
ANIMAL HUSBANDRY

DOI: <https://doi.org/10.23649/jae.2022.3.23.08>

Terletsky V.P.*

Pushkin Leningrad State University, St. Petersburg, Russia

* Corresponding author (valeriter[at]mail.ru)

Received: 24.06.2022; Accepted: 13.07.2022; Published: 20.07.2022

ANALYSIS OF THE GENETIC STRUCTURE OF SEVEN GENE POOL POPULATIONS OF CHICKENS

Research article

Abstract

The purpose of this study was to determine the main population-genetic specifics in groups of chickens of seven breeds and populations. To achieve this goal, a multilocus genetic analysis with a labeled oligonucleotide probe (GTG)₅ was used. In particular, genetic connection was revealed in groups of chickens in accordance with the criterion of genetic distance. Intrapopulation diversity in the breeds was evaluated using average heterozygosity. The presence of specific DNA fragments allowed to offer them as markers for individual breeds. Low biodiversity was established in the population of Russian white, which corresponds to intensive breeding and selection in this group carried out over many generations.

Keywords: gene pool populations, chickens, genetic analysis, heterozygosity.

Терлецкий В.П.*

Ленинградский государственный университет им. А.С. Пушкина, Санкт-Петербург, Россия

* Корреспондирующий автор (valeriter[at]mail.ru)

Получена: 24.06.2022; Доработана: 13.07.2022; Опубликовано: 20.07.2022

АНАЛИЗ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СЕМИ ГЕНОФОНДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ КУР

Научная статья

Аннотация

Целью настоящей работы было определить основные популяционно-генетические характеристики в группах кур семи пород и популяций. Для достижения этой цели использовали мультилокусный генетический анализ с применением меченого олигонуклеотидного зонда (ГТГ)₅. В частности, выявили генетические взаимоотношения в группах кур по критерию генетического расстояния. Внутривидовое разнообразие в породах оценили с помощью средней гетерозиготности. Наличие специфических фрагментов ДНК позволило предложить их в качестве маркеров для отдельных пород. Было установлено низкое биоразнообразие в популяции русская белоснежная, что соответствует интенсивной селекции и отбору в этой группе, проводившейся на протяжении многих поколений птицы.

Ключевые слова: генофондные популяции, куры, генетический анализ, гетерозиготность.

1. Введение

Использование молекулярно-генетических методов анализа ДНК в изучении структуры генома сельскохозяйственных животных имеет сейчас большое значение, т. к. эти методы обладают высокой разрешающей способностью и могут выявлять даже незначительные изменения в геномах, затрагивающих формирование фенотипических признаков [1], [2], [3], [4]. Наиболее информативным инструментом является полногеномное секвенирование, позволяющее выявить самые малые изменения в геноме, вплоть до однонуклеотидных полиморфизмов (SNPs). Однако, до сих пор этот подход является дорогостоящим и не доступным во многих лабораториях. Поэтому сохраняется необходимость использования других инструментов генетического анализа, включая полиморфизм длин рестрикционных фрагментов ДНК (ПДРФ) [5], анализ микросателлитной и минисателлитной ДНК [6], [7] и т.д. В настоящее время микросателлитная ДНК, представляющая собой короткие повторяющиеся элементы, разбросанные по всему геному, часто используется в генетической паспортизации и изучении геномной архитектуры популяций животных [6], [8]. Особи различаются между собой по числу повторяющихся микросателлитов (выявляется как различная длина амплифицируемого фрагмента ДНК в данном локусе). Подобный механизм полиморфизма отмечается и при использовании минисателлитной ДНК, отличие от

микросателлитов состоит в том, что длина минисателлитов значительно больше и достигает нескольких тысяч пар оснований [9]. Вероятность появления минисателлитов с измененной длиной повтора составляет от 10^{-7} до 10^{-3} на одно клеточное деление [10]. Часто минисателлитная ДНК располагается рядом или непосредственно в генах, что приводит к регулированию экспрессии генов [7].

