

Микросателлитный профиль, гетерозиготность и фертильность овец

В. С. Матюков[✉], Я. А. Жариков, Л. А. Канева

Институт агробиотехнологий им. А. В. Журавского Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», Сыктывкар, Россия

[✉]E-mail: nipti38@mail.ru

Аннотация. Цель исследования – анализ микросателлитного профиля у овцематок разной породной принадлежности и направления продуктивности, характеристика их по воспроизводительным способностям и выявление возможной связи уровня гетерозиготности по локусам микросателлитов с некоторыми признаками фертильности. **Методы.** Объектом исследования являлись три группы овцематок: чистопородные романовской породы (50Р/50Р, $n = 31$), двухпородные помеси печорской полутонкорунной с куйбышевской породой (50П/50К, $n = 41$) и трехпородные помеси, полученные от скрещивания двухпородных помесей с романовской породой (25П25К/50Р, $n = 20$). Каждую породную группу овцематок в зависимости от уровня гетерозиготности разделили на три класса: модальный (M0) с гетерозиготностью ниже модального класса – M– и выше – M+. **Результаты.** Установили генетические дистанции между группами 50П/50К и 50Р/50Р: $F_{ST} = 0,390 \pm 0,0062$, $D_N = 0,242 \pm 0,0479$, 50П/50К и 25П/25К/50Р: $F_{ST} = 0,033 \pm 0,0058$, $D_N = 0,218 \pm 0,0429$, 50Р/50Р и 25П/25К/50Р: $F_{ST} = 0,022 \pm 0,0058$, $D_N = 0,127 \pm 0,0292$. По всем проанализированным воспроизводительным признакам, кроме выживаемости приплода, романовские овцематки имели достоверное преимущество над другими группами. Помеси 25П/25К/50Р характеризовались повышенной средней наблюдаемой гетерозиготностью по маркерам и достоверно более высоким средним возрастом начала репродукции, который был выше показателя, характеризующего наиболее позднеспелую родительскую группу. Наследование других репродуктивных признаков по группе 25П/25К/50Р, исключая возраст начала и темп размножения, было промежуточным с некоторой регрессией на 50П/50К. **Научная новизна.** Проанализировано возможное влияние уровня средней гетерозиготности по 12 STR-локусам на фертильность овцематок. **Практическая значимость.** Во всех группах овцематок ранг по репродуктивным признакам модального класса M0 был выше, чем у M– и M+. Повторяемость связи показателей фертильности с гетерозиготностью по STR-локусам позволяет использовать полиморфизм микросателлитов для решения прикладных задач, в частности, для прогнозирования фертильности внутри популяции.

Ключевые слова: микросателлиты, породы, овцематки, классы гетерозиготности, воспроизводительные способности

Для цитирования: Матюков В. С., Жариков Я. А., Канева Л. А. Микросателлитный профиль, гетерозиготность и фертильность овец // Аграрный вестник Урала. 2024. Т. 24, № 04. С. 510–521. <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2024-24-04-510-521>.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке Министерства высшего образования и науки РФ в рамках Государственного задания 02106411598-8-4.4.4.

Дата поступления статьи: 13.11.2023, **дата рецензирования:** 27.01.2024, **дата принятия:** 16.02.2024.

Microsatellite profile, heterozygosity and fertility of sheep

V. S. Matyukov[✉], Ya. A. Zharikov, L. A. Kaneva

A. V. Zhuravsky Institute of Agro-Biotechnologies of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia

[✉]E-mail: nipti38@mail.ru

Abstract. The purpose of the study was to analyze the microsatellite profile of sheep of different breeds and directions of productivity, to characterize them by reproductive abilities and to identify a possible relationship between the level of heterozygosity by microsatellite loci with some signs of fertility. **Methodology.** The object of the study were three groups of ewes: purebred Romanov breed (50R/50R, $n = 31$), two-breed crossbreeds of the Pechora semitonkorn with the Kuibyshev breed (50P/50K, $n = 41$) and three-breed crossbreeds obtained from crossing two-breed crossbreeds with the Romanov breed (25P25K/50R, $n = 20$). Each breed group of ewes, depending on the level of heterozygosity, was divided into three classes: modal – M0, with heterozygosity below the modal class – M– and above – M+. **Results.** The genetic distances between the 50P/50K and 50R/50R groups were established: $F_{ST} = 0.390 \pm 0.0062$, $D_N = 0.242 \pm 0.0479$, 50P/50K and 25P/25K/50R: $F_{ST} = 0.033 \pm 0.0058$, $D_N = 0.218 \pm 0.0429$, 50R/50R and 25P/25K/50R: $F_{ST} = 0.022 \pm 0.0058$, $D_N = 0.127 \pm 0.0292$. According to all the analyzed reproductive characteristics, except for the survival rate of the offspring, Romanov sheep had a significant advantage over other groups. The 25P/25K/50R crossbreeds were characterized by an increased average observed heterozygosity by markers and a significantly higher average age of the beginning of reproduction, which was higher than the indicator characterizing the most late-maturing parent group. Inheritance of other reproductive traits in the 25P25K/50R group, excluding the age of onset and the rate of reproduction, was intermediate with some regression at 50P/50K. **Scientific novelty.** Scientific novelty. The possible influence of the level of average heterozygosity at 12 STR loci on the fertility of ewes was analyzed. **Practical significance.** In all groups of ewes, the rank of the reproductive characteristics of the modal class M0 was higher than that of M– and M+. The repeatability of the relationship of fertility indicators with heterozygosity by STR loci allows the use of microsatellite polymorphism to solve applied problems, in particular, to predict fertility within a population.

Keywords: microsatellites, breeds, sheep, heterozygosity classes, reproductive abilities

For citation: Matyukov V. S., Zharikov Ya. A., Kaneva L. A. Microsatellite profile, heterozygosity and fertility of sheep. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2024; 24 (04): 510–521. <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2024-24-04-510-521>. (In Russ.)

Acknowledgements. The study was supported by the Ministry of Higher Education and Science of the Russian Federation within the framework of State assignment 02106411598-8-4.4.4.

Date of paper submission: 13.11.2023, **date of review:** 27.01.2024, **date of acceptance:** 16.02.2024.

Постановка проблемы (Introduction)

Генетическое разнообразие в значительной степени определяет адаптивные способности популяций в меняющихся условиях среды [1; 2]. Основными характеристиками генетического разнообразия являются аллельное разнообразие, гетерозиготность и генетическая дифференциация популяций. Универсальными инструментами для их оценки служат генетические маркеры [3–5] и F -статистика Райта. С помощью генетических маркеров и F -статистики накоплена обширная информация о внутри- и межпопуляционной дифференциации сельскохозяйственных животных [6–9].

Так, в обзоре Холла [10] обобщены опубликованные в научной литературе данные по 35 080 исследованиям полиморфизма STR- и SNP-маркеров у различных пород крупного рогатого скота, овец, коз, свиней, лошадей и кур. На основании этих данных он показал, что средние значения межпо-

родных генетических дистанций (F_{ST}) колебались у крупного рогатого скота: по микросателлитам 0,06–0,12, по SNP 0,08–0,15; у овец – соответственно 0,06–0,10 и 0,06–0,17; у лошадей – 0,04–0,11 и 0,08–0,12; у коз – 0,04–0,14, 0,08–0,16; у свиней – 0,06–0,27, 0,15–0,22; у кур – 0,05–0,28, 0,08–0,26. Таким образом, в пределах каждого вида животных независимо от качественных и количественных различий использованных маркеров были получены сопоставимые интервалы изменчивости значений, а по крупному рогатому скоту, овцам, лошадям и козам – близкие оценки межпородных генетических дистанций (F_{ST}).

