

ГЕНОМНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДВУХ ОТЕЧЕСТВЕННЫХ ПОРОД КОЗ (*Capra hircus*) В СРАВНЕНИИ С ИНОСТРАННЫМИ ПОРОДАМИ*

Т.Е. ДЕНИСКОВА[✉], А.В. ДОЦЕВ, О.А. КОШКИНА, Н.А. ЧУРБАКОВА,
О.С. ЯКОВЛЕВА, М.А. ВЛАДИМИРОВ, А.Д. СОЛОВЬЕВА, Н.А. ЗИНОВЬЕВА

Исследование геномной архитектуры, лежащей в основе экономически значимых и адаптационных признаков коз, важно при выявлении генов-кандидатов для включения в маркер-ориентированную селекцию. В связи с этим весьма перспективен поиск следов селекции у отечественных пород коз в сравнении с иностранными. В представленной работе впервые выявлены гены, находящиеся под давлением отбора у оренбургской и карачаевской пород при сравнении с иностранными породами. Выявлено, что оренбургская и карачаевская породы характеризуются высокими значениями аллельного и генетического разнообразия. Установлено, что оренбургская и карачаевская породы формировали свои независимые ветви в кластере пуховых пород, что указывает на их генетическое своеобразие. Цель работы — провести оценку генетического разнообразия и идентифицировать гены-кандидаты, находящиеся под давлением отбора, связанные с адаптационными и экономически значимыми признаками у оренбургской и карачаевской пород коз в сравнении с иностранными породами. Работу проводили в ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста в 2024-2025 годах. В качестве объектов исследования использовали образцы коз (*Capra hircus*) оренбургской и карачаевской пород. Использовали полногеномные данные коз оренбургской ($n = 81$, из них 19 извлечены из полных геномов) и карачаевской пород ($n = 34$, из них 20 извлечены из полных геномов). В качестве групп сравнения были использованы полногеномные SNP-профили 15 пород иностранного происхождения ($n = 550$), разделенных по направлению продуктивности на молочные (альпийская, зааненская, мурсиано гранадина, нубиан, тоггенбургская), мясные (барбари, бурская, джалонке, канинде, чаппар), пуховые (ангорская, анкара, кашемировая, кил, килис). Поиск локусов, находящихся под давлением селекции, проводился с помощью расчета попарных значений F_{ST} на основе анализа 48155 SNP. Несмещенная ожидаемая (H_e) и наблюдаемая (H_o) гетерозиготность, несмещенный коэффициент инбридинга ($uFis$), аллельное разнообразие, скорректированное на размер выборки (A_R), попарные значения индекса фиксации (F_{ST}) были рассчитаны с использованием R пакета *diveRsity*. Генетическая сеть, построенная по принципу ближайшего соседа (*Neighbor Net*) на основе матрицы попарных значений F_{ST} , была визуализирована в программе *SplitsTree 4.14.5*. Значения генетического и аллельного разнообразия у отечественных пород были сопоставимы с иностранными: $H_o = 0,401$ и $0,385$ и $A_R = 1,971$ и $1,953$ у оренбургской и карачаевской против $H_o = 0,31$ - $0,401$ и $A_R = 1,902$ - $1,972$. При сравнении оренбургской и иностранных пород были выявлены известные гены-кандидаты, находящиеся под давлением отбора, регулирующие репродуктивные качества (*SPATA16*, *GSE1*) и метаболические процессы (*PCSK1*, *HOXC8*). Идентифицированы гены, влияющие на формирование адаптации к температурному стрессу (*C16orf74*, *GSG1L*, *SBK1*, *HOXC4*, *HOXC6* и *HOXC9*). При сравнении карачаевской и иностранных пород были идентифицированы известные гены-кандидаты, регулирующие воспроизводительные функции (*CCDC14*, *SNORA70*, *ROPN1*, *SLC8A3*, *E2F1*, *TEX14*, *RAD51C*), рост и развитие (*TEX14*, *RAD51*, *MYLK*), иммунитет (*IL26*, *IL22* и *IL26*) и окрас шерсти (*RALY*). Среди общих генов у обеих отечественных пород коз при сравнении с иностранными выявлены гены-кандидаты, связанные с иммунитетом (*C1QA*, *C1QC*, *HTR4*, *HSPA8*), адаптацией к климату (*HTR4*, *HSPA8*), ростом и развитием (*HTR4*, *GREB1*). На основании полученных результатов рекомендуется более детальное изучение полиморфизма идентифицированных генов.

Ключевые слова: *Capra hircus*, локальные породы, гены-кандидаты, следы отбора, генетическое разнообразие.

Идентификация генов-кандидатов, находящихся под давлением отбора и влияющих на формирование экономически значимых и адаптационных признаков, с использованием различных методических подходов и типов данных (SNP, WGS) — одно из наиболее востребованных направлений геномики домашних коз (1).

Так, с помощью трех биоинформационных подходов выявлены гены, связанные с репродуктивными особенностями (*GPRIN3*), живой массой (*CCSER1*), эмбриогенезом (*NAP1L5*) и адаптацией к окружающей среде

* Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-46-02012, <https://rscf.ru/project/24-46-02012/>.

(*KLHL3*, *TRHDE* и *IFNGR1*), у пяти пород коз из провинции Хэнань (2). В островках RОН у индийских локальных коз D. Каг с соавт. (3) выявили гены, контролирующие отложение внутримышечного жира и массу туши (*CDK4*, *ALOX15*, *CASP9*, *PRDM16*, *DVLI*) у мясных пород и адаптацию к холоду и развитие волосяных фолликулов (*APOBEC1*, *DNAJC3*, *F2RL1*, *FGF9*) у породы пашмина (3). S. Tarricone с соавт. (4) исследовали геномную архитектуру, лежащую в основе фенотипа "facciuto" (параллельные по обеим сторонам черепной области светло-пигментированные полосы) у шести итальянских пород коз посредством их сравнения с тремя породами, не имеющими этого фенотипа, и выявили наиболее значимые гены-кандидаты на 13-й и 15-й хромосомах (*ASIP*, *AHCY*, *ITCH* и *DTX4*) (4).

При анализе 70k SNP-генотипов шести казахских аборигенных пород выявлены гены, связанные с защитной реакцией организма как одной из важнейших адаптаций к климатическим изменениям (*NLRC4*, *HCLS1*, *IL17D*, *IL17RE* и *IL17RC*) (5). В ресурсной популяции коз идентифицированы гены, входящие в QTL и связанные с остеогенезом и миогенезом (*ARL8B*, *AKT3*, *CDK5RAP2*, *RBFOX2*, *CDH5*, *EFNA5*, *FMN1*, *TGFBR3*), мясной продуктивностью и воспроизводительными качествами (*LRP2*, *MYCBP2*, *OXSRI*) (6). Выявлены гены, ассоциированные с жирнокислотным составом молока коз карачаевской породы (*METTL8*, *INSIG1*, *CEMIP2*, *BAAT*, *PLPPR1*, *LACTB* и *ABCA3*) (7). На основе анализа полногеномных SNP-профилей идентифицированы островки RОН с локализованными в них генами, регулирующими репродуктивные качества, рост волосяных фолликулов, липидный метаболизм и рост, у коз горноалтайской, алтайской белой пуховой, советской шерстной и дагестанской пуховой пород (8).

Многие исследователи проводят поиск следов селекции в геномах локальных пород сельскохозяйственных животных в сравнении с трансграничными и иностранными породами (9, 10). Зачастую локальные породы имеют общих предков или характеризуются сходной историей создания, из-за чего между ними могут наблюдаться низкие значения генетической дифференциации. Проводя сравнительный анализ, O. Sheriff с соавт. (10) объединили геномные данные четырех эфиопских пород и коз из Азии, Европы, Восточной, Южной, Западной и Северной Африки, полученные из публичных баз данных. В результате было выявлено девять геномных регионов, охватывающих 163 гена, влияющих на климатическую адаптацию, иммунный ответ и воспроизводство.

S.V. Le с соавт. (11) объединили полногеномные SNP-профили лаосских местных, китайских и пакистанских коз и у животных из Лаоса выявили гены, связанные с адаптацией к тропическому муссонному климату (*ABHD6*, *GATA4* и *MSRA*), ростом (*CNTNAP5*, *FAM135B* и *GATA4*), воспроизводством (*NPHP3*, *ARSJ* и *GATA4*) и молочной продуктивностью (*MRPL32*, *PRSS51* и *EPHA7*). При сравнении SNP-генотипов оманских местных коз с египетскими породами выявлены гены, связанные с устойчивостью к УФ-излучению (*UVRAG*, *BRCA1*), формированием костей (*SOST*, *MEOX1*) и липидным метаболизмом для оптимального распределения энергии (*DGAT2*, *G6PC*, *SUCLG2*) (12).

