

УДК 636.082: 575: 636.03

SNP-маркеры и их использование в овцеводстве

Денискова Т.Е.

ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста,
Московская обл., Россия

Аннотация. Домашняя овца (*Ovis aries*) – это один из первых одомашненных видов сельскохозяйственных животных, который, следуя за миграциями человека, распространился в большинстве стран мира. Современный генофонд овец представлен огромным разнообразием пород, различающихся по типу шерсти (тонкорунные, полутонкорунные, полугрубошерстные, грубошерстные) и по типу хвостов (короткий/длинный, жирный/тощий). ДНК-чипы (микроматрицы) революционизировали область геномных исследований домашних овец и их диких сородичей, позволили выявлять нуклеотидные перестройки в геноме отдельных животных и в целом на уровне генофондов современных пород, которые возникли в процессе их формирования. Изменения в геноме продуктивных пород в процессе длительного их совершенствования в научной литературе в последние годы обозначаются такими обобщенными понятиями как «отпечатки», «следы» или «сигналы» селекции, отбора. Некоторые «сигналы» селекции выявлены у большинства пород и содержат так называемые «горячие точки отбора» – геномные регионы, в которых расположены гены, прежде всего, связанные с ростом и развитием, размерами туловища и цветом шерстного покрова. Гены-кандидаты, вовлеченные в формирование адаптаций, выявляются в геномных регионах, испытывающих давление отбора у локальных пород, обитающих в экстремальных условиях. В обзоре суммированы результаты исследований, посвященных изучению происхождения локальных пород овец в аспекте мирового генофонда, представленного полногеномными SNP-генотипами из публично открытых баз данных. Дано краткое описание основных современных биоинформатических подходов, применяемых для поиска «отпечатков селекции». Обозначены основные кандидаты, связанные с экономическими значимыми признаками, устойчивостью к заболеваниям, адаптационными качествами и фенотипическими особенностями. Оценка геномного разнообразия в популяциях овец актуальна не только для генерации новых знаний об их происхождении, но также для разработки подходов для сохранения ценных генотипов.

Ключевые слова: SNP, гены-кандидаты, локальные породы, генетическая структура, отпечатки селекции, генетическое разнообразие.

Для цитирования: Денискова Т.Е. SNP-маркеры и их использование в овцеводстве // Успехи наук о животных. 2026. № 1. С. 4–15. doi: 10.25687/3034-493X.2026.6.1.001

SNP markers and their use in sheep breeding

T.E. Deniskova

L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry
Moscow Region, Russia

Abstract. Domestic sheep (*Ovis aries*) is one of the first domesticated livestock species, which, following human migrations, spread to most countries around the world. The modern sheep gene pool is represented by a vast variety of breeds, differing in wool type (fine-wool, semi-fine-wool, semi-coarse-wool, and coarse-wool) and tail type (short/long, fat/thin). DNA microarrays have revolutionized the area of genomic research of domestic sheep and their wild relatives, allowing the identification of signatures of selection that shaped the genomes of existing breeds. Certain signatures of selection have been identified in most breeds and contain so-called "selection hotspots"— genomic regions containing genes primarily associated with growth and development, body size, and coat color. Candidate genes involved in the formation of adaptations are identified in genomic regions that underlie selection pressure in local breeds living in extreme conditions. This review summarizes the results of studies examining the origins of local sheep breeds in relation to the global gene pool, represented by whole-genome SNP genotypes from publicly available databases. A brief description of the main modern bioinformatics approaches used to search for signatures of selection is provided. Key candidates associated with economically significant traits, disease resistance, adaptive qualities, and phenotypic characteristics are listed. Assessing genomic diversity in sheep populations is important not only for generating new knowledge on their origins but also for developing approaches for preserving valuable genotypes.

Key words: SNPs, candidate genes, local breeds, genetic structure, signatures of selection, genetic diversity.

For citation: Deniskova T.E. SNP markers and their use in sheep breeding. Ernst Journal of Animal Science. 2026. 1: 4–15. Russian. doi: 10.25687/3034-493X.2026.6.1.001

Введение. С момента одомашнивания овцы (*Ovis aries*) производили ценную продукцию: шерсть, мясо, овчину и молоко. Эти животные в силу биологических особенностей эффективно используют пастбища и менее приспособлены для разведения в промышленных интенсивных условиях в отличие от крупного рогатого скота и свиней. Различные природно-климатические условия естественных кормовых угодий по всему миру обусловили большое биологическое разнообразие овец. В настоящее время в мире насчитывается более 650 пород овец, что делает их лидером по данному показателю среди других видов сельскохозяйственных животных. Более полная реализация генетического потенциала и дальнейшее улучшение экономически значимых признаков способствуют обеспечению устойчивого развития популяций овец [1]. Генетическое разнообразие местных пород снижается и может нанести ущерб продовольственной безопасности, особенно в случае непредвиденных климатических изменений и эпидемий [2]. В этом аспекте овцы представляют особый интерес в качестве объекта для изучения генетических особенностей различных пород, выявлению геномных регионов, обеспечивающих высокие адаптационные качества животных.

Внедрение геномных инструментов приводит к ускорению селекционного прогресса и предоставляет ценную информацию для разработки научно обоснованных программ сохранения генетических ресурсов местных пород [1]. Научные работы, реализуемые в 1970—1980-х годах, предвосхитили появление современных ДНК-чипов (микроматриц) [3]. В 1975 г. был апробирован метод идентификации целевого фрагмента генома *Drosophila melanogaster*, встроенного и клонированного в бактериях *Escherichia coli*. Колонии *E.coli* с рекомбинантной ДНК были отпечатаны на фильтре из нитроцеллюлозы. Затем проводилась гибридизация целевого фрагмента ДНК с радиоактивно-меченым зондом с последующей детекцией с помощью автордиографии [4]. В 1979 году механическое 144-контактное устройство было использовано для помещения образцов бактерий в соответствующее количество лунок микропланшетов. С помощью этой модернизированной технологии были созданы массивы для более чем тысячи различных бактериальных колоний путем переноса их на бумажные фильтры с целью гибридизации ДНК [5].

В 1995 г. в свет вышла научная статья в журнале «Science», в которой впервые использовался термин «микрочип». Высокоскоростная роботизированная печать комплементарной ДНК позволила параллельно отследить экспрессию многих генов [6]. С этого момента началась эволюция ДНК-чипов от стадии «многообещающих игрушек» до стадии «мощных инструментов» для проведения генетического анализа («promising toys have become powerful tools») [7]. В 2003 г. была опубликована техническая заметка, в которой сообщалось о разработке технологии генотипирования на платформе BeadArray [8]. Эта технология заключается в том, что участки ДНК, содержащие целевой SNP, иммобилизуются на маленьких шариках, закрепленных на подложке. Визуализация SNP происходит с помощью флуоресцентных красителей, которые позволяют различать аллели [9].

