

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ В РАБОТЕ С ХОЛМОГОРСКОЙ ПОРОДОЙ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА В АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ*

Валентин Петрович Прожерин, доктор сельскохозяйственных наук

Ия Витальевна Селькова, старший научный сотрудник

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук, г. Архангельск, Россия
E-mail: selkova2458@bk.ru

Аннотация. Мониторинг генетической структуры пород крупного рогатого скота позволяет получить информацию о частоте генотипов групп крови во времени. Для холмогорской породы провели исследование по десяти временным интервалам наблюдений в стадах племенных заводов Архангельской области ($n = 10983$). Отмечена динамика убыли и возрастания частоты отдельных аллелей. Потеря аллелей приводит к гомозиготной генетической структуре стада или всей популяции. Подобная ситуация сложилась в выборках коров первого и девятого поколений, генетические структуры которых резко отличаются. По результатам исследований установлено, что под влиянием селекционных процессов изменился количественный и качественный состав аллелофонда холмогорского скота Архангельской области. Степень гомозиготности (теоретическая) в поколениях женских особей имеет тенденцию к снижению с 10,5 (третье поколение) до 6,5% (девятое, десятое поколения), а количество эффективных аллелей к росту – с 9,4 до 15,4% соответственно. По генетической панели EAB-локуса маточное поголовье стад племенных заводов Архангельской области было гетерогенным. Наибольшее генетическое расстояние показывают чистопородные коровы холмогорской породы крупного рогатого скота первого-второго интервалов наблюдений с голштинизированными в девятом-десятом интервалах. Оценка генетической изменчивости у стад крупного рогатого скота племенных заводов по поколениям – инструмент успешной селекции. Необходимо создание новых и совершенствование существующих заводских линий с использованием генетических маркеров породной принадлежности. Это позволит нивелировать негативные последствия от родственного спаривания родительских пар, а также избежать нарастания уровня гомозиготности в подконтрольных стадах архангельской популяции холмогорской породы крупного рогатого скота.

Ключевые слова: холмогорская порода крупного рогатого скота, голштинизированные быки-производители, аллелофонд, аллели EAB-локуса групп крови, гомозиготность, генетическое сходство, генетическая дистанция

GENETIC ASPECTS IN WORKING WITH THE *KHOLMOGORY* CATTLE BREED IN THE ARKHANGELSK REGION

V.P. Prozherin, *Grand PhD in Agricultural Sciences*

I.V. Selkova, *Senior Researcher*

FECIAR UrB RAS, Arkhangelsk, Russia

E-mail: selkova2458@bk.ru

Abstract. Monitoring of the genetic structure of cattle breeds allows conducting studies that provide information about the cross-section in the timeline by the frequencies of genotypes of blood groups. In particular, the study was carried out on 10 time intervals of observations in herds for the Kholmogorsky breed of breeding plants of the Arkhangelsk region ($n = 10983$). The dynamics is shown by the decrease and increase in the frequencies of individual alleles. The genetic structure of the herd becomes more homozygous, as the loss of alleles goes on. A similar situation has developed in the samples of cows of the first and ninth generations, their genetic structures are sharply different. According to the results of the research, it was found that the quantitative and qualitative composition of the allelofund of the Kholmogorsky cattle of the Arkhangelsk region has changed under the influence of breeding processes. It was found that the degree of homozygosity (theoretical) tends to decrease from 10.5% (3rd generation) to 6.5% (9th, 10th generation) in the context of the analyzed generations of females, and the number of effective alleles, respectively, increases from 9.4% to 15.4%. At the same time, it was revealed that the breeding stock of the herds of breeding plants of the Arkhangelsk region was heterogeneous according to the genetic panel of the EAV locus. The greatest genetic distance is shown by purebred cows of the Kholmogorsky breed of cattle of the 1-2 observation intervals with Holstein in the 9-10 intervals. Breeding work and assessment of genetic variability is a tool for successful breeding in cattle herds of breeding plants by generations. The event to create new and improve existing factory lines using genetic markers of breed affiliation is promising. This will reduce the negative consequences of related mating of parent pairs, as well as avoid an increase in the level of homozygosity in the controlled herds of the Arkhangelsk population of the Kholmogorsky cattle breed.

Keywords: Kholmogory breed of cattle, Holsteinized sires, allele pool, alleles of the EAB locus of blood groups, homozygosity, genetic similarity, genetic distance

* Работа выполнена в рамках НИОКТР FUUW – N2022-0059 «Формирование системы совершенствования и рационального использования отечественных генетических ресурсов пород молочного скота»/ The work was carried out within the framework of the FUUW – N2022-0059 R&D center “Formation of a system for improving and rational use of domestic genetic resources of dairy cattle breeds”.

Таблица 1.

