

56.92  
H-349

Ф. ГАНС НАХТСГЕЙМ

# Г Е Н Е Т И К А и П Р О И С Х О Ж Д Е Н И Е П О Р О Д К Р О Л И К А



СЕЛЬХОЗГИЗ • 1933 • МОСКВА

C50857 9



636.92  
М349

Проф. ГАНС НАХТСГЕЙМ

**ГЕНЕТИКА  
И  
ПРОИСХОЖДЕНИЕ  
ПОРОД КРОЛИКА**

Перевод с немецкого  
под редакцией и с добавлениями  
проф. Н. А. ИЛЬИНА

11/2/50  
Книг. 1936 г. С 5805

АРХИВ

Ж

Ленин

КНИЖНО-ОХРАНИТЕЛЬНАЯ ПЕЧАТНИЦА  
ОБЛАСТНОГО ЦЕНТРА  
СВЕРДЛОВСКОГО РАЙОНА  
СВЕРДЛОВСКОЕ



Государственное издательство  
колхозной и совхозной литературы  
Москва • 1933

636.9  
8

HANS NACHTSHEIM  
DIE ENTSTEHUNG DER  
KANINCHENRASSEN IM LICHT  
IHRER GENETIK.

*Unter Mitwirkung  
des U. S. S. R.-Institut für Haarkleid-Untersuchung.*

*Издано при содействии  
Всесоюзного института шерстного покрова.*

Редактор Ф. Г. Тамамшев, техред. Иванова, корректор Фонер. Сдано в набор 10/IV—33 г.  
Подписано к печати 27/VII—33 г. Объем 3 печ. листа, в 1 печ. листе 34,500 печ. знак.  
72×110/32 СХГ 3873/684. Тираж 10000. Уполн. Главлита Б-31453 Зак. 626.

18-я типография треста «Полиграфкнига», Москва, Варгунихина гора, 8.

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Огромное значение кролиководства в деле рабочего снабжения СССР, отмеченное еще 30 июля 1931 г. в обращении ЦК партии и Совнаркома Союза о развертывании социалистического животноводства, было в еще большей степени подчеркнуто и развито в ряде последующих постановлений партии и правительства. Вместе с тем были указаны конкретные формы расширения и социалистической реконструкции кролиководства в нашем Союзе.

Кролиководство как один из важнейших ресурсов снабжения мясом — с одной стороны, и дешевыми мехами и ценным пухом для трикотажа — с другой стороны, получает особенно большое значение ввиду чрезвычайно быстрой скороспелости кроликов.

Кролиководство у нас, выходя из стадии любительства, развивается чрезвычайно большими темпами. Так например в 1928/29 г. было заготовлено 1768 тыс. шкурок, а в 1931/32 г. — уже 9000 тыс. шкурок, т. е. заготовка увеличилась в 5,1 раза.

Постановление ЦК партии от 8 мая 1932 г. о развитии кролиководства в Ленинградской, Московской и Ивановской области обеспечило еще больший рост промышленного кролиководства, как ресурса для улучшения рабочего снабжения.

Для освоения создаваемой заново отрасли животноводства (какой является по существу кролиководство) одним из важнейших звеньев является подготовка квалифицированных кадров. Кролиководство как одна из самых молодых отраслей животноводства, испытывает особенно острый недостаток в кадрах. Специалисты кролиководы вообще исчисляются десятками, а кролиководов, вооруженных последними достижениями, чрезвычайно мало. Мы должны подго-

товить кадры, которые в короткий срок сделали бы возможным полное освоение производственных возможностей бурно растущего кролиководства и постановку его на серьезную научную базу.

Разведение животных ныне не мыслимо без глубоких познаний в области современной науки об изменчивости и наследственности — генетики. Однако до сих пор особенно остро чувствовался разрыв между теорией и практикой кролиководства, как раз по линии генетики. Не только рядовой кроликовод-техник, но и специалист-зоотехник, руководящий крупным кролиководческим хозяйством нередко фактически не обладают познаниями по генетике кролика.

Новые кадры следует в достаточной мере вооружить современными генетическими данными. Одновременно необходимо заботиться и о повышении квалификации и переквалификации уже имеющихся кадров специалистов.

Созданный специальным постановлением коллегии Наркомзема СССР Всесоюзный институт шерстного покрова в своей работе уделяет в осуществление партийных директив большое внимание кролиководству, и прежде всего шерстному покрову, меху и пуху кроликов. Феногенетика, как связующее звено между генетикой и механикой развития, находит отражение в научно-исследовательских работах Института шерстного покрова по произвольным изменениям шерстного покрова, и прежде всего по произвольным изменениям цвета меха и шерсти под влиянием терморегуляционных воздействий, с одной стороны, и произвольным изменениям количества и качества пуха, искусственной линьке кроликов и т. д. — с другой стороны.

Важность этих проблем в подготовке кролиководов по генетике и феногенетике требует вместе с тем и общих знаний по генетике кролика вообще и в частности по генетике и происхождению пород кролика.

Немалую роль в деле подготовки кадров кролиководов по генетике должен сыграть предлагаемый вниманию читателя перевод книги берлинского генетика проф. Ганса Нахтсгейма. Работа эта дает отличную, хотя и сухую сводку ряда новейших данных по генетике кролика и может

вооружить кролиководов теоретическими данными по частной генетике кролика. Само собой понятно, что для полного понимания и усвоения содержания настоящей книги необходимо знакомство с основными законами наследственности. В качестве пособий к изучению законов наследственности применительно к кроликам на русском языке можно указать на книги: Дубинин и Гептнер, «Руководство по генетике и селекции кролика, 1932 г., проф. Н. А. Ильин, «Введение в общую генетику на примерах из кролиководства», 1931 г.; проф. Н. А. Ильин, «Частная генетика кролика», 1930 г.

Следует отметить, что в оригинале труд проф. Г. Нахтгейма был напечатан в специальном журнале (*Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie*, том XVI, 1929 г.), что собственно и обусловило некоторую сухость и отвлеченность изложения.

Наряду с сухостью и «теоретичностью» изложения основным недостатком этой работы является оторванность ее от массовой производственной практики, лабораторно-ограниченный размах опытов и академизм. Однако приведенный в настоящей книжке материал о большом разнообразии «искусственно» выведенных пород и разновидностей кроликов, сходных по своей окраске то с белкой, то с бобром, то с куницей и обладающих различнейшими качествами меха, является живой иллюстрацией огромных производственных возможностей, открываемых генетикой для кролиководства. Но хотя генетика дает ныне особенно много материала для диалектической проработки проблем изменчивости и происхождения пород, автор абстрактно разбирает свой конкретный материал, даже не пытаясь дать более или менее широкого обобщения выводов и данных настоящей работы.

Читателю следует учесть все это и критически отнестись к академизму основных установок автора.

Помимо этого при пользовании книгой читателю необходимо иметь в виду следующее.

1. В нескольких местах редакцией выпущен ряд абзацев, содержащих чисто полемические замечания по поводу работ Штаффе.

2. Сделан ряд добавлений в основном тексте в виде подстрочных примечаний. Все добавления в тексте взяты в прямые скобки; все подстрочные примечания редакции также оговорены. Добавления сделаны, учитывая литературу до 1932 г. включительно.

3. Не общеупотребительная генетическая символика Гагендуерна-Баура заменена широко распространенной ныне и гибкой американской символикой<sup>1</sup>.

4. Произведен ряд незначительных переработок стиля перевода (не взятых в прямые скобки), с целью сделать его более доступным широкому кругу читателей, причем при всех этих изменениях редакция старалась щепетильно придерживаться строгой точности в передаче оригинала.

Итак предлагаемая книга с учетом указанных выше ее недостатков, добавлений и изменений может быть полезной как пособие:

а) для подготовки по линии генетики и механики развития кролика кадров высшей квалификации и учащихся вузов кролиководства и пушного звероводства;

---

<sup>1</sup> Автор в оригинале применяет обозначение генов по системе Гагендуерна-Баура, устаревшей в своей основе, базировавшейся на примитивной теории «присутствия-отсутствия» и могущей быть использованной в современной науке только при условии полного «омоложения», каковая попытка и была проделана сначала в одной форме учеником Нахтсгейма—Коссвигом, а позже, в другой форме—самим Нахтсгеймом. Оставить эту символику в русском переводе было нерационально, так как кролиководы, усвоив эту символику, только затруднили бы себе понимание ценных работ остальных исследователей по генетике кролика. Устаревшую в основе систему генетической символики, используемую только в лаборатории проф. Нахтсгейма, необходимо было заменить более совершенной и более употребительной символикой. Таковой является гибкая символика американских исследователей: имеющая широкое применение в генетике грызунов вообще, усиленно используемая рядом лабораторий крупных исследователей (Кастль, Райт, Пеннетт и др.) и наша уже применение и на нашей советской почве в области практической и научной (Московский зоопарк, Чегодаевский совхоз, Ильинский совхоз, Кружок юных биологов Московского зоопарка, курсы кролиководства, гено-семинар ВОСИЖС и др.).

Для того чтобы все-таки сделать доступным интересующемуся читателю ознакомление с символикой Гагендуерна-Баура, редакция сочла необходимым в сводных таблицах генетических формул дать параллельно формулы по обеим системам символики.

б) для переподготовки кролиководов-техников и зоо-техников и

в) для научных и научно-производственных работников.

Редакция считает нужным отметить здесь живой интерес, проявленный проф. Нахтсгеймом к русскому изданию настоящего труда, выразившийся в любезном письменном сообщении некоторых дополнений согласно его последним исследованиям.

Редакция надеется, что книга эта будет способствовать развитию и научно-технической реконструкции советского кролиководства.

*Проф. Н. А. ИЛЬИН*

---

## ВВЕДЕНИЕ

В любой из вышедших за последнее время книг о происхождении домашних животных, например в превосходном труде Антониуса (1922), мы найдем указания на целый ряд самых разнообразных источников для изучения истории происхождения домашних животных.

Материал для этого дают прежде всего история материальной культуры, история искусств и языковедение.

Гуманитарным методам изучения истории домашних животных противостоят биологические методы во главе со сравнительной морфологией.

К методам сравнительной морфологии примыкают экспериментальные методы, среди них на первом месте гибридологические методы, лежащие в основе генетики домашних животных.

Если попытаться определить участие экспериментальных методов и в особенности генетического анализа в изучении происхождения домашних животных, то придется прийти к заключению, что в этом направлении сделано чрезвычайно мало. Так например в новейшей немецкой серии литературных сводок по всем вопросам генетики, выходящей под общим названием «Handbuch für Vererbungswissenschaft» (Руководство по наследственности), в недавно напечатанной статье проф. Клатта «Происхождение домашних животных» данные экспериментальных методов играют второстепенную роль, генетические же работы упоминаются лишь вскользь.

Конечно генетика — еще весьма молодая наука, а генетика домашних животных находится в поле зрения ученых лишь совсем недавно, и работают в этой области лишь немногие; помимо того как раз в области генетики домашних животных нужны большие сроки для опытов, и в большинстве случаев значительные результаты тут можно получить лишь через многие годы и нередко даже через десятилетия. Но при всем том я полагаю, что даже в настоящий момент генетика домашних животных может дать гораздо больше для выяснения вопросов, связанных с происхождением пород домашних животных, чем это может пока-

заться, хотя бы судя по упомянутым сводкам. Материалы по генетике домашних животных ожидают просто напросто обработки и изучения.

Предлагаемая работа представляет первую попытку показать какую помощь может оказать генетика в изучении происхождения пород домашних животных.

В качестве объекта мы берем кролика. Это мы делаем прежде всего потому, что мы ведем работы с ним уже около семи лет, затем, и это особенно важно, потому, что кролик наряду с курицей является объектом, наиболее полно изученным с точки зрения наследования признаков, и наконец (это также очень важно) потому, что кролик обладает особенным разнообразием пород.

Главными отличительными чертами большинства этих пород являются признаки, касающиеся кожного и шерстного покровов, а они-то как раз хорошо исследованы с генетической точки зрения. Поэтому в дальнейшем изложении речь будет идти прежде всего о кожном и шерстном покровах, с которыми связаны наиболее типичные признаки пород домашнего кролика.

---

## 1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ДОМАШНЕГО КРОЛИКА

Посвятим несколько слов происхождению домашнего кролика. Домашние кролики принадлежат к тем немногим домашним животным, о происхождении которых едва ли возникают какие-либо разногласия. Его диким предком является южноевропейский дикий кролик *Oryctolagus (Lepus) cuniculus* L, первоначальной родиной которого были страны побережья Средиземного моря, в особенности Испания и южная Франция. Отсюда дикий кролик распространился в средние века по большей части Европы, по Северной Африке и Средней Азии; он распространился в значительной степени благодаря человеку, который завозил его и выпускал на волю как объект охоты. Таким именно путем дикий кролик в 1859 г. был завезен в Австралию. Там он нашел благоприятные условия и незначительное количество естественных врагов, благодаря чему размножился настолько сильно, что, как известно, в короткое время сделался настоящим бедствием для страны.

Одомашненные кролики легко скрещиваются с дикими и дают плодовитое потомство. Но можно ли успешно скрестить одомашненного и дикого кроликов с их ближайшим родичем — европейским зайцем *Lepus europaeus* Pall? Время от времени появляются описания так называемых «лепоридов», предполагаемых помесей зайца и кролика, но при более близком исследовании выясняется как правило, что речь идет просто о кролике. Уже в 70-х годах прошлого столетия Г. Натузиус в результате тщательных исследований пришел к заключению, что у кроликов, выдаваемых за лепоридов, нет каких бы то ни было признаков характерных для зайцев. Мои собственные наблюдения в этой области могут только подтвердить выводы, к которым пришел Натузиус. В последние годы мне неоднократно приходилось иметь дело с животными, которые доставлялись мне как «настоящие» лепориды. Большинство из этих животных оказались способными к продолжению рода, но в потомстве их во всех случаях оказывались только кролики. При спаривании этих лепоридов между собою ни разу

не рождалось животное, которое имело бы какие-либо отличительные признаки зайцев.

Среди обследованных мною животных находились экземпляры, происходящие из Голландии, доставленные мне благодаря любезности профессора Гонинга из Вагенингена. Это были две самки из 3-го поколения ( $F_3$ ) от мнимого скрещивания зайца с кроликом, которое будто бы удалось голландцу Гувинку. Куйпер (1925), который в то время был ассистентом Гувинка, опубликовал три года тому назад краткое сообщение относительно этих «лепоринов». Он убежден в том, что это действительно «лепорины». Также и проф. Гонинг и д-р Гагедурн считают, что эти животные представляют собой настоящую помесь зайцев с кроликом. Д-р Гагедурн пишет мне, что одно из  $F_3$  животных, которое он наблюдал, имеет типичный постав зайца, «сжатое в комок и опущенное между бедрами туловище». Куйпер в своем кратком сообщении обещал дать более подробное описание этого гибрида также и в отношении других признаков. К сожалению это описание до сих пор еще не появилось. Как сказано выше, выводы, полученные мною в результате работ с доставленными мне животными и приплодом от них, являются отрицательными. Поэтому детально здесь на этом не буду останавливаться, но думаю более подробно обсудить этот вопрос после того, как появится вышеупомянутая голландская работа. Пока же я скептически отношусь и к этим голландским «лепоридам» и подобно Кастлю (1925) — к возможности получения лепоридов вообще.

Конечно различия во внешних признаках двух видов еще не обуславливает непременно вывода о невозможности их скрещивания, но между зайцем и кроликом существуют также такие различия, которые заранее делают невероятным возможность успешного спаривания. Процесс спаривания у обоих животных совершенно различен: в то время как заяц-самец спаривается стоя, охватив самку передними лапами, кролик-самец кроет самку, сидя на корточках. Также и значительная разница в длине задних конечностей обоих видов является для них чисто физическим препятствием для акта спаривания.

Совсем недавно японцы Ямане и Эгашира (1924) поставили опыты скрещивания домашнего кролика с прирученным в неволе японским подвидом зайца-беляка *Lepus timidus ainu* Barr.-Ham. После того, как все попытки к естественному спариванию оказались безрезультатными, они применили искусственное осеменение. Сперма зайца была введена крольчихе, находившейся в состоянии охоты, но и это осталось безрезультатным, в то время как крольчиха после искусственного осеменения спермой кролика оказалась беременной. Отсюда вышеупомянутые исследователи считают, что даже в случае если естественное спаривание между зайцем и кроликом и могло бы в виде исключения иметь место, возможность оплодотворения яйцевой клетки кролика неродственной ей спермой зайца является исключенной. Также и последующие опыты Геммонда (1928), пытавшегося при помощи искусственного осеменения получить помесь зайца и кролика, оказались безрезультатными, несмотря на то, что он разработал весьма действительный метод искусственного осеменения у кроликов.

В заключение следует упомянуть, что продолжительность беременности у зайца и кролика совершенно различна. В то время как крольчата по истечении 31 дня беременности рождаются совершенно голыми и слепыми и сосут мать еще в продолжение многих недель (Nesthocker по выражению немцев), молодые зайчата после 35-дневной внутриутробной жизни<sup>1</sup>, рождаются зрячими, покрытыми шерстью и сосут только в течение нескольких дней (Nestflüchter).

Таким образом предком домашнего кролика, подчеркиваем это еще раз, является несомненно только лишь дикий кролик. Также и так называемый заячий кролик (Hasenkaninchen) — одна из пород домашнего кролика — имеет с зайцем лишь общее название: название это он получил благодаря своему стройному, немного напоминаю-

---

<sup>1</sup> По наблюдениям в Московском зоопарке продолжительность беременности зайцев значительно превышает 35 дней, доходя вероятно до 50—52 дней. *Ред.*

шему зайца телосложению, а также красновато-бурой окраске. То же, что описывалось и описывается как «лепорида», является большей частью продуктом скрещивания домашнего и дикого кроликов.

Что касается времени одомашнивания дикого кролика, то точные данные об этом отсутствуют, вообще же говоря принято считать кролика одним из самых молодых домашних животных. Согласно Гильцгеймеру (1926) например приручение его началось в Испании после ее завоевания римлянами, и отсюда кролиководство распространилось и на среднюю Европу. В средние века кролиководством занимались преимущественно монастыри и почти исключительно ради мяса. Лишь в новое время уяснили значение кролика как животного, дающего мех, и в настоящее время главная ценность его использования заключается в шкурке. В Германии кроличьи шкурки составляют половину всего пушного оборота.

## 2. ГЕНЕТИКА СЕРОЙ ОКРАСКИ

К числу признаков, на которые особенно сильно оказало влияние одомашнивание кроликов, принадлежат окраска и расцветка. Дикий кролик всюду, где он только сохранился, имеет характерную серую окраску, как называют немцы, «дикую окраску» (Wildfärbung) [или окраску агутти, по имени южноамериканского грызуна, обладающего типичным выражением этого типа окраски]. Дикий кролик согласно описанию Брема в «Жизни животных» «одет серым мехом, который сверху имеет желто-бурый оттенок, спереди рыже-желтый, на боках и бедрах светлоржавый, а на нижней стороне, на брюшке, горле и внутренней стороне ног переходит в белый. Передняя часть шеи — ржаво-желто-бурая, верхняя, как и затылок, одноцветная ржаво-рыжая». Особенно характерно для окраски типа агутти распределение пигмента в отдельных волосках: в то время как в волосе черного цвета пигмент распределен равномерно по всему протяжению, в волосе «дикий» окраски он располагается отдельными зонами или кольцами [почему такие волосы и называются зонарными]. Голубоватые, бурые или черные зоны, с одной стороны, жел-

тые — с другой, чередуются друг за другом, и соответственно количественному распределению пигмента в каждом отдельном волоске, последний выглядит светлее или темнее. Общая же окраска шерстного покрова образует благодаря этому зонарному распределению пигмента, тот серый трудно поддающийся описанию оттенок, характерный для «дикой» окраски, который представляет собой наиболее благоприятную защитную окраску. Чисто черный, голубой, коричневый и белый кролики, гораздо резче выделялись бы на окружающем фоне.

В образовании серой окраски, как мы это знаем на основании многочисленных исследований, принимают участие прежде всего пять наследственных факторов, которые мы обозначаем символами *C*, *E*, *B*, *D* и *A*.

Дикий кролик имеет таким образом следующее генетическое строение  $\frac{CBDEA}{CBDEA}$ <sup>1</sup>. Этому генотипу соответствовали и те дикие кролики, которых я сам изучал в течение последних лет.

Первый фактор *C* — называется «основным фактором окраски». Его наличие обязательно для того, чтобы мог образоваться какой бы то ни было пигмент. Другие гены — пигментные факторы в собственном смысле этого слова — *B*, *D* и *E*, действуя совместно с основным фактором окраски, дают максимум пигмента — черный цвет. Пятый фактор *A* представляет собой фактор распределения пигмента по отдельному волоску. Его наличие именно и обуславливает то вышеописанное зонарное распределение пигмента, которое и придает животному характерную «серую окраску»<sup>2</sup>. Поэтому-то фактор *A* мы называем геном зонарно-серой окраски. Действие фактора *A* обуславливает также наблюдаемое у животных с «дикой» окраской по-

---

<sup>1</sup> Таким образом изображается полная наследственная формула, причем в числителе ее находятся гены, полученные от матери, а в знаменателе — гены, полученные от отца. Из экономии места в последующем изложении мы однако будем ограничиваться одностроочными наследственными формулами, но лишь тогда, когда речь идет о гомозиготах.

<sup>2</sup> Кролик, обладающий генетической конституцией черноокрашенного, под влиянием действия гена *A* является зонарно-окрашенным серым.

светление брюха, иногда почти лишённого пигмента (т. е. почти чисто белого цвета).

Эта окраска дикого кролика передалась целому ряду пород домашних кроликов и как раз наиболее древним породам, разводимым и в настоящее время преимущественно в этой же окраске. Я уже останавливался на том, что начиная со средних веков до нового времени включительно кролик разводился исключительно как животное, дающее мясо. При разведении ради мяса играла роль величина, а шкурка и окраска не играли никакой роли. Таким образом путем искусственного подбора были созданы породы одомашненных кроликов, которые отличались от диких в первую очередь своей величиной. В то время как вес дикого кролика редко превышал 1,6 кг, вес одомашненного медленно, но неуклонно поднимался, достигнув у современного бельгийского великана 5,6 кг и более. Бельгийский великан — порода, ведущая свое начало с XVIII века, — окрашен и в настоящее время преимущественно в серый цвет.

Как у многих других домашних животных, так и у кролика одним из первых отличительных признаков доместикации (одомашнивания), появившихся мутационным путем, была вислоухость. Этот признак не имел никакого хозяйственного значения, но нашлись любители, и разведение породы великанов уже с XVIII века пошло по двум различным путям. Образовалась разновидность с вислыми ушами и со стоячими. Наряду с бельгийским великаном со стоячими ушами, или, как его называют на родине, фландрским великаном, появилась во Франции порода «французских баранов» — *Lapin bélier*. Так же, как и бельгийский великан, французский баран с самого начала разводился в дикой окраске, и в настоящее время зонарно-серая разновидность наиболее распространена.

### 3. ПЕРВИЧНЫЕ МУТАЦИОННЫЕ ТИПЫ

Таким образом мы видим, что наиболее старые породы кроликов по окраске сохранили генетическое строение дикого кролика. Первоначальный генотип *CBDEA* обладает

однако способностью к различным видоизменениям путем мутаций в отдельных факторах. Из многочисленных наблюдений над растениями и животными мы вообще знаем, что каждая мутация касается лишь одного наследственного фактора. Мы можем таким образом принять, что и у кроликов первыми возникшими цветовыми расами были те, которые отличаются от дикого типа лишь одним фактором<sup>1</sup>. Если каждый из пяти факторов путем мутационного изменения будет заменен аллеломорфным геном: взамен  $C$  появится  $c$  взамен  $B$  —  $b$ , взамен  $D$  —  $d$  и т. д., то мы получим пять новых типов, которые я называю *первичными мутационными типами*. Возникающие таким образом пять новых генотипов и соответствующие им фенотипы представляются в следующем виде:

1.  $cBDEA$  — белая окраска (альбинос);
2.  $CBDeA$  — желто-зонарная окраска;
3.  $CbDEA$  — коричнево-зонарная окраска;
4.  $CBdEA$  — голубо-зонарная окраска;
5.  $CBDEa$  — черная окраска.

