

УДК 575.174:636

ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СОХРАНЕНИЯ ГЕНОФОНДОВ ДОМЕСТИЦИРОВАННЫХ ВИДОВ ЖИВОТНЫХ

© 2013 г. Ю.А. Столповский

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва, Россия,
e-mail: ustolpovsky@gmail.com

Поступила в редакцию 3 июня 2013 г. Принята к публикации 1 ноября 2013 г.

ВВЕДЕНИЕ

Мировая тенденция индустриализации сельского хозяйства несет в себе множество рисков. Один из них – это сокращение национальных генетических ресурсов или генофондов животных и растений (доктрина продовольственной безопасности РФ, 2010). Включение в мировое сельское хозяйство транснациональных животноводческих индустрий создает опасность сокращения национальных генетических ресурсов сельскохозяйственных видов, зависимость от импорта продовольствия и селекционных достижений, а также угрозу глобализации распространения инфекций и скрытых генетических дефектов. Отсюда следует все возрастающая важность сохранения генофондов локальных сельскохозяйственных видов животных.

Впервые вопрос о сохранении редких и исчезающих пород сельскохозяйственных животных поднял отечественный генетик А.С. Серебровский (1928). Международное признание проблемы датируется 1946 г., когда первая сессия Консультативного комитета по сельскому хозяйству FAO (международная продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных Наций) взяла на себя ответственность по оценке и консервации фонда животных и растений. Одно из значимых современных исследований данного вопроса было проведено в рамках рабочего семинара FAO/ILRI (ILRI, 1999) по идентификационным методологиям оценки ценности потенциальных

генетических ресурсов животных (AnGR) и последующих инициатив ILRI (Программы по экономике сохранения и устойчивому использованию – Economics of AnGR Conservation and Sustainable Use Programme).

В настоящее время проблемы контроля и управления породами сельскохозяйственных животных приобрели международное значение, поскольку затрагивают многие страны мира, особенно обладающие большой территорией, различными агроэкологическими и экономическими условиями. Свидетельство тому – международная конвенция о биоразнообразии, принятая на форуме «Повестка дня на XXI в.». В конвенции подчеркивается значение сохранения и регионального использования генетических ресурсов для продовольственной безопасности планеты (Конвенция ..., 2002).

Сохранение генетических ресурсов местных пород животных мировое сообщество тесно связывает с биологизацией и устойчивым развитием сельского хозяйства: необходимостью сохранения культурных традиций и агроландшафтов в мире и его отдельных регионах, а также здоровьем нации и качеством жизни в целом. В научном мире аргументы в пользу сохранения генофонда локальных пород делятся на экономико-биологические, культурно-исторические и научные. Последние связаны с исследованиями в области генетики, физиологии, биохимии, иммунологии, морфологии и т. д. Изучение местных пород с древним происхождением может вскрыть механизмы эволюции и

коэволюции, онтогенеза, поведения, естественного и искусственного отбора.

Отдельные ученые и научные коллективы отмечали опасность все ускоряющегося процесса эрозии генофонда и оскудения видового состава биосферы. Для того чтобы предотвратить исчезновение видов, в том числе пород животных и сортов растений одомашненных видов, и сохранить возможность их восстановления или использования в будущем, началось формирование проектов по созданию хранилищ семян растений, соматических и половых клеток различных животных и растений (Вепренцев, Ротт, 1991; Алексанян, 2003; FAO, 2000, 2009). Сегодня генные банки, преимущественно растений, имеют 140 стран мира; наиболее известный среди них международный арктический генбанк на о. Шпицберген. Если генетические ресурсы растений относительно легко сохраняются в генбанках, то задача сохранения ресурсов животноводства значительно более трудная, прежде всего из-за биологических и технических условий.

В 2007 г. международное сообщество приняло первый план глобальных действий и Интерлакенскую декларацию (ИД) о генетических ресурсах животных. ИД включает в себя 23 стратегических приоритета, направленных на борьбу с эрозией генетического многообразия животных и устойчивое использование их генетических ресурсов (FAO, 2007). Наиболее полная информация о генетическом разнообразии domesticированных видов на глобальном уровне собрана в базах данных FAO: DAD-IS и DAGRIS (<http://fao.org/dad-is>). На сегодняшний день известны данные о 7616 породах, из них 6536 определены как местные, а 1080 – как трансграничные. Среди всех пород domesticированных видов 38 % находятся вне зоны риска, 9 % исчезли, 20 % находятся в «состоянии опасности», т. е. численность самок находится в пределах 100–1000, а самцов 5–20 голов, не известно состояние у 36 % пород (FAO, 2010).

Очевидно, для того чтобы сохранить породы животных, фундаментальным условием становится определение методов и принципов выявления их генетического своеобразия. Исследования генетической структуры локальных пород различных видов сельскохозяйственных животных с помощью популяционно-генетических

Генофонд – совокупность всех генов скрещивающейся популяции (в англоязычной литературе – gene pool). Термин «генофонд» введен А.С. Серебровским (1928 г.). **Генетические ресурсы** – генетическое разнообразие, которое сохраняется внутри вида, включая разнообразие на уровне ДНК.

Генетические ресурсы сельскохозяйственных животных – это породы, породные группы, популяции, сформированные в процессе одомашнивания внутри каждого вида, используемого для производства продуктов питания, а также в сельском хозяйстве, вместе с их ближайшими дикими родственниками.

Понятие «Устойчивое развитие» введено в 1989 г. (sustainable development). Главный смысл этого термина заключается в обеспечении такого развития, которое не ставит под угрозу жизнеобеспечение будущих поколений, природные системы, водные ресурсы, почву и живые организмы, т. е. все системы, от которых зависит жизнь на Земле.

Впервые понятие о породе животных возникло в XII в., когда человек стал сознательно прибегать к скрещиванию животных. **Породой** следует называть целостную группу животных одного вида, созданную трудом человека в определенных социально-экономических условиях, имеющую общую историю развития и происхождения, общность к требованиям технологии производства и природным условиям и отличающуюся от других пород характерными признаками продуктивности, экстерьера, интерьера и стойко передающую свои качества потомству.

методов необходимы для создания генетически обоснованных программ по выявлению генетической изменчивости в целях дальнейшего сохранения и использования, в том числе для нужд как современного агропромышленного комплекса, так и традиционного животноводства. Мировой и отечественный опыт показывают, что потеря породного разнообразия оказывается не только утратой уникального и бесценного генетического разнообразия, но и сужением генетического потенциала, принципиально ограничивающего возможности селекционной работы, породообразовательного процесса в настоящем и будущем (Иванов, 1924, 1970; Серебровский, 1928; Лобашев, 1954; Maijala, 1970; Глембоцкий, Копыловская, 1972; FAO/UNER,

1981–2009; Жебровский и др., 1983; Simon, 1984; Беляев, 1987; Bodo, 1989; Уханов и др., 1993; Эрнст, Дмитриев, 1994; Алтухов, 1995; Столповский и др., 1997; Паронян, Прохоренко, 2008; Петрини и др., 2012; FAO, 1984–2012).

КОНЦЕПЦИИ СОХРАНЕНИЯ ГЕНОФОНДОВ ДОМСТИЦИРОВАННЫХ ВИДОВ

Отсутствие фундаментальных знаний, стратегий и законов о сохранении генетических ресурсов животных препятствует согласованным действиям на региональном, федеральном и международном уровнях, формированию надежных и современных механизмов сохранения и управления породным разнообразием и пороодообразовательным процессом в мире и Российской Федерации в частности.

Главными условиями устойчивого сохранения национальных генетических ресурсов являются: наличие организационной структуры, отвечающей за сохранение отечественного породного разнообразия, федеральных законов, программы о генофондах пород животных и сортов растений. К основным задачам относятся: проведение генетического мониторинга, каталогизация и паспортизация, создание компьютерных баз данных, генофондных и коллекционных хозяйств, генетических банков, генетико-селекционных планов сохранения и управления породами, а также учреждение зон традиционного аграрного хозяйствования.

