

DEBRECENI EGYETEM
AGRÁRTUDOMÁNYI CENTRUM
MEZŐGAZDASÁGTUDOMÁNYI KAR
ÁLLATTENYÉSZTÉSTUDOMÁNYI TANSZÉK

ÁLLATTENYÉSZTÉSI TUDOMÁNYOK DOKTORI ISKOLA

Doktori Iskola vezető: Dr. Kovács András PhD, DSc, habil

Témavezető:

Dr. Bodó Imre

egyetemi tanár, DSc

DOKTORI (PHD) ÉRTEKEZÉS

AZ ÉRTEKEZÉS CÍME:

A lovak színének vizsgálata kvantitatív genetikai módszerekkel

Készítette:

Tóth Zsuzsanna
doktorjelölt

Debrecen

2006.

A LOVAK SZÍNÉNEK VIZSGÁLATA KVANTITATÍV GENETIKAI MÓDSZEREKKEL

*Értekezés a doktori (PhD) fokozat megszerzése érdekében
az Állattenyésztési Tudományok tudományágban*

Írta: **Tóth Zsuzsanna** doktorjelölt

A doktori szigorlati bizottság:

	Név	Tud. fokozat
Elnök:	Dr. Mihók Sándor	CSc
Tagok:	Dr. Gáspárdy András	PhD
	Dr. Magyar Károly	CSc

A doktori szigorlat időpontja: 2006. február 27.

Az értekezés bírálói:

Név	Tud. fokozat	Aláírás
Dr. Zöldág László	CSc	
Dr. Komlósi István	PhD	

A bíráló bizottság:

	Név	Tud. fokozat	Aláírás
Elnök:			
Titkár:			
Tagok:			
			
			
			
			
			
			
			

Az értekezés védésének időpontja: 2006.....

Mottó:

„A pigmentáltság vázolt biológiai, élettani és fajtajellegbeli változásai arra utalnak, hogy éppoly hiba lenne figyelmen kívül hagyni a színeződés kérdéseit, mint kritika nélkül elfogadni az állatok színeződésére vonatkozó felfogásokat”. (Horn, 1976)

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS.....	6
2. CÉLKITŰZÉSEK.....	8
3. SZAKIRODALMI ÁTTEKINTÉS	9
3. 1. A kültakaró színeződése	9
3. 1. 1. A kültakaró színeződésének jelentősége az állattenyésztésben	9
3. 1. 2. A pigment szintézis biokémiai háttere	13
3. 1. 3. Az egyes lószínek elnevezési rendszere	16
3. 2. A lovak színének öröklésmenetéhez kapcsolódó kutatások	20
3. 2. 1. A szín örökítésében szereplő ismert gének és alléljainak hatása	23
3. 2. 1. 1. Az <i>A</i> (aguti) génhely	23
3. 2. 1. 2. A <i>C</i> (coloration, albínó) génhely, a pigment hígulásos albinizmus	24
3. 2. 1. 3. A <i>D</i> (dilution) génhely, a fakó szín és pigment hígulás	25
3. 2. 1. 4. Az <i>E</i> (extension) génhely	25
3. 2. 1. 5. A <i>G</i> (grey) génhely, a pigment kimaradása a szőrszálakból	26
3. 2. 1. 6. A szürke lovaknál előforduló melanomák	29
3. 2. 1. 7. A <i>TO</i> és <i>O</i> génhely: tobiano és overo típusú fehér foltosság	31
3. 2. 1. 8. Az <i>Rn</i> (roan) génhely, a deres színek kialakulása	31
3. 2. 1. 9. A <i>W</i> (white) génhely, a domináns fehér szín kialakulása	32
3. 3. A ló színének műszeres mérése	33
4. ANYAG ÉS MÓDSZER.....	37
4. 1. A progresszív őszülési folyamat vizsgálata	37
4. 1. 1. A vizsgálatban szereplő lófajta jellemzése	37
4. 1. 2. A vizsgálatban alkalmazott műszer bemutatása	38
4. 1. 3. A vizsgálat során mért lovak száma	38
4. 1. 4. Statisztikai értékelés	39
4. 2. A kültakaró színét befolyásoló hatások elemzése	40
4. 2. 1. A vizsgálatban szereplő lófajták jellemzése	40
4. 2. 1. 1. Az arab telivér	40
4. 2. 1. 2. A shagya arab	40
4. 2. 1. 3. A nóniusz	41
4. 2. 1. 4. A gidrán	42
4. 2. 2. A vizsgálat során mért lovak száma	43

4. 2. 3. A vizsgálatban alkalmazott műszer bemutatása	44
4. 2. 4. A szőrszál összmelanintartalmának vizsgálata	44
4. 2. 4. 1. A vizsgálatban alkalmazott műszer bemutatása	45
4. 2. 5. A színmérés és a szubjektív osztályozás összefüggéseinek elemzése	45
4. 2. 5. 1. Statisztikai értékelés	46
4. 2. 6. A lovak színét befolyásoló környezeti és genetikai hatások elemzése	47
4. 2. 6. 1. Vegyes modellek	47
5. EREDMÉNYEK	52
5. 1. A progresszív őszülés biológiai háttere	52
5. 2. A szőrszál összmelanintartalmának vizsgálata	57
5. 3. 1. Az összmelanintartalom és a színértékek összefüggései	59
5. 3. A műszeres színmérés és a szubjektív osztályozás összefüggései	62
5. 3. 1. Az egyes színosztályok objektív elkülönítése	62
5. 3. 2. A színérték változók jelentősége	65
5. 3. 3. A főszínek alapján történő színosztályozás vizsgálata	69
5. 4. A kültakaró színét befolyásoló környezeti és genetikai hatások	70
6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK.....	81
7. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK	84
8. ÖSSZEFOGLALÁS.....	86
9. SUMMARY	89
10. IRODALOMJEGYZÉK	91
11. ÁBRÁK JEGYZÉKE	106
12. KÉPEK JEGYZÉKE.....	107
13. TÁBLÁZATOK JEGYZÉKE	108
14. RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE	109
15. KÖSZÖNETNYÍLVÁNÍTÁS.....	110
16. NYILATKOZATOK	112

1. BEVEZETÉS

A fenotípusos megjelenést tekintve, a kültakaró színeződése jelentős szereppel bír az egyes állatfajok evolúciós folyamatában. A vadállatok kültakarójának színe adott fajon belül általában megegyezik, míg a háziállatok esetében számos különféle színváltozat fordul elő. A természetes szelekciónak, illetve az emberi elvárásoknak megfelelően az egyes színváltozatok száma nagymértékben megnövekedett, így a háziállatok megfelelő kutatási alapnak bizonyulnak egyes – a pigmentációért felelős - gének működési, illetve szabályozási folyamatának tanulmányozásában.

A szín, mint egyedi küllemi bélyeg, egyes esetekben egyértelmű fajtajelleg, fontos szerepet játszik a lótenyésztésben és a lovassportok területén. Napjainkban a színöröklődés mechanizmusának kutatása nagy jelentőséggel bír. Az esztétikai szempontok előtérbe kerülésével bizonyos lószínek magas forgalmi értéket képviselnek. A színöröklődés ismerete egyaránt alkalmazható az egyedazonosítás és a származás-ellenőrzés területén is.

A lovak kültakarójának színét 6-8 génhelyen található génpár határozza meg, amelyek öröklésmenetét, intra- és interlokális (episztatikus) kölcsönhatásait molekuláris genetikai módszerekkel egyre inkább feltárják. Az egyes alapszíneken belül számos színváltozat, árnyalat és állapot figyelhető meg, amelyek kifejeződése több gén együttes hatására, vagy az egyedekben eltérő mértékben jelentkező génexpresszióra utal. Az allélek közötti kölcsönhatások miatt egyes színek háttérben maradnak, mások erősen megmutatkoznak, vagy valamilyen formában módosulnak, fölhígulnak, kivilágosodnak, fakóvá válnak. Adott esetben a környezet is hatással lehet a színekre, illetve színárnyalatokra (ZÖLDÁG et al., 2003). Kvalitatív és kvantitatív szempontokat egyaránt figyelembe véve elmondható, hogy a fenotípusos variabilitást kialakító pigmentációs folyamatok biokémiai és genetikai háttere rendkívül összetett.

A szín kategoriális tulajdonságként való kezelése, a szubjektív megítélésből eredően számos félreértésre ad lehetőséget. Elméleti ismeretek szerint, a szín hullámként jelenik meg, amelynek fizikai értelemben vett mérése egy folytonos skálán spektrofotométer vagy

kromaméter segítségével, történik. A szín méréséhez jelen esetben használt, három koordinátát megjelenítő kromaméter CIE L* a* b* (Commission International d'Eclairage) rendszere egyike a nemzetközileg elfogadott színmérési módszereknek, amelynek segítségével a szín intenzitása és telítettsége egyaránt mérhető. Ilyen módon lehetővé válik a lovak színének „mérése”, ezáltal számos biológiai folyamat (pl. öröklődés, pigmentáció) kvantitatív szempontból történő vizsgálata.

Ellentétben az általános felfogással, amely szerint a szőrzet színének kialakításában kizárólag a nagyhatású géneknek van szerepe, a poligénes komponens és a környezeti faktorok hatása egyaránt számottevő. Az emlőállatok evolúciós folyamata erre kitűnő példa, hiszen a környezeti feltételekhez való adaptálódás során a kültakaró színét elsősorban a nagyhatású gének alakították ki. Ez a folyamat hosszú időszíkon értelmezhető. A ma tapasztalható nagymérvű fenotípusos variabilitás viszont egyértelműen a poligénes hatások jelentőségét igazolja.

Napjainkban a kültakaró színéhez kapcsolódó kutatások javarészt a molekuláris genetika tudományterületén elért fejlesztéseket igyekeznek felhasználni, viszont egyre több a kvantitatív genetikai háttérrel foglalkozó ismeretanyag is. Az objektív méréseken alapuló vizsgálatok lehetővé teszik olyan új ismeretek közlését, amelyek a faktoriális genetika tárgykörében bővelkedő szakirodalom szerves kiegészítésül szolgálnak.

A jelen dolgozat célkitűzései között olyan kutatások kivitelezése szerepel, amelyek műszeres vizsgálaton alapuló eredményeihez a fejlett molekuláris genetika információit, illetve a statisztika tudományterületén alkalmazott módszereket illesztve olyan új perspektívák nyílnak meg, amelyek hozzájárulnak a kültakaró színöröklődésének pontos és világos értelmezéséhez.

2. CÉLKITŰZÉSEK

A dolgozat célkitűzéseinek négy fő területe az alábbiakban foglalható össze:

1. A szürke lovakra jellemző progresszív őszülési folyamat vizsgálata:

- a lovak őszülési folyamatának biológiai háttere.

2. A szőrszál melanintartalmának vizsgálata:

- az összmelanintartalom spektrofotométeres meghatározása,
- az összmelanintartalom és a színértékek közötti összefüggés elemzése.

3. A műszeres színmérés és a szubjektív osztályozás összefüggéseinek elemzése:

- Az egyes színosztályok objektív elkülönítése,
- A színérték változók jelentősége,
- A főszínek alapján történő színosztályozás vizsgálata.

4. A kültakaró színét befolyásoló környezeti és genetikai hatások vizsgálata:

- A kültakaró színét befolyásoló környezeti hatások vizsgálata,
- A kültakaró színét befolyásoló genetikai hatások vizsgálata,
 - a szín kialakításában szerepet játszó nagyhatású gének, illetve a poligén öröklés menet kérdésének elemzése.

3. SZAKIRODALMI ÁTTEKINTÉS

3. 1. A kültakaró színeződése

3. 1. 1. A kültakaró színeződésének jelentősége az állattenyésztésben

HORN (1976) hangsúlyozta, hogy az állattenyésztésben a testalakulás, a szín és egyéb tulajdonságok értékelése mindaddig helyes, illetve hasznos, amíg biológiai és élettani összefüggéseket keres a termelés (gazdaságosság) irányában. A kültakaró színe jelentőséggel bír a párzási folyamat során, védelmet nyújt a ragadozók ellen, illetve a környezethez való alkalmazkodásban is fontos. Az egyes színvariánsok kiválóan alkalmasak bizonyos állatfajok, fajták, vagy egyedek megkülönböztetésére, illetve a gének működésének és a receptorok kötődésének tanulmányozására is.

Kvalitatív (minőségi) tulajdonságok közé sorolható a testfelület színe, a szín megoszlása és rajzolata. Jellemző e tulajdonságokra, hogy:

- kevésbé függenek a környezeti tényezőktől,
- nehezen fejezhetők ki mértékegységekkel,
- a populáción belül megjelenésük általában nem folyamatos, diszkontinuus változatosságot mutató,
- öröklésmenetük általában egyszerűbb, egy részük a Mendel-féle hasadási szabályokkal magyarázható. Eddig még ismeretlen okból fellépő mutációk eredményei.

HORN (1976) és BODÓ – HECKER (1998) véleménye szerint hazánkban különösen a két világháború közötti időszakban játszott lényeges szerepet az ún. színformalizmus. Ez azt jelentette, hogy a színeződéshez túlzott - a gazdasági állatok tenyész-és haszonértékével arányban nem álló - jelentőséget tulajdonítottak a tenyészkiválasztásban is. Sok esetben ezáltal fékeztek a gazdaságilag fontos értékmérő tulajdonságok javításának ütemét. Emiatt a színformalizmus káros és kerülendő az állatnemesítésben.

A gazdasági állatok tenyésztésében a formalista szemlélet elmúlt, azonban az esztétikum egyre nagyobb szerepet kap, főleg a hobbiállat-tartók körében.

A vadon élő állatok színe rendszerint barnásszürke, ún. vad szín. Ez a háziállatok között viszonylag ritka, hiszen itt az egyes fajokra, fajtákra jellemző nagyszámú színváltozat alakult ki. A változatokat kialakító pigmentáltság történelmi kategóriákkal való jellemzése az alábbi szempontok szerint lehetséges:

- melanizmus, amelyre a fekete színárnyalat jellemző,
- flavizmus a pigmentáltságnak az előbbinél mérsékeltebb formája,
- leucizmus esetén csak a bőr és a szivárványhártya tartalmaz pigmentet, a szőr (toll) festékanyagot nem tartalmaz,
- az albinizmus esetén a pigmentképződés teljes hiánya lép fel. Ekkor már a szivárványhártya is festékmentes, a szem pedig pirosnak látszik a retina vérereinek áttűnése miatt.

Szükséges azonban megemlíteni, hogy a mai molekuláris genetikai ismereteink szerint ezen csoportok nem teljesen fedik a jól ismert genotípusokat.

HORN (1976) szerint a pigmenthiányt általában az ellenállóképesség csökkenésével hozzák összefüggésbe. Számos kutatómunka irányult továbbá a termelésre, illetve a fajtára gyakorolt hatásának megállapítására is.

A pigment és az ellenállóképesség: A világos bőrű állatok sokkal érzékenyebbek azokkal a takarmányfeleségekkel, illetve anyagokkal szemben, amelyek növelik a szervezet érzékenységet a fénnel, a napsugárzással szemben. A napsugárzás a pigmentált bőrnek egyben ingert is jelent újabb pigmenttestek képzésére. A pigmentált bőr bizonyos betegségekkel, mechanikus és kémiai behatásokkal szemben is ellenállóbb. Más, főleg járványos és hiánybetegségekkel szemben viszont a pigmentáltság általában nem nyújt nagyobb védelmet.

A pigment és a termelés: Ha a bőr, a szőr, vagy a toll a termék, akkor ez az összefüggés közvetlen. Általában jobban keresik a fehér (színtelen) gyapjút, tollat de főleg nemes prémek esetén a szín befolyásolhatja az áruk értékét. Maga a pigmentált bőr, szőr vagy a toll sem mindig kívánatos a húsiparban.

A pigment és a fajta: A szín és a színfoltok elrendeződésének szabályos, vagy szabálytalan volta sokszor tipikus fajtabélyeg. Sok állatfajtában a színeződés még ma is a tenyészkiválasztás számottevő tényezője. Ez esetben is kerülni kell azonban az okszerűtlen színformalizmust. Itt nem arról van szó, hogy nem szükséges figyelembe venni azokat a színeződésben megmutatkozó jeleket, amelyek a fajtatisztaság hiányára, a keresztezésre és ezen keresztül a gazdasági állat értékmérő tulajdonságára utalnak, hanem arról, hogy a lényegtelen színbeli különbségeket figyelmen kívül kell hagyni.

KOVÁCSY – MONOSTORY (1892) erre vonatkozóan így fogalmaz: „Nem tudjuk, hogy általában igaz-e, de nagyon szavahihető ember szájából hallottuk, hogy Debreczen vidékén pl. nagyon sok lótarató ember úgy nyilatkozik, hogy akármilyen a ló, csak pej legyen. Azt akarjuk ezzel jelezni, hogy a ló színe nem olyan alárendelt fontosságú valami, hogy a fölött, mint azt a legtöbbben teszik, csak amúgy felületesen elsikamolunk lehetne”.

BODÓ – HECKER (1998) szerint a ló szőrének színeződése, (amely az ősi vadlovaknál, - przewalski ló, poljakoff - többnyire szürkésbarna vagy fakószürke volt) a domesztikáció során mutációk következtében sokféleképpen alakult. A ló színe a teljesítménnyel nem áll összefüggésben, mégis több szempontból fontos a tenyésztő és a lovat használó ember számára. Ezek a szempontok:

- az azonosítás nélkülözhetetlen eleme,
- sok esetben a fajtajelleget tükrözi (pl. a gidrán = sárga),
- esztétikai értékek hordozója (pl. fogat összeállításakor) (1. kép),
- kereskedelmi jelentősége is lehet, főképpen különböző divatirányokkal összefüggésben.

KULI (1998) szerint a ló kültakarójának színe azért meghatározó, mert befolyásolja a forgalmi árat, a betegségekre való fogékonyságot, ellenállóképességet, hat a széperzéskünkre, valamint egyediséget határoz meg.



1. kép. Lipicai négyesfogatok (Forrás: Mihók S.)

Az állattenyésztési munka és a szelekció eredményeként előfordulhat, hogy bizonyos színekért felelős génhelyeken egy-egy fajtában homozigótáság alakult ki. Ilyen esetben a fajta egyedei egy szint képviselnek, pl. a sárga gidrán és a fekete fríz ló. A háziállattal sok fajban lépett fel mutáció, amit az ember a kiválogatással igyekezett megőrizni. A háziállatfajták szelekciójával az ősök eredeti, viszonylag nem nagyon változatos, környezethez alkalmazkodó, rejtőzködő, legfeljebb téli és nyári változatban létező vad (ordas, vadas, fakó, vörhenyes) színei gyakran eltűntek (ZÖLDÁG, 2004a). A testfelület, szőrzet és a toll színeződése számos fajban és hasznosítási típusban ma és a jövőben is szerepet tölt be a tenyésztés- és használatok megítélésében. Ezen túlmenően a színeződés gyakran segítséget jelent a genotípus megismeréséhez és elemzéséhez, így hasznosítása az állatnemesítésben is előnyökkel járhat (DOHY, 1999).

Napjainkban az optikai műszerek fejlődésével lehetőség nyílik a szín kvantitatív megközelítésére, telítettségének, világossági értékének meghatározására. Így a kültakaró színe, mint minőségi értékmérő tulajdonság számszerűsíthetővé válik, egyúttal a fenotípusos vizsgálatok objektív elvégzésének alapját képezheti.

3. 1. 2. A pigment szintézis biokémiai háttere

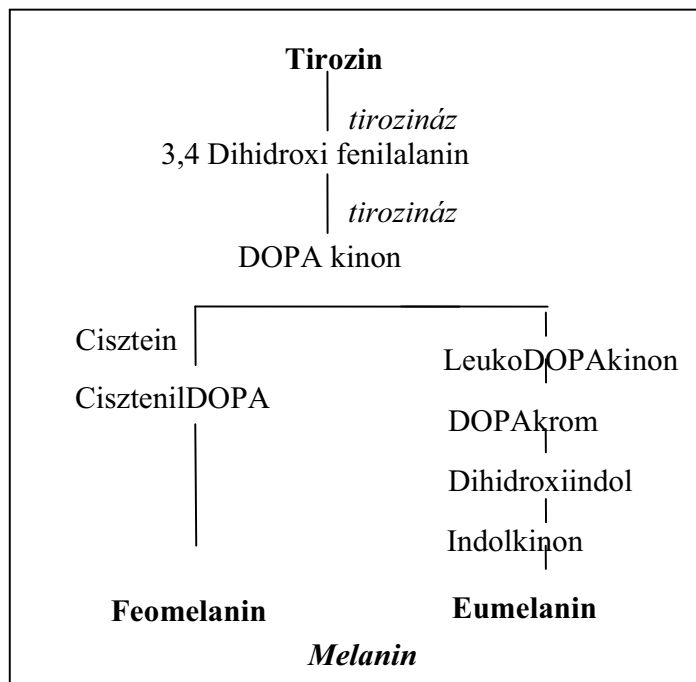
A pigmentáltságot a bőr, a szőr, a toll és a szem színét adó festékanyag, a melanin okozza. A szemcsés, vagy oldott formában lévő melanin a bőr hámrétegének mélyebb rétegében, a szőr (toll) kéreg- és velőállományában található meg. Feladata elsősorban az ultraviola sugárzástól való védelem és a szabad sugárzások elnyelése (GUZSAL, 1981).

PROTA – SEARLE (1978) az emlősállatok kültakarójának színével foglalkozó munkájában kifejti, hogy a szőrzet színe a melanin mennyiségétől, minőségétől és eloszlásától függ. Különböző enzimek (tirozináz, dopakrómtautomeráz és egyéb tirozinázszerű fehérjék) közreműködésével, a pigmentált bőr hámrétegeinek alsó sejtsorában elhelyezkedő nyúlványos, dendrites sejtek, a melanocyták termelik a melanint.

A színképződés mechanizmusa nem feltétlenül egyforma az egész testfelületen, így keletkeznek a foltok. Az is előfordul, hogy születés után is változások következnek be. A szőr, vagy a szőrhagyma rendellenes működése megakadályozhatja a melanoszómák vándorlását a melanocitáktól a szőrig (JONES, 1982).

A pigment termeléséhez szükséges a pigmentsejteknek a melanoszómákban a melanocita stimuláló hormon receptorhoz (MSHR) való kapcsolódása. Az MSHR szinonim megjelölése a melanocortin-1 receptor gén (MC1R). A pigmentsejtek a szöveti differenciálódás különböző szakaszaiban, már az embrionális fejlődés során eloszlának az egyes szövetekben. A melanociták differenciálódása az idegszövet alapjául is szolgáló embrionális velőcső őssejtjeiből történik, ugyanezen sejtcsoportok a látó- és hallószerv agyi központjaihoz, sőt az érfali szövetek kifejlődéséhez is hozzájárulnak. Az embrionális korban történő sejtdifferenciálódási összefüggések rámutatnak arra, hogy az albinizmus, vagy más pigmenttermelési zavarok főleg idegrendszeri rendellenességekkel (lovaknál: látászavar, sükettség, ellenállóképesség csökkenése, melanomatosis) is együtt járhatnak. (KLUNGLAND – VAGE, 2000; ZÖLDÁG, 2003).

A melanocitákban alapvetően kétféle pigment termelődik: a fekete vagy barnás színű eumelanin, illetve a vöröses vagy sárga feomelanin. A fekete a sötétebb, míg a vörös a világosabb színek kialakulásáért felelős (1. ábra). Szintézisük eltérő anyagcsereúton zajlik.



1. ábra. A pigmentszintézis folyamata (Forrás: PROTA, 1992)

SPONENBERG – WEISE (1997) és OLSEN (1999) kifejtik, hogy a háziállatok kültakarójának színét alapvetően a kétféle pigment kombinálódása, eloszlása, kiterjedése, hígulása vagy a termelődés hiánya határozza meg. Az eumelanin és a feomelanin közötti kapcsolódást feltételezhetően a tirozináz aktivitás befolyásolja, amelynek működését az MSHR szabályozza. Alacsonyabb tirozináz aktivitás a feomelanin, míg magasabb tirozináz aktivitás eumelanin termelődéshez vezet. Az MSHR-t az Extension lokusz kódolja. KLUNGLAND – VAGE (2000) szerint a sötét pigmentek kialakításában a tirozináz mellett egyéb enzimek is, így a dopakrómtautomeráz (színhígító gén), a TRP-1 (tyrosinase-related protein - tirozinázszerű fehérje-albínó és barna gén) és TRP-2 (albínó gén) is részt vesznek.

A pigmentszintézis és a szemcsék térbeli eloszlása genetikailag szabályozott, ami megmutatkozik a jegyek, a sörény, farok, lábvégek és a testfelület színeinek eltéréseiben. A

pigmentszintézist az MSHR mellett, főként az aguti gén szabályozza. A receptorhoz való kötődésben az MSH és aguti fehérjék között kompetitív antagonizmus áll fenn, mivel az aguti protein blokkolja a melanocortin hatását az MSHR-en. Az aguti génnek több allélvariánsa ismert, amelyek elsősorban a vadas, a fekete és a vörös színekben mutatkoznak meg. A két génre jellemző mutációk miatt előfordul, hogy ugyanazon lokuszon kettőnél több allélváltozat is előfordul. A mutációk okozta fenotípusos eltérések számos faj esetében feltártak (KLUNGLAND – VAGE, 2003).

Az állatok élete során a pigment termelődése és eloszlása változó ütemben halad. Egyes megfigyelések alátámasztják, hogy a termelődés a szőrnövekedés előrehaladtával csökken, majd a végfázisban nyugalmi állapotba kerül. Szőrvesztés során, vagy új szőrszálak növekedésekor a nyugalmi helyzet megszűnik és a genetikai szabályozásnak megfelelően újraindul. Ez a jelenség a lovak bélyegzése (2. kép) során alkalmazott besütés helyén kialakuló szőrszálak esetében figyelhető meg. A folyamat genetikai háttere, a besütés mélységének, illetve a szövetkárosodás hatásának mértéke mindmáig tisztázatlan (ZÖLDÁG et al., 2003; BODÓ et al., 2005).



2. kép. A besütés helye szürke lovon (Forrás: Bodó I.)

A pigmentszintézis és – eloszlás zavarainak széles skáláját az albinizmus foglalja magába. Napjainkig több mint 60 pigmenttermelési zavarral összefüggő mutációt azonosítottak már különféle emlősfajokban. A legtöbb mutáció és fenotípusos következménye, továbbá a pigmenttermelés alapvető mechanizmusa gyakorlatilag azonos emberben és az

emlősállatokban, így az egyik fajon nyert molekuláris genetikai adatok könnyen adaptálhatóak a többi fajra is. Jóllehet a különféle albínó mutánsok eltérő módon és génhelyeken jöhetnek létre (genetikai heterogenitás), a végeredmény mindig azonos, a pigmenttermelésben és eloszlásban megmutatkozó hiányosság (ZÖLDÁG, 2003).

3. 1. 3. Az egyes lószínek elnevezési rendszere

GYÖRFFY – VILLÁM et al. (2004) a lótenyésztés történetét feldolgozó könyvében a következő idézet áll: „Takáts Sándor – a régi levéltárak rendkívül eredményes kutatója, az elmúlt századok magyar nyelvének egyik legjobb ismerője – szerint a magyarban a ló színére található a legtöbb kifejezés”.

CSÖSZ (1937) a színek csoportosításánál megkülönböztet: alapszíneket (color pilorum plenus), ezek a fehér, fekete, pej, sárga, színkeveréket (versicolor), amely a tarka, és színvegyületet (color pilorum mixtus), amely a szürke, a deres, és a vércse.

A ló színeit nómenklátúra (nevezéktan) foglalja rendszerbe, amelyet részben az öröklődés szabályai, részben nyelvi hagyományok határoznak meg. Magyarországon az egységes nevezéktan kidolgozása Patay Sándor nevéhez fűződik. PATAY (1986) szerint a színek felosztásánál beszélhetünk főszínekről, ezeknek lehetnek különböző színváltozatai. A főszín a csikószőr levedlése után könnyen felismerhető, az egész élet folyamán változatlan, a hosszú szőrök és a rövid fedőszőrök együttese által a jegyek figyelembevétele nélkül könnyen meghatározható lószín. A főszínek változatai is könnyen felismerhetők és nem módosulnak az élet folyamán, a nómenklátúrában nem képeznek önálló főszínt. A ló azonosítására csak a főszín és adott esetben a szín változata használható. A színárnyalatok többnyire a főszín nehezen megkülönböztethető és egymásba átmenő variánsai, míg a színállapotok a környezet hatására módosulhatnak. Két főcsoportjuk szinte minden színben megtalálható: a világos és a sötét. Szélsőséges formában ezek jól megkülönböztethetők, a „középső” árnyalatban azonban átfolynak egymásba. Szubjektív megítélésük miatt nem tekinthetjük az élet folyamán állandónak.

