

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen568871>

Научная статья



Анализ генетического разнообразия айрширского скота России. Сообщение 2. Анализ генома на основе данных распределения ROH-паттернов коров айрширской породы

А.Е. Рябова, М.В. Позовникова, Н.В. Дементьева, Ю.С. Щербаков, О.В. Тулинова,
Е.А. Романова, А.И. Азовцева

Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных — филиал Федерального исследовательского центра животноводства — ВИЖ им. акад. Л.К. Эрнста, Санкт-Петербург, Россия

АННОТАЦИЯ

Актуальность. Анализ распределения ROH — важное направление в программах сохранения генетических ресурсов крупного рогатого скота. Характеристика ROH-островков позволяет выявить генетические факторы, оказывающие влияние на продуктивные качества молочного скота.

Цель — анализ внутривидового генетического разнообразия и структуры популяции на основе данных распределения паттернов гомозиготности и идентификация локусов, ассоциированных с интенсивностью отбора по хозяйственно-полезным признакам у коров айрширской породы.

Материалы и методы. Данные о распределении ROH были получены на основании полногеномного генотипирования на ДНК-чипах Illumina BovineSNP50 (50K) (Illumina Inc., США). Объектом исследования была ДНК коров айрширской породы (600 голов), которые принадлежали хозяйствам с различным уровнем селекционно-племенной работы.

Результаты. Результаты наших исследований показали в целом схожий уровень инбредности анализируемых стад айрширского скота. Однородность популяции подтверждается большим числом животных (72,83 %) со значениями F_{ROH} в интервале от 0,10 до 0,20. Кластерный анализ выявил консолидированные группы особей, что обусловлено происхождением их предков. Обнаруженные ROH-паттерны включали 268 генов, 32 из которых вовлечены в регуляцию синтеза белково-жировых компонентов молока.

Выводы. Полученные результаты могут быть использованы в программах селекции айрширского скота, разводимого в России.

Ключевые слова: гомозиготные районы; ген; геномный инбридинг; молочная продуктивность.

Как цитировать:

Рябова А.Е., Позовникова М.В., Дементьева Н.В., Щербаков Ю.С., Тулинова О.В., Романова Е.А., Азовцева А.И. Анализ генетического разнообразия айрширского скота России. Сообщение 2. Анализ генома на основе данных распределения ROH-паттернов коров айрширской породы // Экологическая генетика. 2023. Т. 21. № 3. С. 235–248. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen568871>

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen568871>

Research Article

Analysis of the genetic diversity of Ayrshire cattle in Russia.

Message 2. Genome analysis based on data on the distribution of ROH patterns in Ayrshire cows

Anna E. Ryabova, Marina V. Pozovnikova, Natalia V. Dementieva, Yury S. Shcherbakov, Olga V. Tulinova, Elena A. Romanova, Anastasia I. Azovtseva

Russian Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding — Branch of the L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry, Saint Petersburg, Russia

ABSTRACT

BACKGROUND: The analysis of ROH distribution is an important focus of genetic resource conservation programs of cattle. Characterization of ROH-islands allows to identify genetic factors affecting productivity traits of dairy cattle.

AIM: was to analyze intra-breed genetic diversity and population structure of Ayrshire cattle, based on data on distribution of homozygosity patterns, as well as to identify loci associated with selection intensity and utility traits.

MATERIALS AND METHODS: ROH distribution data were obtained using whole genome genotyping on Illumina BovineSNP50 (50K) DNA chips (Illumina Inc., USA). The object of the study was the DNA of Ayrshire cows (600 cows), which belonged to farms with different levels of selection and breeding work.

RESULT: The results of our studies showed a generally similar level of inbredness of the analyzed Ayrshire cattle herds. The homogeneity of the population is confirmed by a large number of animals (72.83%) with F_{ROH} values between 0.10 and 0.20. Cluster analysis revealed consolidated groups of individuals, due to their ancestral origins. The discovered ROH-patterns included 268 genes, 32 of which were involved in regulation of the synthesis of protein and fat milk components. The results obtained may be used in breeding programs for Ayrshire cattle in Russia.

CONCLUSIONS: The Russian population of Ayrshire cattle is distinguished by unique qualities in protein and fat milk composition and genome architecture, while maintaining genetic diversity and insignificant traces of Ayrshire cattle gene pool.

Keywords: homozygous regions; gene; genomic inbreeding; milk production.

To cite this article:

Ryabova AE, Pozovnikova MV, Dementieva NV, Shcherbakov YuS, Tulinova OV, Romanova EA, Azovtseva AI. Analysis of the genetic diversity of Ayrshire cattle in Russia. Message 2. Genome analysis based on data on the distribution of ROH patterns in Ayrshire cows. *Ecological genetics*. 2023;21(3):235–248. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen568871>

Received: 28.08.2023

Accepted: 17.10.2023

Published: 17.11.2023

АКТУАЛЬНОСТЬ

Оценка генетического разнообразия и структуры популяции имеют важное значение для разработки стратегий совершенствования молочного скота, а именно сохранения и повышения их продуктивного потенциала [1]. Улучшение продуктивных показателей в стаде достигается благодаря классическим инструментам селекции, таким как отбор лучших животных и подбор родительских пар. При этом важное место занимает родственное скрещивание — инбридинг, рациональное применение которого позволяет закрепить лучшие качества предков в последующих поколениях и в более короткие сроки повысить рентабельность стад. Однако повышение стихийного инбридинга может привести к инбредной депрессии, что негативно сказывается на продуктивных качествах и фертильности животных [2]. Близкородственное скрещивание оказывает влияние на генетическую изменчивость, понижая ее за счет уменьшения доли гетерозиготности и увеличения числа гомозиготных генотипов [3]. Традиционно оценку уровня инбридинга в стадах проводят на основе информации о родословной. Внедрение генетических технологий в программы разведения молочного скота сделало доступным и возможным получение более точных данных, в том числе и в случае отсутствия родословной [4]. Одним из инструментов анализа геномного инбридинга являются ROH-паттерны (прогоны гомозиготности), которые представляют собой непрерывные гомозиготные участки ДНК, передающиеся потомству от родителей, имеющих общего предка. Характеристика протяженности ROH-островков позволяет оценить степень инбридинга. Так, длинные паттерны гомозиготности характерны для инбредных особей, в то время как присутствие в геноме коротких участков свидетельствует о наличии «древнего» или «стихийного» инбридинга [5, 6]. Увеличение частоты ROH-паттернов характерно для популяций, подвергающихся искусственному отбору. Отбор лучших особей, обладающих высокой продуктивностью, сопровождается снижением разнообразия гаплотипов и увеличением гомозиготности вокруг целевых локусов генома. Как результат, возрастает частота ROH в регионах генома, включающих «мишени» селекции, что в целом позволяет использовать ROH для идентификации

групп генов, ассоциированных с интенсивностью отбора по хозяйственно-полезным признакам у молочного скота [7, 8].

Популяция айрширского скота, разводимого в России, немногочисленна и занимает седьмое место среди 25 молочных пород крупного рогатого скота. При этом объем поголовья ее за последние годы относительно стабилен, а благодаря высоким качественным показателям молока на фоне возрастающих значений по удою данная порода занимает второе место по молочной продуктивности, уступая лидерство только голштинской породе. Ареал разведения айрширского скота включает большую часть территории России, кроме Уральского и Дальневосточного федеральных округов [9]. Для повышения конкурентоспособности айрширского скота важно внедрять в программы селекции информацию о генетической оценке как индивидуальной, так и популяционной, что позволит не только установить происхождение и историю разведения породы, но и значительно повысить эффективность селекции путем снижения негативных последствий инбридинга и выявления локусов в геноме, определяющих уникальные породные особенности айрширской популяции на территории России.

Цель работы — анализ внутривидового генетического разнообразия и структуры популяции на основе данных распределения паттернов гомозиготности и идентификация локусов, ассоциированных с интенсивностью отбора по хозяйственно-полезным признакам у коров айрширской породы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для исследования сформировано 6 групп коров айрширской породы, которые принадлежат хозяйствам с различным уровнем селекционно-племенной работы (табл. 1).

