

Оценка современного состояния генофонда холмогорской и черно-пестрой пород крупного рогатого скота на основе полногеномного SNP-анализа

А.В. Доцев¹, А.А. Сермягин¹, А.В. Шахин¹, И.А. Паронян², К.В. Племяшов², Х. Рейер³, К. Виммерс³, Г. Брем^{1, 4}, Н.А. Зиновьева¹

¹ Федеральное научное учреждение – ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста, Московская область, Подольск, Россия

² Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных – филиал Федерального научного центра животноводства – ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста, Санкт-Петербург, Пушкин, Россия

³ Институт геномной биологии Института биологии домашних животных Лейбница, Думмерсторф, Германия

⁴ Институт животноводства и генетики ветеринарно-медицинского университета, Вена, Австрия

Сохранение генофонда отечественных пород крупного рогатого скота является важной задачей для обеспечения продовольственной безопасности населения. В последние годы в Российской Федерации местные популяции скота либо замещаются высокопродуктивными импортными породами, либо происходит их метизация, в результате которой от исходной породы остается лишь незначительная часть генов. Целью нашей работы было выявление генетических различий между популяциями холмогорского и черно-пестрого скота с разной степенью кровности по голштинской породе. Нами выполнен анализ полногеномных SNP-профилей (SNP – однонуклеотидный полиморфизм) животных вышеуказанных пород. Холмогорская была подразделена на три группы: чистопородные (KHLM, $n = 3$), голштинизированные (KHLM-HLST, $n = 4$) и представители старого типа (KHLM-INTA, $n = 15$); черно-пестрая – на четыре группы: чистопородные (BLWT, $n = 9$), с долей кровности голштинского скота от 6 до 25 % (BLWT-75, $n = 8$), от 80 до 99 % (BLWT-HLST, $n = 10$) и представленные архивными образцами 1970–1980-х гг. (BLWT-OLD, $n = 15$). В качестве группы сравнения были использованы животные голштинской породы (HLST, $n = 27$). Обработку данных и расчеты проводили в программах PLINK 1.07, Admixture 1.3, SplitsTree 4.14.6 и R пакет StAMMP. После проведения контроля качества для анализа были отобраны 29 688 SNP. Многомерное шкалирование (MDS), кластерный анализ и дендрограмма, построенная по методу «сеть соседей» (Neighbor-Net), выявили наличие трех кластеров, относящихся к холмогорской, черно-пестрой и голштинской породам. В первый попали KHLM и KHLM-INTA, во второй – BLWT и BLWT-OLD, в третий – HLST, KHLM-HLST и BLWT-HLST. Образцы, относящиеся к группе BLWT-75, заняли промежуточное положение между HLST и BLWT. Таким образом, наши результаты показали, что в настоящее время сохранились популяции с уникальными генотипами отечественных пород, которые необходимо сохранять. Популяции животных, голштинизированные на 80 % и более, нельзя рассматривать в качестве холмогорской и черно-пестрой пород, правильнее их относить к голштинской породе отечественной селекции.

Ключевые слова: крупный рогатый скот; однонуклеотидный полиморфизм; маркеры; полногеномный анализ; сохранение генофонда.

Evaluation of current gene pool of Kholmogor and Black-and-white cattle breeds based on whole genome SNP analysis

A.V. Dotsev¹, A.A. Sermyagin¹, A.V. Shakhin¹, I.A. Paronyan², K.V. Plemyashov², H. Reyer³, K. Wimmers³, G. Brem^{1, 4}, N.A. Zinovieva¹

¹ L.K. Ernst Federal Science Center for Animal Husbandry, Moscow Region, Podolsk, Russia

² Russian Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding – Subsidiary of L.K. Ernst Federal Science Center for Animal Husbandry, St. Petersburg, Pushkin, Russia

³ Institute of Genome Biology, Leibniz Institute for Farm Animal Biology, Dummerstorf, Germany

⁴ Institute of Animal Breeding and Genetics, University of Veterinary Medicine, Vienna, Austria

