

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗНООБРАЗИЯ МИНИ-СВИНЕЙ ИЦиГ КАК БИОРЕСУРСА ЛАБОРАТОРНЫХ ЖИВОТНЫХ

¹К.С. Шатохин, младший научный сотрудник

²С.П. Князев, кандидат биологических наук, профессор,
почётный работник высшего профессионального
образования, действительный член Российской академии
естественных наук

³В.И. Ермолаев, доктор биологических наук

¹Г.М. Гончаренко, доктор биологических наук

¹В.С. Деева, доктор биологических наук

³В.И. Запорожец, зоотехник

¹К.С. Орлова, младший научный сотрудник

³С.В. Никитин, кандидат биологических наук

¹Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий Российской Академии наук,
Новосибирск, Россия

²Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

³Федеральный исследовательский центр «Институт цитологии и генетики»

Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия

E-mail: true_genetic@mail.ru

Ключевые слова: биологическое разнообразие, мини-свиньи ИЦиГ, биологические ресурсы для медико-биологических исследований

Реферат. Статья посвящена биологическому разнообразию в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ, выведенной и разводимой в качестве биологического ресурса лабораторных животных, пригодных для использования в медико-биологических экспериментах. Проанализирована изменчивость популяции по таким признакам, как масть, особенности экстерьера и генетические маркеры. Оказалось, что несмотря на относительно небольшую численность репродуктивного ядра (30–40 свиноматок и 10–14 хряков) и разведение в течение более 20 лет, стадо мини-свиней по этим признакам характеризуется высоким полиморфизмом, хотя целенаправленного отбора на поддержание разнообразия изучаемых признаков не проводилось. Имела место только рутинная выбраковка особей с пониженной жизнеспособностью, нарушениями воспроизводительных способностей и излишне крупных размеров. В стаде присутствуют такие окраски, как белая, чёрная, чёрно-пёстрая, агути, серая и чалая. Среди параметров экстерьера у мини-свиней ИЦиГ присутствуют два варианта профиля головы – с прямой и умеренно вогнутой мордой, а также три типа телосложения: мясной, пастбищный и комбинированный. По генетическим маркерам и системам групп крови селекционная группа мини-свиней ИЦиГ характеризуется высоким разнообразием – в генофонде стада отсутствуют только три аллеля, понижающих у носителей общую приспособленность. В целом наблюдаемая совокупность особенностей биоразнообразия мини-свиней ИЦиГ указывает на существование механизмов, поддерживающих полиморфизм, что проявляется при относительно невысокой эффективной численности популяции. Кроме того, есть основания полагать, что подобный полиморфизм не является селективно нейтральным – в этом случае дрейф генов в популяциях малой численности вполне способен ликвидировать его достаточно быстро. Таким образом, стадо мини-свиней ИЦиГ является высокополиморфным и обладающим значительным уровнем фенотипической и генетической изменчивости, обуславливающим его существенный биоресурсный потенциал в качестве репродуктора моделей для различных медико-биологических исследований.

BIODIVERSITY OF ICG MINI-PIGS AS LABORATORY BIORESOURCES

¹K.S. Shatokhin, Junior Research Fellow

²S.P. Kniazev, Candidate of Biology, Professor, Honorary Worker of Higher Education, Acting Member of Russian Academy of Natural Sciences

³V.I. Ermolaev, Doctor of Biological Sc.

¹G.M. Goncharenko, Doctor of Biological Sc.

¹V.S. Deeva, Doctor of Biological Sc.

³V.I. Zaporozhets, livestock farmer

¹K.S. Orlova, Junior Research Fellow

³S.V. Nikitin, Candidate of Biology

¹Siberian Federal Research Centre for Agricultural Biotechnologies under Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

²Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

³Institute of Cytology and Genetics, Siberian Department of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Key words: biodiversity, mini-pigs, ICG, biological resources for medical and biological research.

