

Полиморфизм локусов масти у мини-свиней

С.В. Никитин¹, К.С. Шатохин², С.П. Князев³, Г.М. Гончаренко², В.И. Запорожец¹, В.И. Ермолаев¹

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологии Российской академии наук», пос. Краснообск, Россия

³ Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский государственный аграрный университет», Новосибирск, Россия

Настоящая работа имеет феноменологический, чисто описательный характер. В ней рассмотрен полиморфизм окрасок мини-свиней селекционной группы Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук (ИЦиГ) и высказаны некоторые предположения о генетической природе этого разнообразия. В стаде мини-свиней ИЦиГ присутствуют окраска дикого типа (агути), черно-пестрая, черная и белая масти. Все перечисленные масти имеют варианты, в том числе ранее в литературе не описанные, различия между которыми являются генетически обусловленными. Кроме этого, у мини-свиней ИЦиГ присутствуют варианты масти, присущие только гетерозиготным особям, а также описанная только у примитивных домашних свиней архаичная серая масть. Сопоставление наблюдаемых в селекционной группе фенотипов масти с литературными данными показало, что полиморфны локусы *EDNRB*, *KIT*, *KITLG* и *MC1R*, а мономорфны – *ASIP*, *OCA2* и *TYRP1*. Таким образом, локусы, которые контролируют наиболее распространенные масти домашних свиней, полиморфны, а локусы, контролирующие редкие или относительно редкие масти, мономорфны. Исследование позволило выдвинуть некоторые предположения, касающиеся особенностей генетической детерминации фенотипов масти, наблюдаемых в изучаемой селекционной группе. В том числе это предположения о генетическом контроле ювенильных окрасок домашних свиней. Наблюдения, проведенные в стаде мини-свиней селекции ИЦиГ, позволили изучить и описать особенности возрастного изменения одного из вариантов черно-пестрой масти, когда первоначально черно-пестрые по кирпичному фону новорожденные поросята в возрасте одного года имеют серый чалый фон, формируемый смесью белых и черных волос. Кроме того, было показано, что с помощью технических средств черно-пестрость может быть обнаружена и на черном фоне.

Ключевые слова: масть домашних свиней; фенотипы окраски; *KIT*; *MC1R*; мини-свиньи ИЦиГ.

Polymorphic loci of coat color in mini-pigs

S.V. Nikitin¹, K.S. Shatokhin², S.P. Knyazev³, G.M. Goncharenko², V.I. Zaporozhets¹, V.I. Ermolayev¹

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Siberian Federal Scientific Centre of Agro-Bio Technologies of Russian Academy of Sciences, Krasnoobsk, Russia

³ Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

The present work is phenomenological and purely descriptive. It shows polymorphism of colors in a breeding group of mini-pig in the Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (ICG SB RAS) and makes some assumptions about the nature of this genetic diversity. In the ICG SB RAS mini-pig herd, wild-type coloration (agouti), black-spots, black and white color are present. All these options have variants, including previously undescribed, with genetically determined differences. In addition, the ICG SB RAS mini-pigs have variants inherent only to heterozygous individuals and archaic gray color described only in primitive domestic pig. Comparison of the observed color phenotypes in the breeding with literature data showed that *EDNRB*, *KIT*, *KITLG* and the *MC1R* are polymorphic loci, while *ASIP*, *OCA2* and *TYRP1* are monomorphic loci. Thus, the loci that control the most common coat colors in domestic pigs are polymorphic, while those controlling rare or relatively rare colors and monomorphic. The research allowed us to put forward some assumptions concerning the genetic determination of the phenotypic characteristics of color seen in the study group selection. Among these assumptions is one about the genetic control of juvenile colors in domestic pigs. Observations made in the ICG SB RAS mini-pig breeding group allowed us to examine and describe the features of age-related changes of an embodiment of black-motley suit, when newborn piglets originally have black-and-motley fur color on the brick-red background and at an age of one year, a gray roan background formed by a mixture of white and black hairs. In addition, it was shown that with the help of technical means black spots can also be detected on a black background.

Key words: coat color of domestic pigs; color phenotypes; *KIT*; *MC1R*; ICG SB RAS mini-pigs.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Никитин С.В., Шатохин К.С., Князев С.П., Гончаренко Г.М., Запорожец В.И., Ермолаев В.И. Полиморфизм локусов масти у мини-свиней. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(5):584-595. DOI 10.18699/VJ16.180

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Nikitin S.V., Shatokhin K.S., Knyazev S.P., Goncharenko G.M., Zaporozhets V.I., Ermolayev V.I. Polymorphic loci of coat color in mini-pigs. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(5):584-595. DOI 10.18699/VJ16.180

УДК 636.4.033:575.174

Поступила в редакцию 16.08.2016 г.

Принята к публикации 22.09.2016 г.

© АВТОРЫ, 2016

Изучение генетики окрасок домашних свиней началось в первые десятилетия XX в. (Волкопялов и др., 1934; Buchaman-Smith et al., 1935). К концу столетия были установлены особенности генетического контроля основных окрасок свиней, а в употребление введены принятые в этот период для всех видов млекопитающих названия и обозначения соответствующих генов и аллелей (Searle, 1968; Ollivier, Sellier, 1982; Legault, 1998). В целом на протяжении XX в. у свиней гибридологическим методом было выявлено и описано восемь основных, контролируемых масть генов (табл. 1).

Позднее, с появлением молекулярно-генетических методов, в представления о генетическом контроле масти свиней были внесены корректировки, а прежнюю номенклатуру обозначений заменила более современная. Было показано, что синтез и ингибирование пигментов контролируются девятью локусами, в основном совпадающими с прежними генами (табл. 2). Расхождение обнаружено для черно-пестрой масти, которую, согласно современным данным, могут контролировать два локуса *MC1R* и *EDNRB* (Andersson, Plastow, 2011; Wilkinson et al., 2013), а не один, как считалось раньше (Kosswig, Ossent, 1931; Ollivier, Sellier, 1982; Legault, 1998; Kijas et al., 2001). Второе расхождение касается окрасок, обозначенных как «серые пятна» и «зернистость», за которые, согласно последним данным, отвечают аллели локуса *KIT* (Hirooka et al., 2002; Fontanesi, Russo, 2013), тогда как ранее гибридологическим методом было показано, что эти окраски являются совместным продуктом двух тесно сцепленных генов *Inhibitor of color* и *Spotted* (Никитин, Ворожейкин, 1994; Никитин, Лобков, 1996). Третье расхождение касается так называемого «белого пояса», который, как полагали ранее (Ollivier, Sellier, 1982), детерминировал доминантный аллель гена *White Belt*. В настоящее время считают, что за «белый пояс» и некоторые другие варианты пегостей отвечают аллели локуса *KIT*, ограничивающие экспрессию пигментирующих генов на отдельных участках тела (Giuffra et al., 1999; Fontanesi et al., 2010; Fontanesi, Russo, 2013).

В целом современные молекулярно-генетические методы подтвердили, что ведущую роль в формировании окраски свиней играют локусы *MC1R* (*Extension*) и *KIT* (*Inhibitor of color*). Локус *MC1R* контролирует синтез меланокортина, различные варианты которого обеспечивают проявление красной, желтой и черной масти (Kijas et al., 1998; Carrion et al., 2003; Lai et al., 2007; Fang et al., 2009). Локус *KIT*, напротив, контролирует синтез белков-ингибиторов меланина, что приводит к полной или частичной депигментации животных (Giuffra et al., 1999; Pielberg et al., 2002; Fontanesi et al., 2010, 2012; Fontanesi, Russo, 2013).

Цель настоящего исследования заключается в описании фено- и генотипического разнообразия окрасок мини-свиней ИЦиГ и включает следующие конкретные задачи:

- анализ данных литературы о фенотипах и генотипах окраски домашних свиней;
- собственно описание вариантов окрасок (фенотипов) мини-свиней ИЦиГ;
- сопоставление этих вариантов с фено- и генотипами, описанными в литературе;

- определение вероятного списка генотипов и аллелей локусов окраски, присутствующих у мини-свиней ИЦиГ.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили лабораторные мини-свиньи, разводимые в питомнике Института цитологии и генетики (ИЦиГ) СО РАН, расположенном в пос. Каинская Займка Новосибирского района Новосибирской области. Родона начальниками этой селекционной группы были крупная белая, ландрасская, вьетнамская вислобрюхая пастбищная породы и светлогорские мини-свиньи (Шатохин и др., 2014). Мини-свиньи ИЦиГ отличаются высоким разнообразием окрасок (Никитин и др., 2014). Фенотипы окраски определяли визуально, вероятные генотипы – на основании литературных источников (см. табл. 1 и 2).

