

## ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ МУФЛОНОМ И ПОРОДАМИ ДОМАШНЕЙ ОВЦЫ ПО ВЫСОКО ПОЛИМОРФНЫМ ГЕНОМНЫМ ЭЛЕМЕНТАМ

**В.И. Глазко**<sup>1,2</sup>, иностранный член РАН, **Г.Ю. Косовский**<sup>2</sup>, доктор биологических наук,  
**Т.А. Эркенов**<sup>1</sup>, кандидат сельскохозяйственных наук, **Т.Т. Глазко**<sup>1,2</sup>, доктор сельскохозяйственных наук,  
**Х.А. Амерханов**<sup>1</sup>, академик РАН

<sup>1</sup>Российский государственный аграрный университет — МСХА имени К.А. Тимирязева,  
127550, Москва, ул. Тимирязевская, 49

<sup>2</sup>Научно-исследовательский институт пушиного звероводства и кролиководства имени В.А. Афанасьева,  
140143, Московская область, Раменский район, п. Родники, ул. Трудовая, 6  
E-mail: tglazko@rambler.ru

*Выполнен сравнительный анализ популяционно-генетических структур представителей трех аборигенных пород овец (калмыцкая, эдильбаевская, карачаевская) и близкородственного дикого вида европейского муфлона с использованием полилокусного генотипирования по высоко полиморфным фрагментам геномной ДНК, фланкированным инвертированными повторами микросателлитных локусов и участка длинного концевой повтора эндогенного ретровируса BERV k1 (ISSR-PCR и IRAP-PCR маркеры). Выявлена повышенная генетическая гетерогенность по ISSR-PCR и IRAP-PCR маркерам у самцов по сравнению с самками у всех исследованных групп животных, выделены спектры продуктов амплификации, в которых присутствуют пороодо- и видоспецифичные геномные фрагменты ДНК, и генотипирование которых может способствовать контролю консолидированности пород и внутривидовых групп. Обнаружено, что представители европейского муфлона отличались от домашней овцы повышенным полиморфизмом по фрагментам геномной ДНК, фланкированным инвертированным повтором участка эндогенного ретровируса BERV k1, что может свидетельствовать о вовлечении мобильных генетических элементов в популяционно-генетическую дифференциацию домашних и близкородственных диких видов.*

## POPULATION-GENETIC RELATIONSHIP BETWEEN MOUFLON AND DOMESTIC SHEEP BREEDS BY HIGHLY POLYMORPHIC GENOMIC ELEMENTS

**Glazko V.I.**<sup>1,2</sup>, **Kosovsky G.Yu.**<sup>2</sup>, **Erkenov T.A.**<sup>1</sup>, **Glazko T.T.**<sup>1,2</sup>, **Amerkhanov Kh.A.**<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Russian state agrarian University — Moscow agricultural Academy named after K.A. Timiryazev,  
127550, Moscow, Timiryazevskaya ul., 49

<sup>2</sup>Research Institute of Fur Farming and Rabbit Breeding Industries named after V.A. Afanasyev,  
140143, Moskovskaya oblast, Ramenskiy raion, p. Rodniki, ul. Trudovaya, 6  
E-mail: tglazko@rambler.ru

*The comparative analysis of population-genetic structures of of three native breeds of sheep representatives (Kalmyk, Edilbaev, Karachay breeds) and closely related wild species of European mouflon using polylocus genotyping on highly polymorphic fragments of genomic DNA flanked by inverted repeats of microsatellite loci and the long terminal repeat of endogenous retrovirus BERV k1 (ISSR-PCR and IRAP-PCR markers). The increased genetic heterogeneity of ISSR-PCR and IRAP-PCR markers in males compared to females in all studied animal groups was revealed, the breed and species specific spectra of amplification products were identified, genotyping of which can contribute to the control of the consolidation of breeds and intra-breed groups. It was found that representatives of the European mouflon differed from domestic sheep by increased polymorphism in fragments of genomic DNA flanked by inverted repeats of the endogenous retrovirus BERV k1, which may indicate the involvement of mobile genetic elements in the population-genetic differentiation of domestic and closely related wild species.*

**Ключевые слова:** геномное сканирование, ISSR-PCR маркеры, IRAP-PCR маркеры, микросателлиты, ретротранспозоны, муфлоны, овцы, domestикация