Перечень образцов биологического материала

Поколение	Период наблюдений, год		Количество образцов	Порода при регистрации
	начало	окончание		
1G	1965	1974	368	Холмогорская, архангельская популяция
2G	1975	1980	1090	
3G	1981	1985	1526	
4G	1986	1990	1271	
5G	1991	1995	1996	
6G	1996	2000	513	
7G	2001	2005	214	
8G	2006	2010	918	
9G	2011	2015	2101	
10G	2016	2020	986	
Итого			10 983	

Холмогорская порода крупного рогатого скота была выведена в XVII веке в Двинском уезде на севере Русского государства. С 1765 по 1898 год в Архангелогородскую (Архангельская) губернию из Голландии и Голштинии было ввезено 137 голов, в том числе 62 быка. В Холмогорском и Архангельском уездах численность поголовья крупного рогатого скота в этот период составляет 19...23 тыс. гол., из них коров – 52,3...72,3%. В 1936–1937 годах в некоторых хозяйствах по разведению холмогорского скота применяли вводное скрещивание с использованием быков голландской черно-пестрой и остффризской пород для повышения молочности и улучшения экстерьера, но у помесных коров заметно снизилось содержание жира в молоке, поэтому дальнейшее межпородное скрещивание было прекращено. С 1980 года начали использовать быков голштинской породы на холмогорском маточном поголовье.

Фактор, определяющий увеличение производства продуктов животноводства, – грамотное ведение селекционно-племенной работы со стадом. Племенная работа все больше выходит на уровень генетического анализа селекционных процессов. Без знания генотипа животного нельзя в полной мере судить о его индивидуальности, наследственности и изменчивости. [3, 5, 6]

В мониторинге селекционных параметров представляют интерес иммуногенетические и молекулярно-генетические характеристики. В случае достаточной специфичности сывороток и их частоты, а также при применении перекрестных проверок по панелям антигенов иммуногенетический метод пригоден для определения генетической структуры породы, внутривидовых групп и используется в России. [4]

Генофондная структура каждой породы отличается от других популяций и даже каждое стадо в пределах одной породы может значительно различаться. У сельскохозяйственных животных выявлено десять типов генетических систем. Они позволяют получать информацию о разных аллельных вариантах и экспериментально устанавливать, какие варианты отдельных генов и генных ансамблей имеют преимущественное распространение у групп организмов, несущих желательный комплекс признаков в конкретных средовых условиях. Внедрение генетических маркеров в качестве дополнительных критериев при отборе сельскохозяйственных животных может ускорить селекционный процесс и повысить его эффективность. [11]

Архангельская популяция представляет научный интерес как часть отечественной холмогорской породы. [10] Актуально в теоретическом и практическом отношении исследовать полиморфизм генов, как маркеров молочной продуктивности. Преимущество генетических маркеров – неизменность в онтогенезе, независимость от условий внешней среды, кодоминантный тип наследования и четкий генетический контроль. Использование генетических маркеров молочной продуктивности в практической селекции крупного рогатого скота позволит более достоверно оценить генетический потенциал пород, популяций и отдельных особей, контроли-

ровать селекционные процессы и корректировать их направленность. [7]

Цель работы – изучение генотипа EAB-локуса групп крови у коров в племенных заводах Архангельской области по поколениям.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Информативная база для проведения математических расчетов – данные по аллелофонду локуса EAB, полученные в лаборатории иммуногенетической экспертизы ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН. Объект исследований – коровы холмогорской породы (N = 10983), принадлежащие племенным заводам Архангельской области. Банк данных по локусу EAB группы крови сформирован нами по поколениям – условным пятилетним периодам рождения подконтрольных животных (табл. 1).

На протяжении всего этапа исследований влияние факторов на номенклатуру и состав аллелей различалось. Постановку реакции гемолиза и семейный анализ проводили по методике П.Ф. Сорокового. [12] Уровень гетерозиготности и гомозиготности, а также предполагаемую частоту аллелей рассчитывали исходя из принципа равновесия генотипов в панмиксной популяции Харди-Вайнберга [14]:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1, \tag{1}$$

тогда как изучаемый ген имеет два аллельных состояния A и a. В момент времени (или в поколение) n, частота аллеля A = p_n, a = q_n.

Для оценки уровня генетической изменчивости применен метод расчета гетерозиготности H [8]:

$$H = \frac{1}{n} \sum_j^n h_i, \tag{2}$$

где h_i – количество гетерозигот на объем выборки, объединенное по всем исследованным аллелям.

Для анализа филогенетических расхождений внутривидовых структур применили показатели генетического сходства j и I [13]:

$$j_x = \sum x_i^2, j_y = \sum y_i^2, D = -\ln I, I = \frac{J_{XY}}{\sqrt{J_X J_Y}} \quad (3)$$

Рассчитали генетическое расстояние (D) по формуле М. Нея (1975) [9]:

$$D_X(m) = 1 - J_X, D_Y(m) = 1 - J_Y, D_{XY}(m) = 1 - J_{XY}, \quad (4)$$

$$D_m = D_{XY}(m) - \frac{D_X(m) + D_Y(m)}{2}. \quad (5)$$

Отношение степени кровного родства (рассчитанный уровень гомозиготности) – мера степени редукции предков, вычисляется с помощью коэффициента инбридинга. Коэффициент отношения гомозиготности C_a рассчитывается при допущении, что все пути ведут к общему предку двух рассматриваемых родословных и могут не проходить через другого общего предка, тогда достаточно включения в данный путь одного общего предка:

$$r_{AB} = \sum_p 2^{-L(p)}, \quad (6)$$

где $L_{(p)}$ – длина пути p . Таким образом, предполагая, что две особи имеют одного из 32 предков $n = 5$ поколений назад, но не имеют никаких общих предков в четырех или меньшего числа поколений назад, их коэффициент отношения r :

$$r_m = 2^n \cdot 2^{-2n} = 2^5 \cdot 2^{-10} = \frac{1}{32} = 0,0313 = 3\%. \quad (7),$$