Кроме того, имеются примеры использования в качестве групп сравнения пород, созданных в контрастных условиях внутри одной страны. Например, X. Sun с соавт. (13) с помощью трех биоинформационных подходов выявили 61 ген, включая *STIM1*, *MYO9A* и *KHDRBS2*, связанные с адаптацией у коз Jianchang Black в сравнении с другими китайскими породами и безоаровыми козлами (13). Анализируя данные ДНК-чипов, A. Criscione с соавт. (14) выявили признаки продолжающегося отбора в

геномном регионе, содержащем гены казеинов (*CSN2*, *CSNIS2* и *CSN3*), на 6-й хромосоме у сицилийской породы гиргената (*girgentana*) при сравнении с 13 популяциями коз из Северной и Южной Италии (14). Сравнительный анализ популяций семи пород кашемировых и иных пород коз из различных природно-климатических зон Китая позволил обнаружить новые гены-кандидаты (*ZEB1*, *ZNRF3*, *MAPK8IP3*, *MAPK8IP2* и *AXIN1*), ассоциированные с качеством пуховых волокон (15).

Ранее мы провели поиск локусов, находящихся под давлением отбора, у коз оренбургской и карачаевской пород с использованием метода идентификации островков ROH на основе анализа последовательностей полных геномов (16). Было обнаружено, что гены в островках ROH у коз карачаевской породы в основном влияют на иммунитет, живую массу и молочную продуктивность. Гены, идентифицированные в островках ROH у коз оренбургской породы, связаны с различными аспектами репродуктивной функции, многоплодием, ростом и развитием. Впервые была изучена геномная архитектура, лежащая в основе важнейших основных биологических особенностей двух отечественных пород коз. Тем не менее исследование было основано на сравнении исключительно отечественных пород коз. В связи с этим поиск следов селекции у отечественных пород коз в сравнении с иностранными перспективен для понимания специфической геномной архитектуры, влияющей на оригинальность генофондов этих пород.

В представленной работе впервые выявлены гены, находящиеся под давлением отбора у оренбургской и карачаевской пород при сравнении с иностранными породами. Выявлено, что оренбургская и карачаевская породы характеризуются высокими значениями аллельного и генетического разнообразия. Установлено, что оренбургская и карачаевская породы формировали свои независимые ветви в кластере пуховых пород, что указывает на их генетическое своеобразие.

Цель работы — провести оценку генетического разнообразия и идентифицировать гены-кандидаты, находящиеся под давлением отбора, связанные с адаптационными и экономически значимыми признаками у оренбургской и карачаевской пород коз в сравнении с иностранными породами.

Методика. Работу проводили в ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста в 2024-2025 годах. В качестве объектов исследования использовали образцы ткани (ушные выщипы) коз (*Capra hircus*) оренбургской и карачаевской пород. Козы карачаевской породы разводились на племенном заводе «Ладожский» (Усть-Лабинский р-н, Краснодарский край). Образцы ткани коз оренбургской пуховой породы были получены из биоресурсной коллекции Банк генетического материала домашних и диких видов животных и птицы ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста.

Провели NGS (next generation sequencing) секвенирование последовательностей полных геномов для 19 коз оренбургской породы и 20 коз карачаевской породы (16) на секвенаторе NovaSeq 6000 («Illumina, Inc.», США).

Для большинства иностранных пород, выбранных по своим характеристикам для сравнительного анализа, были доступны полногеномные SNP-генотипы, а не полные геномы. В связи с этим мы добавили в анализ SNP-профили отечественных пород коз, которые были сгенерированы ранее (17, 18). Финальная выборка включала образцы 81 животного оренбургской и 34 — карачаевской породы.

В качестве групп сравнения были использованы породы иностранного происхождения: альпийская (*Alpine*, $n = 66$) из Швейцарии, ангорская (*Angora*, $n = 26$) из Франции, анкара (*Ankara*, $n = 20$) из Турции, барбари

(Barbari, $n = 17$) из Пакистана, бурская (Boer, $n = 96$) из Швейцарии, джалонке (Djallonke, $n = 12$) из Буркина-Фасо, зааненская (Saanen, $n = 44$) из Швейцарии, канинде (Caninde, $n = 31$) из Бразилии, кашемировая (Cashmere, $n = 48$) из Австралии, кил (Kil, $n = 23$) из Турции, килис (Kilis, $n = 40$) из Турции, мурсиано гранадина (Murciano Granadina, $n = 20$) из Испании, нубиан (Nubian, $n = 84$) из Египта, тоггенбургская (Toggenburg, $n = 13$) из Танзании, чаппар (Chapparr, $n = 10$) из Пакистана. SNP-генотипы были загружены из общедоступной базы данных AdaptMap (<https://datadryad.org/dataset/doi:10.5061/dryad.v8g21pt>) (19), которая включает полногеномные SNP-профили представителей из 74 популяций. Для поиска локусов, находящихся под давлением селекции, иностранные породы были объединены в группы согласно их направлению продуктивности и селекции: молочные (альпийская, зааненская, мурсиано гранадина, нубиан, тоггенбургская), мясные (барбари, бурская, джалонке, канинде, чаппар), пуховые (ангорская, анкара, кашемировая, кил, килис).

При выборе набора SNP были использованы стандартные фильтры с MAF 5 %: --maf 0,05, --mind 0,1, --geno 0,1. Для анализа главных компонент (PCA) и построения генетической сети (Neighbor-Net) с применением LD было использовано 47001 SNP. Поиск локусов, находящихся под давлением селекции, проводили с помощью расчета попарных значений F_{ST} . Для вычисления значений F_{ST} не применяли фильтр LD, поэтому количество используемых в анализе полиморфизмов составило 48155.

Несмещенная ожидаемая (H_E) и наблюдаемая (H_o) гетерозиготность, несмещенный коэффициент инбридинга (uF_{IS}), аллельное разнообразие, скорректированное на размер выборки (A_R), попарные значения F_{ST} (20) были рассчитаны с использованием R пакета *diveRcity* (21). Генетическая сеть, построенная по принципу ближайшего соседа (Neighbor Net) на основе матрицы попарных значений F_{ST} , была визуализирована в программе *SplitsTree* 4.14.5 (22).

Результаты. Наблюдаемая гетерозиготность варьировала от 0,31 у породы барбари до 0,401 у оренбургской и мурсиано гранадина (табл. 1). В оренбургской породе был выявлен небольшой, но достоверно значимый инбридинг. У карачаевской породы отмечалась лишь тенденция к небольшому избытку гетерозигот. Породы барбари, бурская, канинде и кашемировая характеризовались избытком гетерозигот, который был наиболее выражен у породы канинде ($uF_{IS} = -0,065$). Значения коэффициента инбридинга оказались недостоверными для альпийской и зааненской пород. Остальные девять иностранных пород имели дефицит гетерозигот от небольшого ($uF_{IS} = 0,003$ у мурсиано гранадина и $uF_{IS} = 0,004$ у кил) до существенного ($uF_{IS} = 0,02$ у чаппар и $uF_{IS} = 0,028$ у нубиан).

Среди всех исследуемых пород значения аллельного разнообразия были ниже 1,9 только у двух — барбари ($A_R = 1,793$) и канинде ($A_R = 1,830$). У остальных пород, в том числе у оренбургской и карачаевской, значения этого показателя оставались в пределах от 1,902 до 1,972.

Анализ главных компонент для исследуемых популяций коз продемонстрировал, что в пространстве, образованном PC1-PC2, оренбургская и карачаевская породы вместе с пуховыми породами сформировали кластер (рис. 1, А) в верхнем левом квадранте. Породы чаппар, барбари и нубиан также располагались в верхнем левом квадранте. Бурская порода была дифференцирована в нижнем левом квадранте. Четыре европейские молочные породы были локализованы в правом нижнем квадранте, а две мясные (джалонке и канинде) — в правом верхнем квадранте. В пространстве, образованном PC1-PC3, в кластере российских и пуховых пород была заметна их

дифференциация. Пространственная позиция нубиан стала более обособленной (см. рис. 1, Б).

