

Ювенильные окраски мини-свиней селекции ИЦиГ СО РАН

С.В. Никитин¹, С.П. Князев², К.С. Шатохин³, Г.М. Гончаренко³, В.И. Запорожец¹, В.И. Ермолаев¹

¹ Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

² Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский государственный аграрный университет», кафедра разведения, кормления и частной зоотехнии, Новосибирск, Россия

³ Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий Российской академии наук, Новосибирская область, пос. Краснообск, Россия

Настоящая работа продолжает начатое в предыдущем исследовании изучение расцветок мини-свиней селекции ИЦиГ СО РАН. Она тоже носит феноменологический характер, но рассматривается ювенильная окраска, которая является обязательным онтогенетическим элементом масти дикого типа (агути) у свиней вида *Sus scrofa* L. Однако у мини-свиней ИЦиГ, кроме особой масти дикого типа, ювенильной окраской обладают и поросята черно-пестрой масти. Следует заметить, что данных о подобном явлении у свиней черно-пестрой масти в литературе найти не удалось. Предполагается, что своеобразная ювенильная окраска черно-пестрых мини-свиней ИЦиГ – следствие повышенного синтеза пигментов волосяного покрова, интенсивность которого, очевидно, превышает показатели как у дикого кабана, так и у домашних свиней. Показано, что у поросят мини-свиней ИЦиГ масти дикого типа цветовая гамма и рисунок ювенильной ливреи не соответствуют нормальным для дикого кабана. Новорожденные поросята у мини-свиней ИЦиГ масти дикого типа, как правило, имеют либо избыток желтого (оранжевого, коричневого) пигмента, что делает рисунок ювенильной ливреи размытым, не контрастным, либо его недостаток, в результате чего они окрашены в серый или серо-голубой цвет с темно-серыми продольными полосками. Сам рисунок ювенильной ливреи у поросят мини-свиней ИЦиГ нарушен. Как правило, вместо продольно-полосатого имеет место сетчатый рисунок ливреи. Поэтому наблюдаемую у мини-свиней ИЦиГ масть, подобную агути, следует называть более корректно – масть псевдодикого типа. Предполагается, что благодаря специально спланированным скрещиваниям удалось «вывести на поверхность» генетический груз мутаций в комплексе аллелей, принимающих участие в формировании масти дикого типа, и накопившийся в популяции, не подвергавшейся стабилизирующему отбору по этой архаичной для домашних свиней расцветке. Накопление этого генетического груза у мини-свиней стало возможным благодаря гипостатичности масти дикого типа по отношению к эпистатичным окраскам, стандартным для современных коммерческих заводских пород.

Ключевые слова: мини-свиньи; ювенильная ливрея; масть дикого типа; агути; масть черно-пестрая; синтез пигментов; локусы масти.

Juvenile coat colours in mini-pigs at ICG

S.V. Nikitin¹, S.P. Knyazev², K.S. Shatokhin³, G.M. Goncharenko³, V.I. Zaporozhets¹, V.I. Ermolayev¹

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

² Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

³ Siberian Federal Scientific Centre of Agro-Bio Technologies RAS, Novosibirsk region, Krasnoobsk, Russia

This article continues a previous study colors in mini-pigs at ICG. It also has a phenomenological character, but it considers juvenile colour, which is an integral element of the ontogenetic formation of the suit, wild type agouti pigs of the species *Sus scrofa* L. However, in ICG mini pigs, in addition to individuals with the suit of the wild type, juvenile colour is a feature of pigs with the black spotted suit. It should be noted that data about a similar phenomenon in pigs with black spotted colour were not found in the literature. We proposed that a unique juvenile colour of black spotted mini-pigs ICG is a consequence of increased synthesis of pigments of hair, the intensity of which obviously exceeds the performance by the wild boar and domestic pigs. Newborn piglets of mini pigs ICG of the colour of the wild type typically have too little or too much yellow (orange, brown) pigment, which makes the figure of juvenile livery blurry – low contrast, or the lack of it, with the result that they are gray or gray-blue color with dark gray longitudinal stripes. The pattern of juvenile livery piglets of mini pigs ICG is disrupted. As a rule, instead of a longitudinal stripe, a mesh pattern livery is observed. Therefore, the agouti like colour observed in mini-pigs ICG should rather be called more properly pseudowild type. It was suggested that the specially planned crosses were able to “reveal” the genetic load of mutations in the complex of alleles involved in the formation of the suit of the wild type and accumulated in the population, not exposed to stabilizing selection on this archaic for domestic pigs’ colour. The accumulation of this genetic cargo at the mini-pigs was made possible by gipostatic suit wild type relative to epistatic colour standard for modern commercial plant breeds.

