

А. В. Иванникова, А. Д. Соловьева, Т. Е. Денискова

Характеристика аллелофонда овец южной мясной породы с использованием микросателлитных маркеров

Аннотация.

Цель: дать характеристику аллелофонда и генетического разнообразия овец южной мясной породы с использованием микросателлитов.

Материалы и методы. Биоматериалом послужили ушные выщипы 80 овец южной мясной породы, отобранные из «Племенного завода «Ладожский». Для сравнения использовали 20 овец восточно-фризской породы, 33 овцы породы дорсет и 63 овцы романовской породы. В качестве ДНК-маркеров были выбраны 9 микросателлитных локусов (INRA005, SPS113, INRA23, MAF65, McM527, OarCP49, HSC, OarAE129, MAF214). Вариабельность микросателлитов была проанализирована с помощью генетического анализатора ABI3130x1 Genetic Analyzer. Результаты обрабатывались в программе GenAlEx 6.503, с помощью которой были рассчитаны основные показатели, характеризующие состояние аллелофонда и генетического разнообразия.

Результаты. Анализ популяционно-генетических параметров овец южной мясной породы показал, что показатели среднего числа аллелей на локус (N_a) и эффективного числа аллелей на локус (N_e) превышают среднее по выборке на 1,72 и 0,58 аллелей, соответственно. Ожидаемая гетерозиготность (H_e) составила 0,766, в то время как наблюдаемая гетерозиготность (H_o) – 0,741. Коэффициент инбридинга (F_{is}) был 0,03. Анализ главных компонент, проведенный для исследуемых пород в плоскостях первой и третьей главной компонент, кардинально не изменил характер пространственной кластеризации изучаемых групп овец. Анализ главных координат, выполненный на основе расчета попарных значений F_{st} , показал, что южная мясная порода находится в верхнем левом квадранте и обособлена от других пород. Значения показателя F_{st} указывают, что между породами южной мясной и дорсетом дифференциация умеренная ($F_{st}=0,116$), а между южной мясной и романовской – значительная генетическая ($F_{st}=0,161$).

Заключение. Анализ популяционно-генетических параметров овец южной мясной породы в сравнении с восточно-фризской, дорсет и романовской породами показал, что в целом по общему числу аллелей на локус и числу эффективных аллелей на локус она характеризуется высоким уровнем генетического разнообразия. Наличие тенденции к дефициту гетерозигот объясняется, вероятно, ограниченностью популяции, представленной единственным реликтовым генофондным стадом в России.

Ключевые слова: южная мясная порода; микросателлиты; STR-маркеры; аллелофонд; ДНК-маркеры; генетическое разнообразие; локусы; домашние овцы.

Авторы:

Иванникова А. В. – аспирант; e-mail: ivannikova_sacha@mail.ru;

Соловьева А. Д. – e-mail: anastastasiya93@mail.ru;

Денискова Т. Е. – кандидат биологических наук; e-mail: horarka@yandex.ru.

Федеральный научный центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста, 142132, Московская обл., г.о. Подольск, пос. Дубровицы, д. 60

Введение. Овцеводство – это животноводческая отрасль, обеспечивающая ценнейшей продукцией: продуктами питания (мясо, молоко) и сырьем для перерабатывающей промышленности (шерсть, овчины) [1]. Однако производство баранины все еще отстает по сравнению с производством мяса других сельскохозяйственных животных и птицы, поэтому необходимо наращивать её темпы. Закупка иностранных пород овец мясного направления для наращивания рынка баранины не всегда эффективна, так как зачастую животные не реализуют свой генетический потенциал в специфических условиях российских регионов. Закладка, генетическая кон-

солидация и официальное утверждение новых мясных пород – продолжительные процессы, направленные на реализацию в долгосрочной перспективе. В связи с этим, создание новых высокопродуктивных типов овец внутри существующих мясных пород весьма актуально.

