

Н. В. Блохина, Л. А. Храброва, А. М. Зайцев, И. С. Гавриличева

Оценка генетического разнообразия микросателлитных локусов у лошадей тяжелоупряжных пород

Аннотация. В статье представлены результаты сравнительного анализа генетической структуры владимирской ($n=210$), русской тяжеловозной ($n=60$), советской тяжеловозной ($n=51$) и першеронской ($n=38$) пород лошадей по 17-ти локусам микросателлитов ДНК, включая VHL20, HTG4, AHT4, HMS7, HTG6, AHT5, HMS6, ASB23, ASB2, HTG10, HTG7, HMS3, HMS2, ASB17, LEX3, HMS1, CA425. У протестированных лошадей было идентифицировано 139 аллелей STR локусов, при этом наиболее широкая вариабельность ($N_a=121$) зарегистрирована у русских и советских тяжеловозов. Число аллелей в изученных локусах варьировало от 3 до 12, при колебаниях среднего значения от 6,12 до 7,12 на локус. Сравнительный анализ тяжеловозных пород лошадей по основным генетико-популяционным характеристикам показал, что советские тяжеловозы лидируют по уровню генетического разнообразия и имеют высокие показатели уровня полиморфности ($A_e=4,000$) и степени гетерозиготности ($H_e=0,722$). Установлено наличие внутривидового инбридинга в малочисленной популяции першеронов ($F_{is}=0,074$), которая по своей генетической структуре в наибольшей степени отличалась от других пород ($F_{st}=0,080$). Самый высокий коэффициент генетического сходства (0,955) установлен между русскими и советскими тяжеловозами, тогда как родство владимирской и советской тяжеловозной пород было минимальным (0,716). Проведенный кластерный анализ показал определенное генетическое родство между тяжелоупряжными породами западноевропейских линий и близкое сходство между советским и русским тяжеловозом. Микросателлитные профили тяжеловозных пород и генетические дистанции между ними достаточно адекватно отражают их микроэволюцию и специфику селекционного процесса в популяциях.

Ключевые слова: генетическое разнообразие, лошади, микросателлиты ДНК, популяционный анализ, тяжеловозные породы.

Авторы:

Блохина Нина Васильевна — кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник лаборатории генетики; e-mail: nbloh16@yandex.ru;

Храброва Людмила Александровна — доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник; e-mail: l.khrabrova@yandex.ru;

Зайцев Александр Михайлович — кандидат сельскохозяйственных наук, директор ФГБНУ «ВНИИ коневодства»; e-mail: vniik08@mail.ru;

Гавриличева Ирина Сергеевна — кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник лаборатории генетики; e-mail: irenkalive@mail.ru.

ФГБНУ «ВНИИ коневодства»; 391105, Россия, Рязанская область, Рыбновский район, п. Дивово.

Введение. В нашей стране наибольшее распространение получили три отечественные тяжелоупряжные породы лошадей — владимирская, русская и советская тяжеловозные, при создании которых были использованы лучшие европейские популяции. Владимирская порода лошадей была сформирована путем улучшения местного конепоголовья английскими клейдесдалями и шайрами, которых начали завозить в Россию с середины XIX века. Импортные из Бельгии арденны сначала послужили материалом для создания оригинального типа «русского ардена», а затем и формирования некрупного, сухого и породного русского тяжеловоза. Еще одна популярная в Европе

бельгийская тяжеловозная порода — брабансон — послужила основой для создания советской тяжеловозной породы. Целенаправленная селекционная работа с помесными тяжеловозными лошадьми разного происхождения к середине XX века завершилась созданием трех отечественных тяжеловозных пород, консолидированных по генотипу и фенотипу [1].

