

## АСОЦІАЦІЇ ГЕНІВ QTL РЕГІОНУ ХРОМОСОМИ 2 З ЯКІСТЮ М'ЯСА І ПРОДУКТИВНІСТЮ СВИНЕЙ ВЕЛИКОЇ БІЛОЇ ПОРОДИ

В.М. БАЛАЦЬКИЙ \*, Є.К. ОЛІЙНИЧЕНКО, Т.В. БУСЛИК, І.Б. БАНЬКОВСЬКА,  
С.М. КОРИННИЙ, А.М. САЄНКО, К.Ф. ПОЧЕРНЯЄВ

Інститут свинарства і агропромислового виробництва Національної академії аграрних наук України,  
вул. Шведська Могила, 1, 36013, Полтава, Україна

\* E-mail: vnbalatsky@gmail.com

В останні десятиліття селекція в свинарстві була спрямована на отримання тварин з високою інтенсивністю росту і збільшеним виходом м'яса в туші, в результаті чого проявилася тенденція до погіршення якісних характеристик свинини. Одним із шляхів вирішення цієї проблеми є розроблення генетичних маркерів якості м'яса свиней і застосування їх у селекційних програмах поряд з маркерами інших продуктивних ознак. У статті представлено результати аналізу асоціації генів *IGF2* (SNP g.3072G > A), *CTSD* (SNP g.70G > A) і *CTSF* (SNP g.22G > C), локалізованих в QTL регіоні дистального кінця р-плеча хромосоми 2, з показниками якості м'яса і структури туші свиней української великої білої породи (УВБ). За зазначеними SNP всі гени характеризувалися високим рівнем поліморфізму ( $PI_C = 0,343-0,371$ ). Встановлено асоціацію *CTSD* (SNP g.70G > A) з вмістом внутрішньом'язового жиру ( $p = 0,02$ ), вологі в м'ясі ( $p = 0,03$ ) і його вологотримуючою здатністю ( $p = 0,03$ ). *CTSD* (SNP g.70G > A), також, чинив адитивний ефект на важливу селекційну ознаку – товщину хребтового жиру ( $p = 0,05$ ), найбільш високою вона була у свиней генотипу g.70GG. Знайдено зв'язок *CTSF* (SNP g.22G > C) з вмістом вологі в м'ясі ( $p = 0,01$ ) і асоціацію *IGF2* (SNP g.3072G > A) з втратою вологі при його термічній обробці ( $p = 0,01$ ). Поліморфізми досліджених генів можуть бути використані в якості генетичних маркерів в маркер-асоційованій селекції свиней української великої білої породи.

**Ключові слова:** велика біла порода свиней, *SSC2*, *CTSF*, *CTSD*, *IGF2*, SNP, якість м'яса, асоціативний аналіз.

**Вступ.** Економічний інтерес до виробництва свинини визначається, перш за все, високими темпами росту свиней на відгодівлі, можливістю їх швидкого розведення, зумовленої природною багатоплідністю цього виду тварин, а також використанням широкої кормової бази.

Поряд з цим, створення, в результаті селекції, комерційних порід і кросбредних ліній, що відрізняються високою часткою м'яса у туші і невеликою товщиною хребтового жиру, робить галузь свинарства ще більш привабливою. Однак, при цьому, в прагненні отримувати тварин з максимально високим виходом м'яса при забої, недостатня увага приділялася його якості, у результаті чого чітко проявилася тенденція до погіршення його фізико-хімічних і смакових характеристик. Останнє знаходиться у протиріччі із споживчими запитами покупців, не сприяє конкурентоспроможності свинини і потребує вирішення. Одним з підходів до подолання цієї проблеми є пошук генетичних маркерів якості м'яса і залучення їх, поряд з маркерами м'ясних і відгодівельних ознак, до селекційних програм для отримання високопродуктивного комерційного поголів'я свиней з генетично зумовленою високою якістю м'яса.

На сьогоднішній день ідентифіковано цілий ряд локусів кількісних ознак (QTL, quantitative trait loci), які беруть участь у контролі вищезазначених продуктивних ознак свиней. Вони представлені в оновлюваній базі даних PIG QTL database (Hu Zhi-L et al., 2019). Одним з найбільш значущих серед них є QTL регіон, розташований в дистальному кінці р-плеча хромосоми 2 (*SSC2*), асоційований з м'ясними якостями і відкладенням жиру (Qiao R et al., 2015; Zhang C et al., 2016 року; Martínez-Montes Á et al., 2018).

До складу цього QTL регіону входить ген інсуліноподібного фактора росту 2 (*IGF2*, insulin-like growth factor 2 gene), а його мутація intron3-g.3072G>A, що локалізована в еволюційно консервативному CpG острівці, описана як каузативна (Van Laere A et al., 2003). В основі механізму її прояву є порушення сайту зв'язування нуклеарного фактора – репресора

© В.М. БАЛАЦЬКИЙ \*, Є.К. ОЛІЙНИЧЕНКО,  
Т.В. БУСЛИК, І.Б. БАНЬКОВСЬКА,  
С.М. КОРИННИЙ, А.М. САЄНКО,  
К.Ф. ПОЧЕРНЯЄВ, 2021

транскрипції, що призводить до трикратного збільшення експресії у скелетних м'язах мРНК для *IGF2* у свиней, які успадкували цю мутацію по батьківській лінії. Саме з SNP *IGF2* intron3-g.3072G > A пов'язують імпринтний вплив да-ного QTL на накопичення м'язової маси і від-кладення жиру, відгодівельні якості свиней, якість м'яса та жирнокислотний склад жирової тканини (Nezer C et al., 1999; Simonetti A et al., 2017; Criado-Mesas L et al., 2019). Однонуклеотидний поліморфізм *IGF2* intron3-g.3072G > A виявився ефективним генетичним маркером, який знайшов широке застосування у селекційних програмах у свинарстві, спрямованих на поліпшення м'ясних і відгодівельних якостей тварин (Bohrer V et al., 2015; Karpushkina T et al.; Burgos S et al., 2019). Однак, його використання має істотну особливість, пов'язану з експресією у нащадків тільки батьківського алеля, що необхідно враховувати при складанні селекційних схем.

Поряд з роботами, що підкреслюють роль гена інсуліноподібного фактора росту 2 і SNP intron3-g.3072G > A у прояві продуктивних ознак свиней, проведені дослідження, в яких продемонстровано вплив на них і інших генів, локалізованих в межах даного регіону QTL, охарактеризованого у подальшому як комплексний. До них, зокрема, відносяться гени катепсинів D (*CTSD*, cathepsin D gene) і F (*CTSF*, cathepsin F gene), розташовані один від одного на відстані 13cM (Russo V et al., 2004, Fontanesi L et al., 2011).