Key words: mini pigs; juvenile livery; colour of the wild type; agouti; black spotted colour; the synthesis of the pigments; the loci of the colour.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Никитин С.В., Князев С.П., Шатохин К.С., Гончаренко Г.М., Запорожец В.И., Ермолаев В.И. Ювенильные окраски мини-свиней селекции ИЦиГ СО РАН. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(6):638-645. DOI 10.18699/VJ17.280

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Nikitin S.V., Knyazev S.P., Shatokhin K.S., Goncharenko G.M., Zaporozhets V.I., Ermolayev V.I. Juvenile coat colours in mini-pigs at ICG. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(6):638-645. DOI 10.18699/VJ17.280 (in Russian)

Настоящая статья продолжает начатый в 2012 г. цикл работ, посвященных описанию фено- и генотипических особенностей миниатюрных свиней Института цитологии и генетики СО РАН. Такое описание необходимо для выделения совокупности признаков, селекционно-значимых для данной группы мини-свиней, а также для определения наиболее перспективных направлений научных исследований. Предыдущая публикация описывала разнообразие окрасок мини-свиней ИЦиГ (Никитин и др., 2016). В ней было показано, что в стаде присутствуют две группы мастей. В первую группу, условно назовем ее статической, входят белая и черная масти, для которых характерна возрастная неизменность – ювенильный и половозрастной фенотипы идентичны. Вторая группа, обозначим ее как динамическую, включает масти с возрастным диморфизмом – ювенильный и половозрастной фенотипы различны. У мини-свиней ИЦиГ – это масти дикого или, выражаясь более корректно, псевдодикого, типа и черно-пестрая. Это оказалось полной неожиданностью, так как сведений о том, что окраска свиней черно-пестрой масти может с возрастом изменяться, в литературе найти не удалось. Ювенильная расцветка, отличная от половозрастной, присуща большинству видов семейства свинных (*Familia Suidae* Gray, 1821) и оленевых (*Familia Cervidae* Gray, 1821) отряда парнокопытных (*Ordo Artiodactyla* Owen, 1848), а также видам семейства тапировых (*Familia Tapiridae* Burnett, 1830) отряда непарнокопытных (*Ordo Perissodactyla* Owen, 1848) (Соколов, 1979). У исходной для домашних свиней формы – дикого кабана (*Sus scrofa ferus*) – ювенильная окраска (ливрейная расцветка или ювенильная ливрея) представлена семью продольными темными полосами на рыжем фоне. Одна из этих полос проходит по хребту, шесть других – симметрично по три на каждом боку. Боковые полосы двухцветные – темные края и совпадающая с фоновым цветом середина (Козло, 1973; Данилкин, 2002). Сходную с диким кабаном ювенильную ливрею имеют и другие представители рода *Sus* (Соколов, 1979; Oliver, 2004). В формировании масти дикого типа у вида *Sus scrofa* основной вклад вносят локусы *ASIP* (аллель *A*) и *MC1R* (аллель *E⁺*), но участвует также и ряд других локусов (Ollivier, Sellier, 1982; Andersson, Plastow, 2011). Черно-пестрая масть с белым фоновым цветом, пожалуй, единственная из окрасочных мутаций, регулярно встречающаяся у европейского дикого кабана (Козло, 1973). В ней можно выделить две фенотипические компоненты – это хаотически разбросанные по телу черные пятна и цвет фона. Отвечает за черно-пеструю масть аллель *E^p* локуса *MC1R* (Andersson, Plastow, 2011). Особи, гомозиготные по данному аллелю (*E^p/E^p*), имеют черные пятна на белом или красном фоне. Относительно фонового цвета существуют две точки зрения: либо черная пятнистость на красном или белом фоне обусловлена действием двух различных мутаций в локусе *MC1R* (Kijas et al., 2001), либо это результат взаимодействия аллелей локусов *MC1R* и *EDNRB* (Wilkinson et al., 2013). Физиологический механизм формирования черно-пестрости основан на неравномерности распределения меланокортина на поверхности тела плода, где он случайным образом концентрируется, образуя черные пятна (Fang et al., 2009).

Цель настоящего исследования заключается в описании вариантов ювенильных расцветок, наблюдаемых в стаде мини-свиней ИЦиГ у особей с окраской псевдодикого типа и черно-пестрой масти, и рассмотрении возможных генетических причин этих вариаций.

Материалы и методы

В исследовании использованы поросята лабораторных мини-свиней, разводимых в питомнике Института цитологии и генетики (ИЦиГ) СО РАН (поселок Каинская Заимка Новосибирского района Новосибирской области), родившиеся в 2016 г. от специально проведенных скрещиваний, позволяющих максимально оценить потенциал варибельности окрасок мини-свиней ИЦиГ. Варианты ювенильной расцветки определяли визуально. Всего было обследовано 216 особей в возрасте от трех недель до одного месяца, с окраской псевдодикого типа – 55, черно-пестрой – 47 особей. Были сделаны 63 фотографии 10 особей ливрейной расцветки и 32 – 4 особей черно-пестрой масти. Чтобы показать конечный результат возрастных изменений «динамических» окрасок, две особи – псевдодикого типа и черно-пестрая – были сфотографированы в годовалом возрасте после формирования половозрастной расцветки.