Abstract. The paper is devoted to biodiversity of selective ICG mini-pigs, which were bred as a biological resource of laboratory animals used for medical and biological experiments. The authors analyzed the variation of population according to color type, exterior peculiarities and genetic markers. The authors found out that in spite of low number of reproductive cores (30–40 sows and 10–14 boars) and long-term breeding for 20 years, the mini-pigs are characterized by high polymorphism. The authors applied routine culling for animals with low livability and extra sizes. The herd has white, black, black-and-white, agouti, grey and roan marking. The authors observed two variants of the head section of ICG mini-pigs: straight face and moderately dished face; 3 types of body are meat body, pasture body and combined one. According to genetic markers and blood groups, these pigs are characterized by high diversity as the herd genofond lacks 3 alleles that reduce general adaptation. The authors observed the complex of biodiversity features and found out that it outlined the mechanisms supporting polymorphism at low efficient number of population. This polymorphism is not selectively neutral as the gene drift in low number populations can eliminate the polymorphism rather quickly. The authors conclude that ICG mini-pigs are highly polymorphic and have significant phenotypical variation and genetical one. This explains its significant bioresource potential as a sow farm for medical and biological research.

Биологическое разнообразие видов и популяций отражает их генетический и биоресурсный потенциал. В числе показателей биологического разнообразия присутствует внутривидовая (внутривидовая или внутрипопуляционная) вариативность фенотипов, одной из наиболее значимых функций которой может быть поддержание устойчивости к неблагоприятному воздействию среды [1]. Может показаться, что в популяциях лабораторных и сельскохозяйственных животных мониторинг биологического разнообразия не особенно информативен, поскольку оно нивелировано искусственным отбором по относительно небольшому числу признаков согласно строго определённым критериям селекции. В реальности же сама структура пород – их подразделённость на внутривидовые типы, заводские линии и семейства, а также методы разведения направлены на

максимизацию генетического разнообразия [2], которое нередко сопровождается и разнообразием фенотипическим [3]. Однако стандартизирующий отбор [4] приводит к фенотипической консолидации племенных особей. Фенотипическое разнообразие, выходящее за рамки стандартов, искусственно устраняется [4, 5], но так как методы разведения породы сохраняют генетическое разнообразие, стандартизация фенотипического единообразия является процессом непрерывным и обязательным в каждом поколении [5]. Поддерживаемое внутри пород генетическое разнообразие является мощным биологическим ресурсом, который при необходимости всегда может быть реализован фенотипически, что неоднократно происходило при совершенствовании пород животных, в частности, свиней, когда, например, породы исходного сального типа преобразовыва-

лись в современный – универсальный, беконный или мясной тип [6].

Для домашних свиней характерна иерархически структурированная подразделённость на отдельные стада, каждое из которых из-за ограниченной возможности искусственного осеменения [7] является в той или иной степени изолированным от других. Подразделённость домашних свиней на отдельные локальности, в результате эффектов «бутылочного горлышка», генетического дрейфа, естественного и искусственного отбора, степени «закрытости» от притока аллелей извне, способствует формированию генофондов тем более уникальных, чем продолжительнее период «генетически закрытого» существования локальности. Таким образом, любая порода, породная группа или популяция свиней могут оказываться уникальным и невосполнимым ресурсом адаптивного внутривидового генетического разнообразия [8, 9]. Можно даже предположить, что одно и то же значение признака у особей одной и той же породы, но принадлежащих к разным, длительно изолированным друг от друга стадам, будут обуславливаться формированием в них разных комплексов аллелей соответствующих генетических систем. Собственно говоря, на правомерность данного предположения косвенно указывают противоречащие друг другу результаты исследований сцепления генетических маркеров с продуктивными и адаптивными признаками [10]. В малочисленных популяциях, как это имеет место у домашних свиней, генетическое разнообразие и обусловленная им гетерозиготность может выполнять функцию минимизации последствий инбридинга – инбредной депрессии, снижающей жизнеспособность и плодовитость. Очевидно, остаточный полиморфизм генетических систем в малочисленных популяциях почти всегда адаптивен [5]. Предположение о его адаптационной нейтральности кажется маловероятным, поскольку чем малочисленнее популяция, тем сильнее в ней действие генетического дрейфа и тем быстрее эта совокупность становится мономорфной [11]. То есть, в малочисленных популяциях отбор будет поддерживать адаптивно и селекционно значимый полиморфизм, а полиморфизм нейтральный будут минимизировать и обнулять случайные процессы.