В процессе эволюции либо искусственной изоляции популяций при селекции в геномах накапливаются изменения в ДНК, которые можно улавливать одним из перечисленных способов [11]. В частности, минисателлитные ДНК использовали при изучении популяционно-генетических параметров у разных видов животных [12], установлены связи между минисателлитами и проявлением отдельных заболеваний, включая злокачественные [13], [14]. Среди критериев, характеризующих популяции выделяют коэффициент сходства BS (доля общих фрагментов ДНК у изучаемых популяций при попарном сравнении всех сочетаний), наличие маркерных фрагментов ДНК, которые можно применять для маркирования видов, пород и линий животных. Внутрипопуляционное генетическое разнообразие, имеющее особое значение при мониторинге состояния малочисленных генофондных популяций, обычно рассчитывается как средняя гетерозиготность и впервые этот критерий был предложен в 1992 г. [12].

2. Материалы и методы исследования

Были исследованы 7 популяций птицы биоресурсной коллекции ВНИИГРЖ с использованием ДНК-фингерпринтинга с меченым олигонуклеотидным зондом (ГТГ)5 (по 10–11 голов от каждой группы). В работе использовали кур популяций Русская белоснежная, Фавероль лососевая, Брама светлая, Кохинхин голубой, Юрловская голосистая, Нью-Гемпшир, Загорская лососевая.

Кровь кур брали из подкрыльцовой вены в микропробирки с ЭДТА для предотвращения свертывания. Геномную ДНК выделяли общепринятыми методами с применением протеиназы К, додецилсульфата натрия и фенола. Очищенную ДНК растворяли в буфере TE (10 mM трис-HCL, 1 mM ЭДТА). Концентрацию и качество ДНК контролировали на спектрофотометре NanoDrop2000™. Метод ДНК фингерпринтинга предполагает выполнение нескольких этапов. Геномная ДНК кур подвергалась расщеплению с помощью ферментов рестрикции *Hae*III или *Bsu*RI. Электрофорез проводили в трис-боратном буфере и 0,8% агарозном геле при напряжении 60 вольт около двух суток. Перенос одноцепочечной ДНК на нейлоновый фильтр осуществляли в специальной камере под вакуумом 80 мм рт.ст. в течение 1 часа.

В качестве зонда мы применяли меченый олигонуклеотид (ГТГ)5 с меткой дезоксигенин. Этап гибридизации проводили в буфере $5\times\text{SSC} - 0,1\% \text{ SDS} - 5\times\text{Денхардт}$ при 45°C в течение 30 минут. Детекцию мест связывания зонда с геномной ДНК проводили иммунохимическим методом, основанном на выявлении щелочной фосфатазы [1]. Изображения анализировали с использованием программы для анализа мультилокусного ДНК-фингерпринтинга Gelstats™ по методике разработчиков.

Коэффициент генетического сходства BS рассчитывали по формуле:

$$BS = \frac{2B_{xy}}{B_x + B_y} \quad (1)$$

где B_{xy} – число общих полос у сравниваемых двух животных,

B_x и B_y – число всех полос у животного x и y , соответственно.

В результате реакции на нейлоновом фильтре формировались четко различимые полосы (фрагменты ДНК), соответствующие местам молекулярной гибридизации ДНК-зонда с комплементарными геномными участками. Компьютерная программа Gelstats™ позволяла рассчитать частоты встречаемости фрагментов ДНК и другие параметры в экспериментальных группах (см. рисунок).



3. Результаты и обсуждение

ДНК-фингерпринтинг, проведенный семи группам кур выявил 30–40 фрагментов ДНК, многие из которых были специфическими для каждой особи. Общее число выявляемых фрагментов ДНК у всех особей превышало 100. В качестве маркера длин фрагментов ДНК использовали рестрикционные фрагменты фага лямбда, имеющие размер от 3675 до 23130 пар оснований. Положение каждого фрагмента ДНК учитывалось как внутри каждой группы, так и между группами.

