

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ В СЕЛЕКЦИИ ОВЕЦ

¹Г.М. Гончаренко, доктор биологических наук

²Т.Н. Хамируев, кандидат сельскохозяйственных наук

²С.М. Дашинимаев, кандидат сельскохозяйственных наук

¹Т.С. Хорошилова, кандидат биологических наук

¹О.Л. Халина, научный сотрудник

¹В.А. Солощенко, доктор сельскохозяйственных наук, академик РАН

³В.И. Ермолаев, доктор биологических наук

³Н.Н. Кочнев, доктор биологических наук

¹Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН, р.п. Краснообск Новосибирской обл., Россия

²Научно-исследовательский институт ветеринарии Восточной Сибири – филиал Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий РАН, Чита, Россия

³Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

E-mail: gal.goncharenko@mail.ru

Ключевые слова: овца, порода, ген, генотип, полиморфизм, частота, продуктивность.

Реферат. Приоритетным направлением в развитии отечественного овцеводства является создание новых и совершенствование существующих селекционных форм, сочетающих высокие показатели мясной и шерстной продуктивности с хорошими адаптационными качествами к условиям разведения. В России в племенных хозяйствах сосредоточено 404,2 тыс. голов грубошерстных пород овец и 21,2 тыс. голов полугрубошерстных. По сравнению с 2000 г. количество племенных животных увеличилось в 5,0 раза, при этом выход ягнят к отбивке в расчёте на 100 племенных маток – в 5,7 раза. Одним из путей повышения уровня селекционно-племенной работы с породами является поиск и использование генетических маркеров продуктивности и жизнеспособности. Целью работы было обобщение и анализ сведений о генетическом полиморфизме генов, ассоциированных с признаками продуктивности и устойчивости к болезням, у разных пород овец. Представлены результаты исследований полиморфных вариантов генов, ассоциированных с энергией роста молодняка, качеством шерсти и мясной продуктивностью у овец. Описан ген кальпастантин (CAST), который связан с мясной продуктивностью и нежностью мяса, ген KRT (keratins) – с шерстной продуктивностью и качеством шерсти, ген гормона роста GH и ген дифференциального фактора роста GDF9 – с регуляцией роста и развития, воспроизводительными качествами и мясной продуктивностью овец. В большинстве исследований преобладающим генотипом во всех породах является CAST^{MM}. Частота генотипов по генам KRT и GH в породах разного направления продуктивности существенно различается. Описана связь генотипов CAST, GH, GDF9 с хозяйственно-ценными признаками, что даёт возможность рассматривать их в качестве генетических маркёров.

GENETIC MARKERS IN SHEEP BREEDING

¹G.M. Goncharenko, Doctor of Biological Sciences

²T.N. Khamiruev, PhD in Agricultural Sciences

²S.M. Dashinimaev, PhD in Agricultural Sciences

¹T.S. Khoroshilova, PhD in Biological Sciences

¹O.L. Halina, Researcher

¹V.A. Soloshenko, Doctor of Agricultural Sciences, Academician of the Russian Academy of Sciences

³V.I. Ermolaev, Doctor of Biological Sciences

³N.N. Kochnev, Doctor of Biological Sciences

E-mail: gal.goncharenko@mail.ru

¹Siberian Federal Scientific Center of Agrobiotechnologies RAS, settlement Krasnoobsk, Novosibirsk region, Russia

²Research Institute of Veterinary Medicine of Eastern Siberia - a branch of the Siberian Federal Scientific Center of Agrobiotechnologies of the Russian Academy of Sciences, Chita, Russia

³Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

E-mail: gal.goncharenko@mail.ru

Keywords: sheep, breed, gene, genotype, polymorphism, frequency, productivity.

Abstract. *The priority direction in developing domestic sheep breeding is the creation of new and improved breeding forms that combine high meat and wool productivity rates with good adaptive qualities to breeding conditions. In Russia, 404.2 thousand heads of coarse-wool sheep breeds and 21.2 thousand heads of semi-coarse-wool sheep are concentrated on breeding farms. Compared to 2000, the number of breeding animals increased by 5.0 times, while the yield of lambs for slaughter per 100 breeding queens increased by 5.7 times. One way to increase the selection and breeding work with breeds is to search and use genetic markers of productivity and vitality. The work aimed to summarise and analyse information about the genetic polymorphism of genes associated with traits of productivity and disease resistance in different breeds of sheep. The results of studies of polymorphic variants of genes related to the growth energy of young animals, wool quality and meat productivity in sheep are presented. The calpastatin (CAST) gene is described, which is associated with meat productivity and tenderness of meat the KRT (keratins) gene - with wool productivity and wool quality, the growth hormone gene GH and the differential growth factor gene GDF9 - with the regulation of growth and development, reproductive qualities and meat production, sheep productivity. In most studies, the predominant genotype in all breeds is CAST^{MM}. The frequency of genotypes for the KRT and GH genes in breeds of different directions of productivity varies significantly. The relationship of genotypes CAST, GH, and GDF9 with economically valuable traits is described, making it possible to consider their genetic markers.*

Приоритетным направлением в развитии отечественного овцеводства является создание новых и совершенствование существующих селекционных форм, сочетающих высокие показатели мясной и шерстной продуктивности с хорошими адаптационными качествами к условиям разведения. В России в племенных хозяйствах сосредоточено 404,2 тыс. головы грубошерстных пород овец и 21,2 тыс. голов полугрубошерстных. По сравнению с 2000 г. количество племенных животных увеличилось в 5,0 раза, при этом выход ягнят к отбивке в расчёте на 100 племенных маток возрос в 5,7 раза [1–3]. Однако генетический потенциал всех пород овец в России далеко не исчерпан, и одним из путей повышения уровня селекционно-племенной работы с популяциями животных является поиск и использование генетических маркеров продуктивности и жизнеспособности.

Цель работы – обобщить и проанализировать существующую на данный момент информацию о генетическом полиморфизме генов, ассоциированных с признаками продуктивности и устойчивости к болезням, у разных пород овец.

Генетические маркеры все шире используют в селекции разных видов сельскохозяйственных животных, особенно в скотоводстве, для оценки их племенной ценности [4, 5]. В обзоре Н.С. Юдина, М.И. Воеводы [6] были проанализированы ассоциативные связи ге-

нов, известные на тот момент, с признаками молочной продуктивности. С развитием молекулярно-генетических технологий, включая полногеномный анализ, спектр ассоциативных связей генов с признаками расширился [7, 8].

Известно, что генетическая структура сельскохозяйственных популяций в процессе селекции особенно подвергается изменениям под влиянием искусственного и естественного отбора [9, 10]. Идентификация генов, установление их полиморфизма и дальнейшее изучение эффективности использования на основе сравнительного анализа фенотипических проявлений при разных генотипах дают свои результаты. В овцеводстве выявлено несколько генов, которые ассоциированы с селекционируемыми признаками. Так, ген кальпастанин (CAST) связан с мясной продуктивностью и качеством мяса [11, 12], ген KRT (keratins) – с настригом шерсти и её качеством [13–15]. К группе генов, оказывающих влияние на интенсивность роста, величину живой массы, молочную продуктивность и воспроизводительные качества, относятся гены: гормона роста (GH) [16, 17], лептин (LEP) [18–20], дифференциальный фактор роста (GDF9) [21].

Ген кальпастанин (CAST). Как известно, вкусовые качества мяса зависят от условий кормления, набора кормов, особенно при интенсивном откорме и нагуле, и генетической предрасположенности к его размягчению. Было

показано, что в созревании мяса после убоя животных основная роль принадлежит системе кальпаин–кальпастатин (CCS), включающей семейство кальций-зависимых нейтральных протеаз, кальпаинов и кальпастатинов, которые являются ингибитором кальпаинов, регулирующих их активность *in vitro* [22]. При выяснении роли кальпастатина в паттернах экспрессии кальпаинов, каспаз и белков теплового шока (HSP) удалось доказать, что он контролирует активность кальпаина, клеточной пролиферации, выживаемости клеток и путей апоптоза, его подавление приводит к повышенной экспрессии μ -кальпаина, каспаз и HSP [23]. Система CCS оказывает действие на рост мышц путём регуляции их активности, однако иногда может наблюдаться снижение посмертного протеолиза [24]. Описаны ассоциации гена кальпастатина с нежностью мяса у мясных пород крупного рогатого скота [25].