В первом новом генотипе ген  $C$  замещен геном  $c$ . Мы уже познакомились с тем, что  $C$  является основным фактором пигментации, наличие которого необходимо для того, чтобы мог возникнуть какой бы то ни было пигмент. В тех случаях, когда он отсутствует, т. е. заменен геном  $c$ , получается белый индивидуум с красными глазами, так называемый альбинос. В пятом генотипе фактор  $A$ , обуславливающий серую окраску, замещен геном  $a$ . Вследствие этого исчезает тенденция пигмента располагаться зонами, и из животного с дикой черно-зонарной окраской

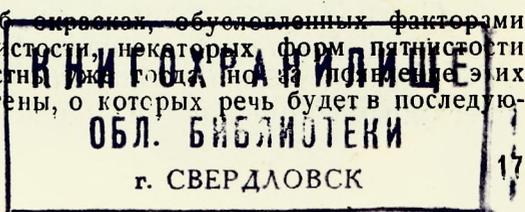
<sup>1</sup> Точнее сказать, одной парой факторов. Если вследствие мутационного изменения одного фактора первоначальный генотип  $\frac{CBDEA}{CBDEA}$  превращается в  $\frac{cBDEA}{CBDEA}$ , то это не влечет за собой никакого изменения фенотипа. Вследствие доминирования  $C$  над  $c$  лишь в последующих поколениях может произойти образование генотипа  $\frac{cBDEA}{cBDEA}$  и лишь тогда сможет проявиться действие гена  $c$ . Следовательно, вообще говоря, возникновение мутации происходит за много поколений до времени первого ее обнаружения.

получается кролик равномерно окрашенный в черный цвет, включая и брюшную сторону. У остальных трех генотипов имеется изменение в каждом случае одного из пигментных факторов, и в связи с наблюдающейся при этом редукцией пигмента наступает более или менее сильное посветление первоначальной окраски. Так как во всех трех генотипах присутствует фактор *A*, получается зонарное распределение пигмента. Эти три фенотипа таким образом обладают зонарностью в распределении пигмента; что же касается действия отдельных факторов, то ген *d* ведет к некоторому ослаблению темного пигмента и дает в вышеупомянутой комбинации голубовато-зонарную окраску, *b* редуцирует темный пигмент и дает коричнево-зонарную окраску, *e* оставляет лишь желтый пигмент и обуславливает в вышеуказанной комбинации желто-зонарную окраску.<sup>1</sup>

Если мы будем сравнивать эти теоретически ожидаемые первичные мутационные типы с древнейшими отклонениями в окраске от дикого типа домашних кроликов, то мы сможем констатировать полное соответствие. В книгах по кролиководству с середины и вплоть до 80-х годов XIX столетия наряду с дикой окраской упоминаются как раз эти типы окрасок и только они<sup>2</sup>. Так в старых описаниях французского кролика-барана того времени мы находим указания, что животные этой породы имели как правило такую же точную окраску, как и дикие кролики, но что время от времени наблюдалось появление отдельных индивидуумов, окрашенных в чисто белый, бархатно-черный, изабелла (соответствующий нашему желто-зонарному) и голубовато-серый (наш голубо-зонарный) цвета. То, что коричнево-зонарная окраска из нашей серии первичных мутаций в этих описаниях не упоминается, не говорит еще за то, что этот тип не существовал среди «баранов» того времени. Причину этого по видимому нужно искать в том,

<sup>1</sup> Рассмотрение химической стороны вопроса о пигментации выходит из рамок настоящей работы.

<sup>2</sup> Здесь говорится только об описаниях, обусловленных факторами *CBDEA*. Что же касается серебристости, некоторых форм пятнистости и т. д., то последние были известны в XIX столетии, но за последние десятилетия признаков ответственны другие гены, о которых речь будет в последующих главах.



что коричнево-зонарная окраска фенотипически мало отличается от обычной зонарной окраски и особенно от светлых разновидностей последней. Мне самому неоднократно случалось принимать коричнево-зонарных животных, происхождения которых я не знал, за черно-зонарных. По виду этих животных можно было скорее принять за серых, чем за коричневых, и само собой понятно, что кролиководы тех времен не видели никакой разницы между черно-зонарными и коричнево-зонарными типами. Коричнево-зонарный по своей интенсивности стоит между черно-зонарным и желто-зонарным цветами.

Здесь особенно следует подчеркнуть тот факт, что до начала 90-х годов прошлого столетия среди одомашненных кроликов были лишь две чистые окраски — белая и черная — соответственно нашим первичным мутационным типам. Тогда не существовало ни чисто голубого, как у современного венского голубого, ни чисто коричневого, как у гаванны, и т. д. Все эти окраски были тогда еще в сочетании с дикой, т. е. зонарной окраской на спине и с белой окраской на брюшной стороне.

У нас есть еще и другой путь доказательства, который заключается в том, что теоретически ожидаемые первичные мутационные типы — это именно те, которые действительно встречаются и в природе. В настоящее время все более и более приходят к заключению, что мутации при одомашнивании совершенно не являются особенностью одних лишь прирученных животных. То, что мы называем одомашнивающим признаком, часто наблюдается и у животных в диком состоянии, но природа как правило устраняет то, что животновод стремится искусственно удержать.

Черный или белый дикий кролик или кролик с висящими ушами отличается от обычного дикого кролика тем, что он имеет значительно меньше шансов достигнуть половозрелости и тем самым передать свои наследственные задатки потомству.

С гибелью кроликов определенного фенотипа вовсе еще не связано полное исчезновение мутационного фактора, если, как это бывает большей частью, мы имеем дело с рецессивными признаками; наследственный фактор при этом

продолжает существовать в гетерозиготах в скрытом состоянии. Поэтому, если в природе однажды произойдет мутация, то даже при уменьшенной продолжительности жизни мутантов благодаря пониженной приспособленности к окружающей среде мутировавший фактор продолжает более или менее долго существовать, и время от времени вновь выщепляются индивидуумы с соответственными мутационными признаками.

В настоящее время самым распространенным объектом для изучения мутации является плодовая муха *Drosophila melanogaster*. В условиях «одомашнивания» у этой мухи были открыты многие сотни случаев мутации. У дикой мухи, вообще говоря, эти «доместикационные признаки» не наблюдаются: по сравнению с насекомыми, разводимыми в неволе, они проявляют удивительное единообразие. Но если взять диких мух и получить от них большое потомство, то можно установить, что и здесь происходит отщепление всевозможных типов. При этом типы эти совершенно идентичны с таковыми же формами «одомашненных» мух (Четвериков, 1927).

Таким же образом и среди диких кроликов время от времени должны появляться индивидуумы, гетерозиготные по отношению к тому или другому из рассматриваемых здесь факторов *CBDEA*. Чтобы доказать это на диких кроликах (по аналогии с мухами), нужно было бы поставить опыты в очень широком масштабе. Этому к сожалению препятствует необходимость больших затрат.

Но во всяком случае, если в каком-либо районе на почве возникающих мутаций появляются гетерозиготы, то при спаривании гетерозиготов должны отщепляться мутанты в соотношении трех нормальных к одному мутанту.

Если даже допустить, что часть этих мутантов временно погибает в борьбе за существование, тем не менее такие отдельные мутанты должны были бы появляться время от времени в поле зрения натуралистов, в особенности, если речь идет о каком-либо районе, находящемся под длительным биологическим наблюдением. И действительно совсем не редко попадаются в охотничьих газетах сообщения о добытых экземплярах диких кроликов, отличающихся по своей окраске от нормальных. Ввиду

лёгкости спаривания дикого кролика с одомашненным нужно прежде всего отнестись скептически к этим данным и исследовать, не является ли такое скрещивание причиной отклонения в окраске. Но если даже известную долю случаев мы отнесем к этой причине, то все же остается достаточное число случаев, которые все-таки приходится рассматривать как мутации в диком состоянии.

Если мы обратимся к более близкому рассмотрению этих мутантов, то и здесь мы опять найдем типы, которые я обозначил как первичные мутационные типы. Наиболее часто повидимому встречаются черные, т. е. индивидуумы генотипа *CBDEa* (выпадение фактора дикой окраски). Менее часто попадаются среди диких кроликов альбиносы; вероятно это происходит оттого, что именно белые индивидуумы становятся более легкой жертвой врагов. Я сам дважды получил в последнее время благодаря любезности д-ра Альгайера белых диких кроликов (альбиносов). Оба происходили из района Кобленца, быть может из различных пометов одной и той же матери. В обоих случаях это был молодняк, взятый из гнезда, следовательно не вступивший еще в борьбу за существование. Остальной молодняк в обоих пометах был нормальной дикой окраски.

Точно так же описываются иногда желтые и голубые экземпляры. Как только в этих описаниях находятся более точные определения, всегда оказывается, что речь идет не о чисто желтых и чисто голубых экземплярах, а о желто-зонарных и голубо-зонарных. Последние описываются большей частью как голубовато-серые, что фактически и соответствует окраске нашего голубо-зонарного типа. Я получил несколько лет тому назад желтый экземпляр благодаря д-ру Охекорн, который нашел его в большой коллекции шкурок дикого кролика у одного скорняка. Окраска этих кроликов полностью соответствует нашему желто-зонарному типу.

Вышедшая недавно работа Штаффе (1928) «О некоторых доместикационных мутациях у диких кроликов» целиком подтверждает развиваемые здесь положения. Штаффе описывает целый ряд случаев меланизма, флавиизма, пятнистости и альбинизма. Меланизм (черная окраска),

флави́зм (желтая) и альби́низм (белая) в тех проявлениях, в которых они описаны в работе Штаффе, безусловно относятся к числу первичных мутационных типов; что же касается пятнистости, то не останавливаясь подробно на этом явлении (о нем мы будем говорить в дальнейшем), укажем, что и здесь имеют место исключительно такие типы, которые следует обозначить первичными мутационными типами.

Особенно интересно отметить, что Штаффе пишет о проявлении отдельных мутационных типов в одном и том же районе на протяжении известного ряда лет. Желтые экземпляры происходили из одной местности Нижней Австрии, в которой они по заявлению владельца наблюдаются уже на протяжении десятилетий. «В то время как в военный и послевоенный периоды число кроликов в изучаемом районе сильно уменьшилось, к 1925 г. оно стало возрастать; в этом году впервые вновь был замечен один желтый индивидуум, в 1926 г. среди 350 убитых было уже два флаvista, а в 1927/28 г. среди 700 убитых — уже четыре. При одной постройке летом 1927 г. было обнаружено желтое взрослое животное с молодняком в количестве 10 штук, из которых 2 или 3 также имели желтую окраску». Эта цитата дает нам хороший пример случайного выщепления мутантов.

Если в борьбе за существование мутанты не оказываются значительно слабее исходных форм и если им так или иначе удастся дожить до периода размножения, как в данном случае, то общее количество мутантов естественно должно возрастать.

Изученные Штаффе меланистические случаи происходили из двух районов. В одном из этих районов, районе лиственных лесов (бук и дуб), на расстоянии около 20 км к востоку от Вены и к югу от Дуная, в послевоенные годы были отмечены отдельные черные экземпляры. «За последние четыре года число их сильно увеличилось, так что например в декабре 1926 г. во время одной из охот среди 60 убитых кроликов 8 оказалось черных. Если на основании этих данных, которым почти точно соответствуют данные, полученные в конце охотничьего сезона 1927/28 г., выво-

дить какое-либо заключение относительно общего процентного содержания черных экземпляров, то нужно еще иметь в виду, что животные черного цвета представляют собой лучшую цель, чем животные с другой менее бросающейся в глаза окраской. Поэтому даже при осторожном подходе к определению процентного содержания черных экземпляров в общей массе — его можно принять в размере около 5%». Было бы чрезвычайно интересно и в дальнейшем производить наблюдения над этой популяцией диких кроликов.

Кроме отклонений в окраске Штаффе описывает еще три случая зубных аномалий, заключающихся в чрезмерном росте резцов. Он считает эти случаи также за мутации и даже полагает, что существует коррелятивное соотношение между окраской и зубной аномалией ввиду того, что двое из этих животных были черной окраски, третий же зонарной. Утверждение это кажется мне слишком смелым. Штаффе при этом ссылается на Геккера (1925) и Клатта (1927). Однако эти авторы приводят примеры совершенно другого характера, а именно: недоразвитие волосяного покрова, связанное с задержкой в формировании зубов. Подобный же случай недавно описан Кисловским (1928) у кроликов. Кисловский получил кролика, лишённого волос, регрессивную полулетальную мутацию; животные не выживают более четырех недель. С более или менее полной задержкой в образовании волос идет параллельно и недоразвитие зубов, наблюдающееся прежде всего на таких постоянно растущих зубах, как резцы. Здесь мы несомненно имеем дело с новым случаем мутации, вызывающей нарушение развития различных образований наружного зародышевого листка, а именно: волос и зубов (Мор, 1926).

У диких кроликов, обследованных Штаффе, мы имеем ненормально сильный рост резцов, вызванный тем, что резцы верхней и нижней челюстей имеют неправильную плоскость соприкосновения, вследствие чего они ненормально стираются. Эта аномалия не наследственна и наблюдается время от времени и у домашних кроликов и у других грызунов. На рис. 1 показан череп одного из наших кро-

ликов с подобным же явлением. Череп принадлежал белому ангорскому самцу (№ 1369); наследственные особенности которого мне точно известны. Его предки до четвертого поколения находились под моим наблюдением, и кроме того я вывел большое количество потомков от скрещивания его братьев и двоюродных братьев с их сестрами, и ни в одном

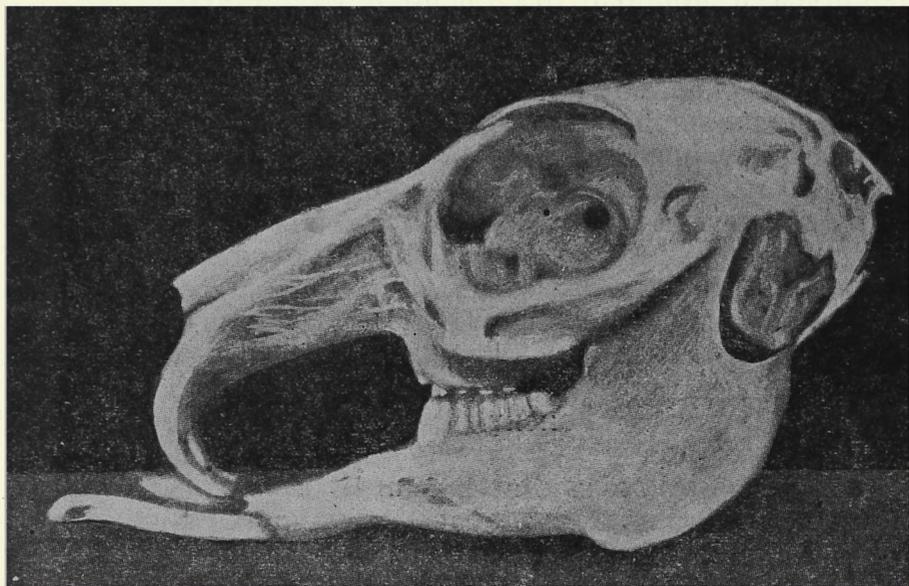


Рис. 1. Череп кролика с аномальным ростом резцов.

из этих случаев не наблюдалось появления зубной аномалии. Все говорит против того, что здесь имеется явление наследственного порядка. Можно также и искусственно вызвать подобную зубную аномалию, если выломать один резец так, что противоположный резец не будет изнашиваться, почему и может беспрепятственно расти. В общем эта аномалия вызывается тем, что по какой-либо внешней причине (механическое повреждение, инфекция челюстей и т. д.) происходит кривой рост резцов<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Подобные случаи аномального роста резцов у кроликов при механическом повреждении нам удавалось наблюдать несколько раз в опытном крольчатнике лаборатории Московского зоопарка. *Ред.*

Я не хочу однако оспаривать, что подобная аномалия не может когда-либо быть обусловленной и наследственными причинами. Но мы должны более осторожно оперировать с понятием «мутации». У систематиков и экологов в настоящее время сильно распространена тенденция применять ставшее модным понятие «мутации» ко всякого рода наблюдающимся в природе отклонениям от нормы. Это понятие включает в себя однако наследственность признака. При отклонениях в окраске диких кроликов мы по аналогии с теми материалами, которые дают нам экспериментальные данные над домашними кроликами, вправе говорить о мутационных изменениях. Что же касается зубных аномалий, то здесь мы сталкиваемся с противоположным явлением; мы не знаем ни одного случая, где бы этот признак был наследственным, потому и у диких кроликов мы его можем рассматривать только как модификацию. Тем самым отпадают все соображения Штаффе о связи между мутационными изменениями окраски и формированием зубов и т. д.

После этого отклонения вернемся к нашим первичным мутационным типам.

Таким образом как выведенные в начальном периоде кролиководства цветовые расы домашних кроликов, так и ныне случайно встречающиеся в природе вполне соответствуют первичным мутационным типам. Из этих пяти типов в настоящее время культивированы в виде самостоятельных пород лишь два: белый (альбиносический) и черный типы. Породами с наследственным строением с... являются польские (немецкие горностаевые), белые великаны, белые ангорские и прочие белые разновидности других пород. Черной породой со строением  $CBDEa$  является Аляска. Остальные три зонарных типа разводятся как правило в комбинации с другими факторами: так например желто-серебристый имеет генотип желто-зонарных плюс фактор серебристости  $P$ ; следовательно их формула такова:  $CB,DeA + P$ . Что касается серебристости как таковой, то на ней мы остановимся в дальнейшем изложении.

## 4. КОМБИНАЦИОННЫЕ ТИПЫ

После того как в процессе одомашнивания кроликов возникли разобранные выше пять первичных мутационных типов, создалась возможность образования многочисленных новых комбинационных типов.

Очевидно, что фактор *c* не допускает совершенно образования новых типов, так как все *c* — индивидуумы, как это явствует из самого генотипа, имеют белую окраску. Остальные же факторы *B-EA* могут перекомбинироваться различным образом с факторами *bdea*, так что здесь могут быть  $2^4 = 16$  различных фенотипов. Образование этих новых комбинационных типов произошло лишь сравнительно недавно и даже в настоящее время еще не исчерпаны все возможности образования новых типов.

Первой комбинационной породой, возникшей таким путем, были *венские голубые*, появившиеся в 90-х годах прошлого столетия. Породу эту вывел И. К. Шульц в предместье Вены — Гетцендорфе. Как почти для всех новых пород, которые выводились до сих пор как комбинационные типы, имеющиеся данные относительно того, какие из прежде существовавших типов вошли в образование новой породы, — разноречивы. Заводчик производил скрещивание, не имея никакого представления о наследственных свойствах употребляемых для этой цели индивидуумов и большей частью без какой-либо определенной цели. Общая цель была — вывести что-либо новое, и заводчик нередко думал, что чем больше типов он скрестит, тем больше шансов достигнуть цели. И когда счастливый случай давал ему в руки новую форму, он был в полном неведении относительно того, каким путем образовалась эта новая комбинация. В настоящее же время, после того как мы произвели генетический анализ почти всех пород, мы имеем возможность во многих случаях проследить тот путь, по которому действительно шло образование той или иной новой породы.

Что касается венского голубого, то все данные сходятся в том, что для выведения этой породы Шульц пользовался уже «голубыми» животными. По Буркардту

(1924) Шульц в качестве исходного материала использовал бельгийских великанов и так называемых «моравских кроликов», окраску которых называли светлоголубовато-серой, что соответствует нашему обозначению голубо-зонарных. Что касается окраски использованных бельгийских великанов, то точные сведения об этом отсутствуют. Тогда так же, как и в настоящее время, большинство бельгийских великанов имело зонарную окраску, тем не менее уже и в то время попадались довольно часто черные экземпляры, и таким образом вполне вероятно, что у Шульца, если он даже не ввел в скрещивание непосредственно черных животных, то во всяком случае среди его бельгийских великанов имелись гетерозиготы по фактору *A*. Произведенное им скрещивание происходило повидимому согласно следующим формулам:

$$\begin{array}{l} CBdEA \\ CBdEA \end{array} \times \begin{array}{l} CBDEA \\ \overline{CBDEa} \end{array}$$

Такое скрещивание давало возможность во втором поколении наряду с черно-зонарными (*CBDEA*) и голубо-зонарными (*CBdEA*) животными получить черных (*CBDEa*), и чисто голубых (*CBdEa*).

Равномерно окрашенные в голубой цвет животные новой породы очень скоро вызвали к себе большой интерес, в результате чего во многих странах быстро распространилось разведение этой породы, являющейся в настоящее время одной из наиболее любимых. В Бельгии, Франции и других странах венские голубые шли под названием голубых бевеерских (*Bleu de Beveren*) по имени деревни *Beveren* поблизости от Антверпена. В Англии эта порода именовалась «империаль». Не вполне ясен вопрос, произошли ли голубые бевеерские и империаль от венских голубых непосредственно, или же образование их шло подобным же образом путем независимой комбинации. Во всяком случае все эти породы имеют одинаковый генотип *CBdEa*. Кроме того нужно упомянуть, что у голубых пород может играть роль еще один модификационный фактор *H* *CBdEaH* являются темноголубыми, тогда как *CPdEah* — светлоголубыми. Я сам не производил исследований это-

го модификационного фактора, так же как и не могут привести данных относительно первичного появления фактора *h*. Современные венские голубые и голубые бевернские разводятся почти исключительно в темно-голубом тоне, т. е. с геном *H*. Порода империаль разводилась первоначально в светло-голубом тоне, но сколько можно судить по новейшим описаниям, и в этой породе ныне предпочитают темно-голубых животных.

На рубеже нашего столетия появился следующий комбинационный тип — кролик *гаванна*. В то время как венский голубой *CBdEa* произошел от голубо-зонарных животных, так что путем скрещивания с черными животными была элиминирована зонарность, кролик гаванна (*CbDEa*) произошел подобным же путем от коричнево-зонарных животных. Данные относительно происхождения этой породы, выведенной в Голландии, еще менее точны, чем в предшествующем случае. Эти данные сводятся лишь к тому (Маллих, 1919), что в одной из деревень около Утрехта в 1899 г. от одной желтой гибридной самки в помете из 5 штук оказалось 2 животных коричневого цвета. Какие-либо сведения относительно происхождения отца и матери и окраски остального молодняка этого помета отсутствуют. Таким образом мы вынуждены обратиться к предположениям. Вышеозначенная «желтая» самка вероятно была желто-зонарной окраски. Так как «желтая» самка дала коричневого кролика, то она должна была быть гетерозиготом по гену *A*, и кроме того отец этого крольчонка должен был обладать генотипом  $\frac{A}{a}$ , если даже не  $\frac{a}{a}$ . Возможно, что имело место скрещивание брата с сестрой, и тогда в простейшем случае мы имели бы скрещивание по формуле

$$\frac{CbDEA}{CbDEa} \times \frac{CbDEA}{CbDEa}$$

При этом мы имели бы многогибридное расщепление, при котором следовало бы ожидать коричнево-зонарных и коричневых животных в соотношении 3:1. В действительности получены были 2 рецессивных индивидуума из пяти.

Дальнейшие сведения о возникновении первых гаванн показывают, как трудно было заводчику, того времени, не обладавшему знаниями законов наследственности, удержать новый тип, который он получил случайно в небольшом количестве экземпляров.

