

Науковий вісник Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького

Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies

ISSN 2519–2698 print
ISSN 2518–1327 online

doi: 10.15421/nvlvet8413
<http://nvlvet.com.ua/>

UDC 636.5: 577.21

Microsatellite diversity in the populations of Ukrainian local chicken breeds

R.O. Kulibaba, Y.V. Liashenko

Institute of animal science NAAS, Kharkiv, Ukraine

Article info

Received 22.01.2018
Received in revised form
27.02.2018
Accepted 05.03.2018

*Institute of animal science NAAS,
Str. 7th Guards Army 3,
p.d. Kulynichi, Kharkiv region,
62404, Ukraine.
Tel.: +38-093-468-23-53
E-mail: romank37@gmail.com*

Kulibaba, R.O., & Liashenko, Y.V. (2018). Microsatellite diversity in the populations of Ukrainian local chicken breeds. *Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies*. 20(84), 70–76. doi: 10.15421/nvlvet8413

The article considers the questions about microsatellite diversity in the populations of Birkivska Barvista (line A), White Plymouth Rock (line G-2), Poltava clay (line 14) and Rhode Island Red (line 38) chicken breeds. Using the classical PCR method, populations polymorphism was studied for 14 microsatellite loci (LEI0094, LEI0166, LEI0192, ADL0268, ADL0278, MCW0034, MCW0081, MCW0104, MCW0123, MCW0330, MCW0245, MCW0257, MCW0282, MCW0288). For all microsatellite loci 66 alleles were detected. For the population of White Plymouth Rock chicken breed, the number of individual alleles in all the loci was 64; for Birkivska Barvista – 50; for Rhode Island Red – 50; for Poltava clay – 52. By the values of the polymorphism information content (PIC), the number of highly informative markers was ~ 45% of the total. According to the results of the research, it was revealed that the biggest genetic differences were between the White Plymouth Rock and Rhode Island Red chicken breeds (65.9% of differences), the smallest were between White Plymouth Rock and Poltava clay chicken breeds (32.3%). Between lines 14 and 38 (the egg-meat direction of productivity), 35.9% of the differences were observed. By comparison of the population of Borkovskaya Barvistaya chicken breed (line A), the maximum differences were found with the Rhode Island Red (58.8%), while the G-2 and 14 lines showed similar differences (32.8 and 37.9%). According to Wright's F-statistics analysis, 19.5% of detected genetic variability was between populations that indicating a significant divergence of the experimental chicken lines. Among all studied loci, the average level of divergence (the value of F_{st} was within the range of 0.06–0.15) is characteristic for 29% of the total number of microsatellite markers; strongly expressed divergence (0.16–0.25) for 57% and very strong (> 0.25) for 14% (locus MCW0257 and MCW0288). By averaged values of F_{is} , negative values (excess of heterozygotes) were shown only for 3 from all studied loci. The average F_{it} value indicates a significant (27.5%) excess of homozygous individuals what indicates the high level of inbreeding in experimental chicken populations and reaches its maximum value in the MCW0245 and MCW0257 loci.

Key words: chicken, polymorphism, microsatellite, locus, allele, genotype, molecular genetic markers, population, line.

Мікросателітна мінливість у популяціях курей українських локальних порід

Р.О. Кулібаба, Ю.В. Ляшенко

Інститут тваринництва НААН, м. Харків, Україна

У статті розглянуто питання стосовно вивчення мікросателітної мінливості у популяціях курей порід бірківська барвіста (лінія А), плімуток білий (лінія Г-2), полтавська глиняста (лінія 14) та род-айленд червоний (лінія 38). З використанням методу класичної ПЛР визначено поліморфізм популяцій за 14 мікросателітними локусами (LEI0094, LEI0166, LEI0192, ADL0268, ADL0278, MCW0034, MCW0081, MCW0104, MCW0123, MCW0330, MCW0245, MCW0257, MCW0282, MCW0288). За всіма вивченими локусами виявлено 66 алелів. Для популяції курей породи плімуток білий кількість алелів за всіма локусами склала 64; для бірківської барвістої – 50; для род-айленду червоного – 50; для полтавської глинястої – 52. За значеннями показника інформаційного поліморфізму (PIC) кількість високоінформативних маркерів склала ~ 45% від загальної. За результатами досліджень виявлено найбільшу генетичну відмінність між породами плімуток білий та род-айленд червоний (65,9% різниці), найменшу – між породами плімуток білий і полтавська глиняста (32,3%). Між лініями 14 і 38 (яєчно-м'ясного напрямку продуктивності) виявлено 35,9% розходжень. За порівнянням популяції яєчних курей (лінія А) встановлено максимальні розходження з породою род-айленд

