

ERNST JOURNAL OF ANIMAL SCIENCE

УСПЕХИ НАУК О ЖИВОТНЫХ

№1

2024г.



УСПЕХИ НАУК О ЖИВОТНЫХ

Сетевое научное издание

№1
2024г.

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР

Зиновьева Н.А. — доктор биологических наук, профессор, академик РАН, директор ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Багиров В.А. — доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, директор Департамента координации деятельности организаций в сфере сельскохозяйственных наук Министерства науки и высшего образования РФ

Донник И.М. — доктор биологических наук, профессор, академик РАН, помощник президента ФГБУ НИЦ «Курчатовский институт»

Калашников В.В. — доктор сельскохозяйственных наук, профессор, академик РАН, научный руководитель ФГБНУ «ВНИИ коневодства»

Кузьмина Т. И. — доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник ВНИИГРЖ – филиала ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Заместитель главного редактора

Осадчая О.Ю. — кандидат сельскохозяйственных наук, заместитель директора по научно-организационной работе и работе с филиалами ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Абдельманова А.С. — доктор биологических наук, заведующая лабораторией ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Боголюбова Н.В. — доктор биологических наук, заведующая отделом ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Волкова Н.А. — доктор биологических наук, профессор РАН, заведующая лабораторией ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Гладырь Е.А. — кандидат биологических наук, заведующая лабораторией ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Двалишвили В.Г. — доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Денискова Т.Е. — кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Лебедева И.Ю. — доктор биологических наук, заведующая лабораторией ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Некрасов Р.В. — доктор сельскохозяйственных наук, профессор РАН, заведующий отделом ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Остренко К.С. — доктор биологических наук, заведующий лабораторией ВНИИФБиП – филиала ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Пальянов А.А. — кандидат технических наук, заведующий аспирантурой ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Сермягин А.А. — кандидат сельскохозяйственных наук, директор ВНИИГРЖ – филиала ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Сивкин Н.В. — кандидат сельскохозяйственных наук, учёный секретарь ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Сингина Г.Н. — кандидат биологических наук, заведующая лабораторией ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Выпускающий редактор

Ершова А.И. — начальник отдела информационной политики и международного сотрудничества ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

ERNST JOURNAL OF ANIMAL SCIENCE

Online scientific journal

№1
2024

EDITOR-IN-CHIEF

Natalia A. Zinovieva — Doctor of Biological Sciences, Professor, Member of the RAS,
Director, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

EDITORIAL COUNCIL

Vugar A. Bagirov, Doctor of Biological Sciences, Professor, Corresponding member of the RAS, Director of the Department
for Coordination of Organizations in the Field of Agricultural Sciences, Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation

Irina M. Donnik, Doctor of Biological Sciences, Professor, Member of the RAS, Assistant to the President, the National Research Centre
Kurchatov Institute

Valery V. Kalashnikov, Doctor of Agricultural Sciences, Professor, Member of the RAS, Scientific Director, All-Russian Research Institution
for Horse Breeding

Tatiana I. Kuzmina, Doctor of Biological Sciences, Professor, Chief Researcher, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

EDITORIAL BOARD

Deputy Editor

Olga Yu. Osadchaya, Candidate of Agricultural Sciences, deputy director, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Alexandra S. Abdelmanova, Doctor of Biological Sciences,
laboratory head, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal
Husbandry

Nadezhda V. Bogolyubova, Doctor of Biological Sciences,
department head, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal
Husbandry

Natalia A. Volkova, Doctor of Biological Sciences, RAS Professor,
department head, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal
Husbandry

Elena A. Gladyr, Candidate of Biological Sciences, laboratory
head,
L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Vladimir G. Dvalishvili, Doctor of Agricultural Sciences, chief
researcher,
L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Tatiana E. Deniskova, Candidate of Biological Sciences, leading
researcher, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal
Husbandry

Irina Yu. Lebedeva Doctor of Biological Sciences, laboratory head,
L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Roman V. Nekrasov, Doctor of Agricultural Sciences, RAS Professor,
department head, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal
Husbandry

Konstantin S. Ostrenko, Doctor of Biological Sciences, laboratory
head, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Andrey A. Palyanov, Candidate of Technical Sciences, department
head, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Alexander A. Sermyagin, Candidate of Agricultural Sciences, branch
director, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Nikolay V. Sivkin, Candidate of Agricultural Sciences, scientific
secretary, L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Galina N. Singina, Candidate of Biological Sciences, laboratory head,
L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Managing editor

Anastasiya I. Ershova, head of the Information Policy and
International Cooperation Department, L.K. Ernst Federal Research
Center for Animal Husbandry

Содержание

Зиновьева Н.А.	4
Вступительное слово главного редактора	
Багиров В.А., Зиновьева Н.А.	5—24
Современное состояние и мировой опыт сохранения генетических ресурсов сельскохозяйственных животных	
Кошкина О.А., Денискова Т.Е.	25—41
ДНК-маркеры и их использование в отечественном овцеводстве	
Коновалова Е.Н., Гладырь Е.А.	42—51
Липидный обмен крупного рогатого скота: особенности и генное регулирование	
Отрадных П.И.	52—70
BLUP-модели в селекции сельскохозяйственных животных: теория и практика	
Некрасов Р.В., Бутенко А.И.	71—84
К вопросу о питании личинок <i>H. Illucens</i>	

Contents

N.A. Zinovieva	4
Editor-in-Chief Opening Remarks	
V.A. Bagirov, N.A. Zinovieva	5—24
The current state and world experience in the conservation of genetic resources of farm animals	
O.A. Koshkina, T.E. Deniskova	25—41
DNA markers and their application in national sheep breeding	
E.N. Konovalova, E.A. Gladyr	42—51
Lipid metabolism of cattle: features and gene regulation	
Pl. Otradnov	52—70
BLUP models in livestock breeding: theory and practice	
R.V. Nekrasov, A.I. Butenko	71—84
To the issue of the nutritional value of the larvae of the black soldier fly <i>H. Illucens</i>	

Вступительное слово главного редактора

Уважаемые читатели, авторы, коллеги!