Первые полученные коричневые животные были самец и самка. Самка однако вскоре погибла, не достигнув половой зрелости. Остался только коричневый самец, который следовательно должен быть спарен с самкой другой окраски. Были использованы зонарные черные и голубые самки и полученный «в большей или меньшей степени серовато-коричневый молодняк», т. е. молодняк зонарной окраски был спарен между собой. Для нас очевидно, что использованные для дальнейшего разведения зонарные крольчата могли быть получены только от спаривания с зонарными самками, так как от голубых или черных самок молодняк должен был быть чисто черного цвета. Хотя для заводчика, незнакомого с законами наследственности, и казалось проще получить одноцветных коричневых от серо-коричневых, чем от чисто черных, однако как раз потомки самок черного бельгийского великана и голубой бевернской, оказались гаваннами, — факт для нас в настоящее время совершенно понятный, так как ведь именно при введении гена зонарности в скрещивание рождение чисто коричневых *SbDEa* должно быть гораздо реже, как особей с двумя рецессивными генами.

Гаванна, которая первоначально шла под названием «бобрового кролика», очень скоро широко распространилась. В этой породе видели мехового кролика будущего. Шкурка допускает выделку в естественной окраске и без облагораживания и должна была бы служить имитацией куницы. Надежды, которые возлагались на будущее гаванны, однако не оправдались. Шкурке гаванны для того, чтобы походить на куницу, недостает длинных остевых волос. Как и большинство кроличьих шкурок, шкурка гаванны все-таки требует большей частью облагораживания, и таким образом естественная окраска играет лишь второстепенную роль, тем более, что при помощи искусственной

обработки большинство шкурок может быть окрашено более равномерно, чем это встречается у натуральных шкурок.

Предпринятое для выведения гаванны спаривание первого коричневого самца с голубой бевернской самкой, т. е. скрещивание  $CbDEa \times CBdEa$ , теоретически давало возможность образования еще другого комбинационного типа, именно  $CbdEa$ . Получил ли разводчик гаванны животных этого типа, неизвестно. Его внимание вероятно было настолько поглощено гаванной, что он вряд ли обращал внимание на другие типы окраски. Во всяком случае тогда еще не пришли к образованию новой породы генотипа  $CbdEa$ . Хотя венский голубой и гаванна очень скоро стали наиболее любимыми и распространенными породами, сочетание голубого и коричневого в новый комбинационный тип, так называемую «белку», произошло впервые только не более 15 лет тому назад. Этот факт является новым подтверждением того, как трудно разводчику, незнакомому с менделизмом, работать над выведением нового комбинационного типа. Первой породой генотипа  $CbdEa$  была «марбургская белка», выведенная в 1916 г. женщиной-кролиководом Зандеманн в Марбурге. За марбургской белкой появились вскоре самостоятельно и в других странах породы этого же генотипа: в Голландии — так называемый Gouda или Gouwenaar, в Англии — Lilac, во Франции — Lapin Fée. Относительно всех этих пород известно, что они были выведены путем скрещивания гаванны с венским голубым или голубым бевернским. Только относительно марбургской белки упоминают, что помимо гаванны были также использованы черно-серебристые. Здесь вероятно, кроется ошибка, и надо полагать, что черно-серебристые были предварительно скрещены с венскими голубыми. Во всяком случае черно-серебристые гомозиготы при скрещивании с гаванной не дают никогда «белки».

Немецкая порода получила свое название от светлой голубовато-серой окраски, которая напоминает отчасти окраску сибирской белки. Шкурка настоящей белки отличается еще особым своеобразным «жемчужным» блеском, который отсутствует в шкурке кролика-белки. Были однако

попытки в направлении введения этой особенности и в кроличью шкурку. Эти опыты привели к образованию новых разновидностей, как например аугсбургская белка, дюссельдорфская «жемчужная» белка, швейцарская белка. С первыми двумя я опытов пока еще не производил, анализ же швейцарской белки хотя еще и не закончен, но во всяком случае уже и теперь можно с достаточной степенью уверенности сказать, что с генетической точки зрения она представляет собой животное зонарной окраски типа белки и имеет таким образом строение  $CbdEA$ .

Во время войны в немецком городке Унна была выведена еще одна разновидность белки, так называемая «белка-великан», или «большая белка». Она произошла от скрещивания голубого венского с бельгийским великаном. По моим наблюдениям (экспериментально я с ней не работал и знаю ее только по выставкам) так называемая «большая белка» не является собственно «белкой», а представляет собой животное голубо-зонарной окраски ( $CBdEA$ ), т. е. «первичный мутационный тип», который однако в этом случае был получен как вторичный продукт путем комбинации голубой и зонарной окрасок. Фенотипически животные голубо-зонарной окраски ( $CBdEA$ ) и зонарной окраски типа белки ( $C^b dEA$ ) чрезвычайно похожи друг на друга, так что наименование «большая белка» в данном случае вполне понятно. Вообще говоря, необходимо отметить, что генотипы с фактором  $A$  разнятся между собой значительно меньше, чем те же генотипы с фактором  $a$ . В то время как животные голубого цвета и цвета белки настолько отличаются друг от друга, что смешать их трудно, различение животных тех же самых типов, но с геном зонарности, требует уже некоторого навыка. Точно так же и смешивание черных и кофейных просто невозможно, в то время как эти же типы с зонарностью очень сходны между собой, на что я выше уже указывал.

Во Франции и Бельгии помимо кролика-белки (*Lapin Fée*) имеются еще две разновидности: *Petit Gris* и *Gris Perl de Hal*, представляющие собой, судя по описанию, породы, генетически вполне идентичные с двумя соответствующими разновидностями немецкой породы белки.

Переходя к следующему комбинационному типу, приходится отметить, что мне удалось получить лишь очень мало сведений о месте и времени появления первых желтых кроликов без зонарности, т. е. животных типа *CBDea*. Этому генотипу соответствует *тюрингенская* порода, выведенная в 1900 г. в Тюрингии. Во всяком случае несомненно, что еще до 1900 г. в различных породах, как «бараны» и «голландские», получались уже желтые кролики без зонарности. На это указывают как описания, так и рисунки того времени. В противоположность упомянутым до сих пор окраскам желтая окраска без примеси зонарности не дает чисто желтого. По длине отдельного волоса более светлые части чередуются с черными слабоголубоватыми, откуда получилось название черепаховой окраски. Разводчики подобные экземпляры называют обычно окрашенными в цвет «мадагаскар». Взятый в целом желтый тип варьирует очень сильно, от очень светлого до совершенно темного, причем все эти оттенки наблюдаются и в пределах тюрингенской породы, окраска которой напоминает мех серны, т. е. желто-коричневая с налетом цвета серой копыти (*russiggelb*). Относительно причин, вызывающих такую вариацию желтого типа, я буду говорить еще в одной из последующих глав.

Таким образом выше я рассмотрел уже все породы, которые были получены заводчиками путем комбинации факторов *BDEA* и *bdea*, по меньшей мере поскольку это касается немецких пород<sup>1</sup>. Комбинативные возможности од-

---

<sup>1</sup> Одной из немецких пород, принадлежащих вероятно к этой же группе комбинационных типов, является *Luxkaninchen*, мною еще не проанализированный. Я был знаком с этой мало распространенной породой до самого последнего времени только по описаниям, на основании которых я предполагал, что *Luxkaninchen* представляет собою животное зонарной окраски типа белки.

Совсем недавно я имел случай видеть этих животных и убедился в том, что я ошибся. Люкс-кролик имеет несомненно факторы *e* и *A* и вероятно обладает генотипом *CBdeA*. В происхождении люкс-кролика, являющегося очень молодой породой немецкого происхождения, принимали участие белка, тюрингенская, заячий кролик, черноогненные. Комбинация этих пород может дать в полной мере вышеупомянутый генотип. В какой степени факторы, характерные для заячьего кролика и черноогненного, участвуют в образовании окраски люкс-кролика, это подле-

Нако этим еще далеко не исчерпаны. Как сказано выше четыре пары факторов определяют собою  $2^4=16$  различных фенотипов. В течение последних лет все эти фенотипы, которые частично уже были известны из опытов американского ученого Кастля и английского ученого Пеннетта и других, получены нами и в Берлинском институте по изучению наследственности. Помещенная на стр. 33 таблица I дает обзор этих фенотипов.

Как это видно из таблицы, шесть последних комбинаций еще не разводятся в виде самостоятельных пород (за исключением Luxkaninchen).

Однако выведение этих пород и присоединение их к уже существующему списку пород является лишь вопросом времени. Принимая же во внимание, что знания менделизма все более проникают также и в среду кролиководов, можно рассчитывать, что выведение новых пород путем комбинационных скрещиваний будет идти значительно более быстрым темпом, чем это было до сих пор.

Еще несколько слов относительно окраски комбинационных типов 11—16, пока еще не разводимых как породы. К сожалению высокая стоимость печатания не позволяет дать цветные рисунки этих типов. В смысле окраски эти типы настолько приближаются друг к другу, что печатать их не в красках пожалуй даже совершенно бесполезно. Все шесть типов имеют фактор  $e$ , что влечет за собой сильную редукцию темного пигмента. Главным здесь является желтый пигмент, но как уже было выше сказано, темный пигмент остается на отдельных участках, и поэтому окраска  $BDe$  - животных является неравномерной. Чем более исчезает темный пигмент под действием факторов  $d$  или  $b$  или же обоих вместе, тем ярче будет выражен желтый цвет. Так у  $Bdea$  - животных черный пигмент по сравнению с  $BDea$  - животными разбавлен до голубого, вследствие чего они приобретают светлочерепаховую окраску. К а с т л ь

---

жит еще точному анализу, предпринятому в Берлинском институте по изучению наследственности. [Проводимые ныне опыты по генетическому анализу люкс-кроликов показывают некоторую преждевременность выводов автора о генетической формуле люкса. *Ред.*].

## Комбинационные типы основных наследственных факторов окраски

Генотип	Фенотип	Порода	Происхождение
1. <i>BDEA</i>	Черно-зонарная окраска	Бельгийский великан	Дикий тип
2. <i>BDEa</i>	Черная	Аляска	} Первичные мутационные типы
3. <i>BdEA</i>	Голубо-зонарная	Большая белка	
4. <i>bDeA</i>	Коричневс-зонарная	—	
5. <i>BDeA</i>	Желто-зонарная	+ <i>P</i> = желто-се-ребристый	
6. <i>BdEa</i>	Голубая	Венский голубой	} Комбинационные типы
7. <i>bDEa</i>	Коричневая	Гаванна	
8. <i>BDea</i>	Желтая (черепашковая)	Торингенский	} Комбинационные типы
9. <i>bdEa</i>	Белка бледно-голубая)	Белка	
10. <i>bdEA</i>	Белка (зонарная)	Швейцарская белка	
11. <i>BdeA</i>	Зонарная светлочерепаховая	} Как самостоятельные породы пола не разводятся	
12. <i>Bdea</i>	Светлочерепаховая		
13. <i>bDeA</i>	Оранжево-зонарная		
14. <i>bDea</i>	Оранжевая		
15. <i>bdeA</i>	Песочно-зонарная		
16. <i>bdea</i>	Песочная		

назвал эту окраску *pale sooty* (бледно-закопченная). У *bDea*-животных темные пятна исчезают еще в большей степени, и окраска становится оранжевой, а у совершенно рецессивных *bdea*-животных получается равномерная песочного цвета окраска. Однако и у этого типа наблюдается разница в оттенках окраски на отдельных участках тела.

Как только к вышеописанным типам присоединится фактор зонарности, окраска во всех случаях становится более светлой и равномерной. Поэтому фенотипические обозначения, данные в таблице I типам с зонарностью, не вполне точны. Упрощения ради А-типам придается однако то же наименование, что и а-типам, только с прибавлением слова зонарный.

Под влиянием генов, обуславливающих окраску шерсти, происходит изменение и окраски глаз. В то время как у типов 1—10 (таблица I) глаза темнокоричневые, у типов 11—16 наблюдается все увеличивающееся посветление коричневого цвета. При этом уменьшение пигмента в радужной оболочке проявляется в том, что глаза отсвечивают в полутьме красноватым отблеском. [Вследствие сходства этого отблеска во многих случаях с отблеском рубина, такие глаза получили название «рубиновых». При поверхностном осмотре нормальные и рубиновые глаза нередко являются вполне схожими, и иногда лишь при внимательном разглядывании, удастся отметить различие между ними. Хотя главной особенностью рубиновых глаз и является отблеск, но кроме того в некоторых случаях можно обнаружить и разницу в окраске радужины и синеватом отливом зрачка. Ильин (1926) показал, что рубиновые глаза обнаруживают очень слабую флюоресценцию, но это явление отнюдь не обуславливает полностью рубиновоглазия. Главной причиной рубинового блеска является проникновение света в глаз иными путями, помимо зрачка. В пигментной ширме рубинового глаза существуют прорывы, щели, которые по видимому и являются главной причиной рубиновоглазия. Цвет рубинового глаза варьирует в интенсивности, сохраняя однако свою красноватость. Этот красный цвет отблеска не является только следствием просвечивания крови, но обуславливается сверх того по видимому избирательным отражением световых лучей определенной преломляемости от поверхностей сред глаза. Вследствие того что рубиновоглазие обусловлено особенностями структуры глаза, это явление может наблюдаться не только у животных с ослабленной пигментацией радужной оболочки, но, как показал Ильин (1926), и у животных с хорошим коричне-

вым цветом радужины и т. д. Так например среди кроликов гаванна (№ 7, таблица I) также наблюдается рубиновоглазие несмотря на их интенсивную пигментацию. Рубиновоглазие с точки зрения генетической бывает повидимому двух родов: во-первых, рубиновоглазие, зависящее от действия специального гена, и во-вторых, рубиновоглазие, являющееся следствием побочного действия гена окраски шерсти и окраски глаз — белые венские и типы 11—16 в таблице II.

В заключение нужно еще отметить, что рецессивные типы несколько не уступают другим типам по своей жизнеспособности. Выявленный нами впервые совершенно рецессивный тип *bdea* особенно важен для генетической работы, так как он может служить при генетической проверке кроликов «анализатором», дающим быстро результат.

## 5. ТИПЫ МНОЖЕСТВЕННОЙ АЛЛЕЛОМОРФЫ *C* (альбиносерия)

Факторы дикого типа *CBDEA* способны не только к мутационным изменениям в рецессивные аллеломорфы *c, b, d, e, a*. Для большинства факторов мы уже знаем в настоящее время так называемые ряды множественных аллеломорф, или, как их называют сокращенно, множественные «аллелы». Эти «аллелоряды» дают очень широкие возможности для образования новых пород, возможности, которые до сих пор использованы разводчиками еще лишь в очень ограниченной степени.

Самой обширной множественной аллеломорфой кролика, являющейся в то же время самой обширной множественной аллеломорфой у млекопитающих вообще, является так называемая альбиносерия, в составе которой в настоящее время у кроликов мы знаем по меньшей мере шесть факторов<sup>1</sup>. *C*, как мы это видели уже раньше, представляет собой основной фактор окраски. При замещении гена *C*

<sup>1</sup> В действительности число членов альбиносерии вероятно больше шести, если принять во внимание, что некоторые «гены» повидимому являются сборными, т. е. по существу состоят из нескольких генов (см. ниже). *Ред.*

фактором *c* образования меланина не происходит; кожа у *c*-кроликов является бесцветной, шерстный покров — белым, глаза — красными, что является следствием просвечивания кровеносных сосудов дна глаза из-за отсутствия пигмента в радужной оболочке. Помимо двух крайностей генов *C* и *c* мы знаем в настоящее время еще четыре фактора<sup>1</sup>, которые обозначаются  $c^{chi}$ ,  $c^a$ ,  $c^m$ , и  $c^H$  и которые фенотипически представляют собой промежуточные степени между *C* и *c*. Ни один из этих факторов не способствует полному образованию меланина, как это наблюдается в присутствии фактора *C*, но вместе с тем и не подавляет полностью образования меланина, как это происходит при наличии фактора *c*. Эти четыре фактора ведут шаг за шагом от одной крайности — полного развития окраски, к другой крайности — полному альбинизму. Если мы расположим факторы альбиносерии следующим образом:  $C > c^{chi} > c^a > c^m > c^H > c^a$ , вместе с тем передадим последовательность степеней доминантности. Факторы, обуславливающие большее образование меланина,

---

<sup>1</sup> В течение довольно продолжительного времени мы в Берлинском институте по изучению наследственности обозначали аллелоряды таким образом, что самому рецессивному фактору ряда мы давали обозначение маленькими буквами, в данном случае *a* = альбинос, все же остальные факторы обозначали большими буквами, нумеруемыми в восходящем порядке, например  $A_1 A_2 A_3$  и т. д., начиная со второго рецессивного и кончая самым доминантным фактором ряда. Этот способ обозначения, к которому Коссвиг прибежал еще в своей сводной работе (1926), показал себя несовершенным с практической точки зрения. Появление в данном ряду каждого вновь открытого фактора влечет за собой изменения в нумерации всех факторов, более доминантных, чем новейший фактор, а это вызывает большую запутанность. Мы обозначаем теперь фактор дикой окраски у дикого типа большой буквой, а рецессивную к нему аллеломорфу — маленькой буквой. При открытии других аллеломорфных факторов большой буквой обозначается каждый фактор, доминантный по отношению к аллеломорфе дикого типа (редкий случай), и маленькой буквой — каждый фактор, являющийся соответственно рецессивным. К этим буквам прибавляются в виде надстрочного значка еще одна или несколько букв, причем применяется мнемонический способ обозначения, так например  $chi$  — обозначает шиншилла,  $m$  — обозначает куньего кролика (Marder). Крайне необходимо международное соглашение относительно буквенных обозначений в генетике. В противном случае через несколько лет нельзя будет разобраться в обозначениях факторов, употребляемых различными авторами или институтами.

являются доминантными над факторами, наличие которых вызывает более слабое образование меланина.

Рассмотрим теперь альбиносерию с точки зрения исторического появления отдельных генов.

*C* — фактор полного развития окраски — мы имеем в генотипе дикого животного. Происхождение *c* мы уже проследили в главе 3. Как и у многих других млекопитающих, так видимо и у кролика переход *C* в *c* представляет собой нередкое мутационное изменение и во всяком случае встречается наиболее часто. За это говорит давность появления альбиноотических пород кроликов, а также наличие альбиносов и среди диких кроликов. Здесь же надо однако отметить, что полное исчезновение способности к образованию меланина должно было обратить большее внимание биологов и разводчиков, чем только редуцирование пигментобразования, чем и могла бы объясниться большая частота описания альбиносов.

Из четырех факторов, расположенных между *C* и *c*, самым давним по происхождению является предпоследний фактор ряда *c<sup>H</sup>* обуславливающий расцветку русского горностаевого кролика<sup>1</sup>. Русский горностаевый кролик представляет собой частичного альбиноса, лишённого пигмента по всему туловищу за исключением ушей, конечностей, носа и хвоста. Остальные части тела, по крайней мере в нормальных случаях, являются белыми. Однако и на непигментированных в норме частях тела может образоваться пигмент, что мы знаем из опытов Вальтера Шульца (1920), Ленца (1923), Кауфмана (1925) и Ильина (1925, 1926). Если выбрить белые участки тела русского горностаевого кролика и дать отрасти волосам на этих участках на холоду, то вновь выращенные таким образом волосы будут пигментированы так же, как нормальные волосы «оконечностей» тела. С другой стороны, мы имеем также возможности получить на оконечностях волосы, лишённые окраски. Молодняк русских горностаевых кроликов

---

<sup>1</sup> *H* — начальная буква английского слова «Himalayan» (гималайский). Этим именем обозначают русского горностаевого кролика в Англии и в Америке. *Ред.*

рождается совершенно лишенным пигмента, и пигмент в оконечностях развивается лишь спустя несколько недель после рождения. Если держать животных при высокой температуре, то получится значительно более слабое пигментирование, чем у животных, выросших при низкой тем-

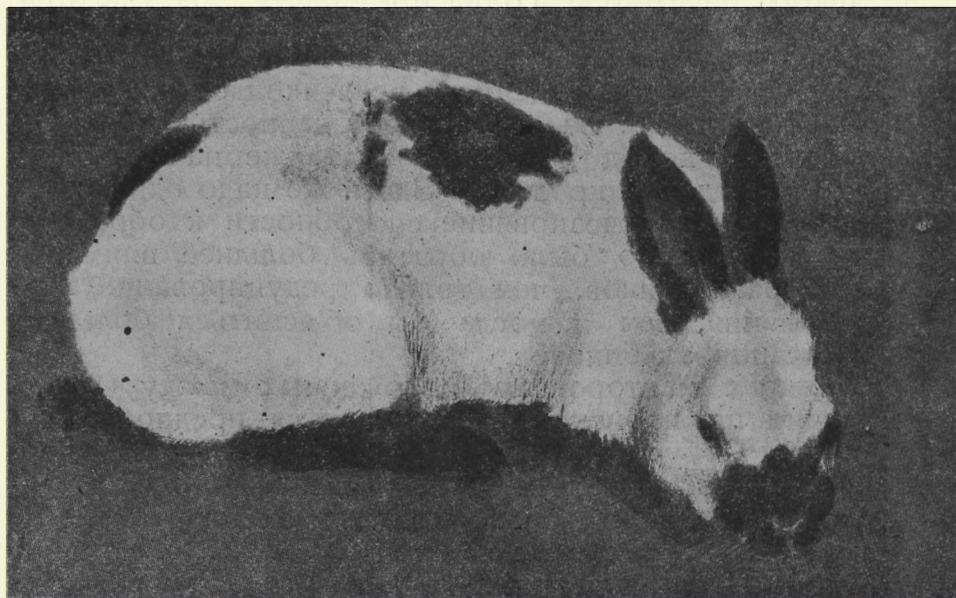


Рис. 2. Горностаевый кролик с черными волосами на спине и крестце, выросшими взамен белых волос при пониженной температуре.  
По Н. А. Ильину).

пературе. Фактор  $c^H$  таким образом делает возможной модификацию фенотипа в очень больших пределах (рис. 2 и 3).

[Ильин (1925) показал, что пигментация волос горностаевого кролика является отличным биологическим индикатором на температуру ниже определенной границы, названной им порогом раздражения ткани для пигментообразования. Ильин далее установил (1926), что несмотря на то что пигмент образуется примерно при одной и той же температуре ткани, различные части тела кролика обладают разными порогами раздражения по отношению к внешней температуре: так например в то время как

порог раздражения для бока и спины (равняется  $+1^{\circ} \pm$   
 $\pm 5^{\circ} \text{ C}$ , для носа он  $= +29 \pm 30^{\circ} \text{ C}$ , уха  $= 26 + 27^{\circ} \text{ C}$ , пе-  
редних лапок приблизительно  $= +14^{\circ} \text{ C}$ , для задних лапок  $=$   
 $= +16^{\circ} \text{ C}$ , для хвоста  $= +29 \pm 30^{\circ} \text{ C}$ . Таким образом непо-  
средственной причиной нормальной расцветки горностае-

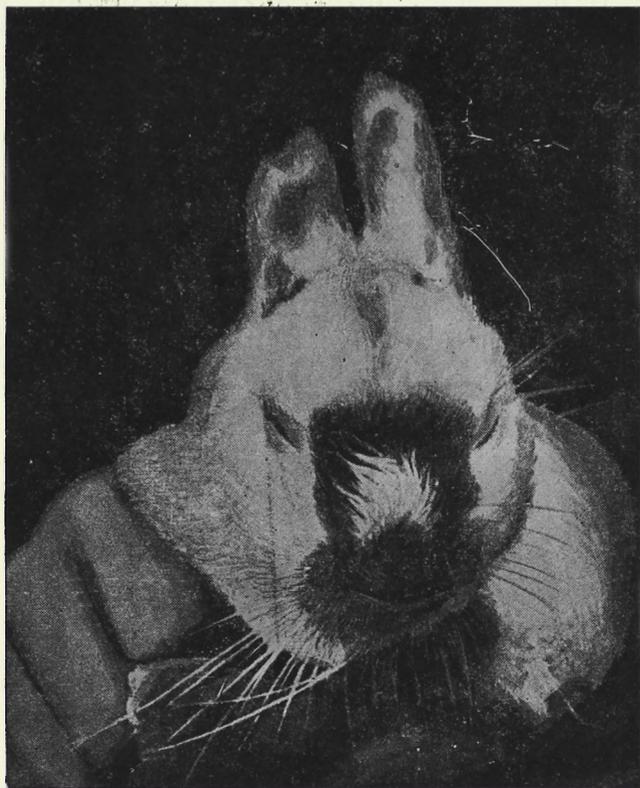


Рис. 3. Белые волосы на пигментированном но-  
совом пятне, выращенные путем воздействия  $t^0$ ,  
превышающей порог раздражения ткани носа.  
(По Н. А. Ильину.)