Современная стратегия при селекции местных (локальных, аборигенных, эндемичных, национальных, аутохтонных) пород животных сводится к двум направлениям.

1. Селекция на улучшение локальных пород с использованием различных вариантов скрещивания с коммерческими (заводскими) породами: вводное (грединг и апгрединг), межпородное (фесткроссинг, беккросс), породно-линейное (топкроссинг) создание синтетических популяций планируемой кровности.

2. Селекция, направленная на сохранение и поддержание генофонда породы с широкой изменчивостью. Основной метод при сохранении местных пород – чистопородное разведение. Критериями отбора в генофондном стаде (породе) должны быть признаки, которые не проти-

воречили бы сохранению данной популяции, ее генотипической и фенотипической структуре. Наиболее общими критериями при сохранении локальных пород являются: жизнеспособность, адаптивность, состояние здоровья, воспроизводительные способности, а также уникальный генетический полиморфизм на молекулярном и морфологическом уровнях.

При сохранении породы в качестве потенциального материала для последующего использования в селекции необходимо сберечь весь ее генофонд, поскольку мы либо не знаем, либо лишь предполагаем, какими именно генами или их сочетаниями определяются хозяйственно важные свойства породы, и тем более, что окажется полезным при появлении новых селекционных задач или при изменении технологических условий.

На рис. 1 представлен результат работы международных экспертов Продовольственной организации ООН (ФАО), посвященной сохранению и управлению генетическими ресурсами животных в отдельных государствах.

СОСТОЯНИЕ ГЕНОФОНДОВ ДОМСТИЦИРОВАННЫХ ВИДОВ И ПОРОДООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ЦЕНТРЫ В РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Основателем современных представлений о центрах доместикации растений и животных, зарождения аграрной цивилизации является Н.И. Вавилов. Он впервые определил как глобальную задачу необходимость мобилизации генетических ресурсов всех культурных растений и их сородичей для нужд селекции (Вавилов, 1935, 1965). В настоящее время на территории Российской Федерации разводится более 400 пород. Официально в МСХ РФ на 01.01.2011 зарегистрировано 412 пород, 126 типов, 162 кросса, 177 линий, относящихся к 44 видам сельскохозяйственных животных – млекопитающих, птиц, рыб и насекомых (Государственный реестр ..., 2011).

Наибольшее число пород в виде на территории России зарегистрировано у собак (56 пород), далее по убыванию: кур (53), лошадей (44), овец (44), рыб (36), крупного рогатого скота (35), гусей (25), свиней (22), американских норков (15). Доля исконно российских пород,



Рис. 1. Информация, необходимая для определения стратегии контроля над генетическими ресурсами животных (ФАО, 2007).

т. е. выведенных в России, среди общего количества разводимых в РФ (2010 г.) колеблется от 27 % (куры) до 70 % (овцы, лошади) и 85–91 % (козы и карпы) (см. рис. 2).

С 1990 г. по 2010 г. в России численность сельскохозяйственных животных уменьшалась. Так, поголовье крупного рогатого скота сократилось на 36 млн 21 тыс., или на 63,2 %, лошадей на 1 млн 269 тыс., или 49,5 %, свиней на 22 млн 151 тыс., или на 57,9 %, овец и коз на

36 млн 651 тыс., или на 63 %, птицы на 322 млн, или на 49 %.

Снижение численности привело к сокращению породного разнообразия: исчезли как малочисленные ранее завезенные импортные, так и отечественные породы, а также повысилась вероятность генетической эрозии за счет снижения внутри- и межпородного генетического разнообразия.

Для выявления отечественных центров породообразования проанализировано происхождение 198 пород российской селекции 33 сельскохозяйственных видов, представленных в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию ФГУ «Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений» МСХ Российской Федерации. Это позволило оценить географические закономерности распределения отечественных пород по 66 регионам Российской Федерации (см. рис. 3).

В результате анализа сформированных пород на территории Российской Федерации выделено 5 основных центров с наибольшим количеством выведенных пород:

– Северно-европейский (Ленинградская область);

Генетический банк или банк генов:

1) набор генов определенного организма, полученных в составе рекомбинантных ДНК; 2) коллекция клеточных культур, замороженной спермы, яйцеклеток, эмбрионов, ДНК и т. д., в наибольшей степени представляющая генотипы определенного вида и сохраняемая с этой целью.

Два основных метода сохранения:

ex situ и **in situ**. Первый – криогенное хранение спермы, ооцитов, эмбрионов, ДНК, а также животных, содержащихся в лабораторных условиях или зоопарках. Второй – поддержание живущего поголовья локальных животных, главным образом в первоначальных условиях их среды обитания.

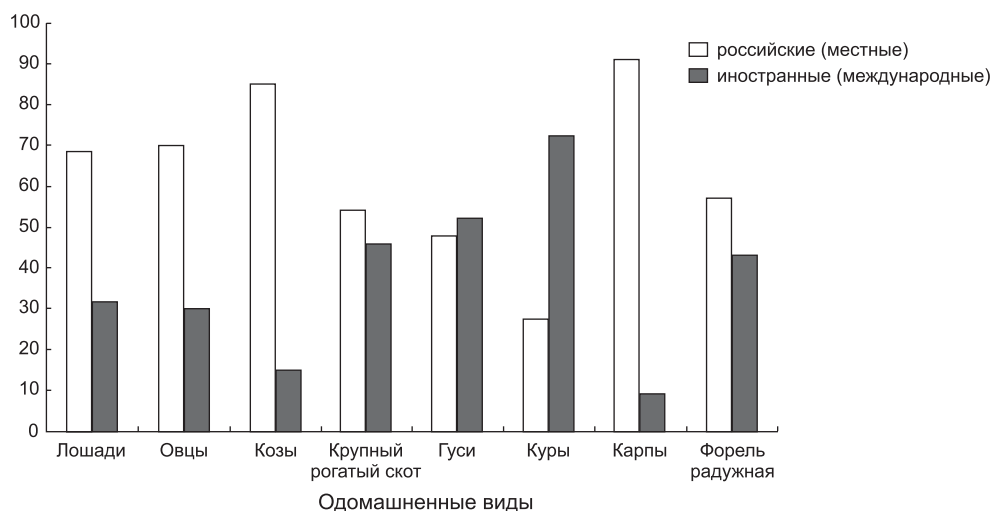


Рис. 2. Соотношение российских (местных) и иностранных (международных) пород, зарегистрированных в Госреестре РФ (%), 2011 г.



Рис. 3. Центры пороодообразования в России на основании данных по 33 доместифицированным видам животных.

- Центрально-европейский (Московская, Воронежская, Кировская области);
- Южно-европейский (Краснодарский, Ставропольский края, Ростовская область);
- Кавказский (Дагестан, кавказские республики РФ);
- Западно-сибирский (Алтай и Тыва).

Уникальность российского генофонда местных пород обусловлена тем, что среди 33 видов одомашненных животных 198 пород представлено породами российской селекции – около 2,5 % мирового породного разнообразия. В настоящее время доля российских местных пород среди всех доместифицированных

Местные (локальные) породы – породы, которые встречаются только в одной стране

Трансграничные породы – породы, которые встречаются более чем в одной стране. Они подразделяются на:

региональные трансграничные породы: трансграничные породы, которые встречаются только в одном из 7 регионов, определенных в SoW-AnGR;

международные трансграничные породы: трансграничные породы, которые встречаются в нескольких регионах по классификации SoW-AnGR.

Регионы по классификации SoW-AnGR: Африка, Азия, Европа и Кавказ, Латинская Америка и Карибский бассейн, Ближний и Средний Восток, Северная Америка, юго-западная часть Тихого океана (7 регионов).

видов, разводимых в РФ, составляет 49 %, международных трансграничных – 51 %. Выявленные условные центры породообразования являются исторически сложившимися «точками роста и сохранения» как породного разнообразия, так и скрытой генетической изменчивости.