Результаты

Дикий тип (агути). Кожа черная, щетина буро-серая с зонарным распределением пигментов. На разных частях тела интенсивность цвета щетины различна. У диких кабанов, в зависимости от подвида, цвет щетины варьирует от буро-серого до черно-серого (Данилкин, 2002). Типичный волос агути имеет терминальную или субтерминальную желто-оранжевую полосу и черное или коричневое основание и среднюю часть (Всеволодов и др., 1992). Окраске дикого типа свойственна ювенильная ливрея – продольные темные полосы на светлом (буром или рыжем) фоне. Их обычное расположение – одна полоса проходит по хребту и три на каждом боку (Козло, 1973; Данилкин, 2002). Масть агути является исходной, она свойственна дикому кабану и встречается у некоторых примитивных аборигенных пород и одичавших свиней (Lauvergne et al., 1982; Mayer, Brisbin, 1993; McCann et al., 2003; Тихонов, 2010; Иванчук, 2011). Первоначально считали, что масть агути контролирует ген *Agouti* (см. табл. 1), регулирующий распределение черного и красного пигмента вдоль волоса и между верхней и нижней частями туловища. Предполагалось, что доминантные аллели гена *Agouti* A^b и A^w детерминируют отдельные варианты агути (Lauvergne et al., 1982), а рецессивные аллели a^s и a – соответственно осветление, сеเปีย (Berge, 1961), и отсутствие окраски агути (Lush, 1921; Ossent, 1929; Kosswig, Ossent, 1931; Constantinescu, 1933; Teodoreanu, 1935). В настоящее время показано, что масть агути является результатом взаимодействия аллелей локусов *ASIP* и *MC1R* (Drögmüller et al., 2006; Lightner, 2009; Mao et al., 2010). Особи с генотипами $A/...$ и E^+/E^+ , E^+/E^P или E^+/e имеют масть агути, с генотипами a/a и E^+/E^+ , E^+/E^P или E^+/e – рецессивную черную.

Среди мини-свиней ИЦиГ особи рецессивной черной масти не выявлены, поэтому есть основания полагать, что по локусу *ASIP* они имеют генотип A/A . Масть агути у мини-свиней ИЦиГ представлена целой палитрой вариантов (рис. 1), в которой можно выделить две последовательности. В первой цвет животных изменяется от бурого до светло-серого, во второй – от бурого до почти черного. Возможно, это указывает, что действуют две группы генов, одна из которых уменьшает в шерсти мини-свиней концентрацию красного, а вторая – увеличивает концентрацию

Таблица 1. Гены и аллели окраски свиней, выявленные гибридологическим методом

Ген	Аллель	Фенотип	Литературный источник	
<i>Agouti</i>	A	A	Агути	Ollivier, Sellier, 1982
		<i>A^b</i>	Агути с барсучьей мордой	
		<i>A^w</i>	Агути с белым брюхом	
		a	Не агути	
		<i>a^s</i>	Сепия	
<i>Brown</i>	B	B	Нормальная (не коричневая)	
		b	Коричневая	
<i>Albinism</i>	C	C	Нормальная	
		<i>c^e</i>	Альбинизм	
<i>Dilution</i>	D	D	Нормальная (не ослабленная)	
		<i>d^s</i>	Сепия	
<i>Extension</i>	E	<i>E^D</i>	Доминантная черная	
		E	Нормальная (агути или рецессивная черная)	
		<i>E^P</i>	Черно-пестрая	
		e	Красная	
		<i>e^h</i>	Белая морда	
<i>Inhibitor of color, Dominant White</i>	I	I	Эпистатическая белая	
		<i>I^d</i>	Чалая	
		i	Окрашенная (не белая)	
		<i>i^m</i>	Грязно-белая	
<i>White Belt</i>	<i>Be</i>	<i>Be</i>	Белый пояс	
		<i>be</i>	Сплошная	
		<i>be^h</i>	Белая передняя часть	
<i>Spotted</i>	Sp	<i>Sp</i>	Чисто-белая масть	Никитин, Ворожейкин, 1994
		<i>sp</i>	Серые пятна	
		<i>sp^{let}</i>	Ранняя внутриутробная гибель	Никитин, Лобков, 1996

Таблица 2. Локусы и аллели, контролирующие окраску свиней, определенные молекулярно-генетическими методами

Локус	Ген	Аллель	Фенотип	Литературный источник
<i>ASIP</i>	A	A	Агути	Drögemüller et al., 2006; Mao et al., 2010; Andersson, Plastow, 2011
<i>EDNRB</i>	–	–	Черно-пестрая	Andersson, Plastow, 2011; Wilkinson et al., 2013
<i>KIT</i>	I	<i>I¹, I², I³</i>	Белая	Pielberg et al., 2002; Andersson, Plastow, 2011
		<i>I^{Rn}/I^d</i>	Серая – чалая	Andersson, Plastow, 2011; Fontanesi et al., 2012
		<i>i^m</i>	Грязно-белая	Andersson, Plastow, 2011; Fontanesi, Russo, 2013
	I+Sp	–	Белые ноги	
		<i>I^P</i>	Серые пятна	
	Be	–	Зернистость	Hirooka et al., 2002
		<i>I^{Be}</i>	Белый пояс	Giuffra et al., 1999; Fontanesi et al., 2010; Andersson, Plastow, 2011
A	–	Белая морда		
	–	Белое брюхо		
<i>KITLG</i>	–	–	«Беркширская»	Wilkinson et al., 2013
<i>MC1R</i>	E	<i>E^{D1}, E^{D2}</i>	Черная	Kijas et al., 1998; Fang et al., 2009
		e	Красная	
		<i>E⁺</i>	Агути	
		<i>E^P</i>	Черно-пестрая, пятна	Kijas et al., 2001
<i>MYO5A</i>	D	–	Ослабление пигментации	Andersson, Plastow, 2011
<i>OCA2</i>	P	–	Депигментация	Fernandez et al., 2006
<i>TYR</i>	C	–	Альбинизм	Andersson, Plastow, 2011
<i>TYRP1</i>	B	–	Коричневая	Andersson, Plastow, 2011; Ren et al., 2011

черного пигмента. Следует подчеркнуть, что все особи масти агути, отбирившиеся в воспроизводящий состав селекционной группы на протяжении трех лет (2012–2015), оказались по локусу *MC1R* гетерозиготами E/E^p .

Черно-пестрая. Черные пятна на белом и красном фоне. Эту масть имеют польско-китайские, кемеровские, миргородские и некоторые другие европейские и азиатские породы (Кабанов, Терентьева, 1985). Физиологический механизм черно-пестрости основан на неравномерности распределения меланокортина по поверхности тела и его концентрации в виде черных пятен (Fang et al., 2009). Детерминирует черно-пеструю масть аллель E^p гена *Extension* (Ollivier, Sellier, 1982) или, в современной номенклатуре, локуса *MC1R* (Kijas et al., 2001). Данная мутация широко распространена в популяции европейского дикого кабана (Козло, 1973; Meynhardt, 1978). Маловероятно, что аллель E^p возник у этого подвида, но то, что он широко закрепился у дикой формы, несмотря на явно неадаптивную окраску гомозигот, наводит на мысль о преимуществе гетерозигот над гомозиготами дикого типа. Аллель E^p был описан в первой половине XX в. (Carr-Saunders, 1922; Kosswig, Ossent, 1931; Hetzer, 1945a–d). Тогда же был установлен и порядок доминирования $E^+ > E^p$ (Hetzer, 1946). Исходно гипотеза о детерминации черно-пестрой масти содержала два положения (Ollivier, Sellier, 1982):

- 1) черно-пестрые свиньи имеют генотип E^p/E^p независимо от фонового цвета;
- 2) фоновым может быть белый или красный (рыжий) цвет.

В настоящее время относительно фонового цвета черно-пестрой масти существуют две точки зрения. Согласно первой, черная пятнистость на красном или белом фоне может быть результатом действия двух различных мутаций в локусе *MC1R* (Kijas et al., 2001). Согласно второй, черные пятна на белом или красном фоне являются результатом взаимодействия меланокортина и эндотелина, последний из которых подконтролен влиянию полиморфного локуса *EDNRB* (Wilkinson et al., 2013). Разделение собственно черно-пестрости и фонового цвета не ограничивает вариацию последнего двумя цветами и вполне допускает существование описанного у европейских диких кабанов варианта, в котором фоновой является масть агути (Козло, 1973; Meynhardt, 1978).

