

**МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВА-
ТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«АЛТАЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

А.И. Афанасьева, В.А. Сарычев, И.С. Кондрашкова

**СПОСОБЫ ПОВЫШЕНИЯ МОЛОЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ
КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА
НА ОСНОВЕ МАРКЕРНОЙ СЕЛЕКЦИИ**

Научно-практические рекомендации

**Барнаул
РИО Алтайского ГАУ
2021**

УДК 636.2:636.088:636.082.22

Рецензенты:

доктор биологических наук, зав. кафедрой анатомии, физиологии и микробиологии ФГБОУ ВО Иркутский ГАУ им. А.А. Ежевского *Н.И. Рядинская*;

доктор сельскохозяйственных наук, профессор, зав. кафедрой частной зоотехнии ФГБОУ ВО Алтайский ГАУ *В.Н. Хаустов*.

Афанасьева, А. И. Способы повышения молочной продуктивности крупного рогатого скота на основе маркерной селекции: научно-практические рекомендации / А. И. Афанасьева, В. А. Сарычев, И. С. Кондрашкова. – Барнаул: РИО Алтайского ГАУ, 2021. – 54 с. – Текст: непосредственный.

В научном издании изложены рекомендации по использованию молекулярно-генетических маркеров (маркерной селекции) в селекционно-племенной работе с крупным рогатым скотом. Представлены результаты генетического мониторинга племенных быков чёрно-пёстрой породы АО «Племпредприятие «Барнаульское».

Издание будет полезно специалистам сельского хозяйства, фермерам, преподавателем и студентам вузов, слушателям Института повышения квалификации руководителей и специалистов АПК.

Издано при поддержке управления Алтайского края по пищевой, перерабатывающей, фармацевтической промышленности и биотехнологиям в рамках выполнения гранта в 2021 году (код государственной услуги (работы) - 121071400147-8).

Рассмотрены и одобрены на совместном заседании отделов животноводства и селекционно-племенной работы Министерства сельского хозяйства Алтайского края 8 декабря 2021 г.

© Афанасьева А.И., Сарычев В.А., Кондрашкова И.С., 2021

© ФГБОУ ВО Алтайский ГАУ, 2021

© РИО Алтайского ГАУ, 2021

Оглавление

Введение	4
1. Маркер-ассоциированная селекция и ее роль в современной селекции сельскохозяйственных животных.....	6
2. Применение маркерной селекции в животноводстве.....	10
3. Генетическое маркирование признаков молочной продуктивности	13
3.1. <i>Характеристика гена каппа-казеина (CSN3).....</i>	<i>14</i>
3.2. <i>Характеристика гена альфа-лактальбумина (LALBA)</i>	<i>16</i>
3.3. <i>Полиморфизм гена бета-лактоглобулина (BLG).....</i>	<i>19</i>
3.4. <i>Полиморфизм гена лептина (LEP)</i>	<i>20</i>
4. Отбор биологического материала для генетического исследования	22
5. Генетический мониторинг быков-производителей черно-пестрой породы в АО «Племпредприятие «Барнаульское»	25
5.1. <i>Оценка используемых быков-производителей черно-пестрой породы</i>	<i>27</i>
5.1.1. <i>Анализ полиморфизма гена каппа-казеина (CSN3) у используемых быков-производителей</i>	<i>27</i>
5.1.2. <i>Анализ генетического потенциала быков с разным вариантом полиморфизма гена каппа-казеина (CSN3).....</i>	<i>32</i>
5.2. <i>Оценка молодых быков-производителей черно-пестрой породы</i>	<i>39</i>
5.2.1. <i>Характеристика полиморфизма генов каппа-казеина (CSN3), бета-лактоглобулина (BLG), альфа лактоальбумина (LALBA), лептина (LEP) у молодых быков-производителей.....</i>	<i>39</i>
5.2.2. <i>Анализ генетического потенциала молодых быков-производителей с разным вариантом полиморфизма генов каппа-казеина (CSN3), бета-лактоглобулина (BLG), альфа-лактоальбумина (LALBA) и лептина (LEP)</i>	<i>41</i>
Заключение	44
Библиографический список	46

Введение

Алтайский край является одним из ведущих аграрных регионов России и вносит существенный вклад в обеспечение продовольственной безопасности страны и импортозамещения. Производством молока в регионе занимаются более 430 хозяйств, поэтому вопрос повышения качественных и количественных показателей молочной продуктивности для края является актуальным, и его решение невозможно без применения современных селекционно-генетических методов.

Совершенствование продуктивных и племенных качеств крупного рогатого скота молочного направления продуктивности возможно с использованием современных и перспективных биотехнологических методов, к которым относится геномная селекция, способная установить наследование в генах определенных аллелей и отбирать для разведения только самых лучших животных. Практическое внедрение методов геномной селекции возможно благодаря Указу Президента РФ от 21 июля 2016 г. № 350 «О мерах по реализации государственной научно-технической политики в интересах развития сельского хозяйства» и Указу Президента РФ от 28 ноября 2018 года № 680 «О развитии генетических технологий в РФ».

Известно, что на признаки продуктивности животных оказывают влияние генетические и негенетические (фенотипические) факторы. При традиционной селекции по фенотипическому проявлению признаков их истинный генетический потенциал может быть занижен или необъективно оценен. Селекция по генотипу, предполагающая определение генов, напрямую или косвенно связанных с хозяйственно-полезными признаками (маркерная селекция), имеет ряд преимуществ перед традиционной селекцией.

На сегодняшний день использование генов-маркёров, связанных с продуктивными качествами молочного скота, является одним из современных методов в селекции. Использование маркерных генов позволяет отбирать животных-носителей желательных аллельных вариантов напрямую на уровне генов и с помощью соответствующего подбора закреплять нужные сочетания в последующих поколениях.

Достижения в области технологии маркеров на основе ДНК позволили идентифицировать геномные области, лежащие в основе сложных фенотипических признаков у молочного скота. Включение выявленных количественных локусов признаков в генетическую оценку дает большой потенциал для повышения точности отбора, что, следовательно, ускоряет генетическое улучшение экономически важных признаков и может служить дополнительным критерием для отбора в молочном скотоводстве, поэтому одной из важных задач в генетике сельскохозяйственных животных является выявление генов, достоверно влияющих на качественные и количественные показатели продуктивности.

Таким образом, использование результатов генетического тестирования, совместно с традиционными методами селекции и данными по фенотипу, позволяет систематизировать отбор животных с желательным генотипом, повысить долю животных с высокой продуктивностью в последующих поколениях и обеспечивает повышение эффективности всей селекционной работы, а также способствует, с большей эффективностью, использованию репродуктивного и генетического потенциала высокоценных животных, что особенно актуально в скотоводстве.

1. Маркер-ассоциированная селекция и ее роль в современной селекции сельскохозяйственных животных

Маркер-ассоциированная селекция, *или маркерная селекция* (MAS – marker-assisted selection) – это использование маркеров для маркирования генов количественного признака, что дает возможность установить наличие или отсутствие в геноме определенных генов (аллелей генов).

Всё более активно находят своё применение в молочном скотоводстве ДНК-маркеры (гены), значительно влияющие на формирование или регуляцию физиологических процессов. Маркерный ген должен обладать полиморфизмом (разнообразием аллельных вариантов), связанным с уровнем продуктивности животных. Выявление и отбор носителей желательных аллелей и является главной задачей маркерной селекции (Бажов Г.М., 2021; Макрушин Н.М., 2021; Шайдуллин Р.Р., 2018; Дохова З.Л., 2013).

Молекулярные маркеры – это небольшие сегменты ДНК, которые расположены в непосредственной близости от гена (или нескольких генов) в ДНК животного, придающие ему желаемое свойство. Они позволяют с высокой точностью выбирать из популяции только животных, обладающих определённым аллелем, необходимого гена, ассоциированного с хозяйственно важным признаком.

Маркер – это аллель гена, имеющая четко выраженное фенотипическое проявление, локализованный (расположенный) рядом с другим аллелем, определяющим хозяйственно важный изучаемый признак, но не имеющим четкого фенотипического проявления. Таким образом, при отборе по фенотипическому проявлению этого сигнального аллеля происходит отбор сцепленных аллелей, определяющих проявление изучаемого признака (Бажов Г.М., 2021; Макрушин Н.М., 2021; Шайдуллин Р.Р., 2018).

Для маркерной селекции ДНК-маркеры имеют следующие принципиальные преимущества:

- 1) наследование происходит по законам Менделя по типу кодоминирования, что делает возможным непосредственный анализ генотипа;
- 2) путем подбора соответствующих зондов в сочетании с различными рестрикционными энзимами может быть идентифицировано множество вариантов ДНК;

3) информативные ДНК-зонды распределяются по всему геному, что позволяет вслед за геном выбрать хромосомный регион, а затем и признак;

4) анализ полиморфизма маркерных генов на уровне ДНК позволяет, во-первых, тестировать аллели маркерных генов не только у дойных коров, но и у быков и молодняка, а также в популяциях диких сородичей крупного рогатого скота, например, у различных представителей подсемейства Bovinae.

Основой маркерной селекции является нахождение локусов количественных признаков (ЛКП (от англ. Quantitative Trait Loci – QTLs)), которые отвечают за экономически важные продуктивные признаки. Достаточно идентифицировать маркер с неизвестной функцией, связанный с QTL и определить сцепление между аллелями в маркерном локусе (Кийко Е.И., 2010; Шендаков А.И., 2009; Зиновьева Н.А., 2008; Elcio P., 2007).

Локусы количественных признаков являются участками ДНК, либо содержащими гены, либо сцепленными с генами, которые при любых условиях вносят свой вклад в формирование определенного количественного признака, хотя мера этого вклада регламентируется внешней средой.

Один QTL обычно контролирует около 1% генетической изменчивости молочной продуктивности. При средней генетической изменчивости удоя 250-300 кг средний эффект одного QTL составляет 2,5-3,0 кг. Считают, что каждый показатель молочной продуктивности контролируется от 50 до 100 QTL. Из них 17% – это главные (мажорные) QTL (Бажов Г.М., 2021; Макрушин Н.М., 2021; Шайдуллин Р.Р., 2018).

Наиболее важна оценка животных по связанным с QTL генетическим маркерам для признаков, которые поздно проявляются в фенотипе или только у животных одного пола, а также для тех признаков, на уровень проявления которых главное влияние оказывают внешние факторы. Также генотипирование животных позволяет оценить состояние генетической структуры популяций и степень консолидации (Букаров Н.Г., 1999; Стрекозов Н.И. и др., 2009).

Применение молекулярных маркеров в практической селекции обозначается термином MAS (marker assisted selection), который в русскоязычной литературе имеет несколько вариантов перевода: «маркерная селекция», «маркервспомогательная селекция», «молекулярная селекция», «селекция с использованием молекулярных маркеров», «маркер-зависимая

селекция». Основным принципом MAS заключается в идентификации тесного сцепления между маркером и геном, контролирующим признак, и использовании ассоциаций маркер-признак в практических целях (Макрушин Н.М., 2021; Шайдуллин Р.Р., 2018; Дохова, З.Л., 2013.; Кийко Е.И. 2010).

Для того, чтобы получить необходимую информацию о месторасположении QTL в геноме, проводят их молекулярно-генетическое картирование, в результате которого определяют не только их локализацию, но и то, от какого родителя получен тот или иной аллель QTL, процент фенотипической изменчивости, определяемый каждым из выявленных QTL, и, конечно же, молекулярный маркер или маркеры, с которыми сцеплен идентифицированный локус или локусы на группах сцепления.

В основе картирования QTL лежат следующие явления: сцепление генов, их рекомбинация во время мейоза и полиморфность генома. Если расщепление по генетическому маркеру достоверно ассоциируется с изменениями количественного признака, то предполагается, что локус маркерного гена сцепленно наследуется с QTL. Одним из важнейших требований для картирования QTL является возможность производить измерение и статистический анализ исследуемых признаков для установления достоверных корреляций между QTL и тем или иным маркером. Еще одно условие, на основе которого строятся современные генетические карты, – это наличие сцепленного наследования признака с генетическим маркером и неравновесного сцепления между ними (Лебедько Е.Я. с соавт., 2021).

Генетические маркеры дают возможность к наиболее быстрому и точному генетическому анализу. Маркеры не оказывают влияния на организм животного, но они могут быть легко идентифицированы в лабораториях, поэтому можно определить, какую разновидность маркера несет животное. Как и гены, генетические маркеры расположены в хромосомах последовательно (Шайдуллин Р. Р., 2018; Дохова З. Л., 2013.; Кийко Е.И., 2010; Шендаков А.И., 2009; Зиновьева Н.А., 2008).

Экспериментально можно определить генетические маркеры, которые располагаются на хромосоме близко к интересующим нас генам. Обычно фрагменты ДНК, которые лежат близко друг к другу на хромосоме, передаются по наследству вместе. Это свойство позволяет использовать маркер для определения точной картины наследования гена, который еще не был точно локализован. Необходимо учитывать, что чем дальше

маркер и ген располагаются друг от друга, тем выше вероятность кроссинговера. Кроссинговер – реальная проблема для маркерной селекции. Из-за него не всегда можно сказать, какой маркер, с каким геном связан.

Нужно вести родословную и делать специальные измерения для того, чтобы работать с кроссоверными генами. Если маркер расположен в пределах гена, то кроссинговер не является проблемой.

При выборе маркера надо учитывать, какую информацию можно от него получить. При использовании прямых маркеров не возникает никаких проблем с определением генов QTL. Проблемы начинаются при использовании косвенных маркеров.

Ценность генотипа маркера зависит от трех факторов: влияния QTL, частоты аллели и вероятности того, что животное унаследовало эту аллель (табл. 1).

Таблица 1 – Свойства ДНК маркеров

Полезные свойства	<ul style="list-style-type: none"> - Стабильность наследования - Отсутствие плеiotропного эффекта - Множественность аллелей - Информативность о природе генетических изменений - Возможность проведения ретроспективных исследований - Возможность тестирования любых последовательностей генома - Повсеместность распространения - Возможность анализа материнского типа наследования (митохондриальная ДНК) - Возможность анализа отцовского типа наследования (Y-хромосома)
Методическое удобство	<ul style="list-style-type: none"> - Возможность определения в любых тканях - Возможность определения на любых стадиях развития - Длительность хранения образцов ДНК - Возможность использования гербарного материала ископаемых остатков и т.п.
Отсутствие ограничений в количестве маркеров	<ul style="list-style-type: none"> - Отсутствие ограничений в числе маркеров на образец - Наличие маркеров для белок-кодирующих последовательностей - Наличие маркеров для некодирующих последовательностей (интронные, межгенные, регуляторные области и другие) - Наличие маркеров для повторяющихся последовательностей

В селекции при помощи маркеров используются только природные комплексы генов, характерные для данного вида животных. Эти комплексы прошли через сито естественного отбора у предков домашних животных, поэтому их присутствие в геноме животных является естественным и безопасным как для самого животного, так и для человека, потребляющего продукцию от него.

Для применения в практике ген маркер должен отвечать следующим требованиям:

- 1) проявление в фенотипе аллелей у разных особей;
- 2) аллельные замещения в одном локусе должны быть отличимые от аллельных вариантов в других локусах;
- 3) аллельные варианты гена в каждом изучаемом локусе должны быть доступны для идентификации;
- 4) изучаемые локусы должны представлять случайную выборку генов в отношении их физиологических эффектов и степеней изменчивости;
- 5) маркеры должны равномерно распределены в геноме и легко воспроизводиться и выявляться;
- 6) результаты тестирования данные должны быть сопоставимы в разных лабораториях и возможно их автоматизированное выявление.