Результативным оказался анализ связи маркированных гомозиготных участков генома (Runs of homozygosity, ROH) с уровнем инбридинга, «горячими точками» отбора, историей формирования и эволюции пород [11–13]. Использование маркеров для изучения генов, контролирующих количественные

признаки, предполагает генетическое сцепление между ними или локализацию маркеров в участках ДНК, ответственных за количественную изменчивость. Экспериментальная проверка этой гипотезы привела к разработке методов картирования генов, контролируемых количественные признаки (Quantitative trait loci, QTL) [14] и метода GWAS, основанного на выявлении ассоциаций геномных вариантов маркеров с фенотипическими признаками в популяциях (Genome-wide association studies) [15; 16]. Однако информация о взаимосвязи генетического разнообразия по STR-маркерам с адаптивной внутри- и межпопуляционной изменчивостью ограничена [17].

Целью настоящего исследования является анализ микросателлитного профиля у овцематок разной породной принадлежности и направления продуктивности, характеристика их по воспроизводительным способностям и исследование возможной связи уровня гетерозиготности по локусам микросателлитов с некоторыми признаками фертильности.

Методология и методы исследования (Methods)

Объектом исследования служило поголовье овец КФХ Л. А. Каневой Усть-Цилемского района Республики Коми. Территория района относится к атлантико-арктической климатической зоне. Для изучения генетического разнообразия по маркерным локусам и воспроизводительных способностей обьягнвившихся овцематок разной породности поделили на три группы. В первую группу вошли кроссбредные овцематки, полученные от скрещивания печорских полутонкорунных овец с баранами куйбышевской породы (50П/50К). Вторую группу представляли чистопородные овцематки романовской породы (50Р/50Р). Третью группу составили трехпородные помесные овцематки, полученные от скрещивания овец первой группы со второй (25П25К/50Р). По группам численность животных составляла соответственно: 41, 31 и 20 голов. Все подконтрольные животные содержались группами в одном помещении на малоконцентратных рационах, типичных для хозяйств Крайнего Севера [18]. Первичную информацию о происхождении, возрасте рождения и дате первого ягнения, плодовитости и сохранности приплода получили из данных зоотехнического учета за период с 2010 по 2020 гг. Исследование полиморфизма микросателлитов у овцематок 2008–2016 гг. рождения провели в 2020–2022 гг. ДНК выделяли из тканей ушных раковин, отсеченных во время мечения животных и консервированных 96-процентным этиловым спиртом-ректификатом. Анализы выполнила лаборатория ООО «Гордиз» (gordiz.ru) с использованием набора реагентов COrDIS Sheep, рекомендованного Международным обществом генетики животных (International Society of Animal Genetics, ISAG), который позволил анализировать полиморфизм микросател-

литов по 12 локусам: McM042, INRA006, McM527, ETH152, CSRD247, OarFCB20, INRA172, INRA063, MAF065, MAF214, INRA005, INRA023 и маркеру пола AMEL¹.

Плодовитость овцематок оценивали со второго ягнения по количеству живых ягнят за одно ягнение (По). Молочность рассчитали по приросту приплода за первые 20 дней подсосного периода².

По каждому ягнению рассчитывали выживаемость приплода по формуле:

$$V_{п} = P_{в}/P_{о},$$

где $V_{п}$ – число выживших ягнят к отбивке (трехмесячному возрасту) в долях единицы,

$P_{в}$ – выживший приплод к отбивке (голов).

А также комплексный показатель, обозначенный нами как темп размножения (ТР), равный среднему количеству ягнят, полученных от одной овцематки за одно ягнение к отбивке ($P_{в}$), деленному на возраст (лет) первого ягнения овцематки ($V_{я}$):

$$T_{р} = P_{в}/V_{я}.$$

Результаты генотипирования овец по STR-локусам обработали с помощью программы GenAlEx 6.5³. По группам овцематок рассчитали следующие параметры: N – число животных в группе; n – число учтенных ягнений; N_a – среднее число аллелей на локус; N_e – среднее эффективное число аллелей на локус; H_o – показатель средней наблюдаемой (фактической) гетерозиготности, H_e – оценка средней ожидаемой гетерозиготности на локус; uH_e – не смещенная оценка средней ожидаемой гетерозиготности на локус, индекс фиксации (инбридинга) F_{IS} , генетическая дистанция по Райту F_{ST} , D_N – генетическая дистанция по Нею.

По каждой овцематке вычислили среднюю гетерозиготность по 12 STR-локусам. Индивидуальные данные по всем овцематкам в пределах отдельных породных групп ранжировали по гетерозиготности, затем по каждой породной группе массивы данных в зависимости от уровня гетерозиготности овцематок разделили на три класса: модальный – M_0 , с гетерозиготностью ниже модального (M^-) и выше – (M^+). В пределах каждой группы по отдельным классам рассчитали средние арифметические по количественным признакам – \bar{X} и ошибки средних – $\pm s\bar{X}$. Статистическую обработку данных и построение графиков выполнили, в программе Microsoft Excel.

¹ COrDIS Sheep. Набор реагентов для мультиплексного анализа 12-ти микросателлитных маркеров и локуса амелогенина овец COrDIS Sheep. Инструкция пользователя [Электронный ресурс]. URL: <https://gordiz.ru/wp-content/uploads/2021/05/instrukciya-cordis-sheep-140521.pdf> (дата обращения: 01.11.2023).

² ГОСТ 25955-83 «Животные племенные сельскохозяйственные» // Методы определения продуктивности овец. Москва: Издательство стандартов, 1984. 8 с.

³ Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-anupdate // Bioinformatics. 2012. Vol. 28. Pp. 2537–2539.

Результаты (Results)

Анализ полиморфизма микросателлитов в трех выборках овец разного генезиса выявил 98 аллелей. По аллельному разнообразию наиболее богатой оказалась группа чистопородных овцематок 50P/50P – 83 аллеля. В группе 50П/50К постулировали 81 аллель, в группе трехпородных помесей 25П25К/50P – 78. Наиболее полиморфными оказались локусы INRA023 и INRA005 – по 13 аллелей. Наименее полиморфным – локус ETH152 – пять аллелей. По локусу INRA023 во всех группах выявлено по 9 аллелей. По INRA005 в группах 50П/50К и 50P/50P из 13 аллелей выявлено по 11, а в группе 25П25К/50P – 7.