Перед вами первый выпуск электронного журнала «Успехи наук о животных» (Ernst Journal of Animal Science), издателем которого выступает Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста, отмечающий в этом году две значимые даты: 95 лет со дня основания ВИЖ и 95 лет со дня рождения известного учёного и выдающегося организатора науки, академика Льва Константиновича Эрнста. В текущем году произошло еще одно эпохальное для нашего Центра событие – Указом Президента Российской Федерации № 195 от 19 марта 2024 г. на базе ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста образован Национальный центр генетических ресурсов сельскохозяйственных животных, призванный обеспечить научно-технологическое развитие Российской Федерации и комплексное развитие генетических технологий.

В течение своей продолжительной истории ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста, оставаясь верным традициям, старается отвечать требованиям времени, потому при разработке концепции издания мы целенаправленно выбрали электронную форму распространения, которая имеет ряд преимуществ перед традиционной бумажной версией. Прежде всего, сетевая форма обеспечивает оперативный, постоянный и бесплатный доступ из любой точки мира к полнотекстовым версиям публикаций и позволяет охватить максимально широкий круг читателей. Кроме того, цифровой формат увеличивает скорость распространения актуальной научной информации и повышает цитируемость статей, что, несомненно, является одним из ключевых показателей качества научных исследований.

Название журнала было выбрано нами неслучайно, поскольку определяет не только его специализацию, но и форму изложения научной мысли. На страницах журнала будут публиковаться оригинальные статьи обзорно-критического характера, а также материалы, содержащие результаты передовых научных исследований и разработок в области животноводства и смежных отраслей с их глубоким теоретическим обсуждением.

Целью издания является развитие научных исследований, ориентированных, главным образом, на реализацию направления «высокопродуктивное и устойчивое к изменениям природной среды сельское хозяйство», определенного в качестве одного из приоритетов научно-технологического развития России (утв. Указом Президента Российской Федерации от 18 июня 2024 г. № 529). Основными задачами журнала являются пропаганда передовых идей и современных методов исследований в генетике, селекции, физиологии, питании, репродукции и биотехнологии животных, способных обеспечить дальнейшее развитие таких важнейших наукоемких технологий, как технологии повышения продуктивности сельскохозяйственных животных и их устойчивости к заболеваниям, природоподобных технологий и биотехнологий в животноводстве. Журнал станет печатной площадкой для высококвалифицированных кадров, обеспечит повышение качества диссертационных исследований, проводимых на сельскохозяйственных и других видах животных, благодаря проведению высоко профессиональной экспертизы и возможности широкого обсуждения результатов исследований научным сообществом, позволит воспитать молодое поколение ученых.

Определяющее правило успеха – выйти из зоны комфорта и, несмотря на трудности, идти вперед. В новом для нас деле я желаю коллективу ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста, редакционной коллегии и всем единомышленникам реализации намеченных планов, развития научных идей и перспективных технологий, потому приглашаю исследователей и других представителей профильного научного сообщества стать постоянными авторами нашего журнала. Мы верим, что публикация в нашем журнале станет весомым вкладом в историю успеха многих российских ученых.

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР

директор ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста,
доктор биологических наук, академик РАН

Н.А. Зиновьева

УДК 636.082.25+636.082.12:575.17

Современное состояние и мировой опыт сохранения генетических ресурсов сельскохозяйственных животных

Багиров В.А.¹, Зиновьева Н.А.² ¹ Министерство науки и высшего образования РФ² ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Аннотация. Ориентация систем сельскохозяйственного производства на использование ограниченного числа высокопродуктивных трансграничных пород привела к драматическому уменьшению численности локальных пород сельскохозяйственных животных, как в России, так и в мире. Учитывая, что локальные генетические ресурсы являются носителями уникальных форм изменчивости, их утеря может привести к снижению генетического разнообразия, сохранение которого является основой устойчивости систем сельскохозяйственного производства в будущем. Настоящий обзор посвящен анализу современного состояния и мирового опыта сохранения генетических ресурсов животных *ex situ* в целях определения научно-методических подходов к сохранению отечественного генофонда пород. В обзоре дана краткая информации о породном разнообразии сельскохозяйственных животных на основании данных, представленных Всемирной продовольственной и сельскохозяйственной организацией (ФАО), приведены критерии категорирования пород по статусу риска, предложенные ФАО. Дискутируются преимущества и недостатки двух подходов к сохранению генетических ресурсов животных – *in situ*, то есть в условиях сельскохозяйственного производства, и *ex situ*, то есть вне систем производства, для которых был создан ресурс, включая две формы – *in vivo* («живое» разведение) и *in vitro* (криобанки или генные банки). Приведены примеры организационных структур зарубежных стран, ответственных за сохранение генетических ресурсов животных на национальном уровне. Показана роль национального центра генетических ресурсов сельскохозяйственных животных, образованного на базе Федерального исследовательского центра животноводства – ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста в соответствии с Указом Президента РФ № 195 от 19 марта 2024 г., как ключевого элемента научной инфраструктуры в системе сохранения ресурсов животных сельскохозяйственного назначения в РФ. Дискутируются преимущества и недостатки поддержания в криобанках различных типов генетического материала. Я овцеводства необходимо расширить внедрение молекулярно-генетических подходов в селекцию.

Ключевые слова: биоразнообразие, сельскохозяйственные животные, генетические ресурсы, локальные породы, сохранение *ex situ*, криобанки

Для цитирования: Багиров В.А., Зиновьева Н.А. Современное состояние и мировой опыт сохранения генетических ресурсов сельскохозяйственных животных // Успехи наук о животных. 2024. № 1. С. 5–24.

