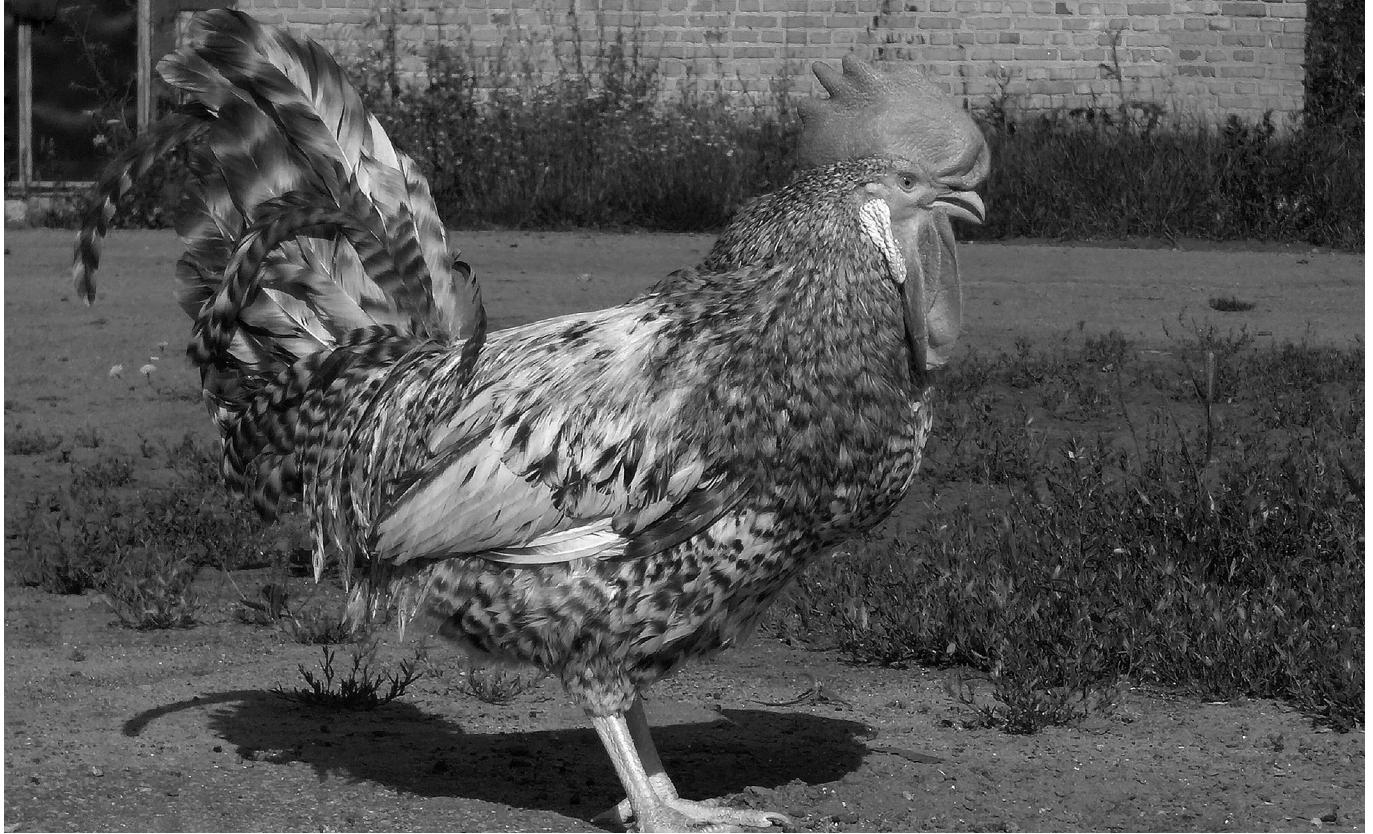


УДК 636.52/. 58:575 : 636.592.082

**Р.О. КУЛІБАБА**, кандидат сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник,  
**Ю.В. ЛЯШЕНКО**, кандидат сільськогосподарських наук  
Державна дослідна станція птахівництва НААН