**Key words:** genomic scanning, ISSR-PCR markers, IRAP-PCR markers, microsatellites, retrotransposons, mouflons, sheep, domestication

Современные проблемы животноводства в условиях изменения климата, урбанизации, сокращения плодородных почв тесно связаны с необходимостью увеличения адаптивного потенциала животных сельскохозяйственных видов в целях обеспечения устойчивого использования их генетических ресурсов. Один из приемов этого увеличения — использование гибридизации сельскохозяйственных животных с близкородственными дикими видами. Для отечественного овцеводства резервом адаптивного потенциала может послужить такой предковый вид овец как муфлон. Для оценки генетических взаимоотношений между видами в настоящем исследовании выполнены сопоставления генетической структуры муфлона с группами овец, типичными для степной (калмыцкая, эдильбаевская) и горной (карачаевская порода) зоны обитания.

Проблемы механизмов domestикации рассматриваются достаточно давно, со времен начала развития аграрной цивилизации, что отражено во многих источниках. Некоторые исследователи, в частности, Мелинда Зедер, продолжают традиции Ч. Дарвина и Н.И. Вавилова и рассматривают процесс domestикации как модель для расширения концептуальной основы эволюционной биологии [1, 2]. Способность к domestикации существенно зависит от пластичности поведенческих, морфологических или физиологических характеристик видов, которая позволяет им успешно адаптироваться к совместно создаваемым нишам [3]. Имеются данные о том, что социо-культурные особенности ниш, созданные человеком, вносят относительно большой вклад во внутривидовую дифференциацию культурных растений и domestичированных животных по сравнению

с экологическими факторами [4]. Совокупность ассоциированных характеристик, известная как «синдром одомашнивания», может формироваться и в результате эпигенетической изменчивости, которая либо способствует расширению, либо ограничивает эволюционный потенциал организма [5]. Наряду с множеством работ, использующих для выявления геномных «подписей» доместикации полногеномное секвенирование и сравнительный анализ распределения мононуклеотидных полиморфизмов (Single Nucleotide Polymorphisms – SNP), изменчивости по копияности коротких фрагментов геномной ДНК (Copy Number Variability – CNV) [6, 7], имеются и другие подходы для таких сравнений. Учитывая тот факт, что большинство геномов млекопитающих и высших растений на половину представлено диспергированными повторами, дополнительным инструментом к полногеномному секвенированию является полилокусное генотипирование (геномное сканирование) с использованием в качестве геномных «якорей» инвертированных повторов микросателлитов – ISSR маркеры (Inter-Simple Sequence Repeat) или IRAP маркеры (Inter-Retrotransposon Amplified Polymorphism) [8-10]. Геномное сканирование может варьировать от использования пары сотен маркеров до истинного геномного сканирования путем полного секвенирования геномов [11, 12].

Целью настоящей работы является сравнение результатов полилокусного генотипирования по ISSR-PCR и IRAP-PCR маркерам представителей вида муфлон и трех аборигенных пород овец (калмыцкая, эдильбаевская, карачаевская).

**Методика.** Объектом исследования служили образцы крови европейских муфлонов, полученных от взрослых особей 2011–2016 г. рождения – 5 самцов и 12 самок, 2017 г. рождения – 5 самцов и 4 самки, находящихся на полувольном содержании в Тверской области. Пробы крови брали из яремной вены. В анализ также включены образцы крови эдильбаевской породы овец двух типов: бирликского (20 гол.) и суюндукского (16 гол.) (Волгоградская область); калмыцкой (28 гол.) (Республика Калмыкия) и карачаевской (18 гол.) (Карачаево-Черкесская Республика) пород.

Геномную ДНК выделяли с помощью коммерческого набора реагентов «ДНК-Экстран-1» (Синтол, Россия) в соответствии с рекомендациями производителя. Все использованные праймеры были синтезированы фирмой Синтол, Россия. В качестве праймеров для полилокусного генотипирования по ISSR-маркерам применялись участки следующих микросателлитов: (AGG)<sub>6</sub>G, (AG)<sub>9</sub>C, (CAC)<sub>7</sub>T, (CTC)<sub>6</sub>C, (CTC)<sub>6</sub>G и (TGC)<sub>6</sub>C; по IRAP маркерам: фрагмент длинного концевого повтора эндогенного ретровируса BERV k1 (5' TATCAGGCCTCTCCGCATG3'), впервые описанный в геноме крупного рогатого скота [13, 14].

