

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СКОТА СИБИРСКОГО ОТРОДЬЯ ПО МИКРОСАТЕЛЛИТНЫМ ЛОКУСАМ

А.Ф. Петров, заведующий лабораторией

Е.В. Камалдинов, доктор биологических наук

Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

E-mail: alex@nsau.edu.ru

Ключевые слова: крупный рогатый скот, микросателлиты, локусы, аллели, число эффективных аллелей, гетерозиготность.

Реферат. Молекулярно-генетические методы исследования популяций сельскохозяйственных животных являются важным элементом в системе использования и сохранения биологических ресурсов и позволяют более эффективно вести и контролировать селекционный процесс в рамках реального производства. При этом для изучения генетического разнообразия популяции актуально использование STR-маркеров, что связано с высокой вариабельностью повторов. В работе представлена генетическая характеристика по 12 микросателлитным локусам (BM1818, BM1824, BM2113, ETH10, ETH225, ETH3, INRA023, SPS115, TGLA126, TGLA122, TGLA227, TGLA53) популяции крупного рогатого скота голштинской и черно-пестрой пород ($n = 10233$ гол.) Западной Сибири. В результате проведенного анализа выявлено 145 аллелей, частота встречаемости которых варьировала от 0,00005 до 0,68961. Наибольший уровень генетического разнообразия был установлен по локусу TGLA122 (25 аллелей) при среднем числе эффективных аллелей 4,5. Наименее полиморфным оказался локус BM1824 (7 аллелей) при среднем числе эффективных аллелей 3,27. По всем изученным локусам средний уровень наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности составил 0,6. При этом наибольшая изменчивость выявлена в локусе TGLA53, индекс фиксации Райта по которому равен 0,161. Дефицит гетерозигот выявлен также в BM1818. Для всех остальных локусов прослеживалась положительная тенденция количества гетерозигот с максимальным значением индекса в локусе ETH3 (-0,074). В среднем по всем локусам индекс фиксации составил -0,02, что указывает на достаточное количество гетерозиготных особей в исследуемой популяции. Результаты исследований можно использовать в популяционных исследованиях и в практической селекционной работе.

GENETIC STRUCTURE OF CATTLE OF THE SIBERIAN BRANCH BY MICROSATELLITE LOCI

A.F. Petrov, Head of Laboratory

E.V. Kamaladinov, PhD in Biological Sciences

Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

E-mail: alex@nsau.edu.ru

Keywords: cattle, microsatellites, loci, alleles, number of effective alleles, heterozygosity.

Abstract. Molecular-genetic methods are essential tools for the utilization and conservation of animal genetic resources. These methods facilitate more efficient management and control of breeding programs within livestock production systems. For studying the genetic diversity of a population, the use of STR markers is relevant due to the high variability of repeats. This study presents a genetic characterization of a Holstein and Black Pied cattle population ($n = 10233$) in Western Siberia using 12 microsatellite loci (BM1818, BM1824, BM2113, ETH10, ETH225, ETH3, INRA023, SPS115, TGLA126, TGLA122, TGLA227, TGLA53). A total of 145 alleles were identified across all loci, with frequencies ranging from 0.00005 to 0.68961. The highest level of genetic diversity was observed at the TGLA122 locus (25 alleles) with an average number of effective alleles (N_e) of 4.5. The least polymorphic locus was BM1824 (7 alleles) with an average N_e of 3.27. The average observed (H_o) and expected (H_e) heterozygosity across all loci was 0.6. The highest variability was observed at the TGLA53 locus, with a Wright's fixation index (F_{is}) of 0.161, indicating a heterozygote deficiency. A similar deficiency was observed at the BM1818 locus. All other loci exhibited a positive F_{is} , with the highest value observed at the ETH3 locus (-0.074), indicating an excess of heterozygotes. The average F_{is} across all loci was -0.02, suggesting a sufficient level of heterozygosity within the studied population. These findings provide valuable information for population studies and practical breeding programs aiming to manage genetic diversity and improve selection efficiency in this cattle population.

Исследования структуры популяций сельскохозяйственных животных и оценка их генетического разнообразия играют важную роль в программах сохранения и селекции. Одними из методов, позволяющих оценить генетическое разнообразие популяций, являются молекулярно-генетические методы, основанные на использовании микросателлитов (STR-маркеры, короткие tandemные повторы). Благодаря аллельному разнообразию и высокому уровню изменчивости, микросателлиты широко используются в анализе генетической дифференциации, молекулярно-генетического определения и сравнения линий/семейств, однородности популяции и ее генетического разнообразия [2], определении уровня инбридинга и достоверности происхождения, изучении межпородных различий. Микросателлиты могут также сочетаться с маркерами полиморфизма структурных или митохондриальных генов [1]. Высокая полиморфность и менделеевский тип наследования делают микросателлиты идеальными ДНК-маркерами у сельскохозяйственных животных [3, 4], в том числе и для крупного рогатого скота. Высокая достоверность и специфичность анализа ДНК на основе микросателлитов может быть достигнута при использовании любых видов биологического материала: крови, слюны, волос, образцов мягких тканей. Таким образом, технология ДНК-анализа микросателлитов становится незаменимым инструментом для решения задач селекции и целенаправленного повышения продуктивных качеств разводимых животных и является одним из стандартов в современной молекулярно-генетической идентификации животных, рекомендованной Международным обществом генетики животных (ISAG).