The current state and world experience in the conservation of genetic resources of farm animals

V.A. Bagirov¹, N.A. Zinovieva²¹ Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation² L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Abstract. The orientation of agricultural production systems to the use of a limited number of high-productive transboundary breeds has led to a dramatic decrease in the number of local breeds of farm animals, both in Russia and in the world. Considering that the local genetic resources are carriers of unique forms of variability, their loss may lead to a decrease in genetic diversity, the preservation of which is the basis for the sustainability of agricultural production systems in the future. In this review we analysed the current state and world experience in the *ex situ* conservation of animal genetic resources aimed to determine research and methodological approaches to the preservation of the Russian gene pool of breeds. The review provides brief information on the breed diversity of farm animals based on data provided by the World Food and Agriculture Organization (FAO), and specify criteria for categorizing breeds by risk status proposed by FAO. The advantages and disadvantages of two approaches to the conservation of animal genetic resources are discussed – *in situ* (in conditions of agricultural production) and *ex situ* (outside the production systems for which the resource was created), including two forms – *in vivo* ("live" breeding) and *in vitro* (cryobanks or gene banks). Examples of organizational structures responsible for the conservation of animal genetic resources at the national level in foreign countries are given. The role of the National center for genetic resources of farm animals, created at the Federal Research Center for Animal Husbandry named after academy member L.K. Ernst in accordance with Presidential Decree No. 195 of March 19, 2024, as a key element of the research infrastructure in the system of conservation of agricultural animal resources in the Russian Federation, is shown. The advantages and disadvantages of maintaining various types of genetic material in cryobanks are discussed.

Keywords: biodiversity, farm animals, genetic resources, local breeds, *ex situ* conservation, cryobanks.

For citation: Bagirov VA, Zinovieva NA. The current state and world experience in the conservation of genetic resources of farm animals. Ernst Journal of Animal Science. 2024. 1: 5–24. Russian.

Генетические ресурсы сельскохозяйственного назначения относятся к наиболее ценным и стратегически важным запасам каждой страны. За счет сельскохозяйственных животных обеспечивается 18% общего количества калорий и 39% потребления белка в питании человека. На долю продуктов питания, получаемых от сельскохозяйственных животных (мясо, молоко, яйца и продукты, полученные на их основе), приходится около 80% от общего потребления продуктов животного происхождения [1]. В Российской Федерации термин сельскохозяйственные животные означает используемые для производства животноводческой и иной сельскохозяйственной продукции животные, в том числе скот, пушные звери, кролики, птица, пчелы, рыба [2]. В соответствии с изменениями, внесенными в Федеральный закон от 3 августа 1995 года № 123-ФЗ "О племенном животноводстве" (в ред. от 22.07.2024 г. № 204-ФЗ)", полномочия по установлению перечня видов и пород (типов, кроссов линий) животных, используемых в разведении племенных животных, переданы Минсельхозу России [2]. В настоящее время для производства продукции животноводства используется 34 вида сельскохозяйственных животных, в том числе 14 видов скота, 7 видов птицы, 9 видов пушных зверей и кроликов, 2 вида насекомых, 2 вида моллюсков [3, 4], при этом производство молока на 99,2% обеспечивается за счет одного вида (крупного рогатого скота), мяса – на 97,5% за счет трех видов: кур (42,5%), свиней (39,6%) и крупного рогатого скота (15,4%), яиц – на 100% за счет кур [5] (рис. 1).

Определяющая роль в выработке подходов к сохранению, изучению и рациональному использованию генетических ресурсов на глобальном уровне принадлежит Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (далее – ФАО). Согласно ФАО, под генетическими ресурсами животных понимают виды, которые используются или могут быть использованы в продовольственной и сельскохозяйственной сфере, популяции этих видов, а также накопленный генетический материал (сперма, ооциты, эмбрионы, соматические клетки, ДНК), при этом термин «генетические ресурсы животных» не включает рыб, так как требования к управлению популяциями рыб и методы их разведения сильно различаются. В настоящем обзоре мы будем придерживаться терминологии ФАО. Целью сохранения генетических ресурсов животных является поддержание биологического разнообразия, а вытекающие из этого социальные, культурные, экономические и экологические преимущества не поддаются измерению.



Рис. 1. Вклад сельскохозяйственных животных в продовольственную безопасность

По состоянию на 1 января 2024 г. из общего числа 8164 сохранившихся пород (вымершие породы не учитываются), зарегистрированных в информационной системе разнообразия domesticiрованных животных ФАО (DAD-IS), 7326 пород являются локальными (в том числе 4927 – млекопитающих и 2134 – птиц), 542 – региональными трансграничными (446 и 96 пород, соответственно) и 561 – мировыми трансграничными (402 и 159 пород, соответственно) [6].

Ориентация в последние десятилетия систем сельскохозяйственного производства на использование ограниченного числа высокопродуктивных трансграничных пород привела к снижению численности локальных пород, как в России, так и в мире [7, 8]. Учитывая, что локальные генетические ресурсы являются носителями уникальных форм изменчивости, вносящих существенный вклад в глобальное генетическое разнообразие [9–11], сокращение их численности создает риски снижения устойчивости систем сельскохозяйственного производства и их способности адаптироваться к меняющимся условиям внешней среды (изменение техногенной нагрузки, климатические изменения) и потребностям рынка (например, в создании географически ориентированных систем производства и производства органической продукции). Кроме того, могут быть безвозвратно утрачены ценные генотипы, отсутствующие у зарубежных пород.

Настоящий обзор посвящен анализу современного состояния и мирового опыта сохранения генетических ресурсов животных *ex situ* в целях выработки наиболее оптимальных подходов к сохранению отечественного генофонда пород в рамках реализации программы развития Национального центра генетических ресурсов сельскохозяйственных животных, образованного в соответствии с Указом Президента РФ от 19 марта 2024 г. № 195 на базе ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста (утверждена Распоряжением Правительства РФ от 19 октября 2024 г. № 2925-р).

Материалы и методика исследований. Материалом для проведения исследования являлись базы данных национального центра биотехнологической информации (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), научной электронной библиотеки E-Library (<https://elibrary.ru/authors.asp>), полнотекстовые статьи издательства Wiley и Elsevier, доступ к которым по подписке предоставлен ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста через Российский центр научной информации (РЦНИ), а также материалы, представленные на сайте Всемирной продовольственной и сельскохозяйственной организации (ФАО) (www.fao.org).