1. Параметры генетического разнообразия, рассчитанные для российских и иностранных пород коз (*Capra hircus*)

Порода	n	HO	uHE	uFIS	AR
Российские породы					
Оренбургская ORENBURG	81	0,401	0,402	0,003 [0,002; 0,004]	1,971
Карачаевская KARACHAEV	34	0,385	0,384	-0,002 [-0,004; 0]	1,953
Иностранные породы					
Альпийская ALPINE	66	0,394	0,394	0,001 [0; 0,002]	1,965
Ангорская ANGORA	26	0,351	0,357	0,018 [0,016; 0,02]	1,918
Анкара ANKARA	20	0,396	0,400	0,009 [0,007; 0,011]	1,968
Барбари BARBARI	17	0,310	0,294	-0,048 [-0,05; -0,046]	1,793
Бурская BOER	96	0,368	0,367	-0,004 [-0,005; -0,003]	1,935
Джалонке DJALLONKE	12	0,342	0,346	0,011 [0,008; 0,014]	1,902
Заненская SAANEN	44	0,378	0,378	-0,001 [-0,002; 0]	1,946
Канинде CANINDE	31	0,333	0,310	-0,065 [-0,067; -0,063]	1,830
Кашемировая CASHMERE	48	0,385	0,378	-0,018 [-0,019; -0,017]	1,944
Кил KIL	23	0,400	0,402	0,004 [0,002; 0,006]	1,970
Килис KILIS	40	0,399	0,404	0,014 [0,013; 0,015]	1,972
Мурсиано Гранадина MURCIANO GRANADINA	20	0,401	0,402	0,003 [0,001; 0,005]	1,972
Нубиан NUBIAN	84	0,356	0,367	0,028 [0,027; 0,029]	1,930
Тоггенбургская TOGGENBURG	13	0,391	0,394	0,008 [0,006; 0,01]	1,970
Чалпар CHAPPAR	10	0,367	0,375	0,02 [0,017; 0,023]	1,935

Примечание. n — число образцов, HO — наблюдаемая гетерозиготность, uHE — несмещенная ожидаемая гетерозиготность, AR — аллельное разнообразие, uFIS — несмещенный коэффициент инбридинга (доверительный интервал 95 %).

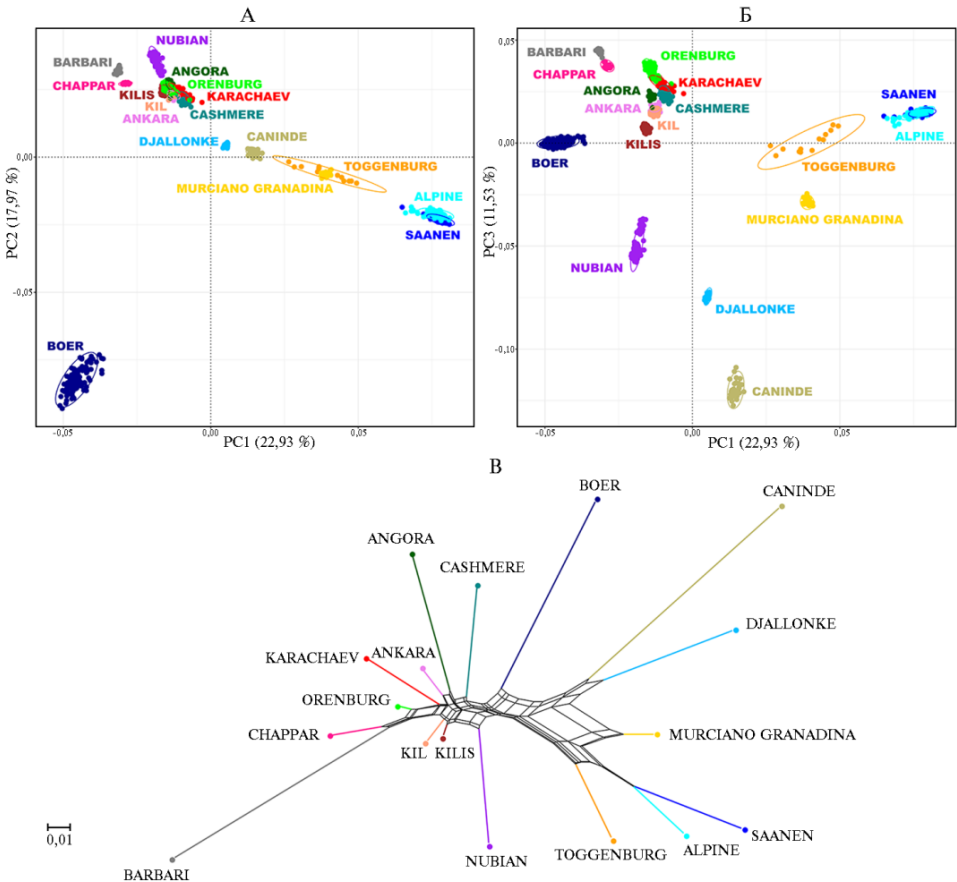


Рис. 1. Генетическая дифференциация между оренбургской и карачаевской породами коз (*Capra hircus*) и иностранными породами: А — анализ главных компонент (PCA), проведенный в пространстве первой (PC1) и второй главных компонент (PC2); Б — анализ главных компонент (PCA), проведенный в пространстве первой (PC1) и третьей главных компонент (PC3); В —

генетическая сеть, построенная на основе матрицы попарных значений F_{ST} . Обозначения пород см. в таблице 1 (ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста, 2024-2025 годы).

Было выявлено, что в структуре генетической сети оренбургская и карачевская породы присоединялись к кластеру пуховых пород (см. рис. 1, В). Европейские молочные породы формировали свой кластер, внутри которого наиболее обособленной была порода мурсиана-гранадина; нубиан оказалась представлена независимой ветвью. Что касается мясных пород, то канинде и джалонке группировались вместе, бурская порода формировала свою обособленную ветвь, а чаппар и барбари объединялись и прикреплялись к кластеру пуховых и российских пород.

Далее был проведен поиск локусов под давлением селекции у коз оренбургской породы в сравнении с иностранными мясными (рис. 2, А), пуховыми (см. рис. 2, Б) и молочными породами (см. рис. 2, В). Идентифицированы SNPs, превышающие установленные пороги значимости, на 1-й, 5-й, 7-й, 11-й, 18-й, 21-й 25-й хромосомах (табл. 2).

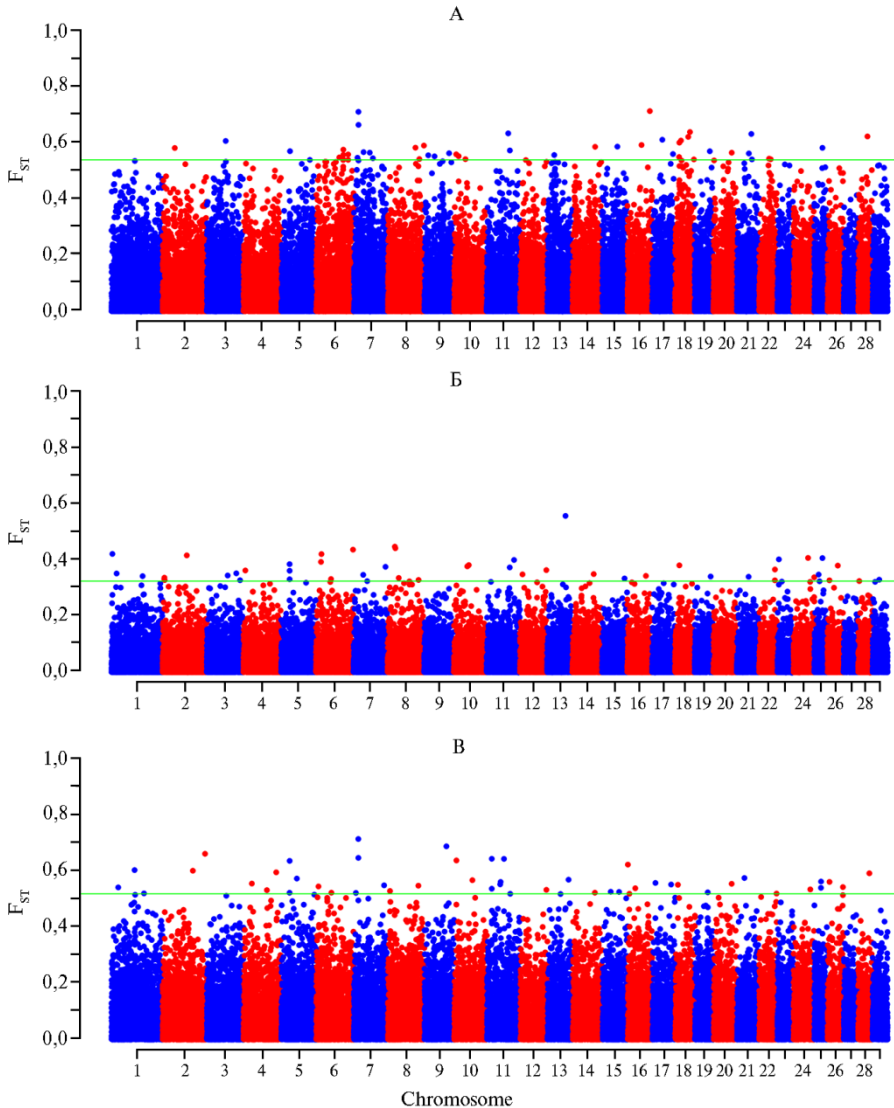


Рис. 2. Графики, построенные при расчете значений F_{ST} при попарном сравнении полногеномных профилей оренбургской и иностранных пород коз (*Capra hircus*): А — оренбургская ($n = 81$) и мясные породы ($n = 166$); Б — оренбургская ($n = 81$) и пуховые породы ($n = 157$); В —

оренбургская ($n = 81$) и молочные породы ($n = 227$) (ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста, 2024-2025 годы).