В селекции овец ген кальпастатин используется как потенциальный маркер качества мяса и живой массы. В исследованиях М. Аали и др. [26] методом PCR-SSCP идентифицирован новый гаплотип *CAST*, имеющий высокое сходство (более 80 %) локуса этого гена с другими сельскохозяйственными видами: крупным рогатым скотом, овцами, козами, свиньями. Генетическая структура овец разных пород различается по данному гену. Так, у овец калмыцкой курдючной породы и их помесей с дорпер частота генотипов гена *CAST^{MM}* составляет 30,0 %, *CAST^{MN}* – 70 %, генотип *CAST^{NN}* не выявлен [27]. У овец мясного направления продуктивности – эдильбаевской и мясошерстной татарстанской пород – напротив, наиболее распространённым генотипом был *CAST^{MM}* – 88 и 89%; тогда как доля гетерозиготного генотипа составила 12 и 9% соответственно [14]. Аналогичные результаты были получены при изучении этого гена у ставропольской породы шерстного направления продуктивности: *MM* – 70%, *MN* – 23 и *NN* – 6% [28]. Совпадающие частоты генотипов также были выявлены у другой шерстной породы – дагестанской горной, где подавляющее большинство животных были носителями генотипа *MM* – 93% и 7% – гетерозиготы [29]. Волгоградская порода по частоте генотипов гена *CAST* также не имеет существенных от-

личий от других изученных пород. [30]. У овец западно-сибирской мясной и кулундинской тонкорунной породы генотип *CAST^{MM}* также находился на уровне 69 и 75 % [31].

Схожие результаты получены зарубежными исследователями, например, у овец породы Dorset Horn выявлены два аллеля (*M* и *N*) гена кальпастатина, соотношение которых составляло 0,77 и 0,23 [32]. Однако в популяциях овец Ирана и Пакистана наблюдалось другое соотношение генотипов *MM*, *MN*, *NN*. Приоритетное положение в породе Dalagh занимал гетерозиготный генотип *MN*, встречаемость которого составляла 89,1, несколько ниже частота этого генотипы у пород Lori – 63%. Однако у пород Zel, Lohi Kajli Thalli частота этого генотипа находилась на уровне 20 и 26% [33–35]. Аналогичные результаты получены при изучении курдючных и каракульских овец Ирана [36, 37]. Выявленные различия в частотах генотипов и аллелей могут быть следствием селекционного давления и факторов окружающей среды. У овец цигайской породы в Крыму доминирующим генотипом также был *MM* (74 %), доля *MN* – 22 % и одно животное имело гомозиготный генотип *NN* [38].

Такое единообразие в частотах генотипов гена *CAST* у исследованных пород, за исключением калмыцкой курдючной, может быть обусловлено отсутствием давления селекции по этому признаку, так как качественные показатели мяса можно оценить только после убоя животных. В связи с этим невозможно идентифицировать их фенотип, а значит, затруднительно вести отбор прижизненно.

В то же время есть сообщения о приоритетности гетерозиготного генотипа *ab* гена *CAST* по энергии роста ягнят. В исследованиях С.Р.Л. Valencia и др. [39] с использованием регрессионного анализа на овцах Colombain установлено влияние гена на их живую массу. Ассоциативную связь генотипов *CAST* с наращиванием мышечной массой молодняка овец выявили ряд авторов [40–42]. В исследованиях М.Р. Nassiry и др. [37] также удалось установить, что суточный прирост живой массы у ягнят с генотипом *ab* гена кальпастатина выше, чем для генотипов *aa* (205 г, $p < 0,05$) и *ac* – 173 г). В то же время Q. Fang и др. [43] не выявлено связи

генотипов гена *CAST* с показателями энергии роста ягнят породы ромни, но показана ассоциативная связь с качеством мяса.

По мнению В.П. Лушникова и др. [44], в настоящее время влияние маркерных генов на показатели продуктивности животных достоверно не установлено. Причиной этого может служить комплексность факторов, влияющих на проявление того или иного признака. К аналогичным выводам пришли S. Sutikno и др. [45] при проведении исследований на овцах локальных пород Индонезии. Напротив, в исследованиях М. Nikmarg и др. [46] на ягнятах породы Barki и S. Khan [47] на овцах породы Balkhi, Kajli и козах породы Beetal подтверждена связь кальпастина с признаками мясной продуктивности.

Ген гормона роста (GH). Ген гормона роста (*GH*) – это анаболический гормон, оказывающий влияние на метаболизм и энергетический гомеостаз. Его продукт (гормон роста), синтезируемый и секретируемый соматотрофными клетками передней доли гипофиза, стимулирует обменные процессы в печени, в жировой ткани, скелетной мускулатуре и поджелудочной железе. Он оказывает влияние на секрецию и накопление триглицеридов, стимулирует окисление жирных кислот. Недостаток этого гормона приводит к ожирению [48], у детей наблюдается задержка роста [49]. По мнению некоторых авторов [50, 51], экспрессия данного гормона влияет на ускоренное развитие и способствует интенсивному росту организма животного.

Распределение генотипов гена *GH* у овец разных пород России и мира значительно варьирует. Так, у овец тонкорунной сальской породы, разводимой в Ростовской области, частота аллеля А была 0,75, аллеля В – 0,25, соотношение генотипов АА : АВ : ВВ составляло 57 : 36 : 7 % [11]. У овец шубного направления продуктивности – романовской породы соотношение генотипов значительно отличалось: 24 : 62 : 14. Частота аллеля А – 0,55, аллеля В – 0,45 [52].

Неоднозначная картина по гену *GH* выявлена у иракских аборигенных пород Awassi, Hamdani и Karadi. Так, в породах Awassi и Karadi генотип АА не выявлен, тогда как в породе Hamdani его частота встречаемости составила 10 %. Два других генотипа находились в

соотношении 50 : 40 или 60 : 40. Генетической особенностью породы Karadi может служить более высокая частота генотипа ВВ (70 %) и низкая – АВ (30 %) [53]. Отсутствие генотипа АА гена *GH* наблюдалось и у коренных пород овец Египта Barki, Rahmani и Ossimi [54].

При исследовании полиморфизма гена *GH* на аборигенных овцах Donggala и East Java Индонезии установлен довольно сходный полиморфизм этого гена и показано влияние генотипа АА на более высокий среднесуточный прирост ягнят [55].

При анализе ассоциативной связи генотипов гена *GH* с энергией роста молодняка однозначного ответа не получено. Так, к приоритетному генотипу по живой массе ягнят породы Awassi Ирака можно отнести генотип ВВ, его носители отличались более высокой массой при отъеме в сравнении с генотипами АА и АВ – на 1,79 и 3,85 кг соответственно [39].

В российской тонкорунной сальской породе более высокую живую массу при отъеме и лучшую мясную продуктивность имели животные с генотипом АВ этого гена [21]. Аналогичная ассоциативная связь энергии роста молодняка и гетерозиготного генотипа АВ выявлена в романовской породе в племенных хозяйствах Ярославской области России. Превышение живой массы овец с этим генотипом над альтернативными наблюдалась во все возрастные периоды до 10 месяцев [56]. Однако животные с генотипом ВВ были более широкотелые [57].

Наблюдаемые различия в полиморфизме гена гормона роста *GH* у проанализированных пород овец из разных эколого-географических зон можно, предположительно, объяснить сцепленностью этого гена с хозяйственно полезными признаками и влиянием условий среды.

Ген дифференциального фактора роста GDF9. Семейство генов *GDF* (дифференциального фактора роста) в организме человека и животных отвечает за разные функции. К примеру, в опытах на мышах установлено влияние гена *GDF11* на возрастную патологию. Его повышенная концентрация в крови уменьшает риск сердечно-сосудистых заболеваний, остеопороза и других заболеваний, «связанных с пожилым возрастом» [58].

Ген *GDF9* в организме овец играет значительную функциональную роль в репродуктив-

ной способности маток, их плодовитости [62, 63, 64]. В исследованиях овец пород Cambridge и Belchare [52] выявлены новые мутации в генах *GDF9* и *BMP15*, которые могут вызывать повышенную скорость овуляции, приводящую к бесплодию. При гистологическом и микроскопическом исследовании 40 пар яичников иракских овец породы Awassi была выявлена гипоплазия ткани у стерильных овцематок с гомозиготной мутацией этого гена, тогда как у животных с гетерозиготной формой гена яичники были нормальными [60].

Аллельный профиль овец разных пород имеет некоторые различия, но, как показали исследования, большинство животных имеет генотип *GDF9^{GG}*. У животных татарстанской породы соотношение частот генотипов гена дифференциального фактора роста *GDF9* – *AA* : *AG* : *GG* находится в пределах 10 : 11 : 79 [44]. Овец молочной породы лакон, наоборот 85,0 % животных имели генотип *GDF9^{AA}*, *GDF9^{BB}* – 9,0 % и *GDF9^{AB}* – 6,0% [2]. У овец мясных пород эдильбаевской и волгоградской генотип *AA* не выявлен, гетерозиготный генотип обнаружен у 10–16 %, а абсолютное большинство животных являются носителями гомозиготного генотипа *BB* [63]. Аналогичные результаты получены при исследовании кулундинской тонкорунной породы, где частота генотипа *GDF9^{GG}* находится на уровне 92,7 %, западно-сибирской мясной – 66,4 %. Генотип *GDF9^{AA}* встречается крайне редко (до 5 %) [31]. Таким образом, можно сделать заключение о приоритетности в отборе генотипа *GG* или *BB* и их потенциальной связи с энергией роста молодняка по сравнению с другими генотипами.