Изучение генетических особенностей лошадей отечественных тяжелоупряжных пород по полиморфным системам белков, ферментов и групп крови показало, что для них характерен сравнительно высокий уровень полиморфности всех изученных локусов [2, 3]. Как показал проведенный

генетический мониторинг, даже в современных условиях сокращения численности тяжеловозного поголовья всех пород, плановая селекционная работа способствует сохранению разнообразия генофондов [4, 5, 6].

На современном этапе изучения генетической структуры популяций лошадей преимущественно используют различные ДНК-маркеры, которые являются эффективным инструментом для оценки биологической характеристики различных пород и изучения их микроэволюции. В настоящее время микросателлиты ДНК нашли практическое применение при контроле происхождения лошадей, оценке разнообразия популяций и изучении генетического сходства пород [7, 8, 9, 10, 11].

Цель исследований — проведение сравнительного анализа генетической структуры и уровня внутривидового разнообразия у четырех тяжелоупряжных пород лошадей с использованием 17-ти локусов микросателлитов ДНК.

Материалы и методы. Объектом исследований послужили образцы волосных луковиц лошадей четырех тяжелоупряжных пород: владимирской ($n=210$), русской тяжеловозной ($n=60$), советской тяжеловозной ($n=51$) и першеронской ($n=38$). Лошадей тестировали в лаборатории генетики ВНИИ коневодства в 2009–2017 гг. Выделение ДНК из волосных луковиц проводили с использованием реагентов «ExtraGene DNA Prep 200» (ООО «Лаборатория Изоген», г. Москва). Выделенную ДНК амплифицировали методом полимеразной цепной реакции с использованием коммерческого 17-плексного набора для генотипирования лошадей — StockMarks® на амплификаторе 2720 Thermal Cycler согласно рекомендациям производителя по 17-ти микросателлитным локусам: VHL20, HTG4, ANT4, HMS7, HTG6, ANT5, HMS6, ASB23, ASB2, HTG10, HTG7, HMS3, HMS2, ASB17, LEX3, HMS1, CA425. Разделение и детекцию продуктов амплификации проводили методом капиллярного электрофореза на генетическом анализаторе AB 3130 (Applied Biosystems). Идентификацию результатов осуществляли с использованием профиля контрольной ДНК и данных международных сравнительных испытаний (Horse Comparison Tests). При генетико-популяционном анализе рассчитывали следующие показатели: число аллелей в каждом локусе (N_a), число эффективно действующих аллелей (A_e), наблюдаемую (H_o) и ожидаемую (H_e) гетерозиготность. Коэффициенты внутривидового инбридинга F_{is} и генетической дифференциации пород F_{st} оценивали с применением методов F -статистики и использованием программного обеспечения Microsoft Excel 2010 [12, 13].

Результаты исследований. У лошадей четырех тяжелоупряжных пород в 17-ти панельных STR-локусах было идентифицировано 139 аллелей, при этом наиболее широкий спектр аллелей ($N_a=121$) был зарегистрирован у русских и советских тяжеловозов (табл. 1). В целом все четыре разводимые в нашей стране тяжеловозные породы лошадей имели спектр аллелей, типичный для западноевропейских пород (13). Число аллелей в изученных локусах варьировало от 3 до 12, при колебании средних значений от 6,12 до 7,12 на локус. Наибольшее число аллелей наблюдалось в локусе ASB17 (9-12), сравнительно низкая их варибельность была отмечена в локусах HTG7 (4), HTG6 (4–6) и HMS1 (4–6).

У 210 протестированных лошадей владимирской породы в 17 STR локусах было определено 112 аллелей, среди которых HTG4Q и HMS1Q не встречались у тяжеловозов других пород. Характерной особенностью владимирской породы была сравнительно высокая частота встречаемости аллелей ANT4L (0,507), HTG10R (0,488) и HMS1 (0,699).

