


Эффективность использования SNP-маркеров в гене *MSTN* в селекции кур пушкинской породы

Н.В. Дементьева, А.Б. Вахрамеев, Т.А. Ларкина, О.В. Митрофанова 

Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных – филиал Федерального научного центра животноводства – ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия


 e-mail: mo1969@mail.ru

В птицеводстве показатели, отражающие интенсивность роста молодняка и экстерьерные характеристики кур, – важные ориентиры для селекции. Традиционный селекционный отбор, основанный на фенотипической оценке, отличается невысокой эффективностью при низком коэффициенте наследуемости признака, и в малочисленных группах животных и птиц, разводимых в биоресурсных коллекциях, его сложно применять. Использование молекулярно-генетических маркеров, связанных с экономически значимыми признаками, позволяет проводить ранний отбор птицы. Это влечет за собой повышение рентабельности птицеводства. В последнее время удобными для селекционных целей маркерами служат однонуклеотидные полиморфизмы (SNP). В опытной популяции кур пушкинской породы в течение пяти поколений (P1–P5) проводили маркерную селекцию на увеличение живой массы. В ее основе был отбор по однонуклеотидной замене rs313744840 в гене *MSTN*. В результате отбора за этот период произошло значительное увеличение частоты аллеля А в этом гене: с 0.11 до 0.50. Ассоциация SNP-маркера с мясными качествами в опытной группе кур привела к изменениям экстерьерного профиля взрослой птицы в возрасте 330 дней. Наибольшей живой массой и длинным корпусом отличались особи с генотипами АА и АА. В результате селекции птица в среднем стала крупнее за счет увеличения количества гетерозиготных особей с длинным корпусом и большим обхватом груди. Глубина груди и ширина таза увеличились параллельно с ростом частоты аллеля А в опытной популяции. Обнаружена тенденция к увеличению этих показателей при замене G на A в генотипе. Насыщение популяции желательными аллелями привело к росту средних показателей живой массы кур. Анализ экстерьерных параметров взрослой птицы показал, что этот рост достигается за счет увеличения глубины и объема корпуса птицы, а не роста длины конечностей. Таким образом, в опытной популяции кур пушкинской породы на протяжении пяти поколений проведена маркерная селекция на увеличение живой массы, которая достоверно ($p < 0.001$) изменила экстерьерный профиль взрослой птицы.


Ключевые слова: ПЦР-ПДРФ; полиморфизм; миостатин; куры; маркерная селекция; экстерьер.

Для цитирования: Дементьева Н.В., Вахрамеев А.Б., Ларкина Т.А., Митрофанова О.В. Эффективность использования SNP-маркеров в гене *MSTN* в селекции кур пушкинской породы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(8):993-998. DOI 10.18699/VJ19.575

Efficiency of using SNP markers in the *MSTN* gene in the selection of the Pushkin breed chickens

N.V. Dementeva, A.B. Vakhrameev, T.A. Larkina, O.V. Mitrofanova 

Russian Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding – Branch of the L.K. Ernst Federal Science Center for Animal Husbandry, Pushkin, St. Petersburg, Russia

 e-mail: mo1969@mail.ru

In the poultry industry, indicators reflecting the growth rate of young stock and the exterior characteristics of chickens are important benchmarks for breeding. Traditional selection based on phenotypic evaluation is characterized by low efficiency with a low character inheritance ratio and is difficult to apply in small groups of animals and birds bred in bioresource collections. The use of molecular genetic markers associated with economically important traits makes it possible to carry out early selection of birds. This entails an increase in the profitability of the poultry industry. Recently, single nucleotide polymorphisms (SNPs) have served as convenient markers for selection purposes. For five generations (P1–P5), an experimental selection of hens of the Pushkin breed was carried out for live weight. It was based on selection for single nucleotide polymorphism rs313744840 in the *MSTN* gene. As a result, a significant increase in the frequency of allele A in this gene, from 0.11 to 0.50, took place. The association of SNP markers with meat qualities in the experimental group led to changes in the exterior profile of an adult bird at 330 days of age. The individuals with the AA and AG genotypes had the greatest live weight and longest body. As a result of selection, the bird on average became larger due to an increase in the number of heterozygous individuals with long bodies and large chest girths. The depth of the chest and the width of the pelvis increased due to an increase in the frequency of allele A in the experimental population.