вого кролика является различие в высоте порогов раздра-  
жения разных частей тела. Эти опыты позволили начертить  
карту порогов раздражения (рис. 4).

Дальнейшие опыты показали (Ильин, 1927), что при-  
чиной разницы высот порогов раздражения разных тка-

ней является чисто физиологическое различие органов по степени их кровоснабжения и теплоотдачи и как следствие — их температуры, а сохранение порога раздражения на определенной высоте обуславливается нормальным процессом терморегуляции. Так как физиологическое различие органов по степени кровоснабжения и теплоотдачи

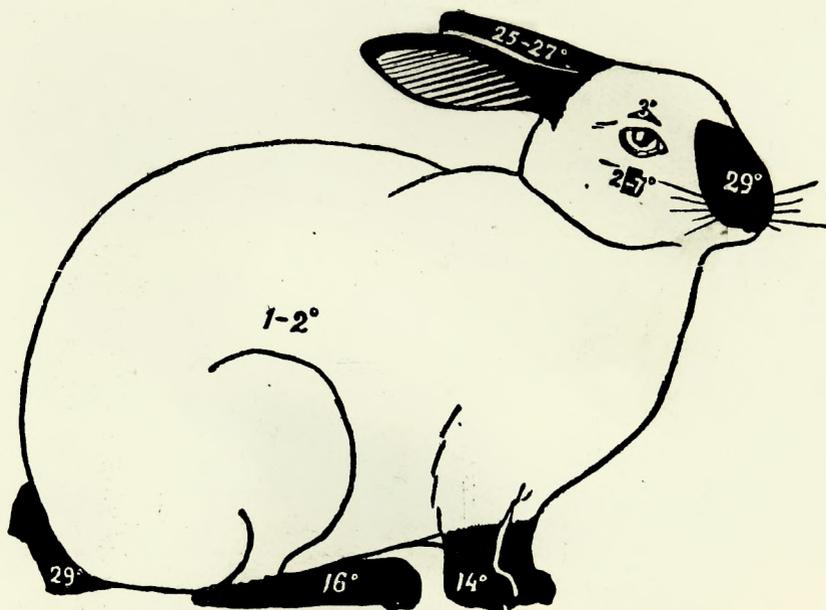


Рис. 4. Карта распределения порогов раздражения на шкуре горностаевого кролика. (По Н. А. Ильину).

присуще каждому животному независимо от его генотипа окраски, то следовательно характерное, что присуще горностаевому кролику, заключается в его относительной высоте порогов раздражения для пигментообразования. Следовательно действие гена сводится не к развитию горностаевой расцветки как таковой, а к обуславливанию определенной высоты порогов раздражения].

Когда появился впервые фактор русской окраски, нам точно неизвестно. Во всяком случае порода русских горностаевых кроликов — порода очень старая, а происхождение ее не имеет ничего общего с Россией. Также мало

указывает на происхождение и английское название этой породы «гималайский кролик».

По Дарвину (1868), который подробно интересовался происхождением этой породы, горностаевый кролик был выведен в середине прошлого столетия в Англии от серебристых кроликов (названных Дарвином серебристо-серыми и шиншилловыми). Серебристые кролики вообще по его мнению иногда дают горностаевых. Этот взгляд Дарвина, безусловно ошибочный, нашел отклик у многих заводчиков, и в новейших описаниях пород (Малих, 1919, Бургард, 1924) горностаевый кролик нередко обозначается как «альбиносическая форма серебристых кроликов». Что эти породы должны быть родственны, на это будто бы указывает возрастная изменчивость окраски шерстного покрова, свойственная обоим этим породам в первый период их развития.

Русские горностаевые кролики, как уже было сказано, рождаются совершенно белыми, и только по истечении нескольких недель появляется темная окраска на оконечностях. Серебристо-черные кролики рождаются полностью черными, и только по истечении нескольких недель появляется серебристость, которая ведет к посветлению всего животного. Исключение составляют оконечности туловища, где серебристость проявляется слабее, вследствие чего у вполне сформировавшегося серебристого кролика эти места выделяются от остальной части туловища, так же как и у русских горностаевых. Здесь мы имеем дело с явлениями, которые фенотипически обладают известным сходством, но генотипически не имеют ничего общего между собой. Если в цитированных Дарвином опытах с серебристыми кроликами получалось всегда небольшое количество гималайских кроликов, то это указывает на сильное «загрязнение» бывших под наблюдением серебристых кроликов фактором русской окраски. Что в описаниях Дарвина фигурируют именно черно-серебристые (названные им «серебристо-серые» и «шиншилла»), видно из того, что они, по словам Дарвина, «рождались совершенно черными» и затем перекрашивались. Если бы фактор русской окраски появился первоначально среди черно-серебристых,

то первые русские горностаевые имели бы черные отметины, т. е. обладали бы генотипом  $c^H BDEa$ . Дарвин однако говорит о первых русских горностаевых следующее: «Эти красивые кролики — белого цвета за исключением ушей, носа, всех четырех конечностей и верхней стороны хвоста, окрашенных в буро-черный цвет<sup>1</sup>». Из этого ясно следует, что первые русские горностаевые кролики имели ген зонарности и следовательно обладали генотипом  $c^H BDEA$ : белый цвет нижней стороны хвоста представляет собой совершенно определенный показатель наличия фактора зональной окраски у русских горностаевых кроликов. Первые русские кролики должны были таким образом происходить от животных серой окраски и последующие данные Дарвина заставляют предполагать, что дело шло при этом о диких кроликах, находившихся в течение долгого периода времени в неволе. Фактор русской окраски очевидно появился у них вследствие мутационного изменения фактора  $C$  в ген  $c^H$ . Благодаря же тому, что первые русско-горностаевые кролики тотчас же были скрещены с черно-серебристыми, стало возможным удалить из их генотипа фактор зональной окраски и таким образом  $c^H BDEA$  превратить в  $c^H BDEa$ . У черных горностаевых отметины значительно более интенсивно пигментированы, чем у зонарно-горностаевых. Черная и белая окраски являются более контрастными, чем зонарная и белая и поэтому понятно, что черные горностаевые с самого начала пользовались большим успехом, нежели зонарные горностаевые. В настоящее время русский горностаевый кролик разводится исключительно с генотипом  $c^H BDEa$ .

[Повидимому горностаевые кролики неоднородны по своему генотипу не только в отношении к факторам  $BDEA$ , но и в отношении к фактору из альбиносерии. Ильин показал (1927—1928), что в пределах одного фенотипа русских горностаевых кроликов имеется повидимому три расы, отличающиеся друг от друга своими нормами реагирования — порогами раздражения, а следовательно и интенсивностью окраски отметин: раса «саксонская» с по-

---

<sup>1</sup> Разрядка Нахтсгейма, *Ред.*

рогом раздражения бока  $+20^{\circ}+21^{\circ}$  С, раса «московская» с порогом  $=+1^{\circ}+5^{\circ}$  С и раса «польская» с предполагаемым порогом  $=+11^{\circ}$  С. В недавнее время он же показал, что при скрещивании «московских» и «саксонских» горностаевых кроликов первое поколение является промежуточным, но приближающимся к высокопорожным кроликам, а в  $F_2$  наблюдается типичное расщепление. На основании опытов скрещивания Ильин считает весьма вероятным, что ген  $c^H$  в действительности должен рассматриваться как комплексный и быть может должен быть разложен на два гена  $c^{HS}$  («саксонская» раса) и  $c^{HM}$  («московская» раса). Повидимому кроме этих двух генов могут существовать еще и другие гены горностаевых расцветок. Таким образом эти два гена, заменяющие один ген  $c^H$ , должны увеличить нашу альбиносерию до 7 членов:

$$C > c^{chi} > c^d > c^m > c^{HS} > c^{HM} > c^a.$$

Весьма возможно, что исследование других членов альбиносерии установит также их комплексность, позволит расчленить их на составляющие элементы и тем самым увеличит количество генов альбиноряда].

Мне ничего неизвестно о существовании диких кроликов с «русской» расцветкой. Такие мутанты находились бы в таких же условиях, как и дикие кролики-альбиносы: они подвержены опасностям гибели в борьбе за существование в гораздо большей степени, чем животные серо-зонарной окраски. Следует отметить, что кролики-альбиносы и русские кролики в первые недели жизни фенотипически абсолютно идентичны. Поэтому, поскольку при описаниях диких кроликов-альбиносов дело идет о совершенно молодых животных, различение альбиноса от русского горностаевого невозможно. При всем том я думаю, что замена гена  $C$  геном  $c^H$  относится к числу более редких мутационных изменений.

Другие факторы альбиноряда —  $c^{chi}$ ,  $c^d$  и  $c^m$  — значительно более позднего происхождения.  $c^{chi} BDEA$  представляет собой генотип кролика-шиншилла. Шиншилло-вый кролик, обязанный своим названием сходству со шкур-

кой южноамериканского грызуна — настоящей шиншиллы<sup>1</sup> — хотя и существует около 20 лет, тем не менее является ныне наиболее распространенной породы в мире. Дарвин однажды тоже говорил о шиншилловом кролике, но как мы уже выше видели, этим названием Дарвин обозначал кроликов другой породы — серебристых кроликов, о которых речь будет в дальнейшем.

Современный шиншилловый кролик является породой французского происхождения. В 1913 г. французский заводчик Дыбовский показал первых животных этой породы на выставке в Париже. В 1915 г. первые кролики-шиншилла были доставлены из Франции в Англию, несколько позднее — из Франции в Швейцарию. В Германию шиншилла прибыли из Швейцарии только после войны, в 1920 г., и приблизительно одновременно с этим впервые были вывезены в Америку<sup>2</sup>. С тех пор шиншилловый кролик вследствие сходства своей шкурки с мехом благородного пушного зверя того же названия быстро занял первое место во всех странах, занимающихся кролиководством. Шкурка кролика шиншилла принадлежит к тем немногим кроличьим шкуркам, которые выделяются по большей части в натуральной окраске.

В альбиноряде фактор шиншилла представляет собой второй член, если мы будем начинать с гена *C*, т. е. обуславливает первую степень редукции пигментообразования. Если мы будем сравнивать нормальный серо-зонарный волос, с соответствующим волосом шиншилла, то в обоих найдем одинаковое зонарное расположение пигмента с той лишь разницей, что в шиншилловом волосе почти полностью отсутствует желтый компонент. Там, где серо-зонарный волос имеет желтую зону, волос шиншилла совершенно лишен пигмента, и это придает кролику шиншилла характерную пепельно-серую окраску с черноватым оттенком.

Относительно происхождения шиншиллового кролика известно, что Дыбовский вывел его из скрещивания го-

---

<sup>1</sup> Шиншиловая крыса. *Eriomys laniger*. *Ред.*

<sup>2</sup> В СССР кролики шиншиловая ввезены в 1927 г. *Ред.*

лубых венских, русских горностаевых и зонарно-серых кроликов. Интересно отметить, что и здесь опять-таки участвовал зонарный кролик. Присутствие фактора шиншилла во взятых для скрещивания горностаевых кроликах является исключительным потому, что фактор шиншиллового окраски является доминантным по отношению к фактору русской окраски. Остаются таким образом венский голубой и дикий — кролики. Конечно, возможно, что в голубом венском и произошло мутационное изменение гена  $C$  в фактор  $c^{chi}$ , но это естественно привело бы к тому, что среди этих венских голубых, поскольку они продолжали бы разводиться в чистоте, тоже имело бы место появление экземпляров шиншиллового окраски. Но так как подобных сведений не имеется, то я считаю наиболее вероятным, что фактор шиншиллового окраски, как и фактор русской окраски, произошел от дикого кролика.

Доказательство принадлежности гена шиншилла к альбиноряду впервые дал Кастль (1921). Он также установил, что у кроликов шиншилла встречаются два различных фактора, являющихся аллеломорфными. Разводчикам уже давно известно, что оттенок окраски шиншиллового кролика может быть различным; существуют светлые и темные животные. У немецких кролиководов излюбленным является темный тип. В Соединенных штатах Северной Америки разводят, по моим наблюдениям, в среднем более светлого шиншиллового кролика, чем в Германии. Кастль нашел, что образование этих двух типов связано с двумя факторами, обозначаемыми как  $c^{chi}$  и  $c^d$ . Темный шиншилла имеет генотип  $c^{chi}BDEA$ , светлый шиншилла —  $c^dBDEA$ .

Большинство животных, которые с точки зрения американского стандарта обладают особенно хорошей окраской, являются согласно изысканиям Кастля гетерозиготами  $\frac{c^{chi}}{c^d}$ . Таким образом оказывается, что  $c^{chi}$  не является полностью доминантным по отношению к  $c^d$  и что вследствие этого только, благодаря гетерозиготности, животные приобретают такую окраску, которая особенно соответствует американскому вкусу.

У светлого шиншилла мы имеем вторую степень редукции пигментообразования. У светлых шиншилловых кроликов, так же как и у темных, желтый пигмент отсутствует почти полностью, но кроме того «затронут» также темный пигмент, т. е. последний несколько редуцирован по сравнению с пигментацией волоса зонарно-серого типа. Поэтому светлые шиншилла и светлее темного шиншилла.

Откуда происходит фактор  $c^d$  установить не удалось. Оба фенотипа — темный и светлый шиншилла — настолько мало отличаются друг от друга, что кролиководы, по крайней мере в Америке, постоянно скрещивают их между собой и вполне возможно, что оба типа уже в первые времена разведения кроликов-шиншилла существовали один наряду с другим. Также невозможно установить, возник ли  $c^d$  из гена  $C$  или из гена  $c^{chi}$ . Во всяком случае мне кажется, что фактор шиншилла представляет собой более лабильное состояние гена, чем факторы  $C$  и  $c^H$ ; иначе говоря, он чаще мутирует. За это также говорят наблюдения над наиболее молодым фактором альбиноряда  $c^m$ , который мы находим у так называемого куньего кролика, или кролика-«мардер» (Marderkaninchen).

В феврале 1926 г. Томсен из Гамбурга описал в журнале «Кроликовод» новую породу, названную им *куний кролик (мардер-кролик)*. Томсен скрещивал всевозможные породы: венских голубых, заячьих кроликов, гаванн, ангора, шиншилла, желая вначале, как он пишет, вывести «кролика-опоссума». Вместо этого он получил коричневое животное с каштаново-бурой спинной полосой и темными отметинами подобно русскому горностаевому кролику. Описание этой новой породы возбудило во мне большой интерес, и благодаря любезности Томсена, тотчас же после появления его заметки я имел возможность получить одного самца мардер ( $\sigma$  859 по моим книгам). Сразу же стало очевидным, что мы имеем дело с чем-то генетически новым, и можно было предположить, что здесь речь идет о новом факторе альбиносерии. Окраска «оконечностей» («вершин») у мардер-кролика совершенно сходна с таковой русского горностаевого; остальные же места, которые у русского горностаевого окрашены в белый цвет,

имеют у мардер-кролика светло- или темнокоричневую окраску. У русского горностаевого вся область вокруг глаз белая, и радужная оболочка также лишена пигмента, глаз поэтому является «красным», как у настоящего альбиноса. У кузьего кролика вся область вокруг глаз бурая; радужная оболочка также окрашена в коричневый цвет, а в полутьме глаз отсвечивает красноватым, что, как мы видели выше, указывает на редукцию пигмента.

Принадлежность нового типа к альбиносерии показала вероятной и вследствие сходства мардер-кролика с совершенно другим животным — сиамской кошкой. Еще Бэтс юн (1913) обратил внимание на некоторое сходство сиамской кошки с русским горностаевым кроликом, а Кастль (1919) показал позже, что сиамский тип принадлежит к альбиносерии кошек<sup>1</sup>. Сходство между русским горностаевым кроликом и сиамской кошкой выражается в окраске «вершин» тела (акр) и развитии этой окраски у молодых животных. Сходство между мардер-кроликом и сиамской кошкой еще более разительно. Здесь налицо почти совершенно тождественные фенотипы и совершенно одинаковый<sup>2</sup> процесс возрастной изменчивости окраски у таких совершенно различных млекопитающих, как кролик и кошка. Мардер-кролик также рождается более светлым и лишь потом постепенно приобретает окраску, характерную для взрослого состояния. [Исследования Ильина (1929) однако показали, что по своей возрастной изменчивости сиамские кошки ближе к горностаевым кроликам, чем к мардерам, так как первая шерстка их котят совершенно белая, так же как и горностаичинов, тогда как первая шерстка мардер-крольчат, хотя и светлее взрослого состояния, но все же пигментирована.

При этом было доказано, что окраска сиамской кошки

---

<sup>1</sup> Кастль, собственно говоря, показал лишь то, что сиамская расцветка рецессивна по отношению к однородной сплошной пигментации. Окончательное же доказательство этого, равно как и доказательство принадлежности гена сиамской расцветки к альбиносерии, можно найти лишь в позднейшей работе Чеббеса (Tjebbes, 1924). *Ред.*

<sup>2</sup> Фактически, возрастная изменчивость окраски сиамских кошек и мардер-кроликов далеко не одинакова (см. работу Ильина о сиамских кошках, 1929 г.). *Ред.*

является истинной акромеланистичной и обуславливается воздействием внешней температуры, давая такой же рост беспигментных волос выше порога раздражения и рост пигментированных волос, ниже порога раздражения, как и у горностаевых кроликов. Этот автор после детального сравнения всех признаков окраски и расцветки и генетических и морфологических особенностей сиамской кошки и фенотипов кроликов из альбиносерии приходит к следующему выводу: окраска и расцветка сиамских кошек занимают промежуточное положение между фенотипами горностаевых и мардер-кроликов, будучи сходна по своим реакциям на температуру и способу наследования с первым кроликом, а по фенотипу приближаясь ко второму. Отдельные различия между окрасками этих трех животных являются скорее чисто количественными, чем качественными, но совокупность фенотипических особенностей сиамской кошки представляет собой все-таки некоторое качественное своеобразие по сравнению с фенотипами мардер- и горностаевых кроликов].

Ввиду того что в апреле 1926 г. я предпринял длительную поездку в Америку, я уже не мог более самостоятельно проводить анализ мардер-кролика и передал работу Коссвигу, который в моем отсутствии продолжал все мои опыты. О результатах своих опытов Коссвиг сделал сообщение в 1927 г., в котором он еще однако не мог совершенно достоверно утверждать принадлежность мардер-фактора к альбиносерии. По возвращении летом 1927 г. я снова продолжил свои опыты, и ныне не может быть никакого сомнения в том, что мардер-фактор  $c^m$  является шестым геном альбиносерии у кролика и по своему действию и степени доминантности стоит между фактором светлошиншилловой окраски  $c^d$  и фактором русской горностаевой окраски  $c^H$ . Таким образом генотип мардер-кролика таков:  $c^m BDEa^1$ .

---

<sup>1</sup> Проф. Нахтсгейм сообщил нам в личном письме о результатах своих последних неопубликованных еще работ по мардер-кролику. Им установлено, что стандартный с точки зрения кролиководов тип мардер-кролика всегда является гетерозиготным и следовательно типичный

Для «выделения» мардер-кролика Томсен, как уже сказано, использовал пеструю смесь пород. Для нас представляет интерес лишь то обстоятельство, что там были и шиншилла. Кроме того замечательно, что приблизительно в одно и то же время в разных концах мира произошли также от шиншилла мардер-кролики, хотя и под разными названиями.

Прежде всего нам самим удалось получить мардер-кролика от одной из наших шиншилла. Это был шиншилловый самец ( $\sigma^m$  336), купленный мною на выставке зимой 1923/24 г., где он получил первый приз. Из этого видно, что это был шиншилловый кролик, вполне отвечающий по своему фенотипу требованиям и желаниям кролиководов. Владелец этого животного был известный заводчик шиншилловых кроликов, и он заверил меня, что это животное происходило от чистопородного штамма шиншилловых кроликов. Анализ показал, что животное это было гетерозиготом  $\frac{c^{chi}}{c^m}$ .

Следующий мардер-кролик, не имеющий никакого отношения ни к томсеновским животным, ни к моим собственным, был найден мною в Рокфеллеровском институте в Нью-Йорке. Животные содержатся там не для генетических целей, а исключительно для медицинских опытов. При осмотре вивария я хотел лишь ознакомиться с содержанием и кормлением. Как оказалось, здесь имелись всевозможные породы и их гибриды. Совершенно неожиданно я увидел мардер-кролика и тотчас же спросил служителя, как он называет эту породу и откуда происходит это животное. Выяснилось, что служитель даже не

---

мардер является  $\frac{c^m}{c^a}$  или  $\frac{c^m}{c^a}$ . Гомозиготные мардеры значительно темнее гетерозиготов. При этом гетерозиготы по гену альбинизма  $c^a$  несколько светлее гетерозиготов по гену горностаевой расцветки  $c^m$ . (Во время издания настоящей книжки вышла из печати работа Нахтсгейма (1930), излагающая эти выводы.) Таким образом, строго говоря, фенотип сиамских кошек (см. выше) занимает промежуточное положение между фенотипами гетерозиготного мардера и горностаевого кролика, приближаясь по фенотипу к гетерозиготному мардеру. *Ред.*

совсем хорошо знал породы, но все же смог указать родителей этой особи; матерью была русская горностаевая крольчиха, а отцом — мардер-кролик. К сожалению мне ничего более не удалось узнать о происхождении этого мардер-кролика; правда, в крольчатнике было большое количество шиншилла, но получить какие-либо сведения о их предках и потомках было невозможно и служащий не мог сказать, происходил ли этот мардер-кролик от шиншилла или нет. Однако кроме этих двух других мардер-кроликов в крольчатнике не было.

Дальнейшие указания относительно появления куньих кроликов можно почерпнуть из книги Мика о стандартах кроликов (1928). Согласно данным Мика в 1924 г. в Калифорнии О. Брокком были выведены от шиншилла кролики под названием «американский соболь» (*American sable*), которые, судя по описанию и рисунку, совершенно идентичны мардер-кроликам. Во Франции первые мардер-кролики были показаны на выставке в Париже в 1925 г. под названием кроликов-соболей (*zibelines*); первые животные этой породы были выведены еще в 1919 г. Фрэнот от скрещивания ангоры с шиншилла. В Англии первые мардеры появились в 1924 г. на одной из лондонских выставок; они шли в Англии под различными названиями: *Maaracas* или соболиных (*sable*), или даже под названием «сиамский кролик», что особенно интересно отметить в связи с предыдущими указаниями на сходство с сиамской кошкой. Впервые появились английские мардер-кролики в 1923 г. на одной кроличьей ферме в Суссексе и повидимому от разводившихся в чистоте шиншилловых родителей. Кроме того в последние годы в Англии была выведена еще одна порода под названием куньего кролика (*Marten-rabbit*), который однако не имеет ничего общего ни с немецким куньим кроликом, ни с другими здесь названными представителями того же генотипа. Судя по описанию Мика, этот кролик представляет собой черно-огненную шиншилла  $c^{ch} BDEa^t$ , т. е. комбинационный тип, к которому мы еще возвратимся при обсуждении огнистых расцветок.