Разработка ДНК-чипов для сельскохозяйственных животных способствовала тому, что однонуклеотидные полиморфизмы стали широко используемым типом генетических маркеров [10]. OvineSNP50 BeadChip, содержащий 54 241 SNP, первый чип, разработанный для генотипирования домашних овец. Микрочип был создан фирмой Illumina совместно с Международным консорциумом по геномике овец путем отбора и тестирования целевых SNP на представителях более 40 пород домашних овец и 5 видов диких овец [11]. Следующий чип Ovine HD BeadChip, содержащий более 60 тыс. SNP, был разработан под эгидой Международного консорциума по геномике овец в рамках проведения совместной

работы компании FarmIQ, правительства Новой Зеландии и реализации программы «Primary Growth Partnership». За счет высокой плотности покрытия генома этот чип имеет большую разрешающую способность по сравнению с *OvineSNP50 BeadChip*, в частности с его помощью стало возможным проводить более точный расчет неравновесия по сцеплению на коротких расстояниях в геноме (<30 кб) [12].

В настоящем обзоре суммированы основные аспекты изучения генетического разнообразия пород овец, описаны биоинформатические методы, используемые для поиска «отпечатков» селекции. Кроме того, проанализированы результаты идентификации генов-кандидатов, связанных с экономически значимыми признаками, в геномных регионах, находящихся под давлением селекции.

ДНК-чипы и мировой генофонд пород. Активное внедрение ДНК-чипов способствовало аккумуляции большого числа полногеномных SNP-генотипов овец многочисленных пород из разных стран мира [13]. Анализ геномной архитектуры представителей 74 пород установил четкую географическую дифференциацию, но в то же время и наличие признаков скрещивания (рис. 1) [13]. Эти особенности, прежде всего, связаны с пространственными процессами распространения овец из центра одомашнивания в Европу и Азию. Это исследование положило начало целому циклу научных работ по уточнению происхождения локальных пород овец, по реконструкции путей миграции и выявлению потока генов.

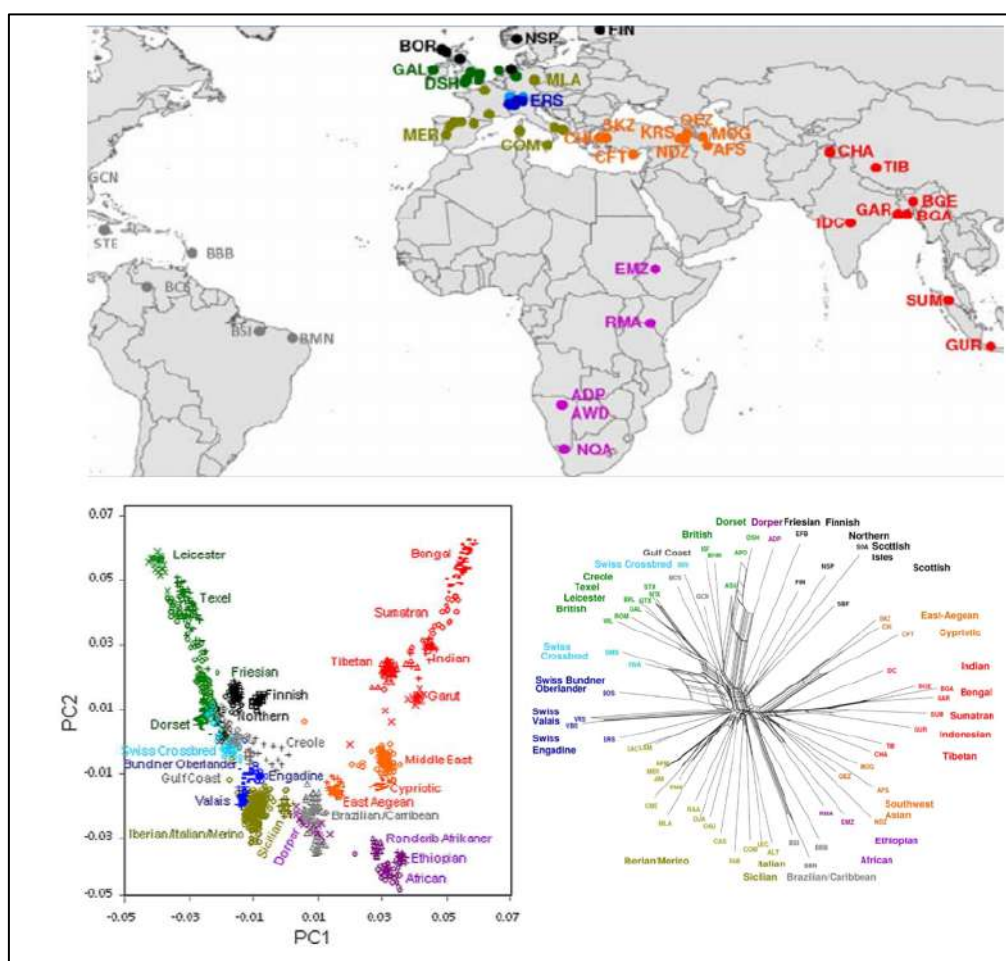


Рисунок 1. Генетические взаимосвязи исследуемых представителей мирового генофонда пород овец с использованием ДНК-чипов [13].

Генерация полногеномных SNP-профилей локальных пород способствует более глубокому пониманию их происхождения. Шведская порода готланд была сформирована при участии породы гутэ примерно 100 лет назад. С помощью ДНК-чипов было выявлено наличие общих геномных компонентов между этими породами. Кроме того, в геноме овец пород готланд обнаружены геномные компоненты, преобладающие у каракульской (~30%), романовской (~20%) и фьельнесской (~10%) пород [14]. Анализ высокоплотных SNP-генотипов показал, что шведские овцы образовали кластер с другими североευропейскими короткохвостыми породами овец из Исландии, Франции, Шотландии, Норвегии, Финляндии и России [15].

Не менее разнообразны и породы овец, разводимые за пределами Европы. Начиная с 15 пород овец азиатского происхождения [13], SNP-генотипы были сгенерированы для представителей локальных пород из Китая [16, 17], Индии [18], Ирана [19-21], Кыргызстана [22], Казахстана [23, 24] и Африки [25-27]. Геномные исследования позволили предположить, что существовало две последовательные волны миграции жирнохвостых овец в Северный Китай, которые соответствуют волнам переселения предков мусульманской народности хуэй на восток и монголов на юг в XII–XIII веках соответственно [16]. Кроме того, такие формы взаимодействия, как торговля и обмен живыми овцами в рамках торговых путей, повлияли на формирование геномного ландшафта современных азиатских популяций [28, 29].

С помощью ДНК-чипов установлена генетическая дифференциация между иранскими, афганскими, индийскими и бенгальскими породами овец. Исключение составила иранская порода балучи, обитающая в юго-восточных пустынях на границе Ирана, Афганистана и Пакистана, поэтому эта порода на генетической сети была ближе к афганским породам [30]. Дальнейшие исследования полногеномных SNP-генотипов иранских овец выявили наличие общих геномных компонентов с китайскими, киргизскими и индийскими породами [20].

В Африке разводится большое разнообразие пород овец [31]. Ранние неолитические миграции тощехвостых овец и более поздняя интродукция жирнохвостых овец были изучены в рамках комплексного молекулярно-генетического исследования овец из 59 африканских пород [31]. По мнению Da Silva A. et al. [31], между африканскими, центрально- и восточноазиатскими жирнохвостыми породами нет тесной генетической связи. Однако ранее были продемонстрированы более близкие генетические взаимосвязи между египетскими, ливийскими жирнохвостыми и ближневосточными породами овец [27]. Было также показано, что южноафриканские аборигенные жирнохвостые породы кластеризовались с аналогичными азиатскими породами [25]. Возможно, секвенирование полных геномов позволит прояснить эти противоречия в будущем.