В результате поиска локусов, находящихся под давлением отбора у коз карачаевской породы в сравнении с тремя группами иностранных пород (рис. 3), были выявлены SNPs, превышающие установленные пороги значимости, на 1-й, 3-й, 5-й, 10-й, 13-й, 19-й и 24-й хромосомах.

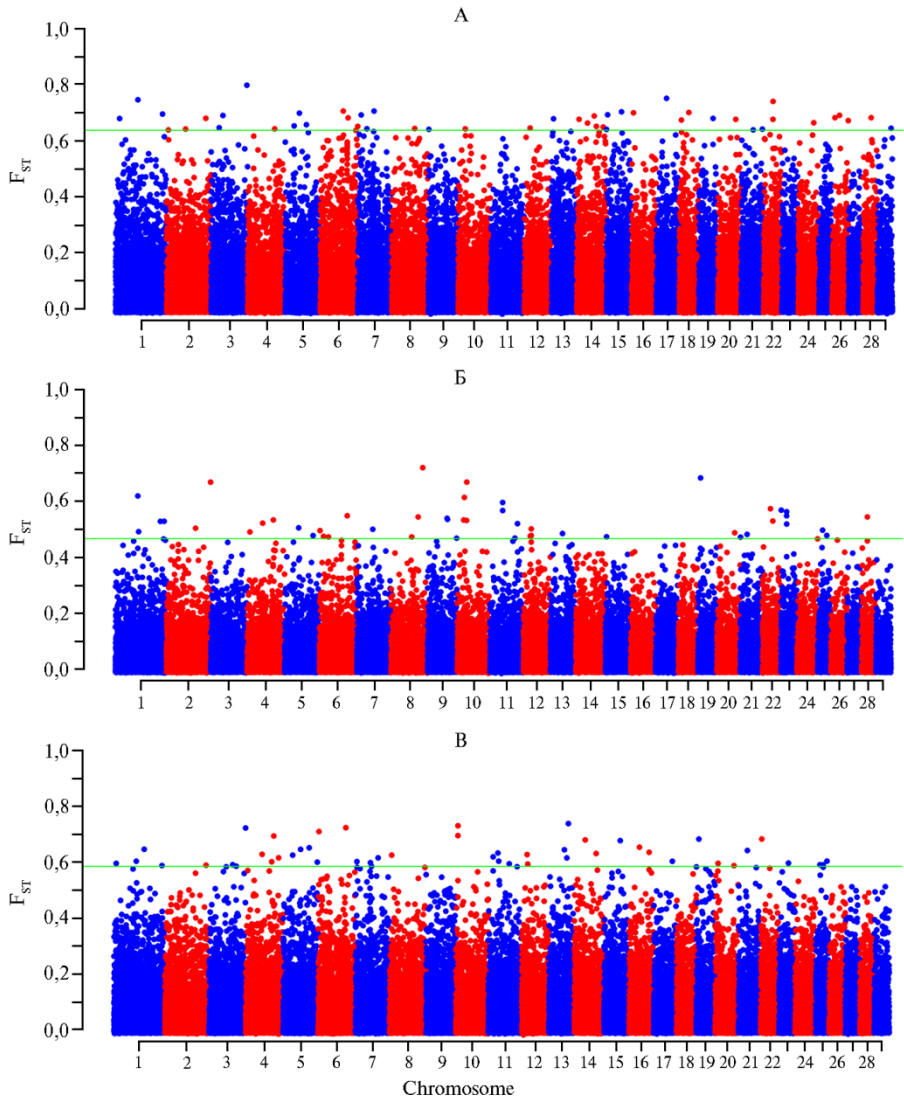


Рис. 3. Графики, построенные при расчете значений F_{ST} при попарном сравнении полногеномных профилей карачаевской и иностранных пород коз (*Capra hircus*): А — карачаевская ($n = 34$) и мясные породы ($n = 166$); Б — карачаевская ($n = 34$) и пуховые породы ($n = 157$); В — карачаевская ($n = 34$) и молочные породы ($n = 227$) (ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста, 2024-2025 годы).

При проведенной функциональной аннотации были идентифицированы гены-кандидаты, находящиеся под давлением отбора, связанные с экономически-значимыми и адаптационными качествами изучаемых пород коз (см. табл. 2).

В результате сравнительного анализа геномных профилей оренбургской и иностранных пород мы выявили 18 генов, находящихся под давлением отбора, из них 5 (27,78 %) были связаны с терморегуляцией и реак-

цией на температурный стресс, 3 (16,67 %) — с иммунитетом, 3 (16,67 %) — с ростом и развитием, 2 (11,11 %) — с воспроизводительными функциями, 2 (11,11 %) — с липидным метаболизмом, 2 (11,11 %) — с метаболизмом (участие во многих метаболических путях), 1 (5,56 %) — с реакцией на стресс.

2. Гены, находящиеся под давлением отбора, выявленные при сравнении отечественных и иностранных пород коз (*Capra hircus*) разного направления продуктивности (ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста, 2024-2025 годы)

СНИ	Гены	Породы
Гены, выявленные при сравнении оренбургской и иностранных пород		
1	<i>SPATA16</i> (spermatosis associated 16)	Пуховые
5	<i>HOXC10</i> (homeobox C10), <i>HOXC11</i> (homeobox C11), <i>HOXC4</i> (homeobox C4), <i>HOXC5</i> (homeobox C5), <i>HOXC6</i> (homeobox C6), <i>HOXC8</i> (homeobox C8), <i>HOXC9</i> (homeobox C9)	Пуховые, молочные
7	<i>ELL2</i> (elongation factor for RNA polymerase II 2), <i>PCSK1</i> (proprotein convertase subtilisin/kexin type 1)	Молочные, мясные
11	<i>PNO1</i> (partner of NOB1 homolog), <i>RBKS</i> (ribokinase)	Пуховые, мясные
18	<i>C16orf74</i> (chromosome 16 open reading frame 74), <i>GINS2</i> (GINS complex subunit 2), <i>GSE1</i> (Gse1 coiled-coil protein)	Пуховые, мясные
21	<i>NOVA1</i> (NOVA alternative splicing regulator 1)	Пуховые
25	<i>GSG1L</i> (GSG1 like), <i>SBK1</i> (SH3 domain binding kinase 1)	Пуховые, мясные
Гены, выявленные при сравнении карачаевской и иностранных пород		
1	<i>CCDC14</i> (coiled-coil domain containing 14), <i>MYLK</i> (myosin light chain kinase), <i>ROPN1</i> (rhopilin associated tail protein 1)	Пуховые, молочные, мясные
3	<i>OSBPL9</i> (oxysterol binding protein like 9)	Мясные
5	<i>IFNG</i> (interferon gamma), <i>IL22</i> (interleukin 22), <i>IL26</i> (interleukin 26), <i>MDM1</i> (Mdm1 nuclear protein)	Пуховые, мясные
5	<i>SMARCD1</i> (SWI/SNF related BAF chromatin remodeling complex subunit D1)	Молочные
10	<i>SLC8A3</i> (solute carrier family 8 member A3), <i>SMOC1</i> (SPARC related modular calcium binding 1)	Пуховые, мясные
13	<i>E2F1</i> (E2F transcription factor 1), <i>PXMP4</i> (peroxisomal membrane protein 4), <i>RALY</i> (RALY heteroous nuclear ribonucleoprotein)	Мясные, молочные
19	<i>PPM1E</i> (protein phosphatase, Mg ²⁺ /Mn ²⁺ dependent 1E), <i>RAD51C</i> (RAD51 paralog C), <i>TEX14</i> (testis expressed 14, intercellular bridge forming factor)	Пуховые, молочные
24	<i>SNORA70</i> (small nucleolar RNA SNORA70)	Мясные
Гены, выявленные при сравнении российских и иностранных пород		
2	<i>C1QA</i> (complement C1q A chain), <i>C1QC</i> (complement C1q C chain)	Карачаевская при сравнении с мясными, оренбургская при сравнении с пуховыми
7	<i>FBXO38</i> (F-box protein 38), <i>HTR4</i> (hydroxytryptamine receptor 4)	Обе породы при сравнении с мясными
11	<i>GREB1</i> (growth regulating estrogen receptor binding 1), <i>NTSR2</i> (neurotensin receptor 2)	Обе породы при сравнении с пуховыми
15	<i>C1QTNF5</i> (C1q and TNF related 5)	Обе породы при сравнении с молочными
15	<i>CLMP</i> (CXADR like membrane protein), <i>JHY</i> (junctional cadherin complex regulator), <i>HSPA8</i> (heat shock protein family A (Hsp70) member 8), <i>SNORD14C</i> , <i>SNORD14D</i> , <i>SNORD14E</i> (small nucleolar RNA SNORD14)	Обе породы при сравнении с мясными