При тестировании 60-ти русских тяжеловозов в изученных локусах был определен 121 аллель и несколько полиморфизмов, которые не встречались в трех других породах (ANT4M, HMS7G, HMS7P, HMS6Q, HMS2P). Особенностью этих некрупных тяжеловозов была максимальная частота встречаемости аллелей HTG6O (0,825), HTG10M (0,535) и CA425N (0,500). В генофонде крупных советских тяжеловозов было два редких «приватных» аллеля — HMS6N и HMS1I. Для генетической структуры этой породы была типична высокая концентрация аллелей HTG4M (0,559), HTG10M (0,422) и ASB17M (0,400).

У 38-ми протестированных першеронов, в основном представленных импортными из Франции лошадьми, в 17-ти STR локусах было выявлено всего 104 аллеля. В отличие от лошадей отечественных тяжелоупряжных пород, в генотипах першеронов присутствовали аллели VHL20K (0,057), ASB23H (0,053) и ASB23Q (0,0526). По данным зарубежных авторов [9], эта порода характеризуется достаточно высоким уровнем генетического разнообразия.

Особый интерес представляет изучение полиморфности локуса LEX3, который расположен на X-хромосоме и характеризует разнообразие популяции по материнской линии. При тестировании пород лошадей отечественной селекции в этом локусе было обнаружено от 7 до 9 аллелей из 12, входящих в номенклатурный перечень [10]. Наибольшее число аллельных вариантов локуса LEX3 было зарегистрировано у лошадей владимирской

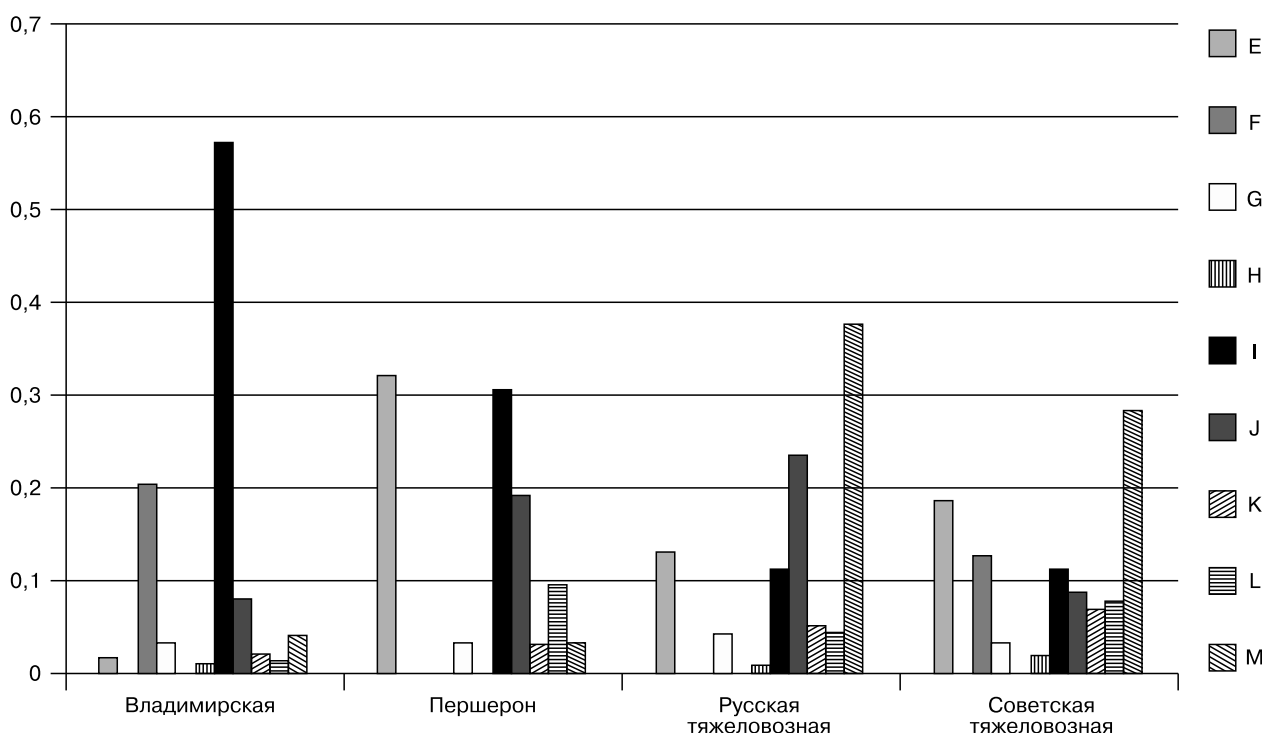
и советской тяжеловозной пород, при этом породы тяжеловозов заметно различались по аллельной структуре этого локуса (рис. 1). Характерной особенностью владимирских лошадей была высокая