Популяционно-генетические параметры, рассчитанные с помощью программы Gelstats™, представлены в таблице 1. Максимальная генетическая изменчивость характерна для коллекционной популяции Кохинхинов ($BS^1=0,27$). Это возможно объяснить фенотипическим разнообразием исследуемой популяции. Однако уровень межпородного полиморфизма при данном сравнении был выше внутривидового ($BS^1 > BS^2$), что говорит о консолидированности и уникальности пород.

Таблица 1 – Популяционно-генетические параметры 4-х пород кур биоресурсной коллекции ВНИИГРЖ

Породы кур	n	Полос на дорожку $X \pm m$	P	BS^1	BS^2	D
Русская белоснежная	11	$29,6 \pm 1,6$	$9,96 \cdot 10^{-11}$	0,46	0,20	0,210
Фавероль лососевая	11	$28,7 \pm 1,6$	$1,73 \cdot 10^{-13}$	0,36		
Русская белоснежная	11	$29,6 \pm 1,6$	$9,96 \cdot 10^{-11}$	0,46	0,18	0,230
Брама светлая	11	$28,6 \pm 1,6$	$2,82 \cdot 10^{-13}$	0,36		
Русская белоснежная	11	$29,6 \pm 1,6$	$9,96 \cdot 10^{-11}$	0,46	0,24	0,125
Кохинхин голубой	11	$29,6 \pm 1,5$	$2,34 \cdot 10^{-17}$	0,27		
Фавероль лососевая	11	$28,7 \pm 1,6$	$1,73 \cdot 10^{-13}$	0,36	0,26	0,100
Брама светлая	11	$28,6 \pm 1,6$	$2,82 \cdot 10^{-13}$	0,36		
Фавероль лососевая	11	$28,7 \pm 1,6$	$1,73 \cdot 10^{-13}$	0,36	0,22	0,095
Кохинхин голубой	11	$29,6 \pm 1,5$	$2,34 \cdot 10^{-17}$	0,27		
Брама светлая	11	$28,6 \pm 1,6$	$2,82 \cdot 10^{-13}$	0,36	0,23	0,085
Кохинхин голубой	11	$29,6 \pm 1,5$	$2,34 \cdot 10^{-17}$	0,27		

Примечание: P – вероятность встречаемости двух особей с идентичным набором фрагментов ДНК; BS^1 – коэффициент сходства внутри групп; BS^2 – коэффициент сходства между группами; D – генетическое расстояние

Высоким генетическим сходством внутри породы отличалась экспериментальная популяция Русская белоснежная ($BS^1=0,46$, $H^1=0,61$). При выведении этой популяции проводился жесткий отбор и использовался инбридинг. В более ранних наших исследованиях также было показана высокая генетическая однородность популяции.

Все четыре анализируемые породы существенно отличались друг от друга. максимальные отличия, как и следовало, ожидать, были обнаружены между Русской белоснежной и курами породы Брама ($D=0,230$). Известно, что экспериментальная популяция Русская белоснежная была выведена в ходе селекции Леггорна белого и скрещивания с местными курами, скрещивания с курами породы Брама светлая никогда не проводилось. Особенностью Русской белоснежной популяции является интенсивная селекция на устойчивость цыплят к пониженным температурам и неоплазмам. Более близкими оказались породы Брама светлая и Кохинхин ($D=0,085$), а также Фавероль и Кохинхин ($D=0,095$). Эти результаты полностью согласуются с историей выведения пород кур. Например, куры породы Брама были выведены на основе скрещивания с Кохинхинами, малайскими и читтагонгскими курами, а порода Фавероль выведена во Франции на базе местных кур гудан и мантских, разводимых в окрестности местечка Фавероль с последующим скрещиванием с породами Кохинхин и серебристый Доркинг.

В исследуемых группах были выявлены специфические (маркерные) фрагменты ДНК, которые могут использоваться для паспортизации пород, так как встречаются с высокой частотой в одних породах и встречаются редко, либо отсутствуют вовсе у других пород (см. таблицу 2). В частности, к таким фрагментам относится фрагмент № 70, который встречается у всех исследованных кур породы Брама светлая (частота 1,00) и отсутствует у остальных трех пород (см. таблицу 3). Маркерным фрагментом для породы Фавероль является фрагмент № 103, редко встречающийся у других пород, для экспериментальной группы Русская белоснежная – фрагмент № 135. В последнем случае маркерный фрагмент не очень информативен, так как у других пород он также встречается с не очень низкой частотой.