В настоящее время стандартным методом анализа микросателлитов ДНК с известными фланкирующими последовательностями является мультиплексная ПЦР с последующим разделением продуктов амплификации с помощью капиллярного электрофореза и их одновременной лазерной детекцией. Метод отвечает современным требованиям к молекулярно-генетическому анализу: высокая информативность анализа, минимальное время исследования, простота проведения и низкая стоимость обследования. Благодаря этому накоплены обширные базы данных по микроса-

теллитным профилям животных, в том числе по популяциям голштинизированного скота. Но фрагментированность данных (1 предприятие = 1 база данных) не позволяла ранее провести анализ по генетическим данным многих популяций, рассматривая их как одно целое, и не давала в полной мере оценить генофонд исследуемого скота во всем регионе. В этой связи целью исследования является изучение и анализ генетического разнообразия популяции голштинского и черно-пестрого скота Западной Сибири по микросателлитным локусам, с рассмотрением популяции не отдельно взятых хозяйств, а в рамках всего региона.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом исследования является крупный рогатый скот голштинской и черно-пестрой пород сибирского отродья. В настоящем исследовании использованы локализованные данные по генотипам и фенотипам скота голштинской и черно-пестрой пород, разводимых в предприятиях Новосибирской и Кемеровской областей ($n = 47\,302$ гол.). Среди выбранного массива с данными о животных отобраны те особи, у которых есть микросателлитный профиль. Следует отметить, что выборка формировалась из всех доступных данных за последние пять лет ведения электронного зоотехнического учета вне зависимости от статуса животных. При анализе исходного массива в выборке были обнаружены некорректные записи по микросателлитным профилям (2_103/22, 2_157/20 и т.д.), которые исключались из входных данных. Также из выборки были убраны записи о дубликатах, которые появляются вследствие большого разнообразия вариантов написания кличек одного и того же животного в пределах одного хозяйства. Особенно это касается кличек быков зарубежной селекции. Чтобы идентифицировать уникальность записи о животном, был создан ключ для идентификации животного без привязки к хозяйству и к кличке вида «индивидуальный номер – дата рождения». После идентификации уникальной записи о животном на основе созданного ключа был проведен анализ на возможные ошибки при внесении даты рождения животного. Для этого по каждому животному создан второй ключ, но с условием замены месяца и дня в

дате рождения с привязкой к отцу и матери животного. Это позволило выявить еще ряд дублирующих записей, в которых была допущена ошибка при внесении даты рождения в локальные базы данных предприятий. Третьим этапом идентификации уникальности записи о животном послужило сравнение созданных ключей на основе пар «номер – дата рождения» с аналогичными записями из созданной в рамках лаборатории прикладной биоинформатики ФГБОУ ВО Новосибирский ГАУ базы данных по крупному рогатому скоту молочного направления продуктивности при условии, что животное уже было идентифицировано ранее и верифицированные данные о нем [5] внесены в базу данных разрабатываемой в рамках лаборатории цифровой платформы. После нескольких итераций удаления дубликатов в исследуемом массиве остались только уникальные записи. В результате доля исследуемых животных с имеющимся микросателлитным профилем составила 9512 гол. и 721 гол. по Новосибирской и Кемеровской областям соответственно ($n = 10233$ гол.).

После предварительной подготовки по выявлению уникальных записей о животных,

данные о микросателлитном профиле которых известны, установлена частота встречаемости локусов в исследуемых популяциях скота Западной Сибири. Так как информация по микросателлитным профилям получена из разных лабораторий генетической экспертизы достоверности происхождения, то и перечень выявленных локусов в общем массиве был неодинаков. Для исследования взяты только те STR-маркеры (микросателлиты), которые рекомендованы решением Коллегии Евразийской экономической комиссии от 2 июня 2020 г. № 74 «Об утверждении Положения о проведении молекулярной генетической экспертизы племенной продукции государств – членов Евразийского экономического союза» [2] для крупного рогатого скота (BM1818, BM1824, BM2113, ETH3, ETH10, ETH225, INRA023, SPS115, TGLA53, TGLA122, TGLA126, TGLA227). Вследствии значительного варьирования размеров амплифицируемых фрагментов STR-локусов в исходных данных было принято решение ограничить их набор согласно описанным в литературе и используемым Международным обществом генетики животных (ISAG) (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика микросателлитных локусов
Characteristics of microsatellite loci