Многочисленные исследования показали, что ген *SPATA16* влияет на нормальное протекание процессов полового созревания и сперматогенеза у млекопитающих, в том числе у хряков (23) и быков (24, 25). Тем не менее установлено, что у ангорских кроликов *SPATA16* регулирует рост шерсти (26).

Имеются сообщения, что ген *GSE1* влияет на репродукцию и эмбриогенез у крупного рогатого скота (27). Ген *PCSK1* регулирует дифференцировку преадипоцитов у овец (28). Ген *ELL2* участвует в регуляции экспрессии и сплайсинга более чем 4000 генов в клетках, продуцирующих антитела, и, следовательно, активно вовлечен в иммунные реакции организма (29).

Группа генов связана с климатической адаптацией и реакцией на стресс. Ген *C16orf74*, также известный как *MIC11* (микротеин термогенеза 1), экспрессируется в бурой жировой ткани и индуцируется при

воздействии холода для стимуляции термогенеза (30). Ген *GSGIL* связан с реакцией на стресс и темперамент у овец из Анатолии (31). Ген *SBKI*, способствующий выживанию клеток и защите от апоптоза, связан с реакцией на температурный стресс у голштинской породы крупного рогатого скота (32).

Гены *HOXC4*, *HOXC6* и *HOXC9* выявлены у эфиопских пород коз и, по мнению О. Sheriff с соавт. (10), связаны с адаптацией к температурному стрессу. Интересно, что в нашей работе эти гены были обнаружены при сравнении оренбургской и иностранных пород. Оренбургская порода была создана в условиях резко континентального климата, то есть с холодной зимой и жарким летом. Вероятно, эти гены могут быть связаны также с приспособлениями организма коз к перепаду температур, что также отражаться на тонине пухового волокна. Например, пуховые волокна у тибетских кашемировых коз, живущих в суровых условиях, тоньше, чем у аналогов, обитающих в более благоприятных условиях, что выражается в повышенной экспрессии генов *KRT* и *KAP* (33).

Ген *HOXC8* регулирует липидный гомеостаз у овец (34) и миогенез у мясной породы крупного рогатого скота ханью (35).

Сравнительный анализ геномных профилей карачаевской и иностранных пород позволил выявить 18 генов, находящихся под давлением отбора. Из них 6 генов (33,33 %) были ассоциированы с воспроизводительными функциями, 4 (22,22 %) — с иммунитетом, 3 (16,67 %) — с ростом и развитием, 2 (11,11 %) — с липидным метаболизмом, 2 (11,11 %) — с метаболизмом (участие во многих метаболических путях), 1 (5,56 %) — с цветом шерсти.

Больше всего было выявлено генов-кандидатов, вовлеченных в регуляцию воспроизводительных функций, что описано ранее другими исследователями. Например, гены *CCDC14* (36) и *SNORA70* (37, 38) влияют на фертильность крупного рогатого скота. Ген *ROPNI* влияет на подвижность сперматозоидов у баранов (39), *SLC8A3* — на развитие ооцитов у овец (40), *E2FI* — на развитие гранулезных клеток у коз (41), *TEX14* контролирует сперматогенез у хряков (42) и жеребцов (43). Гены *TEX14* и *RAD51C* влияют на признаки роста и фертильность у зебу (44). Известно, что вариация числа копий в гене *MYLK* оказывает действие на рост и размеры туловища у коз (45). Ген *IL26* ассоциирован с количеством соматических клеток в молоке у овец (46); *IL22* и *IL26* участвуют в иммунной защите организма у овец (47, 48). Ген *RALY* связан с коричневым (бурым) и черным цветом шерсти у коз (49, 50), что также хорошо отражает фенотипические особенности животных карачаевской породы, у которой присутствует коричневая масть (мор) (51). В целом, функции выявленных генов отражают пластичность, неприхотливость и резистентность карачаевских коз (51).

У обеих изучаемых отечественных пород при сравнении с иностранными было выявлено 13 генов, находящихся под давлением селекции, из них 7 (53,85 %) связаны с иммунитетом, 2 (15,38 %) — с ростом и развитием, 1 (7,69 %) — с развитием нервной системы, 1 (7,69 %) — с терморегуляцией, 1 (7,69 %) — с функционированием сетчатки глаза, 1 (7,69 %) — с цветом шерсти.

Гены *CIQA* и *CIQC* связаны с иммунитетом у новорожденных телят (52). Ген *HTR4* связан с голодовой адаптацией у коз (53) и иммунитетом (47). У овец этот ген был достоверно ассоциирован с признаками роста (54). Ген *GREB1* влияет на репродуктивные функции у зебу (44) и рост мышц у овец (55, 56). Ген *CLMP* влияет на цвет шерсти (57). Ген *HSPA8* связан с климатической адаптацией у коз, при этом его экспрессия была высокой зимой у адаптированных как к жаре, так и к холоду коз (58). Кроме того,

высказываются предположения, что этот ген может быть вовлечен в регуляцию репродуктивных качеств (59) и влияет на устойчивость к нематодам *Haemonchus contortus* (60).

Таким образом, при сравнении оренбургской и иностранных пород коз выявлены гены-кандидаты, находящиеся под давлением отбора, связанные с репродуктивными качествами и эмбриогенезом (*SPATA16*, *GSE1*), регулирующие различные процессы метаболизма (*PCSK1*, *HOXC8*) и участвующие в формирование иммунной защиты организма (*ELL2*), а также влияющие на приспособленность к условиям температурного стресса (*C16orf74*, *GSG1L*, *SBK1*, *HOXC4*, *HOXC6* и *HOXC9*). При сравнении карачаевской и иностранных пород идентифицированы гены, находящиеся под давлением отбора, регулирующие воспроизводительные функции (*CCDC14*, *SNORA70*, *ROPN1*, *SLC8A3*, *E2F1*, *TEX14*, *RAD51C*), рост и развитие (*TEX14*, *RAD51*, *MYLK*), иммунные функции (*IL26*, *IL22* и *IL26*) и окрас шерсти (*RALY*). Среди общих генов при сравнении обеих отечественных и иностранных пород коз выявлены гены-кандидаты, находящиеся под давлением отбора, связанные с иммунитетом (*C1QA*, *C1QC*, *HTR4*, *HSPA8*), адаптацией к климату (*HTR4*, *HSPA8*), ростом и развитием (*HTR4*, *GREB1*). Поддержание этих характеристик имеет важное значение для сохранения генетического разнообразия отечественных пород коз и повышения их способности адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды.