МОНИТОРИНГ И УПРАВЛЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИМИ РЕСУРСАМИ ЖИВОТНЫХ

Сегодня нет достаточной информации относительно истинного уровня генетической изменчивости внутри большинства видов домашних животных, что затрудняет определение генетической ценности многочисленных популяций, поиск центров «скрытой» генетической изменчивости, а также принятие научно обоснованных решений по сохранению внутри- и межпородной изменчивости среди генофондов пород domesticированных видов. К наиболее

распространенным методам и способам мониторинга генетических ресурсов животных относятся: а) зоометрический; б) селекционный; в) генетический; г) популяционный.

Генетический мониторинг – долговременное слежение за состоянием популяционных генофондов вида (породы), оценка и прогнозирование их динамики во времени и пространстве, определение пределов допустимых изменений.

Генетическая изменчивость – изменчивость, обусловленная взаимодействием и различным проявлением генетических факторов. Изменчивость в генетическом составе особей между породами и видами; наследуемая генетическая изменчивость внутри и между популяциями.

Биохимические маркеры – маркеры определенного структурного гена, выявляемые с помощью методов гистохимического окрашивания.



Рис. 4. Разнообразие мастей сельскохозяйственных животных на примере эфиопских коз.

Мониторинг генетической изменчивости занимает центральное место в проектах по сохранению пород одомашненных видов в течение длительного времени. Стада сельскохозяйственных животных обладают значительной изменчивостью. Морфологическая изменчивость (дискретная и непрерывная) по масти, телосложению, росту, массе и т. п. характеризуется огромным размахом. Особенно это разнообразие заметно у локальных животных, у которых индивидуальная изменчивость очень высока (рис. 4).

Если исследования метрических признаков имели широкое распространение, то исследования фенотипической изменчивости (фенов) не так популярны в животноводстве, но становятся весьма актуальными в программах сохранения (FAO, 2007). Для учета и первичного анализа генетически детерминированных альтернативных дискретных признаков (фенов) Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков (1973) предложили фенетический подход, который активно используется при изучении различных обитающих в природе видов, и может быть применен на сельскохозяйственных животных. Фены носогубного зеркала, краниологические, экстерьерные, окраски, этологические, биохимические и т. п. позволяют оценить генетические особенности группы особей, выявить изменчивость популяции на различных уровнях, реконструировать микрофилогенез популяций (Фенетика ..., 1988), что в конечном счете помогает эффективнее контролировать сохранение фенотипической и генетической структуры генофонда (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973, 2009; Яблоков, 1980).

Значительное количество данных по генетической изменчивости сельскохозяйственных животных получено на молекулярном уровне. Выявлен полиморфизм поверхностных антигенов эритроцитов, сывороточных белков и ферментов тканей, эритроцитов (биохимические маркеры) и др. (Hunter *et al.*, 1957; Nevo, 1987; Nevo, Beiles, 1989).

В настоящее время только у крупного рогатого скота описано 13 эритроцитарных систем групп крови, только в одной В-системе различают около 1000 феногрупп, 17 полиморфных белков и ферментов сыворотки крови и 23 полиморфных локуса в эритроцитах и лейкоцитах. Итого 40 полиморфных систем, не считая ло-

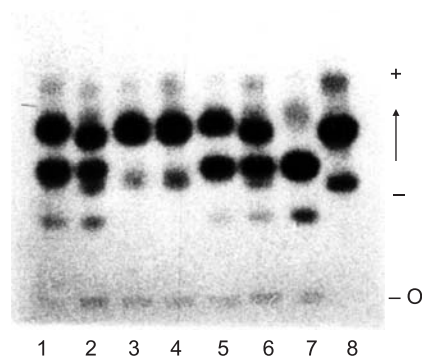


Рис. 5. Изофермент фосфоглюкомутаза I (PGM-I) серого степного (украинского) скота.

Фенотипы: 1 – ВХ; 2 – АВ; 3 – АА; 4 – АА; 5 – ВХ; 6 – АВ; 7 – ВВ; 8 – АА.

кусов главного комплекса гистосовместимости, белков молока, ферментов тканей, антигенов, белков, ферментов спермы, аллотипов сывороточных гликопротеинов, иммуноглобулинов, полиморфизма ДНК (рис. 5).

Перечисленные полиморфные системы успешно применяли для генетической паспортизации, контроля происхождения, при анализе генетической структуры и изменчивости популяции, оценке степени генетического сходства или различия пород, стад, линий животных, изучении их филогенеза (Сороковой и др., 1976; Глазко, 1985; Букаров, 1995; Попов, Иванов, 1999; Харченко, Глазко, 2006; Марзанов и др., 2008).

Важно подчеркнуть, что информация о генетической изменчивости существенна для разработки стратегий по оптимизации сохранения и использования генофондов животных. Принято считать, что новые молекулярные инструменты могут дать возможность идентифицировать гены, участвующие в формировании многих признаков, включая адаптивные признаки и полиморфизм, приводящий к функциональным генетическим вариантам (QTN – нуклеотиды количественных признаков – Quantitative Trait Nucleotides). Фенотипическое описание животных обеспечивает достаточно грубую оценку средних значений по функциональным вариантам генов, присутствующих у данных индивидуумов или популяций. При отсутствии для большинства пород надежных фенотипических и QTN данных, наиболее быстрой и рентабельной оценкой генетического разнообразия является генотипирование полиморфных участков

ДНК одновременно по многим локусам. Такой подход оказывается полезным при исследовании происхождения domesticированных видов, их последующей миграции, так же, как при получении информации по эволюционным взаимосвязям между их различными группами (филогенетические деревья) и установления географических областей скрещиваний между популяциями, имеющими разное генетическое происхождение.

В связи с вышесказанным мониторинг сельскохозяйственных популяций должен отвечать трем основным требованиям. Во-первых, способствовать сохранению качественного разнообразия и структуры генофондов пород (популяций). Во-вторых, иметь дело с генетическими системами, данные по изменчивости которых можно использовать при подборе генотипов таким образом, чтобы добиться их репрезентативности при минимальной численности. В-третьих, методы мониторинга должны дополнять друг друга, сочетать в себе относительную простоту и воспроизводимость с наибольшей результативностью.

Сочетания фенотипов, аллелей структурных генов, полилокусных спектров последовательностей ДНК позволяют надежно дифференцировать породы, выделять породоспецифические признаки, породоспецифические аллели структурных генов, отслеживать изменения генетического разнообразия во времени и пространстве.

ДНК-МАРКЕРЫ В ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Новый класс генетических маркеров появился в середине 80-х годов XX столетия после разработки методов прямой оценки полиморфизма участков ДНК благодаря развитию методов выделения, клонирования и рестрикции генов. Решающую роль в становлении и развитии ДНК-маркеров сыграло открытие полимеразной цепной реакции (ПЦР – PCR). В популяционной генетике широкое использование получили методы прямого исследования полиморфизма различных участков ДНК. Совокупность этих методов, получивших название ДНК фингер-

принтинг, широко используется для решения задач в различных областях биологии. В ДНК фингерпринтинге предусматриваются две основные стратегии:

1) «классический» фингерпринтинг, основанный на ДНК гибридизации;

2) ПЦР-анализ, заключающийся в амплификации специфичных ДНК последовательностей *in vitro* с помощью специфичных или неспецифичных олигонуклеотидов (праймеров) и термостабильной ДНК-полимеразы с последующим электрофоретическим разделением амплифицированных фрагментов и определением молекулярного полиморфизма посредством различных методов окрашивания полученных ДНК фрагментов (Mullis, Faloona, 1987; Saiki *et al.*, 1988).

Для оценки уровня полиморфизма генома, генетического разнообразия и паспортизации сельскохозяйственных животных используют мультилокусные и монолокусные ДНК-маркеры. К последним относятся микросателлиты и маркеры, основанные на тестировании однонуклеотидных замен, в частности:

STS (меченый сайт последовательности – Sequence Tagged Site) является ДНК последовательностью, которая встречается в геноме только один раз в известном месте. Они не обязательно бывают полиморфными и используются для построения физических карт.

Полимеразно-цепная реакция – метод получения большого числа копий (порядка миллиона) небольшого фрагмента матричной ДНК (размером от 5 до нескольких тысяч нуклеотидов).

