

В. В. Волкова

Исследование локальных пород крупного рогатого скота Республики Дагестан с помощью разных типов ДНК-маркеров

Аннотация.

Цель: исследование генетического состояния бурого скота Республики Дагестан с помощью разных типов ДНК-маркеров.

Материалы и методы. Разводимый на территории Республики Дагестан горский скот и кавказская бурая порода, благодаря своим адаптационным способностям, являются ценными генетическими ресурсами. Анализ генетического разнообразия с использованием STR- и SNP-маркеров позволил оценить аллельное разнообразие и уровень гетерозиготности, а также изучить структуру популяций этих пород и взаимосвязь с другими породами.

Результаты. Анализ генетического разнообразия по STR- и SNP-маркерам выявил в горском скоте значимый недостаток гетерозигот ($0,057$ и $0,020$). Наибольшее аллельное разнообразие по STR- маркерам выявлено у горского скота ($9,241$), по SNP – в кавказском типе бурой швицкой породы ($1,991$). Для оценки межпородных взаимоотношений был проведен анализ главных компонент. Анализ главных компонент по STR-маркерам показал, что горский скот и кавказская бурая порода образуют относительно независимые кластеры, несколько перекрывающиеся с бурой швицкой породой. Анализ главных компонент по SNP-маркерам позволил более четко разделить исследуемые популяции. Анализ структуры генетической сети по STR- и SNP-маркерам показал общность происхождения между горским скотом и кавказским типом бурой швицкой. Был проведен кластерный анализ изучаемых популяций при числе кластеров от 2 до 5. Оптимальное число кластеров равно 4. По STR-маркерам при $K=2$ горский скот дифференцируется от других изучаемых групп. При $K=3$ в отдельный кластер выделяется кавказская бурая порода. При увеличении числа кластеров до пяти происходит разделение на две подгруппы внутри горского скота. По SNP-маркерам при $K=2$ бурная швицкая отделяется от других исследуемых групп. При увеличении числа кластеров до пяти в кавказской бурой породе выделяется две подгруппы, несущих разные генетические компоненты.

Ключевые слова: горский скот; кавказская бурая; локальные породы; Дагестан; аллелофонд; биоразнообразие; STR; SNP.

Автор:

Волкова В. В. – кандидат биологических наук; e-mail: moonlit_elf@mail.ru

ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста»; Россия, Московская область, Городской округ Подольск, поселок Дубровицы, д. 60.

Работа проведена в рамках выполнения задания

Министерства науки и высшего образования Российской Федерации FGNN-2024-0015

Введение. Республика Дагестан имеет давнюю историю животноводства. При рекогносцировочном обследовании скота Кавказа, проведенного в начале 20 века, было выделено две группы: великолепная кавказская (животные весом 96–192 кг, преимущественно черной масти) и малокавказская (животные весом 156–384 кг, преобладает красная масть). При относительно невысокой продуктивности горский скот отличается исключительными адаптационными качествами, способен перемещаться по труднопроходимой горной местности и довольствоваться только пастбищным кормом без добавления концентратов, хорошо откликается на улучшение условий содержания и кормления, что свидетельствует о богатом генетическом потенциале этого скота [1].

В настоящее время в Республике Дагестан

разводят горский скот и кавказскую бурную породу, созданную путем скрещивания местного и бурого швицкого скота с дальнейшим улучшением костромской и лебединской породами [2]. Эта порода молочно-мясного направления продуктивности, по масти похожая на бурую швицкую породу, значительно крупнее местного горского скота (живая масса 430–700 кг), отличается высоким содержанием белка (3,35–3,40 %) и жира (3,80–3,90 %) в молоке, сохранив в то же время способность адаптироваться к условиям горной местности. В конце 80-х годов ХХ века основная стратегия развития породы предусматривала как чистопородное разведение, так и улучшение быками бурой швицкой породы [3].

Поскольку дагестанский горский скот и кавказская бурая порода благодаря своим адапта-

ционным способностям являются ценными генетическими ресурсами для развития скотоводства в труднодоступных районах горной местности [4], актуальными являются вопросы: каково генетическое состояние этих пород в настоящее время? Сохранились ли чистопородные особи? или же в популяциях преобладают животные, несущие значительную долю крови улучшающей породы?

Анализ генетического разнообразия с использованием различных типов ДНК-маркеров позволит оценить аллельное разнообразие, уровень гетерозиготности и степень инбридинга, а также изучить структуру популяций этих пород скота и взаимосвязи с другими породами.

Цель – исследование генетического состояния бурого скота республики Дагестан с помощью разных типов ДНК-маркеров.

Материалы и методы. Работа выполнена в лаборатории функциональной и эволюционной геномики животных ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л. К. Эрнста с использованием оборудования Центра коллективного пользования научным оборудованием «Биоресурсы и биоинженерия сельскохозяйственных животных» ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л. К. Эрнста. В исследованиях были использованы образцы (фрагмент уха, кровь, сперма) из коллекции ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л. К. Эрнста. Выборка включала 372 головы крупного рогатого скота, отобранных с учетом фракционального членства каждой особи в кластере на основе значений Q-критерия (коэффициента подобия), в качестве порогового значения которого выбран 50% уровень исключения (табл. 1).