A tendency towards an increase in these indicators with the substitution of G with A in the genotype was found. Saturation of the population with desirable alleles led to an increase in the average live weight of the chickens. Analysis of the exterior parameters of adult birds showed that this growth is achieved by increasing the depth and volume of the bird body, and not by increasing the length of the limbs. Thus, marker selection carried out for five generations in the experimental population of Pushkin breed chickens to increase body weight has reliably ($p < 0.001$) changed the exterior profile of adult birds.

Key words: PCR-RFLP; polymorphism; myostatin; chickens; marker selection; exterior.

For citation: Dementeva N.V., Vakhrameev A.B., Larkina T.A., Mitrofanova O.V. Efficiency of using SNP markers in the *MSTN* gene in the selection of the Pushkin breed chickens. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(8):993-998. DOI 10.18699/VJ19.575 (in Russian)

Введение

Интенсивность роста молодняка и экстерьерные характеристики птицы – важные показатели, влияющие на продуктивность. Применение молекулярно-генетических маркеров, связанных с экономически значимыми признаками, позволяет проводить ранний отбор птицы, что обуславливает повышение рентабельности птицеводства. В последнее время широко используются в качестве маркеров однонуклеотидные полиморфизмы (single nucleotide polymorphism, SNP). В геноме курицы выявлено около 13.93 млн таких полиморфизмов (Boschiero et al., 2018). Поскольку генотипирование SNP несложно и поиск ориентирован только на интересующие генетические последовательности, это уменьшает время и стоимость оценки (Smaragdov, 2009).

В настоящее время в мире проводится множество исследований, направленных на поиск геномных ассоциаций между отдельными SNP и селекционными признаками у кур (Fornari et al., 2014; Cruz et al., 2015; Grupioni et al., 2017). Найденные связи помогают в картировании полиморфизмов, лежащих в основе сложных признаков у сельскохозяйственной птицы. Современные технологии, основанные на работе с SNP-чипами, дают возможность выявлять полногеномные ассоциации для показателей интенсивности роста у кур (Zhang et al., 2015). Но и селекция по отдельным маркерам продолжает оставаться удобным инструментом достижения генетического прогресса в популяциях сельскохозяйственных животных и птиц. Особенно она актуальна при разведении малочисленных и генофондных популяций кур.

Традиционный селекционный отбор основан на фенотипической оценке, отличается невысокой эффективностью и сложностью. Его не всегда возможно использовать для количественных признаков, а также для малочисленных групп животных и птиц, какими обычно являются популяции, разводимые в рамках биоресурсных коллекций. Применение методов отбора по маркерам (MAS-селекция – marker-assisted selection) позволяет селекционерам выбирать сельскохозяйственных животных с высокими показателями породного соответствия и воспроизводства в раннем возрасте и более эффективно (Khlestkina, 2014). Процесс отбора, фокусирующийся на связи интересующего признака и генетических маркеров, приводит к накоплению в популяции индивидуумов с желательными комбинациями генов (Collard et al., 2005).

При использовании данного метода на птице с малой численностью популяций необходим контроль генетического разнообразия. Подобные работы встречаются на аборигенных породах кур (Li et al., 2008; Guo et al., 2016).

До сих пор генетические исследования экстерьерных особенностей кур были направлены на качественные показатели внешнего вида птицы, такие как окраска и форма (Sun et al., 2015; Guo et al., 2016). В то же время живая масса и экстерьерные характеристики – важные показатели отбора в птицеводстве. Следовательно, нельзя упускать из внимания и поиск связей в геноме, ответственных за рост и накопление мышечной массы.