Лабораторные мини-свиньи являются примером малочисленных совокупностей, несущих в себе ряд уникальных фено- и генотипических особенностей. Мини-свиней можно рассматривать не только как лабораторных животных, но и как биологический ресурс – естественное «хра-

нилище» уникальных адаптационно-ценных аллельных комплексов, не отягощённых аллелями, сцепленными с признаками хозяйственно важными, стандартизируемыми у продуктивных пород. Не исключено, что в будущем может возникнуть потребность в реализации данного генетического потенциала мини-свиней как биологического ресурса ценных наследственных особенностей, отсутствующих у большинства продуктивных форм свиней.

Целью настоящей работы является оценка биологического разнообразия стада мини-свиней, содержащихся в питомнике Института цитологии и генетики СО РАН, для воспроизводства животных, используемых в качестве лабораторных моделей для медико-биологических исследований [12].

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для исследований послужили миниатюрные свиньи, разводимые в питомнике Института цитологии и генетики (ИЦиГ) СО РАН, расположенном в пос. Каинская Заимка Новосибирского района Новосибирской области.

В качестве индикаторов биологического разнообразия стада мини-свиней ИЦиГ были выбраны окраска кожного и волосяного покрова (масть) (число изученных особей $n=80$), особенности экстерьера ($n=46$), полиморфизм молекулярно-генетических маркёров *H-FABP D*, *H-FABP-H*, *ECR F18/FUT1*, *RYS-1* и *LEP T 3469C* ($n=105$), эритроцитарных антигенов групп крови и аллелей генетических систем *A*, *B*, *D*, *E*, *F*, *G* ($n=120$). Окраску и экстерьерные особенности определяли визуально. Разнообразие генетических маркеров оценивали на основе опубликованных ранее результатов исследований [13]. Встречаемость животных с перечисленными показателями в настоящем исследовании не указана, так как в аспекте изучения разнообразия имеет значение лишь факт наличия/отсутствия фенотипа или аллеля.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В литературе описаны 10 основных мастей домашних свиней: белая, чёрная, чёрно-пёстрая, красная, грязно-белая, белая с пятнами, чалая, агути (дикий тип), коричневая, серая. Из них у заводских пород распространены первые пять (белая, чёрная, чёрно-пёстрая, красная, грязно-белая) [14–16]. Две масти (белая с пятнами

и чалая) встречаются у помесных животных, так как эти фенотипы свойственны гетерозиготам по локусу *KIT* [16, 17]. Две архаичные масти (агути и серая) характерны для примитивных аборигенных пород. Коричневая масть обусловлена редкой мутацией, встречающейся только у аборигенных свиней Юго-Восточной Азии [15]. Кроме того, у свиней известны пять видов пегостей («белые ноги», «ласточка», «барсучья морда», «беркширский окрас», «белый пояс») и так называемая масть «сепия» – осветление фонового окраса [15, 18].

Таким образом, из 10 возможных вариантов масти у мини-свиней ИЦиГ реализовано семь (70,00%); из пяти распространённых у заводских пород – три (60,00%); из двух свойственных помесным свиньям – две (100,00%); из двух архаичных – также обе (100,00%); редкая коричневая масть отсутствует.

Характеризуя разнообразие фенотипов масти мини-свиней ИЦиГ с качественной стороны, можно заключить, что общее фенотипическое разнообразие мастей в селекционной группе реализовано на 70,00 % (табл. 1).

Из всех известных для домашних свиней вариантов пегостей в стаде мини-свиней ИЦиГ отсутствует только белопоясность, свойственная гемпширской породе. Также отсутствуют красная, грязно-белая и коричневая масти, так как при формировании мини-свиней ИЦиГ не использовались носители указанных мутаций. Гибридные – «гетерозиготные» масти (белая с пятнами и чалая) – у мини-свиней ИЦиГ реализованы полностью, т.е. несмотря на малочисленность популяции и 25-летний период инбредного разведения [19], полиморфизм локуса *KIT* сохранился, что наводит на мысль о его возможной связи с общей приспособленностью – адаптивностью.