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в объеме 20 мкл с использованием коммерческого набора реагентов ПЦР-РВ (Синтол, Россия) по методу [8]. Состав реакционной смеси: ДНК – 2 мкл (около 150 нг), дезоксинуклеозидтрифосфаты (2,5 мМ) – 2 мкл, 10-кратный ПЦР буфер – 2 мкл, MgCl<sub>2</sub> (25 мМ) – 2 мкл, Taq ДНКполимераза с ингибирующими активностью фермента антителами (5 Е/мкл) – 0,2 мкл, праймер (10 пкмоль/реакцию) – 2 мкл, деионизированная вода – 10 мкл. Амплификация выполнялась по следующей программе: первичная денатурация (t = 94 °C, 2 мин); денатурация (t = 94 °C, 30 с), отжиг (t = 55 °C, 30 с), элонгация (t = 72 °C, 2 мин) – 35 циклов; финальная элонгация (t = 72 °C, 10 мин). ПЦР проводили на амплификаторе «Терцик» (ДНК-технологии, Россия). Продукты амплификации

**Табл. 1. Общие характеристики спектров продуктов амплификации (ампликонов), полученных при использовании в качестве праймеров участков различных микросателлитных локусов, суммарно у трех пород овец и муфлонов**

Праймер	Количество ампликонов в спектрах	Граница длин локусов спектра, баз	Количество внутривидовых полиморфных локусов	
			в абсолютном выражении	% от общего числа ампликонов
(AG) <sub>9</sub> C	17	1700-390	17	100
(AGG) <sub>6</sub> G	13	2210-390	6	46.2
(TGC) <sub>6</sub> C	21	2770-360	19	90.5
(CAC) <sub>7</sub> T	9	1780-460	6	66.6
(CTC) <sub>6</sub> G	10	1700-360	6	60,0
(CTC) <sub>6</sub> C	15	2700-500	14	93.3

разделяли в горизонтальном 1,5%-ном агарозном геле в TBE-буфере. Окрашивание гелей проводили бромистым этидием концентрацией 0,5 мкг/мл. Фрагменты ДНК визуализировали в УФ свете при помощи трансиллюминатора УВТ-1 (Биоком, Россия) с использованием системы гель-документации VITRAN-PHOTO (Биоком, Россия). Размеры фрагментов ДНК определяли при помощи маркера молекулярных масс 100 bp+1,5 Kb+3 Kb (12 фрагментов от 100 до 3000 bp) M27 (СибЭнзим, Россия). Для обработки полученных данных использовались программы Microsoft Excel, TFPGA. Полиморфизм каждого ДНК локуса оценивали по наличию/отсутствию ампликона соответствующей длины в спектрах с использованием компьютерной программы TFPGA. Расчет индекса PIC (Polymorphic Information Content) выполнялся по формуле для диаллельных локусов, для которых PIC = 2f(1-f), где f – частота одного из двух аллелей. Поскольку используемые маркеры ISSR-PCR и IRAP-PCR имеют доминантный характер проявления по присутствию продукта амплификации, f рассчитывали по формуле: f = √R, где R – частота встречаемости животных, у которых в спектрах продуктов амплификации отсутствовал фрагмент ДНК данной длины. Значение R рассматривалось как доля гомозигот по рецессивному аллелю.

**Результаты и обсуждение.** Выполнен сравнительный анализ спектров продуктов амплификации, полученных при использовании в качестве праймеров в ПЦР 6-ти участков микросателлитных локусов у трех пород овец и муфлонов. Полученные данные по характеристикам спектров представлены в табл. 1.

Среди выявленных 85 локусов (фрагментов геномной ДНК) наибольшее число консервативных (неполиморфных) участков наблюдается в спектрах ампликонов праймеров (CAC)<sub>7</sub>T, (CTC)<sub>6</sub>G и (AGG)<sub>6</sub>G. В спектрах праймера (AGG)<sub>6</sub>G обнаруживается самое большое число консервативных участков у всех исследованных групп животных (семь), что может быть обусловлено особенностью этого микросателлита, который, с одной стороны, предрасположен к формированию вторичных структур ДНК (G4 квадруплексы), а с другой – является частью консервативного теломерного повтора (5' TTAGGG3').