Есть сообщения, что у овец ген *GDF9* тесно связан с размером приплода [64]. Так, у овец породы Luzhong выявлено восемь SNP, в том числе одна новая мутация, из них g.41768501A>G и g.41768485G>A были тесно связаны с плодовитостью, а два других локуса могут быть потенциальными генетическими маркерами крупноплодности приплода [65]. В исследованиях волгоградской и сальской пород овец установлена связь гетерозиготного генотипа *AG*/*GDF9* с более высокой плодовитостью, наиболее существенные различия наблюдаются между генотипами *AG*/*GDF9* и *AA*/*GDF9*

[70]. Однако у овец породы Ну приоритетным по многоплодию был генотип *AA*/*GDF9* [67].

В литературе имеются данные о влиянии различных генетических вариантов на живую массу молодняка овец, молочную продуктивность овец, что свидетельствует о целесообразности изучения его полиморфизма. В исследованиях M.R. Nassiry и др. [37] показана связь генотипов гена *GDF9* с молочной продуктивностью животных и качеством молока, удой был выше у гетерозиготных животных на 7,80 и 1,60 кг по сравнению с другими вариантами этого гена, а содержание жира и белка в молоке – у овцематок с генотипом *GDF9^{GG}*.

Обнадёживающие результаты получены при изучении связи гена *GDF9* с мясной продуктивностью. Так, у овец горноалтайской породы прикатунского типа выявлен желательный генотип *GDF9^{AA}*, у этих животных была выше предубойная масса на 1,62 и 7,01 кг, масса туши на – 1,34 и 3,98 кг, выход мяса – 1,26–1,86 % по сравнению с альтернативными генотипами *AG* и *GG*. Кроме того, они отличались повышенным содержанием белка, жира, мраморностью мышечной ткани и наибольшим диаметром мышечных волокон [68]. На основании полученных результатов авторы сделали заключение о перспективности использования в селекции гена *GDF9* и увеличения частоты желательных аллелей путём целенаправленного отбора и подбора родительских пар.

Кроме того, как показали исследования, проведённые на овцах пород дагестанская горная и лакон в зонах Республики Дагестан и Краснодарского края, ген *GDF9* принимает участие в формировании иммунного статуса и соответственно влияет на изменение популяционно-генетических параметров (Ca, Na, TG) [29].

Ген KRT. Конкурентоспособность разведения овец шерстного направления продуктивности, особенно пород с мериносовой шерстью, во многом определяется качеством шерстного волокна, удовлетворяющим текстильное производство. Для улучшения штапеля в последние годы применялось скрещивание с лучшими зарубежными породами. Так, при скрещивании калмыцкой курдючной породы с дорпер у помесей значительно уменьшилась тонина волокна, штапель стал гуще [69]. Зависимость качества

шерсти от наследственных особенностей, фенотипа животного и генов, ассоциированных с такими показателями, как тонина, прочность, длина, извитость, показана во многих работах, где эти показатели связывают с геном *KRT* (keratins или *KIF* – keratin intermediate filaments) [70, 71].

Качественные характеристики шерсти (тонина, длина, уравниенность) фенотипически хорошо поддаются описанию у каждого животного, причём это делается неоднократно в течение жизни. Исходя из этого, можно предположить, что гены семейства *KRT* вовлечены в селекционный процесс, поэтому частота гена *KRT1.2* у овец мясного и шерстного направления продуктивности, предположительно, должна быть различной. В исследованиях [72] у овец шерстного направления продуктивности (черноземельный меринос, грозненская), мясосального (эдильбаевская), мясошерстного (кавказская) преобладает аллель *M* (0,88–0,91) и генотип *MM* (0,76–0,84). Овцы кулундинской тонкорунной породы почти мономорфны по *KRT1.2^M* аллелю (0,978), тогда как в Западно-сибирской мясной наблюдается полиморфизм и соотношение генотипов *MM* : *MN* : *NN* представлено как 32,8 : 47,4 : 19,8 [31]. По данным R. Kumar и др. [71], у 11 пород овец Индии также выявлена существенная вариативность этого гена.

В исследованиях I.M. Farad и др. [73] на чистокровных овцах *Barki*, *Rahmani*, *Ossimi*, *Awase* и помесях *Ossimi*×*Barki* и *Baladi*×*Awassi* в Египте определена связь некоторых генотипов гена *KRT1.2* с характеристиками шерсти, особенно у баранов.

Определение генетического полиморфизма гена *KRT* и изучение ассоциации полиморфных его вариантов с шерстной продуктивностью у овец породы *Rambouillet* позволил выявить генотипы *AA*, *AB* и *BB* с частотой 0,36; 0,56 и 0,08 соответственно. Анализ вариаций показал, что пол оказывал значимое влияние только на настриг шерсти, у самцов он был выше, тогда как на длину и тонину он не оказывал существенного влияния. Высокий настриг шерсти был зарегистрирован для генотипа *BB* (1487,50±210,66 г), за которым следовал генотип *AB* (1255,36±79,62 г), а наименьший показатель был у животных с генотипом *AA* (1226,39±99,31 г) [74].

При исследовании четырех областей гена *KRT31*, включая часть промотора, области экзона 1, экзона 3 и экзона 7, у новозеландских овец пород *Romney*, *Merino* и *White Dorper* установлено, что область промотора, области экзона 1 и экзона 3 содержали два однонуклеотидных полиморфизма (SNP), а область экзона 7 содержала один SNP. Выявлено 3 аллеля *A*, *B* и *C* с частотой 56, 29 и 15 % соответственно. Наличие *A* и *B* не оказало существенного влияния на качество шерсти, но было обнаружено, что особи генотипа *BC* отличаются повышенными показателями настрига шерсти и средней длины штапеля относительно генотипов *AA*, *AB*, *AC* и *BB* [75]. Полученные результаты позволяют предполагать, что ген *KRT31* может быть геном-кандидатом для улучшения характеристик шерсти.

При изучении полиморфизма генов *KRT31*, *KRT36*, *KRT38* и *KRT85* у овец породы *Chinese Merino* (*Xinjiang type*) выявлены комбинированные генотипы *CC-GG-II*, *CC-HH-IJ*, *CC-HH-JJ*, *DD-HH-JJ*, *CC-GH-IJ* и *CC-GH-JJ* и показано их влияние на качественные характеристики шерсти, что даёт основание рекомендовать эти гены в качестве потенциальных генов-кандидатов [76].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрены наиболее изученные гены *CAST*, *GH*, *GDF9*, *KRT* у разных пород овец, включая зарубежные, по частоте генотипов и их связи с хозяйственно-ценными признаками. Показано, что при слабой вовлечённости признака в селекционный отбор частота генотипов гена-маркера не имеет существенных различий между породами. Так, ген *CAST* играет ключевую роль в размягчении мяса после убоя и миогенезе, поэтому прижизненно этот признак оценить невозможно, однако учитывая, что подавляющее большинство пород имеет высокую частоту генотипа *CAST^{MM}* (70–90 %), предположительно, можно считать его приоритетным. В то же время следует отметить, что для подтверждения высказанной гипотезы требуются экспериментальные данные по связи генотипов с качественными показателями мяса, которых в настоящее время в литературе явно недостаточно.

В зависимости от направления продуктивности (шерстяное, шубное, мясное) генетические особенности полиморфизма генов гормона роста *GH* и дифференциального фактора роста *GDF9* у овец разных пород заметно варьируют, и установленная связь некоторых генотипов с энергией роста молодняка, живой массой неоднозначная, совпадающих результатов в исследованиях мало. Возможно, на проявление количественных признаков оказали влияние их полигенный характер и факторы внешней среды.

Для овец шерстного направления продуктивности особое значение имеют гены семейств *KRT*, продуцирующие белки кератиновых волокон и формирующие качество шерсти (тощина, длина, извитость, прочность). В связи с этим в специализированных (шерстное, мясное) породах овец наблюдается значительная

вариация соотношения генотипов этого гена. Так, сравнительная оценка кулундинской тонкорунной и западно-сибирской мясной показала, что длительная селекция на качество шерсти в кулундинской тонкорунной породе привела практически к мономорфизму гена *KRT1,2* по аллелю *KRT1,2^M*, тогда как в западно-сибирской мясной его частота составляет всего 32,8 %,

Таким образом, накопленные данные позволяют отбирать для практической селекции наиболее эффективные генетические маркеры, вести дальнейший поиск генов-кандидатов, связанных с хозяйственно полезными признаками овец, что обеспечит более раннюю прогнозную оценку продуктивности и целенаправленный отбор и подбор животных.