Так, у роботі, виконаній з використанням свиней італійської великої білої породи (Russo V et al., 2008), виявлено асоціацію однонуклеотидного поліморфізму гена *CTSD* (SNP g.70G > A, локалізований у 3'-нетранслюємії ділянці (UTR, untranslated region)) з середньодобовими приростами живої маси свиней, вмістом м'яса у туші, товщиною хребтового жиру, масою шинкової частини туші і витратами корму на одиницю приросту маси. В інших дослідженнях, виконаних на свинях цієї ж породи (Fontanesi L et al., 2010; 2011), продемонстрований значний вплив гена на середньодобові прирости живої маси тварин, вміст пісного м'яса у туші, товщину хребтового жиру і витрати корму на одиницю приросту живої маси. Зроблено висновок про незалеж-

ний від *IGF2* ефект *CTSD* на м'ясну продуктивність і структуру туші. Також дослідження, виконані із залученням п'яти порід свиней, показали, що вказаний SNP гена *CTSD* асоційований з середньодобовими приростами маси та віком досягнення забійних кондицій (Piyrkowska K et al., 2012). Відзначено вплив цього гена на показники ефективності використання корму тваринами комерційних ліній (Kenchaiwong W et al., 2019).

Що стосується *CTSF* (SNP g.22G > C, локалізований в 9-му екзоні, кодує висококонсервативну ділянку катепсину F), у дослідженнях, проведених на італійських «важких» свинях (Russo V et al., 2003; 2004; 2008), виявлений зв'язок поліморфізму цього гена з середньодобовими приростами маси тварин, товщиною хребтового жиру, вмістом м'яса в туші і витратами корму. Зроблено припущення про його прямий вплив на продуктивні ознаки. У роботі (Davoli R et al., 2017) продемонстровано вплив *CTSF* на ніжність м'яса, жирність і масу шинкової частини туші кросбредних тварин (велика біла × ландрас) × дюрок. Виявлено, що генетичний маркер *CTSF* g.22G > C асоційований з виходом пісного м'яса з туші у свиней різних порід, з кольором м'яса і вмістом ліпідів (Ramos A et al., 2008). Навпаки, в інших дослідженнях (Fontanesi L et al., 2012; Piyrkowska K et al., 2012) не знайдено суттєвого зв'язку *CTSF* з інтенсивністю росту і вмістом внутрішньом'язового жиру у свиней порід італійської дюрок і польської селекції, відповідно. У вищезгаданій праці (Fontanesi L et al., 2012) зроблено припущення про відсутність прямого впливу *CTSF* на ознаки продуктивності.

Таким чином, вплив даного регіону QTL на м'ясні і відгодівельні якості свиней пов'язаний не тільки з геном інсуліноподібного фактора росту 2, очевидно, що в їх контролі беруть участь і гени катепсинів D і F цього локусу. Однак, у деяких наведених вище роботах вплив *CTSF* на ознаки продуктивності не виявлено, що свідчить про певні розбіжності у результатах досліджень і можливу залежність асоціації маркерів від генного оточення, породи тварин. Не вирішено питання про внесок кожного з генів *IGF2*, *CTSD* і *CTSF*, локалізованих в одному QTL регіоні, до варіанси прояву цих ознак. Лише фрагментарно, в окремих

роботах, вивчено вплив цих генів на параметри якості м'яса свиней, тоді як якості продукції у свинарстві в останні роки приділяється особлива увага і генетична компонента в його контролі має важливе значення (Pena R et al., 2016). Актуальним, також, є питання про валідацію генетичних маркерів *IGF2* SNP g.3072G > A, *CTSD* SNP g.70G > A і *CTSF* SNP g.22G > C у різних породах свиней. У згаданих вище дослідженнях асоціації маркерів з продуктивними ознаками тварин були встановлені для свиней європейських порід і порід європейської селекції. У нашій роботі для асоціативних досліджень було обрано найбільш поширену в Україні велику білу породу свиней вітчизняної селекції (УВБ), яка широко використовується як у чистопородному вигляді, так і для отримання кросбредного відгодівельного поголів'я. Виявлені асоціації маркерів з відгодівельними якостями, структурою туші і якістю м'яса дадуть підставу для їх залучення у маркер-асоційовану селекцію (MAS, marker-assisted selection), спрямовану на поліпшення у свиней УВБ зазначених продуктивних ознак.

Резюмуючи викладене вище, метою нашої роботи був аналіз асоціації генів *IGF2* (SNP g.3072G > A), *CTSD* (SNP g.70G > A) і *CTSF* (SNP g.22G > C) QTL регіону дистального кінця р-плеча хромосоми 2 з показниками м'ясної продуктивності і якістю м'яса свиней української великої білої породи для використання цих генетичних маркерів в MAS.

**Матеріали і методи.** *Тварини.* Дослідження проведено на 106 тваринах української великої білої породи свиней, що належать державному підприємству «ДГ «Степне» Інституту свинарства і АПВ НААН Полтавської області. Протокол експерименту було затверджено Вченою радою інституту. Всі процедури, пов'язані з тваринами, виконувались у відповідності до Європейської конвенції із захисту хребетних тварин, що використовуються для дослідних та інших наукових цілей. Свиней вирощували до живої маси  $120 \pm 5$  кг, умови їх утримання і годівлі представлено у роботі (Balatsky V et al., 2018). Дослідних тварин було протестовано на наявність мутації с.1843 T у гені ріанодинового рецептору 1, що пов'язано із стресочутливістю свиней і дефектами м'яса (Cobanovic N et al.,

2019). Всі тварини мали генотип с.1843CC, варіант мутантного алеля був відсутній. Забій свиней проводили в умовах м'ясопереробного цеху господарства.

Зразки крові (1 мл) для виділення ДНК відбирали при забої тварин, змішували з розчином 0,05M EDTA та зберігали до 7 діб за температури +4 °C до використання.

*Аналіз показників якості м'яса.* Після первинної обробки туш протягом 48 год за температури від +2 до +4 °C (згідно технологічним умовам підприємства) визначали масу охолодженої туші і масу окосту, яка вимірювалася відповідно до комерційної процедури (у частині від першого куприкового хребця до скакального суглобу). Товщину хребтового жиру вимірювали на рівні 6–7 ребра.

У дослідженнях використовували ліву частину туші. Відбір зразків м'язової тканини проводили з найдовшого м'язу спини (*m. longissimus dorsi*) на рівні між 10-м і 12-м грудними хребцями. Активну кислотність (рН) м'яса вимірювали за допомогою портативного цифрового рН метра «LF-Star CPU-Pistole» (Ing.-Büro & Klassifizierungsservice Rudolf Matthäus, Klaus, Germany).

Аналіз хімічного складу зразків м'язової тканини проводили за загальноприйнятими стандартними методиками (Horwitz W., 1980). У відповідності до них загальний вміст вологи визначали прямим висушуванням подрібненого зразку за температури 105 °C до постійної маси. Розрахунок вологи, що випарувалась, проводили за різницею мас до та після висушування у відсотках. Вміст золи визначали шляхом спалювання зразків м'яса у муфельній печі за температури 550 °C та перерахунку різниці мас. Вміст протеїну визначали за методом К'ельдаля, а вміст внутрішньом'язового жиру класичним методом Сокслета.

