

СТРУКТУРА STR-АЛЛЕЛОФОНДА ПОПУЛЯЦИИ БЫКОВ ХОЛМОГОРСКОЙ ПОРОДЫ БАНКА КРИОКОНСЕРВИРОВАННОГО СЕМЕНИ, СОХРАНЕННОГО В РЕСПУБЛИКЕ КОМИ

© 2025 г. В. С. Матюков¹*, А. С. Лейченко¹, Я. А. Жариков¹, С. В. Николаев¹

¹Институт агробиотехнологий Федерального исследовательского центра Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, 167023 Россия

*e-mail: nipti38mail.ru

Поступила в редакцию 03.07.2024 г.

После доработки 30.09.2024 г.

Принята к публикации 07.10.2024 г.

Исследовали полиморфизм микросателлитов у 162 чистопородных быков печорского типа холмогорской породы, холмогорской и голштинской пород, а также холмогоро-голштинских помесей. По 15 локусам микросателлитов выявили 132 аллеля, или 8.8 в среднем на локус. Из общего числа аллелей 78 (59.1%), или в среднем 5.2 аллеля на локус, встречались с частотами более 0.1 хотя бы в одной из групп быков разной генеалогии и породности. 21 аллель в 13 локусах встречался с частотами 0.15 и выше независимо от породы, генеалогии и породности группы. Наибольшее число аллелей, выявили в группах печоро-холмогоро-голштинских и холмогоро-голштинских помесей. Максимальную генетическую дистанцию установили между кроссированными печоро-холмогорскими быками и быками голштинской породы ($D_N = 0.237$, $F_{ST} = 0.045$). Высокую генетическую дифференциацию быков голштинской породы с кроссированными и чистопородными производителями печорского типа холмогорской породы подтвердил кластерный анализ. Генетическое различие классической холмогорской породы с голштинской было ниже. Кластерный анализ результатов генотипирования по микросателлитам быков холмогорской породы в одном массиве с выборками животных голштинской породы и холмогоро-голштинских помесей позволил получить дополнительную информацию для планирования мероприятий по поддержанию генетического разнообразия сохраненного поголовья чистопородного холмогорского скота.

Ключевые слова: холмогорская порода, печорский тип, кластер, вероятность, генетическая дифференциация, микросателлиты.

DOI: 10.31857/S0016675825010081 **EDN:** VENBQU

С 1970-х годов скотоводство Российской Федерации захватила повальная практика поглощения коммерческими породами отечественного скота. Этот процесс в XXI в. достиг своего апогея. В результате наша страна утратила многие отечественные генофонды. В Республике Коми скрещивание с импортными породами началось несколько позднее и менее интенсивно, чем во многих регионах Российской Федерации. Поэтому немногочисленное поголовье отечественного холмогорского скота до сих пор сохранилось в некоторых экономически слабых хозяйствах, расположенных в районах Крайнего Севера и Приполярья с неблагоприятными условиями кормления и содержания. Головное племпредприятие РГУСП “Коми” по искусственному осеменению и племенной работе сохранило банк глубокозамороженного семени чистопородных и помесных быков-производителей

холмогорской породы, уничтоженный в большинстве регионов.

Среди отечественных пород холмогорский скот на протяжении нескольких столетий считался одним из лучших по молочной продуктивности и наиболее приспособленным к разведению в условиях Российского Севера. В советский период он использовался для выведения некоторых пород и был распространен во многих регионах европейской части России, Сибири, на Чукотке, Камчатке и Сахалине. До нулевых годов XXI в. удельный вес чистопородного поголовья и низокровных холмогоро-голштинских помесей все еще был значительным в холмогорской породе. По молочной продуктивности она конкурировала с чистопородным голштинским скотом. Так, по усредненным данным бонитировки молочного скота в хозяйствах всех категорий Российской Федерации за

2006–2009 гг. при уровне удоев около 5000 кг молока за 305 дней последней законченной лактации по удою и продукции молочного жира в расчете на один месяц жизни холмогорская порода уступила только айрширской. Разница с черно-пестрой и голштинской породами была незначительной [1], а с учетом дополнительно полученного приплода (в пересчете на молоко) превзошла голштинскую по продукции молочного жира + белка за месяц жизни на 0.23 кг, или 6.15% [2].

Родиной холмогорской породы считается пойма нижнего течения р. Северной Двины, заселенная в X–XIII вв. переселенцами из Новгорода Великого и с верховий Волги. Известно, что скот низовий Северной Двины, задолго до его скрещивания с западноевропейским, выделялся среди массива местного северного скота более крупными размерами и лучшей продуктивностью [3].

