

ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ ПРИ АНАЛИЗЕ ВСТРЕЧАЕМОСТИ МАСТЕЙ И ОТМЕТИН У ЛОШАДЕЙ ВЯТСКОЙ ПОРОДЫ

Наталья Феликсовна Белоусова¹, кандидат сельскохозяйственных наук, ORCID: 0000-0003-0515-0123

Светлана Петровна Басс², кандидат сельскохозяйственных наук, ORCID: 0000-0003-3979-1279

Сергей Иванович Сорокин¹, кандидат сельскохозяйственных наук, ORCID: 0000-0002-0012-413X

Анна Николаевна Гуляева², аспирант, ORCID: 0000-0002-0725-8800

¹ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт коневодства», п. Дивово, Рязанская обл., Россия

²ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный аграрный университет», г. Ижевск, Россия

E-mail: natfb@yandex.ru

Аннотация. Вятская — ценная малочисленная аборигенная порода лошадей. Изучение вопроса детерминации мастей имеет существенное практическое значение в селекции. Это особенно актуально для малочисленных пород. Цель исследований — мониторинг масти и отметин, как важных генетических маркеров, влияющих на сохранение генофонда вятской породы. Задачи: оценить структуру мастей в микроэволюционном аспекте, влияние генов *TBX3* и *W20*, детерминирующих желательные «дикие» отметины и нежелательные белые и изучить полиморфизм генов *MC1R* и *ASIP*, обуславливающих базовые масти, генов-«осветлителей» *TBX3* и *MATP*, отвечающих за желательные в породе масти. Выделение ДНК из волосаных луковиц вятских лошадей ($n = 86$) проводили в лаборатории «ХорсГен» (Москва) с помощью «ExtraGene DNA Prep» («Изоген», Москва). Идентификацию однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) осуществляли методом аллель-специфической ПЦР. Расчеты выполняли в MS Excel 10. Преобладающие масти в вятской породе — гнедо-саврасая (56,9%) и мышастая (31,7%). Коммерческий интерес представляют масти, обусловленные генами *Dun*+*Cream* (3,2%). Встречаемость генотипа *D/D* в вятской породе невелика (0,167), поэтому в породе отмечены не саврасые масти (5,2%). Выявлены все генотипы *TBX3* с преобладанием *D/nd1* (0,405). Взаимосвязь между геном *TBX3* и белыми отметинами не обнаружена, а с оттенком масти и «дикими» отметинами идентифицирована. Генотип *D/nd1* чаще встречается у лошадей среднего (0,440) и светлого (0,714) оттенка, у более темных — *D/nd2* (0,455). Выраженные «дикие» отметины преобладают у лошадей с генотипом *D/nd1* (0,539), их отсутствие выявлено только у особей с *D/nd2*. Генотип *MC1R/EE* преобладает у лошадей без белых отметин (0,612) и имеющих некрупные отметины (0,500). Встречаемость аллеля *W20* невелика (0,146) и влияет на величину белых отметин: наименьшая — у животных без отметин, наибольшая — с крупными отметинами. Поскольку масть важный генетический маркер и признак селекции, необходимо генотипирование племенных жеребцов и конематок по набору генов, ассоциированных с мастью и отметинами.

Ключевые слова: вятская порода лошадей, масти лошадей, отметины лошадей, генотипирование, генетическая детерминация

EVALUATION OF GENETIC MARKERS IN THE ANALYSIS OF THE COLORS AND MARKS OCCURRENCE IN THE VYATKA BREED HORSES

N.F. Belousova¹, PhD in Agricultural Sciences

S.P. Bass², PhD in Agricultural Sciences

S.I. Sorokin¹, PhD in Agricultural Sciences

A.N. Gulyaeva², PhD Student

¹FSBSI "All-Russian Research Institute of Horse Breeding", Ryazan region, Divovo village, Russia

²Federal State Budget Education Institution for Higher Education "Udmurt state agricultural university", Izhevsk, Russia