Использование ДНК-чипов, разработанных для домашних овец, для генотипирования диких представителей рода *Ovis* способствовало более углубленному пониманию их генетических взаимосвязей. Например, показана эффективность применения ДНК-чипов для дифференциации географических популяций якутского снежного барана (*O. nivicola*) [32, 33], изучена межвидовая таксономия архара (*O. ammon*) [34], получены новые данные о происхождении керманского дикого барана [35] и прояснено систематическое положение чукотского снежного барана (*O. nivicola*) [36]. Кроме того, предприняты попытки выявления генетических вариантов, ассоциированных с морфометрическими показателями рогов у канадского толсторога (*O. canadensis*) и барана Далла (*O. dalli dalli*) [37, 38].

Исследование генетического влияния испанского меринуса на мировой генофонд. С XVIII века начинается направленное улучшение и селекция массивов местных овец, что привело к формированию пород, приспособленных к различным условиям разведения и созданных для получения определенной продукции (шерсть, молоко, мясо)

[39]. XVIII век стал периодом бурного роста текстильной промышленности в разных странах. Англия становится крупнейшим производителем шерстяных тканей. Этому во многом способствовало использование породы испанский меринос, которая была завезена в Австралию, где и получила широкое распространение. Поставки крупных партий высококачественной мериносовой шерсти на текстильные предприятия Англии также способствовали экономическому подъему Австралии [40]. С использованием испанского мериноса были созданы такие породы, как рамбулье, мериноландшаф, китайский меринос, меринос Макарура, арапава, джентиле ди апулия, соправиссана и мериницата итальяна) [40].

Мериносовое овцеводство успешно развивалось и в Европе. Влияние испанского мериноса на формирование центрально-европейских тонкорунных пород было подтверждено с использованием SNP-генотипов [39, 41]. Кроме того, SNP-генотипы балканских пород позволили реконструировать пути миграции овец в Европу через Балканский регион и территорию Италии и более полно проанализировать их последующее распространение в западном и северо-западном направлениях [39]. Таким образом, основные факторы, сформировавшие современный генофонд тонкорунных пород, – это интенсивный поток генов, эффект основателя и географическая изоляция [39]. Геномное исследование из 42 популяций мериносовых пород из разных стран мира установило, что большинство изучаемых пород характеризовались происхождением от трех основных линий – австралийского мериноса, рамбулье и немецких пород [41].

Основные методы, используемые для поиска «отпечатков селекции».

Доместикация, естественный отбор и направленная селекция сформировали геномы современных пород овец, оставляя после себя так называемые «отпечатки селекции» [42]. Искусственный и естественный отбор в локусе связаны с сокращением генетического разнообразия в регионе, что приводит к созданию «следов селекции», для поиска которых разработаны многочисленные биоинформатические подходы [43].

Классификация методов представлена следующими группами [44]: 1) методы на основе частотного спектра сайта; 2) методы на основе неравновесия по сцеплению; 3) методы на основе сниженной вариабельности локусов; 4) методы на основе дифференциации единичных полиморфизмов; 5) методы на основе дифференциации гаплотипов.

Методы на основе частотного спектра сайта включают в себя тест Таджимы [45], статистику Fay J.C. и Wu C.I. [46], а также отношение комплексного подобия (composite likelihood ratio, CLR) [47]. Например, применяя тест Таджимы, можно обнаружить следы недавнего отбора, потому что выявляются регионы с наибольшим количеством редких низкочастотных вариантов – результатом недавних мутаций [48]. Статистика Fay J.C. и Wu C.I., напротив, оценивает взаимосвязь между предковыми и возникшими аллелями, что позволяет выявлять как положительный, так и отрицательный недавний отбор, происходящий в аллелях со средней и высокой частотой [46]. Однако для применения этого метода необходимо знать, какие именно аллели предковые [44]. Метод CLR оценивает асимметрию спектра частот аллелей по нескольким локусам и учитывает скорость рекомбинации для дифференциации отбора от демографических событий [44].

Методы на основе неравновесия по сцеплению (LD) способны выявлять области с необычно высокой частотой гаплотипов с учетом силы и расстояния LD относительно их распространенности в популяции [49, 50]. Аллели в сцепленных локусах называются гаплотипами. Расчет гомозиготности по расширенному гаплотипу (extended haplotype homozygosity, EHH) измеряет спад гомозиготности гаплотипа как функцию генетического расстояния [43, 49]. Оценка интегрированных гаплотипов (integrated haplotype score, iHS) проводится на основе интегралов наблюдаемого спада EHH для предковых и производных

аллелей, окружающих локус, находящийся под давлением селекции [43, 51]. Этот подход требует знания предкового состояния каждого аллеля и обладает низкой мощностью, когда один аллель имеет высокую частоту или фиксирован [43].

Методы на основе сниженной вариабельности локусов включают в себя поиск протяженных сегментов гомозиготности (runs of homozygosity, ROH) [52] и оценку объединенной гомозиготности (pooled heterozygosity, HP) [53]. Согласно «теории автостопа» (hitchhiking), регионы с признаками отбора должны включать участки гомозиготных локусов, демонстрирующие более высокую гомозиготность, чем в среднем по геному [54]. Следы селекции могут быть связаны с образованием сегментов ROH, когда оба родителя передают одни и те же гаплотипы, которые наследуются от одного поколения к другому [55]. Оценка HP проводится путем подсчета аллелей для вычисления гетерозиготности в скользящих окнах соседних локусов для поиска областей, которые отклоняются от нормы [53].

Методы, основанные на дифференциации единичных полиморфизмов, – это расчет индекса фиксации F_{ST} [56], оценивающего различия в частотах аллелей между популяциями на основе отдельных локусов, и FLK [57], вычисляющий статистику дифференциации популяций с учетом матрицы родства.

Методы, основанные на дифференциации гаплотипов, используют информацию о гаплотипах в нескольких популяциях, и смещение при определении SNP будет меньше [44]. Межпопуляционная гомозиготность по расширенному гаплотипу (Cross-population extended haplotype homozygosity, XP-EHH) – это метод, основанный на перекрестном сравнении двух популяций, когда исследуемый аллель достиг фиксации в одной популяции, но остается полиморфным в другой [50]. Более современным подходом к анализу дифференциации популяций считается метод hapFLK [58], который улучшил статистику FLK по отдельным локусам путем проверки дифференциации гаплотипов. Метод hapFLK корректирует оценки частот, учитывая генетическую связь между популяциями с использованием генетических расстояний Рейнольдса. Все эти методы активно используются для поиска следов селекции в геномах овец.