Локус	Хромосома	Структура последовательности	Источник	Референтный интервал
BM1818	D23S21	(TG) _n	Bishop et al. (1994) [6]	253–277
BM1824	D1S34	(GT) _n	Barendse et al. (1994) [7]	176–188
BM2113	D2S26	(CA) _n	Sunden et al. (1993) [8]	124–146
ETH3	D19S2	(GT) _n AC(GT) ₆	Solinas-Toldo et al. (1993) [9]	100–128
ETH10	D10S5	(AC) _n	Solinas-Toldo et al. (1993) [9]	206–222
ETH225	D9S2	(TG) ₄ CG(TG)(CA) _n	Steffen et al. (1993) [10]	139–157
INRA023	D3S10	(AC) _n	Vaiman et al. (1994) [11]	201–225
SPS115	D15	(CA) _n TA(CA) ₆	Baylor College of Medicine Human Genome Sequencing Center (2006) [12]	247–261
TGLA53	D16S3	(TG) ₆ CG(TG) ₄ (TA) _n	Georges & Massey (1992) [13]	151–187
TGLA122	D21S6	(AC) _n (AT) _n	Georges & Massey (1992) [13]	136–182
TGLA126	D20S1	(TG) _n	Georges & Massey (1992) [13]	111–127
TGLA227	D18S1	(TG) _n	Georges & Massey (1992) [13]	76–104

Для анализа генетической структуры были рассчитаны следующие показатели: число аллелей на локус N_a , частота встречаемости аллелей p , число эффективных аллелей (уровень полиморфности) N_e , наблюдаемая H_o и ожидаемая

H_e гетерозиготность, индекс фиксации Райта F и индекс Шеннона–Винера I согласно описанным в литературе методикам [14–20]. Все расчеты проводились на языке R в среде разработки RStudio без использования специализированных

сторонних библиотек. С целью исследования на этом языке была написана программа, которая позволила объединить дефрагментированные базы данных в одно целое, верифицировать данные и рассчитать все показатели генетической изменчивости.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Генетическая структура скота голштинской и черно-пестрой пород, разводимых на территориях предприятий Западной Сибири, животные которых взяты для исследования, включает 46 локусов (табл. 2).

Таблица 2

Микросателлитные профили молочного скота Западной Сибири
Microsatellite profiles of Western Siberian dairy cattle

Локус	Количество	Локус	Количество	Локус	Количество
BM2113	10233	TGLA53	1966	ILST005	46
ETH10	10225	ILST006	365	RM067	34
TGLA122	10216	CSSM66	331	BL42	7
ETH225	10209	CSRM60	330	BM203	7
SPS115	10198	HAUT27	230	BM4107	7
BM1818	10176	HEL1	73	BM4208	7
BM1824	10173	CSSM36	72	BM5004	7
TGLA227	10132	SPS113	63	ETH152	7
INRA023	10114	MGTG4B	62	INRA032	2
TGLA126	10111	CYP21	50		
ETH3	8429	ETH185	46		

Примечание. * Выделены локусы, рекомендованные ISAG.

Среди наиболее встречающихся локусов следует выделить BM2113, ETH10, TGLA122, ETH225, SPS115, BM1824, TGLA227, INRA023, BM1818, TGLA126, ETH3, TGLA53. Частота их встречаемости варьирует от 1 000 до 10233. Весь набор входит в группу из анализируемых STR-локусов, составляющих стандартную панель маркеров для крупного рогатого скота, рекомендованную ISAG, и согласуется с решением № 74 коллегии ЕАЭС от 2 июня 2020 г. [2].