Результаты исследований. Результатом повышенного международного внимания к увеличившейся степени риска снижения биоразнообразия всех форм жизни, включая ГРЖ, стало принятие в 1992 году Конвенции биологического разнообразия (далее – КБР), которая явилась первым документом, направленным на комплексное решение проблемы (Российская Федерация ратифицировала КБР в 1995 году, Федеральный закон от 17 февраля 1995 г. № 16). КБР закрепила обязанности стран – участников обеспечивать достаточные условия для сохранения биологического разнообразия, как в естественной среде обитания (*in situ*) [12], так и за пределами первоначальных мест обитания популяций вида (*ex situ*) [13, 14]. Программа работы с биологическим разнообразием сельскохозяйственных видов была принята на пятой встрече стран, присоединившихся к КБР в 2000 г., при этом лидирующая роль в реализации программы была закреплена за ФАО [8].

В зависимости от численности племенной популяции, репродуктивной способности и наличия активных программ сохранения, ФАО распределяет породы животных по категориям риска: «критическая», «на грани исчезновения», «уязвимая» и «не подвержена риску» [15]. Основным детерминантом численности племенной популяции является общая численность популяции, которая определяется тремя параметрами: размер популяции, число самок и самцов репродуктивного возраста и тренд инбридинга (возрастает,

стабильный, снижается). По репродуктивной способности все виды животных подразделяют на виды с высокой и низкой репродуктивной способностью. Первые способны производить большое количество потомков за ограниченный период времени (свиньи, кролики, морские свинки, все виды птиц) и поэтому менее подвержены риску, в то время как вторые, напротив, более подвержены риску, вследствие малоплодной беременности и большего генерационного интервала (семейства крупный рогатый скот, овцы, козы, лошади, северные олени, верблюды). Упрощенный «ключ» для определения категорий риска пород по ФАО представлен на рисунке 1 [16]. Статус риска породы может быть несколько понижен при наличии активных программ по сохранению ГРЖ, что позволяет отнести породы к подкатегориям «критическая, сохраняется» и «на грани исчезновения, сохраняется».

А. Виды с высокой репродуктивной способностью¹

m \ f	≤100	101–300	301–1000	1001–2000	2001–3000	3001–6000	>6000
≤ 5							
6–20							
21–35							
> 35							

Б. Виды с низкой репродуктивной способностью²

m \ f	≤100	101–300	301–1000	1001–2000	2001–3000	3001–6000	>6000
≤ 5							
6–20							
21–35							
> 35							

Категории риска пород

■ – критическая

■ – на грани исчезновения

■ – уязвимая

■ – не в зоне риска

Примечание: *m* – число племенных самцов репродуктивного возраста, *f* – число племенных самок репродуктивного возраста; ¹виды с высокой репродуктивной способностью: свиньи, кролики, собаки, все виды птиц; ²виды с высокой репродуктивной способностью: крупный рогатый скот, лошади, яки, буйволы, олени, овцы, козы.

Рис. 2. «Ключ» для определения категорий риска пород по ФАО

Другими категориями пород, предложенными ФАО, является «только криоконсервированная», «вымершая» и «статус не установлен». Категория «только криоконсервированная» присваивается, если в породе не осталось живых самок и самцов, но имеется достаточно криоконсервированного материала для восстановления породы. Определение понятия «достаточное количество криоконсервированного материала» дано в руководстве ФАО [13]. Категория «вымершая» присваивается породе, если отсутствуют самки или самцы репродуктивного возраста, а количество криоконсервированного генеративного материала недостаточно для восстановления породы. Категория «статус не установлен» присваивается породе, если не указан размер популяции или за последние 10 лет отсутствует информация, позволяющая категоризовать породу.

По результатам анализа мирового состояния генетических ресурсов животных, проведенного ФАО, было показано, что значительная доля пород скота находится на грани

исчезновения [7, 8]. В России породное разнообразие основных видов сельскохозяйственных животных, используемых в разведении с племенными целями, представлено 78 породами крупного рогатого скота, 72 – овец, 30 – коз, 36 – свиней, 47 – лошадей, 56 – кур [3]. Следует, однако, отметить, что племенное животноводство нашей страны ориентировано на преимущественное использование трансграничных пород. Так, например, общая численность поголовья молочного и молочно-мясного крупного рогатого скота, представленного 26 породами, в организациях по племенному животноводству составляет 2629,7 тыс. голов, в том числе 1606,11 коров и 1597 быков, в т.ч. 1398 быков племпредприятий (2022 г.) [17]. Из 16 локальных пород лишь 5 могут быть категоризованы как «не подвержены риску», в то время как 11 – находятся в зоне риска, в том числе 1 порода относится к категории «уязвимая», 2 – «под угрозой исчезновения», 8 – «критическая» (табл. 1).

Табл. 1. Численность подконтрольного поголовья (2022 г.) [17] и категории риска по ФАО пород молочного и молочно-мясного крупного рогатого скота

№ п/п	Порода		Статус риска по ФАО (DAD-IS)	Численность*		
				тыс. голов		головы
				Всего	коровы	быки**
1.	Айрширская			69,64	45,60	56 (54)
2.	Англеская			0,08	0,05	11 (11)
3.	Бестужевская		не подвержена риску	9,50	4,81	42 (3)
4.	Бурая швицкая			19,70	12,95	23 (20)
5.	Голштинская	ч-п		1392,62	875,51	828 (814)
		к-п		35,81	23,34	124 (124)
6.	Горный скот Дагестана		критическая	0,64	0,39	3 (–)
7.	Джерсейская			19,80	12,44	16 (16)
8.	Истобенская		критическая	0,73	0,46	–
9.	Кавказская бурая		критическая	2,02	1,22	–
10.	Костромская		уязвимая	8,47	5,25	24 (24)
11.	Красная горбатовская		критическая	0,23	0,23	1 (1)
12.	Красная датская			3,69	2,18	19 (19)
13.	Красная степная		под угрозой исчезновения	66,92	40,83	21 (21)
14.	Красная эстонская			0,54	280	– (–)
15.	Красно-пестрая		не подвержена риску	90,40	53,86	28 (28)
16.	Монбельярдская			5,14	3,27	4 (4)
17.	Сибирячка		неизвестный статус	–	–	–
18.	Симментальская			107,74	62,23	137 (123)
19.	Суксунская		критическая	1,99	1,27	1 (1)
20.	Сычевская		критическая	5,80	3,57	1 (1)
21.	Тагильская		критическая	0,14	0,09	– (–)
22.	Холмогорская		не подвержена риску	93,46	54,57	– (–)
	в т.ч. печорский тип		критическая	0,98	0,66	2 (–)
23.	Черно-пестрая		не подвержена риску	663,89	382,64	151 (57)
24.	Шведиш ред			0,34	0,20	– (–)
25.	Якутский скот		под угрозой исчезновения	0,84	0,35	28 (4)
26.	Ярославская		не подвержена риску	29,59	18,54	21 (21)
	Итого			2629,70	1606,11	1597 (1398)

Примечание: *численность племенных животных; **в скобках указаны быки-производители племпредприятий; локальные отечественные породы показаны серой заливкой.