Таблица 2 – Специфические фрагменты ДНК и аллели, имеющие разную частоту встречаемости в 4-х породах кур биоресурсной коллекции ВНИИГРЖ

Фрагмент ДНК	Частота фрагментов ДНК				Частота встречаемости аллелей $q=1-\sqrt{1-p}$			
	Русская белоснежная	Фавероль	Брама	Кохинхин голубой	Русская белоснежная	Фавероль	Брама	Кохинхин голубой
17	0,73	0,00	0,00	0,00	0,48	0,00	0,00	0,00
33	0,73	0,18	0,00	0,09	0,48	0,09	0,00	0,05
70	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00
103	0,00	0,82	0,09	0,00	0,00	0,58	0,05	0,00
135	1,00	0,64	0,45	0,27	1,00	0,40	0,26	0,15

Изучение внутривидовой генетической изменчивости по критерию гетерозиготности (см. таблицу 3) подтвердило генетическую гомогенность экспериментальной популяции Русская белоснежная ($H^1 = 0,61$). Кохинхин голубой отличался генетическим разнообразием ($H^1 = 0,80$).

Известно, что Русская белоснежная популяция выводилась на протяжении многих поколений на устойчивость цыплят к пониженным температурам при выращивании и на устойчивость к неоплазмам. В процессе селекции произошли определенные перестройки в геноме, что выразилось в особенностях генетической структуры этой уникальной популяции кур Русской белой породы.

Таблица 3 – Гетерозиготность в 4-х породах кур биоресурсной коллекции ВНИИГРЖ

Породы кур	n	Число локусов	Число аллелей	Число полиморфных локусов	H^1	H^2
Русская белоснежная	11	18,38	4,79	0,95	0,61	0,71
Фавероль лососевая	11	16,62	6,26	1,00	0,73	0,82
Брама светлая	11	17,11	6,08	0,88	0,67	0,75
Кохинхин голубой	11	16,44	6,99	1,00	0,80	0,89

Примечание: H^1 – средняя гетерозиготность по Stephens; H^2 – скорректированная средняя гетерозиготность по Stephens

В следующем цикле экспериментов были изучены 3 группы кур пород Нью-Гемпшир, Юрловская голосистая и Загорская лососевая (см. таблицу 4).

Таблица 4 – Популяционно-генетические параметры 3-х пород кур биоресурсной коллекции ВНИИГРЖ – Нью-Гемпшир, Юрловская голосистая, Загорская лососевая

Породы кур	n	Количество полос на дорожку $X \pm m$	P	BS ¹	BS ²	D
Нью-Гемпшир	11	33,2±1,4	1,5×10 ⁻¹⁶	0,33	0,23	0,120
Юрловская голосистая	10	31,3±0,8	3,2×10 ⁻¹⁴	0,37		
Нью-Гемпшир	11	33,2±1,4	1,5×10 ⁻¹⁶	0,33	0,30	0,100
Загорская лососевая	11	32,2±1,6	2,7×10 ⁻¹¹	0,47		
Юрловская голосистая	10	31,3±0,8	3,2×10 ⁻¹⁴	0,37	0,31	0,110
Загорская лососевая	11	32,2±1,6	2,7×10 ⁻¹¹	0,47		

Примечание: P – вероятность встречаемости двух особей с идентичным набором фрагментов ДНК; BS¹ – коэффициент сходства внутри групп; BS² – коэффициент сходства между группами; D – генетическое расстояние

Наименьшим значением внутрипопуляционного сходства отличалась порода Нью-Гемпшир (BS¹= 0,33), в то же время наибольшее значение выявлено у породы Загорская лососевая (BS¹= 0,47). Это характеризует эту генофондную популяцию как замкнутую, длительное время разводимую «в себе» (см. таблицу 4). Генетические расстояния в этой группе отличались незначительно. Наибольшее различие наблюдалось между породами Нью-Гемпшир и Юрловская (породы не имеют общих корней в происхождении), а наименьшее – между Нью-Гемпшир и Загорской лососевой (Загорская лососевая выводилась с участием кур породы Нью-Гемпшир).