Одним из таких генов, непосредственно влияющих на массу тела различных животных и человека, на протяжении последних двадцати лет является ген миостатина *MSTN* (Zhang et al., 2012). Миостатин – белок, подавляющий в организме рост и дифференцировку мышечной ткани, играет роль негативного регулятора массы скелетных мышц. Этот белок секретируется мышечными клетками и действует по принципу обратной связи. При возрастании мышечной массы увеличивается секреция миостатина, что тормозит дальнейший рост мышц.

Природные мутации, приводящие к снижению количества миостатина и (или) подавляющие его функции, были выявлены у различных видов животных и птиц, в том числе кур. У них найдено большое количество SNP в этом гене и показано их влияние на скорость роста, репродуктивные показатели и качество мяса (Baron et al., 2002; Dementeva et al., 2017). Кроме того, у различных пород овец, свиней, собак и кур определены мутации в некодирующих регуляторных областях, что влияет на уровень экспрессии *MSTN*, а, следовательно, на рост и объем мышечной массы (Hu et al., 2013). Проведено изучение влияния SNP в этом гене на живую массу в различных условиях выращивания и смертность цыплят (Ye et al., 2007).

Целью нашего исследования было определение влияния проводимой MAS-селекции по SNP rs313744840 в гене миостатина на экстерьерные характеристики кур пушкинской породы из биоресурсной коллекции Всероссийского научно-исследовательского института генетики и разведения сельскохозяйственных животных (ВНИИГРЖ). В задачи работы входило: проследить динамику частоты аллелей rs313744840 в гене миостатина в популяции пушкинской породы кур в течение ряда лет, проанализировать ассоциации замены rs313744840 в гене миостатина с экстерьерными показателями птицы.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужила ДНК, выделенная из крови кур и петухов экспериментальной популяции пушкинской породы, которую в течение пяти поколений (P1–P5) отбирали по замене rs313744840 в гене *MSTN* и живой массе. Популяция была сформирована на

базе биоресурсной коллекции ВНИИГРЖ «Генетическая коллекция редких и исчезающих пород кур» (Пушкин, Санкт-Петербург).

При рождении цыплят индивидуально помечали. В ходе выращивания проводили их регулярное взвешивание в возрасте 7, 33, 80 и 90 дней. Одновременно вели выбраковку больных или травмированных цыплят. Птицу с желательным генотипом по замене в гене миостатина отбирали в племенное ядро, представители которого в возрасте 330 дней были взвешены и оценены по экстерьерным показателям. Кроме того, в поколениях P2–P4 не применяли отбор кур по массе. В поколении P5 была проведена жесткая выбраковка кур, и в племенное ядро были взяты особи с повышенной интенсивностью роста, высокой живой массой и хорошей яйценоскостью матерей, даже если генотип по замене rs313744840 в гене *MSTN* отличался от желательного. Измеряли следующие параметры: длину корпуса, обхват груди, обхват плюсны, длину кля, длину плюсны, длину бедра, глубину груди, ширину таза, ширину груди в ключицах, угол груди. В качестве контроля была взята популяция кур пушкинской породы из этой же биоресурсной коллекции, которую содержали в аналогичных условиях при групповом разведении.

Кровь для выделения ДНК отбирали у птиц в возрасте 33 дней из вены крыла в микропробирку, содержащую в качестве антикоагулянта 50 мкл 0.5 мМ ЭДТА pH 8.0 (ЭДТА – динатриевая соль этилендиаминтетрауксусной кислоты). До использования образцы хранили при температуре –20 °С. Геномную ДНК выделяли стандартным фенольно-детергентным способом.

Генотипирование одиночного нуклеотидного полиморфизма проводили с помощью метода ПЦР-ПДРФ (метод полимеразной цепной реакции с последующим анализом рестриктивных фрагментов). Инструменты для выявления SNP показаны в табл. 1. Полимеразную цепную реакцию

выполняли по методике, описанной ранее (Mitrofanova et al., 2017).

Для электрофореза использовали 1.5 % агарозные гели, содержащие флуоресцентный краситель бромистый этидий и ТВЕ-буфер (45 мМ трис-борат, 1 мМ ЭДТА). Смесь после рестрикции вносили в кармашки геля. Электрофорез проводили в течение 1 ч при рабочем напряжении 150 В. Сигнал флуоресценции фотографировали в системе гель-документации (Kodak).