Представленный метод прост в исполнении, надежен, достоверен, отличается хорошей воспроизводимостью и точностью результатов и может быть использован в популяционно-генетических исследованиях крупного рогатого скота различных пород, вне зависимости от пола, возраста и периода лактации (Кийко Е.И., 2010; Шендаков А.И., 2009; Elcio P., 2007; Храброва Л.А., 2002; Брем Г. с соавт., 1995).

2. Применение маркерной селекции в животноводстве

Маркерная селекция, с одной стороны, делает возможным отбор на сохранение желательных аллелей в популяции связанных с хозяйственно полезными признаками животных, а с другой стороны, – обеспечивает выявление и выбраковку скрытых носителей того или иного полиморфного варианта гена, что позволяет избавиться от нежелательного аллеля в популяции за одно поколение. Если при проведении селекционных мероприятий классическими методами для изменения и закрепления определенного признака требуется не менее 10 лет, то при использовании ДНК-

маркеров можно только за одно поколение животных достигнуть увеличения продуктивности до 20% и при этом устранить негативное влияние генетического груза, вызванное интенсивной селекцией на повышение продуктивности животных.

Несмотря на то, что почти все экономически важные количественные показатели животных определяются не только совместным действием множества генов, но и воздействием факторов окружающей среды можно выделить группу мажорных генов, вносящих наибольший вклад в формирование и функционирование данного количественного признака. К таким генам, например, относятся гены, кодирующие белки молока (Зиновьева Н.А., 2008; Шендаков А.И., Шендакова Т.А., 2009).

При практической реализации маркерная селекция является вспомогательным инструментом для отбора и используется в качестве дополнительного критерия отбора желательных вариантов генов, тесно сцепленных с выбираемыми генами, связанными с белкомолочностью и технологическими свойствами молока (Зиновьева Н.А., 2008; Шендаков А.И., Шендакова Т.А., 2009).

Критерием для отбора животных выступают аллельные варианты генов, сформировавшиеся в результате мутаций и достоверно влияющие на качественные и количественные показатели продуктивности, поэтому прежде, чем внедрить использование генетических маркеров в селекцию животных, необходимо выполнить ряд мероприятий:

- 1) определить число генов-кандидатов, являющихся молекулярно-генетическими маркерами QTL;
- 2) разработать тест-системы, позволяющие определить аллельные варианты данных генов;
- 3) изучить аллельный полиморфизм и провести корреляционные исследования у различных пород сельскохозяйственных животных;
- 4) оценить эффективность использования генетических маркеров в селекционно-племенной работе.

Применение маркеров по локусам генов молочных белков может быть использовано для:

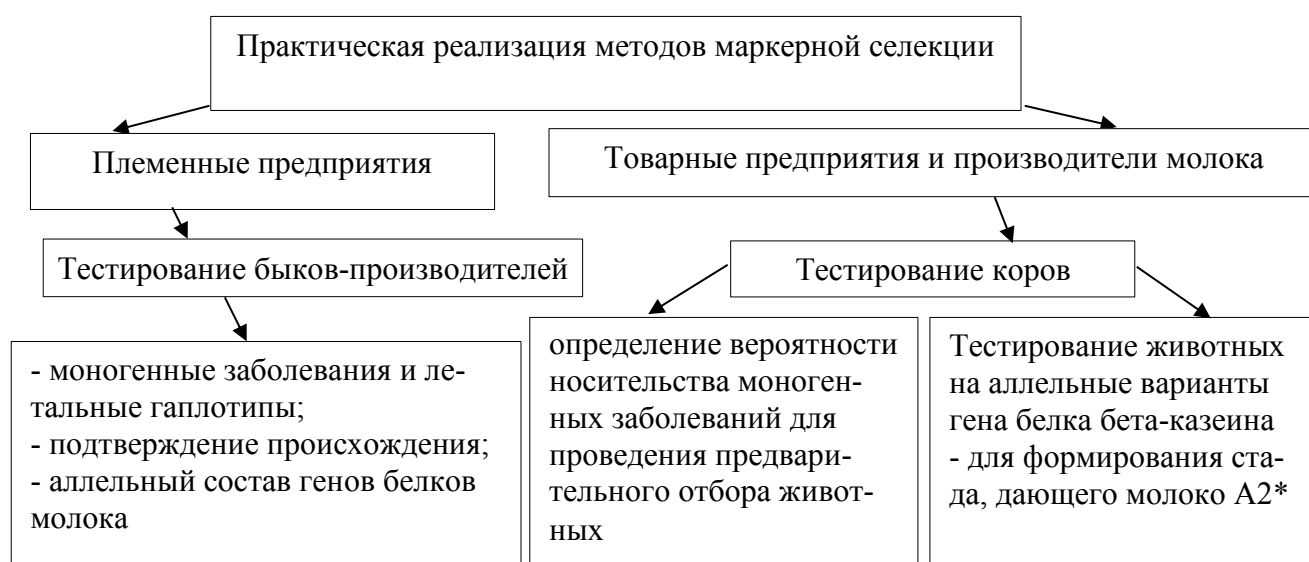
- 1) оценки и прогнозирования уровня молочной продуктивности коров племенного ядра и селекционной группы;
- 2) отбора носителей желательных аллелей генов, ассоциированных с показателями молочной продуктивности и лучшими технологическими

свойствами молока, наиболее пригодного для выработки твердых сыров и других белкомолочных продуктов;

3) повышения частоты встречаемости аллелей в генофонде крупного рогатого скота черно-пёстрой породы, путем закрепления за маточными стадами быков-производителей с учетом их генотипов по локусам генов каппа-казеина (CSN3), бета-лактоглобулина (BLG) и альфа-лактальбумин (LALBA), лептина (LEP);

4) разработки и реализации программ племенной работы с черно-пестрой породой (Храброва Л.А., 2002; Аржанкова Ю.В., 2010).

Изучение генетического полиморфизма белков молока связано с тем, что их генетически детерминированные варианты оказывают значительное влияние на конкретные черты молочной продуктивности и, соответственно, могут быть использованы в качестве прямых генетических маркеров хозяйственно-полезных признаков (рис. 1).



* коровье молоко, в котором нет β -казеина A1, являющегося сильным аллергеном

Рис. 1. Применение генетических маркеров в молочном скотоводстве

Методы маркерной селекции находят своё применение при:

- 1) *возвратном скрещивании*, после которого возможно наблюдение за дальнейшим распространением желательного генотипа и на основании этого проведение селекции, значительно сократив при этом число необходимых возвратных скрещиваний, не препятствуя симультативной селекции по признакам продуктивности в исходной популяции;
- 2) *установлении взаимосвязи аллельных генов* с качественными и количественными показателями продуктивности;

3) *повышении эффективности оценки племенной ценности животных*, за счёт того, что при маркерной селекции можно не дожидаться фенотипического проявления, селекция может проводиться уже на эмбриональных стадиях, а для признаков, ограниченных полом, выполняться у обоих полов. Маркерная селекция делает возможным предселекцию индивидуумов, при которой, исходя из продуктивности родоначальниц и продуктивности сибсов, теоретически рассчитывается племенная ценность, способствующая усилению интенсивности селекции и избежание нежелательных эффектов селекции;

4) *повышении эффекта гетерозиса*. Эффект гетерозиса взаимосвязан с долей гетерозиготных генотипов в скрещиваемой популяции. Если известно достаточно полиморфных маркерных генов, то возможна относительно надёжная оценка различных скрещиваний по ожидаемой степени гетерозиготности. Эти данные могут быть использованы для отбора пород или линий в программах по скрещиванию. Благоприятные комбинации аллелей могут быть достигнуты посредством соответствующих спариваний. Таким путем впервые удалось предсказать специфическую комбинативную изменчивость. При разведении популяций может использоваться прогнозирование средней степени гетерозиготности потомства от запланированных спариваний (Брем Г., 1995; Шендаков А.И., Шендакова Т.А., 2009; Кийко Е.И., 2010).

3. Генетическое маркирование признаков молочной продуктивности

Проблема нахождения эффективных маркеров хозяйственно-полезных признаков связана с полигенностью количественных признаков, их низким уровнем наследуемости, и тем, что количественные признаки генетически определяются различными аллельными вариантами целого ряда локусов.

Однако среди множества генов, определяющих уровень молочной продуктивности и качество молока, можно выделить группу «мажорных» генов, вносящих наибольший вклад в формирование и функционирование данного количественного признака. К таким генам, например, относятся гены, кодирующие белки молока, считающиеся наиболее удобными маркерами, участвующими в формировании молочной продуктивности.

Наибольшее влияние на молочную продуктивность и технологические свойства молока оказывают структурные гены – каппа-казеина (CSN3), бета-лактоглобулина (BLG) и альфа-лактальбумина (LALBA), кодирующие молочные белки, а также ген лептина (LEP), контролирующий липидный обмен (Иолчиев Б.С., Сельцов В.И., 1999; Коновалова Е.Н. с соавт., 2007; Сельцов В.И. с соавт., 2013; Bonfatti V., et.al., 2011, Caroli A.M., et.al., 2009) (табл. 2).

Таблица 2 – Характеристика ДНК-маркеров молочной продуктивности крупного рогатого скота

Маркер	Гены молочных белков/гормонов	Фенотипические признаки
CSN3	Каппа-казеин	Технологические свойства молока, содержание белка и жира в молоке, удой
BLG	Бета-лактоглобулин	Удой, содержание жира и белка в молоке, сыропригодность молока
LALBA	Альфа-лактальбумин	Содержание белка и жира в молоке
LEP	Лептин	Удой, состав молока, продуктивное долголетие, липидный обмен

Интерес исследователей к изучению генетического полиморфизма белков молока связан с тем, что их генетически детерминированные варианты оказывают значительное влияние на конкретные черты молочной продуктивности и, соответственно, могут быть использованы в качестве прямых генетических маркеров хозяйственно-полезных признаков. Внедрение генетических маркеров в качестве дополнительных критериев при отборе сельскохозяйственных животных призвано ускорить селекционный процесс и повысить его эффективность (Бейшова И.С. с соавт., 2018).

3.1. Характеристика гена каппа-казеина (CSN3)

Содержание казеина (от лат. caseus – сыр) в коровьем молоке колеблется от 2,4 до 2,6%, что составляет около 78% всех белков молока, которые относятся к наиболее ценным пищевым белкам, в состав которых входит полный набор незаменимых аминокислот. Кроме того, казеины являются источником пищевого кальция и фосфора. У крупного рогатого скота известно четыре основных типа казеинов – α S1, α S2, β и κ . В молоке они присутствуют в форме кальций-фосфатных мицелл (тончайших ни-

тей), в стабилизации которых решающую роль играет каппа-казеин (к-казеин). Это единственный белок, на который действует сычужный фермент.

Молекула к-казеина (CSN3) представляет собой одноцепочечный полипептид из 169 аминокислот с молекулярной массой 19,2 кДа. CSN3 играет важную роль в химии молока, обеспечивая коллоидную стабильность в мицелле казеина. В мицелле к-казеин в основном расположен на периферии, с его гидрофильной С-концевой последовательностью, выступающей в растворитель.

Ген CSN3 у крупного рогатого скота располагается в 6-й хромосоме и состоит из 5 экзонов. Точечные мутации в экзоне IV гена CSN3 определяют два аллельных варианта – А и В. Варианты А и В отличаются аминокислотами 136 и 148. В положении 136 треонин заменяется изолейцином, а в положении 148 аспарагиновая кислота заменяется аланином для А и В соответственно. В фенотипе у гетерозиготы проявляются оба аллеля, то есть наблюдается кодоминантный тип наследования признака. Наиболее распространены в породах аллели А и В. Причем лучшие технологические свойства молока (консистенция казеинового сгустка, время сычужного свертывания), меньшие его затраты на производство сыра и творога, а также более высокое качество этих продуктов отмечаются у коров с генотипом ВВ. Генотип CSN3 АА характеризуется высокой удойностью и термоустойчивостью при этом гетерозиготный АВ является промежуточным.

В-аллель гена CSN3, особенно в гомозиготной форме, способствует улучшению технологических свойств молока: повышает содержание белка, содержит мицеллы меньшего диаметра, увеличивая скорость образования плотного сгустка и отделения сыворотки, что влияет не только на количество, но и качество сыра. Так, у коров, несущих в своем геноме В аллель гена CSN3, по сравнению со сверстницами генотипа АА, быстрее свертывалось молоко под действием сычужного фермента на 7-13,4 мин, а выход готовой продукции – на 6% больше. В то время как молоко, содержащее низкий уровень каппа-казеиновой фракции, характеризуется плохой свертываемостью, образование мягкого сгустка, плохо отделяющего сыворотку, – снижением качества и объема готовой продукции. У коров с разными генотипами гена CSN3 тенденция, по доле животных с желательным плотным казеиновым сгустком, при свертывании молока была

следующей $BB > AB > AA$, т.е. $100\% > 82,7\% > 52,4\%$ соответственно (Бигаева А.В. с соавт., 2019).

Коровы с генотипом $CSN3^{AA}$ характеризуются высоким уровнем удоев и молоком, обладающим высокой термоустойчивостью. Гетерозиготный генотип $CSN3^{AB}$ является промежуточным.

Генетические варианты А и В гена $CSN3$ присутствуют во всех породах крупного рогатого скота, но с различной частотой встречаемости. Так, частота В-аллеля у пород, относящихся к *Bos taurus*, выше и находится в диапазоне от 0,34 до 0,56 (за исключением джерсейской), по сравнению с *Bos indicus*, у которых частота того же аллеля колеблется от 0,07 до 0,09.

У быков-производителей черно-пестрой и голштинской пород частота аллеля В составляет от 0,054 до 0,204, а аллеля А – 0,62. Генотип каппа-казеина BB у быков голштинской породы вообще не обнаружен.

Сходные данные получены и зарубежными исследователями. Показано, что аллель А часто присутствует среди различных популяций молочного скота, частота встречаемости составляла от 0,62 до 0,86, а аллеля В – от 0,14 до 0,38. Довольно высокая частота встречаемости аллеля В характерна для таких российских аборигенных пород, как калмыцкая (0,324), костромская (0,405) и ярославская (0,475). Хотя в целом в России наблюдается значительное снижение доли генотипов с аллелем В у большинства пород молочного направления продуктивности.

В связи с вышесказанным генотип BB каппа-казеина является экономически важным селекционным критерием для разведения специализированных молочных пород скота. Во многих странах мира, например, Германии, Дании, Голландии, селекция по генотипам каппа-казеина включена в селекционные программы по разведению крупного рогатого скота (Бейшова И.С. с соавт., 2018).

3.2. Характеристика гена альфа-лактальбумина (LALBA)

Ген альфа-лактальбумина ($LALBA$) у крупного рогатого скота кодирует важный белок сыворотки коровьего молока и молозива крупного рогатого скота. Содержание белка альфа-лактальбумина и лактозы в коровьем молоке составляет около 1,5 г/л, что соответствует 5% и является важным признаком качества молока, характеризующим его полезные

свойства. По химическому составу белок альфа-лактальбумин представляет собой небольшой глобулярный протеин, состоящий из 123 аминокислот и имеющий молекулярную массу 14 кД (Бейшова И.С. с соавт., 2018).

Несмотря на название альфа-лактальбумин не родственен альбумину сыворотки крови, а его физиологическая роль состоит в том, что он способствует превращению присутствующей в молочной железе галактозилтрансферазы в лактозосинтетазу. При этом альфа-лактальбумин является наиболее термостабильным сывороточным белком. Для его коагуляции при pH 7,0 требуется нагревание молока до температуры 114⁰С.

Высокая термоустойчивость данного белка связана с обратимостью его денатурации после охлаждения (восстановление до 80-90% нативной структуры (ренатурация) белка) (Тюлькин С.В. и др., 2018).