Степень теоретической гомозиготности $H_e = 1 - C_a$, C_a – коэффициент гомозиготности:

$$C_a = \sum p_i^2, \quad (8)$$

где p_i^2 – квадратичное частот аллелей локуса. A – количество эффективных аллелей [6]:

$$A_e = \frac{1}{C_a}. \quad (9)$$

Данные статистически обрабатывали при помощи ПО Excel 2003 (Microsoft, США) и Calc (LibreOffice 5.3.2.2, США) в ОС Windows 7.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Благодаря использованию лучшего мирового генофонда *голландской* породы повысилась продуктивность коров за лактацию в массивах помесного скота. Однако уровень кровности (по *голландской* породе) достиг предела, превышение которого приводит к снижению проявления лучших качеств животных отечественных пород, в том числе и *холмогорской*. Их дальнейшее чистопородное разведение следует проводить с обязательной

оценкой сложившейся генетической изменчивости по показателям суммарного поголовья ведущих племенных заводов.

Частотные генетические характеристики и срезы применяют в определенных временных отрезках, либо периодах смены поколений животных для мониторинга и статистической оценки генетической структуры породы, что позволяет создавать линии животных для разведения с минимальными значениями инбридинга, максимально используя потенциал реализации генотипа в производственной среде по выбранным селекционным признакам молочной продуктивности. Реализация генетического мониторинга экономически эффективна с применением данных об инбридинге и генетической структуре стад при выборе пар для спаривания.

В процессе формирования генетической структуры стада по разным причинам участвует только небольшое число избранных особей, как правило, с неизвестными генотипами. При таком способе селекции возрастает роль генетического дрейфа, из-за которого происходит либо фиксация, либо потеря некоторых хозяйственно ценных аллелей, приводящая к гомозиготной генетической структуре стада и всей популяции. Подобная ситуация сложилась в группах подконтрольных коров первого и девятого поколений, генетические структуры которых существенно отличаются.

Под влиянием селекционных процессов изменился количественный и качественный состав аллелофонда племенных стад *холмогорского* скота архангельской популяции. Наибольшее количество аллелей (50) и концентрация аллелей с частотой менее 1% (22) выявлены у животных в девятом поколении (рис. 1).

Масштабная голштинизация *холмогорского* скота привела к общему увеличению разнообразия аллелей локуса EAB, связанных с улучшающей породой. Но многие аллели *холмогорской* породы сохранились в популяции. Быки-производители были получены от целенаправленных заказных спариваний. При отборе матерей быков селекционеры племенных заводов учитывали продуктивность коров, их линейную принадлежность, продуктивность предков, наличие хозяйственно значимых аллелей, линейных маркеров, повышенной адаптивности, экстерьер и крепость конституции, воспроизводительную способность. [1, 8] Подбор быков-производителей осуществляли с учетом их племенной ценности, продуктивности женских предков, данных по экстерьеру, воспроизводительным качествам по наличию редких аллелей породы, линейных маркеров. [10]

При вычислении частоты аллелей EAB-локуса групп крови у маточного поголовья происходило изменение их встречаемости. Изменение частотных характеристик аллелей в течение десяти поколений коров *холмогорской* породы приведено на рисунках 2, 3.

В результате сравнения крайних значений частоты аллелей локуса EAB выявлено, что аллели B2G2KE'2F'O', B2O2, Q были потеряны в результате селекции, A'O', E'2G'G", y QE'2Q', O2, Y2A'B'Y', B2G2O2Y2 частота встречаемости уменьшилась, G2Y2E'2Q', O2Y2I', G3O2T2A'F'K", B2O2Y2D', B2I2Y2G'G", G2O2Y2 B'E'2G' – увеличилась.