Это внезапное и одновременное появление мардер-кроликов в совершенно различных местах Нового и Старого

света от шиншилловых кроликов позволяет предположить, что фактор шиншилла  $c^{chi}$  (быть может также и  $c^d$ ) находится в лабильном состоянии и время от времени подвергается мутационному изменению в  $c^m$  (возможно и в  $c^a$ ).

Между генотипами шиншилла и мардер существует однако еще одно различие. Генотип шиншилла  $c^{chi} BDEA$ , а мардер-кролика —  $c^m BDEa$ . Шиншилла следовательно обладает фактором зонарности, а куний кролик его лишен. Вследствие мутации  $c^{chi}$  в  $c^m$  таким образом прежде всего должен появиться генотип  $c^m BDEA$ . Как же выглядит по внешнему виду этот генотип. Мы можем получить желаемый генотип двумя путями, которые в целях иллюстрации генетического анализа следует для примера описать несколько подробнее.

Скрещивание томсеновского самца мардер-кролика (♂ 859) с чистым альбиносом выявило, что это животное гетерозиготно  $\frac{c^a}{c^m}$ . Для того чтобы соединить мардер-фактор с геном  $A$ , самец 859 был скрещен с зонарной русской горностаевой самкой (♀ 644); которая из прежних опытов была известна как гетерозигот.

$$\frac{c^a a}{c^H A}$$

Формулы скрещивания следовательно должны быть следующие:

$$\frac{c^a BDEa}{c^H BDEA} \text{ ♀} \times \frac{c^a BDEa}{c^m BDEa} \text{ ♂}$$

Ожидалось здесь 50%  $c^m$  кроликов, из числа которых половина должна была быть с фактором  $A$ . В действительности было получено пять крольчат, из них 1 альбинос, 1  $A$ -русский горностаевый, 1  $a$ -русский горностаевый и 2  $A$ -мардер.

Самец шиншилла 336, обладающий фактором  $c^m$ , был также скрещен с зонарной горностаевой самкой (♀ 693), гетерозиготной  $\frac{c^H}{c^a}$ . Формулы скрещивания были следовательно таковы:

$$\frac{c^H BDEA}{c^a BDEA} \text{ ♀} \times \frac{c^{chi} BDEA}{c^m BDEA} \text{ ♂}$$

Ожидалось при этом 50% шиншилла и 50% А-мардер. Было получено 7 штук молодняка, из которых выращено было четверо, а именно 3 шиншилла и 1 А-мардер.

Внешний вид такого зонарного мардера обнаруживает удивительное сходство с шиншилла, особенно со светлым; по сравнению с последним замечается однако еще большее осветление, которое выражается прежде всего в появлении коричневого тона на щеках и на боках. Кроме того можно констатировать и разницу в глазах. Глаза у шиншилла, по крайней мере у германских, — темнокоричневого цвета; у зонарного же мардера мы имеем также коричневую радужину, но пигмент здесь уже настолько редуцирован, что глаз, как и у незонарного мардера, при отраженном свете отсвечивает красным. Эти признаки зонарного мардера позволяют во всяком случае при более точном рассмотрении сказать определенно, имеем ли мы дело с  $c^m A$  или  $c^{chi} A$ , соответственно — с  $c^d A$ .

Встречающийся и до сих пор у шиншиллового кролика и рассматриваемый как недостаток «коричневатый оттенок на спинке носа, ушах и т. д.» (см. официальный немецкий стандарт) говорит за то, что мардер-фактор против желания очень часто встречается у шиншилловых кроликов. Теперь, после того как мы выяснили причину коричневатого оттенка, возможно без труда выводить чистых  $c^{chi}$  - шиншилла, и тогда можно будет судить, правильно ли предположение, что фактор шиншилла особенно легко подвержен мутации.

Таким образом мы познакомились со всеми членами альбиноряда как содержащими А, так и без него, за исключением одних лишь незонарных шиншилла. Такие кролики были получены Кастлем (1926), Пеннеттом (1926) и Кюссвигом (1927). При этом обнаружился интересный факт, что редукция пигмента на первых двух степенях  $c^{chi}$  и  $c^d$  — при отсутствии зонарности фенотипически почти не проявляется. Индивидуум  $c^{chi} BDEa$  едва отличим от индивидуума  $CBDEa$ ; последний совершенно черный, а первый назван Кюссвигом черной сепией (Schwarzsepie). По сравнению с совершенно черными животными также и  $c^d BDEa$  -индивиды обнаруживают со-

вершенно незначительное посветление; Коссвиг называет их «темная сепия» (*Dunkelsepia*)<sup>1</sup>. При смещении различных пигментов в незонарном волосе черный пигмент настолько преобладает, что почти полное выпадение желтого пигмента у  $c^{chi}a$ -животных, а также у  $c^da$ -животных микроскопически едва заметно<sup>2</sup>. Только тогда, когда редуцируется сам черный пигмент, как это имеет место у куньего кролика наблюдается фенотип, сильно отличающийся от *Ca*-животного.

Таблица II дает сводку постепенного ослабления пигментации при действии разных членов альбиносерии (см. стр. 54).

До сих пор мы рассматривали отдельные члены альбиносерии в комбинации с факторами *BDE*. Но весь этот ряд может естественно также комбинироваться и со всеми остальными сочетаниями, генов, указанными в таблице I. Особенный интерес с теоретической точки зрения представляет комбинация альбиноряда с геном *e*. Как известно, *CBDe*-животные образуют только желтый пигмент; им свойственна желтая или зонарно-желтая окраска. В то же самое время мы знаем, что редукция пигмента под влиянием

<sup>1</sup> Коссвиг, работа которого уже находилась в печати, когда я вернулся из своей американской поездки, считает что он имел дело и со светлым шиншилла. После того как я наблюдал кастлевского светлого шиншилла, я стал сомневаться, содержится ли вообще фактор  $c^d$  у изученных нами шиншилловых кроликов. Некоторые из животных, считаемых Коссвигом за «светлых шиншилла», являются гате, озигомами  $\frac{c^a}{c^{chi}}$  и поэтому вероятно они несколько светлее, чем  $c^{chi}$  — гомозиготы

Что эти животные не могут содержать в себе фактора  $c^d$  следует из того, что их ген шиншилла получен от уже упомянутого шиншиллового самца 336, генетическое строение которого без сомнения таково:  $\frac{c^{chi}}{c^m}$ .

Таким образом появление светлых шиншилла обозначало бы мутацию фактора  $c^{chi}$ , что повидимому не соответствует действительности.

<sup>2</sup> Было бы интересно фотометрически исследовать степень «черноты» этих различных типов. Вообще же ценные данные могли бы быть получены при исследовании этих многочисленных генетически точно проанализированных типов окраски у кроликов при помощи физических методов.

Генотип	Фенотип	Порода	Состояние пигмента
1. <i>CBDEA</i>	Черно-зонарный (черно-дикий, зонарно-серый)	Зонарный бельгийский великан	«Полная» пигментация (сплошная)
2. <i>c<sup>hi</sup>BDEA</i>	Темный шиншилла	Шиншилла (темная)	Отсутствие желтого пигмента
3. <i>c<sup>d</sup>BDEA</i>	Светлый шиншилла	Шиншилла (светлая)	То же и сверх того редукция черного пигмента
4. <i>c<sup>m</sup>BDEA</i>	То же с коричневым оттенком	—	То же и сверх того дальнейшая редукция черного пигмента
5. <i>c<sup>H</sup>BDEA</i>	Горностаевый зонарный	—	Акромеланистическая расцветка
6. <i>c<sup>a</sup>BDEA</i>	Альбинос	Польский или немецкий горностаевый	Полное отсутствие пигмента
7. <i>CBDEa</i>	Интенсивно-черный	Аляска	«Полная» пигментация (сплошная)
8. <i>c<sup>hi</sup>BDEa</i>	Черная сепия	—	Отсутствие желтого пигмента, фенотипически почти черный
9. <i>c<sup>d</sup>BDEa</i>	Темная сепия	—	То же
10. <i>c<sup>m</sup>BD.7a</i>	Светлая сепия	Мардер-кролик (куний)	Отсутствие желтого и частично черного пигмента
11. <i>c<sup>H</sup>BDEa</i>	Горностаевый (черный)	Русский горностаевый	Акромеланистическая расцветка
12. <i>c<sup>a</sup>BDEa</i>	Альбинос	Польский или немецкий горностаевый	Полное отсутствие пигмента

генов альбиносерии начинается как раз с исчезновения желтого пигмента.

Так как при наличии *e* образуется только желтый пигмент<sup>1</sup>, а ген  $c^{chi}$  тормозит желтый полностью, то следовательно животное генотипа  $c^{chi}BDe$  должно быть в большей или меньшей степени лишено пигмента. Это и имеет место в действительности, как было показано впервые Кастлем (1926). Хотя  $c^{chi}BDeA$ -кролик генетически должен быть обозначен как желтый шиншилла<sup>2</sup>, фенотипически он ни желтый, ни шиншилла; по Кастлю он — белый с серыми глазами. «За исключением разницы в окраске глаз он чрезвычайно сильно походит на белого венского, имеющего снежно-белую шерсть и голубые глаза». Позже Кюссви́г получил желто-зонарного шиншилла, и с тех пор мы вывели его в довольно большом количестве. Наш «желто-зонарный шиншилла» отличается от кастлевских желтых шиншилла по двум признакам. Кролики Кастля снежно-белого цвета. Наш желто-зонарный шиншилла тоже белого цвета, но только с грязноватым налетом; кончики остевых волос содержат следы пигмента, в большей или меньшей степени на различных частях туловища. Это придает животному несколько грязноватый вид (*schmutzigweiss*). Кроме того наблюдается, хотя и в очень слабой степени, пигментация акр (оконечностей). Второе отличие заключается в том, что глаза не серого, а темнокоричневого цвета.

Что касается первого отличия, то может быть оно обусловлено участием шиншилла светлого в одном случае и темного в другом случае. Выведенные нами «желто-зонарные шиншилла» представляют собой  $c^{chi}$ -животных. Кастль не дает точных указаний, являются ли его «желтые шиншилла»  $c^{chi}$  или  $c^a$ -животными или в чем эти оба типа различаются. Во всяком случае уже заранее можно ожидать, что  $c^aBDeA$ -кролики будут светлее, т. е. более чисто белыми, чем  $c^{hi}BDeA$ -животные. Не исключена также

<sup>1</sup> Собственно говоря, это не вполне точно, так как при наличии гена *e* образуется и черный пигмент, но в редуцированном состоянии. См. ниже, гл. 6. *Ред.*

<sup>2</sup> Или точнее «желто-зонарный шиншилла». *Ред.*

возможность, что Кастль пользовался другим геном из аллеломорфы *e*, нежели мы; этой возможности я еще коснусь в следующей главе.

Что же касается окраски глаз, то нужно обратить внимание на то обстоятельство, что и у обычного шиншилла наблюдаются в этом отношении различия. В Германии одним из условий для премирования шиншилла являются темнокоричневые глаза, и поэтому животные с другим цветом глаз встречаются редко. В Америке же стандарт допускает шиншилла с голубыми, коричневыми и серыми глазами. Первый заводчик шиншиллового кролика Дыбовский называет окраску глаз своих животных темносерой. Кастль определенно указывает, что его желтые шиншилла имеют обычную для шиншилла окраску глаз, а именно серую. Наши желто-зонарные шиншилла также имеют такую же окраску глаз, как и использованные нами нормально окрашенные шиншилла, а именно темнокоричневую.

Таким образом в окраске глаз шиншилла должен играть роль какой-то другой еще неизвестный фактор, который может быть оказывает некоторое влияние и на пигментацию волос.

То обстоятельство, что наш желто-зонарный шиншилла, шкурка которого почти лишена пигмента, имеет темнокоричневые, т. е. относительно сильно пигментированные глаза, является интересной особенностью, которая возможно станет понятной, когда будет произведен генетический анализ окраски глаз у шиншилла. Я надеюсь в ближайшее время выяснить этот сомнительный пункт, так как недавно мне удалось получить нормально окрашенного (темного) шиншиллового кролика с серыми глазами.

Американский стандарт, как сказано было выше, наряду с коричневыми и серыми глазами допускает у шиншилла и голубые глаза. Мне точно неизвестно, идет ли здесь речь о действительно голубом цвете или же лишь о некотором изменении серого цвета. Из сообщения Савина (1928) мне стало известно, что над вопросом о наследовании голубой окраски глаз у шиншилла работает в настоящее время американский генетик Ибсен. Как

сообщает Савин, Ибсен нашел, что голубая окраска глаз у шиншилла является рецессивной по отношению к коричневой окраске. По Ибсену между окраской глаз и окраской шкурки в данном случае не существует никакой связи.

Упомянутые выше  $c^{chi}e$ -животные имеют фактор зонарности. Каствль повидимому еще не вывел  $c^{hi}BDea$ -животных, а также и мы не имели их к моменту публикации работы Коссвига. В настоящее время мы их уже получили. Фенотипически прежде всего бросается в глаза акроме-

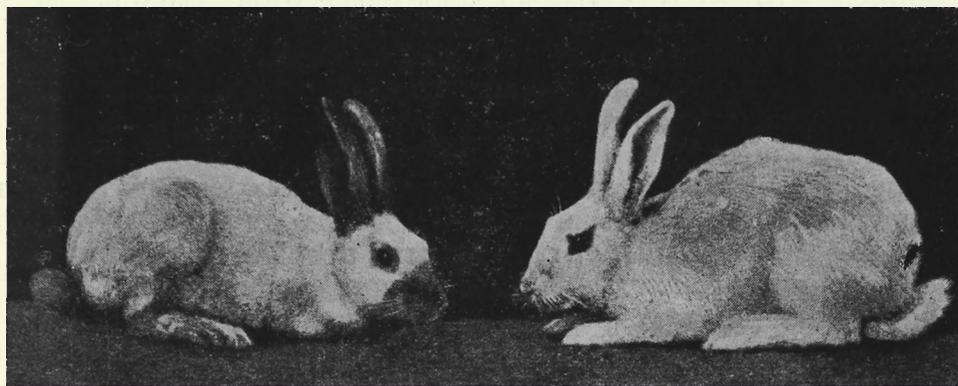


Рис. 5. Желтый и желто-зонарный шиншилла из одного помета

ланистическая расцветка, судя по которой кроликовод назвал бы их плохо-окрашенными русскими горностаевыми, по имеющимся в отличие от последних темнокоричневые глаза, как и подобает желто-зонарному шиншилла. За исключением окраски акр желтый шиншилла по цвету также белый или скорее грязно-белого цвета; он выглядит еще «грязнее», чем желто-зонарный шиншилла. Так, как вследствие отсутствия фактора зонарности пигмент локализуется не только в кончике остевых волос, но и распространяется по всему волосу, это придает  $c^{chi}BDea$ -животному еще более темный налет, чем мы наблюдаем у  $c^{chi}BDea$ -кроликов. Различие между этими двумя типами столь резко, что хорошо видно не только на цветных рисунках, но и на фотографии (рис. 5). На рисунке изобра-

жены два однопометника — брат и сестра, один — желтый, другой — желто-зонарный шиншилла в пятимесячном возрасте (♂ 1513 А и ♀ 1515 А). В более позднем возрасте и особенно в зимнее время пигментация становится еще интенсивнее.

Впрочем пигментация не вполне равномерна; пигментированные участки чередуются с участками без пигмента или с очень небольшим содержанием его. Это напоминает окраску *CBDea*-животных (тюрингены). Я уже упоминал, что желтая окраска без фактора зонарности не является чисто желтой и здесь наблюдается чередование светлых участков со слегка голубоватыми, темными. Кролики желтой окраски образуют таким образом не только желтый пигмент, но обладают еще некоторым количеством темного пигмента на голубовато окрашенных участках тела; и повидимому это наличие темного пигмента представляет собой как раз то, что мы находим у *c<sup>chi</sup>BDea*-кроликов, желтый пигмент которых подавляется геном *c<sup>ch</sup>*.

Животных *c<sup>d</sup>BDe* я до сих пор еще не вывел. Незначительная разница в фенотипе между *c<sup>chi</sup>* и *c<sup>d</sup>*-животными дает основание предполагать, что желтый светлый шиншилла только очень немногим должен отличаться от желтого темного шиншилла; можно ожидать однако, как уже сказано, что *c<sup>d</sup>BDe* будут несколько беднее пигментом, чем *c<sup>chi</sup>BDe*-кролики.

Что касается желтого мардера, то я получал его до сих пор только генотипа *c<sup>m</sup>BDea*, т. е. без зонарности. Этот кролик имеет большое фенотипическое сходство с *c<sup>chi</sup>BDea*-животными: желтый мардер по фенотипу является плохо окрашенным горностайчиком с грязно-белой шерстью. Пигмент, как и у желтого шиншилла, ограничен лишь остевыми волосами и, как и следует ожидать, ввиду того, что мы имеем дело с низшей ступенью альбиносии, является еще более редуцированным. Характерная для мардер-кролика темная спинная полоса у желтого мардера выражена очень слабо, напоминая слабые рисунки пятен у крыс, так называемые «ghost pattern». Как и у желтого шиншилла, так и у желтого мардера влияние фактора *e* выражается в неравномерной пигментации. Сте-

пень пигментации здесь повидимому находится еще в большей зависимости от температуры. Приближение к русскому горностаевому выступает еще в том, что глаза слабее пигментированы и в полутьме отсвечивают красным.

В последнее время мы создали желтых горностаевых как с геном *A*, так и без него. В подстрочном примечании к своей работе Коссвиг отметил, что желтые горностаевые слабо акромеланистичны. Действительно *c<sup>H</sup>BDea*-животные имеют явственную окраску конечностей, хотя и слабее выраженную, чем у желтого мардера. Здесь также играет значительную роль температура, при которой выращивались животные.

Желтые горностаевые с геном зонарности, т. е. *c<sup>H</sup>BDeA*, благодаря расположению пигмента зонами являются еще более осветленными. Окраска конечностей здесь иногда настолько слаба, в особенности, если она видоизменяется высокой температурой, что на первый взгляд этих животных можно принять за альбиносов.

Таблица III дает нам обзор действия генов альбинос-серии в соединении с фактором *e*.

Следует подчеркнуть особенно то обстоятельство, что в этом комбинационном ряду при совокупном действии одного из высших по доминантности факторов альбинос-серии с низшим типом пигментации, как мы хотели бы назвать комплекс генов *BDe*, получается фенотип совершенно сходный с тем, который мы имеем в результате комбинации высшего типа пигментации *BDE* с низшим фактором альбинос-серии. Таким образом в то время как при наличии *BDE* необходимо присутствие фактора *c<sup>H</sup>* для того, чтобы образовалась горностаевая расцветка, при наличии *BDe* кролик с расцветкой типа горностаевого получается уже при действии фактора *c<sup>m</sup>* и даже *c<sup>chi</sup>*. Таким образом, если мы говорим о мардер-гене, о гене горностаевой расцветки и т. д., то должны при этом иметь в виду, что только при определенной комбинации факторов мардер-ген обуславливает окраску куньего кролика, а фактор горностаевого обуславливает горностаевую расцветку, в то время как при другой комбинации ген мардера может дать горностаевого кролика.

Таблица III

Типы альбиносэрии в комбинации с генами *BDe*

Генотип	Фенотип	Порода	Состояние пигмента
1. <i>CBDeA</i>	Желто-зонарный	+ <i>P</i> = желто-се- ребристый	Почти исключи- тельно желтый пиг- мент
2. <i>c<sup>chi</sup>BDeA</i>	Грязно-белый	—	Следы темного пигмента в вер- хушках остевых волос
3. <i>c<sup>d</sup>BDeA</i>	Не выведен	—	—
4. <i>c<sup>m</sup>BDeA</i>	Не выведен	—	—
5. <i>c<sup>H</sup>BDeA</i>	Желто-зонарный горностаевый	—	Очень слабый акромеланизм
6. <i>c<sup>a</sup>BD:A</i>	Альбинос	Польский или «немецкий горно- стаевый»	Полное отсут- ствие пигмента
7. <i>CBDea</i>	Желтый (черепа- ховый)	Тюрингенский	Наряду с жел- тым пигментом имеется немного черного
8. <i>c<sup>chi</sup>BDea</i>	Грязно-белый с горностаевыми от- метинами	—	Акромеланизм, следы темного пиг- мента в остевых волосах
9. <i>c<sup>d</sup>BDea</i>	Не выведен	—	—
10. <i>c<sup>m</sup>BDea</i>	Грязно-белый с горностаевыми от- метинами	—	Акромеланизм, следы темного пигмента в осте- вых волосах, сла- бая спинная по- лоса
11. <i>c<sup>H</sup>BDea</i>	Желтый горно- стаевый	—	Слабый акrome- лализм
12. <i>c<sup>a</sup>BDea</i>	Альбинос	Польский или «немецкий горно- стаевый»	Полное отсут- ствие пигмента

Мне самому еще не приходилось получать комбинации факторов  $b$  и  $d$  с генами альбиносерии, но Кастль в своей последней работе, уже сообщает об этом некоторые данные. Так по данным Кастля  $c^{chi}bDEa$ , т. е. коричневые шиншилла без гена зонарности сходны с обыкновенной гаванной, а кролики  $c^{chi}bDEA$ , т. е. коричнево-зонарные шиншилла имеют вид коричнево-зонарных без желтого. Кастлем получен также и голубо-зонарный шиншилла ( $c^{chi}BdEA$ ). Голубо-зонарный шиншилла представляет собой один из немногих выведенных кролиководами комбинационных типов фактора, шиншилла с другими (нежели  $BDE$ ) факторами окраски. Кроликовод М. Мик из Калифорнии, руководствующийся в своей работе законами Менделя, вывел в 1924 г. кролика так называемую «голубую белку» (blue Squirrel), названного так вследствие сходства шкурки со шкуркой русской белки.

Голубая белка есть не что иное, как голубо-зонарный шиншилла. Имеет ли выведенный во Франции кролик *Petit-gris Suisse* такой же генотип, как то думает Мик, или же это зонарная белка, — подлежит еще исследованию. Мне пока не приходилось видеть голубо-зонарного шиншилла, но я считаю вполне вероятным, что именно голубо-зонарный шиншилла, или даже скорее «беличье-зонарный» ( $c^{chi}bdEA$ ) дадут особенно хорошую имитацию настоящей белки. Обыкновенному, «кролику-белке» недостает характерной для настоящей белки перламутровости, и есть основание предполагать, что эта перламутровость может быть ему придана путем соединения  $c^{chi}A$  с генотипом «белки». Таким образом быть может этот несуществующий ныне генотип  $c^{chi}bdEA$  даст породу кроликов с большим будущим.

## 6. ТИПЫ МНОЖЕСТВЕННОЙ АЛЛЕЛОМОРФЫ $E$

Четвертый фактор темной пигментации —  $E$  — входит в аллеломорфу, содержащую кроме него три гена:  $e$ ,  $E^D$  и  $e^J$ . Множественная аллеломорфа  $E$  является в настоящее время единственной, в которой был найден фактор, доминирующий над соответствующими факторами дикого типа. Этим

геном является  $E^D$ , фактор доминантного или вернее эпистатического черного цвета<sup>1</sup>.  $CBDEa$  и  $CBDE^D a$ -кролики ничем не отличаются друг от друга; оба интенсивно черные. Только тогда, когда мы получим эти генотипы в комбинации с фактором  $A$ , можно будет обнаружить, что мы имеем дело с разными генами.  $CBDEA$ -кролик является, как известно, зонарным; ген  $A$  превращает черный в зонарный, и следовательно зонарная окраска эпистатична над черной. Кролик  $CBDE^D A$ , несмотря на присутствие гена зонарности, остается черным, так как  $E^D$  эпистатично над  $A$ . Правда, эпистаз здесь неполный, и среди черных волос как правило попадаются и отдельные зонарные волосы, в особенности на затылочной части. Необходимым условием для эпистаза  $E^D$  над  $A$  является гомозиготность по  $E^D$ . У гетерозиготов мы находим промежуточное состояние.