Объектом изучения были образцы ДНК коров. Полногеномные генотипы получены с использованием ДНК-чипа Illumina BovineSNP50 BeadChip array (50K) (Illumina Inc., США). Для исключения влияния пола на оценку были удалены SNP-маркеры, расположенные на половых хромосомах. По результатам контроля качества всей выборки отобрано 40498 SNP. С помощью программного обеспечения

Таблица 1. Исследуемые группы коров айрширской породы

Table 1. The studied groups of Ayrshire cows

№ группы	Число животных в выборке, голов	Категория племенного хозяйства	Регион Российской Федерации
1	98	Племенной завод	
2	60	Племенной завод	
3	178	Племенной завод	Ленинградская область
4	159	Племенной репродуктор	
5	76	Племенной репродуктор	
6	29	Племенной завод	Московская область

PLINK 1.9 для анализируемых групп: 1) рассчитаны наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготность, индекс фиксации (F_{is}); 2) проведена оценка геномной архитектуры на основе анализа главных компонент PCA с последующим построением графика в RStudio с помощью пакета ggplot2; 3) произведен поиск гомозиготных участков (ROH) по отдельным хромосомам с последующей визуализацией с помощью библиотеки detectRuns в RStudio по следующим параметрам: размер окна — 15 SNP, порог перекрытия окон — 0,1, минимальное количество SNP в регионе — 15. График индекса инбридинга, рассчитанный на основе ROH-паттернов визуализирован в программе GraphPad Prism 12.0. Для предполагаемых ROH-островков были найдены перекрывающиеся гомозиготные районы с частотой встречаемости 50 % и более. Минимальный размер гомозиготного участка установлен в 500 000 п. н. Локализация гомозиготных районов и аннотация генов осуществлялись по сборке генома коровы ARS-UCD1.2 (https://www.ensembl.org/Bos_taurus/Info/Index?db=core, дата обращения 12.05.2023) в базе данных Ensembl genome (<https://www.ensembl.org/index.html>, дата обращения 12.05.2023).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ генетического разнообразия на основе показателей гетерозиготности (H_o и H_e) и индекса фиксации (F_{is}) показал, что группа 4 характеризовалась наличием незначительного дефицита гетерозигот, что подтверждается низкими положительными значениями F_{is} ($0,009 \pm 0,009$) и минимальными значениями H_o ($0,323 \pm 0,003$). Для остальных анализируемых выборок показатель F_{is} имел отрицательные значения, а уровень наблюдаемой гетерозиготности был выше уровня ожидаемой (H_o min $0,350 \pm 0,001$, max $0,359 \pm 0,002$; H_e min $0,339 \pm 0,000$, max $0,346 \pm 0,001$; табл. 2).

По показателю инбридинга (F_{ROH}) анализируемые группы скота были относительно однородны, кроме 4-й группы. В среднем по выборке значения F_{ROH} у 72,83 % особей находились в интервале от 0,10 до 0,20, у 26,67 % — от 0,06 до 0,10, у 0,50 % (3 головы) — свыше 0,30 (рис. 1).

Проведенный анализ генетического разнообразия методом главных компонент (PCA; рис. 2) показал, что частично особи всех групп образуют один общий

Таблица 2. Генетическое разнообразие анализируемых популяций айрширского скота

Table 2. Genetic diversity of analyzed populations of Ayrshire cattle

№ группы	<i>n</i>	H_o (SD)	H_e (SD)	F_{is} (SD)
1	98	$0,358 \pm 0,001$	$0,339 \pm 0,000$	$-0,055 \pm 0,004$
2	60	$0,359 \pm 0,002$	$0,346 \pm 0,001$	$-0,036 \pm 0,005$
3	178	$0,350 \pm 0,001$	$0,343 \pm 0,001$	$-0,021 \pm 0,002$
4	159	$0,323 \pm 0,003$	$0,326 \pm 0,001$	$0,009 \pm 0,009$
5	76	$0,355 \pm 0,001$	$0,343 \pm 0,001$	$-0,037 \pm 0,003$
6	29	$0,354 \pm 0,002$	$0,340 \pm 0,000$	$-0,041 \pm 0,004$

Примечание. *n* — Число животных в выборке, голов; H_o — наблюдаемая гетерозиготность; H_e — ожидаемая гетерозиготность; F_{is} — коэффициент инбридинга.

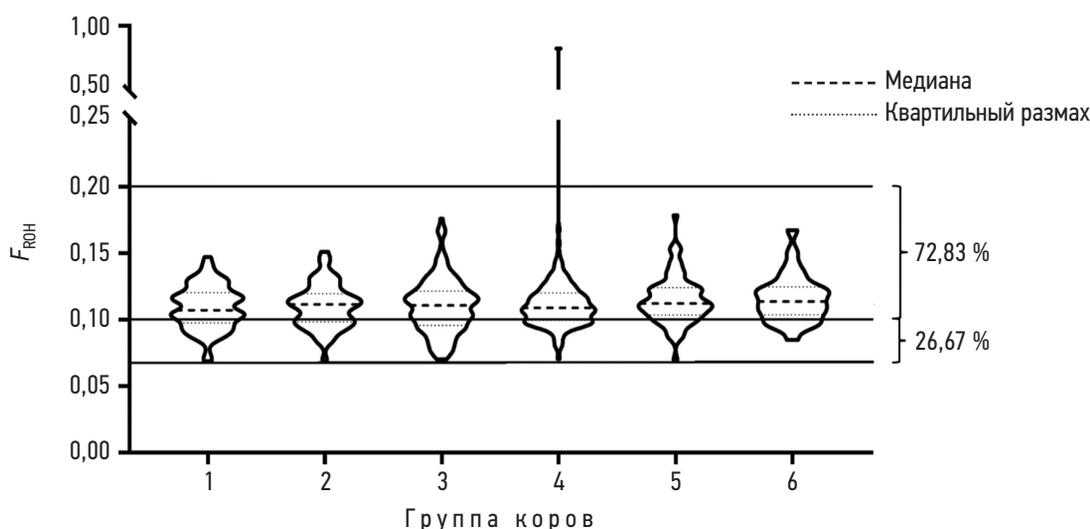


Рис. 1. Индекс инбридинга (F_{ROH}) для анализируемых выборок айрширских коров
Fig. 1. Inbreeding Index (F_{ROH}) for analyzed samples of Ayrshire cows

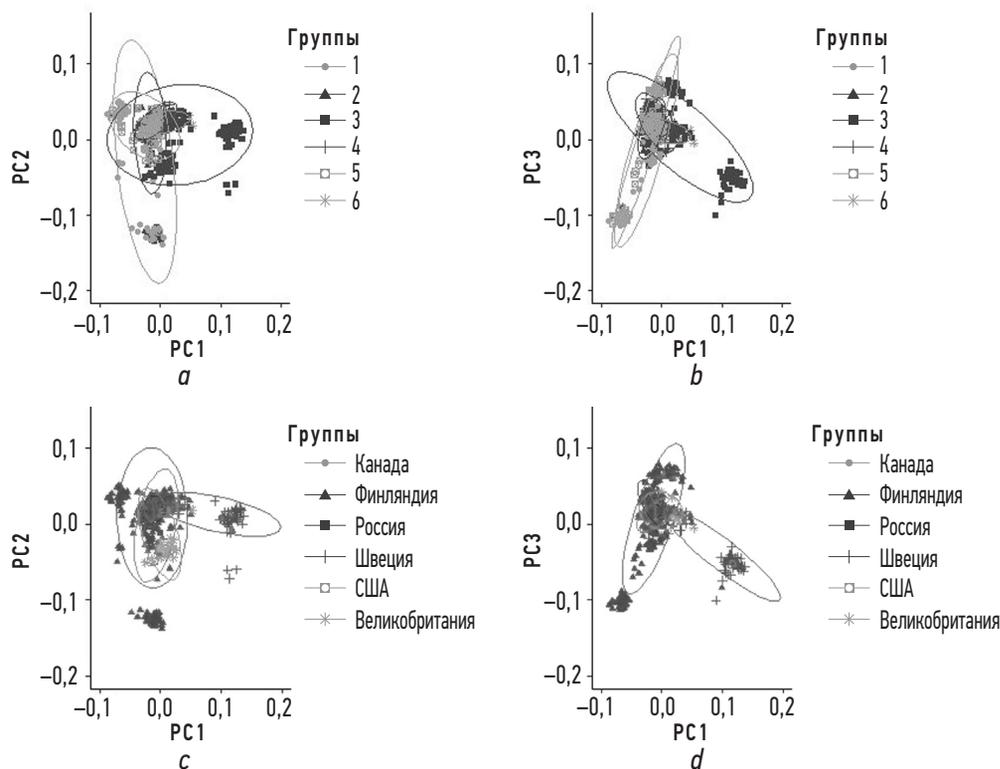


Рис. 2. Анализ главных компонент (PCA) на основании полногеномных SNP-генотипов айрширских коров (a, b) и их отцов (c, d)
Fig. 2. Principal Component Analysis (PCA) based on genome-wide SNP genotypes of studied Ayrshire cows (a, b) and their fathers (c, d)

Таблица 3. Протяженность и количество ROH в выборке айрширских коров

Table 3. The length and number of ROHs in the analyzed Ayrshire cattle

№ группы	n	Количество гомозиготных районов	Суммарная протяженность гомозиготных районов (Kb)	Средняя протяженность района (Kb)	F_{ROH} (Kb)
1	98	155,62 ± 1,318	327642,7 ± 4943,9	2106,1 ± 27,53	0,109 ± 0,002
2	60	157,17 ± 1,493	330732,1 ± 6368,6	2103,1 ± 34,05	0,110 ± 0,002
3	178	152,08 ± 0,938	331207,9 ± 4550,6	2170,4 ± 28,95	0,110 ± 0,002
4	159	163,35 ± 3,275	363417,9 ± 19795,1	2411,9 ± 249,47	0,121 ± 0,007
5	76	159,58 ± 1,592	343778,9 ± 6110,1	2158,2 ± 35,58	0,115 ± 0,002
6	29	162,28 ± 2,175	348305,6 ± 10061,5	2147,7 ± 56,89	0,116 ± 0,003

Примечание. n — Число животных в выборке, голов.