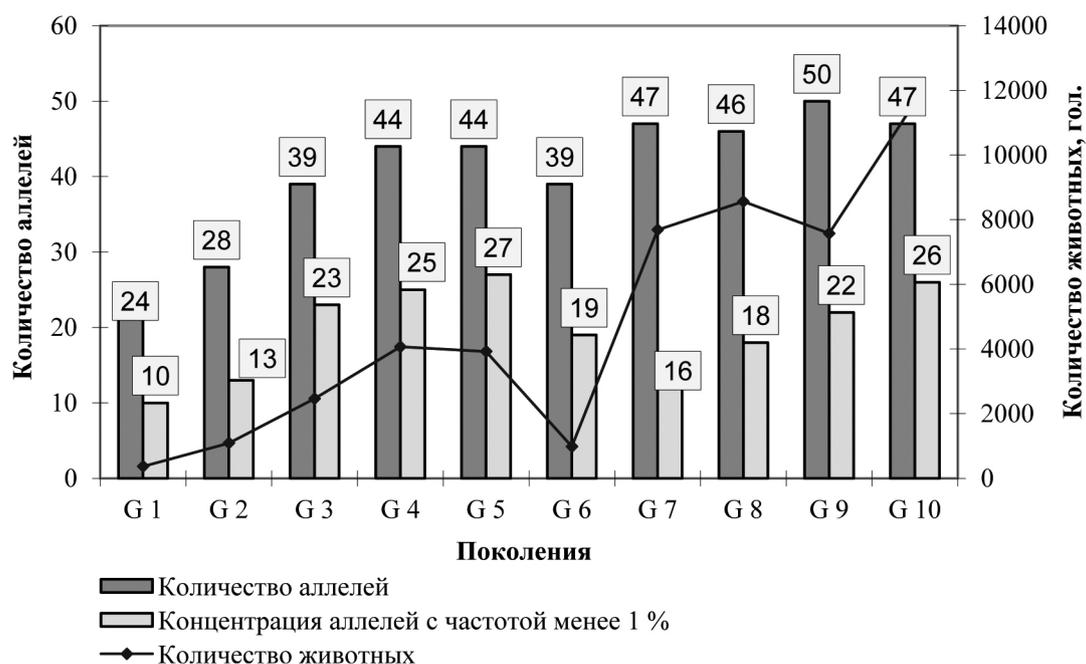


Рис. 1. Количественный состав аллелофонда EAV-локуса групп крови у женских особей крупного рогатого скота по поколениям.

Представленные утраченные аллели можно применять в качестве маркеров чистопородных *холмогорских* быков. Выявление животных, несущих данные аллели, может быть использовано для формирования производителей, содержащих в себе уникальные генотипы исходной основы животных *холмогорской* породы, например, устойчивость к заболеваниям, или свойства приспособляемости к производственной среде предприятий крайнего Севера. Результаты анализа краевых значений ярко демонстрируют различия в генетической структуре анализируемых поколений животных, указывая на активную работу при пороодообразовании в течение времени и формировании ядра производителей современной *холмогорской* породы при интенсивном отборе и применении быков *голландской* породы в качестве источника генетического материала для межпородного скрещивания и использования гете-

розиса для повышения параметров продуктивности при слабом применении отбора среди чистопородных быков *холмогорской* породы. Частота встречаемости выявленных аллелей может измениться с увеличением размера выборки тестируемых животных, в которой они обнаружены, вследствие неравновесия, связанного с различием размеров.

Для сравнения, в группах животных популяции *холмогорской* породы в Республике Коми отмечали сохранение преобладания породных аллелей (A2'O', E3'G'G'') при нарастании частоты встречаемости (G2Y2E1'Q') и появление новых аллелей, характерных для *голландской* породы (O1A'2J'2K'O', B2Q'G'G'', E'3G'Q', B1O2B', O4Y2A2', O4D'E3'F2'G'O'G'). [2]

Исследования по стадам племенных животных *холмогорской* породы в Республике Коми показали, что на начало голштинизации ведущими аллелями

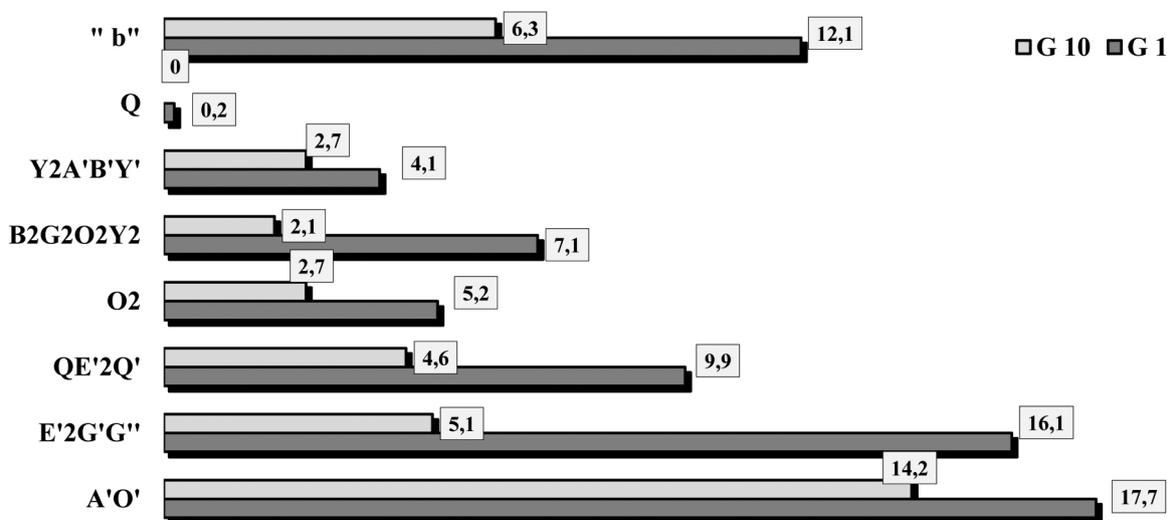


Рис. 2. Краевые значения частоты изменившихся аллелей первого и десятого поколений (в сторону уменьшения).