Восточнее ареала распространения холмогорского скота в бассейне р. Печоры разводили местный печорский северный комолый скот. С XVI в., а возможно и ранее, холмогорский скот по торговым путям из Холмогор и Беломорья начал проникать на среднюю и нижнюю Печору. Однако методичное поглощение и вытеснение северного комолого скота холмогорским на севере Республики Коми началось с завоза в 1931 г. в хозяйства Усть-Цилемского района Коми АССР 55 холмогорских быков. Затем завоз холмогорского скота стал постоянным в подсобные сельхозы ГУЛАГа, позднее повсеместно [4]. Между сторонниками и противниками поглощения местного скота холмогорским в 50–60-е годы прошлого столетия в Республике Коми велась острая дискуссия. Компромиссным решением стало выведение и утверждение в качестве селекционного достижения зонального печорского типа холмогорской породы. Животные печорского типа по некоторым экстерьерным и хозяйственным признакам отличались от холмогорской породы ведущих племенных хозяйств других регионов. В условиях Приполярья они характеризовались более продолжительным сроком хозяйственного использования, реже выбывали по причине алиментарных заболеваний и заболеваний конечностей. В хозяйствах Республики Коми средний удой первотелок печорского типа холмогорской породы за 305 дней первой лактации на 165.7 кг молока, или 4.9 кг молочного жира, превышал аналогичные показатели сверстниц классических холмогорских линий. Обследование стад, неблагополучных по лейкозу, показало, что инфицированность ВЛ-КРС коров печорского типа была на 4.8% ниже, чем сверстниц, происходивших от быков классических линий холмогорской породы ($p \leq 0.05$) [5]. Многолетняя ветеринарная практика (к сожалению, не подтвержденная официальными документами) свидетельствовала о том, что по гематологической и постубойной диагностике частота клинических

проявлений лейкоза крупного рогатого скота у печорского типа холмогорской породы была ниже, чем у животных, происходивших от производителей, завезенных из-за пределов Республики Коми.

В настоящее время печорский тип холмогорской породы, как и холмогорская порода в целом, находится на грани исчезновения и подлежат охране и сохранению в русле реализации мировой программы сохранения генетических ресурсов сельскохозяйственных животных [6]. Поэтому для проведения эффективных мероприятий по сохранению генофонда необходима всесторонняя оценка генетического разнообразия сохраненной популяции холмогорского скота. Эффективным инструментом и средством мониторинга генетического разнообразия, индивидуальной и популяционной идентичности являются молекулярные маркеры [7, 8]. Одними из наиболее доступных и эффективных маркеров для генетического анализа служат микросателлиты [9–11].

Цель исследования — с помощью генетико-статистического анализа и STR-маркеров изучить внутри- и межгрупповую генетическую изменчивость, а также кластерную структуру субпопуляций и групп чистопородного и помесного холмогорского скота, представленного банком криоконсервированного семени быков Республики Коми.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полиморфизм микросателлитов изучили у быков-производителей холмогорской породы, принадлежавших РГУСП “Коми” по племенной работе, биопродукция которых хранилась в криобанке головного племпредприятия. Молекулярно-генетические исследования полиморфизма микросателлитов на коммерческой основе провела лаборатория ДНК-технологий Всероссийского научно-исследовательского института племенного дела. ДНК для исследования выделяли из криоконсервированного семени быков-производителей. Анализ микросателлитного профиля производителей провели по 15 локусам: *SPS115*, *TGLA53*, *TGLA122*, *BM1818*, *ETH10*, *BM1824*, *INRA23*, *BM2113*, *TGLA227*, *CSRM60*, *TGLA126*, *ETH225*, *CSSM66*, *ETH3*, *ILSTS6*. Информацию о генотипировании быков по локусам микросателлитов заимствовали из базы данных программы “СЕЛЭКС”.

Общая численность выборки генотипированных быков составила 162 головы, из них чистопородных холмогорских 76 голов, в том числе печорского типа холмогорской породы (П) — 18, классической холмогорской породы (Х) — 38, кроссированных печоро-холмогорских (ПХ) — 20 голов. Помесных холмогорских быков классических линий с кровностью по голштинской породе от 3 до 50% — 39 голов (ХГл¹), с кровностью 50% и выше — 19 голов (ХГл²), печоро-холмогоро-голштинских

помесей (ПХГл) — 18 голов, чистопородных голштинских (Гл) — 10 голов. Кровность помесных холмогоро-голштинских быков указана в процентах после аббревиатуры породы и породности. Под “классической” холмогорской породой “классическими” линиями в отличие от печорского типа холмогорской породы нами принят массив чистопородного холмогорского скота заводского разведения линий Наилучшего, Цветка, Тополя, Лимона, Хлопчатника и др. без кроссов с линиями печорского типа и без прилития крови других пород в течение не менее пяти поколений.