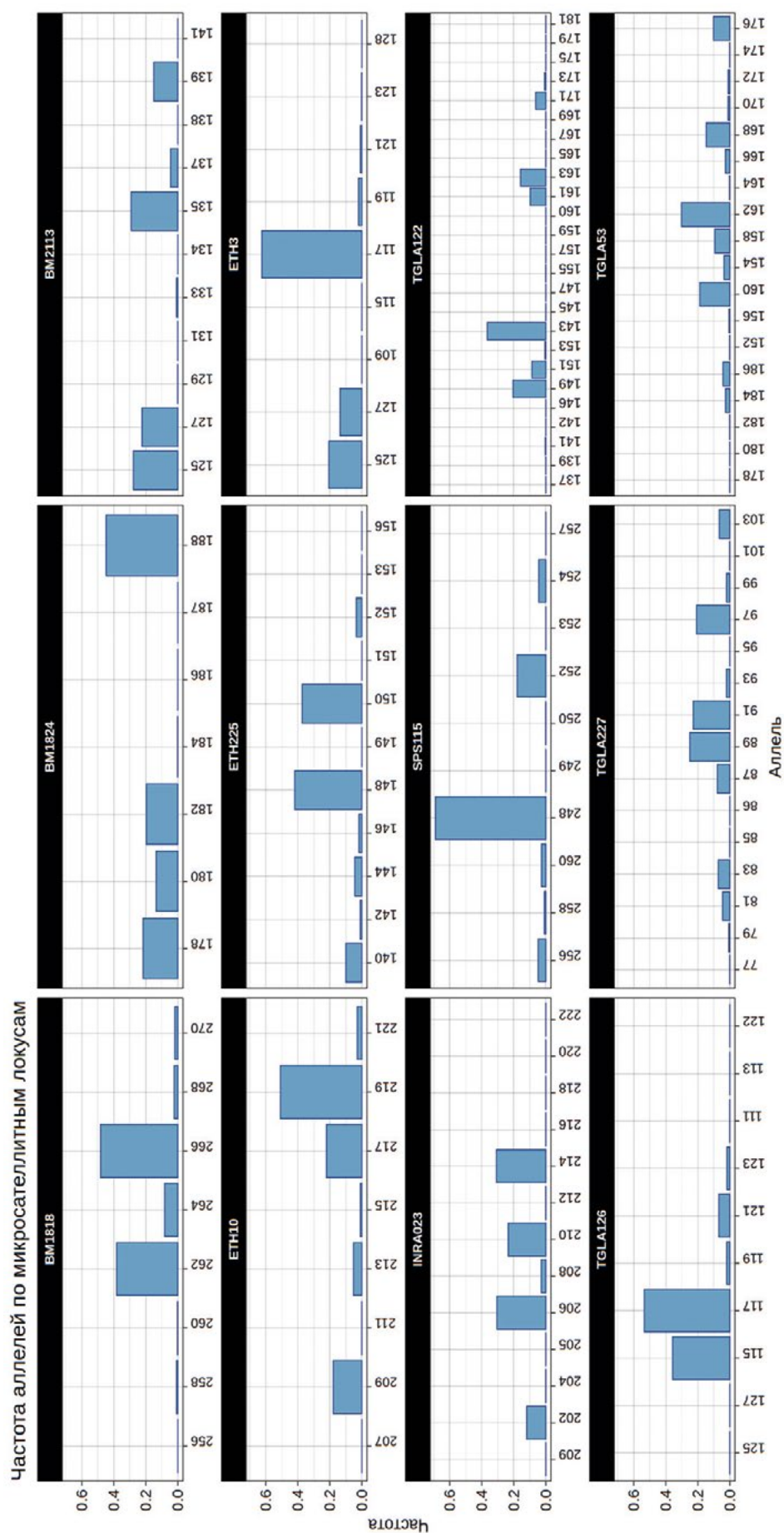
Анализ 12 выбранных микросателлитных локусов по заданным референтным интервалам аллелей исследуемой популяции скота голштинской и черно-пестрой пород позволил выявить 145 вариантов аллелей. Наиболее полиморфными оказались локусы TGLA122 ($N_a = 25$) и TGLA53 ($N_a = 18$), а наименьшее количество аллелей обнаружено в локусе BM1824 ($N_a = 7$).

Частота встречаемости аллелей по изученным микросателлитным локусам популяции скота голштинской и черно-пестрой пород Западной Сибири представлена на рисунке.

Встречаемость аллелей в исследуемой популяции животных варьировала от 0,00005 до 0,68961. Наименьшая частота была выяв-

лена по аллелям: 256 (локус BM1818), 187 (локус BM1824), 134 (локус BM2113), 151 (локус ETH225), 153 (локус ETH225), 156 (локус ETH225), 205 (локус INRA023), 218 (локус INRA023), 222 (локус INRA023), 249 (локус SPS115), 253 (локус SPS115), 257 (локус SPS115), 122 (локус TGLA126), 127 (локус TGLA126), 86 (локус TGLA227). Наивысшая частота обнаружена по аллелю 248 (локус SPS115).

Вариабельность генетического потенциала популяции возрастает с увеличением числа аллелей, представленных в популяции, и выравнивается их распределения. Следует отметить, что чем большим числом аллелей представлены STR-локусы, тем более информативными они являются для характеристики популяции [21–23]. Мерой оценки генетического разнообразия популяции (уровня полиморфности) может служить число эффективных аллелей, так как оно и зависит от числа аллелей на локус, выравнивания их частот и доли полиморфных локусов. Поэтому для оценки генетического разнообразия расчет числа эффективных аллелей является крайне важным (табл. 3).