Выделение ДНК производилось с помощью наборов ДНК-Экстрон (ЗАО «Синтол», Россия)

и «СоАDIS ЭКСТРАКТ» (ООО «Гордиз», Россия) в соответствии с инструкцией производителей. Качество ДНК оценивали путём электрофореза в агарозном геле. ПЦР-анализ выполняли согласно «Методическим рекомендациям...» [5]. Полиморфизм 11 STR-локусов, в том числе: TGLA227, BM2113, TGLA53, ETH10, SPS115, TGLA122, INRA23, TGLA126, BM1818, ETH225 и BM1824, рекомендованных ISAG для проведения популяционно-генетических исследований крупного рогатого скота, оценивали на 16-канальном капиллярном генетическом анализаторе ABI3130Ч1 (Applied Biosystems, США). Исходные данные о длине аллелей были получены в программном обеспечении Gene Mapper v.4 (Applied Biosystems, США).

Для проведения анализов по SNP-маркерам были использованы общие локусы, генотипированные не менее чем у 90 % животных, с частотой минорных аллелей не менее 5 % и соответствующие равновесию Харди-Вайнберга ($p > 1e-6$). Однонуклеотидные полиморфизмы с неизвестной позицией, локализованные на половых хромосомах и находящиеся в неравновесии по сцеплению (LD), были исключены из анализа. После проведения контроля качества и соответствующей фильтрации данных для дальнейшего анализа было отобрано 32 212 SNP.

Анализ уровня гетерозиготности и степени инбридинга проводился в программной среде R с использованием дополнительных пакетов StAMMP, inbreedR.

Степень генетической дифференциации между породами оценивали по показателю F_{ST} и значениям генетических дистанций по М. Ньютона.

Таблица 1. Выборка крупного рогатого скота

Обозначение групп	Кол-во голов	Расшифровка
GRSK	131	Горский скот, Республика Дагестан
CABR	105	Кавказская бурая, Республика Дагестан
BRSW_CA	50	Бурая швицкая, кавказский тип, Республика Дагестан
BRSW	86	Бурая швицкая, отечественная и зарубежная селекция

Таблица 2. Характеристика аллелофонда и генетического разнообразия изучаемых популяций крупного рогатого скота по STR-маркерам

Порода	n	Но (M±SE)	Ar (M±SE)	uHe (M±SE)	uFis [ДИ 95 %]
GRSK	131	0,722±0,035	9,241±0,979	0,765±0,031	0,057 [0,006; 0,108]
CABR	105	0,748±0,040	6,835±0,698	0,703±0,029	-0,060 [-0,120]
BRSW_CA	50	0,760±0,041	7,273±0,619	0,721±0,030	-0,052 [-0,113; 0,009]
BRSW	86	0,717±0,035	6,589±0,714	0,713±0,032	-0,004 [-0,036; 0,028]

Но – наблюдалась гетерозиготность, Ar – аллельное разнообразие, uHe – несмещенная ожидаемая гетерозиготность, uFis – коэффициент инбридинга (доверительный интервал 95 %), M± SE – средние значения ± стандартная ошибка. BRSW – бурая швицкая, GRSK – горский скот, CABR – кавказская бурая, BRSW_CA – бурая швицкая (кавказский тип).

(D_N) [6, 7]. Генетические связи между изучаемыми группами были визуализированы с помощью сетей Neighbour Net на основе матрицы генетических дистанций DN в программе SplitsTree 4.14.5 [8].

Анализ структуры популяций проводился в программах Structure 2.3.4 [9] и Admixture 1.3 [10] с визуализацией результатов в программной среде R с использованием пакета BITE [11]. Программа CLUMPAK [12, 13] использовалась для визуализации результатов, полученных в Structure 2.3.4, и определения наиболее вероятного числа кластеров в исследованной выборке на основании значений DeltaK по методу, предложенному Evanno G. с соав. [14]. Кроме того, при определении структуры популяции дополнительно учитывались полученные в CLUMPAK средние оценки сходства нескольких независимых запусков при одном значении K.

Результаты и обсуждение. В таблицах 2 и 3 представлены основные статистические показатели, которые позволяют оценить состояние аллелофонда и уровень генетического разнообразия изучаемых популяций крупного рогатого скота.

Анализ генетического разнообразия по микросателлитным маркерам выявил в горском скоте значимый недостаток гетерозигот (0,057), в то время как в других исследуемых группах наблюдался их избыток (табл. 2). Наибольшее аллельное разнообразие выявлено у горского скота (9,241), наименьшее – у бурой швейцкой и кавказской бурой пород (6,589 и 6,835).

Анализ с использованием SNP-маркеров (табл. 3) также выявил значимый недостаток гетерозигот в горском скоте (0,020) и минимальное аллельное разнообразие в бурой швейцкой породе (1,969). Максимальное аллельное разнообразие наблюдалось в кавказском типе бурой швейцкой породы (1,991).

