

М. Политова, М. Райссман

12+

Введение в генетику масти лошади

**учебное пособие**

**Моника Райссман**  
**Марина Александровна Политова**  
**Введение в генетику**  
**масти лошади**

*[http://www.litres.ru/pages/biblio\\_book/?art=32821121](http://www.litres.ru/pages/biblio_book/?art=32821121)*

*SelfPub; 2020*

*ISBN 978-5-532-03804-2*

**Аннотация**

Допущено Министерством сельского хозяйства в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по специальности «Зоотехния» в сельскохозяйственных высших учебных заведениях. В издании описана генетика масти лошадей с учетом последних данных, полученных учеными разных стран мира в 2003-2005 гг. В пособии представлена классификация мастей на русском языке, приведенная в соответствие с современным состоянием знаний в данной области науки. Авторы: М. Политова, к.с.-х.н.; М. Райсманн, директор Центра молекулярной биологии факультета сельского хозяйства и садоводства Гумбольдтского университета г. Берлина.

# Содержание

Введение	4
1. Краткая история изучения генетики мастей	6
2. Пигментообразование	12
3. Генетические основы формирования мастей	15
Конец ознакомительного фрагмента.	35

# Введение

Масть и отметины являются относительно простыми, но в то же время достаточно объективными внешними признаками, позволяющими идентифицировать животных и облегчающими их индивидуальный учет, что традиционно вызывает повышенный интерес как у ученых, так и у селекционеров-практиков. Описывать масть и отметины следует точно, единообразно, чтобы впоследствии облегчить установление соответствия лошадей зоотехническим, ветеринарным и инвентаризационным документам. Масть может также служить признаком происхождения и породы.

У различных народов существуют поговорки, связывающие масть животного и его продуктивность или склонность к болезням. «Окраска лошади должна характеризовать ее сущность» – говорили арабы. Иппологи XVI века считали, что масть лошади имеет прямую связь с ее физиологией и характером: «Рыжая – сангвиническая – огонь; черная – меланхолическая – земля; белая – флегматическая – вода». Существует и прямо противоположное мнение: «Хорошая лошадь не имеет масти».

Наряду с основными хозяйственно-полезными признаками – резвостью, рабочими качествами, прыжковыми задатками и т.п., – масть также является существенным, учитываемым в селекции показателем. В частности, в спортивном

коневодстве «мода» на масть периодически меняется, что требует от селекционеров готовности переключиться на производство продукции, удовлетворяющей запросам рынка.

До разработки методов ДНК-анализа теории наследования мастей базировались преимущественно на популяционно-генетических статистических методах, что позволяло сделать определенные заключения о характере наследования. Но поскольку разработанные теории не могли объяснить всего богатства окраски лошади, многие вопросы оставались открытыми.

В данном пособии предложена уточненная классификация мастей на русском языке с учетом новейших данных мировой генетики и исследований мастей с использованием молекулярно-генетических методов.

В настоящем издании генетика мастей и их дифференциация описаны в соответствии с современным состоянием знаний в данной области науки: большая часть данных была получена коллективами ученых стран мира в 2003-2005 гг.

# 1. Краткая история изучения генетики мастей

Многообразие мастей поражает воображение заводчиков уже не одно столетие. Вне зависимости от того, приписывали ли лошади той или иной масти какие-то особенные качества, становились ли животные определенной окраски символом для всадника или хозяина или просто появление нового оттенка шерсти вызывало определенную радость, интересные цветовые варианты внимательно изучали и пытались их закрепить посредством селекционной работы. Так на протяжении нескольких тысячелетий удалось из дикой окраски предков лошади получить огромную палитру мастей, наблюдаемую у современных животных.