Усредненные значения по всем локусам полиморфного информационного содержания (PIC) в каждом из спектров продуктов амплификации, полученных с использованием в качестве праймеров участков различ-

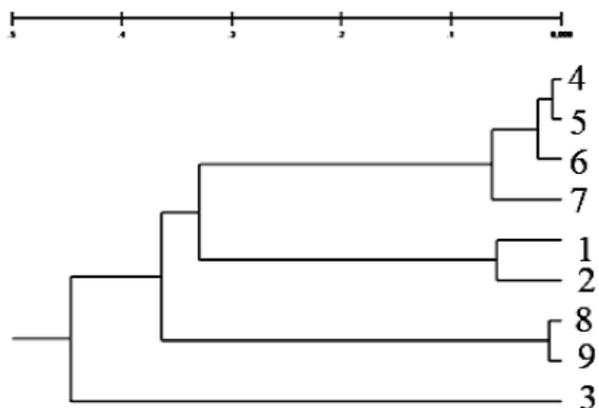
**Табл. 2. PIC спектров продуктов амплификации, полученных с использованием в качестве праймеров участков различных микросателлитов у муфлонов и пород овец**

Праймер	Среднее значение PIC			
	муфлон	карачаевская порода	калмыцкая порода	эдильбаевская порода
(AG) <sub>9</sub> C	0,287	0,261	0,314	0,271
(AGG) <sub>6</sub> G	0,349	0,193	0,137	0,300
(TGC) <sub>6</sub> C	0,196	0,320	0,347	0,259
(CAC) <sub>7</sub> T	0,206	0,239	0,357	0,268
(CTC) <sub>6</sub> G	0,394	0,414	0,385	0,383
(CTC) <sub>6</sub> C	0,201	0,312	0,401	0,256
В среднем	0,272	0,289	0,323	0,271

ных микросателлитов у исследованных групп животных, представлены в таблице 2.

Сходные значения полиморфизма у всех групп исследованных животных обнаруживаются в спектрах праймеров (AG)<sub>9</sub>C, (CTC)<sub>6</sub>G и (CAC)<sub>7</sub>T. Как видно из таблицы, муфлоны существенно отличаются от овец пониженным полиморфизмом спектров праймера (TGC)<sub>6</sub>C и повышенным – праймера (AGG)<sub>6</sub>G. Суммарно полиморфизм спектров ISSR-PCR маркеров заметно выше у овец калмыцкой породы.

На основании расчета генетических расстояний [15] по частотам встречаемости фрагментов геномной ДНК разной длины суммарно в спектрах ампликонов, полученных с использованием в качестве праймеров фрагментов микросателлитных локусов, построена дендрограмма, отражающая популяционно-генетические взаимосвязи по этим геномным участкам между исследованными группами животных (рис.1). При построении дендрограммы у муфлонов, калмыцкой и эдильбаевской пород овец учитывали подразделенность по полу, карачаевская порода была представлена толь-



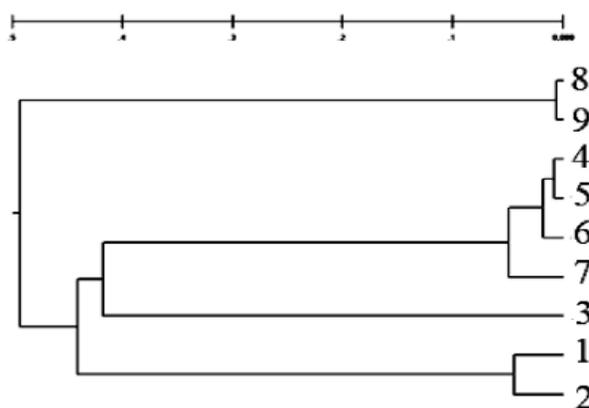
**Рис. 1. Дендрограмма генетических взаимоотношений, построенная на основании расчета генетических расстояний по ISSR-PCR маркерам, между группами исследованных животных: 1 – калмыцкие бараны, 2 – калмыцкие овцематки; 3 – карачаевские овцематки; 4 – эдильбаевские овцематки бирликского типа, 5 – эдильбаевские овцематки суондукского типа, 6 – эдильбаевские бараны суондукского типа, 7 – эдильбаевские бараны бирликского типа; 8 – самки муфлона, 9 – самцы муфлона.**

