



Полиморфизм микросателлитов и воспроизводительные способности полутонкорунных овец в Приполярье

✉ Матюков В.С., Лейченко А.С., Жариков Я.А., Канева Л.А.

Институт агробиотехнологий им. А.В. Журавского Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»

Сыктывкар, Россия

✉ e-mail: nipti38@mail.ru

Изучены микросателлитные профили и воспроизводительные признаки полутонкорунных овец печорской популяции. Цель исследования – выявление возможных взаимосвязей STR-маркеров с генами или их комплексами, контролирующими генетическую изменчивость признаков приспособленности полутонкорунных овец в условиях Приполярья. Генетические анализы выполнены с использованием набора реагентов COrDIS Sheep по 12 локусам и маркеру пола AMEL. Результаты генотипирования обработаны в программах Structure Version 2.3.4 и GenAlEx 6.5. Весь массив генотипированных овец с учетом породности разделен на две группы. К первой отнесены помеси ‘печорская породная группа × ромни-марш’, ко второй – помеси ‘печорская породная группа × ромни-марш × куйбышевская порода’. Массив данных в программе Structure Version 2.3.4 подразделили на четыре кластера при пороге вероятности $\geq 0,75$. Животных, вероятность членства которых в одном кластере не достигла порогового уровня, объединили в нулевой (сборный) кластер. Генетическая дистанция между первой и второй группами составила 0,015. Первая группа представлена полилокусными генотипами, отнесенными к трем кластерам, вторая группа – полилокусными генотипами, разделенными на пять кластеров. Минимальные генетические дистанции по Райту и Нею (несмещенная оценка) установили между нулевым и первым кластерами. Величина данных показателей для первого и второго кластеров составила: $F_{ST} = 0,047$, $uD_N = 0,354$. Между первым и третьим, третьим и четвертым кластерами генетические дистанции были максимальными. Внутри первой и второй групп достоверных различий по показателям фертильности между особями разных кластеров не установлено. Различия особей второй группы четвертого кластера с особями первой группы первого кластера по возрасту первого окота, молочности, темпу размножения и интенсивности роста ягнят до отъема были достоверными соответственно при $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$. Несмотря на невысокую генетическую дистанцию между первой и второй группами по микросателлитам, разница между ними по среднему возрасту первого ягнения, темпу размножения и интенсивности роста приплода до отбивки была достоверной при $p \leq 0,05$, $p \leq 0,01$ и $p \leq 0,05$. Выявлено, что скрещивание овец печорской популяции с куйбышевской породой оказало отрицательный эффект на некоторые показатели фертильности овец и интенсивность роста приплода в подсосный период. Для получения более определенных выводов о взаимосвязи полиморфизма микросателлитов с селективными признаками необходимо увеличение численности выборок.

Ключевые слова: овцы, микросателлиты, кластер, генетические дистанции, темп размножения, приспособленность

Microsatellite polymorphism and reproductive performance of semi-fine-wool sheep in the Near Arctic

✉ Matyukov V.S., Leichenko A.S., Zharikov Ya.A., Kaneva L.A.

*A.V. Zhuravsky Institute of Agro-Biotechnologies of Komi Science Center
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences*

Syktyvkar, Russia

✉ e-mail: nipti38mail.ru

Microsatellite profiles and some reproductive traits of semi-fine-wool sheep of the Pechora population were studied. The purpose of the study was to identify possible relationships between STR markers and genes or their complexes that control genetic variability of adaptability traits in semi-fine-wool sheep in the Near Arctic. Genetic analyses were performed using the COrDIS Sheep reagent kit for 12 loci and the AMEL sex marker. The genotyping results were processed in the Structure Version 2.3.4 and GenAEx 6.5 programs. The entire array of the genotyped sheep was divided into two groups by breed. The first group included crossbreeds of the 'Pechora breed group × Romney Marsh', the second group included three-breed crossbreeds of the 'Pechora breed group × Romney Marsh × Kuibyshev breed'. The data array in the Structure Version 2.3.4 program was divided into four clusters with a probability threshold of ≥ 0.75 . Animals whose probability of membership in one cluster did not reach the threshold level were combined into a "zero" (composite) cluster. The genetic distance between groups 1 and 2 was 0.015. The first group is represented by polylocus genotypes assigned to three clusters; the second group is represented by polylocus genotypes assigned to five clusters. The minimum genetic distances according to Wright and Nei (unbiased estimate) were established between the zero and first clusters. The value of these indicators for the first and second clusters was $F_{ST} = 0.047$, $uD_N = 0.354$. Between the first and third clusters, the third and fourth clusters genetic distances were maximum. Within groups 1 and 2, no reliable differences in fertility indicators between individuals of different clusters were found. Differences between the individuals of the second group of the fourth cluster and the individuals of the first group of the first cluster in the age of first lambing, milk production, reproduction rate and intensity of lamb growth before weaning were reliable at $p \leq 0.001$, $p \leq 0.01$, $p \leq 0.01$, $p \leq 0.05$, respectively. Despite the low genetic distance between the first and second groups by microsatellites, the difference between them in the average age of first lambing, reproduction rate and intensity of offspring growth before weaning was reliable at $p \leq 0.05$, $p \leq 0.01$ and $p \leq 0.05$, respectively. Crossbreeding of the Pechora population sheep with the Kuibyshev breed had a negative effect on some indices of sheep fertility and the intensity of offspring growth during the suckling period. To obtain more definite conclusions on the relationship between microsatellite polymorphism and some selective traits of sheep, it is necessary to increase the number of samples.