Высокое значение аллельного разнообразия в горском скоте может быть связано с минимальным селекционным вмешательством в этой группе и значительной разнородностью скота. С другой стороны, недостаток гетерозигот может

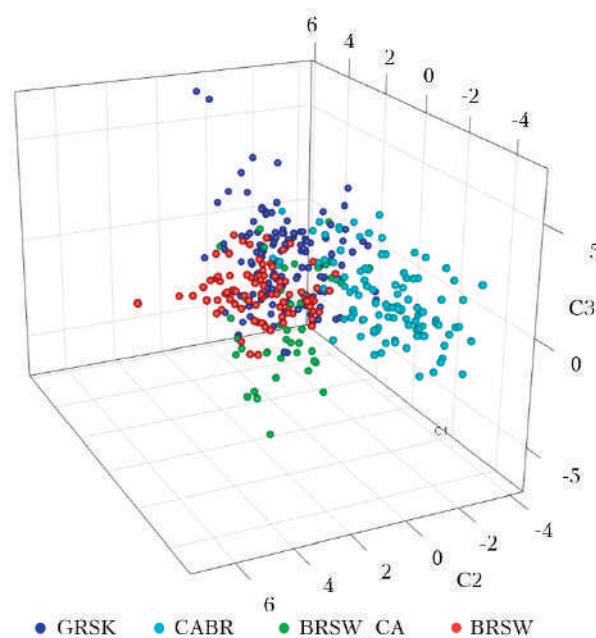


Рис. 1. Анализ главных компонент для исследованных пород по STR-маркерам.

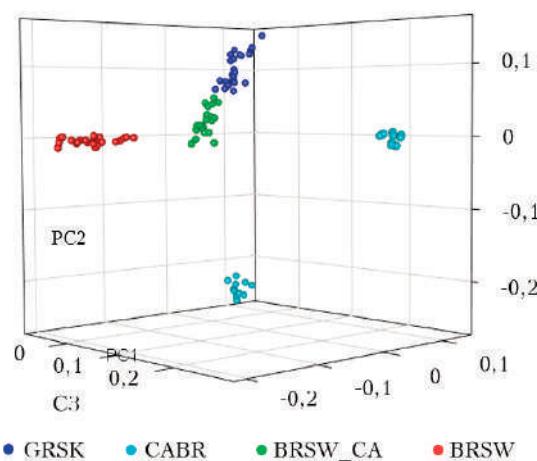


Рис. 2. Анализ главных компонент для исследованных пород по SNP-маркерам.

свидетельствовать о разведении в изолированных группах, что, вероятно, связано с географической удаленностью некоторых населенных пунктов, из которых были отобраны образцы.

Минимальное аллельное разнообразие и наблюдавшаяся гетерозиготность, обнаруженные в

Таблица 3. Характеристика аллелофондов популяций крупного рогатого скота на основании SNP-маркеров

Порода	n	Но (M±SE)	Ar (M±SE)	uHe (M±SE)	uFis [ДИ 95 %]
GRSK	26	0,361±0,001	1,988±0,001	0,369±0,001	0,020 [0,018; 0,022]
CABR	23	0,377±0,001	1,973±0,001	0,352±0,001	-0,068 [-0,07; -0,066]
BRSW_CA	23	0,375±0,001	1,991±0,001	0,368±0,001	-0,017 [-0,019; -0,015]
BRSW	24	0,359±0,001	1,969±0,001	0,352±0,001	-0,019 [-0,021; -0,017]

Но – наблюдаемая гетерозиготность, Ar – аллельное разнообразие, uHe – несмещенная ожидаемая гетерозиготность, uFis – коэффициент инбридинга (доверительный интервал 95%), M± SE – средние значения ± стандартная ошибка. BRSW – буряя швейцкая (Германия), GRSK – горский скот, CABR – кавказская буряя, BRSW_CA – буряя швейцкая (кавказский тип).

буровой швейцарской породе, могут быть следствием селекционной работы, направленной на консолидацию породы.

Для оценки межпородных взаимоотношений был проведен анализ главных компонент по STR- и SNP- маркерам (рис.1 и рис. 2, соответственно). Анализ главных компонент по STR-маркерам (рис. 1) показал, что горский скот и кавказская бурая порода образуют относительно независимые кластеры, несколько перекрывающиеся с бурой швейцарской породой. В то время как значительная часть образцов кавказского типа бурой швейцарской породы перекрывались с представителями бурой швейцарской породы из других регионов России и зарубежными образцами. При этом животные кавказского типа бурой швейцарской породы были генетически близки к представителям горского скота и кавказской буровой породы, что свидетельствует об общих генетических компонентах и согласуется с историей создания типа, а именно гибридизации бурой швейцарской породы с бурыми породами, разводимыми в Дагестане.

Анализ главных компонент по SNP-маркерам (рис. 2) позволил более четко разделить исследуемые популяции: бурая швейцарская порода сформировала кластер, отделившись от локальных пород, несмотря на ее участие в улучшении последних. Животные кавказского типа бурой швейцарской породы кластеризовались вблизи образцов горского скота, а не бурой швейцарской породы. Образцы кавказской буровой породы разделились на две независимые группы, не относящиеся ни к одной из изучаемых пород.