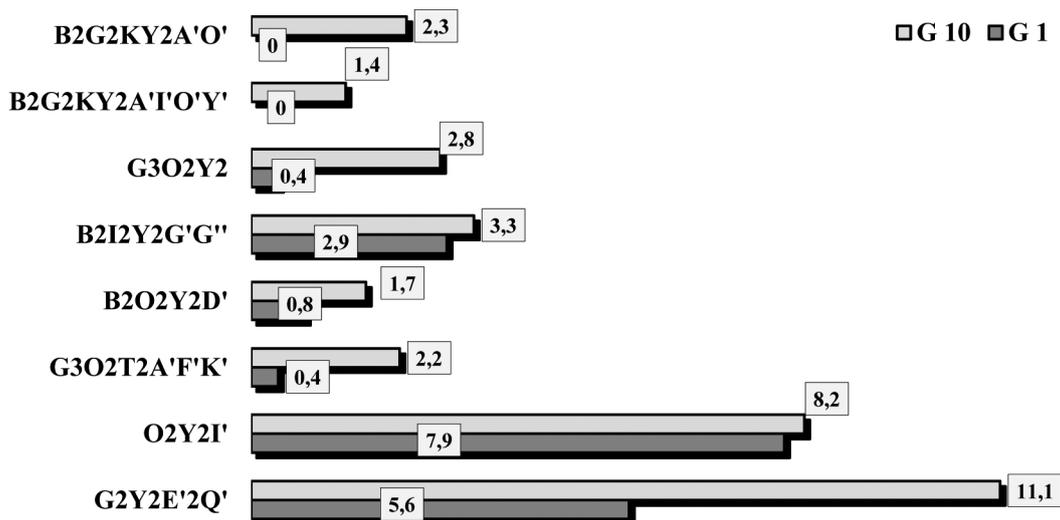


Рис. 3. Краевые значения частоты изменившихся аллелей первого и десятого поколений (в сторону увеличения).

ЕАВ-локуса были А2'О' (0,243), Е3'Г'Г'' (0,168) и «b» (0,137). Аллель А2'О' также остается самым распространенным в породе – 0,181, что в 1,3 раза ниже, чем тридцать лет назад, а частота встречаемости аллелей Е3'Г'Г'' и «b» снизилась в 2,5 и 1,7 раза – 0,068 и 0,081 соответственно ($P \leq 0,001$). В 1980 году в стадах холмогорского скота встречался Y2A2'В'Y', но в более поздних наших исследованиях не было обнаружено ни одного животного с этим аллелем. [2]

Установлено, что в первом и втором интервалах все коровы были чистопородными холмогорскими, относящимися к восьми генеалогическим линиям и первой родственной группе породы. Количественный состав голштиinizированных коров в интервалах наблюдений со временем увеличился.

По состоянию аллелофонда и показателей уровня гомозиготности (состояние животного, при котором его гомологичные хромосомы имеют одинаковые аллели) в популяции или стаде мож-

но формировать и поддерживать генетически различающиеся между собой структурные единицы. Установлено, что степень гомозиготности (теоретическая) в разрезе анализируемых поколений женских особей имеет тенденцию к снижению с 10,5 (третье поколение) до 6,5% (девятое, десятое), а количество эффективных аллелей к росту – 9,4...15,4% соответственно (рис. 4).

Гетерогенность обусловлена неотъемлемым и нормальным свойством холмогорской породы и рассматривается как жизненно необходимое, обуславливающее ее успешное существование и развитие, адаптивную лабильность и возможность дивергенции. Возникший полиморфизм поддерживается в дальнейшем разными механизмами: неравный кроссинговер; конверсия генов через высокую степень мутационных процессов; экстенсивная гомологичная рекомбинация в отдельных участках локуса; отбор сверхдоминирования и частотно-зависимый.



Рис. 4. Иммуногенетические параметры аллелофонда ЕАВ-локуса групп крови маточного поголовья племенных заводов.