## Динаміка генетичної структури популяції курей породи бірківська барвіста за локусами кількісних ознак

*У статті викладений аналіз динаміки генетичної структури популяції курей породи бірківська барвіста за локусами кількісних ознак (PRL, GH, TGF-В2, TGF-В3, PIT-1). Визначено частоти генотипів та алелів за локусами пролактину, гормону росту, трансформуючого ростового фактору В2 та В3, гіпофізарно-специфічного фактору транскрипції 1. Показано, що в низці поколінь зберігається високий рівень генетичної мінливості за кожним із локусів. З'ясовано, що використання традиційних селекційно-генетичних методів не призводить до збільшення частоти бажаних алелів у популяції.*

*Поліморфізм, локус, рестрикція, кури, популяція*

Сучасний стан селекційних програм у світовому птахівництві є одним з найбільш розвинутих у тваринницькій галузі. Насамперед, це обумовлено зростаючими потребами населення в білковій їжі тваринного походження, найбільш придатним джерелом якого є птиця [3, 6].

У світовій практиці промислового птахівництва існує два основних напрямки в селекції курей: породи для м'ясного виробництва, і породи, які розводять для отримання яєць. Такий розподіл пов'язаний перш за все з існуванням

негативної генетичної кореляції між ростом і репродуктивними якістьми курей. У країнах з перехідною економікою існує попит на птицю з комбінованим типом продуктивності (м'ясо-яєчна), який має середні показники за виходом м'яса та продукції яєць, що загалом задовольняє потреби присадибних і дрібнотоварних фермерських господарств.

У цій статті мова йде про нові для України методи селекційної роботи в птахівництві, які базуються на ДНК-технологіях і дозволяють істотно підвищити її ефек-

тивність. Основні господарсько-корисні ознаки тварин мають полігенну природу [10]. Більшість таких ознак характеризується широкою варіабельністю експресії генів і перебувають у локусах QTL (Quantitative Trait Loci – локуси кількісних ознак). Ці локуси поліморфні та асоційовані з варіаціями фенотипних проявів ознак, таких як несучість, маса тіла й т.п. [8]. Характеристика ділянок хромосом, що несуть QTL, може бути застосована в MAS (Marker Assisted Selection – маркерасоційована селекція) з метою залучення в селекційний процес бажаних алельних варіантів генів.

Для домашньої курки ідентифіковані QTL багатьох ознак, включаючи ріст, ефективність годівлі, якість тушки і яєць, вміст внутрішнього жиру, стійкість до хвороби Марекка та ін. [14]. Реалізація MAS вимагає знання асоціації маркерів з ознаками, обумовленими QTL, а також дослідження нових генів-кандидатів для QTL [11]. На сьогоднішній день відомо ряд генів, продукти яких беруть участь у регуляції функцій росту й диференціації клітин і у такий спосіб безпосередньо пов'язані з продуктивністю птиці. До них відносяться гени, що кодують регуляторні білки, такі як гормон росту, пролактин, гени сімейства трансформуючих ростових факторів  $\beta$  (TGF- $\beta$ ), гіпофізарно-специфічного фактору транскрипції 1 (PIT-1), інсуліноподібного ростового фактору I (IGF-I) та ін. [7, 15].

Завдання дослідника полягає у вивченні поліморфізму окремо взятого гену, зв'язку його алельних варіантів з господарськими ознаками конкретної породи курей з метою визначення молекулярних маркерів для MAS.

**Метою досліджень** є аналіз динаміки генетичної структури популяції однієї з порід курей української селекції яєчного напрямку продуктивності за 7 поліморфними маркерами, що пов'язані з QTL. В якості QTL обрані гени пролактину (PRL), гормону росту (GH), трансформуючого ростового фактору  $\beta 2$  (TGF- $\beta 2$ ), трансформуючого ростового фактору  $\beta 3$  (TGF- $\beta 3$ ) та гіпофізарно-специфічного фактору транскрипції 1 (PIT-1).

Нас цікавили можливі зміни в частотах алелів і генотипів у популяції курей, що перебуває під постійним впливом штучного добору в межах селекційно-плеємної роботи на підтримку високої яєчної продуктивності курей. Інакше кажучи, визначити якою мірою добів за фенотиповими ознаками відбивається на зміні частот алелів цільових генів, експресія яких пов'язана із продуктивними показниками курей.

