

Л. А. Храброва, Н. В. Блохина

Генетический мониторинг чистокровной верховой породы лошадей по локусам микросателлитов ДНК

Аннотация. В статье представлены результаты генетического мониторинга аллелофонда 8160 лошадей чистокровной верховой породы по 17-ти локусам микросателлитов ДНК, включая VHL20, HTG4, AHT4, HMS7, HTG6, AHT5, HMS6, ASB23, ASB2, HTG10, HTG7, HMS3, HMS2, ASB17, LEX3, HMS1, CA425. При проведении анализа все лошади были разделены на три группы в зависимости от года рождения: 1-я — лошади 1987–1999 гг.р., 2-я — 2000–2009 гг.р., 3-я — 2010–2017 гг.р., что соответствует интервалу смены поколений в коневодстве. У протестированных лошадей было идентифицировано 100 аллелей STR локусов, что свидетельствует о высокой генетической консолидации чистокровной верховой породы. Число аллелей в изученных локусах варьировало от 3 до 9, при колебаниях среднего значения Ae от 2,60 до 6,55 на локус. Сравнительный анализ генетической структуры чистокровной верховой породы в разные периоды времени показал, что на протяжении трех поколений с 1987 по 2017 годы основные генетико-популяционные характеристики менялись несущественно: Na (5,71–5,82), Ae (3,41–3,51), Ho (0,674–0,686). Самый высокий уровень генетического разнообразия отечественной популяции чистокровных верховых лошадей наблюдали в конце 90-х годов (I период), при наибольшей численности племенных маток в конных заводах и на племенных фермах. Увеличившийся импорт чистокровных верховых лошадей во второй период несколько увеличил вариабельность редких аллелей, но не внес существенных изменений в генетическую структуру породы. Проведенный мониторинг выявил тенденцию незначительного снижения генетического разнообразия в отечественной популяции чистокровных верховых лошадей в период 1987–2017 годов по всем базовым показателям (Na, Ae, Ho). Нарушение генного равновесия ($F_{IS}=0,002$) было зарегистрировано только во II-м периоде и было обусловлено дрейфом генов. Жеребцы-производители и матки отечественного происхождения имели типичный для породы спектр аллелей, но характеризовались несколько более низкой вариабельностью отдельных STR-локусов. Мониторинг генетико-популяционных параметров пород на базе микросателлитных локусов вполне адекватно отражает специфику селекционных процессов в популяциях и позволяет контролировать их генетическую пластичность, что особенно важно в коневодстве при чистокровной системе разведения.

Ключевые слова: генетический мониторинг, лошади, микросателлиты ДНК, популяционный анализ, чистокровная верховая порода.

Авторы:

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

Блохина Нина Васильевна — кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник лаборатории генетики; e-mail: nblohh16@yandex.ru.

ФГБНУ «ВНИИ коневодства»; Россия, 391105 Рязанская область, Рыбновский район, п. Дивово, д. 35, кв. 29.

Введение. Современные достижения в разработке молекулярно-генетических методов, успехи в расшифровке геномов многих одомашненных видов, включая и *Equus caballus*, существенно расширили базу маркерной селекции и обусловили актуальность разработки стратегии и тактики генетического мониторинга. Задача оценки, сохранения и рационального использования генетических ресурсов может быть эффективно осуществлена только с помощью систематического генетического мониторинга, который дает возможность дополнить традиционную селекцию новыми технологиями и позволяет проводить оценку породы не только

на фенотипическом, но и на генотипическом уровне [1, 2, 7, 13, 14]. В настоящее время многие селекционные программы по улучшению пород лошадей базируются на использовании генетических маркеров, что открывает реальные возможности для сохранения оптимального уровня генетического разнообразия, контроля уровня гомозиготности при инбридинге, отбора и подбора животных с учетом генотипической оценки [3, 5, 8, 11, 12].

Внедрение в практику отечественного коннозаводства системы генетического контроля происхождения в 80-х годах прошлого века способствовало формированию фундаментальной базы

данных генотипов лошадей разных пород, что создало возможность для разработки методов маркерной селекции и генетического мониторинга в практике коневодства [8, 10]. Оценка аллелофона структурных генов в шести заводских породах лошадей, включая арабскую, чистокровную верховую, тракененскую, стандартбредную, орловскую и русскую рысистые, за период с 1980 по 2005 годы выявила общую тенденцию снижения генетического разнообразия генофондов [9]. При этом снижение уровня полиморфности было наиболее выражено в группах жеребцов-производителей, тогда как маточное поголовье стабильно сохраняло свои породные особенности.