Результаты генотипирования быков по STR-локусам обработали с помощью программы GenAlEx 6.5¹ [12]. По группам разной породности рассчитали следующие параметры: N — число животных в группе; N_a — среднее число аллелей на локус; N_e — среднее эффективное число аллелей на локус; H_o — оценка средней наблюдаемой (фактической) гетерозиготности, H_e — оценка средней ожидаемой гетерозиготности на локус, uH_e — несмещенная оценка средней ожидаемой гетерозиготности на локус; индекс фиксации (инбридинга) F_{IS} . Парные генетические дистанции между группами быков рассчитали следующим образом: D_N — генетическая дистанция по Nei, F_{ST} — по Wright, uD_N — несмещенная генетическая дистанция по Nei и оценки F_{ST} , G'_{ST} (Nei), G'_{ST} (Hed), G''_{ST} (Hed), De_{ST} , полученные с использованием метода генерации случайных выборок в программе GenAlEx 6.5.

В программе Structure Version 2.3.4 [9] вычислили апостериорную вероятность (Q) отнесения отдельных полилокусных STR-генотипов к разным кластерам без введения предварительной информации об их классификации по генеалогии. По каждой генеалогической и породной группе рассчитали средние вероятности членства особей в k -м кластере, начиная с $k = 2$ до $k = 4$. Распределение средних вероятностей по кластерам свели в таблицы и визуализировали графически. Для детализации генетических различий особей, отнесенных к

различным кластерам при $k = 3$ и $k = 4$, в пределах каждого кластера рассортировали особей по вероятностям членства и с порогом вероятности 0.75 сформировали в группы. Затем в программе GenAlEx 6.5 по сформированным группам рассчитали генетико-популяционные характеристики и генетические дистанции между ними. Статистическую обработку данных и графики выполнили в программе Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В генотипированной по STR-локусам выборке быков-производителей выявили 132 аллеля, или 8.8 в среднем на локус. Из общего числа аллелей 78 (59.1%), или в среднем 5.2 аллеля на локус, встречались с частотами более 0.1 хотя бы в одной из породных групп быков. 21 аллель 13 локусов встречался с частотами 0.15 и выше во всех без исключения породных группах.

Наибольшее число STR-аллелей, которые не встречались в других выборках, выявили в ПХГл и ХГл. В сравнительно многочисленной группе чистопородных холмогорских быков выявили всего два таких аллеля, в группе быков печорского типа — два, у быков кроссированной печоро-холмогорской группы — один.

Разные породные группы достоверно не различались по параметрам генетического разнообразия (табл. 1), хотя дифференциация по сочетаниям некоторых показателей между группами была заметной. Так, при меньшей численности выборки чистопородных голштинских быков по числу эффективных аллелей на локус они превзошли более многочисленную выборку печоро-холмогорских быков и по этому показателю были фактически тождественны группам Х и П. Самая многочисленная выборка помесей ХГл¹ при высоких показателях абсолютного и эффективного числа аллелей на локус, исключая малочисленную группу Гл, уступила остальным группам по уровню наблюдаемой гетерозиготности. Кроме того, по этой группе

Таблица 1. Характеристика групп быков по генетико-популяционным показателям $X \pm sx$

Выборки	N	N_a	N_e	H_o	H_e	uH_e	F_{IS}
Гл	10	5.333 ± 0.422	3.813 ± 0.385	0.627 ± 0.052	0.691 ± 0.037	0.727 ± 0.039	0.087 ± 0.061
П	18	6.000 ± 0.458	3.839 ± 0.410	0.704 ± 0.025	0.703 ± 0.026	0.723 ± 0.027	-0.012 ± 0.037
ПХГл	18	6.467 ± 0.533	4.138 ± 0.405	0.721 ± 0.039	0.726 ± 0.027	0.749 ± 0.028	0.014 ± 0.027
ПХ	20	5.867 ± 0.389	3.579 ± 0.283	0.724 ± 0.030	0.698 ± 0.021	0.715 ± 0.022	-0.040 ± 0.034
Х	38	6.800 ± 0.490	3.814 ± 0.279	0.733 ± 0.024	0.717 ± 0.021	0.727 ± 0.021	-0.024 ± 0.026
ХГл ¹	39	7.133 ± 0.601	4.112 ± 0.386	0.701 ± 0.023	0.729 ± 0.023	0.738 ± 0.023	0.035 ± 0.023
ХГл ²	19	6.400 ± 0.349	3.972 ± 0.299	0.688 ± 0.033	0.725 ± 0.023	0.745 ± 0.024	0.054 ± 0.027

Примечание. ПХГл — печоро-холмогоро-голштинские помеси со средней кровностью 27.7% по голштинской породе; ХГл¹ — холмогоро-голштинские помеси со средней кровностью 25.9% и ХГл² — 60.5% по голштинской породе.

выявлено достоверное нарушение генетического равновесия по генотипам пяти локусов из 15 (табл. 1).