Наряду с чисто эстетическим удовольствием от получения редкой интересной масти все чаще поднимались вопросы изучения генетической основы их появления и соответствующего прикладного использования новых знаний в разведении. Уже в начале 20 века коннозаводчики и ученые на основании практических наблюдений наряду с накоплением описаний различных мастей стали составлять схемы и формулировать основные закономерности наследования мастей у лошади (например, Walther, 1912; Munckel, 1929, Юрасов, 1936 и др). Изучали и наследование белых отметин.

Однако при попытках применения этих теорий в практике коневодства снова и снова обнаруживалось, что не все наблюдаемые вариации могут быть объяснены той или иной существующей теорией, наблюдались многочисленные исключения.

Основной ошибкой приводящей к несоответствию теории практике, была попытка объяснить все многообразие мастей действием двух-трех, максимум четырех генов, – заблуждение, сохранявшееся в коневодстве частично до второй половины XX века (напр. Lehmann, 1975). Такие теории хотя и позволяли достоверно объяснить возникновение основных мастей и их наследование в большинстве культурных пород, но для объяснения наследования мастей в большинстве пород пони и местных пород оказывались несостоятельными.

В 50-60-е годы исследования по систематике мастей лошади получили активный толчок вследствие начавшегося сравнения наследования окраски разных видов млекопитающих (Castle, 1954; Searle, 1968) и приложения знаний о других млекопитающих, в первую очередь домашних животных, к лошади. Особенно часто новые локусы и серии локусов окраски идентифицировались у мышей и пушных зверей (Silver, 1958; Green, 1961). Были осуществлены попытки экстраполяции открытых биохимических механизмов и на лошадь.

В последующие годы на многочисленных исследованиях в популяциях лошадей было доказано существование

ние специальных аллелей для различных вариантов мастей (Adalsteinsson, 1974; Sponenberg, 1984).

Примечательно, что при исследовании генетических механизмов формирования окраски волоса— вне зависимости от вида животных —пытались обнаружить связь между окраской и другими признаками (работоспособностью, продуктивностью и поведением) (Keeler, 1942; 1947; 1951). Были обнаружены зависимости между определенными окрасками и наследственными дефектами (Bamber, 1931; Searle, 1952; Bateman, 1954).

Будучи генетически обусловленным фактором, окраска покровного волоса не является биологически индифферентной, поскольку установлено, что многие гены, регулирующие синтез пигмента и образование меланоцитов, имеют плеiotропное действие и влияют также на развитие различных клеток (меланоцитов, примордиальных клеток зародыша, эритроцитов, нейронов). Этот факт позволяет говорить о возможности наличия связи между фенотипом по масти и комплексными признаками, например, устойчивостью животных к определенным заболеваниям.

В настоящее время в науке накоплен большой объем данных о соотношении между окраской животного и его продуктивностью. Доказано, что даже частичное отсутствие пигмента на участке тела может приводить к повышенной частоте заболеваний, так лошади с белыми отметинами на ногах чаще страдают от дерматита под щетками («мокре-

цов»), а серые более других подвержены меланосаркоме и чувствительны к фагопиризму (аллергическим реакциям в виде сыпи по всему корпусу при скармливании гречишной соломы).

У лошадей известно несколько мутаций в локусах, отвечающих за окраску, в гомозиготном состоянии являющихся летальными (“Overo lethal white foal syndrome” – OLWS; “Lethal dominant white”).

Окончательный прорыв в изучении генетики мастей лошади был определен прогрессом в молекулярной биологии. С появлением современных методик анализа генома стало возможным установление генотипа конкретного животного по тому или иному локусу. Начало таким исследованиям у лошади было положено в 1996 году, когда Marklund описали первую мутацию в локусе рыжей масти у лошади. С тех пор разработаны молекулярно-генетические тесты для многих мастей.

Международное сотрудничество в области картографирования генов лошади началось во второй половине 90-х годов. В 1997 году в рамках Программы по изучению генома животных при Департаменте сельского хозяйства США был основан Международный технический комитет по лошадям. Раз в два года проводятся заседания Международного семинара по генному картированию у лошади.