На современном этапе при генетической сертификации и изучении генетической структуры популяций лошадей преимущественно используют различные ДНК-маркеры, которые являются эффективным инструментом для оценки биологического разнообразия пород. В соответствии с международными требованиями, начиная с 2001 года, контроль происхождения лошадей чистокровной верховой породы проводят по микросателлитам ДНК, что создает реальную возможность использовать высокополиморфные STR-локусы для оценки разнообразия популяций и генетического контроля селекционных процессов в породах животных [5, 12, 13, 14].

Цель исследований — проведение мониторинга генетической структуры отечественной популяции чистокровных верховых лошадей с использованием 17-ти локусов микросателлитов ДНК в три периода времени с 1987 по 2017 год.

Материалы и методы. Объектом исследований служили результаты тестирования биопроб (волосяных луковиц и крови) 8160 лошадей чистокровной верховой породы по стандартной панели микросателлитных локусов в лаборатории генетики ВНИИ коневодства и зарубежных сертифицированных лабораториях. Во ВНИИ коневодства выделение ДНК из волосяных 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, AHT4, HMS7, HTG6, AHT5, 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 Bio-systems). Идентификацию результатов осуществляли с использованием профиля контрольной ДНК

и данных международных сравнительных испытаний (Horse Comparison Tests). При проведении генетического мониторинга все лошади были разделены на три группы в зависимости от года рождения: 1-я — лошади 1987–1999 гг.р., 2-я — 2000–2009 гг.р., 3-я — 2010–2017 гг.р., что соответствует интервалу смены поколений в коневодстве. При генетико-популяционном анализе рассчитывали следующие показатели: число аллелей в каждом локусе (N_a), число эффективно действующих аллелей (A_e), наблюданную (H_o) и ожидаемую (H_e) гетерозиготность. Коэффициент внутрипородного инбридинга F_{is} оценивали с применением методов F-статистики и использованием программного обеспечения Microsoft Excel 2010 [4].

Результаты исследований. В результате генотипирования 8160 лошадей чистокровной верховой породы по 17-ти панельным STR-локусах было идентифицировано всего 100 аллелей, при этом для генетической структуры породы были типичны 70, частота встречаемости которых во все анализируемые периоды превышала 0,05 (Табл. 1). При этом спектр аллелей, определенных у чистокровных верховых лошадей, был характерен и для многих культурных пород [15].

В целом эта уникальная порода, которая на протяжении более 50 поколений существует методом чистокровного разведения, имеет сравнительно невысокий уровень аллельного разнообразия микросателлитных локусов, что можно считать вполне закономерным [5]. Число редких аллелей в STR-локусах в анализируемые периоды варьировало в небольшом интервале от 27 до 29 и было максимальным в группе лошадей 2000–2009 гг. р. (n=5009), что связано с интенсивным импортом поголовья чистокровных верховых лошадей из стран Европы и Америки в течение первого десятилетия нового века [6]. В этот период аллелофонд отечественной популяции пополнился тремя новыми редкими аллелями ASB17H, HMS1L и LEX3I за счет генотипов импортированных кобыл. Но уже в следующем поколении, у лошадей 2010–2017 гг. рождения, аллель HMS1L был утрачен. Поэтому у современного поголовья лошадей чистокровной верховой породы (III период) общая численность аллелей по 17-ти STR-локусам составляет 98 (табл. 1).

Следует отметить, что интенсивная система селекции чистокровных верховых лошадей, направленная на повышение скаковой работоспособности, способствует достаточно стабильному состоянию сложившейся генетической структуры, которая в течение 30 лет менялась несущественно. При этом были отмечены незначительные колебания частот встречаемости как типичных, так и редких аллелей, которые неизменно сохраняли свой статус.