Keywords: sheep, microsatellites, cluster, genetic distances, reproduction rate, adaptability

Для цитирования: Матюков В.С., Лейченко А.С., Жариков Я.А., Канева Л.А. Полиморфизм микросателлитов и воспроизводительные способности полутонкорунных овец в Приполярье // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2025. Т. 55. № 9. С. 41–52. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2025-9-5>

For citation: Matyukov V.S., Leichenko A.S., Zharikov Ya.A., Kaneva L.A. Microsatellite polymorphism and reproductive performance of semi-fine-wool sheep in the Near Arctic. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki* = *Siberian Herald of Agricultural Science*, 2025, vol. 55, no. 9, pp. 41–52. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2025-9-5>

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Благодарность

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № 02106411598-8-4.4.4.

Acknowledgements

The work was completed within of the State assignment of the Ministry of Education and Science of Russia No. 02106411598-8-4.4.4.

ВВЕДЕНИЕ

Идентификация локусов количественных признаков (Quantitative Trait Loci, QTL) и генов-кандидатов создает предпосылки для повышения эффективности селекции и успешной акклиматизации животных в новых экологических условиях [1]. Основными методами поиска и идентификации селективно важных генов являются полногеномные исследования ассоциаций молекулярной структуры ДНК с целевыми признаками (ПГИА; Genome Wide Association Study, GWAS) и анализ неравновесия по сцеплению (Linkage Disequilibrium, LD).

Успешное использование этих методов и SNP полиморфизма (Single Nucleotide Polymorphism) позволило накопить достаточный объем информации и создать базу данных QTL и генов, контролирующих изменчивость многих количественных и бинарных признаков у овец^{1, 2} [2–4]. Прогресс технологии секвенирования и использование однонуклеотидного полиморфизма ДНК, по существу, обусловили вытеснение других методов и типов молекулярных маркеров в исследовании механизмов генетического контроля количественной изменчивости. Тем не менее в этой проблематике осталось немало областей, где применение других молекулярных маркеров и методов генетического анализа сохраняет свою актуальность.

Особый интерес в этой связи представляют микросателлиты [5], которые благодаря высокому полиморфизму, производительности и доступности анализа широко применяются в практике генотипирования племенных животных при оценке корректности их родословных. К настоящему времени накоплен обширный по объему и разнообразию материал, который можно использовать для анализа ассоциаций STR-маркеров с целевыми признаками.

Ранее с помощью микросателлитов нами был проведен поиск маркеров утраченного генофонда аборигенной северной короткопестуховой овцы [6], исследованы взаимосвязи гетерозиготности по STR-локусам с фертильностью овец [7].

Цель данного исследования состоит в дальнейшем анализе возможной связи полиморфизма микросателлитов с генетической изменчивостью некоторых воспроизводительных признаков полутонкорунных овец в Приполярной зоне.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовался полиморфизм микросателлитов у кроссбредных печорских полутонкорунных овец в типе ромни-марш. История создания стада животных детально изложена в [6]. Генетико-популяционная характеристика выборки овец получена по результатам генотипирования 48 овцематок по 12 STR-локусам. Общая численность овцематок, использованных для характеристики кластеров и породных групп по признакам продуктивности, составила 45 гол. Трех овцематок, охарактеризованных только по результатам первого ягнения, исключили из анализа. Всего число учтенных ягнений овцематок, исключая первое, составило 101 ($\sum n_i$). Информацию о происхождении, возрасте, дате ягнения, плодовитости и других биологически и хозяйственно ценных признаках животных получили из данных зоотехнического и племенного учета за 2010–2020 гг.

ДНК выделяли из тканей ушных раковин, отсеченных во время мечения животных и помещенных в 96%-й ректифицированный этиловый спирт. Анализы в 2020–2022 гг. выполняла лаборатория ООО «ГОРДИЗ»³ с использованием набора реагентов COrDIS Sheep⁴, рекомендованного Международным обществом генетики животных (International Society of

¹Animal QTL Database. URL: <https://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/index>.

²Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2020620869. База данных для хранения и быстрого доступа к результатам полногеномных и региональных исследований ассоциаций / Шашкова Т.И., Аульченко Ю.С.; правообладатель: Новосибирский государственный университет; заявка № 2020620713; дата поступления 12.05.2020; дата гос. регистрации 28.05.2020.

³gordiz.ru

⁴COrDIS Sheep. Набор реагентов для мультиплексного анализа 12 микросателлитных маркеров и локуса амелогенина овец. Инструкция пользователя. URL: <https://gordiz.ru/wp-content/uploads/2021/05/instrukciya-cordis-sheep-140521.pdf>.

Animal Genetics), по 12 локусам (McM042, INRA006, McM527, ETH152, CSRD247, OarFCB20, INRA172, INRA063, MAF065, MAF214, INRA005, INRA023) и маркеру пола AMEL.

Генотипированное поголовье включало кроссбредных овец печорской породной группы и их помесей разной «кровности» с баранами ромни-марш (первая группа) и баранами куйбышевской породы (вторая группа). В исследованные выборки вошли также животные, имевшие родственные связи с исчезнувшей северной аборигенной короткохвостой овцой. Вклады предковых пород в фенотипы отдельных особей или средние по группам разной породности («кровности») выражали в процентах.

Для обработки результатов генотипирования овец по STR-локусам использовали программы Structure Version 2.3.4⁵ и GenAlEx 6.5⁶. Заложенные в программу Structure Version 2.3.4 вероятностно-статистические модели позволили вычислить вероятности принадлежности отдельных генотипов к независимым, смешанным или метисным генетически дифференцированным группам животных, провести анализ генетической гетерогенности популяции при слабом сцеплении и корреляции генов маркерных локусов, проанализировать небольшие по численности выборки и выборки, содержащие генотипы с доминантными, рецессивными и нулевыми аллелями [8, 9].