Результаты

Окраска дикого типа. Ювенильная ливрея у поросят мини-свиней ИЦиГ подобна ливрее дикого кабана, но это именно подобие, а не идентичность. Поэтому окраску, классифицируемую в стаде мини-свиней как «дикий тип», более корректно именовать мастью псевдодикого типа.

Ювенильная ливрея мини-свиней ИЦиГ по цветовой гамме и рисунку отличается от таковой у дикого кабана и варьирует существенно шире. Наряду с особями, имеющими сочетание цветов, близкое к природному дикому типу (рис. 1), встречаются поросята с высокой концентрацией феомеланина в волосяном покрове (рис. 2) или, напротив, с его редукцией (рис. 3). Изредка рождаются поросята с очень светлой ливреей, представляющей светло-серые полосы на практически белом фоне, которые по мере взросления приобретают светло-серую, чалую масть (рис. 4). Собственно говоря, визуально наблюдаемые у мини-свиней ИЦиГ динамики изменений концентраций пигментов волосяного покрова от рождения до двух лет показывают, что концентрация феомеланина снижается, а эумеланина, напротив, растет вне зависимости от цветовой гаммы ювенильной ливреи.

Рисунок ювенильной ливреи у мини-свиней ИЦиГ псевдодикой масти отличается от рисунка, стандартного для дикого кабана. Вместо контрастных упорядоченных продольных полос имеют место полосы «размытые», как правило, одноцветно-темные, с резкими изгибами, отклонениями от продольной оси туловища, раздвоениями, перемычками и отростками (см. рис. 1–3, 5). Как следствие, вместо темных полос на светлом фоне рисунок ливреи может представлять светлые неправильной формы продолговатые пятна и короткие полосы на темном фоне, напоминающая ювенильную окраску олений или тапиров. Некоторое количество особей с искаженным рисунком ювенильной ливреи встречается и у европейского дикого кабана. Но эти искажения сводятся к поперечным



Fig. 1. A piglet of ICG mini pigs with a combination of colors (red and brown) close to that in the wild boar.

Photo by S. Knyazev.



Fig. 2. Piglets of ICG mini pigs with a high concentration of pheomelanin in the hair.

Photo by S. Knyazev.



Fig. 3. Piglets of ICG mini pigs with reduced pheomelanin production.

Photo by S. Knyazev.



Fig. 4. A piglet with light gray roan color, almost white.

Photo by V. Koval.

перемычкам между продольными полосами и, возможно, свойственны только популяциям, в которых происходили спонтанные скрещивания с домашними свиньями (Козло, 1973). У мини-свиней ИЦиГ все новорожденные особи псевдодикой масти имеют ювенильную ливрею с искаженным рисунком, особи с рисунком, классическим для видов рода *Sus*, т. е. состоящим на боках только из продольных полос, отсутствуют. Можно предположить, что

вариации рисунка ювенильной ливреи у дикого кабана и мини-свиней ИЦиГ являются случайными отклонениями от нормы. Возможно, это и верно для дикого кабана, но то, что мини-свиньи ИЦиГ всегда имеют искаженный рисунок ливреи, подразумевает наличие наследственной компоненты.

В формировании масти дикого типа принимают участие аллель *A* локуса *ASIP* и аллель *E⁺* локуса *MC1R*.



Fig. 5. Piglets of ICG mini pigs with aberrations in the juvenile livery pattern.
Photo by S. Knyazev.

Мини-свиньи ИЦиГ псевдодикой масти, как правило, имеют черные пятна, т. е. являются гетерозиготами E^+/E^P по локусу $MC1R$ (Никитин и др., 2016). Аллель E^P обеспечивает черно-пеструю масть, для которой характерно хаотическое расположение черных пятен, поэтому логично предположить, что взаимодействие аллеля E^P с аллелем E^+ или аллелем A локуса $ASIP$, либо оба таких взаимодействия, увеличивает случайную вариацию в рисунке ювенильной ливреи. Можно также предположить, что существуют генетические факторы, не относящиеся к локусам $ASIP$ и $MC1R$, которые увеличивают неопределенность реализации рисунка ювенильной ливреи. Однако вопрос о том, какое из перечисленных предположений верно, может быть решен только в результате дальнейших исследований.