ФГБНУ Федеральный исследовательский центр
животноводства — ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста,
142132 Россия, Московская обл., г.о. Подольск, пос. Дубровицы, 60,
e-mail: horarka@yandex.ru ✉, asnd@mail.ru, olechka1808@list.ru,
nadushik95@mail.ru, olya111011@gmail.com, maksim-taranov@rambler.ru,
anastasiya93@mail.ru, n_zinovieva@mail.ru

Поступила в редакцию
18 сентября 2025 года
Принята к публикации
29 октября 2025 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2025, V. 60, № 6, pp. 1019-1032

GENOMIC ASSESSMENT OF TWO LOCAL GOAT (*Capra hircus*) BREEDS IN COMPARISON WITH FOREIGN BREEDS

T.E. Deniskova ✉, A.V. Dotsev, O.A. Koshkina, N.A. Churbakova, O.S. Yakovleva,
M.A. Vladimirov, A.D. Solovyeva, N.A. Zinovieva

Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry, 60, pos. Dubrovitsy, Podolsk District, Moscow Province, 142132 Russia, e-mail horarka@yandex.ru (✉ corresponding author), asnd@mail.ru, olechka1808@list.ru, nadushik95@mail.ru, olya111011@gmail.com, maksim-taranov@rambler.ru, anastasiya93@mail.ru, n_zinovieva@mail.ru

ORCID:

Deniskova T.E. orcid.org/0000-0002-5809-1262

Yakovleva O.S. orcid.org/0009-0001-1928-6569

Dotsev A.V. orcid.org/0000-0003-3418-2511

Vladimirov M.A. orcid.org/0009-0008-9489-6173

Koshkina O.A. orcid.org/0000-0003-4830-6626

Solovyova A.D. orcid.org/0000-0003-2628-9554

Churbakova N.A. orcid.org/0009-0006-1061-2715

Zinovieva N.A. orcid.org/0000-0003-4017-6863

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Funded by RSF, project number 24-46-02012, <https://rscf.ru/project/24-46-02012/>

Final revision received September 18, 2025

doi: 10.15389/agrobiol.2025.6.1019eng

Accepted October 29, 2025

Abstract

The study of the genomic architecture underlying economically significant and adaptive traits of goats is important for identifying candidates for using in marker-assisted selection. In this regard, search for signatures of selection in local goat breeds in comparison with foreign breeds is very promising. In this work, for the first time we identified the genes that underlie pressure of selection in the Orenburg and Karachay breeds in a comparison with foreign breeds. We found that the Orenburg and Karachay breeds are characterized by high allelic and genetic diversity. It was established that the Orenburg and Karachay breeds formed their own independent branches within the cluster formed by down breeds that may indicate on their genetic uniqueness. The goal of this work is to assess the genetic diversity and identify candidate genes that underlie pressure of selection and are associated with adaptive and economically significant traits of the Orenburg and Karachay goat breeds in comparison

with foreign breeds. The study was conducted at the Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry in 2024-2025. Samples of Orenburg and Karachay goat breeds (*Capra hircus*) were used as materials for this study. We used whole-genome data of Orenburg ($n = 81$, of which 19 were extracted from complete genomes) and Karachay ($n = 34$, of which 20 were extracted from complete genomes) goats. As comparison groups, we used whole-genome SNP genotypes of 15 foreign breeds ($n = 550$) that included dairy (Alpine, Saanen, Murciano Granadina, Nubian, Toggenburg) and meat (Barbari, Boer, Djallonke, Caninde, Chappar), down (Angora, Ankara, Cashmere, Kil, Kilis) breeds. The search for loci that underlie selection pressure was carried out by calculating pairwise F_{ST} values based on the analysis of 48155 SNP. Unbiased expected (H_E) and observed (H_O) heterozygosity, unbiased coefficient of inbreeding (U_{FIS}), rarefied allelic diversity (A_R), pairwise fixation index (F_{ST}) values were calculated using the R package "diveRsity". The Neighbor Net graph based on matrix of pairwise F_{ST} values was visualized in the SplitsTree 4.14.5 program. The values of genetic and allelic diversity in local breeds were comparable with those estimated in foreign ones: $H_O = 0.401$ and 0.385 and $A_R = 1.971$ and 1.953 in Orenburg and Karachay versus $H_O = 0.31-0.401$ and $A_R = 1.902-1.972$. Based on comparative analysis of the Orenburg breed and foreign breeds we identified candidate genes that underly the pressure of selection and regulate reproduction (*SPATA16*, *GSE1*) and metabolic processes (*PCSK1*, *HOXC8*). The genes that contribute to adaptation to temperature stress (*C16orf74*, *GSG1L*, *SBK1*, *HOXC4*, *HOXC6*, and *HOXC9*) were found. Comparing the Karachay breed with foreign breeds, we identified genes that regulate reproductive functions (*CCDC14*, *SNORA70*, *ROPN1*, *SLC8A3*, *E2F1*, *TEX14*, *RAD51C*), growth and development (*TEX14*, *RAD51*, *MYLK*), immunity (*IL26*, *IL22*, and *IL26*) and coat color (*RALY*). The genes associated with immunity (*CIQA*, *CIQC*, *HTR4*, and *HSPA8*), climate adaptation (*HTR4*, *HSPA8*), growth and development (*HTR4*, *GREB1*), were shared by both local goat breeds in comparison with foreign breeds. Based on the obtained results, a more detailed study of the polymorphism of the identified genes is recommended.

Keywords: *Capra hircus*, local breeds, candidate genes, signatures of selection, genetic diversity.

REFERENCES

1. Koshkina O.A., Deniskova T.E., Romanov M.N., Zinovieva N.A. Genomic studies in domestic goats (*Capra hircus* L.): current advances and prospects (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2024, 59(4): 587-604 (doi: 10.15389/agrobiology.2024.4.587rus).
2. Peng W., Zhang Y., Gao L., Wang S., Liu M., Sun E., Lu K., Zhang Y., Li B., Li G., Cao J., Yang M. Examination of homozygosity runs and selection signatures in native goat breeds of Henan, China. *BMC Genomics*, 2024, 25(1): 1184 (doi: 10.1186/s12864-024-11098-0).
3. Kar D., Ganguly I., Singh S., Bhatia A.K., Dixit S.P. Genome-wide runs of homozygosity signatures in diverse Indian goat breeds. *3 Biotech*, 2024, 14(3): 81 (doi: 10.1007/s13205-024-03921-y).
4. Tarricone S., Schlosserová N., Bruno S., Sardina M.T., Landi V., Giannico F., Colonna M.A., Sarti F.M., Lasagna E., Ceccobelli S., Mastrangelo S., Crepaldi P., Pilla F., Ciani E., Ragni M. Selection signatures in Italian goat populations sharing the "facciuto" phenotype. *Genes*, 2025, 16(4): 390 (doi: 10.3390/genes16040390).
5. Kichamu N., Wanjala G., Dossybayev K., Bagi Z., Bekmanov B., Kusza S. Genome-wide analysis provides insight into the genetic diversity and adaptability of Kazakhstan local goats. *Scientific Reports*, 2025, 15(1): 19327 (doi: 10.1038/s41598-025-02427-8).
6. Sermyagin A.A., Deniskova T.E., Gusev I.V., Petrov S.N., Rodionov A.N., Dotsev A.V., Zinovieva N.A. Identification of SNPs associated with growth and development traits of goats (*Capra hircus* Linnaeus, 1758) from the resource population in age dynamics. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2024, 59(4): 633-648 (doi: 10.15389/agrobiology.2024.4.633rus).
7. Selionova M.I., Trukhachev V.I., Aybazov A.M.M., Zinov'eva N.A., Belous A.A. *Molochnoe i myasnoe skotovodstvo*, 2023, 6: 10-15 (doi: 10.33943/MMS.2023.72.99.002) (in Russ.).
8. Deniskova T.E., Dotsev A.V., Selionova M.I., Aibazov A.-M.M., Zinovieva N.A. Search for signatures of selection in the genomes of domestic goats (*Capra hircus* L.) raised in Russia using detection of ROH islands. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2024, 59(4): 620-632 (doi: 10.15389/agrobiology.2024.4.620rus).
9. Li Y., Gong Y., Zhang Z., Li L., Liu X., He X., Zhao Q., Pu Y., Ma Y., Jiang L. Whole-genome sequencing reveals selection signals among Chinese, Pakistani, and Nepalese goats. *Journal of Genetics and Genomics = Yi chuan xue bao*, 2023, 50(5): 362-365 (doi: 10.1016/j.jgg.2023.01.010).
10. Sheriff O., Ahbara A.M., Haile A., Alemayehu K., Han J.L., Mwacharo J.M. Whole-genome resequencing reveals genomic variation and dynamics in Ethiopian indigenous goats. *Frontiers in Genetics*, 2024, 15: 1353026 (doi: 10.3389/fgene.2024.1353026).
11. Le S.V., Alexandri P., van der Werf J.H.J., Olmo L., Walkden-Brown S.W., de Las Heras-Saldana S. Signature of selection analysis reveals candidate genes related to climate adaptation and production traits in Lao native goats. *Journal of Animal Breeding and Genetics = Zeitschrift fur*