кластер. Однако среди поголовья 3-й группы наблюдается консолидация некоторых индивидуумов. Помимо формирования кластера, в который вошла часть коров из 1-й и 5-й групп, можно наблюдать сближение особей 1, 2 и 3-го хозяйств, в результате которого был образован равноудаленный относительно других кластеров сегмент. Наличие обособленных групп может быть обусловлено происхождением отцов исследуемых коров (рис. 2, c, d).

Анализ протяженности и количества ROH-паттернов в исследуемой выборке айрширских коров выявил некоторые особенности (табл. 3). Группы 4 и 6 характеризовались большим показателем количества гомозиготных районов и высокими значениями F_{ROH} , однако средняя протяженность гомозиготных районов была

несколько ниже в группе 6 (2147,7 ± 56,89), чем в группе 4 (2411,9 ± 249,47). Для групп 2 и 3 при равных значениях F_{ROH} (0,110 ± 0,002) количество и средняя протяженность ROH-паттернов была различна. Так, например, для группы 3 было выявлено меньшее количество гомозиготных регионов (152,08 ± 0,938) при высоких значениях их средней протяженности (2170,39 ± 28,95), а для группы 2 — при более высоком количестве ROH-паттернов (157,17 ± 1,493) их средняя протяженность была ниже (2103,1 ± 34,05).

Распределение протяженности и количества гомозиготных районов по хромосомам для всей выборки представлены в табл. 4. На BTA1 (Bos taurus autosome) было обнаружено наибольшее количество ROH (11,51 ± 0,124) при максимальных значениях суммарной

протяженности гомозиготных районов ($25843,7 \pm 614,7$) и F_{ROH} ($0,086 \pm 0,002$). Меньшее количество ROH-островков в исследуемой выборке коров найдено на BTA18, 19, 23–29 (min $2,575 \pm 0,056$; max $3,885 \pm 0,070$).

Распределение гомозиготных районов по различным хромосомам в исследуемой выборке айрширского скота

показало, что локусы гомозиготности с частотой встречаемости 50 % и выше расположены на BTA1, 2, 6, 8, 13, 14, 16, 17, 21, 22, 24 и 26. Всего идентифицировано 268 генов по обнаруженным ROH-островкам (табл. 5).

Для всей анализируемой выборки проведено аннотирование генов, участвующих в регуляции лактации

Таблица 4. Протяженность и количество ROH по хромосомам в выборке айрширских коров

Table 4. The length and number of ROHs by chromosomes in the analyzed Ayrshire cattle

BTA	Количество гомозиготных районов	Суммарная протяженность гомозиготных районов (Kb)	Средняя протяженность района (Kb)	F_{ROH} (Kb)
1	$11,51 \pm 0,124$	$25843,7 \pm 614,7$	$2388,1 \pm 113,8$	$0,086 \pm 0,002$
2	$8,710 \pm 0,120$	$18908,8 \pm 500,6$	$2333,8 \pm 130,2$	$0,063 \pm 0,002$
3	$7,810 \pm 0,110$	$16699,3 \pm 436,2$	$2446,9 \pm 226,5$	$0,056 \pm 0,001$
4	$7,130 \pm 0,104$	$15490,1 \pm 433,5$	$2479,9 \pm 226,7$	$0,051 \pm 0,001$
5	$6,288 \pm 0,105$	$16626,1 \pm 487,7$	$2786,6 \pm 108,8$	$0,055 \pm 0,002$
6	$9,211 \pm 0,110$	$19055,2 \pm 450,3$	$2231,4 \pm 121,9$	$0,064 \pm 0,002$
7	$7,770 \pm 0,111$	$16133,7 \pm 411,3$	$2210,8 \pm 91,94$	$0,054 \pm 0,001$
8	$7,593 \pm 0,101$	$15342,9 \pm 399,4$	$2156,3 \pm 106,5$	$0,051 \pm 0,001$
9	$6,153 \pm 0,097$	$13911,2 \pm 443,6$	$2443,4 \pm 121,2$	$0,046 \pm 0,001$
10	$6,317 \pm 0,098$	$12694,5 \pm 381,1$	$2101,9 \pm 89,67$	$0,042 \pm 0,001$
11	$6,193 \pm 0,101$	$13307,1 \pm 431,9$	$2512,9 \pm 194,8$	$0,044 \pm 0,001$
12	$4,671 \pm 0,081$	$10444,6 \pm 320,8$	$2279,8 \pm 75,88$	$0,035 \pm 0,001$
13	$5,185 \pm 0,086$	$11217,1 \pm 324,5$	$2333,4 \pm 111,7$	$0,037 \pm 0,001$
14	$5,578 \pm 0,084$	$12762,2 \pm 343,6$	$2382,8 \pm 84,21$	$0,043 \pm 0,001$
15	$5,467 \pm 0,093$	$12416,9 \pm 348,7$	$2490,5 \pm 124,6$	$0,041 \pm 0,001$
16	$5,333 \pm 0,091$	$11271,8 \pm 322,6$	$2184,5 \pm 87,56$	$0,036 \pm 0,001$
17	$5,350 \pm 0,087$	$10997,5 \pm 312,9$	$2247,3 \pm 144,9$	$0,037 \pm 0,001$
18	$3,827 \pm 0,079$	$7352,5 \pm 261,6$	$2068,1 \pm 145,1$	$0,025 \pm 0,001$
19	$3,837 \pm 0,077$	$8007,5 \pm 278,9$	$2261,0 \pm 117,3$	$0,027 \pm 0,001$
20	$4,537 \pm 0,083$	$9677,7 \pm 303,3$	$2255,4 \pm 99,46$	$0,032 \pm 0,001$
21	$4,358 \pm 0,079$	$8548,8 \pm 271,3$	$2060,2 \pm 87,09$	$0,028 \pm 0,001$
22	$3,885 \pm 0,070$	$10163,1 \pm 302,4$	$2683,9 \pm 91,03$	$0,034 \pm 0,001$
23	$2,998 \pm 0,067$	$5827,3 \pm 207,3$	$2020,8 \pm 106,8$	$0,019 \pm 0,001$
24	$3,463 \pm 0,073$	$7226,4 \pm 258,5$	$2206,2 \pm 130,5$	$0,024 \pm 0,001$
25	$2,583 \pm 0,064$	$5680,9 \pm 209,9$	$2312,0 \pm 126,7$	$0,019 \pm 0,015$
26	$3,092 \pm 0,063$	$8093,3 \pm 264,2$	$2679,7 \pm 118,7$	$0,027 \pm 0,001$
27	$3,005 \pm 0,062$	$5696,9 \pm 207,6$	$1977,4 \pm 106,5$	$0,019 \pm 0,001$
28	$2,575 \pm 0,056$	$5432,9 \pm 197,9$	$2096,9 \pm 81,50$	$0,018 \pm 0,001$
29	$3,378 \pm 0,074$	$6668,7 \pm 232,4$	$1921,2 \pm 64,84$	$0,022 \pm 0,001$

Таблица 5. Количественная характеристика идентифицированных генов на основе исследуемых ROH-районов
Table 5. Quantitative characterisation of the identified genes in the studied ROH regions

ВТА	Регион	Гены (n)
1	1,264,369–2,415,018	13
1	75,588,102–79,324,497	12
1	146,790,949–149,279,017	12
2	71,023,597–75,885,774	17
6	35,211,888–38,042,011	20
6	77,186,116–79,126,321	1
6	81,042,351–82,605,943	1
8	36,191,988–37,451,828	2
8	57,592,438–59,245,157	3
8	61,014,570–62,015,685	12
13	53,091,922–54,106,367	28
14	23,946,436–26,836,013	19
16	42,625,201–46,192,353	27
17	35,586,493–36,118,075	1
17	57,172,637–58,734,028	10
21	7,694,470–8,927,671	3
22	48,063,014–49,273,889	40
24	30,265,281–33,000,605	12
26	21,832,456–23,689,229	35

Примечание. n — Количество генов.