Вологоутримуючу здатність м'яса визначали класичним методом пресування (Grau R et al., 1957). Ніжність м'яса – у відповідності до протоколу аналізу сили зсуву на приладі Уорнера – Братцлера (Voccard R et al., 1981).

Визначення температури плавлення та вмісту вологи у хребтовому жирі проводили з використанням диференціального скануючого калориметру Differential Scanning Calorimeter (DSC)

TA Instrument Q100 (Ltd., Leatherhead, England) (Tocci A et al, 1998; Danley R, 2002).

**Генотипування.** Геномну ДНК виділяли із крові сорбентним методом (Diatom™ DNA Prep 100 kit (Isogen, РФ)) у відповідності до інструкції виробника з використанням гуанідиніононату в якості лізуючого агенту.

Для генотипування за *CTSF* (SNP g.22G > C) та *CTSD* (SNP g.70G > A) використовували метод ПЛР-ПДРФ із врахуванням протоколів, наведених у роботі (Russo V et al., 2008). ПЛР проводили в 25 мкл реакційної суміші, що містила: 1×Taq буфер з KCl, 10–100 нг геномної ДНК, по 20 пМ прямого і зворотнього праймерів, 2,5мМ MgCl<sub>2</sub>, 0,25мМ кожного з dNTPs та 1 одиницю активності рекомбінантної *Taq* ДНК полімерази (Thermo Fisher Scientific, US). Структура праймерів для ПЛР-ампліфікації, умови реакції, ендонуклеази рестрикції та ПЛР-ПДРФ патерни представлено у табл. 1.

Генотипування за *IGF2* (SNP g.3072G > A) проводили методом алельної дискримінації (TaqMan SNP Genotyping Assay). Структуру TaqMan зондів було підбрано за використанням комп'ютерної програми Primer3Plus (Untergasser A et al., 2007), структуру прямого і зворотнього праймерів отримано з роботи (Fontanesi L et al., 2010), табл. 1. ПЛР у ре-

альному часі проводили на приладі ДТ-96 (ДНК-технологія, РФ) у 25 мкл реакційної суміші, яка містила: 1×Taq буфер з KCl, 10 пМ кожного праймеру, 12,5 пМ FAM- і 10 пМ HEX-мічених TaqMan зондів, 1,5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 2 мМ кожного з dNTPs, 1 одиницю активності рекомбінантної *Taq* ДНК полімерази (Thermo Fisher Scientific, US), 20 нг геномної ДНК та вільну від РНКаз воду до кінцевого об'єму 25 мкл. Умови проведення ПЛР: денатурація 95 °C – 5 хв; 50 циклів – денатурація 95 °C – 30 с, відпал 62 °C – 30 с і синтез 72 °C – 30 с.

**Статистичний аналіз.** Частоти алелів та генотипів і рівні гетерозиготності (фактичну *H<sub>o</sub>* та очікувану *H<sub>e</sub>*) розраховували за використанням комп'ютерної програми GenAlEx 6.0. (Peakall R et al., 2012). Інформаційний зміст поліморфізму (PIC, polymorphic information content) визначали за допомогою on-line калькулятора. Аналіз асоціацій між генотипами та ознаками продуктивності проводили за методом однофакторного дисперсійного аналізу (ANOVA). Середні між групами порівнювали за допомогою двостороннього критерію Стьюдента з використанням JMP12 (SAS Inst. Inc., Cary, NC), відмінності вважались достовірними за *p* ≤ 0,05.

Таблиця 1. Структура праймерів і алельспецифічних TaqMan зондів, умови ПЛР-ампліфікації, патерни алелів генів *CTSF* і *CTSD*

Гени	Структура праймерів і TaqMan зондів	Умови ПЛР-ампліфікації		Метод аналізу, рестрикційні ензими та ПЛР-ПДРФ патерни алелів генів
		ПЛР продукт (п.н.)	Температура відпалу (°C)	
<i>CTSF</i> , SNP g.22G>C	F: gggagggctggagacggagt R: tcattctggctcagctccac	118	58	ПЛР-ПДРФ ( <i>Rsa</i> I): алель g.22 G 118 п.н.; алель g.22 C 97+ 21 п.н.
<i>CTSD</i> , SNP g.70G>A	F: gctgtgcaccctaggaacc R: tcgtcaggtccaggacaaac	184	59	ПЛР-ПДРФ ( <i>Msc</i> I): алель g.70 G, 184 п.н.; алель g.70 A, 117 + 67 п.н.
<i>IGF2</i> , SNP g.3072G>A	F: gaccgagccaggacgag R: cgccccacgcctccacgctg Алель g.3072 G: HEX gcggttcgcctaggctcgca – NFQ Алель g.3072 A: FAM–cgcggttcgcctaggctcaca – NFQ	85	62	Алельна дискримінація

Адитивну (A) і домінуючу (D) компоненти розраховували за нижчезазначеними формулами:

$$A = \bar{X}_{22} - \bar{X}_{11}, D = X_{12} - \frac{\bar{X}_{11} + \bar{X}_{22}}{2}$$

де  $\bar{X}_{11}$ ,  $\bar{X}_{12}$ ,  $\bar{X}_{22}$  – середній арифметичний рівень продуктивної ознаки для генотипів 1/1, 1/2 і 2/2.

Ефект алелів 1 і 2 було розраховано з використанням формул

$$\alpha_1 = m_1 - \bar{X}, \alpha_2 = m_2 - \bar{X},$$

де  $m_1 = p \cdot \bar{X}_{11} + q \cdot \bar{X}_{12}$ ,  $m_2 = p \cdot \bar{X}_{12} + q \cdot \bar{X}_{22}$ ,  $p$  та  $q$  частоти алелів 1 і 2, відповідно;  $\bar{X}$  – загальна арифметична середня для кожної ознаки. Ефект алельної заміни

$$\frac{a}{2} (1 \rightarrow 2)$$

розраховано за використання формули

$$\frac{a}{2} (1 \rightarrow 2) = \frac{\alpha_2 - \alpha_1}{2}.$$

**Результати досліджень та їх обговорення.** Алельні частоти і гетерозиготність генів *CTSF* (SNP g.22G > C), *CTSD* (SNP g.70G > A) та *IGF2* (SNP g.3072G > A). Необхідною умовою проведення асоціативних досліджень є наявність поліморфізму обраних генетичних маркерів в тих породах і популяціях, де така робота планується. Наші дослідження виконувалися на свинях української великої білої породи із стада державного підприємства «ДГ «Степне» Інституту свинарства і АПВ НААН.

Всі гени за відповідними генетичними маркерами, використані в нашій роботі, у цій популяції свиней продемонстрували високий рівень поліморфізму. За *CTSF* SNP g.22G > C обидва алелі, g.22G та g.22C, були представлені частотами, які наближалися до 0,5 (табл. 2). Співвідношення частот генотипів було збалансованим і відповідало очікуваному, розрахованому за формулою Гарді-Вайнберга. Гетерозиготність як фактична, так і очікувана, була високою. Також високим був показник інформаційного змісту поліморфізму,  $PI = 0,371$ . Це значення наближалось до максимально можливого для діалельних генетичних систем (Нао L et al., 2011) і свідчило про оптимальні, з точки зору інформативності генетичного маркера, умови, необхідні для проведення асо-

ціативних досліджень. *CTSD* SNP g.70A > G також був представлений двома алелями з майже рівними частотами. У цьому випадку розподіл генотипів значно відрізнявся від збалансованого, спостерігалось зрушення в бік збільшення частоти гетерозиготного генотипу за рахунок зменшення частот гомозиготних. Рівні гетерозиготності та інформаційний зміст поліморфізму цього маркера були високими (табл. 2).