Среднее значение числа эффективных аллелей на локус N_e составило $3,54 \pm 0,37$. В зависимости от полученного среднего показателя числа эффективных аллелей все локусы были разбиты на две группы: первая с уровнем числа эффективных аллелей меньше среднего значения и вторая с показателем больше среднего. В первую группу вошли локусы BM1818, BM1824, ETH10, ETH225, ETH3, SPS115, TGLA126. Во вторую – BM2113, INRA023, TGLA122, TGLA227, TGLA53. Наибольшее значение N_e выявлено в локусе TGLA53, наименьшее – в локусе SPS115. Чем меньше число эффективных аллелей, тем ниже генетическое разнообразие в популяции.

В популяционно-генетических исследованиях принято рассчитывать гетерозиготность, которая является важным показателем генетического состава популяций. Возникающая в результате слияния генетически разнородных гамет гетерозиготность широко распространена

на в природных популяциях и лежит в основе гетерозиса. Играя существенную роль в адаптации популяций к изменяющимся условиям среды и в микроэволюционном процессе, гетерозиготность является необходимым объектом исследования в популяционной генетике.

Наблюдаемая гетерозиготность отражает уровень генетической изменчивости в популяции. Частота гетерозигот демонстрирует наличие разных аллелей в генофонде и служит индикатором генетического разнообразия. Для более точной оценки изменчивости популяции используют показатель ожидаемой гетерозиготности, позволяющий рассмотреть уровень аллельного разнообразия.

В результате проведенного исследования были определены уровни ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, рассчитанные по 12 локусам, средние показатели которых составили соответственно $0,68 \pm 0,03$ и $0,69 \pm 0,03$.

Таблица 3

Генетическая изменчивость молочного скота ($n = 10233$ гол.) голштинской породы в Западной Сибири
Genetic variability of Holstein dairy cattle ($n = 10,233$ heads) in Western Siberia

Локус	Na	Ho	He	F	Ne	I
BM1818	8	0,626	0,613	-0,0208	2,586	1,142
BM1824	7	0,724	0,694	-0,0425	3,275	1,296
BM2113	11	0,793	0,762	-0,0403	4,215	1,532
ETH10	8	0,690	0,656	-0,0513	2,914	1,294
ETH225	11	0,6697	0,671	0,0025	3,044	1,340
ETH3	9	0,589	0,548	-0,0746	2,214	1,036
INRA023	13	0,759	0,741	-0,0244	3,862	1,442
SPS115	10	0,496	0,487	-0,0187	1,949	1,003
TGLA122	25	0,809	0,777	-0,0411	4,501	1,727
TGLA126	10	0,595	0,581	-0,0244	2,387	1,048
TGLA227	15	0,860	0,823	-0,0446	5,664	1,938
TGLA53	18	0,694	0,827	0,1612	5,807	2,037
$\bar{x} \pm s\bar{x}$	–	$0,69 \pm 0,03$	$0,68 \pm 0,03$	$-0,02 \pm 0,02$	$3,54 \pm 0,37$	$1,4 \pm 0,1$

Примечание. * $\bar{x}$ – среднее арифметическое; $s\bar{x}$ – стандартная ошибка; Na – число аллелей на локус; Ho – наблюдаемая гетерозиготность; He – ожидаемая гетерозиготность; F – индекс фиксации Райта; Ne – число эффективных аллелей на локус; I – индекс Шеннона–Винера.

Уровень наблюдаемой гетерозиготности в исследованной популяции был сопоставим с теоретически ожидаемой в девяти локусах: BM1818, BM2113, ETH10, ETH225, ETH3, INRA023, SPS115, TGLA126, TGLA227. Наименьший уровень наблюдаемой гетерозиготности Ho выявлен в локусе SPS115, а наибольший – в TGLA227. Наименьшим уровнем ожидаемой гетерозиготности He также обладает локус SPS115, а наибольшим – TGLA53. Сильно вы-

меньший уровень наблюдаемой гетерозиготности Ho выявлен в локусе SPS115, а наибольший – в TGLA227. Наименьшим уровнем ожидаемой гетерозиготности He также обладает локус SPS115, а наибольшим – TGLA53. Сильно вы-

раженное различие между *Ho* и *He* наблюдается по локусу TGLA53 и составляет 0,1334741.