червоний (58,8%), в той час як з лініями Г-2 та 14 – 32,8 і 37,9%. За аналізом F-статистик Райта з'ясовано, що 19,5% виявленої генетичної мінливості припадає на міжпородну складову, що вказує на значну дивергенцію дослідних ліній курей. Серед усіх вивчених локусів середній рівень дивергенції (значення F_{st} у межах 0,06–0,15) характерний для 29 мік% від загальної кількості мікросателітних маркерів; сильно виражена дивергенція (0,16–0,25) – для 57% та дуже сильна ($>0,25$) – для 14% (локуси MCW0257 та MCW0288). За усередненими значеннями F_{is} негативні величини (ексцес гетерозигот) показано лише для 3 з 14 вивчених локусів. Середнє значення показника F_{it} вказує на істотний (27,5%) надлишок гомозиготних особин, що свідчить про досить виражений інбридинг у дослідних популяціях курей, який досягає свого максимального значення в локусах MCW0245 та MCW0257.

Ключові слова: кури, поліморфізм, мікросателіти, локус, адель, генотип, молекулярно-генетичні маркери, популяція, лінія.

Вступ

Використання досягнень сучасної генетики у селекційному процесі є основою проведення успішної та ефективної роботи, спрямованої на отримання якісної та конкурентної продукції. На сучасній стадії розвитку науки використання ДНК-технологій відіграє значну роль у практиці світового тваринництва та птахівництва (Vieira et al., 2016). У генетично-селекційних дослідженнях сільськогосподарських тварин використання молекулярно-генетичних маркерів суттєво розширює можливості генетичного аналізу, що своєю чергою, дає можливість встановити між- та внутрішньопорідну (лінійну, популяційну) варіабельність окремих фрагментів геному, вивчити особливості генетичної структури дослідних груп, простежити динаміку мінливості у ряді генерацій тощо (Khlestkina, 2014). Для вирішення цілої низки завдань, пов'язаних з науковим забезпеченням селекційної роботи, зокрема для питань щодо паспортизації порід та ліній птиці, оцінки чистоти розведення, визначення рівня консолідації створюваних ліній та ступеня генетичної диференціації популяцій з успіхом використовують окремий клас молекулярно-генетичних маркерів – мікросателіти (SSR) (Gholizadeh and Mianji, 2007). Завдяки високому рівню поліморфізму мікросателітних маркерів, що виражається в більшій відносно класичних біалельних систем кількості алелів на локус, мікросателіти можна використовувати як достатньо тонкий та ефективний інструмент, що дозволяє успішно вирішувати весь спектр вищезазначених питань.

Зазвичай, в генетико-популяційних дослідженнях використовують мікросателіти, що відносяться до селективно-нейтральних маркерів, тобто до таких, на які відсутня дія відбору (Tadano and Kataoka, 2014). Однак мікросателітні маркери пов'язані також із проявом господарсько-корисних ознак у тварин. У результаті низки досліджень виявлено зв'язок деяких мікросателітних локусів з показниками продуктивності та стійкості до захворювань, що своєю чергою, істотно розширює сферу їхнього застосування (Van Tassell et al., 2000; McElroy et al., 2005; Nassar et al., 2012; Puja et al., 2015). Також є дослідження, насамперед в медицині, в яких виявлено зв'язок мікросателітної нестабільності (високої варіабельності внаслідок особливостей нуклеотидної структури) зі спадковими захворюваннями (так звана мікросателітна експансія) (Kurzwski et al., 2004; Salipante et al., 2014). Однак, незважаючи на широкий спектр функціональних можливостей, на даний момент у практиці світового тваринництва мікросателітні маркери найчастіше використовуються для проведення паспортизації та

контролю походження різних видів тварин, а також для генетико-популяційних досліджень (Tadano et al., 2007; Fathi et al., 2017).

В Україні на лініях курей вітчизняної селекції робіт з вивчення генетико-популяційних аспектів із використанням мікросателітних маркерів практично не проводилось, за винятком породи курей полтавська глиняста (дослідження проведені в кінці минулого століття) (Romanov and Weigend, 2001). Тому, виходячи з усього вищевикладеного, *мета роботи* – вивчення мікросателітної мінливості в популяціях курей українських локальних порід.

Матеріал і методи досліджень

Дослідження проводили у лабораторії профілактики захворювань птиці та молекулярної діагностики Державної дослідної станції птахівництва НААН, а також у лабораторії молекулярно-генетичних і фізіолого-біохімічних досліджень у тваринництві Інституту тваринництва НААН.

