

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ДЕПАРТАМЕНТ ОБРАЗОВАНИЯ, НАУЧНО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКОЙ ПОЛИТИКИ И
РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОГО КОМПЛЕКСА

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ДОНСКОЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи

Бакоев Некруз Фарходович

**ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНЕТИЧЕСКИХ И ПРОДУКТИВНЫХ
ОСОБЕННОСТЕЙ ОВЕЦ ТОНКОРУННЫХ ПОРОД**

Специальность: 06.02.07 – Разведение, селекция и генетика сельскохозяйственных
животных

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук

Научный руководитель:
доктор сельскохозяйственных наук,
профессор Юрий Анатольевич Колосов

пос. Персиановский, 2021

Содержание

Список сокращений	4
1. ВВЕДЕНИЕ	5
2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	122
2.1. Перспективы интенсификации тонкорунного овцеводства.....	122
2.2. Характеристика овец тонкорунных пород.....	144
2.3. Структурно-функциональная характеристика мтДНК	233
2.4. Митохондриальный геном овец	288
2.5. Генетические маркеры ядерной ДНК для оценки генетического разнообразия и племенной ценности овец.....	333
3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	433
3.1. Зоотехнические исследования овец сальской породы	455
3.2. Молекулярно-генетические исследования.....	466
4. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	499
4.1 Характеристика исходной популяции овец сальской породы.....	499
4.2. Полиморфизм генов <i>CAST</i> , <i>GH</i> , <i>LEP</i> и <i>GDF9</i> у тонкорунных пород овец ЮФО РФ	544
4.2.1. Полиморфизм гена <i>CAST</i> у овец различных пород.....	544
4.2.2. Продуктивные качества овец сальской породы при различных аллельных вариантах гена <i>CAST</i>	588
4.2.3. Полиморфизм гена <i>GH</i> у овец пород сальская, советский меринос, ставропольская и волгоградская	6060
4.2.4. Продуктивные качества овец сальской породы при различных аллельных вариантах гена <i>GH</i>	622
4.2.5. Полиморфизм гена <i>LEP</i> у овец пород сальская, советский меринос, ставропольская и волгоградская	655
4.2.6. Продуктивные качества овец сальской породы при различных аллельных вариантах гена <i>LEP</i>	677
4.2.7. Полиморфизм гена <i>GDF9</i> у овец пород сальская, советский меринос, ставропольская и волгоградская	699
4.2.8. Воспроизводительные качества овец волгоградской породы при различных аллельных вариантах гена <i>GDF9</i>	711

4.3. Генетическое разнообразие овец пород сальская, ставропольская, советский меринос и волгоградская на основе D-петли мтДНК.....	755
4.4. Экономическая эффективность генотипирования в селекции овец сальской породы.....	888
5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ	90
5.1. Выводы	90
5.2. Предложения производству	933
5.3. Перспективы дальнейшей разработки темы	933
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	944

Список сокращений

SAL – сальская порода;

SOV – советский меринос;

STV – ставропольская порода;

VOL – волгоградская порода;

NCBI – (National Center for Biotechnology Information) национальный центр биотехнологической информации;

GH – гормон роста;

GDF9 – дифференциальная фактор роста 9;

CAST – кальпастантин;

ПЦР – полимеразная цепная реакция;

ПДРФ – полиморфизм длин рестриционных фрагментов;

мтДНК – митохондриальная ДНК;

D-loop – d-петля (петля смещения);

н.п. – нуклеотидных пар основания;

NJ – (Neighbor Joining) – метод ближайших соседей;

S – число полиморфных сайтов;

H – гаплотип;

HD – разнообразие гаплотипов;

k – разнообразие нуклеотидных замен;

π – разнообразие нуклеотидов; n – количество.

1. ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследований.

В современных условиях развития государства стоит задача наращивания объёмов производства на основе отечественных научных технологий. Это актуально для создания высокотехнологичного и конкурентоспособного агропромышленного комплекса. Для преодоления кризисных явлений в АПК Правительством Российской Федерации принимаются необходимые меры. Согласно Указа Президента №20 от 21.01.2020 «Об утверждении Доктрины продовольственной безопасности Российской Федерации» с целью решения поставленных задач требуется совершенствование научно-технической политики в АПК, что отражено в Программе фундаментальных научных исследований на долгосрочный период (2021 - 2030 годы) (от 31 декабря 2020 г. № 3684-р). На ближайшие 10 лет главной целью научно-технологического развития АПК РФ будет являться создание, распространение и применение новейших достижений науки и технологий.

С 70-х годов XX в. сельскохозяйственное производство развивалось, главным образом, на основе создания масштабных узкоспециализированных технологий, развития новых видов техники, применения удобрений, пестицидов направленного действия и т.п. В настоящее время в животноводстве необходимо использовать новые усовершенствованные технологии, развитие которых базируется на достижениях в таких областях науки, как биология, генетика, информатика. Без создания таких технологий существует высокая вероятность

того, что отечественный АПК будет развиваться недостаточными темпами (В.В. Абонеев и др., 2011; Ю.А. Колосов и др., 2004; И.А. Ельсукова и др., 2010).

В настоящее время на долю АПК приходится до 6% объема ВВП страны. Ключевые компоненты отрасли – растениеводство и животноводство – в объёме производимой продукции представлены с существенным превосходством растениеводства и доля животноводства растет крайне медленно. Одной из важных задач животноводческого сектора является повышение качества и количества племенных животных, которые не будут уступать импортному поголовью, а по приоритетным параметрам даже его превосходить (Ю.А. Колосов и др. 2019). Для этого необходимо разрабатывать новые методы селекции, а также приемы технологии ведения различных отраслей животноводства, на основе использования современных информационных и геномных технологий. В данном аспекте перспективным для нужд селекции выглядит привлечение информации о полиморфных локусах ядерной и митохондриальной ДНК, которые могут выступать маркерами для оценки геномного разнообразия пород и племенной ценности животных. ДНК-маркеры также могут применяться для поиска ассоциаций с селекционно-ценными признаками (Г.Е. Сулимова и др., 2011, J.R.S. Meadows et al., 2011; М.А. Елькина и др., 2011). Поэтому тематика диссертационной работы, с учётом указанных тенденций в овцеводстве, является актуальной.

Степень разработанности темы исследования.

Результаты исследований, направленных на изучение молекулярно-генетических маркеров биоразнообразия и продуктивности овец отражены в работах: Н.И. Ефимова и др. (2011), Ю.А. Столоповского и др. (2008), Н.С. Марзанов и др. (2010), Е.Ю. Телегиной и др. (2012), Н.В. Широковой и др. (2013), Ю.А. Юлдашбаева и др. (2013), М.И. Селионовой и др. (2017), Ю.А. Колосова др. (2017), А.В. Доцева и др. (2017), Т.Е. Денисковой и др. (2017), В.И. Трухачева и др. (2018), Яцык О.А. и др. (2018), А.Я. Куликовой др. (2003), Л.А. Калашниковой и др. (2000), С.А. Хататаева и др. (2006), В. Г. Двалишвили и др. (2009), М.Б. Павлова и др. (2013), Л. Н. Чижовой и др. (2009) и др.

Исследования молекулярно-генетического разнообразия и его взаимосвязи с селекционными признаками овец, в частности тонкорунных пород, ведутся в таких странах как Австралия, Новая Зеландия, Аргентина, Китай и др., которые являются ведущими производителями продукции овцеводства на мировом рынке, в том числе генетических ресурсов. Мировой и отечественной зоотехнической наукой установлен целый ряд генов маркеров, которые целесообразно использовать в селекционных программах. Их интеграция с традиционными признаками отбора, показала высокий экономический эффект и возможность ускоренного достижения целевых функции в селекции с.-х. животных.

Связь работы с научными программами Российской Федерации.

Результаты, представленные в этой работе, были получены в рамках выполнения:

-научно-исследовательских работ ФГБОУ ВО «Донской государственный аграрный университет» по заказу Минсельхоза России за счет средств федерального бюджета: «Разработка и внедрение методов молекулярной селекции в животноводстве для повышения эффективности селекционно-племенной работы, создания отечественных конкурентоспособных пород и линий сельскохозяйственных животных» (2015); «Поиск и обоснование репрезентативности молекулярно-генетических маркеров для оценки племенной ценности и генетического разнообразия с.-х. животных (свиней, овец)» (2017);

-гранта президента № 14.w01.17.1030-мк от 22 февраля 2017 г.

-задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации ГЗ №АААА-А18-118021590138-1. (2018-2019 гг.).

Целью работы явилось исследование генетической структуры пород овец сальская, ставропольская, советский меринос и волгоградская на наличие маркеров продуктивности в ядерной и митохондриальной ДНК и изучение продуктивных качеств овец при различных аллельных вариантах генов *CAST*, *GH*, *LEP* и *GDF9*, а также их использование в качестве маркеров отбора.

Задачи исследования:

1. Дать характеристику продуктивности популяции овец сальской породы на современном этапе её совершенствования.
2. Определить генетическую структуру овец пород сальская, ставропольская, советский меринос и волгоградская по генам *CAST*, *GH*, *LEP* и *GDF9*.
3. Оценить продуктивные качества овец сальской породы при различных аллельных вариантах генов *CAST*, *GH* и *LEP*.
4. Оценить воспроизводительные качества овец волгоградской породы при различных аллельных вариантах гена *GDF9*.
5. Определить генетическое разнообразие овец пород сальская, ставропольская, советский меринос и волгоградская на основе D-петли мтДНК.
6. Дать рекомендации по использованию генов-маркеров мтДНК для разработки селекционных программ по сальской, советский меринос, ставропольской и волгоградской породам

Научная новизна.

Впервые изучены молекулярно-генетические особенности отечественных тонкорунных пород овец по широкому спектру ДНК-маркеров. Проведено исследование полиморфизма генов *GDF9*, *GH*, *CAST* и *LEP* и изучены ассоциативные связи с селекционными признаками овец. Получены данные о нуклеотидной последовательности фрагмента D-петли мтДНК у племенных овец пород сальская, ставропольская, советский меринос, волгоградская и определено их генетическое разнообразие.

Теоретическая и практическая значимость.

Теоретическое значение работы заключается в получении новых данных генетического полиморфизма ядерной и митохондриальной ДНК у овец пород сальская, ставропольская, волгоградская и советский меринос.

На основе полученных данных, определены желательные генотипы по генам *GDF9*, *GH*, *CAST* и *LEP*, связанные с показателями мясной и воспроизводительной продуктивностью овец, которые могут использоваться для повышения

экономической эффективности отрасли. Результаты работы внедрены в ООО «Белозерное» Сальского района Ростовской области и могут служить моделью для их практического применения в селекционно-племенной работе других племенных хозяйств, занимающихся разведением тонкорунных овец.

Методология и методы исследования.

Методологической базой для выполнения исследований являлись результаты предыдущих работ отечественных и зарубежных ученых в области зоотехнической науки и научные положения в области генетики, селекции и разведения сельскохозяйственных животных. В основу исследований была положена концепция повышения скорости селекционного процесса и точности оценки племенной ценности овец. Для выполнения работы применяли общепринятые методы: сравнительного анализа, зоотехнические, биологические, статистические.

Лабораторные исследования проводили на сертифицированном современном оборудовании лаборатории молекулярной диагностики и биотехнологии ФГБОУ ВО Донского ГАУ и лаборатории молекулярных основ в селекции ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста.

Положения, выносимые на защиту:

- генетическая структура овец пород сальская, ставропольская, советский меринос и волгоградская по генам *GH*, *CAST*, *LEP*, *GDF9*;
- мясная и шерстная продуктивность овец сальской породы при различных аллельных вариантах генов *CAST*, *GH* и *LEP*;
- воспроизводительные качества овец волгоградской породы при различных аллельных вариантах гена *GDF9*;
- генетическое разнообразие овец пород сальская, ставропольская, советский меринос и волгоградская на основе D-петли мтДНК.

Степень достоверности и апробации результатов.

Результаты работы были представлены на конференциях и конкурсах различного уровня, в научных периодических изданиях, индексируемых в наукометрических базах РИНЦ, ВАК, Scopus и Web of Science.

Основные положения диссертации были представлены и обсуждены на международных научно-практических конференциях Донского ГАУ (2015 - 2017 гг.); VI Международной научно-практической конференции "Актуальные проблемы биологии, нано технологий и медицины" (г. Ростов-на-Дону, 2015 г.); Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов» (г. Москва, 2015 - 2017 гг.); Международной научно-практической конференции «Проблемы и перспективы развития овцеводства и козоводства в современных условиях (г. Москва, 2015 г.); IV Международной конференции «Инновационные разработки молодых ученых – развитие агропромышленного комплекса» (г. Ставрополь, 2015 г.); XXV научно-практическая конференция «Повышение конкурентоспособности животноводства и задачи кадрового обеспечения» (г.о. Подольск, 2019); Научно-практическая конференция с международным участием «Генетика – фундаментальная основа инноваций в медицине и селекции» (г.Ростов-на-Дону, 2019).

Результаты работы были представлены на международных и всероссийских выставках и форумах: «Молодежный инновационный конвент Ростовской области» (г. Ростов-на-Дону 2015 – 2017 гг.); XVIII Агропромышленный форум юга России, конкурс «Инновации в агропромышленном комплексе» (г. Ростов-на-Дону, 2015 г. – бронзовая медаль); VI Фестиваль науки юга России «Фестиваль науки» (г. Ростов-на-Дону, 2016 г.); Федеральный акселератор технологических стартапов «GenerationS» (г. Ростов-на-Дону, 2016 - 2017 гг.); XII Международный биотехнологический Форум-выставка «РосБиоТех-2018» («Полиморфизм ядерной и митохондриальной ДНК у овец отечественной селекции» - золотая медаль); Всероссийская агропромышленная выставка «Золотая осень – 2017» (За разработку и внедрение современных молекулярно-генетических методов в селекции овец волгоградской породы) - золотая медаль), «Золотая осень – 2019» («Разработка методов оценки племенных и продуктивных качеств овец на основе полиморфизмов ядерного и митохондриального геномов» - золотая медаль).

Результаты, представленные в диссертационной работе, отмечены Министерством инвестиций, промышленности и науки Московской области, а ее

автор, в составе творческого авторского коллектива, стал лауреатом ежегодной премии Губернатора Московской области в сфере науки и инноваций для молодых ученых (от 11.09.2020 г. № 267-РГ).

Публикация результатов исследований. По материалам исследований опубликовано 17 печатных работ, отражающих основное содержание работы, в том числе 3 – в изданиях, рекомендованных ВАК РФ; 5 – в журналах, индексируемых в международных базах Scopus и Web of Science, 1 – учебное пособие; 1 патент на изобретение; 2 – компьютерные программы и 2 - базы данных.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 115 страницах компьютерного текста, содержит 36 таблиц и 7 рисунков, включает в себя введение, обзор литературы, материал, методику и результаты исследований, выводы и предложения производству, список литературы (насчитывающий 182 источника, в т. ч. 64 зарубежных).

2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

2.1. Перспективы интенсификации тонкорунного овцеводства

В РФ экономика овцеводства в целом базировалась на производстве шерсти, доход от которой занимал до 70-80 % от стоимости всей продукции. Этому, в значительной мере, способствовала работа легкой промышленности, в частности шерстеперерабатывающей, а также наличие государственного плана на производство шерсти. В связи с этим, все селекционные программы по совершенствованию овец тонкорунных пород были ориентированы на повышение качества и количества шерстной продуктивности (Ю.А. Колосов и др., 2001; В.В. Абонеев и др., 2006; В.Н. Василенко и др., 2002; A.L. Pons et al., 2015). На фоне этого мясную продукцию рассматривали как побочный продукт овцеводства и её совершенствованию уделяли значительно меньше внимания. Для производства мяса использовались в основном валухи и овцематки, выбракованные из основного стада (В.В. Абонеев и др., 2012; Н.М. Бессонов и др., 2013; Е.Е. Астафьева и др., 2015; R.R. Noor et al., 2001).

В условиях несбалансированной экономики и отсутствия отечественного рынка шерсти, в отрасли появились значительные проблемы. Это повлекло за собой снижение объёмов производства шерсти, и как следствие, сокращение поголовья. Одновременно с этим мясная продукция стала в более востребованной. Рыночная экономика внесла свои изменения и в стоимость продукции овцеводства. В результате цена 1 кг шерсти практически сравнялась с 1 кг мяса (У.А. Kolosov et al., 2013; С.И. Билтуев и др., 2016; В.В. Абонеев и др., 2007; Ю.А. Колосов и др., 2011). Следует заметить, что овцеводство в Европе и Австралии уже давно переориентировано на производство, как шерсти, так и молодой баранины, что обеспечило им устойчивое развитие и конкурентоспособность на мировом рынке

(Ю.А. Колосов и др., 2015; А.В. Бобряшов и др., 2012; В.Р. Palmer et al., 1998; О. Yilmaz et al., 2014).

В настоящее время в РФ овцеводство сосредоточено в основном в СКФО и ЮФО. В Ростовской области производство баранины формируется на основе разведения овец тонкорунных пород. Овцы этих пород наиболее адаптированы к климатическим особенностям южного региона. Они способны на фоне высокой шерстной продуктивности, а также при сбалансированном кормлении и необходимых условиях содержания, проявлять хорошие откормочные и мясные качества (Ю.А. Колосов и др. 2013; Е.М. Абаканов и др., 1989; В.В. Абонеев и др., 2010; Р. Kumarasamy et al., 2009).

Все это свидетельствует о необходимости использовать имеющий потенциал овец тонкорунных пород и в некоторой степени переориентировать современное овцеводство на производство молодой баранины, не только в южных регионах, а во всех областях с развитым овцеводством. Важнейшими особенностями овец, определяющими их широкое распространение, являются большая пластичность в приспособляемости к различным климатическим и хозяйственным условиям, разносторонняя продуктивность, высокая скороспелость и способность наиболее полно использовать пастбищные корма. Юг РФ является ведущей зоной овцеводства. Среди мериносовых пород, разводимых в СКФО и ЮФО, наши исследования были направлены на изучение сальской породы овец, а также частично были включены в анализ породы-ставропольская, советский меринос и волгоградская порода, относящиеся к перспективным отечественным породам тонкорунного направления (Н.В. Широкова 2013; Ю.А. Колосов и др., 2013; И.Ф. Горлов и др., 2019; В.В. Абонеев и др., 2014).

2.2. Характеристика овец тонкорунных пород

Овцы были одомашнены около 9–11 тысяч лет назад в районе Плодородного Полумесяца (условное название региона на Ближнем Востоке, с юга регион ограничен Сирийской и северо-аравийскими пустынями Саудовской Аравии, с юго-запада - Синаем, с запада - Средиземным морем, с севера - хребтом Тавр и Армянским нагорьем, а с востока - горами Загрос) (S. Demirci et al., 2013). Последующее разведение этих животных сопровождалось естественным и интенсивным искусственным отбором и привело к появлению более 1400 пород (U. Scherf et al., 2000; Н.С. Марзанов и др., 2004; S. Niendleder et al., 2002; Л.К. Гинатулина и др., 1990).

Мировое овцеводство напрямую связано с развитием промышленности, интенсификацией сельского хозяйства и животноводства, а также с различными социальными и экономическими изменениями, происходящими в обществе. Именно возникновение спроса на тонкую шерсть высокого качества послужило стимулом для развития тонкорунного овцеводства. Изначально мериносов разводили только в Испании, которая долгое время держала абсолютную монополию на овец данного направления. После того, как в конце 16 века монополия закончилась, эта порода получила распространение в Европе, а далее и в Австралии. В настоящее время овец мериносовых пород разводят на всех континентах. При этом процесс породообразования, с учетом различных климатических и экономических составляющих, внес уникальных особенности в каждую из пород (В.И. Глазко и др., 1980; Т.Т. Глазко и др., 2012; И.М. Дунин и др., 1999; Н.И. Абрамсон 2007).

Овцеводство Австралии занимает лидирующие позиции в мире, а овцы породы австралийский меринос являются одними из лучших представителей в группе пород тонкорунных овец. Несмотря на то, что австралийские мериносы выводились на основе европейских мериносовых овец, тем не менее, возможно уникальные характеристики этих животных были заложены еще первыми овцами, которые попали в Австралию. До появления европейских овец, в Австралию были

завезены овцы с Капского полуострова (южнее Кейптауна). В дальнейшем, были завезены бенгальские (Bengal) овцы. Точных сведений, откуда были привезены эти животных, не сохранилось, но предположительно они были из Индии (Бангладеш). Бенгальские овцы были невысокого роста, но отличались плодовитостью, приносили приплод дважды в год. Именно они считаются причиной быстрого увеличения поголовья овец в Австралии в то время. Европейских мериносов привезли в Австралию в начале 1800-х годов. Поначалу упор делали на мясную продукцию и преимущества имели кроссированные животные с хорошей массой и плодовитостью. Далее, селекционная работа, в связи с появлением спроса на высококачественную шерсть, была нацелена на производство шерсти (X.D. Chen et al., 2017; Н.В. Широкова и др., 2018).

Для РФ мериносовые породы представляют большой интерес. В РФ овцы европейских мериносовых пород были завезены в 18 – 19 вв. В связи с тем, что эти овцы были крайне требовательны к условиям кормления и содержания, русские ученые-овцеводы приступили к созданию пород, приспособленных к новым условиям. Основоположником этих работ был И.А. Мерцалов, который сохранив преимущества завезенного поголовья, получил животных с более крепкой конституцией, хорошо сложенных и без излишней складчатости кожи. Порода, выведенная им, получила название «русский инфантадо» или «мерцаловская». Позднее, усилиями семьи Мазаевых была получена порода длинношерстных мериносов, названная мазаевская, которая распространилась на юге Украины и Северном Кавказе. Однако, в результате целенаправленной селекции на повышение шерстной продуктивности, без учета параметров конституции, у овец стали проявляться слабость костяка и сильная подверженность к заболеваниям. Для устранения этих недостатков профессором П.Н. Кулешовым, путем длительной племенной работы и использованием импортного поголовья, была создана новая порода новокавказский меринос, которая дала начала целому ряду мериносовых и тонкорунных пород, разводимых сегодня в РФ.

Асканийская порода - это первая отечественная (советская) тонкорунная порода, созданная в период с 1924 – 1935 гг. под руководством М.Ф. Иванова, на

территории современной Украины («Аскания-Нова», Херсонская область). Материалом для создания асканийской породы послужили местные мериносовые овцы, имеющие удовлетворительное телосложение, но редкую шерсть и низкую мясную продуктивность. В селекционной работе использовали однородный отбор и улучшающий корректирующий подбор. Для закрепления желательных генотипов использовали умеренный инбридинг. В результате М.Ф. Ивановым была не только создана ценнейшая порода, но и предложена методика, на основе которых были созданы другие высокопродуктивные породы. В Советском Союзе баранов асканийской породы использовали при выведении таких пород как северокавказский меринос, советский меринос, азербайджанский горный меринос, забайкальская, кавказская, красноярская и арагацкая породная группа (М.И. Селионова 2017; И.С. Исмаилов и др., 2012; А.М. Дюбин и др., 2014; А.И. Ерохин и др., 1999). Кроме того, бараны этой породы участвовали при создании новых пород в Болгарии (северо-восточная болгарская тонкорунная и дунайская тонкорунная) и Китае (северо-восточный меринос).

Кавказская порода овец была создана в 1923 - 1936 гг. в госплемзаводе «Большевик» Ставропольского края. Для создания породы использовали маток новокавказского и мазаевского типов, а в качестве улучшающих пород: американский рамбулье и асканийскую. Особенностью этой породы является комбинированная продуктивность. В дальнейшем овец кавказской породы использовали при выведении следующих пород: советский меринос, азербайджанский горный мериносы, южноказахский и североказахский меринос, алтайская, грузинская тонкорунная жирнохвостая, волгоградская и т.д. Кавказская порода сыграла значимую роль в формировании мериносового овцеводства в Болгарии, Румынии и Венгрии (И.С. Исмаилов и др., 2009; Н.С. Марзанов и др., 1996; Ю.А. Колосов и др., 2010).

В период с 1928 – 1948 гг. была выведена алтайская порода овец. Для создания этой породы применили метод сложного воспроизводительного скрещивания местных мериносов, американских рамбулье, кавказских и австралийских мериносов. Это порода послужила развитием тонкорунного

овцеводства восточной территории РФ и ее успешно использовали при создании пород: советский меринос, казахская тонкорунная, южноказахский и североказахский мериносы и забайкальская (А.И. Ерохин 2014; Е.Я. Борисенко, 1967).

На основе баранов австралийского мериноса типа пеппин, мазаевских и новокавказских маток в 1951 г. была выведена грозненская порода. Ценностью породы является высококачественная шерсть, с благородной извитостью, густотой (на 1 см² около 11 тыс. шерстных волокон) и белым цветом жиропота. В результате совершенствования внутривидовой структуры были созданы два внутривидовых типа – калмыцкий и ногайский (Н.С. Марзанов и др., 2004; Д.Р. Батожаргалов и др., 2014; В.В. Абонеев и др., 2002).

Дагестанская горная порода овец выведена в период 1928–1951 гг. в колхозе «Чох» (Гунибский район, Дагестан) на основе метода воспроизводительного скрещивания баранов вюртембергской породы и маток гунибской грубошерстной породы. Создание дагестанской горной породы овец имело исключительное значение для преобразования овцеводства горных районов, так как животные этой породы обладают уникальными адаптационными качествами. Они способны переносить значительные температурные перепады и преодолевать расстояние от летних до зимних пастбищ, при этом обладают крупным ростом и хорошими мясными качествами (В.В. Абонеев и др., 2012; А.С. Дегтярь и др., 2014).

Забайкальская порода в 1943–1956 гг. была выведена в Читинской области на основе воспроизводительного скрещивания местных грубошерстных маток и баранов пород советский меринос, сибирский меринос, прекос, рамбулье и на последнем этапе алтайской и грозненской. Животные приспособлены к суровым условиям климата Забайкалья и круглогодичному содержанию на пастбище. Порода имеет пять породных типов: аргунский, бурятский, догойский, нерчинский и хангильский (А.И. Ерохин и др., 2001; Н.В. Широкова и др., 2014; С.Н. Петров, 2008).

В период 1936–1956 гг. на территориях Горьковской и Кировской областях была выведена вятская порода овец. Для ее создания использовали маток

нолинской породы и баранов прекос и рамбулье. В Красноярском крае была создана красная порода (1926–1963 гг.) с использованием метода сложного воспроизводительного скрещивания мазаевских и новокавказских мериносов, американского рамбулье, прекос, асканийской и грозненской пород. Южноуральская порода в 1936–1968 гг. создана в хозяйствах Оренбургской области. Для ее создания применили сложное воспроизводительное скрещивание тонкорунно-грубошерстных помесей и прилитием пород прекос, цигайская, ставропольская, кавказская и грозненская (А.И. Ерохин и др., 2001; Н.Н. Воронцов и др., 1988; В.В. Абонеев, и др., 2012).

Волгоградская порода выведена в 1932–1978 гг. в Волгоградской области. Для ее создания использовали метод сложного воспроизводительного скрещивания грубошерстных курдючных маток и баранов прекос и новокавказский меринос (Н.Д. Цырендондоков, 1979). На заключительном этапе было использовано «прилитие крови» пород кавказской и грозненской. Овцы этой породы хорошо приспособлены к агроклиматическим особенностям сухостепного Заволжья и обладают высокими показателями продуктивных качеств (Ю.А. Колосов и др., 2011; В.В. Абонеев и др., 2012; А.В. Бобряшов и др., 2010).