У мини-свиней ИЦиГ черно-пестрая масть представлена четырьмя вариантами фонового цвета, которые распадаются на две группы:

- 1) фон агути и черный (рис. 1–3). У черно-пестрых животных с черным фоном более темные пятна увидеть при обычном освещении практически невозможно, однако на фотографиях, снятых со вспышкой, они становятся заметны в нижней части туловища, где кожа светлее, а щетина реже;
- 2) фон белый, серый чалый, кирпичный чалый (рис. 4).

При осмотре животных обращает на себя внимание то, что в первой группе число черных пятен существенно меньше и сами пятна по большей части мельче (см. рис. 1–3), чем у особей второй группы (см. рис. 4). Рождение черно-пестрых гомозигот E^p/E^p в скрещиваниях, где родители относились к первой группе вариантов

черно-пестрой масти (фон агути или черный), показывает, что особи подобной расцветки гетерозиготны и, соответственно, имеют генотипы E^+/E^p и E^D/E^p .

У особей черно-пестрой масти с серым и кирпичным чалым фоном (см. рис. 4) черных пятен существенно больше, и они значительно крупнее, чем в первой группе, а ливрея всегда отсутствует. Расщепление в потомстве таких родителей по признаку «черно-пестрая масть» у мини-свиней ИЦиГ отсутствует, все они гомозиготы E^p/E^p .

Таким образом, рассмотрение вариантов черно-пестрой масти у мини-свиней ИЦиГ с гетерозиготными генотипами E^+/E^p и E^D/E^p показывает, что доминирование аллелей E^+ и E^D над аллелем E^p неполное, а черные пятна и цвет основного фона у гетерозигот детерминируются разными аллелями локуса *MC1R*: черные пятна – рецессивным аллелем E^p , а основной фон – доминантными аллелями E^+ или E^D .

Не менее интересны варианты черно-пестрой масти у гомозигот E^p/E^p . Серому и кирпичному цвету основного фона свойственна та или иная степень чалости – смешения белых и пигментированных волос. Белый фон является вариантом с минимальным количеством пигментированных волос. Слабо выраженную чалость, обусловленную незначительной примесью белых волос, имеют и гетерозиготы E^+/E^p с фоном агути (см. рис. 1), что позволяет предположить участие аллеля E^p в ее формировании. У черно-пестрых мини-свиней серый фон представляет смесь волос белого и черного цвета, а кирпичный – белого, черного и красно-бурого. Основной фон у последнего с возрастом изменяется вследствие увеличения количества черных и уменьшения красно-бурого волос. Поэтому особи, которые при рождении имели почти чисто-белый основной фон, к возрасту одного года приобретают фон светлого синева-серого цвета. Такой же фон приобретают и особи, у которых при рождении он был кирпичным.

Черная. В селекционной группе мини-свиней ИЦиГ выявлены два варианта черной масти: доминантная черная и беркширская. Первый из этих вариантов в изучаемой селекционной группе обычен, тогда как второй имеют лишь единичные особи. Черную одноцветную масть имеют свиньи гемпширской, корнуэльской, крупной черной, вьетнамской и некоторых азиатских пород (Волкопялов и др., 1934; Ollivier, Sellier, 1982; Кабанов, Терентьева, 1985; Тихонов, 2010). Гибридологическим методом установлено, что черную масть у свиней детерминирует аллель E^D (доминантная черная) гена *Extension* (Hetzer, 1948; Ollivier, Sellier, 1982), который был открыт при скрещивании дикого кабана с черно-белой опоясанной ганновер-брауншвейгской неулучшенной крестьянской свиньей (Волкопялов и др., 1934). Позднее С. Kosswig и Н.Р. Ossent (1931) подтвердили существование данного аллеля. В настоящее время показано, что существуют два аллеля E^{D1} и E^{D2} локуса *MC1R* с тождественным фенотипическим эффектом (Kijas et al., 1998; Fang et al., 2009). Черная масть гипостатична по отношению к эпистатической белой и наличию белых участков на теле (Ollivier, Sellier, 1982; Giuffra et al., 1999; Fontanesi et al., 2010; Fontanesi, Russo, 2013; Wilkinson et al., 2013). Следует заметить, что среди

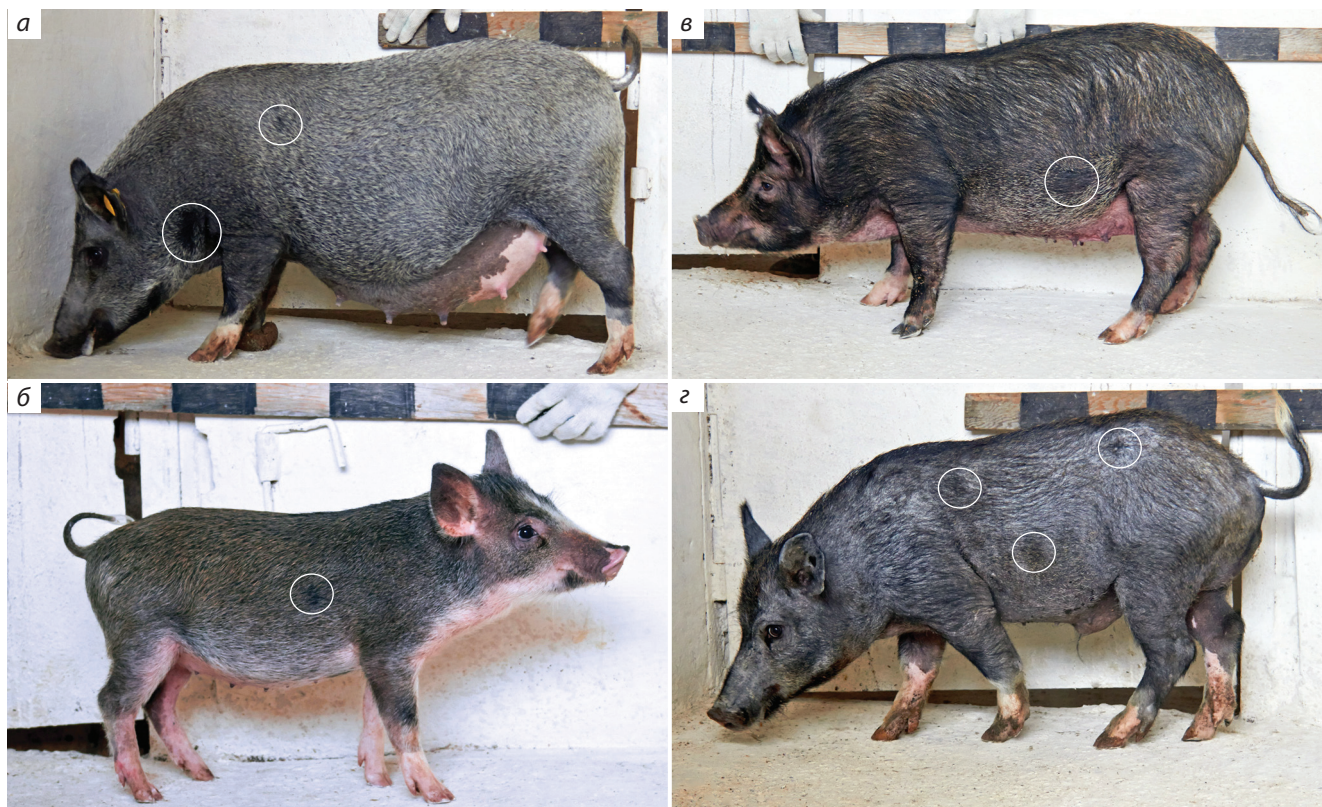


Рис. 1. Мини-свиньи ИЦиГ масти агуты с генотипом $A/A E^+/E^P$.

Цвета: а – серый; б – серо-бурый; в – бурый; з – темный. Кругами обведены черные пестрины. Фото В. Коваля.

воспроизводящего состава мини-свиней ИЦиГ особи черной масти, подобно особям с мастью агуты, являются гетерозиготами E^D/E^P (см. рис. 2).

Так называемая беркширская масть представляет шесть белых отметин (на лбу, ногах над копытами и кончике хвоста) на основном черном фоне. Кожа беркширов темная, но после термической обработки обесцвечивается



Рис. 2. Особь черно-пестрой масти с фоном черного цвета и генотипом E^D/E^P .