С высокими частотами ($> 0,1$) у овцематок всех групп встречались аллели McM042⁸⁷, INRA006¹¹⁰, McM527¹⁶⁴, McM527¹⁶⁶, ETH152¹⁸⁶, CSRD247²¹³, CSRD247²²⁷, OarFCB20⁹¹, OarFCB20¹⁰⁵, INRA172¹⁵⁴, INRA172¹⁶⁰, INRA063¹⁶⁹, INRA063¹⁷⁵, INRA063¹⁸³, MAF065¹²⁷, MAF065¹³⁵, MAF214¹⁸⁹, MAF214¹⁹¹, INRA005¹⁴⁵, INRA023²⁰⁰, INRA023²⁰⁶. Аллели McM042⁸¹, OarFCB2093 и OarFCB20¹⁰⁵ с высокими частотами встречались только в группе 50П/50К. У романовской породы и помесей 25П25К/50P часто встречались аллели INRA023²¹², McM042¹⁰³, McM042⁹⁵, ETH152¹⁹⁰, INRA005¹⁴⁷. В группе чистопородных романовских овцематок выявили восемь специфических аллелей с суммарной частотой 0,224, три аллеля с суммарной частотой 0,048 в группе 50П/50К и один редкий аллель INRA172¹⁷² в 25П25К/50P.

По общему и эффективному числу аллелей в среднем на локус экспериментальные группы достоверно не различались. Наименьшее число эффективных аллелей установлено по локусам MAF214 и CSRD247 – 2,3 у романовских овцематок, у 50П/50К соответственно по INRA006 – 2,5 и в группе 25П25К/50 ETH152 – 2,6. Максимальное число эффективных аллелей наблюдали по локусу

INRA005 – 7,1 в группе 50П/50К, по McM527 локусу 7,0 у 50P/50P и по INRA023 – 7,3 у 25П/25К/50P. Средняя по 12 локусам наблюдаемая гетерозиготность в группе 50P/50P была достоверно ниже, чем по группе 25П25К/50P, и достоверно не различалась с группой 50П/50К (таблица 1).

По группе 25П/25К/50P распределение полокусных оценок наблюдаемой гетерозиготности, исключая данные по локусу McM527 в группе 50P/50P, покрывало все максимальные полокусные значения оценок в обеих родительских группах (рис. 1).

Анализ полокусного распределения индексов фиксации выявил редукцию гетерозигот ($F_{IS} \geq 0,05$) в группе 50П/50К по локусам McM042, INRA006, McM527, ETH152. По остальным локусам значения F_{IS} были отрицательными или положительными, близкими к нулю. По группе 50P/50P недостаток гетерозигот наблюдался по локусам McM527 (0,041), INRA006 (0,073), OarFCB20 (0,137). В кроссбредной группе 25П/25К/50P значительные избытки гетерозигот установили по ETH152 (–0,472), MAF214 (–0,272) и INRA005 (–0,171). В этой группе редукция гетерозигот установлена только по локусам INRA006 (0,071) и McM527 (0,041), по остальным десяти локусам обнаружен избыток гетерозигот (таблица 1, рис. 2). Средние коэффициенты фиксации по группам 50П/50К и 50P/50P были достоверными отрицательными и не превышали –0,05, относительно высокое отрицательное среднее значение индекса F_{IS} (–0,125 ± 0,0409) характеризовало трехпородных помесей.

Достоверное нарушение генетического равновесия по Харди – Вайнбергу при уровне значимости $p \leq 0,05$ и выше установили в группе 50П/50К по генотипам локусов INRA006, CSRD247, OarFCB20, INRA005; по 50P/50P: McM527, OarFCB20, INRA172 и по 25П/25К/50P: McM042. Наиболее высокие генетические дистанции по Райту (F_{ST}) и Нею (D_N) выявили между группами 50П/50К и

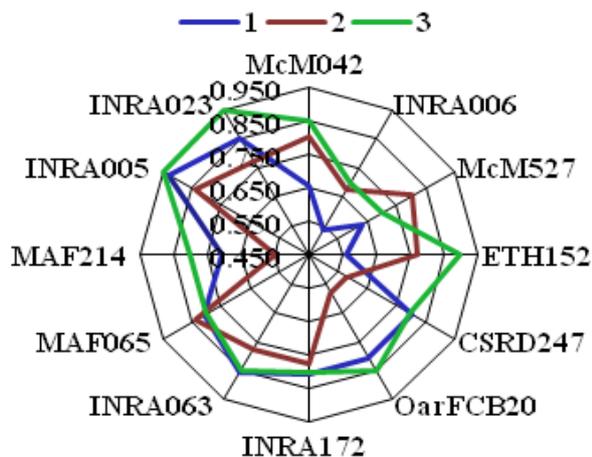


Рис. 1. Полокусная наблюдаемая гетерозиготность по выборкам

1 (50П/50К), 2 (50P/50P), 3 (25П/25К/50P)

Fig. 1. Observed heterozygosity of loci by samples

1 (50P/50K), 2 (50R/50R), 3 (25P/25K/50R)

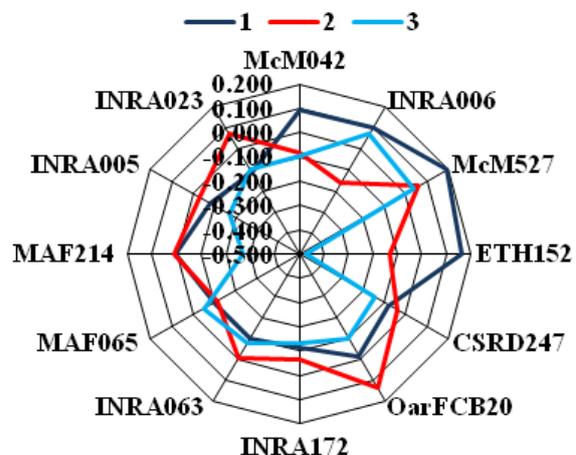


Рис. 2. Полокусные индексы фиксации F_{IS} по выборкам 1 (50П/50К), 2 (50P/50P), 3 (25П/25К/50P)

Fig. 2. Locus fixation indices F_{IS} by samples 1 (50P/50K),

2 (50R/50R), 3 (25P/25K/50R)

50P/50P: $F_{ST} = 0,39 \pm 0,0062$, $D_N = 0,242 \pm 0,0479$, между группами 50П/50К и 25П/25К/50P: $F_{ST} = 0,033 \pm 0,0058$, $D_N = 0,218 \pm 0,0429$, 50P/50P и 25П/25К/50P: $F_{ST} = 0,022 \pm 0,0058$, $D_N = 0,127 \pm 0,0292$. Использование разных метрик генетических дистанций для попарных сравнений выборок овцематок разной породной принадлежности дали сходное их ранжирование. Корреляция полокусных значений наблюдаемой гетерозиготности (H_o) и ин-

дексов фиксации (F_{IS}) между группами 50П/50К и 50P/50P составила соответственно: 0,108, -0,184; 50П/50К и 25П/25К/50P: 0,246, -0,073; 50P/50P и 25П/25К/50P: 0,550, 0,122. Коэффициенты корреляции по группам были недостоверными, но они указали на повышение связи показателей генетического разнообразия между группами от минимальной 50П/50К и 50P/50P до максимальной 50P/50P и 25П/25К/50P.