**Матеріал і методи досліджень.** Дослідження проводили в лабораторії профілактики захворювань птиці та молекулярної діагностики Державної дослідної станції птахівництва Національної академії аграрних наук України.

Для проведення досліджень була використана птиця української селекції – кури яєчного напрямку продуктивності лінії А породи бірківська барвіста (n=100), популяції 2011 й 2013 років. Курей утримували в умовах експериментальної ферми «Збереження державного генофонду птиці» ДДСП НААН. Як джерело ДНК використали кров, яку відбирали із гребеня за допомогою скарифікатора на стерильний фільтрувальний папір. Кожен зразок підсушували, маркували та індивідуально упаковували для запобігання контамінації. Виділення ДНК із дослідних зразків

проводили з використанням комерційного набору реагентів «ДНК-Сорб-В» («Амплісенс», Росія). Ефективність виділення ДНК визначали за допомогою електрофорезу в 0,7% агарозному гелі при 200 V протягом 5 хв.

Поліморфізм гену пролактину визначали за наявності інсерції розміром 24 п.н. у промоторній ділянці гену (24 indel) та за транзицією цитозину в тимін у положенні 2402 (C-2402T); ген гормону росту – за MspI-поліморфізмом у першому інтроні (GH1-MspI), SacI-поліморфізмом – у четвертому інтроні (GH4-SacI); ген трансформуючого ростового фактору  $\beta 2$  – RsaI-поліморфізмом у положенні -640 (транзиція T/C); ген трансформуючого ростового фактору  $\beta 3$  – BslI-поліморфізмом у четвертому інтроні (трансверсія C/A у положенні 2833); ген гіпофізарно-специфічного фактору транскрипції – за наявністю інсерції в 57 п.н. (57 bp indel) у другому інтроні.

Для проведення ампліфікації використовували наступні олігонуклеотиди:

- PRL (24 indel) – 5'-tttaatatgttggtgaagagaca-3' і 5'-atgccactgatcctcgaaaactc-3' [4];
- PRL (C-2402T) – 5'-agaggcagcccaggcattttac-3' і 5'-cctgggtctggttgaaatt-3' [4];
- GH (1 інтрон) – 5'-atccccaggcaaacatcctc-3' і 5'-cctcgacatccagctcacat-3' [9];
- GH (4 інтрон, SacI) – 5'-ctaaaggacctggaagaaggg-3' і 5'-aacttgtcgtagtggtctg-3' [13, 16];
- TGF- $\beta 2$  – 5'-gcataggttcagtgaag-3' й 5'-tgacagaagctcaagcc-3' [5];
- TGF- $\beta 3$  – 5'-tcaggcagtagagggtgt-3' й 5'-gccactggcaggattctcac-3' [7].
- PIT-1 – 5'-gtcaaggcaaatattctgtacc-3' й 5'-tgcatttaattggctctg-3' [15].

ПЦР проводили за допомогою реагентів DreamTaq PCR Master Mix (Thermo Scientific) з використанням програмованого термоциклера «Терцик» («ДНК-технологія», Росія) за відповідними програмами: 1 цикл – денатурація 94 °C 5 хв.; 35 циклів – денатурація 94 °C 45 с, віджиг (54 °C PRL (24 indel), 62 °C PRL (C-2402T), 55 °C GH (1 інтрон), 56 °C GH (4 інтрон), 52 °C TGF-  $\beta 2$ , 64 °C TGF-  $\beta 3$ , 58 °C PIT-1) 45 с, елонгація 72 °C 60 с; 1 цикл – фінальна елонгація 72 °C 10 хв. Обсяг реакційної суміші складав 20  $\mu$ L, концентрація праймерів – 0,2  $\mu$ M для всіх локусів відповідно.