Таблица 1

Типы масти, встречающиеся в стаде мини-свиней ИЦиГ
Colour types observed in the herd of ICG mini-pigs

Описано в литературе [14–18]	Обнаружено у мини-свиней ИЦиГ
<i>Масти</i>	
Белая, чёрная, чёрно-пёстрая, красная, грязно-белая, белая с пятнами, чалая, агути (дикий тип), коричневая, серая	Белая, чёрная, чёрно-пёстрая, белая с пятнами, чалая, агути (дикий тип), серая
Итого	
10 (100 %)	7 (70 %)
<i>Пегости</i>	
«Белые ноги», «ласточка», «барсучья морда», «беркширский окрас», «белый пояс»	«Белые ноги», «ласточка», «барсучья морда», «беркширский окрас»
Итого	
5 (100 %)	4 (80 %)

Ещё более интересной представляется реализация двух архаичных для современных домашних свиней мастей – агути и серой. Вообще явление, когда при скрещивании домашних животных разных пород в потомстве неожиданно появляются особи с окраской отдалённых диких предков, было описано ещё Ч. Дарвином [20]. В случае с мини-свиньями ИЦиГ в категорию таких событий попадают особи с мастью дикого типа – агути. Однако появление особей серой масти ещё более примечательно, так как подобные животные встречались среди примитивных европейских домашних свиней [21–23], т.е. произошёл возврат не к дикой, а к примитивной domesticiрованной форме. Можно предположить, что такого рода явления происходят при объединении разрозненных элементов аллельного комплекса, формирующего

данный фенотип, которые сохранялись в изолированных друг от друга популяциях. Следует заметить, что помимо появления архаичных окрасок, процесс формирования мини-свиней ИЦиГ включает в себя и другие «ретрогенетические» события, в результате которых эта селекционная группа внешне уподобилась первично domesticiрованным короткоухим домашним свиньям [19].

В стаде мини-свиней ИЦиГ наблюдается разнообразие типов телосложения и признаков экстерьера. Можно выделить три основных типа телосложения:

1. Наиболее распространён в этом стаде тип сложения пастбищной свиньи, для которого характерны высокое плоское относительно короткое туловище, высокие ноги, «плоские» (малообмускуленные) плечи и бёдра. В данном случае,

очевидно, произошло восстановление аллельного комплекса, формирующего телосложение примитивной домашней формы.

2. Тип, подобный телосложению свиней мясного направления, имеющий растянутое относительно широкое цилиндрическое туловище, низкие ноги, развитую мускулатуру. Вероятно, этот тип был унаследован от участвовавших в выведении селекционной группы мини-свиней родоначальников из породы ландрас.

3. Смешанный тип, сочетающий отдельные черты двух предыдущих. Особей с сальным типом сложения, характерным для других родоначальников (вьетнамских свиней), или с телосложением дикого кабана в настоящее время в селекционной группе не выявлено.

Профиль головы у мини-свиней ИЦиГ может быть прямым или умеренно вогнутым, как у современных свиней крупной белой породы. У мини-хряков мясного типа сложения иногда наблюдается слабо выраженная складчатость кожи на боках. У животных пастбищного типа подобная складчатость не наблюдается. Не исключено, что аллели «складчатости кожи» частично совместимы с аллельным комплексом мясного типа сложения и несовместимы с аллельным комплексом пастбищного типа. Однако данное предположение требует специальных исследований с привлечением современных методов.

Большинство мини-свиней ИЦиГ имеет небольшие короткие заострённые вертикально поставленные листовидные уши, но иногда встречаются особи с более крупными удлинёнными ушами, поставленными горизонтально (полустоячие).

Проведённое недавно тестирование стада мини-свиней ИЦиГ по локусам молекулярно-генетических маркёров *H-FABP D*, *ECR F18/FUT1*, *RYR-1* и *LEP T 3469C* выявило [13] все известные

для данных локусов аллели, за исключением мутантного аллеля *RYR-1ⁿ* гена рецептора рианодина, обуславливающего в гомозиготном состоянии развитие синдрома свиного стресса PSS; популяция мини-свиней ИЦиГ свободна от генетического груза этого синдрома, характерного для свиней мясного типа телосложения и продуктивности.