Для проведення досліджень було використано українські локальні породи курей різних напрямів продуктивності: ячний напрямок продуктивності – бірківська барвіста (лінія А); м'ясо-ячний – плімурок білий (лінія Г-2); ячно-м'ясний – полтавська глиняста (лінія 14) та род-айленд червоний (лінія 38).

Усі дослідні лінії курей характеризуються відповідними значеннями показників продуктивності й адаптовані до розведення у фермерських та присадибних господарствах.

Дослідні лінії курей утримувались в умовах ферми «Збереження державного генофонду Державної дослідної станції птахівництва НААН», а також у віварії лабораторії профілактики захворювань птиці та молекулярної діагностики в період 2012–2015 років.

Як джерело біологічного матеріалу використовували пір'я птиці. Виділення ДНК із дослідних зразків проводили з використанням комерційного набору реагентів «ДНК-сорб-В» («АмпліСенс», Росія).

Для проведення ампліфікації обраних фрагментів геному використовували наступні мікросателітні маркери: LEI0094 (хромосома 4), LEI0166 (хромосома 3), LEI0192 (хромосома 6), ADL0268 (хромосома 1), ADL0278 (хромосома 8), MCW0034 (хромосома 2), MCW0081 (хромосома 5), MCW0104 (хромосома 13), MCW0123 (хромосома 14), MCW0330 (хромосома 17), MCW0245 (хромосома 2), MCW0257 (хромосома 2), MCW0282 (хромосома 2), MCW0288 (хромосома 2).

Локуси LEI0094, LEI0166, LEI0192, ADL0268, ADL0278, MCW0034, MCW0081, MCW0104, MCW0123, MCW0330, відносяться до рекомендова-

них ISAG-FAO для проведення типування ліній і порід курей (FAO, 2011).

Своєю чергою, аналіз мікросателітної мінливості було доповнено інформацією щодо мікросателітів, які пов'язані (знаходяться у групі зчеплення) з показниками стійкості до хвороби Марека, згідно з літературними джерелами (MCW0245, MCW0257, MCW0282, MCW0288) (McElroy et al., 2005; Heifetz et al., 2009).

Ампліфікацію проводили з використанням відповідних програм: 1 цикл – денатурація 94 °C 3 хв; 35 циклів – денатурація 94 °C 45 сек, відпал 45 сек. (60 °C для усіх локусів), елонгація 72 °C 45 сек.; 1 цикл – фінальна елонгація 72 °C 10 хв. Об'єм кінцевої суміші склав 20 μL, концентрація праймерів – 0,2 мкМ у кожному випадку.

Продукти ампліфікації розділяли у поліакриламідних гелях різних концентрацій (4–8%) як нативних, так і денатуруючих. Візуалізацію проводили з використанням бромистого етидію в ультрафіолетовому спектрі. Розмір ампліфікаційних фрагментів визначали з використанням маркерів молекулярних мас M-12, M-20, M-50, M-100 (Ізоген, Росія).

Генотипування за кожним із локусів проводили за допомогою аналізу отриманих електрофореграм.

На основі отриманих даних розраховували фактичний (O) та теоретичний розподіл генотипів (E), частоти генотипів і алелів, фактичну (H_o) й очікувану (H_e) гетерозиготність відповідно до загальних методик (Merkur'eva, 1977). З використанням програми PIC calculator (<https://www.liverpool.ac.uk/~kempsj/pic.html>) розраховували значення інформативної цінності поліморфних маркерів (PIC, Polymorphism Information Content) (Shete et al., 2000). F-статистики Райта (індекси фіксації) розраховували з використанням відповідних методик та визначали за допомогою програми GenAlEx 6.5b4 (Wright, 1978; Nei and Chesser, 1983; Kuznecov, 2014). Філогенетичний аналіз субпопуляцій проводили з використанням пакету програм PHYLIP 3.69 та MEGA 7.0.26.

Результати та їх обговорення

У дослідних популяціях курей різних порід української селекції виявлено поліморфізм за кожним із обраних мікросателітних маркерів (кількість поліморфних локусів склала 100%). Кількість алелів на локус коливалась від 2 до 9 (рис. 1).