Обробку ампліфікованих фрагментів ендонуклеазами рестрикції проводили відповідно до інструкцій виробника (FastDigest, Thermo Scientific). Продукти рестрикції розділяли в 1,5% агарозному гелі за напруги 150 V протягом 40 хв. Продукти ампліфікації, у випадку з інсерцією в локусі пролактину та гіпофізарно-специфічного фактору транскрипції 1, розділяли в 3% агарозному гелі. Візуалізацію проводили з використанням бромистого етидію в ультрафіолетовому спектрі. Розмір фрагментів визначали з використанням маркерів молекулярних мас M-50 і M-100.

Генотипування особин за кожним із локусів проводили за допомогою зіставлення довжин ампліфікованих/рестрикційних фрагментів на електрофореграмах.

PRL (24 indel) – алель I містить інсерцію розміром 24 п.н., у той час як алель D не містить. Генотип I/I представлений на електрофореграмі фрагментом розміром 154 п.н.; D/D ~ 130 п.н.; I/D ~ 130 та 154 п.н.



PRL (C-2402T) – алель С містить у своєму складі три сайти рестрикції для AluI (два мономорфних і один поліморфний), алель Т – два. Генотип С/С представлений на електрофореграмі у вигляді фрагментів розміром 160, 144, 81 та 54 п.н.; Т/Т – 304, 81 та 54 п.н.; С/Т – 304, 160, 144, 81 та 54 п.н. Кодування алелей визначається наявністю цитозину або тиміну в сайті рестрикції.

GH (1 інтрон) – три можливих алеля. Для алеля А характерна наявність одного сайту рестрикції, для алеля В – двох, С – трьох. Генотип А/А представлений на електрофореграмі фрагментами розміром 539 і 237 п.н.; В/В – 392, 237 та 147 п.н.; С/С – 267, 237, 147 та 125 п.н.; А/В – 539, 392, 237 та 147 п.н.; А/С – 539, 267, 237, 147 та 125 п.н.; В/С – 392, 267, 237, 147 та 125 п.н.

GH (4 інтрон, Sacl) – у наявності два алеля – А й В. Алель А містить у своєму складі два сайти рестрикції для Sacl (поліморфний і мономорфний сайти), алель В – один (мономорфний сайт). Генотип А/А представлений на електрофореграмі фрагментами розміром 584, 440 та 144 п.н.; В/В – 1024 і 144 п.н.; А/В – 1024, 584, 440 та 144 п.н.

TGF-β2 (транзиція Т/С у положенні -640) – у наявності два алеля L і В. Розмір ампліфікованого фрагменту становить 284 п.н. Алель В у гомозиготному стані представлений на електрофореграмі у вигляді фрагментів ДНК розміром 100 і 184 п.н.; алель L у гомозиготному стані – 284 п.н.; гетерозиготи В/L – 100, 184 і 284 п.н.

TGF-β3 (трансверсія С/А у положенні 2833, четвертий інтрон) – у наявності також два алеля L і В. Розмір ампліфікованого фрагменту становить 294 п.н. Генотип В/В представлений на електрофореграмі у вигляді фрагментів ДНК розміром 125, 75, 74 і 20 п.н.; L/L – 145, 75 і 74 п.н.; В/L – 145, 125, 75, 74 та 20 п.н. відповідно [4].

PIT-1 – на електрофореграмі представлені фрагменти розміром: 387 п.н., що вказує на генотип I/I; 330 п.н. – D/D. Гетерозиготні особини I/D представлені комбінацією обох варіантів – 387 й 330 п.н. відповідно.

На основі отриманих даних розраховували фактичний (O) і теоретичний (E) розподіл генотипів, частоти алелів,



відповідність генетичній рівновазі популяції за Харді-Вайнбергом методом  $\chi^2$ , фактичну (Ho) і теоретичну (He) гетерозиготність, ефективне число алелів (ne), індекс фіксації Райта (Fis) відповідно до загальноприйнятих методик [2, 12].