В программе Structure Version 2.3.4 была рассчитана апостериорная вероятность отнесения отдельных полилокусных STR-генотипов к различным группам (кластерам) без введения предварительной информации о классификации особей по генеалогии. Анализ проведен при подразделении генотипированного по STR-локусам поголовья овцематок на два ($k = 2$) и четыре ($k = 4$) кластера в соответствии с предполагаемым числом предковых пород. Для установления принадлежности особи к соответствующей группе

(кластеру) выбрали пороговое значение вероятности в долях единицы (Q), которое составило $\geq 0,75$, а также число кластеров (k). Оптимальное деление всего массива на кластеры определили по наличию максимального числа особей, членство которых в собственном кластере достигло или превысило пороговую вероятность, а также по соответствию числа кластеров количеству предковых пород, участвовавших в скрещивании.

В программе GenAlEx 6.5 по всем группам провели оценку генетического равновесия по Харди–Вайнбергу и рассчитали следующие параметры: N_a – среднее число аллелей на локус; N_e – среднее эффективное число аллелей на локус; I_{Sh} – индекс Шеннона; H_o – показатель средней наблюдаемой (фактической) гетерозиготности; H_e – оценка средней ожидаемой гетерозиготности на локус; uH_e – несмещенная оценка средней ожидаемой гетерозиготности на локус; F_{IS} – индекс фиксации (инбридинга); F_{ST} – генетическая дистанция по Райту; D_N – генетическая дистанция по Нею.

Статистическую обработку данных и построение графиков выполняли в программе Microsoft Excel.

Породы овец обозначили по первым буквам их названия: С – северная аборигенная, П – печорская породная группа, РМ – ромни-марш, К – куйбышевская. Породность помесей выражали через вклад каждой породы в генотип (кровность в процентах), обозначая его цифрами перед аббревиатурой породы. Число учтенных животных обозначили N , число окотов – n_i . У обьягнвившихся генотипированных овцематок плодовитость (Π_o), начиная со второго ягнения, оценивали по количеству живых ягнят за одно ягнение. Молочность рассчитывали по приросту приплода за первые 20 дней подсосного периода.

По каждому ягнению определяли выживаемость приплода по формуле

$$B_{\Pi} = \Pi_B / \Pi_o,$$

⁵Pritchard J.K., Wen X., Falush D. Documentation for structure software: Version 2.3. URL: <http://pritch.bsd.uchicago.edu/structure.html>.

⁶Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research an update // Bioinformatics. 2012. N 28 (19). P. 2537–2539.

где B_{π} – число выживших ягнят к отбивке (к 3-месячному возрасту), доли единицы; $\Pi_{\text{в}}$ – выживший приплод к отбивке, гол.

Комплексный показатель, обозначенный как «темп размножения» (ТР), рассчитывали по формуле

$$TP = \Pi_{\text{в}}/B_{\text{я}},$$

где $\Pi_{\text{в}}$ – среднее количество ягнят, полученных от одной овцематки за одно ягнение, к отбивке; $B_{\text{я}}$ – возраст первого ягнения овцематки, лет.

Обозначения статистических показателей приводятся по учебному пособию П.Ф. Рокицкого⁷.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящем исследовании представлены результаты генетико-популяционной характеристики и кластерного анализа генетической структуры кроссбредного стада полутонкорунных овец печорской популяции.

Из данных, приведенных на рис. 1, видна разница в распределении средних вероятностей членства особей в соответствующих кластерах по первой и второй группам при $k = 2$.

Высокая вероятность генетического компонента первого кластера в первой группе обусловлена скрещиванием овцематок печорской породной группы с баранами породы ромни-марш, а его снижение во второй группе – скрещиванием овец первой группы с баранами куйбышевской породы. Существенный удельный вес компонента второго кластера во второй группе, по-видимому, объясняется сходством (возможно, родством) предковых аборигенных аллелофондов овец печорской породной группы и куйбышевской породы. Влияние баранов куйбышевской породы на формирование аллелофонда первой группы исключено хронологически, по учету генеалогии и путем экспертизы корректности родословных по микросателлитам.

При $k = 4$ число особей, индивидуальные вероятности членства которых в собственных

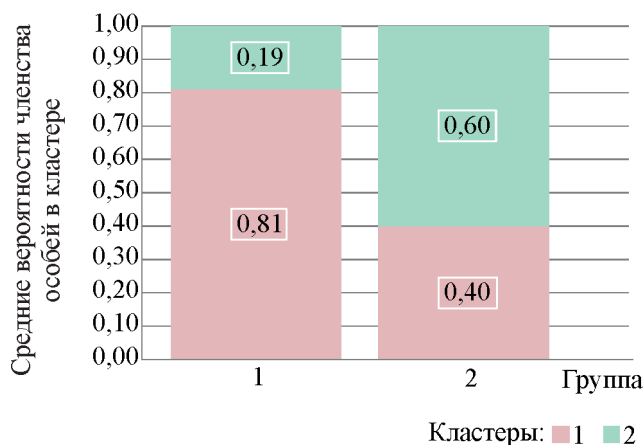


Рис. 1. Распределение средних вероятностей членства особей в кластерах с учетом группы по признаку породности ($k = 2$)

Fig. 1. Distribution of average estimates of the probability of membership of the individuals in clusters in groups of different breeds ($k = 2$)

кластерах достигли или превысили пороговое значение, распределилось следующим образом. В первый кластер вошло 16 особей (11 – первая группа, пять – вторая), во второй – четыре особи (одна – первая группа, три – вторая). По восемь животных отнесены к третьему и четвертому кластерам. У восьми особей первой группы нулевого кластера доля генетического компонента, характерного для третьего и четвертого кластеров, составила от 22 до 44%.