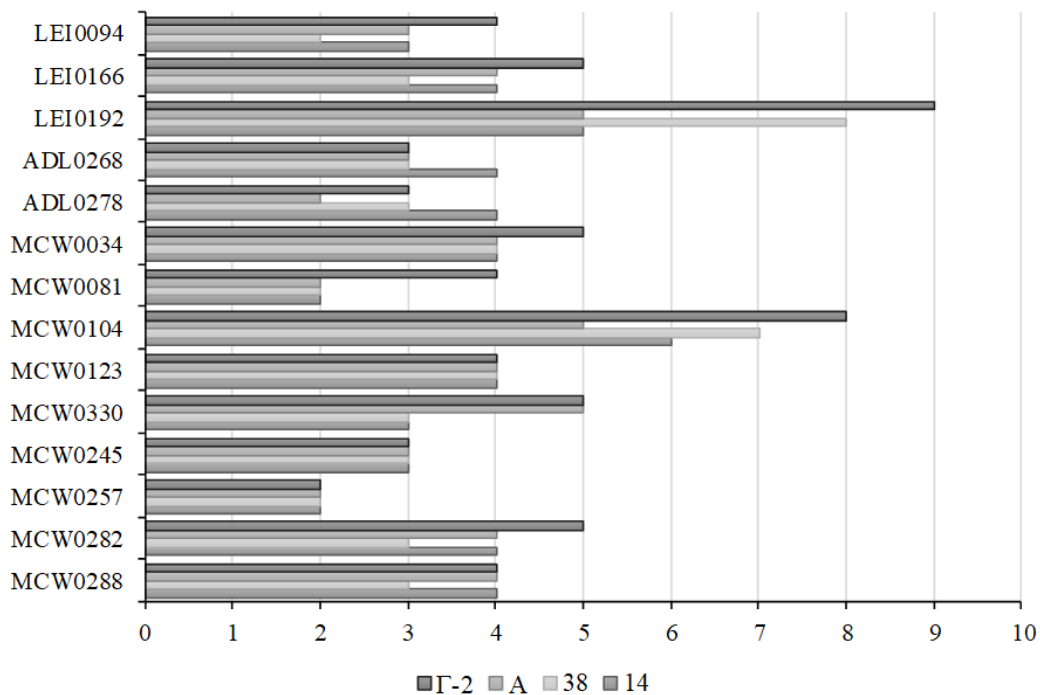


Рис. 1. Співвідношення кількості алелів за визначеними мікросателітними локусами в дослідних популяціях курей

Мінімальна кількість алелів на локус встановлена для MCW0257 (2), максимальна – для LEI0192 (9). Загальний пул за всіма вивченими маркерами склав 66 алелів. Для популяції курей породи плімутрок білий кількість окремих алелів за всіма локусами склала 64; для бірківської барвистої – 50; для род-айленду червоного – 50; для полтавської глинястої – 52. За значенням середньої кількості алелів на локус за усіма дослідними популяціями курей найменше значення відмічено для локусу MCW0257 (2), найбільше – для LEI0192 (6,75).

За значеннями показнику інформаційного поліморфізму (PIC) загальна кількість високоінформативних маркерів склала ~ 45% від загальної кількості, при цьому їх розподіл за дослідними лініями відрізнявся. Загалом за значенням PIC до високоінформативних маркерів відносяться LEI0166 (лінії Г-2 та А), LEI0192 (усі дослідні популяції), ADL0268 (за винятком лінії А), ADL0278 (лінія 14), MCW0034 (Г-2 та 38), MCW0081 (Г-2), MCW0104 та MCW0123 (окрім лінії А в обох випадках), MCW0330 (за винятком лінії 14), MCW0245 (лінія 38), MCW0282 (лінії А та 14), MCW0288 (лінія 14).

За співвідношенням значень показників фактичної (H_o) та очікуваної (H_e) гетерозиготності дослідні лінії курей виражено відрізняються між собою (рис. 2).

Серед значущих відхилень від стану генетичної рівноваги Харді-Вайнберга для популяції курей лінії Г-2 варто відмітити виражений ексцес гомозигот за локусами MCW0034, MCW0104 та MCW0245 ($F_{is} = 0,189; 0,325$ та $0,636$ відповідно). Своєю чергою в популяції курей породи бірківська барвіста переважання гетерозиготних особин спостерігалось лише

для локусу MCW0282 ($F_{is} = -0,138$). Для усіх інших, за винятком MCW0104 та MCW0330, показана тенденція до надлишку гомозигот, що досягає свого максимального значення у локусах ADL0268 та MCW0257 ($F_{is} = 0,806$ та $0,830; p_{\chi^2} < 0,05$) (рис. 2).

Серед усіх дослідних популяцій порода род айленд червоний за значеннями показників фактичної та очікуваної гетерозиготності характеризується найбільш «співпадаючими» значеннями.