Южная мясная порода овец была представлена в 2008 году российскими учеными и селекционерами [1], и, на сегодняшний день, на базе филиала Центра «Племенной завод «Ладожский» реализуется в создании нового типа овец южной мясной породы. Тем не менее необходимо контролировать переход аллелей из исходных форм к потомкам, принадлежащих к новому типу, на

основе применения ДНК-технологий. Исследование аллелофонда и генетического разнообразия с помощью ДНК-маркеров является сегодня важным элементом в разработке селекционных стратегий [2-4]. В качестве наиболее информативного, доступного и недорогого типа ДНК-маркеров чаще всего используются микросателлитные локусы [4, 5]. Для этого широко используют микросателлиты или STR (short tandem repeats) - высоко полиморфные короткие tandemные повторы с кодоминантным типом наследования [4, 6]. Микросателлитный анализ используется для оценки генетического разнообразия, изучения филогенетических связей, подтверждения происхождения и породной принадлежности, исследования структуры популяции и потока генов [4, 5]. Успешное применение микросателлитных маркеров в популяционно-генетических исследованиях овец было показано в многочисленных научно-практических работах [7-11], в частности, были получены аллельные профили и показано генетическое разнообразие двадцати пяти пород овец, разводимых на территории России, с помощью 9 микросателлитных локусов [3, 10].

Ранее молекулярно-генетические исследования аллелофонда южной мясной породы не проводили [12], поэтому использование микросателлитных маркеров позволит впервые оценить аллелофонд овец южной мясной породы. Результаты данного исследования лягут в основу при разработке селекционных стратегий по эффективному использованию новых форм в овцеводческой отрасли.

Цель исследований – характеристика аллелофонда и генетического разнообразия овец южной мясной породы с использованием микросателлитов.

Материалы и методы. Материалом для исследований послужили образцы биоматериала (ткань) овец южной мясной породы (ЮЖМ,

n=80), отобранные из «Племенного завода «Ладожский». Для сравнения использовали овец восточно-фризской (ОСТ, n=20), дорсет (ДРС, n=33) и романовской (РМН, n=63) пород. Работа выполнялась в лаборатории функциональной и эволюционной геномики животных, ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л. К. Эрнста.

Выделение геномной ДНК было проведено с помощью коммерческого набора «ДНК-Экстрен-2» (ООО «Синтол», Россия) согласно стандартному протоколу производителя. В качестве ДНК-маркеров были выбраны 9 микросателлитных локусов (INRA005, SPS113, INRA23, MAF65, McM527, OarCP49, HSC, OarAE129, MAF214), полиморфизм которых был оценен с помощью методики, описанной ранее [10]. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили на амплификаторах SimpliAmp Thermal Cycler (Life Technologies, США) согласно «Методическим рекомендациям...» [13]. Вариативность микросателлитов анализировали с помощью капиллярного генетического анализатора ABI3130x1 Genetic Analyzer («Applied Biosystems», Life technologies, США). Размеры аллелей вычисляли в программном обеспечении Gene Mapper v. 4 («Applied Biosystems», США). Статистическая обработка полученных результатов проводилась в программе GenAIEx 6.503 [14], с помощью которой были рассчитаны следующие параметры: среднее число аллелей на локус (Na), эффективное число аллелей (Ne), число информативных аллелей или аллелей с частотой встречаемости более 5 % ($N_a \geq 5\%$), ожидаемая (He) и наблюдаемая (Ho) гетерозиготность, коэффициент инбридинга (Fis).

Результаты и обсуждение. Для оценки состояния аллелофонда и генетического разнообразия овец южной мясной породы в качестве групп сравнения по показателям аллельного разнообразия были отобраны три породы овец (дор-

Таблица 1. Число аллелей в локусах микросателлитов в исследуемых группах овец

Локус	Порода				
	ЮЖМ	ОСТ	ДРС	РМН	Всего
INRA005	14	6	7	12	39
SPS113	11	8	8	9	36
INRA23	14	7	7	14	42
MAF65	7	4	4	7	22
McM527	8	7	4	9	28
OarCP49	16	10	12	16	54
HSC	10	8	13	16	47
OarAE129	7	3	5	9	24
MAF214	6	3	4	5	18
Всего аллелей:	93	56	64	97	310

сет, восточно-фризская, романовская).