Таблица 1. Спектр аллелей микросателлитных локусов у лошадей чистокровной верховой породы в разные периоды

Локусы	Типичные аллели <i>p>0,05</i>	Редкие аллели <i>p<0,05</i>		
		I-период	II-период	III-период
VHL20	I,L,M,N	O,R	O,R	O
HTG4	K,M	L,N,P	L,N,P	L,N,P
AHT4	H,J,K,O			
HMS7	J,L,M,N,O	K	K	K
HTG6	G,J,O	M,P,R	M,P,R	M,P,R
AHT5	J,K,M,N,	O	O	O
HMS6	K,M,P	L,O	L,O	L,O
ASB23	I,J,K,L,S	U	U	U
ASB2	B,K,M,N,O,Q,R	I,P	I,P	I,P
HTG10	I,K,L,M,O,R	S	S	S
HTG7	K,N,O	M	M	M
HMS3	I,M,O,P	N,R	N,R	N,R
HMS2	H,K,L,M	J	J	J
ASB17	G,N,O,R	M,Q	H,M,Q	H,M,Q
LEX3	H,M,N,O,P	F,L	I,,L	F,I,L
HMS1	I,J,M		L	
CA425	I,J,N,O	K,L,M	K,L,M	K,L,M
Всего	70	27	29	28

В течение анализируемого периода был зарегистрирован заметный тренд увеличения концентрации мажорного аллеля HMS2L (0,648–0,749), встречающегося в генотипах лучших жеребцов-производителей.

Сравнительный анализ основных генетико-популяционных показателей по периодам свидетельствует, что на протяжении трех поколений с 1987 по 2017 годы изучаемые характеристики менялись несущественно: *Na* (5,71–5,82), *Ae* (3,41–3,51), *No* (0,674–0,686). Самый высокий уровень генетического разнообразия отечественной популяции чистокровных верховых лошадей наблюдали в конце 90-х годов (I период), при наибольшей численности племенных маток в конных заводах и на племенных фермах. Увеличившийся импорт чистокровных верховых лошадей во второй период несколько увеличил вариабельность редких аллелей, но не внес существенных изменений в генетическую структуру породы (Таблица 2). Проведенный мониторинг выявил тенденцию незначительного снижения генетического разнообразия в отечественной популяции чистокровных верховых лошадей в период 1987–2017 годов по всем базовым показателям (*Na*, *Ae*, *No*).

Данные таблицы 3 свидетельствуют, что в I-м и III-м периодах число гетерозиготных генотипов вполне соответствовало теоретически ожидаемым величинам, что подтверждают отрицательные значения *Fis*. Нарушение генного равновесия в породе (*Fis*=0,002) было зарегистрировано только во II-м периоде и, как показывает анализ геноти-

пов, было обусловлено дрейфом генов, который сопутствовал возросшему импорту чистокровных верховых лошадей в нашу страну.

Сравнительный анализ генетических характеристик жеребцов-производителей и маток разного происхождения по локусам микросателлитов ДНК показал, что импортированные жеребцы имели несколько более высокий уровень полиморфности, но заметно более низкую степень гетерозиготности по сравнению с производителями, рожденными в нашей стране. Кобылы, завезенные из разных стран, также характеризовались более высоким уровнем генетического разнообразия. Благодаря пополнению племенного состава импортированными кобылами аллелофонд отечественной популяции чистокровной верховой породы пополнился новыми аллелями ASB17H, HMS6O, HTG10 S LEXI. Рожденные в других странах матки характеризовались достоверно более высокой частотой встречаемости аллелей АHT5K, ASB2Q, HMS7J и HTG4 K (*P*>0,999).

В целом жеребцы-производители и матки отечественного происхождения имели типичный для породы аллелофонд по 17-ти STR и незначительно отличались от импортированного поголовья чистокровных верховых лошадей, что наглядно демонстрирует дендрограмма на рисунке 1. Очевидно, что более высокая степень консолидации генетической структуры российской популяции чистокровных верховых лошадей обусловлена ограниченным обменом племенного материала в период с 1914 по 1987 годы.

Таблица 2. Характеристика микросателлитных локусов у лошадей чистокровной верховой породы в разные периоды