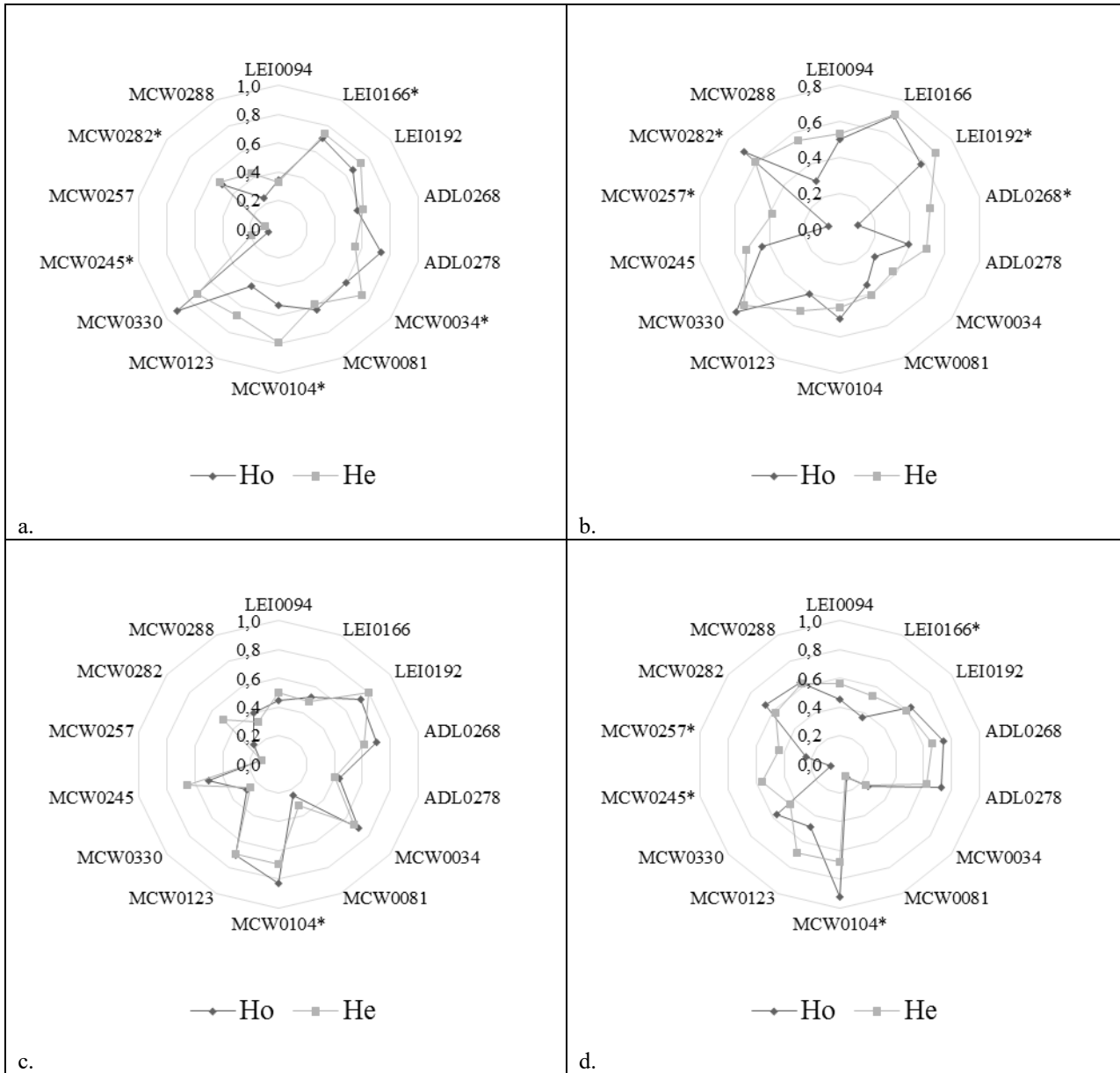


Рис. 2. Показники очікуваної (H_e) та фактичної (H_o) гетерозиготності в дослідних популяціях курей.
а. – лінія Г-2; б. – лінія А; с. – лінія 38; d. – лінія 14

* – достовірність відмінностей між показниками, $p_{\chi^2} < 0,05$

переважання кількості гетерозиготних особин виявлено тільки для локусу MCW0104 ($F_{is} = -0,194$). За іншими локусами відхилення показників знаходились у межах статистичної похибки. Для популяції курей породи полтавська глиняста співвідношення дослідних показників гетерозиготності більш контрастно виражені, ніж у попередній лінії. У 9 із 14 локусів

лінії 14 спостерігалась тенденція до ексцесу гетерозигот з максимумом для MCW0104 ($F_{is} = -0,357; p_{\chi^2} < 0,001$). У інших п'яти – надлишок гомозигот із значущими відхиленнями для локусів LEI0166, MCW0257 та MCW0245 ($F_{is} = 0,307; 0,452$ та $0,877$ відповідно).

Аналіз показників F-статистики (F_{st}) за усередненим сумарним значенням різних локусів вказує на те, що 19,5% загальної генетичної мінливості розподілено між популяціями (породами) та 80,5% припадає на внутрішньопопуляційну (внутрішньопородну) складову, що вказує на сильну дивергенцію дослідних ліній курей (табл. 1).