Анализ общего числа аллелей и гетерозиготности у исследованных популяций (табл. 1) показал, что число встречаемых аллелей по каждому локусу от 18 (по локусу MAF214) до 54 (по локусу OarCP49). Наименьшее генетическое разнообразие (по 3 аллеля в каждом — было обнаружено у овец восточно-фризской породы по локусам OarAE129 и MAF214, а наибольшее — 16 аллелей — у овец южной мясной породы по локусу OarCP49 и у овец романовской породы по локусам OarCP49 и HSC. Наибольшее число аллелей в локусах микросателлитов — 97 — было выявлено у романовской породы овец, а наименьшее — 56 аллелей — установлено у восточно-фризской популяции. Всего было определено 310 аллелей по 9 микросателлитным локусам.

Анализ популяционно-генетических параметров показал, что исследуемые породные группы характеризовались высоким уровнем генетического разнообразия. Среднее число аллелей на локус микросателлита варьировало от 6,22 у восточно-фризской породы до 10,78 у романовской, при этом их эффективное число аллелей на локус варьировало от 3,36 до 5,29 аллелей, соответственно. Среднее число аллелей на локус у овец южной мясной породы на 1,72 выше среднего по выборке, на 4,11 и 3,22 больше, чем у групп восточно-фризской и дорсет, соответственно, но меньше, чем у романовской на 0,45 аллеля, так что по количеству аллелей популяция южной мясной наиболее близка к овцам романовской породы. Количество эффективных генов у южной мясной также ниже, чем у романовской, разница между их показателями составила 0,88 аллеля. Размах изменчивости по числу информативных аллелей варьировал от 4,22 у восточно-фризской породы до 6,11 у романовских овец (табл. 2).

Анализ параметров генетического разнообразия показал, что уровень наблюдаемой гетерозиготности южной мясной породы на 0,126 выше среднего по выборке. Сравнение наблюдаемой и ожидаемой

гетерозиготности выявило небольшой дефицит гетерозигот от 2,5 % в южной мясной породе до 20,1 % в романовской. Это подтверждают значения коэффициента инбридинга F_{is} от 0,030 до 0,074, соответственно вышеперечисленным породам. Исключением стала восточно-фризская порода, в которой был отмечен умеренный избыток гетерозигот (1,0 %, $F_{is} = -0,028$). Следует отметить, что значения коэффициента инбридинга были достоверными только для группы овец породы дорсет. В связи с этим можно отметить тенденцию к дефициту гетерозигот у овец южной мясной породы.

Анализ главных компонент (рис. 1), проведенный для исследуемых пород в плоскостях первой и второй главной компонент, показал, что первая главная компонента четко отделяет романовскую породу от других пород. Вторая главная компонента отделяет группу овец остфризской породы от особей южной мясной породы и дорсет. Анализ главных компонент, проведенный для исследуемых пород в плоскостях первой и третьей главной компонент, кардинально не изменил характер пространственной кластеризации изучаемых групп овец.

Анализ главных координат, выполненный на основе расчета попарных значений F_{st} (рис. 2), показал, что южная мясная порода находится в верхнем левом квадранте и обособлена от других пород. Значения показателя F_{st} варьировали от 0,116 между южной мясной и дорсетом до 0,161 между южной мясной и романовской породой, соответственно. Согласно классификации D.L. Hartl и A.G. Clark [15], значения F_{st} менее 0,05 указывают на незначительную, от 0,05-0,15 — на умеренную, 0,15-0,25 — на значительную генетическую дифференциацию. Таким образом, южная мясная характеризуется умеренной генетической дифференциацией с дорсетом и значительной — с романовской и восточно-фризской породами овец, соответственно.