BODÓ – PATAY (1989) szerint, a nemzetközi lóforgalomban több ellentmondás és zavaros elnevezés él a ló színével kapcsolatban, holott ez az azonosítás egyik legfontosabb eleme. A kérdés az egyesülés felé induló Európában, különösen a közös piac országaiban még fokozottabban időszerű. A tagországoknak kiküldött kérdőívek alapján elkészült nomenklátúra élénk vitát váltott ki, megoldásának szükségességében mindenki egyetértett, azonban nem született végleges megoldás. A különböző nyelvekben a színek elnevezései némileg eltérnek. Például a magyar nyelv megkülönbözteti a derest és a szürkét, a német a „Braun-Schimmel és Weiss Schimmel” kifejezéseket használja, míg az angol nyelvben a pej világosabb és sötétebb változatára külön szó található (bay, brown). Ezek a hagyományon és a megszokáson alapulnak.

LAUVERGNE et al. (1991) munkája szintén más oldalról, elméleti alapon közelíti meg a kérdést. A színek csoportosításánál a következő kritériumokat határozta meg:

- pigmentfoltok szerint 5 típus megkülönböztetése az eumelanin és feomelanin tartalom alapján,
- eumelaninos típus (fekete, pej),
- pigment alternáció, ami a szőrszálakon belüli pigmentmódosulásnak, vagy a fehér, illetve pigmentált szőrök keveredésének köszönhető,
- fehér foltok (szabályos, szabálytalan pettyeződés) szerint történt a színek besorolása.

SPONENBERG (1996) összefoglalójában kifejti, hogy a különböző lószínek azonosításánál fő szempont a kültakarón teljesen függetlenül megjelenő fehér foltok figyelembevétele. Másik fő szempontnak a ló testén kijelölt jegyek (farok, sörény, lábvégek) figyelembevételét tartja, ami utal a teljes fenotípusra.

A lószínek magyar elnevezési rendszerében Patay Sándor nyomán, BODÓ – HECKER (1998) következőképpen tárgyalja az egyes színeket.

Fekete a ló, ha mind hosszú, mind a rövid szőrei kizárólag feketék. Bőre pigmentált.

Árnyalatai: koromfekete, bársonyfekete, hollófekete.

Pej a ló, ha a hosszú szőrök és a lábvégek feketék, a rövid szőrök a barna árnyalatai.

Változatai: a zöld lábú vagy rókalábú pej

Árnyalatai: a világospej, (közép)pej, mogyorópej, meggyepej, gesztenyepéj, sötétpej, és tulajdonképpen idetartozik a sötét gesztenye pej is. Ez utóbbi könnyen összetéveszthető a feketével, de nyáron a haskorc és az orr világos, télen a szőrvégek vöröses árnyalatúak.

Sárga a ló, ha rövid szőre a világostól az egészen sötét barnáig terjedő valamelyik árnyalat, hosszú szőrei nem feketék, hanem többnyire a fedőszőrökkel azonos színűek. A bőr palaszürke.

Változata: a mosott (sörényű) sárga, farka és sörénye világos krémszínű, majdnem fehér.

Árnyalatai: világossárga, vörössárga, (közép) sárga, sötétsárga, agyagsárga, májsárga, szögsárga, szénsárga.

Fakó színről akkor beszélünk, ha a fedőszőrökből a vöröses, melegebb színek komponens hiányzik és ezért általában világosabb, valóban fakó szín jön létre.

Változatai: a közönséges vagy valódi fakó hosszú szőrei feketék, és gyakran szíjjalt hátúak ezek a lovak. A bőr palaszürke. Ennek *árnyalatai:* egérfakó, zsemlyefakó, mogyorófakó.

Azt a változatot, amelynek a hosszú szőrei nem feketék, a mosott(sörényű) fakót, a gyakorlat izabellaszínnek nevezi. Ennek *árnyalatai:* zsufafakó, rozsdafakó, gerlelfakó.

Ha a rövid (és sokszor hosszú) szőrök között kevés fehér szőr jelenik meg, tűzöttnek mondjuk a lovat. Előfordul a fekete, a pej, a sárga és a fakó színben.

A **deres** szín is főszín. A fej, a lábvégek, a sörény és a farok sötétebbek, a test világosabb színű. A besütés helyéből színes szőrök nőnek. A színek keveréke egyenletes, foltok, almázottság ritkán fordul elő. A deres, abból kiindulva, hogy milyen színű ló szőrei között vannak fehér szőrök, lehet: vasderes (feketederes), pejderes, sárgaderes, fakóderes. Mind a háromnak több fehér szőrt viselő, a korral kialakuló állapota a vércse. A feketederes ló neve: szerecsenfejű.

Szürke. Ez a szín a korral alakul már az első vedlés után, majd egyre világosabb lesz. A szürke és a színes szőrök keveréke.

Árnyalatai: a piszkosfeketén született csikókból lesznek acélszürke, seregélyszürke, ezüstszürke (majdnem fehér) lovak, és ezek nyári színállapota lehet a legyesszürke (kis, fekete pettyekkel), a vöröses vagy barna csikószínűből pedig mézszürke lesz. Változó színállapotnak tekinthető a szeplős (kisméretű, barna pettyekkel) és a pisztrángszürke (kisméretű piros pettyekkel) mellett az almázottság is.

Tarka a ló, ha testén nagyobb színes és fehér foltok váltakoznak.

Változatai: a közönséges tarka lehet fekete-, pej- és sárgatarka, nagy, színes és fehér foltokkal. Ha színes és a fehér foltok közötti sáv tűzött, árnyékolt tarkáról beszélünk, ha szürke csík veszi körül a színes foltokat, agáttarka a szín neve. Az Appaloosa fajtájú lovak jellegzetessége a párductarka színű kültakaró. A „habos tarka” lovakon a fehér és a színes mezők közötti határ elmosódott, nem éles. Amerikában a tarka lovat pinto (paint) néven tenyésztik. További változatai a tobiano és az overo, ahol a foltok a fejen és a hát tájékán meghatározott módon jelennek meg.

Krémszínű a ló, ha bőrében és pataszaruájában nincs pigment, és sörénye, farka és rövid szőrei piszkos (krém) fehérek. Általában csókaszele van.

Fehér a ló, ha már fehéren is születik, és bőre pigmenttől mentes (keselyfehér).

A rendelkezésre álló molekuláris genetikai vizsgálatok és összehasonlító géntérképek azt sejtetik, hogy a jövőben még több, különböző színvariációt és allélkombinációt fedezhetünk fel és rendszerezhetünk. Ehhez azonban biológiai alapokon nyugvó nemzetközi színelnevezési rendszerre van szükség. A gyakorlatban használt nomenklatura célja, hogy egyszerű, a gyakorlatban könnyen kivitelezhető, megkülönböztethető és állandó legyen. A tudomány az egyes színek megjelenésben való eltéréseinek biológiai, biokémiai és molekuláris genetikai hátterét vizsgálja. A köznyelv és a szakzsargon változatos és sokszor találó elnevezéseket használ.

3. 2. A lovak színének öröklésmenetéhez kapcsolódó kutatások

A genetika tudománya sok színgén lokuszt derített fel, s dolgozta fel ezek öröklésmenetét. Természetesen a színöröklés is leíró tudományágként kezdődött. A kültakaró színének öröklődését számos állatfaj esetében mélyrehatóan vizsgálták (SEARLE, 1968; ADALSTEINSSON, 1970, 1978; TEMPLETON et al., 1977; ADALSTEINSSON et al., 1987).

POLJAKOV már 1881-ben foglalkozott a Przewalski ló színének meghatározásával. Ő ezt a lovat fakónak írta le, amelynek hátán sárgás színű a szőr, a lágyékon világosabb, az alsó testrészek pedig egészen fehérek (cit. KULI, 1998).

LANZILLOTTI - BUONSANTI (1893) elsődleges színekről, amelyekkel az állat együtt születik (fekete, sárga, izabella, pej, egérfakó), ún. szerzett színekről (szürke, fehér, deres) és ezek kombinációjáról számolt be. Ez a rendszer a lovak jegyeire utaló megkülönböztetést is tartalmazta (cit. KULI, 1998).

NOACK (1902) arról ír, hogy a Przewalski lónál nem lehet egységes színeződésről beszélni. A sötét szín, illetve világos volta szorosan összefügg az élőhely minőségével (cit. KULI, 1998).

SANSON (1907) négy alapvető színt határolt el: fehér, fekete, vörös, és a sárga. Ezek alapján egyszerű (egyetlen szőrtípus) és kombinált (kettő, vagy három típus együttesen) szőrzetet különböztet meg (cit. KULI, 1998).

A lovak színének öröklődéséről az első átfogó, mendeli genetikán alapuló tanulmány WALTHER (1912) nevéhez fűződik. Olyan genetikai törvényszerűségeket írt le, amelyek a színt meghatározzák.

WINGE (1921) és MUNCKEL (1929) használták elsőként a nagybetűket a színfaktorok jelölésére. Munckel két alapsoportról számolt be. A sárga alapsoport domináns a piros

alapcsoport felett. A sárga csoportba tartoznak: az izabella, a fakó, a szürke. A piros csoportba tartoznak: a sárga, a fekete és a pej.

ODRIOZOLA (1951) által leírt csoportok szerint a C a fekete hosszú szőrt, c^+ a szürkét, c' a „pirosat”, a c^{cr} a sárgát, a c pedig a fehér hosszú szőrt alakítja ki.

Az angol irodalomban CASTLE (1940), a németben WALTHER (1912) hasonló metodikát alkalmazott. SEARLE (1968) összehasonlító genetikai tanulmányt tett közzé az emlősállatok színöröklődésének genetikájáról.

HECKER (1974) szerint az összes színnel szemben episztatikus a párductarkaság, ezt követi a tarka, a szürke, a pej, a fekete, az izabellafakó és utolsó a sárga.

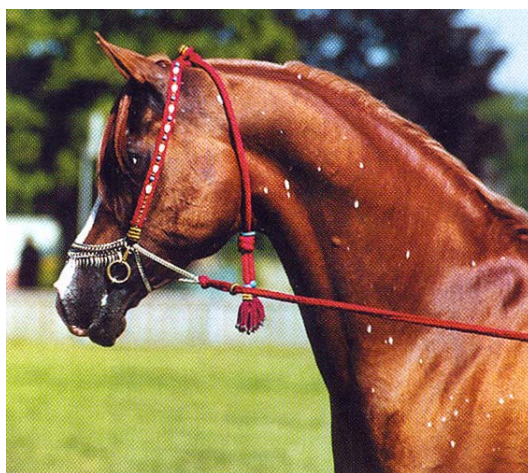
Németországban LEHMANN (1975) jelentette meg összefoglalóan a ló színére vonatkozó genetikai ismereteket. Különbséget tett a fedőszínek és az ún. perifériás területek szőrszíne között (sörény, hátvonal, farok, bokaszőrök). Lehmann három csoportba sorolta a színeket: Az A széria (aguti) törzsszínei a dominancia sorrendjében: vadszín: A^+ , sárga: A^y és pej: A . A B széria (black) színei: fekete: B ; pej: b ; sötét gesztenyepaj: B^+ ; sötétpej: $A^+ B$; világospej: $A^+ b$; szürke: $A^y B$; fakó: $A^y b$; fekete: AB^+ .

A szín öröklődésének kérdése a klasszikus genetikai kutatások központi témája, olyan modellrendszeren alapul, amely hozzájárul a biológia egyéb területein elért kutatási eredmények értelmezéséhez (SILVERS, 1979). A szakkifejezéseket tekintve némi változtatásokkal, viszont LANZILLOTTI - BUONSANTI (1893) hasonló elveit követve dolgozta ki színosztályozó rendszerét MEREGALLI 1980-ban. Néhány évtizede még az a gyakorlati feltevés szerepelt a köztudatban, hogy a ló színét egyetlen lokuszon egyszerű episztatikus sorba rendeződött gének határozzák meg. Eszerint a dominancia sorrendje a következő: szürke, pej, fekete, sárga. Később felfedezték, hogy inhibitor faktor is szerepet játszik a ló színeinek kialakulásában. ÓCSAG (1990) szerint gátló, vagy csak részben gátló faktorok felelősek a színek kialakulásáért és a különböző színmélységekért. Véleménye szerint a ló színének episztatikus sora: tarka, fakó, szürke, pej, fekete, sárga.

Napjainkban, figyelembe véve az episztatikus sorba be nem illesztett színek öröklődési viszonyait is, több lokuszon sok öröklődési faktorról irányított öröklődés elmélete érvényes. Ez a meglehetősen bonyolult rendszer nem jelenti azonban azt, hogy az episztázis főbb törvényei nem érvényesülnek. Ma is érvényes a két legfontosabb szabály, amely szerint:

- szürke csak az a ló lehet, amelynek egyik szülője szürke,
- két sárgának csak sárga csikója születhet.

A ló színöröklődésének elméletét elsősorban amerikai genetikusok dolgozták ki. Ez érthető, hiszen Amerikában több olyan fajta alakult ki, vagy van kialakulóban, amelynek alapja a különleges szín (palomino, appaloosa, pinto). Ezért az amerikai rendszer a legkidolgozottabb és legáltalánosabban elfogadott. A ló színének öröklődésével kapcsolatos kutatásokat azonban még nem lehet lezártnak tekinteni. A lovak színének öröklődésére vonatkozóan számos országban ma is (pl. Franciaország, Amerika) kiterjedt kutatómunka folyik. Ez arra is felhívta a szakemberek figyelmét, hogy sok esetben igen bonyolult a színeződés öröklődése, így a párosítások várható eredményének előrejelzése (3. kép). A molekuláris genetika gyors fejlődésével (így a géntérképek elkészültével) ebben a vonatkozásban is mélyreható, új ismeretek birtokába juthatunk (DOHY, 1999).



3. kép. A ritka „birdcatcher spot” sárga lovon (Fotó: B. Finke)

A kültakaró színgénjei több háziállatfajban, így lóban, szarvasmarhában, sertésben, kutyaiban és laborállatokban molekuláris genetikai szinten is ismertek és DNS vizsgálatokkal már fiatal korban is meghatározhatók. Szarvasmarhában, sertésben, lóban és kutyaiban lehetséges a recesszív fekete, a vörös (a sárga, a krém és más árnyalataik), a barna (a csokoládé- a máj- és az őzbarna) színgének kimutatása a heterozigótákban. Az ilyen egyedek színöröklési szempontból is értékesek lehetnek, mivel más színtől fedett, rejtett színeiket az utódaikban felszínre hozhatják (ZÖLDÁG, 2003).

3. 2. 1. A szín örökítésében szereplő ismert gének és alléljainak hatása

BRANDSCH – GERBER (1987) megállapítása szerint legalább 7 lokusz határozza meg a szőr színeződését, és három lokusz irányítja a szőrhosszúság öröklődését.

Napjainkban a ló teljes génállományának mikroszatellita markerekkel történő vizsgálatával, az egyes tulajdonságok közötti génkölesönhatások vagy kapcsoltságok kimutatását is elvégezték (SWINBURNE et al., 2000).

3. 2. 1. 1. Az *A* (aguti) lokusz

Az *A* lokusz génjei felelősek a pej színért, mivel a fekete eumelanint barnásvörösre változtatják. Ez azonban nem érvényesül a test egészére, a lábvégek, a farok és a sörény feketék maradnak. A pejvariánsok genotípusainak részleteit nem tárták még fel, annyi a bizonyos, hogy a pej lovak *A* és *E* allélekkel rendelkeznek és genotípusukban a recesszív *ww* és *gg* génpár is előfordul. Az *E* allél jelenlétében az *A* pej allél hatását a jegyekre korlátozza, míg az *a* fekete allél, homozigóta formában (*E*, *aa*) mind a fedő, mind a hosszú szőrökben biztosítja a fekete pigment lerakódását, ezáltal a fekete szín kialakulását. HORN (1976) szerint a fekete és a pej szín abban különbözik, hogy a fekete lovon a feketeség az egész testfelületen kiterjed, a pejen pedig egy részleges gátló faktor hatására a farokra, a sörényre és a végtagokra korlátozódik. Molekuláris genetikai vizsgálatok során RIEDER et al. (2001) a recesszív fekete színt az ASIP (Agouti Signalling Protein) fehérjével hozták összefüggésbe.

Sárga lovak esetében a homozigóta formában jelen levő e allél gátolja az A és a allél hatását és feomelanin termelődik. Ezáltal küllemi vizsgálattal nem állapítható meg, hogy a sárga lovak genotípusában, melyik allélvariáns (A , a) található meg az A génhelyen. Sárga egyedek esetében a sörény és fark a fedőszőrökhöz hasonlóan rendszerint sárga, azonban lehet világosabb, vagy sötétebb is, de sohasem fekete. Két sárga ló párosításából csak sárga csikó születhet. REISMANN et al. (1998, 2000) és HENNER (2000) a sárga színgén molekuláris genetikai módszerekkel történő meghatározását végezték el.

3. 2. 1. 2. A C (coloration, albínó) lokusz

ODRIOZOLA (1951) kifejti, hogy az állatoknál előforduló C gén egyik allélje a tirozináz aktivitást és a pigmenttermelést szabályozza. Ez az allél az aranyszínű palominó és az ún. „buckskin” mellett a különleges színhígulással kialakult kremelló és perlinó színeket hozza létre. SINGLETON – BOND (1966) szerint a C gén jelenlétében a pigmenttermelés normális ütemben zajlik és bizonyos génmutációk teljes, vagy részleges albinizmust alakíthatnak ki. Izlandi lópopulációban végzett vizsgálatok alapján ADALSTEINSSON (1974) bebizonyította, hogy ennek az allélnek egy „másolata” felelős a feomelanin sárgás színűvé való hígításáért, kialakítva ezáltal a palominó és buckskin fenotípusokat.

A C^{cr} allél kifejeződése eltérő a homozigóta és heterozigóta egyedek esetében. A gén hatására a sárgából a mosott sörényű változatok alakulnak ki, a pejből a ritka mosott pej, a világosabb pejekből pedig fakó változat lesz. A fekete lovakra általában nincs hatása ennek az allélnek, esetleg a lovak szeme lesz világosabb. Az aguti (A) és az extension (E) allélek jelenlétében a C^{cr} különleges színsorozatot alkot. A palominók a vörös feomelanin felhígulása miatt ($CC^{cr} _ _ ee$) a testfelületükön kivilágosodnak, sörényük és farokszőrzetük pedig fehér lesz. A buckskin ($CC^{cr} A _ E _$) lovaknak hasonló lesz a színük, mint a palominóknak, viszont a lábvégek, sörény és farokszőrzet az eumelanin eloszlásától fekete marad. A C^{cr} allél heterozigóta formában hatástalan a fekete lovaknál, tehát ezek az egyedek hordozhatják ezt az allélt, anélkül, hogy kifejeződésre jutna. A CC genotípusú lovak kültakarója pigmentált, színhígulás nem fordul elő. A $C^{cr} C^{cr}$ és Ww fenotípus nehezen különíthető el (BOWLING, 2000; OVERTON, 2001; ZÖLDÁG et al., 2003).

A molekuláris biológia fejlődésével néhány - az albínó fenotípusért felelős- színhígító gént sikerült azonosítani. Humán, illetve egereken végzett kísérletek bebizonyították, hogy a tyrosinase (*TYR*) és a pink-eye dilution (*PED*) gének egyes alléljai hatással vannak a pigmentációs folyamatokra. Így ezek feltehetően megfelelő „jelölői” lennének a lovaknál előforduló *C* génnek (JACKSON, 1994; SPONENBERG – BOWLING, 1996). LOCKE et al. (2001) és MARIAT et al. (2003) azonban arról tájékoztatnak, hogy a színhígulás génjét a ló 21. kromoszómáján, míg a *TYR* gént a 7. kromoszómán azonosították (LINDGREN et al., 1998), így ez a feltevés nem helytálló.

3. 2. 1. 3. A *D* (dilution) lokusz

A *D* lokusz génjeinek hatása a *C* lokuszhoz hasonlóan a színek fakóbbá, világosabbá tételében nyilvánul meg. GREMMEL (1939) és VAN VLECK – DAVITT (1977) szerint a *D* mind az eumelanint, mind a feomelanint hígítja. A *D* allél hatására a pigmentszemcsék összezsugorodnak, mintegy optikai hígulást idéznek elő, míg a *C^{cr}* allél valószínűleg a pigment kémiai összetételét változtatja meg. A különbség azonban az, hogy a *D* heterozigóta formában is hígítja az egyes színeket: a feketét egérfakóra módosítja, a pejből a valódi fakó szín különböző változatai alakulnak ki, a sárga pedig nem fekete hosszú szőrökkel rendelkező fakók különböző variánsait adja. Sárga egyedek esetében a testfelület rózsaszín, vagy vörös árnyalatú lesz, viszont a sörény, a farok és a lábvégek sötétek maradnak. Pej lovaknál sárgászöröses test és fekete jegyek alakulnak ki. Fekete lovaknál a *D* gén általában egérszürke színt hoz létre (ADALSTEINSSON, 1978; CRAIG – VAN VLECK, 1985; STACHURSKA – BRODACKY, 2003; STACHURSKA et al., 2004). A *d* allél nem hat a fenotípusra, tehát a pej, a fekete és a sárga színű lovak genotípusa *dd*. Fontos azonban megjegyezni, hogy a *D* gén csak a test fedőszőreinek színét hígítja, a lábvég-, a sörény- és a farokszőrök színét nem (ZÖLDÁG, 2004d).

3. 2. 1. 4. Az *E* (extension) lokusz

SALISBURY (1941) beszámol arról, hogy néhány fekete ló születéskor sajátos egérszürke vagy barnás színű, és ezeknél az egyedeknél napsugárzás hatására vöröses-barnás, ún. nyári

fekete színű kültakaró alakul ki. Ebben az esetben helyesebb a sötét gesztenyepej elnevezés használata. Más fekete lovak, amelyek eredetileg is feketén születnek, intenzív napsugárzás esetén is megtartják a tiszta fekete színüket. CASTLE (1953) szerint az előbbi genotípusosan recesszív, míg a második domináns fekete egyed. Az e recesszív allél teljes egészében megakadályozza a fekete szín termelődését a fedő - és a hosszú szőrökben homozigóta formájában (ee) kialakul a sárga szín. ANKER (1977) ennek ismeretében felhívja a figyelmet arra, hogy a „homozigóta sárga színörökítő” fogalma helytelen, hiszen kizárólag csak ilyen fordul elő, heterozigóta nincsen.

Az E lokuszon az E , e és az E^D allélok jelenléte ismert. Annak ellenére, hogy ez a három allél jelenik meg a lokuszon, egy egyed csak két típust birtokolhat. Az E lokusz az A génhellyel kombinálódva a fekete pigment megjelenését okozza a bőrben és szőrzetben a pej és a fekete lovak esetében, míg hiányában a sárga szín alakul ki (MARKLUND et al., 1996; SPONENBERG – WEISE, 1997). Az E domináns allélnek viszont nincs hatása, és minden pej és fekete színváltozat szabadon érvényesülhet. Az E^D gén a sejtek pigmenttermelését stimulálja, egyúttal növeli a fekete pigment mennyiségét és eloszlását. Előfordulhat, hogy a jelenlévő A allél hatását teljesen elnyomja (REISMANN et al., 2000).

3. 2. 1. 5. A G (grey) lokusz

A szürke szín kialakulását a G lokuszon dominánsan öröklődő G allél szabályozza. A csikók jellemzően sötét születéskori kültakarójának színét (vöröses, piszkosfekete) más színlokusz allélja határozza meg. Mivel azonban hordozzák a G allélt, a szőrzet eredeti, sötétebb szőrszálai között fellelhetőek fehérek is (NÜRNBERG, 1993; LOCKE et al., 2002). A G allélt hordozó lovak felnőtt korban alapvetően kétféle színváltozatot mutatnak. Egyrészt a kültakarójuk viszonylag korán fokozatosan megöszül, másrészt a szürke és a színes (fekete, barna) szőrszálak egyenetlen eloszlása miatt, fekete, vagy sárga almázottságot, vagy pettyezettséget (legyességet, szeplősséget) mutat. A G génhatás legkorábban akkor jelentkezik, mikor a csikók fején és a szemük körül megjelennek az „ösz” szőrszálak. A G gén helyének mikroszatellit markerekkel történő azonosítását egyidejűleg három kutatócsoport végezte el. SWINBURNE et al. (2002) és HENNER et al.

(2002) és LOCKE et al. (2002) egybehangzó véleményei azt igazolták, hogy a szürkülés génje a ló 25. kromoszómáján található. LOCKE et al. (2001) szerint a *PMEL17* és *TYRP1* gének a ló 6. illetve a 23. kromoszómájához kapcsolódnak, így azok RIEDER et al. (2000) feltételezéseivel ellentétben nem játszhatnak szerepet a szürke fenotípus kialakításában.

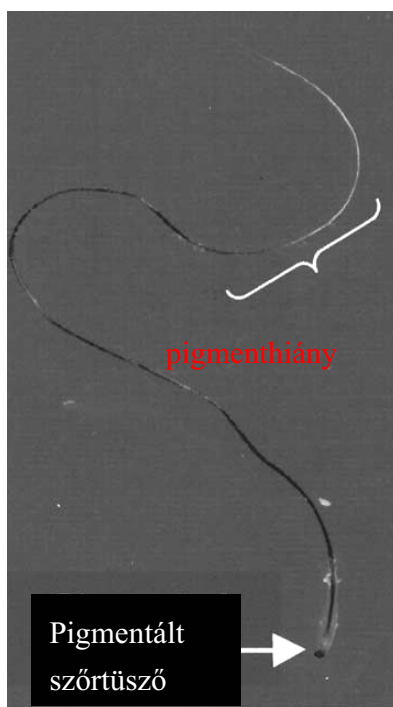


4. kép. Anyakancák és csikók a Kladrubi nemzeti Ménesben (Fotó: N. Zalis)

Ellentétben a domináns fehér lovakkal, a szürkék pigmentált bőrrel és szőrzettel születnek, majd fokozatosan kivilágosodnak (4. kép), a szőrszálakból elvesznek a pigmentszemcsék.

A kültakaró színének az életkor előrehaladtával történő változása, azaz a korral járó őszülés ismert folyamat lovak esetében. KITT (1921) erre vonatkozóan megjegyzi, hogy ennek köszönhetően a lipicai lovakat német nyelvterületen „változó” szürkének nevezték. Az őszülés közbülső stádiumaiban és félidejében a lovon a fehér és a pigmentált szőrszálak keverten fordulnak elő. A szőrszálakból genetikailag meghatározott ütemben eltűnik a festékanyag (SPONENBERG – BEAVER 1983; CURIK et al., 2002, 2004). MIHÓK (1994) és több irodalmi forrás szerint a folyamat a fejen és a szemhéjakon kezdődik, gyakran már 10-15 napos korban is észrevehető. Főleg a csikószőr vedlése után figyelhető meg az erőteljesebb őszülés, amely egyedi, családi és vonalbeli jellegzetesség.

A szőrszálak teljes kifehéredése (5. kép) nem jelenti a pigmenttermelés teljes megszűnését, hiszen a bőr pigmentáltsága az orrnyílások, az ajak és a szemek körül sötét marad. Idősebb szürke lovak esetében gyakori a melanociták rendellenes működéséből fakadó melanomatózis megjelenése (ZÖLDÁG et al., 2003).



5. kép. Pigmenthiány a szőrszálban (Forrás: Tobin-Paus, 2001)

Az embernél (TOBIN – PAUS, 2001) és különböző állatfajokra jellemző depigmentációs folyamat biológiai és genetikai hátterét széles körben tanulmányozták. JACKSON (1994) szerint az egereknél a szürke szőrzet kialakulása az ezüst és barna lokuszokon lévő melanocita protein 17 (*PMEL17*) és a tirozinázszerű fehérje 1 (*TYRP1*) mutációjának eredménye, amely korai sejthalálhoz, vagy a szőrtüszőkből való festékanyag eltűnéséhez vezet. Transzgénikus egereken végzett legfrissebb tanulmány szerint (KURITA et al., 2005) az életkor növekedésével csökken a szőrtüszőben lévő melanociták száma és az állatok 6-12 hónapon belül szinte teljesen kifehérednek. Az egerek kültakarójának pigmentációját a microphthalmia lokuszon (*mi*) mutáció befolyásolja. A folyamat ismert továbbá kutyák (ezüstözöttség) esetében is. Lovak esetében szintén ismert az őszülési folyamat, amely során a szőrből a pigmentanyag az életkor előrehaladtával távozik.