E-mail: natfb@yandex.ru

Abstract. Vyatka breed is a valuable small native breed of horses. The study of the determination of suits is of significant practical importance in breeding. This is especially true for small breeds. The purpose of the research is to monitor the color and markings as important genetic markers of preservation the Vyatka breed gene pool. To meet the objective, the following tasks were set: to evaluate the structure of suits in a microevolutionary aspect and to study the polymorphism of the *MC1R* and *ASIP* genes, determine the basic suits, the "lightening" genes *TBX3* and *MATP*, determining the desired suits in the breed, as well as to evaluate the influence of the *TBX3* and *W20* genes, giving the desirable "wild" markings and undesirable whites. The object of the study is Vyatka horses born in 1975–2022 ($n = 2949$) registered in the breed database. DNA extraction from hair follicles of Vyatka horses ($n = 86$) was carried out in the "Hors-Gen" laboratory (Moscow) using "ExtraGene DNA Prep" ("Isogen", Moscow). Single nucleotide polymorphisms (SNPs) were identified by allele-specific PCR. The calculations were performed using MS Excel 10. Prevailing colors in the Vyatka breed — dun (56.9%) and grullo (31.7%). Of commercial interest are the colors determined by the *Dun* + *Cream* genes (3.2%). The occurrence of the *D/D* genotype in the Vyatka breed is low (0.167), so there are non-dun colors (5.2%). All *TBX3* genotypes were identified with a predominance of *D/nd1* (0.405). The relationship between the *TBX3* gene and white markings has not been found, but with a shade of color and "wild" markings, it has been identified. The *D/nd1* genotype is more common in medium (0.440) and light (0.714) horses, with *D/nd2* (0.455)

* Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства сельского хозяйства Российской Федерации согласно тематическому плану ФГБОУ ВО Ижевская государственная сельскохозяйственная академия (тема № 122020300065-3) / The work was supported of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation according to the thematic plan of the Izhevsk State Agriculture Academy (project 122020300065-3).

predominating in darker individuals. Noticeable “wild” markings prevail in horses with the D/nd1 genotype (0.539), their absence was found only in species with D/nd2. The MC1R/EE genotype is predominant in horses without white markings (0.612) and those with small markings (0.500). The occurrence of the W20 allele in Vyatka breed is low (0.146) and affects the size of white marks: the lowest was noted in animals without marks, the highest – with large marks. Since the color is an important genetic marker and selection trait, genotyping of breeding stallions and mares for the set of genes associated with the colors and markings is important.

Keywords: Vyatka breed of horses, colors of horses, horse marks, genotyping, genetic determination

Масть лошади не только идентификационный признак, но один из ключевых показателей селекции заводских и аборигенных пород. Большое значение имеет изучение вопроса наследования мастей. [9, 13–15] Российские ученые начали внедрять технологии геномного анализа при проведении фундаментальных исследований для улучшения селекции отечественных пород лошадей. Изучают маркеры, ассоциированные с хозяйственно полезными признаками, к которым относится масть. [1–6, 10]

Вятская порода лошадей по зоотехнической классификации – аборигенная северного лесного типа. На современном этапе численность поголовья подвергается значительному сокращению, однако в породе сформирована четкая линейная структура, что позволяет вести селекцию на формирование определенного типа. [8] Популяция лошадей вятской породы – носительница диких аборигенных мастей и отметин, при этом белые отметины нежелательны. [2, 10] Желательная масть обусловлена геном *TBX3 (Dun)*, вызывающим снижение интенсивности пигментации волосяного покрова. Саврасая масть позволяет маскироваться на фоне природных ландшафтов. Для аборигенных лошадей действие генотипов *nd1/nd1* и *nd1/nd2* допускает наличие «диких» отметин, у лошадей с генотипом *nd2/nd2* они отсутствуют. [12] На наличие белых отметин влияет ген *W20* и рецессивные аллели гена *Extension (MC1R)*. [7, 11]

Цель работы – исследовать частоту встречаемости генотипов *TBX3 (Dun)*, *MC1R (Extension)*, *ASIP (Agouty)* и *MATP (Cream)* у вятских лошадей разных мастей, а также влияние частоты встречаемости генотипов *MC1R* и аллеля *W20* на размер белых отметин (у лошадей российских пород изучается впервые).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Состояние популяций в породе по мастям и наличию отметин оценивали на основании визуального осмотра лошадей по общепринятой в коневодстве методике. Объект исследования – лошади вятской породы 1975–2022 годов рождения ($n = 2949$). Материалом для статистического анализа мастей в микроэволюционном аспекте стала база данных лошадей вятской породы. Выделение ДНК из волосяных луковиц животных ($n = 86$) проводили на базе независимой исследовательской лаборатории ХорсГен (Москва) с помощью набора ExtraGene DNA Prep, производство Изоген (Москва). Идентификацию однонуклеотидных полиморфизмов (SNP) осуществляли методом аллель-специфической ПЦР. Обозначения аллельных вариантов исследованных генов *MC1R* и *ASIP* соответствовали номенклатуре: Е – доминантный аллель дикого типа, е – рецессив-

ный (мутантный) аллель *MC1R*; А – доминантный аллель дикого типа, а – рецессивный (мутантный) аллель *ASIP*. [14] Статистические расчеты выполняли с помощью программы MS Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Желательные селекционируемые масти у лошадей вятской породы – гнедо-саврасая, мышастая, каурая, булано-саврасая. Сравнительная характеристика соотношения мастей в микроэволюционном аспекте показала, что самая распространенная – гнедо-саврасая (табл. 1).