частота встречаемости аллелей LEX3L (0,574) и LEX3H (0,206), тогда как для русских и советских тяжеловозов было типично доминирование аллеля LEX3P (0,377 и 0,284, соответственно).

Таблица 1. Спектр аллелей микросателлитных локусов у лошадей тяжелоупряжных пород

Локусы	Породы							
	Владимирская n=210		Першеронская n=38		Русская тяжеловозная n=60		Советская тяжеловозная n=51	
	p>0,05	p<0,05	p>0,05	p<0,05	p>0,05	p<0,05	p>0,05	p<0,05
VHL20	I, M, N, O, P, Q, R	L	J, K*, M, N, O, P, Q	I	I, M, P, Q, R	J, L, N, O	I, M, O, P, Q	J, L, N, R
HTG4	L, M, O, P, Q*	K	K, L, M, O		K, L, M, P	O	K, L, M, P	O
AHT4	H, I, J, L, O	K, P	H, J, K, O, P	N	H, I, J, K, O	L, M*, N, P	H, J, K, L, O	I, N
HMS7	L, M, N, O	J, K	L, M, N, O	K	J, L, M, O, Q	G*K, N, P*	K, L, M, N, O	J, Q
HTG6	G, I, J, O		I, O	J	G, I, O	J, N	G, O	I, J, N
AHT5	J, K, L, M, N, O	I	J, K, L, M, N, O		J, K, L, N, O	I, M	J, K, L, M, N, O	I
HMS6	L, M, O, P	K	K, L, M, O, P		L, M, O, P	Q*	L, M, O, P	K, N*
ASB23	J, K, S, U	I, L, T	H*, J, K, L, Q*, S, U	I	K, L, S, U	J	J, K, L, S, U	I, T
ASB2	I, K, M, N	J, O, Q, R	I, K, M, N, Q	P	I, K, M, N	O, P, Q	I, K, M, N, O, Q	P, R
HTG10	I, K, M, O, R	L, N, Q, T	L, M, O, Q, R	I, K, N	K, M, N, O, R	I, L, S, T	M, N, O, R	I, K, L, Q, S
HTG7	K, M, N, O		K, M, N, O		K, M, N, O		K, M, N, O	
HMS3	K, M, N, O		K, M, N, O, P, Q, R	I	M, N, O, P, Q, R	I	M, P, Q, R	I, N, O
HMS2	H, I, K, L, M, R	J, O	H, I, K, L	J, R	H, I, J, K, M, R	L, O, P*	H, I, K, L, R	J, M
ASB17	K, M, N, S	G, I, J, L, P, Q, R	F, K, N, O, P, Q, R, S	J	F, K, L, M, N, Q, R, S	H, I, J, P	K, M, N, O, Q, R, S	H, I, J, L, P
LEX3	H, L, M	F, I, K, N, O, P		J, N, P	F, L, M, N, P	I, K, O	F, H, L, M, N, O, P	I, K
HMS1	J, K, M, N	L, Q*	J, K, M, N	L	J, K, L, M		J, K, L, M	I*, N
CA425	I, J, N, O		G, M, N	J, L, O	G, J, L, M, N	I, O	J, L, M, N, O	G

Примечание: * — аллели, не выявленные в других сравниваемых породах.