На основании генотипирования проводили однофакторный дисперсионный анализ для выявления различий по продуктивным признакам в пакете программ SigmaPlot (версия 12.0.5) и использования критериев Шапиро–Уилка и *t*-критерия Стьюдента.

Различия по экстерьерным показателям между генотипами кур анализировали с применением коррекции дисперсионного анализа на множественное сравнение (All Pairwise Multiple Comparison Procedures).

Результаты

В течение пяти поколений (2012–2016 гг.) в опытной популяции пушкинской породы кур проводили отбор на увеличение частоты аллеля А по замене rs313744840 в гене *MSTN*. В результате отбора за этот период произошло значительное увеличение частоты аллеля А: с 0.11 до 0.50 (табл. 2).

Поскольку критическое значение χ^2 для составляет 3.84, то нарушение равновесия Харди–Вайнберга наблюдалось в поколении P3 из-за избытка гомозигот GG, а в поколении P5 – из-за избытка гетерозигот.

В рамках изучения ассоциации SNP-маркера с мясными качествами у птиц в опытной группе была проведена экстерьерная оценка взрослой птицы в возрасте 330 дней. По результатам оценки поколения P5 проводимая селекция достоверно ($p < 0.001$) увеличила длину корпуса, обхват и глубину груди, длину кля, ширину груди, дли-

Таблица 1. Инструменты для выявления одиночного нуклеотидного полиморфизма

Номер замены	Замена	Температура отжига, °С	Праймеры (3'–5')	Эндонуклеаза	Размер фрагментов, п. н.
rs313744840	A/G	60	aaccaatcgctggttttgac cgttctctgtggctgacta	<i>MspI</i>	297, 260, 37

Таблица 2. Динамика изменения частот генотипов и аллелей по замене rs313744840 в гене *MSTN* при направленном отборе у кур пушкинской породы биоресурсной коллекции

Поколение кур	Показатель	Генотип			Аллель		χ^2
		AA	AG	GG	A	G	
P2, 2013 г.	Поголовье	4	22	113			
	Частота	0.03	0.16	0.81	0.11	0.89	2.41
P3, 2014 г.	Поголовье	32	71	143			
	Частота	0.13	0.29	0.58	0.28	0.72	18.87
P4, 2015 г.	Поголовье	64	135	69			
	Частота	0.24	0.50	0.26	0.49	0.51	0.02
P5, 2016 г.	Поголовье	87	243	90			
	Частота	0.21	0.58	0.21	0.5	0.5	10.34

Таблица 3. Экстерьерная оценка опытного поголовья кур пушкинской породы (популяций P4 и P5) в сравнении с контрольной популяцией

Показатель	Популяция			Уровень достоверности
	P4 (n = 98)	P5 (n = 97)	Контрольная (n = 20)	
Живая масса в 330 дней, г	2430 ± 29 ^{1a}	2707 ± 34 ^{1b}	2500 ± 80 ^{1c}	1a-1b; 1b-1c – p < 0.05
Длина корпуса, см	18.71 ± 0.09 ^{2a}	19.49 ± 0.07 ^{2b}	18.23 ± 0.20 ^{2c}	2a-2b; 2b-2c; 2a-2c – p < 0.001
Обхват груди, см	34.61 ± 0.52 ^{3a}	35.24 ± 0.15 ^{3b}	31.55 ± 0.34 ^{3c}	3a-3c; 3b-3c – p < 0.001
Обхват плюсны, см	4.02 ± 0.03	4.08 ± 0.02	3.85 ± 0.6	нд
Длина плюсны, см	10.33 ± 0.09 ^{4a}	10.64 ± 0.07 ^{4b}	10.15 ± 0.10 ^{4c}	4a-4b; 4b-4c – p < 0.05
Длина бедра, см	10.66 ± 0.80	10.10 ± 0.07	9.77 ± 0.34	нд
Глубина груди, см	11.39 ± 0.08 ^{5a}	12.29 ± 0.08 ^{5b}	11.38 ± 0.12 ^{5c}	5a-5b; 5b-5c – p < 0.001
Ширина таза, см	8.72 ± 0.06 ^{6a}	9.36 ± 0.06 ^{6b}	8.66 ± 0.25 ^{6c}	6a-6b; 6b-6c – p < 0.001
Ширина груди в ключицах, см	7.07 ± 0.06 ^{7a}	7.56 ± 0.06 ^{7b}	6.72 ± 0.08 ^{7c}	7a-7b; 7b-7c – p < 0.001
Угол груди, град.	77.04 ± 0.34 ^{8a}	80.69 ± 0.47 ^{8b}	81.21 ± 1.46 ^{8c}	8a-8b; 8a-8c – p < 0.001
Длина кия, см	11.21 ± 0.07	11.85 ± 0.07 ^{9b}	10.95 ± 0.16 ^{9c}	9b-9c – p < 0.001