До 2011 года рождалось более 70% лошадей гнедо-саврасой масти (с 2001–2011 годы – 78,1%). Среди животных 2012–2022 годов рождения ее доля снизилась до 56,9%. В то же время частота встречаемости мышастой масти в структуре поголовья стабильно возрастала и по сравнению с начальным периодом увеличилась почти в десять раз, достигнув 31,7%. Доля каурой масти в течение всех периодов была не более 5%, а в текущий составляет всего 3,0%. Встречаемость основных желательных мастей, обусловленных геном дикого типа *TBX3 (Dun)* (гнедо-саврасая, мышастая, каурая), возросла до 91,6%.

В последние годы наибольший коммерческий интерес представляют масти с сочетанием генов *Dun* и *Cream*: булано-саврасая и редкие изабеллово- и солово-саврасые. Общая доля таких лошадей

Таблица 1.
Характеристика основных мастей лошадей вятской породы в микроэволюционном аспекте

Масть	Год рождения							
	1976–1989		1990–2000		2001–2011		2012–2022	
	n	%	n	%	n	%	n	%
Обусловлена геном <i>Dun</i>	84	77,8	326	83,8	915	94,8	1362	91,6
Гнедо-саврасая	75	69,4	296	76,1	754	78,1	847	56,9
Мышастая	4	3,8	24	6,2	140	14,5	471	31,7
Каурая	5	4,6	6	1,5	21	2,2	44	3,0
Обусловлена генами <i>Dun+Cream</i>	6	5,5	11	2,8	15	1,6	48	3,2
Булано-саврасая	6	5,5	7	1,8	13	1,4	44	3,0
Солово-саврасая	–	–	4	1,0	1	0,1	2	0,1
Изабеллово-саврасая	–	–	–	–	1	0,1	2	0,1
Не саврасая	18	16,7	52	13,4	35	3,6	77	5,2
Гнедая	9	8,3	29	7,5	11	1,1	35	2,4
Вороная	2	1,9	2	0,5	8	0,8	29	1,9
Рыжая	4	3,7	15	3,9	11	1,1	10	0,7
Буланая	–	–	2	0,5	1	0,1	1	0,1
Каракровая	1	0,9	2	0,5	3	0,3	2	0,1
Бурая	2	1,9	2	0,5	1	0,1	–	–
Всего голов	108	100	389	100	965	100	1487	100

в структуре вятской породы 3,2%. Количество животных булано-саврасой масти в первый анализируемый период — 5,5%, но в современной популяции сократилось до 2,9%. Всего зарегистрированы три лошади вятской породы изабеллово-саврасой масти с 2001 по 2011 год и семь солово-саврасой (1990–2000). Для увеличения доли популярных оригинальных мастей мы апробируем в селекционном процессе результаты генетической детерминации масти. Рождение в 2021 году двух жеребят солово-саврасой масти — следствие нашего целенаправленного подбора с учетом результатов генотипирования изабеллово-саврасого жеребца-производителя (генотип — *Ee/Aa/Dnd1/CrCr* (perlino)) с кобылами мышастой масти, имеющими в генотипе рецессивный аллель *MC1R/e*. Опыты по получению жеребят самой редкой изабеллово-саврасой масти не дали желаемого результата. От булано-саврасого жеребца *EE/Aa/DD/Cr* и булано-саврасой кобылы *EE/Aa/Dnd1/Cr* родились два булано-саврасых жеребенка и один гнедо-саврасый, от этого же жеребца и кобылы дымчатой мышастой масти *Ee/aa/Dnd2/Cr* родились мышастый, гнедо-саврасый и булано-саврасый жеребята, от жеребца perlino *Ee/Aa/Dnd1/CrCr* и кобылы *Ee/aa/Dd2/Cr* — булано-саврасый.

Рождение вятских лошадей, имеющих простые базовые масти (вороная, гнедая, рыжая, караковая, бурая), — не характерный признак для породы. В результате селекции на фенотипическое присутствие саврасости доля не саврасых представителей породы сократилась более чем в два раза, составив всего 5,2%. По соотношению мастей, не обусловленных геном *Dun*, выявлена та же тенденция снижения доли гнедых лошадей относительно вороных.

Из-за наличия в породе не саврасых мастей представляет интерес исследование частоты встречаемости генотипов *TBX3* по сравнению с базовыми *MC1R*, *ASIP* и *MATP* (табл. 2).