Работа выполнена при поддержке гранта РФ № 23-26-00014.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *Climate change impact on sheep production: Growth, milk, wool, and meat*. In Sheep Production Adapting to Climate Change / G. Gowane, Y. Gadekar, V. Prakash [et al.] // Springer: Singapore. – 2017. – Vol. 12. – P. 31–69. – DOI:10.1007/978-981-10-4714-5_2.
2. *Resilience of small ruminants to climate change and increased environmental temperature: A review* / A. Joy, F.R. Dunshe, B.J. Leury [et al.] // Animals. – 2020. – Vol. 5. – P. 867. – DOI: 10.3390/ani10050867.
3. *Динамика развития грубошерстного и полугрубошерстного овцеводства России* / Г.И. Шичкин, Л.Н. Григорян, Г.Н. Хмелевская [и др.] // Зоотехния. – 2022. – № 12. – С. 20–24.
4. *Van Raden P.M., Sullivan P.G.* International genomic evaluation methods for dairy cattle // Genetics selection evolution. – 2010. – Vol. 42 (7). – P. 1–9. – DOI: 10.1186/1297-9686-42-7.
5. *Evaluating the effects of a single copy of a mutation in the myostatin gene (с.*1232G>A) on carcass traits in crossbred lamb* / A.Y. Masri, N.R. Lambe, J.M. Macfarlane [et al.] // Meat sci. – 2011. – Vol. 87(4). – P. 412–418. – DOI: 10.1016/j.meatsci.2010.11.019.
6. *Юдин Н.С., Воевода М.И.* Молекулярно-генетические маркеры экономически важных признаков у молочного скота // Генетика. – 2015. – № 51(5). – С. 600–612. – DOI: 10.7868/S0016675815050082.
7. *Single loci and haplotypes in CAPN1 and CAST genes are associated with growth, biometrics, and in vivo carcass traits in Santa Inês sheep* / A.L. Machado, A.N. Meira, E.N. Muniz [et al.] // Annals of animal science. – 2020. – Vol. 20 (20). – P. 465–483. – DOI: 10.2478/aoas-2020-0007.
8. *Изучение популяционной структуры и генетического разнообразия свиней породы венгерская мангалица на основе микросаттелитов* / В.Р. Харзинова, Т.В. Костюнина, Т.В. Карпушкина [и др.] // Аграрный вестник Урала. – 2019. – № 7 (186). – С. 77–81.
9. *Geographical distribution of sheep breeds in Brazil and their relationship with climatic and environmental factors as risk classification for conservation* / C. McManus, P. Hermuche, S.R. Paiva [et al.] // Brazilian journal of science and technology. – 2014. – Vol. 1(3). – P. 307–312. – DOI:10.1186/2196- 288X-1-3.
10. *Влияние факторов окружающей среды на генетическую изменчивость грубошерстных пород овец* / М.Ю. Озеров, М. Тапио, Ю. Кантанен [и др.] // Российская сельскохозяйственная наука. – 2019. – № 6. – С. 40–44. – doi.org/10.31857/S2500-26272019640-44.
11. *A novel polymorphism of GDF5 gene and its association with body measurement traits in Bos taurus and Bos indicus breeds* / Y.F.Liu, L.S. Zan, Li K. [et al.] // Mol. Biol. Rep. – 2010. – Vol. 37(1). – P. 429–434. – DOI: 10.1007/s11033-009-9604-5.

12. *Molecular markers and their applications in cattle genetic research: a review* / U. Singha, R. Deba, R.R. Alyethodia [et al.] // *Biomarkers and genomic medicine*. – 2014. – Vol. 6(2). – P. 49–58. – DOI: 10.1016/j.bgm.2014.03.001.
13. *Polymorphism of the KAP 1.1, KAP 1.3 and K33 genes in merino sheep* / T.O. Itenge-Mweza, R.H.J. Forrest [et al.] // *Molecular and cellular probes*. – 2007. – Vol. 21. – P. 338–342.
14. *Полиморфизм гена KRT1.2 у отечественных пород овец* / В.П. Лушников, М.Б. Павлов, Л.А. Калашникова // *Овцы, козы, шерстяное дело*. – 2018. – № 3. – С. 20–23.
15. *Wool keratin-associated protein genes in sheep-A Review* / H. Gong, H. Zhou, R.H.J. Forrest [et al.] // *Genes*. – 2016. – Vol. 7(6). – P. 24. – DOI: 10.3390/genes7060024.
16. *Rogers G.R., Hickford J.G., Bickerstaffe R. MspI RFLP in the gene for a Type I intermediate filament wool keratin* // *Animal genetics*. – 1993. – Vol. 24. – P. 218. – DOI: 10.1111/j.1365-2052.1993.tb00925.x.
17. *Genetic variation of growth hormone gene in Iraqi sheep breeds* / Z.M. Mahdi, Y.A. Hadi, A.A. Mnati [et al.] // *Biochemical and cellular archives*. – 2018. – Vol. 18 (1). – P. 1233–1237.
18. *Исследование полиморфизма генов гормона роста, лептина у овец породы советский меринос* / М.И. Селионова, Д.А. Ковалев, Л.Н. Скорых [и др.] // *Вестник АПК Ставрополя*. – 2019. – № (35). – С. 25–29. – DOI: 10.31279/2222-9345-2019-8-35-25-29.
19. *Исследование полиморфизма генов соматотропина и лептина у овец северокавказской мясо-шерстной породы* / Л.Н. Скорых, Д.А. Ковалев, Н.С. Сафонова [и др.] // *Ветеринария и кормление*. – 2020. – № 1. – С. 37–39. – DOI: 10.30917/ATT-BK-1814-9588-2020-1-9.
20. *Polymorphism of the exon 3 of leptin gene in Malpura sheep* / A.S. Meena, R.S. Bhatt, A. Sahoo [et al.] // *Indian J. Anim. Res.* – 2017. – Vd. 51 (3). – P. 469–473. – DOI:10.18805/ijar.v0i0f.3783.
21. *Биотехнологические методы изучения полиморфизма гена гормона роста* / Ю.А. Колосов, П.С. Кобыляцкий, Н.В. Широкова [и др.] // *Научная жизнь*. – 2017. – № 3. – С. 84–91.
22. *Marker-assisted selection for meat quality and the ovine calpastatin gene* / B.R. Palmer, J.D. Morton, N. Roberts [et al.] // *Conference: New Zealand society of animal production*. – 1999. – Vol. 59. – P. 266–268.
23. *Hoa Van Ba, Bandugula Venkata Reddy, Inho Hwang. Role of calpastatin in the regulation of mRNA expression of calpain, caspase, and heat shock protein systems in bovine muscle satellite cells* // *In vitro cellular and developmental biology – animal volume*. – 2015. – Vol. 51. – P. 447–454.
24. *Calpastatin (CAST) Gene Polymorphism in Tsigai and Merinoland Sheep Breeds Under Conditions of the Republic of Crimea* / V. Uppe, T. Kuevda, D. Zubochenko [et al.] // *BIO Web of Conferences*. – 2021. – Vol. 36. – P. 39–47. – DOI:10.1051/bioconf/20213606002.
25. *Association of μ -Calpain and Calpastatin Polymorphisms with Meat Tenderness in a Brahman-Angus Population* / J.D. Leal-Gutiérrez, M.A. Elzo, D.D. Johnson [et al.] // *Front Genet.* – 2018. – Vol. 22. – P. 5–56. – DOI: 10.3389/fgene.2018.00056.
26. *Detecting novel SNPs and breed-specific haplotypes at calpastatin gene in Iranian fat- and thin-tailed sheep breeds and their effects on protein structure* / M. Aali, M. Moradi-Shahrabak, H. Moradi-Shahrabak // *Gene*. – 2014. – Vol. 537 (1). – P. 132–139. – DOI:10.1016/j.gene.2013.12.023.
27. *Погодаев В.А., Кононова Л.В., Адучиев Б.К. Полиморфизм генов кальпастина и соматотропина у овец калмыцкой курдючной породы и помесей (1/2 калмыцкая курдючная + 1/2 дорпер)* // *Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии*. – 2019. – № 3 (47). – С. 141–145. – DOI: 10.18286/1816-4501-2019-3-141-145.
28. *Полиморфизм гена CAST, особенности жирнокислотного состава липидов крови овец разных генотипов в онтогенезе* / Л.Н. Чинова, Е.С. Суржикова, Е.Д. Луцива [и др.] // *Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии*. – 2020. – № 6. – С. 47–51.
29. *Полиморфизм генов GH/HAEP и GDF9/AsplEI, генетическая изменчивость, ассоциация их генотипов с иммунным статусом у овец разных пород, разводимых в различных природно-географических зонах* / А.А. Оздеримов, А.И. Суров, У.С. Суржикова [и др.] // *Юг России: экология, развитие*. – 2022. – Т. 17, № 3. – С. 78–84.
30. *Determination of CAST gene polymorphism in sheep of the Volgograd breed* / Yu.A. Kolosov, I.F. Gorlov, A.Yu. Kolosov [et al.] // *IV international conference on agribusiness, environmental engineering and biotechnologies Agritech-iv-2020. IOP conference series: earth and environmental science*. – Krasnoyarsk, 2021. – P. 1–7.