Сальская порода по праву считается достижением ученых-селекционеров Ростовской области. Работу по её созданию возглавляли в последующем лауреаты Государственной премии В.П. Башкатов, П.Ф. Карпов, М.И. Чумаков и др. Для проведения этой работы в 1926 году для стада овец конного завода им. С.М. Буденного закупили четырех баранов рамбулье, которых использовали для случки в заводском стаде местных мериносов в течении трех лет. По мере роста численности рамбульезированных животных желательного типа расширялось их использование и в 1932 году все матки конезавода им. Буденного были покрыты только рамбульезированными баранам (Ю.А. Колосов 2012).

В результате в приплоде появились животные крупных форм, с крепкой конституцией, более густошерстные. Из полученного приплода отбирались лучшие баранчики по конституции, телосложению, типу, шерстной продуктивности и использовались в случке с матками завода.

К ведущей группе рамбульезированных овцематок закреплялись такого же происхождения бараны из числа лучших с рекордно выраженной шерстной продуктивностью, обязательно длинношерстные.

Ярки планового типа и продуктивности, полученные в приплоде от случки мазаевских и новокавказских маток с баранами рамбулье, оставлялись в хозяйстве, а имевшие ослабленную конституцию, как правило, продавались.

Племенным отбором накапливали животных планового типа и продуктивности. Во всех случаях племенного отбора и подбора руководствовались не формально степенью рамбулизации, а наличием у животных желательных племенных и хозяйственно-полезных свойств.

Второй период работы охватывает 1933-1940 гг. К этому времени завод уже располагал большим количеством поголовья овец, позволяющим осуществлять отбор на более высоком уровне. Наличие животных с крепкой конституцией, правильным телосложением и удовлетворительными шерстными качествами, обеспечило формирование элитной отары маток в 800 голов. Это были животные близко приближающиеся к плановому типу.

Помимо оценки конституции и телосложения, большое внимание уделяли борьбе с появляющейся у приплода неуравненностью тонины шерсти (огрубление на ляжках и бурдах), изъятие овец с плохой оброслостью брюха и нежелательной извитостью, устранению редкошерстности. С 1939 года в конезаводе стали применять искусственное осеменение овец, которое позволило наиболее полно использовать в разведении лучших баранов и тем самым ускорить совершенствование стада (У.А. Kolosov et al, 2013; Ю.А. Колосов и др., 2012).

В период выведения проделана большая работа по типизации стада, укреплению конституции, улучшению телосложения, скороспелости и выносливости, повышению живой массы, увеличению настрига шерсти, улучшению извитости, крепости, растяжимости, уравниности шерсти по длине, степени оброслости спины и брюха, улучшению жиропота, повышению многоплодия, молочности и других качеств. Каждый из этих вопросов не рассматривали изолированно от других, но в отдельные периоды

совершенствования породы важность и значение каждого из перечисленных признаков были различными. Это различие отражалось на разных этапах работы в отборе и подборе (Н.П. Дубинин и др., 1967; М.В. Мина и др., 1976; Ю.В. Саморуков и др., 2002).

Работы по улучшению и размножению овец в заводе проводили достаточно успешно. Выращиваемый племенной молодняк реализовывали за пределы Ростовской области и для укомплектования еще 6-ти заводов Ростовской области, ставших основной базой для выведения породы. В процессе племенной работы в стаде сальской породы овец конного завода им. Буденного было создано три линии баранов-родоначальников (№ 312, 867, и 29).

Порода «сальская» была утверждена в 1950 году. Стремление создать популяцию с устойчиво высокой продуктивностью и консервативной наследственностью побуждало селекционеров, работавших с породой, отдавать предпочтение методам чистопородного разведения. Однако длительный период (порядка 18-20 лет) разведения овец «в себе» без прилития крови другой породы и без смены производителей привели к значительному снижению качества животных в конезаводе им. Буденного. Животные, как указывал М.И. Санников (1964), измельчали. Кожа стала нежной, тонкой, качество шерсти ухудшилось, появились признаки ослабления конституции. Все это привело к необходимости скрещивания с другими тонкорунными породами овец (Yu. A. Kolosov et al, 2013). Для улучшения породы методом прилития крови была выбрана порода австралийский меринос (Ю.А. Колосов 2013; Л.Т. Дорджиев и др., 1993; Ю.А. Столповский, 1997).

Тонкорунное овцеводство было сосредоточено на шерстной продуктивности, это стимулировалось высокими закупочными ценами на шерсть, а мясная продуктивность совершенствовалась лишь косвенно. Однако шерстная продуктивность, как и мясная, должна рассматриваться в виде равноценных элементов селекции. Так, в племенном заводе ООО «Белозерное» (правопреемнике стад племзавода «Северный» и им. Будённого) работа направлена на совершенствование как шерстной, так и мясной продуктивности. Таким образом, дальнейшее совершенствование популяции овец сальской породы, находящейся в

племенном заводе ООО «Белозерное» приобретает важное значение (Yu. A. Kolosov et al., 2015).

Овцы сальской породы адаптированы к климатическим условиям сальских степей. Животные обладают крепкой конституцией. Настриг шерсти составляет около 14-17 кг с баранов и 5-8 кг с маток. Настриг мытой шерсти у баранов доходит до 9 кг, у маток около 3 кг. В целом выход мытой шерсти составляет 47-50%. Бараны производители имеют живую массу 95-110 кг, овцематки 50-55 кг. Плодовитость маток находится на уровне 127-140 %. Работа с этой породой осуществляется в племенном заводе ООО «Белозерное» (Сальский район, Ростовская область) (Ю. А. Колосов, 2012).

Советский меринос является одной из наиболее распространенных тонкорунных пород в РФ. Работы над её выведением проводились 31 год (1920 – 1951 гг.) в южных областях СССР. Применяли метод отбора и подбора помесей, полученных в результате скрещивания мериносов (мазаевских и новокавказских) с баранами рамбулье, а также использовали поглотительное скрещивание для получения помесей от грубошерстных овцематок с баранами мериносами. Далее для улучшения породы использовали такие породы как ставропольская, асканийская, кавказская и др.

Животные этой породы имеют тонкую мериносовую шерсть (тонины шерсти 64-го качества), длина шерсти достигает 10 см. Настриг шерсти составляет с баранов 14 - 16 кг, с маток около 5 - 7 кг, при выходе чистой шерсти в пределах 40-42%. Масса баранов находится в пределах 95 – 115 кг, а маток от 50 до 60 кг. Плодовитость овцематок достигает 120-130% (А.Ю. Колосов и др., 2010).

Данную породу применяли при выведении таких пород как грузинская тонкорунная и забайкальская. поголовье овец породы советский меринос преобладало среди овец тонкорунных пород, разводимых в СССР. На сегодняшний день чистопородным разведением этих овец занимаются хозяйства, расположенные в Ростовской области, Ставропольском крае, Республике Калмыкия, Омской области и Башкортостане. Большое внимание уделяется совершенствованию данной породы, в том числе с применением современных

молекулярно-генетических технологий (А.И. Бараников и др., 2010; Ю.А. Колосов и др., 2006).

Начало созданию ставропольской породы было положено еще в конце 19 в. П.Н. Кулешовым, когда он вывел новокавказских тонкорунных овец. В дальнейшем его работу продолжил Я.В. Сладкевич. Для совершенствования новокавказских тонкорунных овец, в частности повышения массы и улучшения экстерьерных показателей, он стал использовать баранов американского рамбулье. Работой по выведению породы руководили С.Ф. Пастухов, В.В. Снеговой, М. З. Донцов и др. В дальнейшем была поставлена задача повысить шерстную продуктивность, для чего применили скрещивание с баранами породы австралийский меринос. Для получения животных с крепкой конституцией и повышения живой массы и воспроизводительных качеств в 1944-1948 гг. применили межпородное скрещивание с баранами кавказкой породы (В.В. Абонеев и др., 2011; Н.С. Марзанов и др., 2004). В 1951 г. ставропольская порода овец была утверждена как селекционное достижение.

Выдающиеся шерстные качества овец ставропольской породы послужили поводом ее распространения в различных областях СССР (Ставропольский край, области Саратовская, Волгоградская и Оренбургская). Живая масса баранов-производителей в среднем 105 - 115 кг и может достигать 146 кг, маток 49 – 56 кг. Настриг шерсти (в чистом волокне) у баранов достигает 8 кг, маток – 3,0-3,5 кг. Шерсть имеет высокие технологические свойства. Тонина шерсти овец ставропольской породы составляет 21,0 – 23,0 мкм (Ю.А. Колосов и др., 2001).

Ставропольская порода оказала большое влияние при выведении отечественных пород: южноказахского и североказахского мериносов, южноуральской, советского мериноса. На основе ставропольской породы в ведущих племенных стадах Апанасенковского района Ставропольского края была выведена порода манычский меринос. Помимо этого, был создан заводской тип ставропольской породы - целинный. Для этого использовали австралийских мериносов, что позволило улучшить технологические свойства шерсти и продуктивность (В.В. Абонеев и др., 2011; Ю.А. Колосов и др., 2012).

В настоящее время породы ставропольская и советский меринос являются самыми многочисленными среди других тонкорунных пород в России. В числе последних селекционных достижений мериносового овцеводства в Реестр пород овец были включены джалгинский меринос и российский мясной меринос. Они отличаются величиной и хорошей мясной продуктивностью, а также прекрасной адаптацией к местным условиям. Таким образом, генофонд отечественного тонкорунного овцеводства в настоящее время располагает достаточным разнообразием генетического материала для проведения успешной селекционно-племенной работы. Задача состоит в умелом его использовании.

2.3. Структурно-функциональная характеристика мтДНК

Все эукариотические клетки аутотрофных (растения) и гетеротрофных (животные, грибы) организмов имеют гранулярные или нитевидные органеллы синтеза АТФ - митохондрии (от греч. *mitos* - нить, *chondrion* - зернышко, *soma* - тельце). Результаты исследований последних лет показали, что эти органеллы обладают системой авторепродукции, хотя и очень ограниченной по своим возможностям. МтДНК кодирует лишь некоторые белки, ответственные за правильную интеграцию функциональных компонентов в митохондриальных мембранах. Большинство митохондриальных белков синтезируется на рибосомах в цитоплазме. Белки имеют определенные сигнальные последовательности, узнаваемые рецепторами, расположенными на внешней мембране митохондрий. Взаимодействуя с рецепторами, белки перемещаются на внутреннюю мембрану. Перенос белков возможен только в точках контакта наружной и внутренней мембран. В цитоплазме так же синтезируется большинство липидов митохондрий (В.А. Брыков и др., 2000; В.И. Глазко, 2000; М. Тарю, 2006; Н.С. Марзанов и др., 2004; И.А. Шилов, 2012).

Митохондриальный геном представляют кольцевые суперспирализованные двухцепочечные молекулы ДНК. Циклические молекулы мтДНК не образуют связь с гистонами, чем напоминают бактериальные хромосомы. Размер их составляет около 7 мкм. Комплементарные цепи мтДНК содержат неодинаковое

количество пуриновых (“тяжелых”) и пиримидиновых (“легких”) оснований и различаются по удельной плотности. В связи с этим они называются H (heavy - тяжелая) и L (light - легкая) цепь. В начале репликации молекулы мтДНК образуется так называемая D-петля (от англ. displacement loop — петля смещения). Структура D-петли состоит из двуцепочечного участка и одноцепочечного участка, сформированного за счет отодвинутой части H-цепи. Двухцепочечный участок сформирован на участке L-цепи и комплементарен синтезированным фрагментом ДНК длиной 450 – 650 нуклеотидов, которые на 5'-конце имеют рибонуклеотидную затравку для инициации синтеза H-цепи. D-петля является не кодирующим участком мтДНК и не содержит генов. Последовательность D-петли – наиболее вариабильный участок мтДНК, что позволяет проводить многие классификационные анализы только на основании ее сиквенсов (S. Reicher et al., 2012; S. Hiendleder et al., 1998; Е.Г Потапов и др., 2007).

Длина мтДНК позвоночных животных отличается незначительно: у человека - 16569 пар нуклеотидов, у свиньи - 16350, у овец - 16613, у шпорцевой лягушки - 17533, у карпа - 16400. Митохондриальные геномы сходны по локализации генов, большинство которых располагаются встык, иногда даже перекрываются, как правило, на один нуклеотид (последний нуклеотид одного гена оказывается первым в последующем). У высших животных митохондриальный геном содержит 37 генов: 13 для белков дыхательной цепи, 22 - транспортных РНК (тРНК) и два – рибосомальных РНК (для большой субъединицы 16S рРНК и для малой 12S рРНК). В синтезе митохондриальных белков участвуют тРНК. Следует отметить, что тРНК функционируют только в митохондриях и не принимают участия при синтезе ядерных белков (N.A. Gorkhali et al., 2015; С.Н. Санников и др., 2012; Л.В. Гетманцева и др., 2012; Н.А. Акопян и др., 2016).

Одной из особенностей мтДНК является отсутствие рекомбинации, т.е. невозможен обмен гомологичными участками и изменения происходят в течение тысячелетий, только в результате процессов, связанных с мутациями. У всех хордовых животных митохондрии наследуются только от матери и эволюционное древо мтДНК представлено генеалогией по женской линии. Аналогично этому в

ядерном геноме имеются хромосомы не подверженные рекомбинации и наследуемые только от одного из родителя. В качестве примера можно отметить Y-хромосому, которая наследуется только от отца, но в отличие от мтДНК, которая передается всем потомкам (вне зависимости от пола), Y-хромосома передается только потомству мужского пола (Н. Fan et al., 2016; N.A. Gorkhali et al., 2015; Е.Е. Астафьева и др., 2011; Л.Я. Боркин и др., 2013; А.В. Бородин и др., 1988; В.А. Бальмонт и др., 1967).

Все мтДНК, в отличие от ядерных ДНК, обладают интересным свойством, они не метилируются. Метилирование - один из механизмов программируемой инактивации генов, происходящий за счет временной химической модификации нуклеотидной последовательности без нарушения кодирующей функции ДНК (N.A. Gorkhali et al., 2015; Л.К. Гинатулина и др., 1990; Л.В. Гетманцева и др., 2012).

На сегодняшний день считается, что основной причиной разнообразия жизненных форм связано с мутациями генетического кода – ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты). Мутации могут быть обусловлены заменой нуклеотидов, а также вставками или их выпадением (S. Reicher et al., 2012; В.А. Лухтанов и др., 2013; Н.М. Окулова и др., 2008).

Мутации в ядерной и мтДНК происходят в процессе репликации молекул (размножения). Однако, в отличие от ядерной ДНК, мутации в мтДНК возникают независимо от клеточных делений, т.к. циклы деления митохондрий не связаны с делением клеток. В связи с чем, в различных митохондриях одной клетки могут быть некоторые минорные различия, так же, как и между митохондриями в разных клетках и тканях одного организма. Данное явление называется гетероплазмией и оно характерно только для мтДНК. Для ядерной ДНК аналога гетероплазмии не установлено, организм развивается из одной клетки и содержит ядро с единственной копией генома. В процессе онтогенеза могут накапливаться различные соматические мутации, но они не передаются потомству. Ситуация с мтДНК несколько другая, в зрелой яйцеклетке сотни тысяч митохондрий, которые в процессе деления накопили небольшие различия, и в дальнейшем, после

оплодотворения, будут переданы новому поколению (N.A. Gorkhali et al., 2015; S. Reicher et al., 2012; S. Hiendleder et al., 1998; М.В. Голубенко, 1998).

В данном контексте мутациями обычно называют различия между нуклеотидными последовательностями. Различия могут быть обусловлены заменой, вставкой (инсерция) или выпадением (делеция). В состав ДНК входят четыре вида нуклеотидов, отличающиеся по азотистому основанию в их составе: аденин (A), гуанин (G), тимин (T) и цитозин (C) и распределяются на две группы: A и G – пуриновые основания; T и C - пиримидиновые основания. В зависимости от заменяемых нуклеотидов различают два типа замен: транзиции и трансверсии. Замены между пуриновыми (A на G) или пиримидиновыми нуклеотидами называют транзициями. В свою очередь трансверсии – это замена пуринового нуклеотида на пиримидиновый и наоборот. Как правило, транзиции встречаются намного чаще, по сравнению с трансверсиями. В зависимости от участка, в котором расположена мутация, различают синонимичные и несинонимичные замены. Синонимичный (молчащие) замены не приводят к изменениям аминокислотной последовательности белков. Несинонимичные замены, приводящие к изменениям в аминокислотных последовательностях, связаны с различными причинами. В первом случае это связано с мисенс мутацией, т.е. замена нуклеотида, приводящая к замене аминокислот. Во втором случае – это нонсенс мутация, которая обуславливает несвоевременное образование стоп-кодонов (UAA, UAG, UGA) и приводит к уменьшению длины синтезируемых белков. Несинонимичные замены образуются в результате замены нуклеотидов во второй позиции триплета, синонимичные - в третьей, и крайне редко, в первой позициях. (H. Fan et al., 2016; N.A. Gorkhali et al., 2015; В.В. Гречко, 2002; Е.К. Хлесткина и др., 2013).

Произвольный фрагмент любого участка ДНК, имеющий несколько мутаций, можно представить, как гаплотип. Большая часть генетической информации представлена в двух вариантах (одна передается от матери, другая от отца). В связи с этим, каждый участок хромосом имеет два гаплотипа, совокупность которых называют генотипом данного участка. В случае с мтДНК или Y-хромосомой, каждый участок представлен только одним гаплотипом. Набор родственных

гаплотипов, происходящих от одного предка, называют гаплогруппой (X. Chen et al., 2017; H. Fan et al., 2016; N.A. Gorkhali et al., 2015; М.В. Деренко и др., 2010).

Техника прочтения нуклеотидных последовательностей совершенствуется уже более 30 лет. Классическая технология заключается в постановке ПЦР (полимеразной цепной реакции) и прочтением ДНК на секвенаторе. ПЦР воспроизводит естественный процесс репликации ДНК, но в отличие от последнего, результатом является одноцепочная нить (вместо двухцепочной). На начальной стадии реакции, при помощи высокой температуры, добиваются денатурации - раскручивания нитей исходного ДНК. Длину необходимого участка задают при помощи заранее синтезированных праймеров. При помощи термостабильной Taq-полимеразы запускается синтез ДНК. В результате ПЦР многократно увеличивается количество заданного фрагмента. Для следующего этапа, секвенирования, в состав нуклеотидов, из которых строятся новые цепочки, добавляются модифицированные молекулы ("терминаторы") к 3'-му концу которых не способны присоединяться новые нуклеотиды. Каждый такой нуклеотид метится флуоресцентным красителем, чтобы детектор по длине волны мог легко распознать основание (А, G, Т, С). Готовый ПЦР-продукт разгоняется в геле, как при электрофорезе, и, двигаясь по тонкому капилляру, проходит зону сканирования, где луч лазера улавливается детектором, передающим тип прочтенного основания управляющему компьютеру (N.A. Gorkhali et al., 2015; О.А. Ермаков и др., 2002; М. Кимура, 1985; В.А. Лухтанов и др., 2009; Ч. Ли, 1978).

Полученная последовательность ДНК называется сиквенсом, которую можно рассматривать как последовательности букв А, G, Т и С, ориентированная от 5' к 3'. Дальнейший анализ сиквенсов позволяет определять переменные сайты, которые обуславливают генетическое разнообразие пород и изучать мутации, связанные с селекционно- значимыми признаками с.-х. животных (X. Chen et al., 2017; H. Fan et al., 2016; В.А. Брыков, 2003).

Таким образом, в связи с тем, что митохондриальный геном обладает высокой скоростью мутаций, не подвержен рекомбинации и метилированию, наследуется исключительно по материнской линии, он является одним из наиболее

распространенных генетических маркеров, используемых в популяционных исследованиях многих видов животных, в том числе овец.

2.4. Митохондриальный геном овец

Митогеном овец, также, как и у всех высших животных состоит из 13 генов, кодирующих белки, 22 генов, кодирующих транспортную РНК (тРНК), два гена - рибосамальные РНК (рРНК) и некодирующего участка, представленного D-петлей. Расположение генов и D-петли представлены в таблице 1, составленной Н. Fan с соавторами (2016).

Таблица 1 – Митогеном овец (Н. Fan et al., 2016)

МитДНК	Размер, п.н. SHL/AL/SD	Начало фрагмента	Конец фрагмента
тРНК- Phe	68 / 68 / 68	1 / 1 / 1	68 / 68 / 68
рРНК	958 / 958 / 958	69 / 69 / 69	1,026/ 1,026/ 1,026
тРНК-Val	67/ 67/ 67	1,027/ 1,027/ 1,027	1,093/ 1,093/ 1,093
рРНК	1,574/ 1,574/ 1,574	1,094/ 1,094/ 1,094	2,664/ 2,664/ 2,664
тРНК-Leu	75/ 75/ 75	2,668/ 2,665/ 2,665	2,742/ 2,739/ 2,739
ND1	955/ 955/ 955	2,745/ 2,742/ 2,742	3,699/ 3,696/ 3,696
тРНК-Ile	69/ 69/ 69	3,701/ 3,698/ 3,698	3,769/ 3,766/ 3,766
тРНК-Gln	72/ 72/ 72	3,767/ 3,764/ 3,764	3,838/ 3,835/ 3,835
тРНК-Met	69/ 69/ 69	3,841/ 3,838/ 3,838	3,909/ 3,906/ 3,906
ND2	1,042/1,042/1,042	3,910/ 3,907/ 3,907	4,945/ 4,948/ 4,948
тРНК-Trp	67/ 67/ 67	4,952/ 4,949/ 4,949	5,018/ 5,015/ 5,015
тРНК-Ala	69/ 69/ 69	5,020/ 5,017/ 5,017	5,088/ 5,085/ 5,085
тРНК-Asn	73/ 73/ 73	5,090/ 5,087/ 5,087	5,162/ 5,159/ 6,159
тРНК-Cys	68/ 68/ 68	5,195/ 5,192/ 5,192	5,262/ 5,259/ 5,259
тРНК-Tyr	68/ 68/ 68	5,263/ 5,260/ 5,260	5,330/ 5,327/ 5,327
COI	1,545/1,545/1,545	5,332/ 5,329/ 5,329	6,876/ 6,873/ 6,873
тРНК-Ser	69/ 69/ 69	6,874/ 6,871/ 6,871	6,942/ 6,939/ 6,939
тРНК-Asp	68/ 68/ 68	6,950/ 6,947/ 6,947	7,017/ 7,014/ 7,014

МитДНК	Размер, п.н. SHL/AL/SD	Начало фрагмента	Конец фрагмента
COX2	684/ 684/ 684	7,019/ 7,016/ 7,016	7,702/ 7,699/ 7,699
тРНК-Lys	68/ 68/ 68	7,706/ 7,703/ 7,703	7,773/ 7,770/ 7,770
АТР8	201/ 201/ 201	7,775/ 7,772/ 7,772	7,975/ 7,972/ 7,972
АТР6	679/ 679/ 679	7,936/ 7,933/ 7,933	8,614/ 8,611/ 8,611
COX3	784/ 784/ 784	8,616/ 8,613/ 8,613	9,399/ 9,396/ 9,396
тРНК-Gly	69/ 69/ 69	9,400/ 9,397/ 9,397	9,468/ 9,465/ 9,465
ND3	346/ 346/ 346	9,469/ 9,466/ 9,466	9,814/ 9,811/ 9,811
тРНК-Arg	67/ 67/ 67	9,817/ 9,814/ 9,814	9,883/ 9,880/ 9,880
ND4L	297/ 297/ 297	9,885/ 9,882/ 9,882	10,181/10,178/ 10,178
ND4	1,378/1,378/1,378	10,175/10,172/10,172	11,552/11,549/11,549
тРНК-His	69/ 69/ 69	11,553/11,550/11,550	11,621/11,618/11,618
тРНК-Ser	61/ 61/ 61	11,622/11,619/11,619	11,682/11,679/ 11,679
тРНК-Leu	71/ 71/ 71	11,683/11,680/11,680	11,753/11,750/11,750
ND5	1,821/1,821/1,821	11,754/11,751/11,751	13,574/13,571/13/571
ND6	528/ 528/ 528	13,558/13,555/13,555	14,085/14,082/14,082
тРНК-Glu	69/ 69/ 69	14,086/14,083/14,083	14,154/14,151/14,151
Cyt b	1,139/1,139/1,139	14,159/14,156/14,156	15,298/15,295/15,295
тРНК-Thr	70/ 70/ 70	15,302/15,299/15,299	15,371/15,368/15,368
тРНК-Pro	65/ 65/ 65	15,371/15,368/15,368	15,436/15,433/15,433
D-петля	1,180/1,180/1,180	15,437/15,434/15,434	16,617/16,613/16,613

В таблице: SHL - Small-tailed Hulun Buir sheep; AL - Altay sheep; SD - Shandong large-tailed sheep

По результатам исследования овец пород Small-tailed Hulun Buir sheep, Altay sheep и Shandong large-tailed sheep не было установлено различий в длине участков мтДНК.

Исследования генетического разнообразия на основе варибельности полногеномных сиквенсов мтДНК было представлено в исследовании Meadows с соавторами (2011). В работе было проведено сравнение последовательностей мтДНК с учетом идентифицированных на сегодняшний день пяти гаплогрупп овец (А, В, С, D и Е). Для этого были изучены нуклеотидные последовательности 10 образцов, по 2 из каждой гаплогруппы (А, В, С, D, Е), а также 6 образцов диких баранов, один образец у *O. Ammon*, три у *O. Vignei* и два у муфлонов. Длина мтДНК у домашних овец составила от 16613 до 16620 п.н., у диких 16613 – 16696 п.н. Различия длины мтДНК в основном были обусловлены варибельностью длины tandemных повторов (75-76 п.н.) и их количеством. У домашних овец и диких баранов муфлонов и аргали было определено 4 tandemных повтора длиной 75 п.н., в отличие от аргали, которые имели один повтор длиной 75 п.н. и 4 повтора длиной 76 п.н.

При оценке генетических дистанций у домашних овец наибольшие нуклеотидные различия были установлены между группами В и С (163,5), В и Е (162,0) и С и D (162,0), наименьшие между группами Е и С (58,5) и А и В (93,0) (табл. 2).

Таблица 2 – Генетические дистанции между дикими и домашними овцами различных пород (J.S.R. Meadows и др. 2011)

	Гаплогруппы					Муфлон	Урали	Аргали
	А	В	С	D	Е			
А	-	0,57	0,93	0,75	0,90	0,58	2,19	2,53
В	93,0	-	1,01	0,81	1,00	0,07	2,31	2,59
С	150,0	163,5	-	1,00	0,36	1,00	2,33	2,65
D	122,5	131,5	162,0	-	0,58	0,81	2,27	2,61
Е	147,0	162,0	58,5	159,5	-	0,98	2,30	2,63
Муфлон	94,0	11,0	162,5	131,5	160,0	-	2,31	2,60
Урали	357,5	377,0	380,3	370,5	375,7	377,3	-	2,32
Аргали	413,0	423,0	433,3	425,5	429,0	424,0	379,0	-

В таблице приведены среднее число нуклеотидных различий (ниже диагонали) и нуклеотидные замены на сайт (выше диагонали) для полного митохондриального генома овец.