Примечание. нд – достоверных различий между группами не обнаружено.

Таблица 4. Экстерьерная оценка опытной популяции кур P5 различных генотипов по rs313744840 в гене *MSTN*

Показатель	Генотип			Уровень достоверности
	AA (n = 34)	AG (n = 48)	GG (n = 9)	
Живая масса в 330 дней, г	2599 ± 44 ^{1a}	2731 ± 59 ^{1b}	2436 ± 117 ^{1c}	1a-1b; 1b-1c – p < 0.05
Длина корпуса, см	19.10 ± 0.11 ^{2a}	19.58 ± 0.10 ^{2b}	19.12 ± 0.16 ^{2c}	2a-2b; 2b-2c – p < 0.05
Длина корпуса лентой, см	21.65 ± 0.13 ^{3a}	22.34 ± 0.14 ^{3b}	21.56 ± 0.28 ^{3c}	3a-3b; 3b-3c – p < 0.05
Косая длина туловища, см	22.01 ± 0.15	22.62 ± 0.18 ^{4b}	21.64 ± 0.43 ^{4c}	4a-4c – p < 0.05
Обхват груди, см	34.71 ± 0.22	35.25 ± 0.26	34.28 ± 0.45	нд
Ширина груди в ключицах, см	7.53 ± 0.09	7.43 ± 0.08	7.01 ± 0.26	нд
Глубина груди, см	12.42 ± 0.17	12.10 ± 0.12	12.03 ± 0.20	нд
Обхват плюсны, см	3.97 ± 0.04	4.02 ± 0.02	3.97 ± 0.6	нд
Длина кия, см	11.66 ± 0.09	11.72 ± 0.11	11.83 ± 0.25	нд
Длина плюсны, см	10.68 ± 0.11	10.56 ± 0.11	10.53 ± 0.31	нд
Длина бедра, см	9.97 ± 0.13	10.06 ± 0.10	9.83 ± 0.19	нд
Длина голени, см	14.38 ± 0.12	14.68 ± 0.10	14.67 ± 0.19	нд
Обхват голени, см	11.89 ± 0.20	12.03 ± 0.13	11.61 ± 0.33	нд
Ширина таза, см	9.34 ± 0.10	9.25 ± 0.10	9.09 ± 0.18	нд
Угол груди, град.	81.06 ± 0.67	80.62 ± 0.69	79.33 ± 1.9	нд

Примечание. нд – достоверных различий между группами не обнаружено.

ну плюсны и ширину таза у кур опытной популяции по сравнению с курами из контрольной группы (табл. 3). Угол груди у кур поколения P5 увеличился по сравнению с курами предыдущего поколения P4, но не отличался от угла груди кур из контрольной популяции.

Анализ различий между генотипами по замене rs313744840 в гене *MSTN* у кур в поколении P5 опытной популяции приведен в табл. 4. Гетерозиготы AG отличались от остальных особей по живой массе и в среднем весили 2731 ± 59 г. Для них показано достоверное увеличение размеров корпуса по трем показателям: длине кор-

пуса циркулем, длине корпуса лентой, косой длине туловища. По признакам глубины груди, ширины груди в ключицах, ширины таза отмечена тенденция к увеличению этих показателей при замене G на A в генотипе.