12. Mohammad Z., Bahbahani H., Alfoudari A., Al Kharousi K., Al Hamrashdi A.A., Al Toobi A.G., Al Abri M. Genomic analysis of adaptability and genetic structure of Jabal Akhdar goats: evidence of positive selection in an indigenous Omani breed. *Biology*, 2025, 14(7): 761 (doi: 10.3390/biology14070761).
13. Sun X., Guo J., Li L., Zhong T., Wang L., Zhan S., Lu J., Wang D., Dai D., Liu G.E., Zhang H. Genetic diversity and selection signatures in Jianchang Black goats revealed by whole-genome sequencing data. *Animals*, 2022, 12(18): 2365 (doi: 10.3390/ani12182365).
14. Criscione A., Ben Jemaa S., Chessari G., Riggio S., Tumino S., Cammilleri G., Lastra A., Carta F., Sardina M.T., Portolano B., Bordonaro S., Cesarani A., Mastrangelo S. Detecting the footprint of selection on the genome of Girgentana goat, a popular ancient breed. *Animals*, 2025, 19(4): 101466 (doi: 10.1016/j.animal.2025.101466).
15. Dan H., Zhong H., Akhatayeva Z., Lin K., Xu S. Whole-genome selective scans detect genes associated with cashmere traits and climatic adaptation in Cashmere goats (*Capra hircus*) in China. *Genes*, 2025, 16(3): 292 (doi: 10.3390/genes16030292).
16. Deniskova T.E., Dotsev A.V., Koshkina O.A., Solovieva A.D., Churbakova N.A., Petrov S.N., Frolov A.N., Platonov S.A., Abdelmanova A.S., Vladimirov M.A., Gladyr E.A., Gusev I.V., Lebedev S.V., Griffin D.K., Romanov M.N., Zinovieva N.A. Examination of runs of homozygosity distribution patterns and relevant candidate genes of potential economic interest in Russian goat breeds using whole-genome sequencing. *Genes*, 2025, 16(6): 631 (doi: 10.3390/genes16060631).
17. Deniskova T.E., Dotsev A.V., Selionova M.I., Reyer H., Sulkner J., Fornara M.S., Aybazonov A.M., Wimmers K., Brem G., Zinovieva N.A. SNP-based genotyping provides insight into the West Asian origin of Russian Local Goats. *Frontiers in Genetics*, 2021, 12: 708740 (doi: 10.3389/fgene.2021.708740).
18. Deniskova T.E., Dotsev A.V., Abdelmanova A.S., Petrov S.N., Frolov A.N., Platonov S.A., Gladyr E.A., Gusev I.V., Selionova M.I., Rodionov A.N., Lebedev S.V., Griffin D.K., Romanov M.N., Zinovieva N.A. Genetic diversity in the Orenburg goat breed revealed by single-nucleotide polymorphism (SNP) analysis: initial steps in saving a threatened population. *Genes*, 2024, 15(11): 1375 (doi: 10.3390/genes15111375).
19. Colli L., Milanese M., Talenti M., Bertolini F., Chen M., Crisa A., Daly K. G., Del Corvo M., Guldbbrandtsen B., Lenstra J.A., Rosen B.D., Vajana E., Catillo G., Joost S., Nicolazzi E.L., Rochat E., Rothschild M.F., Servin B., Sonstegard T.S., Steri R., Van Tassell C.P., Ajmone-Marsan P., Crepaldi P., Stella A., the AdaptMap Consortium. Genome-wide SNP profiling of worldwide goat populations reveals strong partitioning of diversity and highlights post-domestication migration routes. *Genetics, Selection, Evolution*, 2018, 50(1): 58 (doi: 10.1186/s12711-018-0422-x).
20. Weir B.S., Cockerham C.C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 1984, 38(6): 1358-1370 (doi: 10.1111/j.1558-5646.1984.tb05657.x).
21. Keenan K., McGinnity P., Cross T.F., Crozier W.W., Prodöhl P.A. DiveRsim: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors. *Methods in Ecology and Evolution*, 2013, 4(8): 782-788 (doi: 10.1111/2041-210X.12067).
22. Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Molecular Biology and Evolution*, 2006, 23(2): 254-267 (doi: 10.1093/molbev/msj030).
23. Feng Y., Zhang Y., Wu J., Qiao M., Zhou J., Xu Z., Li Z., Sun H., Peng X., Mei S. Comprehensive analysis of methylome and transcriptome to identify potential genes regulating porcine testis development. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(16): 9105 (doi: 10.3390/ijms25169105).
24. Gao Y., Li S., Lai Z., Zhou Z., Wu F., Huang Y., Lan X., Lei C., Chen H., Dang R. Analysis of long non-coding RNA and mRNA expression profiling in immature and mature Bovine (*Bos taurus*) testes. *Frontiers in Genetics*, 2019, 10: 646 (doi: 10.3389/fgene.2019.00646).
25. Mapel X.M., Kadri N.K., Leonard A. S., He Q., Lloret-Villas A., Bhati M., Hiltbold M., Pausch H. Molecular quantitative trait loci in reproductive tissues impact male fertility in cattle. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 674 (doi: 10.1038/s41467-024-44935-7).
26. Fatima N., Jia L., Liu B., Li L., Bai L., Wang W., Zhao S., Wang R., Liu E. A homozygous missense mutation in the fibroblast growth factor 5 gene is associated with the long-hair trait in Angora rabbits. *BMC Genomics*, 2023, 24(1): 298 (doi: 10.1186/s12864-023-09405-2).
27. Zhang Y., Wei Z., Zhang M., Wang S., Gao T., Huang H., Zhang T., Cai H., Liu X., Fu T., Liang D. Population structure and selection signal analysis of Nanyang cattle based on whole-genome sequencing data. *Genes*, 2024, 15(3): 351 (doi: 10.3390/genes15030351).
28. Hao Z., Jin X., Wang J., Luo Y., Hu J., Liu X., Li S., Zhao F., Li M. Functional differentiation of the ovine preadipocytes — insights from gene expression profiling. *Functional & integrative genomics*, 2023, 23(2): 97 (doi: 10.1007/s10142-023-01034-y).
29. Ghobrial A., Flick N., Daly R., Hoffman M., Milcarek C. ELL2 influences transcription elongation, splicing, Ig secretion and growth. *Journal of Mucosal Immunology Research*, 2019, 3(1): 112.
30. Dinh J., Yi D., Lin F., Xue P., Holloway N.D., Xie Y., Ibe N.U., Nguyen H.P., Viscarra J.A.,