У 12 особей вероятности членства ни по одному из кластеров не достигли пороговых значений. Из них десять животных входили в первую группу и происходили от шести баранов разной кровности по печорской породной группе и ромни-марш.

Все 16 особей из первого кластера происходили от шести баранов, три из которых являются чистокровными производителями куйбышевской породы и отцами особей второй группы, а остальные три – помесными производителями печорской породной группы × ромни-марш с кровностью по ромни-марш выше 50% и отцами овцематок первой группы.

Три овцематки второй группы второго кластера происходят от двух полукровных

⁷Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику: учеб. пособие. Минск, 1978. 448 с.

по куйбышевской породе баранов, одна овцематка первой группы второго кластера – от барана второго поколения по ромни-марш.

Все овцематки третьего кластера происходили от одного чистокровного барана куйбышевской породы № 401. К четвертому кластеру отнесены овцематки – дочери чистокровного барана куйбышевской породы № 95.

Анализ распределения средних вероятностей членства особей в кластерах по первой группе показал, что доли первого и второго кластеров составляют соответственно 0,59 и 0,23 (суммарно – 0,82), доля третьего кластера – 0,03, четвертого – 0,15 (суммарно – 0,18) (см. рис. 2). В структуре второй группы доли первого и второго кластеров присутствовали с вероятностями 0,22 и 0,15 (суммарно – 0,37), третьего и четвертого – 0,32 и 0,30 (суммарно – 0,62).

По данным учета родословных, структура породности у животных первой группы была следующая: северная короткохвостая грубошерстная овца – 3%, печорская породная группа – 37, ромни-марш – 60% (см. рис. 3). Структура породности второй группы: северная аборигенная овца – 0,5%, печорская

породная группа – 23,5, ромни-марш – 29,8, куйбышевская – 46,2%.

Из указанных данных видно, что в первой группе вычисленный по родословным средний суммарный генетический вклад породы ромни-марш и печорской породной группы составил 97%. Во второй группе овцематок вклад этих пород снизился до 53,8%, наследственные задатки куйбышевской породы составили 46,2%. Сравнив средние вклады разных пород в генофонд первой группы по генеалогии с распределением в ней долей каждого из четырех кластеров, можно предположить, что типичный для породы ромни-марш аллелофонд STR-локусов сконцентрирован в первом кластере, типичный для печорской породной группы – во втором.

Проверка соответствия наблюдаемого распределения генотипов ожидаемому по закону Харди–Вайнберга за исключением локуса INRA005 в целом по выборке не выявила достоверного нарушения равновесия. По генотипам локуса INRA005 нарушение равновесия обусловлено избытком частоты генотипа INRA005^{129/137}, который встречался в выборке с частотой 0,02 (в единичном экземпляре)

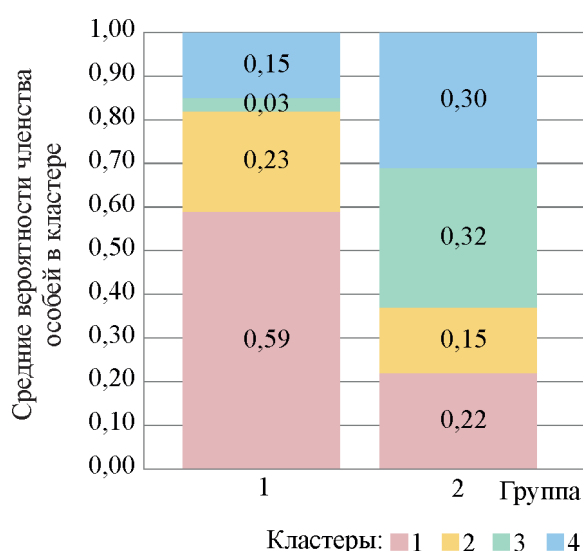


Рис. 2. Распределение средних вероятностей членства особей в кластерах с учетом группы по признаку породности ($k = 4$)

Fig. 2. Distribution of average estimates of the probability of membership of the individuals in clusters in groups of different breeds ($k = 4$)

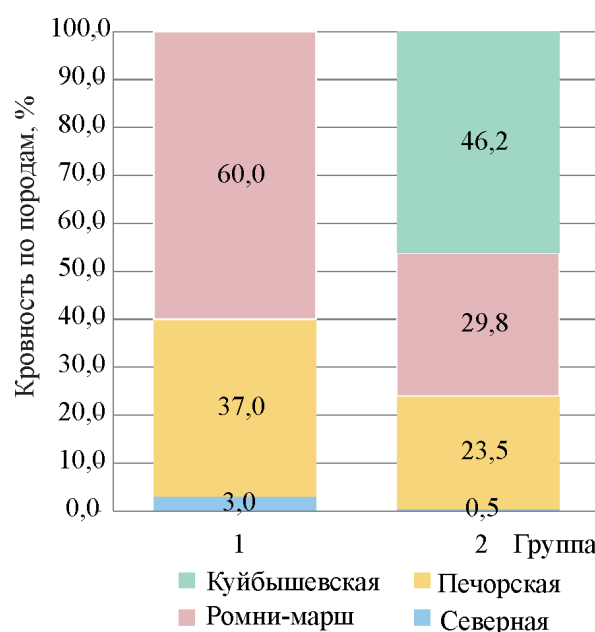


Рис. 3. Средняя кровность овец в группах разной породности

Fig. 3. Average bloodlines of sheep in groups of different breeds

при теоретической вероятности 0,0002, что вывело величину χ^2 за пределы порогового значения.