Наиболее высокую генетическую дифференциацию по оценкам генетических дистанций установили между кроссированными печоро-холмогорскими быками и голштинской породой. Максимальное различие между ними подтверждено разными методами (табл. 2). Несколько ниже по величине установлена генетическая дистанция между чистопородными группами быков Гл и Х. Независимо от способа расчета генетических дистанций корреляция между их оценками при попарном сравнении групп быков разной породности была высокой и колебалась в пределах от 0.894 до 1.0. Небольшое снижение значения коэффициентов корреляции установлено между показателями F_{ST} и F_{ST}' с G'_{ST} (Nei), G'_{ST} (Hed), G''_{ST} , De_{ST} . Взаимосвязи между

оценками G'_{ST} (Nei), G'_{ST} (Hed) и G''_{ST} , De_{ST} были близки к функциональным.

Деление всего массива на два кластера, соответствующих двум породам (голштинской и холмогорской), показало высокую генетическую дифференциацию быков голштинской породы с кроссированными и чистопородными быками печорского типа холмогорской породы и в меньшей степени с производителями холмогорской породы (рис. 1).

Средняя вероятность членства в первом кластере быков голштинской породы составила 0.107 ± 0.039 , во втором — 0.893 ± 0.039 , печорского типа холмогорской породы соответственно 0.828 ± 0.052 и 0.172 ± 0.052 , печоро-холмогорских — 0.860 ± 0.019 и 0.140 ± 0.019 , быков холмогорской породы — 0.633 ± 0.046 , 0.367 ± 0.046 .

По сравнению с чистопородными быками печорского типа и кроссированными печоро-холмогорскими производителями у холмогорских быков

Таблица 2. Генетические дистанции, рассчитанные разными методами при попарном сравнении групп быков разной генеалогии и породности

Выборки	D_N	uD_N	F_{ST}	F_{ST}'	G'_{ST} (NEI)	G'_{ST} (HED)	G''_{ST}	De_{ST}
Гл*П	0.180	0.082	0.033	0.035	0.026	0.083	0.095	0.071
Гл*ПХГл	0.132	0.028	0.024	0.025	0.007	0.022	0.026	0.019
П*ПХГл	0.074	0.000	0.014	0.014	−0.001	−0.002	−0.003	−0.002
Гл*ПХ	0.237	0.145	0.045	0.045	0.049	0.152	0.173	0.130
П*ПХ	0.049	0.000	0.010	0.010	−0.006	−0.018	−0.021	−0.015
ПХГл*ПХ	0.065	0.000	0.013	0.013	−0.001	−0.002	−0.002	−0.001
Гл*Х	0.185	0.106	0.034	0.035	0.034	0.111	0.126	0.095
П*Х	0.078	0.025	0.014	0.015	0.009	0.029	0.033	0.024
ПХГл*Х	0.058	0.000	0.010	0.011	0.000	0.001	0.001	0.001
ПХ*Х	0.063	0.016	0.013	0.013	0.007	0.020	0.024	0.017
Гл*ХГл ¹	0.141	0.061	0.028	0.027	0.018	0.059	0.068	0.051
П*ХГл ¹	0.072	0.019	0.014	0.014	0.006	0.020	0.023	0.017
ПХГл*ХГл ¹	0.058	0.000	0.011	0.010	−0.001	−0.002	−0.003	−0.002
ПХ*ХГл ¹	0.079	0.033	0.016	0.016	0.012	0.038	0.044	0.032
Х*ХГл ¹	0.058	0.023	0.010	0.011	0.008	0.026	0.030	0.022
Гл*ХГл ²	0.121	0.021	0.023	0.023	0.003	0.011	0.012	0.009
П*ХГл ²	0.110	0.038	0.020	0.021	0.012	0.040	0.046	0.034
ПХГл*ХГл ²	0.096	0.018	0.016	0.017	0.005	0.016	0.019	0.014
ПХ*ХГл ²	0.146	0.080	0.027	0.028	0.028	0.090	0.102	0.077
Х*ХГл ²	0.130	0.076	0.022	0.023	0.025	0.084	0.096	0.072
ХГл ¹ *ХГл ²	0.065	0.011	0.012	0.012	0.002	0.008	0.010	0.007

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены достоверные значения генетических дистанций при уровне значимости от $p \leq 0.05$.

установлена более высокая вероятность членства во втором “голландском” кластере (см. рис. 1). Распределение средних вероятностей членства быков классической холмогорской породы по отдельным кластерам было близким к распределению вероятностей в группе помесей ПХГл со средней кровностью по голштинской породе 27.7%. У холмогоро-голландских помесей с повышением кровности по голштинам возрастала вероятность принадлежности ко второму кластеру.

При делении всего массива на три кластера во всех группах независимо от их генеалогии и породности в разных соотношениях присутствовали компоненты трех кластеров. В группе голштинских быков средние вероятности принадлежности особей к кластерам распределились следующим образом: первый — 0.343 ± 0.087 , второй — 0.564 ± 0.095 , третий — 0.093 ± 0.019 (рис. 2).