Поліморфізм генетичних маркерів *CTSF* SNP g.22G > C і *CTSD* SNP g.70A > G відзначений і в роботах Fontanesi L et al. (2011; 2012) при аналізі італійської великої білої породи та італійського дюрка, Davoli et al (2017) в лінії кросбредних свиней (велика біла × ландрас) × дюрка, Russo V et al. (2003; 2008) у популяціях свиней порід ландрас, дюрка і велика біла. Слід зазначити, що *CTSD* g.70A > G SNP у породах італійський дюрка, ландрас, п'єтрин і гемпшир сегрегуював з низькою частотою алеля g.70G, від 0,00 у породі гемпшир до 0,125 у породі італійський дюрка та 0,148 в італійській великій білій (Russo V et al, 2008; Fontanesi L et al., 2010). У нашому дослідженні у популяції свиней української великої білої породи частота алеля g.70G сягала 0,434. Цікаво, що у породі мейшан, на відміну від згаданих вище порід, цей алель (g.70G) зустрічається значно частіше, ніж альтернативний g.70A (0,786 і 0,214, відповідно) (Russo V et al., 2008). З огляду на той факт, що велика біла порода свиней створювалася за участі порід свиней Південно-Східної Азії, до яких належить і мейшан, більш висока частота алеля g.70G у цій породі в порівнянні з іншими, може бути відображенням її походження і відповідного селекційного процесу. Відносна генетична близькість порід велика біла та мейшан за результатами популяційного аналізу за іншими генами відзначена у роботі (Balatsky V et al., 2015).

Що стосується SNP g.3072G > A гена інсуліноподібного фактора росту 2, у досліджуваній популяції частота алеля g.3072G була у двічі вище, ніж частота альтернативного алеля g.3072A (0,675 і 0,325, відповідно). Розподіл генотипів відрізнявся від збалансованого, розрахованого за формулою Гарді-Вайнберга, меншим числом гетерозигот (табл. 2). Як і досліджені SNPs генів катепсинів, гетерозиготність генетичного маркера *IGF2* g.3072G > A і його

інформативність в українській великій білій породі свиней були високими (табл. 2). Поліморфізм *IGF2* g.3072G > A SNP характерний для багатьох порід: італійської великої білої, італійських дюрка і ландраса та локальних італійських порід (Fontanesi L et al., 2010), великої білої породи (Karpushkina T et al., 2016). У роботі Oczkowicz M et al. (2009) показано, що у породах велика біла і ландрас польської селекції частота алеля g.3072A становила 0,790 і 0,690, відповідно, і, на відміну від наших результатів, була вищою за частоту алеля g.3072G. У цих же породах російської селекції частота алеля g.3072A була 0,664 і 0,363; відповідно (Kostyunina O et al., 2015). Порівняння цих даних з отриманими нами свідчить про певну відмінність УВБ від зарубіжних популяцій великої білої породи і може бути відображенням локального селекційного процесу.

Таким чином, зазначені вище SNPs генів катепсинів D і F та інсуліноподібного фактора росту 2, що належать до одного QTL регіону локалізованому на дистальному кінці р-плеча хромосоми 2, характеризувалися високим рівнем поліморфізму. У популяції свиней української великої білої породи державного підприємства «ДГ«Степне»» Інституту свинарства

і АПВ НААН були представлені всі генотипи для кожного з генетичних маркерів, що створювало сприятливі умови для проведення асоціативного аналізу.

Аналіз асоціації генів *CTSF*, *CTSD* і *IGF2* з якістю м'яса і продуктивністю свиней. Досліджували вплив генів *CTSF* (g.22G > C), *CTSD* (g.70A > G) і *IGF2* (g.3072G > A) на показники якості м'яса, хребтового жиру і структури туші свиней української великої білої породи (всього 13 показників). Результати проведеного аналізу представлені в табл. 3.

Поліморфізм *CTSF* SNP g.22G > C у нашому експерименті виявився асоційованим тільки з одним із аналізованих показників – вмістом вологи у м'ясі (p = 0,01). У тварин з гетерозиготним генотипом g.22GC цей показник був вище, ніж у особин з гомозиготними генотипами. М'ясо свиней з генотипом g.22GG характеризувалося проміжним значенням вмісту вологи. У генетичному механізмі впливу поліморфізму *CTSF* SNP g.22G > C на вміст вологи не встановлено переважання адитивної або домінантної компоненти, очевидно, має місце складний характер успадкування, табл. 4. Також не встановлено зв'язок цього поліморфізму з товщиною хребтового жиру тварин, що під-

Таблиця 2. Частоти алелів та гетерозиготність генів *IGF2* (g.3072G > A), *CTSF* (g.22G > C) и *CTSD* (g.70G > A)

Ген	Генотип	n	Частоти генотипів <sup>1</sup>	Частоти алелів		Но	Не	PIC	$\chi^2$
				g.3072A	g.3072G				
<i>IGF2</i>	g.3072AA	16	0,15/0,11	0,325	0,675	0,349	0,439	0,343	5,181*
	g.3072AG	37	0,35/0,44						
	g.3072GG	53	0,50/0,45						
<i>CTSF</i>	g.22CC	35	0,33/0,32	0,566	0,434	0,472	0,492	0,371	0,168
	g.22CG	50	0,47/0,49						
	g.22GG	21	0,20/0,19						
<i>CTSD</i>	g.70AA	39	0,37/0,32	0,566	0,434	0,396	0,492	0,371	3,968*
	g.70AG	42	0,40/0,49						
	g.70GG	25	0,23/0,19						

Примітка. n – число тварин; <sup>1</sup> представлені, як фактичні/очікувані; Но – фактична гетерозиготність; Не – очікувана гетерозиготність; PIC – інформаційний зміст поліморфізму;  $\chi^2$  – значення критерію  $\chi^2$  при оцінці ймовірності відхилення у розподілі генотипів від рівноважного розрахованого за формулою Гарді-Вайнберга; \* p < 0,05.