Таблица 1

Характеристика групп овцематок разной породности по генетико-популяционным параметрам, вычисленным по STR-локусам

Популяции	Локусы	N_a	N_e	H_o	H_e	uHe	F_{IS}
50П/50К (N = 41)	McM042	6,0	3,7	0,659	0,726	0,735	0,093
	INRA006	7,0	2,5	0,537	0,598	0,606	0,103
	McM527	6,0	4,7	0,634	0,786	0,796	0,193
	ETH152	4,0	3,0	0,561	0,671	0,680	0,164
	CSRD247	7,0	3,9	0,805	0,747	0,756	-0,078
	OarFCB20	8,0	4,8	0,805	0,793	0,803	-0,015
	INRA172	7,0	3,6	0,805	0,721	0,730	-0,116
	INRA063	6,0	4,5	0,854	0,777	0,787	-0,099
	MAF065	5,0	3,7	0,805	0,731	0,740	-0,100
	MAF214	5,0	3,5	0,707	0,713	0,722	0,008
	INRA005	11,0	7,1	0,927	0,858	0,869	-0,080
	INRA023	9,0	4,3	0,854	0,769	0,779	-0,110
	\bar{X}	6,8	4,1	0,746	0,741	0,750	-0,003
	$\pm s\bar{X}$	0,55	0,33	0,0358	0,0189	0,0192	0,0327
50P/50P (N = 31)	McM042	5,0	3,9	0,806	0,745	0,757	-0,082
	INRA006	6,0	2,4	0,677	0,583	0,593	-0,161
	McM527	8,0	7,0	0,806	0,856	0,870	0,058
	ETH152	5,0	3,2	0,774	0,686	0,698	-0,128
	CSRD247	7,0	2,3	0,581	0,561	0,570	-0,035
	OarFCB20	7,0	3,1	0,581	0,673	0,684	0,137
	INRA172	7,0	3,7	0,774	0,727	0,739	-0,064
	INRA063	6,0	4,3	0,774	0,769	0,782	-0,007
	MAF065	7,0	4,0	0,839	0,753	0,765	-0,114
	MAF214	5,0	2,3	0,548	0,556	0,565	0,013
	INRA005	11,0	5,4	0,839	0,814	0,828	-0,030
	INRA023	9,0	6,1	0,774	0,836	0,849	0,073
	\bar{X}	6,9	4,0	0,731	0,713	0,725	-0,028
	$\pm s\bar{X}$	0,51	0,44	0,0306	0,0300	0,0305	0,0256
25П/25К/50P (N = 20)	McM042	6,0	4,5	0,850	0,776	0,796	-0,095
	INRA006	8,0	4,1	0,700	0,754	0,773	0,071
	McM527	8,0	3,7	0,700	0,730	0,749	0,041
	ETH152	4,0	2,6	0,900	0,611	0,627	-0,472
	CSRD247	5,0	3,3	0,800	0,701	0,719	-0,141
	OarFCB20	7,0	4,4	0,850	0,773	0,792	-0,100
	INRA172	7,0	3,4	0,800	0,708	0,726	-0,131
	INRA063	5,0	4,7	0,850	0,789	0,809	-0,078
	MAF065	6,0	4,2	0,800	0,761	0,781	-0,051
	MAF214	5,0	2,7	0,800	0,629	0,645	-0,272
	INRA005	7,0	5,3	0,950	0,811	0,832	-0,171
	INRA023	10,0	7,3	0,950	0,864	0,886	-0,100
	\bar{X}	6,5	4,2	0,829	0,742	0,761	-0,125
	$\pm s\bar{X}$	0,48	0,37	0,0234	0,0208	0,0214	0,0409

Table 1

Characteristics of groups of ewes of different age of breed according to genetic and population parameters calculated from alleles of polymorphic STR-loci

Population	Locus	Na	Ne	Ho	He	uHe	F _{IS}
50P/50K (N=41)	McM042	6.0	3.7	0.659	0.726	0.735	0.093
	INRA006	7.0	2.5	0.537	0.598	0.606	0.103
	McM527	6.0	4.7	0.634	0.786	0.796	0.193
	ETH152	4.0	3.0	0.561	0.671	0.680	0.164
	CSRD247	7.0	3.9	0.805	0.747	0.756	-0.078
	OarFCB20	8.0	4.8	0.805	0.793	0.803	-0.015
	INRA172	7.0	3.6	0.805	0.721	0.730	-0.116
	INRA063	6.0	4.5	0.854	0.777	0.787	-0.099
	MAF065	5.0	3.7	0.805	0.731	0.740	-0.100
	MAF214	5.0	3.5	0.707	0.713	0.722	0.008
	INRA005	11.0	7.1	0.927	0.858	0.869	-0.080
	INRA023	9.0	4.3	0.854	0.769	0.779	-0.110
	\bar{X}	6.8	4.1	0.746	0.741	0.750	-0.003
	$\pm s\bar{X}$	0.55	0.33	0.0358	0.0189	0.0192	0.0327
50R/50R (N=31)	McM042	5.0	3.9	0.806	0.745	0.757	-0.082
	INRA006	6.0	2.4	0.677	0.583	0.593	-0.161
	McM527	8.0	7.0	0.806	0.856	0.870	0.058
	ETH152	5.0	3.2	0.774	0.686	0.698	-0.128
	CSRD247	7.0	2.3	0.581	0.561	0.570	-0.035
	OarFCB20	7.0	3.1	0.581	0.673	0.684	0.137
	INRA172	7.0	3.7	0.774	0.727	0.739	-0.064
	INRA063	6.0	4.3	0.774	0.769	0.782	-0.007
	MAF065	7.0	4.0	0.839	0.753	0.765	-0.114
	MAF214	5.0	2.3	0.548	0.556	0.565	0.013
	INRA005	11.0	5.4	0.839	0.814	0.828	-0.030
	INRA023	9.0	6.1	0.774	0.836	0.849	0.073
	\bar{X}	6.9	4.0	0.731	0.713	0.725	-0.028
	$\pm s\bar{X}$	0.51	0.44	0.0306	0.0300	0.0305	0.0256
25P/25K/50R (N=20)	McM042	6.0	4.5	0.850	0.776	0.796	-0.095
	INRA006	8.0	4.1	0.700	0.754	0.773	0.071
	McM527	8.0	3.7	0.700	0.730	0.749	0.041
	ETH152	4.0	2.6	0.900	0.611	0.627	-0.472
	CSRD247	5.0	3.3	0.800	0.701	0.719	-0.141
	OarFCB20	7.0	4.4	0.850	0.773	0.792	-0.100
	INRA172	7.0	3.4	0.800	0.708	0.726	-0.131
	INRA063	5.0	4.7	0.850	0.789	0.809	-0.078
	MAF065	6.0	4.2	0.800	0.761	0.781	-0.051
	MAF214	5.0	2.7	0.800	0.629	0.645	-0.272
	INRA005	7.0	5.3	0.950	0.811	0.832	-0.171
	INRA023	10.0	7.3	0.950	0.864	0.886	-0.100
	\bar{X}	6.5	4.2	0.829	0.742	0.761	-0.125
	$\pm s\bar{X}$	0.48	0.37	0.0234	0.0208	0.0214	0.0409

Анализ уровня фертильности групп различной породности показал, что по всем проанализированным воспроизводительным признакам, кроме выживаемости приплода, романовские овцематки имели достоверное преимущество над другими группами. Группа двухпородных помесей 50П/50К, напротив, кроме выживаемости приплода, уступала

другим группам. Помеси 25П/25К/50Р характеризовались повышенной средней наблюдаемой гетерозиготностью по маркерам и достоверным повышением среднего возраста начала репродукции выше показателя характеризующего наиболее позднеспелую родительскую группу 50П/50К.