У быков печорского типа самой высокой была вероятность принадлежности к третьему кластеру — 0.666 ± 0.102 и минимальная — к первому (0.115 ± 0.135). Коэффициент корреляции между

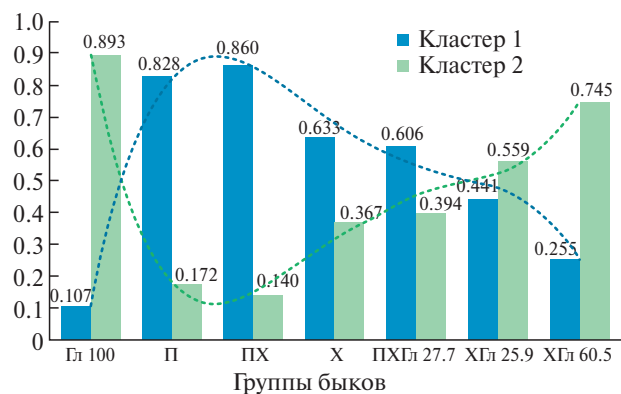


Рис. 1. Распределение средних оценок вероятностей принадлежности особей групп различной породности к кластерам при $k = 2$.

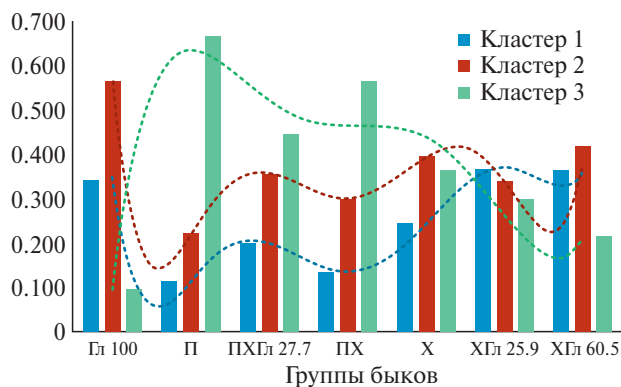


Рис. 2. Распределение средних оценок вероятностей принадлежности особей групп различной породности к кластерам при $k = 3$.

распределениями средних вероятностей членства особей в отдельных кластерах по этим двум группам был отрицательным (-0.785 ± 0.122). По сравнению с печорским типом у холмогорской породы средние вероятности членства по кластерам распределились более равномерно: 0.245 ± 0.087 , 0.394 ± 0.040 , 0.361 ± 0.044 (рис. 2). При $k = 3$ коэффициент корреляции распределения средних вероятностей членства быков классической холмогорской и голштинской пород по кластерам составил 0.175 ± 0.145 , между холмогорской породой и печорским типом холмогорской породы — 0.473 ± 0.120 .

Таким образом, распределение средней вероятности членства особей в кластерах у холмогорской породы одновременно положительно коррелировало с распределениями вероятности по кластерам у печорского типа и голштинской породы.

Генетические дистанции F_{ST} между кластерами, оцененные по группам особей, сформированным с порогом вероятности членства в кластере 0.75 и выше, при $k = 3$ следующие: $1*2 - 0.055$, $1*3 - 0.044$, $2*3 - 0.027$; при $k = 4$: $1*2 - 0.056$, $1*3 - 0.080$, $1*4 - 0.077$, $2*3 - 0.042$, $2*4 - 0.032$, $3*4 - 0.053$. Из этих данных видно, что некоторые оценки генетических дистанций между различными кластерами приближались или достигали величин межпородных различий [13]. Однако только генетическое различие между животными первых кластеров и массивом быков в целом достигало значений F_{ST} 0.033 и 0.046. Для остальных кластеров оценки F_{ST} были значительно ниже: при $k = 3 - 0.008-0.012$, при $k = 4 - 0.010-0.023$.

Анализ индивидуальных профилей вероятности членства быков печорского типа холмогорской породы в кластерах показал, что при $k = 2$ они распределились в пределах от 0.146 до 0.969. У 86.8% животных вероятность отнесения к первому кластеру достигла и превысила порог вероятности 0.75. Ко второму кластеру с вероятностью 0.75 и выше отнесен только один бык (2.6%). У животных классической холмогорской породы 36.8% особей с вероятностью 0.75 и выше отнесены к первому кластеру и 13.2% — ко второму. При $k = 3$ у быков классической холмогорской породы индивидуальная величина Q в третьем кластере варьировала от 0.027 до 0.847, при этом только у 10.5% животных она достигла и превысила пороговое значение 0.75; 18.4% животных при пороге вероятности членства 0.75 отнесены ко второму и три животных (7.9%) к первому кластеру. У печорского типа холмогорской породы значения вероятности членства в третьем кластере распределились в пределах 0.125–0.924. У 50.0% особей был превышен порог вероятности 0.75 отнесения их к третьему кластеру, у 5.2% — ко второму кластеру и ни одного животного к первому.