Черно-пестрая масть. У мини-свиней ИЦиГ она имеет также ювенильную окраску. Для новорожденных поросят мини-свиней ИЦиГ черно-пестрой масти характерен полиморфизм по цвету фона, который может быть белым, серым-чалым, светло-рыжим или коричнево-рыжим (рис. 6). При этом существует два непрерывных вариационных ряда континуальных изменений ювенильных фоновых цветов:

1. Белый → ... → светло-серый → ... → серый → ... → темно-серый.
2. Белый → ... → бледно-рыжий → ... → рыжий → ... → кирпичный.

Таким образом, у мини-свиней ИЦиГ черно-пестрой масти с генотипом E^P/E^P прежнюю дискретную детер-

минацию фонового цвета (либо белый, либо красный) сменило континуальное проявление признака.

По мере взросления особи белый фон может сохраниться или преобразоваться в светло-серый с голубоватым оттенком, серый становится темно-серым, светло-рыжий – серым или белым, коричнево-рыжий – темно-серым, почти черным.

Очевидно, интенсивность образования пигментов в эмбриональный период у мини-свиней ИЦиГ существенно превышает норму, свойственную как дикому кабану, так и домашним свиньям. Как следствие, избыточный синтез пигментов и насыщение ими эмбрионального волосяного покрова приводит к «размыванию» рисунка ювенильной ливреи (см. рис. 1–3, 5) и «окрашиванию» исходно белого фона у черно-пестрых особей (см. рис. 6). Обращает на себя внимание сходство возрастных динамик изменений концентраций феомеланина в волосяном покрове у мини-свиней ИЦиГ псевдодикой и черно-пестрой масти. И в том и в другом случае после рождения особи происходит снижение доли волос с высокой концентрацией феомеланина при росте доли волос с эумеланином. Своего максимума концентрация феомеланина, очевидно, достигает еще в пренатальный период, а концентрация эумеланина – к возрасту одного-двух лет. Таким образом, динамики возрастных изменений концентрации пигментов у поросят псевдодикой и черно-пестрой масти совпадают и, надо полагать, контролируются одними и теми же аллелями одних и тех же локусов. Такая параллельная регуляция синтеза и ингибции пигментов у мини-свиней ИЦиГ двух разных

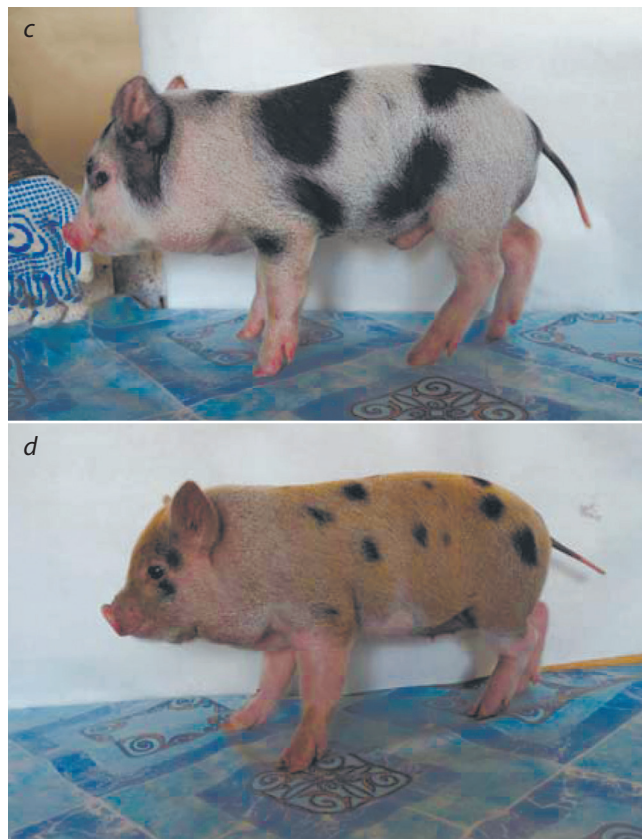
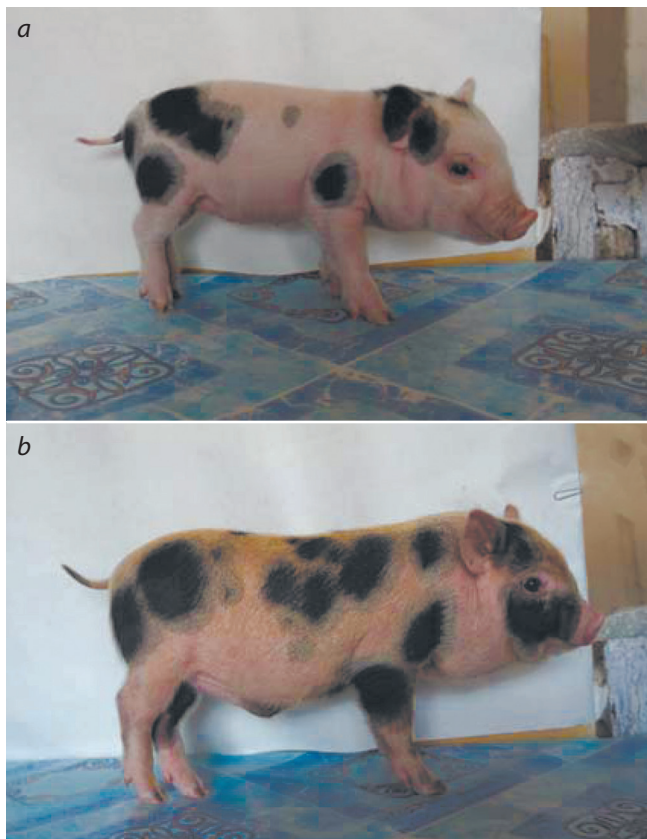