ДНК-фингерпринтинг, или геномная дактилоскопия – идентификация на основе молекулярного генотипирования гипервариабельных участков генома.

Генетический потенциал – в селекции сельскохозяйственных животных под данным термином подразумевают способность особи проявлять высокий уровень развития признака в благоприятных условиях среды.

Секвенирование – расшифровка нуклеотидных последовательностей ДНК.

Генетический маркер – детерминирует фенотипический признак, используемый для генетического картирования и индивидуальной идентификации организмов или клеток.

Микросателлиты или SSR (Simple Sequence Repeats), или STR (Simple Tandem Repeats) состоят из участков ДНК длиной в 2–6 нуклеотидов (пар оснований – п.о., или base pairs – bp), повторенных много раз по типу тандема (например САСАСАСАСАСАСА). Они распространены по всему эукариотическому геному. Полиморфизмы могут быть визуализированы на секвенирующем геле и при наличии автоматического ДНК секвенатора, позволяющего анализировать с высоким выходом большое количество образцов (Litt, Luty, 1989). Микросателлиты гипервариабельны; они часто имеют десятки аллелей по одному локусу, отличающихся один от другого по количеству повторов. Они еще остаются маркерами выбора для изучения разнообразия, так же, как и для анализа происхождения и картирования локусов количественных признаков (QTL), хотя в настоящее время микросателлиты могут быть заменены в результате развития методов микроматриц (или чипов) для анализа SNP. FAO опубликовала рекомендации по ряду микросателлитных локусов для их использования в целях изучения изменчивости главных сельскохозяйственных видов, которые были разработаны ISAG–FAO Консультативной группой по генетическому разнообразию животных (см. DAD-IS библиотеку <http://www.fao.org/dad-is/>).

Минисателлиты обладают теми же характеристиками, что и микросателлиты, но повторы по своей длине содержат от десяти до нескольких сотен пар оснований (bp). Микро- и минисателлиты известны также, как VNTR (варьирующее количество тандемных повторов – Variable Number of Tandem Repeats).

Согласно принятому определению (Brookes, 1999), SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms), это однонуклеотидные позиции в геномной ДНК, для которых в популяции имеются различные варианты последовательностей (аллели). SNP являются вариантами по одному нуклеотиду, которые не меняют общую длину ДНК последовательности в этом регионе. SNP возникают по всему геному. Они находятся в изобилии и представлены с частотой один SNP на каждые 1000 п.о. в геноме человека. Большинство SNP локализуется в некодирующих областях и не имеют прямого влияния на фенотип индивидуума. Однако некоторые SNP, располагающиеся

в экспрессирующихся последовательностях или областях, влияющих на экспрессию генов (промоторы, энхансеры), могут индуцировать изменения в структуре белка или регуляции. Внедряя в практику животноводства ДНК-маркеры данного типа, можно проводить точную идентификацию генотипов животных, несущих желательные фенотипические особенности, и на их основе вести селекцию. Таким образом возможно более рационально использовать генетический потенциал сельскохозяйственных животных.

Большинство известных на сегодня молекулярно-генетических маркеров продуктивности выявлено у крупного рогатого скота (КРС). Многие из них связаны с показателями молочной продуктивности. С помощью ПЦР-ПДРФ, наиболее распространенного метода типирования SNP, анализируется полиморфизм генов: каппа-казеина (CSN3), пролактина (PRL), соматотропина (GH), бета-лактоглобулина (BLG), диацетил-глицерин О-ацилтрансферазы (DGAT1), гена рилизинг фактора (гипоталамического фактора транскрипции – PIT-1) и других генов у различных пород КРС.

В Польше подобные работы проводились на черно-пестрой и джерсейской породах (Dybus *et al.*, 2005; Komisarek, Dorynek, 2006), в Германии – на немецкой голштинской породе КРС (Kaure *et al.*, 2007), в Италии – на нескольких итальянских породах (Fontanesi *et al.*, 2007). В России изучается связь полиморфизма генов гормона роста и пролактина с содержанием жира в молоке (Лазебная и др., 2011), а также аллельный полиморфизм гена каппа-казеина CSN3 (Sulimova *et al.*, 2007). В Индии исследовали местный скот по генам DGAT1 и ABCG2 (Tantia *et al.*, 2006). *Bos indicus* был генотипирован в Бразилии по генам DGAT1 и LEP (Souza *et al.*, 2010). Подобные работы по генотипированию различных пород проводятся учеными других стран: Бельгии (Grisart *et al.*, 2004), Иордании (Jawasreh *et al.*, 2009), Ирана (Mohammadabadi *et al.*, 2010), Словацкой Республики (Moravčíková *et al.*, 2012), Турции (Akis Akad *et al.*, 2012).

Ген лептина исследуют на взаимосвязь с мясной продуктивностью и репродуктивными показателями (Lusk, 2007; Sharifzadeh, Doosti, 2012). Также в связи с ассоциацией с показателями качества мяса у различных сельскохозяй-

зайственных животных изучаются гены *RORC*, *SCD*, *GH*, *TG* (Ward *et al.*, 1998; Matsushashi *et al.*, 2011).

С помощью данного типа маркеров ведутся исследования широко распространенного заболевания КРС – комплексного порока позвоночника (CVM), проявление которого связано с миссенс-мутацией в гене *SLC35A3* крупного рогатого скота, и BLAD-синдрома КРС, проявляющегося при наличии точечной мутации в кодирующей части аутосомного гена *CD 18* (Kehrli *et al.*, 1990; Kanael *et al.*, 2005; Марзанов и др., 2013).

Изучается полиморфизм ДНК-маркеров и их влияние на показатели мясной продуктивности у свиней различных пород. Изучаются гены гамма-субъединицы протеинкиназы А (*PRKAG3*), гипофизарного транскрипционного фактора (*POU1F1*), рецептора меланокортина 4 (*MC4R*), инсулиноподобного фактора роста 2, гены наследственных заболеваний (*Ryr1* и *KPL2*) (Kim *et al.*, 2004; Song *et al.*, 2005).

Значимым показателем при разведении сельскохозяйственных животных являются их репродуктивные качества, которые оцениваются генотипированием по гену *ESR* (Szreder, Zwierzchowski, 2004; Santana *et al.*, 2006).

У овец породы австралийский меринос был выявлен однонуклеотидный полиморфизм на 10-й хромосоме, коррелирующий с комолым фенотипом (Dominik *et al.*, 2011).

С помощью другого метода детекции SNP – SSCP, эффективного, в частности, для поиска новых однонуклеотидных замен в ДНК, изучался ген лептина у овец и азиатского буйвола (Barzehkar *et al.*, 2009; Kale, Yadav, 2013).

В 2004 г. в США стартовал проект по геномной селекции крупного рогатого скота. С помощью генетического анализатора Illumina был осуществлен ресиквенс геномов 392 животных 14 пород КРС. В результате ресиквенса было выявлено 444792 SNPs, из которых отобрали 54000 SNPs с высокой степенью детектирования. С 2007 г. началось практическое использование SNP-чиповой технологии, после того как удалось сконструировать чип под названием SNP50 Bead Chip (Matukumalli *et al.*, 2009). Так, с использованием вышеуказанного микрочипа был проведен анализ 14 пород лошадей и 18 эволюционно родственных видов, было выяв-

лено более 54000 полиморфных SNP (McCue *et al.*, 2012).

За последние пять лет опубликован обширный материал по геномной селекции (Wiggans *et al.*, 2011; Dekkers, 2012). Мировой тренд – замена существующих SNP-чипов на чипы, включающие каузальные SNP, что повысит точность и упростит методы геномной селекции (Bauer, 2011; Liu *et al.*, 2013).

Среди мультилокусных ДНК-маркеров наиболее известны AFLP (Amplified fragment length polymorphisms) и ISSR (Inter-Simple Sequence Repeat) (Zietkiewicz *et al.*, 1994; Vos *et al.*, 1995). Микросателлитные последовательности окружают многие гены и могут быть использованы как якорные последовательности к этим генам. AFLP и ISSR маркеры не требуют предварительного клонирования и секвенирования фрагментов для подбора праймеров, сочетают в себе высокую информативность, относительную простоту и оперативность анализа.