Таблица 2
Характеристика овцематок разной породности по признакам фертильности

Группы овцематок и количество ягнений	Статистики	Средняя гетерозиготность по ягнениям	Возраст первого ягнения, дней	Ягнят за одно ягнение к отбивке	Выживаемость ягнят к отбивке	Молочность овцематок, кг	Среднесуточный прирост 1 головы, г.	Темп размножения
50П/50К – 1 (n = 77)	\bar{X}	0,729 ³	665,0 ^{2,3}	1,0 ^{2,3}	0,883 ²	19,7	154	0,562 ²
	$\pm s\bar{X}$	0,0180	16,86	0,05	0,0357	0,88	8,6	0,0309
50Р/50Р – 2 (n = 72)	\bar{X}	0,731 ³	505,8 ^{1,3}	1,7 ^{1,3}	0,765 ¹	24,6 ¹	253,1 ^{1,3}	1,376 ^{1,3}
	$\pm s\bar{X}$	0,0232	17,56	0,10	0,0365	1,32	13,74	0,0894
25П25К/50Р – 3 (n = 57)	\bar{X}	0,828 ^{1,2}	779,5 ^{1,2}	1,4 ^{1,2}	0,801	22,3	202,7 ^{1,2}	0,651 ²
	$\pm s\bar{X}$	0,0172	11,38	0,09	0,0446	1,50	13,33	0,0470

Примечание. Цифровыми индексами показаны группы овцематок, между которыми установлены достоверные различия при уровне значимости $p \leq 0,05$ и выше.

Table 2
Characteristics of sheep of different breeds on the grounds of fertility

Groups of ewes and the number of lambs	Statistics	Average heterozygosity for lambs	Age of the first lambing, days	Lambs for one lambing to weaning	Survival of lambs to weaning	Milk content of sheep, kg	Average daily increase of 1 head, g	Reproduction rate
50P/50K – 1 (n = 77)	\bar{X}	0.729 ³	665.0 ^{2,3}	1.0 ^{2,3}	0.883 ²	19.7	154	0.562 ²
	$\pm s\bar{X}$	0.0180	16.86	0.05	0.0357	0.88	8.6	0.0309
50R/50R – 2 (n = 72)	\bar{X}	0.731 ³	505.8 ^{1,3}	1.7 ^{1,3}	0.765 ¹	24.6 ¹	253.1 ^{1,3}	1.376 ^{1,3}
	$\pm s\bar{X}$	0.0232	17.56	0.10	0.0365	1.32	13.74	0.0894
25P25K/50R – 3 (n = 57)	\bar{X}	0.828 ^{1,2}	779.5 ^{1,2}	1.4 ^{1,2}	0.801	22.3	202.7 ^{1,2}	0.651 ²
	$\pm s\bar{X}$	0.0172	11.38	0.09	0.0446	1.50	13.33	0.0470

Note. Digital indices show groups of ewes between which significant differences were established at a significance level of $p \leq 0.05$ and higher.

Из данных, представленных в таблице 2, видна дифференциация между экспериментальными группами овцематок по их породной принадлежности, возрасту начала репродукции и другим адаптивным признакам. Эти данные, на наш взгляд, плохо согласуются с оценками генетической дифференциации групп по микросателлитам (рис. 3).

Кроме возраста начала и темпа размножения, наследование других признаков по группе 25П25К/50Р было близко к промежуточному с некоторой регрессией на родительскую группу с наименьшим их проявлением. Минимальные генетические дистанции, вычисленные по микросателлитам, установлены между группами 50Р/50Р и

25П/25К/50Р. Положительного эффекта гетерозиса в результате скрещивания не выявили.

В группе романовских овцематок различие по возрасту начала размножения между дифференцированными по уровню гетерозиготности классами М0 и М+, М– и М+ было достоверным при уровне значимости $p < 0,05$. По остальным целевым признакам в других породных группах проявлялась недостоверная, но четкая тенденция превосходства овцематок М0 над другими классами. Исключение составило превосходство овцематок 25П25К/50Р М+ над аналогами из других классов по среднесуточному приросту приплода. Однако этот признак только опосредованно можно отнести к репродуктивным (таблица 3).



Рис. 3. Генетические дистанции по Нею и Райту между группами овцематок разной породности

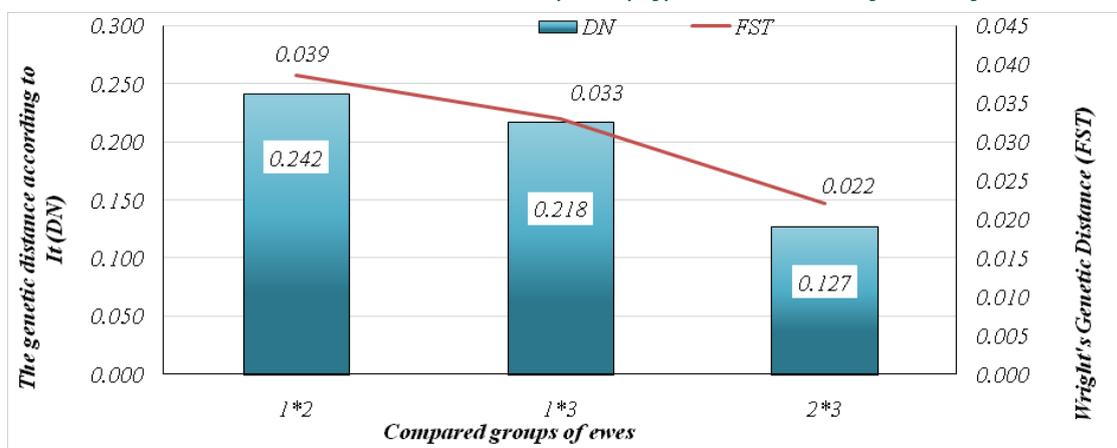


Fig. 3. Genetic distances according to Ney and Wright between groups ewes of different breeds

Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)

По классу М+ во всех породных группах повышение гетерозиготности не привело к достоверному увеличению плодовитости и жизнеспособности потомства или, напротив, снижению его жизнеспособности вследствие разрушения коадаптированных генных комплексов в процессе образования гамет у кроссбредных родителей [19]. Группа трехпородных помесей 25П25К/50Р характеризовалась самой высокой наблюдаемой гетерозиготностью и одновременно самым большим возрастом начала репродукции. При этом внутри группы класс овцематок с низкой гетерозиготностью (М-) характеризовался по сравнению с другими классами наиболее поздним началом репродукции и пониженным темпом размножения. В группе чистопородных романовских овцематок относительно группы 25П25К/50Р ранги классов распределились зеркально. В кроссбредной родительской группе 50П/50К иерархия классов была сходной с 25П25К/50Р. У помесей дифференциация между классами М- и М0 по воспроизводительным признакам была выше, чем между М0 и М+, а в группе чистопородных животных 50Р/50Р, напротив, ниже.