Локус	I-период			II-период			III-период		
	Na	Ae	No	Na	Ae	No	Na	Ae	No
VHL20	6	3,813	0,732	6	3,914	0,744	5	3,886	0,726
HTG4	5	2,371	0,573	5	2,298	0,569	5	2,233	0,569
AHT4	4	3,549	0,722	4	3,498	0,716	4	3,538	0,715
HMS7	6	4,865	0,809	6	4,674	0,787	6	4,551	0,785
HTG6	6	2,612	0,614	6	2,542	0,607	6	2,556	0,623
AHT5	5	3,657	0,739	5	3,468	0,710	5	3,241	0,686
HMS6	5	2,257	0,561	5	2,424	0,579	5	2,542	0,604
ASB23	6	4,142	0,762	6	4,505	0,770	6	4,599	0,781
ASB2	9	6,554	0,847	9	6,415	0,867	9	5,701	0,854
HTG10	7	4,461	0,751	7	4,496	0,746	7	4,922	0,794
HTG7	4	2,742	0,665	4	2,710	0,631	4	2,714	0,651
HMS3	6	2,707	0,643	6	2,678	0,621	6	2,503	0,591
HMS2	5	2,180	0,537	5	2,025	0,508	5	1,710	0,418
ASB17	6	4,116	0,764	7	4,133	0,781	7	4,031	0,763
LEX3	7	4,904	0,799	7	4,667	0,748	8	4,210	0,762
HMS1	3	2,598	0,615	4	2,660	0,634	3	2,754	0,624
CA425	7	2,114	0,526	7	2,359	0,582	7	2,288	0,547
В среднем	5,71	3,508	0,686	5,82	3,498	0,683	5,77	3,411	0,674

Выводы. Мониторинг аллелофонда лошадей чистокровной верховой породы по 17-ти микросателлитным локусам на протяжении 30-летнего периода показал, что для отечественной популяции характерен сравнительно невысокий уровень генетического разнообразия ($Ae=3,49$; $Na=5,88$; $No=0,681$). У 8160 протестированных лошадей было идентифицировано 100 аллелей STR локусов, что в целом свидетельствует о высокой генетической консолидации чистокровной верховой породы. Самый высокий уровень генетического разнообразия отечественной популяции чистокровных верховых лошадей наблюдали в конце 90-х годов (I период), при наибольшей численности племенных маток в конных заводах и на племенных фермах. Импорт чистокровных верховых лошадей в I-й и, особенно, во II-й периоды несколько увеличил вариа-

тельность редких аллелей, но не внес существенных изменений в генетическую структуру отечественной популяции. Проведенный анализ выявил тенденцию незначительного снижения генетиче-

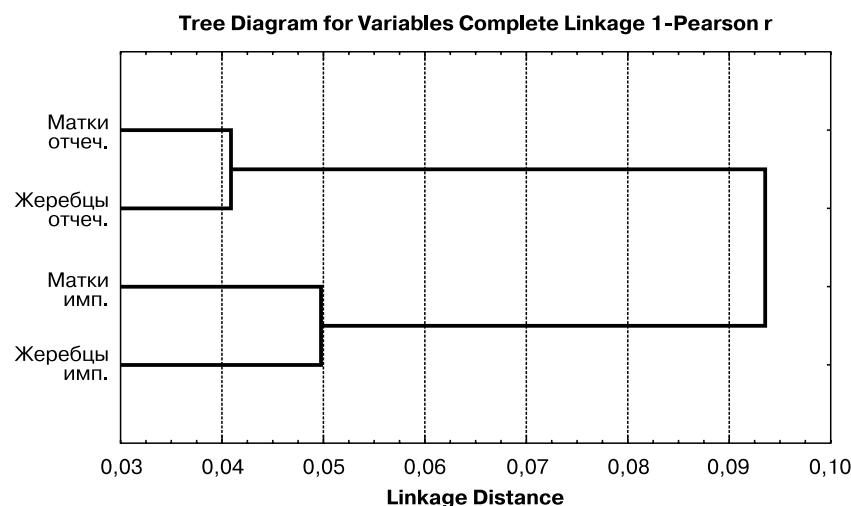


Рис. 1. Дендrogramма генетических дистанций между группами импортированных и отечественных жеребцов и маток по STR локусам

Таблица 3. Генетико-популяционные параметры чистокровной верховой породы лошадей в разные периоды

Период	Кол-во голов	Na	Ae	No	He	Fis
1961–1999	1539	5,71	3,508	0,686	0,683	-0,004
2000–2009	5009	5,82	3,498	0,683	0,684	0,002
2010–2017	1612	5,77	3,411	0,676	0,674	-0,002
Итого	8160	5,88	3,488	0,681	0,682	0,001

ского разнообразия в отечественной популяции чистокровных верховых лошадей по всем базовым показателям (Na, Ae, Ho). Нарушение генного равновесия ($Fis=0,002$) было зарегистрировано только во II-м периоде и было обусловлено дрейфом генов. Жеребцы-производители и матки отечественного происхождения имели типичный для породы спектр аллелей, но характеризовались несколько более низкой вариабельностью отдельных

STR-локусов, что обусловлено недостаточным обменом племенного материала в течение многих десятилетий прошлого столетия. В условиях сокращения численности поголовья лошадей генетический мониторинг вполне адекватно отражает специфику селекционных процессов в популяциях и позволяет контролировать их генетическую пластичность, что особенно важно в коневодстве при чистокровной системе разведения.