Conservation of local cattle genetic resources is an important strategy for achieving Russia's food security. During last decades, in the Russian Federation, local livestock populations were either crossbred or replaced by highly productive imported breeds, which led to a loss of the major part of original breeds identities. The objective of our study was to identify genetic differences between the populations of Kholmogor and Black-and-white cattle with varying degrees of admixture with the Holstein breed. The aforementioned breeds were studied using their whole-genome single nucleotide polymorphism (SNP) genotypes. The Kholmogor breed was subdivided into three groups: purebred (KHLM, $n = 3$), admixed with Holsteins (KHLM-HLST, $n = 4$) and representatives of old-type breed (KHLM-INTA, $n = 15$). Black-and-white was subdivided into four groups: purebred (BLWT, $n = 9$), with a low (BLWT-75, $n = 8$) and a high (BLWT-HLST, $n = 10$) level of admixture with Holstein, and represented by archival samples from the 1970s and 1980s (BLWT-OLD, $n = 15$). The Holsteins genetic profiles (HLST, $n = 27$) were taken as a comparison group. PLINK 1.07, Admixture 1.3, SplitsTree 4.14.6 and R package StAMPP were used to infer genetic relationship between the studied groups. After quality control, 29688 SNPs were selected for analysis. Multidimensional scaling (MDS), Admixture analysis and a dendrogram constructed using the Neighbor-Net method, revealed the presence of three clusters belonging to the Kholmogor, Black-and-white and Holstein breeds. The first one included KHLM

and KHLM-INTA, the second – BLWT and BLWT-OLD, and the third – HLST, KHLM-HLST and BLWT-HLST. The BLWT-75 samples were placed between HLST and BLWT. Thus, our results showed that currently the populations of native cattle breeds with valuable genotypes still exist. The populations with a high level of admixture with Holsteins could be considered neither as the Kholmogor nor as Black-and-white breeds, and would rather be referred as the Holstein breed of local breeding.

Key words: cattle; SNP; markers; whole-genome analysis; genetic resources conservation.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Доцев А.В., Сермягин А.А., Шахин А.В., Паронян И.А., Племяшов К.В., Рейер Х., Виммерс К., Брем Г., Зиновьева Н.А. Оценка современного состояния генофонда холмогорской и черно-пестрой пород крупного рогатого скота на основе полногеномного SNP-анализа. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018;22(6):742-747. DOI 10.18699/VJ18.418

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Dotsev A.V., Sermyagin A.A., Shakhin A.V., Paronyan I.A., Plemyashov K.V., Reyer H., Wimmers K., Brem G., Zinovieva N.A. Evaluation of current gene pool of Kholmogor and Black-and-white cattle breeds based on whole genome SNP analysis. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2018;22(6):742-747. DOI 10.18699/VJ18.418

В течение столетий в разных регионах мира формировались группы крупного рогатого скота, хорошо приспособленные к местным природно-климатическим условиям. В результате искусственного и естественного отбора происходило закрепление признаков, отвечающих как хозяйственным потребностям человека, так и адаптации животных к окружающей среде. Сохранение этих генетических ресурсов является основой для успешного ведения животноводства в будущем, поскольку наличие богатого генофонда может быть использовано в создании новых и усовершенствовании уже существующих пород.

В Российской Федерации существует ряд ценных пород, которые сочетают в себе высокую продуктивность, адаптацию к локальным климатическим условиям, устойчивость к различным заболеваниям и неприхотливость в содержании. К таковым, в частности, относят холмогорскую и черно-пеструю породы.

Холмогорский скот сформировался в конце XVII в. в Холмогорском районе Архангельской области вследствие хороших условий кормления и отбора лучших особей для воспроизводства. С 1725 г. по приказу Петра I с целью улучшения холмогорского скота были завезены несколько десятков животных голландской породы. В период с 1765 по 1898 г. продолжали также завозить импортный скот из Голландии, Голштинии и Англии (Эрнст и др., 1977). В 1920-х гг. была начата целенаправленная племенная работа по совершенствованию породы (Кузнецов, 2016). В 1927 г. была открыта Государственная племенная книга холмогорского скота, а в 1934 г. организован государственный племенной рассадник. С 1980-х гг. для улучшения маточного поголовья стали использоваться быки голштинской породы (Дмитриев, Паронян, 1994).

Черно-пестрая порода создавалась в СССР в 1930–1940-е гг. путем скрещивания местных отродий и животных голландского корня и была утверждена в 1959 г. Большое влияние на формирование породы оказали быки-производители, завезенные из Германии, Голландии, Эстонии, Литвы и Швеции. В связи с тем, что создание породы проводилось на большой территории с привлечением местного скота, выделялись пять популяций: центральная (среднерусская), прибалтийская, уральская, си-

бирская и остальных зон СССР (Украина, Белоруссия, Средняя Азия, Закавказье) (Дмитриев, 1978; Кузнецов, 2016). Благодаря высокой молочной продуктивности и хорошим акклиматизационным способностям поголовье черно-пестрой породы стало одним из самых многочисленных в нашей стране (Эрнст и др., 1977). С 1980-х гг. наряду с другими породами черно-пестрый скот стал подвергаться массовой «голлштинизации».