«Горячие точки отбора». Биоинформатические тесты FLK и hapFLK, основанные на различиях в единичных SNP и гаплотипах соответственно, были применены для идентификации геномных регионов, находящихся под давлением отбора у представителей пород из проекта Sheep HarMap. Среди идентифицированных генов были кандидаты, связанные с пигментацией (*KITLG* (KIT ligand), *EDN3* (endothelin 3)), морфологией (*WNT5A* (wingless-type MMTV integration site family member 5A), *ALX4* (aristaless-like homeobox 4), *EXT2* (exostosin glycosyltransferase 2), *HOXA* (homeobox A) и мышечным ростом (*HDAC9* (histone deacetylase 9)). Кроме того, было предположено, что гены *TRPM8* (transient receptor potential cation channel subfamily M member 8) и *TSHR* (thyroid-stimulating hormone receptor), ответственные за холодовое и фотопериодическое восприятие, могли внести вклад в одомашнивание овец [58].

Анализ высокоплотные SNP-генотипы двадцати семи пород домашних овец с использованием методов FLK и hapFLK выявил следы селекции в геномных регионах, содержащих так называемые «горячие точки отбора» с генами *ABCG2* (ATP-binding cassette sub-family G member 2), *LCORL* (ligand dependent nuclear receptor corepressor like), *NCAPG* (non-SMC condensin I complex subunit G), *MSTN* (myostatin) и гены, влияющие на цвет шерсти: *ASIP* (agouti signaling protein), *MC1R* (melanocortin 1 receptor), *MITF* (microphthalmia-associated transcription factor) и *TYRP1* (tyrosinase-related protein 1) [42].

Большинство этих генов были позднее идентифицированы с использованием различных биоинформатических подходов у локальных и трансграничных пород овец. С помощью расчета значений F_{ST} и поиска индикаторов островков ROH сильные сигналы отбора были обнаружены вблизи генов, связанных с размером туловища (*NCAPG*, *LCORL*,

LAP3 (leucine aminopeptidase 3), *SPP1* (secreted phosphoprotein 1), *PLAG1* (pleiomorphic adenoma gene 1), количеством ягнят (*SPP1*), молочной продуктивностью (*ABCG2*, *SPP1*), окраской шерсти (*KIT* (v-kit Hardy-Zuckerman 4 feline sarcoma viral oncogene homolog), *ASIP*) и рогами (*RXFP2* (relaxin/insulin-like family peptide receptor 2) в геномах восьми швейцарских пород овец [59].

Установлено, что гены *NCAPG* и *LCORL* были локализованы в островках ROH на шестой хромосоме у французских молочных пород: баско-бearnез, манек-тет-нуар, манек-тет-рус, лакон и субпопуляции лакон-овитест [60]. С помощью подходов XP-EHH и поиска островков ROH выявлены сигналы селекции, связанные с признаками роста и развития (включая ген *LCORL*), а также адаптивной терморегуляцией и реакцией на гипоксию, которые позволили мериносам акклиматизироваться в различных условиях [41]. С использованием метода расчета F_{ST} и поиска островков ROH гены *LCORL*, *NCAPG* и *RXFP2* были обнаружены в геномных регионах, испытывающих давление отбора, у овец пород катадин, дорпер и рамбулье [61] и у китайского мериноса [62]. Гены *MC1R*, *MITF* и *RXFP2* были выявлены у туниских овец с использованием метода расчета F_{ST} [27]. Расчет попарных значений F_{ST} между породами овец, разводимых в различных экологических условиях, выявил «отпечатки» селекции в геномных регионах, содержащих гены *MITF*, *FGF5* (fibroblast growth factor 5), *MTOR* (mechanistic target of rapamycin), *TRHDE* (thyrotropin releasing hormone degrading enzyme) и *TUBB3* (tubulin beta class III). Эти гены влияют на формирование адаптации к условиям высокогорья [63]. С помощью методов расчета HP, Таджимы и F_{ST} установлено, что основные различия между овцами пород саси арди и латкса были выявлены в геномном регионе на шестой хромосоме, содержащем гены *ABCG2*, *SPP1*, *LAP3*, *NCAPG*, *LCORL* и *MEPE* (matrix extracellular phosphoglycoprotein). Кроме того, у овец породы саси арди интенсивный сигнал селекции был обнаружен на четвертой, шестой и двадцать второй хромосомах в районе расположения генов, связанных с энергетическим метаболизмом и морфологией (*BBS9* (Bardet-Biedl syndrome 9), *ELOVL3* (elongation of very long chain fatty acids family member 3) и *LDB1* (LIM-domain binding 1) и иммунитетом (*NFKB2* (nuclear factor kappa B subunit 2), а у овец породы латкса – в районе генов *ESR1* (estrogen receptor 1) и *ZNF366* (zinc finger protein 366), влияющих на репродукцию [64].

С целью поиска «отпечатков» селекции с использованием нескольких методов, основанных на сниженной вариабельности локусов, неравновесии по сцеплению и на частотном спектре сайта, представители восьми хорватских пород были объединены в одну метапопуляцию. В связи с тем, что исследуемые породы овец не являлись специализированными, были идентифицированы кандидаты, влияющие на показатели как шерстной, так и мясной продуктивности. У туниских овец на основе расчета F_{ST} был идентифицирован геномный регион, находящийся под давлением отбора и содержащий ген *SULF1* (sulfatase 1), который имел следы интрогрессии от европейских мериносовых пород [65].

Поиск механизмов, лежащих в основе устойчивости к заболеваниям. Актуальны исследования, посвященные поиску генов-кандидатов, ассоциированных с устойчивостью к паразитарным и инфекционным заболеваниям, наносящим существенный вред овцеводству [66-68]. Например, исследуя новозеландские популяции пород ромни и перендейл, McRae K.M. et al. (2014) идентифицировали четыре геномных региона, содержащих гены-кандидаты, связанные с устойчивостью к желудочно-кишечным нематодам, включая гены *CD53* (cluster of differentiation 53), *CHI3L2* (chitinase 3-like 2), *CHIA* (chondroitinase IA), *DENND2D* (DENN/MADD domain containing 2D), *RELN* (reelin), *NSUN2* (NOP2/Sun RNA methyltransferase family member 2) и *HRH1* (histamine receptor H1) на первой, четвертой, шестнадцатой и девятнадцатой хромосомах соответственно [66]. В геномах овец туниских пород Ahbara A.M. et al. (2021) выявили гены-кандидаты, влияющие на активизацию врожденной

иммунной защиты (*SLC22A4* (solute carrier family 22 member 4), *SLC22A5* (solute carrier family 22 member 5), *IL-4* (interleukin 4), *IL-13* (interleukin 13) и заживление повреждений желудочно-кишечного тракта (*IL-4*, *VIL1* (villin 1), *CXCR1* (chemokine (C-X-C motif) receptor 1), *CXCR2* (chemokine (C-X-C motif) receptor 2) [67]. Показано, что гены *C3AR1* (complement component 3a receptor 1), *CSF3* (colony stimulating factor 3), *SOCS2* (suppressor of cytokine signaling 2), *NOS2* (nitric oxide synthase 2), *STAT5B* (signal transducer and activator of transcription 5B), *TGFB2* (transforming growth factor beta 2) и *IL2RA* (interleukin 2 receptor subunit alpha) находились под давлением селекции и были связаны с устойчивостью к *Haemonchus contortus* у овец породы дорпер, катадин и сент-круа [68]. С использованием iHS и теста Таджимы были выявлены гены *ITGA4* (integrin subunit alpha 4), *TLR3* (toll-like receptor 3) и *TGFB2*, связанные с активацией иммунной системы против эндопаразитов, у пород овец, разводимых в Ирландии (белклэр, шароле, суффолк, тексель и вандей) [69].