и синтеза белково-жировых компонентов молока (табл. 6). Всего идентифицировано 32 гена на 10 аутосомах. Больше число генов обнаружено на ВТА6 и 16 (5 и 7 генов соответственно).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для обеспечения разнообразия генетических ресурсов молочного скота России важно отслеживать и анализировать генетическую изменчивость и уровень инбридинга животных [38]. Данные проведенного анализа генетического разнообразия показали, что коэффициент инбридинга в стадах айрширского скота России имел положительные и отрицательные значения. По результатам исследования можно предположить, что дефицит гетерозигот наблюдается в группе 4, о чем свидетельствуют положительные значения F_{is} (табл. 2). В других исследуемых группах коэффициент инбридинга имел отрицательные показатели, что говорит об отсутствии дефицита гетерозиготных генотипов и, в свою очередь, подтверждает наличие генетического разнообразия. В предыдущих исследованиях на образцах семени быков, используемых для разведения в Российской Федерации, были получены положительные значения F_{is} , которые свидетельствуют о более высокой

степени геномного инбридинга, что в целом допустимо для быков [39]. Генетические различия между группами в нашем исследовании обусловлены не только численностью поголовья, но и отличиями селекционной стратегии, применяемой в хозяйствах. Высокие значения коэффициента инбридинга указывают на уменьшение гетерозиготности групп. Однако мы не наблюдали дефицита гетерозигот ни в одном из исследуемых стад, кроме четвертого, поэтому можно констатировать отсутствие инбредной депрессии и наличие эффективного отбора, направленного на поддержание гетерозиготности, что говорит о целенаправленности подбора родительских пар.

В исследованиях С. Visser и соавт. [38] показатель инбридинга у южноафриканского айршира составил в среднем 0,053, при этом большая часть особей имела значения F_{ROH} в интервале от 0,04 до 0,05. Однако в наших исследованиях средний показатель F_{ROH} для всей выборки айрширского скота оказался выше и составил 0,114, а у большинства коров (72,83 %) эти значения варьировали от 0,10 до 0,20 (рис. 1, табл. 3).

По результатам анализа главных компонент (рис. 2) выявлена однородность выборки российской популяции айрширов. Тем не менее мы определили, что часть животных выделились в обособленные кластеры, что, вероятно,

Таблица 6. Аннотированные гены-кандидаты, ассоциированные с признаками молочной продуктивности и находящиеся под селекционным давлением**Table 6.** Annotated candidate genes associated with milk productivity traits, that are under selection pressure

Регион	ВТА	Ген	Функциональная роль	Ссылки на литературные источники
75,588,102– 79,324,497	1	<i>IL1RAP</i>	Метаболизм липидов в белой жировой ткани у человека	[10]
146,790,949– 149,279,017	1	<i>DQP1B</i>	Участвует в образовании молочного жира в молоке	[11]
		<i>HLCS</i>	Синтез жирных кислот и катаболизм аминокислот у человека	[12, 13]
71,023,597– 75,885,774	2	<i>DBI</i>	Окисление жирных кислот в митохондриях, биосинтез и накопление липидов в мышцах	[14]
35,211,888– 38,042,011	6	<i>FAM13A</i>	Пролиферация адипоцитов-предшественников у крупного рогатого скота	[15]
		<i>HERC3, HERC5, HERC6</i>	Синтез и секреция β-казеина	[16, 17]
		<i>ABCG2</i>	Участвует в образовании молочного жира и белка в молоке	[18]
53,091,922– 54,106,367	13	<i>NPBWR2</i>	Метаболизм липидов у человека	[19]
		<i>ABHD16B</i>	Биосинтез липидов	[20, 21]
		<i>ZGPAT</i>	Синтез и секреция белка в тканях молочной железы	[22]
23,946,436– 26,836,013	14	<i>CYP7A1, RAB2A</i>	Метаболизм липидов	[23]
42,625,201– 46,192,353	16	<i>CLSTN1</i>	Синтез жирных кислот	[24]
		<i>CA6, ENO1</i>	Участвует в образовании молочного жира в молоке	[25]
		<i>PARK7, TNFRSF9, UTS2, CAMTA1</i>	Отложение жира в мышечной ткани	[26]
57,172,637– 58,734,028	17	<i>SPRING1</i>	Метаболизм липидов	[27]
48,063,014– 49,273,889	22	<i>NT5DC2</i>	Участвует в образовании молочного жира и белка в молоке	[28]
		<i>TNNC1, GLYCTK</i>	Отложение жира в мышечной ткани	[29, 30]
		<i>PARP3</i>	Липогенез	[31]
30,265,281– 33,000,605	24	<i>ZNF521</i>	Отложение жира в мышечной ткани	[32]
		<i>OSBPL1A</i>	Связывание фосфолипидов	[33]
21,832,456– 23,689,229	26	<i>LZTS2</i>	Участвует в образовании молочного жира в молоке	[34]
		<i>NPM3</i>	У человека способствует переходу жирных кислот из белой жировой ткани в бурую	[35]
		<i>ARMH3</i>	Транспорт белков и липидов	[36]
		<i>ELOVL3</i>	Метаболизм липидов	[37]

связано с происхождением их отцов, которые являются частью популяции шведского и финского айрширского скота (рис. 2). Схожие результаты были получены при исследовании коров голштинской породы, используемых в 13 хозяйствах Ленинградской области, где также была выявлена генетическая однородность стад [40].

Согласно данным о F_{ROH} , количестве и средней протяженности ROH по хромосомам можно сделать вывод об уровне инбридинга. Увеличение длины гомозиготных регионов может быть связано либо с внедрением геномного отбора в программы разведения крупного рогатого скота, либо с недавним инбридингом [41]. По всем хромосомам в исследуемой выборке F_{ROH} имел значения в диапазоне 0,018–0,086 (табл. 4), что в некоторой степени согласуется с данными, полученными для финского айршира, где F_{ROH} определен в промежутке от 0,00 до 0,05 [42]. Это, вероятнее всего, может быть связано с использованием финских быков-производителей в программах разведения айрширов в России.

Гомозиготные регионы, возникающие в результате инбридинга, имеют хаотичное распределение по всему геному [43]. Однако по частоте встречаемости ROH-островков можно определить давление отбора в этих регионах [44]. В нашей работе было выявлено большое количество гомозиготных регионов с частотой встречаемости более 50 % на BTA1, 6, 8 и 17 (табл. 5). Схожие результаты были получены в исследовании, проводимом на основных породах молочного скота в США, где так же большее число ROH было идентифицировано на BTA4–6 и 8 [45]. Накопление паттернов гомозиготности на этих BTA может быть связано с интенсивным отбором на молочную продуктивность [46].

Гены, которые мы идентифицировали с помощью анализа ROH в нашем исследовании, предположительно связаны с признаками молочной продуктивности у айрширского скота (табл. 6). Гомозиготные районы на различных BTA включали в себя гены, продукты транскрипции которых в ранних исследованиях были ассоциированы с метаболизмом липидов (BTA1: *IL1RAP*, BTA13: *NPBWR2*, BTA13: *ABHD16B*, BTA14: *CYP7A1*, *RAB2A*, BTA17: *SPRING1*, BTA26: *ELOVL3*) [10, 19–21, 23, 27, 37]. Протеин-кодируемые гены *DOP1B* и *ABCG2*, *ZGPAT*, *CA6* и *ENO1*, *NT5DC2*, *LZTS2* могут быть связаны у айрширов с образованием молочного жира и белка в молоке. Ранее их функции были описаны в исследованиях у голштинской породы коров [11, 18], яков [22, 25], азиатских буйволов [28] и у породы Гир (*Bos indicus*) [34]. За синтез и секрецию β -казеина отвечают белки, кодируемые группой генов *HERC3*, *HERC5*, *HERC6*, которые изучены в работах V.B. Pedrosa и соавт. [16] и D.N. Do и соавт. [17]. Регионы на BTA1, 2, 16 и 26 включают гены, функции которых связаны с синтезом и окислением жирных кислот (*HLCS*, *DBI*, *CLSTN1*) [12–14, 24]. В работе C. Liang и соавт. [15] ген *FAM13A*, расположенный на BTA6, связан с пролиферацией адипоцитов-предшественников. Ген *PARP3*, продукты транскрипции которого у голштинских коров в работе U. Abou-Rjeileh и соавт. [31]

