

Н. А. ИЛЬИН

**ПАРАЛЛЕЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ФЕНОГЕНЕЗЕ УШНОЙ
РАКОВИНЫ КАНИД**

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 22 X 1937)

Сравнительно-феногенетическое исследование генетически обусловленных признаков позволяет провести сопоставление процессов наследственного осуществления у особей, принадлежащих к разным видам или расам, но обладающих фенотипически сходными особенностями. При этом можно ожидать либо неоднородности либо той или иной степени схождения процессов реализации соответствующих фенотипов.

В предыдущих работах [Ильин (⁹, ¹⁰, ¹¹, ¹⁴)] мне удалось установить ряд фактов параллелизма в осуществлении наследственных признаков пигментации у различных рас и видов, относящихся к достаточно отдаленным друг от друга таксономическим единицам (разным семействам и даже отрядам). При этом были установлены параллельные ряды в типах наследственного осуществления в зависимости от основных факторов феногенеза, в основных элементах процесса реализации фена и в основных стадиях возрастной изменчивости.

Во всех этих фактах можно без труда усмотреть выражение того явления, которое было названо Ч. Дарвином (¹, ²) «аналогичной или параллельной изменчивостью» и нашло свое развитие в законе «гомологических рядов», сформулированном академиком Н. И. Вавиловым (⁴, ⁵, ⁶) для морфологических особенностей и соответствующих им рядов генов. Критика закона гомологических рядов и переоценки его роли для теории эволюции дана мной в другом месте, здесь же мы учтем явление параллельной изменчивости как факт.

Поскольку применение этой идеи Ч. Дарвина к проблеме наследственного осуществления является новым как для феногенетики, так и для закона параллельной изменчивости, постольку очевидна необходимость проверки ее на различных объектах и признаках. Это должно иметь особое значение для разработки той новой области, которую можно назвать сравнительной феногенетикой (¹⁴).

Если в предыдущей работе я имел дело с признаками пигментации, то здесь идет речь о другом типе признаков—структурно-морфологических особенностях, характеризующих внешнюю форму органа (ушной раковины). Ниже я сообщаю некоторые данные об аналогичских изменениях в осуществлении фенотипов ушной раковины (ее постава и строения) у разных пород собак и межвидовых гибридов волка и собаки.

Морфологические типы ушной раковины у собак и волкособак. Ушная раковина типа волка—стоячая, на хрящевой основе—встречается и у некоторых пород домашней собаки: немецких овчарок, некоторых рас лаек и др. Помимо стоячих ушей среди собак может быть отмечен ряд других типов постава уха. Начиная с 1932 г., мы различаем (12) следующие основные 6 типов: короткостоячее (лишь немного выступающее за пределы общего абриса лобной части головы), стоячее (большей или меньшей длины), висячее, полувисячее (промежуточное между висячим и стоячим), полустоячее (примерно $\frac{3}{4}$ общей длины раковины плотно стоят при свисающем кончике уха), лежащее (нижняя половина уха тверда и может быть поставлена прямо, но обычно полувисит или вернее лежит на голове).

Распределение указанных типов ушной раковины среди основных пород собак и волкособак приведено в табл. 1.

Здесь можно ясно видеть ряды параллельной изменчивости.

С. Н. Боголюбский (3) в недавнее время дал опыт классификации формы уха у собак по иному принципу и при этом также смог убедиться в наличии параллельных рядов среди основных расово-краниологических групп собак.

Таблица 1
Типы ушной раковины собак и волкособак

	Короткостоячая	Стоячая	Висячая	Полувисячая	Полустоячая	Лежачая
Борзые	—	+	+	+	?	+
		(Балеарская борзая)	(Алжирская борзая)		(Дирхунд)	
Легавые	—	—	+	+	—	+
Доги	—	+	+	+	—	+
Немецкие овчарки	—	+	—	+	—	—
				(Редко)		
Колли	—	+	—	—	+	—
Лайки	—	+	?	+	+	—
Чау-чау, батакский шпиц	+					
Фокстерьеры	—	+	+	+	—	—
Волкособаки	—	+	+	+	+	—

Что касается генетических взаимоотношений, то основная аллеломорфа, касающаяся постава уха, была установлена Пляте (15, 16) в опытах с африканской собакой: $H > h$. Мои наблюдения дали подтверждение этому

на фокстерьерах, у которых я наблюдал рождение собак со стоячими

ушами от родителей с висячими ушами (^{8, 12}). Как у собак, так и у волко-собак можно говорить о тройной аллеломорфе: $H^a > H > h$, где H^a —полустоячее ухо (типа шотландской овчарки колли), H —висячее, h —стоячее, причем $H^a H^a = H^a H$, но $Hh \neq HH$, т. е. полустоячесть типа колли доминирует полностью, а висячесть H доминирует не полностью (Hh —полувисячие уши).