Идентификация генов-кандидатов, влияющих на формирование типа хвоста. У овец наблюдается большое разнообразие фенотипов хвостов в зависимости от длины (короткий, длинный) и характера накопления жировых отложений (тощий, жирный). В связи с этим большой интерес вызывает поиск генетических механизмов, лежащих в основе регуляции формирования жирных хвостов у овец. Продемонстрировано, что гены *BMP2* (bone morphogenetic protein 2), *PDGFD* (platelet derived growth factor D), *VEGFA* (vascular endothelial growth factor A), *TBX15* (T-box 15) и *WARS2* (tryptophanyl TRNA synthetase 2, mitochondrial), влияющие на липидный метаболизм, находились под давлением селекции у североафриканских жирнохвостых овец [27].

С использованием методов расчета F_{ST} и XP-EHH при сравнении полногеномных данных монгольских короткожирнохвостых и бамейских мясных длиннотощехвостых пород овец было установлено, что гены *PDGFD*, *GLIS1* (GLIS family zinc finger 1), *AR* (androgen receptor) и *FGF9* (fibroblast growth factor 9) связаны с отложением жира в хвостовой области, а ген *VRTN* (vertebral segmentation and neural tube development regulator) влияет на длину хвоста [70].

Анализ высокоплотных SNP-генотипов овец из 13 китайских популяций с использованием подходов F_{ST} и XP-CLR показал, что гены *CERS6* (ceramide synthase 6), *BTG1* (B-cell translocation gene 1), *RYR3* (ryanodine receptor 3), *SLC6A4* (solute carrier family 6 member 4), *NNAT* (neuronatin) и *OGT* (O-linked N-acetylglucosamine transferase) влияют на отложение жира в хвосте [71].

Изучение адаптационных механизмов. Идентификация «отпечатков» отбора, связанных с климатической приспособленностью, весьма значима в условиях меняющегося климата и представляет собой одну из центральных задач в эволюционной биологии [72]. Исследование геномных особенностей представителей тридцати двух старых автохтонных пород овец показало, что гаплотип *TBC1D12-CH1* (TBC1 domain family member 12) и аллель *OAR22_18929579-A* влияют в адаптацию к местному климату [72].

С помощью метода, основанного на расчете F_{ST} , были выявлены гены, ассоциированные с тепловым стрессом (*FCGR1A* (Fc fragment of IgG receptor 1a), *MDH1* (malate dehydrogenase 1), *UGP2* (UDP-glucose pyrophosphorylase 2), *MYO1G* (myosin 1G) и *HSPB3* (heat shock protein family B (small) member 3)) и с иммунными клеточными механизмами, связанными с тем, как животные справляются с тепловым стрессом (*RIPK1* (receptor interacting serine/threonine kinase 1), *SERPINB1* (serpin family B member 1), *SERPINB9* (serpin family B member 9) и *PELI1* (pellino E3 ubiquitin protein ligase 1)), у овец породы сарда [73].

Анализ SNP-генотипов иранских пород овец, проведенный на основе применения методов XP-EHH и F_{ST} , позволил обнаружить гены, регулирующие развитие скелета и формирование типа хвоста, энергетический метаболизм и репродуктивные функции (*HOXB9*

(homeobox B9), *HOXB13* (homeobox B13), *ACAN* (aggrecan), *NPR2* (natriuretic peptide receptor 2), *TRIL* (Toll-interacting leukocyte immunoglobulin-like receptor), *AOX1* (aldehyde oxidase 1), *CSF2* (colony stimulating factor 2), *GHR* (growth hormone receptor) [19]. В другом исследовании иранских пород применение статистических подходов, основанных на расчете F_{ST} и оценке нуклеотидного разнообразия (P_i), способствовало идентификации генов-кандидатов, связанных с извитостью шерсти (*PTPN3* (protein tyrosine phosphatase non-receptor type 3), *NBEA* (neurobeachin) и *KRTAP20-2* (keratin associated protein 20-2), адаптацией к жарким засушливым условиям (*CORIN* (corin serine protease)) и к дефициту воды (*CPQ* (carboxypeptidase Q)) [20].

У локальных китайских овец, разводимых в холодном сухом климате провинции Синьцзян, с использованием трех биоинформатических подходов идентифицированы 22 потенциальных гена-кандидата, влияющих на формирование иммунной резистентности и контролирующих липидный метаболизм [74].

Заключение. Таким образом, внедрение ДНК-чипов способствовало глубокому пониманию генетических взаимосвязей современных популяций овец и продемонстрировало их сложную генетическую структуру. С помощью различных биоинформатических подходов были идентифицированы гены-кандидаты, связанные с экономически значимыми признаками у различных пород овец. Среди общих кандидатов, выявленных в популяциях разных пород, гены *LAP3*, *NCAPG*, *LCORL* и *MSTN*, влияющие на живую массу, рост и развитие, наиболее перспективны для дальнейшего исследования и разработки генетических тестов для выявления желательных для селекции генотипов. В аспекте повышения генетической резистентности практический интерес потенциально может иметь ген *TGFB2*, вовлеченный в формирование защитных функций организма при паразитарных заболеваниях.

Наряду с общими для многих пород овец признаками отбора новые интересные геномные варианты, лежащие в основе экологических адаптаций (например, гены *CORIN* и *CPQ* у ближневосточных пород) и генетической устойчивости к заболеваниям (например, гены *DENND2D* и *NSUN2* у овец пород ромни и перендейд), продолжают выявляться у локальных популяций, что демонстрирует актуальность исследований их геномов в этом аспекте.