Таблиця 1

Показники F-статистики за 14 мікросателітними локусами у дослідних популяціях курей

Локус	F_{is}	F_{it}	F_{st}
LEI0094	0,095	0,234	0,154
LEI0166	0,072	0,220	0,159
LEI0192	0,076	0,204	0,139
ADL0268	0,118	0,286	0,190
ADL0278	-0,111	0,121	0,209
MCW0034	0,104	0,291	0,209
MCW0081	0,070	0,150	0,086
MCW0104	-0,070	0,089	0,149
MCW0123	0,209	0,305	0,121
MCW0330	-0,183	0,028	0,178
MCW0245	0,444	0,554	0,199
MCW0257	0,483	0,727	0,472
MCW0282	0,057	0,241	0,195
MCW0288	0,181	0,401	0,268
В середньому ($M \pm m$)	$0,110 \pm 0,049$	$0,275 \pm 0,049$	$0,195 \pm 0,024$

Серед усіх вивчених локусів середній рівень дивергенції (значення F_{st} у межах 0,06–0,15) характерний для 29% від загальної кількості мікросателітних маркерів; сильно виражена дивергенція (0,16–0,25) – для 57% та дуже сильна ($> 0,25$) – для 14% (локуси MCW0257 та MCW0288).

За усередненими значеннями F_{is} негативні величини (ексцес гетерозигот) показано тільки для 21% від усіх вивчених локусів.

Середнє значення показника F_{it} вказує на істотний (27,5%) надлишок гомозиготних особин, що ймовірно свідчить про досить виражений інбридинг у дослідних популяціях курей, який досягає свого максимального значення в локусах MCW0245 та MCW0257 (табл. 1).

У подальшому проаналізували значення генетичних дистанцій за Nei між дослідними популяціями курей. Значення генетичної подібності та генетичних дистанцій показано в таблиці 2.

Таблиця 2

Генетичні дистанції і генетична подібність дослідних популяцій курей

Популяції	Γ -2	A	38	14
Γ -2	***	0,328	0,659	0,323
A	0,721	***	0,588	0,379
38	0,517	0,555	***	0,359
14	0,724	0,684	0,699	***

Примітка: генетичні дистанції відображені над діагоналлю; генетична подібність – під діагоналлю.

За результатами досліджень показано, що найбільші генетичні відмінності спостерігались між породами плімутрок білий та род-айленд червоний (65,9% відмінностей), найменші – між породами плімутрок білий та полтавська глиняста (32,3%). Між лініями 14 та 38 (ячно-м'ясного напрямку продуктивності) виявлено 35,9% відмінностей. При порівнянні популяції яєчних курей (лінія A) визначені максимальні відмінності з породою род-айленд червоний (58,8%), тимчасом як з лінією Γ -2 та 14 спостерігається подібна вираженість відмінностей (32,8 та 37,9%).

За результатами аналізу генетичних дистанцій побудували філогенетичне дерево з використанням методу незваженої попарно-групової кластеризації (UPGMA) (рис. 3).

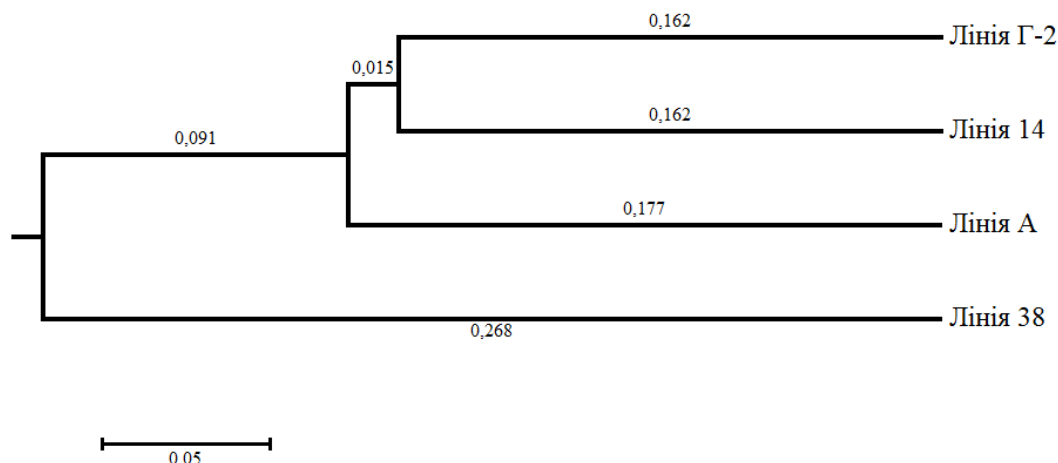


Рис. 3. Дендрограма міжпопуляційних взаємин, побудована на основі аналізу генетичних дистанцій за Nei методом незваженої попарно-групової кластеризації (UPGMA)