Литература

1. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях: 3-е изд. / Ю.П. Алтухов. — М.: Академкнига, 2003. — 431 с.
2. 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.
3. Блохина Н. В. Молекулярно-генетические особенности субпопуляций лошадей чистокровной верховой породы // Н. В. Блохина, Л. А. Храброва / Коневодство и кон. спорт. — 2012. — № 4. — С. 13–15.
4. Вейр Б. С. Анализ генетических данных: Дискретные генетические признаки / Б. С. Вейр. — М.: Мир, 1995. — 400 с.
5. 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.
6. Коновалова Г. В. Чистокровное коннозаводство в России и за рубежом // Г. В. Коновалова, А. В. Хлебосолова — М.: Аквариум-Принт, 2016. — 254 с.
7. Столповский Ю. А. Сохранение и управление генофондами сельскохозяйственных животных // Ю. А. Столповский / Аборигенные породы лошадей: их роль и место в коневодстве Российской Федерации: мат. I Всерос. науч.-практ. конференции. — Ижевск, 2016. — С. 131–138.
8. Храброва Л. А. Методические рекомендации по ведению генетического мониторинга местных пород лошадей / Л. А. Храброва, А. М. Зайцев, И. Б. Юрьева и др. — Дивово, 2005. — 50 с.
9. Храброва Л. А. Мониторинг генетической структуры пород в коневодстве / Л. А. Храброва // Доклады РАСХН. — 2008. — №3. — С. 42–44.
10. Храброва Л. А. Влияние степени гомозиготности микросателлитных локусов на плодовитость и работоспособность кобыл чистокровной верховой породы // Л. А. Храброва, Н. В. Блохина / Коневодство и кон. спорт. — 2011. — № 4. — С. 8–9.
11. 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.
12. Putnova L. Genetic monitoring of horses in the Czech Republic: A large scale study with a focus on the Czech autochthonous breeds // L. Putnova, R. Stohl, I. Vrtkova / J. Anim. Breeding & Genetics. 2018. — Vol. 135. Issue 1. — P. 73–83. doi: 10.1111/jbg.12313.
13. Seo J-H. Genetic diversity of Halla horses using microsatellite markers // J-H. Seo, K-D. Park, H.-R. Lee, H-S. Kong / J. Anim. Science & Technology. — 2016. — 58 (40). doi: 10.1186/s40781-016-0129-6.
14. The Second Report on the State of the World's Animal Genetic Recourses for Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, 2015.
15. 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.

Khrabrova L., Blohina N.

Genetic monitoring of the Thoroughbred horse breed on loci of DNA microsatellite

Abstract. The article presents the results of genetic monitoring of allele pool of 8160 Thoroughbred horses on the following 17 loci of DNA microsatellites: VHL20, HTG4, AHT4, HMS7, HTG6, AHT5, HMS6, ASB23, ASB2,

HTG10, HTG7, HMS3, HMS2, ASB17, LEX3, HMS1, CA425. All the horses in the study were divided into three groups according to the year of birth: 1 – horses foaled in 1987–1999, 2 – horses foaled in 2000–2009, 3 – 2010–2017 years of foaling. The periods correspond to the interval of generations change in horse breeding. 100 alleles of STR loci were identified in tested horses that indicates a high genetic consolidation of the Thoroughbred breed. The number of alleles in the studied loci varied from 3 to 9 with variations in the mean value of Ae from 2.60 to 6.55 per locus. Comparative analysis of the genetic structure of Thoroughbred horses in different periods showed insignificant changes in the main genetic and population characteristics for three generations from 1987 to 2017: Na (5.71 – 5.82), Ae (3/41–3/51), Ho (0.674–0.686). The highest level of genetic diversity of Thoroughbred horses bred in Russia was in the late 1990s (1 period) when the largest number of broodmares was at studs and breeding farms. Increased imports of Thoroughbreds in the second period slightly increased the variability of rare alleles, but didn't significantly change the genetic structure of the breed. The monitoring revealed a tendency of slight decrease in the genetic diversity in the native population of the Thoroughbred breed for all basic indices (Na, Ae, Ho). Genetic disequilibrium ($F_{IS}=0.002$) was found only in the 2nd period and was explained by genetic drift. Sires and dams bred in Russia had typical for the breed set of alleles but were characterized by a bit lower variability of some STR loci. Monitoring of genetic and population parameters on the base of microsatellite loci adequately reflects the specificity of breeding process in populations and allows to control genetic plasticity especially important for purebred breeding.