В последние годы изучением наследования мастей и поиском функциональных мутаций у лошадей с использовани-

ем современных молекулярно-генетических методов занимаются ученые многих стран мира (США, Швеция, Германия, Швейцария, Франция и др.). Основные исследовательские группы, занимающиеся изучением вопросов генетики мастей:

- Университет Калифорнии, США (Veterinary Genetics Laboratory, School of Veterinary Medicine, University of California, Davis, CA, USA)

- Университет Кентукки, США (Department of Veterinary Science, University of Kentucky, Lexington, KY, USA)

- Исследовательский центр Дежу, Франция (Département de Génétique animale, Institut national de a recherche agronomique INRA, Centre de Recherche de Jouy, Jouy-en-Josas Cedex, France)

- Университет Упсала, Швеция (Department of Animal Breeding and Genetics, Swedish University of Agricultural Science, Uppsala, Sweden)

- Институт животноводства Университета Цюриха (Institut fuer Tierzucht, Zuerich Universitaet, Schweiz),

- Гумбольдтский университет г. Берлина, ФРГ (Molekularbiologisches Zentrum, LGF Humboldt-Universitaet zu Berlin, BRD), а также другие научные учреждения.

Вновь обнаруживаемые мутации генов, определяющих окраску, позволяют объяснить возникновение и описать генетический код все большего числа мастей лошади. Становится возможным однозначная генетическая характеристи-

ка, окончательное определение механизмов наследования и сравнительно точный прогноз мастей у потомства.

## 2. Пигментообразование

Окраску шерсти и кожи определяет пигмент меланин, синтезируемый в пигментных клетках – меланоцитах. Меланоциты образуются из невральнoго листа зародыша под контролем рецептора Endothelin B (см. раздел «Оверо»), отвечающего за дифференциацию клеток. За развитие и миграцию меланоцитов отвечает ген KIT (см. разделы Тобиано, Сабинo, чалость, чепрачность).

Красящее вещество меланин образуется в виде гранул (меланосом) на эндоплазматическом ретикулуме. Количество синтезируемого пигмента, его вид и способ отложения в волосе контролируются целым рядом генов (соответственно MATP, MC1R, ASIP и др.).

Меланин имеет две основные формы: черно-коричневый эумеланин и красно-желтый феомеланин. Обе формы синтезируются из заменимой кислоты тирозина (рис. 1). Исходный фермент тирозиназа присутствует в меланоцитах всегда. В небольших количествах оба пигмента синтезируются в зрелых меланоцитах постоянно. Решающим для формирования окраски является соотношение этих пигментов.

При наличии высокой концентрации активизированной формы тирозиназы производится большое количество эумеланина, который «перекрывает» феомеланин. Если активной тирозиназы синтезируется мало, преобладает желтый пиг-

мент, что обуславливает красно-коричневую окраску волоса. Более точно процесс пигментообразования пока не изучен.

## Рисунок 1. Синтез пигмента

Эумеланин представляет собой нерастворимый полимер индола и хинона, связанный с протеином, исключительно устойчивый к воздействию химических веществ. Темные волосы являются более устойчивыми к физическим воздействиям, нежели светлые. Эумеланин может быть синтезирован любыми меланоцитами, а меланосомы, его содержащие, могут существенно отличаться друг от друга по насыщенности окраски, форме и размеру.

Феомеланин, напротив, растворим в щелочах, и синтезируется только в меланоцитах корней волос и кожи. Меланосомы, содержащие феомеланин, однообразны по форме, размеру и окраске.

Наряду с типом образующегося пигмента на цвет волоса оказывают влияние структура волоса, морфология пигментных гранул (меланосом), форма меланоцитов, миграция и созревание пигментных клеток, гормоны, окружающие клетки, факторы внешней среды. Зависимость окраски волоса от большого количества факторов в некоторых случаях затрудняет определение масти лошади.