- Wang Y., Sul H.S. The microprotein C16orf74/MICT1 promotes thermogenesis in brown adipose tissue. *The EMBO Journal*, 2025, 44(12): 3381-3412 (doi: 10.1038/s44318-025-00444-x).
31. Argun Karsli B., Demir E., Bilginer U., Dogru H., Karsli T., Kaya S. Genome-wide discovery of selection signatures in four Anatolian sheep breeds revealed by ddRADseq. *Scientific Reports*, 2024, 14(1): 20518 (doi: 10.1038/s41598-024-71617-7).
 32. Luo H., Hu L., Brito L.F., Dou J., Sammad A., Chang Y., Ma L., Guo G., Liu L., Zhai L., Xu Q., Wang Y. Weighted single-step GWAS and RNA sequencing reveals key candidate genes associated with physiological indicators of heat stress in Holstein cattle. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, 2022, 13(1): 108 (doi: 10.1186/s40104-022-00748-6).
 33. Wu C., Ma S., Zhao B., Qin C., Wu Y., Di J., Suo L., Fu X. Drivers of plateau adaptability in cashmere goats revealed by genomic and transcriptomic analyses. *BMC Genomics*, 2023, 24(1): 428 (doi: 10.1186/s12864-023-09333-1).
 34. Zhao B., Pan Y., Qiao L., Liu J., Yang K., Liang Y., Liu W. miR-301a inhibits adipogenic differentiation of adipose-derived stromal vascular fractions by targeting HOXC8 in sheep. *Animal Science Journal = Nihon chikusan Gakkaiho*, 2021, 92(1): e13661 (doi: 10.1111/asj.13661).
 35. de las Heras-Saldana S., Chung K.Y., Lee S.H., Gondro C. Gene expression of Hanwoo satellite cell differentiation in Longissimus dorsi and semimembranosus. *BMC Genomics*, 2019, 20: 156 (doi: 10.1186/s12864-019-5530-7).
 36. Liang Z., Prakapenka D., VanRaden P.M., Jiang J., Ma L., Da Y. A million-cow genome-wide association study of three fertility traits in U.S. Holstein cows. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(13): 10496 (doi: 10.3390/ijms241310496).
 37. Pitt D., Bruford M.W., Barbato M., Orozco-terWengel P., Martinez R., Sevane N. Demography and rapid local adaptation shape creole cattle genome diversity in the tropics. *Evolutionary Applications*, 2019, 12(1): 105-122 (doi: 10.1111/eva.12641).
 38. Melo T.P., Fortes M.R.S., Fernandes Junior G.A., Albuquerque L.G., Carneiro R. RAPID COMMUNICATION: Multi-breed validation study unraveled genomic regions associated with puberty traits segregating across tropically adapted breeds. *Journal of Animal Science*, 2019, 97(7): 3027-3033 (doi: 10.1093/jas/skz121).
 39. Hitit M., Kaya A., Memili E. Sperm long non-coding RNAs as markers for ram fertility. *Frontiers in Veterinary Science*, 2024, 11: 1337939 (doi: 10.3389/fvets.2024.1337939).
 40. Wang H., Zhang L., Cao J., Wu M., Ma X., Liu Z., Liu R., Zhao F., Wei C., Du L. Genome-wide specific selection in three domestic sheep breeds. *PLoS ONE*, 2015, 10(6): e0128688 (doi: 10.1371/journal.pone.0128688).
 41. Liu Z., Zhou L., Li D., Lu H., Liu L., Mao W., Yu X., Fan Y., Huang Q., Wang F., Wan Y. N6-methyladenosine methyltransferase METTL3 modulates the cell cycle of granulosa cells via CCND1 and AURKB in Haimen goats. *The FASEB Journal*, 2023, 37(11): e23273 (doi: 10.1096/fj.202301232R).
 42. Zhang C., MacNeil M.D., Kemp R.A., Dyck M.K., Plastow G.S. Putative loci causing early embryonic mortality in Duroc swine. *Frontiers in Genetics*, 2018, 9: 655 (doi: 10.3389/fgene.2018.00655).
 43. Nolte W., Thaller G., Kuehn C. Selection signatures in four German warmblood horse breeds: tracing breeding history in the modern sport horse. *PLoS ONE*, 2019, 14(4): e0215913 (doi: 10.1371/journal.pone.0215913).
 44. Kour A., Deb S.M., Nayee N., Niranjan S.K., Raina V.S., Mukherjee A., Gupta I.D., Patil C.S. Novel insights into genome-wide associations in *Bos indicus* reveal genetic linkages between fertility and growth. *Animal Biotechnology*, 2023, 34(1): 39-55 (doi: 10.1080/10495398.2021.1932520).
 45. Shi S.Y., Li L.J., Zhang Z.J., Wang E.Y., Wang J., Xu J.W., Liu H.B., Wen Y.F., He H., Lei C.Z., Chen H., Huang Y.Z. Copy number variation of *MYLK4* gene and its growth traits of *Capra hircus* (goat). *Animal Biotechnology*, 2020, 31(6): 532-537 (doi: 10.1080/10495398.2019.1635137).
 46. Mohammadi H., Farahani A.H.K., Moradi M.H., Mastrangelo S., Di Gerlando R., Sardina M.T., Scatassa M.L., Portolano B., Tolone M. Weighted single-step genome-wide association study uncovers known and novel candidate genomic regions for milk production traits and somatic cell score in Valle del Belice dairy sheep. *Animals*, 2022, 12(9): 1155 (doi: 10.3390/ani12091155).
 47. Stafuzza N.B., de Freitas A.C., Mioto M.B., de Oliveira Silva R.M., Fragomeni B.O., Pedrosa V.B., da Costa R.L.D., de Paz C.C.P. Weighted single-step genome-wide association study and functional enrichment analyses for gastrointestinal nematode resistance traits in Santa Ines sheep. *Veterinary Parasitology*, 2023, 323: 110047 (doi: 10.1016/j.vetpar.2023.110047).
 48. Dzomba E.F., Van Der Nest M.A., Mthembu J.N.T., Soma P., Snyman M.A., Chimonyo M., Muchadeyi F.C. Selection signature analysis and genome-wide divergence of South African Merino breeds from their founders. *Frontiers in Genetics*, 2023, 13: 932272 (doi: 10.3389/fgene.2022.932272).
 49. Guo J., Tao H., Li P., Li L., Zhong T., Wang L., Ma J., Chen X., Song T., Zhang H. Whole-genome sequencing reveals selection signatures associated with important traits in six goat breeds. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 10405 (doi: 10.1038/s41598-018-28719-w).
 50. Nazari-Ghadikolaei A., Mehrabani-Yeganeh H., Miarei-Aashtiani S.R., Staiger E.A., Rashidi A., Huson H.J. Genome-wide association studies identify candidate genes for coat color and mohair traits in the Iranian Markhoz goat. *Frontiers in Genetics*, 2018, 9: 105 (doi: 10.3389/fgene.2018.00105).

51. Aybazov M.M., Selionova M.I., Seitov M.S., Bikteev Sh.M. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2022, 5(97): 300-306 (doi: 10.37670/2073-0853-2022-97-5-300-305) (in Russ.).
52. Kaushik A.K., Kandavel H., Nalpathamkalam T., Paskan Y. Bovine neonate is deficient in innate immunity at birth. *Molecular Immunology*, 2021, 133: 101-109 (doi: 10.1016/j.molimm.2021.02.005).
53. Zhao J., Yao W., Liu Q., Gong P., Mu Y., Wang W., Liu B., Li C., Shi H., Luo J. Landscape genomics analysis reveals the genetic basis underlying cashmere goats and dairy goats adaptation to frigid environments. *Stress Biology*, 2025, 5(1): 56 (doi: 10.1007/s44154-025-00254-5).
54. Xu D., Wang X., Wang W., Zhang D., Li X., Zhang Y., Zhao Y., Cheng J., Zhao L., Wang J., Lin C., Yang X., Weng X., Zhang X., Zheng W. Detection of single nucleotide polymorphism in HTR4 and its relationship with growth traits in sheep. *Animal Biotechnology*, 2023, 34(9): 4600-4607 (doi: 10.1080/10495398.2023.2174877).
55. Kongsuwan K., Knox M.R., Allingham P.G., Pearson R., Dalrymple B.P. The effect of combination treatment with trenbolone acetate and estradiol-17 β on skeletal muscle expression and plasma concentrations of oxytocin in sheep. *Domestic Animal Endocrinology*, 2012, 43(1): 67-73 (doi: 10.1016/j.domaniend.2012.02.004).
56. Ghoreishifar S.M., Rochus C.M., Moghaddaszadeh-Ahrabi S., Davoudi P., Salek Ardestani S., Zinovieva N.A., Deniskova T.E., Johansson A.M. Shared ancestry and signatures of recent Selection in Gotland sheep. *Genes*, 2021, 12(3): 433 (doi: 10.3390/genes12030433).
57. Sun X., Jiang J., Wang G., Zhou P., Li J., Chen C., Liu L., Li N., Xia Y., Ren H. Genome-wide association analysis of nine reproduction and morphological traits in three goat breeds from Southern China. *Animal Bioscience*, 2023, 36(2): 191-199 (doi: 10.5713/ab.21.0577).
58. Banerjee D., Upadhyay R.C., Chaudhary U.B., Kumar R., Singh S., Ashutosh, G.J.M., Polley S., Mukherjee A., Das T.K., De S. Seasonal variation in expression pattern of genes under HSP70: Seasonal variation in expression pattern of genes under HSP70 family in heat- and cold-adapted goats (*Capra hircus*). *Cell Stress and Chaperones*, 2014, 19(3): 401-408 (doi: 10.1007/s12192-013-0469-0).
59. Sun Z., Liu Y., He X., Di R., Wang X., Ren C., Zhang Z., Chu M. Integrative proteomics and transcriptomics profiles of the oviduct reveal the prolificacy-related candidate biomarkers of goats (*Capra hircus*) in estrous periods. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(23): 14888 (doi: 10.3390/ijms232314888).
60. Alam M.B.B., Omar A.I., Faruque M.O., Notter D.R., Periasamy K., Mondal M.M.H., Sardar M.J.U., Shamsuddin M., Cao J., Du X., Wu Z., Zhao S. Single nucleotide polymorphisms in candidate genes are significantly associated with resistance to *Haemonchus contortus* infection in goats. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, 2019, 10: 30 (doi: 10.1186/s40104-019-0327-8).