Загалом топологія дерева відображає виявлені закономірності, що засновані на аналізі розподілу алельних частот за 14 мікросателітними локусами. Популяції м'ясо-яєчних курей породи плімутрок білий лінії

Γ -2 формують окремий кластер з популяцією курей яєчно-м'ясного напрямку продуктивності породи полтавська глиняста лінії 14, що вказує на наявність менш виражених відмінностей від інших порід. Далі

до даного кластеру приєднується гілка популяції яєчних курей породи бірківська барвиста лінії А. В свою чергу, популяція курей яєчно-м'ясного напрямку продуктивності породи род-айленд червоний формує окремий кластер, відображаючи максимальні відмінності з іншими дослідними лініями курей.

Однак використання методу UPGMA для побудови дендрограми базується на постулаті правильності гіпотези про молекулярний годинник (однакова швидкість еволюції у поколіннях), що, у випадку проведення селекційної роботи, може не виконуватися. Тому альтернативним підходом побудови філогенетичного дерева слугує використання методу приєднання сусідів (NJ, Neighbor-Joining), для якого немає необхідності у відповідності моделі молекулярного годинника. На рисунку 4 показана дендрограма, побудована з використанням методу NJ.

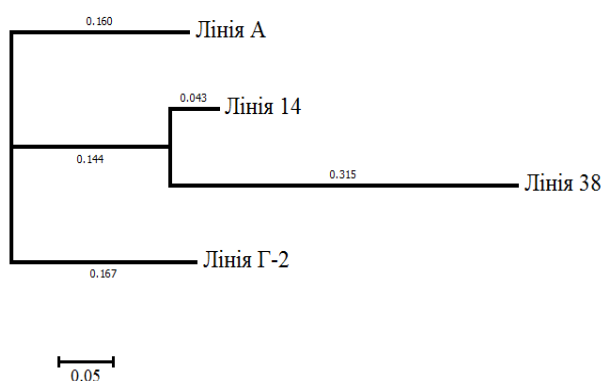


Рис. 4. Дендрограма міжпопуляційних взаємин, побудована на основі аналізу генетичних дистанцій за Nei методом Neighbor-Joining

У даному випадку, за умов використання для побудови методу NJ, структура отриманого філогенетичного дерева істотним чином відрізняється від вищевказаного (на основі UPGMA). Окремі кластери формують популяції курей порід полтавська глиняста й род-айленд червоний (лінії 14 та 38). При цьому популяції порід плімутрок білий (лінія Г-2) та бірківська барвиста (лінія А) формують окремі гілки. Картина, що спостерігається, повністю відображає тип напрямку продуктивності птиці. Кластер ліній 14 та 38 характеризує курей яєчно-м'ясного напрямку продуктивності, тимчасом як окремі гілки ліній А та Г-2 – відповідно яєчного та м'ясо-яєчного. Більш того, подібна структура повністю відповідає даним, отриманим при аналізі поліморфізму різних функціональних генів, що пов'язані з проявом господарсько-корисних ознак дослідних порід курей, та які також корелюють з напрямком продуктивності птиці (дані у друці).

Висновки

В результаті проведених досліджень показано, що дослідні популяції курей різних порід характеризуються сильною дивергенцією, що відбулася на основі змін алейної структури мікросателітних локусів. Згідно значення показника F_{st} 19,5% загальної генетичної мінливості розподілено між породами та 80,5%

приходиться на внутрішньопородну складову. За значеннями генетичних дистанцій найбільші відмінності спостерігались між породами плімутрок білий та род-айленд червоний (65,9% відмінностей), найменші – між породами плімутрок білий та полтавська глиняста (32,3%). Між лініями 14 та 38 (яєчно-м'ясного напрямку продуктивності) виявлено 35,9% відмінностей. При порівнянні популяції яєчних курей (лінія А) визначено максимальні відмінності з породою род-айленд червоний (58,8%), в той час як з лінією Г-2 та 14 спостерігається подібна вираженість відмінностей (32,8 та 37,9%).