Связь между отдельными особями популяции и популяцией в целом позволяет установить индекс фиксации Райта *F*. Этот показатель позволяет количественно отразить отклонение частот встречаемости гетерозиготных генотипов от теоретически ожидаемой по Харди–Вайнбергу доли гетерозигот. Другими словами, индекс фиксации Райта позволяет отразить состояние исследуемой группы по отношению к гетерозиготным генотипам и может рассматриваться в качестве одного из критериев для оценки инбредности популяции. При этом принято считать, что положительные значения индекса обозначают нехватку гетерозигот, а отрицательные – их переизбыток. Полученные результаты в целом свидетельствовали о грамотной работе зоотехников-селекционеров, не допускающих инбридинга разводимых популяций. Тем не менее по локусу TGLA53 наблюдается некоторый дефицит гетерозигот, что объясняется использованием быков-приоизводителей голштинской породы с высокой степенью инбридинга. Продолжение такой тенденции может со временем привести к увеличению значений индекса фиксации Райта в положительном диапазоне и нарастанию эффектов инбредной депрессии. Вместе с тем высокое значение индекса Шеннона–Винера указывало на достаточно высокий уровень генетического разнообразия по всем аллелям локусов TGLA53 и TGLA227 при контрастных значениях *Ne* и *F*. Решить данную проблему возможно путём внедрения автоматизированных систем подбора родительских пар, основанных на использовании коэффициентов инбридинга Райта вместо коэффициентов инбридинга Пуша–Шапоруца, широко используемых практиками в настоящее время.

О видовом разнообразии позволяет говорить значение индекса Шеннона–Винера *I*. Чем больше его значение, тем выше видовое разнообразие изучаемой популяции. По результатам исследования индекс Шеннона–Винера варьи-

ровал в пределах от 1,003 в локусе SPS115 до 2,037 в локусе TGLA53.

ВЫВОДЫ

1. Исследование выявило достаточно высокий уровень генетического разнообразия в популяции скота сибирского отродья. Это позитивный фактор, который свидетельствует о хорошем адаптивном потенциале и возможностях для дальнейшего генетического улучшения породы. Обнаружение 145 аллелей по 12 локусам и среднее значение числа эффективных аллелей на локус *Ne*, равное 3,54, подтверждают этот вывод.

2. Локусы TGLA122 и TGLA53 проявили наибольший полиморфизм среди изученных маркеров, что делает их особенно ценными для дальнейших исследований генетической структуры популяций скота сибирского отродья. Высокая информативность этих локусов открывает возможности для более детального анализа генетического родства, изучения истории происхождения и оценки генетической дифференциации внутри породы.

3. Низкий уровень гетерозиготности, обнаруженный в локусе SPS115, может указывать на проводимую селекцию по признакам, связанным с данным локусом, или же свидетельствовать о генетическом дрейфе, особенно если популяция прошла через «бутылочное горлышко» в прошлом. Для подтверждения этих предположений необходимы дополнительные исследования с учетом истории породы и данных о селекции.

4. Полученные результаты имеют практическое значение для развития программ по сохранению генетического разнообразия и эффективной селекции скота сибирского отродья. Идентификация наиболее информативных генетических маркеров позволит более точно оценивать генетическую ценность животных, контролировать уровень инбридинга и оптимизировать подбор пар для сохранения генетического потенциала породы.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *A proposal for standardization in forensic bovine DNA typing: allele nomenclature of 16 cattle-specific short tandem repeat loci* / L.H.P. Van de Goor, H. Panneman, W.A. Van Haeringen // Genetics, selection,