ОБСУЖДЕНИЕ

Считается, что микросателлиты вследствие их высокого полиморфизма позволяют получать надежные оценки генетической дифференциации между популяциями и внутривнутрипопуляционными субединицами [14]. Для этого в качестве мер генетической дифференциации широко используются генетические дистанции Wright — F_{ST} [13], Nei — D_N (G_{ST}) и его модификации [15]. Однако на показатели F_{ST} Wright и G_{ST} Nei, полученные с помощью многоаллельных систем маркеров, влияет уровень гетерозиготности в пределах отдельных популяций. Поэтому Р. W. Hedrick предложил рассчитывать стандартизированную величину G''_{ST} (Hed), а L. Jost разработал статистику De_{ST} , основанную на изменчивости эффективного числа аллелей [15]. В нашем исследовании коэффициенты корреляции оценок генетических дистанций, полученных разными методами, информативно были фактически равновесны.

Независимо от способов оценки генетических дистанций дифференциация холмогорской породы с голштинской была несколько выше, чем с печорским типом холмогорской породы, но ниже, чем между Гл и ПХ. Между группами быков П*ПХ, ПХ-Гл*ХГл¹, ПХГл*ПХ, П*ПХГл генетические дистанции по большинству оценок были близки к нулю (см. табл. 2).

Редукция гетерозигот, которая прослеживалась в группах чистопородных голштинских быков и их помесей с холмогорской породой (см. табл. 1), пока не получила объяснения. Вероятнее всего, недостаток гетерозигот в этих группах являлся следствием инбредности использованных голштинских производителей, которая не компенсировалась повышением гетерозиготности, обусловленной разницей в генных частотах между скрещивающимися голштинской и холмогорской породами. В пользу этого предположения свидетельствует снижение до минимума дефицита гетерозигот в генетически наиболее гетерогенной группе ПХГл.

С. В. Николаев и В. Л. Ялуга [16] также установили возрастание дефицита гетерозигот у помесного холмогорского скота с увеличением кровности по голштинской породе. В группе помесей с кровностью по голштинской породе 3–24% они наблюдали генетическое равновесие между гетеро- и гомозиготами (F_{IS} 0.005 ± 0.017), а в группе с кровностью 75–91% редукция гетерозигот достигала 22.4% (F_{IS} 0.224 ± 0.045). Одновременно в этой группе наблюдаемая гетерозиготность по сравнению с другими группами достоверно снижалась. В. В. Волкова и соавт. [17] установили, что по STR-маркерам холмогорская порода по сравнению с голштинской характеризовалась более высоким уровнем аллельного разнообразия по среднему числу аллелей на локус, количеству

информативных аллелей и эффективному числу аллелей. Тенденция снижения аллельного разнообразия с повышением кровности по голштинской породе у холмогоро-голштинских помесей отмечена и в [16]. В нашем исследовании такая тенденция неочевидна и может быть распространена только на динамику числа эффективных аллелей. Тем не менее независимо от использования в [17, 18] разных панелей микросателлитов полученные в нашем исследовании оценки аллельного разнообразия, гетерозиготности и данные о более низком аллельном разнообразии у животных печорского типа по сравнению с классической холмогорской породой хорошо согласовывались с [17, 18].

В результате геногеографических исследований полиморфизма мтДНК, гаплотипов Y-хромосомы и STR-маркеров получены новые данные о генезисе крупного рогатого скота Евразии и, в частности, холмогорского [19, 20]. При исследовании гаплотипов Y-хромосомы установлено сходство скота, обитающего на территориях севера Англии, прибалтийских низменностей, Скандинавии и Европейского Севера России. Эти данные позволили предположить, что холмогорский скот Архангельской области и территории Республики Коми, занятой печорским типом холмогорской породы, активно колонизировался западноевропейскими породами черно-пестрого корня. Одновременно с этим исследование мтДНК показало сходство ярославского и холмогорского скота, включая печорский тип, с северным местным скотом Финляндии [19].

В то же время по 30 локусам микросателлитов не удалось выявить потока генов в направлении от черно-пестрого скота к холмогорской породе [20]. На первый взгляд, результаты этих исследований могут показаться противоречивыми. Однако известно, что Y-хромосома наследуется только по мужской линии. Поэтому, если в популяции хотя бы однократно заменить местных самцов на мигрантов с последующим отбором для репродукции их мужских потомков от местных самок, то даже без повторных завозов в ходе воспроизводства популяции Y-хромосома самцов местной популяции будет вытеснена Y-хромосомой мигрантов. Ситуация по X-хромосоме может быть прямо противоположной, а по генам, локализованным в аутосомах, популяция может восстановить исходный аллелофонд по материнской породе. История холмогорского скотоводства, исследования полиморфизма ДНК подтвердили правильность такого предположения [2].

В настоящем исследовании были представлены голштинская и классическая холмогорская породы, печорский тип холмогорской породы и группы холмогоро-голштинских помесей разной кровности, что позволило провести кластерный анализ каждой из перечисленных групп при $k = 2...4$.