References

- Vieira, M.L.C., Santini, L., Diniz, A.L., & Munhoz, C. de F. (2016). Microsatellite markers: what they mean and why they are so useful. *Genetic and molecular biology*. 39(3), 312–328. doi: 10.1590/1678-4685-GMB-2016-0027.
- Khlestkina, E.K. (2014). Molecular markers in genetic studies and breeding. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 4(3), 236–244. doi: 10.1134/S2079059714030022.
- Gholizadeh, M., & Mianji, G.R. (2007). Use of microsatellite markers in poultry research. *International Journal of Poultry Science*. 6(2), 145–153. doi: 10.3923/ijps.2007.145.153.
- Tadano, R., & Kataoka, Y. (2014). Genetic diversity in a small chicken population inferred from microsatellite polymorphism. *The Journal of Poultry Science*. 51(3), 242–247. doi: 10.2141/jpsa.0130141.
- Nassar, F.S., Moghaieb, R.E.A., & Abdou, A.M. (2012). Microsatellite markers associated with body and carcass weights in broiler breeders. *African Journal of Biotechnology*. 11(15), 3514–3521. doi: 10.5897/AJB11.3721.
- Puja, I.K., Sumarjaya, I.N.T.O., Sudarsana, I.W. et al. (2015). Genetic Characteristics of Four Microsatellite Markers Associated with Birth Weight in Bali Cattle. *Global Veterinaria*. 14(5), 633–637. <http://erepo.unud.ac.id/id/eprint/425>.
- Van Tassell, C.P., Ashwell, M.S., & Sonstegard, T.S. (2000). Detection of putative loci affecting milk, health, and conformation traits in a US Holstein population using 105 microsatellite markers. *Journal of Dairy Science*. 83(8), 1865–1872. doi:10.3168/jds.S0022-0302(00)75058-2.
- McElroy, J.P., Dekkers, J.C., Fulton, J.E. et al. (2005). Microsatellite Markers Associated with Resistance to Marek's Disease in Commercial Layer Chickens. *Poultry Science*. 84(11), 1678–1688. doi: 10.1093/ps/84.11.1678.
- Kurzwaski, G., Suchy, J., & Debniak, T. (2004). Importance of microsatellite instability (MSI) in colorectal cancer: MSI as a diagnostic tool. *Annals of Oncology*. 15(4), 283–284. doi: 10.1093/annonc/mdh940.
- Salipante, S.J., Scroggins, S.M., & Hampel, H.L. (2014). Microsatellite instability detection by next generation sequencing. *Clinical Chemistry*. 60(9), 1192–1199. doi: 10.1373/clinchem.2014.223677.

- Tadano, R., Sekino, M., Nishibori, M., & Tsudzuki, M. (2007). Microsatellite marker analysis for the genetic relationships among Japanese long-tailed chicken breeds. *Poultry Science*. 86, 460–469. doi: 10.1093/ps/86.3.460.
- Fathi, M.M., Al-Homidan, I., Motawei, M.I., Abou-Emera, O.K., & El-Zarei, M.F. (2017). Evaluation of genetic diversity of Saudi native chicken populations using microsatellite markers. *Poultry science*. 96(3), 530–536. doi: 10.3382/ps/pew357
- Romanov, M.N., & Weigend, S. (2001). Analysis of genetic relationships between various populations of domestic and jungle fowl using microsatellite markers. *Poultry science*. 80(8), 1057–1063. doi: 10.1093/ps/80.8.1057
- FAO (2011). Molecular genetic characterization of animal genetic resources. Food and Agriculture Organization of the United Nations Publ., Rome, Italy. doi: 10.1017/S2078633611000609
- Heifetz, E.M., Fulton, J.E., O'Sullivan, N.P. et al. (2009). Mapping QTL affecting resistance to Marek's disease in an F6 advanced intercross population of commercial layer chickens. *BMC Genomics*. 10:20. – Published online 2009 Jan 14. doi: 10.1186/1471-2164-10-20
- Merkur'eva, E.K. (1977). *Geneticheskie osnovy selektsii v skotovodstve* [Genetic Bases of Breeding in Ranching]. M.: Kolos (in Russian).
- Shete, S., Tiwari, H., & Elston, R.C. (2000). On Estimating the Heterozygosity and Polymorphism Information Content Value. *Theoretical Population Biology*. 57, 265–271. doi: 10.1006/tpbi.2000.1452.
- Nei, M., & Chesser, R.K. (1983). Estimation of fixation indices and gene diversities. *Ann. Hum. Genet.* 47(3), 253–259. doi: 10.1111/j.1469-1809.1983.tb00993.x.
- Kuznecov, V.M. (2014). F-statystyky rajta: ocnka i interpretacija. *Nauchno-teoreticheskiy zhurnal «Problemy biologii produktyvnykh zhyvotnykh»*. 4, 80–104 (in Russian).
- Wright, S. (1978). *Evolution and the genetics of populations*. Vol. 4. Variability within and among natural populations. Univ. Chicago. <http://press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/E/b03642015.html>