Кролики с генотипом  $\frac{CBDE^D A}{CBDEA}$  или  $\frac{CBDE^D A}{CBDeA}$  являются зонарными, но значительно более темными, чем нормальное животное дикой окраски. Другим отличием от дикого типа является окраска брюшной стороны; брюхо, правда, светлее (у дикого типа более белое), чем очень темная по большей части спинка, но тем не менее на нем заметна значительная пигментация. Кролиководы называют таких кроликов железно-серыми (eisengrau). Железно-серая окраска является таким образом признаком гибридности, и кролиководам уже давно хорошо известно, что разводить в чистоте железно-серых бельгийских великанов не удается. Они обладают генотипом  $\frac{CBDE^D A}{CBDEA}$  и поэтому при скрещивании друг с другом всегда расщепляются на зонарных, железно-серых и черных.

Исторически проследить происхождение фактора  $E^D$  трудно, так как лишь теперь, после генетических исследований, стало ясно различие между  $E$  и  $E^D$ . Частое появ-

---

<sup>1</sup> Помимо гена  $E^D$  из множественной аллеломорфы  $E$ , у кролика есть еще ген, доминирующий над соответствующим фактором дикого типа. Этот ген английской пятнистости  $En$ , с которым мы познакомимся ниже. *Ред.*

ление этого фактора у старейших пород кроликов, как-то: бельгийских великанов и французских баранов быть может говорит за то, что начальное появление этого фактора надо искать среди них. Железно-серые бельгийские великаны разводятся уже издавна. У разводимых в Германии чисто черных пород кроликов, как например аляска, фактор  $E^D$  не встречается, по крайней мере насколько говорят об этом мои изыскания. Напротив, по данным К а с т л я



Рис. 6. Японский кролик.

(1926) фактор  $E^D$  является характерным для разводимой в Америке, преимущественно в Канаде, породы «черный сибирский заяц» (Black Siberian Hare), которая по данным Мика ввезена в Америку приблизительно около 10 лет тому назад и происходит по всей вероятности от бельгийского великана. Речь идет повидимому о породе, у которой фактор зонарности был удален путем комбинационного разведения, а фактор  $E^D$  сохранен (по всей вероятности наряду с  $E$ ).

Третьим фактором  $E$ -ряда является фактор японской расцветки  $e^J$  или  $e^P$ , имеющийся у японского кролика (рис. 6). Подобно тому, как в альбиносерии, так и в  $E$ -ряду наблюдается постепенная, ступенчатая, редукция пигмента, но в то время, как в альбиносерии редукция начинается с исчезновения желтого пигмента, в  $E$ -ряду исчезает темный

пигмент и то не полностью, а частично<sup>1</sup>. Вследствие вызванного фактором японской расцветки частичного выпадения темного пигмента образуется черно-желтая пятнистость — мозаичность, при которой некоторые места туловища «полностью окрашены», т. е. являются черными, в то время как другие окрашены в чисто желтый цвет. Следует отметить, что наиболее интересной особенностью японского фактора является то, что вызванная им желтая окраска целиком соответствует тому желтому цвету, который возникает при воздействии самого рецессивного члена  $E$ -ряда —  $e$ , в то время как вызванный им черный цвет по видимому равнозначен черному, обусловливаемому доминантнейшим фактором  $E$ -ряда, т. е.  $E^D$ , но не  $E$ . Обычные японские кролики обладают генотипом  $CBDe^jA$ , следовательно генетически являются зонарными японскими. В тех местах тела, где наблюдается темная окраска, зонарное расположение пигмента отсутствует полностью, и следовательно темные места являются чисто черными, даже и на брюхе; следовательно черный цвет у японских кроликов эпистатичен по отношению к фактору зонарности. В тех же местах тела, где кролик светло окрашен, окраска их типично желто-зонарная, и вследствие этого нечерные участки брюха являются белыми; следовательно желтый цвет у японского кролика гипостатичен по отношению к зонарности.

[Недавно Дубинин (1932) сделал интересную попытку объяснить описанное выше своеобразное действие гена японской расцветки с точки зрения так называемой теории центрального действия гена предполагая, что ген  $e$  является мутацией определенной части гена  $E$  или  $e$ , причем другая часть того же самого исходного гена осталась неизменной.

Японский кролик — французского происхождения. Первые японские кролики появились на Всемирной парижской

---

<sup>1</sup> По этой причине ген  $E$  называется геном «полного распространения» черного пигмента, ген  $e^j$  — геном «частичного распространения» и последний ген  $e$  — геном «нераспространения» черного пигмента (Extension, partial extension или restriction и non-extension); отсюда американские символы:  $E$ ,  $e^j$  или  $e^D$  и  $e$ . Ред.

выставке в 1889 г. Мы не можем ныне определить, у какой породы путем мутации произошел японский фактор. Из того факта, что эта порода с самого начала разводится в генотипе  $CBDe^jA$  и следовательно отличается от зонарно-серого типа только своим геном японской расцветки, можно сделать предположение, что этот фактор берет свое начало от одной из зонарно-серых пород.

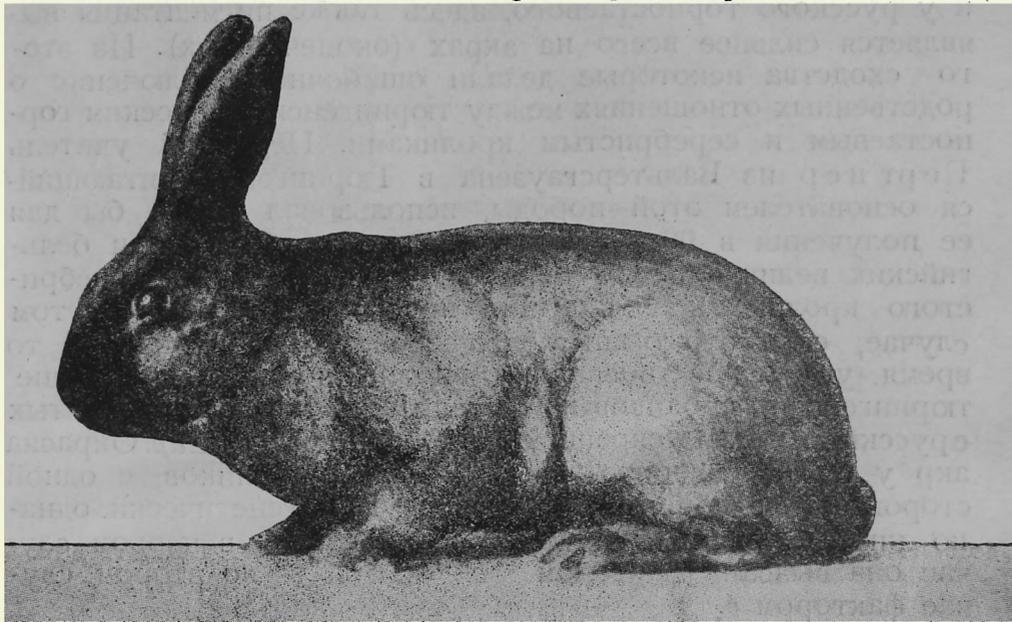


Рис. 7. Тюрингенский кролик.

О самом рецессивном в разбираемой множественной аллеломорфе гене  $e$  мы уже говорили. Он присутствует у тюрингенского кролика (рис. 7), который обладает генотипом  $CBDea$ . Ген  $e$  в соединении с геном зонарности культивируется в Германии и других государствах у светложелтых кроликов, обладающих генотипом  $CBDeAP$ , где  $P$  обозначает доминантный фактор серебристости. Далее генотип  $CBDeA$  (может быть  $+y_1y_2\dots$ ) является повидимому свойственным очень распространенной на западе САСШ породе красных новозеландских кроликов (New Zealand Reds).

Фактор *e* обуславливает дальнейшую степень осветления. У тюрингенского кролика, так же как у японского, имеются желтые и темные участки, но в противоположность японскому темные места не чисто черного цвета, но и в них наблюдается сильная редукция, ослабление черного пигмента, так что темные места имеют вид скорее голубоватых, чем черных. Подобно тому как у мардер-кролика и у русского горностаевого, здесь также пигментация является сильнее всего на краях (оконечностях). Из этого сходства некоторые делали ошибочное заключение о родственных отношениях между тюрингенским, русским горностаевым и серебристым кроликами. Немецкий учитель Пертнер из Вальтерсгаузена в Тюрингене, считающийся основателем этой породы, использовал будто бы для ее получения в 90-х годах русских, серебристых и бельгийских великанов. Об окраске использованного серебристого кролика к сожалению ничего неизвестно; в том случае, если это были желто-серебристые кролики, в то время (уже существовавшие, вполне понятно) получение тюрингенских кроликов из скрещивания желто-серебристых с русскими, т. е. из скрещивания  $CBDeAP \times c^H BDEar$ . Окраска акр у русских горностаевых и мардер-кроликов, с одной стороны, и у тюрингенских — с другой, генетически однако ничего общего между собой не имеет; в первом случае она вызвана фактором  $c^H$  или  $c^m$ , во втором случае фактором *e*.

В последнее время Вальтер Шульц снова пытался поставить в родственную связь тюрингенского кролика и мардер-кролика.

«Можно считать вполне достоверным, — пишет Шульц, сам до сих пор не ведший работы с мардер-кроликом, — что мардер-кролик содержит гены тюрингенского кролика в широком смысле этого слова». Какого мнения можно придерживаться с точки зрения генетики об этих шульцевских «тюрингенских генах в широком смысле» показал уже Коссвиг (1927). Шульц в одной из своих последних работ опять полемизирует с Коссвигом.

Однако насколько ценны сами по себе экспериментальные работы Шульца, настолько эти теоретические

построения, касающиеся генетических вопросов, страдают недостаточным пониманием фактов и теоретических представлений генетики, так что всякое продолжение дискуссии является бесцельным.

Во всяком случае Вальтер Шульц совершенно правильно указал на то, что окраска у желтых животных чрезвычайно сильно варьирует. Коссвиг полагает, что раз-

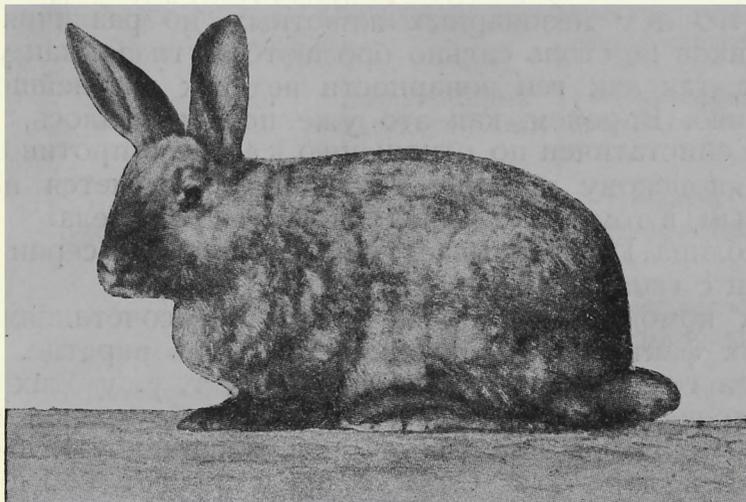


Рис. 8. Светлый тюрингенский кролик.

ница в окраске желтых кроликов стоит в зависимости от присутствия фактора *B* или *D* или обоих вместе. Это вполне правильно; все комбинации от *BDe* до *bde* являются более или менее желтыми, как это было уже отмечено в главе 4. Но и помимо разных комбинаций с другими рецессивными факторами пигментации наблюдается еще большая вариация фенотипа, обусловленного генотипом *CBDea*. На рис. 8 изображен желтый кролик (♂ 1635) значительно более светлый, чем тюрингенский кролик на рис. 7. На рисунках разница даже не так велика, как в действительности; но кроме того существуют еще более светлые желтые кролики. Даже если учесть значение температуры для модификации

желтой окраски, как это показали Шульц и Коссвиг<sup>1</sup>, все же этим нельзя объяснить целиком всю изменчивость *CBDea*-животных. Я считаю вероятным, что здесь замешаны еще и другие члены из той же множественной аллеломорфы *e*. Верно ли это предположение, должны дать ответ дальнейшие исследования темных и светлых тюрингенских кроликов.

Окраска желто-зонарных подвергается тем же колебаниям, что и у незонарных животных, но различия среди *A*-кроликов не столь сильно бросаются в глаза, как у *a*-животных, так как ген зонарности ведет к дальнейшему осветлению. Впрочем, как это уже подчеркивалось, *A* полностью эпистатичен по отношению к *e*, т. е. в противоположность японскому кролику *eA*-животное является целиком зонарным, в том числе и на темных участках тела.

Таблица IV показывает действие генов *E*-серии в комбинации с генами *BD*.

На комбинациях *E*-ряда с другими сочетаниями пигментных факторов мы остановимся лишь вкратце. *CBde<sup>j</sup>A* является генотипом голубых японских, т. е. у этих животных черная окраска заменяется голубой, причем фактор голубой окраски эпистатичен над зонарностью. Соответственно и животные *CbDe<sup>j</sup>A* представляют собою японских кроликов с окраской гаванны, причем эта окраска гаванны эпистатична над зонарностью. С теоретической точки зрения представляют интерес полученные впервые Пеннеттом *c<sup>chi</sup>BDe<sup>j</sup>A*-кролики, т. е. шиншилла-японцы. Вследствие наличия фактора шиншилла желтый пигмент выпадает, и таким образом все те места, которые у нормального японского кролика окрашены в желтый цвет, являются у «японского шиншилла» белыми. *c<sup>chi</sup>BDE<sup>D</sup>A*-животные гомозиготные по гену *E<sup>D</sup>* шиншилла, гораздо темнее нормального шиншилла; мы их называем кофейно-коричневыми (kaffeebraun). Кастль (1926) называет их

<sup>1</sup> Способность разводимых в СССР тюрингенов к изменению окраски под влиянием температуры установлена и более углубленно проанализирована специальными опытами Ильина в лаборатории Московского зоопарка. *Ред.*

Типы множественной аллеломорфы *E* в комбинации с генами *BD*

Генотип	Фенотип	Порода	Состояние пигмента
1. <i>CBDE<sup>D</sup>A</i>	Железно-серый (если <i>E<sup>D</sup></i> в гетерозиготном состоян.)	Железно-серый бельгийский великан	При гомозиготности почти совершенно черный
2. <i>CBDEA</i>	Зонарно-серый	Зонарно-серый бельгийский великан	«Полная» (сплошная) пигментация
3. <i>CBDe<sup>J</sup>A</i>	Черно-желто-белый	Японский	Частичное выпадение темного пигмента
4. <i>CBDeA</i>	Желто-зонарный	+ <i>P</i> = желто-серебристый	+ выпадение темного пигмента
5. <i>CBDE<sup>D</sup>a</i>	Интенсивно-черный	Черный сибирский заяц	«Полная» (сплошная) пигментация
6. <i>CBDEa</i>	То же	Аляска	То же
7. <i>CBDe<sup>J</sup>a</i>	Черно-желтый	—	Частичное выпадение темного пигмента
8. <i>CBDea</i>	Желтый	Тюрингенский	+ полное выпадение темного пигмента

«сепия». При гетерозиготности *E<sup>D</sup>*, как сообщает Кастль, получается стально-голубой шиншилла. Также и *E<sup>D</sup>A* в соединении с *d* или *b* обуславливает новые голубые соответственные коричневые типы, отличающиеся от *BdE* соответственно *bDE*. Все эти многочисленные новые комбинации в виде пород до сих пор однако не разводятся.

## 7. ТИПЫ МНОЖЕСТВЕННОЙ АЛЛЕЛОМОРФЫ А (зонарность и огнистость)

Последним из до сих пор известных основных аллеломорф для окраски кролика является А-ряд, состоящий из трех факторов. Между доминантным фактором зонарной, дикой, окраски А и рецессивным фактором а находится еще фактор огненной окраски  $a^t$ . Точно так же, как и в других рядах, так и здесь фенотипы, обусловленные средним членом ряда аллеломорф, образуют как бы переход от одного крайнего типа к другому. Для типа дикой окраски характерны, во-первых, зонарное распределение пигмента в волосяном покрове верхней поверхности туловища, и, во-вторых, наличие белого брюха. Фактор огненной окраски или «огнистости» вызывает белое или по крайней мере светлое брюхо, светлые отметины на затылке, вокруг глаз и на ушах, но не препятствует волосяному покрову верхней поверхности туловища быть таким же, как и при наличии фактора а, т. е. без зонарности. Обозначение свое «фактор огненной окраски» он носит не совсем по праву. Во всяком случае фактор этот присущ черно-огненному кролику с генотипом  $CBDEa^t$ ; брюхо и указанные отметины у этой породы огненного цвета, но эта желто-красная окраска не есть результат действия самого фактора огненной окраски, но обуславливается влиянием особых факторов окраски, которые Пап (1921) обозначил символами  $y_1$ ,  $y_2$ .... Факторы эти до сих пор еще точно не исследованы, но дело идет по всей вероятности о полимерных факторах, т. е. о нескольких парах факторов, действующих в одном направлении и следовательно, тем в большей мере повышающих интенсивность окраски, чем большее количество их присутствует. Если этих факторов нет у черно-огненного кролика, то брюхо его оказывается лишь слегка окрашенным в желтый цвет и почти белым. Полная наследственная формула черно-огненного кролика таким образом имеет следующий вид:  $CBDE a^t y_1 y_2$ ....

Из этого следует, что черно-огненный кролик в своем нынешнем виде не является первичным мутационным типом,

но представляет собой комбинационную форму; это подтверждается также и историей его происхождения. Черно-огненный кролик, именуемый на своей родине Black and tan, появился в Англии в 80-х годах прошлого столетия. Судя по всем данным, в образовании его принимал в большой мере участие дикий кролик, и, по видимому, как и у многих мутационных типов кролика, фактор этот появился впервые у содержащихся в неволе диких кроликов. О первых черно-огненных говорится совершенно ясно, что они были «скорее кремовыми или серо-коричневыми, чем действительно огненными» (Маллих, 1919). Истинную же огнистость придали черно-огненному кролику лишь путем скрещивания его с так называемым заячьим кроликом, старой породой, для которой характерно как раз присутствие у-фактора. И в настоящее время практикуется временами скрещивание черно-огненных с заячьими кроликами ( $CBDEa'u_1\dots \times CBDEAu_1u_2\dots$ ) с целью увеличения интенсивности огненных отметин. Скрещивание это дает  $F_1$ -животных с фенотипом заячьего кролика, а в  $F_2$ -заячьих кроликов и черно-огненных, и среди последних комбинации с усиленной огненной окраской.

На воле был обнаружен однажды черно-огненный кролик, описанный Бремом в «Жизни животных», на основании сообщения Эрнста в немецкой охотничьей газете «Deutsche Jägerzeitung». Животное это имело желто-коричневую окраску ног, до голеностопного сустава. Имеем ли мы у этой особи дело с мутацией, вполне соответствующей фактору огненной окраски, из описания однако не ясно.

Фактор огненной окраски (а также и факторы  $u_1u_2\dots$ ) могут быть соединены и с другими комбинациями окрасок. Таким образом разводят голубо-огненных ( $CBdEa'u_1u_2\dots$ ), гаванна огненных ( $CbDEa'u_1u_2\dots$ ), золотисто-огненных (вероятно  $CBDea'u_1u_2\dots$ )<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Сам я эту комбинацию еще не выводил и до сего времени не имел случая анализировать золотисто-огненных кроликов.

Я имею однако в своем распоряжении животных  $CBDea'u_1u_2\dots$ , т. е. золотисто-огненных без факторов «огнистой» окраски  $u_1 u_2$  и т. д.

Большинство из этих пород имело небольшое распространение, наибольшим успехом пользуется черно-огненный кролик благодаря резкому контрасту его цветов (черный и желтый).

За последнее время английские заводчики сделали попытки скрестить фактор огненной расцветки с геном шиншилла. Таким образом за последние годы выведены три новые породы: черно-огненный шиншилла, названный серебристой куницей (Silver Marten) с генотипом  $c^{chi}BDEa^t$ , голубо-огненный шиншилла («серебристый соболь») с генотипом  $c^{chi}BdEa^t$ , и гаванно-огненный шиншилла («серебристый бобер») с генотипом  $c^{chi}bDEa^t$ . Теоретически эти комбинации представляют интерес постольку, поскольку (судя по описаниям — до сих пор мне не приходилось видеть эти типы) они фенотипически почти совершенно идентичны с обыкновенными «огненными» кроликами без факторов  $y_1y_2$  и т. д. Даже если имеются все эти факторы или часть их, то и в этом случае желтый или красноватый пигмент (красный является видоизменением желтого) вполне подавляется действием гена шиншилла. В то время как обыкновенный огненный кролик без полимерных факторов интенсивности имеет слегка желтоватое брюхо и такие же отметины, кролик  $c^{chi}BDA^t y_1y_2\dots$  имеет чисто белое брюхо и чисто белые «огнистые» отметины. Спина кролика  $c^{chi}BDEa^t$  в столь же малой степени видоизменяется под влиянием гена шиншилла, как и в случае пигментации незонарного шиншилла ( $c^{chi}BDEa$ ).

По данным Мика (1928) шиншилла-огненные кролики ( $c^{chi}BDEa^t$ ) были выставлены впервые во Франции два года тому назад под названием черно-серебряных (Noir Argente).

---

У этих животных шкурка желтая, как у тюрингенских, брюхо же почти белого цвета и такого же цвета и остальные характерные для кролика огнистой расцветки отметины. Возможно, что с добавлением у факторов более или менее изменится желтая окраска шкурки: по всей вероятности желтый пигмент перейдет в красноватый, что и дает основание названию *goldloh* (золотисто-огненный). Вероятно красные новозеландские кролики также обладают этими факторами  $y_1 y_2\dots$

## 8. ПРОЧИЕ ТИПЫ ОКРАСКИ

Помимо факторов *C*, *B*, *D*, *E*, *A*, насколько это сейчас известно, лишь немного других генов имеет значение для окраски в качестве модификационных факторов. Так как выше я уже упоминал эти факторы, то здесь я могу быть краток.

Фактор *h* был упомянут выше при обсуждении голубых венских кроликов. Благодаря присутствию *h* окраска голубых венских кроликов становится несколько светлее. Ген *h* также ослабляет и окраску гаванны и кролика-белки. Лично я не ставил специальных опытов по этому фактору.

О факторе *u* у заячьего кролика была только что речь, и было сказано, что здесь очевидно мы имеем дело с совокупным действием нескольких пар факторов в одном направлении (полимерия). Точное исследование этих генов в настоящее время не могло быть мною произведено. *u*-факторы, которые превращают желтый пигмент в красноватый, уже давно культивируются у заячьего кролика с генотипом *CBDEAu<sub>1</sub>u<sub>2</sub>....*

Заячий кролик, названный англичанами Belgian Hare (бельгийский заяц), имеет юдинаковое происхождение с бельгийскими великанами. Но уже к началу XIX столетия различали эти породы. Уже в то время среди зонарных животных встречались отдельные индивиды с красноватым оттенком, и после длительного подбора в дальнейшем удалось очевидно путем накопления различных *u*-факторов получить кроликов, напоминающих по своей окраске зайца. Сходство кроликов этой породы с зайцем еще более увеличилось в дальнейшем вследствие разведения особей с экстерьером, приближающимся к зайцу. Заячьи кролики являются и ныне широко распространенной породой, и от нее произошла и самая молодая из мутационных пород — рекс-кролики.