Коэффициенты инбридинга по нулевому кластеру и по генотипированному массиву в целом были положительными, по абсолютным значениям – близки к нулю. В пределах других кластеров обнаружены избытки гетерозигот, которые достигали максимума в третьем и четвертом кластерах (соответственно –0,201 и –0,226) (см. табл. 1). По числу эффективных аллелей и значениям индекса Шеннона сгруппированные в третий и четвертый кластеры особи уступали показателям других группировок, включая самую малочисленную выборку второго кластера. Минимальные генетические дистанции по Райту (F_{ST}) и Нею (uD_N , несмещенная оценка) установлены между нулевым и первым кластерами: $F_{ST} = 0,036$, $uD_N = 0,166$ (см. табл. 2). Генетические дистанции между

первым и вторым кластерами были следующими: $F_{ST} = 0,047$, $uD_N = 0,354$. Между первым и третьим, а также третьим и четвертым кластерами генетические дистанции были максимальными: соответственно $F_{ST} = 0,130$ и $uD_N = 0,539$, $F_{ST} = 0,125$ и $uD_N = 0,473$.

По результатам исследования можно заключить, что кластерный анализ генотипированного по 12 полиморфным локусам микросателлитов поголовья овец позволил выделить внутри групп разной породности более однородные по генеалогии (на уровне полусибсов), аллелям и генотипам микросателлитов субгруппы, генетически дифференцированные между собой на уровне межпородных различий [10]. Оценки генетических дистанций, полученные разными методами, при попарном сравнении кластеров положительно коррелировали между собой. Коэффициенты выборочной и ранговой корреляции были высоко достоверными, положитель-

Табл. 1. Характеристика кластеров и популяции в целом по генетическому разнообразию

Table 1. Characteristics of clusters and the population as a whole by genetic diversity

Кластер	Число голов	Статистика	N_a	N_e	I_{Sh}	H_o	H_e	uH_e	F_{IS}
0	12	$\bar{X} \pm Sx$	5,500 0,399	3,668 0,233	1,437 0,058	0,712 0,042	0,716 0,016	0,745 0,017	0,011 0,051
1	16	$\bar{X} \pm Sx$	5,333 0,355	3,303 0,258	1,328 0,070	0,765 0,042	0,674 0,030	0,694 0,031	–0,134 0,032
2	4	$\bar{X} \pm Sx$	3,417 0,336	2,768 0,266	1,055 0,100	0,708 0,068	0,599 0,039	0,685 0,045	–0,192 0,091
3	8	$\bar{X} \pm Sx$	4,500 0,469	2,929 0,291	1,191 0,097	0,740 0,039	0,622 0,037	0,663 0,040	–0,201 0,037
4	8	$\bar{X} \pm Sx$	4,333 0,284	2,830 0,229	1,166 0,074	0,760 0,050	0,623 0,027	0,665 0,029	–0,226 0,071
Популяция	48	$\bar{X} \pm Sx$	7,000 0,628	4,279 0,317	1,607 0,069	0,742 0,032	0,754 0,016	0,762 0,016	0,019 0,030

Табл. 2. Генетические дистанции между кластерами

Table 2. Genetic distances between clusters

Кластер	0	1	2	3	4
0		0,166	0,203	0,354	0,319
1	0,036		0,335	0,539	0,388
2	0,047	0,078		0,346	0,382
3	0,082	0,130	0,090		0,473
4	0,074	0,094	0,097	0,125	

Примечание. Над диагональю – uD_N , под диагональю – F_{ST} .

ными, по значениям близкими к единице – соответственно $r = 0,989 \pm 0,049$ и $r_s = 0,976 \pm 0,077$. Таким образом, показано сходное ранжирование оценок генетических дистанций между группами, полученных разными методами.

По селекционным признакам минимальным средним возрастом первого ягнения характеризовались особи первой группы первого кластера ($576,1 \pm 27,3$), максимальным – овцематки второй группы четвертого кластера ($807,4 \pm 11,8$) (см. табл. 3). Различия особей второй группы четвертого кластера с особями первой группы первого кластера по возрасту первого окота, молочности, темпу размножения и интенсивности роста ягнят до отъема были достоверными соответственно при $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$.

По плодовитости, молочности и выходу ягнят к отбивке между особями разных кластеров внутри групп достоверных различий не установлено. Хотя отнесенные к первой группе особи первого кластера имели самые высокие показатели по молочности, темпу размножения и среднесуточному приросту живой массы ягнят до отбивки. По селекци-

онным показателям они недостоверно превосходили своих аналогов по кластеру из второй группы.

Самые низкие показатели молочности, темпа размножения и среднесуточного прироста приплода до отбивки зафиксированы у овцематок второй группы четвертого кластера (см. табл. 3). Разница между животными первой и второй групп по среднему возрасту первого ягнения, темпу размножения и интенсивности роста приплода до отбивки достоверна соответственно при $p \leq 0,05$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$. Принадлежность особей к соответствующим кластерам по первой группе и средние показатели, характеризующие их воспроизводительные способности, показали, что особи нулевого кластера, у которых с большей вероятностью могли сохраниться генетические задатки северной короткотопной овцы, по показателям делового приплода, молочности, темпу размножения уступали особям первого кластера. Внутри групп между особями, отнесенными к разным кластерам по полилокусным STR-генотипам, достоверных различий по селективным признакам не установлено.