Анализ структуры генетической сети по STR- маркерам (рис. 3А), отображающей взаимосвязь изучаемых популяций, показал общность происхождения между горским скотом и кавказским типом бурой швейцарской, что указывает на использование животных бурой швейцарской породы для улучшения горского скота, а также между кавказской буровой и бурой швейцарской, что находит подтверждение в истории создания породы [15]. Схожие результаты показала визуализация генетических дистанций по SNP-маркерам (рис. 3Б).

Кроме дендрограммы, отражающей межпородные дистанции, на основании SNP-генотипов была построена дендрограмма индивидуальных генетических дистанций, позволяющая делать выводы о родственных отношениях животных и принадлежности к собственной породе (рис. 4).

Как видно на рисунке 4, сложившийся кавказский тип бурой швейцарской породы представляет собой группу, генетически отличающуюся от германской популяции бурой швейцарской породы. Причем в выборке присутствуют как образцы достаточно близкие к предковой популяции (буровой

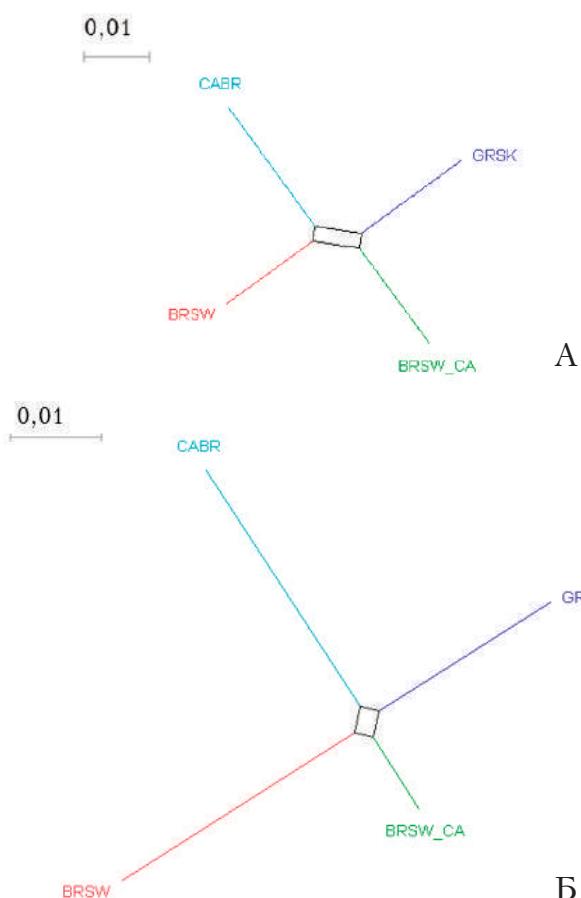


Рис. 3. Дендрограмма на основе попарных генетических дистанций F_{ST} , построенная по алгоритму Neighbor-Net. А. по микросателлитным маркерам; Б. по SNP-маркерам.

швейцарской), так и особи, относящиеся в большей степени к горскому скоту. Образцы кавказской буровой породы формируют две независимые ветви, что, вероятно, связано с разделением образцов на две породные линии или же разносторонней селекционной работой в нескольких хозяйствах.

Также был проведен кластерный анализ изучаемых популяций при числе кластеров от 2 до 5. Оптимальное число кластеров на основании оценки Evanno G. с соав. [13] по STR-маркерам равно 4 (рис. 5).

Как видно на рисунке 5, уже при $K=2$ горский скот дифференцируется от других изучаемых групп. В бурой швейцарской кавказского типа выделяется группа животных, генетически близких к горскому скоту. При $K=3$ в отдельный кластер выделяется кавказская бурая порода. При $K=4$, оптимальном для изучаемого набора данных, буровая швейцарская кавказского типа демонстрирует разделение внутри породы на две подгруппы генетически несходных животных, причем одна из подгрупп сохраняет генетические компоненты горского скота, в то время как вторая подгруппа несет компоненты, не принадлежащие к какой-либо другой исследуемой породе. При увеличе-

нии числа кластеров до пяти происходит разделение на две подгруппы внутри горского скота, что, вероятно, может быть связано с различным происхождением животных. При этом во всех трех локальных популяциях присутствуют компоненты, по-видимому, общие для бурых пород.

При анализе структуры популяций с помощью SNP-маркеров (рис. 6) оптимальное число кластеров также было равно четырем.

Как видно на рисунке 6, при $K=2$ бурая швицкая отделяется от других исследуемых групп. При $K=3$ в кавказской бурой породе часть животных выделяется в отдельный кластер, в то время как некоторые особи сохраняют компоненты, общие с горским скотом. При оптимальном числе кластеров $K=4$ еще один независимый кластер формируют несколько особей бурой швицкой породы кавказского типа, в то время как другие животные демонстрируют смешанное происхождение. При дальнейшем увеличении числа кластеров до $K=5$ в кавказской бурой породе выделяются две подгруппы, несущих разные генетические компоненты.