связаны с процессом липогенеза. Ген *OSBPL1A*, кодируемый белок которого отвечает за связывание фосфолипидов у крупного рогатого скота, разводимого в Китае, был обнаружен на BTA24. Гомозиготный регион на BTA26 включал в себя ген *ARMH3*, который, согласно результатам J. Jayawardana и соавт. [36], участвует в пути транспорта белков и липидов у молочных пород крупного рогатого скота Новой Зеландии. На этой хромосоме также находится ген *NPM3*, продукты транскрипции которого обладают характеристикой адипокина, тем самым регулируют переход жирных кислот у человека из белой жировой ткани в бурую. На BTA16 у всех групп айрширского скота идентифицирована группа белков, кодируемых генами *PARK7*, *TNFRSF9*, *UTS2* и *CAMTA1*. Их функциональная роль ассоциирована с отложением жира в мышечной ткани у крупного рогатого скота породы нероле [26]. Эту функциональную роль выполняют гены на BTA22 и 24 (*TNNC1*, *GLYCTK* и *ZNF521*) [29, 32]. Вероятнее всего, наличие генов, функции которых отвечают за те или иные показатели молочной продуктивности, в гомозиготных регионах связано с интенсивным отбором среди отечественных популяций айрширов. В дальнейшем эти гены могут служить маркерами молочной продуктивности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты наших исследований показали в целом схожий уровень инбредности анализируемых стад айрширского скота. Однородность популяции подтверждается тем, что большая часть животных (72,83 %) имела значения F_{ROH} в интервале от 0,10 до 0,20 при среднем F_{ROH} 0,114. Кластерный анализ выявил консолидированные группы особей, наличие которых обусловлено происхождением их предков по отцовской линии. Обнаруженные ROH-паттерны включали 268 генов, 32 из которых вовлечены в регуляцию синтеза белково-жировых компонентов молока. Накопление ROH в этих локусах служит подтверждением селекционного давления, направленного на повышение качественных характеристик молока в айрширской породе. Полученные результаты могут быть использованы в программах селекции айрширского скота, разводимого в России.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Благодарности. Исследование выполнено с использованием оборудования Всероссийского научно-исследовательского института генетики и разведения сельскохозяйственных животных — филиала ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства — ВИЖ им. акад. Л.К. Эрнста», Санкт-Петербург.

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи, прочли и одобрили финальную версию перед публикацией. Личный вклад каждого автора:

М.В. Позовникова — концепция исследования; А.Е. Рябова, М.В. Позовникова — кураторство, написание текста статьи, редактирование; А.И. Азовцева — формальный анализ, написание и редактирование текста статьи; М.В. Позовникова, Ю.С. Щербаков — методология исследования; Ю.С. Щербаков, А.Е. Рябова — программное обеспечение; Ю.С. Щербаков, О.В. Тулинова — валидация; Е.А. Романова, О.В. Тулинова — проведение исследования, написание и редактирование текста статьи.

Источник финансирования. Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 21-16-00049 от 19.04.2021).

Конфликт интересов. Авторы декларируют отсутствие явных и потенциальных конфликтов интересов, связанных с публикацией настоящей статьи.

Этический комитет. Протокол одобрен Комиссией по этике экспериментов на животных Федерального научного центра животноводства им. Л.К. Эрнста (№ 2020/2) и Законом Российской Федерации о ветеринарной медицине (№ 4979-1 от 14 мая 1993 г.).

ADDITIONAL INFORMATION

Acknowledgments. The research was performed using the equipment of the Russian Research Institute of Farm Animal

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Howard J.T., Pryce J.E., Baes C., Maltecca C. Invited review: Inbreeding in the genomics era: Inbreeding, inbreeding depression, and management of genomic variability // *J Dairy Sci.* 2017. Vol. 100, No. 8. P. 6009–6024. DOI: 10.3168/jds.2017-12787
- Недашковский И.С., Сермягин А.А., Богданова Т.В., и др. Оценка влияния уровня инбридинга на молочную продуктивность и воспроизводительные качества коров голштинизированной популяции черно-пестрой породы // *Молочное и мясное скотоводство.* 2018. № 7. С. 17–22. DOI: 10.25632/MMS.2018.7.21450
- Gutierrez-Reinoso M.A., Aponte P.M., Cabezas J., et al. Genomic evaluation of primiparous high-producing dairy cows: inbreeding effects on genotypic and phenotypic production-reproductive traits // *Animals (Basel).* 2020. Vol. 10, No. 9. ID 1704. DOI: 10.3390/ani10091704
- Granado-Tajada I., Rodriguez-Ramilo S.T., Legarra A., Ugarte E. Inbreeding, effective population size, and coancestry in the Latxa dairy sheep breed // *J Dairy Sci.* 2020. Vol. 103, No. 6. P. 5215–5226. DOI: 10.3168/jds.2019-17743
- Curik I., Ferencakovic M., Solkner J. Inbreeding and runs of homozygosity: A possible solution to an old problem // *Livest Sci.* 2014. Vol. 166, No. 1. P. 26–34. DOI: 10.1016/j.livsci.2014.05.034
- Peripolli E., Munari D.P., Silva M.V.G.B., et al. Runs of homozygosity: current knowledge and applications in livestock // *Anim Genet.* 2017. Vol. 43, No. 3. P. 255–271. DOI: 10.1111/age.12526
- Martikainen K., Koivula M., Uimari P. Identification of runs of homozygosity affecting female fertility and milk production traits in Finnish Ayrshire cattle // *Sci Rep.* 2020. Vol. 10, No. 1. ID 3804. DOI: 10.1038/s41598-020-60830-9
- Szmatota T., Gurgul A., Ropka-Molik K., et al. Characteristics of runs of homozygosity in selected cattle breeds

Genetics and Breeding — Branch of the L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry, Saint Petersburg.

Authors' contribution. Thereby, all authors made a substantial contribution to the conception of the study, acquisition, analysis, interpretation of data for the work, drafting and revising the article, final approval of the version to be published and agree to be accountable for all aspects of the study. Contribution of each author: M.V. Pozovnikova — research concept; A.E. Ryabova, M.V. Pozovnikova — curatorship, writing of the text of the article, editing; A.I. Azovtseva — formal analysis, writing and editing of the text of the article; M.V. Pozovnikova, Yu.S. Shcherbakov — research methodology; Yu.S. Shcherbakov, A.E. Ryabova — software; Yu.S. Shcherbakov, O.V. Tulinova — validation; E.A. Romanova, O.V. Tulinova — conducting research, writing and editing the text of the article.

Funding source. This work was supported by the Russian Science Foundation (Grant No. 21-16-00049 dated 04.19.2021).

Competing interests. The authors declare that they have no competing interests.

Ethics approval. The protocol was approved by the Commission on the Ethics of Animal Experiments of the L.K. Ernst Federal Science Center for Animal Husbandry (Protocol Number: 2020/2) and the Law of the Russian Federation on Veterinary Medicine No. 4979-1 (14 May 1993).

maintained in Poland // *Livest Sci.* 2016. Vol. 188. P. 72–80. DOI: 10.1016/J.LIVSCI.2016.04.006

9. Тулинова О.В., Васильева Н.В., Анистенко С.В., и др. Генетические ресурсы отечественных региональных популяций айрширского скота (справочное пособие). Санкт-Петербург, Пушкин: Аргус, 2021. 238 с.