При этом в локусе рецептора рианодина у мини-свиней ИЦиГ отсутствует аллель *RYR-1ⁿ*, который обнаружен с различной частотой у большинства свиней специализированных мясных пород и обуславливает проявление синдрома злокачественной гипертермии (MHS). Ранее С.П. Князевым с соавторами [24–26] показано аналогичное отсутствие этого мутантного аллеля *RYR-1ⁿ* в генофонде нескольких других сибирских заводских популяций свиней, которые также оказались свободны от генетического груза свиного стресс-синдрома PSS.

Таким образом, разнообразие аллелей локусов *H-FABP D*, *ECR F18/FUT1* и *LEP T 3469C* в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ реализовано на 100%, а локуса *RYR-1* только на 50%. В аллелофонде селекционной группы мини-свиней ИЦиГ представлена палитра «непатологических» аллелей, включённых в исследование систем генетических маркеров.

Типирование поголовья мини-свиней ИЦиГ по локусам систем групп крови [13] показало не менее интересные результаты. В пяти диаллельных локусах систем групп крови: *EAB* (система В), *EAD* (система D), *EAF* (система F) и *EAG* (система G), число обнаруженных в популяции аллелей совпадает с числом известных, т.е. реализация аллельного разнообразия составляет 100% (табл. 2).

Таблица 2

Число обнаруженных аллелей систем групп крови в стаде мини-свиней ИЦиГ
The number of found alleles in the blood of ICG mini-pigs

Система групп крови	Известно аллелей у домашних свиней [24]		Обнаружено в стаде мини-свиней ИЦиГ		Доля обнаруженных аллелей к всего известным, %
	наименование	количество	наименование	количество	
A	<i>A, a, S, s</i>	4	<i>A, a, S</i>	3	75,00
B	<i>a, b</i>	2	<i>a, b</i>	2	100,00
D	<i>a, b</i>	2	<i>a, b</i>	2	100,00
E	<i>aeg, bdg, edg, edf, bdf, aef</i>	6	<i>aeg, bdg, edg, edf</i>	4	66,67
F	<i>a, b</i>	2	<i>a, b</i>	2	100,00
G	<i>a, b</i>	2	<i>a, b</i>	2	100,00

В двухлокусной системе А отсутствовал аллель *s*, сцепленный с повышенной стрессчувствительностью [27].

Максимальный уровень аллельного разнообразия локусов *H-FABP D*, *ECR F18/FUT1*, *LEP T 3469C*, *EAA*, *EAB*, *EAD*, *EAF* и *EAG* в малочисленной популяции мини-свиней позволяет предположить ненулевое влияние альтернативных аллелей этих локусов на индивидуальную приспособленность, в качестве которой можно принять вероятность доживания отдельной особи до определённого возраста. Так как данную величину можно рассматривать как количественный признак, то к ней применима концепция о повышенной изменчивости количественного признака у гетерозигот [28]. В случае, когда диапазон вариации количественного признака (индивидуальной приспособленности) лежит в интервале от нуля до единицы, следствием данной концепции является то что, даже при равной селективной ценности аллелей класс гетерозигот будет иметь более высокую среднюю приспособленность, чем классы гомозигот. Это означает устойчивый полиморфизм популяции по данному локусу, который может быть нарушен, пожалуй, только эффектом «бутылочно-го горлышка». По шестиаллельному локусу *EAE* в селекционной группе мини-свиней ИЦиГ были обнаружены только четыре аллеля: *EAE^{aeg}*, *EAE^{bdg}*, *EAE^{edg}*, *EAE^{edf}*. Аллели *EAE^{bdg}* и *EAE^{aef}* в настоящее время в исследуемой совокупности отсутствуют (см. табл. 2). Ранее было установлено, что эти два комплексных аллеля (гаплотипа) являются рекомбинатными и могут снижать приспособленность носителей, чем и объясняется их редкость [29]. Четыре же выявленных у мини-свиней аллеля локуса *EAE*, очевидно, являются положительно влияющими на приспособленность – чем, возможно, и объясняется устойчивый полиморфизм по этим аллелям у современных пород домашних свиней [27], в которых ранее уже выявлена [30] внутрипопуляционная (внутрипородная) дифференци-

ация по специфической резистентности к болезням и подобным лимитирующим факторам.