Результаты анализа структуры популяций несколько отличаются при оценке по разным типам ДНК-маркеров, что может объясняться мощ-

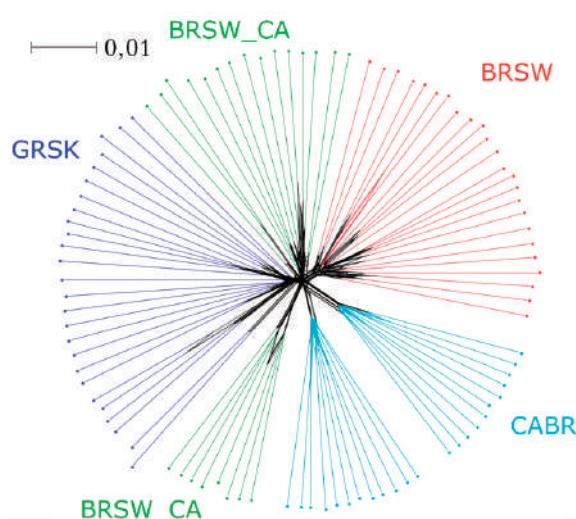


Рис. 4. Дендрограмма, построенная на основании IBS-дистанций

ностью используемых инструментов (11 STR-локусов против 32 212 SNP-локусов), а также разным участием микросателлитов и SNP-полиморфизмов в селекционном процессе.

Так, селекционно-нейтральные микросателлиты показали генетическую обособленность изучаемых популяций с одной стороны, и сохранение предковых — горских — компонентов в бурой швицкой кавказского типа с другой сторо-

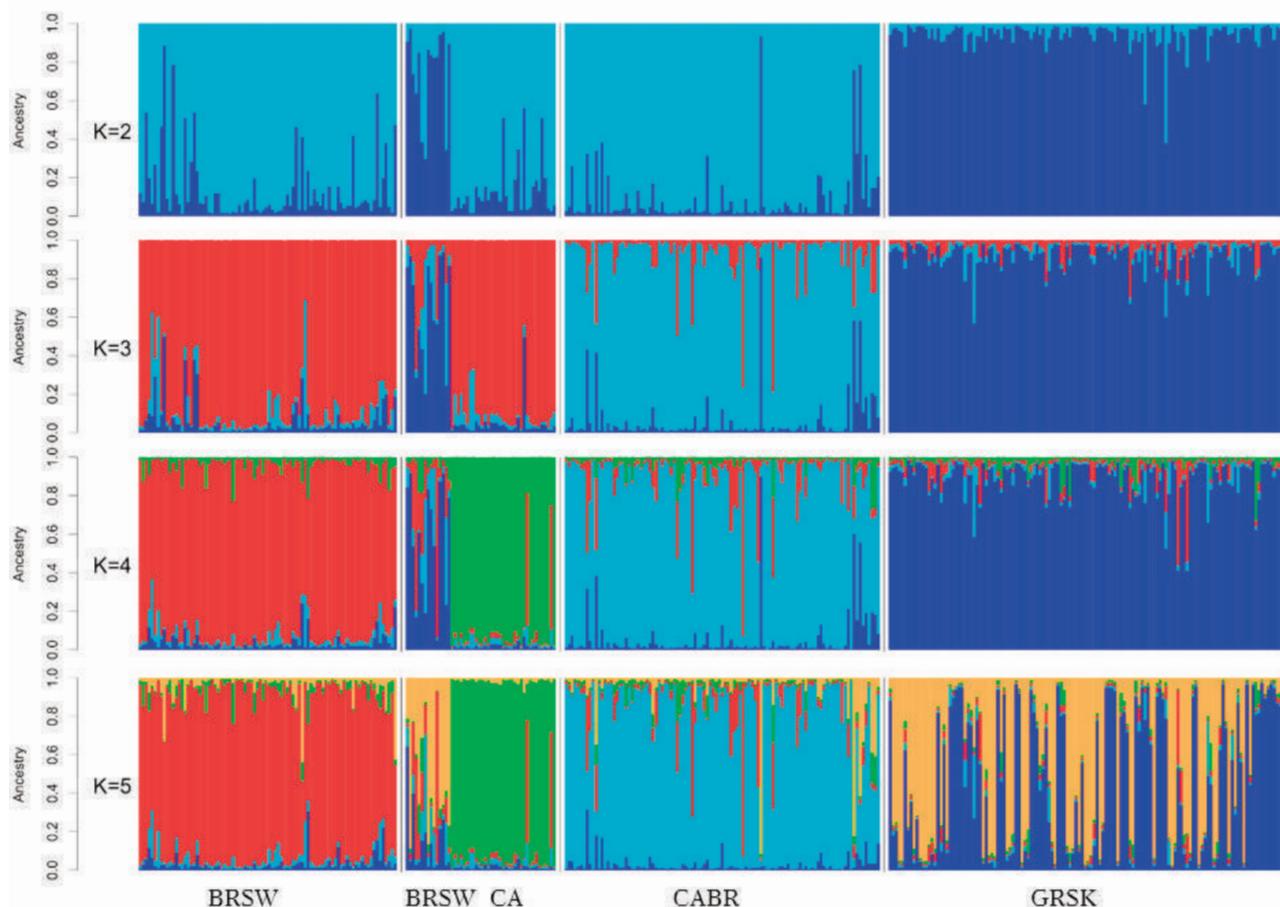


Рис. 5. Структура популяций исследуемых пород крупного рогатого скота по STR-маркерам.