## Альбинизм

До сих пор ни у одной протестированной лошади не бы-

ла обнаружена мутация в локусе тирозиназы, связанная с проявлением альбинизма, кроме того, нет ни одной масти, сходной по проявлению с мутациями в данном локусе, обнаруженными у других млекопитающих. Истинных альбиносов (полностью депигментированных животных с красной радужной оболочкой глаз) среди лошадей обнаружено не было. Генотип белых лошадей с розовой кожей и светлыми глазами объясняется действием описанных выше локусов. Случаи красноглазости, несмотря на упоминания в старой иппологической литературе, у лошадей достоверно зафиксированы не были. Таким образом, считается, что альбинизм у лошадей не встречается.

### 3. Генетические основы формирования мастей

Мастью называют окраску лошади, включающий в себя цвет кожи, глаз и волосяного покрова: защитного волоса (гривы, хвоста и щеток на ногах) и покровного волоса. Существует несколько классификаций мастей: основные и производные; простые (одноцветные) и комбинированные (составные); с зональностью окраски и рисунком – пятнами и полосами различной формы и размера. В пределах каждой масти существуют разные варианты – отмастины.

Мать определяется действием ряда генов, количество которых значительно больше, чем предполагалось раньше, что определяет почти бесчисленное многообразие вариантов окраски мастей лошади. Окраска волоса является количественным признаком, поскольку границы между крайними вариантами отдельных мастей очень условны – размыты.

Отметины – врожденные пятна и полосы различного размера и формы на голове, корпусе и конечностях животного, отличные от основной окраски животного. Отметины на покрытых шерстью участках бывают белыми, белыми с примесью основной окраски, темными, тельного (розового) цвета (на кожном покрове). Генетические основы появления отметин до настоящего момента изучены недостаточно подроб-

но. В настоящее время преобладает мнение, что их наследование в большинстве своем полигенно, т.е. определяются несколькими генами. В ряде случаев, однако, очень сложно отделить отметины от пятен, образование которых обусловлено одним из генов, к примеру, пежин небольшого размера.

Для определения генотипа лошади по многим локусам разработаны генетические тесты, облегчающие определение фактической масти. В таблице 1 дана номенклатура локусов и генов, а также их локализация.

Таблица 1. Номенклатура и положение уже обнаруженных генов, определяющих масть лошади

Локус

Ген

Хромосома

Extension (E)

Melanocortin 1-Rezeptor-Gen (MC1R)

№ 3

Agouti (A)

Agouti Signalprotein-Gen (ASIP)

№ 22

Albino (C)

У лошади: мембран-ассоциированный протеин (MATP)

№ 21

Tobiano (TO),

Вероятно: С-KIT-протоонкоген (с-KIT)

№ 3

Roan (RN)

вероятно: С-KIT-протоонкоген(с-KIT)

№ 3

Sabino (Sb)

вероятно: С-KIT-протоонкоген(с-KIT)

№ 3

Dominant White (W)

вероятно: С-KIT-протоонкоген(с-KIT)

№ 3

Splashed White (Sp)

вероятно: С-KIT-протоонкоген(с-KIT)

№ 3

Overo (OV)

Рецептор эндотелин В (EDNRB)

№ 17

Leopard (LP)

?

Вероятно № 1

Grey (G)

?

Вероятно №25

### 3.1. Гены основных мастей

Исходными для формирования всех мастей лошади являются три базовые масти, возникающие вследствие способности меланоцитов производить пигмент определенного типа и распределения этого пигмента на теле животного. Основные масти лошади (вороная, гнедая и рыжая) определяются взаимодействием двух локусов: E (“Extension”) и A (“Agouti”).

3.1.1. Ген Melanocortin-I-receptor (MC1R): локус Extension

Нормальная аллель данного гена, расположенного в локусе Extension, обуславливает развитие черного пигмента эумеланина. В данном локусе до сих пор обнаружено только две мутации. При утрате функции MC1R синтез меланина нарушается, и наряду с черным эумеланином синтезируется только красно-желтый вариант пигмента – феомеланин (рис. 2).