3. 2. 1. 6. A szürke lovaknál előforduló melanomák

A XX. század kezdetétől számos szakirodalmi hivatkozást találunk arra vonatkozóan, hogy a melanomák magas előfordulási aránya szorosan összefügg szürke egyedeknél az életkor második felében kialakuló depigmentációs folyamatokkal (KITZ, 1921; MCFAYDEN, 1933; MAYR et al., 1979; DESSER et al., 1980). Nem összetévesztendő a jelenség az „Arabian fading syndrome” vagy a „pink syndrome”-al, amely arab telivéreknél életkortól függetlenül, gyakran megjelenik. Ebben az esetben a száj, ajkak és a szem környékén szimmetrikus, pigmenthiányos területek láthatóak, amely a végbélnyílás körül, a patákon vagy egyéb testrészen szintén kialakulnak. Sok esetben ezek a területek egy éven belül visszanyerik eredeti pigmentáltóságukat (MOZOS et al., 1991).

A melanocitákból eredeztethető jóindulatú daganat a melanocytoma (melanoma benignum), a rosszindulatú a melanoma malignum. A melanoma átöröklődésében feltételezhetően szerepet játszó jelölt gének kapcsolatban állnak a szőr színét kialakító génekkel. Ez a kapcsolat azon a tényen alapszik, amely szerint a melanociták működését befolyásoló mutációk pleiotróp hatása jelzi a szőrszínért felelős fehérjék szerepét a sejtfolyamatokban. Mind az állatoknál, mind az embereknél számos mutáció előfordul a színgénekkel (GODING, 2000). A melanomák kialakulásának esélye a lovak életkorával egyenes arányban nő, általában 5-6 éves korban jelenik meg az állatokon. Fiatalabb egyedeknél a tünet ritkábban fordul elő, és nem jellemző, hogy hasonló születési rendellenességgel jön világra a csikó. Ellentétben az embereknél megjelenő melanomával, amelyre korai áttétképződés (metasztázis) jellemző, a lovaknál általában jóindulatú lefolyású betegségről beszélhetünk. VALENTINE (1995) és JEGLUM (1999) közleményei szerint, ivartól függetlenül a 15 évesnél idősebb, szürke lovak 80 % -nál nagy gyakorisággal fordul elő a daganat. FLEURY et al. (2000) Camargue lópopulációban végzett vizsgálatainak erre vonatkozó becsült értéke 67 %. SELTENHAMMER (2000) disszertációs munkájában, öt lipicai populációt átfogó kutatásainak eredményeként 75 %-os értékről számolt be. A humán *TYRP1* a 9. kromoszómán található, a sejtciklust szabályozó ciklindependens kináz inhibitor 2A gén (*CDKN2A*) közelében. Embereknél ez a régió kapcsolságot mutat a melanomára való fogékonysággal (CANNON-ALBRIGHT et al., 1994).

Ezen ismereteken alapulnak RIEDER et al. (2000) feltételezései is, amely szerint lovaknál a *TYRP1* és a *CDKN2A* a melanomára való fogékonyság jelölő génjei. BREM (2003) a szürke lovak melanoszarkomáinak kialakulásának okát a fényérzékenységgel hozza kapcsolatba. SELTENHAMMER et al. (2004) egyértelműen elutasítják a feltételezést, hiszen a daganat leggyakrabban a farok ventrális részén (6. kép), végbéltájékon és a külső ivarszerveken alakul ki. Ez a terület a napsugárzás káros hatásaitól védve van. A szem környékén (6. kép) szintén megjelenhet a melanoma.



a)



b)

6. kép. Melanoma a) faroktő alatt és b) szem környékén (Fotó: M. Seltenhammer)

A megállapítás, amely szerint a melanoma elterjedésének esélye a szürke lovaknál lényegesen nagyobb, mint az eltérő színű egyedeknél, alátámasztja a melanoma öröklődése, és a lovak színe közötti szoros genetikai összefüggést. Egyéb színű (pej, fekete, sárga..stb) lovak esetében a betegség csekély mértékben fordul elő, viszont korai áttétképződéssel és magas mortalitási aránnyal párosul (FOLEY et al., 1991; VALENTINE, 1995).

3. 2. 1. 7. A *TO* (tobiano) és *O* (overo) lokusz

A domináns *TO* gén nagyon sok modifikáló tényezővel és a többi színgénnel együtt adja a sok tobiano színváltozat valamelyikét. A foltok elhelyezkedését és méretét illetően nagy a véletlen szerepe. Az *O* lokuszon lévő gének különböző modifikáló génekkel együtt az overo típusú tarkaságot hozzák létre. A *TO* és az *O* fehérfoltosságot az embrionális melanocita-vándorlást szabályozó gén határozza meg. A fehér (*OO*) egyedek esetében előforduló, „*Lethal White Foal Syndrome*” néven ismert betegség során a fehér csikók az idegi alapon kialakuló bélbénulás és vastagbél (a vakbél, a csípőbél, ritkábban a végbél) nagymértékű kitérülése miatt (megalocon, aganglionosis) születés után hullanak el. A jelenség oka a velőcső ősidegsejtjeinek embrionális kori osztódási és vándorlási zavaraiából adódik, amelyet az endothelin-3-receptor génjének (*EDNRB*) mutációja okoz lóban és rágcsálókban (ZÖLDÁG et al., 2003).

3. 2. 1. 8. Az *Rn* (roan) lokusz

Az *Rn* gén a deres színváltozatokat hozza létre az alapszínektől függően a fekete (vas) derest, pej és sárga derest. Deres színű lovak esetében a fehér és egyéb színű szőrszálak keveredhetnek. Jellemzően a fartájékon fordul elő deres rész, de előfordul, hogy az egész testfelületre kiterjed. Ez a szín dominánsan öröklődik. LEHMANN (1975) szerint az aranyderes színgén által kialakított fenotípus könnyen összetéveszthető a szürke kültakaróval, mivel mindkettő esetben az alapszín közé kevert fehér szőrszálakat találunk. Az aranyderes gén hatása gyakran eltűnik, elvész az alapszínből, amikor egy adott fajta jellegzetes megkülönböztetett színét okozó gének jutnak érvényre. GEURTS (1977) vizsgálatai bebizonyították, hogy európai tenyészetekben előfordulnak belga ménék, amelyek homozigóták az *Rn* génre nézve.

HINTZ – VAN VLECK (1979) Amerikában tenyésztett belga lovak méneskönyvi adatait elemezve munkájában rámutat, hogy a deres szín kialakításáért egy domináns allél (*Rn*) felel, amely homozigóta formában valószínűleg letális. MARKLUND et al. (1999) fenotípusos hasonlóságokra, illetve összehasonlító géntérkép eredményeire alapozva kimutatták, hogy a deres szín kialakításáért a *KIT* gén felelős.

A molekuláris genetikai vizsgálatokat az alábbi fajták esetében végezték el: Quarter ló, belga félvér, Connemara, New Forest, Shetland póni, Welsh póni, svéd félvér, Az *rn* recesszív gén, nincs hatása.

3. 2. 1. 9. A *W* (white) lokusz

A domináns fehér szín a pigmentszintézis elmaradását jelzi a bőrben és a szőrszálakban. LEHMANN (1975) szerint a recesszív *w* allél más színhordozó gének hatását hagyja érvényre jutni. A domináns fehér lovaknál a szemszín kék (csókaszem), vagy mogyoróbarna és rendszerint apró pigmentfoltok találhatóak a bőrön. Így az álbínó elnevezés javasolható. Valószínűleg több allél fordul elő ezen a helyen, amelyek a foltokat okozó *S* lokusz génjeivel kölcsönhatásban, a párductarka színben megtalálható sok változat egyikét hozzák létre. Ezen géneknek pleiotrop hatásuk is van, amelyet elsősorban egereknél jellemeztek (SILVERS, 1979).

A *W* lokuszon foglalnak helyet azok a gének, amelyek a veleszületett fehér színt hozzák létre. A domináns fehér szín lóban episztatikusan valamennyi más színt (a pejt, a feketét és a sárgát) elnyom, ezért hatása jelentős szereppel bír. A fehér szín egyetlen alléljának jelenlétében a genotípusban szereplő egyéb szín nem manifestálódik (ZÖLDÁG, 2004c).

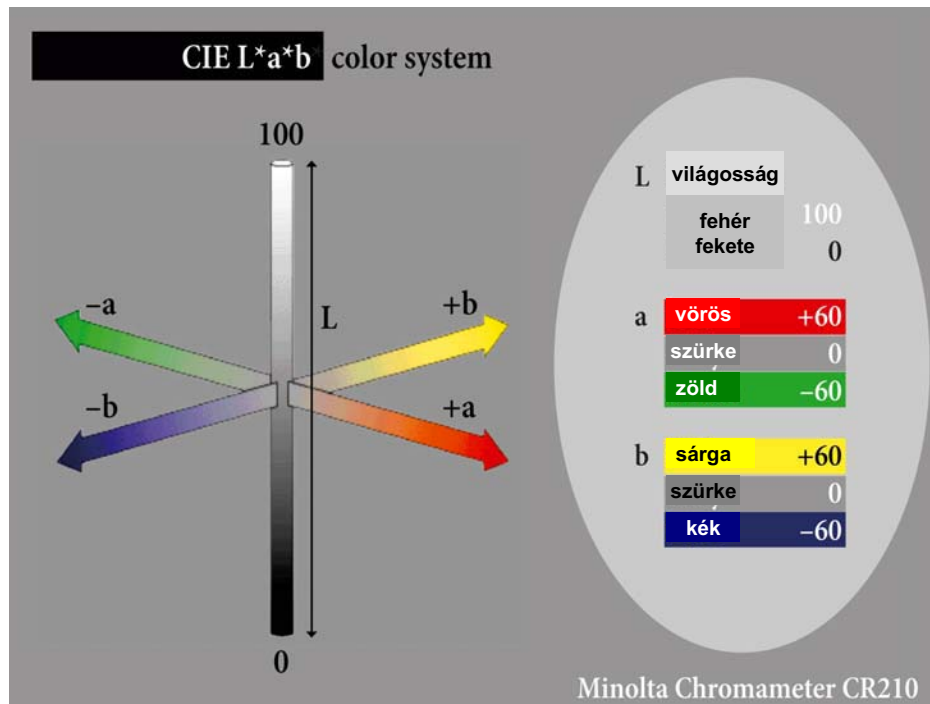
A *W* gén homozigóta (*WW*) formában letális, a csikó embrió korban elpusztul az anyaméhben. A betegség sok hasonlóságot mutat a humán vonalon megjelenő Hirschsprung kórral (ATTIE et al., 1995; METALLIONS et al., 1998; SANTSCHI et al., 1998). Alapvető különbség abban mutatkozik meg, hogy míg a lovaknál a melanociták rendellenes működése heterozigóta egyedeknél valószínűsíthető, az embernél a hypopigmentáció csak homozigóták esetében figyelhető meg (MCCABE et al., 1990; PUFFENBERGER et al., 1994; CHAKRAVARTI, 1996). A heterozigóta genotípusból és a *W* gén episztatikus dominanciájából következik, hogy a mendeli szabályok alapján két fehér ló párosításából, a méhen belül elpusztuló homozigóták és fehérek mellett, más színű csikók is születhetnek ($W_w \times W_w \rightarrow 1WW, 2W_w, 1ww$) (ZÖLDÁG et al., 2003).

3. 3. A ló színének műszeres mérése

VALVERDE et al. (1995) és WAGNER et al. (2002) pigmentációs folyamatokkal foglalkozó tudományos közleményében felhívják a figyelmet arra, hogy a korábbi tanulmányok szignifikáns értelemben vett korlátait a fenotípus nem egyértelmű, nem körültekintő meghatározása jelenti. A szín, mint folytonos változó helytelen osztályozása mérsékli a statisztikai becslés pontosságát és egyidejűleg a megfigyelt összefüggések pontosságát, így szinte lehetetlen összehasonlító vizsgálatot végezni.

Az eltérő hosszúságú fénysugarak tudatunkban különböző színek érzetét váltják ki. A színmérés célja az, hogy a színérzethez kapcsolható számokat állítson elő. Ezt a feladatot az additív színinger keveréssel oldják meg. A színmérés eszköze a kromaméter. Hazánkban a CIE $L^*a^*b^*$ (Commission International d'Eclairage) színmérő rendszert szabványosították. Ez egy háromdimenziós koordináta-rendszerben (7. kép) az ún. színtestben egy pont segítségével ábrázolja a színt. Az abszcissza (a) a zöldből a vörösbe, az ordináta (b) a kékől a sárgába történő átmenetet, míg a függőleges tengely a fehér és a fekete szín közötti világossági értéket (L) mutatja. Az L tengelytől való távolság határozza meg a szín telítettségét.

A CIE $L^*a^*b^*$ rendszer segítségével a szín intenzitása és telítettsége egyaránt mérhető. Az L^* (világossági érték) tényező egy 0-tól 100-ig terjedő értékskálán a fény intenzitását adja meg, amely összefügg a fényvisszaverődés mértékével (az emberi szem által észlelt visszaverődő fény mennyisége). Az a^* (továbbiakban a^* színérték, színösszetevő) a szín vörös-zöld telítettségi értékét jelzi egy +60-tól -60-ig terjedő értékskálán, ahol a pozitív értékek a vörös szín intenzitására utalnak. A b^* (továbbiakban b^* színérték, színösszetevő) a szín sárga - kék telítettségi értékét jelzi szintén egy +60-tól -60-ig terjedő értékskálán, ahol a pozitív értékek a sárga szín intenzitására utalnak. Az a^* és a b^* poláris koordinátává való alakításával megkapjuk a Chroma, összes színtelítettségi értéket $C = \left[(a^*)^2 + (b^*)^2 \right]^{1/2}$.



7. kép. A CIE L*a*b* színrendszer (Forrás: Curik I.)

A kromamétert sokoldalú felhasználhatósága miatt a mezőgazdaság és az ipar számos területén eredményesen használják. A módszer széles körben alkalmazott humán vonalon a bőr, a haj festékanyag tartalmának mérésére, míg egyes állatfajok esetében a szőr, a bőr pigmentáltságának, illetve a húsmínőségi paraméterek megállapításához. Dermatológiai vizsgálatok során bebizonyították, hogy az L* a* és b* értékek szoros összefüggésben állnak az ember bőrének és hajának pigmentáltságával, illetve az MC1R genotípussal (TAKIWAKI, 1998; BRENNER et al., 2002; STATAMAS et al., 2004). NAYSMITH et al. (2004) műszeres vizsgálatai szerint a hajszínt meghatározó genotípus egyik legbiztosabb előrejelzője a b* érték, ezt követi az a*, majd az L* érték. A bőr melanintartalmára vonatkozóan SHIVER – PARRA (2000) az L* értéket jelöli ki elsőszámú indikátorként.

A kromamétert az egyes húsmínőségi paraméterek megállapításával foglalkozó kutatások körében is használják, hiszen a hússzín objektív meghatározása, illetve minősítése nagy gazdasági jelentőséggel bír (HOPKINS – FOGARTY, 1998; BREWER et al., 2004; ÅDNØY et al., 2005).

A húsmínősítéshez kapcsolódóan a módszer hazánkban is rendkívül elterjedt, hiszen a színből számos funkcionális tulajdonságra (víztartó és emulzifikáló képesség, eltarthatóság) lehet következtetni. PÁLFY – GUNDEL (2006) a takarmány zsírtartalmának a csirkehús színére gyakorolt hatását hasonló módszerrel vizsgálta. A baromfihús színének változatosságára vonatkozóan BÓDI (2003) közöl új ismereteket. SZŰCS (2002) szerint a sertéshús vágás utáni napon történő osztályozásakor és 5 minőségi kategóriába való sorolásához kiváló eszközt jelent a kromaméter. HOLLÓ et al. (2003) a sertéshús, RADÁCSI et al. (2006) a magyar szürke szarvasmarha szőrszín-változatainak elkülönítéséhez szintén Minolta Chromametert használtak.

A Minolta Chromaméteren kívül elterjedtek az ún. reflektométerek pl. Photovolt Color Walk műszer, amely a CIE $L^*a^*b^*$ rendszeren alapul, illetve a DermaSpectrometer, amely LEDs rendszerű.

A színöröklődés irodalmi hátterének áttekintése rávilágít arra, hogy a faktoriális genetika tárgykörében bővelkedő ismeretanyag szerves kiegészítésül szolgálnak az objektív méréseken alapuló vizsgálatok. Számos, a kültakaró színét jellemző biológiai folyamat esetében elmondható, hogy a tapasztalati megfigyelés mellett kevés objektív információ áll rendelkezésünkre. A műszeres színmérés eredményeinek kvantitatív genetikai elemzésekkel történő értékelése viszont lehetővé teszi olyan új ismeretek közlését, amelyek más tudományterületeken is hasznosíthatóak. A jelen dolgozat célkitűzései elsősorban a szín, mint minőségi értékmérő kvantitatív megközelítésére irányulnak, bővítve ezáltal a szakirodalom helyenként hiányos területeit.

1. táblázat.

A feldolgozott szakirodalom fontosabb témakörök szerinti áttekintése¹

A SZÜRKE LOVAK ÖSZÜLÉSE		GENETIKAI ÉS KÖRNYEZETI TÉNYEZŐK		SZÍN MŰSZERES VIZSGÁLAT
Korcsoportok	Őszülés	Fajták, testtájak	Statisztikai elemzés	Nagyhatású gének és a poligénes hatás szerepe
31, 90	53, 63, 79, 96, 97, 114, 129, 139, 156, 157	24, 32, 34, 37, 38, 49, 85, 86, 124, 123, 157	31, 32, 52, 78, 82, 114, 115, 123, 128, 134, 135, 139, 140	1, 2, 3, 4, 8, 13, 18, 20, 25, 26, 28, 30, 36, 41, 45, 50, 52, 55, 56, 58, 61, 67, 76, 77, 78, 81, 82, 83, 85, 88, 89, 95, 98, 99, 100, 101, 107, 110, 112, 113, 115, 117, 119, 126, 132, 133, 134, 135, 142, 148, 152, 157, 159, 161
				Kromaméter

¹A szakirodalmi áttekintés számozása szerint csoportosítva. (Egyes irodalmi források több helyen is szerepelnek).

4. ANYAG ÉS MÓDSZER

4. 1. A progresszív őszülési folyamat vizsgálata

A vizsgálat az EU-INCO Copernicus project IC15CT96-0904 ('Biotechnical methods in the maintenance of genetic diversity in the Lipizzan horse breed') projekt pályázat keretében indult. A résztvevő országok képviselői a kutatómunka elsődleges célkitűzéseként a lipicai méneseik tenyésztésanyagának morfológiai és populációgenetikai vizsgálatát jelölték meg. 2002-ben lehetőségem nyílt bekapcsolódni a külföldi csoport munkájába, elsajátítottam a színmérés technikáját, és új ismereteket szereztem a közös munka kapcsán. A fent említett kutatási téma alapját, a "Quantitative inheritance of the coat greying process in horse" (CURIK et al., 2004) című közös publikáció képezi.

4. 1. 1. A vizsgálatban szereplő lófajta jellemzése

Az őszülési folyamat vizsgálatára kizárólag szürke lipicai fajtájú lovak esetében került sor. A lipicai ló kitenyésztése 1580-ban kezdődött a ma Szlovéniához tartozó Lipicán. A napóleoni háborúk idején a ménest Mezőhegyesre menekítették. A magyar állományt először Mezőhegyesen tenyésztették, majd először Fogarasra, azután Bábolnára, legutóbb Szilvásváradra helyezték. Az alapállományt jelenleg a szilvásvárad ménesbirtok kezeli.. Az egész világon tenyésztett lipicaiak létszáma meghaladja a veszélyeztetett kategóriát, azonban a veszélyeztetett létszámú magyar lipicainak a világ tradicionális ménesei között fontos szerepe van, mert a fajtán belül a kocsilótípus (1. kép) legjobb képviselői itt fordulnak elő a legnagyobb gyakorisággal (BODÓ, 2001). A lipicai ló a régi spanyol-nápolyi lótípust testesíti meg. A ma is létező nyolc genealógiai vonalalapító között fekete (Conversano, Tulipán) és pej (Neapolitano) egyedeket is találunk. A 17. és a 18. században szinte minden szín előfordult a fajtában, azonban a 19. század második felétől a szürke arabok felerősödő hatása révén a többi szín háttérbe szorult. Ma jellemzően azonban szürke színben tenyésztik, ritka a jegytelen sötét, vagy gesztenyepaj lipicai, azonban a feketével együtt ez a szín is elfogadott a fajtában. Tenyésztését a Lipicai Lótenyésztők Országos Egyesülete irányítja

4. 1. 2. A vizsgálatban alkalmazott műszer bemutatása

Kutatómunkám során a kültakaró színének mérése céljából az Universität für Bodenkultur, Wien tulajdonában lévő Minolta Chromameter (típus: CR-210) készüléket használtunk. A lovak színét a szakirodalmi adatok mérlegelése után a ló jobb oldalán, négy testtájon (nyak, lapocka, has, far) mértük (8. 9. kép). A mérőeszköz pontosságát illetően szisztematikus hiba kizárható, a méréseket megelőző, az előírásnak megfelelő kalibráció miatt.



8. kép A színmérés kivitelezése



9. kép Minolta Chromameter (Fotó: Tóth Zs.)

4. 1. 3. A vizsgálat során mért lovak száma

A lovak ($n=706$) kültakarójára vonatkozóan négyéves időtartam alatt (2001-2004), egy magyar és öt külföldi állami ménésben ismételten végeztünk méréseket (2. táblázat).

2. táblázat.

A vizsgálat helyszínéül szolgáló lipicai ménesek és a mért lovak száma

Ország	Ménés	Ló
Horvátország	Djakovo	89
Ausztria	Piber	310
Magyarország	Szilvásvárad	77
Szlovákia	Kistapolcsány	82
Szlovénia	Lipica	148
Összesen		706

4. 1. 4. Statisztikai értékelés

Szürke lipicai lovak esetében az őszülés dinamikájának meghatározására nem lineáris regresszió vizsgálatot alkalmaztunk. Hat különböző növekedési függvény (3. táblázat) illesztésével, az egyes korcsoportok átlag értékeit és az egyedi eredményeket ábrázoltam.

3. táblázat.

Az őszülés jellemzésére alkalmazott növekedési függvények

Függvény	Képlet
Általános növekedési	$\text{Őszülés} = a \cdot (1 - \exp(-k \cdot \text{életkor})/s)^{**s}$
Brody	$\text{Őszülés} = a \cdot (1 - s \cdot \exp(-k \cdot \text{életkor}))$
Logisztikai	$\text{Őszülés} = a / (1 + s \cdot \exp(-k \cdot \text{életkor}))$
Gompertz	$\text{Őszülés} = a \cdot \exp(-\exp(-k \cdot \text{életkor}))$
Bertalanffy	$\text{Őszülés} = a \cdot (1 - (\exp(-k \cdot \text{életkor})/3))^{**3}$
Richards	$\text{Őszülés} = a / (((1 + s \cdot \exp(-k \cdot \text{életkor}))^{**m})$

a = aszimptóta, s = alaki változó, k = növekedési hányados, m = az inflexiós pont viszonylagos helyzetére utaló paraméter

4. 2. A kültakaró színét befolyásoló hatások elemzése

A következő vizsgálataink alapjául öt hazánkban tenyésztett lófajta mérési eredményei szolgáltak, amelyek rövid jellemzését az alábbiakban adom meg. Ezen kísérletek szintén tartalmazzák lipicai lovak eredményeit, a fajta jellemzését a fentiekben elvégeztem.

4. 2. 1. A vizsgálatban szereplő lófajták jellemzése

4. 2. 1. 1. Az arab telivér

Az arab ló a legrégebb kultúrfajták egyike, hatása szinte minden más kultúrfajtában megmutatkozik. Az arab ló a szépség, a nemesség és az elegancia megtestesítője. Intelligens, szelíd, könnyen kezelhető. Ezen tulajdonságai miatt ideális hobbiló. Gyors, kitartó, emiatt a távlovagló versenyeken nagy számban szerepelnek arab származású egyedek. Szélesebb körű kipróbálása kiváló használati tulajdonságainak megőrzése érdekében is szükséges lenne, mivel sok helyen már csak show-bírálatok céljaira, küllemre tenyésztik, s félő, hogy ez hosszú távon egyéb értékeinek elvesztésével járhat. Elterjedtsége alapján ma az egyik legnépszerűbb világfajtának számít. (MIHÓK et al., 2001). Színe: szürke, pej, sárga és fekete. Nagy számban találunk szeplősszürke egyedeket, amelyek kültakarója messziről szinte sárgának tűnik. Ezeknél a lovaknál nem teljesül a progresszív őszülés, hanem a szőr melanintartalma növekszik az életkor előrehaladtával. A fajta magyarországi tenyésztő szervezete és helye: Arablótenyésztők Magyarországi Egyesülete

4. 2. 1. 2. A shagya arab

Bábolnán az arab telivér mellett nem teljesen arab származású lovakat is tenyésztettek arab fajta néven. Ezt a második világháború után, shagya arab néven ismerte el a WAHO (World Arabian Horse Organization). Nevét egy 1830-ban importált kitűnő arab telivér ménről, Shagya Seniorról kapta a fajta. A világon nagy számban tenyésztett arab telivértől abban különbözik, hogy a származási lapok ősi soraiban nagyon távol, a kilencedik-tizenhatodik ősi sorban van egy-egy nem arab ménesi kanca.

Hála a bábolnai ménesben végzett szakszerű tenyésztésnek és szelekciónak ez a fajta küllemben előnyére különbözik az arab telivértől, mert korrektebb, valamivel nagyobb és ezzel használatban jobb, mint a telivér. Értékét még különösen növeli az a tény, hogy a világon sokkal kevesebb shagya van, mint arab telivér. Tenyésztését a Magyar Arablótenyésztő Egyesület irányítja. Hazai létszáma a kritikus színvonalon mozog. Az uralkodó szín a szürke (10. kép), de az arab lónál megszokott valamennyi szín előfordul (BODÓ, 2001).



10. kép. 3730 Shagya Nazer II, shagya arab mén (Forrás: Mihók S.)

4. 2. 1. 3. A nóniusz

A fajtát kialakító világospej Nonius Senior hadizsákmányként került az osztrák kincstár kezére, és a mezőhegyesi ménesben fedezett 1816-1822-ig. Anglonormann fajtájú, nagy testméretekkel rendelkező ló volt, amelyhez a mezőhegyesi, elsősorban spanyol-nápolyi jellegű kancákat párosítva (BODÓ – HECKER, 1992). ÓCSAG (1984) szerint az 1800-as években a feljegyzések pejnek írták le a fajtát, s e szín mellett a sárga és szürke inkább fordult elő, mint a fekete. A ménes kezdeti évei utána sárga egyedeket kisselektáltak a nóniuszménésből. Az idők során határozott sötétedés játszódott le a fajtában, így a világospejből középpej, majd sötétpej és fekete lett a nóniusz színe. A szürke lószínt - „árulkodó szín” lévén - a katonaság általában nem kedvelte, ezért a szürkéket selejtezték.

A fajta származását tekintve tömeges angol félvér, a melegvérű igás lófajták egyik legtömegesebbike. Az idők során két fő típusa alakult ki: a nagyobb és általában fekete színű (11. kép) mezőhegyesi és a kisebb, szikárabb, főként pej színű hortobágyi. (MIHÓK et al., 2001). A fajta körütekintő tenyésztését jelenleg a Nóniusz Lótenyésztő Országos Egyesület felügyeli.



11. kép. Nóniusz Szultán, nóniusz mén (Forrás: Mihók S.)

4. 2. 1. 4. A gidrán

A gidrán lófajta Mezőhegyesen, a klasszikus vonaltenyésztés eredményeként, a hátság használat formáló erejével kialakult lófajta. Az osztrák hadügyminisztérium 1885-ben minősítette önálló fajtának. Nagyobb, tömeges testű, kiváló lovagolhatóságú. A századfordulón nemes huszárló, ma a militariban, illetve a díjugratás szakágban egyaránt ismételten bizonyítja tehetségét, fontos genetikai értéket képviselve Magyarországon (MIHÓK, 2002). A fajta genealógiailag nagymértékben hasonlított a mezőhegyesi félvérre vagy a nóniuszra. A megkülönböztetést és a kiválás lehetőségét tulajdonképpen a sárga szín adta: a gidrán a mezőhegyesi sárga ménesből alakult ki (BODÓ – HECKER, 1992). A mai napig csak sárga színben tenyésztik (12. kép). Jelentősége volt a tolna-tamási tájfajta kialakításában is. A fajtában sok kiváló munkáló is akad, noha a gidrán inkább hátság, mint igás típus. Tenyésztését a Kisbéri Félvér és Gidrán Tenyésztő Egyesület irányítja.



12. kép. Gidrán XXV-Sándor, gidrán mén (Forrás: Mihók S.)