твердило результати, отримані в нашій попередній роботі, виконаній на тваринах цієї ж породи свиней (Balatsky V et al., 2018). У той же час, в дослідженнях, проведених на свинях італійської великої білої породи (Russo V et al., 2003; 2008), така асоціація була присутня. Згідно з отриманими у цих дослідженнях даними поліморфізм *CTSF* SNP g.22G > C також впливав на середньодобові прирости маси тварин і частку м'яса в туші. Однак, не було відзначено зв'язку з такими показниками якості м'яса, як рН (що також відповідало нашим

результатам), вмістом глікогену і молочної кислоти, гліколітичним потенціалом. В іншій роботі (Davoli R et al., 2017) встановлено зв'язок *CTSF* з ніжністю м'яса кросбредних свиней (велика біла × ландрас) × дюрк і товщиною жиру в шинці. У той же час у дослідженнях Fontanesi et al. (2011) зв'язок *CTSF* (SNP g.22G > C) з продуктивними ознаками італійських «важких» свиней (італійська велика біла і італійський дюрк) не встановлений. В іншій роботі цього автора (Fontanesi L et al., 2012) і дослідженнях Pięrkowska K et al. (2012), прове-

Таблиця 3. Асоціації поліморфізмів генів *CTSF*, *CTSD* та *IGF2* з показниками якості м'яса, хребтового жиру

Показники	<i>CTSD</i> (SNP g.70G > A)		
	AA (n = 39)	AG (n = 42)	GG (n = 25)
рН <sub>48</sub>	5,50 ± 0,011	5,51 ± 0,018	5,51 ± 0,016
р		0,29	
Втрати вологи в м'ясі при термічній обробці, %	15,53 ± 0,666	15,24 ± 0,852	15,12 ± 0,980
р		0,94	
Загальний вміст вологи у м'ясі, %	73,67 ± 0,266	72,74 ± 0,221	73,07 ± 0,296
р		0,03	
Вологоутримуюча здатність м'яса, %	55,98 ± 1,180	52,26 ± 0,726	53,89 ± 1,198
р		0,03	
Вміст золи, %	1,16 ± 0,023	1,17 ± 0,023	1,12 ± 0,034
р		0,40	
Вміст протеїну в м'ясі, %	21,53 ± 0,254	21,49 ± 0,201	21,37 ± 0,431
р		0,93	
Вміст внутрішньом'язового жиру, г/100г	2,21 ± 0,238	3,21 ± 0,255	2,91 ± 0,330
р		0,02	
Вміст вологи у хребтовому жирі, %	5,89 ± 0,125	6,17 ± 0,174	6,37 ± 0,276
р		0,20	
Температура плавлення хребтового жиру, t °C	35,75 ± 0,606	33,93 ± 0,716	33,53 ± 0,777
р		0,06	
Маса охолодженої туші, кг	86,08 ± 4,721	84,41 ± 1,694	83,32 ± 2,879
р			
Товщина хребтового жиру, см	2,29 ± 0,221	2,57 ± 0,163	3,11 ± 0,211
р		0,05	
Маса окороку, кг	13,15 ± 0,83	12,67 ± 0,604	12,09 ± 0,458
р		0,89	

Примітка. n – кількість тварин у групі; р – рівень статистичної значимості відмінностей показників між

дених на свинях породи дюрок і кросбредних тваринах, зв'язку SNP *CTSF* g.22C > G з їх продуктивними ознаками також не встановлено. Таким чином, результати нашого дослідження та аналіз даних, отриманих іншими авторами, свідчать про те, що генетичний маркер *CTSF* SNP g.22G > C може виявитися ефективним «інструментом» для маркер-асоційованої селекції спрямованої на поліпшення параметрів якості м'яса і структури туші свиней лише в окремих популяціях порід і кросбредних лініях. *CTSF* SNP g.22G > C може розглядатися, як

LD (linkage disequilibrium) – маркер, який знаходиться в нерівноважних, з точки зору популяційних параметрів, відносинах з геном, який безпосередньо впливає на ознаку.

Велике число асоціацій було встановлено для *CTSD* SNP g.70A > G. Цей поліморфізм впливав на такі технологічно важливі показники якості м'яса свиней УВБ, як вміст внутрішньом'язового жиру ( $p = 0,02$ ), вміст вологи в м'ясі ( $p = 0,03$ ) і вологостримуючу здатність ( $p = 0,03$ ) (табл. 3). У свиней з генотипом g.70AA останній показник виявився

**і м'ясністю свиней УВБ**

<i>CTSF</i> (SNP g.22 G > C)			<i>IGF 2</i> (SNP g.3072 G > A)	
CC (n = 35)	GC (n = 50)	GG (n = 21)	AA (n = 16)	GG (n = 53)
5,51 ± 0,013	5,51 ± 0,010	5,50 ± 0,020	5,49 ± 0,015	5,51 ± 0,010
	0,75			0,19
15,43 ± 0,922	15,54 ± 0,473	16,71 ± 0,775	15,00 ± 0,203	14,57 ± 0,126
	0,45			0,01
72,19 ± 0,309	73,26 ± 0,176	72,89 ± 0,265	73,30 ± 0,310	73,12 ± 0,281
	0,01			0,51
53,11 ± 0,955	54,00 ± 0,737	51,85 ± 1,200	51,85 ± 1,286	54,06 ± 0,984
	0,28			0,24
1,14 ± 0,0279	1,19 ± 0,017	1,20 ± 0,024	1,18 ± 0,076	1,15 ± 0,022
	0,11			0,42
21,38 ± 0,290	21,63 ± 0,164	21,91 ± 0,159	21,60 ± 0,153	21,43 ± 0,318
	0,30			0,77
2,44 ± 0,312	2,87 ± 0,184	3,04 ± 0,219	2,73 ± 0,321	3,05 ± 0,735
	0,35			0,35
6,14 ± 0,146	6,34 ± 0,197	6,01 ± 0,129	6,58 ± 0,374	6,02 ± 0,296
	0,45			0,06
35,10 ± 0,642	34,80 ± 0,501	33,61 ± 0,722	34,71 ± 0,548	33,89 ± 0,635
	0,28			0,52
84,62 ± 1,376	84,10 ± 1,731	86,70 ± 1,703	85,36 ± 3,027	84,35 ± 2,868
	0,11			0,97
2,66 ± 0,180	2,52 ± 0,126	2,62 ± 0,224	2,42 ± 0,147	2,63 ± 0,114
	0,98			0,14
12,81 ± 0,363	12,49 ± 0,380	12,94 ± 0,448	12,71 ± 0,578	11,95 ± 0,646
	0,62			0,24

групами, статистично значимі відмінності виділено курсивом.



найвищим. М'ясо свиней цієї ж групи відрізнялося, в межах норми, і порівняно більш високим вмістом вологи, і найменшим вмістом внутрішньом'язового жиру. Генетичний механізм впливу поліморфізму на ці ознаки характеризувався переважанням домінантної компоненти (табл. 4). Виявлено зв'язок *CTSD* SNP g.70A > G з товщиною хребтового жиру ( $p = 0,05$ ). У тварин з генотипом g.70AA його товщина була найменшою, а з генотипом g.70GG – найбільшою, в групі гетерозиготних особин цей показник мав проміжне значення. Такий порядок відповідав адитивному механізму ефекту поліморфізму, що і було продемонстровано в розрахованій адитивно-домінантній моделі (табл. 4). До статистично достовірної наближалася асоціація поліморфізму з показником ніжності м'яса ( $p = 0,07$ ).