31. Генетическая структура овец западно-сибирской мясной и кулундинской тонкорунной пород по генам CAST, GDF9 и KRT1.2 / О.Л. Халина, С.Н. Магер, Г.М. Гончаренко [и др.] // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2022. – Вып. 4. – С. 103–116. – DOI: 10.26897/0021-342X-2022-4-103-116.
32. Polymorphism of Calpastatin, Calpain and myostatin genes in native Dalagh sheep in Iran / M.A. Azari, E. Dehnavi, S. Yousefi [et al.] // Slovak journal of animal science. – 2012. – Vol. 45 (1). – P. 1–6.
33. Polymorphism investigation of calpastatin gene in Zel sheep population of Iran by PCR-RFLP method / S. Gharahveysi, H.A. Abbasi, M. Irani [et al.] // African journal of biotechnology. – 2012. – Vol. 11, N 13. – P. 3211–3214. – DOI:10.5897/AJB11.3256.
34. Calpastatin (CAST) gene polymorphism in Kajli, Lohi and Thalli sheep breeds / M. Suleman, S.U. Khan, M. NRiaz [et al.] // African journal of biotechnology. – 2012. – Vol. 11(47). – P. 10655–10660. – DOI: 10.5897/AJB11.2478.
35. Shahram N., Goodarzi M. Polymorphism of candidate genes for meat production in Lori sheep // IERI Procedia. – 2014. – Vol. 8. – P. 18–23. – DOI: 10.1016/j.ieri.2014.09.004.
36. Genetic polymorphism at MTNR1A, CAST and CAPN loci in Iranian Karakul sheep / F.E. Shahroudi, N M. Rassiry, R.Valizadh [et al.] // Iranian journal of biotechnology. – 2006. – Vol. 4(2). – P. 117–122.
37. Calpastatin polymorphism and its association with daily gain in Kurdi sheep / M.R. Nassiry, M. Tahmoorpour, A. Javadmanesh [et al.] // Iranian journal of biotechnology. – 2006. – Vol. 4(3). – P. 188–192.
38. Полиморфизм гена (CAST) у выборки овец цигайской породы в Крыму / В.С. Паштецкий, П.С. Остапчук, Е.Н. Усманова [и др.] // Генетические ресурсы животноводства: состояние и перспективы в сфере сельского хозяйства // Сборник научных трудов по материалам международной научно-практической конференции (г. Махачкала, 3–4 ноября 2022 г). – 2022. – С. 58–64.
39. Valencia C.P.L., Franco L.Á.Á., Herrera D.H. Association of single nucleotide polymorphisms in the CAPN, CAST, LEP, GH, and IGF-I genes with growth parameters and ultrasound characteristics of the Longissimus dorsi muscle in Colombian hair sheep // Tropical animal health and production. – 2022. – Vol. 54 (1). – P. 101–111. – doi.org/10.1007/s11250-022-03086-x.
40. Comparing polymorphism of calpastatin gene using PCR-SSCP method in Ghezel sheep and Sarabi Cows / A.M. Mamaghani, J. Shoja, N. Pirani [et al.] // Animal science research journal. – 2008. – Vol. 19 (1). – P. 2–10.
41. Tahmoorpur M., Ahmadi H. A neural network model to describe weight gain of sheep from genes polymorphism, birth weight and birth type // Livestock science. – 2012. – Vol. 148. – P. 221–226. – DOI: 10.1016/j.livsci.2012.06.008.
42. Translating science into the next generation meat quality program for Australian lamb / D.W. Pethick, A.J. Ball, R.G. Banks [et al.] // Meat science. – 2014. – Vol. 96(2). – P. 1013–1015. – DOI: 10.1016/j.meatsci.2013.09.011.
43. Variation in exon 10 of the ovine calpain 3 gene (CAPN3) and its association with meat yield in New Zealand Romney sheep / Q. Fang, R.H. Forrest, H Zhou [et al.] // Meat science. – 2013. – Vol. 94(3). – P. 388–390. – DOI: 10.1016/j.meatsci.2013.03.015.
44. Лушников В.П., Фетисова Т.О., Стрильчик А.А. Полиморфизм гена CAST у овец татарстанской и эдильбаевской пород // Овцы, козы, шерстяное дело. – 2020. – № 2. – С. 9–11.
45. Sutikno S., Yaminc M., Sumantri C. Association of Polymorphisms Calpastatin Gene with Body Weight of Local Sheep in Jonggol // Media peternakan. – 2011. – Vol. 34(1). – P. 1–6. – DOI: doi.org/10.5398/med-pet.2011.34.1.1.
46. Calpastatin polymorphism in Afshari sheep and its possible correlation with growth and carcass traits / M. Nikmard, V. Molaei, M. Pasha [et al.] // Journal of applied animal research. – 2012. – Vol. 40(4). – P. 1–5. – DOI:10.1080/09712119.2012.692330/.
47. Calpastatin (CAST) gene polymorphism and its association with average daily weight gain in Balkhi and Kajli sheep and Beetal goat breeds / S. Khan, M.N. Riaz, A. Ghaffar [et al.] // Pakistan journal of zoology. – 2012. – Vol. 44(2). – P. 377–382.
48. Воротникова С.Ю., Пугарова Е.А., Дзеранова Л.К. Метаболические эффекты гормона роста // Ожирение и метаболизм. – 2011. – Т. 8, № 4. – С. 55–59.

49. Болотова Н.В., Копытина Е.В. Анализ результатов лечения различных форм низкорослости генно-инженерным гормоном роста у детей Липецкой области // Вестник ТГУ. – Т. 6, вып. 1. – 2021. – С. 384–385.
50. Селионова М.И., Евлагина Д.Д., Светличный С.И. Полиморфизм гена GDF9 и его связь с молочной продуктивностью овец породы лакон // Молекулярно-генетические технологии анализа экспрессии генов продуктивности и устойчивости к заболеваниям животных: материалы Третьей Междунар. науч.-практ. конф. в рамках года науки и технологий Российской Федерации по тематике «Генетика и качество жизни». – 2021. – С. 396–403.
51. Полиморфизм гена соматотропина (GH) у овец породы советский мериносов / Н.С. Сафонов, Д.А. Ковалев, Л.Н. Скорых [и др.] // Главный зоотехник. – 2019. – № 6. – С. 10–12.
52. *Mutations in the genes for oocyte-derived growth factors GDF9 and BMP15 are associated with both increased ovulation rate and sterility in Cambridge and Belclare sheep (Ovis aries)* / J.P. Hanrahan., S.M. Gregan, P. Mulsant [et al.] // *Biology of reproduction*. – 2004. – Vol. 70. – P. 900–909. – DOI: 10.1095/biolreprod.103.023093.
53. *Mnati A. Genetic variation of growth hormone gene in Iraqi sheep breeds* // *Biochemical and Cellular Archives*. – 2018. – Vol.18. – P. 1233–1237.
54. *Genotyping of Growth Hormone Gene in Egyptian Small Ruminant Breeds* / E. Othman, S.S. Alam, A.M. Heba, Abd El-Kader // *Biotechnology*. – 2015. – Vol. 14. – P. 136–141. – DOI:10.3923/biotech.2015.136.141.
55. *Growth hormone gene polymorphisms of Indonesia fat tailed sheep using PCR-RFLP and their relationship with growth traits* / A.D. Malewa, L. Hakim, S. Maylinda [et al.] // *Livestock research for rural development journal*. – 2014. – Vol. 26 (4). – P.115–123.
56. Влияние генотипа овец романовской породы на возрастную динамику показателей живой массы / М.Н. Костылев, М.В. Абрамова, А.В. Илина [и др.] // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2020. – № 6. – С. 322–326.
57. Оценка селекционных признаков овец романовской породы в зависимости от полиморфизма гена гормона роста / М.В. Абрамова, А.В. Ильина, М.С. Барышева [и др.] // Вестник Российского университета дружбы народов. – 2022. – Т. 17, № 4. – С. 514–526.
58. «Белок старости» CCL11, «белок молодости» GDF11 и их роль в возрастной патологии / В.Х. Хавинсон, Б.И. Кузник, Г.А. Рыжак [и др.] // Успехи геронтологии. – 2016. – Т. 29, № 5. – С. 722–731.
59. *Integrated ovarian mRNA and mi RNA transcriptome profiling characterizes the genetic basis of prolificacy traits in sheep (ovis aries)* / I.K. Pokhare, J. Peippo, M. Honkatukia [et al.] // *BMC Genomics*. – 2018. – Vol. 19 (1). – <https://doi.org/10.1186/s12864-017-4400-4> 24.
60. *Al-Mutar H., Younis L. Effect of point mutation in the growth differentiation factor 9 gene of oocytes on the sterility and fertility of Awassi sheep* // *Archives of Razi Institute*. – 2020. – Vol. 75. – P. 101–108.
61. *A 5-methylcytosine site of growth differentiation factor 9 (Gdf9) gene affects its tissue-specific expression in sheep* / Z. Pan, X. Wang, R. Di [et al.] // *Animals*. – 2018. – Vol. 8(11). – <https://doi.org/10.3390/ani8110200>.
62. Петухова Д.Д. Характеристика аллельного спектра генов PRL, β -LG овец породы лакон // Сельскохозяйственный журнал. – 2020. – № 5(13). – С. 73–79.
63. Генетическая структура стада по генам GDF9, GH у овец волгоградской и эдильбаевской пород / И.Ф. Горлов, М.И. Сложенкина, Ю.А. Колосов [и др.] // Аграрно-пищевые инновации. – 2021. – № 4(2). – С. 51–59. – DOI: 10.31208/2618-7353-2021-14-51-59.
64. *Polymorphism detection of gene GDF9 and its association with litter size in Luzhong mutton sheep (ovis aries)* / F. Wang, M. Chu, L. Pan [et al.] // *Animals*. – 2021. – № 11 (2). – P. 1–11. – doi.org/10.3390/ani11020571.
65. *GDF9 gene polymorphism and its association with litter size in two Russian sheep breeds* / I.F. Gorlov, Y.A. Kolosov, N.V. Shirokova [et al.] // *Rendiconti lincei. Scienze fisiche e naturali*. – 2018. – Vol. 29. – P. 61–66. – DOI: <https://doi.org/10.1007/s12210-017-0659-2>.
66. *Effect of the gene GDF9 on the weight of lambs at birth* / L. Getmantseva, N. Bakoev, N. Shirokova [et al.] // *Bulgarian journal of agricultural science*. – 2019. – Vol. 25 (1). – P. 153–157.