В целом, исследование показало, что разнообразие представленных в работе признаков мини-свиней ИЦиГ может представлять уникальный биологический ресурс как для изучения генетических, популяционных и эволюционных особенностей домашней формы вида *Sus scrofa*, так и для непосредственного использования в селекции лабораторных мини-свиней. Несмотря на относительно ограниченное количество использованных в исследовании маркерных признаков, полученные результаты позволяют сделать следующие выводы.

ВЫВОДЫ

1. Мини-свиньи ИЦиГ сохранили все варианты масти, которые присутствовали у исходных форм, использованных при выведении селекционной группы, несмотря на отсутствие специального отбора, ориентированного на сохранение и поддержание этого разнообразия.

2. В процессе формирования селекционной группы мини-свиней произошли события, названные нами «ретрогенетическими», следствием которых было появление особей архаичных окрасок, а также особей с габитусом (типом телосложения) примитивной короткоухой пастбищной свиньи.

3. По рассмотренным в исследовании генетическим маркерам в стаде мини-свиней ИЦиГ не были обнаружены только аллели, снижающие приспособленность. Все остальные аллели представлены полностью в аллелофонде этой популяции, отличающейся высоким фенотипическим и генотипическим разнообразием, повышающим потенциал стада как биологического ресурса лабораторных животных, пригодных для использования в различных экспериментальных исследованиях.

Работа частично поддержана базовым бюджетным финансированием по проекту VI.53.1.2 (ИЦиГ СО РАН).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Конвенция о биологическом разнообразии. – Рио-де-Жанейро, 1992. – 23 с.
2. Красота В. Ф., Лобанов В. Т., Джапаридзе Т. Г. Разведение сельскохозяйственных животных. – 3-е изд., перераб. и доп. – М.: Агропромиздат, 1990. – 463 с.
3. Никитин С. В., Князев С. П., Ермолаев В. И. Популяции сельскохозяйственных животных: модель и реальность // Научное обозрение. – 2014. – № 9, ч. 2. – С. 335–342.
4. Князев С. П., Никитин С. В. Стандартизирующий отбор и его последствия для генетической структуры популяции // Генетика. – 2011. – Т. 47, № 1. – С. 103–114.