Кругами обведены черные пестрины. Фото В. Коваля.

(Харинг, 1965). Долгое время беркширскую масть считали разновидностью черно-пестрой окраски с красным фоном. Собственно говоря, для этого были очень веские основания. В скрещиваниях чисто-красных свиней (генотип e/e) с черными беркширской масти первое поколение было однородно черно-пестрое по красному фону, а во втором наблюдалось классическое расщепление 3 : 1 на животных с черными пятнами и без черных пятен по красному фону. Объяснялось это тем, что свиньи беркширской масти являются гомозиготами E^P/E^P потенциально черно-пестрыми по красному фону, у которых в результате действия двух множеств генов-модификаторов площадь черных пятен увеличилась до состояния беркширской масти, а красный фон трансформировался в белый. При скрещивании таких свиней с красными комплексы рецессивных аллелей генов-модификаторов разрушаются, а поскольку этих модификаторов множество, то вероятность восстановления исходного генотипа во втором поколении практически нулевая (Волкопялов и др., 1934). В настоящее время показано, что беркширскую масть контролирует локус *KITLG* (Wilkinson et al., 2013), а результаты экспериментов, проводившихся в первой половине прошлого века, объяснимы и без привлечения гипотезы о генах-модификаторах (см. табл. 2). Животные беркширской масти в стаде мини-свиней ИЦиГ встречаются редко, и, как правило, этот признак сочетается с широко распространенным в изучаемой группе признаком «белая морда», который контролируется локусом *KIT*. Однако если пегости,

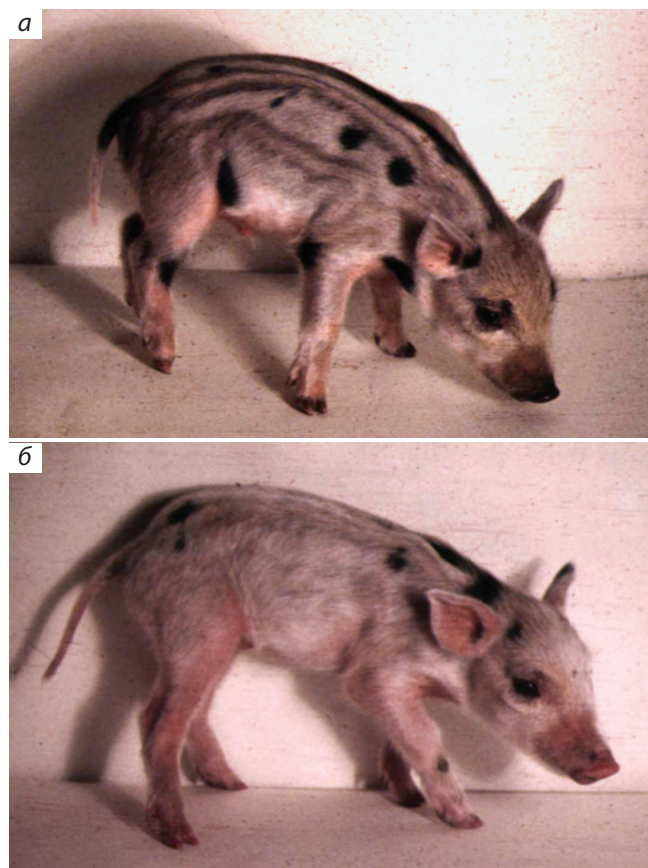


Рис. 3. Черно-пестрые поросята с фоном масти агути и генотипом E^+/E^P :

а – бурый; б – светло-серый. Фото С. Князева.

детерминируемые локусом *KIT* (белая морда, белые ноги и белое брюхо), встречаются и у животных масти агути, то шесть характерных для беркширской породы белых точек наблюдались только у особей черной масти. Особое внимание привлекают особи, которые при рождении имеют очень темную ливрею, состоящую из темно-коричневых и черных полос, а в годовалом возрасте – черную беркширскую масть (рис. 5). Вероятно, в данном случае имеет место взаимодействие аллелей локусов *ASIP*, *MC1R* и *KITLG*, при котором формируется своеобразный фенотип, включающий ювенильную форму масти агути (ливрею) и беркширскую масть. Можно предположить, что в отличие от беркширов и других пород аналогичной окраски, которые имеют по локусу *MC1R* генотип E^P/E^P , наблюдаемые у мини-свиней ИЦиГ «ливрейные беркширы» могут иметь генотипы E^+/E^+ или E^+/E^P .

Белая. Белая щетина на лишенной пигмента коже, пигментированные глаза. Белая масть характерна для большинства заводских пород (Волкопялов и др., 1934; Ollivier, Sellier, 1982; Кабанов, Терентьева, 1985). Существуют варианты белой масти, когда на белом фоне присутствуют окрашенные участки (Kronacher, 1924; Hetzer, 1954; Бутарин, 1964; Харинг, 1965; Тихонов, Ратиани, 1974; Ollivier, Sellier, 1982; Никитин, Ворожейкин, 1994; Fontanesi, Russo, 2013). В 1906 г. было показано, что эпи-

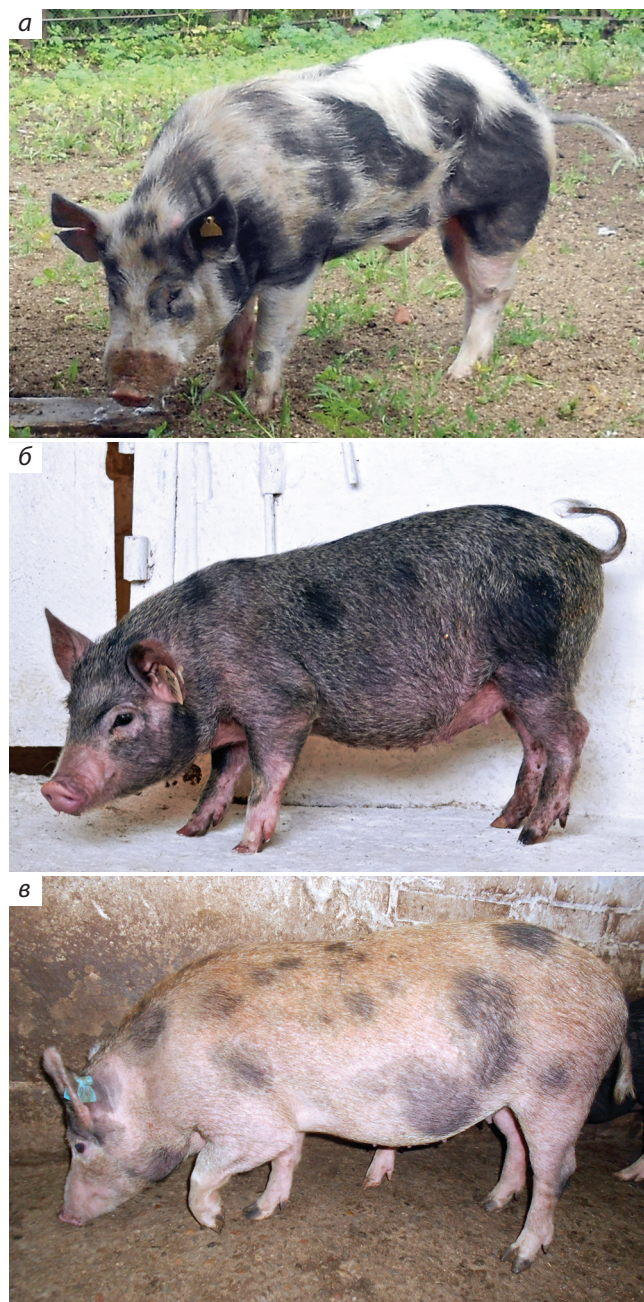


Рис. 4. Варианты фонового цвета у черно-пестрых мини-свиней ИЦиГ с генотипом E^P/E^P :

а – белый; б – темно-серый чалый; в – охристый чалый. Фото а, в – К. Шатохина, фото б – В. Коваля.

статическую белую масть детерминирует доминантный аллель *I* гена *Inhibitor of color* (*White*), в то время как рецессивный аллель *i* отвечает за наличие пигментации (Волкопялов и др., 1934). В дальнейшем это было неоднократно подтверждено (Wentworth, Lush, 1923; Hetzer, 1945a–d). В настоящее время молекулярно-генетическими методами показано, что за белую масть отвечают три аллеля I^1 , I^2 и I^3 локуса *KIT* с тождественным генотипическим эффектом, которые подавляют проявления остальных локусов, контролирующих окраски свиней



Рис. 5. Особь беркширской масти (локус *KITLG*), имевшая ювенильную ливрею, возможно, также гомозиготная по рецессивному аллелю «белой морды» локуса *KIT*.
Фото В. Коваля.