Необходимым шагом в сохранении генофонда отечественных пород является проведение генетических исследований. В настоящее время наиболее подходящий метод – одновременный анализ нескольких десятков тысяч однонуклеотидных полиморфизмов (SNP), распределенных по всему геному (Decker et al., 2009; Kuehn et al., 2011; McTavish et al., 2013). Проведенные исследования генетического разнообразия и популяционной структуры российских пород крупного рогатого скота на основании полногеномного сканирования SNP выявили уникальность их аллелофонда (Зиновьева и др., 2016; Sermyagin et al., 2018; Yurchenko et al., 2018).

Целью нашей работы было выявление генетических различий между популяциями холмогорского и черно-пестрого скота с разной степенью кровности по голштинской породе.

Материал и методы

Материалом для исследования служили образцы биоматериала (сперма и кровь) крупного рогатого скота холмогорской, черно-пестрой и голштинской пород. Животные холмогорской породы были разделены на три группы: чистопородные быки (KHLM, $n = 3$), голштинизированные быки (KHLM-HLST, $n = 4$) с долей кровности исходной породы от 1 до 20 % и представители старого типа из хозяйства «Инта», Республика Коми (KHLM-INTA, $n = 15$). Животные черно-пестрой породы были разделены на четыре группы: чистопородные быки (BLWT, $n = 9$), быки с долей кровности голштинского скота от 6 до 25 % (BLWT-75, $n = 8$) и от 80 до 99 % (BLWT-HLST, $n = 10$) и представленные архивными образцами 1970–1980-х гг. (BLWT-OLD, $n = 15$). В качестве группы сравнения были взяты животные голштинской породы (HLST, $n = 27$).

Геномную ДНК выделяли с использованием колонок Nexttec (Nexttec Biotechnology GmbH, Германия) в соответствии с инструкциями производителя. Полногеномный скрининг SNP проводили с помощью чипов Bovine SNP50 BeadChip (Illumina Inc., США) и GGP HD150K (Neogene/GeneSeek, США). Для проведения всех анализов использовали общие для этих чипов локусы, генотипированные не менее чем у 90 % животных, с частотой минорных аллелей не менее 5 % и соответствующие равновесию Харди–Вайнберга ($p > 1e-6$). SNP с неизвестной позицией, локализованные на половых хромосомах и находящиеся в неравновесии по сцеплению (LD), также были исключены. У всех животных успешно генотипированные SNP составляли не менее 90 %.

Для поиска маркеров, соответствующих вышеперечисленным требованиям, использовалось программное обеспечение PLINK 1.07 (Purcell et al., 2007). Также с помощью этой программы было выполнено многомерное шкалирование (MDS), основанное на дистанциях идентичности по состоянию (IBS, identical-by-state). Визуализацию MDS проводили в R пакете ggplot2 (Wickham, 2009). Кластерный анализ для определения структуры популяции был осуществлен в программе Admixture 1.3 (Alexander et al., 2009) и визуализирован с помощью R пакета rorhelper (Francis, 2017). Парные значения индекса фиксации (F_{ST}) рассчитывали в R пакете StAMMP (Pembleton et al., 2013). Значения F_{ST} использовали для построения филогенетического дерева по алгоритму Neighbor-Net в программе SplitsTree 4.14.5 (Huson, Bryant, 2006). Исходные файлы создавали в программной среде R 3.5.0 (R Core Team, 2012).

Результаты

После проведения контроля качества были отобраны 29688 SNP, которые использовались для всех последующих анализов.

Результаты многомерного шкалирования (MDS) показали, что все изучаемые группы разбиваются на три кластера, соответствующих холмогорской, черно-пестрой и голштинской породам (рис. 1, а). При этом по первой компоненте C1, которая объясняет 9.71 % изменчивости, наблюдалось отделение отечественных пород ($C < 0$) от голштинской ($C > 0$). Животные, относящиеся к голштинизированной черно-пестрой породе, располагались между двумя родительскими формами в соответствии со степенью кровности: кластер BLWT-75 перекрывался с BLWT, а кластер BLWT-HLST – с HLST. Чистокровные представители черно-пестрой породы (BLWT) кластеризовались вместе с архивными образцами (BLWT-OLD). Разделение последних наблюдалось только по третьей компоненте (см. рис. 1, б). Между группами KHLM и KHLM-INTA значимых различий не выявлено. Голштинизированные холмогорские особи (KHLM-HLST) были отнесены к кластеру HLST.