Использование мультилокусного межмикросателлитного анализа (ISSR-PCR) совместно с методом к-кластеризации популяционных структур стало основой для создания ряда тестов молекулярно-генетической экспертизы и исследования популяционной структуры доместицированных видов животных. С помощью ISSR-маркеров показаны возможности анализа сходства и различия генофондов видов, пород (внутрипородных групп), их идентификации и наглядной оценки консолидированности, чистопородности и генеалогических связей (Столповский и др., 2010).

На рис. 6 показаны полилокусные спектры ISSR маркеров с использованием двух праймеров, (AG)₉C и (GA)₉C, у 9 отечественных пород крупного рогатого скота.

Информацию о популяционных частотах фрагментов ДНК изученных пород можно использовать в целях выяснения филогении пород. Согласно принципу популяционных систем, сформулированному в работах Ю.П. Алтухова и Ю.Г. Рычкова (1970), генетическое разнообразие современных популяций соответствует некоторой предковой «прапопуляции», генофонд которой можно условно назвать «протогенофондом». Для реконструкции протогенофонда предложено использовать усреднение частот генов по всем изученным популяциям. В со-

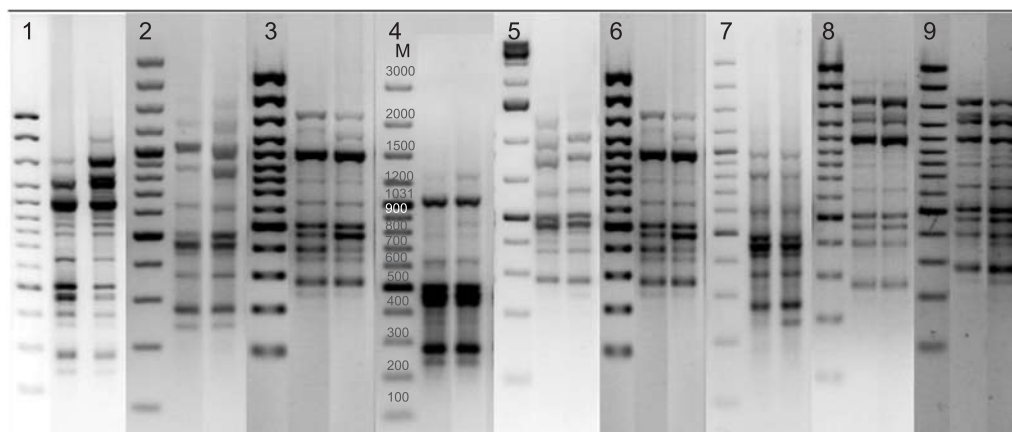


Рис. 6. ISSR-фingerprint 9 пород крупного рогатого скота.

1 – бестужевская; 2 – бурая швицкая (кавказский тип); 3 – голштинофризская; 4 – калмыцкая; 5 – костромская; 6 – черно-пестрая; 7 – серый степной скот; 8 – ярославская; 9 – якутская.

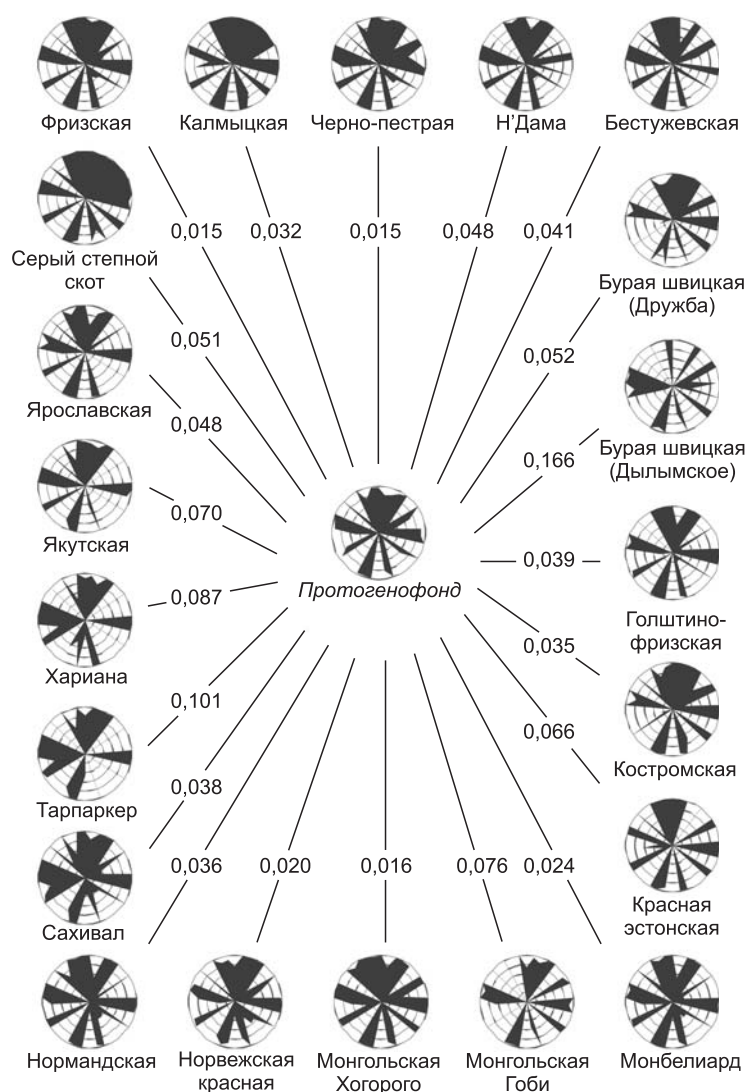


Рис. 7. Полигоны, построенные на основании полиморфизма, выявленного по праймеру (AG)₉C у 19 пород и одного селекционного типа крупного рогатого скота.

ответствии с этим принципом был построен протогенофонд крупного рогатого скота, куда включены породы *Bos taurus* и *Bos indicus*.

На рис. 7 показаны полигоны изученных пород крупного рогатого скота, полученные на основании полиморфизма, выявленного по AG-ISSR маркерам. Из всех исследуемых популяций наибольшее сходство с протогенофондом имеют породы: фризская (0,015), черно-пестрая (0,015) и монгольская порода хогорого (0,016). Полученный результат соответствует филогенезу вышеуказанных пород.

Сравнительный анализ полиморфизма ISSR-маркеров позволил обнаружить группы фрагментов ДНК, дифференцирующие виды одомашненных животных (рис. 8). Совокуп-

ность выделенных фрагментов может рассматриваться как ДНК «штрихкод» геномов шести видов domesticированных животных (верблюдов, коз, овец, свиней, яков, крупного рогатого скота), а также использоваться для описания генофондов видов, их внутривидового разнообразия.