В вятской породе обнаружены все генотипы *TBX3*, наиболее часто встречается *D/dn1* (0,405), реже — *D/D* (0,167). Среди лошадей гнедо-саврасой и булано-саврасой мастей выявлены все четыре генотипа базовой гнедой, из которых наибольшая частота встречаемости у *EE/Aa* — 0,423 и 0,545 соответственно. Среди поголовья мышастых лошадей выявлено равное соотношение обоих генотипов. По результатам генотипирования четыре лошади имели дымчатую мышастую масть, ассоциированную геном *Cream*. Оказалось, что одновременное действие аллелей *D* и *Cr* на базовую вороную делает почти не-

Таблица 2.
Частота встречаемости генотипов *TBX3* у вятских лошадей различных мастей по сравнению с базовыми *MC1R*, *ASIP* и *MATP*

Масть, генотип	n	P	D/D	D/dn1	D/d2	nd1/nd1	nd1/nd2	nd2/nd2
Гнедо-саврасая всего, в том числе:	26		0,192	0,423	0,385	—	—	—
<i>E/E, A/A</i>	6	0,231	—	0,167	0,833	—	—	—
<i>E/E, A/a</i>	11	0,423	0,182	0,454	0,364	—	—	—
<i>E/e, A/A</i>	4	0,154	0,500	0,250	0,250	—	—	—
<i>E/e, A/a</i>	5	0,192	0,200	0,800	—	—	—	—
Мышастая всего, в том числе:	29		0,104	0,517	0,379	—	—	—
<i>E/E, a/a</i>	14	0,500	0,214	0,357	0,429	—	—	—
<i>E/e, a/a</i>	14	0,500	—	0,714	0,286	—	—	—
Каурая всего, в том числе:	4	0,138	1,000	—	—	—	—	—
<i>e/e, a/a</i>	4	0,138	1,000	—	—	—	—	—
Булано-саврасая всего, в том числе:	11		0,091	0,636	0,273	—	—	—
<i>E/E, A/A, Cr/n</i>	2	0,182	—	0,500	0,500	—	—	—
<i>E/E, A/a, Cr/n</i>	6	0,545	0,167	0,500	0,333	—	—	—
<i>E/e, A/A, Cr/n</i>	1	0,091	—	1,000	—	—	—	—
<i>E/e, A/a, Cr/n</i>	2	0,182	—	1,000	—	—	—	—
Пепельно-мышастая всего, в том числе:	4		0,250	—	0,750	—	—	—
<i>E/E, a/a, Cr/n</i>	1	0,333	—	—	1,000	—	—	—
<i>E/e, a/a, Cr/n</i>	3	0,667	0,333	—	0,667	—	—	—
Изабеллово-саврасая всего, в том числе:	1		—	1,000	—	—	—	—
<i>E/e, A/a, Cr/Cr</i>	1	1,000	—	1,000	—	—	—	—
Гнедая всего, в том числе:	4		—	—	—	0,250	0,250	0,500
<i>E/E, A/A</i>	3	0,750	—	—	—	0,333	—	0,667
<i>E/E, A/a</i>	1	0,250	—	—	—	—	1,000	—
Вороная всего, в том числе:	4		—	—	—	—	0,500	0,500
<i>E/E, a/a</i>	3	0,750	—	—	—	—	0,667	0,333
<i>E/e, a/a</i>	1	0,250	—	—	—	—	—	1,00
Буланая всего, в том числе;	2		—	—	—	—	1,00	—
<i>E/E, A/A</i>	1	0,500	—	—	—	—	1,00	—
<i>E/E, A/a</i>	1	0,500	—	—	—	—	1,00	—
ИТОГО	84		15	34	25	1	5	4
Среднее			0,167	0,405	0,310	0,012	0,058	0,048

возможной фенотипическую идентификацию масти их носителя. Две лошади с генотипом *Ee/aa/Dnd2/Cr* и одна с *Ee/aa/DD/Cr* были документально зарегистрированы булано-саврасыми (фенотипно имели очень светлый, почти белый оттенок булано-саврасой масти с незначительным кремоватым оттенком лицевой части головы), одна лошадь с генотипом *Ee/aa/Dnd2/Cr* — светло-мышастой, визуализировалась этой же масти.

Генотипирование выявило ошибки в идентификации масти отдельных лошадей, имеющих генотипы *nd1/nd1* и *nd1/nd2*. У них почти не было осветления основной масти, которое обуславливается доминантным аллелем *D*, но присутствовали «дикие» отметины, включая «ремень» на спине. Носители данного генотипа были отнесены к темно-саврасым и темно-мышастым.