В результате установили, что с увеличением числа кластеров величины и распределения средней вероятности членства особей в соответствующих кластерах менялись. Из сравнения диаграмм и линий тренда (см. рис. 1 и 2) видно, что с увеличением числа кластеров более детально проявляется сходство (различие) между вероятностными профилями групп разной породности, характеризующих особенности структуры их аллелофонов. При $k = 2$ (см. рис. 1) имели место четкое различие профилей голштинской породы (Гл) с группами П и ПХ и по сравнению с ними значительный дрейф классической холмогорской породы в сторону голштинской породы. В то же время по генетическим дистанциям Гл с П, ПХ и Х такой четкой дифференциации не выявлено.

При подразделении групп на три кластера (см. рис. 2) максимальная дифференциация по вероятностному профилю установлена между Гл и П. В группе П средняя вероятность членства особей во втором кластере составила 0.220 (минимальная), у голштинской породы 0.564 (максимальная), в третьем кластере соответственно 0.666 и 0.093. Корреляция между распределениями средних вероятностей членства особей в кластерах была высоко отрицательной (-0.785).

Использование кластерного анализа оказалось эффективным для исследования генетической дифференциации родственных между собой помесных групп. Так, в группах ПХГл и ХГл со сходной кровностью по голштинской породе средние вероятности членства особей соответственно в первом, втором и третьем кластерах распределились следующим образом: 0.200, 0.355, 0.445 и 0.369, 0.335, 0.296. Из этих данных видно, что средние вероятности членства во втором кластере (условно “голштинском”) в сравниваемых группах почти равны, а дифференциация между генетической структурой групп обусловлена разницей между вероятностями членства особей в третьем кластере (условно “печорского типа”) и первом (условно “переходном”). Из приведенных данных видно, что в группе ПХГл доля аллелофона печорского типа выше, чем в группе ХГл. Это различие обусловлено более высоким генетическим (генеалогическим) вкладом (независимо от пола предков) печорского типа в ПХГл за счет снижения вклада холмогорской породы относительно ХГл.

Таким образом, кластерный анализ результатов генотипирования быков холмогорской породы по микросателлитам в одном массиве с выборками животных голштинской породы и холмогоро-голштинских помесей позволил получить дополнительную информацию для планирования и реализации мероприятий по сохранению и воспроизводству исчезающего генофонда. В частности, удалось: а) показать, что дифференциация печорского типа холмогорской породы с голштинской породой по

компонентам аллелофона значительно выше, чем классического холмогорского скота; б) установить различие внутригрупповой генетической структуры между разными генеалогическими и породными группами, генетическую дифференциацию которых другими методами выявить не удалось; в) показать генетическую дифференциацию между группами особей, вероятность членства которых в отдельных кластерах была равна или превышала пороговое значение.

Практическая ценность полученной информации заключается в том, что она облегчит проведение индивидуального и группового поиска, отбора и подбора полилокусных STR-генотипов для размножения при планировании мероприятий по сохранению генетического разнообразия в поколениях воспроизводства (репродукции) исчезающей породы.

Работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания № FUUU-2023-0002 НИОКТР 123033000033-4.

Исследование одобрено Этическим комитетом Института агробиотехнологий Федерального исследовательского центра Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук (01.07.2024, протокол № 2).

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Матюков В.С., Тырина Ю.О., Кантанен Ю., Столповский Ю.А. Оценка селекционной ценности генофонда местного скота (на примере холмогорской породы) // С.-х. биология. 2013. № 2. С. 19–30.
2. Матюков В.С., Жариков Я.А., Зинovieва Н.А. Генетическая история и ценность генофонда исчезающей холмогорской породы // Молочное и мясное скотоводство. 2018. № 2. С. 2–8.
3. Резников Ф.И. Новые данные к истории холмогорского скота. Архангельск, 1949. 28 с.
4. Шубин П.Н., Котельников В.М. Породное преобразование крупного рогатого скота Коми АССР. Сыктывкар, 1965. 135 с.
5. Гагиев Г.И. Характеристика животных нового внутривидового печорского типа — “ПХ-1” холмогорской породы // Научные основы молочного производства на Севере. Сыктывкар, 1998. С. 56–84.
6. Столповский Ю.А., Захаров-Гезехус И.А. Проблема сохранения генофондов domesticiрованных животных // Вавил. журн. генетики и