Европейские муфлоны (*O. musimon*) имели незначительные различия с домашними овцами гаплогруппы В (11,0), а относительно других гаплогрупп различия составили от 94,0 до 162,5 нуклеотидных замен.

Напротив, более 350 нуклеотидных позиций мтДНК отличают домашних овец от аргали (*O. ammon*) и более 410 от уриал (*Urial*). Следует отметить, что при сравнении мтДНК овец аргали и уриал было выявлено 379 нуклеотидных различий, что указывает на достаточно большое генетическое расстояние между ними.

Основная функция митохондрий связана с синтезом молекул АТФ (аденозин трифосфат: аденин, связанный с тремя фосфатными группами). АТФ служит источником энергии для всех процессов в организме. Митохондрии ответственны за производство АТФ в цепи переноса электронов (англ. electron transport chain, ETC) в клетках. ETC включает в себя около 40 различных белков, которые образуют пять митохондриальных дыхательных комплексов (англ. mitochondrial respiratory complexes, MRCs): четыре мембраносвязанных мультферментных комплекса и один, участвующий в синтезе АТФ. Белки комплексов I, III, IV и V кодируют гены ядерной и митохондриальной ДНК, но комплекс II полностью кодируют ядерные гены.

Анализ литературных данных показал, что получены положительные результаты при оценке ассоциативных связей между вариабельностью мтДНК и продуктивными качествами с.-х. животных. На сегодняшний день определено влияние мтДНК на молочную продуктивность крупного рогатого скота, мясную продуктивность крупного рогатого скота, продуктивные качества свиней, овец и кур (Н.А. Попов и др., 2000; Ю.И. Рожков и др., 2012; Ю.А. Столповский и др., 2010).

В работе S. Reicher с соавторами (2012) изучали плодовитость в зависимости от принадлежности овец породы Афек-Ассаф (*Afec-Assaf*) к гаплогруппам А, В и

С. Частоты гаплогрупп А, В и С в исследуемой популяции составляли 0,43; 0,43 и 0,14 соответственно. Результаты показали достоверные различия плодовитости овец, связанные с принадлежностью их к гаплогруппам.

Более подробные исследования мутаций мтДНК и возможной их связи с плодовитостью овец породы Small-tailed Han были проведены Chen с соавторами (X. Chen и др., 2017). Было выявлено 96 мутаций в генах мтДНК, из них 64 синонимичные и 31 несинонимичные мутации (19 в генах, кодирующих белки; 8 – рРНК и 4 – тРНК) (табл. 3).

Таблица 3 – Влияние несинонимичных мутации мтДНК на плодовитость овец (X. Chen и др., 2017)

Ген	Замена нуклеотида	Кодон	Замена аминокислоты	Достоверность
ND1	T3543A	UCA → ACA	S → T	Ns
ND2	T4208C	AUA → ACA	M → T	Ns
COII	C7500A	CCC → CAC	P → H	Ns
АТР6	A8039G	AAC → AGC	N → S	Ns
	G8264C	GGA → GCA	G → A	Ns
COIII	A9375G	AUA → GUA	M → V	Ns
ND4L	C9974T	CCU → UCU	P → S	Ns
	G10118A	GGU → AGU	G → S	Ns
ND4	G10937A	GAC → AAC	D → N	Ns
	G11045A	GUU → AUU	V → I	Ns
ND5	G12571C	GGC → GCC	G → A	Ns
	G13041A	GCA → ACA	A → T	Ns
ND6	C13576T	CUC → UUC	L → F	Ns
	T13588C	UAC → CAC	Y → H	Ns
	C13777T	CAU → UAU	H → Y	Ns
	C13789T	CAU → UAU	H → Y	Ns
	T13837C	UCA → CCA	S → P	Ns
	T13855C	UUC → CUC	F → L	Ns
	A13876G	AUA → GUA	M → V	Ns

Ген	Замена нуклеотида	Кодон	Замена аминокислоты	Достоверность
12SpPHK	T281C	-	-	Ns
	C291T	-	-	Ns
	A538G	-	-	Ns
16SpPHK	A1099T	-	-	Ns
	T1112C	-	-	Ns
	T2199A	-	-	Ns
	C2443T	-	-	Ns
	T2634C	-	-	Ns
тPHK-Tyr	G5295A	-	-	Ns
тPHK-Lys	T7719G	-	-	*
тPHK-His	C11606T	-	-	Ns
тPHK-Ser	G11668A	-	-	Ns

ns – $P > 0,05$; * - $P < 0,05$

Таким образом, можно сделать заключение, что митохондриальный геном отражает адаптацию организмов к окружающей среде и селекционному давлению. Различные генетические вариации в митогеноме связаны с происхождением овец, а также изменчивостью продуктивных показателей. В связи с этим, большой интерес представляет исследование D-петли мтДНК у овец тонкорунных пород, разводимых на территории РФ

2.5. Генетические маркеры ядерной ДНК для оценки генетического разнообразия и племенной ценности овец

Достижения в молекулярной генетике, произошедшие за последние десятилетия, способствовали развитию высоких технологий в области секвенирования геномов растений, животных и человека. Уже сегодня можно применять на практике молекулярно-генетическую информацию не только в медицине, но и в сельском хозяйстве, и в частности для оценки генетического разнообразия и племенной ценности животных (Ю.А. Столповский и др., 1997; Г.Е. Сулимова, 1993; О.В. Трапезов, 2007).

Одними из ДНК-маркеров, получивших широкое распространение и практическое применение, являются микросателлиты. Микросателлиты - это маркеры для отдельных локусов, обладающие высоким полиморфизмом. Они состоят из двух, трех или четырёх нуклеотидных последовательностей, размер которых может составлять 100-300 п.н. (D. Tautz, 1989; Г.Е. Сулимова и др., 2008; И.Ю. Хитринская и др., 2014; С.А. Souza et al., 2012). В качестве названий могут быть использованы: микросателлиты, STMS (Sequence Tagged Microsatellite Site), STR (Short Tandem Repeat), SSR (Simple Sequence Repeat). Полиморфизм микросателлитов обусловлен различными мономерными единицами в кластере, что, соответственно, приводит к множеству аллельных вариантов. Считается, что формирование аллелей микросателлитов осуществляется за счет рекомбинаций и различных ошибок в процессе репликации, либо репарации ДНК (D. Tautz, 1989). Высокий уровень полиморфизма, равномерное распределение в эухроматиновой части и широкая представленность в геноме способствовали приобретению ими высокой популярности среди исследователей. Микросателлиты нашли широкое применение для изучения генетического разнообразия, проведения филогенетических исследований, оценки родственных связей (Г.Е. Сулимова, 2004; М.В. Холодова, 2006).

Микросателлиты, в качестве маркеров, эффективны при анализе межпородных эволюционных связей, определения времени создания пород, а также для паспортизации пород и индивидуальной идентификации животных. В многочисленных работах как зарубежных, так отечественных ученых, представлена применимость микросателлитов для изучения генетического разнообразия и породной принадлежности свиней, овец, крупного рогатого скота и других видов сельскохозяйственных животных (P.A. Marsjan et al., 2007; Н.С. Марзанов и др. 2011; Т.Е. Deniskova et al., 2016.).

Оценку достоверности происхождения и родословных сельскохозяйственных животных, на основе микросателлитных ДНК локусов, курирует Международное Общество Генетики Животных (The International Society for Animal Genetics, ISAG). Оценка достоверности происхождения племенных

животных является общепринятой (а в РФ обязательной) практикой во многих странах мира. Микросателлиты эффективны при исследовании отечественных и зарубежных пород овец для определения генетической структуры и дифференциации (Н.С. Марзанов и др., 2012; Е.А. Гладырь и др., 2013; В.А. Степанов и др., 2014).

При использовании метода ISSR-PCR (Inter-Simple Sequence Repeats) создают праймеры, комплементарные микросателлитным повторам и имеющие на 3'- конце «якорные» последовательности (1-3 произвольных нуклеотидов) (D. Tautz et al., 1984; A.I. Putman et al., 2014). Праймеры позволяют определять фрагменты ДНК, находящиеся между двумя близко расположенными микросателлитными последовательностями. Результаты визуализируются методом электрофореза в агарозном геле в виде большое число дискретных полос (ISSR-фингерпринтинг). Использование данного метода не требует знаний нуклеотидно последовательности исследуемой ДНК. На основе ISSR-PCR маркеров были исследованы генофонды отдельных пород овец (Т.Е. Денискова и др., 2016; Е.А. Гладырь и др., 2012).

В работе Л.В. Нестерук (2016) представлены результаты исследования пяти популяций овец романовской породы методом ISSR-PCR, проведенные с использованием праймеров $(AG)_9C$ и $(GA)_9C$. В изучаемой выборке были установлены фрагменты длиной от 160 до 2500 п.н. В целом по двум праймерам были определены 43 фрагмента. Частоты ISSR – фрагментов в исследуемых популяциях варьировались, некоторые фрагменты встречались практически у всего изучаемого поголовья, но были установлены и специфические фрагменты для определенных популяций. Исследования на основе $(AG)_9C$ показали пять фрагментов (1230-1180; 1050-1000; 750-720; 590-560 и 430-410 п.н.), характерные для всей выборки овец. При использовании праймера $(GA)_9G$ были установлены шесть фрагментов (1450-1400; 750-720; 630-600; 550-530; 490-470; 270-260 п.н.), имеющих высокую частоту во всей изучаемой выборке овец романовской.

Метод ISSR-PCR нашел применение для изучения специфики генофонда животных, например, пород крупного рогатого скота (Т.Ю. Киселева и др., 2010),

свиной (Н.А. Зиновьева и др., 2009), оленей (В.Р. Харзинова и др., 2015), яков (В.А. Багиров и др., 2009), кроликов (А.Р. Жвакина и др., 2016 г.) и др. К преимуществам данного метода можно отнести высокую воспроизводимость фрагмента благодаря большей длине праймера и его комплементарности микросателлитному локусу. Полученные ПЦР-продукты обладают видоспецифичностью и позволяют дифференцировать виды животных и растений (Н. А. Зиновьева и др., 2011; И.А. Шилов, 2012).

Наряду с вышеперечисленными преимуществами этот тип маркеров имеет ряд недостатков, заключающихся в «анонимности» участков ДНК, фланкированных инвертированным повтором микросателлита (V.I. Glazko et al., 2015; Г.В. Максимов и др., 2012). Далее было представлено новое поколение генетических маркеров IRAP-маркеров (Inter-Retrotransposon) (D. Salamon et al., 2014; С.А. Souza et al., 2012; S. Pramod et al., 2009; V.M. Kuznetsov et al., 2014). В работе V.I. Glazko с соавторами (2015) представлены результаты, подтверждающие перспективность использования IRAP-маркеров для анализа генофондов сельскохозяйственных животных. В работе были исследованы следующие сельскохозяйственные животные: крупный рогатый скот (черно-пестрый голштинизированный, айширский, якутский, красный эстонский и зебувидный скот), овцы (эдилбаевской, карачаевской и калмыцкой пород), лошади (алтайской, карачаевской и рысистой пород). В качестве праймеров были использованы LTR SIRE -1, PawS 5, BARE -1, BERV k-1 и BERV β -3. Результаты исследования овец эдилбаевской и калмыцкой породы с применением праймера LTR SIRE-1 показали практически одинаковые значения полиморфизма, при этом карачаевские овцы были более однородны. Полиморфизм фрагмента длиной 1080 п.н. был определен только у эдилбаевской породы, в то время как фрагменты 650 и 380 п.н. – в карачаевской и калмыцкой породе. Полиморфизм фрагмента длиной 760 п.н. был определен только в калмыцкой породе. Следует отметить, что этот фрагмент один из самых редких и встречается только у овец калмыцкой породы. Фрагмент ДНК 910 п.н. был определен только в карачаевской породе, а 720 п.н. – только в калмыцкой породе. По праймеру BARE-1 овцы карачаевской породы оказались

однородными. При изучении популяций на основе праймеров BERV k-1 и BERV β-3, было отмечено, что спектры ДНК, полученные при использовании первого праймера были более полиморфными, относительно спектров, полученных при использовании второго праймера.

Все вышеперечисленные ДНК-маркеры сегодня находят все большее применение в оценке генетического разнообразия сельскохозяйственных животных, созданию генетического профиля пород, типов и линий, а также для контроля достоверности происхождения, являющейся обязательной процедурой для всех племенных сельскохозяйственных животных.

Для изучения молекулярно-генетических основ селекционно-значимых признаков сельскохозяйственных животных наиболее перспективными выглядят SNP-маркеры, основанные на тестировании однонуклеотидных замен. Согласно определению SNP (Single Nucleotide Polymorphism) – это полиморфизм по одному нуклеотиду, приводящий к образованию различных аллелей. При этом частота минорного аллельного варианта должна быть больше 1% (A.J. Brookes, 1999). SNP могут быть представлены небольшими инсерциями/делециями и изменениями в несколько нуклеотидов. Для оценки генетического потенциала по селекционно-значимым признакам у сельскохозяйственных животных проводят исследования, направленные на поиск значимых SNP, ассоциированных с вариативностью признаков продуктивности.

Одним из подходов практического использования SNP- маркеров в селекции с.-х. животных является подход генов-кандидатов. В этом случае акцент делают на определенные признаки и выбор направлен на гены, которые, с высокой вероятностью, должны быть функционально связаны с их формированием. Затем исследуют варианты этих генов и признаки продуктивности. Диагностика аллельных вариантов целевых генов основана на определении различий нуклеотидных последовательностей в определенных локусах этих генов. Как правило, длина этих локусов составляет от 100 до 2000 п.н., расположенных как в экзонах (кодирующей части гена), так и в интронах (некодирующей части гена). Нуклеотидные последовательности в локусе могут различаться по длине, за счет

наличия инсерций или делеций, либо по одному нуклеотиду (точковая мутация). Основным методом «считывания» этих вариантов является полимеразная цепная реакция (ПЦР) с последующей визуализацией фрагментов методом электрофореза. В случае различий по одному нуклеотиду, после ПЦР необходимо дополнительно провести рестрикцию амплифицированных фрагментов. Этот метод получил название ПЦР-ПДРФ (полимеразная цепная реакция - полиморфизм длин рестрикционных фрагментов).

На нынешнем этапе наряду с высокой шерстной продуктивностью овец, особое внимание должно уделяться мясным качествам. Этому может способствовать развитие селекционных технологий, в которых найдут отражения ДНК-маркеры (Г.Е. Сулимова и др., 2011, Н. Fan et al., 2016, О. Yilmaz et al., 2014). ДНК-маркеры могут быть представлены различными полиморфными локусами ядерной и митохондриальной ДНК, в том числе гены, аллельные варианты которых ассоциированы с изменчивостью селекционно-значимых признаков (вес, рост, выход мяса и т.д.) (Г.Е. Сулимова, 2004; Н.В. Широкова и др., 2018; S. Vakoev et al., 2020).

В этом аспекте следует обратить внимание на ген кальпастина (*CAST*). Белок, кодируемый этим геном, регулирует активность кальпаина. Присутствие кальпаина, в виде разных изоформ, зарегистрировано почти во всех клетках, а также тканях у позвоночных. Активный комплекс кальпаин – кальпастина, совместно с ионами кальция, активирует клеточные функции и дифференциацию (S. Georgieva et al., 2015; Y. Saleha et al., 2015).

У овец ген *CAST* расположен в 5 хромосоме в позиции 101982007. 102071603 (NC_040256.1). Общая длина гена составляет 89553 п.н. и включает 29 экзонов. Аллельные варианты гена идентифицируют методом ПЦР-ПДРФ и рестриктазой *MspI* (B.R. Palmer et al., 1998) Работы, направленные на изучение гена *CAST*, представили связь между его аллельными вариантами и ростовыми характеристиками у овец различных пород (N. Asadi et al., 2014, S.-ul-H. Khan et al., 2012).

Также, в качестве гена-кандидата может выступать ген гормона роста (*GH*). Кодируемый геном белок является соматотропным гормоном, имеет широкий спектр физиологических функций и влияет на многие процессы в организме. Он участвует в биосинтезе белков, нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) и гликогена, а также провоцирует мобилизацию жиров и распад высших жирных кислот. Гормон роста активизирует анаболические процессы, стимулирует рост скелета, соматотропина, принимает активное участие в координации и регуляции обменных процессов (А. Najihosseino et al., 2013; М.А. Sunilkumar et al., 2014; В. Sutikno et al., 2011).

У овец ген *GH* расположен в 11 хромосоме в позиции 14849149.14850884 (NC_040262.1). Общая длина гена составляет 1735 п.н. и включает 5 экзонов. Аллельные варианты гена идентифицируют методом ПЦР-ПДРФ и рестриктазой *HaeIII*. Ряд исследований показали, что полиморфизм гена *GH* может быть связан со скоростью роста и живой массой овец (R.G.D. Steel et al., 1993; R. Tohidi et al., 2013; М. Tahmoorespur et al., 2011).

Уровень производства продукции овцеводства напрямую зависит от плодовитости маток. При увеличении выхода ягнят на матку существенно снижаются затраты кормов на производство продукции. Так, потребление переваримых питательных веществ кормов в расчете на 1 кг массы туши при выращивании маткой двух ягнят на 26-36 % меньше, чем при выращивании ягнят-одиночек (А.Ю. Колосов и др., 2012). В связи с этим особую актуальность имеет поиск генов-кандидатов, связанных с плодовитостью овцематок.

Фолликулогенез и оогенез, сложные процессы, которые находятся в тесном взаимодействии со многими функциями в организме. В процессе фолликулогенеза происходит дифференциация соматических клеток, в результате чего образуются муральные клетки, выстилающие полость фолликула, и кумулюсные клетки, окружающие ооцит (Т. Wilson et al., 2001).

Формирование зрелого ооцит-кумулясного комплекса происходит под действием лютеинизирующего гормона (LG), в этом блоке ооцит готов к овуляции и последующему оплодотворению. Соматические клетки формируют условия для

развития ооцитов, регулируют ядерное и цитоплазматическое созревание ооцита (К.Ж. Bodensteiner et al., 1999; J.P. Hanrahan, et al., 2004).

Ооциты в процессе фолликулогенеза секретируют факторы, необходимые для роста фолликулярных клеток. Значимым фактором в этом процессе является дифференциальный фактор роста -9 (*GDF-9*). Он продуцируется ооцитом на протяжении всего времени развития фолликула, вплоть до овуляции (Z. Huang et al., 2010; S. Eghbalsaid et al., 2017). На ряду с *GDF-9* в ооцитах секретируется костный морфогенетический белок-15 (*BMP-15*). *GDF-9* и *BMP-15* относятся к суперсемейству трансформирующего фактора роста В (*TGF-B*), являются синергистами и играют важную роль в развитии фолликулогенеза у млекопитающих, т.к. являются необходимыми для нормального созревания ооцита и дальнейшего развития эмбриона, а при отсутствии данных факторов эмбрионы останавливаются в развитии до достижения ими стадии бластоцисты (J. Sudiman et al., 2014). *GDF9* регулируют экспрессию ряда генов, участвующих в экспансии клеток кумулюса, в том числе гиалуронан-синтетазы 2 (*HAS2*), простагландин-синтетазы 2 (*PTGS2*) и гена гремлина (*GREM1*).

В своем исследовании Cillo и др. (2009) подтвердили существенную взаимосвязь между уровнем экспрессии мРНК гена *GREM1* и качеством эмбрионов, а также показателями оплодотворения. Однако аналогичные исследования J. Gebhardt и др. (2011) не показали корреляции с качеством эмбрионов, но была установлена связь между уровнем экспрессии мРНК гена *GREM1* и весом при рождении.

Впервые экспрессию гена *GDF9* в ооцитах овец установил К.Ж. Bodensteiner et al. (1999). В работах S.S.R. Kona et al. (2015) были проведены исследования *in vivo* экспрессии гена *GDF9* и *BMP15* в ооцитах и кумулюсных клетках на разных стадиях развития фолликулов. В результате была установлена экспрессия генов *GDF9* и *BMP15* в ооцитах и кумулюсных клетках на всех стадиях. Самая высокая экспрессия генов *GDF9* и *BMP15* ($3,38 \pm 0,02$ и $2,69 \pm 0,06$ соответственно) установлена в примордиальных фолликулах, по сравнению с преантральными, антральными и преовуляторными фолликулами. Аналогично, экспрессия *GDF9* и

BMP15 в кумулюсных клетках ($0 \pm 0,16$ и $0 \pm 0,07$) и ооциты ($1,47 \pm 0,07$ и $1,32 \pm 0,03$) была самая низкая в антральных фолликулах.

Роль гена *GDF9* в процессах фолликулогенеза, нормального созревания ооцита и развития эмбриона послужила поводом для исследования его полиморфизма и тестирования в качестве генетического маркера репродуктивных показателей с.-х. животных. У овец последовательность гена *GDF-9* (Gene ID: 100217402) составляет 2500 пар оснований и содержит 2 экзона и один интрон. Белковый продукт гена представлен 456 аминокислотами. Первый экзон составляют 397 пар оснований, кодирующих 134 аминокислоты, второй экзон – 968 п.о. кодирует 322 аминокислоты. В исследованиях J.P. Hanrahan с соавторами (2004) были представлены 8 полиморфных точек гена *GDF9*. В дальнейшем особый интерес ученых вызвал полиморфизм, обусловленный нуклеотидной заменой во втором экзоне в точке G1 (G260A).

Рост антрального фолликула в основном регулируется фолликулостимулирующим гормоном (ФСГ) и лютеинизирующим гормоном (ЛГ), продуцируемых гипофизом. Эффективность проявления гормонального действия регулируется соответствующими рецепторами. Специфическим рецептором для ФСГ является рецептор фолликулостимулирующего гормона (*FSHR*). Экспрессия гена *FSHR* проявляется на стадии образования фолликулов у овец (T. Wilson et al., 2001). У овец были идентифицированы несколько альтернативных вариантов сплайсинга *FSHR* мРНК (T. Wilson et al., 2001; P. Mulsant et al., 2001; C.J. Souza et al., 2001; S.M. Galloway et al., 2000). Каждый вариант сплайсинга имеет уникальную структуру экзонов, которая контролирует рецепторную связь с сигнальными молекулами. Первый вариант фолликулостимулирующего рецептора (*FSHR-1*) впервые был секвенирован и описан у крысы в 1990 году (J.L. Crawford et al., 2011) и у овец в 1993 году (P. Mulsant et al., 2001). У овец *FSHR-1* мРНК имеет длину 2431 п.н. и состоит из 10 экзонов. *FSHR-1* способен активировать несколько внутриклеточных сигнальных путей, особенно важен для дифференцировки клеток гранулезы и производства гормонов (R. Sprengel et al., 1990). Экзонная структура *FSHR-2* аналогична структуре *FSHR-1*, за исключением того, что *FSHR-2* имеет

усеченный экзон 10, сращенный с экзоном 11 (S.M. Galloway et al., 2000). Считается, что усечение в экзоне 10 влияет на сигнализацию рецептора, возможно, путем изменения внутриклеточных частей рецептора (S.M. Galloway et al., 2000). *FSHR-2* ослабляет действия *FSHR-1* и действует как доминирующая отрицательная форма *FSHR* (S.D. Gharib et al., 1990). Экзоны 1-8, входящие в состав *FSHR-3*, идентичны *FSHR-1*; однако *FSHR-3* не имеет экзонов 9 и 10, и первые 8 экзонов сращиваются непосредственно с экзоном 11 (C.J. Souza et al., 2001; D.J. Tisdall et al., 1995). В отличие от *FSHR-1*, *FSHR-3* может действовать независимо от циклического АМФ (аденозинмонофосфат). Было показано, что при стимуляции ФСГ активируется митоген-активированная протеинкиназа, в частности, сигнальный каскад внеклеточной регуляции киназы (M.R. Sairam et al., 1997). Эти исследования дают возможные доказательства того, что ФСГ может стимулировать пролиферацию клеток гранулезы непосредственно через *FSHR-3*. В исследования было представлено, что независимо от размера фолликула экспрессия *FSHR-3* была выше, чем у *FSHR-1*, что указывает на то, что *FSHR-3* может играть более значимую роль, чем считалось ранее. На сегодняшний день полиморфизм гена *FSHR* тестируется на наличие статистически значимой связи с плодовитостью овец. Исследования W.Wang с соавторами (2015), проведенные на овцах китайских пород (Small Tailed Han sheep and Hu sheep) показали, что полиморфизм (g. 47C>T) в гене *FSHR* достоверно связан с большим количеством ягнят при рождении. Однако, следует отметить, что генотип, желательный для овцематок, имел очень низкую частоту (0,02) в изучаемых породах.

Таким образом, проведенный анализ литературных источников показал, что генотипы генов *CAST*, *GH*, *GDF9* и *LEP* влияют на продуктивные качества овец. Уровень этого влияния зависит от индивидуальных характеристик популяций. При этом, полиморфизм генов *CAST*, *GH*, *GDF9* и *LEP* а также мтДНК, у овец отечественных пород изучены недостаточно и требует проведения более глубоких исследований.

3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Диссертационная работа проведена в период 2014-2020 гг. Исследования проводили на чистопородных овец сальской, волгоградской, советский меринос и ставропольской пород, разводимые в ООО «Белозерное», Ростовской области (сальская порода), СПК Племязавод «Ромашковский», Волгоградской области, (волгоградская порода), племенной репродуктор КРЕСТЬЯНСКОЕ ХОЗЯЙСТВО "ИСАЕВ" Ростовская область, Ремонтненский район, поселок Краснопартизанский (ставропольская и советский меринос). Молекулярно-генетические исследования проводили на базе лаборатории молекулярно-генетической диагностики и биотехнологии с.-х. животных Донского ГАУ и в лаборатории молекулярных основ селекции ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста в соответствии со следующей схемой (рис. 1).