**Табл. 3. PIC и доля полиморфных локусов (P) в спектрах продуктов амплификации, полученных с использованием в качестве праймера участка длинного концевго повтора эндогенного ретровируса BERV k-1 у муфлонов и пород овец**

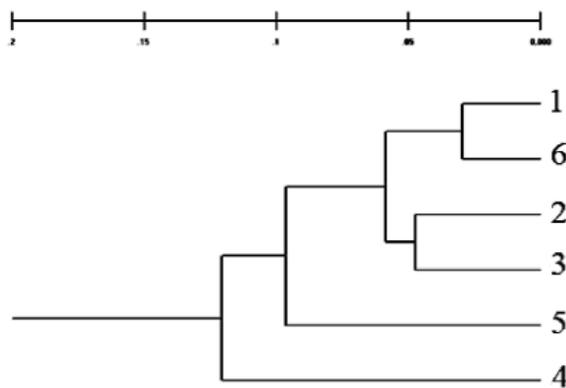
Группа животных	BERV k-1	
	PIC	P, %
Калмыцкая порода	0,099	21
Карачаевская порода	0,130	29
Эдильбаевская порода	0,152	36
Муфлон	0,290	75

ко овцематками. Для эдильбаевской породы отдельно рассматривали два внутривидовых типа – бирликский и суондукский. Дифференциация этих двух внутривидовых типов по ISSR-маркерам указывает на наличие выраженных отличий генетических структур в популяции эдильбаевских овец.

Одной из причин выраженной дифференциации типов эдильбаевской овцы может быть то, что исходно племенные заводы отличались экологической обстановкой. Племя завод «Бирлик» расположен в Джангалинском районе, а ПК «Макаш», из которого были получены образцы крови овец суондукского типа, находится в Курмангазинском районе, где располагается Азгирский ядерный полигон. Дифференциация пород овец по всем праймерам имела общую закономерность, и ни в одном случае исходные популяции овец, то есть калмыцкие (по сравнению с эдильбаевскими) и карачаевские, не объединялись в один кластер. Овцематки двух типов эдильбаевской породы формируют общий подкластер, в отличие от баранов этих типов, которые, по сравнению с самками, больше отличаются друг от друга. Калмыцкая порода объединяется в общий более крупный подкластер, с обоими типами эдильбаевской овцы, что соответствует истории происхождения этих пород.



**Рис. 2. Дендрограмма генетических взаимоотношений, построенная на основании расчета генетических расстояний суммарно по ISSR-PCR и IRAP-PCR маркерам между группами исследованных животных: 1 – калмыцкие бараны, 2 – калмыцкие овцематки; 3 – карачаевские овцематки; 4 – эдильбаевские овцематки бирликского типа, 5 – эдильбаевские овцематки суондукского типа, 6 – эдильбаевские бараны суондукского типа, 7 – эдильбаевские бараны бирликского типа; 8 – самки муфлона, 9 – самцы муфлона.**



**Рис. 3. Дендрограмма генетических взаимоотношений, построенная на основании расчета генетических расстояний суммарно по ISSR-PCR и IRAP-PCR маркерам, между группами исследованных животных:**  
 1 – самки муфлона 2011-2013 гг.,  
 2 – самки муфлона 2014-2015 гг.,  
 3 – самки муфлона 2016-2017 гг.,  
 4 – самцы муфлона 2011-2013 гг.,  
 5 – самцы муфлона 2014-2015 гг.,  
 6 – самцы муфлона 2016-2017 гг.

Муфлоны формируют на дендрограмме автономный субкластер. Достаточно неожиданным является то, что эдильбаевская, калмыцкая породы и муфлон образуют общий кластер, а карачаевская овца занимает автономное положение.

В спектрах праймера длинного концевго повтора эндогенного ретровируса BERV k-1 выделено 14 фрагментов ДНК, фланкированных его инвертированным повтором. По спектрам праймера BERV k-1 не обнаруживается выраженной межпородной дифференциации. Отмечаются относительно низкие значения полиморфизма у калмыцких овец по сравнению с эдильбаевскими и повышенные – у муфлонов (табл. 3).