Реализация фена ушной раковины стоячего типа. Ушная раковина стоячего типа не является признаком, имеющим свое окончательное проявление при рождении; уши волков, немецких овчарок и лаек в молодом возрасте на определенной стадии являются висячими. Однако висячее состояние ушной раковины не является единственной ювенальной стадией развития стоячего уха. На других стадиях ухо может проходить стадию стоячего типа, прежде чем стать висячим, и позже—снова стоячим. Мнение Б. М. Житкова⁽⁷⁾, что «вообще не существует маленьких щенков домашней собаки, имеющих стоячие уши», ошибочно.

В фенотипической поставе ушной раковины в течение постэмбрионального развития можно обнаружить закономерную смену стадий, характеризующую возрастную изменчивость данного признака. При изучении стоячего уха полагаю возможным различать 5 стадий развития, постепенно переходящих друг от друга (табл. 2).

Таблица 2

Стадия постэмбрионального развития (фенотипическая) ушной раковины стоячего типа

Стадия	Краткая характеристика
I. Первично-стоячая	Уши относительно очень коротки, почти не выступают из общего абриса головы
II. Полустоячая	Уши относительно удлинены, кончики начинают загибаться, свисая вниз наперед, сходно с ухом типа колли
III. Висячая	Уши еще более удлиняются, становясь лежачими или висячими
IV. Полувисячая	Уши начинают постепенно подниматься, начиная с нижней половины. Фактическое различие от стадии II иногда недостаточно четко
V. Стоячая	Типично стоячее ухо, в большинстве случаев на хрящевой основе

Сроки наступления отдельных стадий в большой мере зависят от общих условий развития щенка. Важным однако являются не сами сроки, а правильная последовательность в чередовании стадий.

Параллелизм в постэмбриональной реализации фенов ушной раковины. Типичная схема фенотипического развития ушной раковины, описанная выше, имеет свое полное осуществление лишь в применении к развитию ушной раковины стоячего типа.

Естественно, что животные, обладающие во взрослом состоянии висячим, лежачим, полувисячим или полустоячим ухом, не могут характеризоваться тем же самым фенотипическим по крайней мере в исчерпывающей

форме. Возникает вопрос о степени сходства феногенезов для разных типов взрослого уха. Далеко не обязательно, чтобы феногенез лежачего или висячего уха шел по той же схеме, что и феногенез стоячего уха.

Изучение щенков в государственных питомниках, так же как и полученных мной ранее гибридов волкособак (13), показало наличие четкого параллелизма в феногенезе разных типов уха. Материалом служили немецкие овчарки, лайки, волкособаки F_1 , F_2 и F_3 и шотландские овчарки (колли).

При развитии взрослых стоячих ушей щенков проходит все 5 стадий (табл. 2). При развитии взрослых висячих ушей феногенез в первое время нередко проходит сходно с тем, что наблюдается у щенков, становящихся в конечном итоге стоячеухими.

Однако наряду со специфическими особенностями развития уха, типичными для данной породы (или F_1 , F_2 , ...), наблюдается некоторое изменение сроков наступления и продолжительности отдельных стадий. Сама последовательность же стадий остается в основном неизменной. Единственным видимым исключением является развитие полустоячего уха (табл. 3: III—II вместо I—II). Таким образом в постэмбриональном феногенезе уха разных фенотипов можно установить некую общую—«стандартную»—схему развития, указывающую на сходство, но конечно не на тождество. Феногенез у разных генотипов проходит разное количество стадий: при развитии стоячих ушей—5, полувисячих—4, висячих—3, 2 или 1. Сравнение постэмбрионального феногенеза при разных типах ушной раковины дано в табл. 3.