На основании данных по ISSR-маркерам с помощью программы Structure v2.2. была показана возможность для проведения кластеризации 6 одомашненных видов: верблюда (тувинский верблюд), козы (советская мясошерстная порода), овцы (романовская), яка (тувинский сарлык), крупного рогатого скота (серая украинская), свиньи (дюрок), а также 4 пород крупного рогатого скота (рис. 9)

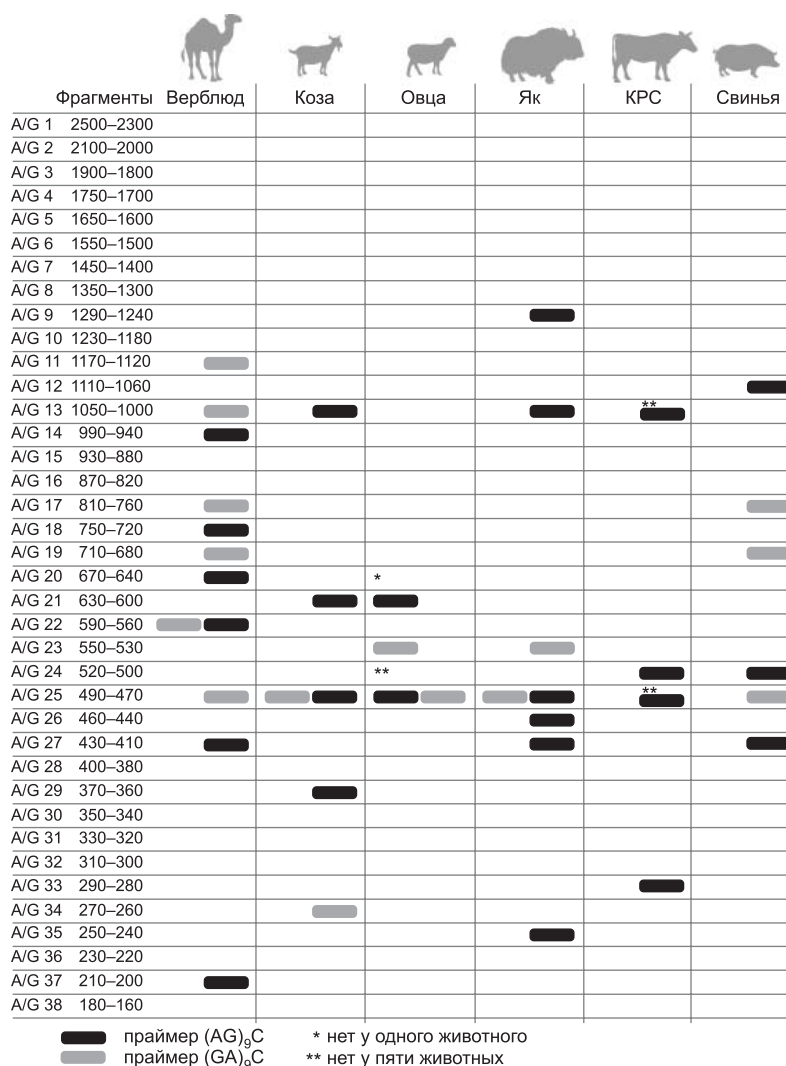


Рис. 8. Межвидовые различия по ISSR-маркерам у 6 сельскохозяйственных видов.

Приведены результаты, полученные с помощью праймеров (AG)₉C и (GA)₉C.

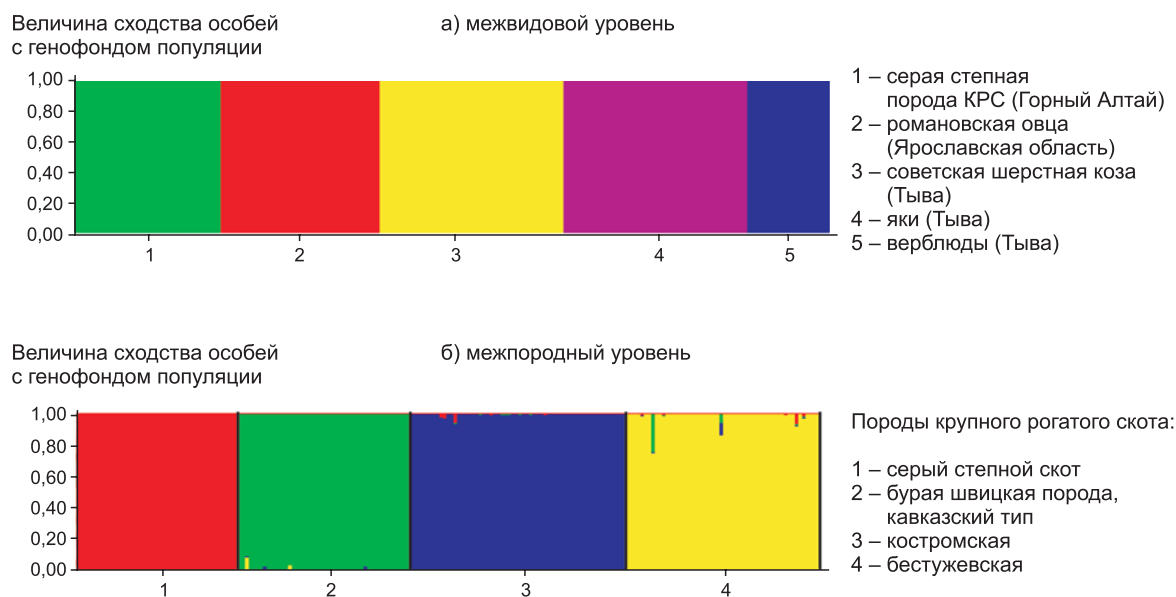


Рис. 9. Результаты анализа генофондов на основе популяционно-статистической обработки данных ISSR-фингерпринтинга с использованием программы Structure v2.2.

а – на межвидовом уровне, для 5 domesticированных видов животных; б – на межпородном уровне, для 4 пород крупного рогатого скота.

Каждая особь представлена на гистограмме единственным вертикальным столбиком. Во всех случаях особь или группа животных после анализа Structure v2.2 присоединялась к популяционной структуре своего вида и породы. Предложенный метод оценки популяционной структуры имеет универсальный характер при условии выявления достаточно информативного мультилокусного спектра ДНК-маркеров.

На примере ISSR-фингерпринтинга показано, как можно использовать полилокусные ДНК-маркеры для молекулярно-генетической экспертизы, оценки популяционной структуры, идентификации, установления сходства и сохранения генофондов domesticированных видов животных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сохранение и управление биоразнообразием, в том числе генофондами одомашненных видов, требует системного контроля определенных популяционно-генетических параметров. На примере сельскохозяйственных животных показан алгоритм действий для анализа меж- и внутривидовой генетической изменчивости, который позволяет осуществлять:

- проведение молекулярно-генетической экспертизы по видовой и породной принадлежности животных;
- определение характеристик генетических структур породы, популяции: их однородности, консолидированности, «чистоты», а также соответствия отдельных особей генофонду породы;
- выявление совокупности животных, наиболее близких как к «прагенофонду», так и к современному генофонду породы;
- определение генеалогических связей между популяциями, оценка их внутри- и межпопуляционных взаимоотношений;
- проведение генетической оценки для различных признаков продуктивности.

Сохранение многообразия пород, внутривидовой генетической изменчивости сельскохозяйственных животных связано с проблемой продовольственной безопасности как отдельного государства, так и всего мира в целом. На современном этапе развития общества формируется международная система защиты, контроля, исследования и управления ресурсами генофондов domesticированных видов животных. Потеря генетического разнообразия и снижение адаптивной пластичности – два краеугольных камня