Рис. 6. Поросята мини-свиней ИЦиГ полностью белой (а, в) и белой с пятнами (б, г) масти. Стрелками указано расположение пятен. Фото К. Шатохина.

(Pielberg et al., 2002; Fontanesi, Russo, 2013), и способны формировать (любой из них) либо полностью белую, либо белую с наличием пигментированных участков окраску (Pielberg et al., 2002; Lai et al., 2007; Fontanesi et al., 2010; Fontanesi, Russo, 2013) (рис. 6).

Присутствие окрашенных участков на белом фоне связывают с гетерозиготностью локуса *KIT*. Это было доказано в конце прошлого века гибридологическим методом, сам же признак по наиболее типичному своему проявлению был назван «серые пятна» (Никитин, Ворожейкин, 1994). Таким типичным проявлением являются, как правило, серые участки кожи, расположенные в любых возможных сочетаниях около глаз, у основания хвоста и/или на крестце (см. рис. 6). Обязательные для признака точки пигментации могут сопровождаться случайно расположенными отдельными пятнами, нередко более интенсивной окраски (см. рис. 6 и 7). Кроме того, встречается вариант, когда кроме обязательных точек пигментации присутствует множество небольших округлых пятен на спине и боках, сливающихся в единое целое (рис. 8). Такое

проявление «серой пятнистости» в настоящее время известно как «зернистость» (Hirooka et al., 2002).

Было показано, что проявление признака «серые пятна» возможно только у гетерозигот *I/i* по гену *Inhibitor of color*, гомозиготных по рецессивному аллелю *sp* тесно сцепленного с ним гена *Spotted* (Никитин, Ворожейкин, 1994). Коэффициент рекомбинации между генами *Inhibitor of color* и *Spotted* составил $0,053 \pm 0,057$, т. е. фактически не отличается от нуля (Никитин, Ворожейкин, 1994). Это может означать, что они являются сублокусами локуса *KIT*, один из которых подавляет меланогенез (*Inhibitor of color*), а другой частично его восстанавливает (*Spotted*).

Источником аллелей белой масти для мини-свиней ИЦиГ могли быть свиньи пород крупная белая и ландрас, а также светлогорские мини-свиньи (Шатохин и др., 2014), поэтому не исключено наличие в стаде более одного доминантного аллеля локуса *KIT*. Однако, с учетом малочисленности родоначальников селекционной группы (Никитин и др., 2014), вероятность этого мала. Таким образом, мини-свиньи ИЦиГ чисто белой масти могут иметь генотип I^2-Sp/\dots , а белые с пятнами – генотип $I^2-sp/i-sp$. Как показал анализ происхождения и результаты скрещиваний, все белые особи, входящие в репродуктивное ядро селекционной группы, являются гетерозиготами I^2/i .

Ювенильная ливрея. Ливрея, как и зонарность распределения пигментов в волосе, является атрибутом сложной окраски дикого типа. Масть дикого типа – агути у свиней – всегда включает ювенильную ливрею. В то же время у свиней грязно-белой (i^m/i^m) и белой (I/i) масти также может присутствовать ливрея, пусть и в трансформированном виде (Волкопялов и др., 1934; Ollivier, Sellier, 1982). Именно поэтому возникла необходимость рассмотреть ювенильную ливрею отдельно.

Поросята породы венгерская мангалица имеют ливрею, состоящую из черных и белых полос, тогда как взрослые – белую щетину на пигментированной коже (Волкопялов и др., 1934; Кабанов, Терентьева, 1985). У белых поросят – потомков дикого кабана и свиней белой масти – неод-

нократно отмечали полосатость структурного типа, зависящую от характера и расположения щетины (Kronacher, 1924; Dechambre, 1925, 1926; Бромлей, Кучеренко, 1983). Сходную структурную полосатость с ослабленной пигментацией, сопровождающую признак «серые пятна», наблюдали и авторы настоящей статьи у потомков скрещиваний белых свиней породы ландрас с европейским (*Sus scrofa scrofa*) и уссурийским (*S. s. ussuricus*) дикими кабанями (рис. 9). Такая ослабленная чалая серо-белая или серо-желтая ливрея могла присутствовать или отсутствовать у отдельных поросят с серыми пятнами (генотип *I-sp/i-sp*) и никогда не наблюдалась у особей без серых пятен. Еще один вариант ливреи описан в литературе под названием «призрачные полосы» (Волкопялов и др., 1934). Он представляет чередование продольных серебристых и матовых белых полос у свиней белой масти. Этот вариант также наблюдался нами как у ландрас-кабаний гибридов, так и у чистопородных ландрасов с генотипом I^2/I^2 .

С. Kronacher (1924) полагал, что ливрея наследуется независимо от окраски, как особый доминантный признак. G.K. Constantinescu (1933) также пришел к выводу, что ливрею у поросят и окраску взрослых животных детерминируют разные гены. Действие гена, отвечающего за ювенильную полосатость, по его мнению, сводилось к более сильной концентрации пигмента в волосах, расположенных продольными рядами и с возрастом выпадающих. Кроме того, он предположил существование гена – разбавителя черного пигмента. Предположения о детерминации ювенильной окраски свиней двумя генами также высказывали N.I. Teodoreanu (1935) и H.O. Hetzer (1945a–d). Анализ литературных данных, собственных наблюдений о проявлениях ювенильной ливреи и современных данных о локусах, контролирующих окраску свиней, указывает на то, что за формирование этого признака отвечают аллели локусов *ASIP* и *MC1R*. Очевидно, особи проявившие ювенильную ливрею, должны иметь аллель *A* локуса *ASIP* и аллель E^+ локуса *MC1R*, но не должны быть носителями аллеля E^D (табл. 3). Таким образом, подтверждается выдвинутая в первой половине XX в. гипотеза об участии двух генов в формировании ювенильной ливреи у свиней (Kronacher, 1924; Constantinescu, 1933; Teodoreanu, 1935; Hetzer, 1945a–d).

Следовательно, можно предположить, что у грязно-белых и белых свиней, проявивших ювенильную ливрею, генотипы по локусам *ASIP* и *MC1R* должны быть такими же, как у не белых (табл. 4). При этом проявление ливреи, очевидно, зависит от интенсивности синтеза ингибиторов меланина, что указывает на взаимодействие локусов *ASIP* и *MC1R* с локусом *KIT*.

У свиней с мастью дикого типа и генотипом *i/i* доминантные аллели I^1 , I^2 и I^3 , обеспечивающие синтез ингибиторов меланина, отсутствуют, соответственно ливрея у них – это продольные черные и коричневые или рыжие полосы. Свины породы мангалица, грязно-белой масти с генотипом i^m/i^m , проявляют ювенильную ливрею в виде черных и белых полос. Можно предположить, что у таких животных понижен синтез ингибиторов меланина и синтезируются главным образом белки, ингибирующие красный пигмент. Особый интерес представляют белые с «серыми пятнами» свины, гетерозиготные по одному



Рис. 7. Вариант проявления признака «серые пятна» у мини-свиней ИЦиГ – пятно на пояснице.

Фото К. Шатохина.



Рис. 8. Вариант проявления признака «серые пятна» у мини-свиней ИЦиГ – перечеркнутая белым поясом «зернистость» и случайно разбросанные черные пятна.

Фото К. Шатохина.

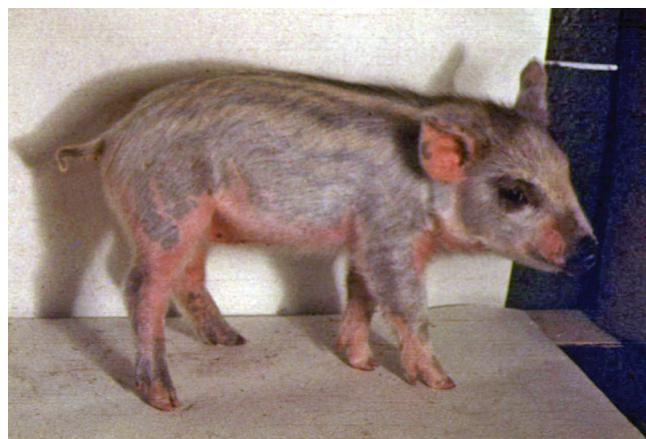


Рис. 9. Поросянок ландрас-кабаний гибрид с признаком «серые пятна», «зернистостью» и серо-белой ювенильной ливреей.