Литература

1. Deniskova, T. Editorial: Small ruminant breeding in the age of genomics / T. Deniskova, M. Barbato // *Front Genet.* 2022. Vol. 13. P. 1004445. DOI: [10.3389/fgene.2022.1004445](https://doi.org/10.3389/fgene.2022.1004445).
2. Zinovieva, N. A. Conservation of Native Livestock Breeds in Russia: Current State and Promising Prospects / N. A. Zinovieva, T. E. Deniskova, V. R. Kharzinova [et al.] // *Animals.* 2025. Vol. 15, No. 21. P. 3103. DOI: [10.3390/ani15213103](https://doi.org/10.3390/ani15213103).
3. Bumgarner, R. Overview of DNA microarrays: types, applications, and their future / R. Bumgarner // *Curr. Protoc. Mol. Biol.* 2013. Chapter 22, Unit 22.1. DOI: [10.1002/0471142727.mb2201s101](https://doi.org/10.1002/0471142727.mb2201s101).
4. Grunstein, M. Colony hybridization: A method for the isolation of cloned DNAs that contain a specific gene / M. Grunstein, D. S. Hogness // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1975. Vol. 72, № 10. P. 3961–3965. DOI: [10.1073/pnas.72.10.3961](https://doi.org/10.1073/pnas.72.10.3961).
5. Gergen, J.P. Filter replicas and permanent collections of recombinant DNA plasmids / J. P. Gergen, R. H. Stern, P. C. Wensink // *Nucleic Acids Res.* 1979. Vol. 7. P. 2115–2136. DOI: [10.1093/nar/7.8.2115](https://doi.org/10.1093/nar/7.8.2115).
6. Schena, M. Quantitative monitoring of gene expression patterns with a complementary DNA microarray / M. Schena, D. Shalon, R. W. Davis, P. O. Brown // *Science.* 1995. Vol. 270, № 5235. P. 467–470. – DOI: [10.1126/science.270.5235.467](https://doi.org/10.1126/science.270.5235.467).
7. Gerhold, D. DNA chips: Promising toys have become powerful tools/ D. Gerhold, T. Rushmore, C. T. Caskey // *Trends Biochem. Sci.* 1999. Vol. 24, № 5. P. 168–173. DOI: [10.1016/S0968-0004\(99\)01382-1](https://doi.org/10.1016/S0968-0004(99)01382-1).
8. Fan, J. B. Highly parallel SNP genotyping / J. B. Fan, A. Oliphant, R. Shen [et al.] // *Cold Spring Harb Symp Quant Biol.* 2003. Vol. 68. P. 69–78. DOI: [10.1101/sqb.2003.68.69](https://doi.org/10.1101/sqb.2003.68.69).
9. Butler, H, Ragoussis J. BeadArray-based genotyping / H. Butler, J. Ragoussis // *Methods Mol Biol.* 2008. No 439. P.53-74. DOI: [10.1007/978-1-59745-188-8_4](https://doi.org/10.1007/978-1-59745-188-8_4).

10. Kijas, J. W. A genome-wide survey of SNP variation reveals the genetic structure of sheep breeds / J. W. Kijas, D. Townley, B. P. Dalrymple [et al.] // *PLoS One*. 2009. Vol. 4, № 3. P. e4668. DOI: 10.1371/journal.pone.0004668.
11. OvineSNP50 Genotyping BeadChip. Режим доступа: www.illumina.com, https://www.illumina.com/documents/products/datasheets/datasheet_ovinesnp50.pdf
12. Kijas, J. W. Linkage disequilibrium over short physical distances measured in sheep using a high-density SNP chip / J. W. Kijas, L. Porto-Neto, S. Dominik [et al.] // *Anim. Genet.* 2014. Vol. 45. P. 754–757. DOI: 10.1111/age.12191.
13. Kijas, J. W. Genome-wide analysis of the world's sheep breeds reveals high levels of historic mixture and strong recent selection / J. W. Kijas, J. A. Lenstra, B. Hayes [et al.] // *PLoS Biol.* 2012. Vol. 10. P. e1001258. DOI: 10.1371/journal.pbio.1001258.
14. Ghoreishifar, S. M. Shared ancestry and signatures of recent selection in Gotland sheep / S. M. Ghoreishifar, C. M. Rochus, S. Moghaddaszadeh-Ahrabi [et al.] // *Genes (Basel)*. 2021. Vol. 12, № 3. P. 433. DOI: 10.3390/genes12030433.
15. Rochus, C. M. Population structure of five native sheep breeds of Sweden estimated with high density SNP genotypes / C. M. Rochus, E. Jonas, A. M. Johansson // *BMC Genet.* 2020. Vol. 21, № 1. P. 27. DOI: 10.1186/s12863-020-0827-8.
16. Zhao, Y. X. Genomic reconstruction of the history of native sheep reveals the peopling patterns of nomads and the expansion of early pastoralism in East Asia / Y. X. Zhao, J. Yang, F. H. Lv [et al.] // *Mol Biol Evol.* 2017. Vol. 34, № 9. P. 2380–2395. DOI: 10.1093/molbev/msx181.
17. Cao, Y. H. Historical introgression from wild relatives enhanced climatic adaptation and resistance to pneumonia in sheep / Y. H. Cao, S. S. Xu, M. Shen [et al.] // *Mol. Biol. Evol.* 2021. Vol. 38, № 3. P. 838–855. – DOI: 10.1093/molbev/msaa236.
18. Eydivandi, S. A selection signatures study among Middle Eastern and European sheep breeds / S. Eydivandi, M. A. Roudbar, S. S. Ardestani [et al.] // *J. Anim. Breed. Genet.* 2021. Vol. 138, № 5. P. 574–588. DOI: 10.1111/jbg.12536.
19. Manzari, Z. Detecting selection signatures in three Iranian sheep breeds / Z. Manzari, H. Mehrabani-Yeganeh, A. Nejati-Javaremi [et al.] // *Anim. Genet.* 2019. Vol. 50, № 3. P. 298–302. DOI: 10.1111/age.12772.
20. Moosanezhad Khabisi, M. Genome-wide DNA arrays profiling unravels the genetic structure of Iranian sheep and pattern of admixture with worldwide coarse-wool sheep breeds / M. Moosanezhad Khabisi, M. Asadi Foozi, F. H. Lv, A. Esmailzadeh // *Genomics*. 2021. Vol. 113. P. 3501–3511. DOI: 10.1016/j.ygeno.2021.07.019.
21. Mohamadipoor Saadatabadi, L. Signature selection analysis reveals candidate genes associated with production traits in Iranian sheep breeds / L. Mohamadipoor Saadatabadi, M. Mohammadabadi, Z. Amiri Ghanatsaman [et al.] // *BMC Vet. Res.* 2021. Vol. 17, № 1. P. 369. DOI: 10.1186/s12917-021-03077-4.
22. Deniskova, T. Population structure and genetic diversity of sheep breeds in the Kyrgyzstan / T. Deniskova, A. Dotsev, E. Lushihina [et al.] // *Front. Genet.* 2019. Vol. 10. P. 1311. DOI: 10.3389/fgene.2019.01311.
23. Pozharskiy, A. SNP genotyping and population analysis of five indigenous Kazakh sheep breeds / A. Pozharskiy, A. Khamzina, D. Gritsenko [et al.] // *Livest. Sci.* 2020. Vol. 241. P. 104252. DOI: 10.1016/j.livsci.2020.104252.
24. Zhumadillayev, N. SNP Genotyping characterizes the genome composition of the new Baisary fat-tailed sheep breed / N. Zhumadillayev, K. Dossybayev, A. Khamzina [et al.] // *Animals (Basel)*. 2022. Vol. 12, № 11. P. 1468. DOI: 10.3390/ani12111468.
25. Dzomba, E. F. The genomic architecture of South African mutton, pelt, dual-purpose and nondescript sheep breeds relative to global sheep populations / E. F. Dzomba, M. Chimonyo, M. A. Snyman, F. C. Muchadeyi // *Anim. Genet.* 2020. Vol. 51, № 6. P. 910–923. DOI: 10.1111/age.12991.
26. Missohou, A. Analysis of the genetic diversity and population structure of four Senegalese sheep breeds using medium-density single-nucleotide polymorphisms / A. Missohou, B. Kaboré, L. Flori [et al.] // *Animals (Basel)*. 2022. Vol. 12, № 12. P. 1512. DOI: 10.3390/ani12121512.
27. Baazaoui, I. Refining the genomic profiles of North African sheep breeds through meta-analysis of worldwide genomic SNP data / I. Baazaoui, S. Bedhiaf-Romdhani, S. Mastrangelo [et al.] // *Front Vet Sci.* – 2024. Vol. 11. P. 1339321. DOI: 10.3389/fvets.2024.1339321.
28. Ryder, M. L. A survey of European primitive breeds of sheep / M. L. Ryder // *Ann. Genet. Sel. Anim.* 1981. Vol. 13. P. 381–418. DOI: 10.1186/1297-9686-13-4-381.
29. Yunusbayev, B. The genetic legacy of the expansion of Turkic-speaking nomads across Eurasia / B. Yunusbayev, M. Metspalu, E. Metspalu [et al.] // *PLoS Genet.* 2015. Vol. 11. P. e1005068. DOI: 10.1371/journal.pgen.1005068.