Чтобы принять меры по решению проблемы снижения биоразнообразия генетических ресурсов животных странами – членами ФАО в 2007 г. был разработан и принят Глобальный план действий, который определил четыре области стратегических приоритетов, обеспечивающих основу для рационального, ресурсосберегающего использования, развития и сохранения генетических ресурсов животных во всем мире: (1) характеристика, инвентаризация и мониторинг трендов и рисков; (2) экологически безопасное использование и развитие; (3) сохранение генетических ресурсов животных; (4) политика, организации и создание возможностей [7]. В качестве базового элемента реализации вышеперечисленных приоритетов и разработки национальной стратегии по сохранению и рациональному использованию генетических ресурсов животных определено создание национальных генных банков – национальных центров генетических ресурсов животных.

Как уже отмечалось выше, КБР определены два подхода к сохранению генетических ресурсов – *in situ* и *ex situ*. Применительно к генетическим ресурсам сельскохозяйственного назначения сохранение *in situ* означает разведение животных в условиях сельскохозяйственного производства. Формой сохранения отечественных генетических ресурсов животных *in situ* в России являются генофондные хозяйства, требования к которым установлены приказом Минсельхоза № 336 от 02.06.2022 г. По результатам анализа данных подконтрольного поголовья в 2023 г. в генофондных хозяйствах сохранялось 3,74 тыс. голов крупного рогатого скота, в том числе 2,18 тыс. голов коров и 27 быков восьми отечественных пород молочного и молочно-мясного скота [18] (табл. 2).

Табл. 2. Отечественные породы крупного рогатого скота, сохраняемые в генофондных хозяйствах, и их численность (2023 г.) [18]

№ п/п	Порода	Число голов, п		
		Всего, тыс. гол.	В том числе:	
			Коровы, тыс. гол.	Быки, гол.
1	Горный скот Дагестана	0,37	0,22	3
2	Истобенская	0,75	0,46	–
3	Кавказская бурая	0,67	0,34	–
4	Красная горбатовская	0,28	0,21	–
5	Красная степная	0,68	0,42	–
6	Тагильская	0,12	0,08	–
7	Холмогорская*	0,18	0,14	–
8	Якутский скот	0,70	0,32	24
Всего		3,74	2,18	27

Примечание: *печорский тип

Генофондные хозяйства являются важнейшими элементами в системе сохранения генетических ресурсов животных, однако такая форма не позволяет в полной мере решить проблему сохранения отечественного генофонда пород. Основным критерием для отбора животных в генофондных хозяйствах является их более высокая племенная ценность, то есть способность к развитию более высокого уровня хозяйственно- и экономически-значимых качеств в системе сельскохозяйственного производства, что приводит к использованию скрещивания с трансграничными породами. Племенные хозяйства не

ориентированы на сохранение биологического разнообразия, проведение научных исследований и не несут обязательств по обеспечению доступности генетических ресурсов. Кроме того, они могут быть выведены из реестра племенных хозяйств на основании решения собственника, после чего не несут обязательств по сохранению генетических ресурсов. В этой связи, решение задачи сохранения биоразнообразия генетических ресурсов животных требует развития дополнительных форм сохранения в условиях *ex situ*.

Анализ состояния исследований в России и за рубежом показывает, что для сохранения генетических ресурсов животных *ex situ* используются две формы – *in vivo* («живое» разведение) и *in vitro* (криобанки или генные банки) [19]. Хотя в мире достигнут заметный прогресс в разработке и внедрении программ сохранения *in vivo*, их эффективность основана на различных типах государственной поддержки, которые зависят от политических изменений. Это обуславливает смещение усилий во всем мире в сторону создания генных банков как основной формы сохранения генетических ресурсов. Национальные генные банки обладают большим потенциалом в отношении большей динамичности, возможности использования различных типов биологического материала и содействию более широкого использования генетического разнообразия [20].

По данным ФАО, крупнейшими коллекциями генетических ресурсов сельскохозяйственных животных *ex situ* в мире являются:

- Национальная лаборатория по сохранению генетических ресурсов (NLGRP), Соединенные Штаты Америки (1,4 млн образцов);
- Национальный генный банк сельскохозяйственных животных, Китайская Народная Республика (1,27 млн образцов);
- Сетевой портал европейских генных банков генетических ресурсов животных (EUGENA) (около 1,5 млн. образцов);
- Голландский центр генетических ресурсов (CGN), Нидерланды (300 тысяч образцов).

В России системная работа по сохранению генетических ресурсов сельскохозяйственных животных *ex situ* начата с образованием в соответствии с Указом Президента Российской Федерации № 195 от 19 марта 2024 г. на базе ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста» Национального центра генетических ресурсов сельскохозяйственных животных (далее – Национальный центр). Одной из основных функций Национального центра является формирование и пополнение национального каталога – целенаправленно созданного/создаваемого научно-систематизированного собрания особо ценных образцов генетических ресурсов сельскохозяйственных животных, обеспечивающего гарантированное долгосрочное сохранение функциональности единиц наследственности, содержащихся в таких образцах, из биологических коллекций, которые сформированы в государственных научных и образовательных организациях, осуществляющих деятельность на территории Российской Федерации. Программа развития Национального центра (утверждена Распоряжением Правительства РФ от 19 октября 2024 г № 2925-р) предусматривает внесение в национальный каталог не менее 215 тыс. единиц хранения образцов генетических ресурсов сельскохозяйственных животных, содержащих функциональные единицы наследственности, в том числе не менее 125 тыс. новых образцов, заложенных на долгосрочное сохранение в процессе реализации Программы.