У всех четырех типированных кобыл, имеющих редкую каурюю масть, обнаружен идентичный генотип *ee/aa/DD*, отвечающий за рождение у них саврасых жеребят от жеребцов любой масти. Несмотря на наличие гомозиготного доминантного генотипа по гену *TBX3*, три каурые лошади из четырех исследованных были выведены из производящего состава из-за наличия белых отметин, признанных недостатком в аборигенной *вятской* породе.

Нами была исследована взаимосвязь между частотой встречаемости генотипов *MC1* и *W20* с наличием и величиной белых отметин (табл. 3).

Среди лошадей без белых отметин и имеющих некрупные отметины, выявлена наибольшая частота встречаемости доминантного гомозиготного генотипа *E/E* с показателем 0,612 и 0,500 соответственно. В числе животных без белых отметин не обнаружено особей с рецессивным гомозиготным генотипом *e/e*, обуславливающим каурюю масть, у лошадей с некрупными отметинами данный генотип встречался редко (0,107). Среди лошадей, имеющих крупные отметины, присутствие генотипа *E/E* — 0,750. На величину белых отметин влияет частота встречаемости аллеля *W20*: наименьший показатель выявлен у животных без отметин (0,091), наибольший (0,400) у лошадей с крупными белыми отметинами. Частота встречаемости аллеля *W20* у исследованных *вятских* лошадей невелика (0,146), гомозиготных особей *W20/W20* среди типированного поголовья не найдено.

Отличительная экстерьерная особенность аборигенных лошадей — наличие «диких» отметин (саврасость). К ним относятся темный «ремень» вдоль позвоночника, зеброидность на конечностях, «маска» на голове, то есть потемнения, окантовка на ушах, «иней» в гриве, «налеты» на холке, шее, плечах, вентральная полоса на животе, «застежка-молния» на задней поверхности пасти в виде осветленного волоса. Не всегда данные признаки размещены в такой совокупности на одной лошади. Обязательный атрибут саврасости — «ремень», остальные дополнительные «дикие» отметины, придающие особую нарядность, считаются желательными признаками селекции, поэтому их генетическая обусловленность представляет интерес для селекционно-племенной работы с *вятской* породой (табл. 4).

Частота встречаемости генотипа *D/nd1* преобладает у лошадей среднего (0,440) и светлого (0,714)

Таблица 3.
Влияние частоты встречаемости генотипов *MC1R* (*Extension*) и аллеля *W20* на наличие и размер белых отметин у лошадей *вятской* породы

Наличие и размер белых отметин	Генотип <i>MC1R</i> (<i>Extension</i>)				Аллель <i>W20</i>	
	n	E/E	E/e	e/e	n	p
Без отметин	49	0,612	0,388	—	22	0,091
Некрупные	28	0,500	0,393	0,107	15	0,133
Крупные	8	0,750	0,125	0,125	5	0,400
Всего	85	0,588	0,365	0,047	42	0,146

Таблица 4.
Влияние частоты встречаемости генотипов *TBX3* (*Dun*) на степень осветления масти и наличия «диких» и белых отметин у лошадей *вятской* породы

Оттенок масти и отметины	n	D/D	D/nd1	D/nd2	nd1/nd1	nd1/nd2	nd2/nd2
Оттенок масти							
«Классический» (средний)	50	0,300	0,440	0,260	—	—	—
Темный (ближе к темному)	22	—	0,091	0,455	0,045	0,227	0,182
Светлый (ближе к светлому)	14	—	0,714	0,286	—	—	—
Выраженность «диких» отметин (кроме «ремня»)							
Яркая	39	0,179	0,539	0,282	—	—	—
Средняя	21	0,286	0,286	0,381	—	0,047	—
Слабая	15	0,133	0,467	0,333	0,067	—	—
Отсутствует	11	—	—	0,272	—	0,364	0,364
Белые отметины							
Отсутствуют	50	0,120	0,400	0,320	0,020	0,080	0,060
Незначительные	28	0,214	0,357	0,357	—	0,036	0,036
Крупные	8	0,375	0,500	0,125	—	—	—

оттенка саврасой масти, у более темных — *D/nd2* (0,455). Ярко выраженные «дикие» отметины часто встречаются у лошадей с генотипом *D/nd1* (0,539), их отсутствие выявлено у особей с генотипом *D/nd2*, а также *D/D* и *D/nd*. У всех животных с рецессивными генотипами *nd1/nd1* и *nd1/nd2* в разной степени был визуализирован «ремень». По одному представителю данных генотипов имели незначительные «налеты» в области шеи, холки и лопатки. Взаимосвязь между геном *TBX3* и белыми отметинами не обнаружена.