Сравнительный анализ тяжеловозных пород лошадей по основным генетико-популяционным характеристикам показал, что советская тяжеловозная порода лошадей лидирует по уровню генетического разнообразия и имеет максимальные значения уровня полиморфности ($A_e=4,00$) (табл. 2). Важно отметить, что, несмотря на сокращение численности заводских маток практически до 200 голов, советская тяжеловозная порода сохраняет достаточный ресурс генетического разнообразия и гетерозиготности, о чем свидетельствует отрицательное значение коэффициента F_{is} ($-0,003$).

Самый низкий уровень полиморфности ($A_e=3,64$) был определен у лошадей владимирской породы, но при этом популяция сохраняла высокую степень гетерозиготности ($H_o=0,727$). Очень низкая степень гетерозиготности ($H_o=0,620$) в сочетании с внутривидовым инбридингом ($F_{is}=0,074$) была зарегистрирована у першеронов, что может быть обусловлено малочисленностью российской популяции. По своей генетической структуре першероны были в наибольшей степени дифференцированы от трех других тяжелопуляционных пород ($F_{st}=0,080$).

Самый высокий коэффициент генетического сходства ($0,955$) был установлен между русскими и советскими тяжеловозами, тогда как родство владимирской и советской тяжеловозной пород было минимальным ($0,716$). Проведенный кластерный анализ (рис. 2) наглядно демонстрирует генетические дистанции между тяжелопуляционными породами лошадей и близкое сходство между советским и русским тяжеловозом. Владимирская порода представлена отдельной ветвью, что в целом закономерно, учитывая, что она ведет свое начало от тяжеловозов английского происхождения. Полученные данные полностью согласуются с результатами полногеномного анализа конских пород [14], показавшего, что тяжелопуляционные породы лошадей формируют общий фило-

генетический кластер и подразделяются на две ветви, одна из которых включает английские породы клайдесдалей и шайров, а вторая образована континентальными породами бельгийских тяжеловозов и першеронов.

Выводы. Проведенные исследования полиморфизма 17-ти панельных микросателлитных локусов у лошадей отечественных тяжеловозных пород показали, что в целом для них характерен достаточно высокий уровень генетического разнообразия ($A_e=3,64-4,00$; $H_o=0,722-0,730$). При этом изучаемые тяжеловозные породы лошадей различались по своей генетической структуре и имели аллели, не встречающиеся в других популяциях. Микросателлитные профили тяжеловозных пород и генетические дистанции между ними достаточно адекватно отражают их микроэволюцию и специфику селекционного процесса в популяциях. В сложившихся условиях сокращения численности племенных маток до 50–350 голов ведение генетического мониторинга в тяжеловозном коннозаводстве приобретает особую актуальность, учитывая возможность снижения гетерогенности популяций.