**Результати досліджень.** Як відомо, еволюція – це зміни генетичної структури популяцій у часі. Тому вивчення динаміки зміни частот алелів у дослідних популяціях відноситься до однієї з першочергових завдань еволюційної біології. Більше того, вивчення динаміки частот алелів і генотипів на рівні ДНК (ДНК-маркери) дозволяє оцінити

### 1. Частоти генотипів за поліморфними локусами в дослідній популяції курей за даними 2011 і 2013 років

Локус	2011 р.						2013 р.						
	генотипи												
PRL 24 indel	I/I	I/D	D/D				I/I	I/D	D/D				
	0,50	0,46	0,04				0,52	0,38	0,1				
PRL C-2402T	C/C	C/T	T/T				C/C	C/T	T/T				
	0,52	0,45	0,03				0,52	0,38	0,1				
GH1-Mspl	A/A	B/B	C/C	A/B	A/C	B/C	A/A	B/B	C/C	A/B	A/C	B/C	
	0,42	0,06	0,02	0,20	0,30	0	0,46	0,04	0,02	0,26	0,14	0,08	
GH4-Sacl	A/A		A/B			B/B		A/A		A/B		B/B	
	0,20		0,56			0,24		0,42		0,44		0,14	
TGF-β2	B/B		B/L			L/L		B/B		B/L		L/L	
	0,45		0,41			0,14		0,34		0,52		0,14	
TGF-β3	B/B		B/L			L/L		B/B		B/L		L/L	
	0,08		0,30			0,62		0,04		0,26		0,7	
PIT-1	I/I		I/D			D/D		I/I		I/D		D/D	
	0,24		0,53			0,23		0,22		0,36		0,42	

**2. Розподіл частот алелів за поліморфними локусами в дослідній популяції курей за даними 2011 і 2013 років**

Локус	2011 р.			$\chi^2$	2013 р.			$\chi^2$
	алелі, частоти				алелі, частоти			
PRL 24 indel	I	D		2,78	I	D		1,05
	0,73	0,27			0,71	0,29		
PRL C-2402T	C	T		3,39	C	T		1,05
	0,75	0,25			0,71	0,29		
GH1-Mspl	A	B	C	12,91	A	B	C	2,13
	0,67	0,16	0,17		0,66	0,21	0,13	
GH4-Sacl	A		B	0,74	A		B	0,2
	0,48		0,52		0,64		0,36	
TGF- $\beta$ 2	B		L	0,86	B		L	0,69
	0,65		0,35		0,6		0,4	
TGF- $\beta$ 3	B		L	2,32	B		L	0,617
	0,23		0,77		0,17		0,83	
PIT-1	I		D	0,303	I		D	6,25
	0,51		0,49		0,4		0,6	

ефективність селекційного процесу, дає можливість відповісти на запитання – чи достатнім є використання класичних методів селекції, заснованих на оцінці особин за фенотипом для одержання чистолінійної птиці (тварин)? Або, інакше кажучи, чи збільшуються в селекційних популяціях частоти бажаних алелів/генотипів, пов'язаних з господарсько-корисними ознаками? Вивчення динаміки генетичної структури за цільовими поліморфними локусами дозволяє також проводити аналіз дії мікроеволюційних процесів у штучних популяціях тварин під впливом факторів добору, дрейфу генів та ін.

У результаті проведених досліджень у популяції курей породи бірківська барвіста 2011 й 2013 років за кожним із локусів спостерігалася картина, що представлена в таблиці 1.

Аналіз розподілу частот генотипів у дослідних популяціях курей за локусом пролактину свідчить, що для обох генерацій властива переважна більшість гомозиготних особин з генотипами I/I (24 indel) та C/C (C-2402T), яка становила 50–52% (табл. 1). Слід зазначити, що саме алелі I та C мають позитивний кореляційний зв'язок з ячною продуктивністю [1], а частота «високопродуктивних» алелів на рівні 0,74 (2011 р.) – 0,71 (2013 р.) підтверджує яєчний тип продуктивності дослідженої лінії курей.

Істотних змін за рівнем частот алелів у локусах пролактину за 2 покоління добору не відбулося (табл. 2). Спостерігався деякий перерозподіл частот гетерозиготних генотипів, яких на 7–8% було менше у 2013 р., що відповідно відбулось на незначному збільшенні кількості гомозиготних особин, зокрема і за «непродуктивними» алелями D і T. Проте вказані відмінності знаходились в межах статистичної похибки, про що свідчить відсутність відхилення від розподілу Харді-Вайнберга ( $\chi^2=1,05-3,39$ ,  $P>0,05$ , див. табл. 2).