З робіт (Fontanesi L et al., 2010; 2011; Piętkowska K et al, 2012) відомо, що *CTSD* SNP g.70A > G істотно впливає на ряд продуктивних ознак свиней порід італійська велика біла, італійський дюрор, пулавська, п'етрен, польська велика біла та польський ландрас. Однак, зв'язок цього поліморфізму з параметрами якості м'яса у свиней в нашій роботі встановлений вперше.

Що стосується таких показників, як товщина хребтового жиру і вміст внутрішньом'язового жиру, наші результати в значній мірі відповідають даним, отриманих в роботах (Russo V et al., 2008; Fontanesi L et al., 2010). У них, зокрема, показано, що алель g.70G асоційований з більшою товщиною хребтового жиру

у свиней італійської великої білої породи, а в об'єднаній групі тварин з гетерозиготним g.70AG і гомозиготним g.70GG генотипами цей показник був найвищим. У нашому ж дослідженні найбільшою товщиною хребтового жиру характеризувалися гомозиготні за алелем g.70G особини, тоді як найбільший вміст внутрішньом'язового жиру зафіксовано, також, у гетерозиготних свиней. Слід зауважити, що в роботі (Fontanesi L et al, 2010) було зроблено припущення про адитивний ефект *CTSD* SNP g.70A > G на товщину хребтового жиру у свиней італійської великої білої породи та свиней породи дюрор. У нашій роботі воно було підтверджено статистично достовірним результатом відносно свиней УВБ. Адитивний ефект впливу *CTSD* SNP g.70A > G на товщину хребтового жиру повинен враховуватися у селекції цієї породи, спрямованої на зміну такої важливої для свинарства ознаки продуктивності.

Втім, в експерименті, у якому проводили аналіз груп свиней італійської великої білої породи, відселекціонованих на різні рівні EBV (Estimated Breeding Values) за такими ознаками продуктивності, як середньодобові прирости маси тіла, частка м'яса у туші та товщина хребтового жиру, зв'язок *CTSD* з останнім мав лише характер тенденції (Fontanesi L et al, 2011).

В цілому, встановлені зв'язки дають підставу для використання поліморфізму *CTSD* SNP g.70A > G як генетичного маркера в селекції свиней вітчизняної великої білої породи, спрямованої на поліпшення показників якості м'яса і товщини хребтового жиру.

Таблиця 4. Ефект поліморфізмів генів катепсину D і катепсину F на продуктивні ознаки свиней української великої білої породи, розрахований з використанням адитивно-домінантної моделі

Ген, поліморфізм	Ознака	Адитивно-домінантна модель				
		A	D	$\alpha_1$	$\alpha_2$	s (1→2)
<i>CTSD</i> g.70G>A	Загальний вміст вологи в м'ясі	-0,3026	-0,6267 *	0,1027	-0,2943	-0,1985
	Вологоутримуюча здатність м'яса	-1,0457	-2,6672 *	0,3344	-1,1131	-0,7238
	Вміст внутрішньо-м'язового жиру	0,3500	0,6500	0,084	0,519	0,218
	Товщина хребтового жиру	-0,3590 *	-0,1227	-0,1680	0,1781	0,1731
<i>CTSF</i> g.22G>C	Загальний вміст вологи в м'ясі	0,0410	0,3492	-0,0240	0,0441	0,0341

Примітка. \* $P < 0,05$ ;  $\alpha_1$  – ефект алеля 1;  $\alpha_2$  – ефект алеля 2; s (1 → 2) – ефект алельного заміщення; для *CTSD*: A – алель 1 і G – алель 2; Для *CTSF*: C – алель 1 і G – алель 2.

Проведено аналіз асоціації гена інсуліно-подібного фактора росту 2 (SNP g.3072G > A) з ознаками продуктивності та якості м'яса свиней української великої білої породи. Використовувалася та ж дослідна група свиней, що і для аналізу поліморфізмів генів *CTSD* і *CTSF*. Підбір тварин до групи з урахуванням інформації про «батьківське» походження алелів гена *IGF2* не проводився. Тобто, для гетерозиготних по *IGF2* тварин, не було відомо, який із алелів отриманий від матері, а який від батька. У той же час, у гомозиготних особин один з однакових алелів був «батьківським» і свині з різними гомозиготними генотипами (g.3072GG і g.3072AA) обов'язково відрізнялися по ньому. Саме ці групи тварин і враховувалися в асоціативних дослідженнях.

У нашій роботі асоціація виявлена лише з однією із аналізованих ознак продуктивності та якості м'яса свиней української великої білої породи. Поліморфізм *IGF2* SNP g.3072G > A впливав на втрату вологи м'ясом при термічній обробці ( $p = 0,01$ ). М'ясо тварин, які отримали від батька алель g.3072A, характеризувалося вищим показником втрати вологи, ніж м'ясо особин з «батьківським» алелем g.3072G. Також, близьким до статистично підтвердженого ( $p = 0,06$ ) був вплив *IGF2* SNP g.3072G > A на вміст вологи в хребтовому жирі, який виявився вищим у свиней з алелем g.3072A. У той же час, в дослідженнях, виконаних на польській великій білій породі і польському ландрасі показано, що алель g.3072A пов'язаний зі збільшеним вмістом м'яса у туші свиней, меншою товщиною хребтового жиру, великими середньодобовими приростами маси тіла і зменшеним споживанням корму, витраченого на кілограм приросту маси. Не виявлено, однак, впливу цього поліморфізму на показники якості м'яса (Oczkowicz M et al., 2009). У роботі Burgos C et al. (2012) продемонстрована асоціація батьківського алеля g.3072G у крос-бредних тварин (ландрас × велика біла) × дюрк із збільшеним жировідкладенням, й альтернативного алеля зі збільшеною м'ясністю туш. Так само, як і в попередній роботі, вплив *IGF2* SNP g.3072G > A на якість м'яса не встановлено. Подібні результати отримані в роботах (Clark D et al., 2014; Kostyunina O et al., 2015).

Відсутність статистично підтверджених асоціацій *IGF2* SNP g.3072G > A з продуктивними якостями свиней УВБ в нашому дослідженні, на відміну від результатів, отриманих в ряді інших робіт, вважаємо, зумовлене генетичними особливостями цієї породи. Відомо, що прояв аналізованих ознак контролюється багатьма іншими генами, в тому числі, і тими, які належать до регіону QTL, що нами розглядається, де саме і локалізований *IGF2*. Можливо, в УВБ вплив даного QTL на продуктивні ознаки більшою мірою, ніж в інших породах, реалізується через інші гени цього регіону, наприклад, *CTSD*. Непрямим підтвердженням цьому служить виявлення великої кількості асоціацій *CTSD* з ознаками продуктивності у свиней УВБ. Це припущення узгоджується з висновками, зробленими Fontanesi L et al. (2010) про те, що вплив даного QTL регіону визначається не тільки геном *IGF2*, але і в значній мірі «внеском» гена *CTSD*.