Ген, кодирующий альфа-лактальбумин (LALBA), локализован у крупного рогатого скота в 5-й хромосоме и состоит из 2023 п.н., включая четыре экзона и три интрона. Экспрессия гена альфа-лактальбумина повышается в ответ на гормон пролактин и приводит к повышению синтеза лактозы. Белок альфа-лактальбумин входит в состав гетеродимера регуляторной субъединицы синтетазы лактозы, а β -1,4- галактозилтрансфераза (beta4Gal-T1) является каталитической субъединицей. Эти белки активируют синтетазу лактозы, которая переносит остаток галактозы к молекуле глюкозы, образуя при этом дисахарид лактозу (Сельцов В.И. с соавт., 2013; Тюлькин С.В. и др., 2018).

Наиболее часто встречаются три аллельных варианта гена LALBA – AA, AB и реже AC (табл. 3). Вариант LALBAB отличается от LALBAA аминокислотной заменой в позиции Arg10 — Gln8, вызванной точковой мутацией (A→G) в позиции 1689. LALBA играет функциональную роль в изменении объема синтезируемого молока (Сельцов В.И., с соавт., 2013; Farrell H.M. et al., 2004).

В отношении влияния различных генотипов LALBA на молочную продуктивность коров имеется противоречивая информация, и признаки молочной продуктивности у коров, несущих в своем геноме аллели А и В гена альфалактальбумина, различаются в зависимости от породной принадлежности, что, возможно, связано с недостаточным количеством исследований по этому вопросу (Костюнина О., 2005).

Генотип AA гена LALBA главным образом ассоциируется с более высоким удоем и количеством молочного жира, напротив, генотип ВВ по-

зиционирует с более высокой массовой долей протеинов и жира в молоке коров. Так, у коров с AA-генотипом с 1 кг молока выделяется лактозы больше на 0,08 %, чем у особей с другими генотипами (Сельцов В.И. и др., 2013; Тюлькин С.В. и др., 2018).

Таблица 3 – Аллельный полиморфизм гена альфа-лактальбумина (LALBA), %

Порода	Страна, регион	Аллели, %		Генотипы, %		
		A	B	AA	AB	BB
Чёрно-пестрая	Белоруссия	72,6-87,5	27,4-12,5	35,3-59,8	36,4-51,2	3,8-17,0
Чёрно-пестрая	Россия	62,0-67,1	32,9-38	35,3-54,3	25,751,21	13,49-20,0
Симментальская	Россия	75,8	24,2	55,6	40,3	4,1
Холмогорская	Россия	73,8	26,2	52,4	42,9	4,8
Швицкая	Россия	49,0	51,0	12,5	72,9	14,6
Чёрно-пестрая голштинской породы	Россия	68,3	31,7	56,7	41,4	1,9
Красно-пестрая порода	Россия (отечественная, австрийская селекция и улучшенный тип)	72,6-87,5	12,5-27,4	-	-	-

Источник: Львина О.А., 2011; Сельцов В. И. с соавт., 2013; Тюлькин С.В. и др., 2018.

Однако ряд работ показывает, что наибольший удой отмечается у коров с генотипами LALBAAB и LALBABB. При изучении связи полиморфных вариантов гена LALBA с физико-химическими и технологическими свойствами молока коров белорусской чёрно-пестрой породы установлено, что продукция животных с генотипами LALBAAA отличалась повышенным содержанием жира, белка и сухих веществ, по сравнению с генотипом LALBABB, что положительно влияло на его качественные показатели.

Таким образом, учитывая роль альфа-лактальбумина в биосинтезе лактозы и продукции молока в целом, ген LALBA может быть использован как потенциальный генетический маркер молочной продуктивности крупного рогатого скота, в частности удойности и белкомолочности (Бейшова И.С. с соавт., 2018).

3.3. Полиморфизм гена бета-лактоглобулина (BLG)

Бета-лактоглобулин – основной сывороточный серосодержащий белок жвачных животных, составляет около 50% сывороточных белков молока, являющихся, наряду с альбумином, основным белком молочной сыворотки, который не осаждается сычужным ферментом (Курак О.П., Грибанова Ж.А., 2013).

Тепловая обработка способствует взаимодействию денатурированных сывороточных белков с каппа-казеином казеиновых мицелл. Образующиеся комплексы влияют на технологические свойства молока – термостойчивость и способность к сычужному свертыванию (Бейшова И.С. с соавт., 2018).

За синтез бета-лактоглобулина у крупного рогатого скота отвечает ген беталактоглобулина (BLG), который локализован в 11-й хромосоме и имеет размер 4662 п.о., состоит из семи экзонов и шести интронов (Грашин В.А., Грашин А.А., 2016; Тарасова Е.И., 2020).

В настоящее время выявлено четыре аллели – А, В, С и D, причем наиболее частыми являются аллели А и В, которые обусловлены точечными мутациями в IV экзоне гена BLG и отличаются только двумя аминокислотами, т. е. аспаратом-64 и валином-118. Эти аминокислоты замещены глицином и аланином, соответственно, в варианте В (Бейшова И.С. с соавт., 2018).

Все варианты содержат пять остатков цистеина, четыре из которых участвуют в формировании внутрицепочечных дисульфидных мостиков. Биологические функции этого белка до сих пор неизвестны. Он может играть определенную роль в метаболизме фосфата в молочной железе и транспорте ретинола и жирных кислот в кишечнике. Установлено, что BLG является основным аллергеном из всех сывороточных белков, поскольку он не видоспецифичный белок, отсутствующий в грудном молоке человека (Зиннатова Ф.Ф. с соавт., 2011; Грашин В.А., Грашин А.А., 2016; Тарасова Е.И., 2020).

У животных-носителей аллельного варианта В гена BLG отмечен низкий синтез матричной РНК и, как следствие, отсутствие экспрессии данного белка. Поэтому отбор животных с В аллелью гена BLG позволяет получить высококачественное низкоаллергенное молоко (Лозовая Г.С., Федотова Н.В., 2011; Бейшова И.С. с соавт., 2018)

Благоприятный для молочной промышленности аллель В бета-лактоглобулина обнаруживается у большинства европейских пород крупного рогатого скота: айрширской, шортгорнской, красной датской, голштинской, в частности, в большинстве скандинавских пород крупного рогатого скота (Бейшова И.С. с соавт., 2018).

У особей чёрно-пёстрой, ярославской, симментальской и холмогорской пород встречаемость аллеля В гена бета-лактоглобулина находится в пределах от 0,42 до 0,50. При этом ВВ-генотип взаимосвязан с наличием низкого количества сывороточных белков в молоке. Встречаемость аллеля А ВLG у особей голштинской породы может изменяться от 0,37 до 0,57, в то время как среди чёрно-пёстрых коров – ВLG^А – от 0,35 до 0,67 (Ахметов Т.М., 2010; Тарасова Е.И., 2020).

Исследования, проведённые на коровах чёрно-пёстрой породы показали, что более высокий удой и выход молочного жира отмечен у коров с генотипом ВLG^{АВ} и ВLG^{ВВ}, при этом генотип ВLG^{АА} оказывает благоприятное влияние на выход белка (Lunden et al., 1997; Sabour и др., 1996). Среднесуточный удой находился в следующей зависимости АВ>ВВ>АА, тогда как по количеству молочного белка в молоке тенденция была другой – АА>АВ>ВВ; по массовой доли жира в молоке – в следующем порядке: ВВ>АВ>АА (Зиннатова Ф.Ф. с соавт., 2011; Грашин В.А., Грашин А.А., 2016; Тарасова Е.И., 2020).

3.4. Полиморфизм гена лептина (LEP)

Лептин – гормон, вырабатываемый в основном адипоцитами, клетками жировой ткани. Концентрация этого гормона в крови сигнализирует центральной нервной системы об уровне энергетических ресурсов организма, тем самым участвуя в поддержании энергетического гомеостаза. Кроме того, лептин способен участвовать в регуляции секреции пролактина.

Как отмечает Тарасова Е.И. с соавт. (2020), лактация сопровождается повышенным потреблением пищи, изменением метаболизма и использованием энергетических ресурсов из жировой ткани, поэтому взаимодействие между гормонами, регулирующими маммогенез и выработку молока, а также теми, которые влияют на энергетический гомеостаз и метаболизм жиров, имеет большое значение.

По химической структуре гормон лептин является протеином, состоящим из 167 аминокислот и включающим 21 аминокислотную сигнальную последовательность. Аминокислотная последовательность лептина у крупного рогатого скота на 91% и 97% сходна последовательности аминокислот белка лептина у свиней и овец.

Если говорить о структуре гена лептина, то у крупного рогатого скота ген лептина расположен в 4-й хромосоме (ВТА 4). Структура гена лептина представлена промоторной областью, 3 экзонами, 2 интронами и 3'UTR-областью. Только два экзона кодируют последовательность аминокислот белка лептина. В кодирующую область гена лептина (ее длина составляет 501 п.н.) входит второй и третий экзона, которые разделены интроном с протяжённостью примерно 2 кб. Область промотора составляет около 3 кб.

Считается, что лептин обладает плеiotропным воздействием на организм. Лептин вовлечён в регуляцию пищевого поведения, влияет на функционирование иммунной системы и репродуктивную функцию, а также на рост и конституцию животных (Чижова Л.Н. с соавт., 2017).

Лептин интересен для селекции тем, что во многом определяет молочную продуктивность скота, содержание компонентов в молоке (белка и жира), и, что не менее важно, связан с продуктивным долголетием сельскохозяйственных животных.

У крупного рогатого скота полиморфизм в гене лептина связывают с качеством продуктивности молока и мяса, плодовитостью и потреблением корма, а также с уровнем экспрессии самого гена (табл. 4).

Таблица 4 – Аллельный полиморфизм гена лептина, %

Порода	Страна, регион	Аллель		Генотип		
		С(А)	Т(В)	СС(АА)	СТ(АВ)	СТ(ВВ)
Голштинская	Белоруссия	25,6	74,4	-	-	-
	Республика Татарстан	62,0	48,0	35,5	53,3	12,5
	Чехия	58,0	47,0	-	-	-
	Ставропольский край	90,0	10,0	84,0	21,0	16,0
	Рязанская область (импорт из Венгрии)	91,0	9,0	86,0	19,0	12,0
Симментальская	Россия	81,5	18,5	65,0	33,0	2,0
Чёрно-пёстрая	Украина	63,0-81,5	18,5-37,0	-	-	-
Красная степная	Украина	58,7-63,6	36,4-41,3	-	-	-

Источник: Беган М.А. с соавт., 2014; Чижова Л.Н. с соавт., 2017; Абрамов А.А. с соавт., 2020.

Аллели и генотипы по гену LEP оказывают влияние на различные показатели молочной продуктивности коров разных пород. Установлено, что от генотипа – LEP зависит продолжительность функционального использования коров. Так, коровы с генотипом CC имеют в 3,14 раз больший риск выбраковки, чем животные с гетерозиготными генотипами с генотипом LEPTT по массовой доле жира в молоке на 0,04 и 0,17% соответственно по удою на 6,1-8,9%,

Следует отметить, что анализ ассоциативных связей между уровнем продуктивности и полиморфизмом гена лептина показывает значительные породные отличия, но наиболее часто прослеживается закономерность, что величина удоя убывает в ряду генотипов гена LEP AA>AB>BB, а массовая доля жира и белка в молоке увеличивается в порядке генотипов AA<AB<BB (Беган М.А. с соавт., 2014; Чижова Л.Н. с соавт., 2017).

4. Отбор биологического материала для генетического исследования

Одним из преимуществ ДНК-маркирования является возможность использования для анализа любых тканей и органов, независимо от стадии развития организма. В лабораторию могут поступать образцы из различного биологического материала (цельная кровь, выщипы ткани и др.), но наиболее предпочтительным является предоставление биологического материала в виде крови.

Перед проведением забора биоматериала необходимо согласовать направление на исследование и бланк для формирования направления!!!

Обычно лаборатория требует, чтобы образцы для анализа были указаны по списку в порядке поступления с указанием вида животного, пола, породы, названия и адреса хозяйства, из которого поступили образцы и дата поступления образцов.

Цельную кровь для выделения ДНК отбирают из ярёмной или подхвостовой вены в объёме 5 мл (но не менее 2 мл) в вакуумные пробирки с сухим ЭДТА К3 (фиолетовые крышки). Наличие антикоагулянта (ЭДТА) обязательно! (рис. 2)

Образцы ткани берут из ушной раковины щипцами для мечения животных (хирургическим скальпелем или хирургическими ножницами). Все работы, связанные с подготовкой к забору и забором кожных вы-

щипов, должны производиться в стерильных медицинских перчатках. Место забора на кожном покрове должно быть чистым, чтобы избежать контаминации.



Рис. 2. Пробирки для взятия биоматериала
 а – пробирка типа эппендорф (для образцов ткани);
 б – вакуумная пробирка с антикоагулянтом ЭТДА К3 (для цельной крови)

Полученный образец площадью около 1 см² (но не менее 0,2 см²) помещают в пробирки типа Эппендорф (рис. 2), в которые приливают 1 мл 95%-ного этилового спирта (ГОСТ Р 51723-2001). В зависимости от методики допускается использование 60%-ного раствора спирта.

Следует отметить, что генетическую экспертизу можно сделать только в отношении объектов, хранящихся в спирте. Формалин же сильно разрушает молекулу ДНК, и в 90% случаев не удаётся типировать ядерные локусы.

Хранить и транспортировать кожные выщипы следует в плотно закрытых коробках с пробирками при комнатной температуре в темном месте.

Забор волосяных выщипов. При отборе волосяных выщипов важно помнить, что в срезанных волосах нет ДНК, по которой можно провести генетическое исследование! Это связано с тем, что в стержне волоса, который срезается, нет живых клеток. Стержень волоса состоит из чешуек (остаток клеток луковицы), содержащих кератин, пигмент меланин и воздух.

Волос состоит условно из двух частей: луковицы и стержня. В луковице есть живые клетки, которые размножаются и дают рост волосам и содержат ядерную ДНК. Поэтому использовать образцы волосяных выщипов можно только при условии, что они отобраны с корнем и имеют луковицу!!!

Следует отметить, что загрязненные волосы не принимаются к анализу, кроме того, необходимо соблюдать следующие требования:

- выщип необходимо производить в медицинских стерильных перчатках;

- произведите выщип не менее 40 волос из средней части кисточки чистого и сухого хвоста животного с визуально детектируемыми волосяными фолликулами;

- расположите волосы так, чтобы все волосяные фолликулы смотрели в одну сторону и все волосы были собраны в один аккуратный пучок, до фолликулов дотрагиваться нельзя;

- закрепите скотчем пучок волос по окружности пучка примерно на расстоянии 3 см от волосяных фолликул;

- прикрепите пучок волос к бланку скотчем в 2 местах так, чтобы избежать отклеивания пучка в процессе транспортировки (скотч не должен соприкасаться с волосяными фолликулами). Хвост волосяного пучка без волосяных фолликул, выступающий за пределы ширины листа направления, можно обрезать;

- сразу после прикрепления выщипа сложите бланк по линиям сгиба так, чтобы закрыть прикрепленный выщип краями бланка. Сложенный бланк немедленно уберите в конверт (формат А5) для отправки и запечатайте его, чтобы избежать смешивания образцов;

- чтобы избежать смешивания образцов, каждый образец волосяных выщипов необходимо прикреплять на отдельный бланк, а бланк класть в отдельный конверт;

- обычно для каждого биологического образца различные лаборатории требуют заполнения следующих полей:

кличка животного;

инвентарный номер животного;

дата рождения животного.

Образцы, в которых не заполнено хотя бы одно поле, в работу не принимаются.