Закключение. Анализ популяционно-генетических параметров овец южной мясной породы, в

Таблица 2. Популяционно-генетические параметры аллельного и генетического разнообразия у овец южной мясной породы и других пород овец по 9 микросателлитным локусам

Порода	n	Na	Ne	Na ≥5%	Ho	He	Fis [CI 95%]
ЮЖМ	80	10,33±1,21	5,29±0,94	5,44±0,77	0,741±0,043	0,766±0,040	0,03 [-0,0320,092]
ОСТ	20	6,22±0,81	3,38±0,65	4,22±0,83	0,561±0,107	0,551±0,104	-0,028 [-0,1010,045]
ДРС	33	7,11±1,14	4,00±0,82	4,44±0,75	0,559±0,066	0,685±0,044	0,184 [0,0120,356]
РМН	63	10,78±1,31	6,17±0,85	6,11±0,82	0,600±0,088	0,801±0,036	0,074 [-0,0750,223]
В среднем	49	8,61±0,64	4,71±0,43	5,06±0,79	0,615±0,040	0,701±0,034	0,03 [-0,0320,092]

Примечание: Na - среднее число аллелей на локус; Ne - эффективное число аллелей на локус; Na ≥5% - число информативных аллелей, т.е. встречающиеся с частотой от 5% и выше; Ho - наблюдаемая гетерозиготность; He - ожидаемая гетерозиготность; Fis — коэффициент инбридинга; [CI 95%] — доверительный интервал Fis в 95%.

сравнении с восточно-фризской, дорсет и романовской породами показал, что в целом по общему числу аллелей на локус и числу эффективных аллелей на локус она характеризуется высоким уровнем аллельного разнообразия. Наличие тенденции к дефициту гетерозигот объясняется, ве-

роятно, ограниченностью популяции, представленной единственным реликтовым генофондным стадом в России. В дальнейшем молекулярно-генетическая характеристика овец этой группы будет дополнена с использованием маркеров других типов.

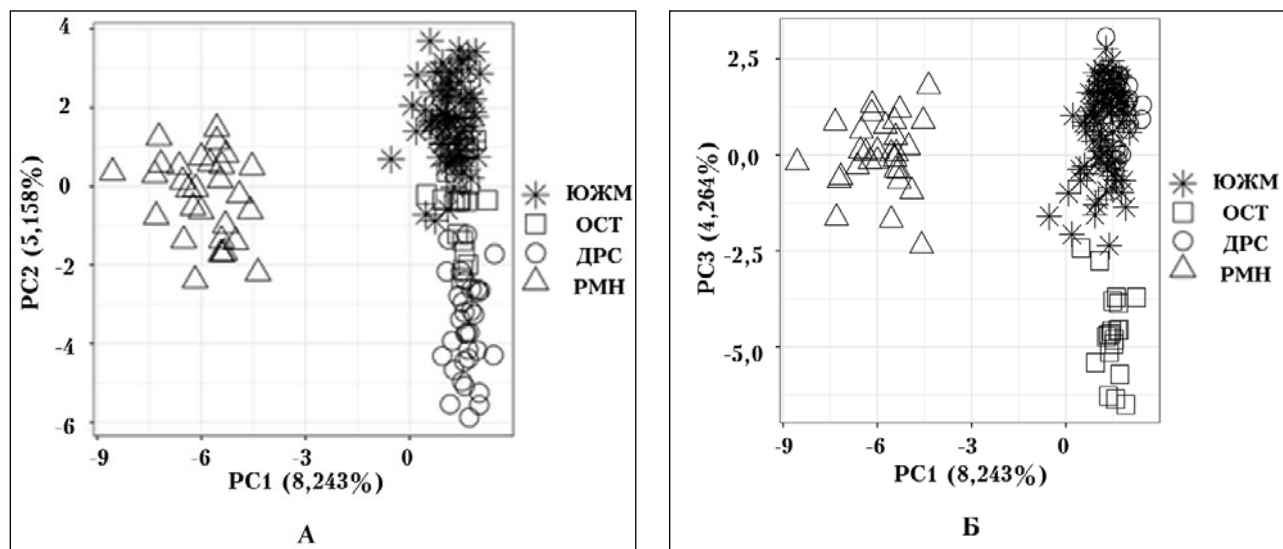


Рис. 1. Анализ главных компонент, проведенный для исследуемых пород овец в плоскостях первой и второй главных компонент и первой и третьей главных компонент