Поиск специфических фрагментов ДНК в этой группе привел к выявлению фрагментов № 74 и № 81 (маркерные фрагменты для Загорской лососевой, см. таблицу 5).

Таблица 5 – Специфические фрагменты ДНК и аллели, имеющие разную частоту встречаемости в 3-х породах кур биоресурсной коллекции ВНИИГРЖ – Нью-Гемпшир, Юрловская голосистая, Загорская лососевая

Фрагмент ДНК	Частота фрагментов ДНК			Частота встречаемости аллелей $q=1-\sqrt{1-p}$		
	Нью-Гемпшир	Юрловская голосистая	Загорская лососевая	Нью-Гемпшир	Юрловская голосистая	Загорская лососевая
64	0,00	0,20	0,82	0,00	0,11	0,58
73	0,00	0,80	0,18	0,00	0,55	0,09
74	0,00	0,00	0,81	0,00	0,00	0,58
81	0,00	0,60	0,91	0,00	0,37	0,68

Эксперимент с этими тремя породами (см. таблицу 6) подтвердил вывод о том, что наиболее генетически разнообразной группой оказалась порода Нью-Гемпшир (H¹= 0,75), а наиболее гомогенными были куры Загорской лососевой (H¹= 0,56)

Таблица 6 – Гетерозиготность в 3-х породах кур биоресурсной коллекции вниигрж – Нью-гемпшир, Юрловская голосистая, Загорская лососевая

Породы кур	n	Число локусов	Число аллелей	Число полиморфных локусов	H ¹	H ²
Нью-Гемпшир	11	18,94	6,12	1,00	0,75	0,85
Юрловская	10	18,15	5,56	1,00	0,72	0,83
Загорская лососевая	11	20,59	4,80	0,80	0,56	0,63

Примечание: H¹ – средняя гетерозиготность по Stephens; H² – скорректированная средняя гетерозиготность по Stephens

4. Выводы

Таким образом, проведенные исследования позволили подтвердить историю выведения и совершенствования пород кур, а также лучше понять генетическую основу селекционного процесса, который происходил в изучаемых породах и популяциях.

Результаты проведенных исследований можно использовать в генетическом мониторинге генофондных популяций кур (паспортизация, контроль происхождения). Выявленные маркерные фрагменты ДНК позволяют контролировать генетическую вариабельность в популяциях, связанную с хозяйственно-полезными признаками, такими как устойчивость к заболеваниям и способность адаптироваться к изменяющимся условиям среды.

Acknowledgement

This work was supported by Pushkin Leningrad State University.

Благодарность

Данная работа была поддержана ГАОУ ВО ЛО «Ленинградский государственный университет им. А.С. Пушкина».

Conflict of Interest

None declared.

Конфликт интересов

Не указан.