Отбор проб молока. Для проведения исследования необходимо предоставлять непастеризованное молоко. Необходимый объем образца от одного животного – 1,5 мл. Все работы, связанные с подготовкой к забору и забором молока, должны проводиться в стерильных медицинских пер-

чатках. Вымя и сосок коровы должны быть чистыми во избежание контаминации образцов.

Последовательность подготовки и отбора проб:

1. Пронумеровать пробирки типа эппендорф объемом 1,7 мл в соответствии с сопроводительными документами.

2. В пронумерованные пробирки приливают 1,5 мл только что полученного непастеризованного молока от конкретного животного и плотно закрывают пробирку. Для каждого животного достаточно одного образца молока. *Каждый образец необходимо помещать в отдельную пробирку!*

3. После этого пронумерованные пробирки с отобранными образцами молока помещают в коробку для хранения и транспортировки пробирок.

Образцы молока хранят в плотно закрытых коробках с пробирками при температуре 4⁰С в темном месте не более 24 часов с момента забора биоматериала.

Транспортировка образцов проводится при комнатной температуре не позднее 6 часов после взятия образца или при температуре 4⁰С не позднее 24 часов после взятия образцов молока.

Семенная жидкость для выделения ДНК может использоваться как свежая, охлажденная, так и глубоководная сперма. Срок хранения проб при температуре 4⁰С – 1-2 часа, при заморозке – до -20⁰С – 4 месяца, при -80⁰С (в низкоморозильной камере) – несколько лет. Семенная жидкость принимается в виде спермадоз, предпочтительно в виде промаркированных соломинок, в случае предоставления семенной жидкости в виде гранул, гранулы должны быть помещены в плотно закрытые пробирки. Необходимый объем свежей спермы: для КРС – 5 мл, для свиней – 10 мл; глубоководной – 1 пайета, или 2 гранулы. Пробирки должны быть промаркированы в соответствии с сопроводительной документацией. Доставка осуществляется при комнатной температуре.

5. Генетический мониторинг быков-производителей черно-пестрой породы в АО «Племпредприятие «Барнаульское»

На долю молочного скотоводства в России и Алтайском крае приходится более половины от всего имеющегося поголовья, поэтому оно является основным фактором роста производства продуктов животноводства.

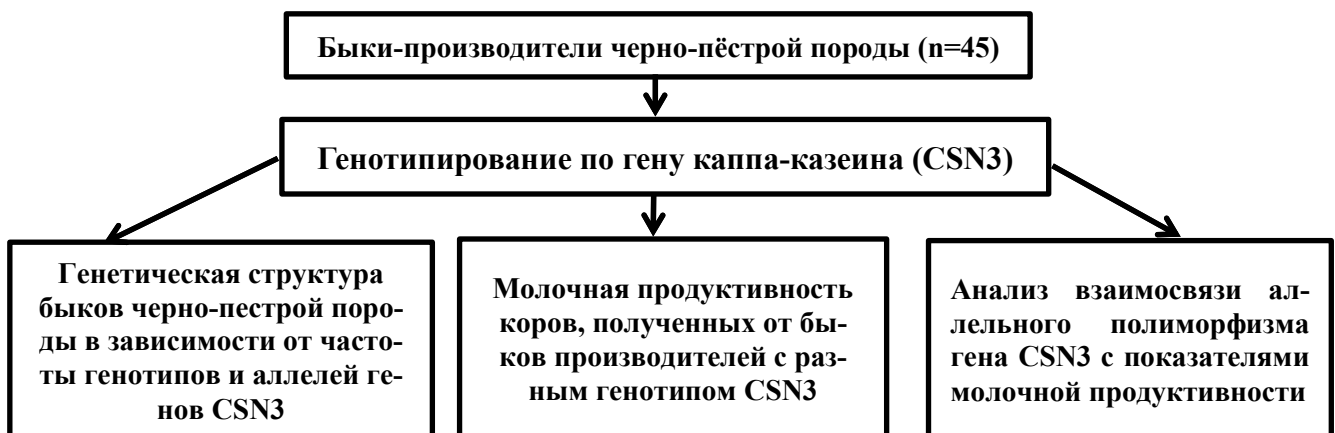
Быки-производители вносят большой вклад в селекционное улучшение маточного стада, потому лишь кропотливый отбор и оценка производителей по возможности к передаче предпочтительных хозяйственно важных признаков обеспечат положительную динамику племенной работы (Калашникова Л.В., 2001; Афанасьева А.И. с соавт., 2021).

Во многих странах в последние годы внедряется тестирование животных, особенно быков-производителей по генам, контролирующим синтез молочных белков, определяющих качество и технологические свойства молока, одним из которых является локус основного молочного белка - каппа-казеина (CSN3) (Калашникова Л.А., 2001; Самусенко Л.Д., 2012).

Одним из наиболее широко используемых в селекционной работе методов является тестирование биоматериала по локусу гена каппа-казеина (CSN3), что связано с его особым положением среди остальных казеиновых фракций. На сегодняшний день уже существует практика совершенствования традиционной селекции крупного скота с применением ДНК-маркеров, в частности, генотипирование по генам белков молока, а также применение методов геномной селекции и диагностики, показывающих определенные положительные результаты (Афанасьев М.П., 1996).

В связи с этим нами была проведена оценка современного состояния племенных ресурсов быков-производителей черно-пёстрой породы, используемых в производственных условиях АО «Племпредприятие «Барнаульское» по гену каппа-казеина. Исследование проведено в два этапа (рис. 3).

1 этап. Оценка используемых быков-производителей черно-пестрой породы



II этап. Оценка молодых быков-производителей черно-пестрой породы

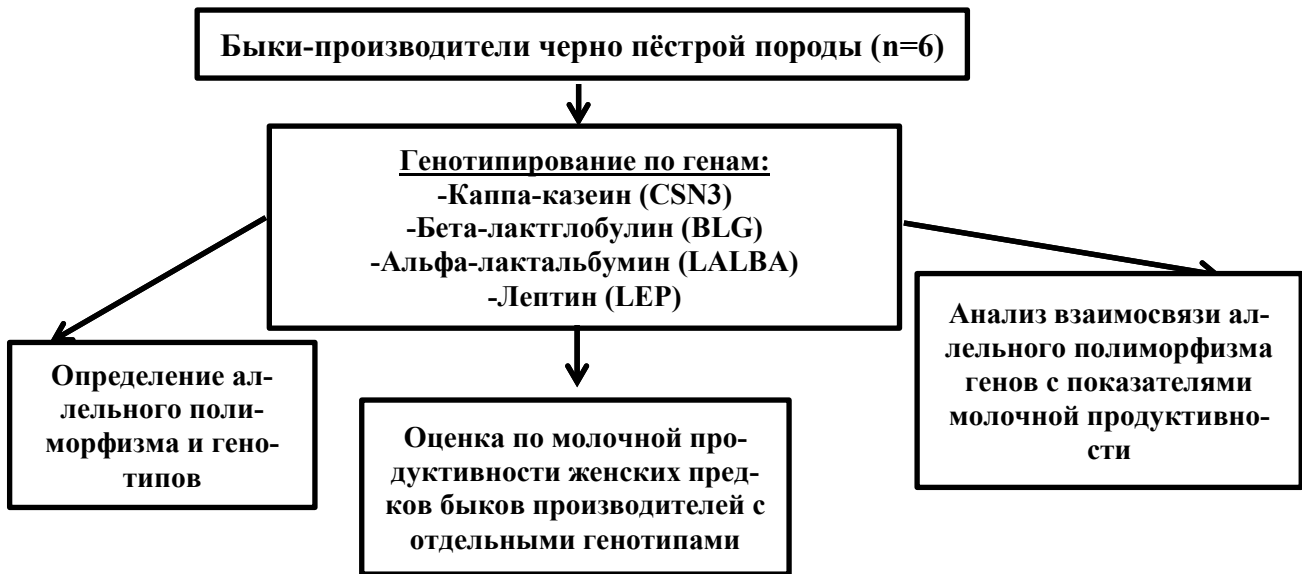


Рис. 3. Схема исследований

Представленная на схеме работа выполнена в соответствии с грантом управления Алтайского края по пищевой, перерабатывающей, фармацевтической промышленности и биотехнологиям (протокол президиума Совета по развитию биотехнологий при Губернаторе Алтайского края от 31.03.2021 № 05-Прот-11, тема: «Разработка способов повышения молочной продуктивности и воспроизводительной способности крупного рогатого скота с использованием биотехнологических методов генетического мониторинга и природных биостимуляторов»).

5.1. Оценка используемых быков-производителей черно-пестрой породы

5.1.1. Анализ полиморфизма гена каппа-казеина (CSN3) у используемых быков-производителей

Генотип быка по каппа-казеину может служить дополнительным критерием при отборе животных, поэтому при подборе быков-производителей нужно принимать во внимание их генотип по каппа-казеину. Использование быков-производителей без учета их генотипов приводит к понижению частоты встречаемости в стаде предпочтительных генотипов и ухудшению технологических свойств молока (Усенбеков Е.С., 2013; Лоретц О.Г., Матушкина Е.В., 2014). В связи с этим нами

были изучены генетические особенности быков-производителей черно-пестрой породы (табл. 4).

Таблица 4 – Генотипическая характеристика быков-производителей черно-пестрой породы по гену каппа-казеина (CSN3)

Хозяйство	Частота генотипов			Частота аллелей		χ^2
	AA	AB	BB	A	B	
АО Племпредприятие «Барнаульское»	0,578 ±0,0027	0,356 ±0,0025	0,07 ±0,0007	0,756 ±0,0020	0,245 ±0,0021	0,0631

Исследования показали, что превалирующим генотипом у быков-производителей черно-пестрой породы является генотип CSN3^{AA}, частота которого достигает 0,578, тогда как альтернативный генотип CSN3^{BB} встречается у единичных животных. Соответственно, на долю аллеля А приходится 0,756, а В – 0,245.

Среди быков-производителей черно-пестрой породы АО «Племпредприятие «Барнаульское» статистического достоверного сдвига генетического равновесия ни по одному из трех генотипов локуса гена каппа-казеина не обнаружено.

Полученные нами данные согласуются с результатами исследований Е.С. Усенбекова (2014) и В.С. Матюкова (2004), которые установили, что у быков-производителей черно-пестрой и голштинской породы частота аллеля В составляет от 0,054 до 0,204, а аллеля А – 0,62. Генотип каппа-казеина ВВ у быков голштинской породы вообще не обнаружен.

Сходные данные получены и зарубежными исследователями. Показано, что аллель А часто присутствует среди различных популяций молочного скота. Частота встречаемости составляла от 0,62 до 0,86, а аллеля В – от 0,14 до 0,38 (Pinder S.J. et al., 1991; Hamza A.E. et al., 2010). В России наблюдается значительное снижение доли генотипов с аллелем В у большинства пород молочного направления продуктивности (Дунин И.М., 1998; Зиновьева Н.А., 2001; Стрекозов Н.И., 1997; Neamt R.I., 2017).

Проведенные исследования по полиморфизму гена каппа-казеина у быков-производителей с учетом линейной принадлежности выявили, что только в линии Вис Бэк Айдиал имеется гомозиготный генотип ВВ, связанный с технологическими свойствами молока, в то время как у быков

линий Монтвик Чифтейн и Рефлекшн Соверинг он отсутствует (табл. 5). Следует отметить, что у быков-производителей всех линий преобладает генотип CSN3^{AA}, наибольший в линии Рефлекшн Соверинг – 0,625, а минимальный – в линии Вис Бэк Айдиал – 0,542. Различия в частотах встречаемости аллелей между линиями, по-видимому, связаны с особенностями в методах селекционно-племенной работы, проводимой в хозяйствах.

Таблица 5 – Полиморфизм гена каппа-казеина (CSN3) у быков-производителей с учетом линейной принадлежности

Линия	n	Частота генотипов			Частота аллелей		χ^2
		AA	AB	BB	A	B	
В.Б. Айдиал	24	0,542 ±0,0047	0,334 ± 0,0042	0,125 ±0,0021	0,695 ±0,0040	0,304 ±0,0041	0,733
М. Чифтейн	5	0,60 ±0,024	0,40 ±0,024	-	0,75 ±0,0187	0,25 ±0,0187	0,667
Р. Соверинг	16	0,625 ±0,0073	0,375 ±0,0077	-	0,875 ±0,0034	0,125 ±0,0034	0,163

Полученные нами данные согласуются с результатами целого ряда отечественных учёных и зарубежных исследователей (Aliranah M.L., 2007; Немцов А.А., 2007; Овсянникова Г.В., 2016), которые указывают на то, что концентрация ценного В-аллеля каппа-казеина, определяющего сыропригодность молока, в отечественных стадах чёрно-пёстрого скота очень низкая, поэтому выявление таких производителей, содержащих генотип CSN3^{BB} и использование их в селекции, позволит не только сохранить генетическое разнообразие и поддерживать концентрацию В-аллеля в маточном поголовье, но и улучшить технологические свойства молока и повысить его сыропригодность.

В связи с этим нами была изучена динамика полиморфизма гена каппа-казеина у быков-производителей черно-пёстрой породы, используемых в АО «Племпредприятие «Барнаульское», с 2010 по 2021 год (рис. 4).

Динамика соотношения различных генотипов гена к-казеина свидетельствует о том, что происходит постепенное увеличение доли генотипа CSN3^{AA}, с 2010 по 2020 год с 51,02 до 61,16 %, при уменьшении доли ге-

нотипов $CSN3^{AB}$ и $CSN3^{BB}$ с 40,82 до 34,09% и с 8,16 до 4,75% соответственно (рис. 4).

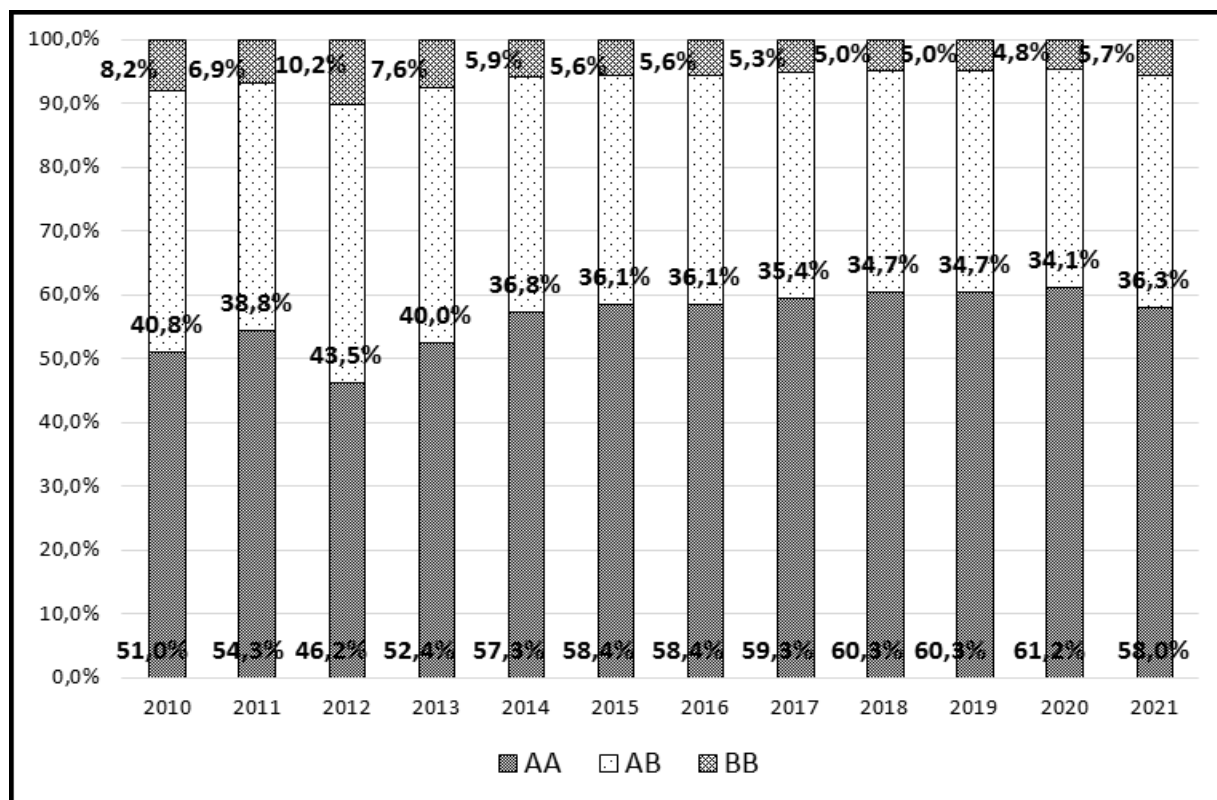


Рис. 4. Динамика частоты аллелей гена $CSN3$ у быков-производителей АО «Племпредприятие «Барнаульское» (Источник: «Составлено авторами»)

Следует отметить, что у быков-производителей чёрно-пестрой породы АО «Племпредприятие «Барнаульское», используемых в 2021 году, ВВ-генотип характеризуется низкой частотой встречаемости (5,7%), третья часть поголовья исследуемых быков-производителей является гетерозиготами по В-аллелю (36%). Селекция, направленная на повышение удоя, обусловила преимущественное использование производителей с генотипом CSN^{AA} (57,9%), являющимся маркером, ассоциированным с более высокими удоями у коров.