Табл. 3. Воспроизводительные признаки овцематок разных групп и кластеров

Table 3. Reproductive characteristics of ewes of different breed groups and clusters

Группа, кластер, число овцематок (N), количество окотов (n_i)	Статистика	Возраст первого ягнения, лет	Численность живых ягнят за ягнение, гол.	Молочность, кг	Численность ягнят к отбивке, гол.	Темп размножения	Суточный прирост живой массы ягнят к отбивке, г
Кластер 0 ($N = 10$, $\sum n_i = 23$)	$\bar{X} \pm Sx$	677,3 19,5	1,2 0,1	20,6 1,9	1,04 0,08	0,568 0,047	173,8 16,1
Кластер 1 ($N = 11$, $\sum n_i = 22$)	$\bar{X} \pm Sx$	576,1 27,3	1,1 0,1	22,5 1,4	1,05 0,08	0,706 0,066	182,7 12,5
По первой группе ($\sum \sum n_i = 45$)	$\bar{X} \pm Sx$	627,8 18,1	1,2 0,1	21,5 1,2	1,04 0,05	0,635 0,041	178,2 10,2
Кластер 1 ($N = 5$, $\sum n_i = 9$)	$\bar{X} \pm Sx$	641,1 56,8	1,0 0,0	19,5 3,2	0,89 0,11	0,556 0,084	142,1 34,1
Кластер 2 ($N = 3$, $\sum n_i = 8$)	$\bar{X} \pm Sx$	670,6 5,7	1,0 0,0	21,0 1,8	1,06 0,06	0,545 0,005	163,9 15,3
Кластер 3 ($N = 8$, $\sum n_i = 25$)	$\bar{X} \pm Sx$	634,0 31,5	1,1 0,1	19,3 1,7	0,92 0,08	0,573 0,055	154,4 14,8
Кластер 4 ($N = 8$, $\sum n_i = 14$)	$\bar{X} \pm Sx$	807,4 11,8	1,1 0,1	17,0 1,8	1,00 0,15	0,453 0,066	133,8 21,6
По второй группе ($\sum \sum n_i = 56$)	$\bar{X} \pm Sx$	683,7 19,3	1,1 0,03	19,0 1,04	0,95 0,05	0,536 0,032	148,6 10,2

Планируя эксперимент, мы полагали, что с помощью программы Structure Version 2.3.4 и микросателлитов удастся разделить массив на кластеры, в каждом из которых будут сгруппированы особи, более сходные по STR-аллелям, генотипам и генеалогии. Между кластерами дифференциация по микросателлитам и по генеалогии должна была быть выше, чем гетерогенность внутри кластера, что позволило бы выявить связь между полиморфизмом микросателлитов, генеалогией и количественной изменчивостью признаков. В проведенном исследовании из кластерной структуры групп разной породности хорошо прослеживалась дифференциация второй группы на четыре кластера с высокой вероятностью членства в отдельных кластерах потомства чистокровных и помесных баранов куйбышевской породы. Первый кластер оказался общим для первой и второй групп, хотя группы формировались из особей разной породности, а именно: животные первой группы первого и второго кластеров происходят от помесных баранов печорской породной группы с ромни-марш, а животные второй группы тех же кластеров – от скрещивания двухпородных помесей ‘печорская группа × ромни-марш’ с полукровными и чистопородными баранами куйбышевской породы.

Таким образом, в работе с кроссбредным потомством, полученным от родственных пород, при использовании для генетического анализа STR-полиморфизма 12 локусов не удалось достичь одновременного четкого разделения массива на кластеры по маркерам, генеалогии и полигенным признакам. В связи с этим показательно недостоверное, но значительное различие по молочности, темпу размножения, сохранности и интенсивности роста приплода между овцематками первой и второй групп (разной породности), отнесенных к одному (первому) кластеру.

Ранее нами высказано предположение, что уровень гетерозиготности по STR-локусам, возможно, связан с фертильностью овцематок [7]. Одной из вероятных версий механизмов детерминации таких взаимосвязей является корреляция уровня гетерозиготности по ряду маркерных локусов с полиморфными

генетическими системами, контролирующими изменчивость количественных признаков. При этом «нейтральность» маркеров теоретически не исключает их связи с генетической изменчивостью селективных признаков по типу неравновесия по истинному генетическому сцеплению в случае локализации маркера и гена-кандидата в одной группе сцепления.

Эффект такого сцепления зависит от его тесноты, баланса генного комплекса или хромосомы, межаллельных и/или межлокусных взаимодействий генов. Даже при чистопородном разведении у разных пород вклады отдельных генов, их комплексов и различных хромосом в изменчивость селективных признаков варьируют в широких пределах. В кроссбредных популяциях такую изменчивость, по-видимому, легче выявить, проанализировать и использовать в практической маркерассоциированной селекции. Однако в проведенном исследовании использование полиморфизма микросателлитов для группировки животных по кластерам не позволило установить какой-либо связи маркеров с селективными признаками.

ВЫВОДЫ

1. Генотипирование по микросателлитам подконтрольного массива овец и обработка данных в программе Structure Version 2.3.4 при $k = 4$ позволили детализировать генетическую структуру стада кроссбредных овец. Кластерный анализ показал более высокий уровень консолидации первой группы по сравнению со второй, что было закономерно, поскольку на формирование STR-аллелофонда второй группы дополнительно оказало влияние скрещивание с баранами куйбышевской породы.