## 9. ТИПЫ ПЯТНИСТОСТИ

Помимо окраски также и та или иная расцветка шерстного покрова ведет к образованию породы. Расцветка по большей части является следствием того, что некоторые

участки шерстного покрова пигментированы, другие же — белы; такие животные являются пятнистыми.

Расцветка кожных покровов, образующаяся из сочетания пигментированных и непигментированных участков шерстного покрова кожи, перьевого наряда и т. д., нередко называется частичным альбинизмом.

Ильиным предложено (1928) следующее подразделение частичного альбинизма на 5 основных групп с точки зрения фенотипического выражения этого признака:

1. Серебристость: белые волосы перемешаны с пигментированными (пример: серебристые кролики, шампань и т. п.).

2. ЛеЙцизм: все волосы лишены пигмента, но кожа или глаза (или то и другое) пигментированы (пример: белые венские кролики).

3. Акромеланизм: только «акры» пигментированы, туловище — белое (пример: горностаевый кролик).

4. Метамероидная пятнистость с распределением пятен по схеме начальных точек депигментации (Ильин) и центров пигментации (Эллин и Кастль) (пример: голландский кролик).

5. Прочие, неметамероидные виды пятнистости; (пример: английский пятнистый кролик)<sup>1</sup>.]

Здесь прежде всего должна быть упомянута серебристость, хотя при этом собственно говоря мы не имеем дела с пятнистостью в узком смысле слова. Серебристость обуславливается тем, что среди пигментированных волос находятся в большем или меньшем количестве отдельные непигментированные волосы. У кролика различают два типа серебристости: доминантную и рецессивную. Факторы, вызывающие доминантную серебристость, обозначаем символами  $P_1P_2$ ..... Мархлевский (1924) недавно сделал попытку анализа доминантной серебристости и при этом пришел к заключению о существовании трех пар факторов; чем больше пар  $P$ -факторов имеется у данной особи, тем боль-

---

<sup>1</sup> Подробнее см. в работе: Ильин Н. А. Распределение и наследование белых пятен. Труды лаборатории Московского зоопарка. Т. 4 1928 г.

ше степень серебристости. По данным этого автора нельзя говорить о полном доминировании факторов серебристости; это совпадает и с моими собственными наблюдениями. Впрочем уже заранее можно ожидать образования промежуточных форм у гетерозиготов, имея дело с признаком, степень развития которого зависит от полимерных факторов.

Серебристость — довольно частый признак domestикации и у других домашних животных — уже давно появилась у кролика. Можно считать достоверным, что уже в XVIII столетии английскими разводчиками уже были выведены серебристые от содержащихся в неволе диких кроликов. Как известно, незначительные следы серебристости нередки и у дикого кролика. С течением времени, путем комбинации различных факторов серебристости, удалось получить самые различные степени серебристости, а также связать ее с различными окрасками. И доныне серебристые кролики как крупных, так и мелких отродий принадлежат к излюбленным породам. Первичным типом очевидно были серебристые кролики с геном зонарности, т. е. *CBDEAP*; они называются в настоящее время кофейно- или коричнево-серебристыми (*Braunsilber*)<sup>1</sup>.

Уже во времена Ч. Дарвина были распространены черно-серебристые кролики с генотипом *CBDEaP<sub>1</sub>...*; как уже указывалось выше, их называли тогда серебристо-серыми и шиншилла (смотря по степени серебристости). В

---

<sup>1</sup> Судя по их генотипу, они должны были получить название «зонарно-серебристых», тогда как истинными коричнево-серебристыми должны быть названы кролики с генотипом *CbDEAP<sub>1</sub>...* и *CbDEaP<sub>1</sub>...* Все анализированные мною коричнево-серебристые, полученные от известного берлинского заводчика этой разновидности, обладали генотипом *CBDEAP<sub>1</sub>...* Однако весьма возможно, что коричнево-серебристые могут быть генотипически различными. Кроме того, как было указано выше, кофейно-зонарные не резко отличаются от черно-зонарных, а наличие средней или даже сильной степени серебристости ведет к еще большему уравниванию фенотипов. Все коричнево-серебристые так же, как и все темно-серебристые, которых я видел до сих пор, обладают геном зонарности, т. е. имеют белое брюхо. По официальному немецкому стандарту признаются и кофейно- и желто-серебристые также и без гена зонарности, что вытекает из следующих слов: «Кофейно- и желто-серебристые могут обладать белым брюхом и белым низом хвоста». Напротив, голубо-серебристые допускаются немецким стандартом только с генотипом *CBdaP<sub>1</sub>*.

Германии вплоть до недавнего времени они назывались серо-серебристыми (Graunsilber). Тем же самым генотипом окраски обладают так называемые «немецкие большие серебристые» или «Germansilber», отличающиеся от обычных черно-серебристых лишь большим весом. «Мейссенский баран», являющийся комбинационным продуктом черно-серебристых и французских баранов, был получен в Мейссене в 1910 г. Кролики «шампань» или «французские серебристые» (Champagne d'Argent), представляют собой кроликов с большой серебристостью, полученной в результате накопления большого числа факторов серебристости.

Кроме коричнево- и черно-серебристых, разводятся еще голубо- и желто-серебристые, из которых последние в Германии более распространены. Путем комбинации черно-огненных соответственно голубо-огненных с серебристыми кроликами были получены и огненно-серебристые ( $CBDEa^+P_{1\dots}$  и  $CBdaEa^+P_{1\dots}$ ).

Помимо доминантной серебристости у кролика была описана также и рецессивная серебристость. Появление отдельных белых волос в пигментированной шкурке было при этом приписано фактору  $f$ . Новых изысканий с этим фактором не было. Во всяком случае он не имеет значения при образовании пород<sup>1</sup>.

Переходя к типам пятнистости в узком смысле слова, отметим, что у кроликов нам известны два основных вида ее: так называемая голландская пятнистость и так называемая английская пятнистость. Различие между обоими можно уяснить себе отчетливее и лучше сравнением рисунков (9 и 10), чем длинными описаниями. Рисунки эти показывают стандартно расцветенных голландского и английского пятнистых кроликов.

У голландца передняя часть туловища белая, пигментированы лишь щеки и уши. Задняя часть туловища пигмен-

<sup>1</sup> Существование рецессивной серебристости, описанной Герстом (1906 г.) и Гагедурном (1912 г.) ни одним из позднейших исследователей не могло быть обнаружено. Ильин в 1928 г. показал, что Гагедурн мог ошибочно принять за серебристость появление белых или сильно депигментированных волос, нормально наблюдающихся у черных особей к старости, а в некоторых случаях и в более раннем возрасте.

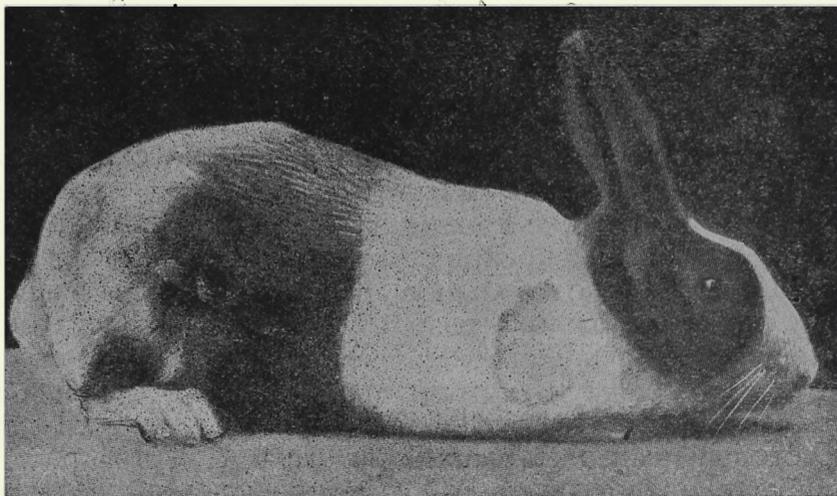


Рис. 9. Голландский пятнистый кролик.

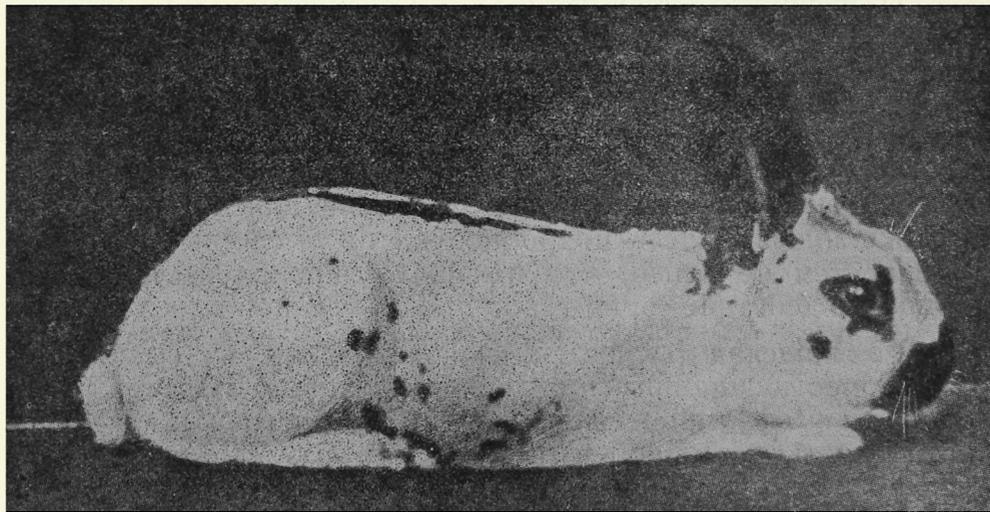


Рис. 10. Английский пятнистый кролик.

тирована кроме задних конечностей, концевая часть коротых белого цвета, что получило название «белых манжет», или «чулочков». Каждый заводчик голландец знает, что не все животные одного помета обладают надлежащей окраской, но что если даже оба родителя были типичными голландцами, расцветка потомков в общем сильно варьирует; отдельные особи сильнее пигментированы, чем изображенный на рисунке кролик, другие — слабее. И если продолжать разведение крайних отклонений пятнистости, можно наблюдать еще большее разнообразие в расцветке. Таким образом можно в результате составить постепенный ряд пятнистости, начиная с животных, имеющих самые незначительные белые отметины в роде белого кончика носа, и кончая индивидами почти целиком белыми. Причина этих столь сильных вариаций лежит в том, что расцветка голландцев представляет собою комплексно обусловленный признак. Пап (1921) принимает четыре пары факторов  $S_1 S_2 S_3 S_4$ , которые в совершенно определенной комбинации  $\frac{s_1 s_2 s_3 s_4}{S_1 S_2 S_3 S_4}$  дают стандартно окрашенного голландца.

В недавнее время Кастль (1926), с одной стороны, и Пеннетт и Пиз (1925, 1926), с другой, опубликовали исследования по генетике голландской пятнистости с различными выводами. В то время как Пеннетт и Пиз стоят на точке зрения близкой к паповской, предполагая совместное действие многих пар факторов, — Кастль объясняет изменчивость пятнистости голландцев зависимостью ее от генов из одной множественной аллеломорфы. Не останавливаясь здесь подробнее на этом спорном вопросе, замечу тем не менее, что по моему мнению здесь нельзя признать действие серии генов множественной аллеломорфы.

Голландская расцветка является одним из самых старых доместикационных признаков кроликов. Известны изображения, относящиеся еще к XVI столетию, кроликов с пятнистостью, сходной с голландской. В XVIII и XIX столетиях в Голландии и в Бельгии усиленно разводился кролик с белыми отметинами, так называемый «брабантский» кролик, который может рассматриваться как прямой пре-

док голландцев, обязанных своими современными формами английским любителям, выведшим этот тип в конце прошлого столетия.

Преимущественно белым голландцем является разводимый уже давно в Германии гузумский голубоглазый (Husumer Blaauge), имеющий только незначительные окрашенные пятна вокруг глаз, на ушах и у основания хвоста.

Цвет пигментированных участков голландцев зависит, само собою понятно, от генотипа по факторам окраски. Разводят голландцев преимущественно черного, голубого и желтого цвета, но встречаются также и типы с черно-зонарно, железно-серой и желто-зонарной окраской.

Если придавать значение данным заводчиков, то самым крайним комбинационным типом голландцев следовало бы считать так называемого белого венского кролика с чисто белой шерстью и голубыми глазами.

Среди кролиководов считается (см. например Бурхардт, 1924), что белый венский был выведен в 1907 г. венским заводчиком Мулки, который постоянно отбирал среди голубых голландцев, наименее окрашенных, особей, пока наконец, не получил чисто белые экземпляры, с голубыми глазами. Во всяком случае как будто есть данные, говорящие за близкое родство, между голландскими и белым венским<sup>1</sup>.

Если скрестить белых венских с одноцветными, то первое поколение очень часто обнаруживает голландскую пятнистость разных степеней. Точно так же часто встречаемые у слабо окрашенных голландцев «стеклянные глаза» (именуемые Кастлем «wall-eye») и гетерохромия радужной оболочки являются признаками, нередко наблюдающимися у гибридов белых венских и одноцветных. Однако несмотря на это сходство в настоящее время уже не подлежит никакому сомнению, что белые венские являются мутационным, а отнюдь не комбинационным типом. За появление характерных признаков, белого венского кролика — белого шерстного покрова и голубых глаз ответственен

---

<sup>1</sup> Последний имеет только то общее с голубым венским, что обе эти породы появились впервые в Вене.

Один фактор «v». Такого взгляда придерживается и Каствль (1926), также обсуждавший вопрос, не является ли белый венский «ультра-голландцем». На основании своих изысканий Каствль пришел к заключению, что фактор белого венского и фактор голландцев наследуется независимо друг от друга и следовательно лежат в различных хромосомах. По мнению Каствля в данном случае наблюдается лишь некоторое сходство в физиологическом действии факторов белой венской и голландской расцветок. Действительно ли существует такое большое сходство, в способе действия обоих факторов, как предлагает Каствль, или же это сходство происходит оттого, что большинство современных венских белых криптомерно содержит фактор голландцев, подлежит по моему мнению специальному исследованию. Для разрешения этого вопроса я доставил несколько лет тому назад специальные опыты, требующие большого промежутка времени.

[Опубликованная автором в 1932 г. работа показала, что лейцизм белых венских кроликов и пятнистость голландских кроликов представляют собой признаки, генетически не имеющие между собой ничего общего. Проявление голландской пятнистости у многих гетерозиготов по белому венскому является результатом того, что белые венские имеют как правило гены пятнистости в криптомерном состоянии. При помощи отбора можно однако вывести белых венских кроликов, лишенных генов пятнистости. Такие кролики при скрещивании с одноцветными не дают пятнистых. Гетерохромия радужных оболочек и «стеклянные» глаза, наблюдаемые у гетерозиготов, окрашенных и белых венских, являются результатом взаимодействия генов пятнистости и гена белой венской окраски. Белые венские без генов пятнистости при скрещивании с одноцветными не дают «стеклянно-глазых» потомков].

Наряду с венскими белыми уже около 10 лет существует еще одна порода с голубыми глазами — саксонский голубоглазый, или саксонский горностаевый кролик. Порода эта разводится в Саксонии и представляет собой результат комбинации белых венских и немецких горностае-

вых. Красные глаза немецких горностаевых были, так сказать, замещены голубыми глазами белого венского с замечательной факторов  $c^aV$  (немецкий горностаевый) факторами  $Cv$  (белый венский).

В противоположность голландской пятнистости, при которой мы имеем небольшое количество пигментных центров-пятен большего или меньшего протяжения, английская пятнистость состоит из большого числа маленьких пигментных пятен, расположение и размеры которых точно стандартизованы у породы «английский пятнистый» (рис. 10). Расцветка головы включает в себе так называемую «бабочку», глазные кольца, пятна на щеках (щечные точки) и ушные пятна. Расцветка туловища состоит из так называемых «цепочек пятен», бокового рисунка, «змейки» (Aalstrich), идущей темной узкой полоской по хребту и характерных темных пятен на ногах.

В то время как пятнистость голландцев представляет собой рецессивный или вернее промежуточно наследующийся признак, английская пятнистость является доминантной. Ее возникновение обуславливается фактором  $En$ , образование же отдельных элементов расцветки вероятно сильно видоизменяется многими модификаторами; точные генетические данные по последнему пункту однако пока отсутствуют. История происхождения английской пятнистости у домашних кроликов показывает нам все же, как на протяжении времени возникли различные типы путем комбинации этого главного фактора  $En$  с теми или другими добавочными факторами.

Время появления главного фактора английской пятнистости  $En$  точно не установлено, но он повидимому моложе, чем фактор, соотв. фактору голландской пятнистости. В прошлом столетии в Западной Европе усиленно разводился кролик с английской пятнистостью, так называемый бельгийский крестьянский кролик (рис. 11). Пятнистость у этой породы гораздо менее закреплена, чем у типичной английской бабочки. Имеются только четыре признака расцветки: темная окраска ушей, кольца вокруг глаз, змейка и рисунок на боках. На голове совершенно отсутствует «бабочка» и пятна на щеках; кролик является

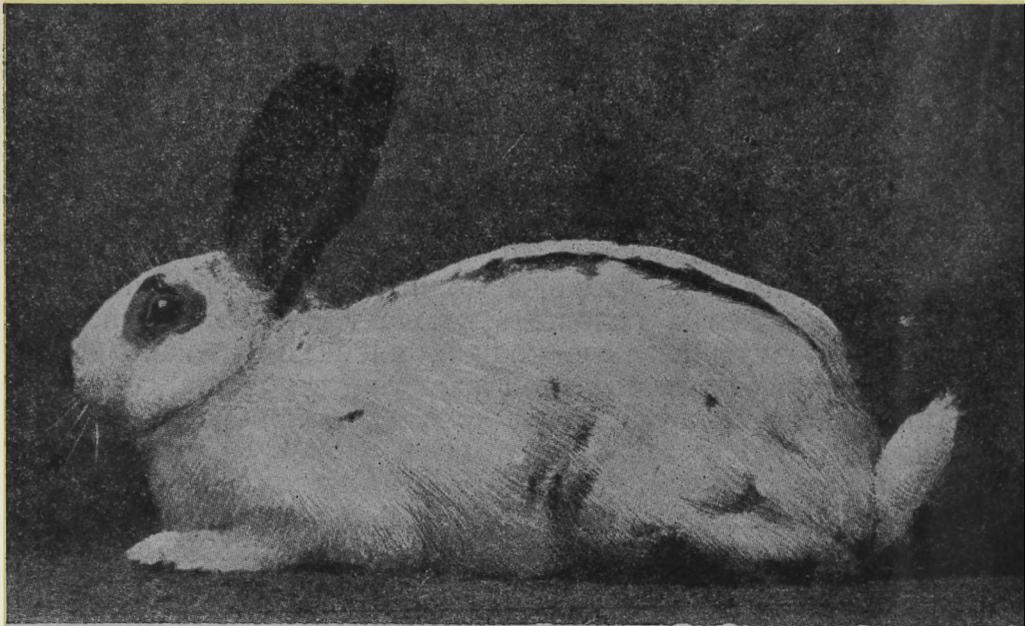


Рис. 11. Бельгийский крестьянский кролик.



Рис. 12. Немецкий пятнистый великан.

белоносым, или, как говорят немецкие кролиководы, «blanknasig». На туловище отсутствуют цепочки, рисунок на боках также значительно слабее, чем у английского пятнистого. Из этих бельгийских местных кроликов в странах Западной Европы возникли различные породы: во Франции — «бабочка» (Papillon), для которой, как об этом, говорит самое имя, в отличие от бельгийского местного кролика

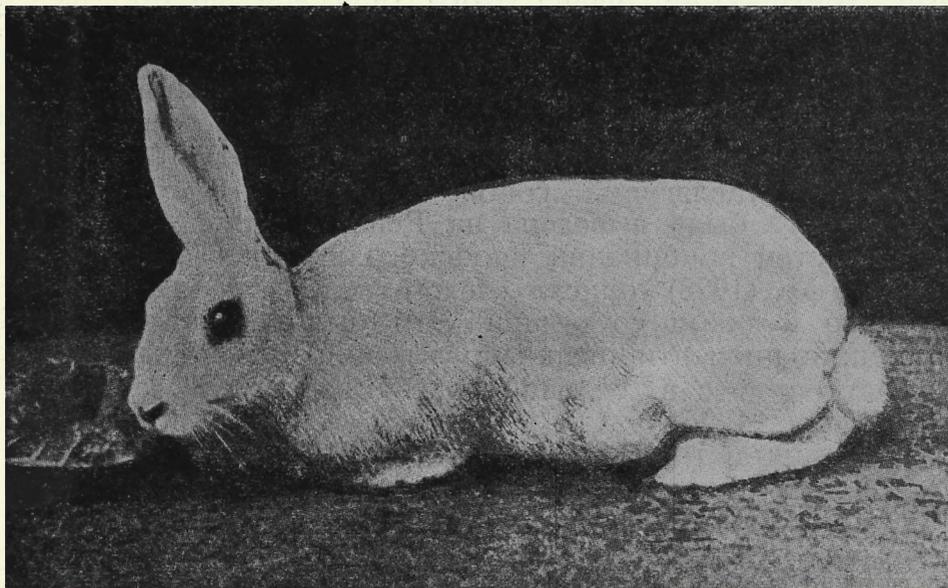


Рис. 13. Blanc de Hôtot.

ка, характерен рисунок бабочки; в Германии — немецкий пятнистый великан (рис. 12) также с бабочкой, пятнами на щеках и более сильно выраженным рисунком на боках; и в Англии — наиболее дифференцированный тип пятнистости — английский пятнистый (рис. 10) с вышеприведенными признаками расцветки рисунка.

В то время как таким образом, повидимому путем комбинации главного фактора *En* с модификаторами, повышалось количество признаков рисунка, — удалось, с другой стороны, путем комбинации главного фактора с другими

Модификаторами уменьшить число пигментных пятен по сравнению с бельгийским крестьянским кроликом до такой степени, что в результате получилось почти чисто белое животное. Примером такого крайнего комбинированного типа английской пятнистости является выведенная во Франции порода «Blanc de Hôtot» (рис. 13), являющаяся чисто белой за исключением узеньких колец вокруг глаз<sup>1</sup>. Точный генетический анализ этого типа еще не произведен.

Английская пятнистость может быть скомбинирована с любой окраской; наиболее частая окраска — это черная, голубая и желтая. Одной из цветных комбинаций английской пятнистости, выведенной как особая порода, является «рейнский пятнистый» кролик, имеющий генотип  $CBDe^1AE_n$ , т. е. представляющий собой японо-пятнистого кролика. Порода эта была выведена на Рейне в начале этого столетия путем комбинации японского кролика с пятнистым. Штаффе (1928) описал «бело-пятнистого» кролика, пойманного в диком состоянии. Это был совершенно белый кролик с пигментированными глазами, происходивший из окрестностей с.-в. склона гор. Leitha и там же убитый в октябре 1926 г. Он находится в настоящее время в Естественно-историческом музее в г. Вене. Сохранилось ли животное целиком или только одна шкурка и смог ли таким образом Штаффе собственноручно установить пигментацию глаз или же он положился на сообщенные ему сведения, из его сообщения выяснить нельзя. Также ничего не говорится о цвете пигмента глаз. На основании этого скудного описания я не имею возможности что-либо сказать о предположительном генотипе этой особи. На ос-

---

<sup>1</sup> Таким образом мы знаем ныне 5 совершенно белых или почти белых кроликов, имеющих однако совершенно различные генотипы (ср. Кастль, 1924).

1. Немецкий горностаевый (польский) = белый с красными глазами —  $c^a$ .

2. Венский белый = белый с голубыми глазами —  $cv$ .