Поскольку опыт лучших национальных практик в области сохранения генетических ресурсов сельскохозяйственных животных может быть полезен при выработке организационных механизмов и совершенствовании научно-методических подходов, рассмотрим работу вышеназванных зарубежных структур более подробно.

Национальная лаборатория по сохранению генетических ресурсов (NLGRP)

сельскохозяйственной исследовательской службы (ARS) с отделением по сохранению генетических ресурсов растений и животных (Plant and Animal Genetic Resource Preservation Research Unit, PAGRPRU) осуществляет свою работу в соответствии с национальной программой сохранения племенного материала животных (NAGP). В состав коллекции NLGRP входят следующие виды животных: молочный и мясной крупный рогатый скот, овцы, козы, свиньи, бизоны, лоси, куры, индейки, пресноводные и морские рыбы, водные беспозвоночные и мухи. Образцы генеративного материала (спермы и эмбрионов) сохраняются от пяти видов: крупный рогатый скот, свиньи, овцы, козы, куры и представители аквакультуры. По состоянию на 2 января 2024 г. коллекция генеративного материала содержит 1278109 образцов от 64933 животных, представляющих 1885 субпопуляций 173 пород. Около 11 тысяч животных из коллекции были использованы для восстановления генетического разнообразия и геномных исследований [21].

Для изучения и использования ресурсов коллекции, коллективами ARS (США), EMBRAPA (Бразилии) и Agriculture and Agri-Foods Canada (Канада) была разработана информационная сеть по генетическим ресурсам животных Animal-GRIN, которая служит единой платформой для трех стран для понимания генетических ресурсов и обмена информацией об основных тенденциях в области генетики животных в западном полушарии. Запланировано расширение информационного контента сети посредством добавления геномной, географической информации, информации о системах производства.

В Европе под зонтиком Европейской фокальной точки по генетическим ресурсам животных (ERFP) создан **Сетевой портал европейских генных банков генетических ресурсов животных EUGENA (European Genebank Network for AnGR)**, объединяющий 13 генных банков 13 европейских стран (Австрия, Албания, Венгрия, Испания, Италия, Латвия, Македония, Нидерланды, Польша, Румыния, Сербия, Словакия, Словения), которые по состоянию на февраль 2023 г. суммарно насчитывают 1,437 млн. образцов криоконсервированного семени сельскохозяйственных животных. Кроме того, в Европе создан Европейский региональный координационный центр по генетическим ресурсам животных (ERFP), который объединяет национальных координаторов и отвечает за координацию сохранения и устойчивого использования генетических ресурсов животных на национальном уровне. В Европе также создана единая информационная система биоразнообразия сельскохозяйственных животных EFABIS (European Farm Animal Biodiversity Information System), которая управляется ERFP. Информационная система EFABIS служит платформой для обмена национальными данными о генетических ресурсах животных, предоставляемыми национальными координаторами. EFABIS является источником данных о породах Европейских стран для информационной системы разнообразия домашних животных ФАО DAD-IS (Domestic Animal Diversity Information System). С 1 января 2023 года начал действовать Референтный центр ЕС по исчезающим породам животных (EURC-EAB), в котором будут совместно работать эксперты WUR (Вагенингенский университет, Голландия), IDELE (Институт сельского хозяйства, Франция) и BLE (Федеральное управление сельского хозяйства и продовольствия, Германия). Целью создания Центра является консультирование Европейской комиссии, национальных правительств и племенных организаций по программам устойчивого разведения исчезающих пород сельскохозяйственных животных, а также по внедрению правил разведения ЕС. EURC-EAB в тесном сотрудничестве с ERFP будет предоставлять научные и технические консультации Европейской комиссии, направленные на разработку и гармонизацию методов сохранения исчезающих пород крупного рогатого скота, свиней, овец, коз и лошадей, а также сохранение генетического разнообразия внутри этих пород.

Голландский центр генетических ресурсов (CGN), основанный в 1985 году, является составной частью университетско-исследовательского комплекса г. Вагенинген. Организация CGN на базе высоко профессиональной научной среды имеет ключевое значение, так как гарантирует высокий научный уровень работы, а также возможность решения широкого спектра задач, выполняемых CGN. CGN имеет четыре кластера: растений, животных, лесных ресурсов и аквакультуры [22]. Специальные национальные законы или регламентирующие акты отсутствуют, однако задачи, решаемые CGN, определяются 5-летними контрактами между CGN и Министерством экономики, сельского хозяйства и инноваций. Функции Центра CGN применительно к животным включают определение политики в сохранении, управлении и эффективном использовании генетических ресурсов животных; разработку и управление генными банками домашних животных; исследования по разработке и развитию методов криоконсервации генетического материала; исследования по принятию решений по консервации ресурсов и эффективного генетического менеджмента племенных популяций; усиление международного сотрудничества в области генетических ресурсов животных. CGN является национальной фокальной точкой ФАО по генетическим ресурсам животных. На CGN была возложена ответственность по поддержанию и дальнейшему развитию коллекций для всех основных видов сельскохозяйственных животных Голландии. Хотя CGN финансируется Правительством Голландии, племенные компании также принимают финансовое участие в поддержании его коллекций.

В Центре CGN поддерживаются коллекции генетических ресурсов животных (крупного рогатого скота, свиней, лошадей, овец и птиц) двух категорий – базовые коллекции, которые включают все локальные породы животных Голландии, и коллекции «Общества генных банков домашних животных» (SGL). Размер базовых коллекций основывается на потребностях в генетическом материале, необходимых для восстановления породы в случае ее утраты. Число необходимых образцов (только семен, семен и эмбрионов) зависит от вида животных. Например, для крупного рогатого скота используется практическое правило для коллекций семен, определяющее необходимость использования в создании основной коллекции не менее 25 неродственных животных, от каждого из которых должно быть заложено в банк не менее 200 доз семен. Генетический материал основной коллекции не доступен для использования за исключением случаев возникновения чрезвычайных ситуаций или отдельных случаев, например, для получения потомства с целью повышения генетического разнообразия основной коллекции. Если общий размер коллекции превышает установленные требования, то этот материал может быть использован для иных целей: в программах разведения в случае возникновения проблем (дрейф генов, инбридинг, генетические дефекты); для воссоздания пород в случае исчезновения породы или потери значительного числа животных; для создания новых линий или для быстрого изменения направления селекции пород; для анализа генетического разнообразия для исследовательских целей. Основной целью поддержания коллекции SGL является сохранение генетического разнообразия в коммерческих или широко используемых породах скота.