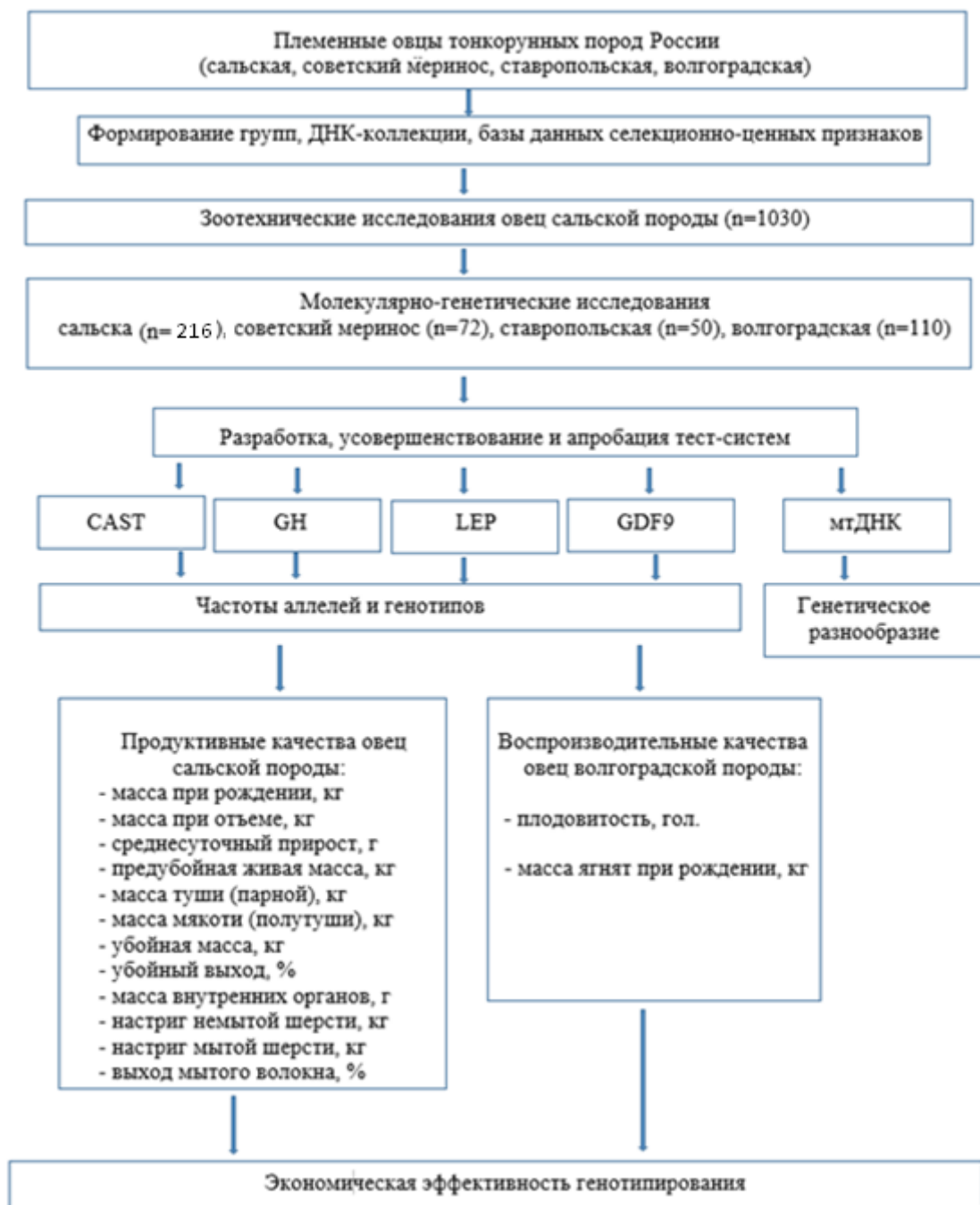


Рис. 1 - Схема исследования

3.1. Зоотехнические исследования овец сальской породы

Оценку количественных и качественных показателей продуктивности популяции овец сальской породы (n=1030) проводили в период бонитировки, по данным первичного племенного, зоотехнического и бухгалтерского учёта.

Плодовитость оценивалось по ГОСТ 25955-83, на основании результатов ягнения по количеству полученных ягнят. Расчёты проводили на 100 объягнившихся маток. Сохранность молодняка рассчитывалась к моменту отбивки в 4-месячном возрасте, как процентное соотношение количества ягнят в этом возрасте к количеству ягнят при рождении. Для оценки роста и развития показателей у овец определяли живую массу при рождении и отъеме в 4 мес. (кг), среднесуточный прирост (г), живую массу ярок и баранчиков в 6,5 мес. и взрослых животных возрастом 2-3 года. Особенности экстерьера оценивали путем взятия промеров основных статей тело и вычисления индексов телосложения по общепринятой методике (Е.Я. Борисенко, 1984).

Мясную продуктивность оценивали по результатам контрольного убоя, который проводилось в девятимесячном возрасте. Учитывали предубойную живую массу (кг), массу туши (парной) (кг), массу мякоти (кг), убойную массу (кг), убойный выход (%), выход мякоти (%), выход костей (%), коэффициент мясности (по методике ВИЖ, 1978).

Для оценки шерстной продуктивности учитывали настриг невымытой шерсти (кг), настриг мытой шерсти (кг), выход мытого волокна (%) по результатам весенней стрижки и лабораторных исследований образцов (ВНИИОК, 1991). Воспроизводительные качества оценивали по количеству ягнят, полученных от овцематок (в том числе двоен) и массе ягнят при рождении за первый и второй окоты. Процент объягнившихся маток, плодовитость маток на 100 гол. и сохранность ягнят определяли по ГОСТ 25955-83.

Все цифровые материалы зоотехнических показателей регистрировали и обрабатывали в программе R с использованием пакета - Package 'psych' (M. Warrens. 2008)

3.2. Молекулярно-генетические исследования

Молекулярно-генетические исследования были проведены на биологическом материале, полученном от овец пород сальская (n=216), советский меринос (n=72), ставропольская (n=50) и волгоградская (n=110). Для анализов у животных были отобраны образцы ткани путем ушных выщипов (небольших кусочков кожи). ДНК (как ядерную, так и митохондриальную) выделяли коммерческими наборами ООО «СибЭнзим».

В качестве изучаемых генов были выбраны гормон роста (*GH*), кальпастанин (*CAST*), лептин (*LEP*) и дифференциальный фактор роста 9 (*GDF9*) (табл. 4).

Таблица 4 - Исследуемые гены у овец

Ген	Gene ID по базе NCBI	Название	Хромосома	Локализация по сборке Sscrofa 11.1 (по данным NCBI)
<i>CAST</i>	443364	Кальпастанин	5	NC_040256.1 (101982007..102071603)
<i>GH</i>	443329	Гормон роста	11	NC_040262.1 (14854339..14856064)
<i>LEP</i>	396832	Лептин	18	NC_010460.4 (20106867..20124071)
<i>GDF9</i>	100217402	Дифференциальный фактор роста 9	14	NC_040256.1 (46544800..46547527)

Анализ проводили методом ПЦР-ПДРФ (полимеразной цепной реакции - полиморфизм длин рестрикционных фрагментов) на основе протоколов, представленных в литературе с использованием собственных модификаций (табл. 5).

Таблица 5 - Метод определения полиморфизма генов

Ген	Метод	Рестриктаза	Литература
<i>CAST</i>	ПЦР-ПДРФ	<i>MspI</i>	B.R. Palmer et al., 1998; I.F. Gorlov et al., 2016
<i>GH</i>	ПЦР-ПДРФ	<i>HaeIII</i>	Amie Marini et al., 2012; I.F. Gorlov et al., 2017
<i>LEP</i>	ПЦР-ПДРФ	<i>BspACI</i>	H. Zhou et al., 2008; Л.В. Гетманцева и др., 2018
<i>GDF9</i>	ПЦР-ПДРФ	<i>BstHI</i>	J.P. Hanrahan et al., 2004; L. Getmantseva et al., 2019

По результатам генотипирования оценили частоты аллелей и генотипов по изучаемым генам.

Влияние генотипов генов на продуктивные признаки определили на основе смешанных линейных моделей:

$$y = \beta X + bZ + \varepsilon \quad (1),$$

где y – зависимая переменная, X и Z – матрицы фиксированных и рандомизированных факторов в соответствии с планом эксперимента, β – вектор фиксированных эффектов (параметров модели), b – вектор рандомизированных эффектов, ε – матрица остатков. Анализ проводили в системе R-studio (Version 1.0.136) с использованием пакета «lme4».

Исследование мтДНК проводили на овцах сальской (n=33), волгоградская (n=29), ставропольской (n=27) и советский меринос (n=12) породы. Для амплификации фрагментов D-петли мтДНК использовали праймеры:

OA_D-loop_F GGTCTTGTAACACAGAGAAGGAG

OA_D-loop_R TGGAGTCAGTAGACTCATCTAGG

Визуализацию продуктов ПЦР проводили в 2% агарозном геле с добавлением бромистого этидия. Специфические фрагменты ПЦР выделяли набором «Cleanup Mini» для очистки ДНК из геля (ООО «Евроген», Россия). Секвенирование

фрагментов проводили по методу Сэнгера в компания ОАО «Евроген». Последовательности выравнивали на основе референсного варианта Accession NC_001941.1 в программах BioEdit v7.2.6 и MEGA 7.

Дополнительно в работе использовали последовательности мтДНК, которые относятся к различным гаплогруппам. Эти последовательности представлены в международных базах в открытом доступе (табл. 6).

Таблица 6 – Номера последовательностей D-петли мтДНК

Гаплогруппы	Код	Географическое происхождение	GenBank
A	RA_1	Турция	DQ852286
B	RB_1	Турция	DQ852282
C	RC_1	Турция	DQ852284
D	RD_1	Турция	DQ852288
E	RE_1	Израиль	DQ852280

Для оценки генетического разнообразия по мтДНК определяли количество гаплотипов (H), гаплотипическое (HD) и нуклеотидное (π) разнообразие, среднее количество нуклеотидных замен на сайт (k) и генетические дистанции между популяциями с использованием программы DnaSP 5.10 (J. Rozas и др. 1995). Расчеты и построение ML (максимального правдоподобия) выполнены с помощью программы MEGA 7.0 (K. Tamura и др. 2013).

4. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

4.1 Характеристика исходной популяции овец сальской породы

Одними из основных признаков, обеспечивающих эффективность отрасли мериносового овцеводства, являются живая масса, настриг невытой и мытой шерсти, выход мытого волокна. Характеристики средних значений этих признаков в стаде овец сальской породы, полученные по результатам бонитировки и стрижки, представлены в таблице 7.

Таблица 7- Продуктивные качества овец сальской породы

Показатель	Половозрастная группа			
	Бараны (n=30)	Матки (n=400)	Баранчики (n=300)	Ярочки (n=300)
Живая масса, кг	98,74±1,84	54,95±0,81	52,02± 0,88	42,32±0,57
Настриг невытой шерсти, кг	14,72±0,87	5,41 ± 0,55	5,98± 0,43	5,10± 0,57
Настриг мытой шерсти, кг	7,01±0,19	2,58 ± 0,22	2,90±0,19	2,40±0,17
Выход мытого волокна, %	47,60	47,70	48,50	47,06

Основная масса овец сальской породы племенного завода «Белозёрное» - это животные с высокими для породы шерстного направления продуктивности показателями живой массы и настрига шерсти. Взрослые бараны имели среднюю живую массу 98,74 кг, а овцематки - 54,95 кг. Живая масса ярочек составила 42,32 кг, это на 18,5% меньше массы взрослых маток и такой уровень развития (более 80% от взрослой овцематки) является достаточным для использования их в воспроизводстве.

Выход мытого волокна составил около 51-52% по всем группам. В соответствии с требованиями «Порядка и условий проведения бонитировки

племенных овец» (приказ от 2010 г., ред. от 2013 г.), предъявляемые к тонкорунным породам шерстного направления продуктивности, все протестированные животные принадлежали к первому классу и классу элита.

Мясная продуктивность овец определяется многими факторами, основными из которых являются порода, пол, возраст, телосложение, условия кормления и содержания, скороспелость, упитанность, методы разведения, структура стада и сохранность молодняка и т.д. Мясную продуктивность овец определяют по таким признакам, как убойная масса и убойной выход, сортовой состав туши, содержание жира, выход субпродуктов, диетические свойства и вкусовые качества (Ю.А. Колосов и др., 2016).

При акценте в производстве продукции овцеводства на мясную продуктивность целесообразнее использовать на мясо овец первого года жизни. Молодая баранина отличается сочностью, нежностью и хорошими вкусовыми качествами. В изучаемой нами выборке, животные имели высокие убойные качества. Результаты контрольного убоя молодняка овец приведены в таблице 8.

Таблица 8 - Мясные качества овец сальской породы.

Показатель	Половозрастная группа	
	баранчики (n=20)	ярочки (n=10)
Предубойная живая масса	46,02±0,85	36,32±0,73
Масса туши (парной), кг	19,89±0,67	15,61±0,59
Масса вн. жира, кг	0,75±0,007	0,22±0,11
Убойная масса, кг	20,64±0,83	15,83±0,75
Масса мякоти, кг	14,84±0,65	11,82±0,80
Масса костей, кг	5,05±0,59	3,79±0,73
Убойный выход, %	44,85	43,58
Выход мякоти, %	74,6	75,7
Выход костей, %	25,4	24,3
Коэффициент мясности	2,94	3,12

Масса туши составила около 20 кг у баранчиков и более 15,6 кг у ярок, при убойном выходе 43-45%. Полученные данные согласуются с результатами экспериментов других исследователей, проводимых на молодняке тонкорунных пород.

Для оценки особенностей телосложения молодняка сальской породы были взяты промеры экстерьера в 12 -месячном возрасте (табл. 9).

Таблица 9 - Параметры статей экстерьера овец сальской породы.

Промеры	Бараны-производители (n=30) (M ± m)	Матки (n=400) (M ± m)
Высота в холке	75,00±2,00	68,86 ± 0,56
Высота в крестце	76,00±2,08	68,04 ± 0,54
Косая длина туловища	80,67±2,91	75,00 ± 0,93
Глубина груди	33,67±0,88	30,04 ± 0,36
Ширина груди	22,67±0,88	20,59 ± 0,44
Ширина в маклаках	19,33±0,67	18,45 ± 0,36
Обхват груди	106,00±3,05	100,77±2,82
Обхват пясти	11,83±0,44	9,29 ± 0,14

Высота в холке у баранов составила 73-75 см, у маток 68,5 – 69,5 см. Ширина, глубина и обхват груди животных сальской породы позволяют судить о хорошо развитой грудной клетке. Для полной характеристики внешних форм животных были определены соответствующие индексы телосложения (табл. 10).

Среди особенностей экстерьера овец сальской породы можно отметить следующие. Так, линия спины у животных более прямая по сравнению с другими породами, по промерам груди и грудному индексу можно сделать заключение, что овцы сальской породы имеют округлое тело. В тоже время конечности животных отличаются сухостью. Об этом свидетельствует такой промер как обхват пясти и индекс костистости.

Таблица 10 - Индексы телосложения, %

Показатели	Сальская порода овец	
	Бараны-производители (n=30)	Матки (n=400)
Высоконогости	55,10	56,37
Растянутости	107,56	108,92
Грудной	67,33	68,54
Перерослости	101,33	98,81
Сбитости	131,40	134,36
Костистости	15,77	13,49
Тазогрудной	117,28	111,60

Воспроизводство является тем ключевым процессом в разведении домашних животных, который определяет не только количественный рост стада, но и позволяет активно влиять на качество получаемого молодняка. Используя в воспроизводстве лучших животных, мы можем целенаправленно повышать продуктивность потомства. Показатели воспроизводства существенно влияют на решение практических задач по производству продукции овцеводства, на эффективность проводимой селекции в стаде. Воспроизводительная способность животных имеет особое значение, поскольку с ней связана рентабельность отрасли.

Присущее сельскохозяйственным животным половое размножение – это биологический процесс, направленный на увеличение числа особей и обеспечивающий продолжение существования вида. По способности маток проявлять половую активность многократно на протяжении года или однократно – в определенные сроки, млекопитающих можно разделить на полиэстричных и моноэстричных. В этой классификации домашние овцы занимают промежуточное место, и их относят к полиэстричным животным с ограниченным половым сезоном (Ю.А. Колосов, 2015).

Воспроизводительные качества овцематок учитывают по ряду признаку,

способных оценить потенциал животных обеспечить воспроизводство стада. Эти признаки показывают плодовитость маток (количество ягнят, полученных от матки), а также массу ягненка при рождении, так как этот показатель имеет сильную положительную корреляцию с сохранностью ягнят, а также со скоростью роста и развитием в дальнейшем (А.И. Лопырин, 1971; В.К. Тоцев, 1973; А.И. Ерохин, 1981; И.А. Мирошник, 1989).

Плодовитость овец рассчитывают по количеству ягнят, полученных от одной матки, либо в пересчете на 100 маток. Плодовитость овец имеет большую изменчивость. На этот признак сильно влияют условия содержания и кормления, но при этом его регулируют генетические факторы (В.П. Лушников, 1996).

Воспроизводительные качества овцематок сальской породы представлены в таблице 11. В исследуемой выборке оплодотворяемость маток составила 93,2%, а плодовитость 126,7%.

Таблица 11 - Плодовитость маток и сохранность ягнят

Показатель		Сальская порода овец
Объягнилось маток, гол.		332
Получено ягнят всего, гол.		420
в том числе двоен		88
одинцов		332
В том числе:	Баранчиков	245
	Ярочек	175
Плодовитость маток, %		126,7
Сохранность ягнят от рождения до отъема		95,2
в том числе	двоен	84,1
	одинцов	98,2

По мнению А.И. Лопырина, Н.В. Логиновой (1960), наиболее прогрессивным способом воспроизводства стада является искусственное осеменение, основанное на применении ряда технических приемов получения, хранения и использования спермы производителей. Данный метод позволяет получать от одного ценного производителя во много раз больше потомков, чем при естественном спаривании

животных. Его применение позволяет эффективно использовать ценных производителей для качественного улучшения поголовья скота, позволяет вести точный контроль за качеством спермы баранов, случкой и оплодотворяемостью маток, исключает опасность распространения заразных болезней половым путем.

Результаты исследований исходного поголовья сальской породы показали, что, настриг шерсти с баранов составляет 14-15 кг, с маток 5-6 кг. Выход чистой шерсти достигает 51-52%. Живая масса баранов-производителей -95-110 кг, маток-50-55 кг, предубойная живая масса баранчиков составила 46,02 кг, а ярочек 36,32 кг. Плодовитость сальских овец составляет 126,7 %.

4.2. Полиморфизм генов *CAST*, *GH*, *LEP* и *GDF9* у тонкорунных пород овец ЮФО РФ

4.2.1. Полиморфизм гена *CAST* у овец различных пород

Полиморфизм гена *CAST* определяли методом ПЦР-ПДРФ с использованием эндонуклеазы рестрикции *MspI* (Palmer et al., 1998; Gorlov et al., 2016). Для амплификации фрагмента гена *CAST* длиной 622 п.н. использовали следующие праймеры: F 5'-TGG GGC CCA ATG ACG CCA TCG ATG -3' и R 5'-GGT GGA GCA GCA CTT CTG ATC ACC-3'. Разработанный режим для проведения ПЦР состоит: предварительная денатурация при 95°C – 4 мин., далее 35 циклов: 94°C – 45 с, 62°C – 45 с, 72°C – 45с; заключительный этап 72°C – 7 мин. Рестрикцию амплифицированного фрагмента проводили эндонуклеазой *MspI*. Размер рестрикционных фрагментов определяли методом электрофореза в 2 %-ном агарозном геле, с добавлением бромистого этидия. Наличие сайта рестрикции визуализируют два фрагмента длиной 336- и 286 п.н., что соответствует аллелю М, а отсутствие сайта – фрагмент длиной 622 п.н., что соответствует аллелю N (Рисунок 1). Полиморфизм *CAST* определен у овец пород сальская, советский меринос, ставропольская и волгоградская. Два аллельных варианта, N и M, определены во всех изучаемых породах овец (табл. 12).

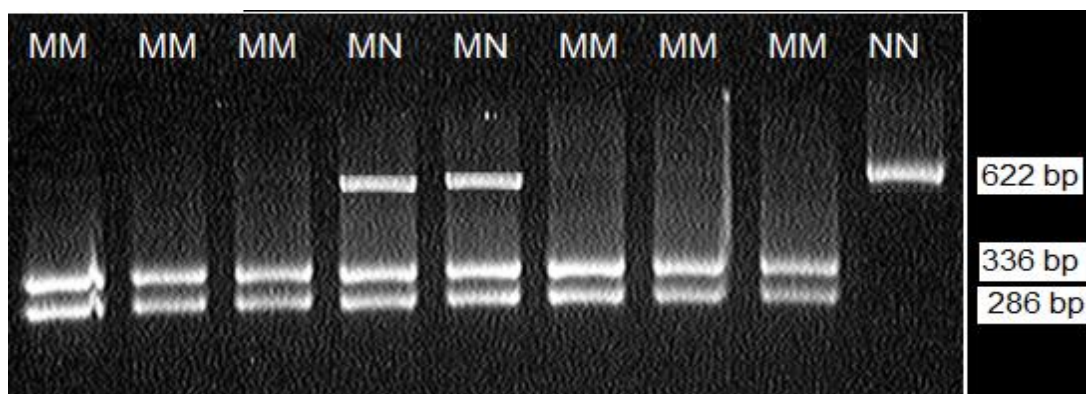


Рис. 2 - Электрофореграмма результатов ПЦР-ПДРФ гена *CAST*

Примечание: генотип NN (622 п.н.); MM (336-, 286 п.н.); MN (622-, 336- и 286 п.н.)

У овец волгоградской породы частота аллеля N была выше, относительно других пород, и составила 15%. Но, несмотря на это, у них определено два генотипа MM, MN с частотами 70,3 и 29,7%, а генотип NN отсутствовал. У овец пород сальская и ставропольская генотип NN также отсутствовал. Частоты генотипов MM и MN составили у овец сальской породы 78,3 и 21,7%, ставропольской - 82,3 и 17,7 %, соответственно. Три генотипа MM, MN и NN имели только овцы породы советский меринос с частотами 81,9, 12,0 и 6,1, соответственно.

Таблица 12 - Частота аллелей и генотипов гена *CAST* у овец пород сальская, советский меринос, ставропольская и волгоградская

Порода	n	Частота аллеля		Частота генотипов, %		
		M	N	MM	MN	NN
Сальская	216	0,89	0,11	78,30	21,70	-
Советский меринос	72	0,88	0,12	81,90	12,00	6,10
Ставропольская	50	0,91	0,09	82,30	17,70	-
Волгоградская	110	0,85	0,15	70,30	29,70	-

Согласно полученным результатам, у овец пород сальская, советский меринос, ставропольская и волгоградская высокую частоту имел аллельный вариант M в гомозиготном состоянии (генотип MM). Аллельный вариант N в гомозиготном состоянии представлен только у овец породы советский меринос.

Однако, при этом частота гетерозиготного генотипа MN у овец породы советский меринос была ниже, относительно других породных групп.

Мета-анализ литературных данных 22 пород овец, разводимых в Польше, Иране, Пакистане, Турции, Индонезии и др. показал наличие полиморфизма гена *CAST* во всех породах (табл. 13). Наибольшее распространение практически во всех породах, кроме Harri, Lori, Arkhamerino и Mehraban, имел гомозиготный генотип MM, частота которого, в зависимости от породы, варьировала от 0,90 до 0,47. В породах овец Harri, Lori и Arkhamerino наибольшую частоту имел гетерозиготный генотип MN и только в породе Mehraban отмечена наибольшая частота для гомозиготного генотипа NN.

Наибольшее распространение во всех породах, кроме Arkhamerino и Mehraban, имел аллель M, частота которого составляла в зависимости от породы от 0,33 до 0,99. Частота аллеля N в исследуемой выборке пород овец установлена в интервале от 0,01 до 0,67. На рисунке 3 представлен ранжированный ряд частот аллеля N в различных породах овец.

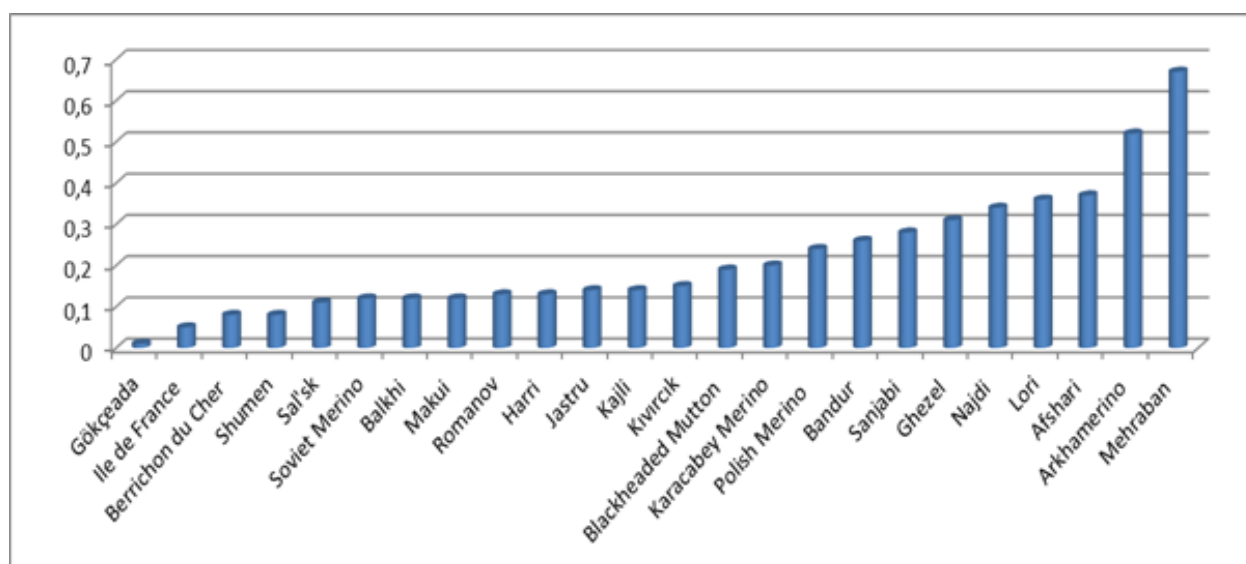


Рис. 3 - Распределения аллеля N гена *CAST/MspI* у овец различных пород

Интересно отметить, что наибольшие частоты аллеля N (0,28 – 0,67) характерны для пород овец Sanjabi, Ghezel, Lori, Afshari, Arkhamerino, Mehraban,

Таблица 13 – Частота аллелей и генотипов *CAST* у овец различных пород

№	Порода		Частота					Литература
			аллелей		генотипов			
			M	N	MM	MN	NN	
1	Polish Merino	82	0,76	0,24	0,56	0,40	0,04	Gorkhali N.A., et. al., 2015
2	Berrichon du Cher	41	0,92	0,08	0,85	0,15	-	
3	Blackheaded Mutton	59	0,81	0,19	0,71	0,20	0,09	
4	Ile de France	30	0,95	0,05	0,90	0,10	-	
5	Bandur	79	0,74	0,26	0,55	0,39	0,06	Sunilkumar M.A. et. al., 2014
6	Jastru	264	0,86	0,14	0,75	0,23	0,02	Sutiknoa B. et. al., 2011
7	Najdi	20	0,66	0,34	0,64	0,36	-	Saleha Y., M. Alakilli. 2015
8	Harri	20	0,87	0,13	0,26	0,74	-	
9	Lori	48	0,64	0,36	0,41	0,46	0,13	Asadi N. et. al., 2014
10	Balkhi	300	0,88	0,12	0,76	0,24	-	Khan S.-ul-H. et. al., 2012
11	Kajli	300	0,86	0,14	0,74	0,24	0,02	
13	Shumen	121	0,92	0,08	0,84	0,15	0,01	Georgieva S. et. al., 2015
14	Gökçeada	49	0,99	0,01	0,98	0,02	-	Yilmaz O. et. al., 2014
15	Kıvrıcık	336	0,85	0,15	0,73	0,24	0,03	
16	Karacabey Merino	248	0,80	0,20	0,67	0,26	0,07	
17	Sanjabi	98	0,72	0,28	0,54	0,37	0,09	Tohidi R. et. al., 2013
18	Afshari	30	0,63	0,37	0,54	0,17	0,29	
19	Ghezel	65	0,69	0,31	0,47	0,25	0,28	
20	Makui	32	0,88	0,12	0,82	0,12	0,06	
21	Arkhamerino	42	0,48	0,52	0,28	0,47	0,25	
22	Mehraban	25	0,33	0,67	0,17	0,37	0,46	

которые разводятся в Иране, а также в породе Najdi - в Турции. Наименьшие частоты аллеля N (0,01 – 0,11) отмечены в породах Gökçeada (Турция), Ile de France и Berrichon du Cher (Польша), Shumen (Болгария) и Soviet Merino (Россия).