*Работа выполнена в рамках государственного задания
Министерства науки и высшего образования РФ.*

Литература

- Ерохин А. И. Овцеводство: [учебник для вузов] / А. И. Ерохин, С. А. Ерохин // Мин-во сел. хоз-ва РФ, Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева. — М.: Изд-во МГУП, 2004. — 478 с.
- Зиновьева Н. А. Современные методы генетического контроля селекционных процессов и сертификация племенного материала в животноводстве: Учеб. пособие. / Н. А. Зиновьева, П. М. Кленовицкий, Е. А. Гладырь, А. А. Никишов // М.: РУДН, 2008. — 329 с.
- Денискова Т. Е. Динамика аллелофонда овец романовской породы на основании анализа микросателлитов / Т. Е. Денискова, А. Д. Соловьева, О. В. Костюнина, Н. А. Зиновьева // Овцы, козы, шерстяное дело. — 2017. — № 3. — С. 5-6.
- Петров С. Н. Разработка мультиплексной STR панели для контроля достоверности происхождения и характеристики генетического разнообразия коз / С. Н. Петров, В. Р. Харзинова, Е. А. Гладырь, Ч. С. Самбу-Хоо, Н. А. Зиновьева // Достижения науки и техники АПК. — 2018. — № 11. — С. 60-63.
- Зиновьева Н. А. Генетическая экспертиза сельскохозяйственных животных: применение тест-систем на основе микросателлитов / Н. А. Зиновьева, Е. А. Гладырь // Достижения науки и техники АПК. — 2011. — № 9. — С. 19-20.
- Tautz D. Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes / D. Tautz, M. Renz // Nucleic Acids Research. — 1984. — Vol. 12. — P. 4127-4138. DOI: 10.1093/nar/12.10.4127.
- Гладырь Е. А. Характеристика аллелофонда овец юга России / Е. А. Гладырь, Н. А. Зиновьева, С. С. Бурьлова, М. И. Селионова, Л. Г. Моисейкина, Л. К. Эрнст, Г. Брем // Достижения науки и техники АПК. — 2012. — № 11. — С. 34-37.
- Zinovieva N. A. Investigation of gene pool and genealogical links between sheep breeds of southern Russia by blood groups and DNA microsatellites / N. A. Zinovieva, M. I. Selionova, E. A. Gladyr, M. P. Petrovic, V. Caro Petrovic, D. Ruzic Muslic, M. M. Petrovic // Genetika. — 2015. — Vol. 47. — № 2. — P. 395-404. DOI: 10.2298/GENSR1502395Z.
- Crispim B. Application of microsatellite markers for breeding and genetic conservation of herds of Pantaneiro sheep / B. Crispim; L. Seno; A. Egito; F. Vargas Junior; A. Grisolia // Electronic Journal of Biotechnology. — 2014. — № 17. — P. 317-321. DOI: 10.1016/j.ejbt.2014.09.007.

10. Денискова Т. Е. Изменчивость микросателлитов в породах овец, разводимых в России / Т. Е. Денискова, М. И. Селионова, Е. А. Гладырь, А. В. Доцев, Г. Т. Бобрышова, О. В. Костюнина, Г. Брем, Н. А. Зиновьева // Сельскохозяйственная биология. — 2016. — Т. 51. — № 6. — С. 801-810.
11. Kusza S. Microsatellite analysis to estimate genetic relationships among five bulgarian sheep breeds / S. Kusza, D. Dimov, I. Nagy, Z. Bxsz, A. J6vor, S. Kukovics // Genet Mol Biol. — 2010. — Vol. 33. — № 1. — P. 51-56. DOI: 10.1590/S1415-47572010005000003.
12. Денискова Т. Е. Генетическая характеристика печорских овец с помощью микросателлитных маркеров / Т. Е. Денискова, Л. А. Канева, Е. А. Гладырь [и др.] // Достижения науки и техники АПК. — 2016. — Т. 30. — № 8. — С. 75-78.
13. Зиновьева Н. А. Методические рекомендации по использованию метода полимеразной цепной реакции в животноводстве / Н. А. Зиновьева, А. Н. Попов, Л. К. Эрнст [и др.] // Дубровицы: ВИЖ. — 1998. — 47 с.
14. Peakall R. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research — an update / R. Peakall, P. E. Smouse // Bioinformatics. — 2012. — Vol. 28. — P. 2537-2539.
15. Hartl D. L., Clark A. G. Principles of population genetics / D. L. Hartl, A. G. Clark // United Kingdom: Sunderland. — 1997. — Vol. 116. — P. 542.