## Рисунок 2. Влияние мутации в локусе MC1R на синтез пигмента

Такая мутация рецессивна и обозначается знаком “e”. Гомозиготные по рецессивному аллелю животные имеют рыжую окраску, а у гетерозигот и доминантных гомозигот черный пигмент синтезируется нормально. Вторая мутация, обнаруженная в локусе, вероятно, не обладает особым действием (проявлением).

Нередко обсуждается существование специального аллеля «доминантного вороного», эпистатичного по отношению ко всем остальным мастям.

Но несмотря на масштабные исследования такой аллель обнаружен не был. Не доказано и существование специального аллеля или отдельного гена, обуславливающего отличие «вороних в загаре» от «нормальных вороных» лошадей. Влияние статуса гетерозиготности (EE или Ee) на фенотип было изучено на обширном материале, однако доказано не было, равно как не обнаружена связь количества доминантных аллелей с проявлением «загара». Тем не менее, среди темно-гнедых лошадей животных с генотипом EE достоверно больше, чем гетерозигот Ee.

### 3.1.2. Ген Agouti Signaling protein (ASIP): локус Agouti

Активация рецептора, который делает возможным синтез пигмента, контролируется  $\alpha$ -меланоцитостимулирующим гормоном ( $\alpha$ -MSH). Продукт гена ASIP действует как

антагонист  $\alpha$ -MSH. У лошади в этих двух локусах выявлены следующие функциональные мутации:

Доминантная («дикая») аллель гена ASIP отвечает за синтез белка, который блокирует MC1–рецептор, связывающий меланоцитостимулирующий гормон, что приводит к синтезу феомеланина. Поскольку действие «нормального» протеина в значительной степени зависит от места его производства, на некоторых участках тела, ногах и в защитном волосе образуется черный вариант пигмента. Фенотипически это проявляется в виде гнедой масти.

При нарушении функции ASIP синтезируется протеин, не блокирующий MC1–рецептор, что приводит к синтезу черного меланина по всему телу. Эта мутация также рецессивна («а»), при этом рецессивные гомозиготы имеют равномерную вороную (черную) окраску (рис. 3).

Рисунок 3. Синтез пигмента при блокировании рецептора MC1R посредством ASIP

Единственная обнаруженная до сих в этом локусе функциональная мутация (делеция 11 нуклеотидов) позволяет объяснить лишь различия между вороными и гнедыми лошадьми. По аналогии с хорошо изученной генетикой окраски мышей в этом локусе и у лошади предполагается наличие и других мутаций, которые обуславливают ступенчатое изменение интенсивности окраски: караковая, темно-гнедая,

гнедая и т.п. Областью таких мутаций является предположительно промотор гена, ответственный за всю регуляцию проявления гена.

В обоих указанных локусах тип взаимодействия аллелей – полное доминирование. Лocus Agouti действует эпистатично по отношению к Extension-локусу. Однако, поскольку проявляться он может лишь в отношении черного пигмента, несмотря на наличие четырех комбинаций этих двух локусов, возникают лишь три фенотипа: рыжий (AAee, Aaee, aaee), гнедой (AAEE, AAЕе, AaEE, AaЕе) и вороной (aaEE, aaЕе). Вероятность получения потомства разных мастей при спаривании родителей основных мастей разных генотипов приведена в таблице 2.