В пределах отдельных породных групп каждый локус вносил различный вклад в средние значения гетерозиготности по 12 микросателлитным локу-

сам. Поэтому и в результате разных генных эффектов по группам селективно значимые эффекты гетерозиготности (в случае их обнаружения!) должны были качественно и количественно различаться в зависимости от генетического фона, а именно: величины неравновесия по сцеплению, эффектов взаимодействия сцепленных маркеров с генами или генными комплексами разных хромосом, контролирующей адаптивную изменчивость. Эти различия возможны из-за того, что у помесей взаимодействуют гаплотипы двух разных родительских пород, а у чистопородных животных эффекты взаимодействия ограничены генным пулом одной породы, а также из-за случайной вариации вследствие ограниченной численности выборок.

Действительно, некоторые различия между помесями и чистопородными животными по связям гетерозиготности по микросателлитным локусам с признаками воспроизводства были выявлены. Однако во всех группах модальные по уровню гетерозиготности классы (М0) превосходили своих аналогов М- и М+ по репродуктивной способности. Поэтому повторяемость такой связи показателей фертильности с гетерозиготностью по STR-локусам внутри разных породных групп независимо от ее статистической достоверности позволяет заключить, что оценки гетерозиготности по STR-локусам

имеют практическую ценность для прогнозирования фертильности овец при внутривидовом анализе.

В классических работах Ю. П. Алтухова показано, что выгодная для организма высокая индивидуальная гетерозиготность неблагоприятна для его потомства и популяции в целом, поскольку значи-

тельная доля выщепляющихся генотипов обладает пониженными адаптивными способностями в субоптимальных условиях среды. В связи с этим им высказано предположение, что генетический оптимум должен отражать баланс между инбридингом (увеличивающим гомозиготность) и аутбридингом (ростом гетерозиготности). Результаты нашего исследования согласуются с высказанными положениями.

Таблица 3
Характеристика классов овцематок с разными уровнями наблюдаемой гетерозиготности по некоторым признакам фертильности

Овцематки		Средняя наблюдаемая гетерозиготность по ягнениям	Возраст первого ягнения, дней		Ягнят за одно ягнение к отбивке, голов		Среднесуточный прирост одной головы, г		Темп размножения, ягнят/год	
Группы	Классы по гетерозиготности		X	±Sx	X	±Sx	X	±Sx	X	±Sx
50П/50К	M- (n = 26)	0,513	691,0	29,09	0,9	0,08	143	14,8	0,510	0,0599
	M0 (n = 29)	0,750	618,8	25,96	1,0	0,08	166	14,6	0,598	0,0521
	M+ (n = 22)	0,890	695,3	31,80	1,0	0,08	151	15,1	0,576	0,0455
50P/50P	M- (n = 38)	0,594	491,2 ^{M+}	21,29	1,8	0,14	262	19,1	1,448	0,1236
	M0 (n = 17)	0,833	453,0 ^{M+}	28,93	1,8	0,18	267	23,1	1,462	0,1396
	M+ (n = 17)	0,936	591,1 ^{M-}	44,19	1,6	0,21	218	31,9	1,128	0,2159
25П25К/50P	M- (n = 20)	0,683	804,9	21,22	1,3	0,16	183	23,1	0,567	0,0727
	M0 (n = 14)	0,833	753,1	28,94	1,4	0,17	188	23,0	0,679	0,0872
	M+ (n = 23)	0,949	773,4	21,65	1,4	0,14	229	21,9	0,661	0,0824

Примечание. Буквенными индексами показаны классы овцематок, между которыми установлены достоверные различия при уровне значимости $p \leq 0,05$ и выше.

Table 3
Characteristics of classes of ewes with different levels of observed heterozygosity for some fertility traits

Sheep		Average observed heterozygosity for lambs	Age of the first lambing, days		Lambs for one lamb to the chop, heads		Average daily growth of one head, g		Reproduction rate, lambs/year	
Groups	Classes on heterozygosity		X	±Sx	X	±Sx	X	±Sx	X	±Sx
50P/50K	M- (n=26)	0.513	691.0	29.09	0.9	0.08	143	14.8	0.510	0.0599
	M0 (n=29)	0.750	618.8	25.96	1.0	0.08	166	14.6	0.598	0.0521
	M+ (n=22)	0.890	695.3	31.80	1.0	0.08	151	15.1	0.576	0.0455
50R/50R	M- (n=38)	0.594	491.2 ^{M+}	21.29	1.8	0.14	262	19.1	1.448	0.1236
	M0 (n=17)	0.833	453.0 ^{M+}	28.93	1.8	0.18	267	23.1	1.462	0.1396
	M+ (n=17)	0.936	591.1 ^{M-}	44.19	1.6	0.21	218	31.9	1.128	0.2159
25P25K/50R	M- (n=20)	0.683	804.9	21.22	1.3	0.16	183	23.1	0.567	0.0727
	M0 (n=14)	0.833	753.1	28.94	1.4	0.17	188	23.0	0.679	0.0872
	M+ (n=23)	0.949	773.4	21.65	1.4	0.14	229	21.9	0.661	0.0824

Note. Letter indices indicate classes of ewes between which significant differences were established at a significance level of $p \leq 0.05$ and higher.

Использованная нами панель микросателлитов позволила провести анализ генетического разнообразия по 12 полиморфным STR-локусам, которые маркируют 10 из 27 хромосом гаплоидного набора *Ovis aries*. Положение STR-локусов и многих QTL на хромосомах у *Ovis aries* известно [20–23]. Поэтому расширение породного состава и увеличение численности референтной популяции, привлечение к анализу новых биоинформационных методик позволит в дальнейшем получить более объективные сведения о взаимосвязи уровня генетического раз-

нообразия по STR-маркерам с селективно значимыми признаками.

Полученная и систематизированная в настоящем исследовании информация о дифференциации овец разного направления продуктивности и происхождения по генетико-популяционным параметрам и воспроизводительным способностям дает возможность наметить перспективы дальнейших исследований и практического применения полиморфизма микросателлитов для решения задач прикладной генетики и селекции животных.