Ivannikova A., Solovieva A., Deniskova T.

Characteristic of allele pool of sheep of the southern meat breed using microsatellite markers

Abstract.

Purpose: to characterize the allele pool of sheep of the southern beef breed using microsatellites.

Materials and methods. The biomaterial was ear's plucks from 80 sheep of the southern meat breed, selected from the Ladozhsky Breeding Plant. 20 East Friesian sheep, 33 Dorset sheep and 63 Romanov sheep were used for comparison. Nine microsatellite loci (INRA005, SPS113, INRA23, MAF65, McM527, OarCP49, HSC, OarAE129, MAF214) were selected as DNA markers. Microsatellite variability was analyzed using the ABI3130x1 Genetic Analyzer. The results were processed in the GenAlEx 6.503 program, with the help of which the main indicators characterizing the state of the allele pool and genetic diversity were calculated.

Results. Analysis of the population genetic parameters of sheep of the southern meat breed showed that the average number of alleles per locus (N_a) and the effective number of alleles per locus (N_e) exceed the sample average by 1,72 and 0,58 alleles, respectively. The expected heterozygosity (H_e) was 0,766, while the observed heterozygosity (H_o) was 0,741. The coefficient of inbreeding (F_{is}) was 0,03. The analysis of the principal components, carried out for the studied breeds in the planes of the first and third principal components, did not fundamentally change the nature of the spatial clustering of the studied groups of sheep. Analysis of the principal coordinates, performed on the basis of calculation of pairwise F_{st} values, showed that the southern meat breed is located in the upper left quadrant and is isolated from other breeds. The values of the F_{st} indicator indicate that there is moderate genetic differentiation between the southern meat and dorset breeds ($F_{st}=0,116$), and significant genetic differentiation between the southern meat and romanov breeds ($F_{st}=0,161$).

Conclusion. An analysis of the population genetic parameters of sheep of the southern meat breed, in comparison with the east friesian, dorset and romanov breeds, showed that, in general, in terms of the total number of alleles per locus and the number of effective alleles per locus, it is characterized by a high level of genetic diversity. The presence of a tendency towards a deficiency of heterozygotes is probably explained by the limited population, represented by the only relict gene pool in Russia

Key words: bsouthern meat breed; microsatellites; STR markers; allele pool; DNA markers; genetic diversity; loci; domestic sheep.

Authors:

Ivannikova A. – postgraduate student; e-mail: ivannikova_sacha@mail.ru;

Solovieva A. – e-mail: anastastasiya93@mail.ru;

Deniskova T. – PhD (Biol. Sci.); e-mail: horarka@yandex.ru.

Russian Research Institute of Animal husbandry named after academy member L.K. Ernst, pos. Dubrovitsy, 60, Podol'skii r-n, Moskovskaya obl., 142132, Russian Federation.