30. Eydivandi, S. Genomic scans for selective sweeps through haplotype homozygosity and allelic fixation in 14 indigenous sheep breeds from Middle East and South Asia / S. Eydivandi, M. A. Roudbar, M. O. Karimi, G. Sahana // *Sci. Rep.* 2021. Vol. 11. P. 2834. DOI: 10.1038/s41598-021-82625-2.
31. Da Silva, A. History and genetic diversity of African sheep: Contrasting phenotypic and genomic diversity / A. Da Silva, A. Ahbara, I. Baazaoui [et al.] // *Anim. Genet.* 2025. Vol. 56, № 1. P. e13488. DOI: 10.1111/AGE.13488.
32. Deniskova, T. E. Whole genome SNP scanning of snow sheep (*Ovis nivicola*) / T. E. Deniskova, I. M. Okhlopkov, A. A. Semyagin [et al.] // *Dokl Biochem Biophys.* 2016. V. 469, № 1. P. 288–293. DOI: 10.1134/S1607672916040141.
33. Dotsev, A. Genome-wide insights into interspecific taxonomy and genetic diversity of argali (*Ovis ammon*) / A. Dotsev, O. Koshkina, V. Kharzinova [et al.] // *Diversity.* 2023. Vol. 15, № 5. P. 627. DOI: 10.3390/d15050627.
34. Dotsev, A. V. Genome-wide SNP analysis unveils genetic structure and phylogeographic history of snow sheep (*Ovis nivicola*) populations inhabiting the Verkhoysk Mountains and Momsy Ridge (northeastern Siberia) / A. V. Dotsev, T. E. Deniskova, I. M. Okhlopkov [et al.] // *Ecol Evol.* 2018. Vol. 8, № 16. P. 8000–8010. DOI: 10.1002/ece3.4350.
35. Dotsev, A. V. Molecular genetic assessment aids in clarifying phylogenetic status of Iranian Kerman wild sheep / A. V. Dotsev, M. H. Moradi, T. E. Deniskova [et al.] // *Animals (Basel).* 2025. Vol. 15, № 2. P. 238. DOI: 10.3390/ani15020238.
36. Dotsev, A. V. Resolving the Taxonomic Status of Chukotkan Snow Sheep (*Ovis nivicola*) Using Genome-Wide Single-Nucleotide Polymorphism (SNP) and Mitochondrial Data / A. V. Dotsev, D. I. Litovka, I. M. Okhlopkov [et al.] // *Diversity.* 2026. Vol. 18, No 1. P.: 18. DOI: 10.3390/d18010018.
37. Miller, J. M. Genomic analysis of morphometric traits in bighorn sheep using the Ovine Infinium® HD SNP BeadChip / J. M. Miller, M. Festa-Bianchet, D. W. Coltman // *PeerJ.* 2018. Vol. 6. P. e4364. DOI: 10.7717/peerj.4364.
38. Sim, Z. Heritability of horn size in thinhorn sheep / Z. Sim, D. W. Coltman // *Front. Genet.* 2019. Vol. 10. P. 959. DOI: 10.3389/fgene.2019.00959.
39. Ciani, E. On the origin of European sheep as revealed by the diversity of the Balkan breeds and by optimizing population-genetic analysis tools / E. Ciani, S. Mastrangelo, S. Mastrangelo [et al.] // *Genet. Sel. Evol.* 2020. Vol. 52. P. 25. DOI: 10.1186/S12711-020-00545-7.
40. Ciani, E. Merino and Merino-derived sheep breeds: a genome-wide intercontinental study / E. Ciani, E. Lasagna, M. D'Andrea [et al.] // *Genet. Sel. Evol.* 2015. Vol. 47. P. 64. DOI: 10.1186/s12711-015-0139-z.
41. Ceccobelli, S. A comprehensive analysis of the genetic diversity and environmental adaptability in worldwide Merino and Merino-derived sheep breeds/ S. Ceccobelli, V. Landi, G. Senczuk [et al.] // *Genet. Sel. Evol.* 2023. Vol. 55, № 1. P. 24. DOI: 10.1186/s12711-023-00797-Z.
42. Rochus, C. M. Revealing the selection history of adaptive loci using genome-wide scans for selection: An example from domestic sheep / C. M. Rochus, F. Tortereau, F. Plisson-Petit [et al.] // *BMC Genomics.* 2018. Vol. 19, № 1. P. 7. DOI: 10.1186/s12864-018-4447-x.
43. Passamonti, M. M. The quest for genes involved in adaptation to climate change in ruminant livestock / M. M. Passamonti, E. Somenzi, M. Barbato [et al.] // *Animals (Basel).* 2021. Vol. 11, № 10. P. 2833. DOI: 10.3390/ani11102833.
44. Saravanan, K. A. Selection signatures in livestock genome: A review of concepts, approaches and applications / K. A. Saravanan, M. Panigrahi, H. Kumar [et al.] // *Livest. Sci.* 2020. Vol. 241. P. 104257. DOI: 10.1016/j.livsci.2020.104257.
45. Tajima, F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism / F. Tajima // *Genetics.* 1989. Vol. 123, № 3. P. 585–595. DOI: 10.1093/genetics/123.3.585.
46. Fay, J. C. Hitchhiking under positive Darwinian selection / J. C. Fay, C. I. Wu // *Genetics.* 2000. Vol. 155. P. 1405–1413. DOI: 10.1093/genetics/155.3.1405.
47. Lindsay, B. G. Composite Likelihood Methods / B. G. Lindsay // *Contemporary Math.* 1988. Vol. 80. P. 221–239. DOI: 10.1090/conm/080/999014.
48. Simonsen, K. L. Properties of statistical tests of neutrality for DNA polymorphism data / K. L. Simonsen, G. A. Churchill, C. F. Aquadro // *Genetics.* 1995. Vol. 141. P. 413–429. DOI: 10.1093/genetics/141.1.413.
49. Sabeti, P. C. Detecting recent positive selection in the human genome from haplotype structure / P. C. Sabeti, D. E. Reich, J. M. Higgins [et al.] // *Nature.* 2002. Vol. 419. P. 832–837. DOI: 10.1038/nature01140.
50. Sabeti, P. C. Genome-wide detection and characterization of positive selection in human populations / P. C. Sabeti, P. Varilly, B. Fry [et al.] // *Nature.* 2007. Vol. 449. P. 913–918. DOI: 10.1038/nature06250.
51. Voight, B. F. A map of recent positive selection in the human genome / B. F. Voight, S. Kudravalli, X. Wen, J. K. Pritchard // *PLoS Biol.* – 2006. Vol. 4. P. e72. DOI: 10.1371/journal.pbio.0040072.