Fig. 6. Black-spotted piglets of ICG mini pigs.
Photo by S. Knyazev.



Fig. 7. A pseudoagouti boar devoid of the yellow pigment at the age of one year. The same boar at the age of 1 month can be seen in Fig. 3 a.
Photo by S. Knyazev.



Fig. 8. A black-spotted sow with dark gray background color at the age of one year. The same sow at the age of one month can be seen in Fig. 6 d.
Photo by S. Knyazev.

расцветок вполне может осуществляться одной генетической системой с неспецифическим, не различающим фео- и эумеланин, эффектом. Однако динамики процессов синтеза и ингибиции пигментов, скорее, указывают на два отдельных генетических механизма, работающих с разными пигментами. Для феомеланина, очевидно, характерны интенсивный синтез в пренатальный период

и его прекращение или значительное снижение после рождения. В дальнейшем онтогенезе, в процессе линек, ювенильные волосы, несущие высокую концентрацию феомеланина, заменяются у особей псевдодикой агути-подобной масти соответственно окрашенной щетиной. В отдельных случаях механизм синтеза феомеланина уже в пренатальный период оказывается подавлен. В резуль-

тате рождаются поросята с серой или голубовато-серой ливреей (см. рис. 3), которые к возрасту одного года приобретают агутиподобную масть, лишённую желтого/коричневого пигмента (рис. 7).

У черно-пестрых особей процесс синтеза-ингибции феомеланина выглядит более контрастно: концентрация феомеланина у особи максимальна при рождении, далее волосы с феомеланином постепенно утрачиваются и в возрасте около одного года могут наблюдаться только отдельные оранжево-рыжие волоски на холке и спине. Интенсивность синтеза и максимальная концентрация феомеланина в пренатальный период варьируют, что хорошо заметно на черно-пестрых особях, которые при рождении могут иметь фоновый цвет от бледно-рыжеватого до рыже-коричневого (см. рис. 6). Динамика изменения концентрации эумеланина в щетине мини-свиней ИЦиГ выглядит иначе, чем феомеланина. Для нее характерно постоянное увеличение концентрации пигмента, по крайней мере на протяжении первых двух лет жизни особи. Начало процесса интенсивного синтеза эумеланина, очевидно, может приходиться как на пренатальный, так и на постнатальный период. Свидетельство этому – поросята масти «серые псевдоагути» (см. рис. 3) и черно-пестрые с серым при рождении фоном (см. рис. 6, в), а также «сереющие» с возрастом черно-пестрые поросята с рыжим или белым при рождении фоном и «чернеющие» поросята масти псевдодикого типа с коричнево-рыжей ливреей.

В стаде мини-свиней ИЦиГ изредка встречаются весьма интересные черно-пестрые особи с интенсивным синтезом феомеланина, у которых начало синтеза эумеланина смещено на пренатальный период. У таких поросят передняя часть туловища может иметь своеобразный коричнево-сизый цвет, обусловленный смещением волос с фео- и эумеланином (см. рис. 6, з). Интересно отметить, что именно в направлении от головы к хвосту происходит смена шерстного покрова у диких кабанов (Козло, 1973). Очевидно, у представленной особи (см. рис. 6, з) в пренатальный период произошло опережающее формирование волос с эумеланином, предназначенных для смены содержащих феомеланин эмбриональных волос именно в той части тела, с которой и должна была эта смена начаться, т.е. в передней части туловища. Таким образом, в этой части тела присутствуют волосы двух «генераций»: ранние феомеланинсодержащие и поздние эумеланинсодержащие. В дальнейшем данная особь в процессе линьки утратила содержащие феомеланин волосы и полностью покрылась содержащими эумеланин, приобретя темно-серый фоновый цвет (рис. 8). В целом процесс синтеза эумеланина у мини-свиней ИЦиГ оказывается более растянутым, чем синтез феомеланина, а начало синтеза эумеланина большей частью приходится на постнатальный период и, очевидно, совпадает с окончанием синтеза феомеланина.