4.2.2. Продуктивные качества овец сальской породы при различных аллельных вариантах гена *CAST*

Тестирование аллельных вариантов гена *CAST* с признаками продуктивности показало, что аллельный вариант N (гетерозиготный генотип MN) у овец сальской породы ассоциируется с большими среднесуточными приростами на 16,3 г и большей массой при отъеме в 4 месяца на 2,61 кг (табл. 14).

Таблица 14 – Живая масса овец сальской породы при различных аллельных вариантах гена *CAST*

Генотипы (n)	Вес при рождении, кг	Вес при отъеме, кг	Среднесуточный прирост, г
MM (n=168)	3,90 ± 0,17	26,19 ± 0,27	185,75 ± 5,79
NM (n=48)	4,00 ± 0,18	28,80 ± 0,28**	202,05 ± 2,01**

Примечание: * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$

Аналогичные результаты были получены S.-ul-H. Khan с соавторами (2012), согласно которым наличие гетерозиготного генотипа MN связано с лучшими среднесуточными приростами с рождения до восьми месяцев у овец пород Balkhi и с рождения до 4 месяцев у овец породы Kajli (S.-ul-H. Khan et al., 2012). В работе М. Tahmoorespour с соавторами (2005) также был представлен положительный эффект гетерозиготного генотипа на среднесуточные приросты овец пород Kurdi и Baluchi (М. Tahmoorespour et al., 2005). В нашем случае, у овец сальской породы гетерозиготный генотип также связан с лучшими среднесуточными приростами с рождения и до отъема.

Результаты по контрольному убояю не показали достоверных различий между животными генотипов MM и NM по предубойной массе, массе туши, массе мякоти, убойной массе, убойному выходу и массе внутренних органов (табл. 15-16).

Таблица 15 – Результаты контрольного убоя баранчиков при различных аллельных вариантах гена *CAST*

Показатели	Генотип	
	MM (n=84)	NM (n=24)
Предубойная живая масса, кг	43,37 ± 2,68	45,57 ± 2,74
Масса туши (парной), кг	16,65 ± 0,98	17,50 ± 1,14
Масса мякоти (полутуши), кг	5,42 ± 0,57	5,70 ± 0,34
Убойная масса, кг	17,49 ± 1,92	18,66 ± 1,85
Убойный выход, %	40,33	40,95

Таблица 16 – Масса внутренних органов баранчиков при различных аллельных вариантах гена *CAST*

Внутренние органы, г:	Генотип	
	MM (n=84)	NM (n=24)
Селезенка	120,25 ± 15,20	129,93 ± 10,21
Легкие	649,55 ± 45,42	660,26 ± 31,12
Сердце	210,58 ± 63,25	220,47 ± 52,32
Печень	992, 18 ± 88,15	1010,23 ± 54,25
Почки	166,46 ± 96,14	170,18 ± 44,21

Ассоциации между генотипами гена *CAST* и ростовыми признаками овец сальской породы не влияют на шерстную продуктивность овец (табл. 17).

Таблица 17 – Шерстная продуктивность баранчиков при различных аллельных вариантах гена *CAST*

Показатель	Генотип	
	ММ (n=84)	NM (n=24)
Настриг невытой шерсти, кг	6,7 ± 1,19	7,2 ± 1,43
Настриг мытой шерсти, кг	3,5 ± 0,43	3,9 ± 0,45
Выход мытого волокна, %	53,96	54,16

В анализируемой нами популяции овец сальской породы были установлены только два генотипа (ММ и MN), отсутствие гомозиготного генотипа NN не позволило определить, что в данном случае является определяющим эффект повышения среднесуточных приростов овец - наличие аллельного варианта N или же гетерозиготная комбинация аллелей M и N. Низкая частота аллельного варианта N у овец тонкорунных и мериносовых пород отечественной и зарубежной селекции позволяет предположить о наличие отрицательных корреляций или же генетических дефектов, связанных с наличием гомозиготного генотипа NN. В связи с этим, несмотря на то, что в наших исследованиях был определен положительный эффект гетерозиготного генотипа на ростовые признаки овец, отсутствие положительной корреляции этого генотипа с признаками мясной продуктивности и низкая частота аллеля N, характерная для тонкорунных пород овец, мы предполагаем, что для овец сальской породы более предпочтительным будет гомозиготный генотип ММ, который и рекомендуется для дальнейшего закрепления.

4.2.3. Полиморфизм гена *GH* у овец пород сальская, советский меринос, ставропольская и волгоградская

Полиморфизм гена *GH* определяли методом ПЦР-ПДРФ с использованием эндонуклеазы рестрикции *HaeIII* (Amie Marini et al., 2012; I.F. Gorlov et al., 2017). Для амплификации фрагмента гена *GH* длиной 934 п.н. использовали праймеры: F

5'-GGAGGCAGGAAGGGATGAA-3' и R 5'-CCAAGGGAGGGAGAGACAGA-3'. Разработанный режим для проведения ПЦР состоит: предварительная денатурация при 95°C – 5 мин., далее 33 цикла: 95°C – 45 с, 60°C – 45 с, 72°C – 45с; заключительный этап 72°C – 10 мин. Рестрикцию амплифицированного фрагмента проводили эндонуклеазой *HaeIII* (рис. 4).

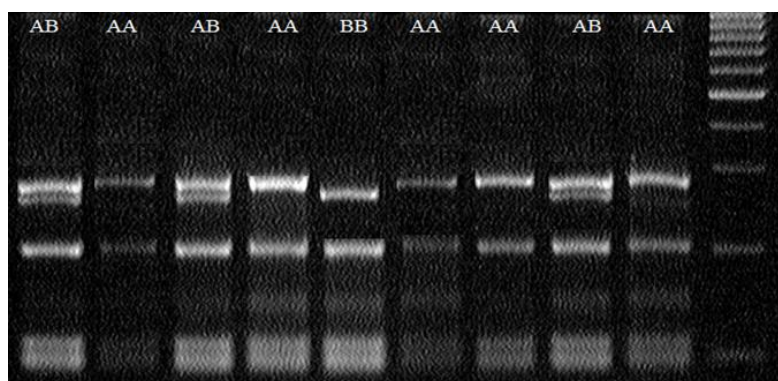


Рис. 4 - Электрофореграмма результатов ПЦР-ПДРФ гена *GH*

Примечание: генотип AA (277-, 202-, 110-, 100-, 94-, 68-, 49-, 22-, 8- и 4 п.н.); AB (277-, 256-, 202-, 110-, 100-, 94-, 68-, 49-, 22-, 21,8- и 4 п.н.); BB (256-, 202-, 110-, 100-, 94-, 68-, 49-, 22-, 21-, 8- и 4 п.н.)

Размер рестрикционных фрагментов определяли методом электрофореза в 4 %-ном агарозном геле с добавлением бромистого этидия. Наличие сайта рестрикции визуализируют 10 фрагментов длиной 277-, 202-, 110-, 100-, 94-, 68-, 49-, 22-, 8- и 4 п.н., что соответствует аллелю А, 11 фрагментов длиной 256-, 202-, 110-, 100-, 94-, 68-, 49-, 22-, 21-, 8- и 4 п.н. - аллелю В.

На первом этапе у овец сальской породы были определены аллельные варианты гена *GH* и установлены генотипы, представленные фрагментами: 277-, 202-, 110-, 100-, 94-, 68-, 49-, 22-, 8- и 4 н.п. генотип AA; 256-, 202-, 110-, 100-, 94-, 68-, 49-, 22-, 21-, 8- и 4 н.п. генотип BB и 277-, 256-, 202-, 110-, 100-, 94-, 68-, 49-, 22-, 21-, 8- и 4 генотип AB.

В изучаемой выборке овец частота минорного аллеля В находилась в диапазоне 0,26 – 0,30 (табл. 18).

Таблица 18 – Частота аллелей и генотипов гена *GH* у овец пород сальская, советский меринос, ставропольская и волгоградская

Порода	n	Частота аллеля		Частота генотипов, %		
		A	B	AA	AB	BB
Сальская	216	0,73	0,27	55,56	34,26	10,19
Советский меринос	72	0,74	0,26	56,94	33,33	9,72
Ставропольская	50	0,70	0,30	50,00	40,00	10,00
Волгоградская	110	0,71	0,29	55,45	30,91	13,64

Во всех породах определены три генотипа AA, AB и BB. Можно отметить, что в независимости от породы, наибольшую частоту (выше 50%) имел гомозиготный генотип AA, а наименьшую генотип BB.

4.2.4. Продуктивные качества овец сальской породы при различных аллельных вариантах гена *GH*

Проведение дальнейших исследований по изучению связи аллельных вариантов гена *GH* со скоростью роста показало, что гетерозиготный генотип AB у баранчиков сальской породы оказывает положительное влияние на темпы роста молодняка. Масса при отъеме баранчиков с генотипом AB превосходила аналогов с генотипами AA и BB на 1,70 и 2,18 кг ($p \leq 0,01$) соответственно (табл. 19).

Таблица 19 – Живая масса овец сальской породы при различных аллельных вариантах гена *GH*

Генотипы (n)	Вес при рождении, кг	Вес при отъеме, кг	Среднесуточный прирост, г
AA (n=120)	4,01 ± 0,06	28,43 ± 0,17	203,50 ± 10,32
AB (n=74)	3,91 ± 0,13	30,13 ± 0,45 ^{d**}	218,50 ± 6,32 ^{d*}
BB (n=22)	3,60 ± 0,17	27,95 ± 0,32	202,91 ± 11,17

Примечание: ^d – доминантный эффект ($AB - (AA+BB)/2$); * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$

Среднесуточный прирост у баранчиков с гетерозиготным генотипом АВ также был больше на 15,0 и 15,6 г ($p \leq 0,05$), по сравнению со сверстниками с генотипами АА и ВВ. Результаты контрольного убоя приведены в таблице 20.

Таблица 20 – Результаты контрольного убоя баранчиков при различных аллельных вариантах гена *GH*

Показатели	Генотип		
	АА (n=60)	АВ (n=37)	ВВ (n=11)
Предубойная живая масса, кг	41,95 ± 1,78	46,71 ± 2,85 ^{d*}	41,05 ± 1,54
Масса туши (парной), кг	16,10 ± 1,11	17,92 ± 1,05 ^{d*}	15,76 ± 1,24
Масса мякоти (полутуши), кг	5,24 ± 0,31	5,85 ± 0,75	5,13 ± 0,40
Убойная масса, кг	17,01 ± 0,58	19,52 ± 0,81 ^{d**}	16,58 ± 1,54
Убойный выход, %	40,55	41,79*	40,39

Примечание:^d – доминантный эффект $(AB - (AA+BB)/2)$; * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$

Установлено, что наилучшую мясную продуктивность имели баранчики генотипа АВ, которые достоверно превосходили аналогов с генотипами АА и ВВ практически по всем анализируемым признакам. Предубойная живая масса у баранчиков с генотипами АВ была больше на 4,76 и 5,66 кг ($p \leq 0,05$) соответственно, а также от них были получены большая масса туши на 1,82 и 2,16 кг ($p \leq 0,05$). Убойная масса и убойный выход у баранчиков генотипа АВ превышали на 2,51 и 2,94 кг ($p \leq 0,01$) или 1,24 и 1,4 % ($p \leq 0,05$) соответственно данные показатели у баранчиков с генотипами АА и ВВ.

Дополнительно была проведена оценка массы внутренних органов (табл. 21). В результате проведения оценки массы внутренних органов было определено, что наличие генотипа АВ у баранчиков связано с большей массой печени на 250,53 и 270,34 г ($p \leq 0,05$) и почек на 75,44 и 92,32 г ($p \leq 0,05$) относительно генотипов АА и ВВ соответственно. Достоверных различий по другим признакам (масса селезенки,

легких и сердца) установлено не было, но прослеживается положительная тенденция генотипа АВ.

Таблица 21 - Масса внутренних органов баранчиков при различных аллельных вариантах гена *GH*

Внутренние органы, г	Генотип		
	АА (n=60)	АВ (n=37)	ВВ (n=11)
Селезенка	115,23 ± 20,81	132,32 ± 30,21	121,20± 22,26
Легкие	650,26 ± 32,01	753,86 ± 50,12	650,22± 43,26
Сердце	220,57 ± 18,32	245,78 ± 25,54	240,41± 17,27
Печень	950,34 ± 50,35	1200, 87± 89,58 ^{d*}	930,53± 61,13
Почки	200,12 ± 24,21	275,56 ± 25,12 ^{d*}	183,24± 23,78

Примечание: ^d – доминантный эффект (АВ – (АА+ВВ)/2); *p≤0,05

На фоне оценки ростовых качеств и мясной продуктивности необходимо учитывать влияние вариантов гена *GH* и на шерстную продуктивность овец. При оценке настрига шерсти и выхода волокна, различий, связанных с генотипами гена *GH*, определено не было (табл. 22).

Таблица 22 – Шерстная продуктивность баранчиков при различных аллельных вариантах гена *GH*

Показатели	Генотип		
	АА (n=60)	АВ (n=37)	ВВ (n=11)
Настриг немытой шерсти, кг	5,58 ± 1,80	5,26 ± 1,20	6,08 ± 1,31
Настриг мытой шерсти, кг	2,91 ± 0,83	2,70 ± 0,48	3,19 ± 0,53
Выход мытого волокна, %	52,15	51,33	52,74

В целом, результаты ДНК-диагностики полиморфизма гена *GH* показали, что лучшую массу при отъеме, среднесуточный прирост, предубойную массу и мясную продуктивность имели овцы генотипа АВ.

Результаты исследований гена гормона роста *GH*, проведенных на овцах породы Donggala и East Java также показали наличие связи полиморфизма гена с динамикой роста молодняка овец (M. Tahmoorespur et al., 2012). Как показывают исследования В. Sutiknoa (2011) проведенные на овцах породы Макооеі наилучший среднесуточный прирост связан с генотипом АВ (В. Sutiknoa et al., 2011).

В проведенных нами исследованиях, у овец сальской породы гетерозиготный генотип также связан с лучшими среднесуточными приростами. Полученные результаты показали достоверные ассоциации между генотипами гена *GH* и селекционно-ценными признаками овец сальской породы и перспективность гена в качестве маркера откормочной и мясной продуктивности овец. Дальнейшие исследования в данном направлении позволят разработать селекционные программы по совершенствованию сальской породы овец с учетом полиморфизма гена *GH*.

4.2.5. Полиморфизм гена *LEP* у овец пород сальская, советский меринос, ставропольская и волгоградская

Полиморфизм гена *LEP* определяли методом ПЦР-ПДРФ с использованием эндонуклеазы рестрикции *BspACI* (Zhou et al., 2008; Гетманцева и др., 2018). Для амплификации фрагмента гена *LEP* длиной 471 п.н. использовали праймеры: F 5'-AGG AAG CAC CTC TAC GCT C -3' и R 5'- CTT CAA GGC TTC AGC ACC -3'. Разработанный режим для проведения ПЦР состоит: предварительная денатурация при 94°C – 4 мин., далее 35 цикла: 94°C – 45 с, 58°C – 45 с, 72°C – 45с; заключительный этап 72°C – 8 мин. Рестриктию амплифицированного фрагмента проводили эндонуклеазой *BspACI*. Размер рестрикционных фрагментов определяли методом электрофореза в 2 %-ном агарозном геле в присутствии бромистого этидия. Наличие сайта рестрикции визуализируют два фрагмента длиной 287 - и 184 п.н., что соответствует аллелю С, а отсутствие сайта –фрагмент длиной 471 п.н., что соответствует аллелю А (рис. 5).

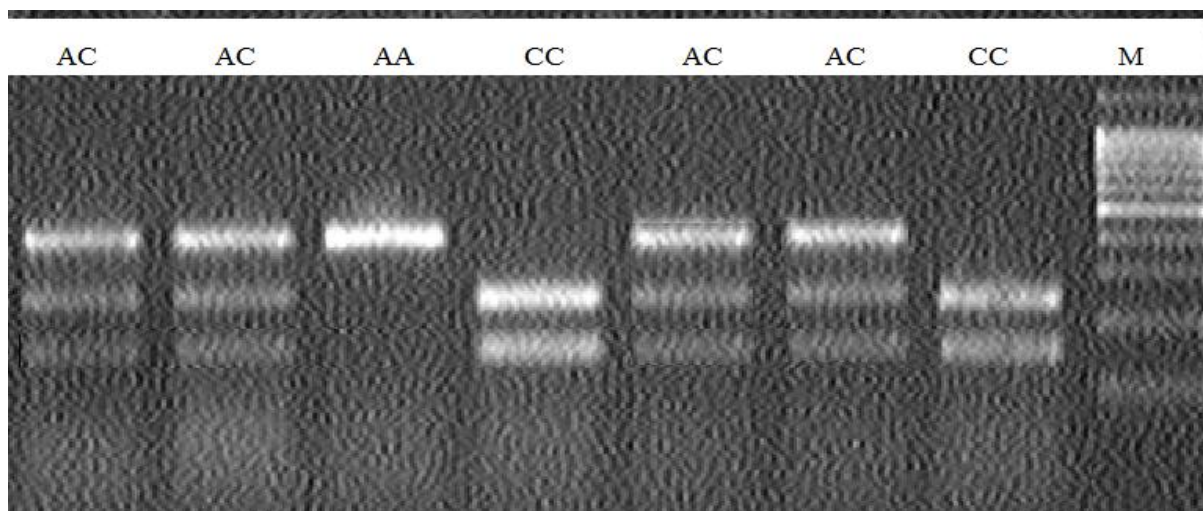


Рис. 5 - Электрофореграмма результатов ПЦР-ПДРФ гена *LEP*

Примечание: генотип AA (471 п.н.); AC (471-, 287- и 184 п.н.); CC (287- и 184 п.н.)

В изучаемой выборке овец аллели А и В представлены частотами в диапазоне 0,37 – 0,44 и 0,56 – 0,63 соответственно (табл. 23). Во всех породах определены три генотипа AA, АВ и ВВ. Можно отметить, что в независимости от породы, наибольшую частоту (выше 50%) имел гетерозиготный генотип АВ, а наименьшую генотип AA.

Таблица 23 – Частота аллелей и генотипов гена *LEP* у овец пород сальская, советский меринос, ставропольская и волгоградская

Порода	n	Частота аллеля		Частота генотипов, %		
		А	С	AA	AC	CC
Сальская	216	0,37	0,63	8,33	57,41	34,26
Советский меринос	72	0,40	0,60	8,33	62,50	29,17
Ставропольская	50	0,38	0,62	8,00	60,00	32,00
Волгоградская	110	0,44	0,56	12,73	62,73	24,54

При этом, у овец пород сальская, советский меринос и ставропольская частота генотипа AA находилась в пределах 8%. В отличии от них, у овец волгоградской породы частота генотипа AA составила 12,7%.

4.2.6. Продуктивные качества овец сальской породы при различных аллельных вариантах гена *LEP*

Проведение дальнейших исследований по изучению связи аллельных вариантов гена *LEP* со скоростью роста показало положительный эффект аллеля А, который проявлялся в генотипах АА и АВ. Масса при рождении у баранчиков с генотипами АА и АВ, относительно аналогов с генотипом ВВ, была больше в среднем на 0,3 кг ($p \leq 0,05$) (табл. 24). При отъеме баранчики с генотипами АА и АВ превосходили аналогов с генотипом ВВ на 2,47 и 1,88 кг ($p \leq 0,01$), соответственно. Достоверных различий по среднесуточным приростам у баранчиков различных генотипов не установлено, но можно отметить тенденцию к более высокой интенсивности роста у баранчиков с генотипами АА и АВ.

Таблица 24 – Динамика живой массы овец сальской породы при различных аллельных вариантах гена *LEP*

Генотипы (n)	Вес при рождении, кг	Вес при отъеме, кг	Среднесуточный прирост, г
АА (n=18)	3,92 ± 0,06 ^{a*}	29,58 ± 0,45 ^{a*}	214,85 ± 8,65
АС (n=124)	4,10 ± 0,13 ^{d*}	30,22 ± 0,58 ^{d*}	217,60 ± 10,32
СС (n=74)	3,60 ± 0,14	27,11 ± 0,31	194,91 ± 12,17

Примечание: ^a- аддитивный эффект (АА-ВВ); ^d – доминантный эффект (АВ – (АА+ВВ)/2); * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$

Результаты контрольного убоя приведены в таблице 25. Достоверные различия между показателями контрольного убоя определены у баранчиков с генотипами АА и ВВ. Предубойная живая масса у баранчиков с генотипом АА была больше на 5,34 ($p \leq 0,05$) по сравнению с баранчиками с генотипом ВВ. Также от баранчиков с генотипом АА были получены большая масса туши на 2,80 кг

($p \leq 0,05$) и убойная масса на 2,48 кг ($p \leq 0,01$), относительно аналогов с генотипом ВВ.

Таблица 25 – Результаты контрольного убоя баранчиков при различных аллельных вариантах гена *LEP*

Показатели	Генотип		
	АА (n=9)	АС (n=62)	СС (n=37)
Предубойная живая масса, кг	46,35 ± 2,18 ^{a*}	46,71 ± 1,95	41,01 ± 1,74
Масса туши (парной), кг	18,81 ± 1,11 ^{a*}	17,68 ± 1,05	16,01 ± 0,95
Масса мякоти (полутуши), кг	5,64 ± 0,48	5,75 ± 0,55	5,27 ± 0,78
Убойная масса, кг	19,01 ± 0,88 ^{a*}	19,42 ± 1,05	16,53 ± 0,73
Убойный выход, %	41,55	40,98	40,47

Примечание: ^a- аддитивный эффект (АА-ВВ); * $p \leq 0,05$

Оценка массы внутренних органов и признаков шерстной продуктивности не показало достоверных различий, связанных с генотипами гена *LEP* (табл. 26-27).

Таблица 26 – Масса внутренних органов баранчиков при различных аллельных вариантах гена *LEP*

Внутренние органы, г	Генотип		
	АА (n=9)	АС (n=62)	СС (n=37)
Селезенка	118,23 ± 20,81	138,38 ± 27,22	125,24 ± 24,83
Легкие	658,26 ± 48,25	713,86 ± 50,12	702,21 ± 63,26
Сердце	235,57 ± 19,38	241,78 ± 23,37	242,41 ± 19,88
Печень	1100,34 ± 50,35	1200,87 ± 89,58	1113 ± 91,13
Почки	238,12 ± 34,21	255,56 ± 31,19	220,35 ± 28,45

В целом, результаты продемонстрировали статистически значимую связь между полиморфизмом гена *LEP* и ростовыми признаками овец. В данном контексте необходимо отметить, что аналогичные результаты получены в исследованиях различных пород овец. Так, в исследованиях М. Shojaei с

соавторами (2011) было определено влияние гена *LEP* на признаки роста овец породы Kermani. Положительный эффект полиморфизма гена *LEP* определен на массу при рождении, при отъеме, в 6- и 9-месячном возрасте у овец породы Макоои (A. Najihosseini et al., 2012).

Таблица 27 – Шерстная продуктивность баранчиков при различных аллельных вариантах гена *LEP*

Показатели	Генотип		
	AA (n=9)	AC (n=62)	CC (n=37)
Настриг немытой шерсти, кг	6,14 ± 1,3	5,82 ± 1,19	5,08 ± 1,32
Настриг мытой шерсти, кг	3,21 ± 0,83	2,94 ± 0,48	2,61 ± 0,53
Выход мытого волокна, %	52,28	50,52	51,38

Таким образом, полученные ассоциации между генотипами гена *LEP* показали его перспективность в качестве маркера откормочной и мясной продуктивности овец.

4.2.7. Полиморфизм гена *GDF9* у овец пород сальская, советский меринос, ставропольская и волгоградская

Полиморфизм гена *GDF9* определяли методом ПЦР-ПДРФ с использованием эндонуклеазы рестрикции *Bst*HI (J.P. Hanrahan et al., 2004; L. Getmantseva et al., 2019). Для амплификации фрагмента гена *GDF9* длиной 462 п.н. использовали следующие праймеры: F 5'- GAA GAC TGG TAT GGG GAA -3' и R 5'- CCA ATC TGC TCC TAC ACA CCT - 3'. Разработанный режим для проведения ПЦР состоит: предварительная денатурация при 94°C – 2 мин., далее 35 циклов: 94°C – 30 с, 63°C – 40 с, 72°C – 30 с; заключительный этап 72°C – 4 мин. Рестриктию амплифицированного фрагмента проводили эндонуклеазой *Bst*HI. Размер рестрикционных фрагментов определяли методом электрофореза в 3 %-ном агарозном геле в присутствии бромистого этидия (рис. 6).

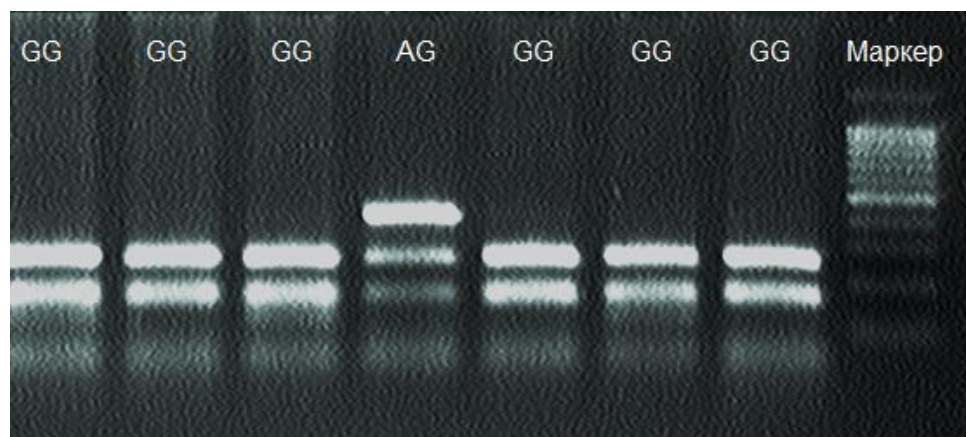


Рис. 6. Электрофореграмма результатов ПЦР-ПДРФ гена *GDF9*

Примечание: генотип AA (462 п.н.); AG (462-,254- и 117 п.н.); GG (254- и 117 п.н.)

Наличие сайта рестрикции визуализируют два фрагмента длиной 254- и 117 п.н., что соответствует аллелю G, а отсутствие сайта –фрагмент длиной 462 п.н. соответствует аллелю A. В результате проведения молекулярно-генетических исследований были определены аллельные варианты гена *GDF9*. Полученные результаты частот аллелей и генотипов гена *GDF9* показали очень низкий уровень полиморфизма гена (табл. 28).

Таблица 28. Частота аллелей и генотипов гена *GDF9* у овец пород сальская, советский меринос, ставропольская и волгоградская.