ны. При этом обе группы скота, улучшенного бурой швицкой породой (кавказская бурая и бурая швицкая кавказского типа), на первом этапе анализа (при $K=2$) демонстрируют преобладание компонентов улучшающей породы (рис. 5).

Анализ структуры популяций по SNP-маркерам, как правило локализованным вблизи или внутри генов и находящимся под давлением отбора, при $K=2$ показал обособленность бурой швицкой породы от бурого скота Дагестана (рис. 6), что подтверждается более длительной селекционной работой с трансграничной породой. При $K=3$ и $K=4$ в локальных породах проявляются общие геномные компоненты, вероятно, связанные с приспособленностью к климатическим условиям горной местности. При $K=5$ часть животных бурой швицкой кавказского типа демонстрирует смешанное происхождение.

В проведенной ранее оценке примесей в популяции дагестанского горного скота по улучшающим бурой швицкой и красной степной породам с использованием SNP-маркеров также было показано, что, несмотря на поглотительное скрещивание горного скота с улучшающими породами, в ней сохранились особи, в которых от-

сутствуют генетические компоненты, свойственные другим породам [16].

Заключение. На основании анализа данных STR- и SNP-маркеров, можно сделать вывод, что горский скот и кавказская бурая породы представляют собой группы скота с высоким аллельным разнообразием, которые, с одной стороны, несут примеси улучшающей породы, а с другой – обладают собственными уникальными генетическими компонентами, в связи с чем являются ценным ресурсом для разведения в условиях сурового климата. Результаты оценки генетического разнообразия пород по STR- и SNP-маркерам показали схожие тенденции, что свидетельствует о достоверности полученных данных.

В то же время использование разных по отношению к селекционному процессу типов маркеров дает более полную информацию об исследуемых породах, позволяя взглянуть на оценку популяций как с точки зрения происхождения и развития пород, так и селекционного давления.

Полученная информация позволяет, при необходимости, скорректировать селекционную работу с целью сохранения биоразнообразия локальных пород крупного рогатого скота.