- evolution : GSE. – 2018. – Vol. 50 (1). – P. 37. – URL: <https://doi.org/10.1186/s12711-018-0408-8> (дата обращения: 12.04.2024).
2. *Положение* о проведении молекулярной генетической экспертизы племенной продукции государств – членов Евразийского экономического союза // Решение коллегии евразийской экономической комиссии от 2 июня 2020 г. № 74 Об утверждении Положения о проведении молекулярной генетической экспертизы племенной продукции государств – членов Евразийского экономического союза. – 2020. – № 74.
3. *Peculiarities of analytical characteristics of pectins extracted from sunflower hearts* / I.V. Sobol, L.V. Donchenko, L.Y. Rodionova [et al.] // Asian Journal of Pharmaceutics. – 2017. – № 11 (1). – P. 97–100.
4. *Selective mechanisms of antiviral effect of triazole derivatives in a transplantable virus-producing cell culture of hamadryas baboon* / P.D. Onischuk, M.P. Semenenko, E.V. Kuzminova [et al.] // Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. – 2016. – № 7 (6). – P. 1778–1782.
5. *Достоверность* данных первичного зоотехнического учёта в молочном скотоводстве / Е.В. Камалдинов, А.Ф. Петров, К.С. Шатохин [и др.] // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2022. – № 2. – С. 76–83. – DOI: 10.31677/2072-6724-2022-63-2-76-83.
6. *A genetic-linkage map for cattle* / M.D. Bishop, S.M. Kappes, J. Keele [et al.] // Genetics. – 1994. – № 136 (2). – P. 619–639.
7. *A genetic linkage map of the bovine genome* / W. Barendse, S.M. Armitage, L.M. Kossarek [et al.] // Nature Genetics. – 1994. – № 6 – P. 227–235.
8. *A highly polymorphic bovine microsatellite locus: BM2113* / S.L. Sunden, R.T. Stone, M.D. Bishop [et al.] // Animal Genetics. – 1993. – № 24 (1). – P. 69.
9. *Physically mapped, cosmid-derived microsatellite markers as anchor loci on bovine chromosomes* / S.S. Toldo, R. Fries, P. Steffen [et al.] // Mammalian Genome. – 1993. – № 4 (12) – P. 720–727. – DOI: 10.1007/BF00357796.
10. *Isolation and mapping of polymorphic microsatellites in cattle* / P. Steffen, A. Eggen, A.B. Dietz [et al.] // Animal Genetics. – 1993. – № 24 (2) – P. 121–124. – DOI: 10.1111/j.1365-2052.1993.tb00252.x.
11. *A set of 99 cattle microsatellites: characterization, synteny mapping, and polymorphism* / D. Vaiman, D. Mercier, K. Moazami-Goudarzi [et al.] // Mammalian Genome. – 1994. – № 5 (5) – P. 288–297. – DOI: 10.1007/BF00389543.
12. *Baylor College of Medicine Human Genome Sequencing Center. (2006) Bovine Whole Genome Assembly release Btau_3.1.* – URL: <https://www.hgsc.bcm.edu/other-mammals/bovine-genome-project> (дата обращения: 10.04.2024).
13. *Georges M., Massey J.M.* Polymorphic DNA Markers in Bovidae. World Intellectual Property Organization, Geneva (Patent application WO PUBL № 92/13102). – 1992.
14. *Меркурьева Е.К.* Генетические основы селекции в скотоводстве: учеб. пособие. – М.: Колос, 1977. – 240 с.
15. *African pastoralism: genetic imprints of origins and migrations* / O. Hanotte [et al.] // Science. – 2002. – Vol. 296, № 5566. – P. 336–339. – DOI: 10.1126/science.1069878.
16. *Genetic diversity analysis of five cattle breeds native to China using microsatellites* / G. Zhou [et al.] // Journal of Genetics. – 2005. – Vol. 84, № 1. – P. 77–80.
17. *Genetic diversity and population structure of 20 north European cattle breeds* / J. Kantanen [et al.] // Journal of Genetics. – 2000. – Vol. 91, № 6. – P. 446–457.
18. *Yu G.X., Wise R.P.* An anchored AFLP- and retrotransposon-based map of diploid Avena // Genome. – 2000. – Vol. 43, № 5. – P. 736–749.
19. *Guo S.W., Thomson E.A.* Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles // Biometrics. – 1992. – Vol. 48, № 2. – P. 361–372.
20. *Triplex-induced recombination and repair in the pyrimidine motif* / J.M. Kalish [et al.] // Nucleic Acids Research. – 2005. – Vol. 33, № 11. – P. 3492–3502.
21. *Особенности* SSR-полиморфизма лошадей / Н.А. Глинская, Е.И. Приловская, Д.А. Каспирович [и др.] // Вестник Полесского государственного университета. Сер. природоведческих наук. – 2017. – № 1. – С. 8–13. – DOI: 10.31677/2072-6724-2022-63-2-76-83.

22. Николаев С.В., Ялуга В.Л. Сравнительная генетическая характеристика микросателлитного профиля голштинизированных и чистопородных холмогорских быков // *Аграрная наука*. – 2023. – № 7. – С. 58–62.
23. Генетическое разнообразие популяции аборигенного якутского скота по микросателлитным локусам / Л.Н. Владимиров, В.А. Мачахтырова, Г.Н. Мачахтыров [и др.] // *Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет)*. – 2024. – № 2. – С. 199–208. – DOI: 10.31677/2072-6724-2024-71-2-199-208.