10. Yu G.I., Song D.K., Shin D.H. Associations of IL1RAP and IL1RL1 gene polymorphisms with obesity and inflammation mediators // *Inflamm Res.* 2020. Vol. 69, No. 2. P. 191–202. DOI: 10.1007/s00011-019-01307-y

11. Peters S.O., Kizilkaya K., Ibeagha-Awemu E.M., et al. Comparative accuracies of genetic values predicted for economically important milk traits, genome-wide association, and linkage disequilibrium patterns of Canadian Holstein cows // *J Dairy Sci.* 2021. Vol. 104, No. 2. P. 1900–1916. DOI: 10.3168/jds.2020-18489

12. Yang X., Aoki Y., Li X., et al. Structure of human holocarboxylase synthetase gene and mutation spectrum of holocarboxylase synthetase deficiency // *Hum Genet.* 2001. Vol. 109, No. 5. P. 526–534. DOI: 10.1007/s004390100603

13. Li K.-Y., Tang J.-P., Jiang Y.-L., et al. Holocarboxylase synthetase deficiency induced by *HLC5* gene mutations: a rare disease study // *Zhongguo Dang Dai Er Ke Za Zhi.* 2023. Vol. 25, No. 4. P. 401–407. DOI: 10.7499/j.issn.1008-8830.2211062

14. Edea Z., Jung K.S., Shin S.S., et al. Signatures of positive selection underlying beef production traits in Korean cattle breeds // *J Anim Sci Technol.* 2020. Vol. 62, No. 3. P. 293–305. DOI: 10.5187/jast.2020.62.3.293

15. Liang C., Wang G., Abbas Raza S.H., et al. FAM13A promotes proliferation of bovine preadipocytes by targeting Hypoxia-Inducible factor-1 signaling pathway // *Adipocyte.* 2021. Vol. 10, No. 1. P. 546–557. DOI: 10.1080/21623945.2021.1986327

16. Pedrosa V.B., Schenkel F.S., Chen S.-Y., et al. Genomewide association analyses of lactation persistency and milk production traits in Holstein cattle based on imputed whole-genome sequence data // *Genes (Basel)*. 2021. Vol. 12, No. 11. ID 1830. DOI: 10.3390/genes12111830
17. Do D.N., Bissonnette N., Lacasse P., et al. Genome-wide association analysis and pathways enrichment for lactation persistency in Canadian Holstein cattle // *J Dairy Sci*. 2017. Vol. 100, No. 3. P. 1955–1970. DOI: 10.3168/jds.2016-11910
18. Cohen-Ziri M., Seroussi E., Larkin D.M., et al. Identification of a missense mutation in the bovine ABCG2 gene with a major effect on the QTL on chromosome 6 affecting milk yield and composition in Holstein cattle // *Genome Res*. 2005. Vol. 15, No. 7. P. 936–944. DOI: 10.1101/gr.3806705
19. Kołodziejwski P.A., Pruszyńska-Oszmałek E., Wojciechowicz T., et al. The role of peptide hormones discovered in the 21st century in the regulation of adipose tissue functions // *Genes (Basel)*. 2021. Vol. 17, No. 2. ID 756. DOI: 10.3390/genes12050756
20. Shan S., Xu F., Bleyer M., et al. Association of α/β -hydrolase D16B with bovine conception rate and sperm plasma membrane lipid composition // *Int J Mol Sci*. 2020. Vol. 21, No. 2. ID 627. DOI: 10.3390/ijms21020627
21. Shan S., Xu F., Hirschfeld M., et al. α/β -hydrolase D16B truncation results in premature sperm capacitation in cattle // *Int J Mol Sci*. 2022. Vol. 23, No. 14. ID 7777. DOI: 10.3390/ijms23147777
22. Xin J., Chai Z., Zhang C., et al. Methylome and transcriptome profiles in three yak tissues revealed that DNA methylation and the transcription factor ZGPAT co-regulate milk production // *BMC Genomics*. 2020. Vol. 21, No. 1. ID 731. DOI: 10.1186/s12864-020-07151-3
23. Machado P.C., Brito L.F., Martins R., et al. Genome-wide association analysis reveals novel loci related with visual score traits in nellore cattle raised in pasture-based systems // *Animals (Basel)*. 2022. Vol. 12, No. 24. ID 3526. DOI: 10.3390/ani12243526
24. Sun H.-Z., Zhu Z., Zhou M., et al. Gene co-expression and alternative splicing analysis of key metabolic tissues to unravel the regulatory signatures of fatty acid composition in cattle // *RNA Biology*. 2021. Vol. 18, No. 6. P. 854–862. DOI: 10.1080/15476286.2020.1824060
25. Buaban S., Lengnudum K., Boonkum W., Phakdeedindan P. Genome-wide association study on milk production and somatic cell score for Thai dairy cattle using weighted single-step approach with random regression test-day model // *J Dairy Sci*. 2022. Vol. 105, No. 1. P. 468–494. DOI: 10.3168/jds.2020-19826
26. Malheiros J.M., Enriquez-Valencia C.E., Braga C.P., et al. Application of proteomic to investigate the different degrees of meat tenderness in Nellore breed // *J Proteomics*. 2021. Vol. 248. ID 104331. DOI: 10.1016/j.jprot.2021.104331
27. Girardi E., Superti-Furga G. Caught in the genetic network: a novel regulator of lipid metabolism // *Nat Metab*. 2020. Vol. 2, No. 6. P. 483–484. DOI: 10.1038/s42255-020-0218-5
28. Du C., Deng T., Zhou Y., et al. Systematic analyses for candidate genes of milk production traits in water buffalo (*Bubalus Bubalis*) // *Anim Genet*. 2019. Vol. 50, No. 3. P. 207–216. DOI: 10.1111/age.12739
29. Feng X., Pan C., Liu S., et al. Identification of core genes affecting IMF deposition in bovine // *Anim Biotechnol*. 2023. Vol. 34, No. 7. P. 2887–2899. DOI: 10.1080/10495398.2022.2124167
30. Liu X., Gong J., Wang L., et al. Genome-wide profiling of the microRNA transcriptome regulatory network to identify putative candidate genes associated with backfat deposition in pigs // *Animals*. 2019. Vol. 6, No. 6. ID 313. DOI: 10.3390/ani9060313
31. Abou-Rjeileh U., dos Santos Neto J.M., Chirivi M., et al. Oleic acid abomasal infusion limits lipolysis and improves insulin sensitivity in adipose tissue from periparturient dairy cows // *J Dairy Sci*. 2023. Vol. 106, No. 6. P. 4306–4323. DOI: 10.3168/jds.2022-22402
32. Liu Y., Mu Y., Wang W., et al. Analysis of genomic copy number variations through whole-genome scan in Chinese Qaidam cattle // *Front Vet Sci*. 2023. Vol. 10. ID 1148070. DOI: 10.3389/fvets.2023
33. Dong Y., Jin L., Liu X., et al. IMPACT and OSBPL1A are two isoform-specific imprinted genes in bovines // *Theriogenology*. 2022. Vol. 184. P. 100–109. DOI: 10.1016/j.theriogenology
34. Toro Ospina A.M., da Silva Faria R.A., Vercesi Filho A.E., et al. Genome-wide identification of runs of homozygosity islands in the Gyr breed (*Bos indicus*) // *Reprod Domest Anim*. 2020. Vol. 55, No. 3. P. 333–342. DOI: 10.1111/rda.13639
35. Zhang Y., Yu M., Dong J., et al. Nucleophosmin3 carried by small extracellular vesicles contribute to white adipose tissue brownin // *J Nanobiotechnol*. 2022. Vol. 20, No. 1. ID 165. DOI: 10.1186/s12951-022-01381-1
36. Jayawardana J.M.D.R., Lopez-Villalobos N., McNaughton L.R., Hickson R.E. Genomic regions associated with milk composition and fertility traits in spring-calving dairy cows in New Zealand // *Genes*. 2023. Vol. 14, No. 4. ID 860. DOI: 10.3390/genes14040860
37. Senczu G., Guerra L., Mastrangelo S., et al. Fifteen shades of grey: combined analysis of genome-wide SNP data in steppe and mediterranean grey cattle sheds new light on the molecular basis of coat color // *Genes*. 2020. Vol. 11, No. 8. ID 932. DOI: 10.3390/genes11080932
38. Visser C., Lashmar S.F., Reding J., et al. Pedigree and genome-based patterns of homozygosity in the South African Ayrshire, Holstein, and Jersey breeds // *Front Genet*. 2023. Vol. 14. ID 1136078. DOI: 10.3389/fgene.2023.1136078
39. Позовникова М.В., Тулинова О.В., Сермягин А.А., и др. Анализ генетического разнообразия айрширского скота России (сообщение 1) // *Экологическая генетика*. 2022. Т. 20, № 1. P. 5–12. DOI: 10.17816/ecogen88943
40. Smaragdov M.G., Kudinov A.A. Assessing the power of principal components and wright's fixation index analyzes applied to reveal the genome-wide genetic differences between herds of Holstein cows // *BMC Genet*. 2020. Vol. 21, No. 1. ID 47. DOI: 10.1186/s12863-020-00848-0
41. Sarviaho K., Uimari P., Martikainen K. Estimating inbreeding rate and effective population size in the Finnish Ayrshire population in the era of genomic selection // *J Anim Breed Genet*. 2023. Vol. 140, No. 3. P. 343–353. DOI: 10.1111/jbg.12762
42. Martikainen K., Sironen A., Uimari P. Estimation of intrachromosomal inbreeding depression on female fertility using runs of homozygosity in Finnish Ayrshire cattle // *J Dairy Sci*. 2018. Vol. 101, No. 12. P. 11097–11107. DOI: 10.3168/jds.2018-14805
43. Zhang Q., Guldbandsen B., Bosse M., et al. Runs of homozygosity and distribution of functional variants in the cattle genome // *BMC Genomics*. 2015. Vol. 16, No. 2. ID 542. DOI: 10.1186/s12864-015-1715-x
44. Purfield D.C., Evans R.D., Berry D.P. Breed-and trait-specific associations define the genetic architecture of calving performance traits in cattle // *J Anim Sci*. 2020. Vol. 98, No. 5. ID skaa151. DOI: 10.1093/jas/skaa151
45. Lozada-Soto E., Tiezzi F., Jicang J., et al. Genomic characterization of autozygosity and recent inbreeding trends in all major breeds of US dairy cattle // *J Dairy Sci*. 2022. Vol. 105, No. 11. P. 8956–8971. DOI: 10.3168/jds.2022-22116
46. Forutan M., Ansari Mahyari S., Baes C., et al. Inbreeding and runs of homozygosity before and after genomic selection in North American Holstein cattle // *BMC Genomics*. 2018. Vol. 19, No. 1. ID 98. DOI: 10.1186/s12864-018-4453-z