Анализ структуры популяции (рис. 2) показал различное историческое происхождение голштинской и российских пород. Так при $K = 2$ произошло отделение холмогорской и черно-пестрой пород от голштинской, а при $K = 3$ наблюдалось разделение двух отечественных пород. Доля геномного компонента голштинской породы в чисто-

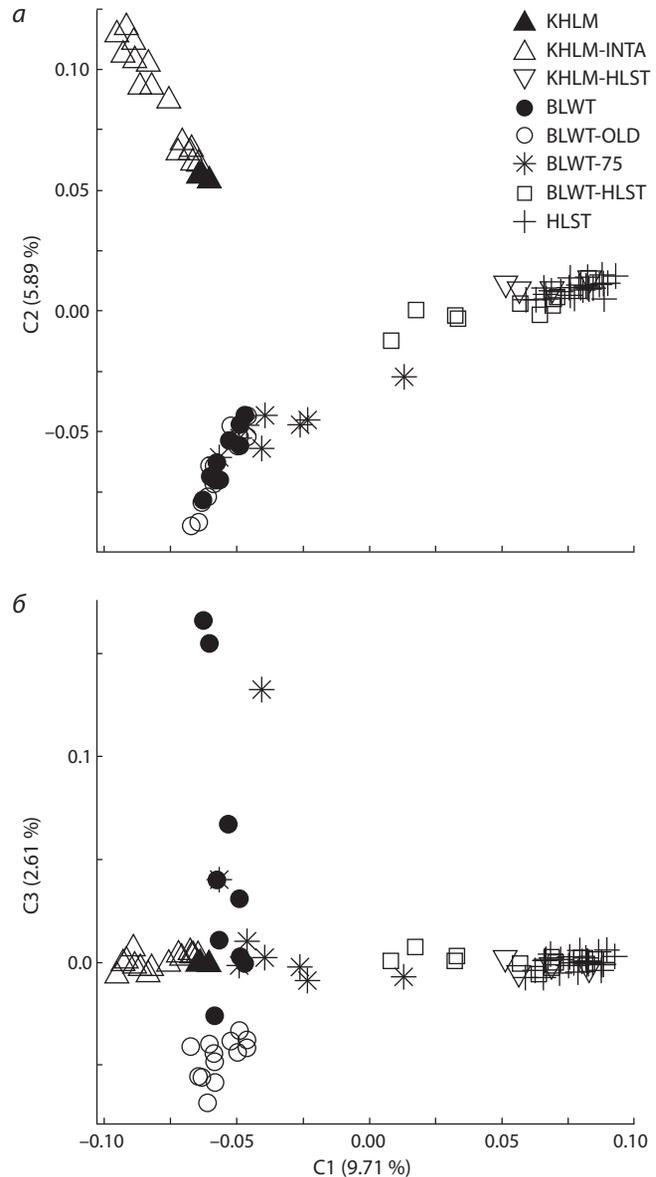


Рис. 1. Генотипическая изменчивость популяций холмогорской, черно-пестрой и голштинской пород на основании результатов многомерного шкалирования (MDS).

кровных холмогорской и черно-пестрой породах (KHLM, KHLM-INTA, BLWT и BLWT-OLD) была незначительной. В то же время голштинизированные линии (KHLM-HLST и BLWT-HLST) российских пород практически не отличались от чистокровных животных голштинской породы.

Следует отметить, что, согласно расчету ошибки перекрестной проверки (CV), наиболее вероятное число кластеров в нашей выборке было равно трем (рис. 3).

Данные кластерного анализа подтверждались результатами расчета парных значений индекса фиксации (F_{ST}), согласно которым различий между группами HLST, KHLM-HLST и BLWT-HLST найдено не было. У групп, относящихся к холмогорской породе, генетическая отдаленность от голштинской породы группы KHLM-INTA была несколько выше, чем у KHLM: F_{ST} составил 0.101 и 0.087 соответственно. Генетические дистанции между