2. В отличие от первой группы, представленной полилокусными генотипами нулевого, первого и единственной особью второго кластера, во вторую группу дополнительно вошли полилокусные генотипы, отнесенные к третьему и четвертому кластерам, в которые с помощью Structure Version 2.3.4 и анализа микросателлитов были сгруппированы

потомки двух чистокровных баранов куйбышевской породы № 401 и 95 соответственно. При попарном сравнении этих кластеров установлены максимальные генетические дистанции. Так, F_{ST} и uD_N между первым и третьим кластерами составили соответственно 0,130 и 0,539, между третьим и четвертым – 0,125 и 0,473. Минимальные генетические дистанции по значениям F_{ST} и D_N установили между нулевым и первым кластерами (0,036 и 0,166), а также между первым и вторым (0,047 и 0,203). Диапазон значений F_{ST} от минимума до максимума превосходил пределы вариации межпородных генетических дистанций [13], в то время как генетическая дистанция между первой и второй породными группами составила 0,015, т.е. была значительно ниже минимальных генетических дистанций, установленных между отдельными кластерами.

3. Внутри групп разной породности достоверных различий по показателям продуктивности между особями, принадлежащими к разным кластерам, не выявлено. Не были обнаружены и взаимосвязи генетических дистанций между особями, отнесенными к разным кластерам, с их дифференциацией по показателям, характеризующим некоторые селективные признаки.

4. При минимальной генетической дистанции первая группа по сравнению со второй имела лучшие показатели по возрасту первого ягнения овцематок ($627,8 \pm 18,1$ и $683,7 \pm 19,3$), количеству ягнят, полученных за одно ягнение ($1,2 \pm 0,10$ и $1,1 \pm 0,03$), молочности ($21,5 \pm 1,18$ и $19,0 \pm 1,39$), выходу ягнят к отъему ($1,04 \pm 0,05$ и $0,95 \pm 0,05$), темпу размножения ($0,635 \pm 0,041$ и $0,536 \pm 0,032$), приросту живой массы ягнят до 3-месячного возраста ($178,2 \pm 10,2$ и $148,6 \pm 10,2$). Разница между животными первой и второй групп по среднему возрасту первого ягнения, темпу размножения и интенсивности роста приплода до отбивки достоверна соответственно при $p \leq 0,05$, $p \leq 0,01$ и $p \leq 0,05$. Из приведенных данных видно, что скрещивание овец пещорской популяции с куйбышевской породой не оказало положительного влияния на показатели продуктивности.

5. По возрасту первого окота, молочности, темпу размножения и интенсивности роста ягнят до отъема лучшими показателями характеризовались животные первого кластера первой группы (соответственно $576,1 \pm 27,3$; $22,5 \pm 1,43$; $0,706 \pm 0,066$; $182,7 \pm 12,5$). Худшие показатели по этим признакам были у животных, отнесенных к четвертому кластеру второй группы (соответственно $807,4 \pm 11,8$; $17,0 \pm 1,77$; $0,453 \pm 0,066$; $133,8 \pm 21,6$). Различия особей второй группы четвертого кластера с особями первой группы первого кластера по указанным признакам были достоверными соответственно при $p \leq 0,001$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,01$, $p \leq 0,05$. По средней плодовитости и выходу ягнят на одно ягнение к отбивке животные этих кластеров достоверно не различались.