В связи с этим у быков-производителей черно-пестрой породы АО «Племпредприятие «Барнаульское» более консолидировался А-аллель по гену каппа-казеина, частота встречаемости которого в 3 раза выше, чем В-аллеля (рис. 5).

Так, частота встречаемости А аллеля у быков-производителей в период с 2010 по 2020 год повышается с 71,43 до 78,21% при уменьшении частоты аллеля В с 28,57 до 21,79%, с незначительным повышением к 2021 году на 2%.

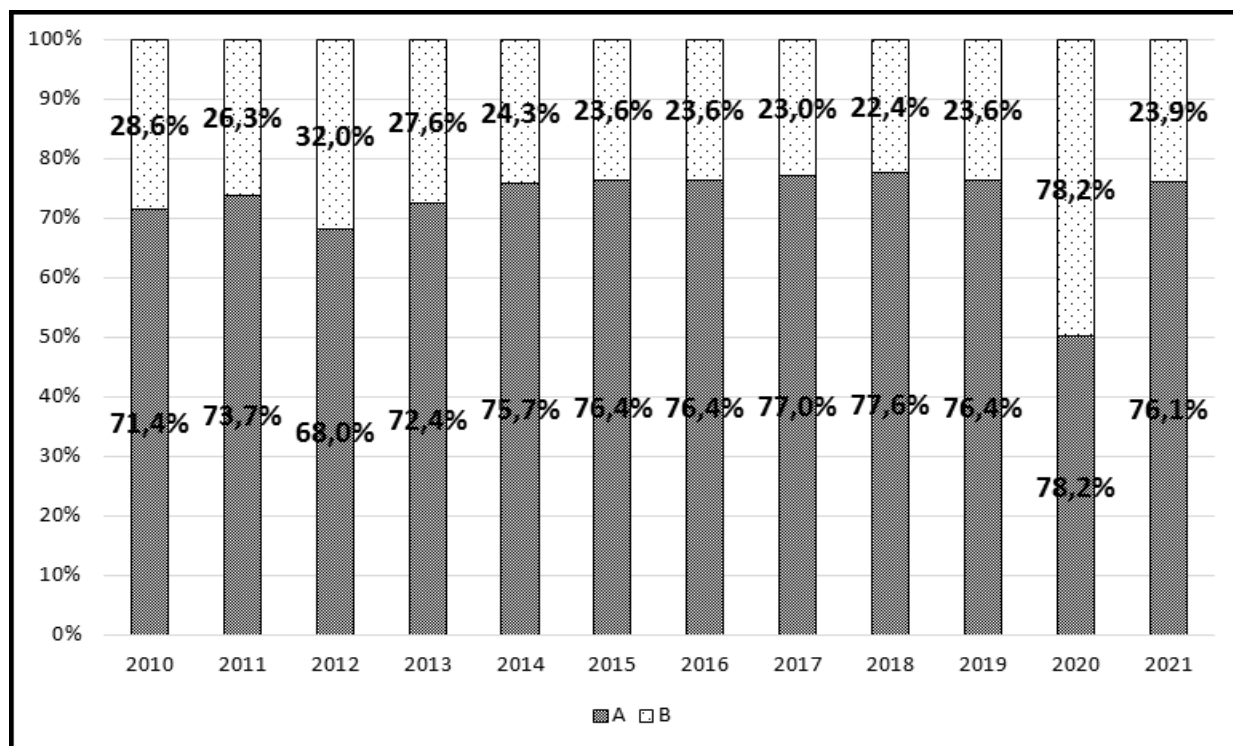


Рис. 5. Динамика частоты аллелей гена каппа-казеина у быков-производителей АО «Племпредприятие «Барнаульское»

В настоящее время каппа-казеин (CSN3) является один из немногих выявленных генов, точно связанных с технологическими параметрами молока и белковомолочностью.

Анализ полиморфизма гена CSN3 у быков-производителей, содержащихся в условиях АО «Племпредприятие «Барнаульское», свидетельствует о снижении генотипической частоты аллеля CSN3^B, что является отражением односторонней селекции на увеличение удоев для получения преимущественно питьевого молока и приводит к снижению белковомолочности, что согласуется с результатами целого ряда отечественных учёных и зарубежных исследователей (Зиновьева Н.А., 2008; Марзанов Н.С. с соавт., 2005), которые указывают на то, что концентрация ценного В-аллеля каппа-казеина, определяющего сыропригодность молока, в отечественных стадах чёрно-пёстрого скота очень низкая. По мере увеличения интенсивности отбора наблюдается снижение частоты встречаемости аллельного варианта CSN3^B, связанное с кроссбридингом отечественного черно-пестрого скота, ведущим к "вымыванию" этого аллеля из генотипа животных (Овсянникова Г.В., 2016), что ведёт к постепенному снижению генетического разнообразия и увеличению генетического сходства черно-пестрой и голштинской пород (Сулимова Г.Е., 1992)

Таким образом, выявление производителей, содержащих генотип CSN3BB и использование их в селекции, позволит не только сохранить генетическое разнообразие и поддерживать концентрацию В-аллеля в маточном поголовье, но и улучшить технологические свойства молока и повысить его сыропригодность.

5.1.2. Анализ генетического потенциала быков с разным вариантом полиморфизма гена каппа-казеина (CSN3)

Современные исследователи не одинаково оценивают степень и наличие ассоциативных связей между генетическими вариантами каппа-казеина, результаты исследований являются противоречивыми. В то время как Strzalkowska (2002) и Aleandri (1990) не обнаружили значимых ассоциаций, результаты других исследователей указывают на существенное влияние различных аллелей к-казеина на показатели молочной продуктивности (Aleandri R. et al., 1990; Ikonen T. et al., 1996; Pytlewski J., 2002; Duifhuis-Rivera T., 2014; Alipanah M., 2007).

Для определения генетического потенциала производителей с различными аллельными вариантами гена CSN3 нами был рассчитан родительский индекс (РИП), который позволяет судить о степени передачи потомкам продуктивных качеств (Стрекозов Н.И., 1997).

Установлено, что наибольший генетический потенциал по удою (10032 кг), количеству молочного жира (422,8 кг) и белка (323,8 кг) имели быки с генотипом AA по гену CSN3 (рис. 6-8).

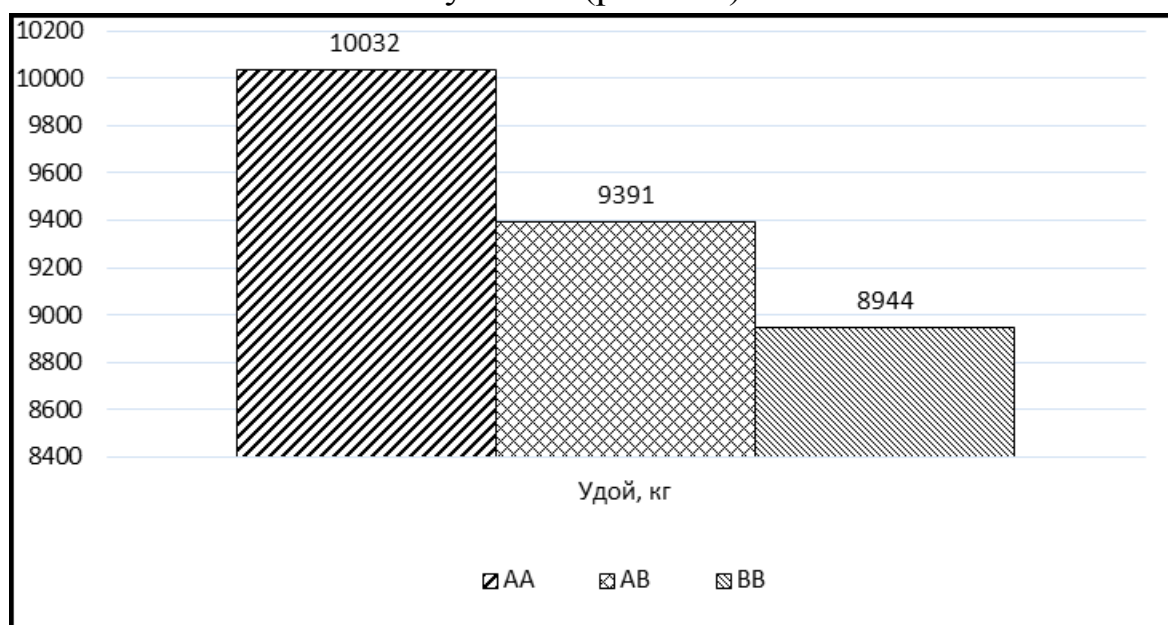


Рис. 6. Родительский индекс производителя по удою быков чёрно-пестрой породы с разными генотипами гена CSN3

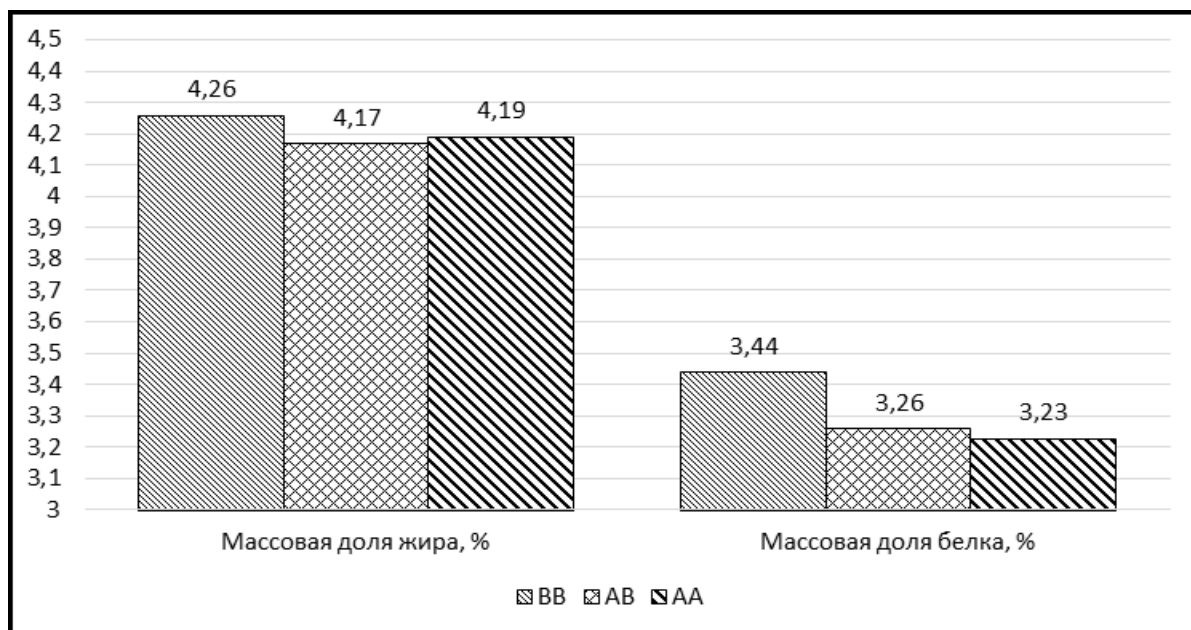


Рис. 7. Родительский индекс производителя по содержанию жира и белка в молоке быков чёрно-пестрой породы с разными генотипами гена CSN3

При этом наивысший потенциал по жирномолочности и содержанию белка в молоке был у быков с желательным генотипом каппа-казеина BB – 4,26 и 3,44% соответственно. Следует отметить, что полученные различия по изученным признакам молочной продуктивности женских предков между быками-производителями с разными генотипами по гену CSN3 оказались статистически незначимыми.

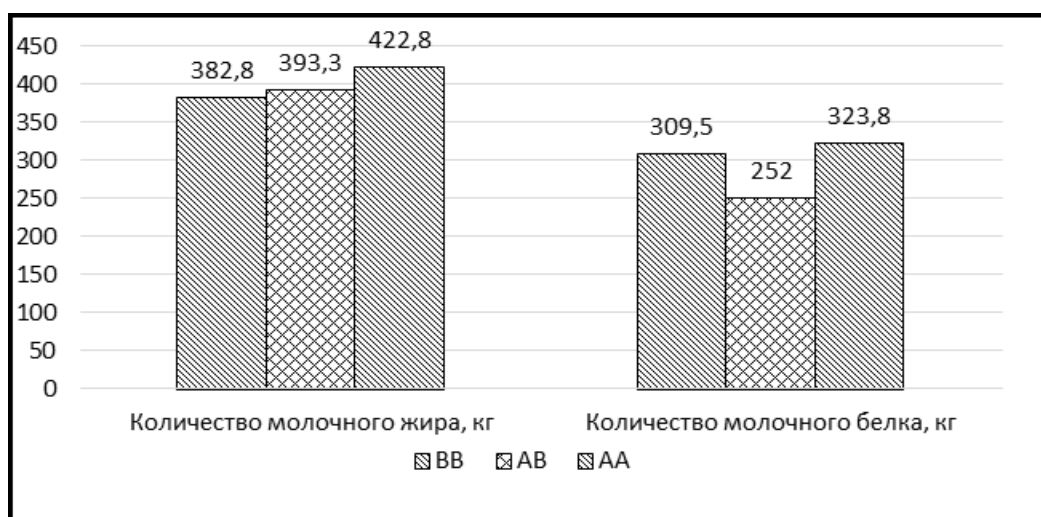


Рис. 8. Родительский индекс производителя по количеству молочного жира и белка быков-производителей чёрно-пестрой породы по генотипам гена CSN3

Сравнительный анализ родительского индекса производителя по показателям молочной продуктивности быков чёрно-пестрой породы разных

линий по генотипам гена CSN3 показал, что самый высокий генетический потенциал по удою (10267 кг), количеству молочного жира (429,0 кг) и белка (342,7 кг) имели быки линии Рефлекшн Соверинг 198998 с генотипом АВ по гену капа-казеина (таблица 6). Наибольший генетический потенциал по жирномолочности был у быков линии Монтвик Чифтейна 95679 с генотипом АВ по гену CSN3 – $4,44 \pm 0,037\%$, а по содержанию белка в молоке – у быков линии Вис Бэк Айдиал 1013415 с генотипом ВВ (3,44%).