Таким чином, аналіз асоціації генів інсуліноподібного фактора росту 2 і катепсинів D і F, локалізованих в QTL регіоні дистального кінця р-плеча хромосоми 2 з якістю м'яса і м'ясними якостями свиней УВБ продемонстрував їх неоднаковий «внесок» у прояв вивчених ознак продуктивності. Ген катепсину D (SNP g.70G > A) впливав на вміст внутрішньом'язового жиру, вологи у м'ясі і його вологотримуючу здатність, а також, справляв адитивний ефект на важливу селекційну ознаку – товщину хребтового жиру свиней. Для кожного з генів, *CTSF* (SNP g.22G > C) і *IGF2* (SNP g.3072G > A), встановлено зв'язок тільки з одним із параметрів якості м'яса, з вмістом вологи у м'ясі і втратою вологи при термічній обробці, відповідно. В цілому, виявлені асоціації поліморфізмів розглянутих генів з ознаками продуктивності та якості м'яса, можуть слугувати основою для використання цих генетичних маркерів у MAS свиней української великої білої породи. Найбільш перспективним з вивчених маркерів є *CTSD* (SNP g.70G > A).

**Дотримання етичних стандартів.** Всі міжнародні, національні та/або інституційні принципи догляду та використання тварин були дотримані.

**Конфлікт інтересів.** Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

**Фінансування.** Це дослідження було підтримано Національною академією аграрних наук України за рахунок коштів бюджетної програми «Інноваційні технології племінного, промислового та органічного виробництва продукції свинарства». Підпрограма «Розробити сучасні системи селекції і гібридизації з використанням молекулярно-генетичних методів», № держреєстрації 0116U005008.

ASSOCIATIONS OF QTL REGION GENES OF CHROMOSOME 2 WITH MEAT QUALITY TRAITS AND PRODUCTIVITY OF UKRAINIAN LARGE WHITE PIG BREED

V.N. Balatsky, Y.K. Oliinychenko, T.V. Buslyk, I.B. Bankovska, S.N. Korinnyi, A.M. Saienko, K.F. Pochernyaev

Institute of Pig Breeding and Agroindustrial Production, the National Academy of Agrarian Sciences Shvedska Mohyla St.1. Poltava, 360013, Ukraine

E-mail: vnbalatsky@gmail.com

In recent decades, selection in pig farming has been aimed at obtaining animals with high growth rate and increased meat yield in the carcass, resulting in a tendency to deteriorating the quality characteristics of pork. One way to solve this problem is to develop genetic markers of pig meat quality and to use them in breeding programs along with the markers of other productive traits. The article presents the results of the analysis of the association of genes *IGF2* (SNP g.3072G > A), *CTSD* (SNP g.70G > A) and *CTSF* (SNP g.22G > C), localized in the QTL region of the distal end of the p-shoulder of chromosome 2, with the indicators of meat quality and carcass structure of Ukrainian Large White breed (UVB) pigs. According to these SNPs, all genes were characterized by a high level of polymorphism (PIC = 0,343–0,371). The association of *CTSD* (SNP g.70G > A) with the content of intramuscular fat ( $p = 0,02$ ), moisture in meat ( $p = 0,03$ ) and its moisture holding capacity ( $p = 0,03$ ) was established. *CTSD* (SNP g.70G > A) also had an additive effect on an important selection trait - the thickness of spinal fat ( $p = 0,05$ ), it was the highest in pigs of the g.70GG genotype. The connection of *CTSF* (SNP g.22G > C) with the moisture content in the meat ( $p = 0,01$ ) and the association of *IGF2* (SNP g.3072G > A) with the loss of moisture during its heat treatment ( $p = 0,01$ ) was determined. The polymorphisms of the studied genes can be used as genetic markers in

marker-associated selection of Ukrainian Large White pig breed.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Balatsky V, Oliinychenko Y, Sarantseva N et al. (2018) Association of single nucleotide polymorphisms in leptin (LEP) and leptin receptor (LEPR) genes with backfat thickness and daily weight gain in Ukrainian Large White pigs. *Livestock Sci.* **217**:157–61. doi: 10.1016/j.livsci.2018.09.015.
- Balatsky VM, Vovk VO, Buslyk TV et al. (2018) The genetic-associated analysis of g. 22 G > C single-nucleotide polymorphism in F cathepsin gene of different pig breeds. *Bulletin of Poltava State Agrarian Academy.* **4**:137–141. doi: 10.31210/visnyk2018.04.20.
- Balatsky VN, Saienko AM, Pena RN et al. (2015) Genetic Diversity of Pig Breeds on Ten Production Quantitative Traits Loci. *Cytol. Genet.* **49**(5):299–307. doi: 10.3103/S0095452715050023.
- Boccard R, Buchter L, Casteels M et al. (1981) Procedures for measuring meat quality characteristics in beef production experiments. Report of a Working Group in the Commission of the European Communities (CEC) Beef Production Research Programme. *Livest Prod. Sci.* **8**:385–97. doi: 10.1016/0301-6226(81)90061-0.
- Bohrer BM, Clark DL, Tavárez MA et al. (2015) Effect of an insulin-like growth factor 2 single nucleotide polymorphism on fresh belly characteristics and bacon slicing yields of finishing pigs. *Meat Sci.* **101**: 109–10. doi: 10.1016/j.meatsci.2014.09.029.
- Burgos SC, Llambh DS, Hidalgo GJ et al. (2019) Selection markers in Pampa Rocha pigs: a comparison with autochthonous breeds of Spain and Portugal. *J. MVZ Cordoba.* **24**(2):7198–202. doi: 10.21897/rmvz.1642.
- Clark DL, Bohrer BM, Tavárez MA et al. (2014) Effects of the porcine *igf2* intron 3-g3072a mutation on carcass cutability, meat quality, and bacon processing. *J. Anim. Sci.* **92**(12):5778–88. doi: 10.2527/jas.2014-8283.
- Cobanovic N, Stajkovic S, Grkovic N et al (2019) Effects of RYR1 gene mutation on the health, welfare, carcass and meat quality in slaughter pigs. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Sci.* **333**. doi:,10.1088/1755-1315/333/1/012051,
- Criado-Mesas L, Ballester M, Crespo-Piazuelo D et al. (2019) Analysis of porcine *IGF2* gene expression in adipose tissue and its effect on fatty acid composition. *PLOS ONE.* **14**(8):e0220708. doi: 10.1371/journal.pone.0220708.
- Danley RL. (2002) New heat flux DSC measurement technique. *Thermochimica Acta.* **395**(1–2):201–8. doi: 10.1016/S0040-6031(02)00212-5.