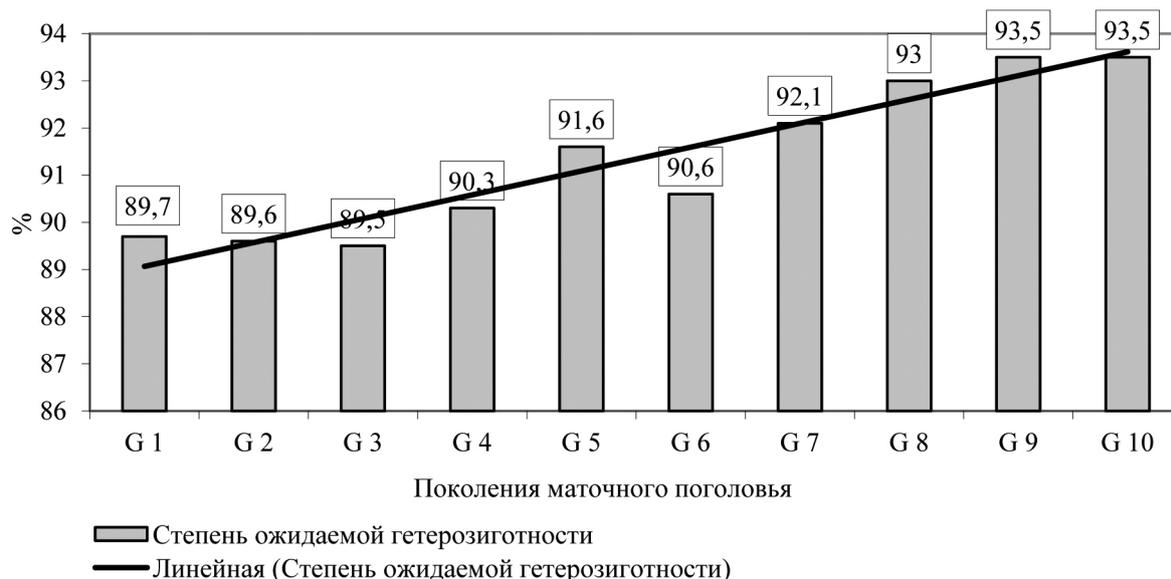


Рис. 5. Ожидаемая гетерозиготность маточного поголовья в периоды наблюдений.

Выявлено, что по генетической панели локуса EAB маточное поголовье стад племенных заводов Архангельской области было гетерогенным (рис. 5).

Изменение генетического паспорта стада данного племенного завода АО «Агрофирма «Вельская»» связано с интродукцией аллелей EAB-локуса чистопородных быков-производителей *голитинской* породы. Наибольшее распространение получили B2O2B', OE'2F'G'O'G'', OD'E'2F'G'O', OTG'G'', G2Y2E'2Q', Q', OD'G'Q'G'' наряду с высокочастотными или дрейфующими аллелями. Широкий спектр контролируемых аллелей-маркеров обуславливает устойчивость уровня групповой гомо-гетерозиготности, что препятствует нарастанию внутрипородного инбридинга. Аллелофонд стада в большей степени относится к *голитинской* породе. Его изменение будет зависеть от степени «открытости» субпопуляций (*холмогорская* и *голитинская* породы), а также интенсивности использования быков-лидеров *голитинской* породы (рис. 6). За семь периодов наблюдений (с четвертого по десятое поколение) уровень гомозиготности стада находится на одном уровне, лишь в пятом поколении он составил 6,43%.

Одно из важных направлений генетического мониторинга — оценка филогенетических рас-

хождений внутривидовых структур. Устойчивое совершенствование стад и всей породы возможно при определенном сдвиге в их генофонде. Для выявления тенденций в селекции *холмогорского* скота мы рассчитали генетическое сходство и расстояние у маточного поголовья по поколениям (табл. 2).

Наибольшее генетическое расстояние имеют чистопородные коровы *холмогорской* породы второго-седьмого, второго-десятого поколений (0,122 и 0,107 соответственно), первого-второго интервалов наблюдений с голштинизированными в девятом-десятом.

В *холмогорской* породе популяции Республики Коми индекс генетического сходства увеличился в два раза за последние пять лет. [2]

Оценка генетической изменчивости у стад крупного рогатого скота племенных заводов по поколениям — инструмент успешной селекции. Необходимо создание новых и совершенствование существующих заводских линий с использованием генетических маркеров породной принадлежности. Это позволит нивелировать негативные последствия от родственных спариваний родительских пар, а также избежать нарастания уровня гомозиготности в подконтрольных стадах архан-

Генетическое сходство и генетическая дистанция у женских особей в разрезе поколений

Таблица 2.

Поколение	1 n=368	2 n=1090	3 n=1526	4 n=1271	5 n=1996	6 n=513	7 n=214	8 n=918	9 n=2101	10 n=986
1	0	0,973	0,979	0,981	0,961	0,951	0,814	0,892	0,855	0,812
2	0,012	0	0,982	0,955	0,951	0,918	0,755	0,869	0,838	0,831
3	0,009	0,008	0	0,981	0,973	0,948	0,814	0,917	0,883	0,831
4	0,007	0,021	0,011	0	0,974	0,977	0,858	0,938	0,896	0,846
5	0,018	0,022	0,012	0,012	0	0,962	0,871	0,958	0,928	0,886
6	0,022	0,037	0,023	0,011	0,017	0	0,879	0,937	0,903	0,854
7	0,091	0,122	0,089	0,067	0,061	0,056	0	0,918	0,912	0,851
8	0,049	0,061	0,037	0,028	0,019	0,028	0,037	0	0,968	0,935
9	0,068	0,077	0,054	0,048	0,032	0,044	0,041	0,014	0	0,964
10	0,091	0,107	0,081	0,072	0,053	0,068	0,071	0,029	0,016	0