3. Желто-зонарная шиншилла = белый с коричневыми или серыми глазами —  $c^{hi}BDeA$ .

4. Гузумский голубоглазый (Husumer Blauauge) = белый с голубыми глазами  $CBDEas_1s_2s_3...$

5. Blanc de Hôtot = белый с коричневыми глазами —  $CBDEaEn$ .

наблюдения данных Штаффе возможно предположить голубые глаза у этой особи и в этом случае быть может речь будет о мутации, соответствующей белому венскому, т. е. генотипу *CBDEAv*.

## 10. ШЕРСТНЫЕ ТИПЫ

В заключение упомянем о выведенных разных типах шерстного покрова.

Разобранные до сих пор типы, представляют собой короткошерстных кроликов. Но как и, у многих других домашних животных, у кроликов при доместикации появились мутации с особенно сильным ростом волос, ведущие к появлению так называемых ангорских кроликов. Ангорский волос является у кролика рецессивным признаком вызванным фактором *l*. Хотя этот признак и обозначается рецессивным, но надо указать, что доминирование короткого волоса над длинным не является полным:  $F_1$ -кролики обладают несколько более длинными остевыми волосами, чем чисто короткошерстные особи, и при некотором навыке могут быть от них отличаемы.

О происхождении ангорского волоса можно сказать лишь то, что здесь повидимому дело идет об очень старой мутации. Уже в XVIII столетии ангорский кролик был завезен из Англии в Германию. Многие полагают, что родиной его надо считать провинцию Ангора в Малой Азии, но, как мне сообщил проф. Баур, ангорский кролик там совсем не встречается, и гораздо вероятнее, что он получил свое название по сходству своего волоса с другим длинноволосым домашним животным, очень распространенным в Ангоре, а именно ангорской козой. Название «ангора» имеют еще и некоторые другие длинноволосые домашние животные, как-то: ангорская кошка, ангорская морская свинка и др.

Англичанам удалось вывести тип ангорского кролика, который отличается особенно небольшим содержанием остевых волос в шерсти. Соотношение остевых волос и подшерстка следовательно может определяться известными наследственными факторами, которые еще до сих пор не проанализированы.

Возможно также сдвигание этого соотношения остевых волос к подшерстку и в противоположном направлении. Результатом разведения в таком направлении является так называемый кролик «опоссум», особенно богатый длинными остевыми волосами. Подробный генотипический анализ последней породы также еще не выполнен.

В то время как ангора разводится почти исключительно как альбинос, т. е. с наследственной формулой  $c^{al}$ , наиболее часто встречаемой окраской опоссума является железно-серая или зонарная, а его наследственная формула следовательно  $\frac{CBDE^D Al}{CBDE Al}$  или  $CBDE Al$ .

Самым новым шерстным типом и в то же время самой молодой породой кроликов является рекс-кролик, первоначально названный касторекс. Эта мутация произошла несколько лет тому назад во Франции от заячьих кроликов. Кролик-рекс, признанный при своем появлении за мехового кролика будущего, вызвал целую революцию среди кролиководов всего мира. По сообщению первого заводчика остевые волосы у него якобы совершенно отсутствуют, а в наличии имеется лишь один подшерсток. Так как при так называемом процессе облагораживания, которому подвергается в промышленности шкурка кролика, остевые волосы искусственно удаляются, то естественно, что появление рекс-кроликов рассматривали как большое достижение. Природа сама, как говорили, позаботилась о процессе облагораживания, и таким образом шкурка рекс-кролика могла бы непосредственно служить для имитации благородных мехов, например котика.

Исследование шерстного покрова рекс-кролика, проведенное по моему поручению Тилем (1928), показало однако, что соотношение остевых волос и подшерстка у рексов такое же, как и у обычных короткошерстных кроликов. Характерным специально для рекс-кролика является укорочение и недоразвитие остевых волос. Кроме остевых волос подобным же изменениям у рекс-кролика подвергаются и все остальные категории волос: подшерсток, вибриссы и др. Весь шерстный покров обнаруживает болезненное развитие. Подобное торможение нормального развития ска-

зывается у рекс-кролика кроме того и в сильно пониженной жизнеспособности. В раннем возрасте смертность рекс-кроликов более чем в два раза превышает смертность нормальношерстных крольчат. [Однако следует отметить, что плодовитость рексов вопреки мнению немецких авторов, как это показало в условиях Союза ССР М. Гептнер, является нормальной]. Особенно подвержен рекс-кролик простудам и заболеваниям дыхательных путей; он имеет также сильно выраженное предрасположение к рахиту. Если рекс-кролик благодаря своим внешним качествам и останется излюбленной любительской расой то из выше приведенных оснований следует, что он не сможет иметь особого значения, как меховой кролик будущего. В остальном укажу на мои работы о рекс-кролике и его генетике (1928, 1929).

Здесь достаточно указать, что особенности рекс-кролика являются простым менделевским рецессивным признаком, обусловленным фактором  $r$ , могущим сочетаться со всеми описанными в этой работе комбинациями окраски и расцветки рисунка. [Так например в самое последнее время (1933) Паркхерст и Уильсон вывели рекс-кролика окраски «белка» или, как его называют англичане, «лилового рекса»]. Из всех до сих пор известных наследственных факторов у домашних кроликов рекс-фактор конечно за исключением летального фактора Кисловского (1928) является единственным, который существенно влияет в гомозиготном состоянии на жизнеспособность своего носителя.

Вскоре после появления рекс-кролика сходная мутация имела место и в Германии. Гамбургский кроликовод Ф. Юппих обнаружил у другого заводчика кролика, фенотипически удивительно похожего на рекс-кролика; таких особей он назвал «немецкими короткошерстными» (Deutsches Kurzhaarkaninchen). Состояние шерстного покрова этого животного оказалось наследственным и именно рецессивным. Скрещивание рекс-кролика с немецким короткошерстным кроликом дает однако в  $F_1$  только нормальношерстных, что является доказательством того, что здесь участвуют два различных рекс-фактора. Опыты над этими новыми факторами у меня уже поставлены.

## СВОДКА

Изложенные в настоящей работе данные могут быть лучше всего представлены в виде сводных таблиц, не требующих в связи с предыдущим изложением никаких объяснений.

В этих таблицах мы даем сводку данных о мутационных и комбинационных типах. В дальнейших работах мы предполагаем описать еще ряд других комбинационных типов, главным образом теоретически интересных, которые пока еще не разводились в форме самостоятельных пород. (См. табл. на 89, 90 и 91 стр.).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Генетический подход к рассмотрению кроличьих пород позволяет нам внести известный порядок в пеструю череполосицу многочисленных окрасок и расцветок. Около двадцати факторов, влияющих на окраску, расцветку и структуру шерсти, появились путем мутации в течение domestikации кроликов и в дальнейшем были удержаны кролиководами. Различные комбинации этих двадцати факторов и соответствующих аллеломорф дикого кролика дали в результате ту пеструю картину пород, которую мы имеем в настоящее время. Комбинационные возможности однако еще далеко не исчерпаны. Поскольку генетическая конституция большинства кроличьих пород в настоящее время нам уже известна, по крайней мере в части, касающейся отличительных признаков шерстного покрова, постольку ныне мы можем управлять образованием пород. Ныне мы можем установить, какие новые типы еще могут быть созданы и каким путем достичь этого. Образование новых пород вследствие этого в будущем, когда кролиководы в своей работе будут опираться на генетические данные, пойдет совершенно иным темпом, чем это было до сих пор. Более 15 лет прошло прежде, чем из двух давно разводимых пород — голубого венского и гаванна — был получен новый комбинационный тип — белка. А между тем эта комбинационная задача настолько проста, что она могла бы быть решена в течение не более двух лет. (продолж. см. на стр. 92).

Генотип по американск. символике	Генотип по символике Гагедурна	Фенотип	П о р о д а	Место и время первого появления
<p><i>CBDEa</i> <i>CbDEA</i> <i>CbDEA</i> <i>CBDeA</i> <i>c<sup>a</sup>BDEA</i></p>	<p><i>ABCDg</i> <i>ABCdG</i> <i>ABcDG</i> <i>AbCDG</i> <i>aBCDG</i></p>	<p>Черный Голубо-зонарный Кофейно-зонарный Желто-зонарный Белый (альбинос)</p>	<p>Аляска Белка-великан — + Р-желто-серебристый Немецкий горностаев., польский, белый великан и все прочие альбинистическ. разновидности</p>	<p>Первичные мутационные типы, место и время появления не известны</p>
<p><i>c<sup>chi</sup>BDEA</i> <i>c<sup>d</sup>BDEA</i> <i>c<sup>m</sup>BDEA</i> <i>c<sup>n</sup>BDEA</i></p>	<p><i>a<sup>chi</sup>BCDG</i> <i>a<sup>d</sup>BCDG</i> <i>a<sup>m</sup>BCDG</i> <i>a<sup>n</sup>BCDG</i></p>	<p>Шиншилловый Светло-шиншилловый Зонарный мардер Зонарный русский</p>	<p>Шиншилла — — —</p>	<p>Франция 1910 г. САСШ 1925 г. Германия 1924 г. Англия 1850 г.</p>
<p><i>CBDE<sup>D</sup>A</i></p>	<p><i>AB<sup>e</sup>CDG</i></p>	<p>горностаевый Железно-серый, если по <i>E<sup>D</sup></i> гетерозиготно, и черный, если по <i>E<sup>D</sup></i> гомозиготно</p>	<p>Железно-серый бельгийский великан</p>	<p>XIX столетие</p>
<p><i>CBDe<sup>j</sup>A</i> <i>CBDEa<sup>t</sup></i></p>	<p><i>Ab<sup>j</sup>CDG</i> <i>ABCDg<sup>o</sup></i></p>	<p>Японский Черно-огненный без усиленной огнистости</p>	<p>Японский —</p>	<p>Франция 1889 г. Англия 1880 г.</p>
<p><i>CBDEAy</i> <i>CBDEAdu</i> <i>CBDEAEn</i></p>	<p><i>ABCDGy</i> <i>ABCDGs</i> <i>ABCDGK</i></p>	<p>Заячь-серый Голландская пятнист. Английская пятнистость</p>	<p>— — Бельгийский крестьянский кролик</p>	<p>XVIII столетие XVI столетие —</p>
<p><i>CBDEAP</i> <i>CBdEav</i></p>	<p><i>ABCDGP</i> <i>ABcdgx</i></p>	<p>Серебристый Белый (с голубыми глазами)</p>	<p>Коричнево-серебрист. Венский белый</p>	<p>Англия XVIII ст. Австрия 1907 г.</p>
<p>68 <i>CBDEAI</i> <i>CBDEArex</i></p>	<p><i>ABCDGv</i> <i>ABCDGyrex</i></p>	<p>Ангорский Рекс</p>	<p>— Касторрекс</p>	<p>— Франция 1919 г.</p>

Генотип по американск. символике	Генотип по символике Гагедурна	П о р о д а	Путь образования комбинации	Место и время первого его появления
<i>CBdEa</i>	<i>ABCdg</i>	Голубой венский, голубой бевернский, империяль . . . . .	<i>ABCdG</i> × <i>ABCDg</i>	Австрия 1890 г.
<i>CbDEa</i>	<i>ABcDg</i>	Гаванна . . . . .	<i>ABcDG</i> × <i>ABCDg</i>	Голландия 1900 г.
<i>CbdEa</i>	<i>ABcdg</i>	Белка, лиловый, gouda	<i>ABcDg</i> × <i>ABCDg</i>	Германия 1916 г.
<i>CBDea</i>	<i>AbCDg</i>	Тюрингенский . . . . .	<i>AbCDG</i> × <i>a<sup>m</sup>BCDg</i>	Германия 1900 г.
<i>CBdeA</i>	* <i>AbCdG</i>	* Люкс . . . . .	<i>ABcdg</i> × <i>AbCDg</i> × <i>ABCDG</i>	Германия 1920 г.
<i>c<sup>m</sup>BDEa</i>	<i>a<sup>m</sup>BCDg</i>	Мардер, соболиный и сиамский кролик . . . . .	<i>a<sup>m</sup>BCDG</i> × <i>ABCDg</i>	Германия 1924 г.
<i>c<sup>H</sup>BDEa</i>	<i>a<sup>n</sup>BCDg</i>	Русский горностаяевый, гималайский . . . . .	<i>a<sup>n</sup>BCDG</i> × <i>ABCDgP</i>	Англия 1850 г.
<i>c<sup>chi</sup>BDEa</i>	<i>a<sup>chi</sup>BCdg</i>	Голубая белка . . . . .	<i>a<sup>chi</sup>BCDG</i> × <i>ABCDg</i>	САСШ 1924
<i>CBDE<sup>a</sup></i>	<i>AB<sup>c</sup>CDg</i>	Черный сибирский заяц . . . . .	<i>AB<sup>c</sup>CDG</i> × <i>ABCDg</i>	—
<i>CBDEAy<sub>1</sub>y<sub>2</sub>..</i>	<i>ABCDGy<sub>1</sub>y<sub>2</sub></i>	Заячий кролик . . . . .	<i>ABCDGy<sub>1</sub></i> × <i>ABCDGy<sub>2</sub></i> и т. д.	Бельгия около 1800
<i>CBDeAy<sub>1</sub>y<sub>2</sub>..</i>	* <i>AbCDG<sub>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub></sub></i>	* Бургонский рыжий, новозеландский красный . . . . .	<i>ABCDGy<sub>1</sub>y<sub>2</sub>...</i> × <i>AbCDG</i>	Франция 1910 г.
<i>CBDEa<sup>t</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub>...</i>	<i>ABCDg<sup>o</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub></i>	Черно-огненный . . . . .	<i>ABCDg<sup>o</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub>...</i> × <i>ABCDGy<sub>1</sub>y<sub>2</sub></i>	Англия 1880 г.
<i>CBDea<sup>t</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub>...</i>	<i>ABcdg<sup>o</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub></i>	Голубо-огненный . . . . .	<i>ABCDg<sup>o</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub>...</i> × <i>ABcdgy<sub>1</sub>y<sub>2</sub>...</i>	—
<i>CBDEa<sup>t</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub>...</i>	<i>ABcDg<sup>o</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub></i>	Гаванна огненный . . . . .	<i>ABCDg<sup>o</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub>...</i> × <i>ABcDgy<sub>1</sub>y<sub>2</sub></i>	Голландия 1920 г.
<i>CBDea<sup>t</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub>...?</i>	* <i>AbCDg<sup>o</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub></i>	* Золотисто-огненный	<i>ABCDg<sup>o</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub></i> × <i>AbCDGy<sub>1</sub>y<sub>2</sub></i>	Чехо-Словакия 1921
<i>c<sup>chi</sup>BDEa<sup>t</sup></i>	<i>a<sup>chi</sup>BCDg<sup>o</sup></i>	Серебристая куница, черно-серебристый	<i>a<sup>chi</sup>BCDG</i> × <i>ABCDg<sup>o</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub>...</i>	Англия 1924 г.
<i>c<sup>chi</sup>BdEa<sup>t</sup></i>	<i>a<sup>chi</sup>BCdg<sup>o</sup></i>	Серебристый соболь	<i>a<sup>chi</sup>BCDG</i> × <i>ABcdg<sup>o</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub>...</i>	Англия
<i>c<sup>chi</sup>bDEa<sup>t</sup></i>	<i>a<sup>chi</sup>Bcdg<sup>o</sup></i>	Серебристый бобер	<i>a<sup>chi</sup>BCDG</i> × <i>AbCDg<sup>o</sup>y<sub>1</sub>y<sub>2</sub>...</i>	Англия

Генотип по американской символике	Генотип по символике Гагедурна	П о р о д а	Пути образования комбинации	Место и время первого его появления
$CBDEaP_1...$	$ABCDgP_1....$	Черно-серебристый, Немецкий большой серебристый, мейсенский баран . . .	$ABCDGP_1.. \times ABCDg$	Англия
$CBDEaP_1P_2...$	$ABCDgP_1P_2....$	Французский серебристый . . . . .	$ABCDgP_1 \times AB..DgP_2$ и т. д.	Франция XIX ст.
$CBdEaP_1...$	$ABCDgP_1..$	Голубо-серебристый	$ABCDgP_1 \times ABCDg$	—
$CBDeAP_1..$	$AbCDGP_1..$	Желто-серебристый	$ABCDgP_1 \times AbCDG$	—
$CBDEa^tP_1y_1y_2..$	$ABCDg^oP_1..y_1y_2...$	Огненно-серебристый	$ABCDg^oP_1y_1y_2 \times ABCDgP_1$	Германия 1921 г.
$CBDEa du$	$ABCDgs_1s_2$	Голландский (черно-белый) . . . . .	$ABCDgs_1... \times ABCDgs_2$ и т. д.	Англия XIX ст.
$CBDEa du_1 du_2$	$ABCDg s_1 s_2 s_3$	Гузумский голубоглазый . . . . .	$ABCDgs_1... \times ABCDgs_2$ и т. д.	Германия 1910 г.
$du_2...$		Саксонский голубоглазый (саксонский горностаевый) . . .	$Ax$ (белый великан) $\times$ $\times aX$ (горностаевый)	Германия 1918 г.
$Cv$	$Ax$	Английский пятнистый (черно-белый) немецкий пятнистый великан, бабочка .	$ABCDGK \times ABCDg +$ $+ \text{модификационный фактор анлийской пятнистости}$	Англия XIX ст.
$CBDEa En$	$ABCDgK$	* Blanc de Hôtot . .	Так же	Франция 1912 г.
$CBDEa En$	* $ABCDgK$	Рейнский пятнистый	$Ab^jCDG \times ABCDGK$	Германия 1900 г.
$CBDe^jAEn$	$Ab^jCDGK$	Белый ангорский . .	$ABCDGv \times aV$	—
$c^al$	$av$	* Опоссум (железносерый) . . . . .	—	Германия 1920 г.
$CBDE^D Av$	* $AB^eCDGv$	Рекс (черный рекс) .	$ABCDGy rex \times ABCDg$	Германия 1926 г.
$CBDEa rex$	$ABCDg rex$			

Обозначенные \* породы должны быть еще подвергнуты генетическому анализу.

Таким же путем, как это сделано здесь для кролика, можно подойти к вопросу о происхождении пород и у других домашних животных. Однако здесь надо иметь в виду, что на других домашних животных пока еще не получено такого богатого экспериментального материала и что их кожа и шерстный покров не играют такую большую роль в качестве расовых признаков, как у кролика.

Что касается изучения происхождения пород у других животных с точки зрения генетики признаков кожи и шерсти, то нужно отметить, что здесь, особенно у крупных млекопитающих, экспериментальные возможности далеко не таковы, как это мы имеем у кролика. Но зато данные, полученные в отношении кроликов смогут помочь нам и при изучении других пород домашних животных. В самом деле в настоящее время мы знаем, что и у других грызунов — морских свинок, крыс, мышей — встречаются почти те же самые наследственные факторы окраски и расцветки, что и у кроликов. Более того, я позволю себе напомнить о сходстве между куньим кроликом и сямской кошкой. У таких двух далеко отстоящих групп, как грызуны и хищные животные, мы находим совершенно одинаковые генетические основы окраски и расцветки<sup>1</sup>. На сходство генов хищных и грызунов недавно было указано также Гельданом (1927). Мне кажется, что сравнительной генетике принадлежит обширное поле для будущей работы, которая должна иметь большое значение и интерес не только для теоретиков, но и для практиков-заводчиков.

А что касается того, что кожа и шерстный покров как признаки пород у других домашних животных не играют такой большой роли, как у кролика, то здесь можно возразить, что эти признаки я взял лишь как пример.

Каждый другой «признак доместикиции» ведет себя в принципе точно так же, и генетический анализ других «доместикационных явлений» будет проведен принципиально тем же самым путем. Конечно совершенно ясно, что анализ многих других признаков и прежде всего большинства хозяйственных качеств наших домашних животных далеко

---

<sup>1</sup> Ср. однако добавление в главе 5 на стр. 48. *Ред.*

не так легок, как анализ признаков кожи и шерсти. Придется еще много поработать, прежде чем мы сможем так оперировать с наследственными факторами молочности коровы или яйценоскости у кур, как это уже сегодня делается с факторами окраски и расцветки кролика. Проведение такого анализа однако также выполнимо, и оно является целью молодой еще науки — генетики домашних животных.

---

113400

113400



## ЛИТЕРАТУРА

Редакция не считает целесообразным приводить здесь имеющийся в немецком оригинале длинный список специальных иностранных научных сочинений, малодоступных для широкого советского читателя. Ниже указаны лишь те работы, которые имеются на русском языке и которые могут быть использованы нашими кролиководами для дальнейшего повышения и углубления своих знаний по генетике.

### А. По общей генетике

1. Синнот, Э. и Денн, Л. Курс генетики, ГИЗ, 1930.
2. Филиппченко Ю. А. Генетика, ГИЗ, 1930.
3. Кру, Ф. А. Генетика животных, ГИЗ, 1931.
4. Ильин, Н. А. Введение в общую генетику на примерах из кролиководства, Изд. ВОСИЖС, 1931.
5. Роклицкий, П. Ф. Генетика, ГИЗ, 1932.

### Б. По частной генетике кролика

1. Дубинин, Н. П. и Гептнер М. А. Руководство по генетике и селекции кролика. Сельколхозгиз, 1932.
2. Ильин, Н. А. Частная генетика кролика. Изд. ВОСИЖС, 1930.
3. Его же. Генетика кролика, 1931. (Печатается).
4. Его же Исследования по влиянию температуры на пигментацию горностаевых кроликов. Труды лаборатории Московского зоопарка, т. I 1926.
5. Его же. Анализ пигментообразования у кроликов под влиянием низкой температуры. Там же, т. III—1927.
6. Его же. Генетический учет кроликов и их размножения. Журнал «Кролиководство», № 4—5, 1930.
7. Его же. Изменение окраски горностаевых кроликов и сиамской кошки под влиянием щитовидной железы. «Труды по динамике развития», т. VI. Госмедиздат—1931.
8. Его же. Ряд статей по генетике и селекции кролика в журнале «Вестник кролиководства» и «Социалистическое кролиководство» за 1929, 1930, и 1931.
9. Камшилов, М. М. Генетика японского кролика. «Социалистическое кролиководство», № 4—5, 1931.
10. Шмидт Валентина. Влияние температуры на окраску шерсти мардер-кроликов. «Социалистическое кролиководство», № 10, 1931.

## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие редактора . . . . .	3
Введение . . . . .	8
1. Происхождение домашнего кролика . . . . .	10
2. Генетика серой скраски . . . . .	13
3. Первичные мутационные типы . . . . .	15
4. Комбинационные типы . . . . .	25
5. Типы множественной аллеломорфы <i>C</i> (альбиносерия) . . . . .	35
6. Типы множественной аллеломорфы <i>E</i> . . . . .	61
7. Типы множественной аллеломорфы <i>A</i> (зонарность и огни- стость) . . . . .	70
8. Прочие типы окраски . . . . .	73
9. Типы пятнистости . . . . .	73
10. Шерстные типы . . . . .	85
Сводка . . . . .	88
Заключение . . . . .	88
Литература . . . . .	94

издание



ГОДЕРКАНИЕ

Центральный архив  
им. Бодянского

ЧИТ. ЗАЛ  
Центр. обл. биб-ки  
ул. Бодянского

LIBRARY  
OF THE  
UNITED STATES  
DEPARTMENT OF  
AGRICULTURE  
WASHINGTON, D. C.

NO. 2, 1911  
LIBRARY OF THE  
UNITED STATES  
DEPARTMENT OF  
AGRICULTURE  
WASHINGTON, D. C.

29862

**ЦЕНА 60 коп.**

**С заказами обращаться**  
во все магазины и отделения  
Книготоргового объединения ОГИЗ'а  
и „Книга — почтой“  
**Москва, 64**