при сохранении локальных пород животных. Теоретическое и практическое решение этой научно-социальной проблемы связано с необходимостью использования методов различных научных дисциплин, от молекулярной и популяционной генетики до зоотехнии геномной и традиционной селекции.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексанян С.М. Государство и биоресурсы. СПб.: РАСХН, ВНИИР им. Н.И. Вавилова, 2003. 180 с.
- Алтухов Ю.П. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения // Генетика. 1995. Т. 31. № 10. С. 1333–1357.
- Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость // Журн. общ. биологии. 1970. Т. XXXI. № 5. С. 507–526.
- Беляев Д.К. Проблемы и перспективы исследований по генетике и селекции животных // Генетика. 1987. Т. 23. № 6. С. 937–946.
- Букаров Н.Г. Использование полиморфизма антигенов эритроцитов и главного комплекса тканевой совместимости в разведении и совершенствовании крупного рогатого скота: Дис. ... д-ра биол. наук. Дубровицы, 1995. 300 с.
- Вавилов Н.И. Избранные труды. М.; Л., 1965.
- Вавилов Н.И. Селекция как наука. Теоретические основы селекции растений. М.; Л., 1935.
- Вепринцев Б.Н., Ротт Н.Н. Стратегия сохранения животного и растительного мира земли // Консервация генетических ресурсов. Пушино, 1991. С. 5–18.
- Глазко В.И. Биохимическая генетика овец. Новосибирск: Наука, 1985. 167 с.
- Глембоцкий Я.Л., Копыловская Г.Я. Проблемы сохранения генофонда сельскохозяйственных животных // Животноводство. 1972. № 6. С. 59–61.
- Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. МСХ РФ. Т. 2. Породы животных / Отв. Х.А. Амерханов. М.: МСХ РФ, 2011. 151 с.
- Жебровский Л.С., Бабуков А.В., Иванов К.М. Генофонд сельскохозяйственных животных и его использование в селекции. Л.: Колос, 1983. 350 с.
- Иванов М.Ф. Избранные сочинения. М.: Сельхозгиз, 1970. 350 с.
- Иванов М.Ф. Породы сельскохозяйственной птицы. М.: Экон. жизнь, 1924. 40 с.
- Конвенция о биологическом разнообразии. Текст и приложения. Женева: Швейцария, Секретариат КБР, 2002. 34 с.
- Лазебная И.В., Лазебный О.Е., Рузина М.Н. и др. Полиморфизм генов гормона роста bGH и пролактина bPRL и изучение его связи с процентным содержанием жира в молоке у коров костромской породы // С.-х. биология. 2011. № 4. С. 46–51.
- Лобашев М.Е. Очерки по истории русского животноводства / Отв. ред. И.Ф. Шульженко. М.; Л., 1954. 342 с.
- Марзанов Н.С., Канатбаев С.Г., Марзанова Л.К. Генетические маркеры у коз. Уральск, 2008. 111 с.
- Марзанов Н.С., Ескин Г.В., Турбина И.С. и др. Генодиагностика и распределение аллеля иммунодефицита, или BLAD-синдрома, у черно-пестрой породы КРС. М.: ГЦВ с.-х. животных, 2013. 105 с.
- Паронян И.А., Прохоренко П.Н. Генофонд домашних животных России. СПб.; М.; Краснодар: Лань, 2008. 351 с.
- Петрини К., Больотти К., Рава Р., Скаффиди Ч. Центральная роль пищи. Итоговый документ международного конгресса по биоразнообразию Slow Food (Слоу фуд). Slow Food, 2012. 27 с.
- Попов Н.А., Иванов В.А. Пути разведения крупного рогатого скота малочисленных пород с использованием аллелей групп крови. Дубровицы: Всерос. ин-т животноводства, 1999. 70 с.
- Серебровский А.С. Геногеография и генофонд с/х животных // Науч. слово. 1928. № 9. С. 3–22.
- Сороковой П.Ф., Машуров А.М., Будникова А.В. и др. Результаты изучения групп крови и полиморфных белков у скота холмогорской породы племзавода «Холмогорский» // Бюл. науч. работ ВИЖ. 1976. Вып. 48. С. 24–30.
- Столповский Ю.А. Консервация генетических ресурсов сельскохозяйственных животных: проблемы и принципы их решения / Под ред. И.А. Захарова. М.: Эрбус, 1997. 112 с.
- Столповский Ю.А., Лазебный О.Е., Столповский К.Ю., Сулимова Г.Е. Применение метода ISSR-PCR для оценки популяционной структуры идентификации и сходства генофондов пород и видов domesticированных животных // Генетика. 2010. Т. 46. № 6. С. 1–9.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Избранные труды. М.: Наука, 2009. 510 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В. Фены, фенетика и эволюционная биология // Природа. 1973. № 5. С. 40–51.
- Уханов С.В., Столповский Ю.А., Банникова Л.В. и др. Генетические ресурсы крупного рогатого скота / Под ред. И.А. Захарова. М.: Наука, 1993. 170 с.
- Фенетика природных популяций / А.В. Яблоков. М.: Наука, 1988. 201 с.
- Харченко П.Н., Глазко В.И. ДНК-технологии в развитии агробиологии / Ред. Б.Ф. Ванюшин. М.: Воскресенье, 2006. 473 с.
- Эрнст Л.К., Дмитриев Н.Г., Паронян И.А., Истомин А.А. Генетические ресурсы сельскохозяйственных животных в России и сопредельных государствах. СПб., 1994. 473 с.
- Яблоков А.В. Фенетика, эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 137 с.
- Akis Akad I., Mengi A., Oztabak K.O. A determination of growth hormone receptor gene polymorphisms in East Anatolian Red cattle, South Anatolian Red cattle, and Turkish Grey cattle // Turk. J. Vet. Anim. Sci. 2012. V. 36. No. 1. P. 27–33.
- Barzehkar R., Salehi A., Mahjoubi F. Polymorphisms of the ovine *leptin* gene and its association with growth and carcass traits in three Iranian sheep breeds // Iranian J. Biotechnol. 2009. V. 7. No. 4.