References

1. Тыщенко В.И. Оценка генетического разнообразия в популяциях кур на основе геномной дактилоскопии / В.И. Тыщенко, Н.В. Дементьева, В.П. Терлецкий и др. // Сельскохозяйственная биология. – 2002. – № 6. – С. 43–46.
2. Яковлев А.Ф. Влияние гена гормона роста на хозяйственные признаки птицы / А.Ф. Яковлев, В.П. Терлецкий, Э.А.Сексте и др. // Птицеводство. – 2013. – №1. – С. 2–4.
3. Яковлев А.Ф. Использование полиморфизма ДНК и генов в селекции сельскохозяйственных животных / А.Ф. Яковлев, В.П. Терлецкий, В.И. Тыщенко и др. // Современные методы генетики и селекции в животноводстве: материалы международной научной конференции 26-28 июня 2007 г. Санкт-Петербург, Пушкин, ВНИИГРЖ. – г. Санкт-Петербург–Пушкин, 2007. – С.18–23.
4. Дементьева Н.В. Встречаемость и значение мутации CVM у племенных животных Ленинградской области / Н.В. Дементьева, О.В. Митрофанова, В.И. Тыщенко и др. // Молочное и мясное скотоводство. – 2014. – №6. – С.5–7
5. Terletsky V.P. An efficient method for genetic certification of *Bacillus subtilis* strains, prospective producers of biopreparations / V.P. Terletsky, V.I. Tyshchenko, I.I. Novikova et al. // Microbiology. – 2016. – V. 85. – no 1. – pp. 71–76. DOI: 10.7868/S0026365616010134
6. Kiselyova T.Y. Linkage disequilibrium analysis for microsatellite loci in six cattle breeds / T.Y. Kiselyova, V.P. Terletsky, J. Kantanen et al. // Russian Journal of Genetics. – 2014. – V. 50. – № 4. – pp. 406–414.
7. Duitama J. Large-scale analysis of tandem repeat variability in the human genome / J. Duitama, A. Zablotskaya, R. Gemayel et al // Nucleic Acids Res. – 2014. – Vol. 42. – pp. 5728–5741.
8. Vergnaud G. Minisatellites: mutability and genome architecture / G. Vergnaud, F. Denoeud // Genome Res. – 2000. – Vol.10(7). – pp. 899–907. DOI: 10.1101/gr.10.7.899.
9. Marzieh E.R. Genome-wide characterization of human minisatellite VNTRs: population-specific alleles and gene expression differences / E.R. Marzieh, Y. Hernández, S.D. Drinan et al. // Nucleic Acids Research. – 2021. – Vol. 49. – no 8. – pp. 4308–4324. DOI: 10.1093/nar/gkab224
10. Legendre M. Sequence-based estimation of minisatellite and microsatellite repeat variability / M. Legendre, N. Pochet, T. Pak et al. // Genome Res. – 2007. – Vol.17. – pp.1787–1796.
11. Митрофанова О.В. Связь генотипов по однонуклеотидным заменам в гене миостатина с показателями живой массы у кур юрловской породы / О.В. Митрофанова, Н.В. Дементьева, В.И. Тыщенко и др. // Генетика и разведение животных. – 2015. – № 1. – С. 39–42.
12. Stephens J.C. Estimation of heterozygosity for single-probe multilocus DNA fingerprints / J.C. Stephens, D.A. Gilbert, N. Yuhki et al. // Mol. Biol. Evol. – 1992. – V.9. – pp.729–743.
13. Ksiazek K. IL4 gene VNTR polymorphism in chronic periodontitis in end-stage renal disease patients / K. Ksiazek, J. Blaszcak, M. Buraczynska // Oral Dis. – 2019. – Vol. 25. – pp. 258–264.
14. Cui J. Differences of variable number tandem repeats in XRCC5 promoter are associated with increased or decreased risk of breast cancer in BRCA gene mutation carriers / J. Cui, J. Luo, Y.C. Kim et al. // Front. Oncol. – 2016. – Vol 6. – p. 92.