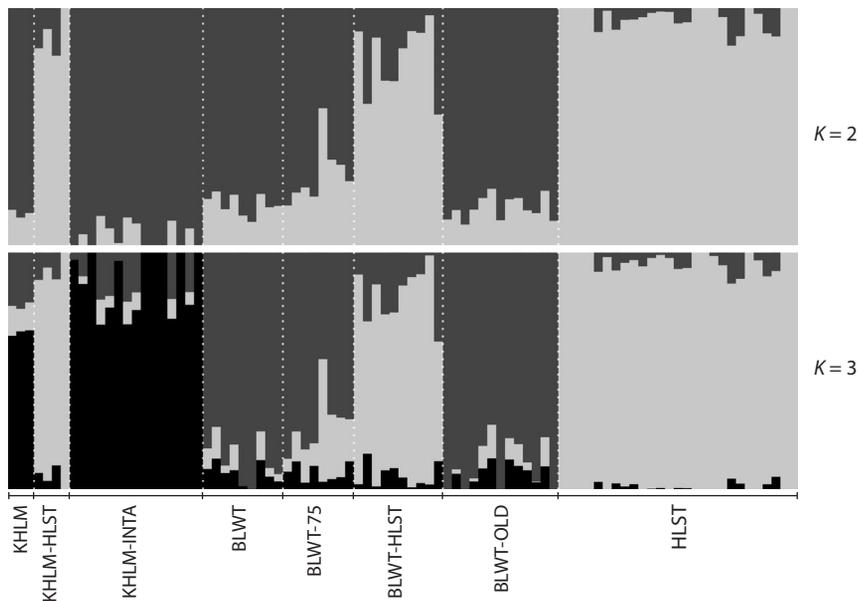


Рис. 2. Популяционная принадлежность чистокровных и голштинизированных представителей холмогорской и черно-пестрой пород крупного-рогатого скота, оцененная с помощью программы Admixture 1.3.

группами черно-пестрой породы BLWT и BLWT-OLD и голштинской породой практически не различались (F_{ST} равен 0.081 и 0.084) и были выше, чем у голштинизированной группы BLWT-75 ($F_{ST} = 0.059$).

С целью визуализации попарных значений индекса фиксации, на их основе была построена дендрограмма по алгоритму «сети соседей» (NeighborNet) (рис. 4). При этом наблюдалось четкое разделение на три ветви, относящиеся к холмогорской (KHLM, KHLM-INTA), черно-пестрой (BLWT, BLWT-OLD, BLWT-75) и голштинской (HLST, KHLM-HLST и BLWT-HLST) породам.

Обсуждение

В последние время в Российской Федерации проводится активное улучшение отечественного скота путем его метизации с иностранными коммерческими породами, главным образом с голштинской. Показатели молочной продуктивности таких животных, как правило, намного превосходят результаты «не улучшенных», вследствие чего селекционеры продолжают повышать кровность по голштинской породе вплоть до 99 % (Сакса, Барсукова, 2013; Рухлова и др., 2014). Таким образом, улучшение показателей продуктивности отечественного скота происходит фактически только за счет его замены импортным. В результате теряется ценный генофонд, который столетиями формировался в наших породах, позволяя им приспосабливаться к сложным местным природно-климатическим условиям (Баранов, 2011; Матюков, Жариков, 2012; Матюков и др., 2013, 2018).

Следует отметить, что сильное увлечение завозом иностранных пород скота наблюдалось еще в конце XIX в. Так, академик А.Ш. Миддендорф считал, что основной путь улучшения скота заключается в замене местных отродьев на завезенные культурные породы либо в их широкой метизации (Верещагин, 1889). В то же время большая группа ученых во главе с Н.В. Верещагиным и А.А. Калантаром полагали, что более правильным будет совершенствовать отечественные породы и отродья молочного скота, одновременно улучшая их кормление и содержание. В своих работах они утверждали, что этот путь несколько длительный, но в то же время более верный и надежный (Калантар, 1927а, б).

Благодаря успехам генетики в XXI в., после расшифровки в 2009 г. генома крупного рогатого скота (Elsik et al., 2009; Zimin et al., 2009), стало возможным проводить полногеномные исследования на основе анализа однонуклеотидных

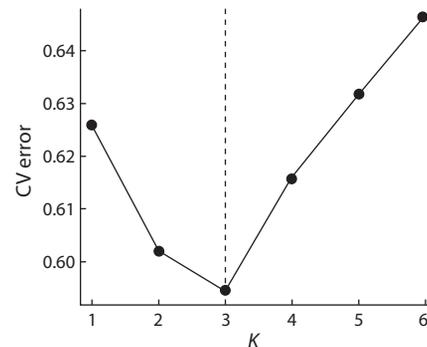


Рис. 3. Наиболее вероятное количество кластеров в исследуемой выборке, определенное с помощью расчета ошибки перекрестной проверки (CV error).