Вятская порода отличается большим разнообразием мастей, желательные детерминированы доминантным аллелем *D* гена дикого типа *TBX3*, обуславливающего осветление оттенка базовой масти и «дикие» отметины. На основных генотипах генов *MC1R* и *ASIP*, детерминирующих пигментацию кожи и волос и отвечающих за базовые масти, *TBX3* и *MATP* формируют желательные: гнедо-саврасую, мышастую, каурюю, булано-саврасую разных оттенков, а также редкие солово- и изабеллово-саврасые. Оттенки саврасой масти в *вятской* породе при этом фенотипически отражают широкую цветовую палитру — от светло-бежевого или светло-серого, почти белого цвета до темно-коричневого и темно-серого, почти черного. Геноти-

пическое мастное разнообразие породы включает все генотипы базовой гнедой ($EE/A/A$, EE/Aa , Ee/AA , Ee/Aa) и вороной (EE/aa , Ee/aa) мастей, один генотип рыжей (ee/aa), все известные генотипы гена-осветлителя дикого типа $TBX3$ (D/D , $D/nd1$, $D/nd2$, $nd1/nd1$, $nd1/nd2$, $nd2/nd2$), а также дополнительный ген $MATP$, представленный в породе как одной, так и двумя копиями доминантного аллеля Cr . Масти, обусловленные другими генами, включая определяемые примесью белого волоса (серая, чалая, пегая, чубарая, серебристая), у чистопородных *вятских* лошадей не встречаются.

В результате селекции на фенотипическое присутствие саврасости совокупная доля основных желательных мастей с доминантным аллелем Dun (гнедо-саврасая, мышастая, каурая) возросла до 91,8% на фоне сокращения более чем в два раза доли несаврасых (вороня, гнедая, рыжая, караковая, бурая). При этом частота встречаемости гомозиготного генотипа D/D (0,167) относительно невелика для породы, у которой желательные масти обусловлены доминантным аллелем D , что стало следствием наличия нежелательных не саврасых мастей.

Очень мала доля наиболее востребованных мастей, в генотипе которых присутствует сочетание генов $Dun + Cream$ (булано-саврасая, изабеллово-и солово-саврасые). Изабеллово-саврасая и солово-саврасая составляют всего 0,2%, поскольку редки сами базовые производные данных мастей — аллель $MATP/Cr$ для изабелловой и генотип $MC1R/ee$ для соловой. Чтобы увеличить доли популярных оригинальных мастей мы апробируем в селекционном процессе результаты генетической детерминации масти, однако не все наши опыты дали желаемый результат. От целевых подборов пар с учетом генотипирования нам удалось получить двух солово-саврасых жеребят, но за три года опытов не было получено изабеллово-саврасых с желаемым генотипом $MATP/CrCr$. Очевидно, вероятность получения изабеллово-саврасого жеребенка в аборигенной *вятской* породе крайне мала.

Генотипирование выявило ошибки в идентификации мастей. Оказалось, что одновременное действие аллелей D и Cr на базовую вороную делает почти невозможной фенотипическую идентификацию масти их носителя. Лошади дымчатой мышастой масти зарегистрированы светло-булано-саврасыми или светло-мышастыми, соответственно дымчатая мышастая масть не была включена в статистическую обработку. В исследовании не отмечены и лошади караково-саврасой (мухортая) масти, но из-за случаев рождения караковых лошадей допускается возможность наличия в породе единичных мухортых особей, идентифицированных под другой мастью. Поскольку у лошадей с генотипами $nd1/nd1$ и $nd1/nd2$ почти отсутствовало осветление основной масти, обусловленное доминантным аллелем D , но имелись некоторые «дикие» отметины, включая «ремень» на спине, то носители данных генотипов были отнесены к темно-саврасым и темно-мышастым. Распространение в *вятской* породе аллеля $nd1$ дает основание предположить, что рецессивные генотипы $nd1/nd1$ и $nd1/nd2$ были у многих лошадей с широко упоминаемой в источниках

XIX столетия масти «карей» (гнедая с признаками псевдосаврасости). В результате целенаправленной работы селекционеров, количество гнедых и вороных с псевдосаврасостью *вятских* лошадей в настоящее время сведено до минимума.