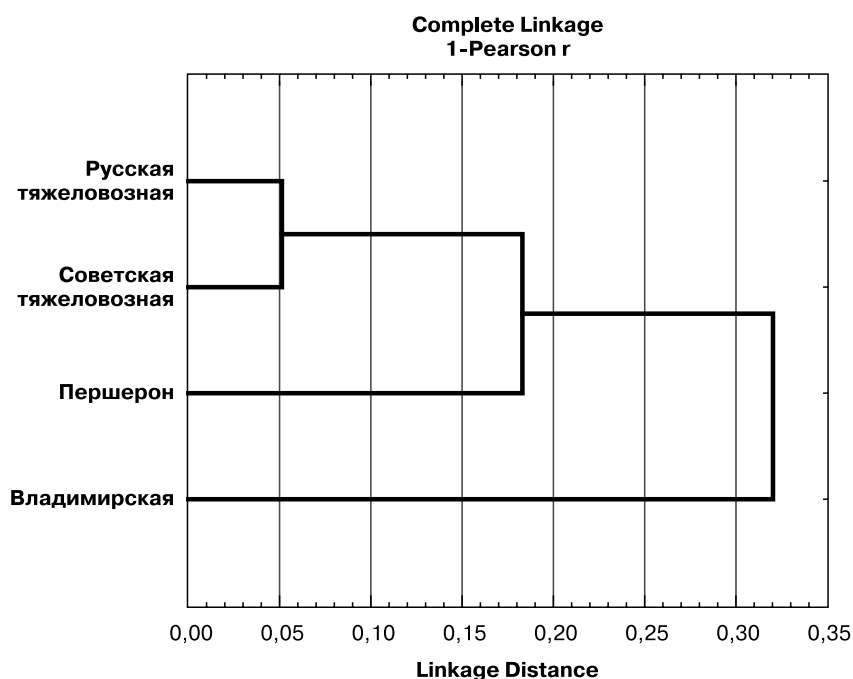


Рис. 2. Дендрограмма генетических дистанций между тяжелопуляционными породами лошадей по Nei

Таблица 2. Оценка полиморфизма 17-тимикросателлитных локусов ДНК у лошадей тяжелопуляционных пород

Порода	N	MNA	A_e	H_o	H_e	F_{is}	F_{st}
Владимирская	210	6,59	3,641	0,730	0,705	-0,020	0,055
Першерон	38	6,12	3,831	0,620	0,695	0,074	0,080
Русская тяжеловозная	60	7,12	3,797	0,722	0,708	-0,018	0,059
Советская тяжеловозная	51	7,12	4,001	0,723	0,720	-0,003	0,041

Литература

1. Сорокина И. И. Заводские породы тяжеловозов / И. И. Сорокина // Коннозаводство и конный спорт — М.: «Колос», 1972. — С. 97–107.
2. Блохина Н. В. Генетические особенности аллелофонда популяций лошадей тяжеловозных пород // Н. В. Блохина / Коневодство и кон. спорт. — 2009. — № 5. — С. 14–16.
3. Храброва Л. А. Оценка аллелофонда заводских и местных пород лошадей по полиморфным системам крови / Л. А. Храброва и др. // Коневодство и кон. спорт. — 2011. — № 1. — С. 7–8.
4. Борисова А. В. Современное состояние тяжеловозного коневодства // А. В. Борисова / Коневодство и кон. спорт. — 2014. — № 5. — С. 18–20.
5. Блохина Н. В. Мониторинг генофонда лошадей русской тяжеловозной породы по полиморфным системам крови / Н. В. Блохина, Л. П. Готлиб, Т. И. Орехова, Е. Г. Самандеева, М. А. Царева // Коневодство и кон. спорт. — 2018. — № 1. — С. 29–30.
6. Сорокина И. И. Оценка генетического разнообразия в советской тяжеловозной породе лошадей / И. И. Сорокина, О. С. Милько, Н. В. Блохина // Коневодство и кон. спорт. — 2016. — № 1. — С. 13–15.
7. Калашников В. В. Полиморфизм микросателлитной ДНК у лошадей заводских и локальных пород / В. В. Калашников, Л. А. Храброва, А. М. Зайцев, М. А. Зайцева, Л. В. Калинкова // С.-х. биология — 2011. — № 2. — С. 41–45.
8. Храброва Л. А. Инбридинг и степень гомозиготности микросателлитных локусов у лошадей (EQUUS CABALLUS) орловской рысистой породы / Л. А. Храброва, Н. В. Блохина, А. В. Устьянцева // С.-х. биология. — 2014. — № 4. — С. 35–41.
9. Iwanczyk E. Genetic structure and phylogenetic relationships of the Polish Heavy Horse / E. Iwanczyk, R. Juras, G. Cholewinski, E. G. Cothran // J. Appl. Genet. — 2006. — Vol. 47. — № 4. — P. 353–359.
10. Van de Goor, L.H.P. A proposal for standardization in forensic equine DNA typing: allele nomenclature for equine-specific STR loci / L.H.P. Van de Goor, W.A. van Haeringen // J. Animal Genetics. — 2010, Vol. — 41, P. 122–127. doi: 10.1111/j.1365-2052.2009.01975. x.
11. Warmuth, V. Autosomal genetic diversity in non-breed horses from eastern Eurasia provides insights into historical population movements / V. Warmuth, A. Manica, A. Eriksson, G. Barker, M. Bower // Animal Genetics. — 2012, Vol. 44. — P. 53–61. doi: 10.1111/j.1365-2052.2012.02371. x.
12. Veir B. S. Analysis of Genetic Data: Discrete genetic signs / B.S. Veir. — М.: Mir, 1995. — 400 p.
13. Khrabrova L. A. Guidelines for the use of DNA in genotypic assessment of horses / L. A. Khrabrova, N. V. Blohina — Divovo, 2012. — 20 p.
14. McCue, M.E. A high density SNP array for the domestic horse and extant Perissodactyla: utility for association mapping, genetic diversity, and phylogeny studies / M.E. Mccue, D.L. Bannasch, J.L. Petersen et al. / PloS Genet. — 2012, Jan; 8(1): e1002451. doi 10.1371/journal.pgen. 1002451.