Библиографический список

1. Улимбашев М. Б., Кулинцев В. В., Селионова М. И. [и др.] Рациональное использование генофонда ценных пород животных с целью сохранения биологического разнообразия // Юг России: экология, развитие. 2018. Т. 13, № 2. С. 165–183. DOI: 10.18470/1992-1098-2018-2-165-183.
2. Colino-Rabanal V. J., Rodríguez-Díaz R., Blanco-Villegas M. J., Peris S. J., Lizana M. Human and Ecological Determinants of the Spatial Structure of Local Breed Diversity // Scientific Reports. 2018. Vol. 8. No. 1. Article number 6452. DOI: 10.1038/s41598-018-24641-3.
3. Галинская Т. В., Щепетов Д. М., Лысенков С. Н. Предубеждение о микросателлитных исследованиях и как им противостоять // Генетика. 2019. Т. 55, № 6. С. 617–632. DOI: 10.1134/S0016675819060043.
4. Van der Westhuizen L., MacNeil M. D., Scholtz M. M., Naser F. W., Makgahlela M. L., van Wyk J. B. Genetic Variability and Relationships in Nine South African Cattle Breeds Using Microsatellite Markers // Tropical Animal Health and Production. 2020. Vol. 52, No. 1. Pp. 177–184. DOI: 10.1007/s11250-019-02003-z.
5. Svishcheva G., Babayan O., Lkhasaranov B., Tsendsuren A., Abdurasulov A., Stolpovsk Y. Microsatellite Diversity and Phylogenetic Relationships among East Eurasian *Bos taurus* Breeds with an Emphasis on Rare and Ancient Local Cattle // Animals. 2020. Vol. 10, No. 9. Article number 1493. DOI: 10.3390/ani10091493.
6. Demir E., Balcioglu M. S. Genetic Diversity and Population Structure of Four Cattle Breeds Raised in Turkey Using Microsatellite Markers // Czech Journal of Animal Science. 2019. Vol. 64, No. 10. Pp. 411–419. DOI: 10.17221/62/2019-CJAS.
7. Laoun A., Harkat S., Lafri, M., Gaouar S.B.S., Belabdi, I., Ciani, E., De Groot M. Blanquet, V.; Leroy G., Rognon X. Inference of Breed Structure in Farm Animals: Empirical Comparison between SNP and Microsatellite Performance // Genes. 2020. Vol. 11, No. 1. Article number 57. DOI: 10.3390/genes11010057.
8. Gororo E., Makuza S., Chatiza, F., Chidzondo F., Sanyika T. Genetic diversity in Zimbabwean Sanga cattle breeds using microsatellite markers // South African Journal of Animal Science. 2018. Vol. 48, No. 1. Pp. 128–141.
9. Ocampo R. J., Martínez J. F., Martínez R. Assessment of Genetic Diversity and Population Structure of Colombian Creole Cattle Using Microsatellites // Tropical Animal Health and Production. 2021. Vol. 53. Article number 122. DOI: 10.1007/s11250-021-02563-z.
10. Hall S. J. G. Genetic Differentiation among Livestock Breeds-Values for Fst // Animals. 2022. Vol. 12, No. 9. Article number 1115. DOI: 10.3390/ani12091115.
11. Ceballos F. C., Joshi, P. R., Clark D. W., Ramsay M., Wilson J. F. Runs of homozygosity: windows into population history and trait architecture // Nature Reviews Genetics. 2018. No. 19. Pp. 220–234. DOI: 10.1038/nrg.2017.109.
12. Bertolini F., Cardoso T. F., Marras G., Nicolazzi E. L., Rothschild M. F., Amills M. AdaptMap consortium. Genome-wide patterns of homozygosity provide clues about the population history and adaptation of goats // Genetics Selection Evolution. 2018. Vol. 50, No. 59. Pp. 2–12. DOI: 10.1186/s12711-018-0424-8.
13. Бакоев С. Ю., Гетманцева Л. В. Методы оценки инбридинга и подписей селекции сельскохозяйственных животных на основе протяженных гомозиготных областей // Достижения науки и техники АПК. 2019. Т. 33, № 11. С. 63–68. DOI: 10.24411/0235-2451-2019-11114.
14. Muluaem T., Bekeko Z. Advances in Quantitative Trait Loci, Mapping and Importance of Markers Assisted Selection in Plant Breeding Research // International Journal of Plant Breeding and Genetics. 2016. Vol. 10, No. 2. Pp. 58–68. DOI: 10.3923/ijpb.2016.58.68.
15. Полоников А. В., Клесова Е. Ю., Азарова Ю. Э. Биоинформатические инструменты и интернет-ресурсы для оценки регуляторного потенциала полиморфных локусов, установленных полногеномными ассоциативными исследованиями мультифакториальных заболеваний (обзор) // Научные результаты биомедицинских исследований. 2021. Т. 7, № 1. С. 15–31. DOI: 10.18413/2658-6533-2020-7-1-0-2.

16. Юдин Н. С., Ларкин Д. М. Общие признаки селекции и гены, связанные с адаптацией и акклиматизацией, в геномах российских пород крупного рогатого скота и овец // Генетика. 2019. Т. 55, № 8. С. 936–943. DOI: 10.1134/S0016675819070154.

17. Озеров М. Ю., Тапио М., Кантанен Ю. [и др.] Влияние факторов окружающей среды на генетическую изменчивость грубошерстных пород овец // Российская сельскохозяйственная наука. 2019. № 6. С. 40–44. DOI: 10.31857/S2500-26272019640-44.

18. Жариков Я. А., Матюков В. С., Канева Л. А. Биологические и продуктивные особенности овец разных генотипов в Арктической зоне разведения. Сыктывкар : ФГБУН ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2022. 154 с. DOI: 10.19110/89606-036.

19. Tapio M., Tapio I., Grisliis Z., Holm L. E., Jeppsson S., Kantanen J., Miceikiene I., Olsaker I., Viinalass H., Eythorsdottir E. Native breeds demonstrate high contributions to the molecular variation in northern European sheep // *Molecular Ecology*. 2005. Vol. 14, No. 13. Pp. 3951–3963. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02727.x.

20. Zamani W., Ghasempouri S. M., Rezaei H. R., Hesari A. R. E., Ouhrouch A. Comparing polymorphism of 86 candidate genes putatively involved in domestication of sheep, between wild and domestic Iranian sheep // *Meta Gene*. 2018. Vol. 17, No. 2. Pp. 223–231. DOI: 10.1016/j.mgene.2018.06.015.

21. Animal QTLdb [e-resource]. URL: <https://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/index> (дата обращения 14.03.2024).

22. Hu Zhi-Liang, Park C. A., Reecy J. M. Bringing the Animal QTLdb and CorrDB into the future: meeting new challenges and providing updated services // *Nucleic Acids Research*. 2022. Vol. 50. Pp. 956–961. DOI: 10.1093/nar/gkab1116.

23. Hu Zhi-Liang, Park C. A., Reecy J. M. Building a livestock genetic and genomic information knowledge-base through integrative developments of Animal QTLdb and CorrDB // *Nucleic Acids Research*. 2019. Vol. 47. Pp. 701–710. DOI: 10.1093/nar/gky1084.

Об авторах:

Валерий Самуилович Матюков, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Институт агробиотехнологий им. А. В. Журавского Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», Сыктывкар, Россия; ORCID 0000-0002-3504-6864, AuthorID 856195. E-mail: nipiti38@mail.ru

Яков Александрович Жариков, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Институт агробиотехнологий им. А. В. Журавского Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», Сыктывкар, Россия; ORCID-0000-0002-8644-2322, AuthorID 32082. E-mail: zharikov.yakov@yandex.ru

Лидия Александровна Канева, заведующая отделом Печорской опытной станции, Институт агробиотехнологий им. А. В. Журавского Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», Сыктывкар, Россия; ORCID-0009-0007-0437-7146, AuthorID 1113746. E-mail: lidiya_kaneva_1979@mail.ru

References

1. Ulimbashev M. B., Kulintsev V. V., Selionova M. I. et al. Rational management of the gene pool of valuable breeds of animals for the purpose of conservation of biological diversity. *South of Russia: ecology, development*. 2018; 13 (2): 165–183. DOI: 10.18470/1992-1098-2018-2-165-183. (In Russ.)