67. *Three complete linkage SNPs of gene GDF9 affect the litter size probably mediated by OCT1 in hu sheep* / Y. Li, W. Jin, Y. Wang [et al.] // *DNA and cell biology*. – 2020. – Vol. 39(4). – P. 563–571. – doi.org/10.1089/dna.2019.4984.
68. *Selionova M.I., Podkorytov N.A.* Polymorphism of the gene GDF9 in sheep of Prikatun type of Altai Mountains breed and its correlation with indices of meat rate productivity // *Theory and practice of meat processing*. – 2021. – Vol. 6(1). – P. 4–9. – <https://doi.org/10.21323/2414-438X-2021-6-1-4-9>.
69. *Погодаев В.А., Сергеева Н.В., Завгородняя Г.В.* Характеристика шерсти баранчиков калмыцкой курдючной породы и помесей (1/2 калмыцкая курдючная х 1/2 дорпер) // *Известия Горского государственного аграрного университета*. – 2019. – № 56, Ч.1. – С. 64–66.
70. *Полиморфизм гена KRT1.2 у отечественных пород овец* / Р.Ю. Сенина, Л.А. Калашникова, В.П. Лушников [и др.] // *Овцы, козы, шерстяное дело*. – 2018. – № 3. – С. 20–24.
71. *Polymorphism of KRT 1.2 and KAP 1.3 genes in Indian sheep breeds*. Indian / R. Kumar, A.S .Meena, R. Kumari [et al.] // *Journal of small ruminants*. –2016. – Vol. 22(1). – P. 28–31. – DOI: 10.5958/0973-9718.2016.00018.0.
72. *Распределение частоты встречаемости аллелей гена кальпастина у овец разных пород (обзор)* / З.К. Гаджиев, Е.С. Суржикова, Т.Н. Михайленко [и др.] // *Аграрный научный журнал*. – 2023. – № 5. – С. 72–78. – DOI: 10.28983/asj.y2023i5pp72-78.
73. *Genetic Polymorphism of KRT1.2 Gene and its Association with Improving of Some Wool Characteristics in Egyptian Sheep* / I.M. Farag, H.R. Darwish, A.M. Darwish [et al.] // *Asian journal of scientific research*. – 2018. – Vol. 11(2). – P. 295–300. – DOI: 10.3923/ajsr.2018.295.300.
74. *KRT 1.2 gene polymorphism and its association with wool traits in Rambouillet sheep* / V.P. Singh, R.K. Taggar, D. Chakraborty [et al.] // *The pharma innovation journal*. – 2022. –Vol. 11(6). –P. 2619–2621.
75. *Nucleotide variation in the ovine KRT31 promoter region and its association with variation in wool traits in Merino-cross lambs* / W. Chai, H. Zhou, H., Gong [et al.] // *The journal of agricultural science*. – 2019. – Vol. 157 (2). – P. 182–188. – DOI:10.1017/S0021859619000406.
76. *Association analysis of polymorphisms in six keratin genes with wool traits in sheep* / A. Sulayman, M. Tursun, Y. Sulaiman [et al.] // *Asian-Australas J. Anim. Sci.* – 2018. – Vol. 31 (6). – P. 775–783. – doi.org/10.5713/ajas.17.0349.

REFERENCES

1. Gowane G., Gadekar Y., Prakash V., Kadam V., Chopra A., Prince L., Climate change impact on sheep production: Growth, milk, wool, and meat. In *Sheep Production Adapting to Climate Change*, Springer: Singapore, 2017, Vol. 10, pp. 31–69, DOI:10.1007/978-981-10-4714-5_2.
2. Joy A., Dunshea F.R., Leury B.J., Clarke I.J., DiGiacomo K., Chauhan S.S., Resilience of small ruminants to climate change and increased environmental temperature: A review, *Animals*, 2020, Vol. 5, pp. 867, DOI: 10.3390/ani10050867.
3. Shichkin G.I., Grigorjan L.N., Hmelevskaja G.N., Ravichjova A.V., Stepanova N.G., *Zootehnija*, 2022, No 12, pp. 20–24. (In Russ).
4. Van Raden P.M., Sullivan P.G. International genomic evaluation methods for dairy cattle, *Genetics Selection Evolutio*, 2010, Vol. 42 (7), pp. 1–9, DOI: 10.1186/1297-9686-42-7.
5. Masri A.Y., Lambe N.R., Macfarlane J.M., Brotherstone S., Haresign W., Bünger L., Evaluating the effects of a single copy of a mutation in the myostatin gene (c.*1232G>A) on carcass traits in crossbred lambs, *Meat Sci*, 2011, Vol. 87(4), pp. 412–18, DOI: 10.1016/j.meatsci, 2010.11.019.
6. Judin N.S., Voevoda M.I., *Genetika*, 2015, No. 51 (5), pp. 600–612, DOI: 10.7868/S0016675815050082. (In Russ).
7. Lima A M., Meira A.N., Muniz E N. Azevedo H.C., Luiz Lehmann Coutinho L.L., Mourão G.B., Pedrosa V.B., Pinto L.B., Single loci and haplotypes in *CAPN1* and *CAST* genes are associated with growth, biometrics, and in vivo carcass traits in Santa Inês sheep, *Annals of Animal Science*, 2020, Vol. 20 (20), pp. 465–483 DOI: 10.2478/aoas-2020-0007
8. Harzinova V.R., Kostjunina T.V., Karpushkina T.V., Bykova O.A., Zinov'eva N.A. *Agrarnyj vestnik Urala*, 2019, No 7 (186), pp. 77–81. (In Russ).
9. McManus C., Hermuche P., Paiva S.R., Moraes J.C.F., Barros de Melo C. Mendes C. Geographical distribution of sheep breeds in Brazil and their relationship with climatic and environmental factors as risk classifi-