REFERENCES

1. Howard JT, Pryce JE, Baes C, Maltecca C. Invited review: Inbreeding in the genomics era: Inbreeding, inbreeding depression, and management of genomic variability. *J Dairy Sci.* 2017;100(8):6009–6024. DOI: 10.3168/jds.2017-12787
2. Nedashkovsky IS, Sermyagin AA, Bogdanova TV, et al. Evaluation of inbreeding effect for milk production and fertility traits black-and-white cattle improved by Holstein breed. *Journal of Dairy and Beef Cattle Farming.* 2018;(7):17–22. (In Russ.) DOI: 10.25632/MMS.2018.7.21450
3. Gutierrez-Reinoso MA, Aponte PM, Cabezas J, et al. Genomic evaluation of primiparous high-producing dairy cows: inbreeding effects on genotypic and phenotypic production-reproductive traits. *Animals (Basel).* 2020;10(9):1704. DOI: 10.3390/ani10091704
4. Granado-Tajada I, Rodriguez-Ramilo ST, Legarra A, Ugarte E. Inbreeding, effective population size, and coancestry in the Latxa dairy sheep breed. *J Dairy Sci.* 2020;103(6):5215–5226. DOI: 10.3168/jds.2019-17743
5. Curik I, Ferencakovic M, Solkner J. Inbreeding and runs of homozygosity: A possible solution to an old problem. *Livest Sci.* 2014;166(1):26–34. DOI: 10.1016/j.livsci.2014.05.034
6. Peripolli E, Munari DP, Silva MVGB, et al. Runs of homozygosity: current knowledge and applications in livestock. *Anim Genet.* 2017;43(3):255–271. DOI: 10.1111/age.12526
7. Martikainen K, Koivula M, Uimari P. Identification of runs of homozygosity affecting female fertility and milk production traits in Finnish Ayrshire cattle. *Sci Rep.* 2020;10(1):3804. DOI: 10.1038/s41598-020-60830-9
8. Szmatoła T, Gurgul A, Ropka-Molik K, et al. Characteristics of runs of homozygosity in selected cattle breeds maintained in Poland. *Livest Sci.* 2016;188:72–80. DOI: 10.1016/J.LIVSCI.2016.04.006
9. Tulinova OV, Vasil'eva NV, Anistenok SV, et al. *Geneticheskie resursy otechestvennykh regional'nykh populyatsii airshirskogo skota (spravochnoe posobie).* Saint Petersburg, Pushkin: Argus, 2021. 238 p. (In Russ.)
10. Yu GI, Song DK, Shin DH. Associations of IL1RAP and IL1RL1 gene polymorphisms with obesity and inflammation mediators. *Inflamm Res.* 2020;69(2):191–202. DOI: 10.1007/s00011-019-01307-y
11. Peters SO, Kizilkaya K, Ibeagha-Awemu EM, et al. Comparative accuracies of genetic values predicted for economically important milk traits, genome-wide association, and linkage disequilibrium patterns of Canadian Holstein cows. *J Dairy Sci.* 2021;104(2):1900–1916. DOI: 10.3168/jds.2020-18489
12. Yang X, Aoki Y, Li X, et al. Structure of human holocarboxylase synthetase gene and mutation spectrum of holocarboxylase synthetase deficiency. *Hum Genet.* 2001;109(5):526–534. DOI: 10.1007/s004390100603
13. Li K-Y, Tang J-P, Jiang Y-L, et al. Holocarboxylase synthetase deficiency induced by HLCS gene mutations: a rare disease study. *Zhongguo Dang Dai Er Ke Za Zhi.* 2023;25(4):401–407. DOI: 10.7499/j.issn.1008-8830.2211062
14. Edea Z, Jung KS, Shin SS, et al. Signatures of positive selection underlying beef production traits in Korean cattle breeds. *J Anim Sci Technol.* 2020;62(3):293–305. DOI: 10.5187/jast.2020.62.3.293
15. Liang C, Wang G, Abbas Raza SH, et al. FAM13A promotes proliferation of bovine preadipocytes by targeting Hypoxia-Inducible factor-1 signaling pathway. *Adipocyte.* 2021;10(1):546–557. DOI: 10.1080/21623945.2021.1986327
16. Pedrosa VB, Schenkel FS, Chen S-Y, et al. Genomewide association analyses of lactation persistency and milk production traits in holstein cattle based on imputed whole-genome sequence data. *Genes (Basel).* 2021;12(11):1830. DOI: 10.3390/genes12111830
17. Do DN, Bissonnette N, Lacasse P, et al. Genome-wide association analysis and pathways enrichment for lactation persistency in Canadian Holstein cattle. *J Dairy Sci.* 2017;100(3):1955–1970. DOI: 10.3168/jds.2016-11910
18. Cohen-Ziri M, Seroussi E, Larkin DM, et al. Identification of a missense mutation in the bovine ABCG2 gene with a major effect on the QTL on chromosome 6 affecting milk yield and composition in Holstein cattle. *Genome Res.* 2005;15(7):936–944. DOI: 10.1101/gr.3806705
19. Kołodziejcki PA, Pruszyńska-Oszmałek E, Wojciechowicz T, et al. The role of peptide hormones discovered in the 21st century in the regulation of adipose tissue functions. *Genes (Basel).* 2021;17(2):756. DOI: 10.3390/genes12050756
20. Shan S, Xu F, Bleyer M, et al. Association of α/β -hydrolase D16B with bovine conception rate and sperm plasma membrane lipid composition. *Int J Mol Sci.* 2020;21(2):627. DOI: 10.3390/ijms21020627
21. Shan S, Xu F, Hirschfeld M, et al. α/β -hydrolase D16B truncation results in premature sperm capacitation in cattle. *Int J Mol Sci.* 2022;23(14):7777. DOI: 10.3390/ijms23147777
22. Xin J, Chai Z, Zhang C, et al. Methylome and transcriptome profiles in three yak tissues revealed that DNA methylation and the transcription factor ZGPAT co-regulate milk production. *BMC Genomics.* 2020;21(1):731. DOI: 10.1186/s12864-020-07151-3
23. Machado PC, Brito LF, Martins R, et al. Genome-wide association analysis reveals novel loci related with visual score traits in nellore cattle raised in pasture-based systems. *Animals (Basel).* 2022;12(24):3526. DOI: 10.3390/ani12243526
24. Sun H-Z, Zhu Z, Zhou M, et al. Gene co-expression and alternative splicing analysis of key metabolic tissues to unravel the regulatory signatures of fatty acid composition in cattle. *RNA Biology.* 2021;18(6):854–862. DOI: 10.1080/15476286.2020.1824060
25. Buaban S, Lengnudum K, Boonkum W, Phakdeedindan P. Genome-wide association study on milk production and somatic cell score for Thai dairy cattle using weighted single-step approach with random regression test-day model. *J Dairy Sci.* 2022;105(1):468–494. DOI: 10.3168/jds.2020-19826
26. Malheiros JM, Enriquez-Valencia CE, Braga CP, et al. Application of proteomic to investigate the different degrees of meat tenderness in Nellore breed. *J Proteomics.* 2021;248:104331. DOI: 10.1016/j.jprot.2021.104331
27. Girardi E, Superti-Furga G. Caught in the genetic network: a novel regulator of lipid metabolism. *Nat Metab.* 2020;2(6):483–484. DOI: 10.1038/s42255-020-0218-5
28. Du C, Deng T, Zhou Y, et al. Systematic analyses for candidate genes of milk production traits in water buffalo (*Bubalus bubalis*). *Anim Genet.* 2019;50(3):207–216. DOI: 10.1111/age.12739
29. Feng X, Pan C, Liu S, et al. Identification of core genes affecting IMF deposition in bovine. *Anim Biotechnol.* 2023;34(7):2887–2899. DOI: 10.1080/10495398.2022.2124167
30. Liu X, Gong J, Wang L, et al. Genome-wide profiling of the microRNA transcriptome regulatory network to identify putative candidate genes associated with backfat deposition in pigs. *Animals.* 2019;6(6):313. DOI: 10.3390/ani9060313