- селекции. 2017. Т. 21. № 4. С. 477–486.
<https://doi.org/10.18699/VJ17.266>
7. Demir E., Balcioğlu M.S. Genetic diversity and population structure of four cattle breeds raised in Turkey using microsatellite markers // Czech. J. Animal Sci. 2019. V. 64. № 10. P. 411–419.
<https://doi.org/10.17221/62/2019-CJAS>
8. Saravanan K.A., Panigrahi M., Kumar H. et al. Genome-wide assessment of genetic diversity, linkage disequilibrium and haplotype block structure in Tharparkar cattle breed of India // Animal Biotechnology. 2020. V. 33. № 1. P. 1–15.
<https://doi.org/10.1080/10495398.2020.1796696>
9. Pritchard J.K., Wen X., Falush D. Documentation for structure software: Version 2.3. Software from <http://pritch.bsd.uchicago.edu/structure.html>
10. Галинская Т.В., Щенетов Д.М., Лысенков С.Н. Предубеждения о микросателлитных исследованиях и как им противостоять // Генетика. 2019. Т. 55. № 6. С. 617–632.
<https://doi.org/10.1134/S0016675819060043>
11. Матюков В.С., Жариков Я.А., Канева Л.А. Анализ аллелофонда полутонкорунных овец печорской популяции с помощью STR-маркеров // Генетика. 2023. Т. 59. № 7. С. 843–849.
<https://doi.org/10.31857/S0016675823060103>
12. Peakall R., Smouse P.E. GenAEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-anupdate // Bioinformatics. 2012. V. 28. P. 2537–2539.
13. Hall S.J.G. Genetic differentiation among Livestock breeds-values for F_{st} // Animals. 2022. V. 12. № 9.
<https://doi.org/10.3390/ani12091115>
14. Kalinowski S.T. Evolutionary and statistical properties of three genetic distances // Mol. Ecol. 2002. V. 11. № 8. P. 1263–1273.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01520.x>
15. Кузнецов В.М. Сравнение методов оценки генетической дифференциации популяций по микросателлитным маркерам // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2020. Т. 21. № 2. С. 169–182.
<https://doi.org/10.30766/2072-9081.2020.21.2.169-182>
16. Николаев С.В., Ялуга В.Л. Сравнительная генетическая характеристика микросателлитного профиля голштинизированных и чистопородных холмогорских быков // Аграрная наука. 2023. № 7. С. 58–62.
<https://doi.org/10.32634/0869-8155-2023-372-7-58-62>
17. Волкова В.В., Романенкова О.С., Денисова Т.Е. и др. Характеристика аллелофонда холмогорской породы крупного рогатого скота с использованием STR-маркеров // Молочное и мясное скотоводство. 2019. № 7. С. 3–7.
18. Киселёва Т.Ю., Подоба Б.Е., Заблудский Е.Е. и др. Анализ 30 микросателлитных маркеров у шести локальных популяций крупного рогатого скота // С.-хоз. биология. 2010. № 6. С. 20–25.
19. Meng-Hua Li., Tapio I., Villkki J. et al. The genetic structure of cattle populations (*Bos taurus*) in northern Eurasia and the neighbouring. Near Eastern regions: Implications for breeding strategies and conservation // Mol. Ecol. 2007. V. 16. № 18. P. 3839–3853.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03437.x>
20. Kantanen J., Edwards C.J., Bradley D. et al. Maternal and paternal genealogy of Eurasian taurine cattle (*Bos taurus*) // Heredity. 2009. V. 103. № 5. P. 404–415.
<https://doi.org/10.1038/hdy.2009.68>

Structure of the STR Allele Pool of the Population of Kholmogoryk Breed Bulls, Saved in the Komi Republic of the Bank of Frosed Semen

V. S. Matyukov^{1, *}, A. S. Leichenko¹, Ya. A. Zharikov¹, S. V. Nikolaev¹

¹*Institute of Agrobiotechnologies, Federal Research Center Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, 167023 Russia*

**e-mail: nipti38mail.ru*

Microsatellite polymorphism was studied in 162 purebred Pechora-type bulls of the Kholmogory, Kholmogory, and Holstein breeds, as well as Holstein-Kholmogory crossbreeds. For 15 microsatellite loci, 132 alleles were identified, or 8.8 on average per locus. Of the total number of alleles, 78 (59.1%), or 5.2 alleles per locus on average, occurred with frequencies greater than 0.1 in at least one of the groups of bulls of different genealogy and breed. Twenty-one alleles in 13 loci occurred with frequencies of 0.15 and higher, regardless of the breed, genealogy, and breed of the group. The largest number of alleles was found in the Pechora-Kholmogory-Holstein and Kholmogory-Holstein crossbreeding groups. The maximum genetic distance was established between the crossed Pechora-Kholmogory bulls and Holstein bulls (D_N 0.237, F_{ST} 0.045). High genetic differentiation of Holstein bulls with crossed and purebred Pechora-type sires of the Kholmogory breed was confirmed by cluster analysis. The genetic difference between the classical Kholmogory breed and the Holstein was lower. Cluster analysis of the results of genotyping by microsatellites of Kholmogory bulls in one array with samples of Holstein animals and Kholmogory-Holstein crosses made it possible to obtain additional information for planning measures to maintain the genetic diversity of the seved herd of purebred Kholmogory cattle.

Keywords: Kholmogory breed, Pechora-type bulls, cluster, possibility, genetis differentiation, microsatellites.