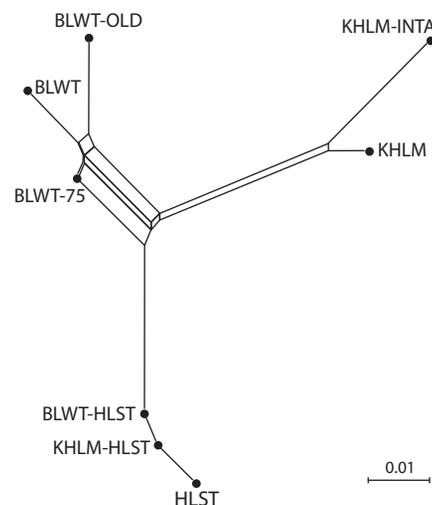


Рис. 4. Дендрограмма на основании попарных генетических дистанций (F_{ST}), построенная по алгоритму «сети соседей» (NeighborNet).

полиморфизмов (SNP). С помощью данного метода можно не только исследовать историю происхождения пород и оценивать генетические связи между ними, но и осуществлять полногеномный поиск ассоциаций (GWAS), позволяющий выявлять связи между генетическими вариантами и фенотипическими признаками. Таким образом, становится возможной идентификация в отечественных породах ценных аллелей, связанных с резистентностью к заболеваниям, неприхотливостью к содержанию и т. д. Такая информация будет полезна для разработки программ сохранения и улучшения российской популяции крупного рогатого скота. Наша работа – первый шаг в решении этих задач.

С использованием около 30 тысяч генетических маркеров мы показали, что животные холмогорской и черно-пестрой пород с высокой долей кровности по голштинской породе формировали на MDS-плоте общий кластер с чистопородными животными голштинской породы, не отличались от них при выполнении кластерного анализа в программе Admixture и расчете попарных значений F_{ST} . При этом группы чистопородного холмогорского и черно-пестрого скота выделялись в отдельные кластеры. Это указывает на то, что в настоящее время еще сохранились особи, являющиеся носителями уникальных аллелей. Отделение изучаемых отечественных пород от голштинской по первой компоненте (C1) по результатам MDS-анализа и их общая структура при $K = 2$ в Admixture свидетельствуют о том, что генетически холмогорская и черно-пестрая породы находятся ближе друг к другу, чем к голштинской, что, вероятно, обусловлено общностью их происхождения от северного великорусского скота.

Таким образом, мы считаем, что животных холмогорской и черно-пестрой пород, голштинизированных на 80 % и более, нельзя рассматривать в качестве представителей вышеназванных пород. Целесообразнее их относить к голштинской породе отечественной селекции. Для сохранения генофонда российских пород необходимо провести их оценку с применением полногеномного анализа SNP и выявить стада, сохранившие свою аутентичность. Улучшение отечественных пород иностранными следует проводить согласно программам разведения, предусматривающим использование геномных методов. Такой подход позволит сохранить адаптационные преимущества местного скота наравне с ценными аллелями улучшающей породы.

Благодарности

Исследования проведены в рамках государственного задания ФАНО России, проект № АААА-А18-118021590134-3. Генотипирование животных выполнено при финансовой поддержке РНФ, проект № 14-36-00039.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы / References

Баранов А.В. Проблемы сохранения биоразнообразия в животноводстве. Достижения науки и техники АПК. 2011;9:21-22. [Baranov A.V. Problems of biodiversity conservation in animal husbandry. Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC. 2011;9:21-22. (in Russian)]

Верещагин Н. Ответ господину Полторацкому на его заметку «К вопросу об улучшении скотоводства в России». Вестн. рус. сел. хоз-ва. 1889;8:657-662. [Vereshchagin N. Reply to Mr. Poltoratskiy's story "On the improvement of cattle breeding in Russia". Vestnik Russkogo Sel'skogo Khozyaystva = Herald of Russian Farming. 1889;8:657-662. (in Russian)]

Дмитриев Н.Г. Породы скота по странам мира. Л.: Справ. книга, 1978. [Dmitriev N.G. Cattle Breeds in the World. Leningrad: Spravochnaya Kniga Publ., 1978. (in Russian)]

Дмитриев Н.Г., Паронян И.А. Генетические ресурсы сельскохозяйственных животных в России и сопредельных странах. СПб., 1994. [Dmitriev N.G., Paronyan I.A. Genetic Resources of Farm Animals in Russia and Neighboring Countries. St. Petersburg, 1994. (in Russian)]