Аналіз поліморфізму в гормоні росту виявив найвищий відсоток особин, які несуть алель A (GH1-Mspl). Частота цього алеля в дослідних популяціях майже не відрізнялась (0,67 і 0,66 відповідно, табл. 2). Алелі B і C зустрічалися

значно рідше, переважно в гетерозиготних генотипах (25% у 2011 р., 28% у 2013 р.). Низька частота гомозигот за участю цих алелів і повна відсутність генотипів B/C у 2011 році відбулася на відхиленні від теоретично очікуваних частот генотипів за Харді-Вайнбергом ( $\chi^2=12,9$ ;  $P<0,01$ ). За GH4-Sacl поліморфізмом спостерігався деякий перерозподіл у частотах алелів у бік підвищення частки алеля A (на 16% порівняно з 2011 роком). Ураховуючи існуючий зв'язок генотипів A/B з підвищеною ячною продуктивністю у курей цієї породи, кількість гетерозиготних генотипів за два покоління селекційно-плеєнної роботи зменшилась на 12%, а гомозигот за алелем A стало більше на 22%.

У локусах генів сімейства трансформуючих ростових факторів  $\beta$  частоти алелів і генотипів у досліджених генераціях істотно не змінилися. Для TGF- $\beta$ 2 частка алеля B у 2011–2013 роках складала 0,65–0,60, для TGF- $\beta$ 3 – 0,77–0,83 відповідно. Порушень у розподілі генотипів у межах досліджених генерацій не виявлено.

Функції гіпофізарно-специфічного фактору транскрипції безпосередньо пов'язані з функціонуванням генів гормону росту і пролактину, що робить PIT-1 перспективним для вивчення взаємозв'язку різних генотипів із продуктивними ознаками. Аналіз зазначеного поліморфізму в популяції курей бірківська барвіста свідчить, що в генерації 2013 року частка алеля D (делеція 57 п.н.) підвищилась на 11% за рахунок збільшення гомозиготних особин з генотипом D/D і, відповідно, зменшення частки гетерозигот. Причиною такого ексцесу гомозиготних особин ( $Fis=0,25$ ; див. табл. 3), який за рівнем  $\chi^2$  (тест на відповідність розподілу Харді-Вайнберга) вважається достовірним, могли бути такі фактори як похибка вибірки при плеєнній роботі з популяцією, так і дрейф генів.

Подібного роду відхилення в частотах алелів, які виникають на фоні відсутності порушень рівноваги в розподілі генотипів (PIT-1,  $\chi^2=0,303$  у 2011 р.) попередньої генерації, є не поодиноким випадком (виключенням з правил), а цілком закономірним явищем для штучних популяцій. Обме-

**3. Основні генетико-популяційні характеристики курей породи бірківська барвіста в 2011 р. та 2013 р.**

Локус	2011				2013			
	показники							
	Ho	He	Fis	ne	Ho	He	Fis	ne
PRL 24 indel	0,46	0,394	-0,17	1,65	0,38	0,412	0,08	1,7
PRL C-2402T	0,45	0,375	-0,20	1,60	0,38	0,412	0,08	1,7
GH1-Mspl	0,50	0,490	-0,02	1,96	0,48	0,503	0,05	2,01
GH4-Sacl	0,56	0,490	-0,14	1,96	0,44	0,461	0,05	1,86
TGF-β2	0,41	0,455	0,099	1,83	0,52	0,480	-0,08	1,92
TGF-β3	0,30	0,354	0,153	1,55	0,26	0,282	0,08	1,39
PIT-1	0,53	0,499	-0,06	1,99	0,36	0,480	0,25	1,92

жена кількість особин, порушення співвідношення самців і самок при відтворенні, штучний добір – ось той неповний перелік факторів, які не дозволяють використовувати тест на відповідність розподілу Харді-Вайнберга у якості прогнозу стабільності відтворення існуючих частот алелів і генотипів у наступній генерації.