Обсуждение

В нашей работе ген миостатина у кур был выбран для использования в качестве критерия для отбора. Интерес к его изучению не угасает. Выявляется множество различных аллельных вариантов, определяются взаимосвязи однонуклеотидных замен в этом гене с продуктивными по-

казателями у различных животных (Ye et al., 2007; He et al., 2013; Hope et al., 2013; Tu et al., 2013; Dementeva et al., 2017; Mitrofanova et al., 2017; Rooney et al., 2017). Имеются исследования, подтверждающие ассоциативные связи SNP в районе гена миостатина со скоростью роста молодняка и массой тушки (Dushyanth et al., 2016). Изучение результатов селекции кур по маркерному аллелю гена миостатина у непромышленных пород ранее не проводили. В начале нашей работы такими маркерами выступали несколько SNP в гене миостатина (Дементьева и др., 2018; Митрофанова, Дементьева, 2018), но лишь замена в положении rs313744840 этого гена оказалась эффективной для отбора на увеличение живой массы у птицы. Селекция по маркеру у группы птиц пушкинской породы осуществлялась в течение пяти лет. В результате были достигнуты увеличение живой массы опытного поголовья и сдвиг частоты встречаемости аллеля А с 0.11 до 0.50.

Нарушение равновесия Харди–Вайнберга отмечено в поколении P3 из-за непропорционального отбора гомозигот AA по сравнению с поколением P2, а в поколении P5 – из-за избытка гетерозигот, взятых в племенное ядро по продуктивности. В процессе селекции главными критериями были не только генотип особи, но и воспроизводительные качества матерей (яйценоскость, масса яйца). Возможно, увеличение ширины таза (см. табл. 3) стало следствием отбора на увеличение массы яйца.

Ассоциация SNP-маркера с ростом и развитием в опытной группе привела к изменениям экстерьерного профиля взрослой птицы в возрасте 330 дней. Наибольшей живой массой и длинным корпусом отличались особи с гетерозиготным генотипом и генотипом AA. Для них отмечено достоверное увеличение размеров корпуса по трем показателям: длине корпуса, длине корпуса лентой, косой длине туловища. В результате селекции птица в среднем стала крупнее за счет увеличения количества гетерозиготных особей в популяции с длинным корпусом и большим обхватом груди. Глубина груди и ширина таза возросли благодаря росту частоты аллеля А в опытной популяции птиц по сравнению с курами из контрольной группы. Обнаружена тенденция к увеличению этих показателей при замене G на А в генотипе. Поскольку отбор осуществлялся в течение нескольких лет, это привело к повышению средних показателей живой массы кур. Анализ экстерьерных параметров взрослой птицы показал, что это достигается вследствие увеличения глубины и объема корпуса птицы, а не за счет роста длины конечностей.

Заключение

Таким образом, в опытной популяции пушкинской породы кур на протяжении пяти поколений проведена маркерная селекция на увеличение живой массы, которая достоверно ($p < 0.001$) изменила экстерьерный профиль взрослой птицы (330 дней). Увеличились длина корпуса, обхват и глубина груди, длина килля, ширина груди и ширина таза.

Список литературы / References

Дементьева Н.В., Митрофанова О.В., Кудинов А.А. Эффект различных рационов кормления на результат ассоциативного анализа полиморфизма в гене *MSTN* и роста живой массы у молодняка кур. Междунар. журн. прикл. и фундамент. исследований. 2018;6:145-148. DOI 10.23670/IRJ.2018.72.6.017.