У черно-пестрых животных динамики понижения и повышения концентрации пигментов повторяют таковые у особей псевдодикой масти. Однако возникает вполне естественный вопрос о том, что же может быть причиной, позволяющей визуально проявиться этому совпадению. В связи с этим весьма интересными представляются проявления черно-пестрости у гетерозигот по аллелю E^P . Про-

Background colors in pigs heterozygous for the E^P allele of the $MC1R$ loci

Genotype	Background colour
E^P/E^+	Wild type: juvenile livery and mature agouti
E^P/E^P	Black
E^P/e	Red

веденное нами ранее на мини-свиньях ИЦиГ исследование (Никитин и др., 2016), дополненное наблюдениями на свинок-комплексе «Чистогорский», где в межпородных скрещиваниях используют свиней породы дюрок красной масти, показывает, что у гетерозигот по аллелю E^P цвет фона определяется вторым аллелем локуса $MC1R$ (таблица).

Таким образом, белый фон у гомозигот E^P/E^P можно интерпретировать не как собственно белый цвет, а как отсутствие цвета, т.е. «прозрачность», позволяющую у гетерозигот E^P/\dots проявиться цвету, детерминированному оппозитным аллелем локуса $MC1R$. С этой точки зрения, многократно описанная в литературе черно-пестрая по красному фону масть гомозигот E^P/E^P может быть результатом действия аллеля другого локуса, контролирующего интенсивный синтез красного пигмента. Нечто подобное, вероятно, имеет место и у мини-свиней ИЦиГ.

Визуально фиксируемые вариации концентраций фео- и эумеланина у мини-свиней ИЦиГ, очевидно, обусловлены одной и той же причиной – изменениями в механизме, контролирующем процесс формирования масти дикого типа. Специфический набор элементов этой масти, в первую очередь, определяется взаимодействием аллелей A (локус $ASIP$) и E^+ (локус $MC1R$) (Andersson, Plastow, 2011). Параллельная изменчивость ювенильных окрасок у мини-свиней ИЦиГ псевдодикой и черно-пестрой масти не может быть обусловлена локусом $MC1R$ просто потому, что черно-пестрые гомозиготы имеют генотип E^P/E^P , а для реализации масти дикого типа необходим аллель E^+ , хотя бы в гетерозиготном состоянии. Участие локуса $ASIP$ в формировании наблюдаемого разнообразия ювенильных вариантов псевдодикой и черно-пестрой окраски, по нашему мнению, также представляется маловероятным. Описанная в литературе мутация локуса $ASIP$ (рецессивный аллель a) одновременно отключает весь комплекс элементов, из которых складывается масть дикого типа, – гомозиготы a/a имеют не меняющуюся с возрастом, незонарную, однородную и одноцветную масть. Функция локуса $ASIP$, скорее всего, заключается во включении и отключении всей совокупности механизмов, контролирующих отдельные, в той или иной степени независимые последовательности событий, приводящих к формированию масти дикого типа. Вероятным источником наблюдаемого у мини-свиней ИЦиГ разнообразия окрасок могут быть мутации в локусах, обслуживающих последовательности событий, которые включают аллель A локуса $ASIP$. Подтверждением такой концепции можно рассматривать недавнюю публикацию итогов математического моделирования, показывающего в общем виде процесс формирования неравномерно дис-

клетной – пятнистой окраски животных (Nesterenko et al., 2017). Модель демонстрирует, что окраски подобного типа являются результатом самоорганизации в эмбриогенезе диссипативных динамических пространственных структур. Ювенильная ливрея формируется в эмбриогенезе и представляет собой неравномерную окраску, состоящую из четко ограниченных дискретных элементов. Следовательно, она является конечным продуктом действия эмбриональной диссипативной структуры, которая «содержит инструкцию» по упорядоченной в пространстве, а не случайной дифференцировке тканей зародыша, формируя градиенты концентраций соответствующих белков-морфогенов. Распределение клеток, содержащих фео- и эумеланин, согласно предлагаемой модели (Nesterenko et al., 2017), будет зависеть от территориального распределения белков-протеогликанов, с которыми связываются белки-морфогены, в межклеточном матриксе. Надо полагать, что у дикого кабана существует генетически обусловленная система распределения концентраций соответствующих протеогликанов, которая и определяет цветовую гамму и конфигурацию рисунка ювенильной ливреи в определенных рамках, допускающих ограниченный диапазон случайной вариации. Мутации (а может быть, даже и единичная мутация, разрушающая координацию формирования градиентов распределения концентраций белков-морфогенов) вполне способны обеспечить все многообразие ювенильных расцветок мини-свиней ИЦиГ, включая и те, которые были выявлены у особой черно-пестрой масти.