Таблица 2. Распределение мастей у потомства при спаривании лошадей основных мастей

Жеребец x Кобыла

Масти родителей

Вероятность получения генотипов потомства

Масти потомства

AAEE x AAEE

Гнедой x Гнедая

100% AA EE

Гнедая

AAEe x AAEe

Гнедой x Гнедая

25% AA EE

50% AA Ee

25% AA ee

Гнедая

Гнедая

Рыжая

AAee x AAee

Рыжий x Рыжая

100% AA ee

Рыжая

AaEE x AaEE

Гнедой x Гнедая

25% AA EE

50% Aa EE

25% aa EE

Гнедая

Гнедая

Вороня

AaEe x AaEe

Гнедой x Гнедая

6,3% AA EE

12,5% Aa EE

6,3% aa EE

12,5% AA Ee

25% Aa Ee

12,5% aa Ee

6,3% AA ee

12,5% Aa ee

6,3% aa ee

Гнедая

Гнедая

Вороняя

Гнедая

Гнедая

Вороняя

Рыжая

Рыжая

Рыжая

Ааеe x Ааеe

Рыжий x Рыжая

25% AA ee

50% Aa ee

25% aa ee

Рыжая

Рыжая

Рыжая

aaEE x aaEE

Вороной x Вороная

100% aa EE

Вороная

AaEe x aaEe

Гнедой x Вороная

25% aa EE

50% aa Ee

25% aa ee

Вороная

Вороная

Рыжая

Aaee x aaee

Рыжий x Рыжая

100% aa ee

Рыжая

### 3.2. Гены-осветлители

Основные масти могут быть осветлены действием четырех разных генов-осветлителей, обуславливающих ослабление действия одного или обоих видов пигмента. Уже обна-

ружена причина возникновения осветления Кремелло (изабеллового): это мутация в локусе MATP, взаимодействующая с нормальным аллелем по принципу промежуточного доминирования.

Для других локусов осветления окраски кодирующие гены и соответственно мутации еще не обнаружены: Dilution (Dun)-локус (локус саврасости), Silver-Dapple (локус игреневости) и локус Champagne. Однако, ученые уже приблизились к обнаружению генов-кандидатов, ответственных за эти изменения окраски.

Предполагается, что, как и у мышей и человека, геном серебристого осветления (игреневости) является ген PMEL17, в котором мутация пока не обнаружена, а за проявление саврасости (DUN) отвечает ген MYO5A. Во всех этих локусах предположительно наблюдается полное доминирование, при этом осветление вызывает именно доминантный аллель.

3.2.1. Ген Membrane associated transport protein (MATP): локус Albino

Долгое время считалось, что осветление Кремелло, приводящее к образованию изабелловой масти, вызывается действием локуса Albino, у других животных отвечающим за проявление альбинизма. Ген, находящийся в этом локусе, отвечает за синтез тирозиназы, управляющей активизацией процесса синтеза пигмента.

Однако, молекулярно-генетические исследования показали, что данное осветление вызывается мутацией другого ге-

на – МАТР (membrane-associated transporter protein – Мембран-связанный транспортный протеин), чьей функцией является контроль транспорта тирозиназы в меланосомы.

В гетерозиготном состоянии мутация в МАТР действует практически исключительно на феомеланин: в первую очередь лимитируется его синтез, контролируемый исходной тирозиназой. Если же «дефектны» оба аллеля, транспорт фермента в меланосомы практически прекращается, так что в них образуется в остаточных количествах пигмент, придающий волосам кремовую окраску.

Таким образом, в этом локусе наблюдается редкий в наследовании мастей тип наследования как – интердоминирование (промежуточное доминирование): у гетерозигот наблюдается вариант окраски, промежуточный между доминантными и рецессивными гомозиготами. Для упрощения систематизации мастей с учетом их генетической основы масть гетерозигот на фоне разных основных мастей предлагается называть:

– на базе вороной масти – вороно-изабелловая (пепельно-вороная) фенотипически практически не отличимая от вороной масти окраска лошади, имеющей пепельный или кофейный оттенок. Таких лошадей часто ошибочно описывают как вороных в загаре, несмотря на равномерную окраску каждого волоска.