Коллекции генетического материала CGN расположены в двух различных локациях. Главная коллекция находится на базе исследовательского центра Университета г. Вагенинген, вторая (дублирующая) – на базе ветеринарного факультета Университета г. Утрехт. Основной формой сохранения генетических ресурсов животных является сперма и лишь незначительная часть представлена ооцитами и эмбрионами. По состоянию на 01.01.2024 г. в генном банке CGN поддерживаются образцы 8840 животных 140 пород, в том числе: крупный рогатый скот – 6723 животных (23 породы и линии), свиньи – 872 (37), лошади – 368 (15), овцы – 365 (12), козы – 100 (6), кролики – 62 (8), куры – 252 (26), утки –

67 (4), гуси – 11 (1), собаки – 20 (8) [23]. Голландское правительство пока не дает разрешения Центру CGN на работы по замораживанию соматических клеток как альтернативной технологии поддержания генных банков биоресурсов. Это связано с политической чувствительностью голландского общества к вопросам репродуктивного клонирования (и обсуждению вопросов клонирования в Евросоюзе), так как клонирование напрямую связано с хранением соматических клеток.

Системная работа по сохранению и эффективному использованию генетических ресурсов сельскохозяйственных животных, основанная на комбинированном подходе, сочетающем различные формы *in situ* и *ex situ*, проводится в **Китайской народной республике**. Результатом этой работы стало создание многоступенчатой системы сохранения генетических ресурсов домашнего скота и птицы, учитывающей национальные особенности Китая [24]. Согласно Закону Китайской Народной Республики о животноводстве [25], сохранение генетических ресурсов скота и птицы (далее – генетические ресурсы) является приоритетом государства. Ответственность за определение и оценку генетических ресурсов, утверждение новых пород животных и птицы, а также за сохранение и надлежащее использование генетических ресурсов возложена на Национальный комитет по генетическим ресурсам скота и птицы, который учрежден Управлением животноводства и ветеринарной медицины при Госсовете (далее – Национальный комитет). Данное управление является также ответственным за разработку Национального плана сохранения и использования генетических ресурсов, подготовку отчетов о состоянии национальных генетических ресурсов, формирование Национального каталога (реестра) генетических ресурсов домашнего скота и птицы (далее – Национальный каталог), включающего, в том числе особо ценные, редкие и находящиеся под угрозой исчезновения ресурсы, при этом последние подлежат ключевой защите. В Национальном каталоге 2021 года содержится 984 селекционных достижения, включая локальные, заводские и интродуцированные породы и линии скота и птицы [26]. Национальный каталог охраняемых генетических ресурсов КНР обновлялся трижды в 2000, 2006 и 2014 годах, при этом число охраняемых пород в 2000 г. составляло 78, в 2006 г. – 138 [27]. По результатам второго национального обследования генетических ресурсов была опубликована последняя редакция Национального каталога, согласно которой число охраняемых на национальном уровне пород увеличилось до 159, в том числе крупный рогатый скот – 13 пород, буйволы – 3, яки – 5, свиньи – 42, овцы – 15, козы – 12, лошади – 6, ослы – 5, пони – 1, верблюды – 1, олени – 2, кролики – 2, куры – 28, утки – 10, гуси – 11, пчелы – 3. Кроме того, было определено 260 пород регионального значения и 126 других пород, подлежащих охране [28].

В соответствии с Законом о животноводстве [25], в КНР определена трехступенчатая система сохранения национальных генетических ресурсов, которая включает племенные хозяйства, охраняемые территории и генные банки генетических ресурсов национального и регионального уровней. В развитие положений Закона о животноводстве в целях сохранения и развития генетических ресурсов были разработаны «Меры по управлению охраняемыми территориями и генными банками генетических ресурсов скота и птицы», которые вступили в действие с 1 июля 2006 г. [29]. Основной задачей племенных хозяйств является сохранение генетических ресурсов *in vivo* (в «живом» разведении), при этом национальные племенные хозяйства должны располагаться в месте происхождения породы или на аналогичной по экологическим условиям территории. Минимальные требования для национальных племенных хозяйств в отношении поголовья одной породы, соответствующие стандартам разведения, приведены в таблице 3. Основные требования к количеству скота и птицы для пород, спасаемых от исчезновения, и других пород устанавливаются Национальным комитетом.

Табл. 3. Минимальные требования к животным основного стада одной породы для национальных племенных хозяйств

Вид животных	Основное стадо		
	самки, п	самцы, п	Число линий*
КРС, лошади, ослы верблюды	> 150	> 12	≥ 6*
Свины	> 100	> 12	≥ 6*
Овцы	> 250	> 25	≥ 6*
Куры	> 300	≥ 30	≥ 30
Утки и гуси	> 200	≥ 30	≥ 30
Кролики	> 300	≥ 60	≥ 6*
Пчелы	> 60 ульев		

Примечание: не связанных кровным родством в течение трех поколений

Национальные охраняемые территории создаются в центральной зоне разведения генетических ресурсов и включают более двух охраняемых популяций, расположенных на расстоянии не менее 3 километров (для пчел в горной местности – не менее 12 километров, на равнине – не менее 16 километров). Численность поголовья одной породы на охраняемой территории должна не менее чем в 5 раз превышать минимальную численность, установленную для племенных хозяйств, а качество сохраняемых генетических ресурсов должно соответствовать стандартам породы.