Наибольшие отличия по частоте встречаемости фрагментов спектра праймера BERV k-1 наблюдались по локусам с длинами 540 и 860 п.о. Первый был типичен для группы эдильбаевских овец, второй – калмыцких. Муфлоны оказались наиболее полиморфными по праймеру BERV k-1, для них характерны «тяжелые» зоны (1500 п.о.) и «легкие» (200-210 п.о.), которых нет у домашних пород. Только у муфлона и карачаевской овцы присутствует зона в 250 п.н. У овец зарегистрированы ампликоны длиной в 700-650 п.о, которых нет у муфлона. Объединение IRAP и ISSR маркеров позволило построить суммарную дендрограмму (рис. 2), на которой отдельно выделяется кластер муфлонов. Подкластер с домашними породами в некоторых аспектах дифференцировался также, как и на рисунке 1: карачаевские овцы автономны, отдельно локализируются подкластеры калмыцкой и эдильбаевской пород.

Для определения наличия не только половых, но и возрастных отличий, муфлоны были поделены на возрастные группы: в первую вошли животные, рожденные в период с 2011-2013 гг., во вторую – 2014-2015 гг., в третью – 2016-2017 гг. На дендрограмме (рис. 3) автономное положение заняли самцы 2011-2013 гг. и 2014-2015 гг. рождения, причем оказалось, что самый консолидированный подкластер состоит из самых юных самцов и самых «возрастных» самок. Самки 2014-15 и 2016-17 гг. рождения сформировали собственный отдельный подкластер. Наблюдаемая дифференциация свидетельствует об относительно большем разнообразии самцов

по сравнению с самками и, по-видимому, отражает особенности генетических взаимосвязей между разными поколениями муфлонов.

У муфлонов, также как и у исследованных пород овец, наблюдаются выраженные отличия между генетическими структурами самцов и самок, что проявляется в более существенных отличиях между самцами различных возрастных групп по сравнению с самками.

Данные, полученные на основе полилокусного генотипирования по фрагментам ДНК, фланкированным инвертированными повторами микросателлитов и участка длинного концевго повтора эндогенного ретровируса BERV k-1, свидетельствуют о большем генетическом разнообразии муфлонов, дикого представителя рода *Ovis* и одного из предковых видов домашней овцы, по сравнению с овцами таких пород, как калмыцкая, эдильбаевская и карачаевская. Группы овец трех аборигенных пород отличаются более низкой генетической гетерогенностью и большей консолидированностью по сравнению с муфлонами, что может являться результатом селекционной деятельности. У исследованных представителей рода *Ovis* по полиморфизму полилокусных спектров выявлены отличия между полами: самцы оказались более гетерогенны по сравнению с самками. Отмечено, что при использовании ISSR-PCR маркеров, в которых в качестве праймеров используются микросателлитные локусы, уровень полиморфного информационного содержания у диких муфлонов и исследованных пород овец сопоставим, тогда как при использовании IRAP-PCR маркеров в спектрах праймера длинного концевго повтора эндогенного ретровируса BERV-K1, полиморфизм существенно выше у диких муфлонов. Это согласуется с литературными источниками, согласно которым полиморфизм одних генетических элементов может быть выше у домашних представителей рода *Ovis*, а других – у диких [16]. Обнаружено, что по ISSR-PCR маркерам муфлоны генетически более близки к представителям степных пород овец (калмыцкая, эдильбаевская), чем к горной карачаевской. В тоже время, по IRAP-PCR маркерам муфлоны оказались более гетерогенны по сравнению с домашней овцой. Выявленное повышенное разнообразие по спектрам фрагментов геномной ДНК, фланкированным инвертированным повтором участка эндогенного ретровируса, согласуется с высказанными ранее предположениями о существенной роли экзо- и эндогенных ретровирусов в процессах domestikации животных [17].