4. 2. 2. A vizsgálat során mért lovak száma

Méréseket (4.-5. táblázat) a 2003-tól 2005-ig terjedő időszakban végeztem, évente két alkalommal, nyáron és télen. Kutatómunkám első évében kizárólag szürke lovakon végeztem méréseket. A vizsgálat bővítésének céljából 2004-től egyéb színű lófajták egyedeit is mértem. A szín öröklődhetőségére vonatkozó vizsgálatokhoz a származási adatokat méneskönyvekből nyertük.

4. táblázat.

A vizsgálat helyszínéül szolgáló ménesek és a megmért lovak száma

Ménés	Fajta	Ló
Bábolna	arab telivér	32
Bábolna	shagya arab	67
Toponár	shagya arab	28
Szilvásvárad	lipicai	81
Marócpusztá	gidrán	40
Debrecen	gidrán	7
Hortobágy	nóniusz	71
Összesen		326

5. táblázat.

A vizsgálat során mért lovak száma évenként							
Ménes - fajta							
	BÁ		TO	SZI	MA	DE	HO
	AT	SA	SA	L	G	N	N
Év	Mért lovak száma						
2003	23	60	18	80	-	-	-
2004	29	62	26	72	32	6	65
2005	30	66	22	77	39	7	69

Rövidítések: *BÁ*= Bábolna; *TO*=Toponár; *SZI*=Szilvásvár; *MA*=Marócpuszt; *DE*=Debrecen; *HO*=Hortobágy; *AT*=arab telivér; *SA*=shagya arab;

4. 2. 3. A vizsgálatban alkalmazott műszer bemutatása

A színmérés során a 4. 1. 2. fejezetben bemutatott kromamétert, illetve a DE-ATC-MTK Állattenyésztéstudományi Tanszéke által 2005-ben vásárolt Minolta Chromameter (típus: CR-310) készüléket használtuk. A két készülék megegyező kalibrációs műveletet igényel.

4. 2. 4. A szőrszál összmelanintartalmának vizsgálata

Különböző biológiai anyagok eu-és feomelanin tartalmának mikroanalitikai módszerekkel történő meghatározását 1985-ben fejlesztették ki. Ez a módszer az eumelanin pirrol-2, 3, 5-trikarboxil savvá (PTCA), illetve a feomelanin aminoszén-fenil-alaninná (AHP) történő degradációján alapul, ami nagy nyomású folyadék kromatográf (HPLC) segítségével elemezhető (ITO – FUJITA, 1985). Humán vonatkozásban, a bőrben található eu-és feomelanin minősége és mennyisége nemzetiségtől, bőrszíntől és típustól függően változik (ITO et al., 2000). A lovak szőrzetében található melanin mennyiség HPLC-vel való meghatározásával kapcsolatosan SPONENBERG et al. (1988) közöl először ismereteket.

Hasonló vizsgálatokat gyapjúnál ALIEV et al. (1990), sertés kültakarójánál ITO – FUJITA (1985), galamb tollazatára vonatkozóan HAASE et al. (1992) végzett.

Vizsgálataink során kilenc színosztályból (világos szürke, legyes szürke, sötét szürke, világos sárga, sötét sárga, világos pej, sötét pej, nyári fekete, fekete) véletlenszerűen kiválasztott 54 szőrminta (6 minta/színosztály) össz és eumelanintartalmát elemeztük. A mintavétel során a szőrszálak szőrhagymával történő kitépésére törekedtem, a minta előkészítés során ezt külön ellenőriztem.

4. 2. 4. 1. A vizsgálatban alkalmazott műszer bemutatása

A spektrofotométeres méréseket a DE ATC Élelmiszertudományi és Minőségbiztosítási Tanszék laborjában végeztem. A szőr összmelanintartalmára vonatkozó vizsgálatainkat *GENESYS 2* (Spectronic Instruments) spektrofotométerrel végeztük. Az eumelanin mennyiségének megállapításához standardként *Sepia melanin* (1mg/ml) szuszpenziót használtunk. A folyamat kivitelezéséhez OZEKI et al. (1996) módszerét alkalmaztuk. A szőr teljes eu-feomelanin mennyiségének meghatározásához a melanint Soluene-350 plus vízben oldottuk fel. Az oldat 500nm-en (A500/mg) mért abszorpciója információt ad a szőr összes melanin mennyiségére, míg a 350nm-en (A350/mg) mért abszorpciós érték az eumelanin tartalomra vonatkozóan szolgáltat adatokat.

4. 2. 5. A színmérés és a szubjektív osztályozás összefüggéseinek elemzése

Az egyedeket (n=326) kilenc színosztályba soroltuk: világos szürke, legyes szürke, sötét szürke, világos sárga, sötét sárga, világos pej, sötét pej, nyári fekete, fekete. Ez a gyakorlati használat szerint négy fő csoportot jelent: szürke, sárga, pej, fekete. A méneslátogatások során az egyes színek kategorikus besorolása három bíráló szubjektív megítélése szerint történt. A bírálók tapasztalt lovasemberek, így véleményük megformálása gyakorlatiasnak tekinthető. Lipicai, shagya arab és arab telivér ménesben csak a szürke színű egyedeket mértük.

4. 2. 5. 1. Statisztikai értékelés

Az objektív mérés és a szubjektív színmegítélés statisztikai összefüggéseinek vizsgálata diszkriminancia analízissel történt. A vizsgálat során célunk, egy megadott változóhalmazból (négy testtáj L^* , a^* , b^* és Chroma értékei) azon változók részhalmazát kiválasztani, amely az általunk előre definiált, szubjektív színosztályokat a lehető legjobban elkülöníti egymástól. A statisztikai értékelés során STEPDISC, DISCRIM, CLUSTER és TREE műveleteket alkalmaztunk (SAS INSTITUTE, CARY, 1999-2001). Az egész adatbázison a cross validation technikák közül a „leave one out” módszert használtuk, ahol az egyes változókat egyenként választja ki a program. A diszkriminancia analízis segítségével meghatározhatóvá vált az egyes színérték változók fontossági sorrendje. Az F értékek és a kapcsolódó p értékek megmutatják, hogy a színosztályok elkülönítésében pontosan mennyi változónak van szerepe. A szubjektív úton helyes, illetve helytelen osztályba sorolt egyedek arányának feltüntetése mérés technikai szempontból nagy jelentőséggel bír.

Az összes adat esetében összevetettük a szubjektív osztályokat és az L^* , a^* , b^* értékek alapján képzett új besorolást, továbbá értékeltük a helytelen osztályozás mértékét.

A statisztikai osztályba sorolás az egyed csoporton belüli kovariancia mátrix, vagy a közös kovariancia mátrix figyelembe vételén alapul, illetve az egyes színosztályok előzetes (priori) valószínűségeinek becslése is megtörténik. Mindegyik megfigyelés helyet kap abban az osztályban, amiktől a lehető legkisebb négyzetes távolságra található. Feltételezzük, hogy az egyes színosztályok, mint részminták normál eloszlást követnek, így a változókból képzett lineáris függvényekkel (vagy függvényekkel) szétválaszthatóak a csoportok. Az egyes színek-árnyalatok meghatározott gének hatására alakulnak ki, és elméletileg nagyszámú eltérő allélkombináció eredményének (mintának) tekinthetők. Továbbá feltételeztük, hogy egy bizonyos szín megjelenése részben random folyamat. Ennek megfelelően a színosztály random tényezőként szerepel a modellben, és megközelítőleg normál eloszlást képvisel.

4. 2. 6. A lovak színét befolyásoló környezeti és genetikai hatások elemzése

4. 2. 6. 1. Vegyes modellek

A genetikai paraméterbecslés nagy jelentőséggel bír, hiszen általuk jellemezhető a populáció, illetve a paraméterek ismeretében az egyedek genetikai értéke meghatározható. Összetett lineáris modellek alkalmazásával a legjobb lineáris, torzítatlan becslés (BLUP) módszerét HENDERSON (1963) fejlesztette ki. A legkisebb négyzetek módszerének kidolgozása LEGENDRE (1806) és GAUSS (1809) nevéhez fűződik. Mindketten a lineáris modellek fix hatásainak elvét dolgozták fel, viszont ezek a modellek formailag eltérnek a napjainkban alkalmazott matematikai modellekétől. THOMPSON (1962) a legnagyobb valószínűség elvének (Maximum Likelihood = ML) alkalmazása mellett azt a módszert vezette be, amely a valószínűség azon részét maximalizálja, amely konstans a fix hatásokkal. Ezt a módszert ma a csökkentett legnagyobb valószínűség (Restricted Maximum Likelihood = REML), vagy marginális legnagyobb valószínűség néven vált ismertté. A REML szoftver alapvető feladata azon variancia komponensek becslése, amelyeket a fix hatások modellben való illesztése után számítunk. A csökkentett legnagyobb valószínűség az adatok néhány lineáris kombinációjának legnagyobb valószínűségeként értelmezhető (GILMOUR et al., 1995).

Dolgozatomban a variancia komponensek becslésére alkalmazott ASREML hasonló elvek alapján működik. Az ASREML genetikai, többtényezős, ismételt méréseket feldolgozó több környezeti hatást magába foglaló elemzésekre terjed ki. A szoftver az általános algoritmus információ elvét követi, illetve különböző mátrixokat használ a vegyes modellek hatékonyabb kidolgozására (GILMOUR et al., 1995).

A kültakaró színét meghatározó környezeti és genetikai hatások előzetes tesztelésére a fent bemutatott magyarországi adatbázis 2003-2005 közötti időszakra vonatkozó adatait használtuk fel. A lovak színét befolyásoló hatásokra előzetes elemzéseket folytattunk, így az alábbi vegyes modell megfelelő eszköz a környezeti (mérési évszak, ivar, életkor) és genetikai (fajta, színosztály) hatások vizsgálatához.

A vizsgálatban szereplő lovak három generációt felölelő pedigré adatbázisát SAS/BASE (SAS INSTITUTE, CARY, 1999-2001) programcsomaggal készítettük elő. Az előkészítés során a születési idő szerint való szétválogatás, kódolás (legidősebbtől a legfiatalabb egyedig), esetleges hibák kiszűrése és javítása történt meg.

Az egyes színértékek (L^* a^* b^* és Chroma) variancia komponensei, öröklődhetőségi értékei és ismételhetőségi értékeinek becslést az alábbi egyváltozós egyed modell alapján végeztük. A szürke és a szürkétől eltérő színű egyedek (sárga, pej, fekete) színértékeinek elemzése – az öszülés mértékéből adódó nyilvánvaló eltérés miatt – egymástól külön történt.

$$y = X\beta + Z_1s + Z_2b + Z_3c + Z_4a + Z_5p + e$$

ahol:

- y az egyes tulajdonságok (L^* a^* b^* és Chroma) megfigyelési vektora,
- β jelöli a fix hatások vektorát, amelyek az ivar, mérési évszak, az életkor, mint kovariáns (3-30 éves korig terjedő skála) és életkor * mérési évszak, életkor * ivar kölcsönhatás,
- s jelöli az életkor nem lineáris hatását harmadfokú spline-ok értelmezésével VERBYLA et al. (1999) munkája nyomán,
- b az egyes fajták random (véletlen) vektora (csak szürke egyedek esetében),
- c a színosztályok random (véletlen) vektora (csak szürkétől eltérő színű egyedek esetében),
- a az egyes fajtákon (színosztályokon) belül érvényesülő additív genetikai hatások random (véletlen) vektora,
- p a tartós környezeti hatások random (véletlen) vektora, azonos egyeden ismételt mérések hatása,
- e a változó környezeti hatásokat jelölő hiba vektor, míg a X , Z_1 , Z_2 , Z_3 , Z_4 és Z_5 előfordulási mátrixok a β , s , b , c , a és p és y vektorra vonatkoznak.

A megfigyeléseinket leíró modell fix környezeti hatásokat és véletlen genetikai hatásokat tartalmaz. A fix hatások szignifikancia értékeit SAS/STAT szoftver MIXED műveletével becsültük (SAS INSTITUTE, CARY, 1999-2001).

Az életkor hatása egyetlen folytonos függvénnyel jellemezhető, amely megegyezik egy harmadfokú polinomiális függvénnyel. A spline lineáristól eltérő része random tényezőknek tekinthető. Random regressziós spline-ok a REML szoftver segítségével a lehető legjobban illeszthetők a vizsgált tulajdonságra. A spline-ok alkalmazását indokolta az életkorban való ingadozások kiküszöbölése, mivel a polinomiális függvények esetében az idős lovak alacsonyabb száma problémát okozhat.

Az egyes fajták és színosztályok varianciái, a fajtán és a színosztályokon belüli additív genetikai hatások, a tartós és a változó környezet varianciája a következőképpen írható le: $\mathbf{I}^* \sigma_b^2$, $\mathbf{I}^* \sigma_c^2$, $\mathbf{A}^* \sigma_a^2$, $\mathbf{I}^* \sigma_p^2$ és $\mathbf{I}^* \sigma_e^2$, ahol $\mathbf{A}$ a rokonsági mátrixot, az $\mathbf{I}$ pedig az egységmátrixot jelöli.

A fajtán belül az egyes színosztályokra vonatkozó $L^* a^* b^*$ és Chroma átlagértékek becslése a fenti egyedmodell alapján az alábbi képlet segítségével történt: $\mu_{\text{életkor}} + c$, ahol $\mu_{\text{életkor}}$ a fix hatásokat figyelembevevő átlagéletkor, a c pedig a fajta és a színosztályok kombinációjának a legjobb lineáris, torzítatlan becslésére (BLUP) vonatkozó értéke.

A vizsgált tulajdonságok variancia komponenseinek becslése az ASREML módszer (GILMOUR et al., 2002) felhasználásával történt, amelyhez VCE 5 (KOVAC – GROENEVELD, 2003) szoftvert egyaránt alkalmaztunk. A becsült variancia értékek azonosak voltak mindkét módszer esetében.

Az ASREML használata előnyösebb, hiszen segítségével az öröklődhetőségi, illetve ismételhetőségi értékek becsléséhez szolgáló variancia komponensek (színosztályok közötti, belüli és hiba variancia) egyszerűen kombinálhatóak. Az ASREML pontos standard hibaértéket becsül az egyes varianciákhoz, a variancia hányadosokhoz és ismételhetőséghez egyaránt.

Az ASREML által becsült reziduális hibákon PROC UNIVARIATE művelettel (SAS INSTITUTE, CARY, 1999-2001) végzett normalitás vizsgálat számszerű és grafikus eredményei alapján, az egyes színértékek (L* a* b* és Chroma) normális eloszlásúnak tekinthetők.

Dolgozatomban az alábbi öröklődhetőségi és ismételhetőségi paramétereket becsültük:

1. Fajták közötti öröklődhetőség (h_b^2): a teljes fenotípusos variancia azon hányada, amely az egyes fajták közötti genetikai varianciának tulajdonítható. Ezt az értéket csak a szürke lovak esetében becsültük.

$$h_b^2 = \frac{\sigma_b^2}{\sigma_b^2 + \sigma_a^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2}$$

2. Színosztályok közötti öröklődhetőségi érték (h_c^2): a teljes fenotípusos variancia azon hányada, amely az egyes színosztályok közötti genetikai varianciának tulajdonítható. Ezt a paramétert csak a szürkétől eltérő színű lovak esetében becsültük. Ez az érték a nagyhatású gének szerepét jellemzi.

$$h_c^2 = \frac{\sigma_c^2}{\sigma_c^2 + \sigma_a^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2}$$

3. Színosztályon vagy fajtán belüli öröklődhetőségi érték (h_a^2): a variancia azon hányadát jellemzi, amely a fajtákon, illetve az egyes színosztályokon belül érvényesülő poligénes hatásnak tulajdonítható. Az érték az egyes fajtákon, vagy színosztályokon belül érvényesülő additív genetikai variancia és a teljes fenotípusos variancia hányadosa.

$$h_a^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2}$$

4. Színosztályokon belüli ismételhetőségi érték (r): a variancia azon hányadát jellemzi, amely az adott fajtákon vagy színosztályon belül az azonos lovon, azonos helyen ismételt méréseknek tulajdonítható.

$$r = \frac{\sigma_a^2 + \sigma_p^2}{\sigma_a^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2}$$

5. Összetett öröklődhetőségi érték (h_t^2): a fajtákra jellemző teljes fenotípusos variancia azon hányada, amely mind a nagyhatású gének, mind pedig a poligénes hatásnak tulajdonítható.

$$h_t^2 = \frac{\sigma_c^2 + \sigma_a^2}{\sigma_c^2 + \sigma_a^2 + \sigma_p^2 + \sigma_e^2}$$

5. EREDMÉNYEK ÉS AZOK ÉRTÉKELÉSE

5. 1. A progresszív őszülés biológiai háttere

Műszeres vizsgálat segítségével a kültakaró színét számokkal jellemezhetjük, így a progresszív őszülés biológiai hátterének objektív vizsgálata, egyúttal a folyamatot jellemző genetikai paraméterek kvantitatív szempontból történő meghatározása is lehetővé vált. A folyamat bemutatása nem lineáris növekedési függvények illesztésével történt. A növekedési függvények a világossági érték (L^* érték) időben való exponenciális alakulását feltételezik. Az illesztés automatikus, a legkisebb négyzetek elve alapján történik, így minimalizálódik a mért adatok és a függvényből számított adatok közötti különbségek négyzetének összege. Az egyedi világossági értékek paramétereire vonatkozóan a 6. és 7. táblázat közöl adatokat.

6. táblázat.

Az egyedi világossági értékek paramétere

Függvény	Átlagos világossági (L^*) érték				
Paraméter	a^a	s	k	m	R^2
Általános	97,42	$0,71 \cdot 10^8$	0,11	0,00	0,55
Brody	77,85	0,70	0,22	0,00	0,61
Logisztikai	75,78	1,79	0,39	0,00	0,62
Gompertz	76,78	0,00	0,28	0,00	0,62
Bertalanffy	76,65	0,00	0,29	0,00	0,62
Richards	73,34	$1,82 \cdot 10^8$	2,90	0,04	0,64

^a a = aszimptóta, s = alaki változó, k = növekedési hányados, m = az inflexió pont viszonylagos helyzetére utaló paraméter; R^2 = determinációs együttható

A korrelációs együttható négyzete (R^2) a függvények illesztésének szorosságára utal. Elméleti feltevéseink szerint a háromparaméteres függvényekkel szemben a négyparaméteres Richards függvény magasabb R^2 értéket fog képviselni. Az R^2 értékeket figyelembe véve az egyedi, illetve az átlagos világossági értékek tekintetében is egyaránt a Richards féle növekedési függvény volt a legjobban illeszthető.

A Richards féle növekedési függvény aszimptotikus értékét egyedi méréseknél az $L^* = 73,34$, míg átlagértékek esetében az $L^* = 73,05$ -nél érte el.

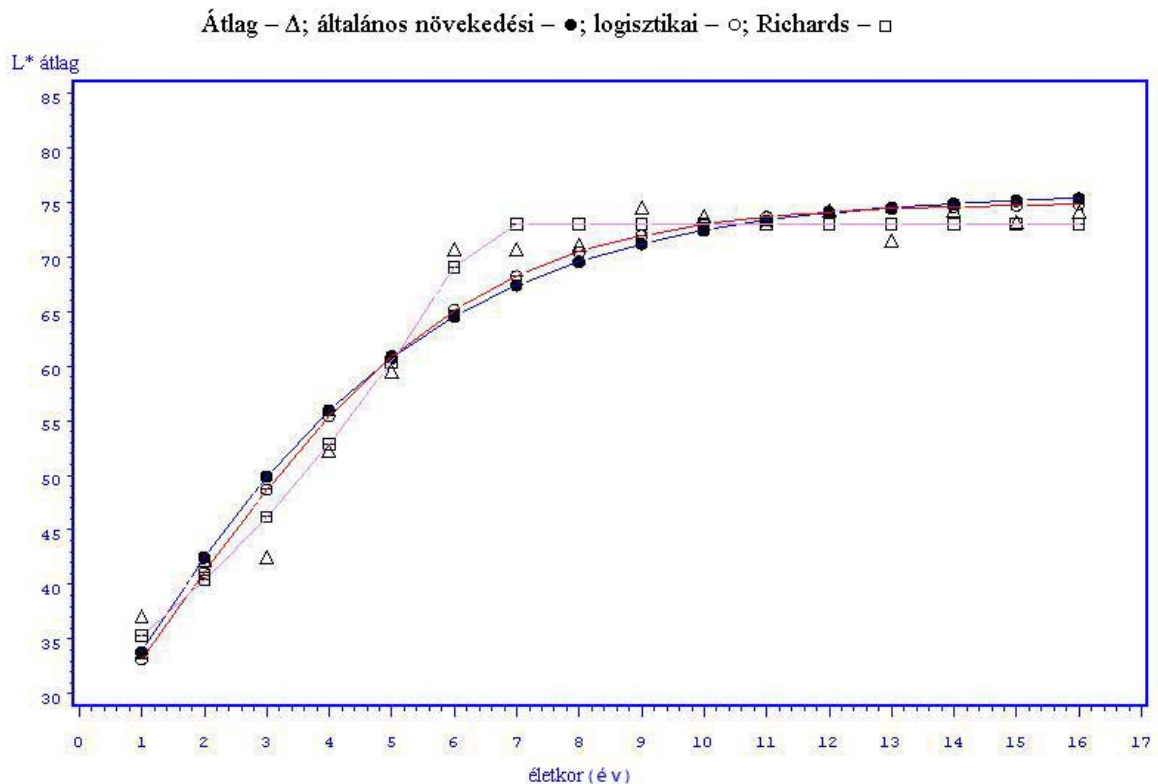
7. táblázat.

Az átlagos világossági értékek paraméterei

Függvény	Átlagos világossági (L^*) érték				
Paraméter	a^a	s	k	m	R^2
Általános	75,93	4,24	0,30	0,00	0,94
Brody	76,59	0,73	0,25	0,00	0,93
Logisztikai	74,98	1,92	0,42	0,00	0,95
Gompertz	76,00	0,00	0,29	0,00	0,93
Bertalanffy	75,85	0,00	0,31	0,00	0,93
Richards	73,05	6,01	26,11	0,005	0,98

^a a = aszimptóta, s = alaki változó, k = növekedési hányados, m = az inflexió pont viszonylagos helyzetére utaló paraméter; R^2 = determinációs együttható

Az öszülési folyamat biológiai sajátosságainak jellemzéséhez számtalan mérési pontra, széles életkori sávot, az öszülés teljes szakaszát lefedő eredményekre volt szükség. Jelen esetben a kromaméterrel mért adatok száma ($n=1191$) és a lovak életkora lehetővé tette a folyamat objektív bemutatását, amely egyéb élettani vizsgálatok elvégzéséhez sok hasznos információt szolgáltat. Az alábbi két ábra a progresszív öszülést modellezi először az átlag világossági értékek (L^*) (2. ábra), majd pedig az egyedi L^* értékek Box plot vizsgálatával (3. ábra).



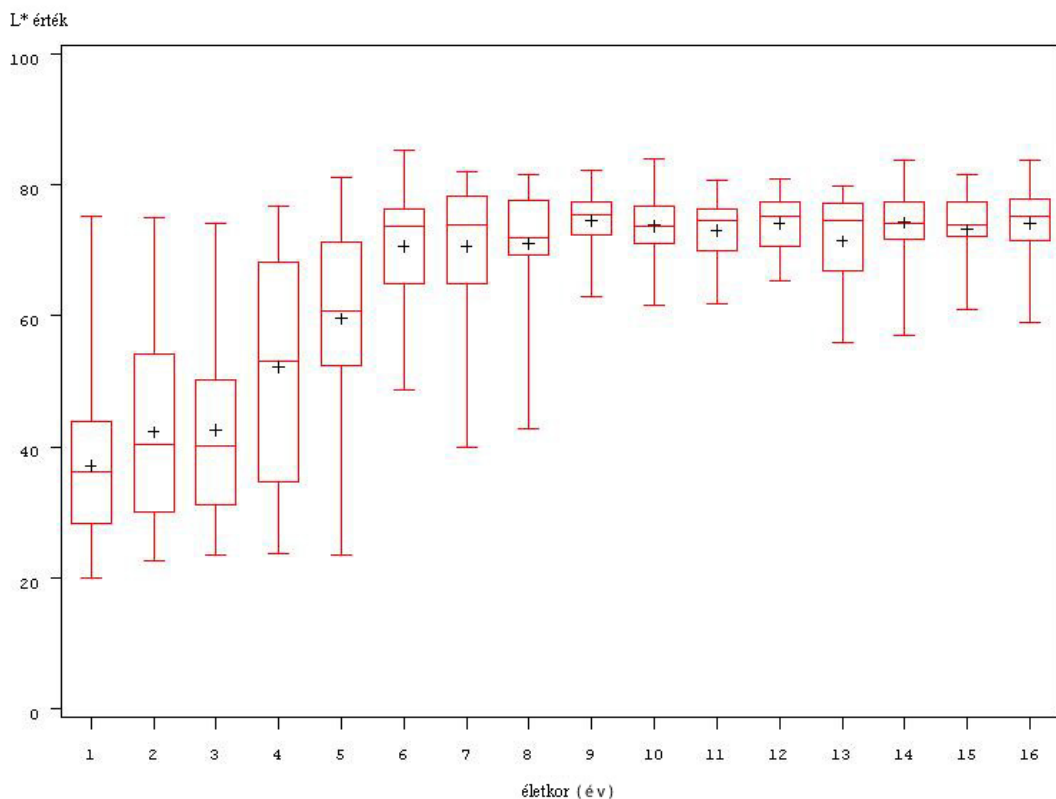
2. ábra. Átlagos világossági értékek az életkor függvényében

Az öszülés dinamikájának grafikus ábrázolása egyértelműen bizonyítja a fiatal és idősebb egyedek színe közötti különbséget. Általánosságban elmondható, hogy a lovak 10 éves korukra érték el a kültakarójuk végleges színét. A folyamatot vizsgálva megállapítható, hogy a szín ebben az esetben küszöbtulajdonságként értelmezhető, hiszen a 10 éves kor, mint küszöbérték jelenik meg a folyamatban.

HÁMORI (1974) bábolnai arab és lipicai lőtörzsekben végzett vizsgálatai is alátámasztják, hogy egyes kancacsaládok egyedei sokkal korábban megöszültek, míg más családokban még a 15-16 éves lovakon sem volt kifejezett az öszülés.

A Szilvásvárad Ménesgazdaságban a gyakorlat szerint, a Lipizzáról származó szürke ménekkel (Favory Allegra, Pluto Prismo, Neopolitano Primavera, Pluto Steaka) való párosításból született csikók korán, hároméves korukban szinte teljesen kiszürkültek.

Lipizzán kizárólag szürke fedezőmének felállítására törekedtek, így ezek a ménnek feltehetően homozigóták. Magyarországon erre vonatkozóan nem történt következetes tenyésztői munka (EGRI Z., 2006. személyes közlés).



3. ábra. Egyedi világossági értékek (L^*) az életkor (év) függvényében

Az őszülés folyamatában az 5-10 éves lovak között tapasztalt nagyfokú variabilitást BODÓ (2001) széleskörű megfigyelései is megerősítik. Tanulmányában erre vonatkozóan megjegyzi, hogy 4-5 éves korban a lipicai populációkban a sötét szürkétől, a szinte teljesen „fehér” egyedekig minden féle színárnyalat fellelhető. Ezt az állapotot jól szemléltetik a 13. képen szereplő eltérő színű lipicai csikók.

Az életkor előrehaladtával jelentkező őszülési folyamat összefüggést mutat a melanomák előfordulásával. SELTENHAMMER (2000) disszertációs téziseiben kihangsúlyozza, hogy az esztétikai szempontoknak alárendelt korai szürkülésre való szelekció helytelen. A Bécsi Spanyol Lovasiskolában tradíciónak számít, hogy a lovasok az egyes bemutatók alkalmával

szinte kizárólag „fehér” színű méneket lovagolnak. A „fehér” szín, a pompa, a gazdagság szimbólumaként számos egyéb barokk típusú lófajta esetében is meghatározó.

A Lovasiskolában dolgozó méneknél kívánatos értékmérő a korai őszülés, így közvetve e tulajdonságra folyik a szelekció.

Amennyiben több kutatócsoport eredményei kapcsán beigazolódik, hogy a korai őszülés összefüggésben áll a melanomák kialakulásának kockázatával, úgy ez a fajta szelekciós eljárás felülvizsgálatra szorul. SÖLKNER et al. (2004) ugyanezen méneseke lóállományán végzett kutatómunkája szerint a melanomák stádiumai és a bőrpigmenthiány jelenléte is szoros összefüggést mutat az életkor előrehaladtával, így közvetve az őszüléssel.



13. kép. Hároméves lipicai csikók (Fotó: Tóth Zs.)

Néhány tenyészállományban, így a Percheron fajtánál is irányított szelekcióval törekedtek az állatok lassú őszülésére. Ennek eredményeképpen a lovak kilenc éves korukra szürkültek ki. Míg egyes fajtáknál előfordul, hogy már három évesen tiszta „fehérek” (SPONENBERG, 1996).