- cation for conservation, *Brazilian Journal of Science and Technology*, 2014, Vol. 1(3), DOI:10.1186/2196-288X-1-3.
10. Ozerov M. Ju., Tapio M., Kantanen Ju., Marzanova S.N., Koreckaja E.A., Lushnikov V.P., Marzanov N.S., *Rossijskaja sel'skohozjajstvennaja nauka*, 2019, No. 6, pp. 40-44. doi.org/10.31857/S2500-26272019640-44. (In Russ).
11. Liu Y.F., Zan L.S., Li K., Zhao S.P., Xin Y.P., Lin Q., Tian W.Q., Wang Z.W., A novel polymorphism of GDF5 gene and its association with body measurement traits in *Bos taurus* and *Bos indicus* breeds, *Mol. Biol. Rep.*, 2010, Vol. 37 (1), pp. 429–434, DOI: 10.1007/s11033-009-9604-5.
12. Singha U., Deba R., Alyethodia R.R., Alexa R., Kumara S., Chakraborty S., Dhamac K., Sharma A., Molecular markers and their applications in cattle genetic research: a review, *Biomarkers and Genomic Medicine*, 2014, Vol. 6(2), pp. 49–58, DOI: 10.1016/j.bgm.2014.03.001.
13. Itenge-Mweza T.O., Forrest R.H.J., McKenzie G.W., Hogan A., Abbot J., Amofo O., Hickford J.G.H. Polymorphism of the *KAP 1.1*, *KAP 1.3* and *K33* genes in merino sheep, *Molecular and Cellular Probes*, 2007, Vol. 21, pp. 338–342.
14. Lushnikov V.P., Pavlov M.B., Kalashnikova L.A., Senina R.Ju., *Ovcy, kozy, sherstjanoe delo*, 2018, No. 3, pp. 20–23. (In Russ).
15. Gong H., Zhou H., Forrest R.H.J., Li Sh., Wang J., Dyer J.M., Luo Y., Hickford J.G.H., Wool keratin-associated protein genes in sheep-A Review, *Genes*, 2016, Vol. 7(6), pp. 24, DOI: 10.3390/genes7060024.
16. Rogers G. R., Hickford J. G., Bickerstaffe R. MspI RFLP in the gene for a Type I intermediate filament wool keratin, *Animal Genetics*, 1993, Vol. 24, pp. 218, DOI: 10.1111/j.1365-2052.1993.tb00925.x.
17. Mahdi Z.M., Hadi Y.A., Mnati A.A., Majeed H.H., Genetic variation of growth hormone gene in Iraqi sheep breeds, *Biochemical and Cellular Archives*, 2018, Vol. 18 (1), pp. 1233–1237.
18. Selionova M.I., Kovalev D.A., Skoryh L.N., Safonova N.S., Efimova N.I., *Vestnik APK Stavropolja*, 2019, No. (35), pp. 25–29, DOI: 10.31279/2222-9345-2019-8-35-25-29. (In Russ).
19. Skoryh L.N., Kovalev D.A., Safonova N.S., Omarov A.A., *Veterinarija i kormlenie*, 2020, No. 1, pp. 37–39, DOI: 10.30917/ATT-VK-1814-9588-2020-1-9. (In Russ)
20. Meena A.S., Bhatt R.S., Sahoo A., Kumar S., Polymorphism of the exon 3 of leptin gene in Malpura sheep, *Indian J. Anim. Res.*, 2017, Vol. 51 (3), pp. 469–473, DOI:10.18805/ijar.v0i0f.3783.
21. Kolosov Ju.A., Kobyljackij P.S., Shirokova N.V., Getmanceva L.V., Bakoev N.F., *Nauchnaja zhizn*, 2017, No. 3, C. 84–91. (In Russ).
22. Palmer B.R., Morton J.D., Roberts N., Ilian M.A., Bickerstaffe R., Marker-assisted selection for meat quality and the ovine calpastatin gene, *Conference: New Zealand Society of Animal Production*, 1999, 59. pp. 266–268.
23. Hoa Van Ba, Bandugula Venkata Reddy, Inho Hwang. Role of calpastatin in the regulation of mRNA expression of calpain, caspase, and heat shock protein systems in bovine muscle satellite cells, *In Vitro Cellular and Developmental Biology – Animal volume*, 2015, Vol. 51, pp. 447–454.
24. Uppe V., Kuevda T., Zubochenko D., Usmanova E., Ostapchuk P., Calpastatin (CAST) Gene Polymorphism in Tsigai and Merinoland Sheep Breeds Under Conditions of the Republic of Crimea, *BIO Web of Conferences*, 2021, Vol. 36, DOI:10.1051/bioconf/20213606002.
25. Leal-Gutiérrez J.D., Elzo M.A., Johnson D.D. [et al.], Association of μ -Calpain and Calpastatin Polymorphisms with Meat Tenderness in a Brahman-Angus Population, *Front Genet*, 2018. Vol. 22 (9:56), pp. 39–47, DOI: 10.3389/fgene.2018.00056.
26. Aali M., Moradi-Shahrbabak M., Moradi-Shahrbabak H., Sadeghi M., Detecting novel SNPs and breed-specific haplotypes at calpastatin gene in Iranian fat- and thin-tailed sheep breeds and their effects on protein structure, *Gene*, 2014, Vol. 537 (1), pp. 132–139, DOI:10.1016/j.gene.2013.12.023.
27. Pogodaev V.A., Kononova L.V., Aduchiev B.K., *Vestnik Ul'sjanovskoj gosudarstvennoj sel'skohozjajstvennoj akademii*, 2019, No 3 (47), pp. 141–145, DOI: 10.18286/1816-4501-2019-3-141-145. (In Russ).
28. Chizhova L.N., Surzhikova E.S., Luciva E.D., Efimova N.I., *Vestnik Kurskoj gosudarstvennoj sel'skohozjajstvennoj akademii*, 2020, No. 6, pp. 47–51. (In Russ).
29. Ozderimov A.A., Surov A.I., Surzhikova U.S., Hozhokov A.A., Gadzhiev Z.K., Evlagina D.D., *Jug Ros-sii: jekologija, razvitie*, 2022, T. 17, No. 3, pp. 78–84. (In Russ).

30. Kolosov Yu. A., Gorlov I.F., Kolosov A.Yu. [et al.], Determination of CAST gene polymorphism in sheep of the Volgograd breed, IV international conference on agribusiness, environmental engineering and biotechnologies Agritech-iv-2020, *IOP conference series: earth and environmental science*, Krasnoyarsk, 2021, pp. 1–7.
31. Halina O.L., Mager S.N., Goncharenko G.M., Horoshilova T.S., Grishina N.B., *Izvestija Timirjazevskoj sel'skohozjajstvennoj akademii*, 2022, No. 4, pp. 103–116, DOI: 10.26897/0021-342X-2022-4-103-116. (In Russ).
32. Azari M.A., Dehnavi E., Yousefi S., Shahmohamdi L., Polymorphism of Calpastatin, Calpain and myostatin genes in native Dalagh sheep in Iran, *Slovak Journal of Animal Science*, 2012, Vol. 45 (1), pp. 1–6.
33. Gharahveysi S., Abbasi H.A., Irani M., Abdollahpour R., Mirhabibi S., Polymorphism investigation of calpastatin gene in Zel sheep population of Iran by PCR-RFLP method, *African Journal of Biotechnology*, 2012, Vol. 11, No. 13, pp. 3211–3214, DOI:10.5897/AJB11.3256.
34. Suleman M., Khan S.U., Riaz M.N., Yousaf M., Shah A., Ishaq R., Ghafoor A., Calpastatin (CAST) gene polymorphism in Kajli, Lohi and Thalli sheep breeds, *African Journal of Biotechnology*, 2012, Vol. 11 (47), pp. 10655–10660, DOI: 10.5897/AJB11.2478.
35. Shahram N., Goodarzi M., Polymorphism of candidate genes for meat production in Lori sheep, *IERI Procedia*, 2014, Vol. 8, pp. 18–23, DOI: 10.1016/j.ieri.2014.09.004.
36. Shahroudi F.E., Nassiry M.R., Valizadh R., Moussavi A.H., Tahmoorespour M., Ghiasi H., Genetic polymorphism at MTNR1A, CAST and CAPN loci in Iranian Karakul sheep, *Iranian Journal of Biotechnology*, 2006, Vol. 4 (2), pp. 117–122.
37. Nassiry M.R., Tahmoorespour M., Javadmanesh A., Soltani M., Foroutani Far S., Calpastatin polymorphism and its association with daily gain in Kurdi sheep, *Iranian Journal of Biotechnology*, 2006, Vol. 4 (3), pp. 188–192.
38. Pashtekij V.S., Ostapchuk P.S., Usmanova E.N., Kuevda T.A., Zubachenko D.V., *Geneticheskie resursy zhivotnovodstva: sostojanie i perspektivy v sfere sel'skogo hozjajstva*. Sbornik nauchnyh trudov po Materialam mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii (g. Mahachkala, 3-4 nojabr, 2022 g), 2022, pp. 58–64. (In Russ).
39. Valencia C.P.L., Franco L.Á.Á., Herrera D.H., Association of single nucleotide polymorphisms in the CAPN, CAST, LEP, GH, and IGF-I genes with growth parameters and ultrasound characteristics of the Longissimus dorsi muscle in Colombian hair sheep, *Tropical Animal Health and Production*, 2022, Vol. 54 (1), doi.org/10.1007/s11250-022-03086-x.
40. Mahdavi Mamaghani A., Shoja J., Pirani N., Elyasi Gh., Comparing polymorphism of calpastatin gene using PCR-SSCP method in Ghezel sheep and Sarabi Cows, *Animal Science Research Journal*, 2008, Vol. 19 (1), pp. 2–10.
41. Tahmoorespur M., Ahmadi H., A neural network model to describe weight gain of sheep from genes polymorphism, birth weight and birth type, *Livestock Science*, 2012, Vol. 148, pp. 221–226, DOI: 10.1016/j.livsci.2012.06.008.
42. Pethick D.W., Ball A.J., Banks R.G., Gardner G.E., Rowe J.B., Jacob R.H., Translating science into the next generation meat quality program for Australian lamb, *Meat Science*, 2021, Vol. 96 (2), pp. 1013–1015, DOI: 10.1016/j.meatsci.2013.09.011.
43. Fang Q., Forrest R.H., Zhou H., Frampton C.M., Hickford J.G.H., Variation in exon 10 of the ovine calpain 3 gene (CAPN3) and its association with meat yield in New Zealand Romney sheep, *Meat Science*, 2013, Vol. 94 (3), pp. 388–390, DOI: 10.1016/j.meatsci.2013.03.015.
44. Lushnikov V.P., Fetisova T.O., Stril'chik A.A., *Ovcy, kozy, sherstjanoe delo*, 2020, No. 2, C. 9–11. (In Russ).
45. Sutikno S., Yaminc M., Sumantri C., Association of Polymorphisms Calpastatin Gene with Body Weight of Local Sheep in Jonggol, *Media Peternakan*, 2011, Vol. 34(1), pp. 1–6, doi.org/10.5398/medpet.2011.34.1.1
46. Mehdi Nikmard, Vahid Molaei, Morad Pasha Eskandarinassab, Navid Dinparast, Ali Reza Vajhi, Calpastatin polymorphism in Afshari sheep and its possible correlation with growth and carcass traits, *Journal of Applied Animal Research*, 2012, Vol. 40 (4), pp. 1–5, DOI:10.1080/09712119.2012.692330.
47. Khan S., Riaz M.N., Ghaffar A., Khan M., Calpastatin (CAST) gene polymorphism and its association with average daily weight gain in Balkhi and Kajli sheep and Beetal goat breeds, *Pakistan Journal of Zoology*, 2012, Vol. 44 (2), pp. 377–382.