- Bauer M., Vasicek D., Vasickova K. *et al.* Detection of DGAT-1 gene polymorphism in Holstein and Slovak spotted cattle breeds using a microchip electrophoresis // *Slovak J. Anim. Sci.* 2011. V. 44. P. 85–89.
- Bodo I. Methods and experiences with *in situ* preservation of farm animals // *Dep. Anim. Husbandry Univ. of Vet. Sci. Budapest. Manuscript.* 1989. 29 p.
- Brookes A.J. The essence of SNP // *Gene.* 1999. V. 234. P. 177–186.
- Dekkers J.C.M. Application of genomics tools to animal breeding // *Curr. Genomics.* 2012. V. 13. P. 207–212.
- Dominik S., Henshall J.M., Hayes B.J. A single nucleotide polymorphism on chromosome 10 is highly predictive for the polled phenotype in Australian Merino sheep // *Anim. Genet.* 2011. V. 43. P. 468–470.
- Dybus A., Grzesiak W., Kamieniecki H. *et al.* Association of genetic variants of bovine *prolactin* with milk production traits of Black-and-White and Jersey cattle // *Arch. Tierz. Dummerstorf.* 2005. V. 48. No. 2. P. 149–156.
- FAO. Animal genetics resources conservation and management. Rome: FAO, 1981–2009. 388 p.
- FAO. Marker assisted selection current status and future perspectives in crops, livestock, forestry and fish / Ed. P. Elcio. Guimaraes *et al.* Rome, 2007. 470 p.
- FAO. The state of Food Security in the World. Rome: FAO, 2000. 329 p.
- FAO. Положение дел в области продовольствия и сельского хозяйства. Животноводство: в поисках баланса. Рим: FAO, 2009. 187 p.
- FAO/UNEP. Animal Genetic Resources Conservation by Management data banks and training. Rome: FAO/UNEP, 1984. 185 p.
- FAO/UNEP. World Watch List for domestic animal diversity 3rd ed. / Ed. Beate D. Scherf. Rome: FAO/UNEP, 2000. 726 p.
- Fontanesi L., Scotti E., Tazzoli M. *et al.* Investigation of allele frequencies of the growth hormone receptor (*GHR*) *F279Y* mutation in dairy and dual purpose cattle breeds // *Ital. J. Anim. Sci.* 2007. V. 6. P. 415–420.
- Grisart B., Farnir F., Karim L. *et al.* Genetic and functional confirmation of the causality of the DGAT1 K232A quantitative trait nucleotide in affecting milk yield and composition // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2004. V. 101. No. 8. P. 2398–2403.
- Hunter R.L., Markert C.L. Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels // *Science.* 1957. V. 125. No. 3261. P. 1294–1295.
- ILRI. Economic valuation of animal genetic resources // *Proc. of an FAO/ILRI Workshop Held at FAO Headquarters, Rome, Italy, 15–17 March 1999.* Nairobi. International Livestock Res. Institute.
- Jawasreh K.I.Z., Awawdeh F., Rawashdeh I. *et al.* The allele and genotype frequencies of bovine pituitary specific transcription factor and leptin genes in Jordanian cattle population by using PCR-RFLP // *Austral. J. Basic and Appl. Sci.* 2009. V. 3. No. 3. P. 1601–1606.
- Kale D.S., Yadav B.R., Anupama mukherjee, jagdish prasad exploring DNA polymorphisms of leptin gene within indian water buffaloes // *J. Adv. Vet. Res.* 2013. V. 3. P. 20–26.
- Kanael Y., Endoh D., Nagahata H., Hayashi M. A method for detecting complex vertebral malformation in Holstein calves using polymerase chain reaction–primer introduced restriction analysis // *J. Vet. Diagn. Invest.* 2005. V. 17. P. 258–262.
- Kaupe B., Brandt H., Prinzenberg E.-M., Erhardt G. Joint analysis of the influence of CYP11B1 and DGAT1 genetic variation on milk production, somatic cell score, conformation, reproduction, and productive lifespan in German Holstein cattle // *J. Anim. Sci.* 2007. V. 85. P. 11–21.
- Kehrli M.E.Jr., Smalsteig F.C., Anderson D.C. *et al.* Molecular defenition of the bovine granulocytopeny syndrome: Identification of deficiency of the Mac-1 (CD11b/CD18) glycoprotein // *Am. J. Vet. Res.* 1990. V. 51. P. 1826–1836.
- Kim K.S., Reecy J.M., Hsu W.H. *et al.* Functional and phylogenetic analyses of a melanocortin-4 receptor mutation in domestic pigs // *Domestic Anim. Endocrinol.* 2004. V. 26. P. 75–86.
- Komisarek J., Dorynek Z. The relationship between the T945M single nucleotide polymorphism in the leptin receptor gene (*LEPR*) and milk production traits in Jersey cows // *Anim. Sci. Papers Rep.* 2006. V. 24. No. 4. P. 271–277.
- Litt M., Luty J.A. A hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene // *Amer. J. Hum. Genet.* 1989. V. 44. No. 3. P. 397–401.
- Liu J., Li Zhang, Lingyang Xu. *et al.* Lixin Du Analysis of copy number variations in the sheep genome using 50K SNP BeadChip array // *BMC Genomics.* 2013. V. 14. P. 229. <http://www.biomedcentral.com/1471-2164/14/229>
- Lusk J.L. Association of single nucleotide polymorphisms in the leptin gene with body weight and backfat growth curve parameters for beef cattle // *J. Anim. Sci.* 2007. V. 85. P. 1865–1872.
- Majjala K. Need and methods of gene conservation in animal breeding // *Ann. Genet. Sel. Anim.* 1970. V. 2. P. 403–415.
- Matsushashi T., Maruyama S., Uemoto Y. *et al.* Effects of bovine fatty acid synthase, stearoyl-coenzyme A desaturase, sterol regulatory element-binding protein 1, and growth hormone gene polymorphisms on fatty acid composition and carcass traits in Japanese Black cattle // *J. Anim. Sci.* 2011. V. 89. P. 12–22.
- Matukumalli L.K., Lawley C.T., Schnabel R.D. *et al.* Development and characteristics of a high density SNP genotyping assay for cattle // *PloS ONE.* 2009.
- McCue M.E., Bannasch D.L., Petersen J.L. *et al.* A high density SNP array for the domestic horse and extant Perissodactyla: utility for association mapping, genetic diversity, and phylogeny studies // *PLoS Genet.* 2012.
- Mohammadabadi M.R., Torabi A., Tahmourespoor M. *et al.* Analysis of bovine growth hormone gene polymorphism of local and Holstein cattle breeds in Kerman province of Iran using polymerase chain reaction restriction fragment length polymorphism (PCR-RFLP) // *African J. Biotechnol.* 2010. V. 9. No. 41. P. 6848–6852.
- Moravčíková N., Trakovická A., Kasarda R. Polymorphism within the intron region of the bovine leptin gene in Slovak pinzgau cattle // *Anim. Sci. Biotechnol.* 2012. V. 45. No. 1. P. 211–214.
- Mullis K.B., Faloona F. Specific synthesis of DNA *in vitro* via a polymerase catalyzed chain reaction // *Meth. Enzymol.* 1987. V. 155. P. 335–350.

- Nevo E. Genetic variation in natural populations: patterns and theory // *Theor. Pop. Biol.* 1987. V.13. No. 1. P. 121–177.
- Nevo E., Beiles A. Genetic diversity of wild emmer wheat in Israel and Turkey. Structure, evolution, and application in breeding // *Theor. Appl. Genet.* 1989. V. 77. No. 3. P. 421–455.
- Sakiki R.K., Gelfand D.H., Stoffel S., Higuchi R. Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase // *Science*. 1988. V. 239. No. 2. P. 487.
- Santana B.A., Biase F.H., Antunes R.C. Association of the estrogen receptor gene *Pvu II* restriction polymorphism with expected progeny differences for reproductive and performance traits in swine herds in Brazil // *Genet. Mol. Biol.* 2006. V. 29. No. 2. P. 273–277.
- Sharifzadeh A., Doosti A. Investigation of leptin gene polymorphism in Iranian native cattle // *Bulgar. J. Vet. Med.* 2012. V. 15. No. 2. P. 86–92.
- Simon D.L. Conservation of animal genetic resources a review // *Livestock Prod. Sci.* 1984. V. 11. No. 1. P. 23–36.
- Song C., Gao B., Teng Y. *et al.* Msp I polymorphisms in the 3rd intron of the swine POU1F1 gene and their associations with growth performance // *J. App. Genet.* 2005. V. 46. No. 3. P. 285–289.
- Souza F.R.P., Mercadante M.E.Z., Fonseca L.F.S. *et al.* Assessment of *DGAT1* and *LEP* gene polymorphisms in three Nelore (*Bos indicus*) lines selected for growth and their relationship with growth and carcass traits // *J. Anim. Sci.* 2010. V. 88. P. 435–441.
- Sulimova G.E., Ahani Azari M., Rostamzadeh J. *et al.* κ -Casein gene (CSN3) allelic polymorphism in Russian cattle breeds and its information value as a genetic marker // *Rus. J. Genetics*. 2007. V. 43. No. 1. P. 73–79.
- Szreder T., Zwierzchowski L. RFLP- TspRI polymorphism within exon 1 of the bovine estrogen receptor- α (ER- α) gene // *Anim. Sci. Papers Rep.* 2004. V. 22. P. 543–549.
- Tantia M.S., Vijh R.K., Mishra B.P. *et al.* DGAT1 and ABCG2 polymorphism in Indian cattle (*Bos indicus*) and buffalo (*Bubalus bubalis*) breeds // *BMC Vet. Res.* 2006. V. 2. P. 32.
- Vos P., Hogers R., Bleeker M. *et al.* AFLP: a new technique for DNA fingerprinting // *Nucl. Acids Res.* 1995. V. 23. No. 21. P. 4407–4414.
- Ward R.J., Travers M.T., Richards S.E. *et al.* Stearoyl-CoA desaturase mRNA is transcribed from a single gene in the ovine genome // *Biochim. Biophys. Acta*. 1998. 1391. P. 145–156.
- Wiggans G.R., VanRaden P.M., Cooper N.A. The genomic evolution system in the United States: Past, present, future // *J. Dairy Sci.* 2011. V. 94. P. 3202–3211.
- Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by sequence repeat (SSR) – anchored polymerase chain reaction amplification // *Genomics*. 1994. V. 20. P. 176–183.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Курбатова О.Л. и др. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Ю.П. Алтухова. М.: Наука, 2004. 618 с.
- Глазко В.И., Дунин И.М., Глазко Г.В., Калашникова Л.А. Введение в ДНК-технологии. М.: ФГНУ Росинформагротех, 2001. 434 с.
- Моисеева И.Г., Уханов С.В., Столповский Ю.А. и др. Генофонды сельскохозяйственных животных: генетические ресурсы животноводства России / Под ред. И.А. Захарова. М.: Наука, 2006. 466 с.
- Эрнст Л.К., Зиновьева Н.А. Биологические проблемы животноводства в XXI веке. М., 2008. 505 с.
- Состояние Всемирных генетических ресурсов животных в сфере продовольствия и сельского хозяйства. Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных наций и Всероссийский научно-исследовательский институт животноводства РАСХН. Рим-Москва, 2010. 512 с.
- Microsatellites. Evolution and Application / Eds D.B. Goldstein, C. Slotterer. N.Y.: Oxford Univ. Press Inc., 1999. 352 p.