Humán vonatkozású kísérletek alátámasztják, hogy az őszülés kezdete örökletes tulajdonság, amely európaiak esetében legtöbbször negyvenéves kor után jellemző. Ázsiai népcsoportoknál az őszülés harminc és negyven év között kezdődik, míg az afrikai embereknél 5-6 évvel később jelentkezik (KEOUGH – WALSH, 1965).

5. 2. A szőrszál összmelanintartalmának vizsgálata

A dolgozatban elvégzett vizsgálat eredményei nem kizárólag esztétikai szempontok alátámasztására szolgálnak, hiszen a melanin számtalan fontos szereppel bír, a fényvédelem, a látóidegpálya irányítási folyamatai során, illetve szabadgyökök lekötésében is. A melanintartalom meghatározásánál a mintákat két csoportra osztottuk. A szürke és az egyéb színű (pej, fekete, sárga.. stb.) lovakat a világossági értékben való nyilvánvaló eltérés miatt, a melanintartalom meghatározásánál külön vizsgáltuk. Az egyes színosztályokba tartozó véletlenszerűen kiválasztott 54 szőrminta összmelanintartalmára (eu- és feomelanin) vonatkozó statisztikai jellemzők a 8. táblázatban láthatók.

Figyelemreméltó, hogy esetünkben a szinte akromatikusnak mondott szürke szín csekély, de összehasonlítható összmelanintartalmat adott. Ez azzal magyarázható, hogy a szőrzet, illetve a bőr esetében sem alakul ki teljes pigmenthiány az állat élete során. A sötét szürke és egyes szürke minták a pigmentálatlan szőrszálak mellett barna, vagy fekete szőrszálakat is tartalmaztak, így az átlagos összmelanintartalom a szürke egyedeknél 0,00 - 0,09 A500/mg közötti érték volt. Ez minden bizonnyal a szőrszálban termelődött vöröses vagy sárga feomelanin jelenlétét bizonyítja.

Kísérletünk során a sötétszőrű lovak esetében a mért összmelanintartalom érték 0,20 - 0,38 A500/mg között ingadozott. Ezeknél a lovaknál a fenotípusos megjelenésben a barna és a fekete melanin termelődés is jelentőséggel bír. Mindkét csoportba (szürke, szürkétől eltérő színű) tartozó minták átlag és szórásértékei emelkedő tendenciát mutatnak a szín sötétedésével.

8. táblázat.

Az egyes színosztályokba tartozó szőrminták (n=54) összmelanintartalma

Összmelanintartalom (A500/mg)			
Színosztályok	Minta (db)	Átlag	Szórás
Világos szürke	6	0,00	0,00
Sötét szürke	6	0,09	0,01
Legyes szürke	6	0,06	0,02
Világos sárga	6	0,13	0,02
Sötét sárga	6	0,29	0,03
Világos pej	6	0,20	0,04
Sötét pej	6	0,28	0,02
Nyári fekete	6	0,25	0,02
Fekete	6	0,38	0,05

A vizsgálatsorozat második részében a szőrszál eumelanin-tartalmát határoztuk meg (9. táblázat). Míg az előzőekben a szürke lovakból vett szőrminták alacsony összmelaninértéket jeleztek, itt mérhető eumelanin mennyiség nem volt kimutatható (0,00 A350/mg). A melanocitákban termelődő fekete vagy barnás színű pigmentanyag elsősorban a világos pej, a sötét pej, a nyári fekete és a fekete színű lovakból származó szőrmintáknál volt kimutatható. Ezen minták átlagos eumelanin-tartalma: 0,11 - 0,25 A350/mg érték között ingadozott. Sárga egyedek esetében a genetikailag gátolt eumelanin termelődés hatása érzékelhető.

CECCHI et al. (2004) argentín láma szőrének spektrofotométeres elemzésénél hasonló eredményekről számolnak be. Vizsgálataik során az 500nm-en (0,46 - 0,19 A500/mg), illetve a 350nm-en (0,35 - 0,08 A350/mg) mért értékek a fekete szőrtől a vörösesbarnaig csökkenő tendenciát mutattak.

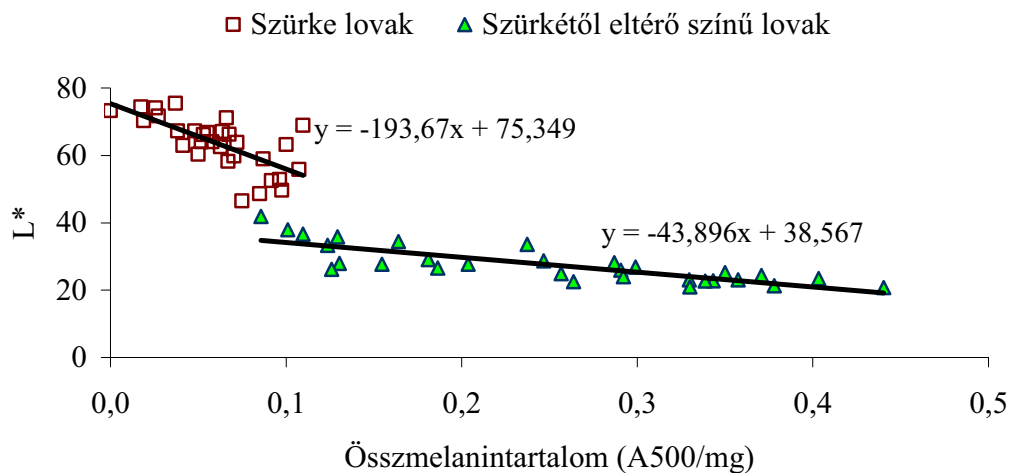
9. táblázat.

Az egyes színosztályokba tartozó szőrminták (n=54) eumelanin-tartalma

Eumelanin-tartalom (A350/mg)			
Színosztályok	Minta (db)	Átlag	Szórás
Világos szürke	6	0,00	0,00
Sötét szürke	6	0,00	0,00
Legyes szürke	6	0,00	0,00
Világos sárga	6	0,03	0,00
Sötét sárga	6	0,02	0,00
Világos pej	6	0,11	0,03
Sötét pej	6	0,17	0,02
Nyári fekete	6	0,20	0,02
Fekete	6	0,25	0,01

5. 2. 1. Az összmelanintartalom és a színértékek összefüggései

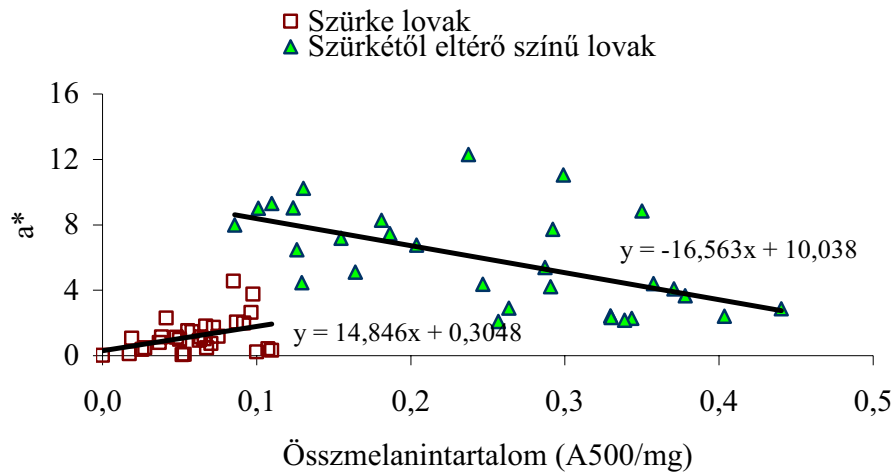
A mennyiségi meghatározás után az összmelanintartalom és az egyes testtájakon mért színértékek (L^* , a^* , b^*) közötti lehetséges összefüggéseket vizsgáltuk. Mindkét csoport (szürke lovak; egyéb színű lovak) esetében negatív ($p < 0,01$) lineáris kapcsolat áll fenn a lószőr összmelanintartalma és az egyes testtájakon átlag L^* értékei között (4. ábra). Egyéb színű lovak esetében a pontokat ábrázolva enyhe görbe alakot feltételeztünk. A másodfokú görbe illesztésével viszont nem kaptunk az egyenestől szignifikáns eltérést ($p = 0,07$). Elsőfokú függvény illesztésével az $R^2 = 0,67$ volt, míg a modellben a másodfokú komponens hozzáadásával ez az érték mindössze 0,04-el nőtt.



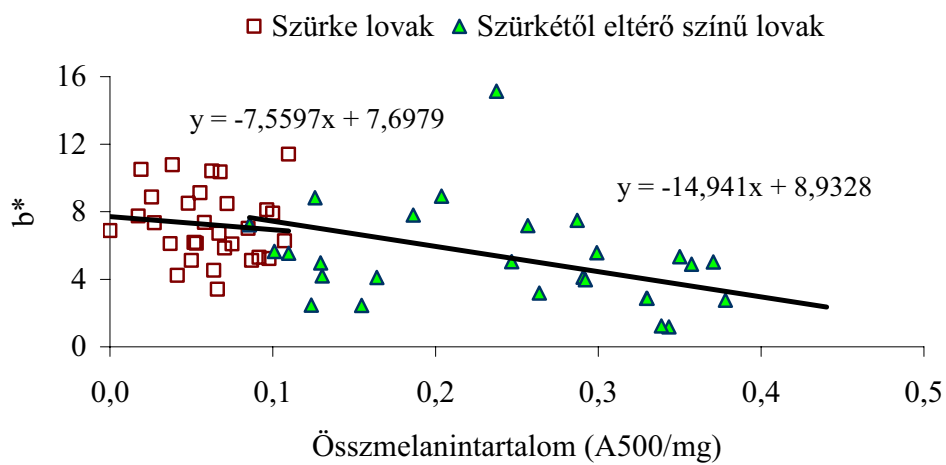
4. ábra. Az összmelanintartalom és az L* érték alakulása

Összehasonlítva a két csoport egyedeit, szürke lovak esetében ($R^2=0,48$) a szürkétől eltérő színű lovakhoz képest ($R^2=0,67$) nagyobb variabilitás tapasztalható. Gyakorlati ismeretek szerint ennek oka, hogy szürke lovaknál a növekvő életkornak megfelelően változó az L* értékeket mérünk, míg a szürkétől eltérő színű lovaknál ez nem jellemző. Kísérleteink során az L* érték csökkenésével nőtt az összmelanintartalom, így ez kevesebb világossági és telítettségi együttható értéket képvisel. WOOLF et al. (1988) arab telivér lovak szőr, illetve a bőrszövet alapján végzett spektrofotométeres vizsgálatával igyekeztek a feomelanin és eumelanin termelődés hipotéziseit alátámasztani.

Az a* értéket tekintve (5. ábra) szintén negatív ($p<0,05$) lineáris kapcsolatot állapítottunk meg. Szürke lovak színében nagyobb variabilitás ($R^2=0,15$) mutatkozott, míg a szürkétől eltérő színű egyedeknél ez mérsékeltebb ($R^2=0,32$). A pigmentáltság szempontjából a b* érték nem mutatott számottevő összefüggéseket a szürke lovaknál ($R^2=0,01$; $p=0,55$), az egyéb színűeknél ellenben szignifikáns összefüggés volt kimutatható ($R^2=0,17$; $p=0,02$) (6. ábra). Humán pigmentációs kísérletek során SHIVER – PARRA (2000) a fentiekhez hasonló összefüggésekről számolt be.



5. ábra. Az összmelanintartalom és az a* érték összefüggése



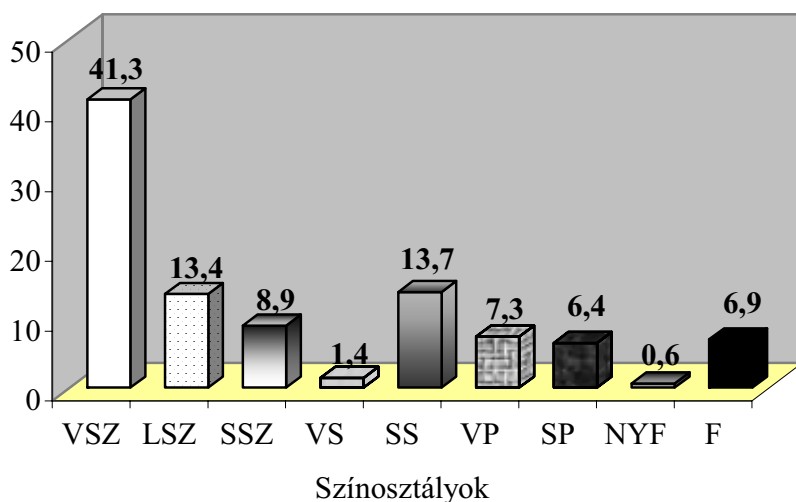
6. ábra. Az összmelanintartalom és a b* érték összefüggése

Az eredményeink alátámasztják, hogy a lószőr spektrofotométerrel vizsgált összmelanintartalma szoros összefüggésben áll az egyes testtájak átlagos L* értékeivel. Az összmelanintartalom növekedése a világossági érték csökkenésével jár, és az alacsony L* érték kevesebb fényintenzitást és fényvisszaverődést jelez.

5. 3. A műszeres színmérés és a szubjektív osztályozás összefüggései

5. 3. 1. Az egyes színosztályok objektív elkülönítése

A lovakat kilenc színosztályba soroltuk: világos szürke, legyes, vagy szeplős szürke, sötét szürke, világos sárga, sárga, pej, sötét pej, nyári fekete, fekete. A dolgozatban többek között arra a kérdésre kerestünk választ, vajon az objektív színmérés milyen mértékben azonosítható a szubjektív osztályba sorolással. Továbbá vizsgáltuk, hogy a négy testtájon mért értékek közül melyek azok, amelyeknek szerepük van az egyes színosztályok, mint megfigyelési csoportok elkülönítésében. A statisztikai osztályba sorolás az egyed csoporton belüli kovariancia mátrix figyelembe vételén alapul. Az egyes színosztályok előzetes (a priori) valószínűségeinek becslése is megtörténik. Mindegyik megfigyelés helyet kap abban az osztályban, amitől a lehető legkisebb négyzetes távolságra található. Az egyes színosztályok priori arányát a 7. ábra szemlélteti.



7. ábra. Az egyes színosztályok priori aránya

VSZ = világos szürke; LSZ = legyes szürke; SSZ= sötét szürke; VS = világos sárga; SS = sötét sárga; VP = világos pej; SP = sötét pej; NYF = nyári fekete; F = fekete

A vizsgálat során a világos szürke egyedek domináltak (41,3 %), a szürkétől eltérő színű egyedek előfordulási aránya 6-13,7 % között volt.

Az egyes színosztályok egymástól való távolsága a csoportok szignifikáns értelemben való elkülönülését mutatja (10. táblázat). Az átló felett találhatóak a szignifikancia vizsgálat eredményei, az átló alatt pedig ezen értékek elkülönítését megkönnyítő jelzéseket alkalmaztunk. Így egyértelmű, mely színek azok, amelyeket a lóútleveél kiállításánál is figyelembe vesznek, illetve melyek azok, amelyek csak árnyalatbeli különbségeket mutatnak. Statisztikai értelemben nem tapasztaltunk szignifikáns eltérést a világos pej - nyári fekete ($p=0,36$), a sötét pej - nyári fekete ($p=0,07$), illetve a nyári fekete - fekete ($p=0,12$) kategória között. A chromaméterrel végzett vizsgálatok eredményei azt bizonyítják, hogy az egyes színállapotok, árnyalatok nem feltétlenül különböznek egymástól. A sötét és világos pej színárnyalat elkülönítésére a műszeres vizsgálat sem alkalmas, hiszen statisztikai értelemben a két árnyalat nem különbözik egymástól.

10. táblázat.

Az egyes színosztályok egymástól mért Mahalanobis távolsága

Színosztály ^a	VSZ	LSZ	SSZ	VS	SS	VP	SP	NYF	F
VSZ		***	***	***	***	***	***	***	***
LSZ	-		***	***	***	***	***	***	***
SSZ	-	-		***	***	***	***	**	***
VS	X	X	X		ns	***	***	***	***
SS	X	X	X	-		***	***	***	***
VP	X	X	X	X	X		ns	ns	***
SP	X	X	X	X	X	-		ns	***
NYF	X	X	X	X	X	-	-		ns
F	X	X	X	X	X	X	X	-	

^aVSZ = világos szürke; LSZ = legyes szürke; SSZ= sötét szürke; VS = világos sárga; SS = sötét sárga; VP = világos pej; SP = sötét pej;

NYF = nyári fekete; F = fekete

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ns: nem szignifikáns

x = eltérő kategória; - = lóútleveiben nem különböztethető meg

A szürke lovakon mért adatok alapján jelentős eltéréseket tapasztaltunk az egyes csoportok között. Statisztikai értelemben a három szürke színosztály között szignifikáns eltérést figyelhettünk meg ($p < 0,001$). A három kategória elkülönítésének fontosságát SÖLKNER et al. (2004) szürke lipicai lovakon végzett vizsgálatai megerősítették, hiszen a fekete és a barna pigmentfoltok aránya mérvadó lehet a melanomák kialakulásában. Esetünkben a két színváltozat (legyes szürke – fekete foltok, szeplős szürke – barna foltok) elkülönítése nem történt meg. A kutatás során túlnyomó többségben legyes szürke egyedeket mértünk, illetve előzetes vizsgálat nem adott statisztikai eltérést ($p < 0,001$) a két változat mérési eredményei között. A jelenség biológiai háttere mindeddig nem tisztázott. Említést érdemel azonban a környezet szerepe is, hiszen bizonyos árnyalatok, színállapotok már környezeti hatásra alakulnak ki. A szeplős vagy a legyesszürke szín megjelenése egyrészt a csikókori színnel, másrészt a napfénnel állhat összefüggésben. A szürke színre való hetero/homozigotizáció szintén kapcsolódhat ezen színváltozatok megjelenéséhez, azonban az erre vonatkozó méneskönyvi vizsgálataink nem tekinthetők pontosnak.

5. 3. 2. A színérték változók jelentősége

A lépcsőzetes diszkriminancia analízis segítségével az előzetes osztályba sorolásáról eldönthető, hogy az elemzésben szereplő változóhalmaz elemei közül, melyek azok a változók, amelyek a minta elmeinek az adott szubjektív osztályozással meghatározott elkülönülését leginkább alátámasztják. A modellbe a változókat egyenként, egymás után illesztő művelet során az alábbi R^2 , F és a kapcsolódó p értékeket kaptuk (11. táblázat). A diszkrimináló változók erőssége alapján a program sorrendet állít fel. Az eredmények azt mutatják, hogy a színek elkülönítésében a nyakon, a lapockán és a hason mért értékeknek van szerepe. Ennek a ténynek a gyakorlati megközelítése szerint az állatok farán mért eredmények, mivel gyakorta ez a legszenyezettebb rész, nem tekinthetők megbízhatónak. Feltételezéseink szerint szerepe lehet az egyes testtájak eltérő módon való ősülésének, illetve szürkétől eltérő színű lovaknál a far világosabb voltának is. A szubjektív – vizuális úton hibásan osztályba sorolt egyedek arányát tekintve elmondható, hogy az általunk besorolt színek megközelítőleg 65 %-os helyességgel tartoznak az előzetes besorolási csoportba. A kilenc színosztály helytelenül kategorizált arányai a 12. táblázatban láthatóak.

11. táblázat.

A lépcsőzetes diszkriminancia analízis eredményei

Színérték ¹	Testtáj	R ² érték	F érték	p
L_3	has	0,89	348,98	***
a_1	nyak	0,76	140,66	***
L_2	lapocka	0,17	112,35	***
a_2	lapocka	0,11	12,21	***
a_3	has	0,06	9,15	**
L_1	nyak	0,05	5,25	**
b_2	lapocka	0,05	3,71	**
b_1	nyak	0,04	2,58	*
C_2	has	0,04	2,13	*
b_3	has	0,03	1,91	ns
C_1	nyak	0,02	1,20	ns
a_4	far	0,02	0,88	ns
C_3	has	0,01	0,74	ns
L_4	far	0,01	0,63	ns
b_4	far	0,01	0,41	ns
C_4	far	0,01	0,33	ns

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ns: nem szignifikáns

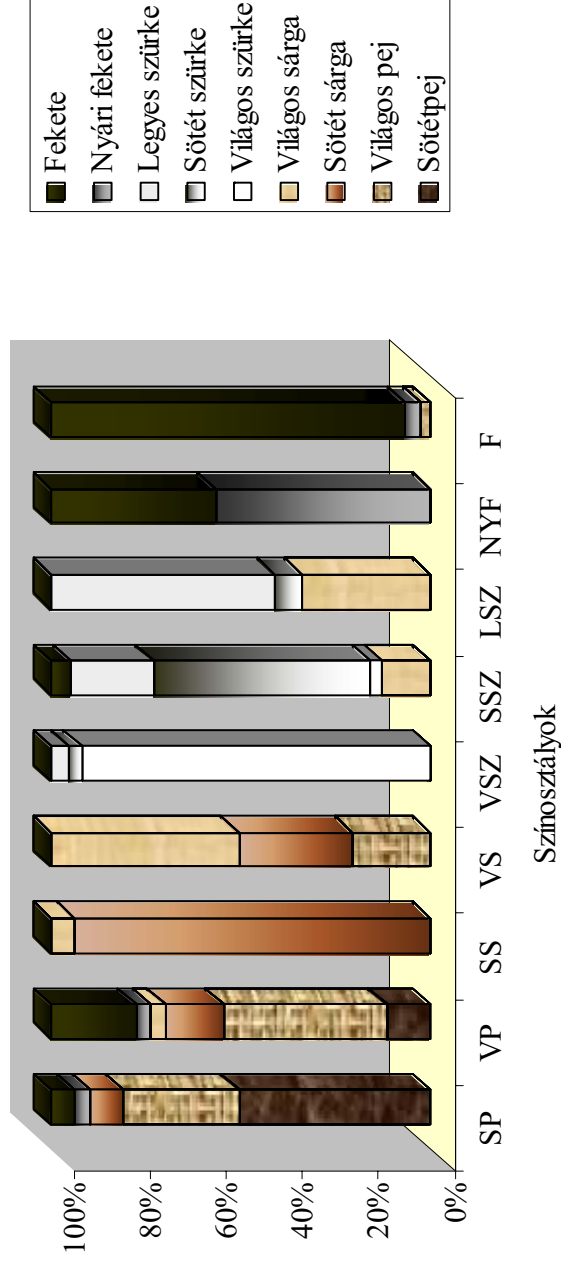
¹ L* = világosság, a* = színtelítettség vöröstől a zöldig, b* = színtelítettség sárgától a kékig, Chroma = összes színtelítettség

12. táblázat.

A helytelenül csoportosított színosztályok aránya

	Színosztály ^a								
	VSZ	LSZ	SSZ	VS	SS	VP	SP	NYF	F
Előzetes becslés	0,41	0,13	0,09	0,01	0,14	0,07	0,06	0,01	0,07
Arány	0,07	0,41	0,49	0,51	0,06	0,51	0,49	0,44	0,06

^a VSZ = világos szürke; LSZ = legyes szürke; SSZ = sötét szürke; VS = világos sárga; SS = sötét sárga; VP = világos pej; SP = sötét pej; NYF = nyári fekete; F = fekete

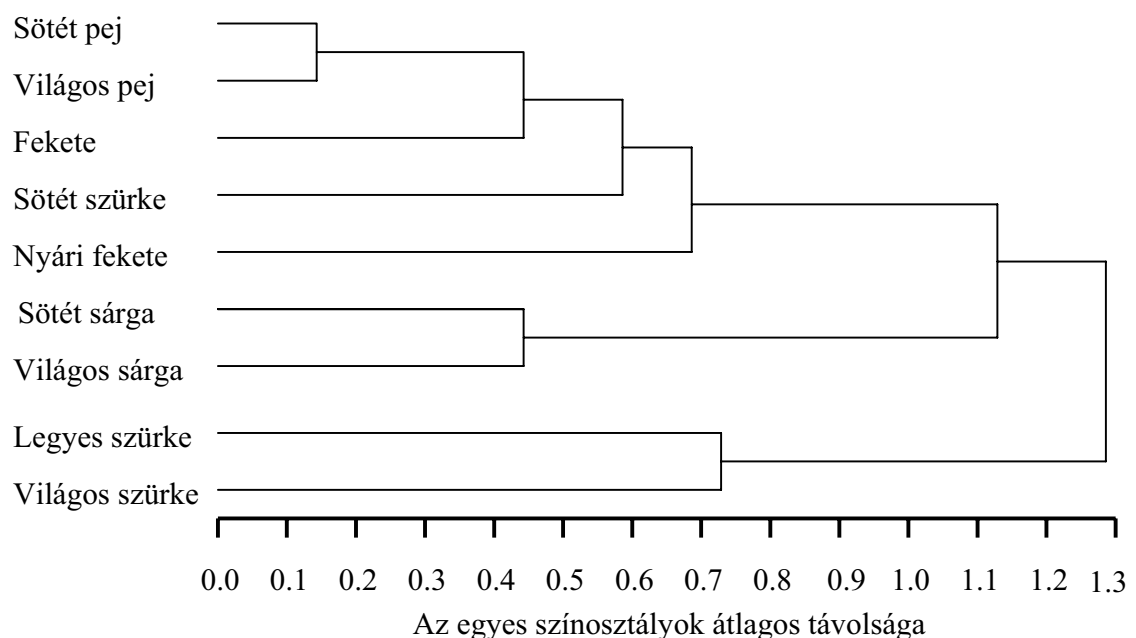


8. ábra. Az egyes színosztályok utólagos csoportosítása

SP = sötét pej; VP = világos pej; SS = sötét sárga; SSZ= sötét szürke; NYF = nyári fekete; LSZ = legyes szürke; F = fekete; VS = világos sárga; VSZ = világos szürke

A 8. ábrán jól látható, hogy a program által felállított új klaszterek melyik színosztályokból tevődnek össze. Példaként említhető az általunk meghatározott sötétpej színosztályba a lovak mindössze 50,5 %-a került helyes besorolásba. A klaszter ezen felül 30,43 %-ban tartalmaz még világos pejt, 8,7 %-ban sötét sárgát, 4,35 %-ban nyári feketét és 6,04 %-ban feketét. A legyes szürke osztály 33 %-ban tartalmazza a világos sárga színosztályt. Ez valószínűleg a szürke lovakon testszerte előforduló barna színű pigmentfoltok miatt kialakult fenotípusra vezethető vissza. Szürke arab telivéreknel különösen gyakran fordulnak elő olyan egyedek, amelyek szőre annyira pigmentált, hogy távolabbról szemlélve szinte sárga megjelenést mutatnak.

A diszkriminancia analízis eredményei alapján a továbbiakban bemutatásra kerülő genetikai paraméterek becslésénél csak a három testtáj értékeit vettük figyelembe. Megállapításainkat alátámasztja a klaszteranalízis során kapott dendrogram (9. ábra). A vizuális megjelenítés egyértelműen utal arra, hogy a világos és legyes szürke színosztályok a többi csoporttól teljesen elkülönülnek.



9. ábra. Az egyes szín csoportok elkülönülését ábrázoló dendrogram

5. 3. 3. A főszínek alapján történő színosztályozás vizsgálata

Az elemzések rávilágítanak arra, hogy az egyes színváltozatok, állapotok és árnyalatok szubjektív elkülönítése számos hibalehetőséget rejt. Így ismételt diszkriminancia vizsgálatot végeztünk el az eredeti kilenc színosztálynak a négy főszínre (szürke, sárga, pej, fekete) való tagolásával. Ezek szerint a szürke főszínhez tartozik a világos, legyes és a sötét szürke. A sárga és a pej szín esetében a sötét és világos színárnyalatokat foglaltuk egybe, míg a pej főszínhez soroltuk a nyári fekete színállapotot is. A fentiekhez hasonló módszertani elvek alapján a következő eredményeket kaptuk. Az egyes színosztályok egymástól való távolságát a 13. táblázat értékeli. Statisztikai értelemben szignifikáns eltérést ($p < 0,001$) tapasztaltunk mind a négy színosztály között.

13. táblázat.