- [Dementeva N.V., Mitrofanova O.V., Kudinov A.A. The effect of different diets of feeding on the result of associative analysis of polymorphism in the *MSTN* gene and growth of live weight in chickens. *Mezhdunarodnyy Zhurnal Prikladnykh i Fundamentalnykh Issledovaniy* = International Journal of Applied and Fundamental Research. 2018;6:145-148. DOI 10.23670/IRJ.2018.72.6.017. (in Russian)]
- Митрофанова О.В., Дементьева Н.В. Влияние различных рационов кормления на ассоциацию полиморфизма в гене *MSTN* и роста живой массы у молодняка петушков пушкинской породы. Молочнохоз. вестник. 2018;3(31):62-70. DOI 10.24411/2225-4269-2018-00021.
- [Mitrofanova O.V., Dementeva N.V. Influence of various diets on association of polymorphism in *MSTN* gene and live weight increase in young cockerels of pushkin breed. *Molochno Khozyaystvenny Vestnik* = Dairy Farming Journal. 2018;3(31):62-70. DOI 10.24411/2225-4269-2018-00021. (in Russian)]
- Baron E.E., Wenceslau A.A., Alvares L.E., Nones K., Ruy D.C., Schmidt G., Zanella E., Coutinho L., Ledur M.C. High level of polymorphism in the *Myostatin* chicken gene. In: Proc. of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, August 19–23, 2002. Montpellier, France. 2002;19-23.
- Boschiero C., Moreira G., Gheyas A., Godoy T., Gasparin G., Mariani P., Paduan M., Cesar A., Ledur M., Coutinho L. Genome-wide characterization of genetic variants and putative regions under selection in meat and egg-type chicken lines. *BMC Genomics*. 2018;19(83):1-18. DOI 10.1186/s12864-018-4444-0.
- Collard B., Jahufer M., Brouwer J., Pang E. An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica*. 2005; 142:169-196. DOI 10.1007/s10681-005-1681-5.
- Cruz V., Schenkel F., Savegnago R., Grupioni N., Stafuzza N., Sargolzaei M., Ibelli A., Peixoto J., Ledur M., Munari D. Association of apolipoprotein B and adiponectin receptor 1 genes with carcass, bone integrity and performance traits in a paternal broiler line. *PLoS One*. 2015;10(8):e0136824. DOI 10.1371/journal.pone.0136824.
- Dementeva N., Mitrofanova O., Tyshchenko V., Terletskiy V., Yakovlev A. The rate of weight gain and productivity of a chicken broiler cross with various polymorphic types of the myostatin gene. *Russ. J. Genet.: Appl. Res.* 2017;7(1):1-5. DOI 10.1134/S207905971701004X.
- Dushyanth K., Bhattacharya T.K., Shukla R., Chatterjee R.N., Sitaramma T., Paswan C., Guru Vishnu P. Gene expression and polymorphism of *Myostatin* gene and its association with growth traits in chicken. *Anim. Biotechnol.* 2016;27(4):269-277. DOI 10.1080/10495398.2016.1182541.
- Fornari M., Zanella R., Ibelli A., Fernandes L., Cantao M., Thomaz-Soccol V., Ledur M., Peixoto J. Unraveling the associations of osteoprotegerin gene with production traits in a paternal broiler line. *SpringerPlus*. 2014;3(682). DOI 10.1186/2193-1801-3-682.
- Grupioni N., Stafuzza N., Carvajal A., Ibelli A., Peixoto J., Ledur M., Munari D. Association of *RUNX2* and *TNFSF11* genes with production traits in a paternal broiler line. *Genet. Mol. Res.* 2017;16(1). DOI 10.4238/gmr16019443.
- Guo X., Fang Q., Ma C., Zhou B., Wan Y., Jiang R. Whole-genome resequencing of Xishuangbanna fighting chicken to identify signatures of selection. *Genet. Sel. Evol.* 2016;48(62). DOI 10.1186/s12711-016-0239-4.
- He Y.L., Wu Y.H., Quan F.S., Liu Y.G., Zhang Y. Comparative analysis of myostatin gene and promoter sequences of Qinchuan and Red Angus cattle. *Genet. Mol. Res.* 2013;12(3):3398-3406. DOI 10.4238/2013.September.4.6.
- Hope M., Haynes F., Oddy H., Koohmaraie M., Al-Owaimer A., Geesink G. The effects of the myostatin g+6723G>A mutation on carcass and meat quality of lamb. *Meat Sci.* 2013;95(1):118-122. DOI 10.1016/j.meatsci.2013.03.029.
- Hu W., Chen S., Zhang R., Liu Y. Single nucleotide polymorphisms in the upstream regulatory region alter the expression of myostatin. *In Vitro Cell. Dev. Biol. Anim.* 2013;49(6):417-423. DOI 10.1007/s11626-013-9621-5.