5. Никитин С. В., Князев С. П. Отбор и адаптация в популяциях домашних свиней. – Saarbrücken: Lambert Academy Publishing, 2015. – 228 с.
6. Кабанов В. Д., Терентьева А. С. Породы свиней. – М.: Агропромиздат, 1985. – 336 с.
7. Понд Дж. У., Хаупт К. А. Биология свиньи. – М.: Колос, 1983. – 334 с.
8. Дрейф генов как фактор дифференциации внутривидовых популяций свиней / С. П. Князев, С. В. Никитин, М. А. Савина [и др.] // Докл. РАСХН. – 2004. – № 2. – С. 35–38.
9. Эрнст Л. К., Зиновьева Н. А. Биологические проблемы животноводства в XXI веке. – М.: РАСХН, 2008. – 508 с.
10. Plasma leptin levels in pigs with different leptin and leptin receptor genotypes / M. Amills, D. Villalda, M. Tor [et al.] // J. Anim. Breed Genet. – 2008. – Vol. 125. – P. 228–233.
11. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. – М.: Мир, 1978. – 556 с.
12. Горелов И. Г., Савина М. А., Ермолаев В. И. Сибирские миниатюрные свиньи – новая биомодель для медико-биологических исследований // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 2001. – № 3–4. – С. 81–87.
13. Генетические особенности миниатюрных свиней ИЦиГ СО РАН / К. С. Шатохин, В. С. Деева, Г. М. Гончаренко [и др.] // Вестн. НГАУ. – 2014. – № 1 (30). – С. 75–81.
14. Волкопялов Б. П., Лус Я. Я., Шульженко И. Ф. Породы, генетика и селекция свиней. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1934. – 268 с.
15. Ollivier L., Sellier P. Pig genetics: a review // Ann. Genet. Sel. Anim. – 1982. – Vol. 14 (4). – P. 481–544.
16. Никитин С. В., Ворожейкин А. С. Особенности наследования серых пятен у домашних свиней // Генетика. – 1994. – Т. 30, № 5. – С. 675–680.
17. Buchanan-Smith A. D., Robison O. J., Bryant D. M. The genetics of the pigs / University of Edinburgh, Institute of Animal Genetics. – 1935. – 160 p.
18. Fontanesi L., Russo V. Molecular genetics of coat colour in pigs // Acta agriculturae. – Slovenia, Ljubljana, 2013. – Vol. 4. – P. 15–20.
19. Никитин С. В., Князев С. П., Шатохин К. С. Миниатюрные свиньи ИЦиГ – модельный объект для изучения формообразовательного процесса // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 18, № 2. – С. 279–293.
20. Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений: соч. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – Т. 4. – 884 с.
21. Кузьмин С. Л. Разведение и породы свиней с основами генетики. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1934. – 226 с.
22. Князев С., Иванчук В. Адаптациогенез отечественных пород и его связь с качеством свинины // Ветеринария с.-х. животных. – 2010. – № 3. – С. 66–73.
23. Иванчук В. А. Биогенетические особенности редких и исчезающих пород свиней // Ветеринария с.-х. животных. – 2011. – № 2. – С. 55–60.
24. Князев С. П., Хардге Т., Жучаев К. В. Молекулярно-генетический скрининг сибирских популяций свиней: местные породы неотягощены наследственным грузом злокачественной гипертермии // Генетика. – 1996. – Т. 32, № 10. – С. 1423–1425.
25. Проблемы дискордантности и косегрегации экспрессии галотан-чувствительности свиней с мутацией 1843 С-Т в локусе *RYR1* рецептора рианодина / С. П. Князев, К. В. Жучаев, В. В. Гарт, Т. Хардге // Генетика. – 1998. – Т. 34, № 12. – С. 1648–1654.
26. Редкое сочетание двух новых однонуклеотидных полиморфизмов в интроне 16 гена рецептора рианодина *RYR1* у свиней кемеровской породы / Н. С. Юдин, С. П. Князев, Р. Б. Айтназаров [и др.] // Информ. вестн. ВОГиС. – 2010. – Т. 14, № 1. – С. 116–121.
27. Тихонов В. Н. Лабораторные мини-свиньи: генетика и медико-биологическое использование / Ин-т цитологии и генетики СО РАН. – Новосибирск, 2010. – 304 с.
28. Модель влияния гомо- или гетерозиготности животных на интенсивность их роста / С. В. Никитин, С. П. Князев, Г. В. Орлова [и др.] // Генетика. – 2005. – Т. 41, № 2. – С. 237–245.
29. Князев С. П., Никитин С. В. Моделирование структуры супергенов, контролирующих некоторые полиаллельные системы групп крови свиньи *Sus scrofa* и лошади *Equus caballus* // Генетика. – 2007. – Т. 43, № 3. – С. 382–392.