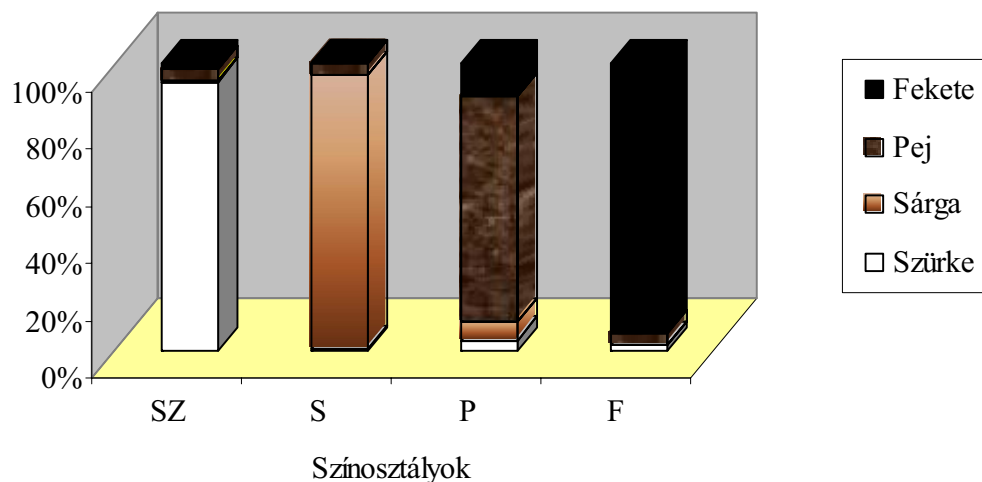
A fő színosztályok egymástól való Mahalanobis távolsága

Színosztályok	Szürke	Sárga	Pej	Fekete
Szürke		***	***	***
Sárga	x		***	***
Pej	x	x		***
Fekete	x	x	x	

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ns: nem szignifikáns

x = eltérő kategória; - = lóútlevelemben nem különböztethető meg

A szubjektív – vizuális úton hibásan osztályba sorolt egyedek arányát tekintve, szürke lovak esetében 6,3 %, sárga lovaknál 3,7 %, pej lovaknál 18,2 %, míg a fekete lovaknál 7,4 %-os értéket tapasztaltunk. Így ez a csoportosítás pontosabb, objektívebb osztályozási módszert biztosít. A 10. ábrán láthatóak a statisztikai program által felállított új klaszterek. Az utólagos csoportosítás alapján a szürke klaszter 0,44 %-ban sárga, 3,7 %-ban pej és 2,19 %-ban fekete egyedet is tartalmaz. A sárga klaszterben mindössze 3,7 %-os arányt képviselő pej színű egyedek a mérőműszer pontosságát támasztják alá, hiszen a két szín a kevert fedőszőrök miatt sok esetben összetéveszthető. A pej klaszterben 6,58 %-ban sárgát és 11,62 %-ban fekete színű egyedet is találunk. A fekete egyedek csoportosítása közel 100 %-os, hiszen mindössze 4 %-ban jelennek meg pej színű egyedek. Mindez a bírálók szubjektív hibájával is összefügghet.



10. ábra. A négy fő színosztály utólagos csoportosítása

SZ= szürke; S=sárga; P= pej; F= fekete

Röviden összefoglalva, a kétféle színosztályozási módszer vizsgálata során számos eltérést tapasztaltunk. A chromaméterrel végzett műszeres vizsgálatok alátámasztják a színgenotípussal azonos főszínek alapján történő egyedazonosítás célravezetőbb a szubjektív színosztályok megjelölésével szemben. A lovak azonosításánál (pl. lóútlelvi kiállítás) a színállapokra, árnyalatokra vonatkozó elnevezések használata számos hibalehetőséget von maga után, így ezek gyakorlatban történő alkalmazása nem ajánlott.

5. 4. A kültakaró színét befolyásoló környezeti és genetikai hatások

Általános vélemény szerint a mendeli, oligogén öröklésű menetek, szemben a poligén kvantitatív tulajdonságokkal, nincsenek alávetve a környezet hatásának, attól úgyszólván függetlenek. Ez az állítás csak részben fogadható el, mert a genetikai adottságok mindig az adott környezetben fejlődnek ki. Így például az évszak, az időjárás és a fény hat a lovak színére. Természetesen nem azokról az alapszínekről van szó, amelyek genetikailag determináltak, hanem bizonyos árnyalatok, színállapotok már környezeti hatásra alakulnak ki.

Előzetes vizsgálataink során (TÓTH et al., 2004; TÓTH, 2005) fenotípusos modellekkel teszteltük a szőrszín kialakító lehetséges környezeti hatásokat. A vizsgálat eredményei

szerint az életkor, ivar, szubjektív színosztály és a fajta egyaránt befolyásolja az egyes színárnyalatok, állapotok, változatok megjelenését. Szürke lovaknál az életkor előrehaladtával egyenes arányban egy ún. öszülési folyamat figyelhető meg, így az életkor az egyik legfontosabb komponens a statisztikai elemzésben. Az ivar szerepeltetése az eltérő környezeti hatások révén indokolt.

A lovak kültakaróját befolyásoló környezeti és genetikai hatások vizsgálatára a 2003-tól 2005-ig tartó mérési eredmények adatbázisát vettük alapul. A diszkriminancia analízis eredményei alapján, az elemzés során a négy főszín alkalmazását tartottuk célravezetőnek. Így összességében hat fajta-szín kombinációt tudunk elkülöníteni: lipicai, shagya arab és arab telivér – szürke; gidrán – sárga; nóniusz – pej és fekete.

A helyenként alacsony egyedszám miatt 4 korcsoportba (4, 8, 12 és 16 évesnél idősebb) sorolt egyedek testtájaira vonatkozó L^* , a^* , b^* és Chroma értékek statisztikai jellemzői a 14. táblázatban láthatóak. A világossági értékek megfelelnek az egyes színek vizuális megjelenésének, így a nagyobb L^* érték a teljesen szürke kültakaróra utal. Szürke lovaknál az életkor előrehaladtával jelentkező progresszív öszülés miatt, az L^* érték tekintetében jelentősebb növekedés tapasztalható. A lipicai, shagya arab és arab telivér lovak esetében becsült világossági értékek megegyeznek, mivel a fajták között nem volt eltérés. A genetikai paraméterbecslés során a táblázat értékei mellett a standard hibákat tüntettük fel. STACHURSKA et al. (2004) fakó konik és bilgoraj lovak esetében, a sötétebb árnyalatot képviselő egyedeknél $L^*=47,5$, míg a világosabb színűknél $L^*=71,95$ értéket mértek. RADÁCSI et al. (2005) magyar szürkemarhák szőrszínének kromaméteres mérésekor hasonló összefüggéseket állapított meg.

Az a^* , b^* és Chroma értékek a szín telítettségét adják meg. A pej és a sárga lovak kültakarójára vonatkozó a^* , b^* és Chroma értékek a szürke egyedekhez viszonyítva magasabbak, ami több vörös és sárga telítettségre utal. Sárga lovaknál mérhető a legmagasabb b^* és Chroma érték. Az a^* színértéket tekintve a szürke (szinte fehér) és fekete lovak kültakarója szinte teljesen akromatikus jelleget mutat. Az életkor növekedésével a vörös halványodása és a sárga csekély mértékű erősödése figyelhető meg.

14. táblázat.

Az egyes színosztályokra vonatkozó statisztikai mérőszámok

Fajta ^a	Szín ^b	n	Kor (év)	Színértékek ¹			
				L*	a*	b*	Chroma
Átlag ± Standard hiba							
AT	SZ	32	4	55,67±1,60 ^A	1,68±0,21 ^a	5,57±0,40	5,93±0,39
			8	68,64±1,44 ^B	1,18±0,20 ^b	6,73±0,36	6,94±0,36
			12	69,01±1,56 ^B	1,48±0,21 ^b	7,48±0,37	7,65±0,37
			16	70,88±1,81 ^B	1,22±0,23 ^b	7,78±0,41	7,96±0,40
SA	SZ	95	4	55,67±1,60 ^A	1,39±0,16 ^a	5,56±0,30	5,88±0,29
			8	68,64±1,44 ^B	0,89±0,17 ^b	6,72±0,30	6,88±0,28
			12	69,01±1,56 ^B	1,19±0,18 ^b	7,47±0,32	7,60±0,31
			16	70,88±1,81 ^B	0,93±0,20 ^b	7,77±0,34	7,91±0,33
L	SZ	81	4	55,67±1,60 ^A	0,91±0,20 ^a	4,56±0,37	4,73±0,36
			8	68,64±1,44 ^B	0,42±0,18 ^b	5,73±0,32	5,73±0,31
			12	69,01±1,56 ^B	0,71±0,18 ^b	6,47±0,32	6,44±0,31
			16	70,88±1,81 ^B	0,45±0,20 ^b	6,77±0,34	6,75±0,33
G	S	47	4	29,50±0,48	8,65±0,25	11,53±0,43	14,51±0,70
			8	29,75±0,48	8,54±0,26	11,60±0,43	14,54±0,70
			12	30,00±0,48	8,50±0,28	11,67±0,43	14,57±0,40
			16	30,25±0,48	8,52±0,27	11,74±0,43	14,60±0,40
N	P	57	4	23,83±0,50 ^A	4,58±0,28 ^a	4,79±0,47	6,73±0,52
			8	24,08±0,50	4,47±0,28 ^b	4,86±0,47	6,76±0,52
			12	24,33±0,50	4,43±0,29 ^b	4,93±0,47	6,79±0,52
			16	24,59±0,50 ^B	4,45±0,28 ^b	5,00±0,47	6,82±0,52
N	F	14	4	20,64±0,44 ^A	2,18±0,24 ^a	0,92±0,40	2,35±0,44
			8	20,89±0,44	2,07±0,24 ^b	0,99±0,40	2,38±0,44
			12	21,14±0,44	2,03±0,25 ^b	1,06±0,40	2,41±0,44
			16	21,40±0,44 ^B	2,04±0,25 ^b	1,13±0,40	2,45±0,44

^a AT = arab telivér; SA = shagya arab; L = lipicai; G = gidrán; N = nónius; ^b VSZ = világos szürke; LSZ = legyes szürke; SSZ = sötét szürke

¹ L* = világosság, a* = színtelítettség vöröstől a zöldig, b* = színtelítettség sárgától a kékig, Chroma = összes színtelítettség

^{A-B, a-b} jelölés az egyes színértékekben való szignifikáns eltérést ($P < 0,01$ és $P < 0,05$) szemlélteti

A far értékei a diszkriminancia analízis során nem bizonyultak statisztikai szempontból fontosnak, így a genetikai paraméterek becslését három testtáj (nyak, lapocka, has) figyelembevételével végeztük el. A genetikai paraméterbecslés során a statisztikai modell fix hatásainak szignifikancia értékeit a 15. és a 16. táblázat tartalmazza. Látható, hogy nem minden hatás, illetve interakció volt szignifikánsan eltérő. A felsorolt fix hatások statisztikai elemzése során igazolódott, hogy a kültakaró színének variabilitása összefügg az állatok életkorával, ivarával és befolyásolja a mérési évszak (nyári, vagy téli szőr) is.

15. táblázat.

A genetikai modell fix hatásainak szignifikancia értékei

Fix hatások (1)			
Színérték ¹	Ivar	Életkor	Mérési évszak
L*	**	**	**
a*	*	*	*
b*	ns	ns	*
Chroma	ns	ns	*

¹ L* = világosság, a* = színtelítettség vöröstől a zöldig, b* = színtelítettség sárgától a kékig, Chroma = összes színtelítettség

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ns: nem szignifikáns

16. táblázat.

A genetikai modell fix hatásainak (interakciók) szignifikancia értékei

Fix hatások (2)		
Színérték ¹	Életkor * mérési évszak	Életkor * ivar
L*	*	*
a*	**	ns
b*	ns	ns
Chroma	ns	ns

¹ L* = világosság, a* = színtelítettség vöröstől a zöldig, b* = színtelítettség sárgától a kékig, Chroma = összes színtelítettség

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ns: nem szignifikáns

17. táblázat.

Az ivar hatása az egyes színértékekre

Fajta ^a	Ivar ^b	n	Színértékek ¹			
			L*	a*	b*	Chroma
Átlag ± Standard hiba						
AT	1	18	71,11±1,70 ^A	1,42±0,26 ^a	7,66±0,32	7,55±0,45
	2	24	63,51±1,52 ^B	1,24±0,25 ^b	6,62±0,36	6,82,±0,29
SA	1	31	69,65±1,49 ^A	1,17±0,18 ^a	7,51±0,24	7,60±0,42
	2	64	61,23±1,31 ^B	1,31±0,15 ^b	6,78±0,40	6,93±0,35
L	1	19	72,44±1,76 ^A	0,91±0,14 ^A	7,74±0,39	7,70±0,31
	2	62	65,35,±1,58 ^B	1,40±0,21 ^B	6,23±0,22	6,34±0,24
G	1	5	30,24±0,31	8,78±0,23	11,50±0,36	14,88±0,50
	2	42	28,67±0,51	8,44±0,26	11,32±0,43	14,40±0,64
N	1	13	21,34±0,51 ^A	2,32±0,24 ^A	1,01±0,12 ^A	2,53±0,31 ^A
	2	58	23,90±0,50 ^B	4,44±0,28 ^B	5,23±0,31 ^B	6,34±0,53 ^B

^a AT = arab telivér; SA = shagya arab; L = lipicai; G = gidrán; N = nóniusz; ^b 1 = mén; 2 = kanca

¹ L* = világosság, a* = színtelítettség vöröstől a zöldig, b* = színtelítettség sárgától a kékig, Chroma = összes színtelítettség

^{A-B, a-b} jelölés az egyes színértékek szignifikancia értékei (nagybetű: P<0,01 és kisbetű: P<0,05)

A 17. táblázat alapján látható, hogy az ivar befolyásoló tényező a színértékek tekintetében. Vizsgálataink során, a szürke mének javarészt 10 év felettiek voltak, így az öszülési folyamat végső stádiumában mértük őket. Arab telivér, shagya arab mének átlagértékei magasabbak (P<0,05) voltak a kancák eredményeinél. Lipicaiak esetében erre vonatkozóan hasonló összefüggéseket állapítottunk meg (P<0,01). Szeplős, vagy legyes szürke mén nem fordult elő, amit gyakorlati tapasztalataink szerint az eltérő tartási körülmények indokolhatnak. Egyedül a nóniusz fajtájú mének mutattak szignifikánsan alacsonyabb színértékeket. Gidrán lovaknál szignifikáns eltérés nem volt kimutatható. Általánosan kijelenthető, hogy az ivarnak biológiai értelemben nincsen hatása a színre, esetenként eltérő tenyésztési szempontok alapján történik a kancák és a mének válogatása.

18. táblázat.

A mérési évszak hatása az egyes színértékekre

Fajta ^a	Mérési évszak ^b	Színértékek ¹			
		L*	a*	b*	Chroma
Átlag ± Standard hiba					
AT	1	60,75±1,90 ^A	1,28±0,12 ^a	7,63±0,31 ^a	7,98±0,41 ^a
	2	64,22±1,58 ^B	0,88±0,15 ^b	6,59±0,24 ^b	6,62±0,36 ^b
SA	1	58,91±2,22 ^a	1,66±0,21	5,67±0,40 ^a	5,88±0,32 ^a
	2	64,73±1,87 ^b	1,45±0,16	6,82±0,28 ^b	6,97±0,25 ^b
L	1	62,15±1,41 ^A	0,73±0,17 ^a	6,41±0,30 ^a	6,50±0,36 ^a
	2	66,06±0,98 ^B	1,18±0,19 ^b	7,75±0,36 ^b	7,83±0,31 ^b
G	1	30,36±0,26	8,64±0,21	12,01±0,56	14,93±0,44
	2	29,43±0,35	8,10±0,32	11,43±0,62	14,50±0,61
N	1	23,52±0,45 ^a	3,51±0,17 ^a	3,72±0,30 ^A	5,67±0,55 ^A
	2	20,11±0,60 ^b	2,34±0,26 ^b	1,65±0,42 ^B	2,73±0,51 ^B

^a AT = arab telivér; SA = shagya arab; L = lipicai; G = gidrán; N = nóniusz; ^b 1 = téli szőr; 2 = nyári szőr

¹ L* = világosság, a* = színtelítettség vöröstől a zöldig, b* = színtelítettség sárgától a kékig, Chroma = összes színtelítettség

^{A-B, a-b} jelölés az egyes színértékek szignifikancia értékei (nagybetű: P<0,01 és kisbetű: P<0,05)

A téli szőr, illetve a nyári szőr színértékeire vonatkozóan szignifikáns eltérést állapítottunk az egyes fajták esetében (18. táblázat). Kivételt képez ezalól a sárga gidrán. A környezeti hatások esetében a napsugárzás élettani hatása tisztázatlan. A 14. kép kapcsán felmerül a kérdés, vajon a genetikai szabályozás alatt álló pigmenttermelődés, milyen mértékben függ össze az UV sugarak hatásaival, illetve milyen szövettani változásoknak tudható be a pigmentálatlan terület. Látható, hogy az egész évben nyereg alatt jártatott ló szőre a nyereg alatt, azaz a napsugárzástól védett területen teljesen kifehéredett, míg a test további felületén a legyes szürke lovakra jellemzően a pigmentfoltok szórtan helyezkednek el.



14. kép. A nyeregtájékon kialakult világosabb szőrzet (Fotó: Tóth Zs.)

A genetikai variabilitás elemzésénél, szürke lovaknál az L^* érték esetében tapasztalt variabilitás teljes/vagy nagy hányada a fajtán belüli hatásnak tulajdonítható. Így az egyes vizsgáltba foglalt populációk alapján a szürke szín fajtától függetlennek tekinthető. A gyakorlatban azonban eltérés figyelhető meg az egyes fajták őszülési folyamatában. A vizsgált genetikai paraméterek arra utalnak, hogy jelentős mérvű variabilitás poligénis öröklődés útján adódik át (19. táblázat).

Kétségtelen, hogy magát a szürke színt oligogénis mendeli öröklésment alakítja ki, a színért felelős gént a ló 25. kromoszómáján lokalizálták. Azonban a progresszív őszülés, mint folyamat, illetve a szürke szín változatainak vizsgálatakor, és nemcsak egy adott főszín kapcsán figyelembe kell vennünk a háttérgének (AA , Aa , aa , EE , Ee , ee , Gg , GG) szerepét is. PIELBERG et al. (2005) legfrissebb tudományos eredményközlése a G lokuszon 8 SNP jelenlétét bizonyította, ami a színgén esetében több lehetséges allélkombinációt eredményezhet. Jelen esetben ez adta az okot a poligénis háttér valószínűsítésére.

19. táblázat.

Az egyes színértékek genetikai paraméterei szürke lovaknál

Testtáj ¹	h^2_b ²	h^2_a	r	h^2_t
Nyak				
L*	0,00±0,00	0,49±0,17	0,81±0,03	0,49±0,17
a*	0,20±0,18	0,47±0,14	0,63±0,05	0,57±0,15
b*	0,09±0,10	0,21±0,14	0,27±0,06	0,28±0,14
Chroma	0,12±0,12	0,17±0,13	0,24±0,06	0,27±0,15
Lapocka				
L*	0,00±0,00	0,45±0,18	0,87±0,02	0,45±0,18
a*	0,15±0,15	0,48±0,15	0,68±0,04	0,56±0,15
b*	0,05±0,06	0,22±0,06	0,22±0,06	0,26±0,08
Chroma	0,07±0,08	0,20±0,06	0,20±0,06	0,25±0,09
Has				
L*	0,00±0,00	0,49±0,18	0,88±0,02	0,49±0,18
a*	0,09±0,10	0,43±0,14	0,65±0,04	0,47±0,14
b*	0,05±0,07	0,13±0,12	0,36±0,06	0,17±0,13
Chroma	0,07±0,08	0,09±0,11	0,32±0,06	0,15±0,13
Átlag ³				
L*	0,00±0,00	0,49±0,17	0,90±0,01	0,49±0,18
a*	0,16±0,16	0,52±0,15	0,71±0,04	0,60±0,14
b*	0,08±0,09	0,23±0,14	0,34±0,06	0,30±0,14
Chroma	0,11±0,11	0,20±0,13	0,31±0,06	0,29±0,15

¹ L* = világosság, a* = színtelítettség vöröstől a zöldig, b* = színtelítettség sárgától a kékig, Chroma = összes színtelítettség

² h^2_b = fajták közötti öröklődhetőség, h^2_a = fajtan belüli öröklődhetőség, r = ismételhetőség, h^2_t = összetett öröklődhetőség

³ Átlag: a három testtáj színértékeinek átlagolásából számított paraméter

Lipicai populációban CURIK et al. (2002) a melanomák és a világossági érték közötti genetikai összefüggést vizsgálva hasonló következtetésre jutottak. Az L* érték közepes mértékű öröklődhetőségről ($h^2=0,46\pm0,09$) számolt be, bizonyítva az öröklődésben szerepet játszó poligénes hatások jelentőségét.

A szürkétől eltérő színű lovaknál a genetikai variabilitás nagyobb hányada a színosztályok közötti eltérésekből adódott, amely a nagyhatású gének szerepét bizonyítja. A színosztályok közötti öröklődhetőségi érték 0,70 - 0,80 között változott (20. táblázat). Figyelembe véve a standard hiba mértékét a becsült h^2 értékek 5 %-os szinten szignifikánsnak bizonyultak. Feltételezhetően az alacsony elemszám miatt, a színosztályon belüli öröklődhetőségi érték esetében (0,21 - 0,34) nullától eltérő genetikai variabilitás nem volt kimutatható. Így a poligénes jelleg statisztikai értelemben nem alátámasztott.

Szürke lovaknál az a^* , b^* és Chroma esetében (19. táblázat) a fajtán belüli öröklődhetőség közepes értéket képvisel, viszont a három fajta között variabilitás nem tapasztalható. Összehasonlítva az a^* -val, a b^* és a Chroma esetében alacsonyabb ismételhetőségi értékeket becsültünk, ami az ismételt mérések között, környezeti hatásra fellépő jelentős variabilitást mutatja.

A sárga, pej és fekete színű lovaknál ugyanezen kromatikus színértékek esetében a becsült színosztályon belüli öröklődhetőség közel nullával egyenlő, míg a színosztályok közötti érték 0,79 - 0,85 között változik. A szürke populációnál becsült magasabb ismételhetőségi értékek azt jelzik, hogy a progresszív öszülési folyamatból eredően nagyobb variabilitás tapasztalható a szürke lovaknál, mint a szürkétől eltérő színű lovak esetében.

20. táblázat.

Az egyes színértékek genetikai paraméterei szürkétől eltérő színű lovaknál

Testtáj ¹	h^2_c ²	h^2_a	r	h^2_t
Nyak				
L*	0,76±0,19	0,21±0,16	0,38±0,10	0,81±0,15
a*	0,83±0,19	0,00±0,00	0,45±0,09	0,83±0,14
b*	0,80±0,16	0,00±0,00	0,31±0,10	0,80±0,16
Chroma	0,82±0,15	0,00±0,00	0,38±0,10	0,82±0,15
Lapocka				
L*	0,70±0,21	0,00±0,00	0,32±0,10	0,70±0,21
a*	0,80±0,16	0,00±0,00	0,27±0,10	0,80±0,16
b*	0,79±0,17	0,00±0,00	0,30±0,10	0,79±0,17
Chroma	0,80±0,16	0,00±0,00	0,30±0,10	0,80±0,16
Has				
L*	0,72±0,21	0,34±0,22	0,58±0,08	0,81±0,15
a*	0,81±0,16	0,00±0,00	0,42±0,09	0,81±0,16
b*	0,80±0,16	0,05±0,18	0,50±0,08	0,81±0,16
Chroma	0,81±0,15	0,00±0,00	0,50±0,08	0,81±0,15
Átlag ³				
L*	0,80±0,16	0,21±0,20	0,56±0,08	0,84±0,13
a*	0,85±0,13	0,00±0,00	0,45±0,09	0,85±0,13
b*	0,84±0,13	0,00±0,16	0,55±0,08	0,84±0,14
Chroma	0,85±0,13	0,00±0,00	0,54±0,08	0,85±0,13

¹ L* = világosság, a* = színtelítettség vöröstől a zöldig, b* = színtelítettség sárgától a kékig, Chroma = összes színtelítettség

² h^2_c = színosztályok közötti öröklődhetőség, h^2_a = színosztályon belüli öröklődhetőség, r = ismételhetség, h^2_t = összetett öröklődhetőség

³ Átlag: a három testtáj színértékeinek átlagolásából számított paraméter

Röviden összefoglalva megállapítható, hogy ellentétben a szürke egyedekkel a sárga, pej és fekete színű lovaknál az a*, b* és Chroma színértékeknél a poligén hatás kevésbé érvényesül. A genetikai variabilitás a nagyhatású gének által kialakított színosztályokból adódik. A szürke egyedek megjelenésében figyelemreméltó eltéréseket tapasztalhatunk a ménéslátogatások során.

A genetikai paraméterek becslésénél azért alkalmaztunk mindössze egy színosztályt (szürke), mivel a számos színváltozat, állapot és árnyalat kialakításában résztvevő háttér génnek nem pontosan ismertek. Azzal a kérdéssel, vajon a pigmentszemcsék előfordulása, alakja, száma befolyásolja-e (RUSSEL, 1939) az L^* érték által előidézett öröklött variabilitást, nem foglalkoztunk a dolgozatban. A humán pigmentációs kísérletek eredményei arra utalnak, hogy a melanoszómák számában, méretében és elhelyezkedésében az egyedi eltérések mennyiségileg is meghatározhatók (STURM et al., 2001). Nem lenne tehát meglepő, ha ezek a tényezők öröklődő tulajdonságok lennének, és szoros összefüggést mutatnának a vizsgálatban szereplő L^* értékkel. Az a^* , b^* és Chroma esetében a poligénes hatás kevésbé igazolható. A genetikai variabilitás csak a színosztályok között volt mérhető.

6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

- Lovak esetében a kültakaró színében tapasztalható **nagy fenotípusos variabilitás** általánosan ismert tény. A színeknek hagyományosan **kategorialis** tulajdonságként való kezelése, a szubjektív megítélésből eredően félreértésre ad lehetőséget. Fizikai értelemben a szín mérése folytonos skálán spektrofotométer vagy kromaméter segítségével végezhető. A kültakaró **színének számszerűsítése** kromaméter alkalmazásával biztonsággal kivitelezhető. Hazánkban a **CIE L*a*b*** színmérő rendszer került szabványosításra, amely lovak színének mérésére is megfelelő eszköznek bizonyul.
- A **progresszív őszülési** folyamat hátterének jellemzésére a **növekedési függvények** megfelelőek. A folyamatot leíró függvények R^2 értékeit figyelembe véve az egyedi, illetve az átlagos világossági értékek tekintetében is egyaránt a **Richards függvény** volt a legjobban illeszthető. Az őszülés dinamikájának grafikus ábrázolása egyértelműen rávilágít a fiatal és idősebb egyedek színe közötti különbségre, így az életkor, mint kovariáns tényező fontosságára. A lipicai populáció egyedei a kültakaró **végleges színét** 10 éves kor körül érik el. A folyamatot vizsgálva megállapítható, hogy a szín ebben az esetben küszöbtulajdonságként értelmezhető, hiszen a 10 éves kor, mint **küszöbérték** jelenik meg a folyamatban.
- A **spektrofotométeres** vizsgálat arra utal, hogy a fekete, a sötét pej és a világos pej kültakaróval rendelkező lovak szőrszíne, mind a melanintermelődés intenzitásával, mind pedig a különböző melanoszómák speciális morfológiai tulajdonságaival áll szoros összefüggésben. Szoros összefüggést tapasztaltunk a szőrzet **pigmentáltsága** és a kültakaró **L* értéke** között, amely a szőr összmelanintartalmának öröklődésében szerepet játszó több gén együttes hatásmechanizmusára utal. Kevés ismeretanyag áll rendelkezésünkre arra vonatkozóan, vajon a **pigmentszemcsék** előfordulása, alakja, száma befolyásolja-e az L* érték által jelzett öröklött variabilitást. Humán pigmentációs kísérletek eredményei szerint a melanoszómák számában, méretében és elhelyezkedésében az egyedi eltérések osztályozhatóak.

Így ez a további laborvizsgálatokat igénylő kutatómunka számos új ismeretet nyújthat a pigmentszintézis biokémiai és genetikai hátterének elemzéséhez. Feltételezéseink szerint ezek a tényezők szintén jól öröklődő tulajdonságok, és szoros összefüggést mutatnak a világossági értékkel.