Таблица 6 – РИП быков черно-пестрой породы по молочной продуктивности в зависимости от линейной принадлежности

Признаки	Генотипы по гену CSN3		
	АА	АВ	ВВ
Линия Вис Бэк Айдиал 1013415			
Удой, кг	10228±509,6*	8880±540,0	8944±1461,0
МДЖ, %	4,17±0,065	4,10±0,070	4,26±0,113
Молочный жир, кг	428,0±21,74*	363,4±21,36	382,8±68,13
МДБ, %	3,19±0,040	3,27±0,054	3,44±0,183
Молочный белок, кг	325,9±15,30	291,2±20,70	309,5±65,36
Линия Рефлекшн Соверинг 198998			
Удой, кг	10139±457,9	10267±600,6	-
МДЖ, %	4,16±0,046	4,18±0,151	-
Молочный жир, кг	421,8±20,44	429,0±29,84	-
МДБ, %	3,25±0,044	3,23±0,039	-
Молочный белок, кг	329,1±14,09	342,7±26,75	-
Линия Монтвик Чифтейн 95679			
Удой, кг	8827±304,2	8808±463,7	-
МДЖ, %	4,41±0,070	4,44±0,037	-
Молочный жир, кг	403,4±13,52	406,0±22,31	-
МДБ, %	3,34±0,074	3,32±0,095	-
Молочный белок, кг	297,4±11,28	295,1±16,83	-

Быки-производители линии Вис Бэк Айдиал 1013415 с генотипом АА по гену каппа-казеина достоверно превосходят по РИП по удою быков линии Монтвик Чифтейна 95679 с генотипом АА на 1401 кг ($p < 0,05$).

Среди быков линии Вис Бэк Айдиал 1013415 с разными генотипами по гену каппа-казеина достоверные различия установлены только по родительскому индексу производителя по количеству молочного жира между быками с генотипами АА и АВ ($p < 0,05$). При этом быки с генотипом АА характеризовались самым высоким генетическим потенциалом по удою, количеству молочного жира и белка и превосходили по РИП быков

с генотипами АВ и ВВ на 1348 и 1284 кг, на 64,6 и 45,2 кг, на 34,7 и 16,4 кг соответственно. Наибольший РИП по содержанию жира и белка в молоке в этой линии выявлен у быков с генотипом ВВ по гену CSN3, что превышает РИП быков с генотипами АА и АВ на 0,09 и 0,16%, на 0,25 и 0,017% соответственно.

Следует отметить, что в линиях Рефлекшн Соверинга 198998 и Монтвик Чифтейна 95679 полиморфизм по гену CSN3 представлен двумя генотипами – АА и АВ, генотипы ВВ отсутствуют.

Между быками-производителями разных генотипов по гену капа-казеина в линиях Рефлекшн Соверинга 198998 и Монтвик Чифтейна 95679 достоверных различий по РИП по изученным показателям не установлено.

В линии Рефлекшн Соверинга 198998 наибольшим генетическим потенциалом (за исключением белкомолочности) обладают быки с генотипом АВ по гену CSN3.

В линии Монтвик Чифтейна 95679 РИП удой, массовая доля белка и количество молочного белка были выше у быков с генотипом АА, а по содержанию жира в молоке и его количеству выше генетический потенциал у быков с генотипом АВ.

Нами изучены родительский индекс производителя (РИП) и средняя молочная продуктивность дочерей быков-производителей чёрно-пестрой породы разных генотипов по гену каппа-казеина (табл. 7).

Таблица 7 – Характеристика молочной продуктивности коров, полученных от быков-производителей с разным генотипов по гену каппа-казеина

Генотип		РИП быков			Средняя продуктивность дочерей				
		Удой, кг	МДЖ, %	МДБ, %	Удой, кг	МДЖ, %	Молочный жир, кг	МДБ, %	Молочный белок, кг
CSN3AA	Sx	10032	4,26	3,44	5959	4,06	241,9	3,09	184,1
	m	±328,5	±0,047	±0,030	±87,7	±0,013	±3,70	±0,004	±2,72
CSN3AB	Sx	9391	4,17	3,26	6549	4,15	271,8	3,09	202,2
	m	±425,5	±0,081	±0,035	±141,0 ***	±0,023 ***	±5,87 ***	±0,010	±4,34 ***
CSN3BB	Sx	8944	4,19	3,23	-	-	-	-	-
	m	±1461,0	±0,113	±0,183	-	-	-	-	-

Примечание. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ разница достоверна в соответствии с генотипом CSN3AA. Источник: «Составлено авторами».

Установлено, что дочери быков с гетерозиготным генотипом CSN3^{AB} достоверно превосходили коров, полученных от быков с генотипом CSN3^{AA} (табл. 7), по величине удоя на 10% (590 кг), по выходу молочного жира и белка – на 12,4% (29,9 кг) и 9,8% (18,1 кг) и жирномолочности – на 0,09% соответственно ($p < 0,001$). Следует отметить, что массовая доля белка в молоке у коров, полученных от производителей с генотипами CSN3^{AA} и ^{AB}, не отличалась и составила 3,09%.

Содержание жира и белка в молоке у дочерей исследуемых быков AA и AB генотипов по гену CSN3 характеризовалось низкой степенью изменчивости ($C_v = 1,8-5,0\%$), а удой, количество молочного жира и белка – средней вариабельностью ($C_v = 17,8-24,5\%$), что может быть обусловлено их более высокой генетической детерминацией.

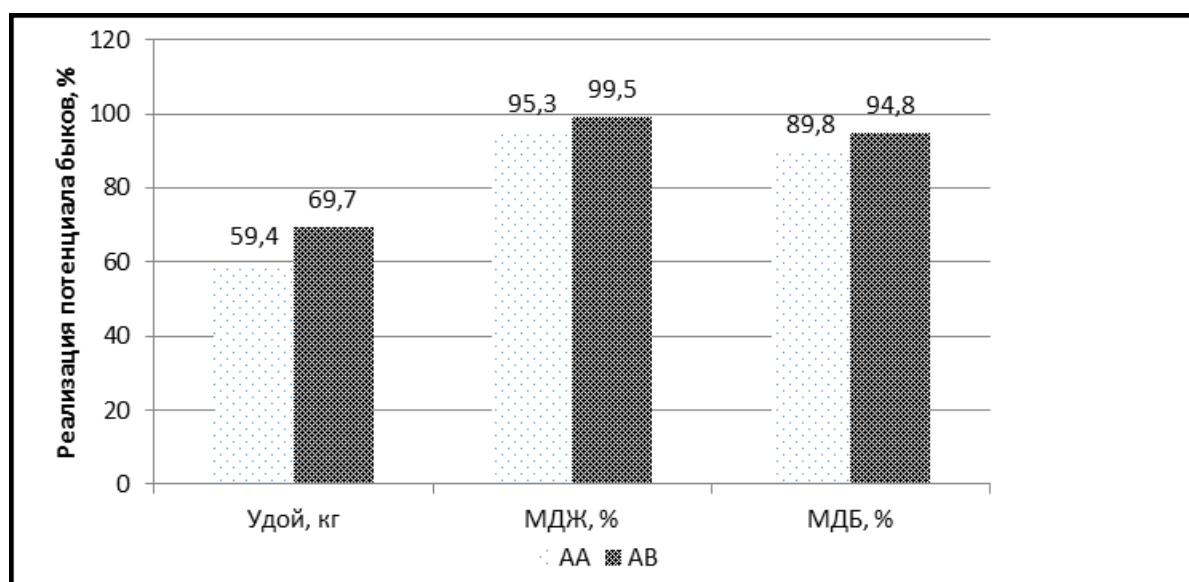


Рис. 6. Реализация генетического потенциала быков-производителей чёрно-пестрой породы разных генотипов по гену CSN3 по показателям молочной продуктивности

Степень реализации генетического потенциала быков-производителей в значительной мере определяется не только региональными особенностями кормления, но и культурой ведения животноводства на конкретном предприятии (Калашникова Л.А., 2015). Выявлено, что в условиях Алтайского края наибольшая степень реализации генетического потенциала по величине РИП (родительского индекса производителя) наблюдается по содержанию жира в молоке на 95,3-99,5% и белкомолочности – на 89,8-94,8%, в то же время по удою реализация генетического потенциала составляет 59,4-69,7%.

Сравнительная оценка быков разных генотипов по гену CSN3 по степени реализации генетического потенциала показала, что в наибольшей степени он проявился среди потомства быков с генотипом АВ (выше по удою на 10,3%, МДЖ – 4,2% и МДБ – 5,0%), чем у дочерей производителей с гомозиготным генотипом АА, что свидетельствует об их генетическом превосходстве.

Следует отметить, что чем выше генетический потенциал производителя по РИП, тем меньше он оказался реализован, что согласуется с литературными данными и связано с тем, что высокопродуктивные животные более требовательны к условиям кормления и содержания (Калашникова Л.А., 2015; Кондрашкова И.С., 2017). Однако оценка по усредненным показателям дочерей не должна являться ограничением при подборе производителей к стаду, так как их потенциал позволяет улучшать более высокопродуктивных животных и рекордисток.

При изучении корреляционной зависимости между признаками молочной продуктивности у дочерей исследуемых быков с разным генотипом по гену каппа-казеина (таблица 8) установлена высокая прямая достоверная связь между удоем и выходом молочного жира, удоем и количеством белка.

Незначительная обратная корреляция наблюдается между удоем и содержанием белка в молоке (таблица 8). Полученные данные корреляционного анализа свидетельствуют о нормальном синтезе веществ, необходимых для функциональной активности молочной железы, что отражается на качественном составе молока (Бакай А.В. с соавт., 2014; Иванова И.П., 2019). Некоторые авторы также отмечают, что повышение обильномолочности сопровождается снижением содержания жира и белка в молоке (Силкина С.Ф., Букаров Н.Г., 2012).

Следует отметить, что потомство быков, гетерозиготных по гену каппа-казеина, характеризуется незначительной положительной зависимостью между содержанием жира в молоке и белковомолочностью при слабой обратной корреляции между удоем и МДЖ.

При этом у дочерей быков с АА-генотипом по гену CSN3 между удоем и жирномолочностью отмечается положительная слабая корреляция, но связь между содержанием жира и белка в молоке – отрицательная слабая.

Таблица 8 – Средняя молочная продуктивность дочерей быков-производителей чёрно-пестрой породы разных генотипов по гену каппа-казеина (CSN3)

Корреляция между признаками		Генотипы быков-отцов	
		CSN3 AA	CSN3 AB
Удой, кг – МДЖ, %	r	0,11	-0,14
	Sr	±0,062	±0,121
Удой, кг – МДБ, %	r	-0,07	-0,13
	Sr	±0,063	±0,121
Удой, кг – количество молочного жира, кг	r	0,98	0,97
	Sr	±0,012***	±0,030***
Удой, кг – количество молочного жира, кг	r	0,99	0,99
	Sr	±0,009***	±0,017***
Удой, кг – количество молочного жира, кг	r	-0,10	0,09
	Sr	±0,062	±0,122

Примечание. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ разница достоверна между группами.

Методом однофакторного дисперсионного анализа нами была определена доля генетической изменчивости, обусловленная генотипами быков-отцов с А-аллелью по гену каппа-казеина. В исследуемой нами популяции черно-пестрого скота влияние генотипов производителей на реализацию у дочерей удоя и жирномолочности оказалось незначительным – 4,1 и 4,5% соответственно. Варьирование массовой доли белка происходит независимо от влияния генотипа быков-отцов с аллелью А по гену CSN3. Это свидетельствует о том, фенотипическое проявление изученных признаков молочной продуктивности у потомства быков больше зависит от других неучтённых факторов.

По мнению С.Ф. Силкина, Н.Г. Букарова (2012), применение генетических маркеров даёт возможность управлять генетической структурой стада, позволяет увеличить количество животных с предпочтительным генотипом и ускоряет создание высокопродуктивных стад животных.

Использование производителей, устойчиво передающих свои наследственные особенности потомству, является одним из необходимых условий улучшения продуктивных и племенных качеств молочного скота (Афанасьева А.И., 2021; Кондрашкова И.С., 2017). Но в связи с тем, как говорилось выше, что данные по ассоциации гена к-казеина в зависимости

от популяции могут носить противоречивый характер (Aleandri, R., 1990; Strzalkowska N, et. al. 2002), а формирование качественных и количественных показателей молочной продуктивности обусловлены полигенным характером, сложными расщеплениями и рекомбинацией генов, нами была изучена ассоциативная связь генотипа к-казеина у быков-производителей черно-пёстрой породы, содержащихся в АО «Племпредприятие «Барнаулское», с их племенной ценностью по показателям молочной продуктивности их дочерей.

Полученные данные свидетельствуют о том, что у гомозиготных животных с генотипом CSN3^{AB} реализация генетического потенциала выше, чем у потомства быков с генотипом CSN3^{AA} (по удою на 10,3%, массовой доли жира и белка на 4,2 и 5,0% соответственно), что свидетельствует об их генетическом превосходстве. Следует отметить, что в настоящее время от быков с генотипом CSN3^{BB} либо не получено достаточно потомства для оценки, либо они использовались в товарных хозяйствах с низким уровнем учёта, что затрудняет оценку их генетического потенциала, поэтому, как указывают многие исследователи (Pytlewski, J., 2002; Лоретц О.Г., 2014), для улучшения белково-молочности следует проводить целенаправленный отбор быков-производителей с генотипом CSN3^{BB} и CSN3^{AB} и подбирать их к маткам с аллелем В.

В связи с низкой концентрацией аллеля В по гену CSN3 в стадах черно-пестрого скота в Алтайском крае рекомендуем при отборе быков-производителей для воспроизводства стада и формирования высокопродуктивного поголовья более широко использовать носителей перспективных генотипов с В-аллелью по гену каппа-казеина, которые окажут улучшающий эффект на повышение признаков молочной продуктивности.

5.2. Оценка молодых быков-производителей черно-пестрой породы

5.2.1. Характеристика полиморфизма генов каппа-казеина (CSN3), бета-лактоглобулина (BLG), альфа лактоальбумина (LALBA), лептина (LEP) у молодых быков-производителей

Ведущую роль в повышении молочной продуктивности коров играют быки – производители, от которых зависит 90-96% генетического прогресса в стаде. Это обусловлено тем, что в данной группе животных достоверно ведётся генетическая оценка используемых особей и наиболее

интенсивно выбраковываются из воспроизводства худшие и посредственные по племенным качествам животные. В связи с этим всё больше возрастает значение методов, позволяющих выявлять животных улучшателей и прогнозировать их племенные качества в раннем возрасте.

Таким образом, привлечение генетических маркёров в дополнение к традиционным методам, благодаря систематическому отбору животных с желательными генотипами, позволяет повысить долю животных с высокой продуктивностью в последующих поколениях и обеспечивает повышение эффективности всей селекционной работы (Афанасьева А.И. с соавт., 2018).

Изучение полиморфизма генов является фундаментальной основой современной селекции, учитывающей особенности генотипа отдельных животных, определяющих их продуктивные и хозяйственные качества. В настоящее время широкое применение в селекционно-племенной работе получило изучение взаимосвязи генетического полиморфизма молочных белков, в частности каппа-казеина, с качественными и количественными показателями молочной продуктивности, что позволяет их использовать в качестве вспомогательного средства отбора и проведения генетического мониторинга (Афанасьев М.П., 1996).

В связи с вышесказанным на втором этапе исследований нами проведено генотипирование молодых быков-производителей и коров быкопроизводящей группы, используемых в АО «Племпредприятие «Барнаульское». Результаты исследований представлены в таблице 9.