Таблица 3

Постэмбриональное развитие ушей разного типа

Тип ушной раковины взрослого животного	Исследованные породы собак	Проходимые стадии в феногенезе уха	Конечная стадия, определяющая тип уха взрослого животного
Стоячее ухо	Немецкие овчарки Лайки Волкособаки F_1 , F_2 и F_3	I—II—III—IV—V или II—III—IV—V или III—IV—V	V
Полувисячее ухо	Шотландские овчарки Волкособаки F_2 Лайки	I—II—III—IV или III—IV	IV
Висячее ухо	Волкособаки F_1 и F_2	I—II—III или II—III	III
Висячее ухо	Легавые и некоторые волкособаки F_1 и F_2	III	III
Полустоячее ухо	Волкособаки F_2 (Шотландские овчарки?)	I—II или III—II	II
Короткостоячее	(Чау-чау, батавский шпиц) *		I

* По литературным данным.

Одни генотипы обуславливают как бы остановку развития уха на определенной стадии по «общей схеме» фенотипа, другие генотипы вызывают выпадение тех или иных стадий, обычно начальных (I—II). В одной из наших предыдущих работ были даны материалы по гибридам волка и собаки⁽¹³⁾; теперь мы это подтверждаем для немецкой овчарки, лайки и отчасти для колли. Необходимо дальнейшее исследование вопроса на других породах собаки. В данном случае нельзя не сослаться также на сходную схему действия генов в развитии колоса разных пшениц, изученную Ю. А. Филипченко^(17 и 18).

З а к л ю ч е н и е. Изучение фенотипа ушной раковины собак и волкособак дает новое доказательство применимости дарвиновской идеи параллельной изменчивости к фенотипике. Первое доказательство этого рода было дано мной в 1936 г. на примере наследственного осуществления и физиологии развития пигментации⁽¹⁴⁾.

Как в том, так и другом случае можно было установить параллельные ряды: а) в проявлении наследственных типов признака, б) в основных типах фенотипа, с) в основных стадиях процесса реализации фена и возрастной изменчивости.

Новым моментом для применения идеи параллельной изменчивости в фенотипике является установление возможности существования «общей сходной схемы» фенотипа данного признака. Эта общая схема оказалась пригодной для ряда сходных фенов, но отличающейся количеством проходимых стадий при разных генотипах. (П р и н ц и п п а р а л л е л и з м а с х о д н ы х с х е м о с у щ е с т в л е н и я п р и з н а к а .) Осуществление ряда фенов может быть охарактеризовано определенным количеством последовательных стадий из подобной «общей схемы».

В дальнейшей работе необходимо особое исследование вопроса о соотношении стадий фенотипа и готовых фенов.

Институт общей биологии.
1-й Московский медицинский институт.

Поступило
22 X 1937.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Ч. Дарвин, Прирученные животные и возделанные растения, 518, 519, 521 (1900). ² Ч. Дарвин, Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь, 101 и сл. (1898). ³ С. Н. Богословский, Службное собаководство (1935). ⁴ Н. И. Вавилов, Труды III Всероссий. селекцион. съезда (1920). ⁵ N. I. Vavilov, Journ. of Genetics, 12 (1922). ⁶ Н. И. Вавилов, Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (1935). ⁷ Б. М. Житков, Возрастная изменчивость и эволюция (1922). ⁸ Н. А. Ильин, Собаководство, № 1 (1926). ⁹ Н. А. Ильин, Тр. Лаб. эксп. биол. Московск. зоопарка, 4 (1928). ¹⁰ Н. А. Ильин и В. Н. Ильина, там же, 5 (1929). ¹¹ N. A. V. N. Iljin, Journ. of Heredity, 31 (1930). ¹² Н. А. Ильин, Генетика и разведение собак (1932). ¹³ Н. А. Ильин, Тр. по динамике развития, 8 (1934). ¹⁴ Н. А. Ильин, ДАН, IV, № 7 (1936). ¹⁵ L. Plate, Verh. Deutsch. Zoolog. Ges., 30 (1925). ¹⁶ L. Plate, Jenaische ZS. f. Naturwiss., 64 (1929). ¹⁷ Ю. А. Филипченко, Известия Бюро по генетике, 8 (1929). ¹⁸ Ю. А. Филипченко, там же, 8 (1930).