- A **műszeres mérés** eredményeinek diszkriminancia analízissel történő értékelése alátámasztja, hogy a szubjektív színosztályozás (9 csoport) számos hibalehetőséget jelent. A vizuális úton helytelen osztályba sorolt egyedek arányát tekintve elmondható, hogy az előzetes színcsoportosítás közel 65 %-ban tekinthető mértékadónak. Ez az alacsony érték újabb elemzés szükségességére utal. A 4 főszín alapján elvégzett vizsgálattal lényegesen nagyobb pontosságot értünk el az egyes színek besorolását tekintve. Az eredmények alapján megállapítható, hogy a vizuális úton, szubjektív véleményezéssel kialakított színosztályok elkülönítésében a nyakon, lapockán, illetve a hason mért színértékek mérvadóak.
- A vizsgált színértékek közül a világossági értékek (L^*) voltak a legerősebben diszkrimináló változók. A kromaméterrel végzett vizsgálatok alátámasztják a főszínek alapján történő egyedazonosítás pontosságát a **szubjektív színosztályok** használatával szemben. A lovak azonosításánál (pl. lóútlevel kiállítása) a színállapotr, változatra és árnyalatra vonatkozó elnevezések gyakorlatban történő **alkalmazása nem ajánlott**. A pej és a sárga szín közötti különbség tekintetében a barnás színű rövid szőrök alapján megállapítható, hogy a pejhez viszonyítva a sárga több vörös és sárga színkomponenst tartalmaz.
- A szőrszint befolyásoló hatások statisztikai elemzése során igazolódott, hogy a kültakaró színének variabilitása összefügg az állatok **életkorával**, **ivarával** és befolyásolja a **mérési évszak** (nyári, vagy téli szőr) is. Általánosan kijelenthető, hogy az ivarnak biológiai értelemben nincsen hatása a színre, esetenként eltérő tenyésztési szempontok alapján történik a kancák és a mének válogatása. A tartási körülmények szintén indokolhatják az eltéréseket.

- Szürke lovaknál az L^* érték esetében tapasztalt genetikai variabilitás teljes/vagy nagy hányada a **faján belüli hatásnak** ($h^2_a = 0,45 - 0,49$) tulajdonítható. Ez bizonyítja, hogy jelentős mérvű variabilitás **poligénes** öröklődés útján adódik át. Ez a megállapítás szervesen kötődik a legfrissebb tudományos eredményekhez, amelyek a G lokuszon 8 SNP kimutatásával foglalkoznak. A színgén esetében ezek több allélkombinációt eredményezhetnek. Így a minimális szóba jöhető génhelyek és allélkombinációik (AA, Aa, aa, EE, Ee, ee, Gg, GG) mellett más poligén komponensekkel is számolhatunk.
- A szürkétől eltérő színű lovaknál az L^* értéket tekintve a genetikai variabilitás nagyobb hányada a színosztályok közötti eltérésből adódott ($h^2_c = 0,70 - 0,80$), amely a **nagyhatású gének** szerepét bizonyítja. Az L^* -re vonatkozó színosztályokon belüli alacsony öröklődhetőségi érték ($h^2_a = 0,21 - 0,34$) pedig a genetikai variabilitás poligénes öröklődésére utal.
- Evolúciós szempontból a kültakaró színének változását tekintve, a nagyhatású gének szerepe elsősorban a környezethez való adaptáció során mutatkozik meg. Ez a folyamat hosszú időszíkon értelmezhető. A mai nagyfokú fenotípusos variabilitás kialakulása viszont az eltérő mértékben expresszálandó háttérgének jelentőségét igazolja.

7. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

A lovak színöröklődésének tanulmányozása folyamatosan tart, lévén a szín egyike azon értékmérő tulajdonságoknak, amelyek **Mendel** törvényszerűségeit alátámasztották. Számos, a kültakaró színéhez kapcsolódó biológiai folyamat esetében elmondható, hogy a tapasztalati megfigyelés mellett **kevés objektív** információ áll rendelkezésünkre.

A **kromaméter** a mezőgazdaság és az ipar számos területén való sokoldalú felhasználhatóságán túl, az egyes állatfajok - esetünkben a lovak - szőrszínének, pigmentáltságának megállapításához is megfelelő eszközként szolgál. A szubjektív színosztályozás mellett így a **szőrszín számszerűsítése** is kivitelezhető, szemben az eddigi kizárólagos kvalitatív értelmezéssel.

A 2002-2005 közötti időszakban elvégzett kísérlet során a vizsgálatok eredményeiből az alábbi új tudományos eredmények állapíthatók meg:

1. Szürke lipicai lovak esetében az **őszülés dinamikájának** meghatározása növekedési függvények illesztésével történt. Az egyedi, illetve az átlagos világossági értékek tekintetében is egyaránt a Richards féle növekedési függvény volt a legjobban illeszthető. Vizsgálatainkban az életkor előrehaladtával, 10 éves kor körül érik el a lovak végleges színüket, amelyet nagyfokú **genetikai variabilitás** jellemez. Mindez feltételezhetően összefüggésben áll a szürke lovak genomjában jelen levő, születéskor és azt követően változó ideig fenotípusosan is látható, változó mértékben kifejeződő háttér génnek hatásaival, ezek homo-, vagy heterozigóta formában való előfordulásával.

2. Spektrofotométeres vizsgálatok során a szinte akromatikusnak nevezhető szürke szőrminták esetében csekély de összehasonlítható melanin tartalmat mértünk. Sötétszőrű lovak esetében a mért **összmelanintartalom** 0,20 - 0,38 A500/mg között változott. Mindkét csoport (szürke lovak; egyéb színű lovak) esetében negatív ($p < 0,01$) lineáris kapcsolatot állapítottunk meg a lószőr összmelanin tartalma és az egyes testtájakon mért átlagos L^* érték között.

3. A **folytonos változóként** kezelt szín helytelen osztályozása mérsékli a statisztikai becslés pontosságát. A műszeres vizsgálatok a **főszínek** alapján történő egyedazonosítás objektivitását bizonyítják, a **szubjektív színosztályok** megjelölésével szemben. A lovak azonosításánál (pl. lóútlevél kiállítása) a színállapotr, árnyalatra vonatkozó elnevezések használata számos hibalehetőséget von maga után, így ezek gyakorlatban történő alkalmazása nem ajánlott.

4. A rövidszőrök alapján gyakran nehezen megkülönböztethető **sárga** és **pej** főszínek rövid szőrei műszeres méréssel egyértelműen **elkülöníthetőek**, mivel a sárgában több a feomelanin által termelt vörös és a sárga színkomponens.

5. **Diszkriminancia analízis** eredményei alapján az egyes színosztályok elkülönítésében a nyakon, a lapockán és a hason mért színértékeknek (L^* , a^* , b^*) van szerepe.

6. A szőrszint befolyásoló hatások statisztikai elemzése során igazolódott, hogy a kültakaró színének variabilitása összefügg az állatok **életkorával**, **ivarával** és befolyásolja a **mérési évszak** (nyári, vagy téli szőr) is.

7. **Szürke lovaknál** a genetikai variabilitás elemzésénél az L^* érték esetében tapasztalt variabilitás teljes/vagy nagy hányada a fajtán belüli hatásnak ($h^2_a = 0,45 - 0,49$) tulajdonítható. Az a^* , b^* és Chroma esetében a fajtán belüli öröklődhetőség közepes értéket képvisel, e tekintetben a három fajta között variabilitás nem tapasztalható. A **szürkétől eltérő színű lovaknál** a világossági érték esetében becsült genetikai variabilitás nagyobb hányada a színosztályok közötti eltérésből adódott, amely a nagyhatású gének szerepét bizonyítja. A színosztályok közötti öröklődhetőségi érték $0,70 - 0,80$ között változott. Feltételezhetően az alacsony elemszám miatt, a színosztályon belüli öröklődhetőségi érték esetében ($h^2_a = 0,21 - 0,34$) nullától eltérő genetikai variabilitás nem volt kimutatható. Így a poligénes jelleg statisztikai értelemben nem alátámasztott.

8. ÖSSZEFOGLALÁS

A fenotípusos megjelenést tekintve, a kültakaró színeződése jelentős szereppel bír az egyes állatfajok evolúciós folyamatában. A vadállatok kültakarójának színe adott fajon belül általában megegyezik, míg a háziállatok esetében számos különféle színváltozat fordul elő. A természetes szelekciónak, illetve az emberi elvárásoknak megfelelően az egyes színváltozatok száma nagymértékben megnövekedett, így a háziállatok megfelelő kutatási alapnak bizonyulnak egyes – a pigmentációért felelős - gének működési, illetve szabályozási folyamatának tanulmányozásában.

A lovak színöröklődésének tanulmányozása folyamatosan tart, lévén a szín egyike azon értékmérő tulajdonságoknak, amelyek Mendel törvényszerűségeit alátámasztották. A hagyományosan kvalitatív szemszögből történő vizsgálatokban, az egyes fenotípusok, mint egymástól elkülöníthető kategóriák (fekete, pej, sárga..stb) néhány gén episztatikus hatása révén alakultak ki. A szín, mint egyedi küllemi bélyeg, egyes esetekben egyértelmű fajtajelleg, fontos szerepet játszik a lótenyésztésben és a lovassportok területén.

Napjainkban a színöröklődés mechanizmusának kutatása nagy jelentőséggel bír. Az esztétikai szempontok előtérbe kerülésével bizonyos lószínek magas forgalmi értéket képviselnek. Továbbá a színöröklődés ismerete egyaránt alkalmazható az egyedazonosítás és a származás-ellenőrzés területén is.

A szín kategoriális tulajdonságként való kezelése, a szubjektív megítélésből eredően számos félreértésre ad lehetőséget. A szín hullámként jelenik meg és fizikai értelemben vett mérése folytonos skálán spektrofotométer vagy kromaméter segítségével történik. Kutatásaink során a szín méréséhez használt három koordinátát megjelenítő kromaméter (CIE L* a* b*) segítségével a szín intenzitása és telítettsége egyaránt mérhető. A színek műszeres méréssel történő kvantifikálása számos vizsgálat kivitelezését teszi lehetővé.

Három évig tartó kutatómunkánkban a lovak színének kvantitatív genetikai módszerekkel történő elemzését végeztük el. Kivételt képez ez alól a lovak ősülési folyamára irányuló kutatás, amely négyéves időtartam (2001-2004) eredményeit közli. Ez a vizsgálat egy külföldi kutatócsoport munkájába történő bekapcsolódás révén folyt. Kutatómunkánkat hazai (Szilvásvárad, Marócpuszt, Toponár, Debrecen, Hortobágy, Bábolna) és külföldi (Piber, Djakvo, Kistapolcsány, Lipica) ménesekben végeztük.

A dolgozat célkitűzéseinek négy fő területe az alábbiakban foglalható össze:

- a szürke lovakra jellemző progresszív ősülési folyamat hátterének vizsgálata,
- a szőrszál melanintartalmának spektrofotométeres meghatározása,
- a műszeres színmérés és a szubjektív osztályozás összefüggéseinek vizsgálata,
- a lovak kültakarójának színét befolyásoló környezeti és genetikai hatások meghatározása.

Az adatokat különböző statisztikai módszerekkel értékeltük és megállapítottuk, hogy szürke lovaknál az ősülés grafikus ábrázolása a fiatal és idősebb egyedek színe közötti különbségre utal. Az ősülés dinamikájának grafikus ábrázolása egyértelműen bizonyítja a fiatal és idősebb egyedek színe közötti különbséget. Általánosságban elmondható, hogy a lovak 10 éves korukra érték el a kültakarójuk végleges színét. A folyamatot vizsgálva megállapítható, hogy a szín ebben az esetben küszöbtulajdonságként értelmezhető, hiszen a 10 éves kor, mint küszöbérték jelenik meg az ősülésben.

A lovak kültakarójának színét alapvetően kétféle pigmentanyag (eumelanin és feomelanin) kombinálódása, eloszlása, kiterjedése, hígulása vagy a termelés hiánya határozza meg. Az egyes szőrminták melanintartalmának spektrofotométeres meghatározása során szoros összefüggést tapasztaltunk a szőrzet pigmentáltsága és a kültakaró L^* értékére vonatkozóan, amely arra utal, hogy több gén együttes hatása befolyásolja a szőr melanintartalmának átörökítését. Az L^* érték csökkenésével nőtt a melanintartalom, így ez kevesebb világossági és telítettségi együttható értéket képvisel.

A kromaméterrel végzett műszeres vizsgálatok alátámasztják a főszínek alapján történő egyedazonosítás pontosságát a szubjektív színosztályok használatával szemben. A lovak azonosításánál a színállapotra, árnyalatra vonatkozó elnevezések gyakorlatban történő alkalmazása nem ajánlott. A diszkrimináló változók erőssége alapján kialakított sorrend arra utal, hogy a színek elkülönítésében a nyakon, a lapockán és a hason mért értékeknek van szerepe.

Vizsgálataink eredményei szerint az életkor, ivar, szubjektív színosztály, a fajta és a mérési évszak egyaránt befolyásolja az egyes színárnyalatok, állapotok, változatok megjelenését. A szürke lovaknál az életkor előrehaladtával egyenes arányban egy ún. őszülési folyamat figyelhető meg, így az életkor az egyik legfontosabb komponens a statisztikai elemzésben. Az ivar szerepeltetése az eltérő környezeti hatások révén indokolt, biológiai értelemben az ivar nem befolyásolja a lovak színét.

A szőrszín világossági értékére vonatkozó becsült genetikai paraméterek tükrében megállapítható, hogy a nagyhatású gének szerepe mellett, a poligénes komponens és a környezeti hatások egyaránt számottevőek a lovak színének kialakításában.

Az eredmények és a közölt módszerek olyan egyéb kutatási területen is felhasználhatóak (pl. egyedazonosítás, származás-ellenőrzés, élettani, küllemteni és etológiai megfigyelések), amelyek a szín öröklődéséhez szorosan kapcsolódnak. A legújabb molekuláris genetikai ismeretek, illetve a kvantitatív genetika tudományterületén alkalmazott módszerek összehangolásával, olyan új lehetőségek nyílnak meg előttünk, amelyek hozzájárulnak a színöröklődésnek a hagyományos szemszögtől eltérő értelmezéséhez.

9. SUMMARY

Considering the appearance of phenotype, coat color has had a significant role during the evolution of some animal species. While many wild animal species are relatively uniformly colored, a wide variety of coat colours are found in domestic animals. Due to natural selection and human expectation, the number of color variations has considerably been increased, thus domestic animals are proved to be an adequate research basis in studying the function and regulation process of some genes responsible for pigmentation.

The interest in coat colour inheritance in horses has a long and continuous history, being among the first traits demonstrating the validity of Mendelian laws in mammals. The inheritance of coat colour in horses has been mainly studied from a qualitative perspective where phenotypes are defined by distinctive categories (bay, black, brown, gray, etc.) and are controlled by few genes showing an epistatic mode of inheritance. The colour, as a single exterior trait, in certain cases is a definite characteristic and plays an important role in horse breeding and in the fields of equestrian. As aesthetic views are becoming more important, certain coat colours coupled with excellent breeding value represent high market value. Moreover, colour inheritance can be applied for horse identification and pedigree-control.

Considering colour as a categorical trait may cause several misunderstandings because of subjective judgement. Colour appears as a wave and the physical measurement on a continuous scale is made with the help of a spectrophotometer or a chromameter. Colour intensity and also colour saturation can be measured with chromameter visualising 3 coordinates (CIE $L^*a^*b^*$) used for colour measurement. The quantification of colours with instrumental measurement enables several testings.

During our three years long research work the quantitative genetic analysis of horse coat colour inheritance was carried out. Except the investigation of the background of progressive graying in horses which presents the results of a four years period (2001-2004). This was a common project connected to the work of an international research group.

For experimental work all data were collected in five Hungarian state studs (Szilvásvár, Hortobágy, Bábolna, Toponár and Marócpusztas Stud Farms) and in four foreign studs (Piber, Djakovo, Topolcanky and Lipica) as well.

The four main aims of the present dissertation were:

- analysis of the background of graying process in horse,
- spectrophotometric determination of horse hair melanin content,
- comparative analysis of the relationship between instrumental color measurements and subjective classification,
- analysis of environmental and genetic factors influencing the coat color of horses.

Data were analysed using various statistical methods. The graphical presentation of the progressive greying in case of grey horses confirms the colour difference of younger and older individuals. Horses reached their final coat colour at the age of ten, which is characterized by high genetic variability. The estimated genetic parameters of lightness values on different body parts may refer to strong heritable component. Analysing the graying process it can be confirmed that the colour can be viewed as a threshold trait because the age of ten appears as a threshold value.

The combination, distribution, spreading, dilution or the lack of productivity of two types of pigment material (eumelanin és pheomelanin) determines the colour of horse hair. During the spectrophotometric analysis of melanin contents of individual hair samples strong relationship between coat pigmentation and L^* was observed indicating that the mechanism of the polygenic component is the inherited variability in melanin. Decrease of L^* corresponds to increased total melanin content and low L^* values depict less lightness and less reflectance.

Instrumental testing made by chromameter gives countenance to the accuracy of individual identification according to the basic colours contrasted to use of subjective colour classes. It is not recommended to use names referring to state of colour, variant and shade in

practice. The order made on the basis of strength of discriminating variables implies that values measured on neck, shoulder and belly have a role in the segregation of colours.

According to our testings age, sex, season of the measurement influences the appearance of individual colour shades, states and variants, too. In case of gray horses progressive graying process can be observed, therefore the effect of age is one of the most important effects included in the present statistical analysis. Consideration of the sex of horses is justified related to different environmental effects but the sex does not influence the coat colour from biological aspects.

The estimates of genetic parameters obtained for L^* in this study indicating that besides the environmental effects both major gene and polygenic effects are important.

The results and methodology presented open new perspectives on the various research topics (for example, horse identification, diversity, physiological, morphological and behavioral traits) related to the inheritance of coat color. The most apparent possibility is to apply classical selection methodology and to design selection toward specific coat colors, but also the possibility to study relationships between polygenetic effects of coat color and other traits of interest (for example physiology, morphology and behavior).

10. IRODALOMJEGYZÉK

1. **ADALSTEINSSON S. (1970):** Colour inheritance in Icelandic sheep and relation between colour, fertility and fertilization. Journal of Agricultural Researches in Iceland. 2. 3-135. p.
2. **ADALSTEINSSON S. (1974):** Inheritance of the palomino color in Icelandic horses. Journal of Heredity. 65. 15-20. p.
3. **ADALSTEINSSON S. (1978):** Inheritance of yellow dun and blue dun in the Icelandic toelter horse. Journal of Heredity. 69. 146-148. p.
4. **ADALSTEINSSON S. – HERSTEINSSON P. – GUNNARSSON E. (1987):** Fox colors in relation to colors in mice and sheep. Journal of Heredity. 78. 235-237. p.
5. **ÅDNØY T. – HAUG A. – SØRHEIM O. – THOMASSEN M. S. – VÁRSZEGI ZS. – EIK L.O. (2005):** Grazing on mountain pastures - does it affect meat quality in lambs? Livestock Production Science. 94. 25-31. p.
6. **ALIEV G. – RACHKOVSKY M. – ITO S. – WAKAMATSU K. – IVANOV A. (1990):** Pigment types in selected colour genotypes of Asiatic sheep. Pigment Cell Research. 3. 177-180. p.
7. **ANKER A. (1977):** Genetika a lótenyésztésben. Kaposvár. Mezőgazdasági Főiskola. Jegyzet. 24. p.
8. **ATTIE T. – TILL M. – PELET A. – AMIEL J. - EDERY P. – BOUTRAND L. – MUNNICH A. – LYONNET S. (1995):** Mutation of the endothelin-receptor-b gene in Waardenburg-Hirscsprung-disease. Human Molecular Genetics. 4. 2407-2409. p.
9. **ALTMAYER P. – HOLZMANN H.- STÖHR L. – KOCH H. J. (1984):** The relationship between α -MSH level and coat color in white camargue horses. The Journal of Investigative Dermatology. 82. 199-201. p.
10. **BENNETT D. C. – LAMOREAUX M. L. (2003):** The color loci of mice – A genetic century. Pigment Cell Research. 16. 333-344. p.

11. **BODÓ I. – PATAY S. (1989):** The international nomenclature of horse colours. Book of Abstracts of the 10.th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, Dublin H 6. 6. 344. p.
12. **BODÓ I. – PATAY S. (1990):** Beszámoló az EÁSZ (European Association for Animal Production, Toulouse) 1990. évi lótenyésztési vitaüléséről. Kézirat.
13. **BODÓ I. – HECKER W. (1998):** Lótenyésztők kézikönyve. Mezőgazdasági Kiadó, Bp.
14. **BODÓ I. (2001):** Colour varieties of Lipizzan horses. Book of Abstracts of the 52.st Annual Meeting of the European Association for Animal Production. H 6. 4. 257. p.
15. **BODÓ I. (2001):** Régi magyar háziállatfajtáink. Magyar Tudomány. 5.
16. **BODÓ I. – MIHÓK S. – PATAKI B. – POSTA J. – TÓTH ZS. (2005):** Identification of horses in Hungary. Book of Abstracts of the 56.th Annual Meeting of the European Association for Animal Production. H 1. 3. 285. p.
17. **BOWLING A. T. (1996):** White, grey and roan. Horse Genetics. CAB International, Wallingford. Oxon, UK. 34-41. p.
18. **BOWLING A. T. (2000):** Genetics of colour variation. In: The Genetics of the Horse. Szerk. BOWLING A.T. AND RUVINSKY A., CAB International, Wallingford, Oxon, UK. 53-68. p.
19. **BÓDI L. (2003):** A baromfi húsmínősége - fogyasztói szempontok, mérési módszerek. A Baromfi. 1. 14-17. p.
20. **BRANDSCH H. – GERBER J. (1987):** The inheritance of markings in horses. 4. Working hypothesis to explain the relationship between inheritance of colour and markings. Archiv für Tierzucht. 31. 385-390. p.
21. **BREM G. (2003):** A gazdasági állatok küllemi bírálata. Mezőgazda Kiadó, Bp.
22. **BRENNER A. V. – LUBIN J. H. – CALISTA D. – LANDI M. T. (2002):** Instrumental measurements of skin color and skin ultraviolet light sensitivity and risk of cutaneous malignant melanoma: a case-control study in an Italian population. Applied Journal of Epidemiology. 156. 353-362. p.
23. **BREWER M. S. – SOSNICKI A. – FIELDS B. – HANKES R. – RYAN K. J. – ZHU L. G. (2004):** Enhancement effects on quality characteristics of pork derived

- from pigs of various commercial genetic backgrounds. J. of Food Sci. 69. 5-10. p.
24. **CANNON-ALBRIGHT L. A. – KAMB A. – SKOLNICK M. (1996).** A review of inherited predisposition to melanoma. *Seminars in Oncology*. 6. 667-672. p.
 25. **CASTLE, W. E. (1940):** The genetics of coat color in horses. *Journal of Heredity*. 31. 127-135. p.
 26. **CASTLE, W. E. (1953):** Coat color inheritance in horses and other mammals. *Genetics*. 39. 35-47. p.
 27. **CECCHI T. – COZZALI C. – PASSAMONTI P. – CECCARELLI P. – PUCCIARELLI F. – GARGIULO A. M. – FRANK E. N. – RENIERI C. (2004):** Melanins and Melanosomes from Llama (*Lama glama* L). *Pigment Cell Research*. 17. 1-5. p.
 28. **CHAKRAVARTI A. (1996):** Endothelin receptor mediated signaling in Hirschsprung Disease. *Human Molecular Genetics*. 5. 303-307. p.
 29. **COMMISSION INTERNATIONALE DE L'ECLAIRAGE** (<http://members.eunet.at/cie/>) (2002. 10. 10.)
 30. **CRAIG L. – VAN VLECK L. D. (1985):** Evidence for inheritance of the red dun dilution in the horse. *Journal of Heredity*. 76. 138-139. p.
 31. **CURIK I. – SELTENHAMMER M. – SÖLKNER J. (2002):** Quantitative genetic analysis of melanoma and grey level in Lipizzan horses. In: WCGALP-Organizing Committee (Ed.), *Proceedings 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, 19.-23.8. 2002, Montpellier, F; CD-ROM: ISBN 2-7380-1052-0, Communication No, 05-09.
 32. **CURIK I. – SELTENHAMMER M. – TÓTH ZS. – NIEBAUER G. – SÖLKNER J. (2004):** Quantitative inheritance of the coat greying process in horse. 55th Annual Meeting of the European Association for Animal Production (EAAP), H4.6, Bled, 316. p.
 33. **CSŐSZ GY. (1937):** Állatorvosi műszótár. Bp. 77. p.
 34. **DESSER H. – NIEBAUER G. W. – GEBHART W. (1980):** Polyamin- und Hisatmingehalt im Blut von pigmentierten, depigmentierten und melanomtragenden Lipizzanerpferden. *Zbl. Vet. Med., Reihe A*. 27. 45-53. p.
 35. **DOHY J. (1989):** Az állattenyésztés genetikai alapjai. Mezőgazdasági Kiadó, Bp.

36. **DOHY J. (1999):** Genetika állattenyésztőknek. Mezőgazda Kiadó, Bp. 33. p.
37. **EGRI Z. (2006):** Személyes közlés.
38. **FLEURY C. – BÉRARD F. – LEBLOND A. – FAURE C. – GANEM N. – THOMAS L. (2000):** The study of cutaneous melanomas in Camargue-type gray-skinned horses. Epidemiological survey. Pigment Cell Research. 13. 47-51. p.
39. **FOLEY G. – VALENTINE B. A. – KINCAID A. L. (1991):** Congenital and acquired melanocytomas (benign melanomas) in eighteen young horses. Veterinary Pathology. 28. 363-369. p.
40. **GAUSS K. F. (1809):** Theoria Motus Corporum Celestrium in Sectinibus Conics Solem Ambientum. Perthes and Besser. Hamburg (cit. SEARLE et al., 1992). Translation: Theory of the motion of the heavenly bodies moving about the Sun in conic sections. 1963. New York. Dover Publication.
41. **GERBER R. (1987):** Zur Vererbung der Haarfarbe dei Haflinger Pferden. Archiv für Tierzucht. Berlin. 30. 1. 55-62. p.
42. **GEURTS R. (1977):** Hair colour in the horse. J. A. Allen. London. 178. p.
43. **GILMOUR A. R. – THOMPSON R. – CULLIS B. R. (1995):** Average information REML: An efficient algorithm for variance parameter estimation in linear mixed models. Biometrics. 51. 1440-1450. p.
44. **GILMOUR A. R. – GOGAL B. J. – CULLIS B. R. – WELHAM S. J. – THOMPSON R. (2002):** ASReml User Guide Release 1. 0. VSN International Ltd., Hemel Hempstead, HP1 1ES, United 12 Kingdom. 13. p.
45. **GODING C. R. (2000):** Mitf from neural crest to melanoma: signal transduction and transcription in the melanocyte lyneage. Genes and Development. 14. 1712-1728. p.
46. **GREMMEL F. (1939):** Coat color in horses. Journal of Heredity. 30. 437-445. p.
47. **GROENEVELD E. (1998):** REML VCE, Version 4.2.5. User's Guide, Institute of Animal Husbandry and Animal Scences, FAL, Mariensee, Germany
48. **GYÓRFFY – VILLÁM A. – HECKER W. – JANKOVICH M. – SZELESTEY L. (2004):** Lovas Nemzet. Helikon Kiadó, Bp. 155. p.
49. **HÁMORI D. (1974):** Háziállatok öröklődő alkati hibái és betegségei. Akadémiai Kiadó, Bp. 89-90. p.