References in English

1. Tyshchenko V.I. Ocenka geneticheskogo raznoobraziya v populyaciyah kur na osnove genomnoy daktiloskopii [Evaluation of genetic variability in chicken populations on the basis of genome fingerprinting] / V.I. Tyshchenko, N.V. Dement'eva, V.P. Terleckij et al. // Sel'skohozyajstvennaya biologiya [Agricultural Biology]. – 2002. – № 6. – pp. 43–46 [in Russian].
2. Yakovlev A.F. Vliyanie gena gormona rosta na hozyajstvennyye priznaki pticy [Effect of growth hormone gene on productive traits in chicken] / A.F. Yakovlev, V.P. Terleckij, E.A. Sekste et al. // Pticevodstvo [Poultry farming]. – 2013. – № 1. – pp. 2–4. [in Russian]
3. Yakovlev A.F. Ispol'zovanie polimorfizma DNK i genov v selekcii sel'skohozyajstvennykh zhivotnykh / A.F. Yakovlev, V.P. Terleckij, V.I. Tyshchenko et al. // Sovremennyye metody genetiki i selekcii v zhivotnovodstve: materialy mezhdunarodnoj nauchnoj konferencii 26-28 iyunya 2007 g. Sankt-Peterburg, Pushkin, VNIIGRZH [Modern methods of genetics and breeding in animal husbandry: proceedings of the international scientific conference June 26-28, 2007, St. Petersburg, Pushkin, VNIIGRZH]. –St. Petersburg–Pushkin, 2007 – pp.18–23. [in Russian]
4. Dement'eva N.V. Vstrechaemost' i znachenie mutacii CVM u plemennykh zhivotnykh Leningradskoj oblasti [Occurrence and significance CVM mutation in pedigree animals of Leningrad region] / N.V. Dement'eva, O.V. Mitrofanova, V.I. Tyshchenko and others // Molochnoe i myasnoe skotovodstvo. – 2014. – №6. – P.5–7.
5. Terletsky V.P. An efficient method for genetic certification of *Bacillus subtilis* strains, prospective producers of biopreparations / V.P. Terletsky, V.I. Tyshchenko, I.I. Novikova et al. // Microbiology. – 2016. – V. 85. – no 1. – pp. 71–76. DOI: 10.7868/S0026365616010134
6. Kiselyova T.Y. Linkage disequilibrium analysis for microsatellite loci in six cattle breeds / T.Y. Kiselyova, V.P. Terletsky, J. Kantanen et al. // Russian Journal of Genetics. – 2014. – V. 50. – № 4. – pp. 406–414.
7. Duitama J. Large-scale analysis of tandem repeat variability in the human genome / J. Duitama, A. Zablotskaya, R. Gemayel et al // Nucleic Acids Res. – 2014. – Vol. 42. – pp. 5728–5741.
8. Vergnaud G. Minisatellites: mutability and genome architecture / G. Vergnaud, F. Denoeud // Genome Res. – 2000. – Vol.10(7). – pp. 899–907. DOI: 10.1101/gr.10.7.899.
9. Marzieh E.R. Genome-wide characterization of human minisatellite VNTRs: population-specific alleles and gene expression differences / E.R. Marzieh, Y. Hernández, S.D. Drinan et al. // Nucleic Acids Research. – 2021. – Vol. 49. – no 8. – pp. 4308–4324. DOI: 10.1093/nar/gkab224

10. Legendre M. Sequence-based estimation of minisatellite and microsatellite repeat variability / M. Legendre, N. Pochet, T. Pak et al. // *Genome Res.* – 2007. – Vol.17. – pp.1787–1796.
11. Mitrofanova O.V. Svyaz' genotipov po odnonukleotidnym zamenam v gene miostatina s pokazatelyami zhivoj massy u kur yurlovskoj porody [Link of single nucleotide replacements in myostatin gene with live mass trait in Yurlov breed] / O.V. Mitrofanova, N.V. Dement'eva, V.I. Tyshchenko et al. // *Genetika i razvedenie zhivotnyh* [Genetics and animal breeding]. – 2015. – № 1. – pp. 39– 42. [in Russian]
12. Stephens J.C. Estimation of heterozygosity for single-probe multilocus DNA fingerprints / J.C. Stephens, D.A. Gilbert, N. Yuhki et al. // *Mol. Biol. Evol.* – 1992. – V.9. – pp.729–743.
13. Ksiazek K. IL4 gene VNTR polymorphism in chronic periodontitis in end-stage renal disease patients / K. Ksiazek, J. Blaszcak, M. Buraczynska // *Oral Dis.* – 2019. – Vol. 25. – pp. 258–264.
14. Cui J. Differences of variable number tandem repeats in XRCC5 promoter are associated with increased or decreased risk of breast cancer in BRCA gene mutation carriers / J. Cui, J. Luo, Y.C. Kim et al. // *Front. Oncol.* – 2016. – Vol 6. – p. 92.