Таблица 9 – Полиморфизм генов CSN3, BLG, LALBA и LEP у племенных быков, содержащихся в АО «Племпредприятие «Барнаульское»

Ген	n	Частота генотипов			Частота аллелей		χ^2
		AA	AB	BB	A	B	
Каппа-казеин (CSN3)	20	0,526	0,399	0,756	0,725	В 0,275	0,33038
Бета-лактоглобулин (BLG)	20	0,331	0,489	0,181	0,575	0,425	2,177
Альфа-лактальбумин (LALBA)	20	0,601	0,399	-	0,775	0,225	1,68574
Лептин (LEP)	20	0,456	0,439	0,105	0,675	0,325	0,81834

Установлено, что наиболее распространёнными генотипами являются LEP^{CC} – 45,6%, BLG^{AB} – 48,9%, LALBA^{AA} – 60,1% и генотип CSN3^{AA}, частота которого достигает 0,526, альтернативный генотип CSN3^{BB}, ассоциированный с жирно- и белковомолочностью, встречается у единичных

животных. Также выявлено, что животные не являются носителями летальной мутации гена брахиспина. Частота редко встречающихся аллелей у исследованных быков была следующей: LEP^T – 32,5%, BLG^B – 42,5%, LALBA^B – 22,5%, CSN3^B – 27,5%.

5.2.2. Анализ генетического потенциала молодых быков-производителей с разным вариантом полиморфизма генов каппа-казеина (CSN3), бета-лактоглобулина (BLG), альфа-лактоальбумина (LALBA) и лептина (LEP)

Расчёт родительского индекса производителя (РИП) является необходимым условием при отборе быков по происхождению, поскольку указывает на степень возможной передачи продуктивных качеств потомству (Калашникова Л.А., 2001; Самусенко Л.Д., 2012).

Сравнительный анализ родительского индекса производителя по показателям молочной продуктивности (РИП) быков разных генотипов по генам каппа-казеина (CSN3), бета-лактоглобулина (BLG), альфа-лактоальбумина (LALBA) и лептина (LEP) показал, что самый высокий генетический потенциал по удою (18353 кг) и содержанию белка в молоке (3,36%) зафиксирован у быков с генотипом ВВ по гену каппа-казеина (табл. 10). Наибольший генетический потенциал по жирномолочности (4,48%) у быков с генотипами АА по гену бета-лактоглобулина и СТ по гену лептина.

Результаты исследований показали, что статистически значимых различий по РИП по всем изученным признакам молочной продуктивности между быками по исследуемым генотипам не установлено.

При этом в каждой исследуемой группе генов (CSN3, BLG, LALBA и LEP) гетерозиготные быки-производители характеризовались наибольшим РИП по жирномолочности, по сравнению с гомозиготными генотипами.

Более высокий генетический потенциал по удою имели быки с генотипами АВ по гену бета-лактоглобулина (13822 кг), АА – по гену альфа-лактоальбумина (13957 кг) и ТТ – по гену лептина (16315 кг).

Более высоким РИП по белкомолочности характеризовались производители с генотипами ВВ по гену бета-лактоглобулина (3,34%), АА – по гену альфа-лактоальбумина (3,23%) и СС – по гену лептина (3,26%).

Таблица 10 – Родительский индекс производителя (РИП) быков чёрно-пестрой породы с разными генотипами генов CSN3, BLG, LALBA и LEP по признакам молочной продуктивности

Генотип	Удой, кг	МДЖ, %	МДБ, %
Ген каппа-казеин (CSN3)			
AA	12306±1524,2	4,30±0,206	3,21±0,057
AB	12753±3486,7	4,12±0,394	3,20±0,058
BB	18353±0,0	3,99±0,0	3,36±0,0
Ген бета-лактоглобулин (BLG)			
AA	11350±0,0	4,48±0,0	3,13±0,0
AB	13822±1885,3	4,15±0,213	3,23±0,082
BB	11591±0,0	4,35±0,0	3,34±0,0
Ген альфа-лактальбумин (LALBA)			
AA	13957±1816,5	4,15±0,215	3,23±0,047
AB	11179±1209,7	4,42±0,293	3,22±0,179
BB			
Ген лептина (LEP)			
CC	13235±1640,0	4,27±0,175	3,26±0,070
CT	10767±0,0	4,48±0,0	3,09±0,0
TT	16315±0,0	3,83±0,0	3,21±0,0

Примечание. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Самый низкий родительский индекс производителя по удою (10767 кг) и массовой доли белка в молоке (3,09%) зафиксирован у быков по гену лептина с генотипом СТ, а по содержанию жира в молоке – ТТ (3,83%).

С целью подтверждения гипотезы о взаимосвязи изучаемых генов и генетического потенциала быков-производителей нами была проведена оценка параметров и выявление эффектов влияния аллельных вариантов генов, ассоциированных с молочной продуктивностью на основе дисперсионного анализа ANOVA/ANCOVA для неполных (гнездовых) планов, и построена линейная модель (табл. 9).

Установлено, что у быков-производителей, имеющих аллель CSN3^A и LALBA^A генетический потенциал по величине удоя выше на 179,32 и 1097,59 кг ($p < 0,01$), на фоне тенденции к снижению потенциала по массовой доли жира и белка. В то же время наличие аллелей генов BLG^A и LEP^C связано с более высоким потенциалом по массовой доли жира в молоке на 0,23 и 0,20%. При этом у быков-производителей с аллельным вариан-

том гена BLG^A более низкий потенциал продуктивности по удою и массовой доле белка на 907,59 л и 0,085 % соответственно.

Таблица 9 – Линейная модель эффектов влияния аллельных вариантов генов, ассоциированных с молочной продуктивностью на генетический потенциал быков-производителей

Аллель гена	РИП – удой, кг	РИП – МДЖ, %	РИП – МДБ, %
CSN3A	179,32±15,8	-0,13±0,061	-0,004±0,003
BLG A	-907,59±11,4**	0,23±0,057*	-0,085±0,036*
LALBA A	1097,59±51,5**	-0,21±0,057	-0,050±0,036
LEP C	-348,35±99,3	0,20±0,053*	0,038±0,034*

Примечание. * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$ разница достоверна между группами

В заключение хотелось бы отметить, что для повышения точности генетической оценки необходимо пополнить референтную группу животных, что создаст перспективы для расширения прогноза племенной ценности при воспроизводстве как бычьего, так и маточного поголовья голштинизированного черно-пестрого и голштинского скота.

Заключение

1. Превалирующим генотипом каппа-казеина у используемых быков-производителей черно-пестрой породы является $CSN3^{AA}$, частота которого достигает 0,578, тогда как альтернативный генотип $CSN3^{BB}$ встречается у единичных животных. На долю аллеля А приходится 0,756, а В – 0,245.

2. У быков-производителей черно-пестрой породы всех линий преобладает генотип $CSN3^{AA}$. Только в линии Вис Бэк Айдиал установлен гомозиготный генотип ВВ, связанный с технологическими свойствами молока, у быков линий Монтвик Чифтейн и Рефлекшн Соверинг он отсутствует.

3. Исследования показали, что в период с 2010 по 2020 год происходит постепенное увеличение доли генотипа $CSN3^{AA}$ с 51,02 до 61,16%, при уменьшении доли генотипов $CSN3^{AB}$ и $CSN3^{BB}$ – с 40,82 до 34,09% и с 8,16 до 4,75% соответственно.

4. Частота встречаемости А аллеля у быков-производителей в период с 2010 по 2020 год повышается с 71,43 до 78,21% при уменьшении частоты аллеля В с 28,57 до 21,79%, с незначительным повышением к 2021 году на 2%.

5. У гетерозиготных животных с генотипом $CSN3^{AB}$ реализация генетического потенциала выше, чем у потомства быков с генотипом $CSN3^{AA}$ (по удою – на 10,3%, массовой доли жира и белка – на 4,2 и 5,0% соответственно), чем у дочерей производителей с гомозиготным генотипом АА, что свидетельствует об их генетическом превосходстве.

6. Наиболее распространёнными генотипами являются LEP^{CC} – 45,6%, BLG^{AB} – 48,9%, $LALBA^{AA}$ – 60,1%, $CSN3^{AA}$ – 45%, альтернативный генотип $CSN3^{BB}$, ассоциированный с жирно- и белкомолочностью, встречается у единичных животных. Частота редко встречающихся аллелей LEP^T – 32,5%, BLG^B – 42,5%, $LALBA^B$ – 22,5%, $CSN3^B$ – 27,5%.

7. В каждой группе генов ($CSN3$, BLG , $LALBA$ и LEP) гетерозиготные быки-производители характеризовались наибольшим РИП по жирномолочности по сравнению с гомозиготными генотипами. Более высокий генетический потенциал по удою имели быки с генотипами АВ по

гену бета-лактоглобулина (13822 кг), АА – по гену альфа-лактальбумина (13957 кг) и ТТ – по гену лептина (16315 кг).

8. Более высоким РИП по белковомолочности характеризовались производители с генотипами ВВ по гену бета-лактоглобулина (3,34%), АА по гену альфа-лактальбумина (3,23%) и СС по гену лептина (3,26%). Самый низкий родительский индекс производителя по удою (10767 кг) и массовой доли белка в молоке (3,09%) наблюдался у быков по гену лептина с генотипом СТ, а по содержанию жира в молоке – ТТ (3,83%).

Результаты исследований необходимо использовать в племенном индивидуальном подборе быков-производителей, в геноме которых имеются аллельные гены, ассоциированные с желательными признаками молочной продуктивности.

Библиографический список

1. Анализ полиморфизма ДНК кластерных генов у крупного рогатого скота: гены казеинов и гены главного комплекса гистосовместимости (BOLA) / Г. Е. Сулимова, С. С. Соколова, О. П. Семикозова [и др.]. – Текст: непосредственный // Цитология и генетика. – 1992. – № 5. – С. 18-26.
2. Аржанкова, Ю. В. Использование ДНК-маркеров и дерматоглифического полиморфизма носогубного зеркала в селекции молочных пород скота: диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук: специальность 06.02.07 «Разведение, селекция и генетика сельскохозяйственных животных» / Аржанкова Юлия Владимировна. – Великие Луки, 2011. – 320 с. – Текст: непосредственный.
3. Ассоциация полиморфизма гена альфа-лактальбумина с молочной продуктивностью и качеством молока коров / С. В. Тюлькин, Л. Р. Загидуллин, Т. М. Ахметов [и др.] // Ветеринарный врач. – 2018. – № 6. – С. 52-56.
4. Афанасьев, М. П. Генетическая структура, белковый состав и технологические свойства молока холмогорской, венгерской голштинофризской пород скота и их помесей: автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Афанасьев Михаил Павлович. – Казань, 1996. – 24 с. – Текст: непосредственный.
5. Афанасьева, А. И. Использование современных биотехнологических методов в животноводстве Алтайского края / А. И. Афанасьева. – Текст: непосредственный // Аграрная наука – сельскому хозяйству: сборник материалов XI Международной научно-практической конференции: в 3 книгах. – Барнаул: РИО Алтайского ГАУ, 2018. – Кн. 3. – С. 68-72.
6. Афанасьева, А. И. Сравнительный анализ родительского индекса быков-производителей чёрно-пёстрой породы разных генотипов по гену каппа-казеина (CSN3) / А. И. Афанасьева, И. С. Кондрашкова, В. А. Сарычев. – DOI 10.51215/1999-3765-2021-104-120-133. – Текст: электронный // Вестник ИрГСХА. – 2021. – № 104. – С. 120-133.
7. Бажов, Г. М. Интенсивное свиноводство: учебник для вузов / Г. М. Бажов. – Санкт-Петербург: Лань, 2021. – 416 с. – ISBN 978-5-8114-6531-6. – Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. – URL: <https://e.lanbook.com/book/162347> (дата обращения: 22.10.2021). – Режим доступа: для авториз. пользователей.

8. Бакай, А. В. Корреляция между признаками молочной продуктивности у коров черно-пестрой породы разных генераций / А. В. Бакай, Г. В. Мкртчян, А. Н. Кровикова. – Текст: непосредственный // Достижения вузовской науки. – 2014. – № 13. – С. 79-81.
9. Брем, Г. Экспериментальная генетика в животноводстве / Г. Брем, Х. Кройслих, Г. Штранцингер. – Москва: РАСХН, 1995. – 326 с. – Текст: непосредственный.
10. Букаров, Н. Г. Генетический мониторинг в разведении и совершенствовании крупного рогатого скота / Н. Г. Букаров. – Дубровицы, 1999. – 36 с. – Текст: непосредственный.
11. Бурый скот России / И. М. Дунин, С. Н. Харитонов, А. Н. Ермилов [и др.]. – Москва: ВНИИплем, 1998. – 101 с. – Текст: непосредственный.
12. Генетика: учебник для вузов / Н. М. Макрушин, Ю. В. Плугатарь, Е. М. Макрушина [и др.]; под редакцией Н. М. Макрушина. – 2-е изд., стер. – Санкт-Петербург: Лань, 2021. – 404 с. – ISBN 978-5-8114-7348-9. – Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. – URL: <https://e.lanbook.com/book/158959> (дата обращения: 01.11.2021). – Режим доступа: для авториз. пользователей.
13. Генетическая характеристика созданных типов скота бурой швицкой и сычевской пород с использованием полиморфизма микросателлитных локусов / Н. И. Стрекозов, Н. А. Зиновьева, П. В. Горелов [и др.]. – Текст: непосредственный // Сельскохозяйственная биология. – 2009. – Т. 44, № 2. – С. 10-15.
14. Генетическое маркирование мясной и молочной продуктивности крупного рогатого скота: учебно-методическое пособие / И. С. Бейшова, Е. В. Белая, Т. В. Поддудинская. – Костанай, 2018. – 138 с. – Текст: непосредственный.
15. Гены белков молока и микросателлитные профили в популяциях симментальского скота различного происхождения / Е. Н. Коновалова, О. А. Львина, В. И. Сельцов, Н. А. Зиновьева. – Текст: непосредственный // Сельскохозяйственная биология. – 2007. – Т. 42, № 6. – С. 35-40.
16. Гетманцева, Л. В. Молекулярно-генетические аспекты селекции животных / Л. В. Гетманцева. – Текст: непосредственный // Молодой ученый. – 2010. – № 12-2. – С. 199-201.

17. Грашин, А. А. ДНК-технологии – направление повышения белково-молочности / В. А. Грашин, А. А. Грашин. – Текст: непосредственный // Молочное и мясное скотоводство. – 2011. – № 3. – С. 18-19.
18. Дохова, З. Л. Использование генной технологии для характеристики разводимых пород крупного рогатого скота в предгорной зоне Северного Кавказа / З. Л. Дохова. – Москва: МГАВМиБ им. К.И. Скрябина, 2013. – 22 с. – Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. – URL: <https://e.lanbook.com/book/49969> (дата обращения: 01.11.2021). – Режим доступа: для авториз. пользователей.
19. Зиннатова, Ф. Ф. Взаимосвязь гена каппа-казеина (CSN3) с молочной продуктивностью коров голштинской породы с применением ПЦР-ПДРФ анализа / Ф. Ф. Зиннатова, А. Р. Шамсова, А. Р. Сафиуллина. – Текст: непосредственный // Евразийское научное объединение. – 2017. – Т. 1, № 9 (31). – С. 58-60.
20. Зиновьева, Н. А. Молекулярно-генетические методы и их использование в свиноводстве / Н. А. Зиновьева. – Текст: непосредственный // Достижения науки и техники АПК. – 2008. – № 10. – С. 34-36.
21. Зиновьева, Н. А. Применение ДНК-диагностики для анализа генов-кандидатов локусов количественных признаков сельскохозяйственных животных / Н. А. Зиновьева, Е. А. Гладырь, Д. А. Фролкин. – Текст: непосредственный // Животноводство XXI век: научные труды ВИЖа. – Дубровицы, Московская обл., 2001. – Вып. 61. – С. 218-224.
22. Иванова, И. П. Применение селекционно-генетических параметров в племенной работе с молочным скотом / И. П. Иванова, И. В. Троценко. – Текст: непосредственный // Вестник КрасГАУ. – 2019. – № 3 (144). – С. 65-70.
23. Иммуно- и генетические особенности Западно-сибирской мясной породы овец Алтая / А. И. Афанасьева, В. А. Сарычев, Г. М. Гончаренко [и др.]. – Текст: непосредственный // Кормопроизводство, продуктивность, долголетие и благополучие животных: материалы Международной научно-практической конференции (г. Новосибирск, 25 октября 2018 года). – Новосибирск: Изд-кий центр НГАУ «Золотой колос», 2018. – С. 3-5.
24. Иолчиев, Б. С. Взаимосвязь системы каппа-казеина с молочной продуктивностью коров / Б. С. Иолчиев, В. И. Сельцов. – Текст: непосредственный // Зоотехния. – 1999. – № 6. – С. 4.