Blohina N., Khrabrova L., Zaitcev A., Gavrilicheva I.

Assessment of the genetic diversity of microsatellite loci of horses of Heavy Draft breeds

Abstract. *The results of comparative analysis of the genetic structure are reported for the following breeds: Vladimir Heavy Draft (n=210), Russian Heavy Draft (n=60), Soviet Heavy Draft (n=51) and Persheron (n=38) on 17 DNA microsatellite including VHL20, HTG4, AHT4, HMS7, HTG6, AHT5, HMS6, ASB23, ASB2, HTG10, HTG7, HMS3, HMS2, ASB17, LEX3, HMS1, CA425.*

There were identified 139 alleles of STR loci in the tested horses. The largest range of alleles (Na=121) was reported in Russian and Soviet Heavy Draft horses. The number of alleles in the studied loci varied from 3 to 12 with an average value from 6,12 to 7,12 per locus.

A comparative analysis of Heavy Draft horse breeds according to the main genetic and population characteristics showed that the Soviet Heavy Draft horse breed is leading in terms of genetic diversity and have high

polymorphism ($A_e = 4,00$) and degree of heterozygosity ($H_e = 0,722$). Interbreed inbreeding was found out in the small population of Persheron ($F_{is}=0,074$) which was the most different from the other breeds ($F_{st}=0,080$) in its genetic structure.

The highest coefficient of genetic similarity (0.955) was established between Russian and Soviet Heavy Draft breeds, while the relationship between Vladimir and Soviet Heavy Draft breeds was minimal (0.716). The cluster analysis showed a certain genetic relationship between Heavy Draft breeds of the West European lines and the close similarity between the Soviet and Russian Heavy Draft breeds. Microsatellite profiles of Heavy Draft breeds and genetic distances between them rather adequately reflect their microevolution and specificity of the breeding process in populations.

Key words: genetic variability, horse, DNA microsatellite, population analysis, Heavy Draft breeds.

Authors:

Blohin N. — PhD (Agr. Sci.), scientific researcher, the Laboratory of Genetics; e-mail: nbloh16@yandex.ru;

Khrabrova L. — Doctor Habil. (Agr. Sci.), Professor, senior researcher; e-mail: l.khrabrova@yandex.ru;

Zaitcev A. — PhD (Agr. Sci.), Director of "ARRI for Horsebreeding"; e-mail: vniik08@mail.ru;

Gavriličeva I. — PhD (Agr. Sci.), senior scientific researcher, the Laboratory of Genetics; e-mail: irenkalive@mail.ru.

FSBSI «ARRI for Horsebreeding», 391105, Russia, Ryazan region, Rybnoe district, 7, Divovo.