Порода	n	Частота аллеля		Частота генотипов, %		
		A	G	AA	AG	GG
Сальская	216	0,05	0,95	-	10,00	90,00
Советский меринос	72	0,03	0,97	-	6,94	93,06
Ставропольская	50	0,05	0,95	-	10,00	90,00
Волгоградская	110	0,08	0,92	-	16,36	83,60

У овец пород сальская, советский меринос и ставропольская частота минорного аллеля A составила 0,05 и менее. У овец волгоградской породы частота

минорного аллеля составила 0,08 и частоты генотипов GG и AG – 83,6 и 16,4% соответственно.

Исследование овец иранской породы белуджей, проведенные F. Moradband с соавторами (2011), также показали отсутствие гомозиготного генотипа AA по гену *GDF9* у овец Shal, Ghezel, Afshari, Lori-Bakhtyari, также установили высокую частоту генотипа GG, которая составила 85,7; 73,7; 85,4 и 88,2% соответственно. Однако в породах Shal, Ghezel и Afshari был установлен генотип AA с частотой 6,1; 1,7 и 3,6%. Интересно отметить, что в этих породах генотип AA был определен только у овец, у баранов генотип AA отсутствовал.

4.2.8. Воспроизводительные качества овец волгоградской породы при различных аллельных вариантах гена *GDF9*

Влияния генотипов гена *GDF9* на воспроизводительные качества определяли только у овцематок волгоградской породы. Анализ воспроизводительных качеств овец волгоградской породы показал, что плодовитость маток генотипа AG по первому окоту составила 1,08 гол., но уже по второму окоту средняя плодовитость маток была 1,50 гол. Результаты маток генотипа GG составили по первому окоту – 1,02 гол. и по второму – 1,03 гол.

Достоверных различий по плодовитости между матками генотипов AG и GG по первому окоту не установлено (табл. 29).

Таблица 29 – Плодовитость овец различных генотипов гена *GDF9*

Номер окота	Первый		Второй		В среднем по двум	
	AG	GG	AG	GG	AG	GG
М	1,08	1,02	1,50**	1,02	1,29**	1,02
m	0,00	0,02	0,17	0,05	0,10	0,03

Примечание: ** - $p \leq 0,01$

Однако по второму окоту матки генотипа AG имели на 0,48 гол. ($p \leq 0,01$) плодовитость выше, относительно аналогов генотипа GG. В среднем по двум окотам плодовитость маток генотипа AG была выше на 0,27 гол. ($p \leq 0,01$).

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о положительном влиянии генотипа AG на плодовитость овец. Следует отметить, что наряду с положительным влиянием генотипа AG на плодовитость, было отмечено и связь этого генотипа с большей массой ягнят при рождении.

У овцематок генотипа AG средняя масса ягненка по первому окоту составила 3,62 кг (табл. 30). В помете было 45,5% ярочек, средняя масса которых составила 3,54 кг и 55,5% баранчиков, с массой 3,73 кг. По второму окоту масса ягнят в одиночных пометах составила 3,32 кг, а в двойнях – 2,71 кг. Среди одиночных пометов было 50% ярочек и 50% баранчиков с массой 3,2 и 3,5 кг соответственно. Среди двоен было также по 50% ярочек и 50% баранчиков, с массой 2,56 и 2,86 кг соответственно.

Таблица 30 – Масса ягнят при рождении у овцематок генотипа AG гена *GDF9*

Стат. показатель	Одинцы			Двойни		
	Ярочки	Баранчики	Без учета пола	Ярочки	Баранчики	Без учета пола
	Первый окот					
Среднее	3,54	3,73	3,62			
Стандартная ошибка	0,07	0,09	0,05			
Станд. отклонение	0,17	0,19	0,19			
Дисперсия выборки	0,03	0,04	0,04			
Минимум	3,30	3,60	3,30			
Максимум	3,70	4,00	4,00			
	Второй окот					
Среднее	3,20	3,50	3,32	2,56	2,86	2,71

Стат. показатель	Одинцы			Двойни		
	Ярочки	Баранчики	Без учета пола	Ярочки	Баранчики	Без учета пола
Стандартная ошибка	0,15	0,20	0,13	0,20	0,17	0,14
Станд. отклонение	0,26	0,28	0,29	0,45	0,39	0,43
Дисперсия выборки	0,07	0,08	0,08	0,20	0,15	0,18
Минимум	3,00	3,30	3,00	1,90	2,40	1,90
Максимум	3,50	3,70	3,70	3,00	3,30	3,30

У маток генотипа GG по первому окоту в одинаковых пометах было 51,2% ярочек и 48,8% баранчиков, средняя масса которых была равна 3,37 и 3,59 кг соответственно (табл. 31). Во втором окоте от маток было получено в одинаковых пометах 49,4% ярочек и 50,6% баранчиков с массой 3,24 и 3,48 кг. В двойнях прослеживается подобное соотношение ярочек и баранчиков (по 50 %) масса которых составила 2,35 и 2,67 кг соответственно. В целом, у маток генотипа GG первого окота масса ягнят в одинаковых пометах была 3,47 кг, во втором окоте в одинаковых пометах 3,38, а в двойнях 2,53 кг.

Полученные результаты показали, что генотип AG гена *GDF9* связан с лучшей массой ягнят при рождении. У маток генотипа AG масса ягненка при рождении в первом окоте была выше на 0,15 кг ($p \leq 0,05$) по сравнению с матками генотипа GG.

Результаты второго окота в одинаковых пометах не показали статистически значимого влияния полиморфизма гена *GDF9* на вес ягнят при рождении. Однако при анализе двоен, во втором окоте ягнята, полученные от маток генотипа AG, весили больше, по сравнению с ягнятами, полученными от маток генотипа GG. В среднем, масса ягнят, полученных от маток генотипа AG была выше на 0,18 кг ($p \leq 0,05$). Различия между ярочками составили 0,21 кг ($p \leq 0,05$) и баранчиками 0,19 кг ($p \leq 0,05$). Основываясь на полученных результатах, можно сделать вывод о

влияние полиморфизма гена *GDF9* на плодовитость овец волгоградской породы, а в качестве желательного установлен генотип AG.

Таблица 31 - Масса ягнят при рождении у овцематок генотипа GG гена *GDF9*

Стат. показатель	Одинцы			Двойни		
	Ярочки	Баранчики	Без учета пола	Ярочки	Баранчики	Без учета пола
			Первый окот			
Среднее	3,37	3,59	3,47			
Стандартная ошибка	0,03	0,03	0,02			
Станд. отклонение	0,23	0,24	0,26			
Дисперсия выборки	0,05	0,06	0,07			
Минимум	2,80	3,10	2,80			
Максимум	4,00	4,00	4,00			
	Второй окот					
Среднее	3,24	3,48	3,38	2,35	2,67	2,53
Стандартная ошибка	0,07	0,04	0,04	0,07	0,06	0,04
Станд. отклонение	0,33	0,23	0,30	0,42	0,43	0,45
Дисперсия выборки	0,11	0,05	0,09	0,17	0,18	0,20
Минимум	2,40	3,00	2,40	1,70	2,00	1,70
Максимум	3,90	4,00	4,00	3,30	3,50	3,50

Таким образом, анализ продуктивных признаков овец при различных аллельных вариантах генов *GH*, *CAST*, *LEP* и *GDF9* подтверждает необходимость поиска и изучения ДНК-маркеров, ассоциированных с продуктивными качествами овец для большей эффективности селекционных работ и повышения рентабельности отрасли овцеводства.

4.3. Генетическое разнообразие овец пород сальская, ставропольская, советский меринос и волгоградская на основе D-петли мтДНК

У овец пород сальская, советский меринос, ставропольская и волгоградская были получены фрагменты D-петли мтДНК длиной 1180 п.н. и определена первичная структура нуклеотидов между позициями 15436 – 16616 в соответствии с последовательностью NCBI Accession NC_001941.1.

У всех исследуемых животных были установлены 4 тандемных повтора длиной 75 п.н. На основании 101 фрагмента D-петли мтДНК установлено 109 полиморфных сайтов, из них 76 у овец сальской породы, 81 - волгоградской породы, 70 - ставропольской породы и 66 - советского мериноса. В результате было определено 83 гаплотипа (табл. 32). Разнообразие гаплотипов у сальской породы составило 0,979; у советского мериноса - 0,939; у ставропольской - 0,989; у волгоградской - 0,998. Наибольшее количество нуклеотидных замен на сайт было определено в породе советского мериноса ($k=25,121$). Нуклеотидное разнообразие в целом по исследуемой группе составило 0,01635.

Таблица 32 – Показатели генетического разнообразия овец

Порода	N	S	H	HD	k	π
Сальская	33	76	25	0,979±0,014	16,008	0,01358±0,00232
Волгоградская	29	81	28	0,998±0,010	20,099	0,01711±0,00262
Ставропольская	27	70	24	0,989±0,015	19,000	0,01613±0,00255
Совет. Мерин.	12	66	9	0,939±0,058	25,121	0,02131±0,00325
Всего	101	109	83	0,995± 0,002	19,181	0,01635±0,00136

Примечание: N-количество выборки; S- количество полиморфных сайтов; H- количество гаплотипов; HD-разнообразие гаплотипов; k- среднее количество нуклеотидных замен на сайте; π -нуклеотидное разнообразие

У советского мериноса нуклеотидное разнообразие составило 0,02131, что превышало данные показатели остальных пород овец. Позиции полиморфных сайтов 83 гаплотипов исследуемых пород овец представлены в таблице 33.

	1 5 8 9 4	1 5 8 9 6	1 5 9 1 4	1 5 9 2 2	1 5 9 3 3	1 5 9 3 4	1 5 9 3 5	1 5 9 4 0	1 5 9 4 5	1 5 9 5 7	1 5 9 5 8	1 5 9 5 9	1 5 9 6 6	1 5 9 6 7	1 5 9 7 7	1 5 9 7 8	1 5 9 8 3	1 5 9 8 6	1 5 9 9 4	1 5 9 9 5	1 6 0 0 4	1 6 0 0 9	1 6 0 0 1	1 6 0 0 2	1 6 0 0 3	1 6 0 0 4	1 6 0 0 9	1 6 0 0 7	1 6 0 0 8	1 6 0 1 0	1 6 0 1 2	1 6 0 1 3	1 6 0 1 4	1 6 0 2 4	1 6 0 2 5	1 6 0 2 6	1 6 0 3 4	1 6 0 3 9	1 6 0 3 6	1 6 0 3 9	1 6 0 4 1	1 6 0 4 3	1 6 0 4 4	1 6 0 4 5	1 6 0 4 6	1 6 0 5 8	1 6 0 5 9	1 6 0 5 7	1 6 0 6 0	1 6 0 6 4			
6 7	T	C	G	1	
6 8	G	G	C	A	C	.	.	A	C	G	G	C	A	C	C	T	G	T	T	C	T	1	
6 9	.	.	G	.	T	T	G	A	1		
7 0	C	1		
7 1	.	.	G	.	.	T	C	1	
7 2	T	1		
7 3	C	.	G	.	T	G	1		
7 4	T	C	1	
7 5	.	.	G	.	T	C	G	3	
7 6	.	.	G	.	T	A	A	2		
7 7	.	.	G	G	C	1		
7 8	C	1	
7 9	G	G	C	A	C	.	A	.	G	G	C	A	C	C	T	G	T	T	C	.	.	A	T	1			
8 0	C	G	G	.	A	C	.	A	.	G	.	.	.	A	G	C	A	C	C	T	G	.	.	T	.	T	T	C	.	.	A	T	1				
8 1	G	C	A	C	.	A	.	G	.	.	.	G	C	A	C	C	T	G	.	.	T	T	T	T	A	.	C	.	.	A	T	1			
8 2	G	C	A	C	.	A	.	G	.	.	.	G	C	A	C	C	T	G	.	T	T	T	T	A	.	C	.	.	A	T	1			
8 3	A	.	.	.	A	A	1

Можно отметить, что гаплотип Нар-5 определен у овец пород ставропольская и сальская, а гаплотипы Нар-36 и Наз-53 у ставропольской и волгоградской (табл. 34).

Таблица 34 – Распределение гаплотипов по породам

Гаплотип	Породы	n	Гаплотип	Породы	n	Гаплотип	Породы	n
Нар-1	SAL	4	Нар-29	VOL	1	Нар-57	STV	1
Нар-2	SAL	1	Нар-30	VOL	1	Нар-58	STV	1
Нар-3	SAL	1	Нар-31	VOL	2	Нар-59	STV	1
Нар-4	SAL	1	Нар-32	VOL	1	Нар-60	STV	1
Нар-5	SAL/STV	1/1	Нар-33	VOL	1	Нар-61	STV	1
Нар-6	SAL	1	Нар-34	VOL	1	Нар-62	STV	1
Нар-7	SAL	2	Нар-35	VOL	1	Нар-63	STV	1
Нар-8	SAL	1	Нар-36	VOL/STV	1/1	Нар-64	STV	1
Нар-9	SAL	2	Нар-37	VOL	1	Нар-65	STV	1
Нар-10	SAL	1	Нар-38	VOL	1	Нар-66	STV	1
Нар-11	SAL	2	Нар-39	VOL	1	Нар-67	STV	1
Нар-12	SAL	2	Нар-40	VOL	1	Нар-68	STV	1
Нар-13	SAL	1	Нар-41	VOL	1	Нар-69	STV	1
Нар-14	SAL	1	Нар-42	VOL	1	Нар-70	STV	1
Нар-15	SAL	1	Нар-43	VOL	1	Нар-71	STV	1
Нар-16	SAL	1	Нар-44	VOL	1	Нар-72	STV	1
Нар-17	SAL	1	Нар-45	VOL	1	Нар-73	STV	1
Нар-18	SAL	1	Нар-46	VOL	1	Нар-74	STV	1
Нар-19	SAL	1	Нар-47	VOL	1	Нар-75	SOV	3
Нар-20	SAL	1	Нар-48	VOL	1	Нар-76	SOV	2
Нар-21	SAL	2	Нар-49	VOL	1	Нар-77	SOV	1
Нар-22	SAL	1	Нар-50	VOL	1	Нар-78	SOV	1
Нар-23	SAL	1	Нар-51	VOL	1	Нар-79	SOV	1
Нар-24	SAL	1	Нар-52	VOL	1	Нар-80	SOV	1
Нар-25	SAL	1	Нар-53	VOL/STV	1/3	Нар-81	SOV	1
Нар-26	VOL	1	Нар-54	STV	1	Нар-82	SOV	1
Нар-27	VOL	1	Нар-55	STV	2	Нар-83	SOV	1
Нар-28	VOL	1	Нар-56	STV	1			

Другие гаплотипы присутствовали только в одной породе. В целом можно выделить у овец сальской породы более чем у одного животного встречаются гаплотипы Нар-1 (n=4), Нар-7 (n=2), Нар-9 (n=2), Нар-11 (n=2), Нар-12 (n=2), Нар-21 (n=2). У овец ставропольской породы только Нар-55 определен у двух овец и Нар-53 у четырех овец (трёх – ставропольской породы и одной – волгоградской). У овец породы советский меринос также только два гаплотипа Нар-75 и Нар-76 определены у трех и двух овец соответственно. В волгоградской породе только двое из двух животных имели генотип Нар-31.

По результатам построенного филогенетического дерева (рис. 7), исследуемые породы овец распределились на две гаплогруппы: А и В. Гаплотипов, принадлежащих к гаплогруппам С, D, и Е, в исследуемой выборке овец не определено.

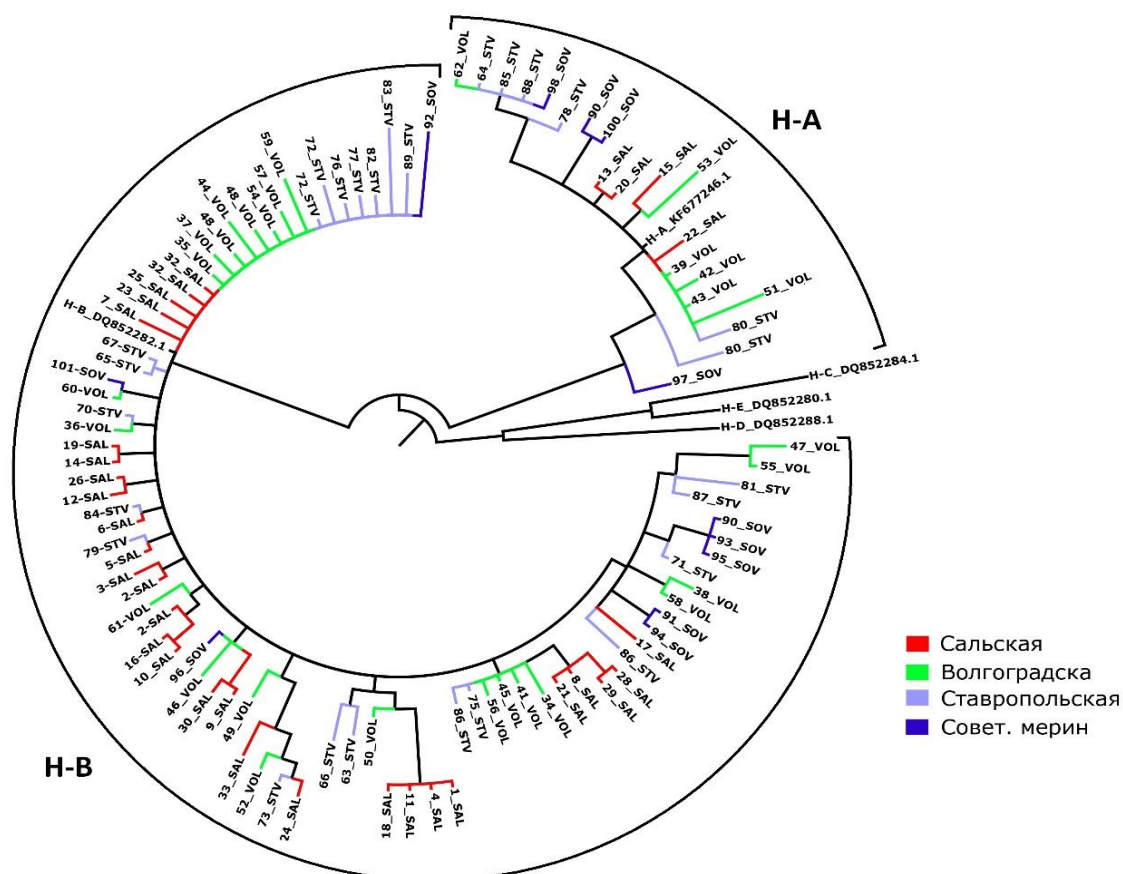


Рис. 7 - Филогенетическое дерево

Примечание: SAL – сальская, SOV – советский меринос, STV – ставропольская, VOL - волгоградская

На рисунке 7 можно отметить достаточно однородные кластеры ставропольской, волгоградской и сальской пород. Однако высокий уровень нуклеотидного и гаплотипического разнообразия, наблюдаемый в исследуемых породных группах, свидетельствует о существовании горизонтального потока генов между данными популяциями.

Согласно полученным результатам, более 80% изучаемого поголовья овец относятся к гаплогруппе В, что характерно для европейских пород овец. При этом около 20% гаплотипов относятся к азиатской гаплогруппе А. Наименьшее количество гаплотипов (12,2%), принадлежавших гаплогруппе А, определено у овец сальской породы. У овец волгоградской и ставропольской породы частоты гаплотипов гаплогруппы А составили 20,7 и 22,3%. В свою очередь, овцы породы советский меринос, относительно других изучаемых пород, показали самую высокую частоту гаплогруппы А, составившую 33,3%. (табл. 35).

Таблица 35 – Частота гаплогрупп А и В распределения гаплогрупп по породам овец

Породы	Гаплогруппы			
	А		В	
	п	%	п	%
Сальская	4	12,2	29	87,8
Советский меринос	4	33,3	8	66,7
Ставропольская	6	22,3	21	77,7
Волгоградская	6	20,7	23	79,3
Всего	20	19,8	81	80,2

Наличие гаплогруппы А может быть связано как в целом с происхождением мериносовых пород, прародителями которых являются овцы, разводившиеся в древности в Малой Азии, так и с прилитием «крови» австралийских мериносов.

В целом у современного поголовья овец преобладают гаплогруппы А и В. Однако для европейских овец более свойственна гаплогруппа В. Так у мериносовых пород, разводимых в Европе, присутствуют гаплогруппы А и В, но со значительным преобладанием гаплогруппы В. В отличие от них у австралийского мериноса преобладает гаплогруппа А. Создание породы австралийского мериноса также происходило на основе европейских мериносов, после окончания Испанской монополии. Однако, первые овцы, попавшие в Австралию, были с мыса Доброй Надежды. Они были белого цвета с относительно широкими длинными хвостами. В дальнейшем, были завезены бенгальские (Bengal) овцы. Точных сведений, откуда были привезены эти животных, не сохранилось, но предположительно они были из Индии (Бангладеш). Бенгальские овцы были невысокого роста, но отличались плодовитостью, приносили приплод дважды в год, в среднем по 4 ягненка. Именно они считаются причиной быстрого увеличения поголовья овец в Австралии в то время. Все это определенным образом отразилось на генетической конструкции мтДНК мериносовых пород австралийской селекции и обусловило различия, относительно мериносовых пород европейской селекции.

Таким образом, исследование D-петли мтДНК у овец пород сальская, ставропольская, советский меринос и волгоградская показало высокое гаплотипическое разнообразие, как внутрипородное, так и между породами. В современной популяции изучаемых пород фрагмент D-петли мтДНК в большей степени идентичен европейским мериносам. Однако, в среднем у 20% исследуемых овец прослеживается гаплотип, характерный для мериносовых овец австралийской селекции.

4.4. Экономическая эффективность генотипирования в селекции овец сальской породы

Возможность практического использования результатов выполненной научно-исследовательской работы является весьма существенным фактором с точки зрения производственной деятельности в контексте задачи повышения экономической эффективности отрасли. Следовательно, выводы о целесообразности внедрения полученных результатов в производство должны делаться на основе их экономического анализа. Для этого нами была выбрана экономическая модель, учитывающая специфику исследований и полученные результаты. С учетом указанных предпосылок экономическая модель анализа эффективности применения ДНК-маркеров предусматривала определение затрат на производство полученной продукции с использованием фактических прямых затрат, произведенных в хозяйстве. При определении реализационной стоимости продукции были взяты фактические реализационные рыночные цены, сложившиеся в период проведения исследований, 90 рублей за 1 кг шерсти в оригинале, 85 рублей за 1 кг поярковой шерсти, а также 100 рублей за 1 кг живой массы овец (табл. 36).

Таблица 36 – Экономическая эффективность генотипирования

Показатели	Генотип		
	АА	АВ	ВВ
Настриг поярковой шерсти с 1 головы, кг	5,58	5,26	6,08
Настриг шерсти от 1 матки, кг	5,41	5,41	5,41
Живая масса баранчиков в-9 мес, кг.	41,95	46,71	41,05
Реализационная стоимость ягненка, руб.	4195	4671	4105
Деловой выход ягнят от 1 матки, гол	1,27	1,27	1,27
Выручка от матки всего, руб.:	6288,9	6866,2	6217,1
в т.ч. за шерсть от матки, руб.	486,9	486,9	486,9
за поярковую шерсть, руб.	474,3	447,1	516,8
за деловой выход ягнят от матки, руб.	5327,7	5932,2	5213,4
Затраты всего, руб.:	4361	4361	4361
в т.ч.: на содержание матки, руб.	2260	2260	2260
на выращивание ягненка, руб.	1754	1754	1754
на генотипирование 1гол., руб.	347	347	347
Прибыль, руб.	1927,9	2505,2	1856,1
Рентабельность, %.	44,2	57,5	42,6

Источником дохода является выручка от реализации баранины. В качестве критерия эффективности использовалась разница в прибыли из расчета на одну овцематку.

В частности, если рассмотреть ДНК-маркер *GH*, то желательный генотип АВ характеризуется более высокими показателями мясной продуктивности по сравнению со средними значениями в популяции. Прибыль, полученная от животных с генотипом АВ, существенно превосходит этот показатель по животным с другими генотипами. Максимальная прибыль в расчете на 1 матку была получена от баранчиков с генотипом АВ, а уровень рентабельности произведенной продукции на 14,9% выше, чем у животных с генотипом ВВ.

5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

5.1. Выводы

1. Результаты исследований исходного поголовья сальской породы показали, что в соответствии с требованиями «Порядка и условий проведения бонитировки племенных овец» (приказ от 2010 г., ред. от 2013 г.), предъявляемые к тонкорунным породам шерстного направления продуктивности, все протестированные животные принадлежали к первому классу и элита. Настриг шерсти с баранов составляет 14-15 кг, с маток 5-6 кг. Выход чистой шерсти достигает 51-52%. Живая масса баранов-производителей -95-110 кг, маток-50-55 кг, баранчиков в 9-месячном возрасте – 46 - 47 кг, а ярочек 36 - 37 кг. Плодовитость сальских овец составляет 126 -127 %.

2. Определена генетическая структура сальской, ставропольской, советский меринос и волгоградской пород по генам *GH*, *CAST*, *LEP* и *GDF9*). По гену *CAST* частоты аллелей М и N; генотипов MM; MN и NN составили у сальской породы 0,89 и 0,11; 78,3; 21,7 и 0,0; советского мериноса 0,88 и 0,12; 81,9; 12,0 и 6,1; ставропольской 0,91 и 0,09; 82,3; 17,7 и 0,0; волгоградской 0,85 и 0,15; 70,3; 29,7 и 0,0, соответственно.

По гену *GH* частоты аллелей А и В; генотипов AA; АВ и ВВ составили у сальской породы 0,73 и 0,27; 55,6; 34,3 и 10,2; советского мериноса 0,74 и 0,26; 56,9; 33,3 и 9,7; ставропольской 0,70 и 0,30; 50,0; 40,0 и 10,0; волгоградской 0,71 и 0,29; 55,5; 30,9 и 13,6, соответственно.

По гену *LEP* частоты аллелей А и С; генотипов AA; АВ и ВВ составили у сальской породы 0,37 и 0,63; 8,3; 57,4 и 34,3; советского мериноса 0,40 и 0,60; 8,3; 62,5 и 29,2; ставропольской 0,38 и 0,62; 8,0; 60,0 и 32,0; волгоградской 0,44 и 0,56; 12,7; 62,7 и 24,5, соответственно.

По гену *GDF9* частоты аллелей А и G; генотипов AG и GG составили у сальской породы 0,05 и 0,95; 10,0 и 90,0; советского меринуса 0,03 и 0,97; 6,9 и 93,1; ставропольской 0,05 и 0,95; 10,0 и 90,0; волгоградской 0,08 и 0,92; 16,4 и 83,6, соответственно.

3. Статистически значимые различия, связанные с аллельными вариантами гена *CAST*, установлены по среднесуточным приростам и массой при отъеме в 4 месяца у овец сальской породы. Баранчики с генотипом *CAST_NM*, относительно аналогов с генотипом *CAST_MM*, показали лучшие среднесуточные приросты на 16,3 г ($p < 0,01$) и массу при отъеме в 4 месяца на 2,61 кг ($p < 0,01$).