30. Knyazev S. P., Zhuchayev K. V., Gart V. V. Intrapopulational pig differentiation by specific disease resistance // Russian Agricultural Sciences (Doklady Rossiiskoi Akademii Sel'skhozayastvennykh Nauk). – 1993. – N 6. – P. 1–4.
1. Konventsiya o biologicheskom raznoobrazii [The Convention on Biological Diversity]. Rio-de-Zhaneyro, 1992. 23 p.
2. Krasota V. F., Lobanov V. T., Dzhaparidze T. G. Razvedenie sel'skokhozayastvennykh zhivotnykh [Breeding of farm animals]. Moscow: Agropromizdat, 1990. 463 p.
3. Nikitin S. V., Knyazev S. P., Ermolaev V. I. Nauchnoe obozrenie, no. 9, ch. 2 (2014): 335–342. (In Russ.)
4. Knyazev S. P., Nikitin S. V. Genetika, T. 47, no. 1 (2011): 103–114. (In Russ.)
5. Nikitin S. V., Knyazev S. P. Otbor i adaptatsiya v populyatsiyakh domashnikh sviney [Selection and adaptation in populations of domestic pigs]. Saarbrücken: Lambert Academy Publishing, 2015. 228 p.
6. Kabanov V. D., Terent'eva A. S. Porody sviney [Breed pigs]. Moscow: Agropromizdat, 1985. 336 p.
7. Pond Dzh. U., Khaupt K. A. Biologiya svin'i [Biology pigs]. Moscow: Kolos, 1983. 334 p.
8. Knyazev S. P., Nikitin S. V., Savina M. A. i dr. Doklady RASKhN, no. 2 (2004): 35–38. (In Russ.)
9. Ernst L. K., Zinov'eva N. A. Biologicheskie problemy zhivotnovodstva v KhKhI veke [Biological problems of livestock in the XXI century]. Moscow: RASKhN, 2008. 508 p.
10. Amills M., Villalda D., Tor M. et al. Plasma leptin levels in pigs with different leptin and leptin receptor genotypes. J. Anim. Breed Genet., Vol. 125 (2008): 228–233.
11. Li Ch. Vvedenie v populyatsionnuyu genetiku [Introduction to population genetics]. Moscow: Mir, 1978. 556 p.
12. Gorelov I. G., Savina M. A., Ermolaev V. I. Sibirskiy vestnik sel'skokhozayastvennoy nauki [Siberian herald of Agricultural Science], № 3–4 (2001): 81–87. (In Russ.)
13. Shatokhin K. S., Deeva V. S., Goncharenko G. M. i dr. Vestnik NGAU [Bulletin of NSAU], no. 1 (30) (2014): 75–81. (In Russ.)
14. Volkopyalov B. P., Lus Ya. Ya., Shul'zhenko I. F. Porody, genetika i selektsiya sviney [Breed, genetics and breeding pigs]. Moscow; Leningrad: Sel'khozgiz, 1934. 268 p.
15. Ollivier L., Sellier R. Pig genetics: a review. Ann. Genet. Sel. Anim., Vol. 14 (4) (1982): 481–544.
16. Nikitin S. V., Vorozheykin A. S. Genetika, T. 30, no. 5 (1994): 675–680. (In Russ.)
17. Buchaman-Smith A. D., Robison O. J., Bryant D. M. The genetics of the pigs. University of Edinburg, Institute of Animal Genetics. 1935. 160 p.
18. Fontanesi L., Russo V. Molecular genetics of coat colour in pigs. Acta argiculturae. Slovenica, Ljubljana, Vol. 4 (2013): 15–20.
19. Nikitin S. V., Knyazev S. P., Shatokhin K. S. Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii, T. 18, no. 2 (2014): 279–293. (In Russ.)
20. Darwin Ch. Izmeneniya domashnikh zhivotnykh i kul'turnykh rasteniy [Changes in domestic animals and cultivated plants]. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, T. 4 (1951). 884 p.
21. Kuz'min S. L. Razvedenie i porody sviney s osnovami genetiki [Breeding and breeds of pigs with the basics of genetics]. Moscow; Leningrad: Sel'khozgiz, 1934. 226 p.
22. Knyazev S., Ivanchuk V. Veterinariya sel'skokhozayastvennykh zhivotnykh, no. 3 (2010): 66–73. (In Russ.)
23. Ivanchuk V. A. Veterinariya sel'skokhozayastvennykh zhivotnykh, no. 2 (2011): 55–60. (In Russ.)
24. Knyazev S. P., Khardge T., Zhuchayev K. V. Genetika, T. 32, no. 10 (1996): 1423–1425. (In Russ.)
25. Knyazev S. P., Zhuchayev K. V., Gart V. V., Khardge T. Genetika, T. 34, no. 12 (1998): 1648–1654. (In Russ.)
26. Yudin N. S., Knyazev S. P., Aytazarov R. B. i dr. Informatsionnyy vestnik VOGiS, T. 14, no. 1 (2010): 116–121. (In Russ.)
27. Tikhonov V. N. Laboratornye mini-svin'i: genetika i mediko-biologicheskoe ispol'zovanie [Laboratory mini-pig genetics and biomedical use]. Novosibirsk, 2010. 304 p.
28. Nikitin S. V., Knyazev S. P., Orlova G. V. i dr. Genetika, T. 41, no. 2 (2005): 237–245. (In Russ.)
29. Knyazev S. P., Nikitin S. V. Genetika, T. 43, no. 3 (2007): 382–392. (In Russ.)
30. Knyazev S. P., Zhuchayev K. V., Gart V. V. Intrapopulational pig differentiation by specific disease resistance. Russian Agricultural Sciences (Doklady Rossiiskoi Akademii Sel'skhozayastvennykh Nauk), no. 6 (1993): 1–4.