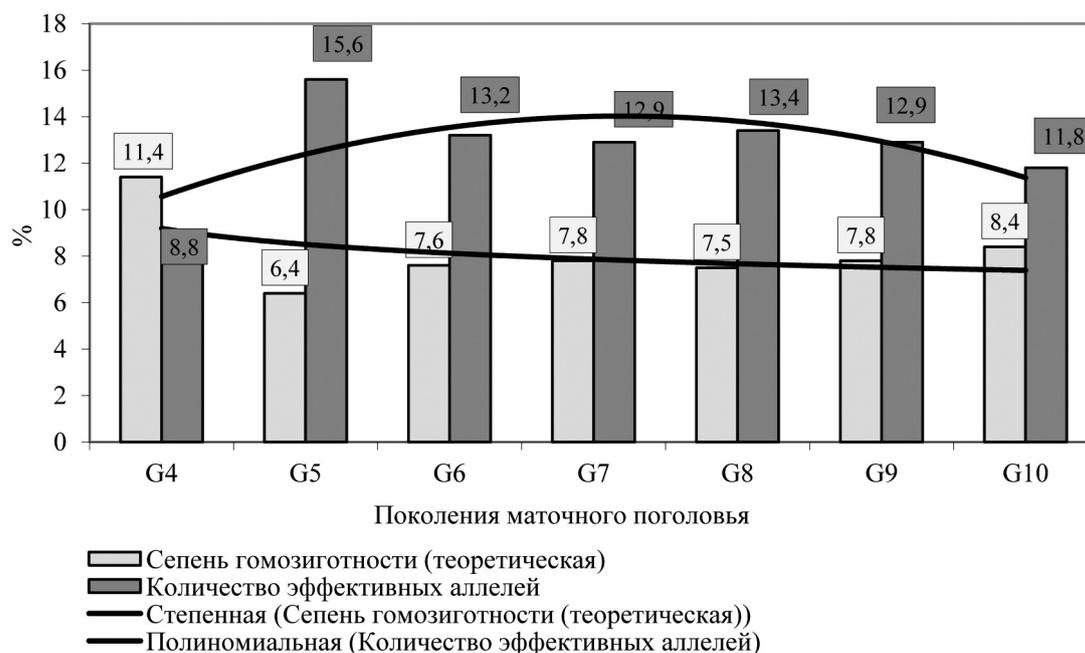


Рис. 6. Популяционно-генетические параметры групп животных в периоды наблюдений в АО «Агрофирма «Вельская»».

гельской популяции холмогорской породы крупного рогатого скота.

Выводы. Проведена оценка генетической структуры коров холмогорской породы крупного рогатого скота, принадлежащих племенным заводам области при помощи иммуногенетического анализа аллелей EAV-локуса групп крови. В процессе селекционных мероприятий у животных увеличивается число аллелей, а чистопородные коровы генетически дистанцируются от коров голштинизированного поголовья в ряде поколений с течением времени. Это подтверждается уменьшением и исчезновением числа уникальных для чистопородных холмогорских коров аллелей и появлением новых аллелей, привнесенных в процессе межпородного скрещивания, а также увеличением частоты их встречаемости. Результаты мониторинговых исследований делают возможным применение генетических маркеров в качестве критериев отбора, обеспечивающих достоверную оценку генетического потенциала породы, популяции и отдельных особей, а также позволяет точнее контролировать селекционные процессы в стаде и корректировать их направленность.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Винокуров А.Ю. Использование групп крови крупного рогатого скота при характеристике популяционно-генетических процессов. Молодые ученые – агропромышленному комплексу. Ульяновск. С. 91–94.
2. Деева В.С., Сухова Н.О. Группы крови крупного рогатого скота и их селекционное значение. РАСХН. Сиб. отд-ние. СибНИПТИЖ. Новосибирск, 2002. 172 с.
3. Ильина А.В., Муштукова Ю.В., Хуртина О.А. Генетическая оценка состояния популяционного генофонда крупного рогатого скота ярославской породы в ОАО «Михайловское» Ярославского района // Вестник АПК Верхневолжья. 2014. № 3 (27). С. 39–42.
4. Калязина Т.В. Использование генной технологии для характеристики аллелофонда черно-пестрого скота. Дис. к.б.н. 06.02.07 п. Быково Моск. обл. М., 2012. 113 с.

5. Коновалов А.В., Ильина А.В., Хуртина О.А., Зверева Е.А. Иммуногенетические маркеры популяции крупного рогатого скота ярославской породы. Интенсивные технологии производства продукции животноводства: Сборник статей Межд. науч.-практ. конф. Пенза, С. 28–32.
6. Коновалов А.В., Косяченко Н.М., Ильина А.В. Информационная база данных в оценке иммуногенетических и молекулярно-генетических характеристик ярославской породы крупного рогатого скота // Современные наукоемкие технологии. Региональное приложение. 2015. № 3 (43). С. 153–156.
7. Марзанова Л.К., Попов Н.А. Контроль за генетической изменчивостью в стадах молочных пород // Молочное и мясное скотоводство. 2018. № 8. С. 16–18. DOI: 10.25632/MMS.2018.75.35.004.
8. Меркурьева Е.К. Генетические основы селекции в скотоводстве. Учебные пособия для факультетов повышения квалификации руководящих кадров колхозов и совхозов, и специалистов сельского хозяйства. М., 1977. 189 с.
9. Новиков А.А., Хрунова А.И., Рыжова Н.Г. Влияние голштинизации скота холмогорской породы на частоты встречаемости аллелей EAV-локуса групп крови. Сборник статей X Международной научно-практической конференции, посвященной 180-летию со дня рождения Н.В. Верещагина. Тверь, С. 136–139.
10. Прожерин В.П., Ялуга В.Л., Рухлова Т.А. и др. Система селекционно-племенной работы с холмогорской породой крупного рогатого скота в Архангельской области на период 2014–2019. М-во агропром. комплекса и торговли Арханг. обл., ФГБНУ «Архангельский НИИСХ», Центр информ. обеспечения по холмогор. породе крупного рогатого скота. Архангельск, 2014. 122 с.
11. Семенюк О.В. Молекулярно-генетические аспекты оценки и прогнозирования молочной продуктивности крупного рогатого скота. Дис. к.б.н. 03.00.23. Ставрополь, 2006. 147 с.
12. Сороковой П.Ф. Методические рекомендации по исследованию и использованию групп крови в селекции