В исследованиях не выявили взаимосвязи между геном $TBX3$ и белыми отметинами, но наместили его вероятную взаимосвязь с оттенком саврасой масти и «дикими» отметинами. У лошадей светлого оттенка масти с наиболее ярко выраженными «дикими» отметинами преимущественно преобладают генотипы $D/nd1$ и D/D . Среди типированного поголовья с генотипом $D/nd2$ наибольшее количество особей более темного оттенка масти, среди них были выявлены животные, у которых кроме «ремня» не было идентифицировано «диких» отметин. Замечена тенденция положительного влияния рецессивного аллеля $MC1R/e$ на наличие и размер белых отметин и нежелательное действие на данный признак аллеля $W20$, поэтому селекцию следует направить на сокращение встречаемости аллеля $W20$ в *вятской* породе.

Наряду с первоочередным значением масти, как неотъемлемого генетического маркера при охране генофонда *вятской* породы, а также важной коммерческой составляющей в деле поддержания самобытных оригинальных мастей популяции, генотипические и фенотипические особенности масти в отдельных случаях могут быть использованы в качестве дополнительного генетического маркера, позволяющего достоверно идентифицировать лошадей и ее происхождение.

Выводы. Генетическая детерминация мастей имеет практическое значение, поскольку масть оказывает влияние на стоимость лошади, и прогнозирование данного признака может повлиять на экономическую рентабельность отрасли в хозяйстве. Генотипирование дает возможность исключения ошибок в идентификации сложных для визуализации мастей. Сведения о результатах генотипирования масти каждой исследованной лошади *вятской* породы включены в электронную базу данных и используются нами в селекционном процессе. Так как масть — важнейший генетический маркер и признак селекции, необходима организация генотипирования всех используемых племенных жеребцов и ведущих конематок по набору генов, ассоциированных с базовыми и желательными в *вятской* породе мастями, в частности по $MC1R$, $ASIP$, $TBX3$, $MATP$, а также по аллелю $W20$, селекция по которому должна быть направлена на уменьшение частоты его встречаемости в популяции. В селекции *вятской* породы первостепенное значение имеет наличие гена $TBX3$, который при различных сочетаниях аллелей генов $MC1R$ и $ASIP$ обуславливает на основе базовых (гнедая, вороня, рыжая) мастей желательные в породе (гнедо-саврасая, мышастая, каурая).

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Абрамова Н.В. Генетическая детерминация мастей лошадей чистокровной ахалтекинской породы // Современные тенденции развития науки и технологий. 2015. № 1. С. 129–133.
2. Белоусова Н.Ф., Басс С.П. Проявление и распределение депигментированных областей у лошадей *вятской*