#### Литература

1. Zeder M.A. Core questions in domestication research // *PNAS*. – 2015. – V. 112. – N.11. – P. 3191–3198.
2. Глазко В.И. Николай Вавилов... Жизнь как служение Родине 1940-1943. – М.: Купс, 2019. – Т. 2. – 816 с.
3. Moczek A.P., Sultan S., Foster S., Ledón-Rettig C., Dworkin I., Nijhout H.F., Abouheif E., Pfennig D.W. The role of developmental plasticity in evolutionary innovation // *Proc. Biol. Sci.* – 2011. – Sep. 22;278(1719). – P. 2705–2713.
4. Colino-Rabanal V.J., Rodríguez-Díaz R., Blanco-Villegas M.J., Peris S.J., Lizana M. Human and ecological determinants of the spatial structure of local breed diversity // *Sci. Rep.* – 2018. – Apr. 24;8(1). – P.6452.
5. Donohue K. The epigenetics of adaptation: focusing on epigenetic stability as an evolving trait // *Evolution*. – 2014. – №68(3). – P.617-619.

6. Hare B., Plyusnina I., Ignacio N., Schepina O., Stepika A., Wrangham R., Trut L. Social cognitive evolution in captive foxes is a correlated by-product of experimental domestication // *Curr. Biol.* – 2005. – №15. – P.226–230.
7. Zimin A.V., Delcher A.L., Florea L., Kelley D.R., Schatz M.C., Puiu D. et al. A whole-genome assembly of the domestic cow, *Bos Taurus* // *Genome Biol.* – 2009. – №10. – P. 42.
8. Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // *Genomics.* – 1994. – Vol. 20. – № 2. – P. 176-183.
9. Календарь Р.В., Глазко В.И. Типы молекулярно-генетических маркеров и их применение // *Физиология и биохимия культурных растений.* – 2002. – Т.34. – №4. – С. 279-295.
10. Kalendar R., Schulman A.H. Transposon-based tagging: IRAP, REMAP, and iPBS // *Methods Mol. Biol.* – 2014. – №1115. – P.233-255.
11. Mei C., Wang H., Liao Q., Wang L., Cheng G., Wang H., Zhao C., Zhao S., Song J., Guang X., Liu G.E., Li A., Wu X., Wang C., Fang X., Zhao X., Smith S.B., Yang W., Tian W., Gui L., Zhang Y., Hill R.A., Jiang Z., Xin Y., Jia C., Sun X., Wang S., Yang H., Wang J., Zhu W., Zan L. Genetic architecture and selection of Chinese cattle revealed by whole genome resequencing // *Mol. Biol. Evol.* – 2017. – Dec 19. – P. 688-699.
12. Yang J.F., Ding X.F., Chen L., Mat W.K., Xu M.Z., Chen J.F., Wang J.M., Xu L., Poon W.S., Kwong A., Leung G.K., Tan T.C., Yu C.H., Ke Y.B., Xu X.Y., Ke X.Y., Ma R.C., Chan J.C., Wan W.Q., Zhang L.W., Kumar Y., Tsang S.Y., Li S., Wang H.Y., Xue H. Copy number variation analysis based on AluScan sequences // *J. Clin. Bioinforma.* – 2014. – № 4(1). – P.15.
13. Baba K., Nakaya Y., Shojima T., Muroi Y., Kizaki K., Hashizume K., Imakawa K. and Miyazawa T. Identification of Novel Endogenous Betaretroviruses Which Are Transcribed in the Bovine Placenta // *J. Virology.* – 2011. – V.85. – №3. – P. 1237–1245.
14. Torresi C., Casciari C., Giammarioli M., Feliziani F., De Mia G.M. Characterization of a novel full-length bovine endogenous retrovirus, BERV-β1 // *Arch. Virol.* – 2015. – №160(12). – P. 3105-3114.
15. Nei M. Genetic distance between populations // *American Naturalist.* – 1972. – V. 106. – № 949. – P. 283-292.
16. Zamani W., Ghasempouri S.M., Rezaei H.R., Naderic S., Hesari A.R.E., Ouhrouch A. Comparing polymorphism of 86 candidate genes putatively involved in domestication of sheep, between wild and domestic Iranian sheep // *Meta Gene.* – 2018. – V. 17. – P. 223–231.
17. Глазко В.И. Генные и геномные подписи доместикации // *Сельскохозяйственная биология.* – 2018. – Т 53. – № 4. – С. 659-672.

**Поступила в редакцию 23.04.20**  
**После доработки 29.04.20**  
**Принята к публикации 12.05.20**