- крупного рогатого скота. Дубровицы: Издательство ВИЖ, 1974. 40 с.
13. Nei, M. The theory of genetic distance and evolution of human races. // Jap Human Genetics. 1978. V. 23. P. 341–369. DOI: 10.1007/BF01908190.
 14. Rendel J., Gahne B. Serological and biochemical methods for diagnosis of zygosity in cattle twins // Proc. EAAP meeting in Stockholm. 1960. № 8. P. 162–190.
- REFERENCES**
1. Vinokurov A.Yu. Ispol'zovanie grupp krovi krupnogo rogatogo skota pri harakteristike populyacionno-geneticheskikh processov. Molodye uchenye – agropromyshlennomu kompleksu. Ul'yanovsk. S. 91–94.
 2. Deeva V.S., Suhova N.O. Gruppy krovi krupnogo rogatogo skota i ih selekcionnoe znachenie. RASKHN. Sib. otd-nie. SibNIPTIZH. Novosibirsk, 2002. 172 s.
 3. Il'ina A.V., Mushtukova Yu.V., Hurtina O.A. Geneticheskaya ocenka sostoyaniya populyacionnogo genofonda krupnogo rogatogo skota yaroslavskoj porody v OAO «Mihajlovskoe» Yaroslavskogo rajona // Vestnik APK Verhnev-olzh'ya. 2014. № 3 (27). S. 39–42.
 4. Kalyazina T.V. Ispol'zovanie gennoj tekhnologii dlya harakteristiki allelofonda cherno-pestrogo skota. Dis. k.b.n. 06.02.07 p. Bykovo Mosk. obl. M., 2012. 113 s.
 5. Konovalov A.V., Il'ina A.V., Hurtina O.A., Zvereva E.A. Immunogeneticheskie markery populyacii krupnogo rogatogo skota yaroslavskoj porody. Intensivnye tekhnologii proizvodstva produkcii zhivotnovodstva: Sbornik statej Mezhd. nauch.-prakt. konf. Penza, S. 28–32.
 6. Konovalov A.V., Kosyachenko N.M., Il'ina A.V. Informacionnaya baza dannyh v ocenke immunogeneticheskikh i molekulyarno-geneticheskikh harakteristik yaroslavskoj porody krupnogo rogatogo skota // Sovremennye naukoemkie tekhnologii. Regional'noe prilozhenie. 2015. № 3 (43). S. 153–156.
 7. Marzanova L.K., Popov N.A. Kontrol' za geneticheskoy izmenchivost'yu v stadah molochnyh porod // Molochnoe i myasnoe skotovodstvo. 2018. № 8. S. 16–18. DOI: 10.25632/MMS.2018.75.35.004.
 8. Merkur'eva E.K. Geneticheskie osnovy selekcii v skotovodstve. Uchebnye posobiya dlya fakul'tetov povysheniya kvalifikacii rukovodyashchih kadrov kolhozov i sovhozov, i specialistov sel'skogo hozyajstva. M., 1977. 189 s.
 9. Novikov A.A., Hrunova A.I., Ryzhova N.G. Vliyanie golstinizacii skota holmogorskoj porody na chastoty vs-trechaemosti allelej EAV-lokusa grupp krovi. Sbornik statej X Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii, posvyashchennoj 180-letiyu so dnya rozhdeniya N.V. Vereshchagina. Tver', S. 136–139.
 10. Prozherin V.P., Yaluga V.L., Ruhlova T.A. i dr. Sistema selekcionno-plemennomj raboty s holmogorskoj porodoj krupnogo rogatogo skota v Arhangel'skoj oblasti na period 2014–2019. M-vo agroprom. kompleksa i trgovli Arhang. obl., FGBNU «Arhangel'skij NIISKH», Centr inform. obespecheniya po holmogor. porode krupnogo rogatogo skota. Arhangel'sk, 2014. 122 s.
 11. Semenyuk O.V. Molekulyarno-geneticheskie aspekty ocenki i prognozirovaniya molochnoj produktivnosti krupnogo rogatogo skota. Dis. k.b.n: 03.00.23. Stavropol', 2006. 147 s.
 12. Sorokovoj P.F. Metodicheskie rekomendacii po issledovaniyu i ispol'zovaniyu grupp krovi v selekcii krupnogo rogatogo skota. Dubrovicy: Izdatel'stvo VIZH, 1974. 40 s.
 13. Nei, M. The theory of genetic distance and evolution of human races. // Jap Human Genetics. 1978. V. 23. P. 341–369. DOI: 10.1007/BF01908190.
 14. Rendel J., Gahne B. Serological and biochemical methods for diagnosis of zygosity in cattle twins // Proc. EAAP meeting in Stockholm. 1960. № 8. P. 162–190.

Поступила в редакцию 12.04.2023

Принята к публикации 26.04.2023