48. Vorotnikova S. Ju., Pigarova E.A., Dzeranova L.K., *Ozhirenie i metabolismm*, 2011, T 8. No. 4, pp. 55–59. (In Russ).
49. Bolotova N.V., Kopytina E.V., A. *Vestnik TGU*, T. 6, No. 1, 2021, pp. 384–385. (In Russ).
50. Selionova M.I., Evlagina D.D., Svetlichnyj S.I., *Molekuljarno-geneticheskie tehnologii analiza jekspres-sii genov produktivnosti i ustojchivosti k zabolevanijam zhivotnyh*: Materialy Tret'ej Mezhdunarod-noj nauchno-prakticheskoj konferencii v ramkah goda nauki i tehnologij Rossijskoj Federacii po tematike «Genetika i kachestvo zhizni», 2021, pp. 396–403. (In Russ).
51. Safonov N.S., Kovalev D.A., Skoryh L.N., Efimova N.I., Zhironov A.M., *Glavnyj zootehnik*, 2019, No 6, pp. 10–12. (In Russ).
52. Hanrahan J.P., Gregan S.M., Mulsant P., Mullen M., Davis G.H., Powell R., Galloway S.M., Mutations in the genes for oocyte-derived growth factors GDF9 and BMP15 are associated with both increased ovula-tion rate and sterility in Cambridge and Belclare sheep (*Ovis aries*), *Biology of Reproduction*, 2004, Vol. 70, pp. 900–909, DOI: 10.1095/biolreprod.103.023093.
53. Mnati A. Genetic variation of growth hormone gene in Iraqi sheep breeds, *Biochemical and Cellular Ar-chives*, 2018, Vol. 18, pp. 1233–1237.
54. Othman E., Alam S.S., Heba Abd El-Kader A.M., Omaina Abd-ElMoneim M., Genotyping of Growth Hor-mone Gene in Egyptian Small Ruminant Breeds *Biotechnology*, 2015, Vol. 14, pp. 136–141, DOI:10.3923/biotech.2015.136.141.
55. Malewa A.D., Hakim L., Maylinda S., Husain M.H., Growth hormone gene polymorphisms of Indonesia fat tailed sheep using PCR-RFLP and their relationship with growth traits, *Livestock research for rural de-velopment journal*, 2014, Vol. 26 (4), pp. 115–123.
56. Kostylev M.N., Abramova M.V., Ilina A.V., Barysheva M.S., Evdokimov E.G., Lapina M.Ju., Malina Ju.I., *Izvestija Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta.*, 2020, No 6, pp. 322–326. (In Russ).
57. Abramova M.V., Il'ina A.V., Barysheva M.S., Malina Ju.I., Evdokimov E.G., *Vestnik Rossijskogo universiteta družby narodov*, 2022, T. 17, No 4, pp. 514–526. (In Russ).
58. Havinson V.H., Kuznik B.I., Ryzhak G.A., Lin'kova N.S., Kozina L.S., Sall'os; T.S., *Uspehi gerontologii*, 2016, T. 29, No. 5, pp. 722–731. (In Russ).
59. Pokharel K., Peippo J., Honkatukia M., Seppälä A., Rautiainen J., Ghanem N., Integrated ovarian mRNA and mi RNA transcriptome profiling characterizes the genetic basis of prolificacy traits in sheep (*ovis aries*) / *BMC Genomics*, 2018, Vol. 19 (1), <https://doi.org/10.1186/s12864-017-4400-4> 24.
60. Al-Mutar H., Younis L. Effect of point mutation in the growth differentiation factor 9 gene of oocytes on the sterility and fertility of Awassi sheep, *Archives of Razi Institute*, 2020, Vol. 75, pp. 101–108.
61. Pan Z., Wang X., Di R., Liu Q., Hu W., Cao X. et al. A 5-methylcytosine site of growth differentiation factor 9 (Gdf9) gene affects its tissue-specific expression in sheep, *Animals*, 2018, Vol. 8 (11), <https://doi.org/10.3390/ani8110200>.
62. Petuhova D.D., *Selaposskohozejstvennyj zhurnal*, 2020, No. 5 (13), pp. 73–79. (In Russ).
63. Gorlov I.F., Slozhenkina M.I., Kolosov Ju.A., Shirokova N.V., *Agrarno-pishhevyje innovacii*, 2021, No. 4 (2), pp. 51–59, DOI: 10.31208/2618-7353-2021-14-51-59. (In Russ).
64. Wang F., Chu M., Pan L., Wang X., He X., Zhang R., Tao L., La Y., Ma L., Di R., Polymorphism detection of gene GDF9 and its association with litter size in Luzhong mutton sheep (*ovis aries*), *Animals*, 2021, No. 11 (2). pp. 1–11, doi.org/10.3390/ani11020571.
65. Gorlov I.F., Kolosov Y.A., Shirokova N.V., Getmantseva L.V., Slozhenkina M.I., Mosolova N.I., Bakoev N.F., Leonova M.A., ., Kolosov A.Y., Zlobina E.Y., GDF9 gene polymorphism and its association with litter size in two Russian sheep breeds, *Rendiconti Lincei. Scienze Fisiche e Naturali*, 2018, Vol. 29, pp. 61–66, DOI: <https://doi.org/10.1007/s12210-017-0659-2>.
66. Getmantseva L., Bakoev N., Shirokova N., Kolosova M., Bakoev S., Kolosov A., et al., Effect of the gene *GDF9* on the weight of lambs at birth. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 2019, Vol. 25 (1), pp. 153–157.
67. Li Y., Jin W., Wang Y., Zhang J., Meng C., Wang H., et al., Three complete linkage SNPs of gene GDF9 affect the litter size probably mediated by OCT1 in hu sheep, *DNA and Cell Biology*, 2020, Vol. 39 (4), pp. 563–571, doi.org/10.1089/dna.2019.4984.

68. Selionova M.I., Podkorytov N.A., Polymorphism of the gene GDF9 in sheep of Prikatun type of Altai Mountains breed and its correlation with indices of meat rate productivity, *Theory and practice of meat processing*, 2021, Vol. 6(1), pp. 4-9, <https://doi.org/10.21323/2414-438X-2021-6-1-4-9>.
69. Pogodaev V.A., Sergeeva N.V., Zavgorodnyaya G.V., *Izvestiya Gorskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2019, No. 56. (1), pp. 64–66.
70. Senina R. Ju., Kalashnikova L.A., Lushnikov, Pavlov M.B., *Ovcy, kozy, sherstjanoe delo*, 2018, No. 3, pp. 20–24. (In Russ).
71. Kumar R., Meena A.S., Kumari R., Jyotsana B., Prince L.L.L., Kumar S., Polymorphism of KRT 1.2 and KAP 1.3 genes in Indian sheep breeds, *Indian Journal of Small Ruminants*, 2016, Vol. 22 (1), pp. 28–31, DOI: 10.5958/0973-9718.2016.00018.0.
72. Gadzhiev Z.K., Surzhikova E.S., Mihajlenko T.N., Evlagina D.D., Onishhenko O.N., Raspredelenie chastoty vstrechaemosti allelej gena kal'pastatina u ovec raznyh porod (obzor), *Agrarnyj nauchnyj zhurnal*, 2023, No. 5, pp. 72–78, DOI: 10.28983/asj.y2023i5pp. 72–78. (In Russ).
73. Farag I.M., Darwish H.R., Darwish A.M., Eshak M.G., Ahmed R.W., Genetic Polymorphism of *KRT1.2* Gene and its Association with Improving of Some Wool Characteristics in Egyptian Sheep, *Asian Journal of Scientific Research*, 2018, Vol. 11 (2), pp. 295–300, DOI: 10.3923/ajsr.2018.295.300.
74. Singh V.P., Taggar R.K., Chakraborty D., Singh B.P., Khajuria P., Singh S., Gupta P. KRT 1.2 gene polymorphism and its association with wool traits in Rambouillet sheep, *The Pharma Innovation Journal*, 2022, Vol. 11(6), pp. 2619–2621.
75. Chai W., Zhou H., Gong H., Wang J., Luo Y., Hickford J., Nucleotide variation in the ovine KRT31 promoter region and its association with variation in wool traits in Merino-cross lambs, *The Journal of Agricultural Science*, 2019, Vol. 157 (2), pp. 182–188, DOI:10.1017/S0021859619000406.
76. Sulayman A., Tursun, M. Sulaiman Y., Huang X., Tian K., Tian Y., Xu X., Fu X., Mamat A., Tulafu H., Association analysis of polymorphisms in six keratin genes with wool traits in sheep, *Asian-Australas J. Anim. Sci*, 2018, Vol. 31 (6), pp. 775–783, doi.org/10.5713/ajas.17.0349.