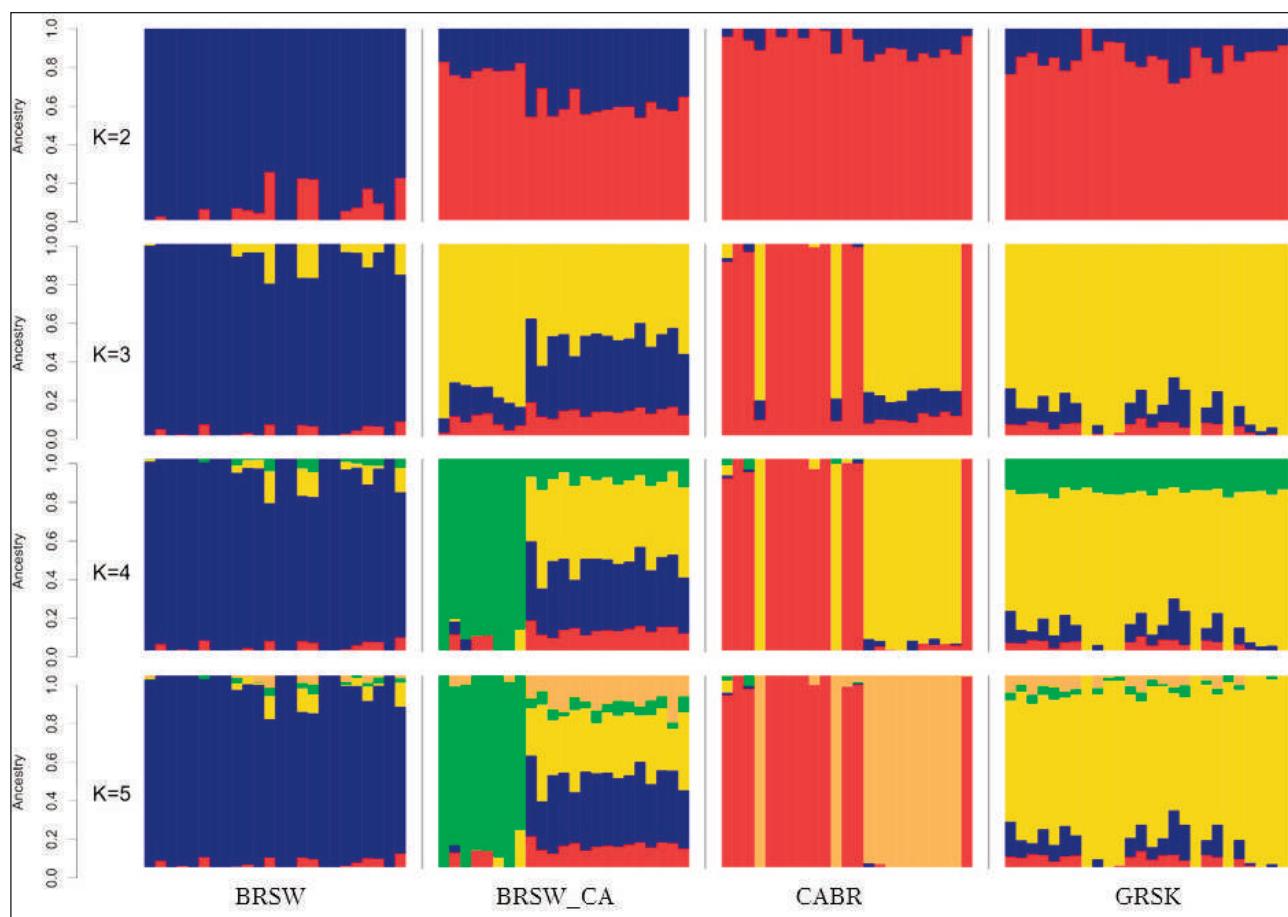


Рис. 6. Структура популяций исследованных пород крупного рогатого скота по SNP-маркерам, оцененная с помощью программы Admixture 1.3.

Литература

1. Лискун Е. Ф. Отечественные породы крупного рогатого скота // Москва. — 1949. — 174 с.
2. Дунин И. М. Справочник пород и видов сельскохозяйственных животных, разводимых в Российской Федерации / И. М. Дунин, А. Г. Данкверт // ВНИИПЛЭМ: Москва, Россия. — 2013. — 560 с.
3. Эрнст Л. К. Генетические ресурсы сельскохозяйственных животных в России и сопредельных странах / Л. К. Эрнст, Н. Г. Дмитриев, И. А. Паронян // ВНИИГРЖ, СПб. — 1994. — 469 с.
4. Садыков М. М. Пути повышения мясной продуктивности горского скота. // Горское сельское хозяйство. — 2016. — № 3. — С. 167—170.
5. Зиновьева Н. А. Методические рекомендации по использованию метода полимеразной цепной реакции в животноводстве / Н. А. Зиновьева, А. Н. Попов, Л. К. Эрнст // Дубровицы: ВИЖ. — 1998. — 47 с.
6. Nei M. Genetic Distance between Populations / M. Nei // American Naturalist. — 1972. — № 106(949). — P. 283—292.
7. Weir B.S. Estimating F-Statistics for the analysis of population structure/ B.S. Weir, C.C. Cockerham // Evolution. — 1984. — Vol. 38. — № 6. — P. 1358—1370.
8. Huson D.H. Application of Phylogenetic Networks in Evolutionary Studies / D.H. Huson, D. Bryant // Molecular Biology and Evolution. — 2006. — № 23 (2). — P. 254—267.
9. Pritchard J.K. Inference of population structure using multilocus genotype data / J.K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly // Genetics. — 2000. — Vol. 155. — P. 945—959.
10. Alexander D.H. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals / D.H. Alexander; J. Novembre; K. Lange // Genome Res. — 2009. — 19, 1655-1664. doi: 10.1101/gr.094052.109.
11. Milanesi M. BITE: An R package for biodiversity analyses / M. Milanesi; S. Capomaccio; E. Vajana; L. Bomba; J. F. Garcia; P. Ajmone-Marsan; L. Colli // bioRxiv. — 2017. — 181610. doi: 10.1101/181610.
12. Kopelman N. M. CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K / N. M. Kopelman, J. Mayzel, M. Jakobsson, N. A. Rosenberg, I. Mayrose // Mol Ecol Resour. — 2015. — Vol. 15. — P. 1179—1191. doi: 10.1111/1755-0998.12387.
13. CLUMPAK — Clustering Markov Packager Across K. Available online: <https://tau.evolseq.net/clumpak/index.html> (accessed on 23 May 2023).
14. Evanno G. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study / G. Evanno, S. Regnaut, J. Goudet // Mol Ecol. — 2005. — Vol. 14. — P. 2611—2620. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x.
15. Волкова В.В. Молекулярно-генетическая характеристика крупного рогатого скота бурых пород, разводимого на территории Республики Дагестан / В. В. Волкова, А. В. Доцев, О. А. Кошкина // Международный научно-исследовательский журнал. — 2023. — №11 (137).
16. Абдельманова А. С. Оценка современного состояния генофонда горского скота дагестана по данным SNP-анализа / А. С. Абдельманова, Т. Е. Денисова, В. В. Волкова // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. — 2023. — № 4 (73). — С. 97-106.

Volkova V.

Investigation of local cattle breeds of the Republic of Dagestan using different types of DNA markers

Abstract.