2. Colino-Rabanal V. J., Rodríguez-Díaz R., Blanco-Villegas M. J., Peris S. J., Lizana M. Human and Ecological Determinants of the Spatial Structure of Local Breed Diversity. *Scientific Reports*. 2018; 8 (1): 6452. DOI: 10.1038/s41598-018-24641-3.

3. Galinskaya T. V., Schepetov D. M., Lysenkov S. N. Prejudices against microsatellite studies and how to resist them. *Russian Journal of Genetics*. 2019; 55 (6): 657–671. DOI: 10.1134/S0016675819060043. (In Russ.)

4. Van der Westhuizen L., MacNeil M. D., Scholtz M. M., Neser F. W., Makgahlela M. L., van Wyk J. B. Genetic Variability and Relationships in Nine South African Cattle Breeds Using Microsatellite Markers. *Tropical Animal Health and Production*. 2020; 52 (1): 177–184. DOI: 10.1007/s11250-019-02003-z.

5. Svishecheva G., Babayan O., Lkhasaranov B., Tsendsuren A., Abdurasulov A., Stolpovsk Y. Microsatellite Diversity and Phylogenetic Relationships among East Eurasian *Bos taurus* Breeds with an Emphasis on Rare and Ancient Local Cattle. *Animals*. 2020; 10 (9): 1493. DOI: 10.3390/ani10091493.

6. Demir E., Balcioglu M. S. Genetic Diversity and Population Structure of Four Cattle Breeds Raised in Turkey Using Microsatellite Markers. *Czech Journal of Animal Science*. 2019; 64 (10): 411–419. DOI: 10.17221/62/2019-CJAS.

7. Laoun A., Harkat S., Lafri, M., Gaouar S. B. S., Belabdi, I., Ciani, E., De Groot M. Blanquet, V.; Leroy G., Rognon X. Inference of Breed Structure in Farm Animals: Empirical Comparison between SNP and Microsatellite Performance. *Genes*. 2020; 11 (1): 57. DOI: 10.3390/genes11010057.
8. Gororo E., Makuza S., Chatiza, F., Chidzondo F., Sanyika T. Genetic diversity in Zimbabwean Sanga cattle breeds using microsatellite markers. *South African Journal of Animal Science*. 2018; 48 (1): 128–141.
9. Ocampo R. J., Martínez J. F., Martínez R. Assessment of Genetic Diversity and Population Structure of Colombian Creole Cattle Using Microsatellites. *Tropical Animal Health and Production*. 2021; 53 (1): 122. DOI: 10.1007/s11250-021-02563-z.
10. Hall S. J. G. Genetic Differentiation among Livestock Breeds-Values for Fst. *Animals*. 2022; 12 (9): 1115. DOI: 10.3390/ani12091115.
11. Ceballos F. C, Joshi, P. R., Clark D. W., Ramsay M., Wilson J. F. Runs of homozygosity: windows into population history and trait architecture. *Nature Reviews Genetics*. 2018; 19: 220–234. DOI: 10.1038/nrg.2017.109.
12. Bertolini F., Cardoso T. F., Marras G., Nicolazzi E. L., Rothschild M. F., Amills M. AdaptMap consortium. Genome-wide patterns of homozygosity provide clues about the population history and adaptation of goats. *Genetics Selection Evolution*. 2018; 50 (59): 2–12. DOI: 10.1186/s12711-018-0424-8.
13. Bakoev S. Yu., Getmantseva L. V Methods for Assessing Inbreeding and Selection Signatures of Farm Animals Based on Runs of Homozygosity. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2019; 33 (11): 63–68. DOI: 10.24411/0235-2451-2019-11114. (In Russ.)
14. Mulualet T., Bekeko Z. Advances in Quantitative Trait Loci, Mapping and Importance of Markers Assisted Selection in Plant Breeding Research. *International Journal of Plant Breeding and Genetics*. 2016; 10 (2): 58–68. DOI: 10.3923/ijpb.2016.58.68.
15. Polonikov A. V., Klyosova E. Yu, Azarova I. E. Bioinformatic tools and internet resources for functional annotation of polymorphic loci detected by genome wide association studies of multifactorial diseases (review). *Research Results in Biomedicine*. 2021; 7 (1): 15–31. DOI: 10.18413/2658-6533-2020-7-1-0-2. (In Russ.)
16. Yudin N. S, Larkin D. M. Shared Signatures of Selection Related to Adaptation and Acclimation in Local Cattle and Sheep Breeds from Russia. *Russian Journal of Genetics*. 2019; 55 (8): 1008–1014. DOI: 10.1134/S0016675819070154. (In Russ.)
17. Ozerov M. Yu., Tapio M., Kantanen Yu. Genetic factors affection genetic variance in coarse-wool sheep. *Russian Agricultural Sciences*. 2019; 6: 40–44. DOI: 10.31857/S2500-26272019640-44. (In Russ.)
18. Zharikov Ya. A., Matyukov V. S., Kaneva L. A. Biological and productive features of sheep of different genotypes in the Arctic breeding zone. Syktyvkar: Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2022. 154 p. DOI: 10.19110/89606-036. (In Russ.)
19. Tapio M., Tapio I., Grisliis Z., Holm L. E., Jeppsson S., Kantanen J., Miceikiene I., Olsaker I., Viinalass H., Eythorsdottir E. Native breeds demonstrate high contributions to the molecular variation in northern European sheep. *Molecular Ecology*. 2005; 14 (13): 3951–3963. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02727.x.
20. Zamani W., Ghasempouri S. M., Rezaei H. R., Hesari A. R. E., Ouhrouch A. Comparing polymorphism of 86 candidate genes putatively involved in domestication of sheep, between wild and domestic Iranian sheep. *Meta Gene*. 2018; 17 (2): 223–231. DOI: 10.1016/j.mgene.2018.06.015.
21. Animal QTLdb [Internet]. 2023 [cited 2024 March 14]; 2. Available from: <https://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/index>.
22. Hu Zhi-Liang, Park C. A., Reecy J. M. Bringing the Animal QTLdb and CorrDB into the future: meeting new challenges and providing updated services. *Nucleic Acids Research*. 2022; 50: 956–961. DOI: 10.1093/nar/gkab1116.
23. Hu Zhi-Liang, Park C. A., Reecy J. M. Building a livestock genetic and genomic information knowledgebase through integrative developments of Animal QTLdb and CorrDB. *Nucleic Acids Research*. 2019; 47: 701–710. DOI: 10.1093/nar/gky1084.

Authors' information:

Valeriy S. Matyukov, candidate of biological sciences, leading researcher, A. V. Zhuravsky Institute of Agro-Biotechnologies of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia; ORCID 0000-0002-3504-6864, AuthorID 856195. *E-mail: nipti38@mail.ru*

Yakov A. Zharikov, candidate of agricultural sciences, senior researcher, A. V. Zhuravsky Institute of Agro-Biotechnologies of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia; ORCID-0000-0002-8644-2322, AuthorID 32082. *E-mail: zharikov.yakov@yandex.ru*

Lidiya A. Kaneva, head of the department of Pechora Experimental Station, A. V. Zhuravsky Institute of Agro-Biotechnologies of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia; ORCID-0009-0007-0437-7146, AuthorID 1113746. *E-mail: lidiya_kaneva_1979@mail.ru*