6. По-видимому, статистически недостаточная численность сохранившегося поголовья формально исчезнувшей пещорской популяции полутонкорунных овец в типе ромни-марш не позволила получить объективные данные о наличии или отсутствии взаимосвязей полиморфизма микросателлитов с генетической изменчивостью некоторых селективно-значимых признаков. Поэтому в дальнейших исследованиях необходимо привлечение к анализу новых биоинформационных методик, расширение породного состава и увеличение численности референтной популяции, что позволит получить более надежные сведения о взаимосвязи уровня генетического разнообразия по STR-маркерам с селективно-значимыми признаками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Zlobin A.S., Nikulin P.S., Volkova N.A., Zinovieva N.A., Iolchiev B.S., Bagirov V.A., Borodina P.V., Aksenovich T.I., Tsepilov Ya.A. Multivariate Analysis Identifies Eight Novel Loci Associated with Meat Productivity Traits in Sheep // *Genes* (Basel). 2021. Vol. 12. N 3. P. 367. DOI: 10.3390/genes12030367.
2. Zamani W., Ghasempouri S.M., Rezaei H.R., 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. Vol. 17. N 2. P. 223–231. DOI: 10.1016/j.mgene.2018.06.0154.
3. Zhi-Liang H., Park C.A., Reecy J.M. Bringing the Animal QTLdb and CorrDB into the future: meeting new challenges and providing updated services // *Nucleic Acids Research*. 2022. Vol. 50. P. 956–961. DOI: 10.1093/nar/gkab1116.
4. Zhi-Liang H., Park C.A., Reecy J.M. Building a livestock genetic and genomic information knowledgebase through integrative development of Animal QTLdb and CorrDB // *Nucleic Acids Research*. 2019. Vol. 47. P. 701–710. DOI: 10.1093/nar/gky1084.
5. Галинская Т.В., Щенетов Д.М., Лысенков С.Н. Предубеждение о микросателлитных исследованиях и как им противостоять // *Генетика*. 2019. Т. 55. № 6. С. 617–632. DOI: 10.1134/S0016675819060043.
6. Матюков В.С., Жариков Я.А., Канева Л.А. Анализ аллелофонда полутонкорунных овец пещорской популяции с помощью STR-маркеров // *Генетика*. 2023. Т. 59. № 6. С. 1–7. DOI: 10.31857/S0016675823060103.
7. Матюков В.С., Жариков Я.А., Канева Л.А. Микросателлитный профиль, гетерозиготность и фертильность овец // *Аграрный вестник Урала*. 2024. Т. 24. № 4. С. 510–521. DOI: 10.32417/1997-4868-2024-24-04-510-521.
8. Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. Inference of population structure: Extensions to linked loci and correlated allele frequencies // *Genetics*. 2003. Vol. 164. N 4. P. 1567–1587. DOI: 10.1093/genetics/164.4.1567.
9. Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. Inference of population structure using multi-locus genotype data: dominant markers and null alleles // *Molecular Ecology Notes*. 2007. Vol. 7. N 4. P. 574–578. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2007.01758.x.
10. Hall S.J.G. Genetic Differentiation among Livestock Breeds-Values for F_{ST} // *Animals*. 2022. Vol. 12. N 9. P. 1115. DOI: 10.3390/ani12091115.
2. Zamani W., Ghasempouri S.M., Rezaei H.R., 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, vol. 17, no. 2, pp. 223–231. DOI: 10.1016/j.mgene.2018.06.0154.
3. Zhi-Liang H., Park C.A., Reecy J.M. Bringing the Animal QTLdb and CorrDB into the future: meeting new challenges and providing updated services. *Nucleic Acids Research*, 2022, vol. 50, pp. 956–961. DOI: 10.1093/nar/gkab1116.
4. Zhi-Liang H., Park C.A., Reecy J.M. Building a livestock genetic and genomic information knowledgebase through integrative development of Animal QTLdb and CorrDB. *Nucleic Acids Research*, 2019, vol. 47, pp. 701–710. DOI: 10.1093/nar/gky1084.
5. Galinskaya T.V., Shchepetov D.M., Lysenkov S.N. Prejudices against microsatellite studies and how to resist them. *Genetika = Genetics*, 2019, vol. 55, no. 6, pp. 617–632. (In Russian). DOI: 10.1134/S0016675819060043.
6. Matyukov V.S., Zharikov Ya.A., Kaneva L.A. Analysis of the allelofund of semi-fine-wool sheep of the Pechora population using STR markers. *Genetika = Genetics*, 2023, vol. 59, no. 6, pp. 1–7. (In Russian). DOI: 10.31857/S0016675823060103.
7. Matyukov V.S., Zharikov Ya.A., Kaneva L.A. Microsatellite profile, heterozygosity and fertility of sheep. *Agrarniy vestnik Urala = Agrarian Bulletin of the Urals*, 2024, vol. 24, no. 4, pp. 510–521. (In Russian). DOI: 10.32417/1997-4868-2024-24-04-510-521.
8. Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. Inference of population structure: Extensions to linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics*, 2003, vol. 164, no. 4, pp. 1567–1587. DOI: 10.1093/genetics/164.4.1567.
9. Falush D., Stephens M., Pritchard J.K. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Notes*, 2007, vol. 7, no. 4, pp. 574–578. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2007.01758.x.
10. Hall S.J.G. Genetic Differentiation among Livestock Breeds-Values for F_{ST} . *Animals*, 2022, vol. 12, no. 9, p. 1115. DOI: 10.3390/ani12091115.

REFERENCES

1. Zlobin A.S., Nikulin P.S., Volkova N.A., Zinovieva N.A., Iolchiev B.S., Bagirov V.A., Borodin P.V., Aksenovich T.I., Tsepilov Ya.A. Multivariate Analysis Identifies Eight Novel Loci Associated with Meat Productivity Traits in Sheep. *Genes (Basel)*, 2021, vol. 12, no. 3, p. 367. DOI: 10.3390/genes12030367.
10. Hall S.J.G. Genetic Differentiation among Livestock Breeds-Values for F_{ST} . *Animals*, 2022, vol. 12, no. 9, p. 1115. DOI: 10.3390/ani12091115.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

✉ **Матюков Валерий Самуилович**, ведущий научный сотрудник, кандидат биологических наук; ORCID 0000-0002-3504-6864, SPIN-код, 1481-9385; **адрес для переписки:** Россия, 167023, Сыктывкар, ул. Ручейная, 27; e-mail: nipti38@mail.ru

Лейченко Александр Сергеевич, научный сотрудник, кандидат физико-математических наук

Жариков Яков Александрович, старший научный сотрудник, кандидат сельскохозяйственных наук; ORCID 0000-0002-8644-2322, SPIN-код 9778-6956

Канева Лидия Александровна, заведующая Печорской опытной станцией Института агrobiотехнологий ФИЦ Коми НЦ УрО РАН; ORCID 0009-0007-0437-7146, SPIN-код 4720-8525

AUTHOR INFORMATION

✉ **Valery S. Matyukov**, Lead Researcher, Candidate of Science in Biology; ORCID 0000-0002-3504-6864, SPIN-code 1481-9385; **address:** 27, Rucheynaya St., Syktyvkar, 167023, Russia; e-mail: nipti38@mail.ru

Aleksander S. Leichenko, Researcher, Candidate of Science in Physics and Mathematics

Yakov A. Zharikov, Senior Researcher, Candidate of Science in Agriculture; ORCID 0000-0002-8644-2322, SPIN-code 9778-6956

Lidiya A. Kaneva, Head of the Pechora Experimental Station of the Institute of Agrobiotechnologies of the FRC Komi SC UB RAS; ORCID 0009-0007-0437-7146, SPIN-code 4720-8525

Дата поступления статьи / Received by the editors 04.03.2025
Дата принятия к публикации / Accepted for publication 28.05.2025
Дата публикации / Published 15.10.2025