4. Статистически значимые различия, связанные с аллельными вариантами гена *GH*, установлены по среднесуточным приростам, массе при отъеме в 4 месяца, результатам контрольного убоя и массе внутренних органов у овец сальской породы. Живая масса при отъеме баранчиков с генотипом *GH_AB* превосходила массу баранчиков с генотипами *GH_AA* и *GH_BB* на 1,70 и 2,18 кг ($p \leq 0,01$) соответственно. Среднесуточный прирост у баранчиков с гетерозиготным генотипом *GH_AB* также был больше на 15,0 и 15,6 г ($p \leq 0,05$), по сравнению со сверстниками с генотипами *GH_AA* и *GH_BB*. Предубойная живая масса у баранчиков генотипа *GH_AB* была больше на 4,76 и 5,66 кг ($p \leq 0,05$) соответственно, а также от них были получены большая масса туши на 1,82 и 2,16 кг ($p \leq 0,05$). Убойная масса, убойный выход, масса печени и почек у баранчиков с генотипом *GH_AB* превышали на 2,51 и 2,94 кг ($p \leq 0,01$), 1,24 и 1,40 % ($p \leq 0,05$), 250,53 и 270,34 г ($p \leq 0,05$) и 75,44 и 92,32 г ($p \leq 0,05$) соответственно данные показатели у баранчиков с генотипами *GH_AA* и *GH_BB*.

5. Статистически значимые различия, связанные с аллельными вариантами гена *LEP*, установлены по массе при рождении, массе при отъеме в 4 месяца и результатам контрольного убоя у овец сальской породы. Масса при рождении у баранчиков с генотипами *LEP_AA* и *LEP_AC*, относительно аналогов с генотипом *LEP_BB*, была больше в среднем на 0,3 кг ($p \leq 0,05$). При отъеме баранчики с генотипами *LEP_AA* и *LEP_AB* превосходили аналогов с генотипом *LEP_BB* на 2,47 и 1,88 кг ($p \leq 0,01$), соответственно. Предубойная живая масса у баранчиков с

генотипом *LEP_AA* была больше на 5,34 ($p \leq 0,05$) по сравнению с баранчиками с генотипом *LEP_BB*. Также от баранчиков с генотипом *LEP_AA* были получены большая масса туши на 2,80 кг ($p \leq 0,05$) и убойная масса на 2,48 кг ($p \leq 0,01$), относительно аналогов с генотипом *LEP_BB*.

6. Статистически значимые различия, связанные с аллельными вариантами гена *GDF9*, установлены по воспроизводительным качествам овец волгоградской породы. По двум окотам плодовитость маток с генотипами *GDF9_AG* была выше на 0,27 гол. ($p \leq 0,01$). У маток с генотипом *GDF9_AG* масса ягненка при рождении в первом окоте был выше на 0,15 кг ($p \leq 0,05$) по сравнению с матками с генотипом *GDF9_GG*. Во втором окоте масса ягнят, полученных от маток с генотипом *GDF9_AG* был выше на 0,18 кг ($p \leq 0,05$).

7. Определено генетическое разнообразие овец пород сальская, ставропольская, советский меринос и волгоградская на основе D-петли мтДНК. Установлено 109 полиморфных сайтов, из них 76 у сальской породы, 81 у волгоградской породы, 70 у ставропольской породы и 66 у советского мериноса. В результате было выявлено 83 гаплотипа. Более 80% изучаемого поголовья овец относятся к гаплогруппе В, что характерно для европейских пород овец. При этом около 20% гаплотипов относятся к азиатской гаплогруппе А. Наименьшее количество гаплотипов (12,2%), принадлежавших гаплогруппе А, определено у овец сальской породы. У овец волгоградской и ставропольской породы частоты гаплотипов гаплогруппы А составили 20,7 и 22,3%, соответственно. Овцы породы советский меринос, относительно других изучаемых пород, показали самую высокую частоту гаплогруппы А, составившую 33,3%.

8. Расчет экономической эффективности показал, что применение ДНК-маркеров может повысить уровень рентабельности производства продукции на 14,9%.

5.2. Предложения производству

Для повышения эффективности отбора рекомендуется использовать в селекционных программах ДНК-диагностику овец по генам *GH*, *CAST*, *LEP*, *GDF9* и реализовывать полученную информацию в качестве интегрированного комплексного критерия определения уровня племенной ценности овец. Данные по мтДНК использовать для разработки селекционных программ по сальской, советский меринос, ставропольской и волгоградской породам.

5.3. Перспективы дальнейшей разработки темы

Перспективным в аспекте дальнейшей разработки темы являются исследования ядерной и митохондриальной ДНК для оценки генетического разнообразия овец отечественных пород и поиск генетических вариантов, ассоциированных с селекционно-ценными признаками овец.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абаканов Е. М. Мясная продуктивность курдючных овец разных генотипов / Е.М. Абаканов, Т.С. Садыкулов, К.Ж. Жазылбеков // Вестник с.-х. науки Казахстана. - 1989. - № 10. -С. 65-67.
2. Абонеев В.В. Весовой рост, откормочные и мясные качества молодняка овец при промышленном скрещивании / В.В. Абонеев, А.Н. Соколов, А.А. Омаров // Овцы, козы, шерстяное дело. - №3. – 2010. – с. 32-35.
3. Абонеев В.В. Мясная продуктивность и качество баранины разных генотипов / В.В. Абонеев, С.Н. Шумаенко, Р.П. Ларионов // Овцы, козы, шерстяное дело. - №3. – 2012. – С. 36-38.
4. Абонеев В.В. Мясная продуктивность молодняка овец в зависимости от его происхождения и возраста отъема от маток / В.В. Абонеев, А.И. Суров, Л.Н. Скорых, В.Т. Ранюк // Овцы, козы, шерстяное дело. - 2007. - №4. - с. 39-43.
5. Абонеев В.В. Откормочные качества и мясная продуктивность молодняка овец разного происхождения / В.В. Абонеев, Л.Н. Скорых // Овцы. Козы. Шерстяное дело, 2002. - № 2. - С. 36-39.
6. Абонеев В.В. Откормочные качества и мясная продуктивность молодняка овец различного происхождения / В.В. Абонеев, А.Н. Скорых // Овцы. Козы. Шерстяное дело. - 2011. -,№ 3. - С. 36.
7. Абонеев В.В. Откормочные, убойные и интерьерные показатели молодняка овец, полученных от баранов-производителей отечественной и импортной репродукции / В.В. Абонеев, А.И. Суров, Д.М. Рудаков // Животноводство - продовольственная безопасность страны: материалы междунар. науч.-практ. конф. - Ставрополь: СНИИЖК, 2006. – Ч. 1. – С. 25-27.
8. Абонеев В.В. Перспективные направления селекции овец в условиях рыночной экономики / В.В. Абонеев, А.Н. Соколов // Овцы, козы, шерстяное дело 2012. - №-1 - С. 7-11.
9. Абонеев В.В. Проблемы повышения конкурентоспособности овцеводства / В.В. Абонеев, Ю.Д. Квитко // Актуальные проблемы развития

овцеводства России. - Материалы науч.- практич. конф. по проблемам развития овцеводства России. - Ростов-на-Дону. - 2011.- С. 29-33.

10. Абонеев В.В. Эффективность выращивания ярок разных генотипов / В.В. Абонеев, С.Н. Шумаенко // Овцы, козы, шерстяное дело. – 2014 -№3. – С. 22-24.

11. Абонеев В.В. Ставропольской породе 60 лет! / В.В. Абонеев, Ю.Д. Квитко, И.Г. Сердюков, М.Ю. Санников // Овцы, козы, шерстное дело. -2011. -№4. -С.1-3.

12. Абрамсон Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы / Н.И. Абрамсон // Вестник ВОГиС. – 2007. – Т. 2(2). – С. 307-331.

13. Акопян Н.А. Исследование последовательности d-петли митохондриальной ДНК у свиней пород крупная белая и ландрас, разводимых в России. / Н.А. Акопян, О.В. Костюнина, Н.А. Зиновьева Достижения науки и техники АПК. - 2016. - Т. 30, № 7 – С. 93-95.

14. Астафьева Е.Е. Микроядерный тест у бирликского и суюндукского типов эдильбаевской породы овцы / Е.Е. Астафьева, Т.Т. Глазко, Ю.А. Юлдашбаев, А.В. Кушнир // Известия ТСХА. – 2011. – № 5. – С.156- 160.

15. Астафьева Е.Е. Характеристика овец романовской породы по микроядерному тесту / Е.Е. Астафьева, С.Н. Марзанова, Е.А. Комкова и др. // Вестник РАСХН. – 2015. – № 1. – С. 33-35.

16. Багиров В.А. Сохранение и рациональное использование генетических ресурсов яка (*Bos mutus*). / В.А. Багиров, Е.А. Гладырь, Л.К. Эрнст, П.М. Кленовицкий, Н.А. Зиновьева, Ш.Н. Насибов // Сельскохозяйственная биология, - 2009, -№2 -С. 37-42.

17. Бальмонт В.А. Проявление гетерозиса и возможности закрепления его при создании кроссбредного овцеводства / В.А. Бальмонт, К.У. Меде-узбеков, А. Байжуманов // Доклады ВАСХНИЛ. - 1967. - № 7. - С. 28-29.

18. Бараников А.И. Методы создания популяций мясошерстных овец в Ростовской области. / А.И. Бараников, Ю.А. Колосов, А.С. Дегтярь, А.Н. Головнев,

А.В. Бобряшов, В.В. Шапоренко // Под общей редакцией Ю.А. Колосова. п. Персиановский, -2010. –С. 15.

19. Батожаргалов Д.Р. Откормочные и мясные качества овец забайкальской породы / Д.Р. Батожаргалов, Б.Б. Цибилов, Ф.Д. Высочанский // Овцы. Козы. Шерстяное дело, -2014. - № 1, - С. 22-24.

20. Бессонов Н.М. Мясная продуктивность чистопородного и помесного молодняка овец цигайской породы / Н.М. Бессонов // Материалы Всероссийского совещания по координации селекционно-племенной работы в породах с.-х. животных. - ВНИИплем, -2013. - Вып. 2. - С. 215-222.

21. Билтуев С.И. Мясная продуктивность молодняка овец забайкальской тонкорунной породы и её помесей с новозеландскими корриделями / Билтуев С.И., Матханов А.В., Бальжинимаева С.Е. // Овцы. Козы. Шерстяное дело, -2016. -№ 4. – С. 55.

22. Бобряшов А.В. Рост и мясная продуктивность молодняка овец грозненской породы и её помесей с баранами тексель / А.В. Бобряшов, М.Б. Павлов, В.Б. Семяняк, Ю.А. Колосов // Овцы. Козы. Шерстяное дело. -2010. - № 4. - С. 29-32.

23. Борисенко Е.Я. Разведение сельскохозяйственных животных / Е.Я. Борисенко. // М.: Колос, -1967. - С.463.

24. Боркин, Л.Я. Гибридизация, видообразование и систематика животных / Л.Я. Боркин, С.Н. Литвинчук // Труды Зоологического института РАН. – Приложение -2013. -№2. -С. 83–139.

25. Бородин А.В. Историко-экологические исследования на Северном Урале / А.В. Бородин, Т.В. Струкова, С.С. Трофимова // Уральский Север в панораме тысячелетий. Североуральск. -2001. -С. 44-52.

26. Брыков В.А. Фило-географический анализ кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в азиатской части ареала, основанный на изменчивости митохондриальной ДНК / В.А. Брыков, Н.Е. Полякова, А.В. Прохорова // Генетика. -2003. -Т. 39. -№ 1. -С. 75–82.

27. Василенко В.Н. Племенная база овцеводства Ростовской области / В.Н. Василенко, Ю.А. Колосов // Зоотехния. -2002. -№ 8. -С. 9-12.
28. Воронцов Н.Н. Генофонд диких баранов в отдаленной гибридизации / Н.Н. Воронцов, К.М. Гаспарян // Природа. – 1988. – № 4. – С.49- 53.
29. Гетманцева Л.В. Влияние полиморфизма генов MC4R, IGF2 и POU1F1 на продуктивные качества свиней / Л.В. Гетманцева // Автореф. канд. дисс. с.-х. наук, п. Персиановский. -2012. -С.28.
30. Гетманцева Л.В. Использование ДНК-маркеров в селекции свиней / Л.В. Гетманцева, Е.А. Карпенко, Д.В. Чекотин // Перспективное свиноводство: теория и практика. -2012. -№ 1. -С. 4.
31. Гинатулина Л.К. Исследование внутривидового полиморфизма митохондриальной ДНК *Oncorhynchus keta* (Walbaum) из Приморья и Сахалина / Л.К. Гинатулина, С.А. Машкин // Генетика. -1990. -Т. 26. -№ 4. -С. 729-738.
32. Гладырь Е.А. Характеристика аллелофонда овец юга России. / Е.А. Гладырь, Н.А. Зиновьева, С.С. Бурылова, М.И. Селионова, Л.Г. Моисейкина, Л.К. Эрнст, Г. Брем // Достижения науки и техники АПК, -2012, -С. 34-37.
33. Глазко В.И. Генетическая структура украинской горнокарпатской породы овец и её связь с генофондом исходных пород / В.И. Глазко // Доклады РАСХН. -2000. -№ 4. -С.30-31.
34. Глазко В.И. Распределение аллелей трансферринового локуса у чистопородных и кроссбредных овец / В.И. Глазко, Г.А. Стакан, Г.Г. Гончаренко // Известия СО АН СССР. Серия биологических наук. -980. -Вып.10. -№ 2. -С.102-108.
35. Глазко Т.Т. Внутрипородная генетическая дифференциация местных пород монгольского крупного и мелкого рогатого скота в разных экологогеографических условиях разведения / Т.Т. Глазко, Е.Е. Астафьева, Т.В. Карпушкина и др. // Доклады РАСХН. -2012. -№ 2. -С.36-39.
36. Голубенко, М.В. Полиморфизм митохондриальной ДНК у коренного населения Республики Тува / М.В. Голубенко // автореф. дис. ... канд. биол. наук / М. В. Голубенко. – Томск, 1998. –С.22.

37. Горбунов А.Н. Эффективность скрещивания / А.Н. Горбунов // Овцеводство, -1990. -№5. -С. 26-28.
38. Горлов, И.Ф. Основы современных аспектов технологии мясопродуктов / И.Ф. Горлов, М.И. Сложенкина, В.Н. Храмова, Е.А. Селезнева. // – Волгоград, -2013. –С.84.
39. Гречко В.В. Молекулярные маркеры ДНК в изучении филогении и систематики / В.В. Гречко // Генетика. – 2002. - Т. 38, -№8. – С. 1013-1033.
40. Двалишвили В. Г. Степаненко И. В. Мясная и шерстная продуктивность молодняка овец разного происхождения/ В. Г. Двалишвили, И. В. Степаненко // Достижения науки и техники АПК. -2009. -№1. -С. 43-46.
41. Дегтярь А.С. Эффективность двух- и трехпородного скрещивания для повышения уровня и качества мясной продуктивности овец / А.С. Дегтярь, Ю.А. Колосов // Овцы. Козы. Шерстяное дело. - 2014. - №2. - С. 31-35.
42. Денискова Т. Е. Геномная оценка и фенотипическая характеристика F2 ресурсной популяции овец. / Т.Е. Денискова, А.В. Доцев, С.Н. Петров, М.С. Форнара, Х. Рейер, К. Виммерс, В.А. Багиров, Г. Брем, Н.А. Зиновьева // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. -2019. -№20 (5) –С. 498-507.
43. Денискова Т.Е. Генетическая характеристика печорских овец с помощью микросателлитных маркеров. // Т.Е. Денискова, Л.А. Канева, Е.А. Гладырь, М.И. Селионова, Н.А. Зиновьева // Достижения науки и техники АПК, - 2016. -№30 (8) –С. 75-78.
44. Деренко М.В. Молекулярная филогеография населения Северной Евразии по данным об изменчивости митохондриальной ДНК. / М.В. Деренко, Б.А. Малярчук // Магадан: СВНЦ ДВО РАН, -2010. –С. 376.
45. Дорджиев Л.Т. Как нашли калмыцкую породу овец / Л.Т. Дорджиев // Теегин герл. – 1993. – № 2. – С.120-122.
46. Дубинин Н.П. Генетика популяций и селекция животных / Н.П.Дубинин, Я.Л. Глембоцкий // Наука, -1967. –С. 591.
47. Дунин, И.М. Порода и пороодообразование (Теоретические аспекты) / И.М.Дунин, С.К.Охапкин. // Лесные Поляны: Изд-во ВНИИплем, -1999. -С. 48.

48. Дюбин А.М. Продуктивность и некоторые биологические особенности потомства от скрещивания тонкорунных маток с баранами мясной и мясошерстных пород / А.М. Дюбин // Автореф. дис. канд. с.-х. наук. Ставрополь. -2014. –С. 24.
49. Елькина М.А. Популяционно-генетическая дифференциация монгольских овец, крупного рогатого скота, яков в условиях хронического действия экологического стресса / М.А. Елькина, Е.Е. Астафьева, Т.В. Карпушкина и др. // Известия ТСХА – 2011. – № 2. – С.134-138.
50. Ельсукова И.А. Сравнительная характеристика мясной продуктивности баранчиков бирликского и суюндукского внутривидовых типов эдильбаевской породы овец / И.А. Ельсукова, Ю.А. Юлдашбаев, И.Н. Сычева // Овцы, козы, шерстное дело. – 2010. – № 4. – С. 44-51.
51. Ермаков О.А. Изучение гибридизации четырех видов сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) молекулярно-генетическими методами / О.А. Ермаков, В.Л. Сурин, С.В. Титов, А.Ф. Тагиев, А.В. Лукьяненко, Н.А. Формозов // Генетика. – 2002. – Т. 38. -№ 7. – С. 950–964.
52. Ерохин А.И. Овцеводство / А.И. Ерохин, С.А. Ерохин // Москва. -2014 –С. 61.
53. Ерохин А.И. Романовская порода овец /А.И. Ерохин, Е.А. Карасев. // – М.: Изд-во МГУП, -2001. –С. 119.
54. Ерохин, А.И. Совершенствование мясо-шерстных пород овец / А.И. Ерохин. // - М. : Россельхозиздат, -1981. –С. 135.
55. Ерохин А.И. Эффективность промышленного скрещивания мериносов с мясошерстными баранами / А.И. Ерохин, Ю.А. Юлдашбаев // Известие ТСХА – 1999 - вып. 4. -С. 144-153.
56. Ефимова Н.И. Качественная оценка мясной продуктивности молодняка овец разного происхождения / Н.И. Ефимова, Г.В. Завгородняя, С.Н. Шумаенко, А.И Штельмах. // Овцы, козы, шерстяное дело. - 2012. - №2. - С. 45.
57. Ефимова Н.И. Мясная продуктивность потомков от баранов пород советский меринос и австралийский мясной меринос / Ефимова Н.И., Завгородняя

Г.В. // Сборник научных трудов Ставропольского научно-исследовательского института животноводства и кормопроизводства. - 2011. -Т. 1. - № 4-1. - С. 13-14.

58. Жвакина А.Р. Анализ аллелофонда кроликов отечественных пород методом ISSR-PCR. / А.Р. Жвакина, И.А. Ельсукова, А.П. Легкобит // Достижения науки и техники АПК. -2016. -Т. 30. -№ 1 -С. 72-74.

59. Зиновьева Н.А. Некоторые аспекты использования микросателлитов в свиноводстве. / Н.А. Зиновьева, Е.И. Сизарева, Е.А. Гладырь, Н.В. Проскурина. К.М. Шавырина // Достижения науки и техники АПК, -2009. -№8. –С. 38-41.

60. Зиновьева Н.А., Генетическая экспертиза сельскохозяйственных животных: применение тест-систем на основе микросателлитов. / Н.А. Зиновьева, Е.А. Гладырь // Достижения науки и техники АПК, -2011. -№09. С. 19-20.

61. Исмаилов И.С. Откормочные качества чистопородных и помесных ярок / И.С. Исмаилов, В.А. Кущенко // Овцы, козы, шерстяное дело. -2009. -№3. - С. 50-51.

62. Исмаилов И.С. Эффективность использования баранов породы австралийский мясной меринос в типе «Dohne merino» на матках ставропольской породы / И.С. Исмаилов, П.Х. Амирова // Овцы, козы, шерстяное дело. -2012. -№4. -С. 25-26.

63. Калашникова Л.А. ДНК-технологии оценки сельскохозяйственных животных / Л.А. Калашникова, Н.В. Рыжова // Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук. -2000. -№ 1. -С. 59-63.

64. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности / М. Кимура // М.: Мир. – 1985. – С. 394.

65. Киселева Т.Ю. Анализ 30 микросателлитных маркеров у шести популяций крупного рогатого скота / Т.Ю. Киселева, Б.Е. Подоба, Е.Е. Заблудовский и др. // С.-х. биология. -2010. -№ 6. -С. 20–25.

66. Колосов Ю.А. Влияние ритмичного кормления на эффективность производства говядины / Ю.А. Колосов, И.В. Капелист, П.И. Зеленков // аграрный вестник Урала. -2010. -№12(79) -С. 44-46.

67. Колосов Ю.А. Информационное сопровождение селекционного процесса в овцеводстве. / Ю.А. Колосов, А.И. Бараников, В.Н. Василенко, Н.В. Михайлов // Учебное пособие под общей редакцией Ю.А. Колосова. Персиановский, -2012. –С. 55.

68. Колосов Ю.А. Использование генофонда мериносовых овец отечественной и импортной селекции для совершенствования местных мериносов / Ю.А. Колосов // Овцы, козы, шерстное дело. - 2012. -№4. -С.13-16.

69. Колосов Ю.А. Использование генофонда ставропольской породы для совершенствования сальских овец / Ю.А. Колосов, И.В. Засемчук, В.А. Святогор // Сборник научных трудов Всероссийского научно-исследовательского института овцеводства и козоводства. -2012. -Т. 2. -№1. -С. 48-53.

70. Колосов Ю.А. Методическое пособие к лабораторно-практическим занятиям по курсу «Овцеводство и козоводство» / Ю.А. Колосов, И.В. Засемчук, А.С. Дегтярь, Н.В. Широкова // Министерство сельского хозяйства Российской Федерации Департамент научно-технологической политики и образования Донской государственной аграрный университет. п. Персиановский. -2011. –С. 46.

71. Колосов Ю.А. Мясные качества чистопородных и помесных баранчиков разного происхождения. / Ю.А. Колосов, Н.В. Широкова // Овцы, козы, шерстное дело. -2012. -№3. –С. 44-46.

72. Колосов Ю.А. Мясные качества чистопородных и помесных баранчиков разного происхождения. / Ю.А. Колосов, Н.В. Широкова // Овцы, козы, шерстное дело. -2012. -№3. –С. 44-46.

73. Колосов Ю.А. Некоторые общие и частные проблемы отрасли (на примере овцеводства Ростовской области) / Ю.А. Колосов // Овцы, козы, шерстяное дело. -2004. -№4 – С. 5-7.

74. Колосов Ю.А. Повышение эффективности овцеводства / Ю.А. Колосов, Н.В. Широкова, А.Н. Карабиневский, В.Н. Приступа, О.Н. Орлова, Л.С. Дмитриева, Л.В. Скрыпник // Журнал Все о мясе. -2016. -№5. С. 52-55.

75. Колосов Ю.А. Продуктивность молодняка породы советский меринос и ее помесей с эдильбаевскими баранами / Ю.А. Колосов, С.В. Шихов // Овцы, козы, шерстяное дело. -2006 -№3. -С.7-9.
76. Колосов Ю.А. Создание новых мясных продуктов с использованием баранины / Ю.А. Колосов, Н.В. Широкова, А.И. Бараников // Научный журнал Кубанского ГАУ [Электронный ресурс]. – Краснодар: КубГАУ. -2013. -№05. – С.933-943.
77. Колосов Ю.А. Соотносительная изменчивость и наследуемость хозяйственно-полезных признаков у молодняка овец сальской породы / Ю.А. Колосов, И.В. Засемчук // Вестник аграрной науки Дона. - 2011. -№ 4 (16). -С. 64-67.
78. Колосов Ю.А. Состояние и проблемы племенного овцеводства Ростовской области / Ю.А. Колосов, В.В. Николаев, А.В. Васильев // Вестник ветеринарии. - 2001. -Т.18. -№1. -С.13-15.
79. Куликова, А.Я. Улучшение мясности у ставропольских овец / А.Я. Куликова, М.М. Павлов // Зоотехния. -2003. -№ 2. -С. 18–20.
80. Ли Ч. Введение в популяционную генетику / Ч. Ли. // – М.: Мир, 1978. – 560 с.
81. Лопырин А.И. Биология размножения овец / А.И. Лопырин. // М.: Колос, -1971. –С. 318.
82. Лопырин А.И. Искусственное осеменение овец / А.И. Лопырин, Н.В. Логинова. // М.: Сельхозгиз, -1960. -С. 23-46.
83. Лухтанов В.А. Молекулярно-генетические и цитогенетические подходы к проблемам видовой диагностики, систематики и филогенетики / В.А. Лухтанов, В.Г. Кузнецова // Журнал Общей Биологии. – 2009. – Т. 70, -№5. – С. 415–437.
84. Лухтанов В.А. Принципы реконструкции филогенезов: признаки, модели эволюции и методы филогенетического анализа / В.А. Лухтанов // Труды Зоологического института РАН. – 2013. – №2. – С. 39–52.

85. Максимов Г.В. Мясная продуктивность товарных гибридов свиней разных генотипов по гену ROU1F1 / Г.В. Максимов, Л.В. Гетманцева, А.Г. Максимов // Главный зоотехник. -2012.- №5.- С.13-15.
86. Марзанов Н.С. Аллелофонд тонкорунных пород овец / Н.С. Марзанов, Т.А. Магомадов // Сельскохозяйственная биология. – 1996. – № 4. – С.27- 35.
87. Марзанов Н.С. Аллелофонд у различных пород овец по микросателлитам / Н.С. Марзанов, М.Г. Насибов, М.Ю. Озеров, Ю. Кантанен // Дубровицы: Издво «13-Й ФОРМАТ», -2004. –С.119.
88. Марзанов Н.С. Генетические маркеры в теории и практике разведения овец / Н.С. Марзанов, М.Г. Насибов, Л.К. Марзанова и др. // – М.: ИЦ «Пионер», - 2010. –С. 184.
89. Марзанов Н.С. Генетическое маркирование, сохранения биоразнообразия и проблемы разведения животных. / Н.С. Марзанов Д.А. Девришов, С.Н. Марзанова, Е.А. Комкова, М.Ю. Озеров, Ю. Кантанен // С.-х. биол. -2011. -№1. –С. 3-14.
90. Марзанов Н.С. Значение популяционно-генетических исследований в животноводстве / Н.С. Марзанов // Материалы I-й Всеросс. науч.-практ. конф. «Роль науки Южного Федерального Округа в развитии животноводства пореализации приоритетного национального проекта «Развитие АПК». – Черкесск, -2006. – С.115.
91. Марзанов Н.С. Методические рекомендации по использованию генетических маркеров в разведении овец / Н.С. Марзанов, М.Г. Насибов, А.М. Жиряков и др. // – Дубровицы. -2004. –С. 44.
92. Марзанов Н.С. Современное определение понятия порода / Н.С. Марзанов, Ф.К. Апишева, Л.К. Марзанова и др. // Сельскохозяйственная биология. – 2007. – № 6. – С.16-23.
93. Марзанов Н.С. Сохранение биоразнообразия. Генетические маркеры и селекция животных / Н.С. Марзанов, Ю.В. Саморуков, Г.В. Ескини др. // Сельскохозяйственная биология. – 2006. – № 4. – С.3-19.