Key words: genetic monitoring, horse, DNA microsatellite, population analysis, Thoroughbred.

Authors:

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

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

FSBSI «ARRI for Horsebreeding», Russia, 391105, Ryazan region, Rybnoe district, 35, Divovo.

References

1. Altukhov Yu. P. Genetic processes in populations: 3rd ed. / Yu. P. Altukhov. — M.: Akademkniga, 2003 — 431 p.
2. Blochina N. V. Monitoring of Gene Pool of Horses of Russian Draft Breed for Polymorphic Blood Systems / N. V. Blochina, L. P. Gotlib, T. I. Orekhova, E. G. Samandeeva, M. A. Tsareva // Konevodstvo i Konny Sport. — 2018. — № 1. — P. 29–30.
3. Blochina N. V. Molecular and genetic features of subpopulations of Thoroughbred horses / N. V. Blochina, L. A. Khrabrova // Konevodstvo i Konny Sport. — 2012. — № 4. — P. 13–15.
4. Veir B. S. Analysis of Genetic Data: Discrete genetic signs / B. S. Veir. — M.: Mir, 1995. — 400 p.
5. Kalashnikov V. V. Polymorphism of microsatellite DNA in horses of stud and local breeds / V. V. Kalashnikov, L. A. Khrabrova, A. M. Zaitsev, M. A. Zaitseva, L. V. Kalinkova // Agric. Biology. — 2011. — № 2. — P. 41–45.
6. Konovalova G. K. Thoroughbred horse breeding in Russia and abroad / G.K. Konovalova, A.V. Klebosolova. — M.: Akvarium Print, 2016. — 254 p.
7. Stolpovsky Yu. A. Preservation and management of gene pools of farm animals // Yu. A. Stolpovsky / Native breeds of horses: their role and place in horse breeding of the Russian Federation: Mat. I Vseros. scientific.-prakt. conferences. — Izhevsk, 2016. — P. 131–138.
8. Khrabrova L. A. Methodical recommendations on monitoring of local breeds of horses // L. A. Khrabrova, A. M. Zaitsev, I. B. Yurieva, N. V. Vdovina. — Divovo, 2005. — 50 p.
9. Khrabrova L. A. Monitoring of the genetic structure of breed in horse breeding / L.A. Khrabrova // J. Russian Agriculterel Science 2008. — Vol. 34 (4). — P.261-263.
10. Khrabrova, L.A. Influence of homozygosity if microsatellite loci on fertility and performance of mares of Thoroughbred horse breed / L. A. Khrabrova, N. V. Blochina // Konevodstvo i Konny Sport. — 2011. — № 4. — P. 8–9.
11. Khrabrova, L.A. Inbreeding and the level of homozygosis of microsatellite loci in horses (EQUUS CABALLUS) of Orlov Trotter breed/ L.A. Khrabrova, N.V. Blochina, A.V. Ustiantseva // Agric. Biology. — 2014. — P. 35–41.
12. Putnova, L. Genetic monitoring of horses in the Czech Republic: A large scale study with a focus on the Czech autochthonous breeds // L. Putnova, R. Stohl, I. Vrtkova / J. Anim. Breeding & Genetics. 2018. — Vol. 135. — Issue 1. — P.73-83. doi: 10.1111/jbg.12313.
13. Seo, J-H. Genetic diversity of Halla horses using microsatellite markers // J-H. Seo, K-D. Park, H.-R. Lee, H-S. Kong / J. Anim. Science & Technology. — 2016. — № 58 (40). doi: 10.1186/s40781-016-0129-6.
14. The Second Report on the State of the World's Animal Genetic Recourses for Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, 2015.
15. 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.