- породы и их влияние на оценку племенных животных // Коневодство и конный спорт. 2020. № 3. С. 22–25. DOI: 10.25727/HS.2020.3.62768.
3. Борисова А.В., Храброва Л.А. Детекция мутации PMEL17 и серебристой масти у лошадей советской тягеловозной породы // Коневодство и конный спорт. 2015. № 3. С. 12–14. EDN: WNDGGJ.
 4. Буренко А.В., Гопка Б.М. Масть и резвость лошадей Орловской рысистой породы // Научно-технический бюллетень Института животноводства Национальной академии аграрных наук Украины. 2019. № 121. С. 75–86. DOI: 10.32900/2312-8402-2019-121-75-86.
 5. Калинкова Л.В. Изучение полиморфизма генов ASIP и MC1R у лошадей арабской породы // Генетика и разведение животных. 2020. № 2. С. 50–53. DOI: 10.31043/2410-2733-2020-2-50-53.
 6. Калинкова Л.В., Зайцев А.М., Иванов Р.В. Генетическая структура локальной популяции лошадей якутской породы по генам MC1R, ASIP, DMRT3 и MSTN // Сельскохозяйственная биология. 2022. № 57 (2). С. 272–282. DOI: 10.15389/agrobiology.2022.2.272rus.
 7. Курская В.А. Масти лошадей. Москва, 2011. 442 с.
 8. Храброва Л.А., Блохина Н.В., Белоусова Н.Ф., Котран Е.Г. Оценка генеалогической структуры вятской породы лошадей (*Equus ferus caballus*) с использованием анализа ДНК // Генетика. 2022. № 58(4). С. 457–462. DOI: 10.31857/S0016675822040063.
 9. Bailey E.F., Brooks S.A. Horse genetics. CABI, 2020. 248 с.
 10. Belousova N.F., Bass S.P., Zinoveva S.A. et al. Features of coat color and markings and impact of dun factor on Vyatka horse breed. In International Scientific-Practical Conference Agriculture and Food Security: Technology, Innovation, Markets, Human Resources (FIES 2019), Kazan, 13–14 Nov. 2019. Kazan. DOI: 10.1051/bioconf/20201700202.
 11. Hauswirth R., Hauswirth R., Jude R. et al. Novel variants in the KIT and PAX3 genes in horses with white-spotted coat colour phenotypes // Animal Genetics. 2013. No. 44 (6). P. 763–765. DOI: 10.1111/age.12057. PMID 23659293.
 12. Imsland F., Imsland F., McGowan K. et al. Regulatory mutations in TBX3 disrupt asymmetric hair pigmentation that underlies Dun camouflage color in horses // Nature Genetics. 2016. No. 48 (2). P. 152–158. DOI: 10.1038/ng.3475.
 13. Librado P., Fages A., Gaunitz C. et al. The evolutionary origin and genetic makeup of domestic horses // Genetics. 2016. No. 204 (2). P. 423–434. DOI: 10.1534/genetics.116.194860.
 14. Reißmann M. Die Farben der Pferde. 2009. P. 272. ISBN: 978-3-86127-460-5.
 15. Sponenberg D.P., Bellone R. Equine color genetics. Hoboken: Wiley-Blackwell, 2017. 352 с.
 2. Belousova N.F., Bass S.P. Proyavlenie i raspredelenie depigmentirovannykh oblastej u loshadej vyatskoj породы i ih vliyanie na ocenku plemennykh zhivotnykh // Konevodstvo i konnyj sport. 2020. № 3. С. 22–25. DOI: 10.25727/HS.2020.3.62768.
 3. Borisova A.V., Hrabrova L.A. Detekciya mutacii PMEL17 i serebristoj masti u loshadej sovetskoy tyazhelovoznoj породы // Konevodstvo i konnyj sport. 2015. № 3. С. 12–14. EDN: WNDGGJ.
 4. Burenko A.V., Gopka B.M. Mast' i rezvost' loshadej Orlovskoj rysistoj породы // Nauchno-tekhnicheskij byulleten' Instituta zhivotnovodstva Nacional'noj akademii agrarnykh nauk Ukrainy. 2019. № 121. С. 75–86. DOI: 10.32900/2312-8402-2019-121-75-86.
 5. Kalinkova L.V. Izuchenie polimorfizma genov ASIP i MC1R u loshadej arabskoj породы // Genetika i razvedenie zhivotnykh. 2020. № 2. С. 50–53. DOI: 10.31043/2410-2733-2020-2-50-53.
 6. Kalinkova L.V., Zajcev A.M., Ivanov R.V. Geneticheskaya struktura lokal'noj populyacii loshadej yakutskoj породы po genam MC1R, ASIP, DMRT3 i MSTN // Sel'skohozyajstvennaya biologiya. 2022. № 57 (2). С. 272–282. DOI: 10.15389/agrobiology.2022.2.272rus.
 7. Kurskaya V.A. Masti loshadej. Moskva, 2011. 442 s.
 8. Hrabrova L.A., Blohina N.V., Belousova N.F., Kotran E.G. Ocenka genealogicheskoy struktury vyatskoj породы loshadej (*Equus ferus caballus*) c ispol'zovaniem analiza DNK // Genetika. 2022. № 58 (4). С. 457–462. DOI: 10.31857/S0016675822040063.
 9. Bailey E.F., Brooks S.A. Horse genetics. CABI, 2020. 248 s.
 10. Belousova N.F., Bass S.P., Zinoveva S.A. et al. Features of coat color and markings and impact of dun factor on Vyatka horse breed. In International Scientific-Practical Conference Agriculture and Food Security: Technology, Innovation, Markets, Human Resources (FIES 2019), Kazan, 13–14 Nov. 2019. Kazan. DOI: 10.1051/bioconf/20201700202.
 11. Hauswirth R., Hauswirth R., Jude R. et al. Novel variants in the KIT and PAX3 genes in horses with white-spotted coat colour phenotypes // Animal Genetics. 2013. No. 44 (6). P. 763–765. DOI: 10.1111/age.12057. PMID 23659293.
 12. Imsland F., Imsland F., McGowan K. et al. Regulatory mutations in TBX3 disrupt asymmetric hair pigmentation that underlies Dun camouflage color in horses // Nature Genetics. 2016. No. 48 (2). P. 152–158. DOI: 10.1038/ng.3475.
 13. Librado P., Fages A., Gaunitz C. et al. The evolutionary origin and genetic makeup of domestic horses // Genetics. 2016. No. 204 (2). P. 423–434. DOI: 10.1534/genetics.116.194860.
 14. Reißmann M. Die Farben der Pferde. 2009. P. 272. ISBN: 978-3-86127-460-5.
 15. Sponenberg D.P., Bellone R. Equine color genetics. Hoboken: Wiley-Blackwell, 2017. 352 s.

REFERENCES

Поступила в редакцию 03.02.2023
Принята к публикации 10.02.2023