52. McQuillan, R. Runs of homozygosity in European populations / R. McQuillan, A. L. Leutenegger, R. Abdel-Rahman [et al.] // *Am. J. Hum. Genet.* 2008. Vol. 83, № 3. P. 359–372. DOI: 10.1016/j.ajhg.2008.08.007; Erratum in: *Am. J. Hum. Genet.* 2008. Vol. 83, № 5. P. 658.
53. Rubin, C. J. Whole-genome resequencing reveals loci under selection during chicken domestication / C. J. Rubin, M. C. Zody, J. Eriksson [et al.] // *Nature.* 2010. Vol. 464. P. 587–591. DOI: 10.1038/nature08832.
54. Almeida, O. A. C. Identification of selection signatures involved in performance traits in a paternal broiler line / O. A. C. Almeida, G. C. M. Moreira, F. M. Rezende [et al.] // *BMC Genomics.* 2019. Vol. 20. P. 449. DOI: 10.1186/s12864-019-5811-1.
55. Gibson, J. Extended tracts of homozygosity in outbred human populations / J. Gibson, N. E. Morton, A. Collins // *Hum. Mol. Genet.* 2006. Vol. 15. P. 789–795. DOI: 10.1093/hmg/ddi493.
56. Wright, S. The genetical structure of populations / S. Wright // *Ann. Eugen.* 1949. Vol. 15, № 4. P. 323–354. DOI: 10.1111/j.1469-1809.1949.tb02451.x.
57. Bonhomme, M. Detecting Selection in Population Trees: The Lewontin and Krakauer Test Extended / M. Bonhomme, C. Chevalet, B. Servin [et al.] // *Genetics.* 2010. Vol. 186. P. 241–262. DOI: 10.1534/genetics.110.117275.
58. Fariello, M. I. Selection signatures in worldwide sheep populations / M. I. Fariello, B. Servin, G. Tosser-Klopp [et al.] // *PLoS One.* 2014. Vol. 9, No. 8. P. e103813. DOI: 10.1371/journal.pone.0103813.
59. Signer-Hasler, H. Runs of homozygosity and signatures of selection: A comparison among eight local Swiss sheep breeds / H. Signer-Hasler, A. Burren, P. Ammann [et al.] // *Anim. Genet.* 2019. Vol. 50, № 5. P. 512–525. DOI: 10.1111/age.12828.
60. Rodríguez-Ramilo, S. T. Islands of runs of homozygosity indicate selection signatures in Ovis aries 6 (OAR6) of French dairy sheep / S. T. Rodríguez-Ramilo, A. Reverter, A. Legarra // *JDS Commun.* 2021. Vol. 2, № 3. P. 132–136. DOI: 10.3168/jdsc.2020-0011.
61. Becker, G. M. Genetic diversity of United States Rambouillet, Katahdin and Dorper sheep / G. M. Becker, J. W. Thorne, J. M. Burke [et al.] // *Genet Sel Evol.* 2024. Vol. 56, № 1. P. 56. DOI: 10.1186/s12711-024-00905-7.
62. He, S. Genome-wide scan for runs of homozygosity identifies candidate genes related to economically important traits in Chinese Merino / S. He, J. Di, B. Han [et al.] // *Animals (Basel).* 2020. Vol. 10, № 3. P. 524. DOI: 10.3390/ani10030524.
63. Edea, Z. Genomic signatures of high-altitude adaptation in Ethiopian sheep populations / Z. Edea, H. Dadi, T. Dessie, K. S. Kim // *Genes Genom.* 2019. Vol. 41. P. 973–981. DOI: 10.1007/s13258-019-00820-y.
64. Ruiz-Larrañaga, O. Genomic selection signatures in sheep from the Western Pyrenees / O. Ruiz-Larrañaga, J. Langa, F. Rendo [et al.] // *Genet. Sel. Evol.* 2018. Vol. 50, № 1. P. 9. DOI: 10.1186/s12711-018-0378-x.
65. Lukic, B. Genomic signatures of selection, local adaptation and production type characterisation of East Adriatic sheep breeds / B. Lukic, I. Curik, I. Drzaic [et al.] // *J. Anim. Sci. Biotechnol.* 2023. Vol. 14, № 1. P. 142. DOI: 10.1186/s40104-023-00936-y.
66. McRae, K. M. Signatures of selection in sheep bred for resistance or susceptibility to gastrointestinal nematodes / K. M. McRae, J. C. McEwan, K. G. Dodds, N. J. Gemmell // *BMC Genomics.* 2014. Vol. 15. P. 637. DOI: 10.1186/1471-2164-15-637.
67. Ahbara, A. M. Genome-wide insights on gastrointestinal nematode resistance in autochthonous Tunisian sheep / A. M. Ahbara, M. Rouatbi, M. Gharbi [et al.] // *Sci Rep.* 2021. Vol. 11. P. 9250. DOI: 10.1038/s41598-021-88501-3.
68. Estrada-Reyes, Z. M. Signatures of selection for resistance to *Haemonchus contortus* in sheep and goats / Z. M. Estrada-Reyes, Y. Tsukahara, R. R. Amadeu [et al.] // *BMC Genomics.* 2019. Vol. 20. P. 735. DOI: 10.1186/s12864-019-6150-y.
69. Rodrigues, J. L. Genetic diversity and selection signatures in sheep breeds / J. L. Rodrigues, L. G. Braga, R. N. Watanabe [et al.] // *J. Appl. Genet.* 2025. DOI: 10.1007/s13353-025-00941-z.
70. Qi, Y. Selection signature analysis reveals genes associated with tail phenotype in sheep / Y. Qi, X. He, B. Wang [et al.] // *Front. Genet.* 2024. Vol. 15. P. 1509177. DOI: 10.3389/fgene.2024.1509177.
71. Xu, S. S. Whole-genome selective scans detect genes associated with important phenotypic traits in sheep (*Ovis aries*) / S. S. Xu, L. Gao, M. Shen, F. Lyu // *Front. Genet.* 2021. Vol. 12. P. 738879. DOI: 10.3389/fgene.2021.738879.
72. Lv, F. H. Adaptations to climate-mediated selective pressures in sheep / F. H. Lv, S. Agha, J. Kantanen [et al.] // *Mol. Biol. Evol.* 2014. Vol. 31. P. 3324–3343. DOI: 10.1093/molbev/msu264.
73. Gaspa, G. Genomic analysis of Sarda sheep raised at diverse temperatures highlights several genes involved in adaptations to the environment and heat stress response / G. Gaspa, A. Cesarani, A. Pauciullo [et al.] // *Animals (Basel).* 2024. Vol. 14, № 24. P. 3585. DOI: 10.3390/ani14243585.
74. Li, Y. Population structure and selective signature analysis of local sheep breeds in Xinjiang, China based on high-density SNP chip / Y. Li, X. Li, Z. Han [et al.] // *Sci. Rep.* 2024. Vol. 14, № 1. P. 28133. DOI: 10.1038/s41598-024-76573-w.