Серед показників, які традиційно використовують для характеристики генетичної структури популяцій були розраховані коефіцієнти фактичної (Ho) і теоретичної (He) гетерозиготності, коефіцієнт фіксації Райта (Fis) та ефективне число алелів (ne) (табл. 3).

Коефіцієнти фактичної гетерозиготності проаналізовані за кількістю гетерозиготних особин. Середній рівень Ho за всіма локусами у 2011 році був незначно вище порівняно

з 2013 роком (0,46 і 0,40 відповідно). Показник He в середньому залишався на рівні 0,44 для обох генерацій. Аналіз знаку й величини показника Fis свідчить, що в популяції курей 2011 року в цілому спостерігався незначний ексцес гетерозиготних особин (5%) порівняно з очікуваним рівнем, в той час як у 2013 році було більше гомозиготних за дослідженими алелями особин (7%). Однак на основі відсутності достовірних відмінностей від розподілу Харді-Вайнберга (у 12 випадках із 14) виявлені зміни в співвідношенні генотипів можна віднести лише до тенденцій.

Щодо показника ne, який використовують для оцінки поліморфізму окремо взятого локусу [Меркур'єва], порівнювані генерації у середньому за дослідними локусами істотно не відрізнялися (ne=1,79 в обох випадках). Серед окремо взятих локусів найвищим рівнем поліморфізму серед двохалельних характеризувався PIT-1 (ne =1,99 у 2011 р. і 1,92 у 2013 р.), найнижчим – TGF-β3 (ne =1,55 і 1,39 відповідно).

Таким чином, за деяким винятком (GH4-Sacl), розподіл частот алелів і генотипів за кожним із досліджених маркерів має незначні коливання за умови відповідності стану генетичної рівноваги за Харді-Вайнбергом. Однак, необхідно мати на увазі, що дослідна популяція курей належить до штучних популяцій, що, в свою чергу, накладає певні обмеження на трактування генетичних даних. Загалом можна відмітити, що проведений штучний добір за фенотиповими ознаками суттєвим чином не змінив співвідношення частот алелів і не призвів до збільшення частоти бажаних, пов'язаних з підвищеними продуктивними показниками, алелів у популяції. Все це свідчить про необхідність доповнення методів класичної селекції сучасними молекулярно-генетичними підходами, які базуються на використанні ДНК-маркерів, що з успіхом використовуються в більшості розвинутих країн світу.

**ВИСНОВКИ**

1. У дослідній популяції курей породи бірківська барвіста в ряду поколінь спостерігається високий рівень генетичної мінливості за локусами кількісних ознак (гени пролактину, гормону росту, трансформуючого ростового фактору β2, трансформуючого ростового фактору β3 та гіпофізарно-специфічного фактору транскрипції 1).

2. Використання класичних методів селекційно-племінної роботи не призводить до підвищення частот бажаних





них алелів, пов'язаних з основними господарськи корисними ознаками.

3. Умови відтворення тварин у штучних популяціях накладають певні обмеження на використання поняття генетичної рівноваги для прогнозування розподілу частот алелів та генотипів у наступних генераціях. ■

**В статтє изложен анализ динамики генетической структуры популяции кур породы борковская барвистая по локусам количественных признаков (PRL, GH, TGF-β2, TGF-β3, PIT-1). Определены частоты генотипов и аллелей по локусам пролактина, гормона роста, трансформирующего ростового фактора β2 и β3, гипофизарно-специфического фактора транскрипции 1. Показано, что в ряде поколений сохраняется высокий уровень генетической изменчивости по каждому из локусов. Выяснено, что использование традиционных селекционно-генетических**

**методов не приводит к увеличению частоты желательных аллелей в популяции.**

*Полиморфизм, локус, рестрикция, куры, популяция*

**The article describes the analysis of the dynamics of population genetic structure of Borkovskaya Barvystaya chicken breed by quantitative trait loci (PRL, GH, TGF-β2, TGF-β3, PIT-1). The genotypic and allelic frequencies for prolactin, growth hormone, transforming growth factor β2 and β3 and pituitary-specific transcription factor 1 gene was calculated. It was shown that a number of generations kept the high level of genetic variability for each of the loci. It was found that the use of traditional breeding and genetic techniques did not lead to the increase of the desired alleles frequencies in a population.**