Фото С. Князева.

Таблица 3. Проявление ювенильной ливрейной окраски у не белых свиней

Масть	<i>ASIP</i>	<i>MC1R</i>	<i>KIT</i>	Полосы
Агути	<i>A/...</i>	$E^+/E^+, E^+/E^p, E^+/e$	<i>i/i</i>	Дикий тип
Рецессивная черная	<i>a/a</i>			Нет
Доминантная черная	$.../...$	$E^D/...$		
Черно-пестрая		E^p/E^p		

Таблица 4. Проявление ювенильной ливрейной окраски у белых свиней

Масть	<i>ASIP</i>	<i>MC1R</i>	<i>KIT</i>	<i>Spotted</i>	Полосы
Грязно-белая	<i>A/...</i>	$E^+/E^+, E^+/E^p, E^+/e$	i^m/i^m	?	Черно-белые
Белая с «серыми пятнами»	<i>A/...</i>	$E^+/E^+, E^+/E^p, E^+/e$	I^2/I^2	<i>sp/sp</i>	Серо-белые Серо-желтые
Белая	<i>A/...</i>	$E^+/E^+, E^+/E^p, E^+/e$	$I^2/...$?	«Призрачные»
Белая	?	?	$I^2/...$?	Нет

из доминантных аллелей локуса *KIT* (I^1, I^2, I^3) и гомозиготные по рецессивному аллелю гена *Spotted* (*sp/sp*). Очевидно, у них снижен уровень синтеза ингибиторов меланина, что, собственно, и позволяет реализоваться фенотипу «серые пятна». Однако при этом ювенильная ливрея у особей с «серыми пятнами» имеет три хорошо различающиеся формы проявления: серые и желтоватые полосы, серые и белые полосы и полное отсутствие полос. Поскольку ливрея особи формируется в пренатальный период онтогенеза, эти три формы можно классифицировать следующим образом:

- 1) серые и желтые полосы – в пренатальный период снижение синтеза ингибиторов черного и красного пигмента различается незначительно;
- 2) серые и белые полосы – в пренатальный период снижение синтеза ингибиторов черного пигмента сильнее, чем красного;
- 3) полное отсутствие полос – снижение синтеза ингибиторов меланина отсутствует.

Данная классификация наводит на мысль о том, что доминантные аллели локуса *KIT* I^1, I^2 и I^3 могут быть не полностью тождественны, что и проявляется у гетерозигот I^2/i в пренатальный период на фоне гомозиготности по рецессивному аллелю гена *Spotted*. Однако эта гипотеза требует проверки с применением молекулярных методов.

В случае с белыми свиньями, у которых отсутствует ювенильная ливрея (см. табл. 3), возможны следующие объяснения:

- 1) отсутствие аллелей *A* и E^+ локусов *ASIP* и *MC1R* соответственно;
- 2) гомозиготность по аллелю E^p локуса *MC1R*;
- 3) присутствие аллеля E^D локуса *MC1R*.

Действие двух первых причин несомненно. Существуют породы, у которых распространен аллель *a* локуса *ASIP* (Ollivier, Sellier, 1982), а поскольку такие породы участвовали в выведении современных белых пород

(Волкопялов и др., 1934), то гомозиготность *a/a* у последних вполне вероятно. Аллель E^p локуса *MC1R* широко распространен у белых пород, на что указывает неоднократно описанное в литературе рождение черно-пестрых поросят во втором и последующих поколениях скрещиваний белых и окрашенных пород (Buchaman-Smith et al., 1935). В частности, по нашим собственным наблюдениям, среди ландрас-кабаньих гибридов при разведении «в себе» наиболее часто выщеплялись черно-пестрые особи, гораздо реже – масти дикого типа (единичные случаи) и никогда не было поросят черной масти. Последнее указывает на меньшую вероятность того, что у белых пород отсутствие «призрачной» ювенильной ливреи обусловлено действием аллеля E^D локуса *MC1R*. Кстати, пород с доминантной черной мастью существует достаточно мало, а их участие в формировании белых пород, если оно и было, весьма незначительно (Кабанов, Терентьева, 1985).

У мини-свиней ИЦиГ ливрея представлена у животных масти агути, но изредка встречается у гетерозигот I/i с «серыми пятнами». Как правило, это серые чалые и белые полосы. Причиной редкого проявления ювенильной ливреи у мини-свиней могут быть высокие частоты аллелей E^D и E^p локуса *MC1R* – около половины поголовья имеет доминантную черную или черно-пеструю масть.

Сепия. Влияет на интенсивность пигментации волос и радужной оболочки глаз. Осветление окраски происходит в результате объединения гранул меланина в нерегулярно расположенные глыбки, что ведет к ослаблению абсорбции света, вследствие чего черная окраска кажется серой. Собираение гранул в глыбки сопровождается изменениями отростков меланоцитов (Searle, 1968; Brumbaugh et al., 1972). Известны два мнения о генетическом контроле данного варианта окраски свиньи. Согласно первому, сепию должен детерминировать аллель a^s гена *Agouti* (Berge, 1961). Позднее был предложен отдельный ген *Dilution* с двумя аллелями: *D* – нормальная пигментация и *d* – ослабленная (Searle, 1968).

У мини-свиней ИЦиГ изредка рождаются особи с ослабленной пигментацией. Это поросята сильно осветленной масти агути с характерной ливреей (см. рис. 3), которые во взрослом состоянии имеют светло-серую масть. Не исключена вероятность того, что это гомозиготы *d/d* по гену *Dilution*, но такому предположению препятствует отсутствие подобных осветленных особей без ювенильной ливреи. То есть описанный вариант сепии скорее соответствует гомозиготности по аллелю *a^s* гена *Agouti*, как в свое время предлагал S. Berge (1961).

Однако среди мини-свиней ИЦиГ масти агути встречаются серые особи с различной интенсивностью пигментации, варьирующей от светло- (сепия?) до темно-серой, поэтому второе предположение тоже кажется сомнительным. Скорее всего, «сепия» мини-свиней ИЦиГ – результат взаимодействия генов-модификаторов с аллелем *E⁺* локуса *MC1R*, а истинная, описанная в литературе сепия (см. табл. 1) в исследуемой селекционной группе отсутствует.

Серая масть редко встречается у современных домашних свиней и потому слабо изучена (Ollivier, Sellier, 1982; Fontanesi et al., 2012). Тем не менее некогда она была распространена у примитивных европейских пород (Иванчук, 2011). В настоящее время серые свиньи описаны в популяции Nero Siciliano (Fontanesi et al., 2012). Молекулярно-генетическими методами показано, что серую масть может детерминировать аллель *I^{Rn}/I^d* локуса *KIT* (Fontanesi et al., 2012). Однако ранее существовало вполне обоснованное мнение, что серая масть у свиней контролируется одним из аллелей локуса агути (Berge, 1961). Противоречие между этими гипотезами, впрочем, легко разрешимо, если допустить, что исследователи изучали разные варианты серой масти. Масть можно классифицировать как серую, если она представляет результат смешения черных и белых волос (чалость), и в этом случае ее вполне может контролировать локус *KIT*. В то же время серая масть может быть и результатом утраты красного пигмента волосом зонарного дикого типа (агути). Такую серую масть вполне может контролировать один из аллелей гена *Agouti*, или, что более вероятно, имеет место взаимодействие аллелей локусов *MC1R*, *ASIP* и генов-модификаторов.

Следует заметить, что термин «серая масть» некорректен и может трактоваться весьма широко. Например, мексиканские безволосые свиньи, имеющие очень редкую и тонкую щетину, могут быть черного или серо-голубого цвета (Тихонов, 2010). В данном случае серо-голубой цвет является результатом преломления световых лучей во внешнем ороговевшем полупрозрачном слое кожи. У мини-свиней ИЦиГ черной масти такое «посерение» и «поголубение» кожных покровов часто наблюдается во время линьки после выпадения щетины. Поэтому разрешение вопросов, связанных с серой мастью и ее формами, требует дальнейших исследований при четком определении того, какой же все-таки конкретный фенотип называют «серой мастью».

В группе мини-свиней ИЦиГ под определение «серая масть» попадают три генотипически, фенотипически и визуально различающиеся окраски. Эти окраски являются естественными внутригрупповыми вариантами трех фенотипов масти и, соответственно, не могут быть от них

обособлены, а потому рассматривались при описании основной масти в качестве одной из ее вариаций.