- Davoli R, Schivazappa C, Zambonelli P et al. (2016) Association study between single nucleotide polymorphisms in porcine genes and pork quality traits for fresh consumption and processing into Italian dry-cured ham. *Meat Sci.* **126**:73–81. doi: 10.1016/j.meatsci.2016.11.01.
- Fontanesi L, Speroni C, Buttazzoni L et al. (2010) The insulin-like growth factor 2 (IGF2) gene intron3-g.3072G>A polymorphism is not the only Sus scrofa chromosome 2p mutation affecting meat production and carcass traits in pigs: Evidence from the effects of a cathepsin D (CTSD) gene polymorphism. *J. Anim. Sci.* **88**: 2235–45. doi: 10.2527/jas.2009-2560.
- Fontanesi L, Scotti E, Speroni C et al. (2011) A selective genotyping approach identifies single nucleotide polymorphisms in porcine chromosome 2 genes associated with production and carcass traits in Italian heavy pigs. *Ital. J. Anim. Sci.* **10**(2):72–7. doi: 10.4081/ijas.2011.e15.
- Fontanesi L, Speroni C, Buttazzoni L et al. (2012) Association between polymorphisms in cathepsin and cystatin genes with meat production and carcass traits in Italian Duroc pigs: confirmation of the effects of a cathepsin L (CTSL) gene marker. *Mol. Biol. Rep.* **39**(1): 109–15. doi: 10.1007/s11033-011-0715-4.
- Grau R, Hamm R. (1957) Über das Wasserbindungsvermögen des Säugetiermuskels. II. Mitteilung. Über die Bestimmung der Wasserbindung des Muskels. *Zeitschrift für Lebensmittel-untersuchung und Forschung.* **105**(6): 446–60. doi: 10.1007/BF011-26901.
- Hao LL, Yu H, Zhang Y et al. (2011) Single nucleotide polymorphism analysis of exons 3 and 4 of IGF-1 gene in pigs. *Genet. Mol. Res.* **10**:1689–95. doi: 10.4238/vol10-3gmr1328.
- Horwitz W. (eds) (1980) Official methods of analysis of the AOAC, 13th ed. The Association of Official Analytical Chemists, 1111 N. 19th St., Arlington, VA 22209. doi:10.1002/jps.2600700437.
- Hu Zhi-L, Park CA, Reecy JM. (2019) Building a livestock genetic and genomic information knowledgebase through integrative developments of Animal QTLdb and CorrDB. *Nucl. Acid. Res.* **47**(D1): D701–D710. doi: 10.1093/nar/gky1084.
- Karpushkina TV, Kostyunina OV, Sizareva EI et al. (2016) Productive Traits of Large White Pigs Depending on IGF2 and CTSD Genotypes. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK.* **30**(6): 82–.
- Kenchaiwong W, Duangjinda M, Boonkum W. (2019) Polymorphisms of candidate genes associated with feed efficiency and growth traits in commercial crossbred pigs. *J. Sci. Technol.* **41**(5):1069–75.
- Kostyunina OV, Kramarenko SS, Svezhentseva NA et al. (2015) The association of IGF2 with productive traits of pigs of large white breed in the aspect of sexual differentiation. *Agric. Biol.* **50**(6):736–45. doi: 10.15389/agrobiol.2015.6.736rus.
- Martínez-Montes BM, Fernández A, Mucoz M et al. (2018) Using Genome Wide Association Studies To Identify Common QTL Regions In Three Different Genetic Backgrounds Based On Iberian Pig Breed. *PLOS ONE.* **13**(3):e0190184. doi: 10.1371/journal.pone.0190184.
- Nezer C, Moreau L, Brouwers B et al. (1999) An imprinted QTL with major effect on muscle mass and fat deposition maps to the IGF2 locus in pigs. *Nat. Genet.* **21**:155–6. doi: 10.1038/593
- Oczkowicz M, Tyra M, Walinowicz K et al. (2009) Known mutation (A3072G) in intron 3 of the IGF2 gene is associated with growth and carcass composition in Polish pig breeds. *J. Appl. Genet.* **50**(3):257–9. doi: 10.1007/BF03195681.
- Peakall R, Smouse PE. (2012) GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics.* **28**(19):2537–9. doi: 10.1093/bioinformatics/bts460.
- Pena RN, Ros-Freixedes R, Tor M et al. (2016) Genetic Marker Discovery in Complex Traits: A Field Example on Fat Content and Composition in Pigs. *Inter. J. Mol. Sci.* **17**(12):2100. doi: 10.3390/ijms17122100.
- Pyrkowska KL, Ropka-Molik K, Eckert R et al. (2012) The association between polymorphisms of three cathepsins and economically important traits in pigs raised in Poland. *Livestock sci.* **150**:316–23. doi: 10.1016/j.livsci.2012.09.022.
- Qiao R, Gao J, Zhang Zh et al. (2015) Genome-wide association analyses reveal significant loci and strong candidate genes for growth and fatness traits in two pig populations. *Genet. Select. Evolut.* **47**:17. doi: 10.1186/s12711-015-0089-5.
- Ramos AM, Glenn KL, Serenius TV et al. (2008) Genetic markers for the production of US country hams. *J. Anim. Breed. Genet.* **128**:248–57. doi: 10.1111/j.1439-0388.2007.00710.x.
- Russo V, Davoli R, Nanni Costa L et al. (2003) Association of the CTSE, CTSE and CSTB genes with growth, carcass and meat quality traits in heavy pigs. *Ital. J. Anim. Sci.* **2**(1):67–9. doi: 10.4081/ijas.2003.11675917.
- Russo V, Fontanesi L, Davoli R et al. (2004) Linkage mapping of the porcine cathepsin F (CTSE) gene close to the QTL regions for meat and fat deposition traits on pig chromosome 2. *Anim. Genet.* (35):155–7. doi: 10.1111/j.1365-2052.2004.01105.x.
- Russo V, Fontanesi L, Scotti E et al. (2008) Single nucleotide polymorphisms in several porcine cathep-

- sin genes are associated with growth, carcass, and production traits in Italian Large White pigs. *J. Anim. Sci.* **86**:3300–14. doi: 10.2527/jas.2008-0920.
- Simonetti A, Rando A, Di Gregorio P et al. (2017) Variability of the IGF2 locus in the Suino Nero Lucano pig population and its effects on meat quality. *Anim. Prod. Sci.* **58**(11):1976–82. doi: 10.1071/AN17051.
- Tocci AM, Mascheroni RH. (1998) Characteristics of differential scanning calorimetry determination of thermophysical properties of meats. *Lebensmittel-Wissenschaft und-Technologie.* **31**(5):418–26. doi: 10.1006/fstl.1998.0319.
- Untergasser A, Nijveen H, Rao X et al. (2007) Primer3Plus, an enhanced web interface to Primer3. *Nucl. Acid. Res.* **35**(2):W71–W74. doi: 10.1093/nar/gkm306.
- Van Laere AS, Nguyen M, Braunschweig M et al. (2003) A regulatory mutation in IGF2 causes a major QTL effect on muscle growth in the pig. *Nature.* **425**(6960):832–6. doi: 10.1038/nature02064.
- Zhang C, Bruce H, Yang T et al. (2016) Genome Wide Association Studies (GWAS) Identify QTL on SSC2 and SSC17 Affecting Loin Peak Shear Force in Crossbred Commercial Pigs. *PLoS One.* **11**(2): e0145082. doi: 10.1371/journal.pone.0145082.

Надійшла в редакцію 24.06.20

Після доопрацювання 16.07.20

Прийнята до друку 18.01.21