Зиновьева Н.А., Доцев А.В., Сермягин А.А., Виммерс К., Рейер Х., Солкнер Й., Денискова Т.Е., Брем Г. Изучение генетического разнообразия и популяционной структуры российских пород крупного рогатого скота с использованием полногеномного анализа SNP. С.-х. биология. 2016;51(6):788-800. DOI 10.15389/agrobiology.2016.6.788rus. [Zinovieva N.A., Dotsev A.V., Sermyagin A.A., Wimmers K., Reyer H., Sölkner J., Deniskova T.E., Brem G. Study of the genetic diversity and population structure of five Russian cattle breeds by genome-wide SNP analysis. Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology. 2016;51(2):788-800. DOI 10.15389/agrobiology.2016.6.788eng]

Калантар А.А. Судьбы «русского» скота. Пути сельского хозяйства. 1927a;10:181-190. [Kalantar A.A. The fate of the "Russian" cattle. Puti Sel'skogo Hozyajstva = Paths of Farming. 1927a;10:181-190. (in Russian)]

Калантар А.А. Судьбы «русского» скота. Пути сельского хозяйства. 1927b;11:100-108. [Kalantar A.A. The fate of the "Russian" cattle. Puti Sel'skogo Hozyajstva = Paths of Farming. 1927b;11:100-108. (in Russian)]

Кузнецов А.Ф. (ред.) Крупный рогатый скот: содержание, кормление, болезни: диагностика и лечение. СПб.: Изд-во «Лань», 2016. [Kuznetsov A.F. (Ed.) Cattle: Maintenance, Feeding, Diseases: Diagnosis and Treatment. St. Petersburg: Lan' Publ., 2016. (in Russian)]

Матюков В.С., Жариков Я.А. Методы современной селекции и сохранение генофонда молочного скота в Республике Коми (Рекомендации по оптимизации использования и сохранения генофонда холмогорского скота). Сыктывкар, 2012. [Matyukov V.S., Zharikov Ya.A. Methods of Modern Breeding and Preservation of the Gene Pool of Dairy Cattle in the Komi Republic (Recommendations for optimizing the use and conservation of the gene pool of Kholmogor cattle). Syktyvkar, 2012. (in Russian)]

Матюков В.С., Жариков Я.А., Зиновьева Н.А. Генетическая история и ценность генофонда исчезающей холмогорской породы. Молоч. и мясн. скотоводство. 2018;2:2-8. DOI 10.25632/MMS.2018.2.13747. [Matyukov V.S., Zharikov Ya.A., Zinovieva N.A. The genetic history and value of the gene pool of the endangered Kholmogory breed. Molochnoe i Myasnoe Skotovodstvo = Dairy and Beef Cattle Farming. 2018;2:2-8. DOI 10.25632/MMS.2018.2.13747. (in Russian)]

Матюков В.С., Тырина Ю.О., Кантанен Ю., Столповский Ю.А. О генетических особенностях и селекционной ценности местного скота (на примере холмогорской породы). С.-х. биология. 2013;2:19-30. DOI 10.15389/agrobiology.2013.2.19rus. [Matyukov V.S., Tyrina Yu.O., Kantanen Yu., Stolpovskiy Yu.A. On features and the selective value of the gene pool in local cattle by the example of the Kholmogory breed. Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology. 2013;2:19-30. DOI 10.15389/agrobiology.2013.2.19eng (in Russian)]

Рухлова Т.А., Ялуга В.Л., Прожерин В.П. Внутривидовый тип холмогорского скота «Северный». Farm Animals. 2014;2(6):48-55. [Rukhlova T.A., Yaluga V.L., Prozherin V.P. The "Northern" intrabreed type of Kholmogory cattle. Farm Animals. 2014;2(6):48-55. (in Russian)]

Сакса Е.И., Барсукова О.Е. Селекционно-генетическая характеристика высокопродуктивного голштинизированного черно-пестрого скота Ленинградской области. Молоч. и мясн. скотоводство. 2013;6:11-15. [Saksa E.I., Barsukova O.E. Breeding and genetic characterization of highly productive holsteinized black-and-white cattle in the Leningrad region. Molochnoe i Myasnoe Skotovodstvo = Dairy and Beef Cattle Farming. 2013;6:11-15. (in Russian)]

Эрнст Л.К., Бегучев А.П., Левантин Д.Л. Скотоводство. М.: Колос, 1977. [Ernst L.K., Beguchev A.P., Levantin D.L. Livestock Husbandry. Moscow: Kolos Publ., 1977. (in Russian)]

Alexander D.H., Novembre J., Lange K. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. Genome Res. 2009;19:1655-1664. DOI 10.1101/gr.094052.109.