References

1. Erokhin A. I. Sheep farming: [textbook for universities] / A. I. Erokhin, S. A. Erokhin // Ministry of Villages. households of the Russian Federation, Moscow. agricultural acad. them. K. A. Timiryazeva. – M.: Publishing house MGUP, 2004. – P. 478.
2. Zinovieva N. A. Modern methods of genetic control of breeding processes and certification of breeding material in animal husbandry: Textbook. allowance. / N. A. Zinovieva, P. M. Klenovitsky, E. A. Gladyr, A. A. Nikishov // M.: RUDN, 2008. – P. 329.
3. Deniskova T. E. Dynamics of the allele pool of Romanov breed sheep based on the analysis of microsatellites / T. E. Deniskova, A. D. Solovyova, O. V. Kostyunina, N. A. Zinovieva // Sheep, goats, wool business. – 2017. – № 3. – P. 5-6.
4. Petrov S. N. Development of a multiplex STR panel to control the reliability of the origin and characterize the genetic diversity of goats / S. N. Petrov, V. R. Kharzinova, E. A. Gladyr, Ch. S. Sambukhoo, N. A. Zinovieva // Achievements of science and technology of the agro-industrial complex. – 2018. – № 11. – P. 60-63.
5. Zinovieva N. A. Genetic examination of farm animals: the use of test systems based on microsatellites / N. A. Zinovieva, E. A. Gladyr // Achievements of science and technology of the agro-industrial complex. – 2011. – № 9. – P. 19-20.
6. Tautz D. Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes / D. Tautz, M. Renz // Nucleic Acids Research. – 1984. – Vol. 12. – P. 4127-4138. DOI: 10.1093/nar/12.10.4127.
7. Gladyr E. A. Characteristics of the allele pool of sheep in the south of Russia / E. A. Gladyr, N. A. Zinovieva, S. S. Burylova, M. I. Selionova, L. G. Moiseikina, L. K. Ernst, G. Brem // Achievements of science and technology of the agro-industrial complex. – 2012. – № 11. – P. 34-37.
8. Zinovieva N. A. Investigation of gene pool and genealogical links between sheep breeds of southern Russia by blood groups and DNA microsatellites / N. A. Zinovieva, M. I. Selionova, E. A. Gladyr, M. P. Petrovic, V. Caro Petrovic, D. Ruzic Muslic, M. M. Petrovic // Genetika. – 2015. – Vol. 47. – № 2. – P. 395-404. DOI: 10.2298/GENSR1502395Z.
9. Crispim B. Application of microsatellite markers for breeding and genetic conservation of herds of Pantaneiro sheep / B. Crispim; L. Seno; A. Egito; F. Vargas Junior; A. Grisolia // Electronic Journal of Biotechnology. – 2014. – № 17. – P. 317-321. DOI: 10.1016/j.ejbt.2014.09.007.
10. Deniskova T. E. Variability of microsatellites in sheep breeds bred in Russia / T. E. Deniskova, M. I. Selionova, E. A. Gladyr, A. V. Dotsev, G. T. Bobryshova, O. V. Kostyunina, G. Brem, N. A. Zinovieva // Agricultural biology. – 2016. – Vol. 51. – № 6. – P. 801-810.
11. Kusza S. Microsatellite analysis to estimate genetic relationships among five bulgarian sheep breeds / S. Kusza, D. Dimov, I. Nagy, Z. Bxsze, A. J6vor, S. Kukovics // Genet Mol Biol. – 2010. – Vol. 33. – № 1. – P. 51-56. DOI: 10.1590/S1415-47572010005000003.
12. Deniskova T. E. Genetic characteristics of Pechora sheep using microsatellite markers / T. E. Deniskova, L. A. Kaneva, E. A. Gladyr [etc.] // Achievements of science and technology of the agro-industrial complex. – 2016. – Vol. 30. – №.8. – P. 75-78.
13. Zinovieva N. A. Methodological recommendations for the use of the polymerase chain reaction method in animal husbandry / N. A. Zinovieva, A. N. Popov, L. K. Ernst [etc.] // Dubrovitsy: VIZH. – 1998. – P. 47.
14. Peakall R. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update / R. Peakall, P. E. Smouse // Bioinformatics. – 2012. – Vol. 28. – P. 2537-2539.
15. Hartl D. L., Clark A. G. Principles of population genetics / D. L. Hartl, A. G. Clark // United Kingdom: Sunderland. – 1997. – Vol. 116. – P. 542.