25. Использование ДНК-маркеров при оценке и совершенствовании крупного рогатого скота в Республике Татарстан: монография / Р. Р. Шайдуллин, Т. М. Ахметов, Т. Х. Фаизов [и др.]. – Казань: КГАУ, 2018. – 192 с. – ISBN 978-5-95201-87-5. – Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. – URL: <https://e.lanbook.com/book/138631> (дата обращения: 01.11.2021). – Режим доступа: для авториз. пользователей.
26. Калашникова, Л. А. Селекция XXI-века: использование ДНК-технологий / Л. А. Калашникова, И. М. Дунин, В. И. Глазко. – Москва: ВНИИплем, 2001. – С. 3-4. – Текст: непосредственный.
27. Кийко, Е. И. Принципы маркерной селекции в молочном скотоводстве / Е. И. Кийко. – Текст: непосредственный // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. – 2010. – Т. 15, № 1. – С. 134-135.
28. Кондрашкова, И. С. Оценка племенной ценности быков чёрно-пёстрой породы Приобского типа / И. С. Кондрашкова, Т. П. Яковлева. – Текст: непосредственный // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2017. – № 1 (147). – С. 84-92.
29. Курак, О.П. Генодиагностика наследственного синдрома иммунодефицита крупного рогатого скота белорусской черно-пестрой породы / О.П. Курак, Ж.А. Грибанова. – Текст: электронный // Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства. – 2013. – № 16 (2). – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/genodiagnostika-nasledstvennogo-sindroma-immunodefitsita-krupnogo-rogatogo-skota-belorusskoy-chno-pestroy-porody> (дата обращения: 03.12.2021).
30. Леер, Е. В. Племенная ценность быков по молочной продуктивности и её реализация / Е. В. Леер, И. С. Кондрашкова. – Текст: непосредственный // Аграрная наука – сельскому хозяйству: сборник материалов XV Международной научно-практической конференции: в 2 книгах. – Барнаул, 2020. – С. 178-180.
31. Лоретц, О. Г. Влияние генотипа каппа-казеина на технологические свойства молока / О. Г. Лоретц, Е. В. Матушкина. – Текст: непосредственный // Аграрный вестник Урала. – 2014. – № 3 (121). – С. 23-26.
32. Львина О. А. Полиморфизм генов альфа-, лактальбумина и бета-казеина у различных популяций симментальского скота / О. А. Львина. – Текст: непосредственный // Современные достижения и проблемы биотехнологии сельскохозяйственных животных: материалы 4-й Междуна-

родной научной конференции (24-25 ноября). – Дубровицы, 2004. – С. 72-74.

33. Марзанов, Н. С. Сохранение биоразнообразия. Генетические маркеры и селекция животных (обзор) / Н. С. Марзанов, Ю. В. Саморуков, Г. В. Ескин. – Текст: непосредственный // Сельскохозяйственная биология. – 2006. – Т. 41, № 4. – С. 3-19.

34. Матюков, В. С. Внутрипопуляционная дифференциация чистопородного холмогорского скота по генным частотам локуса каппа-казеина / В. С. Матюков. – Текст: непосредственный // Цитология и генетика. – 2004. – Т. 38, № 2. – С. 46-50.

35. Молекулярно-генетические маркеры в селекционной работе с разными видами сельскохозяйственных животных / М. И. Селионова, Е. А. Гладырь, Т. И. Антоненко, С. С. Бурылова. – Текст: непосредственный // Вестник АПК Ставрополя. – 2012. – № 2 (6). – С.30-35.

36. Овсянникова, Г. В. Полиморфизм гена каппа-казеина и его связь с технологическими свойствами молока у красно-пестрого скота / Г. В. Овсянникова, Е. Ю. Бородин. – Текст: непосредственный // Студенческий научный форум – 2016: VIII Международная студенческая электронная научная конференция, электронное издание (г. Саратов, 15 февраля – 31 2016 года). – Саратов: ООО «Научно-издательский центр «Академия Естествознания», 2016.

37. Оценка аллелофонда быков-производителей по каппа-казеину и VLAD-синдрому / Е. И. Кийко, В. Н. Кургузкин, Ю. В. Саморуков, Н. С. Марзанов. – Текст: непосредственный // Ветеринарная патология. – 2008. – № 3 (26). – С. 38-40.

38. Оценка молочной продуктивности коров разных пород в связи с полиморфизмом по гену альфа-лактальбумина / В. И. Сельцов, О. В. Костюнина, Ю. П. Загороднев [и др.]. – Текст: непосредственный // Достижения науки и техники АПК. – 2013. – № 3. – С. 57-60.

39. Полиморфизм гена каппа-казеина симментальских животных отечественной и австрийской селекции / А. А. Немцов, Н. А. Зиновьева, И. Ф. Юмагузин [и др.]. – Текст: непосредственный // Достижения науки и техники АПК. – 2007. – № 2. – С. 31-32.

40. Полиморфизм гена лептина у коров молочного направления продуктивности / Л. Н. Чижова, Л. В. Кононова, Г. Н. Шарко, Г. П. Ковалева //

Сборник научных трудов Всероссийского научно-исследовательского института овцеводства и козоводства. – 2017. – Т. 2, № 10. – С. 113-117.

41. Разведение и селекция сельскохозяйственных животных: учебник для вузов / Е. Я. Лебедев, Л. А. Танана, Н. Н. Климов, С. И. Коршун. – 3-е изд., стер. – Санкт-Петербург: Лань, 2021. – 268 с. – ISBN 978-5-8114-6685-6. – Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. – URL: <https://e.lanbook.com/book/151665> (дата обращения: 08.11.2021). – Режим доступа: для авториз. пользователей.

42. Рекомендации по геномной оценке крупного рогатого скота / Л. А. Калашникова, Я. А. Хабибрахманова, И. Ю. Павлова [и др.]. – Лесные Поляны, 2015. – 33 с. – Текст: непосредственный.

43. Салихов, Ф. Г. Влияние генетического давления быков на молочную продуктивность дочерей / Ф.Г. Салихов, Ф.Д. Шакиров, М.Г. Салихова. – Текст: непосредственный // Зоотехния. – 2004. – № 6. – С. 5-7.

44. Самусенко, Л. Д. Генотип коров – основа качества молока / Л. Д. Самусенко, С. Н. Химичева. – Текст: непосредственный // Молоко и молочные продукты. Производство и реализация. – 2012. – № 2. – С. 17-19.

45. Селионова, М. И. Сравнительная оценка быков – производителей основных молочных пород по продуктивности дочерей / М. И. Селионова, Г. П. Ковалева. – Текст: непосредственный // Зоотехния. – 2015. – № 3. – С. 8-10.

46. Силкина, С. Ф. Современное состояние использования генетических маркеров в племенном скотоводстве / С. Ф. Силкина, Н. Г. Букаров. – Текст: непосредственный // Сборник научных трудов Ставропольского научно-исследовательского института животноводства и кормопроизводства. – 2012. – Т. 1, № 5. – С. 41-45.

47. Стрекозов, Н. И. Интенсификация молочного скотоводства России / Н.И. Стрекозов, В.К. Чернушенко, В.И. Цысь. – Смоленск, 1997. – 240 с. – Текст: непосредственный.

48. Тарасова, Е. И. Гены-маркеры продуктивных характеристик молочного скота (обзор) / Е. И. Тарасова, С. В. Нотова. – DOI 10.33284/2658-3135-103-3-58. – Текст: электронный // Животноводство и кормопроизводство. – 2020. – Т. 103, № 3. – С. 58-80.

49. Усенбеков, Е. С. Генотипирование крупного рогатого скота по локусам каппа-казеина, бета-лактоглобулина и мутации *Vlad*: автореферат дис-

сертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Усенбеков Есенгали Серикович. – Санкт-Петербург, 1995. – 16 с. – Текст: непосредственный.

50. Харламов, А. В. Влияние генов каппа-казеина и лактоглобулина на молочную продуктивность коров и белковый состав молока (обзор) / А. В. Харламов, В. А. Панин, В. И. Косилов. – Текст: непосредственный // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2020. – № 1 (81). – С. 193-197.

51. Храброва, Л. А. Стратегия использования генетических маркеров и геномной селекции в коневодстве / Л. А. Храброва. – Дивово, 2015. – 81 с. – Текст: непосредственный.

52. Шайдуллин, Р. Р. Сыропригодность молока черно-пестрых коров с разными генотипами каппа-казеина и диацилглицерол о-ацилтрансферазы / Р. Р. Шайдуллин, Г. С. Шарафутдинов, А. Б. Москвичева. – Текст: непосредственный // Известия Самарской государственной сельскохозяйственной академии. – 2020. – № 2. – С. 59-63.

53. Шендаков, А. И. Генетические аспекты модернизации молочного скотоводства / А. И. Шендаков, Т. А. Шендакова. – Текст: непосредственный // Вестник Орловского государственного аграрного университета. – 2009. – № 2 (17). – С. 30-35.

54. Aleandri, R. The effects of milkprotein polymorphisms on milk components andcheese-producing ability / R. Aleandri, L. G. Butazzoni, J. C. Schneider, A. Caroli and R. Davali // J. Dairy Sci. – 1990. – № 73. – P. 241-255.

55. Alipanah, M. L. κ -casein genotypic frequencies in Russian breeds black and red pied cattle/ M. Alipanah, L. Klashnikova, G. Rodionov // Iran. J. Biotechnol. – 2007. – № 3. – P. 191-194.

56. Bonfatti, V. Genetic analysis of detailed milk protein composition and coagulation / V. Bonfatti, A. Cecchinato, L. Gallo, A. Blasco, P. Carnier.

57. Caroli, A. M. Invited review: Milk protein polymorphisms in cattle: Effect on animal breeding and human / A. M. Caroli, S. Chessa, G. J. Erhardt.

58. Curi, R. A. Effects of CSN3 and LGB gene polymorphisms on production traits in beef cattle / R. A. Curi, H. N. D Oliveira, M. A. Gimenes, A. C. Silveira, C. R. Lopes // Gen. Mol. Biol. – 2005. – № 28. – P. 262-266.

59. Denicourt, D. Detection of bovine κ -casein genomic variants by the polymerase chain reaction method / D. Denicourt, M. P. Sabour, A. J. McAllister // Animal Genetics. – 1990. – V. 21. – P. 215-216.

60. Duifhuis-Rivera, T. & Ayala. Polymorphisms in beta and kappa-casein are not associated with milk production in two highly technified populations of holstein cattle in Mexico / Duifhuis-Rivera, T. & Ayala, Miguel & Sanchez-Chipres, David & Galindo-García, J. & Mejía-Martínez, K. & González-Covarrubias, E. & Lemus-Flores // *Journal of Animal and Plant Sciences*. – 2014 – № 24. – P. 1316.
61. Elcio, P. Guimaraes, John Ruane, Beate D. Scherf, Andrea Sonnino, James D. Dargie Marker-assisted selection, food and agriculture organization of the united nations Rome. – 2007.
62. Farrell H. M., Jr. Nomenclature of the Proteins of Cows' Milk – Sixth Revision / H. M., Jr. Farrell, R. Jimenez-Flores, G. T. Bleck, E. M. Brown, J. E. Butler, L. K. Creamer, C. L. Hicks, C. M. Hollar, K. F. Ng-KwaiHang, H. E. Swaisgood // *Journal of Dairy Science*. – 2004. – Vol. 87, № 6. – P. 1641-1674
63. Golijow, Carlos & Giovambattista, Guillermo & Poli, Mario & Dulout, F.N. & Lojo, Mercedes. k-Casein gene frequencies support subdivision and historical origin of Argentine Creole cattle. *Brazilian Journal of Genetics*. – 1995. – № 19. – P 583-586. – 10.1590/S0100-84551996000400008.
64. Hamza, A. E. Kappa casein gene polymorphism in Holstein Chinese cattle / A. E. Hamza, X. L. Wang, Z. P. Yang // *Pak. Vet. J.* – 2010. – № 30. – P. 203-206.
65. Ikonen, T. Allele frequencies of the major milk proteins in the Finnish Ayrshire and detection of a new κ -casein variant / T. Ikonen, O. Ruottinen, G. Erhardt, M. Oiala // *Anim Genet*. – 1996. – № 27. – P. 179-181.
66. Neamt, R. I. The influence of CSN3 and LGB polymorphisms on milk production and chemical composition in Romanian Simmental cattle / R. I. Neamt, G. Saplacan, S. Acatincai, L. T. Czisster, D. Gavojdian, D. E. Ilie // *Acta Biochimica Polonica*. – 2017. – Vol. 64, № 3. – P. 493-497. – DOI 10.18388/abp.2016_1454.
67. Pinder, S. J. Analysis of polymorphism in the bovine casein genes by use of the polymerase chain reaction / S. J. Pinder, B. N. Perry, C. J. Skidmore, D. Sawa // *Animal Genetics*. – 1991. – V. 22. – P. 11-20.
68. Pytlewski, J., I. Antkowiak and J. Kuèera. Correlations between genetic combinations of-lactoglobulin and -casein and milk yield and composition in black and white cows. *Acta Univ. Agric. et Silvic. Mendel. Brun. L.* – 2002. – № 4. – P. 77-84.

69. Sabour, M. P. Association between milk protein genetic variants and genetic values of Canadian Holstein bulls for milk yield traits / M. P. Sabour, C. Y. Lin, A.
70. Strzalkowska N. Effects of κ -casein and β -lactoglobulin loci polymorphism, cow's age, stage of lactation and somatic cell count on daily milk yield and milk composition in Polish Black-and-White cattle / N. Strzalkowska et al. // Anim Sci Paper Rep. – 2002. – № 20. – P. 21-35.
71. Threadgill D.W. Genomic analysis of the major bovine milk protein genes / D. W. Threadgill, J. E. Womack // Nucleic Acids Res. – 1990. – № 18. – P. 6935-6942.

Научное издание

Афанасьева Антонина Ивановна

Сарычев Владислав Андреевич

Кондрашкова Ирина Сергеевна

**СПОСОБЫ ПОВЫШЕНИЯ МОЛОЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ
КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА
НА ОСНОВЕ МАРКЕРНОЙ СЕЛЕКЦИИ**

Научно-практические рекомендации

Редактор О.А. Самтынова

Подписано в печать 02.12.2021 г. Формат 60×84/16.
Бумага для множительных аппаратов. Печать ризографная.
Гарнитура «Times New Roman». Усл. печ. л. 3,4. Уч.-изд. л. 2,8.
Тираж 50 экз. Заказ № 27.

РИО Алтайского ГАУ
656049, г. Барнаул, пр. Красноармейский, 98,
тел. 203-299