– на базе гнедой масти – гнедо-изабелловая (в русском языке она носит название буланая). В отечественной литера-

туре часто можно прочитать, что буланая масть может иметь или не иметь «ремень» вдоль хребта и «зеброидность» на ногах – это связано с тем, что в популяциях, где встречается ген-осветлитель Кремелло, одновременно присутствует и ген Саврасости (Dun), который и обуславливает наличие такого «дикого» рисунка.

– на базе рыжей масти – рыже-изабелловая (соловая).

Двойная доза мутации *ssg* приводит к проявлению собственно изабелловой масти (светло-кремовой окраски волоса).

Обнаружение гена, ответственного за осветление Cremello, в очередной раз опровергло теорию о том, что изабелловые лошади являются альбиносами. За появление альбиносов, как это бывает у кроликов и мышей, отвечает ген, расположенный в другом локусе, однако его проявление у лошадей до сих пор обнаружено не было. Поэтому часто используемые в англоязычной литературе термины Albino тип А в отношении лошадей изабелловой масти с гнедой «основой» (перлино) и Albino тип В для изабелловых лошадей на базе рыжей масти (кремелло) должны быть выведены из употребления как не имеющие под собой генетической основы.

В таблице 3 приведены вероятности получения потомства разной масти при спаривании лошадей с разным генотипом по локусу Кремелло.

3.2.2. Саврасость: локус DUN (Dilution)

Для этого локуса кодирующий ген еще не обнаружен, неизвестны и исходные мутации. Предполагается, однако, что эффект доминантного аллеля проявляется в нарушении отложения пигмента в дендритах клеток растущего волоса. В противоположность осветлению МАТР, продукт локуса саврасости воздействует на оба типа пигмента – черный и красно-желтый. Результатом такого действия является саврасость: зональное осветление корпуса при сохранении основной окраски конечностей, гривы и хвоста, наличии четко выраженного «ремня<sup>1</sup>» по спине, нередко также зеброидности конечностей, темных пятен («крыльев») на лопатках.

Таблица 3. Распределение мастей у потомства при спаривании лошадей с аллелем Кремелло

Жеребец х Кобыла

масти

вероятность генотипов потомства

масть потомства

aaEECC x aaEESccr

Вороной х вороно-изабелловый (пепельно-вороной)

50% aa EE CC

50% aa EE Cccr

Вороной

Вороно– изабелловый (пепельно-вороной)

---

<sup>1</sup> Ярко выраженная продольная полоса на спине лошади шириной 0,7-2,5 см.

ААЕЕСС х ААЕЕСссг

Гнедой х Гнедо-изабелловый (буланный)

50% АА ЕЕ СС

50% АА ЕЕ Сссг

Гнедой

Гнедо-изабелловый (буланный)

– -еЕСС –еЕСссг

Рыжий х Рыже-изабелловый (соловый)

50% – – еЕ СС

50% – – еЕ Сссг

Рыжий

рыже-изабелловый (соловый)

ааЕЕСссг х ааЕЕСссг

Вороно– изабелловый х Вороно– изабелловый

25% аа ЕЕ СС

50% аа ЕЕ Сссг

25% аа ЕЕ ссгссг

вороной

вороно– изабелловый

Изабелловый

ААЕЕСссг х ААЕЕСссг

Гнедо-изабелловый (Буланный) х Гнедо-изабелловый (Бу-

ланный)

25% AA EE CC

50% AA EE Cccr

25% AA EE ccrcrr

Гнедой

Гнедо-изабелловый (Буланный )

Изабелловый

–eeCccr x –eeCccr

Рыже-изабелловый (Соловый) x рыже-изабелловый (Соловый)

25% – – ee CC

50% – – ee Cccr

25% – – ee ccrcrr

рыжий

рыже-изабелловый (Соловый)

Изабелловый

aaEECC x aaEEccrcrr

Вороной x Изабелловый (вороная основа)