1. Крайнее выражение признака «серые пятна». Животные имеют обширные участки пигментированной, серой или голубовато-серой кожи, покрытые смесью черных и белых волос (см. рис. 8 и 9). В данном случае можно уверенно утверждать, что формирование признака контролировали аллели локуса *KIT* и тесно сцепленного с ним гена *Spotted*.
2. Черно-пестрые животные с основным серым фоновым цветом (см. рис. 4, б). Серый фон создается в результате смешения белых и пигментированных волос, последние окрашены по типу агути. Черно-пестрость может проявляться только у животных, гомозиготных по рецессивному «дикому» аллелю *i* локуса *KIT*. Собственно говоря, этим и ограничивается его участие в формировании данного варианта окраски. В этом случае серый фон может быть результатом действия локусов *MC1R*, *EDNRB*, а также их взаимодействия с какими-то генами-модификаторами.
3. «Серые агути» (см. рис. 1 и 3). Можно предположить, что это результат взаимодействия аллелей локусов *ASIP* и *MC1R* с генами-модификаторами.

Пегости. Одним из элементов окраски домашних животных являются пегости – белые, упорядоченно локализованные пятна на окрашенном фоне (Searle, 1968). У свиней встречаются следующие разновидности пегостей: белый пояс, белые ноги, белое брюхо, белая морда, беркширская масть. Беркширская масть уже рассмотрена нами выше, поэтому перейдем к остальным вариантам пегостей. Белым поясом называется пересекающая тело животного белая полоса, ширина которой может варьировать от нескольких сантиметров до полностью белой середины туловища.

У мини-свиней ИЦиГ данный признак не обнаружен, но иногда встречается вариант признака «серые пятна», внешне имитирующий признак «белый пояс» (см. рис. 8). Ранее мы неоднократно наблюдали этот вариант «серых пятен» у ландрас-кабанных гибридов. В обеих селекционных группах (мини-свиньи ИЦиГ и ландрас-кабанные гибриды) это всегда были животные с генотипом *I[?]/i sp/sp*; передача «псевдопояса» от родителей потомкам не наблюдалась. Предполагают, что остальные разновидности пегости, за исключением беркширской масти, детерминируют рецессивные аллели локуса *KIT* (Giuffra et al., 1999; Fontanesi et al., 2010; Fontanesi, Russo, 2013). Все они широко распространены у мини-свиней ИЦиГ и встречаются как по отдельности, так и в различных сочетаниях (см. рис. 1 и 5).

Заключение

У мини-свиней ИЦиГ не были обнаружены грязно-белая, альбиностическая белая, красная, коричневая, рецессивная черная масти и белый пояс, так как эти окраски либо редки, либо специфичны для пород, которые не участвовали в их формировании (Шатохин и др., 2014). Присутствие окраски сепия в исследуемой селекционной группе сомнительно, хотя и не исключено.

В целом оценка фенотипического разнообразия окрасок мини-свиней ИЦиГ показала присутствие четырех

основных мастей, каждая из которых включала в себя различающиеся варианты:

1. Масть агути включает две последовательности вариаций:
 - а) дикий тип → ... → серая;
 - б) дикий тип → ... → темная, почти черная.
2. Варианты черно-пестрой масти различаются цветом основного фона, который может быть белым с небольшой примесью черных волос (слабовыраженная чалость); серым чалым с голубоватым оттенком; кирпичным, после года превращающимся в серый чалый.
3. Черная масть – доминантная черная и беркширская масть.
4. Белая масть – чисто-белая и белая с пятнами.

Отсутствие в стаде мини-свиней ИЦиГ рецессивной черной масти позволяет утверждать, что они мономорфны по локусу *ASIP* и имеют гомозиготный генотип *A/A*. По локусу *MC1R* исследуемая совокупность полиморфна: в ней присутствуют аллели $E^{D?}$, E^+ и E^p . Поскольку возможных источников доминантной черной масти было два – светлогорские мини-свиньи и вьетнамская черная вислорюхая пастбищная порода, то до проведения молекулярно-генетического анализа нельзя исключить, что в стаде присутствуют оба аллеля – E^{D1} и E^{D2} . Разнообразие основной фоновой окраски у черно-пестрых мини-свиней указывает на полиморфизм по локусу *EDNRB*. Возможных источников эпистатической белой масти у мини-свиней ИЦиГ было три: крупная белая и ландрасская породы, светлогорские мини-свиньи, поэтому не исключено присутствие более одного доминантного аллеля полной депигментации (белой масти) локуса *KIT*. Кроме того, присутствуют три аллеля частичной депигментации: «белая морда», «белые ноги», «белое брюхо» и аллель полной пигментации – *i*. Аллели, детерминирующие признаки «серые пятна» и «зернистость», мы исключили из предполагаемых аллелей локуса *KIT*, так как было показано, что данные признаки формирует рецессивный аллель тесно сцепленного с *KIT* локуса *Spotted* (см. табл. 1). Соответственно, по локусу *Spotted* в исследуемой совокупности выявлено два аллеля: *Sp* и *sp*. Наличие в стаде мини-свиней ИЦиГ особей с беркширской мастью свидетельствует о полиморфизме локуса *KITLG*. Кроме того, цветовые вариации масти агути указывают на вероятное действие двух групп модификаторов, одна из которых изменяет в шерсти животных концентрацию красного пигмента, а вторая – черного.

В целом исследование показывает, что малочисленная и высокоинбредная селекционная группа мини-свиней ИЦиГ (Никитин и др., 2014) обладает высоким фенотипическим разнообразием окрасок, несмотря на то что отбор, направленный на поддержание окрасочного полиморфизма, не проводился. В сочетании с тем, что особи воспроизводящего состава большей частью гетерозиготны по аллелям локусов *KIT* и *MC1R*, вполне возможна связь масти с адаптивностью и жизнеспособностью, что требует дальнейшего, более целенаправленного изучения.

Благодарности

Работа частично поддержана бюджетным финансированием по государственному заданию (проект № 0324-2015-0004).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П. Копытные юга Дальнего Востока СССР. М., 1983.
- Бутарин Н.С. Отдаленная гибридизация в животноводстве. Алмата, 1964.
- Волкопялов Б.П., Лус Я.Я., Шульженко И.Ф. Породы, генетика и селекция свиней. М.; Л., 1934.
- Всеволодов Э.Б., Калдыбаев С.У., Латынов И.Ф. Пигментация волосяного покрова диких, домашних и гибридных свиней. Морфология и генетика гибридных свиней. М., 1992;42-47.
- Данилкин А.А. Свиные (Suidae). Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.: ГЕОС, 2002.
- Иванчук В.А. Биогенетические особенности редких и исчезающих пород свиней. Ветеринария с.-х. животных. 2011;2:55-60.
- Кабанов В.Д., Терентьева А.С. Породы свиней. М.: Агропромиздат, 1985.
- Козло П.Г. Определение возраста, селекция и отлов дикого кабана. Минск: Ураджай, 1973.
- Никитин С.В., Ворожейкин А.С. Особенности наследования серых пятен у домашних свиней. Генетика. 1994;30(5):675-680.
- Никитин С.В., Князев С.П., Шатохин К.С. Миниатюрные свиньи ИЦиГ – модельный объект для изучения формообразовательного процесса. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2014; 18(2):279-293.
- Никитин С.В., Лобков Ю.И. Летальный аллель гена *Spotted* (серые пятна) свиней. Генетика. 1996;32(8):1119-1125.
- Тихонов В.Н. Лабораторные мини-свиньи: генетика и медико-биологическое использование. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО РАН, 2010.
- Тихонов В.Н., Ратиани Д.П. Гибридологическое изучение генетики масти и групп крови свиней ландрасской и вьетнамской пород. Генетика. 1974;10(1):53-61.
- Харинг Ф. Породы свиней в других странах Западной и Южной Европы. Руководство по разведению животных. М., 1965;3:45-98.
- Шатохин К.С., Деева В.С., Гончаренко Г.М., Гришина Н.Б., Горячева Т.С., Акулич Е.Г., Кононенко Е.В., Ермолаев В.И., Никитин С.В. Генетические особенности миниатюрных свиней ИЦиГ СО РАН. Вестн. Новосибир. гос. аграр. ун-та. 2014;30(1):75-81.
- Andersson L., Plastow G. Molecular genetics of coat colour variation. The Genetics of the Pig. 2nd edition (Eds. M.F. Rothschild, A. Ruvinsky). CAB International, 2011:38-50.
- Berge S. Heredity of colour in pigs (in Norwegian). Tidsskr. Norske Landbr. 1961;68:159-188.
- Brumbaugh J.A., Chatterjee G., Hollander W.F. Adendritic melanocytes: A mutation in linkage group II of the fowl. J. Heredity. 1972;63(1):19-25.
- Buchanan-Smith A.D., Robison O.J., Bryant D.M. The Genetics of the Pig. Univ. of Edinburg, Institute of Animal Genetics, 1935.
- Carrion D., Day A., Evans A., Mitsuhashi T., Archibald A., Haley C., Andersson L., Plastow G. The use of *MC1R* and *KIT* genotypes for breed characterization. Arch. Zootec. 2003;52:237-244.
- Carr-Saunders A.M. Note on inheritance in swine. Science. 1922;55:19.
- Constantinescu G.K. Vererbungsversuche an Schweinen unter besonderer Berücksichtigung des Mangalitzaschweines. Z. Zucht. 1933; 26:395-427.
- Dechambre P. L'hybridation du sanglier et du porc. Revue Hist. Nat. Appl. 1925;6:207-212.
- Dechambre P. Etudes genetiques sur les porcs et les sangliers. Recl. Med. Vet. Ec. Alfort. 1926;105:129-184.
- Drögemüller C., Giese A., Martins-Wess F., Wiedemann S., Andersson L., Brenig B., Fries R., Leeb T. The mutation causing the black-and-tan pigmentation phenotype of Mangalitzas pigs maps to the porcine *ASIP* locus but does not affect its coding sequence. Mammalian Genome. 2006;17:58-66.