Decker J.E., Pires J.C., Contant G.C., McKay S.D., Heaton M.P., Chen K., Cooper A., Vilkki J., Seabury C.M., Caetano A.R.,

- Johnson G.S., Brenneman R.A., Hanotte O., Eggert L.S., Wiener P., Kim J.-J., Kim K.S., Sonstegard T.S., VanTassell C.P., Neibergs H.L., McEwan J.C., Brauning R., Coutinho L.L., Babar M.E., Wilson G.A., McClure M.C., Rolf M.M., Kim J.W., Schnabel R.D., Taylor J.F. Resolving the evolution of extant and extinct ruminants with high-throughput phylogenomics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2009;106(44):18644-18649. DOI 10.1073/pnas.0904691106.
- Elsik C.G., Bovine Genome Sequencing and Analysis Consortium. The genome sequence of taurine cattle: A window to ruminant biology and evolution. *Science*. 2009;324(5926):522-528. DOI 10.1126/science.1169588.
- Francis R.M. POPHELPER: an R package and web app to analyse and visualize population structure. *Mol. Ecol. Resour.* 2017;17:27-32. DOI 10.1111/1755-0998.12509.
- Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Mol. Biol. Evol.* 2006;23:254-267. DOI 10.1093/molbev/msj030.
- Kuehn L.A., Keele J.W., Bennett G.L., McDanel T.G., Smith T.P., Snelling W.M., Sonstegard T.S., Thallman R.M. Predicting breed composition using breed frequencies of 50,000 markers from the US Meat Animal Research Center 2,000 Bull Project. *J. Anim. Sci.* 2011;89(6):1742-1750. DOI 10.2527/jas.2010-3530.
- McTavish E.J., Decker J.E., Schnabel R.D., Taylor J.F., Hillis D.M. New World cattle show ancestry from multiple independent domestication events. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2013;110(15):E1398-E1406. DOI 10.1073/pnas.1303367110.
- Pembleton L.W., Cogan N.O., Forster J.W. StAMPP: an R package for calculation of genetic differentiation and structure of mixed-ploidy level populations. *Mol. Ecol. Resour.* 2013;13:946-952. DOI 10.1111/1755-0998.12129.
- Purcell S., Neale B., Todd-Brown K., Thomas L., Ferreira M.A., Bender D., Maller J., Sklar P., de Bakker P.I.W., Daly M.J., Sham P.C. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *Am. J. Hum. Genet.* 2007;81:559-575. DOI 10.1086/519795.
- R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing. Vienna, Austria, 2012. <http://www.Rproject.org>.
- Sermyagin A.A., Dotsev A.V., Gladyr E.A., Traspov A.A., Denis-kova T.E., Kostyunina O.V., Reyer H., Wimmers K., Barbato M., Paronyan I.A., Plemashov K.V., Sölkner J., Popov R.G., Brem G., Zinovieva N.A. Whole-genome SNP analysis elucidates the genetic structure of Russian cattle and its relationship with Eurasian taurine breeds. *Genet. Sel. Evol.* 2018;50:37. DOI 10.1186/s12711-018-0408-8.
- Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York: Springer-Verlag, 2009.
- Yurchenko A., Yudin N., Aitnazarov R., Plyusnina A., Brukhin V., Soloshenko V., Lhasaranov B., Popov R., Paronyan I.A., Plemashov K.V., Larkin D.M. Genome-wide genotyping uncovers genetic profiles and history of the Russian cattle breeds. *Heredity*. 2018; 120(2):125-137. DOI 10.1038/s41437-017-0024-3.
- Zimin A.V., Delcher A.L., Florea L., Kelley D.R., Schatz M.C., Puiu D., Hanrahan F., Pertea G., VanTassell C.P., Sonstegard T.S., Marçais G., Roberts M., Subramanian P., Yorke J.A., Salzberg S.L. A whole-genome assembly of the domestic cow, *Bos taurus*. *Genome Biol.* 2009;10(4):R42. DOI 10.1186/gb-2009-10-4-r42.

ORCID ID

A.V. Dotsev orcid.org/0000-0003-3418-2511
A.A. Sermyagin orcid.org/0000-0002-1799-6014
A.V. Shakhin orcid.org/0000-0003-4959-878X
K.V. Plemashov orcid.org/0000-0002-5952-0436
H. Reyer orcid.org/0000-0001-6470-0434
K. Wimmers orcid.org/0000-0002-9523-6790
G. Brem orcid.org/0000-0002-7522-0708
N.A. Zinovieva orcid.org/0000-0003-4017-6863