50. **HECKER W. (1974):** Az üllői fakótenyésztés tenyésztői célkitűzései. Lovassport-Lótenyésztés. 19. 5. 23-29. p.
51. **HENDERSON C. R. (1963):** Selection index and expected genetic advance. In: Statistical Genetics in Plant Breeding. National Academy of Science and National Research Council Publication. No. 982. Washington, D. C. 141-163. p.
52. **HENNER J. (2000):** Molekulargenetische Untersuchungen der Fellfarbevererbung beim Pferd unter besonderer Berücksichtigung der Freibergerrasse. Dissertation am Institut für Nutztierwissenschaften der Veterinärmedizinischen Fakultät und der ETH Zürich, Abt. Züchtungsbiologie.
53. **HENNER J. – PONCET P. A. – GUERIN G. – HAGGER CH. – STRANZINGER G. – RIEDER S. (2002):** Genetic mapping of the (G)-locus, responsible for the coat color phenotype "progressive greying with age" in horses (*Equus caballus*). Mammalian Genome 13. 535-537. p.
54. **GUZSAL E. (1981):** Háziállatok szövegtana. Mezőgazdasági Kiadó, Bp. 132. p.
55. **HINTZ H. F. – VAN VLECK L. D. (1979):** Lethal dominant roan in horses. Journal of Heredity. 70. 145-146. p.
56. **HOLLÓ G. – SEREGI J. – ENDER K. – NUERNBERG K. – WEGNER J. – SEEGER J. – HOLLÓ I. – REPA I. (2003):** A mangalica sertések húsmínőségének, valamint az izom és a szalonna zsírsavösszetételének vizsgálata. Acta Agraria Kaposvariensis. 7. 19-32. p.
57. **HOPKINS D. L. – FOGARTY N. M. (1998):** Diverse lamb genotypes - 2 - meat ph, colour and tenderness. Meat Science. 49. 477-488. p.
58. **HORN A. (1976):** Állattenyésztés. Első kötet. Mezőgazdasági Kiadó, Bp. 103-106. p.
59. **ITO S. – FUJITA K. (1985):** Microanalysis of eumelanin and feomelanin in hair and melanomas by chemical degradation and liquid chromatography. Analytical Biochemistry. 144. 527-536. p.
60. **ITO S. – WAKAMATSU K. – OZEKI H. (2000):** Chemical analysis of melanins and its application to the study of the regulation of melanogenesis. Pigment Cell Research. 13. 103-109. p.
61. **JACKSON I. J. (1994):** Molecular and developmental genetics of mouse coat

- color. Annual Review of Genetics. 28. 189-217. p.
62. **JEGLUM K. A. (1999):** Melanomas. In: Current Therapy in Equine Medicine. Szerk.: Robinson, N. E. Philadelphia, PA: WB Saunders Company, USA. 399-400. p.
 63. **JONES W. E. (1982):** Genetics and Horse Breeding. Lea and Febiger. Philadelphia. 101-102. p.
 64. **KEELER C. E. (1968):** Coat color, physique, and temperament. Journal of Heredity. 59. 82-84. p.
 65. **KEOUGH E. V. – WALSH R. J. (1965):** Rate of graying of human hair. Nature. 207. 877-878. p.
 66. **KITT T. (1921):** Melanome der Haut. In: Lehrbuch der Pathologischen Anatomie der Haustiere für Tierärzte und Studierende der Tiermedizin. Enke Verlag, Stuttgart. 235-238. p.
 67. **KLUNGLAND H. – VAGE D. I. (2000):** Molecular genetics of pigmentation in domestic animals. Current Genomics. 1. 223-242. p.
 68. **KLUNGLAND H. – VAGE D. I. (2003):** Pigmentary switches in domestic animal species. Annals of the New York Academy of Sciences. 994. 331-338. p.
 69. **KOVAC M. – GROENEVELD E. (2003).** VCE, User's guide and reference manual. Version 5.1.
 70. **KOVÁCSY B. – MONOSTORY K. (1892):** A ló és tenyésztése. Koczányi és Vitéz. Magyar Királyi Gazdaság Tanintézet Könyvkereskedése (Kiadó: Aréna Kiadó Kft, 1991)
 71. **KULI GY. (1998):** A ló fakó színöröklődésének vizsgálata. Diplomadolgozat. Debreceni Agrártudományi Egyetem. 5-14. p.
 72. **KURITA K. – NISHITO M. – SHIMOGAKI H. – TAKADA K. – YAMAZAKI H. – KUNISADAZ T. (2005):** Suppression of Progressive Loss of Coat Color in Microphthalmia-Vitiligo Mutant Mice. The Journal of Investigative Dermatology. 125. 538-544. p.
 73. **LANZILLOTTI I. – BUONSANTI N. (1893):** Manuale del Veterinario Practico. Milano (cit: KULI, 1998)
 74. **LAUVERGNE J. J. – SILVESTRELLI M. – LANGLOIS B. – RENIERI C. –**

- POIREL D. – ANTALDI G. V. (1991):** A new scheme for describing horse coat colour. *Livestock Production Science*. 27. 219-229.
75. **LEGENDRE A. M. (1806):** Nouvelles Methods pour la Determination des Orbites des Cometes; avec un Supplement Contenant Divers Perfectionnements de ces Methodes et leur Application aux deux Cometes de 1805, Courcier. Paris (cit: Searle et al., 1992).
76. **LEHMANN E. (1975):** Zur Farbgenetik des Pferdes unter besonderer Berücksichtigung der Wildformen, *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie*. Hamburg, 1-2. 106-117. p.
77. **LINDGREN G. – SANDBERG K. – PERSSON H. – MARKLUND S. – BREEN M. – SANDBERG B. – CARLSTEN J. – ELLEGREN H. (1998):** A primary male autosomal linkage map of the horse genome. *Genome Research*. 8. 951-966. p.
78. **LOCKE M. M. – RUTH L. S. – MILLON L. V. – PENEDO M. C. T. – MURRAY J. D. – BOWLING A. T. (2001):** The cream dilution gene, responsible for the palomino and buckskin coat colours, maps to horse chromosome 21. *Animal Genetics*. 32. 340-343. p.
79. **LOCKE M. – PENEDO M. C. T. – BRICKNER S. J. – MILLON L. V. – MURRAY J. D. (2002):** Linkage of the grey coat colour locus to microsatellites on horse chromosome 25. *Animal Genetics*. 33. 329-337. p.
80. **LODEMAN I. (1929):** Das Pferdehaar. Untersuchungen über Struktur und Pigment des Pferdehaares, sowie das Pferdehaar als Rassemerkmal. *Eitschrift für Tierz. U. Züchtungsb.* Hamburg – Berlin. 9. 3. p.
81. **MARIAT D. – TAOURIT S. – GUÉRIN G. (2003):** A mutation in the *MATP* gene causes the cream coat colour in the horse. *Genetic Selection Evolution*. 35. 119-133. p.
82. **MARKLUND, L. – M. JOHANSSON K. – ANDERSON L. (1996):** A missense mutation in the gene for melanocyte-stimulating hormone receptor (MC1R) is associated with the chesnut coat color in horses. *Mammalian Genome*. 7. 895-899. p.
83. **MARKLUND L. – MOLLER S. – SANDBERG M. – ANDERSSON L. (1999):**

Close association between sequence polymorphism in the KIT gene and the roan coat color in horses. *Mammalian Genome*. 10. 283-288.

84. **MAYR B. – NIEBAUER G. W. – GEBHART, W. – HOFHECKER G. – KÜGL A. – SCHLEGER W. (1979):** Untersuchungen an peripheren Leukozyten melanomtragender und melanomfreier Schimmelpferde verschiedener Altersstufen. *Zbl. Vet. Med., Reihe A*. 26 (5). 417-427. p.
85. **MCCABE L. – GRIFFIN L. D. – KINZER A. – CHANDLER M. – BECKWITH J. B. – MCCABE R. B. (1990):** Overo lethal white foal syndrome equine model of aganglionic megacolon (Hirschsprung disease). *American Journal of Medical Genetics*. 36. 336–340. p.
86. **MCFAYDEN J. (1993):** Equine melanomatosis. *Journal of Comparative Pathology*. 46. 186-203. p.
87. **MEREGALLI A. (1980):** Morphological analysis of domestic animals. Liviana Edition. Padova
88. **METALLIONS D. L. – BOWLING A. T. – RINE J. (1998):** A missense mutation in the endothelin-B receptor gene is associated with Lethal White Foal Syndrome: an equine version of Hirschsprung disease. *Mammalian Genome*. 9. 426-431. p.
89. **MIHÓK S. (1994):** A póniló. *Mezőgazda Kiadó, Bp.* 35-37. p.
90. **MIHÓK S. – PATAKI B. – KALM E. – ERNST J. (2001):** Ló és szamár. *Mezőgazda Kiadó, Bp.*
91. **MIHÓK S. (2002):** Az elkötelezett génmegőrzés eredménye: újra él a gidrán. *Génmegőrzés; Kutatási eredmények régi háziállatfajták értékeiről. Debrecen.* 7-22. p.
92. **MOZOS E. – NOVALES M. – SIERRA A. (1991):** Focal hypopigmentation in horses resembling Arabian Fading Syndrome. *Equine Veterinary Education*. 3. 122-125. p.
93. **MUNCKEL H. (1929):** Untersuchungen über Farben und Abzeichen des Pferdes und ihrer Vererbung. *Zeitschrift für Tierzüchtung u. Züchtungsbiologie. Hamburg-Berlin* 16. 1.
94. **NAYSMITH L. – WATERSTON K. – HA T. – FLANAGAN N. – BISSET Y.**

- **RAY A. –KAZUMASA W. –ITO S. – REES J. (2004):** Quantitative measures of the effect of the melanocortin 1 receptor on human pigmentary status. *The Journal of Investigative Dermatology*. 122. 423-428. p.
95. **NOACK TH. (1902):** *Equus Przewalskii*. *Zool. Anzeiger*. 25. 135-145. p. (cit. KULI, 1998)
96. **NÜRNBERG H. (1993):** *Der Lipizzaner*. Die neue Brehm-Bücherei Band 613. 61-65. p.
97. **ÓCSAG I. (1984):** *A nónius*. Akadémia Kiadó, Bp.
98. **ÓCSAG I. (1990):** *Kis magyar lovaskönyv*. Ko-libri Kiadó, Bp.
99. **ODRIOZOLA M. (1951):** *A los Colores del caballo*. Publicaciones del Dindicatio Nacional de Ganaderia, Madrid.
100. **OLSEN T. A. (1999):** Genetics of colour variation. In: *The Genetics of the Cattle*. Szerk. FRIES R. and RUVINSKY A., Wallingford, Oxon, UK. CABI Publishing.
101. **OVERTON R. (2001):** Positively Perlino. *Paint Horse Journal*. 22. 72-78. p.
102. **OZEKI H. – ITO S. – WAKAMATSU K. – THODY A. J. (1996):** Spectrophotometric Characterization of Eumelanin and Pheomelanin in Hair. *Pigment Cell Research*. 9. 265-270. p.
103. **PATAY S. (1986):** A lovak színe. *Kistenyésztők Lapja*. 5. 19-21. p.
104. **PATTERSON H. D. – THOMPSON R. (1971):** Recovery of interblock information when block sizes are unequal. *Biometrika*. 58. 545-554. p.
105. **PÁLFY T. – GUNDEL J. (2006):** A takarmány zsírtartalmának hatása a csirkehús oxidatív stabilitására és színére. *Debreceni Egyetem Agrártudományi Közlöny, Acta Agraria Debreceniensis, University of Debrecen. Journal of Agricultural Science*. In press
106. **PIEBERG G. – MIKKO S. – SANDBERG K. – ANDERSSON L. (2005):** Comparative linkage mapping of the grey coat colour gene in horses. *Animal Genetics*. 36. 390-395. p.
107. **POLJAKOV I. S. (1881):** *Losad Przevalskogo (Equus Przewaskii)*. Izdanie imperatorskogo geograficesko obscestva. St. Peterburg. (cit. KULI, 1998)
108. **PROTA G. (1992):** *Melanins and melanogenesis*. New York: Academic Press. 1-290. p.

109. **PROTA G. – SEARLE A. G. (1978):** Biochemical sites of gene action for melanogenesis in mammals. *Annual Genetic Selection of Animals*. 10. 1-8. p.
110. **PUFFENBERGER E. G. – HOSODA K. – WASHINGTON S. S. – NAKAO K. – DEWIT D. (1994):** A missense mutation of the endothelin-B receptor gene in multigenic Hirschsprung disease. *Cell*. 79. 1257-1266. p.
111. **RADÁCSI A. – BODÓ I. – BÉRI B. (2006):** Szarv és szőrszínváltozatok a magyar szürke szarvasmarha fajtában. *Debreceni Egyetem Agrártudományi Közlöny, Acta Agraria Debreceniensis, University of Debrecen. Journal of Agricultural Science*. In press.
112. **REISSMANN M. – WAGNER H. J. – LEUTHOLD G. (1998):** Detection of the fox allele in the Norwegian Fjord horse. XXVII. Óvári Tudományos Napok. Poszter.
113. **REISSMANN M. – WAGNER H. J. – GULYÁS L. – SCHUSTER S. (2000):** Analysis of the MC1R sequence and its association to the coat color in the Hungarian coldblood. XXIX. Óvári Tudományos Napok. Poszter.
114. **RIEDER S. – STRICKER C. – JOERG H. – DUMMER R. – STRANZINGER G. (2000):** A comparative genetic approach for the investigation of ageing grey horse melanoma. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 117. 73-82. p.
115. **RIEDER S. – TAOURIT S. – MARIAT D. – LANGLOIS B. – GUÉRIN G. (2001):** Mutations in the agouti (ASIP), the extension (MC1R), and the brown (TYRP1) loci and their association to coat color phenotypes in horses (*Equus caballus*). *Mammalian Genome*. 12. 450-455. p.
116. **RUSSEL E. S. (1939):** A quantitative study of genic effects on Guinea pig coat colors. *Genetics*. 10. 213-221. p.
117. **SALISBURY G. W. (1941):** The Inheritance of equine coat color, the basic color patterns. *Journal of Heredity*. 32. 235-241. p.
118. **SANSON A. (1907):** *Traité de Zootechnie*, Vol. 1. 5th. Edn. Librairie Agricole de la Maison Rustique, Paris, 342-344. p. (cit. KULI, 1998).
119. **SANTSCHI E. M. – PURDY A. K. – VALBERG S. J. – VROTSOS P.D. – KAESE H. – MICKELSON J. R. (1998):** Endothelin receptor B polymorphism

- associated with lethal white foal syndrome in horses. *Mammalian Genome*. 9. 306-309. p.
120. **SAS INSTITUT INC. (1999):** SAS/STAT Software Release 8.2., Cary, NC, USA
 121. **SEARLE A. G. (1968):** Comparative Genetics of coat color in Mammals. Logos Press Limited, London
 122. **SEARLE S. R. – CASELLA G. – MCCULLOCH C.E. (1992):** Variance Components. John Wiley & Sons, Inc. New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore
 123. **SELTENHAMMER M. (2000):** Vergleichende Untersuchungen zum equinen und humanen Melanom. PhD Thesis. University of Veterinary Medicine. Vienna
 124. **SELTENHAMMER M. H. – HEERE-RESS E. – BRANDT S. – DRUML T. – BURKHARD J. – PEHAMBERGER H. – NIEBAUER W.G. (2004):** Comparative histopathology of grey-horse melanoma and human malignant melanoma. *Pigment Cell Research*. 17. 674-681. p.
 125. **SHIVER M. D. – PARRA J. E. (2000):** Comparison of narrow-band reflectance spectroscopy and tristimulus colorimetry for measurements of skin and hair color in persons of different biological ancestry. *American Journal of Physical Anthropology*. 112. 17-27. p.
 126. **SILVERS W. K. (1979):** The coat color of mice, a model for mammalian gene action and interaction. Springer Verlag. New York
 127. **SINGLETON W. R. – BOND Q. C. (1966):** A allele necessary for dilute coat color in horses. *Journal of Heredity*. 57. 74-79. p.
 128. **SÖLKNER J. – SELTENHAMMER M. – CURIK I. – NIEBAUER G. (2004):** Genetic relationships between speed of greying, melanoma and vitiligo prevalence in grey horses. 55th. Annual Meeting of the European Association for Animal Production (EAAP). G5. 3. Bled, Slovenia. 83.p.
 129. **SPONENBERG D. P. – BEAVER B. V. (1983):** Horse Color. Texas A&M University Press, College Station
 130. **SPONENBERG D. P. – ITO S. – ENG L. A. (1988):** Pigment types of various color genotypes of horses. *Pigment Cell Research*. 6. 410-413. p.
 131. **SPONENBERG D. P. (1996):** Equine Horse Genetics. Iowa State University

Press, Ames, Iowa

132. **SPONENBERG D. P. – BOWLING A. T. (1996):** Champagne, a dominant colour dilution of horses. *Genetics Selection Evolution*. 28. 457–462. p.
133. **SPONENBERG D. P. – WEISE MC. (1997):** Dominant black in horses. *Genetic Selection Evolution*. 29. 403-408. p.
134. **STACHURSKA A. – BRODACKI A. (2003):** Polish Konik horse selection for coat colour and the ways to improve its effectiveness. *Electronical Journal of Polish Agriculture University. Animal Husbandry*. 6. 1.
135. **STACHURSKA A. – PIETA M. – JAWORSKI Z. – USSING A. – BRUSNIAK A. – FLOREK M. (2004):** Colour variation in blue dun Polish Konik and Bilgoraj horses. *Livestock Production Science*. 90. 201-209. p.
136. **STAMATAS G. – ZMUDZKA B. – KOLLIAS N. – BEER J. (2004):** Non-invasive measurements of skin pigmentation in situ. *Pigment Cell Research*. 17. 618-626. p.
137. **STURM R. A. – BOX N. F. – RAMSAY M. (1988):** Human pigmentation genetics: the difference is only skin deep. *Bio Essays*. 20. 712-721. p.
138. **SWINBURNE J. – GERSTENBERG C. – BREEN M. – ALDRIDGE V. – LOCKHART L. – MARTI E. – ANTCZAK D. – EGGLESTON-STOTT M. – BAILY E. – MICKELSON J. – ROED K. – LINDGREN G. – VON HAERINGEN W. – GUERIN G. – BJARNASON J. – ALLEN T. – BINNS M. (2000):** First comprehensive low-density horse linkage map based on two 3-generation, full-sibling, cross-bred horse reference families. *Genomics*. 66. 123-134. p.
139. **SWINBURNE J. – HOPKINS A. – BINNS M. (2002):** Assignment of the horse grey coat colour gene to ECA25 using the whole genome scanning. *Animal Genetics*. 33. 338-342. p.
140. **SZŰCS E. (2002):** Vágóállat és húsmínőség. Szaktudás Kiadó Ház, Bp. 145. p.
141. **TAKIWAKI H. (1998):** Measurement of skin color: practical application and theoretical considerations. *Journal of Medical Investigation*. 44. 121-126. p.
142. **TEMPLETON J. W. – STEWART A. P. – FLETCHER W. S. (1977):** Coat color genetics in the labrador retriever. *Journal of Heredity*. 68. 134-136. p.

143. **TOBIN D. J. – PAUS R. (2001):** Graying: gerontobiology of the hair follicle pigmentary unit. *Experimental Gerontology*. 36. 29-54. p.
144. **TÓTH ZS. – SZÓKE SZ. – BODÓ I. – SÖLKNER J. (2004):** Analysis of the grey level intensity in horses. *Debreceni Egyetem Agrártudományi Közlöny, Acta Agraria Debreceniensis, University of Debrecen. Journal of Agricultural Science*. 3-7. p.
145. **TÓTH ZS. (2005):** Az egyes lószínek genetikai diverzitása. *Debreceni Egyetem Agrártudományi Közlöny, Acta Agraria Debreceniensis, University of Debrecen. Journal of Agricultural Science*. 23-27. p.
146. **VALENTINE B. A. (1995):** Equine melanotic tumors: A retrospective study of 53 horses (1988–1991). *Journal of Veterinary Medicine*. 9. 291-297. p.
147. **VALVERDE P. – HEALY E. – JACKSON I. – REES J. L. – THODY A. J. (1995):** Variants of the melanocyte stimulating hormone receptor gene are associated with red hair and fair skin in humans. *Nature Genetics*. 11. 328–330. p.
148. **VAN VLECK L. D. – DAVITT M. (1977):** Confirmation of a gene for dominant dilution of horse colors. *Journal of Heredity*. 68. 280–282. p.
149. **VERBYLA A. P. – CULLIS B. R. – KENWARD M. G. – WELHAM S. J. (1999).** The analysis of designed experiments and longitudinal data using smoothing splines. *Applied Statistics*. 48. 269-311. p.
150. **WAGNER J. – JOVEL C. – NORTON H. – PARRA E. – SHRIVER M. (2002):** Comparing quantitative measures of erythema, pigmentation and skin response using reflectometry. *Pigment Cell Research*. 15. 379-384. p.
151. **WALTHER R. (1912):** Beiträge zur Kenntnis der Vererbung der Pferdefarben. *Schaper Hannover*, 9-219. p.
152. **WINGE O. (1921):** Über die Vererbung der Haarfarbe der Pferde. *Zeitung für induktive Abstammungs und Vererbungslehre*. 24. 23. p.
153. **WOOLF C. M – SWAFFORD J. R. (1988):** Evidence for eumelanin and pheomelanin producing genotypes in the Arabian horse. *Journal of Heredity*. 79. 100-106. p.
154. **WRIGHT S. (1917).** Colour inheritance in mammals. VII. The horse. *Journal of Heredity*. 8. 561-564. p.

155. **WRIGHT S. (1978):** The relation of livestock breeding to theories of evolution. Journal of Animal Science. 46. 1192-1200. p.
156. **ZÖLDÁG L. (2003):** A kültakaró pigmentációs zavarainak genetikai alapjai háziállatokban. Magyar Állatorvosok Lapja. 9. 561-671. p.
157. **ZÖLDÁG L. – GÁSPÁRDY A. – ESZES F. (2003):** A lószínekről az újabb genetikai ismeretek tükrében. Magyar Állatorvosok Lapja. 12. 707-720. p.
158. **ZÖLDÁG L. (2004a):** A kültakaró színöröklődése háziállatokban 1. A pigmentképződés. Kistermelők Lapja. 4. 37. p.
159. **ZÖLDÁG L. (2004b):** A kültakaró színöröklődése háziállatokban 2. Aguti (vad) színek. Kistermelők Lapja. 5. 37. p.
160. **ZÖLDÁG L. (2004c):** A kültakaró színöröklődése háziállatokban 4. Részleges albinók és álbínók. Kistermelők Lapja. 7. 37. p.
161. **ZÖLDÁG L. (2004d):** A kültakaró színöröklődése háziállatokban 6. Színhígulások. Kistermelők Lapja. 9. 37. p.

11. ÁBRÁK JEGYZÉKE

1. ábra.	A pigmentszintézis folyamata	14
2. ábra.	Az átlagos világossági értékek életkor (év) függvényében való ábrázolása	56
3. ábra.	Az egyedi világossági értékek életkor (év) függvényében való ábrázolása	57
4. ábra.	A melanintartalom és az L^* érték alakulása	63
5. ábra.	A melanintartalom és az a^* érték összefüggése	63
6. ábra.	A melanintartalom és a b^* érték összefüggése	67
7. ábra.	Az egyes színosztályok előfordulási aránya	68
8. ábra.	Az egyes színosztályok utólagos csoportosítása	68
9. ábra.	Az egyes színcsoportok elkülönülését ábrázoló dendogram	70
10. ábra.	A négy fő színosztály utólagos csoportosítása	74

12. KÉPEK JEGYZÉKE

1. kép.	Lipicai négyesfogatok	12
2. kép.	A besütés helye szürke lovon	15
3. kép	A ritka „birdcatcher spot” sárga lovon	22
4. kép.	Anyakancák és csikók a Kladrubi Nemzeti Ménesben	27
5. kép.	Pigmenthiány a szőrszáliban	28
6. kép.	Melanoma a) faroktő alatt és b) szem környékén	30
7. kép.	A CIE L*a*b* színrendszer	34
8. kép.	A színmérés kivitelezése	38
9. kép.	Minolta Chromameter	38
10. kép.	3730 Shagya Nazer II, shagya arab mén	41
11. kép.	Nóniusz Szultán, nóniusz mén	42
12. kép.	Gidrán XXV-Sándor, gidrán mén	43
13. kép.	Hároméves lipicai csikók	56
14. kép	A nyeregtájékon kialakult világosabb szőrzet	75

13. TÁBLÁZATOK JEGYZÉKE

1. táblázat.	A feldolgozott szakirodalom fontosabb témakörök szerinti áttekintése	36
2. táblázat.	A vizsgálat helyszínéül szolgáló lipicai méneselek és a mért lovak száma	39
3. táblázat.	Az öszülés jellemzésére alkalmazott növekedési függvények	39
4. táblázat.	A vizsgálat helyszínéül szolgáló méneselek és a mért lovak száma	43
5. táblázat.	A vizsgálat során mért lovak száma évenként	44
6. táblázat.	Az egyedi világossági értékek paraméterei	52
7. táblázat.	Az átlagos világossági értékek paraméterei	53
8. táblázat.	Az egyes színosztályokba tartozó szőrminták (n=54) melanin tartalma	57
9. táblázat.	Az egyes színosztályokba tartozó szőrminták (n=54) eumelanin tartalma	58
10. táblázat.	Az egyes színosztályok egymástól való Mahalanobis távolsága	64
11. táblázat.	A lépcsőzetes diszkriminancia analízis eredményei	66
12. táblázat.	A helytelenül csoportosított színosztályok aránya	66
13. táblázat.	A fő színosztályok egymástól való Mahalanobis távolsága	69
14. táblázat.	Az egyes színosztályokra vonatkozó statisztikai mérőszámok	72
15. táblázat.	A genetikai modell fix hatásainak szignifikancia értékei	73
16. táblázat.	A genetikai modell fix hatásainak (interakciók) szignifikancia értékei	73
17. táblázat.	Az ivar hatása az egyes színértékekre	74
18. táblázat.	A mérési évszak hatása az egyes színértékekre	75
19. táblázat.	Az egyes színértékek genetikai paraméterei szürke lovaknál	77
20. táblázat.	Az egyes színértékek genetikai paraméterei szürkétől eltérő színű lovaknál	79

14. RÖVIDÍTÉSEK

- MSH: Melanocyte stimulating hormone
- MC1R vagy MSHR: Melanocyte stimulating hormone receptor
- PMEL17: Melanocyte protein 17
- TYRP1: Tyrosinase-related protein 1
- ASIP: Agouti Signaling Protein
- PED: Pink eye dilution
- EDNRB: Endothelin receptor B
- KIT: Proto-oncogene c-kit
- SAS: Statistical Analysis Software
- REML: Residual Maximum Likelihood
- VCE: Variance Component Estimation
- BLUP: Best Linear Unbiased Prediction
- PTCA: Pyrrol-2, 3, 5-tricarboxylic acid
- AHP: Aminohydroxy-phenylalanine
- DOPA: 3,4 - Dihydroxyphenylalanine
- HPLC: High performance liquid chromatography

15. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Hálás köszönetemet fejezem ki témavezetőmnek **Prof. Dr. Bodó Imre** egyetemi tanár úrnak PhD munkám során nyújtott támogatásáért, segítségéért, áldozatos munkájáért. Köszönöm, hogy a kutatómunkám során megosztotta velem elméleti és gyakorlati tapasztalatait, és mindenkor segítette az előrehaladásomat.

Köszönetet mondok **Prof. Dr. Mihók Sándor** egyetemi tanár úrnak, az **Állattenyésztéstudományi Tanszék** vezetőjének, hogy lehetőséget adott a Tanszéken való tudományos munka elvégzéséhez, továbbá széleskörű iránymutatásáért és gyakorlati segítségéért. Megköszönöm a Tanszéken dolgozó minden **Kolléga** önzetlen együttműködését, segítségét.

Köszönettel tartozom a Zágrábi Egyetemen (University of Zagreb) **Prof. Miroslav Kaps** egyetemi tanár úrnak és **Prof. Ino Curik** egyetemi tanár úrnak, akiknek szakmai együttműködése, barátsága nagymértékben hozzájárult a dolgozatom megírásához.

Továbbá megköszönöm **Prof. Dr. Johann Sölkner** (Universität für Bodenkultur, Wien) egyetemi tanár úrnak a külföldi méneslátogatásokon való részvétel és a lipicai lovakkal foglalkozó kutatómunkába történő bekapcsolódás lehetőségét, illetve ennek kapcsán mindenkori segítségnyújtását. Baráti segítségnyújtásért köszönettel tartozom továbbá **Dr. Monika Seltenhammer**nek (Veterinärmedizinische Universität, Wien) és **Dr. Thomas Druml**nek (Universität für Bodenkultur, Wien).

Külön köszönetet mondanék az alábbi tenyésztőszervezeti és ménesvezetőknek, akik lehetővé tették a kutatómunkám kivitelezését: **Egri Zoltán** úrnak (Magyar Lipicai Lótenyésztők Egyesülete), **Rombauer Tamás** úrnak (Bábolna Nemzeti Ménesebirtok), **Dallos Andor** úrnak (Szilvásvárad Ménesgazdaság), **Jónás Sándor** úrnak (Marócpusztá, Gidrán ménese), **Zilahy István** úrnak (Hortobágy, Ménesgazdaság) és **Baranyai Sándor** úrnak (Toponár).

Megköszönöm dolgozatom opponálását **Dr. habil Komlósi István PhD** egyetemi docens úrnak és **Prof. Dr. Zöldág László** egyetemi tanár úrnak.

Hálával és köszönettel gondolok **Családomra**, támogatásuk és türelmük nélkül nem készülhetett volna el ez a dolgozat.

Ajánlom ezt a dolgozatot **Édesapámnak**, aki nem élhette meg a PhD disszertációm elkészülését, mégis az ő bizalma és hite jelentette számomra a legnagyobb hajtóerőt.

16. NYILATKOZATOK

NYILATKOZAT

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Agrártudományi Centrum Mezőgazdaságtudományi Karán, az Állattenyésztési Tudományok Doktori Iskola keretében készítettem a Debreceni Egyetem ATC MTK doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Debrecen, 2006. augusztus

.....

Tóth Zsuzsanna

NYILATKOZAT

Tanusítom, hogy Tóth Zsuzsanna doktorjelölt 2002- 2005 között a fent megnevezett Doktori Iskola keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult, az értekezés a jelölt önálló munkája. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2006. augusztus

.....

Dr. Bodó Imre