- Fang M., Larson G., Ribeiro H.S., Li N., Andersson L. Contrasting mode of evolution at a coat color locus in wild and domestic pigs. *PLoS Genetics*. 2009;5:e1000341.
- Fernandez A., Sillio L., Rodriguez C., Ovilo C. Characterization of OCA2 cDNA in different porcine breeds and analysis of its potential effect on skin pigmentation in a red Iberian strain. *Animal Genetics*. 2006;37:166-170.
- Fontanesi L., D'Alessandro E., Scotti E., Liotta L., Crovetto A., Chiofalo V., Russo V. Genetic heterogeneity and selection signature at the *KIT* gene in pigs showing different coat colours and patterns. *Animal Genetics*. 2010;41:478-492.
- Fontanesi L., D'Alessandro E., Scotti E., Liotta L., Chiofalo V., Russo V. Analysis of the *KIT* gene in a Sicilian pig population and identification of the *I^d* allele at the *Dominant white* locus. (Eds. E.J. De Pedro, A.B. Cabezas). 7th Intern. Symp. on the Mediterranean Pig. Zaragoza: CIHEAM, 2012;25-29.
- Fontanesi L., Russo V. Molecular genetics of coat colour in pigs. *Acta Agriculturae Slovenica, Ljubljana*. 2013;4:15-20.
- Giuffra E., Evans G., Tornsten A., Wales R., Day A., Looft H., Plastow G., Andersson L. The *Belt* mutation in pigs is an allele at the *Dominant white (I/KIT)* locus. *Mammalian Genome*. 1999;10:1132-1136.
- Hetzer H.O. Inheritance of coat color in swine. I. General survey of major color variations in swine. *J. Heredity*. 1945a;36:121-128.
- Hetzer H.O. Inheritance of coat color in swine. II. Result of Landrace by Poland China crosses. *J. Heredity*. 1945b;36:187-192.
- Hetzer H.O. Inheritance of coat color in swine. III. Result of Landrace by Berkshire crosses. *J. Heredity*. 1945c;36:255-256.
- Hetzer H.O. Inheritance of coat color in swine. IV. Analysis of hybrids of Landrace and Large Black. *J. Heredity*. 1945d;36:309-312.
- Hetzer H.O. Inheritance of coat color in swine. V. Results of Landrace by Duroc-Jersey crosses. *J. Heredity*. 1946;37:217-224.
- Hetzer H.O. Inheritance of coat color in swine. VII. Results of Landrace by Hampshire crosses. *J. Heredity*. 1948;39:123-128.
- Hetzer H.O. Effectiveness of selection for extension of black-spotting in Beltsville No. 1 swine. *J. Heredity*. 1954;45:215-223.
- Hirooka H., de Koning D.J., van Arendork J.A.M., Harlizius B., Groot P.N., Bovenhuis H. Genome scan reveals new coat color loci in exotic pig cross. *J. Heredity*. 2002;93(1):1-8.
- Kijas J.M., Moller M., Plastow G., Andersson L. A frameshift mutation in *MC1R* and a high frequency of somatic reversions cause black spotting in pigs. *Genetics*. 2001;158:779-785.
- Kijas J.M.H., Wales R., Tornsten A., Chardon P., Moller M., Andersson L. Melanocortin receptor (*MC1R*) and coat color in pigs. *Genetics*. 1998;150:1177-1185.
- Kosswig C., Ossent H.P. Die Vererbung der Haarfarben beim Schwein. *L. Lucht*. 1931;22:297-381.
- Kronacher C. Vererbungsversuche und Beobachtungen an Schweinen. *Z. Indukt. Abstamm. u. Verer. Lehre*. 1924;34:1-120.
- Lai F., Ren J., Ai H., Ding N., Ma J., Zeng D., Chen C., Gou Y., Huang L. Chinese white Rongchang pig does not have the dominant white allele of *KIT* but has the dominant black allele of *MC1R*. *J. Heredity*. 2007;98(1):84-87.
- Lauvergne J.J., Malynicz G.L., Quartermain A.R. Coat colour variants of village pigs in Papua New Guinea. *Ann. Genet. Sel. Anim.* 1982;14:29-42.
- Legault C. Genetics of colour variation. *The Genetics of the Pig* (Eds. M.F. Rothschild, A. Ruvinsky). CAB International, Wallingford, UK, 1998;51-69.
- Lightner J.K. Genetics of coat colour: the agouti signaling protein (*ASIP*) gene. *Answers Res. J.* 2009;2:79-84.
- Lush J.L. Inheritances in swine. *J. Heredity*. 1921;12:57-71.
- Mao H., Ren J., Ding N., Xiao S., Huang L. Genetic variation within coat color genes of *MC1R* and *ASIP* in Chinese brownish red Tibetan pigs. *Animal Sci. J.* 2010;81(6):630-634.
- Mayer J.J., Brislin I.L. Distinguishind feral hogs from introduced wild boar and their hybrids: a review of past and present efforts. *Feral Swine: A Compendium for Resource Managers* (Eds. C.W. Hanselka, J.F. Cadenhead). San Angelo, TX: Texas Agricult. Extension Service, 1993;28-49.
- McCann B., Davie D.K., Feldhamer G.A. Distribution, habitat use, and morphotypes of Feral Hogs (*Sus scrofa*) in Illinois. *Transactions of Illinois State Academy of Science*. 2003;96(4):301-311.
- Meynhardt H. Vier Jahre unter Wildschweinen. Leipzig, 1978.
- Ollivier L., Sellier P. Pig genetics: a review. *Ann. Genet. Sel. Anim.*, 1982;14(4):481-544.
- Ossent H.P. Rezessives Weiß und Frischlingsstreifung der Mangalitzaschweine. *Züchter*. 1929;1:11-13.
- Pielberg G., Olsson C., Syvanen A.C., Andersson L. Unexpectedly high allelic diversity at the *KIT* locus causing dominant white color in the domestic pig. *Genetics*. 2002;160:305-311.
- Ren J., Mao H., Zhang Z., Xiao S., Ding N., Huang L. A 6-bp deletion in the *TYRP1* gene causes the brown colouration phenotype in Chinese indigenous pigs. *Heredity*. 2011;64(106):862-868.
- Searle A.J. Comparative genetics of coat color in mammals. London; New York, 1968.
- Teodoreanu N.I. Vererbungsbeobachtungen über die Farbe des roten und des schwarzen Mangalitzaschweines. *Anal. Acad. Române (Men. Sect. Stiint.)*. 1935;10. Men. 11:20.
- Wentworth E.N., Lush J.L. Inheritance in swine. *J. Agric. Res.* 1923;23:557-582.
- Wilkinson S., Lu Z.H., Megens H.J., Archibald A.L., Haley C., Jackson I.J., Groenen M.A., Crooijmans R.P., Ogden R., Wiener P. Signatures of diversifying selection in European pig breeds. *PLoS Genetics*. 2013;9:e1003453.