Обсуждение

Разнообразие ювенильных окрасок у мини-свиней ИЦиГ кажется на первый взгляд спонтанным. Однако оно спровоцировано специально проведенными скрещиваниями, благодаря которым было вскрыто происходящее у домашней формы вида *Sus scrofa* разрушение сложной адаптивной системы (окраски дикого типа) при отсутствии отбора по данному признаку. Классическим примером разрушения и деградации сложной адаптивной системы служат слепые пещерные рыбы, у которых при отсутствии отбора на способность видеть мутационный процесс разрушил зрительную систему с полной или частичной редукцией глаз (Кирпичников, 1987; Бердников, 2003). Интересным примером такого же разрушения сложной адаптивной системы, происходящим в короткое время, могут служить изменения волосяного покрова при клеточном содержании пушных зверей (Беляев, 1972). Масть диких кабанов является сложной адаптивной системой, находящейся в природных популяциях под давлением стабилизирующего естественно отбора, который жестко ограничивает диапазон ее вариации. Процесс разрушения агути-комплекса у вида *Sus scrofa*, очевидно, стартовал с началом его одомашнивания около восьми тысяч лет назад (Kijas, Andersson, 2001). При одомашнивании масть дикого типа утратила свое адаптивное маскирующее значение, а демаскирующие окраски, сигнализирующие о том, что животное домашнее, стали адаптивно выгодными и селекционно предпочтительными. Поскольку масть дикого типа является гипостатичной по отношению к основным окраскам домашних свиней, она могла на протяжении тысячелетий находиться у них в скрытом состоянии,

не подвергаясь отбору. А это означает, что у домашних свиней в комплексе аллелей, формирующих масть дикого типа, могли безболезненно и безнаказанно для носителей накапливаться мутации, его разрушающие. Скрещивания, проведенные в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ, выявили этот генетический груз, что и обеспечило высокую вариацию цветовой гаммы и конфигурации рисунка ювенильной ливреи у поросят псевдодикой масти, а также своеобразную, не имеющую аналогов, включающую ювенильную и половозрастную стадию, черно-пеструю масть.

Наблюдаемое у мини-свиней ИЦиГ явление напоминает действие дестабилизирующего отбора (Беляев, 1974; Belyaev, 1979), за исключением отсутствия самого этого отбора при разведении мини-свиней. Сопоставление наших результатов с концепцией дестабилизирующего отбора поневоле наводит на мысль о том, что его дестабилизирующая функция может заключаться в переносе основного вектора отбора по общей приспособленности с одного признака на другой. В такой ситуации при существенном ослаблении давления отбора на признак, имевший ранее наиболее важное значение, весь связанный с ним генетический груз (как накопленный ранее, так и вновь образующийся) получает возможность для реализации. Собственно говоря, это и было блестяще показано академиком Д.К. Беляевым при отборе пушных зверей по их реакции на человека. Когда давление отбора было искусственно максимизировано на одном конкретном признаке, произошел «выход на поверхность» имевшихся в селекционируемой группе еще до начала отбора по реакции на человека мутаций признаков, не связанных с селекционируемым параметром (Беляев, 1972, 1974). Логика стабилизирующего отбора по приспособленности позволяет предположить, что его прессинг должен либо подавлять мутабельность локусов, контролирующих адаптивные приспособительные структуры, либо, наоборот, усиливать репарацию поврежденных мутациями участков этих локусов. И в том и в другом варианте прекращение или значительное ослабление давления отбора на адаптивные структуры должно повлечь за собой частичное или полное разрушение механизмов, снижающих мутабельность локусов, эти структуры контролирующих. Как следствие, частота мутаций в локусах, контролирующих ставшие уже ненужными адаптивные системы, должна увеличиться. Возможно, нечто подобное имело место в экспериментах Д.К. Беляева, приведших к концепции дестабилизирующего отбора, а также, очевидно, произошло у домашних свиней с окраской дикого типа.

В заключение следует обсудить возможные эволюционные последствия разрушений продольно-полосатой ювенильной ливреи, наблюдаемые у мини-свиней ИЦиГ. Прежде всего, вариация элементов ювенильной ливреи показывает, что исходный адаптивный фенотип с продольными темными полосами на светлом фоне может преобразовываться в фенотип со светлыми пятнами на темном фоне. В сущности, у мини-свиней ИЦиГ присутствуют расцветки, промежуточные между полосатостью поросят дикого кабана и пятнистостью телят оленей. Это представляет определенный интерес, так как может быть аналогом одного из эволюционных векторов в отряде пар-