REFERENCES

1. Van de Goor L.H.P., Panneman H., Van Haeringen W.A., A proposal for standardization in forensic bovine DNA typing: allele nomenclature of 16 cattle-specific short tandem repeat loci, *Genetics, selection, evolution : GSE*, 2018, Vol. 50 (1), pp. 37, <https://doi.org/10.1186/s12711-018-0408-8>.
2. *Polozhenie o provedenii molekulyarnoi geneticheskoi ekspertizy plemennoi produktsii gosudarstv - chlenov Evraziiskogo ekonomicheskogo soyuza* (Regulations on conducting molecular genetic examination of breeding products of the member states of the Eurasian Economic Union), Reshenie Kollegii Evraziiskoi ekonomicheskoi komissii ot 2 iyunya 2020 g. N 74 “Ob utverzhdenii Polozheniya o provedenii molekulyarnoi geneticheskoi ekspertizy plemennoi produktsii gosudarstv - chlenov Evraziiskogo ekonomicheskogo soyuza”, 2020, No. 74. (In Russ.)
3. Sobol I.V., Donchenko L.V., Rodionova [et al.], Peculiarities of analytical characteristics of pectins extracted from sunflower hearts, *Asian Journal of Pharmaceutics*, 2017, No. 11(1), pp. 97–100.
4. Onischuk P.D., Semenenko M.P., Kuzminova E.V. [et al.], Selective mechanisms of antiviral effect of triazole derivatives in a transplantable virus-producing cell culture of hamadryas baboon, *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*, 2016, No. 7(6), pp. 1778–1782.
5. Kamaldinov E.V., Petrov A.F., Shatokhin K.S. i dr., *Vestnik NGAU (Novosibirskii gosudarstvennyi agrarnyi universitet)*, 2022, No. 2, pp. 76–83, <https://doi.org/10.31677/2072-6724-2022-63-2-76-83>. (In Russ.)
6. Bishop M.D., Kappes S.M., Keele J. [et al.], A genetic-linkage map for cattle, *Genetics*, 1994, No. 136(2), pp. 619–639.
7. Barendse W., Armitage S.M., Kossarek L.M. [et al.], A genetic linkage map of the bovine genome, *Nature Genetics*, 1994, No. 6, pp. 227–235.
8. Sunden S.L., Stone R.T., Bishop M.D. [et al.], A highly polymorphic bovine microsatellite locus: BM2113, *Animal Genetics*, 1993, No. 24(1), pp. 69.
9. Toldo S.S., Fries R., Steffen P. [et al.], Physically mapped, cosmid-derived microsatellite markers as anchor loci on bovine chromosomes, *Mammalian Genome*, 1993, No. 4(12), pp. 720–727, DOI: 10.1007/BF00357796.
10. Steffen P., Eggen A., Dietz A.B. [et al.], Isolation and mapping of polymorphic microsatellites in cattle, *Animal Genetics*, 1993, No. 24(2), pp. 121–124, DOI: 10.1111/j.1365-2052.1993.tb00252.x.
11. Vaiman D., Mercier D., Moazami-Goudarzi K. [et al.], A set of 99 cattle microsatellites: characterization, synteny mapping, and polymorphism, *Mammalian Genome*, 1994, No. 5(5), pp. 288–297, DOI: 10.1007/BF00389543.
12. Baylor College of Medicine Human Genome Sequencing Center, 2006, *Bovine Whole Genome Assembly release Btau_3.1*, URL: <https://www.hgsc.bcm.edu/other-mammals/bovine-genome-project>.
13. Georges M., Massey J.M., Polymorphic DNA Markers in Bovidae. World Intellectual Property Organization, Geneva (Patent application WO PUBL, No. 92/13102). – 1992.
14. Merkur'eva E.K., *Geneticheskie osnovy seleksii v skotovodstve* (Genetic bases of selection in cattle breeding), Moscow: Kolos, 1977, pp. 174. (In Russ.)
15. Hanotte O. [et al.], African pastoralism: genetic imprints of origins and migrations, *Science*, 2002, Vol. 296, No. 5566, pp. 336–339, DOI: 10.1126/science.1069878.
16. Zhou G. [et al.], Genetic diversity analysis of five cattle breeds native to China using microsatellites, *Journal of Genetics*, 2005, Vol. 84, No. 1, pp. 77–80.
17. Kantanen J. [et al.], Genetic diversity and population structure of 20 north European cattle breeds, *Journal of Genetics*, 2000, Vol. 91, No. 6, p. 446–457.
18. Yu G.X., Wise R.P., An anchored AFLP- and retrotransposon-based map of diploid Avena, *Genome*, 2000, Vol. 43, No. 5, pp. 736–749.

19. Guo S.W., Thomson E.A., Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles, *Biometrics*, 1992, Vol. 48, No. 2, pp. 361–372.
20. Kalish J.M. [et al.], Triplex-induced recombination and repair in the pyrimidine motif, *Nucleic Acids Research*, 2005, Vol. 33, No. 11, pp. 3492–3502.
21. Glinskaya N.A., Prilovskaya E.I., Kaspirovich D.A. i dr., *Vestnik polesskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya prirodovedcheskikh nauk*, 2017, 1, pp. 8–13, <https://doi.org/10.31677/2072-6724-2022-63-2-76-83>. (In Russ.)
22. Nikolaev S.V., Yaluga V.L., *Agrarnaya nauka*, 2023, No. 7, pp. 58–62. (In Russ.)
23. Vladimirov L.N., Machakhtyova V.A., Machakhtyrov G.N., Shadrina Ya.L., Zarovnyaev S.I., Lukin V.N., Sleptsova M.G., *Vestnik NGAU (Novosibirskii gosudarstvennyi agrarnyi universitet)*, 2024, No. 2, pp. 199–208, <https://doi.org/10.31677/2072-6724-2024-71-2-199-208>. (In Russ.)