References

1. Sorokina I. I. Zavodskie porody tyazhelovozov / I. I. Sorokina // Konnozavodstvo i konnyj sport — M.: «Kolos», 1972. — P. 97–107.
2. Blohin N. V. Geneticheskie osobennosti allelofonda populyacij loshadej tyazhelovoznyh porod // N. V. Blohin / Konevodstvo i kon. sport. — 2009. — № 5. — P. 14–16.
3. Hrabrova L. A. Ocenka allelofonda zavodskih i mestnyh porod loshadej po polimorfnyh sistemam krovi / L. A. Hrabrova i dr. // Konevodstvo i kon. sport. — 2011. — № 1. — P. 7–8.
4. Borisova A. V. Sovremennoe sostoyanie tyazhelovoznogo konevodstva // A. V. Borisova / Konevodstvo i kon. sport. — 2014. — № 5. — P. 18–20.
5. Blohin N. V. Monitoring genofonda loshadej russkoj tyazhelovoznoj porody po polimorfnyh sistemam krovi / N. V. Blohin, L. P. Gotlib, T. I. Orekhova, E. G. Samandeeva, M. A. Careva // Konevodstvo i kon. sport. — 2018. — № 1. — P. 29–30.
6. Sorokina I. I. Ocenka geneticheskogo raznoobraziya v sovetskoj tyazhelovoznoj porode loshadej / I. I. Sorokina, O. S. Mil'ko, N. V. Blohin // Konevodstvo i kon. sport. — 2016. — № 1. — P. 13–15.
7. Kalashnikov V. V. Polimorfizm mikrosatelitnoj DNK u loshadej zavodskih i lokal'nyh porod / V. V. Kalashnikov, L. A. Hrabrova, A. M. Zajcev, M. A. Zajceva, L. V. Kalinkova // S.-h. biologiya — 2011. — № 2. — P. 41–45.
8. Hrabrova L. A. Inbriding i stepen' gomozigotnosti mikrosatelitnyh lokusov u loshadej (EQUUS CABALLUS) orlovskoj rysistoj porody / L. A. Hrabrova, N. V. Blohin, A. V. Ust'yanceva // S.-h. biologiya. — 2014. — № 4. — P. 35–41.
9. Iwanczyk E. Genetic structure and phylogenetic relationships of the Polish Heavy Horse / E. Iwanczyk, R. Juras, G. Cholewinski, E. G. Cothran // J. Appl. Genet. — 2006. — Vol. 47. — № 4. — P. 353–359.
10. Van de Goor, L.H.P. A proposal for standardization in forensic equine DNA typing: allele nomenclature for equine-specific STR loci / L.H.P. Van de Goor, W.A. van Haeringen // J. Animal Genetics. — 2010, Vol. — 41, P. 122–127. doi: 10.1111/j.1365-2052.2009.01975. x.
11. Warmuth, V. Autosomal genetic diversity in non-breed horses from eastern Eurasia provides insights into historical population movements / V. Warmuth, A. Manica, A. Eriksson, G. Barker, M. Bower // Animal Genetics. — 2012, Vol. 44. — P. 53–61. doi: 10.1111/j.1365-2052.2012.02371. x.
12. Veir B. S. Analysis of Genetic Data: Discrete genetic signs / B. S. Veir. — M.: Mir, 1995. — 400 p.
13. Khrabrova L. A. Guidelines for the use of DNA in genotypic assessment of horses / L. A. Khrabrova, N. V. Blohin — Divovo, 2012. — 20 p.
14. McCue, M. E. A high density SNP array for the domestic horse and extant Perissodactyla: utility for association mapping, genetic diversity, and phylogeny studies / M. E. McCue, D. L. Bannasch, J. L. Petersen et al. / PLoS Genet. — 2012, Jan; 8(1): e1002451. doi 10.1371/journal.pgen. 1002451.