*Polymorphism, locus, restriction, chickens, population*

## Література

- Кулибаба Р.А. Связь функционального полиморфизма целевых генов (PRL, GH, GHR) с продуктивными признаками яичных кур украинской селекции / Р.А. Кулибаба // Генетика и разведение животных. – 2015. – № 3. – С. 75–80.
- Меркурьева Е.К. Генетические основы селекции в скотоводстве / Е.К. Меркурьева. – М.: Колос, 1977. 240 с.
- Arthur J.A. Industrial perspective on problems and issues associated with poultry breeding / J.A. Arthur, G.A.A. Albers // Poultry genetics, breeding and biotechnology. – Wallingford: UK, CABI Publishing, 2003. – P. 1–12.
- Association of polymorphisms in the promoter region of chicken prolactin with egg production / J.-X. Cui, H.-L. Du, Y. Liang [et al.] // Poultry Science. – 2006. – Vol. 85. – P. 26–31.
- Chicken quantitative trait loci for growth and body composition associated with transforming growth factor-β genes / H. Li, N. Deeb, H. Zhou [et al.] // Poultry science. – 2003. – Vol. 82. – P. 347–356.
- De Koning D.J. Marker-assisted selection in Poultry / D.J. De Koning, P.M. Hocking // Marker Assisted Selection-Current Status and Future Perspectives in Crops, Livestock, Forestry and Fish, Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy. – 2007. P. 185 – 198.
- Enayati B. Genomic growth hormone, growth hormone receptor and transforming growth factor β-3 gene polymorphism in breeder hens of Mazandaran native fowls / B. Enayati, G. Rahimi-Mianji // African Journal of biotechnology. – 2009. – Vol. 8 (14). – P. 3154–3159.
- Fulton J.E. Molecular genetics in a modern poultry breeding organization / J.E. Fulton // World's Poultry Sci. J. – 2008. – Vol. 64. – P. 171–176.
- Ip S.C.Y. Genomic growth hormone gene polymorphisms in native Chinese chickens / S.C.Y. Ip, X. Zhang, F.C. Leung // Exp Biol Med. – 2001. – Vol. 226 (5). – P. 458–462.
- Khlestkina E.K. Molecular markers in genetic studies and breeding / E.K. Khlestkina // Russ J. Genetics. – 2014. – Vol. 4(3). – P. 236–244.
- Malek M. Association of INOS, TRAIL, TGF-β2, TGF-β3, and Igl genes with response to Salmonella enteritidis in poultry / M. Malek, S.J. Lamont // Genet. Sel. Evol. – 2003. – Vol. 35. – P. 99–111.
- Nei M. Estimation of fixation indices and gene diversities / M. Nei, R.K. Chesser // Ann. Hum. Genet. – 1983. – Vol. 47. – P. 253–259.
- New variations in intron 4 of growth hormone gene in Chinese native chickens / Q. Nie, S.C. Ip, X. Zang [et al.] // The journal of heredity. – 2002. – Vol. 93 (4). – P. 277–279.
- Resistance to Marek's disease virus in White Leghorn chickens: effects of avian leukosis virus infection genotype, reciprocal mating, and major histocompatibility complex / S.Weigend, S. Matthers, J. Solkner [et al.] // Poultry Science. – 2001. – Vol.80. – P. 1064 – 1072.
- Rodbari Z. Identification of a single nucleotide polymorphism of the pituitary-specific transcriptional factor 1 (Pit 1) gene and its association with body composition trait in Iranian commercial broiler line / Z. Rodbari, M. Alipanach, H.R. Seyedabadi, C. Amirinia // African journal of biotechnology. – 2011. – Vol. 10, № 60. – P. 12979–12983.
- Trait association of genetic markers in the growth hormone and the growth hormone receptor gene in a white leghorn strain / X.P. Feng, U. Kuhnlein, S.E. Aggrey [et al.] // Poultry science. – 1997. – Vol.76. – P. 1770–1775.