94. Марзанов Н.С. Эволюция и генная технология в тонкорунном овцеводстве / Н.С. Марзанов, Х.А. Амерханов, Л.К. Марзанова и др. // – М.: Росинформагротех, 2012. – 176 с.
95. Мина М.В. Рост животных / М.В. Мина, Г.А. Клевезаль // М: Наука. – 1976. – 291 с.
96. Моисеева И.Г. Генофонды сельскохозяйственных животных: генетические ресурсы животноводства России (отв. ред. чл.-корр. РАН, проф. И.А. Захаров) / И.Г. Моисеева, С.В. Уханов, Ю.А. Столповский и др. // – М.: Наука, - 2006. – 478 с.
97. Окулова Н.М. Межвидовая и внутривидовая дифференциация лесных полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) по данным изменчивости жевательной поверхности зуба МЗ / Н.М. Окулова, Т.А. Андреева // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87. -№8. – С. 991–1003.
98. Павлов М. Б. Новое селекционное достижение –ташлинская порода овец/ М. Б. Павлов, С. В. Таранов// Farm Animals. 2013. №2 (3) С. 24-26.
99. Петров С.Н. Использование генной технологии для характеристики биологических особенностей и происхождения пород овец / С.Н. Петров // дисс. канд. биол. наук: 03.00.23 / Петров Сергей Николаевич. – Дубровицы, -2008. –С. 126.
100. Попов Н.А. Аллелофонд пород крупного рогатого скота по ЕАВ – локусу. Справочный каталог. / Н.А. Попов, Г.В. Ескин. // – 2000. – С. 299.
101. Потапов Е.Г. Явление переноса митохондриального генома красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) к рыжей (*C. glareolus*) на северо-востоке Европы / Е.Г. Потапов, Н.А. Илларионова, Т.А. Андреева, М.И. Баскевич, Н.М. Окулова, Л.А. Лавренченко, В.Н. Орлов // Доклады РАН. – 2007. – Т. 417. -№ 1. – С. 139–142.
102. Рожков Ю.И. Популяции, виды, эволюция / Ю.И Рожков, А.В. Проняев. // М.: КМК. -2012. –С. 432.
103. Саморуков Ю.В. Сохранение и рациональное использование генофонда молочного скота Российской Федерации (Учебное пособие для

слушателей повышения квалификации РАМЖ по курсу «Племенное дело в животноводстве») / Ю.В. Саморуков, Н.С. Марзанов. // – Быково, -2002. –С. 49.

104. Санников С.Н. Филогеография и генотаксономия популяций вида *Pinus sylvestris* L. / С. Н. Санников, И. В. Петрова // Экология. – 2012. – №4. – С. 252–260.

105. Селионова М.И. Экономика овцеводства: плюсы и минусы / М. И. Селионова, Г. Т. Бобрышова, З. К. Гаджиев, С.А. Измалков // Овцы, козы, шерстяное дело. – 2017. – № 1. – С. 5–9.

106. Серебровский А.С. Генетический анализ / А.С. Серебровский. //– М.: Наука, -1970. – 342 с.

107. Степанов В.А. Методы статистического анализа в популяционной и эволюционной генетике человека / В.А. Степанов, В.Н. Харьков, Е.А. Трифонова, А.В. Марусин.// Томск. =2014. –С. 99.

108. Столповский Ю.А. Консервация генетических ресурсов сельскохозяйственных животных: проблемы и принципы их решения / Ю.А. Столповский. // М.: Эребус. -1997. С. 112.

109. Столповский Ю.А. Популяционно-генетические основы сохранения ресурсов генофондов domestцированных видов животных: дисс. докт. биол. наук: 03.02.07 / Столповский Юрий Анатольевич. // – М.: -2010. –С. 339.

110. Сулимова Г.Е. ДНК-маркеры в генетических исследованиях: типы маркеров, их свойства и области применения / Г.Е. Сулимова // Успехи современной биологии. – 2004. – Т. 124. – С. 260-271.

111. Сулимова Г.Е. Мониторинг генофондов популяций животных в связи с задачами селекции и изучения филогении / Г.Е. Сулимова, Ю.А. Столповский, М.Н. Рузина, И.А. Захаров-Гезехус // Биоразнообразие и Динамика генофондов, Москва. -2008. -С. 211-214.

112. Сулимова Г.Е. Оценка генетического потенциала отечественного скота по признакам высокого качества мяса на основе ДНК-маркерных систем. / Г.Е. Сулимова А.А. Федюнин, Е.А. Климов, Ю.А. Столповский // Проблемы биологии продуктивных животных. 2011. -№ 1. -С. 62-64.

113. Сулимова Г.Е. Полиморфизм длин рестрикционных фрагментов ДНК сельскохозяйственных животных: Методология, результаты и перспективы / Г.Е. Сулимова // Успехи соврем. Генетики. -1993. -Т. 18. -С. 3-35.

114. Трапезов О.В. Доместикация, как одно из самых ранних интеллектуальных достижений человечества. К 140 - летию выхода на русском языке произведения Чарльза Дарвина «Прирученные животные и возделанные растения» / О.В. Трапезов // Философия науки. – 2007. – № 4. – С.104-129.

115. Трухачев В.И. Научно обоснованные рекомендации по генотипированию овец российских пород по аллелям генов, отвечающих за развитие мышечной ткани, для повышения показателей мясной продуктивности (для зооветеринарных специалистов) / В.И. Трухачев, А.Ю. Криворучко, Е.Ю. Телегина, О.А. Яцык, А.В. Мальченко. // Ставропольский государственный аграрный университет. – Ставрополь, -2018. С. 60.

116. Трухачев В.И. Научно обоснованные рекомендации по использованию молекулярно-генетических методов в генетической паспортизации сельскохозяйственных животных (рекомендации для зооветеринарных специалистов) / В.И. Трухачев, А.Ю. Криворучко, О.А. Яцык, Е.Ю. Телегина, А.В. Мальченко. // Ставропольский государственный аграрный университет. – Ставрополь, 2018. –С. 44.

117. Харзинова В.Р. Разработка мультиплексной панели микросателлитов для оценки достоверности происхождения и степени дифференциации популяций северного оленя *rangifer tarandus*. / В.Р. Харзинова, Е.А. Гладырь, В.И. Федоров, Т.М. Романенко, Л.Д. Шимит, К.А. Лайшев, Л.А. Калашникова, Н.А. Зиновьева // Сельскохозяйственная биология, -2015. -Т. 50. –С . 756-765.

118. Хитринская И.Ю. Генетическое разнообразие и взаимоотношения популяций Северной Евразии по полиморфным инсерциям ALU-элемента / И.Ю. Хитринская, В.Н. Харьков, М.И. Воевода [и др.] // Молекулярная биология. - 2014. - Т. 48. - № 1. - С. 69-80

119. Хлесткина Е.К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции / Е.К. Хлесткина // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т.17. – № 4/2. – С.1044-1054.
120. Холодова М.В. Молекулярно-генетическое разнообразие кабарги (*Moschus moschiferus* L., 1758) (Ruminantia, Artiodactyla) северной группы подвидов. / М.В. Холодова, В.И. Приходько // Генетика животных. -2006. -Т42. - №7. -С. -955-962.
121. Чиждова Л. Н. Прогнозирование продуктивности овец в раннем возрасте по иммуногенетическим параметрам/ Л.Н Чиждова // Сельскохозяйственный журнал. -2009. -№1-1. -С. 117-120.
122. Хататаев С.А. Влияние скрещивания овец пород прекос, тексель и полл дорсет на мясную продуктивность /С.А. Хататаев, Ф.И. Гирфанов, Л.Н. Григорян // Зоотехния. -2006. -№ 4. -С. 22-24.
123. Шилов И.А. Применение технологии микросателлитного анализа ДНК в растениеводстве. / И.А. Шилов // В сб.: Проблемы агробιοтехнологии. М., -2012. –С. 140-162.
124. Широкова Н.В. Генетическое детерминирование плодовитости овец / Н.В. Широкова // Молодой ученый. -2013. -№6. -С. 785-787.
125. Широкова Н.В. Исследование нуклеотидной последовательности D-петли мтДНК у овец мериносовых пород / Н.В. Широкова, Н.Ф. Бакоев, М.А. Колосова, Л.В. Гетманцева, Ю.А. Колосов // Международный научно-исследовательский журнал. -2018. -№11(77). -С. 21-26.
126. Яцык О.А. Значение гена миостатина и гена миогенной дифференцировки -1 для роста и развития мышечной ткани у животных / О.А. Яцык О.А., Телегина А.Ю. Криворучко // Новости науки АПК. -2018. -Т. 2. -№ 11. – С. 536-540.
127. Amie Marini A.B., Genetic Variation of Four Goat Breeds in Malaysia Using Microsatellite Polymorphism Markers. / A.B. Amie Marini, R. Mohd. Hifzan, J.A. Johari, S.G. Tan, J.M. Panandam // Malaysian Society of Animal Production. Mal. J. Anim. Sci. -2012. -№6(2). –P.1-8.

128. Asadi N. Genotypic frequency of calpastatin gene in lori sheep by polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism (PSR-RFLP) metod. / N. Asadi, Sh. Nanekarani and S. Khederzadeh // African Journal of Biotechnology. -2014. -№13(19). –P. 1952-54.

129. Bodensteiner K.J. Molecular cloning of the ovine growth/differentiation factor-9 gene and expression of growth/differentiation factor-9 in ovine and bovine ovaries. / K.J. Bodensteiner, C.M. Clay, C.L. Moeller, & H.R. Sawyer // Biology of Reproduction. -1999. -№60(2). –P. 381-386.

130. Brookes A.J. Identification of structurally and functionally significant deleterious nsSNPs of GSS gene: in silico analysis. The essence of SNPs. / A.J. Brookes // Gene. =1999. -№234(2). –P. 177-186.

131. Chen X. Mitochondrial DNA T7719G in tRNA-Lys gene affects litter size in Small-tailed Han sheep. / X. Chen, D. Wang, H. Xiang, W. Dun, D.O.H. Brahi, T. Yin and X. // Zhao. Journal of Animal Science and Biotechnology -2017. -№8:31.

132. Crawford J.L. Oocytes in sheep homozygous for a mutation in bone morphogenetic protein receptor 1B express lower mRNA levels of bone morphogenetic protein 15 but not growth differentiation factor 9. / J.L. Crawford, D.A. Heath, K.L. Reader, L.D. Quirke, N.L. Hudson, J.L. Juengel, K.P. McNatty // Reproduction. - 2011. -№142 –P. 53–61.

133. Demirci S. Mitochondrial DNA Diversity of Modern, Ancient and Wild Sheep (*Ovis gmelinii anatolica*) from Turkey / S Demirci, Bas Koban , E Tanlar, Tas Dag, ND, Pis, E Kin, A Engin, et al. // New Insights on the Evolutionary History of Sheep. -2013. -№8 (12).

134. Deniskova T.E. Izmenchivost' mikrosatellitov v porodakh ovets, razvodimyykh v Rossii. [Variability of microsatellite loci in sheep breeds bred in Russia] / T.E. Deniskova M.I. Selionova, E.A. Gladyr', A.V. Dotsev // Sel'skokhozyaystvennaya biologiya. -2016. -№51/6. –P. 801-810.

135. Eghbalsaied S. Variant GDF9 mRNA is likely not the main cause of larger litter size in Iranian Lori-Bakhtyari, Shal, Ghezel, and Afshari sheep breeds. / S.

Eghbalsaied, F.R. Khorasgani, H.R. Amini, M. Farahi, M. Davari, A. Pirali, S. Pourali, M. Vatankhah, M. Rostami & H. Atashi // Archives Animal Breeding, -2017. -№60(2). – P. 119-129.

136. Fan H. Complete Mitochondrial Genome Sequences of Chinese Indigenous Sheep with Different Tail Types and an Analysis of Phylogenetic Evolution in Domestic Sheep. / H. Fan, F. Zhao, C. Zhu, F. Li, J. Liu, L. Zhang, C. Wei, and L. Du. // Asian Australas. J. Anim. Sci. -2016. №29 (5). –P. 631-639.

137. Galloway S.M. Mutations in an oocyte-derived growth factor gene (BMP-15) cause increased ovulation rate and infertility in a dosage-sensitive manner. / S.M. Galloway, K.P. McNatty, L.M. Cambridge, M.P. Laitinen, J.L. Juengel, T.S. Jokiranta, R.J. McLaren, K. Luro, K.G. Dodds, G.W. Montgomery, et al. // Nat. Genet. -2000. -№25. –P. 279–283.

138. Georgieva S. Molecular analysis of ovine calpastatin (CAST) and myostatin (MSTN) genes in Synthetic Population Bulgarian Milk sheep using PCR-RFLP. / S. Georgieva, D. Hristova, I. Dimitrova, N. Stancheva, M.J. Bozhilova-Sakov. // BioSci. Biotechnol. -2015. -№4 (1). –P. 95-99.

139. Gharib, S.D. Molecular-biology of the pituitary gonadotropins. / S.D. Gharib, M.E. Wierman, M.A. Shupnik, W.W. Chin // Endocr. Rev. -1990. №11. –C.177–199..

140. Glazko V.I. Multi-locus genotyping of cattle genomes on the bases of the region homology to retrotransposons. / V.I. Glazko, G.Yu. Kosovskii, S.N. Koval'chuk, T.T. Glazko. // Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya [Agricultural Biology]. -2015. -V. 50. -№ 6. –P. 766-775.

141. Gool D.E. The calpain system. Physiol. / D.E. Gool, V. F. Thompson, H. Li et al. Rev. // -2003. №83. –P. 731-801.

142. Gorkhali N.A. Mitochondrial DNA Variation in Indigenous Sheep (Ovis aries) Breeds of Nepal Tropical. / N.A. Gorkhali, J.L. Han and Y.H. Ma // Agricultural Research. -2015. -№26 (4). –P. 632-641.

143. Gorkhali N.A.. Mitochondrial DNA Variation in Indigenous Sheep (*Ovis aries*) Breeds of Nepal. / N.A. Gorkhali, J.L. Han, Y.H. Ma. // Tropical Agricultural Research Vol. -2015. -№26 (4). –P. 632 – 641.

144. Hajihosseini A. Effect of GH gene polymorphisms on biometric traits in Makoei sheep. / A. Hajihosseini, A. Semsarnejad, E. Abollow, F. Hashrafi and M. Negahdary // Annals of Biological Research. -2013. -№4 (6). –P. 351-355.

145. Hanrahan J.P. 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, M. Mullen, G.H. Davis, Powell, S.M.R., Galloway // Biology of Reproduction. -2004. -№70(4) –P. 900-909.

146. Hiendleder S. Analysis of mitochondrial DNA indicates that domestic sheep are derived from two different ancestral maternal sources: NoEvidence for contributions from Urial and Argali sheep. / S. Hiendleder, K. Mainz, Y. Plante, H. Lewalski. // Journal of Heredity. -1998. -№89. –P.. 113-120.

147. Hiendleder S. Molecular analysis of wild and domestic sheep questions current nomenclature and provides evidence for domestication from two different subspecies. / S. Hiendleder, B. Kaupe, R. Wassmuth, A. Janke. // Proc R Soc Lond B. - 2002. -№269. –P. 893-904.

148. Huang Z. The human oocyte and cumulus cells relationship: new insights from the cumulus cell transcriptome. Molecular Human Reproduction, / Z. Huang, & D. Wells, // -2010. -№16 (10). –P. 715-725

149. James P. 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*). / James P. Hanrahan, Scott M. Gregan, Philippe Mulsant, Michael Mullen, George H. Davis, Richard Powell, Susan M. Galloway. // Biology of Reproduction, Volume 70, Issue 4, 1 April. -2004. –P. 900–909.

150. Khan S.-ul-H. Calpastatin (CAST) Gene Polymorphism and its Association with Average Daily Weight Gain in Balkhi and Kajli Sheep and Beetal Goat Breeds. / S.-

ul-H. Khan, M.N. Riaz, A. Ghaffar and M.F. Ullah. // Pakistan J. Zool. -2012. -№44 (2). -P.377-382.

151. Kolosov Yu. Sheep Breeding Resources in Rostov Region. / Yu. Kolosov, L.V. Getmantseva, N.V. Shirockova. // World Applied Sciences Journal. -2013. №23 (10). -P. 1322-1324.

152. Kolosov Yu.A. Polymorphism of the GDF9 Gene in Russian Sheep Breeds. / Yu.A. Kolosov, L.V. Getmantseva, N.V. Shirockova, A. Klimenko, S.Yu. Bakoev, et al. // J Cytol Histol. -2015. -№6:305.

153. Kona S.S. Quantitative expression patterns of GDF9 and BMP15 genes in sheep ovarian follicles grown in vivo or cultured in vitro. / S.S. Kona, V. Praveen Chakravarthi, A.V. Siva Kumar, D. Srividya, K. Padmaja, V.H. Rao // Theriogenology. -2016. №15/85 (2). -P. 315-22.

154. Kumarasamy P. Molecular characterization of vembur sheep (*Ovis aries*) of South Indiabased on microsatellites. / P. Kumarasamy, A.R.M. Chandra, P. Sridevi, P.S. Rahumathulla. // Indian Journal of Science and Technology. -2009. -№2. -P. 55-58.

155. Marsjan, P.A. Molecular Markers, a tool for exploring genetic diversity / P.A. Marsjan, J.K. Oldenbroek // FAO Research report, Rome. 2007. -P. 359-379.

156. Meadows J.R.S. Haplogroup relationships between domestic and wild sheep resolved using a mitogenome panel. / J.R.S. Meadows, S. Hiendleder and J.W. Kijas // Heredity. -2011. -№106. -P. 700-706.

157. Mulsant P. Mutation in bone morphogenetic protein receptor-IB is associated with increased ovulation rate in Booroola Merino ewes. / P. Mulsant, F. Lecerf, S. Fabre, L. Schibler, P. Monget, I. Lanneluc, C. Pisselet, J. Riquet, D. Monniaux, I. Callebaut, et al. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. -2001. -№98. -P. 5104–5109.

158. Noor R.R. Selection to improve birth and weaning weight of Javanese fat tailed sheep. / R.R Noor, A. Djajanegara and L. SCHÜLER. // Arch. Tierz. Dummerstorf, =2001. №44 (6). -P. 649-659.

159. Palmer B.R. Rapid Communication: PCR-RFLP for Mspi And Ncoi in the Ovine Calpastatin Gene. / B.R. Palmer, N. Roberts, J.G. Hickford, and R. Bickerstaffe. // *J. Anim. Sci.* -1998. -№76. –P. 1499-1500.
160. Pons, A.L. The biodiversity and genetic structure of Balearic sheep breeds. / A.L. Pons, V. Landi, A. Martinez J.V.J. // *Delgado Anim. Breed. Genet.* -2015. -№132. –P. 268-276.
161. Pramod S. Molecular characterization of vembur sheep (*Ovis aries*) of South Indiabased on microsatellites. / S. Pramod, P. Kumarasamy, A.R.M. Chandra, P. Sridevi, P.S. Rahumathulla // *Indian Journal of Science and Technology.* -2009. -№2. –P. 55.
162. Putman A.I. Challenges in analysis and interpretation of microsatellite data for population genetic studies. / A.I. Putman, I. Carbone. // *Ecology and Evolution,* =2014. -№4 (22). –P. 4399-4428.
163. Reicher S. Ovine mitochondrial DNA sequence variation and its association with production and reproduction traits within an Afec-Assaf flock1. / S. Reicher, E. Seroussi, J.I. Weller, A. Rosov, and E. Gootwine. // *J. Anim.* -2012. -№90. –P. 2084-2091.
164. Rozas J. DnaSP, DNA sequence polymorphism: an interactive program for estimating Population Genetics parameters from DNA sequence data. / J Rozas and R. Rozas. // *Comput. Applic. Biosci.* -1995. -№11. –P. 621- 625.
165. Sairam M.R. Characterization of the 5' flanking region and potential control elements of the ovine follitropin receptor gene. / M.R. Sairam, V.S.R. Subbarayan // *Mol. Reprod. Dev.* -1997. -№48. –P. 480–487.
166. Salamon D. Genetic diversity and differentiation of 12 eastern Adriatic and western Dinaric native sheep breeds using microsatellites. / D. Salamon, B. Gutierrez-Gil, J.J. Arranz, J. Barreta // *Animal.* -2014. №8. –P. 200-207.
167. Saleha Y. Analysis of Polymorphism of Caplstatin and Callipyge Genes in Saudi Sheep Breeds Using PCR-RFLP Technique Int. / Y. Saleha, M. Alakilli // *J. Pharm. // Sci. Rev. Res.* -2015. -№30(1). –P. 340-344.

168. Scherf U. A gene expression database for the molecular pharmacology of cancer. / U. Scherf, D.T. Ross, M. Waltham, L.H. Smith, J.K. Lee, L. Tanabe, K.W. Kohn, W.C. Reinhold, T.G. Myers, D.T. Andrews, D.A. Scudiero, M.B. Eisen, E.A. Sausville, Y. Pommier, D. Botstein, P.O. Brown, J.N. Weinstein // *Nat Genet.* -2000. №24. –P. 236–244.
169. Shojaei M. Association of growth trait and Leptin gene polymorphism in Kermani sheep. / M. Shojaei, M.M. Abadi, M.A. Fozzi, O. Dayani, A. Khezri and M.Akhondi // *Journal of Cell and Molecular Research.* -2010. №2 (1). –P. 67-73.
170. Souza C.J. The Booroola (FecB) phenotype is associated with a mutation in the bone morphogenetic receptor type 1 B (BMPRII) gene. / C.J. Souza, C. MacDougall, B.K. Campbell, A.S. McNeilly, D.T Baird. // *J. Endocrinol.* -2001. -№169. –P. 1–6.
171. Souza C.A. Genetic diversity and assessment of 23 microsatellite markers for parentage testing of Santa Inês hair sheep in Brazil. / C.A. Souza, S.R. Paiva, C.M. McManus, H.C. Azevedo e a. // *Genet. Mol. Res.* -2012. –№11. –P. 1217-1229.
172. Sprengel R. The Testicular Receptor for Follicle-Stimulating-Hormone—Structure and functional expression of cloned cDNA. / R. Sprengel, T. Braun, K. Nikolics, D.L. Segaloff, P.H. Seeburg // *Mol. Endocrinol.* -1990. -№4. –P. 525–530.
173. Steel R. G. D. Principles and Procedures of Statistics. / R. G. D. Steel and J. H. Torrie // Second Edition. McGraw-Hill Book Co. Inc. Singapore. -1993.
174. Sudiman J. Bone Morphogenetic protein 15 in the pro-mature complex form enhances bovine oocyte developmental competence. / J. Sudiman, M. L. Sutton-McDowall, L.J. Ritter, M.A. White, D.G. Mottershead, J.G. Thompson, & R.B. Gilchrist // *PLoS One.* -2014. -№9(7).
175. Sunilkumar M.A. Molecular studies on meat quality gene in Bandur sheep. / M.A. Sunilkumar, C.S. Nagaraja, M.R. Jayashankar, N. Fairoze and B.M. Veeregowda // *Journal of Cell and Tissue Research.* -2014. -№14 (1). –P. 4049-4053.
176. Sutiknoa B. Association of Polymorphisms Calpastatin Gene with Body Weight of Local Sheep in Jonggol. / B. Sutiknoa, M. Yaminc and C. Sumantric // *Indonesia Media Peternakan.* -2011. –P. 1-6.

177. Tahmoorespour M. Calpastatin gene polymorphism in Baluchi and Kurdi sheep by SSCP. / M. Tahmoorespour, M.R. Nassiry and A. Javadmanesh // 1stAgric. Biotech.Conf. -2005. –P. 51.
178. Tahmoorespur M. A neural network model to describe weigh gain of sheep from genes polymorphism, birth weight and birth type. / M. Tahmoorespur and H. Ahmadi // Livestock Science. -2012. -№148. –P. 221-226.
179. Tahmoorespur M. PCR-SSCP variation of GH and STAT5A genes and their association with estimated breeding values of growth traits in Baluchi sheep. / M. Tahmoorespur, A. Taheri, H. Gholami and M. Ansary // Animal Biotechnology. -2011. -№22 (1). –P. 37-43.
180. Tamura K. MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. / K. Tamura, G. Stecher, D. Peterson, A. Filipiski, & S. Kumar // Molecular biology and evolution -2013. -№30 (12). –P. 2725-2729.
181. Tapio M. Sheep mitochondrial DNA variation in European, Caucasian, and Central Asian areas. / M. Tapio, N. Marzanov, M. Ozerov, M. Cinkulov, G. Gonzarenko, T. Kiselyova, et al. // Mol Biol Evol. -2006. №23. –P. 1776–1783.
182. Tautz D. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. / D. Tautz, // Nucl. Acids Res. -1989. -№17. –P. 6463-6471.
183. Tautz D. Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes. / D. Tautz, M. Renz // Nucl. Acids Res. -1984. -№12. –P. 4127-4138.
184. Tisdall D.J. Fsh Receptor gene-expression during ovarian follicle development in sheep. / D.J. Tisdall, K. Watanabe, N.L. Hudson, P. Smith, K.P. McNatty // J. Mol. Endocrinol. -199. -№15. –P. 273–281.
185. Tohidi R. Molecular Analysis of Ovine Calpastatin Gene in Six Iranian Sheep Breeds Using PCR-RFLP. / R. Tohidi, G. Elyasi, A. Javanmard, J. Shoja, R. Rezaei and O. Pirahary // J Anim Prod Adv. -2013. -№3(9). –P. 271-277.

186. Warrens, Matthijs (2008), On Association Coefficients for 2x2 Tables and Properties That Do Not Depend on the Marginal Distributions. *Psychometrika*, -2008. - 73. –P. 777-789.

187. Wilson T. Highly prolific Booroola sheep have a mutation in the intracellular kinase domain of bone morphogenetic protein IB receptor (ALK-6) that is expressed in both oocytes and granulosa cells. / T. Wilson, X.Y. Wu, J.L. Juengel, I.K. Ross, J.M. Lumsden, E.A. Lord, K.G. Dodds, G.A. Walling, J.C. McEwan, A.R. O’Connell, et al. // *Biol. Reprod.* -2001. -№64. –P. 1225–1235.

188. Yilmaz O Genetic diversity in nine native Turkish sheep breeds based on microsatellite analysis. / O. Yilmaz, I. Cemal, O. Karaca // *Anim Genet.* -2014. -№45/4. –P. 604-608.

189. Yilmaz O. Polymorphism of the ovine calpastatin gene in some Turkish sheep breeds. // O. Yilmaz, T. Sezenler, N. Ata, Y. Yaman, İ. Cemal, O. Karaca // *Turk J Vet Anim Sci.* -2014. -№38. –P. 354-357.

190. Zhou H. Identification of allelic polymorphism in the ovine leptin gene. / H. Zhou, J.G. Hickford, H. Gong // *Mol Biotechnol.* -2009. -№41 (1). –P. 22-5.

lbccthnf