31. Abou-Rjeileh U, dos Santos Neto JM, Chirivi M, et al. Oleic acid abomasal infusion limits lipolysis and improves insulin sensitivity in adipose tissue from periparturient dairy cows. *J Dairy Sci.* 2023;106(6):4306–4323. DOI: 10.3168/jds.2022-22402
32. Liu Y, Mu Y, Wang W, et al. Analysis of genomic copy number variations through whole-genome scan in Chinese Qaidam cattle. *Front Vet Sci.* 2023;10:1148070. DOI: 10.3389/fvets.2023
33. Dong Y, Jin L, Liu X, et al. IMPACT and OSBPL1A are two isoform-specific imprinted genes in bovines. *Theriogenology.* 2022;184:100–109. DOI: 10.1016/j.theriogenology
34. Toro Ospina AM, da Silva Faria RA, Vercesi Filho AE, et al. Genome-wide identification of runs of homozygosity islands in the Gyr breed (*Bos indicus*). *Reprod Domest Anim.* 2020;55(3):333–342. DOI: 10.1111/rda.13639
35. Zhang Y, Yu M, Dong J, et al. Nucleophosmin3 carried by small extracellular vesicles contribute to white adipose tissue browning. *J Nanobiotechnol.* 2022;20(1):165. DOI: 10.1186/s12951-022-01381-1
36. Jayawardana JMDR, Lopez-Villalobos N, McNaughton LR, Hickson RE. Genomic regions associated with milk composition and fertility traits in spring-calving dairy cows in New Zealand. *Genes.* 2023;14(4):860. DOI: 10.3390/genes14040860
37. Senczu G, Guerra L, Mastrangelo S, et al. Fifteen shades of grey: combined analysis of genome-wide SNP data in steppe and mediterranean grey cattle sheds new light on the molecular basis of coat color. *Genes.* 2020;11(8):932. DOI: 10.3390/genes11080932
38. Visser C, Lashmar SF, Reding J, et al. Pedigree and genome-based patterns of homozygosity in the South African Ayrshire, Holstein, and Jersey breeds. *Front Genet.* 2023;14:1136078. DOI: 10.3389/fgene.2023.1136078
39. Pozovnikova MV, Tulinova OV, Sermyagin AA, et al. Analysis of the genetic diversity of Ayrshire cattle in Russia (part 1). *Ecological genetics.* 2022;20(1):5–12. (In Russ.) DOI: 10.17816/ecogen88943
40. Smaragdov MG, Kudinov AA. Assessing the power of principal components and wright's fixation index analyzes applied to reveal the genome-wide genetic differences between herds of Holstein cows. *BMC Genet.* 2020;21(1):47. DOI: 10.1186/s12863-020-00848-0
41. Sarviaho K, Uimari P, Martikainen K. Estimating inbreeding rate and effective population size in the Finnish Ayrshire population in the era of genomic selection. *J Anim Breed Genet.* 2023;140(3):343–353. DOI: 10.1111/jbg.12762
42. Martikainen K, Sironen A, Uimari P. Estimation of intrachromosomal inbreeding depression on female fertility using runs of homozygosity in Finnish Ayrshire cattle. *J Dairy Sci.* 2018;101(12):11097–11107. DOI: 10.3168/jds.2018-14805
43. Zhang Q, Guldbbrandtsen B, Bosse M, et al. Runs of homozygosity and distribution of functional variants in the cattle genome. *BMC Genomics.* 2015;16(2):542. DOI: 10.1186/s12864-015-1715-x
44. Purfield DC, Evans RD, Berry DP. Breed-and trait-specific associations define the genetic architecture of calving performance traits in cattle. *J Anim Sci.* 2020;98(5):skaa151. DOI: 10.1093/jas/skaa151
45. Lozada-Soto E, Tiezzi F, Jicang J, et al. Genomic characterization of autozygosity and recent inbreeding trends in all major breeds of US dairy cattle. *J Dairy Sci.* 2022;105(11):8956–8971. DOI: 10.3168/jds.2022-22116
46. Forutan M, Ansari Mahyari S, Baes C, et al. Inbreeding and runs of homozygosity before and after genomic selection in North American Holstein cattle. *BMC Genomics.* 2018;19(1):98. DOI: 10.1186/s12864-018-4453-z

ОБ АВТОРАХ

***Анна Евгеньевна Рябова**, мл. научн. сотр.;
адрес: Россия, 196625, Санкт-Петербург, пос. Тярлево,
Московское ш., д. 55а; ORCID: 0000-0003-2362-2892;
Scopus Author ID: 57941963400; eLibrary SPIN: 4336-0310;
e-mail: aniuta.riabova2016@yandex.ru

Марина Владимировна Позовникова, канд. биол. наук,
ст. научн. сотр.; ORCID: 0000-0002-8658-2026;
Scopus Author ID: 57200383317; eLibrary SPIN: 5441-6996;
e-mail: pozovnikova@gmail.com

Наталья Викторовна Деметьева, канд. биол. наук,
вед. научн. сотр.; ORCID: 0000-0003-0210-9344;
Scopus Author ID: 57221619264; eLibrary SPIN: 8768-8906;
e-mail: dementevan@mail.ru

Юрий Сергеевич Щербakov, мл. научн. сотр.;
ORCID: 0000-0003-2949-0747; Scopus Author ID: 57189759592;
eLibrary SPIN: 3547-1009; e-mail: yura.10.08.94.94@mail.ru

Ольга Васильевна Тулинова, канд. с.-х. наук,
вед. научн. сотр.; Scopus Author ID: 57200384693;
eLibrary SPIN: 3973-6337; e-mail: tulinova_59@mail.ru

AUTHORS' INFO

***Anna E. Ryabova**, junior research associate;
address: 55a Moskovskoe highway, village Tyarlevo,
Saint Petersburg, 196625, Russia; ORCID: 0000-0003-2362-2892;
Scopus Author ID: 57941963400; eLibrary SPIN: 4336-0310;
e-mail: aniuta.riabova2016@yandex.ru

Marina V. Pozovnikova, Cand. Sci. (Biol.),
senior research associate; ORCID: 0000-0002-8658-2026;
Scopus Author ID: 57200383317; eLibrary SPIN: 5441-6996;
e-mail: pozovnikova@gmail.com

Natalia V. Dementieva, Cand. Sci. (Biol.),
leading research associate; ORCID: 0000-0003-0210-9344;
Scopus Author ID: 57221619264; eLibrary SPIN: 8768-8906;
e-mail: dementevan@mail.ru

Yury S. Shcherbakov, junior research associate;
ORCID: 0000-0003-2949-0747; Scopus Author ID: 57189759592;
eLibrary SPIN: 3547-1009; e-mail: yura.10.08.94.94@mail.ru

Olga V. Tulinova, Cand. Sci. (Agricultural),
leading research associate; Scopus Author ID: 57200384693;
SPIN: 3973-6337; e-mail: tulinova_59@mail.ru

* Автор, ответственный за переписку / Corresponding author

ОБ АВТОРАХ

Елена Анатольевна Романова, мл. научн. сотр.;
ORCID: 0000-0002-4225-5533; eLibrary SPIN: 1444-3678;
e-mail: splicing86@gmail.com

Анастасия Ивановна Азовцева, мл. научн. сотр.;
ORCID: 0000-0002-2963-378X; eLibrary SPIN: 5784-2786;
e-mail: ase4ica15@mail.ru

AUTHORS' INFO

Elena A. Romanova, junior research associate;
ORCID: 0000-0002-4225-5533; eLibrary SPIN: 1444-3678;
e-mail: splicing86@gmail.com

Anastasia I. Azovtseva, junior research associate;
ORCID: 0000-0002-2963-378X; eLibrary SPIN: 5784-2786;
e-mail: ase4ica15@mail.ru