цвету, образуя достаточно характерный «дикий» рисунок (рис. 79). Так, обычно волосы, расположенные по гребню спины, имеют более широкие черные зоны, чем волосы, расположенные на животе и лапах. А у волос, растущих на хвосте, черные зоны оказываются смещенными к концу, а желтая зона и зона, лишенная пигмента, — к основанию волоса. У маленьких щенков зонарность может быть совершенно незаметной из-за того, что разноцветные кольца в волосе оказываются узкими и слишком сближенными. Затем, по мере роста собаки и увеличения длины волос, зоны как бы рас-

Глава 2

Доместикация

Доместикация как эволюционное явление

Под доместикацией понимается процесс исторического преобразования диких животных в домашних. Механизмы этого эволюционного процесса во многом загадочны и до конца не выяснены. Специфические особенности процесса доместикации как эволюционного явления заключаются, прежде всего, в масштабах и темпах морфофизиологических преобразований животных.

Время возникновения изменений у домашних животных в геологическом масштабе ничтожно, часто они происходят буквально на глазах. Очень интересный пример стремительного возникновения новых признаков представляют широко распространенные лабораторные животные — сирийские хомячки. Эти зверьки ведут свое происхождение от единственной семьи зверей, пойманной в 1931 году в Сирии. Сначала все зверьки, содержащиеся у любителей животных и в лабораториях, были рыжими — дико-го окраса. Затем появились черные, вскоре белые, потом осветленные рыжие, так называемые розовые и еще позже — белые с рыжими пятнами. Параллельно менялся и шерстный покров. Появились длинношерстные ангорские и кудрявые хомячки. Это разнообразие возникло в течение каких-нибудь трех десятилетий.

Подобные же изменения в массовом порядке отмечаются и у других видов лабораторных грызунов, разводимых любителями.

Весьма стремительно эволюционируют и собаки. Кажется странно непривычным экстерьер чемпионов прежних лет, клички которых еще встречаются в третьих и четвертых коленах родословных современных собак. Появляются новые окрасы, типы шерсти, изменяется силуэт и т. д. (рис 111а, б).

В то же время дикие сородичи собаки — волки, шакалы, койоты — остаются практически неизменными на протяжении по крайней мере четвертично-

го периода. Стабильность диких видов достигается благодаря воздействию стабилизирующего отбора — наиболее типичной формы отбора в природных популяциях. Стабилизирующий отбор действует при постоянных условиях среды или таких их колебаниях, при которых селективное преимущество остается за нормой, а любые отклонения от нее понижают степень приспособленности. Так, элиминируются фенотипически крайние варианты. В то же время в геноме популяции постоянно идут процессы, направленные на увеличение изменчивости, резерв которой может быть в определенных условиях реализован в эволюционном процессе. В популяции домашних животных может накапливаться колоссальное число генетических потенций, которые в условиях дикой природы были бы элиминированы естественным отбором. В условиях же, контролируемых человеком, они сохраняются, и многие из них по тем или иным причинам лучше становятся объектами искусственного отбора. Ограничение свободы скрещивания и инбридинги в популяциях, разводимых человеком, создают основу для дрейфа генов, который в короткие сроки выносит на поверхность мутации, ранее скрытые под покровом дикого фенотипа. Проводимый человеком искусственный отбор, вовлекая в поле своей деятельности все большее и большее количество разнообразных мутаций и создавая все новые их сочетания, сильнее всего изменяет генотип диких видов и создает новые формы животных, неизвестные природе.

Дестабилизирующий отбор

Искусственный отбор по своим последствиям для процессов индивидуального развития сильно отличается от естественного отбора. Домашние животные в большой степени вышли из-под контроля стабилизирующего отбора. Последствием этого является нарушение гармоничности работы регуляторных систем организма, обеспечивающих его индивидуальное развитие, что, в свою очередь, приводит к измене-

Рис. 111. Изменение облика породы, происходящее со временем.
111а — колли 1970-х годов XX столетия;
111б — современный колли