- Khlestkina E.K. Molecular markers in genetic studies and breeding. Russ. J. Genet.: Appl. Res. 2014;4(3):236-244. DOI 10.1134/S2079059714030022.
- Li H., Zhu W., Chen K., Song W., Shu J., Han W. Associations between GHR and IGF-1 gene polymorphisms, and reproductive traits in Wenchang chickens. Turk. J. Vet. Anim. Sci. 2008;32(4):281-285.
- Mitrofanova O., Dementeva N., Krutikova A., Yurchenko O., Vakhrameev A., Terletskiy V. Association of polymorphic variants in *MSTN*, *PRL*, and *DRD2* genes with intensity of young animal growth in Pushkin breed chickens. Cytol. Genet. 2017;51(3):179-184. DOI 10.3103/S0095452717030082.
- Rooney M.F., Porter R.K., Katz L.M., Hill E.W. Skeletal muscle mitochondrial bioenergetics and associations with myostatin genotypes in the Thoroughbred horse. PLOS One. 2017;12(11):e0186247. DOI 10.1371/journal.pone.0186247.
- Smaragdov M.G. Genomic selection as a possible accelerator of traditional selection. Russ. J. Genet. 2009;45(6):633-636. DOI 10.1134/S1022795409060015.
- Sun Y., Liu R., Zhao G., Zheng M., Sun Y., Yu X., Li P., Wen J. Genome-wide linkage analysis identifies loci for physical appearance traits in chickens. G3 (Bethesda). 2015;5(10):2037-2041. DOI 10.1534/g3.115.020883.
- Tu P.-A., Lo L.-L., Chen Y.-C., Hsu C.-C., Shiau J.-W., Lin E.-C., Wang P.-H. Polymorphisms in the promoter region of *myostatin* gene are associated with carcass traits in pigs. J. Anim. Breed. Genet. 2013;131(2):116-122. DOI 10.1111/jbg.12053.
- Ye X., Brown S., Nones K., Coutinho L., Dekkers J., Lamont S. Associations of myostatin gene polymorphisms with performance and mortality traits in broiler chickens. Genet. Sel. Evol. 2007;39(1):73-89. DOI 10.1051/gse:2006029.
- Zhang G., Fan Q., Zhang T., Wang J., Wang W., Xue Q., Wang Y. Genome-wide association study of growth traits in the Jinghai Yellow chicken. Genet. Mol. Res. 2015;14(4):15331-15338.
- Zhang G., Zhang L., Wei Y., Wang J., Ding F., Dai G., Xie K. Polymorphisms of the myostatin gene and its relationship with reproduction traits in the Bian chicken. Anim. Biotechnol. 2012;23(3):184-193. DOI 10.1080/10495398.2012.681411.

ORCID ID

N.V. Dementeva orcid.org/0000-0003-0210-9344
A.B. Vakhrameev orcid.org/0000-0001-5166-979X
T.A. Larkina orcid.org/0000-0002-7764-1338
O.V. Mitrofanova orcid.org/0000-0003-4702-2736

Благодарности. Исследование выполнено в рамках государственного задания АААА-А18-118021590138-1 с использованием популяций кур из биоресурсной коллекции ЦКП «Генетическая коллекция редких и исчезающих пород кур» (ВНИИГРЖ, Санкт-Петербург, Пушкин). Авторы выражают благодарность О.П. Юрченко, создателю пушкинской породы кур, за предоставленную возможность использовать эту породу в исследованиях.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 01.11.2018. После доработки 05.06.2019. Принята к публикации 10.06.2019.