Mountain cattle and Caucasian Brown breed bred on the territory of the Republic of Dagestan are valuable genetic resources due to their adaptive abilities. The analysis of genetic diversity using STR- and SNP-markers made it possible to estimate allelic diversity and the level of heterozygosity, as well as to study the population structure of these breeds and the relationship with other breeds. Analysis of genetic diversity by STR- and SNP-markers revealed a significant lack of heterozygotes in Mountain cattle (0,057 and 0,020). The highest allelic diversity in STR markers was detected in Mountain cattle (9,241), for SNP – in the Caucasian type of Brown

Swiss breed (1,991). Principal component analysis (PCA) was performed to assess interbreed relationships. The PCA analysis by STR markers showed that Mountain cattle and Caucasian Brown breed form relatively independent clusters overlapping with the Brown Swiss breed. The PCA analysis by SNP markers allowed a clearer separation of the populations. Analysis of the structure of the genetic network by STR- and SNP-markers showed a common origin between Mountain cattle and the Caucasian type of Brown Swiss. Cluster analysis of the studied populations was carried out with the number of clusters ranging from 2 to 5. The optimal number of clusters is 4. According to STR-markers at K = 2, the Mountain cattle differentiated from other studied groups. At K= 3, the Caucasian Brown breed is distinguished to a separate cluster. When the number of clusters increases up to five, there is a division into two subgroups within the Mountain cattle. According to SNP-markers, at K= 2, the Brown Swiss is separated from other investigated groups. When the number of clusters increases up to five, two subgroups with different genetic components are distinguished in the Caucasian brown breed.

Key words: Mountain cattle; Caucasian Brown; local breeds; Dagestan; allelofund; biodiversity; STR; SNP.

Author:

Volkova V. – PhD (Biol. Sci.); e-mail:moonlit_elf@mail.ru.

Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst; Dubrovitsy 60, Podolsk Municipal District, Moscow Region, Russia.

References

1. Liskun E. F. Domestic breeds of cattle // Moscow. — 1949. — 174 p.
2. Dunin I. M. Handbook of breeds and species of farm animals bred in the Russian Federation / I. M. Dunin, A. G. Dankvert // VNIIPLEM: Moscow, Russia. — 2013. — 560 p.
3. Ernst L. K. Genetic resources of farm animals in Russia and neighboring countries / L. K. Ernst, N. G. Dmitriev, I. A. Paronyan // VNIIGRZH, St. Petersburg. — 1994. — 469 p.
4. Sadykov M. M. Ways to increase meat productivity of mountain cattle. // Mountain economic economy. — 2016. — № 3. — P. 167–170.
5. Zinovieva N. A. Guidelines for the use of the polymerase chain reaction method in animal husbandry / N. A. Zinovieva, A. N. Popov, L. K. Ernst // Dubrovitsy: VIZH. — 1998. — 47 p.
6. Ney M. Genetic distance between populations / M. Ney // American Naturalist. — 1972. — № 106 (949). — P. 283–292.
7. Weir B. S. Estimation of F-statistics for population structure analysis / B. S. Weir, S. S. Cockerham // Evolution. — 1984. — Issue. 38. — № 6. — P. 1358–1370.
8. Hewson D. H. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies / D. H. Hewson, D. Bryant // Molecular biology and evolution. — 2006. — № 23 (2). — P. 254–267.
9. Pritchard J. K. Inferring population structure using multilocus genotype data / J. K. Pritchard, M. Stevens, P. Donnelly // Genetics. — 2000. — Vol. 155. — P. 945–959.
10. Alexander D. H. Rapid model-based ancestry estimation in unrelated individuals / D. H. Alexander; J. Novembre; K. Lange // Genome Res. — 2009. — № 19. — 1655–1664. doi: 10.1101/gr.094052.109.
11. Milanesi M. BITE: An R package for biodiversity analysis / M. Milanesi; S. Capomaccio; E. Vaiana; L. Bomba; J. F. Garcia; P. Ajmone-Marsan; L. Colli // BioRxiv. — 2017. — 181610. doi: 10.1101/181610.
12. Kopelman N. M. CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packing inferences about population structure in K / N. M. Kopelman, J. Maisel, M. Jacobsson, N. A. Rosenberg, I. Mayrose // Mol Ecol Resour. — 2015. — Vol. 15. — P. 1179–1191. doi: 10.1111/1755-0998.12387.
13. CLUMPAK — Clumpak Markov Packager Across K. Available online: <https://tau.evolseq.net/clumpak/index.html> (Accessed 23 May 2023).
14. Evanno G. Detection of the number of clusters of individuals using the STRUCTURE program: a simulation study / G. Evanno, S. Regnault, J. Goudet // Mol Ecol. — 2005. — Vol. 14. — P. 2611–2620.
15. Volkova V. V. Molecular genetic characteristics of brown cattle bred in the Republic of Dagestan / V. V. Volkova, A. V. Dotsev, O. A. Koshkina // International research journal. — 2023. — № 11 (137).
16. Abdelmanova A. S. Assessment of the current state of the gene pool of Dagestan mountain cattle based on SNP analysis / A. S. Abdelmanova, T. E. Deniskova, V. V. Volkova // Bulletin of the St. Petersburg State Agrarian University. — 2023. — № 4 (73). — P. 97–106.