100 % aa EE Cccr

Вороно– изабелловый

AAEECC x AAEEccrcrr

Гнедой x Изабелловый (гнедая основа)

100% AA EE Cccr

буланный

–еесСс х –еессгсг

Рыжий х изабелловый (рыжая основа)

100% – – ее Ссгг

соловый

ааЕЕссгсг х ааЕЕссгсг

Изабелловый (вороняя основа) х Изабелловый (вороняя основа)

100 % аа ЕЕ ссгсг

Изабелловый (вороняя основа)

ААЕЕссгсг х ААЕЕссгсг

Изабелловый (гнедая основа) х Изабелловый (гнедая основа)

100% АА ЕЕ ссгсг

Изабелловый (гнедая основа)

– еессгсг х –еессгсг

Изабелловый (рыжая основа) х Изабелловый (рыжая основа)

100% – – ее ссгсг

Изабелловый (рыжая основа)

Тип взаимодействия аллелей в данном локусе – полное до-

минирование, поэтому на фоне основной окраски гетерозиготы фенотипически неотличимы от доминантных гомозигот. Зональность окраски – саврасость, определяемая данным геном, характерна для местных, примитивных пород и унаследована ими от диких предков. В таблице 4 приведена вероятность получения потомства определенной масти при спаривании родителей с геном саврасости.

### 3.2.3. Игрневость: локус Silver dapple

Очень редко встречающееся в России ослабление окраски, вызванное третьим геном-осветлителем, мутации в котором не обнаружены, затрагивает только черный пигмент эумеланин, и потому проявляться оно может лишь у животных вороной и гнедой масти. Можно ли фенотипически определить носителей данной мутации среди рыжих лошадей, пока неизвестно.

Таблица 4. Распределение мастей у потомства при спаривании лошадей с аллелем саврасости

жеребец х кобыла

Масти

вероятность генотипов потомства

масть потомства

aaEEDD x aaEEdd

Мышастая х вороная

100 % aa EE Dd

Мышастая

AAEEDD x AAEEdd

Гнедо-саврасая x Гнедая

100% AA EE Dd

Гнедо-саврасая

–eeDD x –eedd

Каурая x рыжая

100% – – ee Dd

Каурая

aaEEDD x aaEEdd

Мышастая x Мышастая

25% aa EE DD

50% aa EE Dd

25% aa EE ddr

мышастая

мышастая

вороная

AAEEDD x AAEEdd

Гнедо-саврасая x Гнедо-саврасая

25% AA EE DD

50% AA EE Dd

25% AA EE dd

Гнедо-саврасая

Гнедо-саврасая

Гнедая

–eeDD x –eedd

Каурая x каурая

25% – – ee DD

50% – – ee Dd

25% – – ee dd

Каурая

Каурая

рыжая

Типичным признаком этой масти является светлая (от белой до серебряно-серой) окраска гривы и хвоста и серо-коричневая окраска дистальных участков ног. Действие гена затрагивает и черные волосы, в шерстном покрове туловища они приобретают темно-серо-коричневый тон, не характерный ни для вороных, ни для гнедых лошадей. Поскольку у вороных лошадей концентрация черного пигмента в волосе выше, выдвигалось предположение, что действие гена серебристости у них заметнее, так что вороные лошади-носители данной мутации должны были быть светлее гнедых, но в настоящее время доказано, что предположение неверно. У игреневых лошадей наблюдается значительная вариабельность окраски, причина которой еще не выявлена.

# Конец ознакомительного фрагмента.

Текст предоставлен ООО «ЛитРес».

Прочитайте эту книгу целиком, [купив полную легальную версию](#) на ЛитРес.

Безопасно оплатить книгу можно банковской картой Visa, MasterCard, Maestro, со счета мобильного телефона, с платежного терминала, в салоне МТС или Связной, через PayPal, WebMoney, Яндекс.Деньги, QIWI Кошелек, бонусными картами или другим удобным Вам способом.