нокопытных. В общем виде данный эволюционный вектор можно охарактеризовать как разрушение одной сложной упорядоченной адаптивной системы с последующим формированием из ее фрагментов новой, на данный момент более актуальной. Определенный интерес представляют также снижение контрастности рисунка ювенильной ливреи и утрата двухцветности полос. Последнее, по сути, – утрата контрастности между частями элемента ювенильной ливреи (полосы). Очевидно, этот феномен показывает рост энтропии внутри структуры, утратившей свою адаптивную ценность. Снижение контрастности между элементами ювенильной ливреи свидетельствует об ослаблении механизма, реализующего территориальную локализацию клеток, содержащих фео- и эумеланин. Таким образом, кроме разрушения элементов ювенильной ливреи происходит их взаимное проникновение друг в друга. Вполне естественно, что этот процесс быстрее проходит между тесно контактирующими частями одного элемента (внутри полосы), чем между двумя разными элементами ювенильной ливреи (полосы и фон). Отсюда и одноцветность полос у мини-свиней ИЦиГ масти псевдодикого типа при пониженной контрастности между цветом полос и фоновым цветом ювенильной ливреи. Окончательным результатом процесса «рассеивания» пигментных клеток и взаимного проникновения элементов ювенильной ливреи друг в друга должен стать вариант с максимальной энтропией, т. е. относительно однородная ювенильная окраска. Вполне возможно, что именно это и случилось у отдельных видов отряда парнокопытных (Соколов, 1979).

Следовательно, накопление энтропии в эмбриональной самоорганизующейся динамической пространственной структуре, освободившейся от давления отбора, может быть своеобразным эволюционным вектором. В случае с домашними свиньями этот процесс обеспечивается выходом ювенильной ливрейной расцветки из-под давления отбора и ее переходом в скрытое состояние потенциальной, но не реализуемой возможности. В целом у мини-свиней ИЦиГ, очевидно, присутствуют зачатки по крайней мере двух эволюционных векторов, результаты действия которых наблюдаются в отряде парнокопытных.

Acknowledgments

This work was supported in part by State Budgeted Project 0324-2016-0002.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Andersson L., Plastow G. Molecular genetics of coat colour variation. The Genetics of the Pig. Ed. by M.F. Rothschild, A. Ruvinsky. CAB International. Wallingford, 2011;38-50.
- Belyaev D.K. Geneticheskie aspekty domestikatsii zhivotnykh [Genetic aspects of animal domestication]. Problemy domestikatsii zhivotnykh i rasteniy [Problems of Animal and Plant Domestication]. Moscow: Nauka Publ., 1972;39-45. (in Russian)
- Belyaev D.K. O nekotorykh voprosakh stabiliziruyushchego i destabiliziruyushchego otbora: Istoriya i teoriya evolyutsionnogo ucheniya [On some issues in stabilizing and destabilizing selection: The history and theory of the evolutionary doctrine]. Leningrad: Nauka Publ., 1974;2:76-84. (in Russian)
- Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor in domestication. J. Hered. 1979;70:301-308.
- Berdnikov V.A. Selection for evolution rate as one of the factors defining the morphology of multicellular organisms. Ekologicheskaya genetika = Ecological Genetics (Saint-Petersburg). 2003;1(S):59-66. (in Russian)
- Danilkin A.A. Svinyye (Suidae) [Pigs (Suidae)]. Ser. Mlekopitayushchie Rossii i sopredelnykh regionov [Mammals of Russia and adjacent regions]. Moscow: Geos Publ., 2002. (in Russian)
- 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.
- Kijas J.M.H., Andersson L. A phylogenetic study of the origin of the domestic pig estimated from the near-complete mtDNA genome. J. Mol. Evol. 2001;52:302-308.
- 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.
- Kirpichnikov V.S. Genetika i selektsiya ryb [Genetics and breeding of fish]. Leningrad: Nauka Publ., 1987. (in Russian)
- Kozlo P.G. Opredelenie vozrasta, selektsiya i otlov dikogo kabana [The wild boar: age determination, breeding, and trapping]. Minsk: Urzhay Publ., 1973. (in Russian)
- Nesterenko A.M., Kuznetsov M.B., Korotkova D.D., Zaraisky A.G. Morphogene adsorption as a Turing instability regulator: Theoretical analysis and possible applications in multicellular embryonic systems. PLoS ONE. 2017;12(2):e0171212. DOI 10.1371/journal.pone.0171212.
- 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. (in Russian)
- Oliver W.L.R. First (and last?) breeding loan export of Visayan (Negros) warty pigs. Suiform Soundings. 2004;4(1):25-27.
- Ollivier L., Sellier P. Pig genetics: a review. Ann. Genet. Sel. Anim. 1982;14(4):481-544.
- Sokolov V.E. Sistematika mlekopitayushchikh. T. 3 [Taxonomy of mammals. Vol. 3]. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1979. (in Russian)
- 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.