Основной задачей создания генных банков является регулярное пополнение коллекций генетического материала скота и птицы в соответствии с рекомендациями Управления животноводства и ветеринарной медицины при Госсовете [25]. Генный банк – это подразделение, занимающееся сохранением многообразия генетических ресурсов *ex situ* как с использованием криобиологических методов (*in vitro*), так и в «живом» разведении (*in vivo*). Объектами сохранения генных банков являются живые организмы, ткани, эмбрионы, сперма, яйцеклетки, соматические клетки и генетический материал. Для каждой породы крупного рогатого скота овец, коз необходимо хранить более 3000 доз замороженной спермы, при этом самцы должны соответствовать стандарту породы, относиться к классу Элита, иметь четкую родословную, быть свободными от инфекционных и генетических заболеваний, не иметь коэффициента инбридинга более 6, а качество спермы должно соответствовать государственным стандартам. Допускается хранение для каждой породы крупного рогатого скота, овец и коз более 200 замороженных эмбрионов класса А, при этом доноры эмбрионов должны соответствовать стандартам породы, иметь четкую родословную, быть свободным от инфекционных и генетических заболеваний. Самцы-доноры должны быть отнесены к классу Элита, самки-доноры – к 1-му классу и выше, не иметь коэффициента инбридинга более 6 [29].

В 2021 году Министерством сельского хозяйства Китая начата реализация централизованного плана действий по возрождению производства отечественного семенного и племенного материала, предусматривающего организацию и проведение переписи сельскохозяйственных генетических ресурсов, ускорение создания системы сохранения ресурсов, проведение научных исследований и технологических разработок, направленных на преобразование ресурсных преимуществ локальных пород в промышленные преимущества. По результатам национальной переписи, проведенной в 2021-2023 гг., в трех пакетах были определены 227 объектов по сохранению генетических

ресурсов национального уровня, в том числе 191 племенная ферма, 25 охраняемых территорий и 11 генных банков [30-32] (табл. 4). Это позволило достигнуть полного охвата сохранения всех 159 пород скота и птицы, включенных в Национальный каталог, и уточнить предмет охраны для домашних тутовых шелкопрядов и туссов.

Табл. 4. **Национальные подразделения по сохранению генетических ресурсов скота и птицы в Китайской народной республике**

Породы скота	Число подразделений по сохранению генетических ресурсов национального уровня		
	Племенные хозяйства	Охраняемые территории	Генные банки
Крупный рогатый скот	15	1	1
Свины	60	6	
Овцы	13	1	
Козы	15	1	
Лошади	4	2	
Ослы	7	1	
Буйволы	4		
Як	3	1	
Верблюды	1	1	
Олени	3		
Пони	1		
Куры	31		3
Утки	11		2*
Гуси	14		
Кролики	1		
Пчелы	7	4	2
Шелкопряд			3
Несколько видов	1	7	
Всего	191	25	11

Примечание: *водоплавающая птица

Следует отметить, что наряду с сельхозтоваропроизводителями статус национальных племенных хозяйств имеют научно-исследовательские организации. Так, например, Пекинский институт животноводства и ветеринарной медицины Китайской академии сельскохозяйственных наук [33] является национальным племенным хозяйством по разведению свиней, Пекинских масляных кур и уток, Цзянсуский профессионально-технический колледж сельского и лесного хозяйства – свиней породы Мэйшан, Шаньтоуский научно-исследовательский институт птицеводства и животноводства Байша – львиноголовых гусей, Сычуаньская академия животноводческих наук – белого кролика провинции Сычуань и др. Национальные охраняемые территории, как правило, аффилированы с муниципальными структурами или научно-исследовательскими организациями. Например, Бюро сельского хозяйства и сельских дел округа Гуанлин является национальной охраняемой территорией ослов Гуанлин, Научно-исследовательский институт животноводства и ветеринарных наук Тибетской автономной префектуры Дидин – тибетских свиней.

Наиболее эффективной формой сохранения генетических ресурсов являются генные банки. Из одиннадцати официально признанных в КНР генных банков (табл. 5) самым крупным является Национальный генный банк животных, созданный на базе Национальной

станции животноводства. В банке сохраняется 1,27 миллионов единиц генетического материала, (сперма и эмбрионы) 390 пород крупного рогатого скота, свиней, овец, лошадей, ослов и др. Первая партия замороженной спермы крупного рогатого скота Циньчуань, овец Ху и других пород хранится более 40 лет, а первые эмбрионы крупного рогатого скота и овец были получены более 30 лет назад. В четырех генных банках домашней птицы, включая Национальный генный банк локальных пород кур Цзянсу, Национальный генный банк локальных пород кур Чжэцзян, Национальный генный банк водоплавающих птиц Цзянсу и Национальный генный банка водоплавающих птиц Фуцзянь собрано и поддерживается в «живом» разведении 46 пород кур и 40 локальных пород водоплавающих птиц. В национальных генных банках пчел в «живом» разведении поддерживается 5 пород пчел и хранится криоконсервированное семя 12 пород пчел, включая Северо-Восточную черную пчелу, Синьцзянскую черную пчелу. Генный банк генетических ресурсов тутового шелкопряда является самым крупным в мире банком зародышевой плазмы этого вида. В нем сохраняются локальные породы, улучшенные промышленные породы, мутантные линии, линии с хромосомными вариациями, линии направленного разведения, трансгенные и новые инновационные ресурсы, такие как линии с генным редактированием, импортированные зарубежные породы, интродуцированные дикие предковые линии т.д. Сохраняемые в национальном генном банке ресурсы охватывают более 90% известных генетических вариаций существующих тутовых шелкопрядов в мире [24].

Табл. 5. Национальные генные банки генетических ресурсов скота и птицы в Китайской народной республике

№	ID	Наименование	Структурная единица
1	A1101 ¹	Национальный генный банк животных	Национальная станция животноводства
2	A1108 ¹	Национальный генный банк пчел (Пекин)	Институт пчеловодства Китайской академии сельскохозяйственных наук
3	A2202 ¹	Национальный генный банк пчел (Цзилинь)	Научно-исследовательский институт пчеловодства провинции Цзилинь
4	A3203 ¹	Национальный генный банк локальных пород кур (Цзянсу)	Провинциальный институт птицеводства Цзянсу
5	A3204 ¹	Национальный генный банк водоплавающих птиц (Цзянсу)	Цзянсуский профессиональный колледж сельского хозяйства и животноводства, науки и технологий
6	A3305 ¹	Национальный генный банк локальных пород кур (Чжэцзян)	Чжэцзянская компания по развитию сельскохозяйственной науки и технологий Everbright Ltd.
7	A3506 ¹	Национальный генный банк водоплавающих птиц (Фуцзянь)	Центр развития семеноводства Шиши
8	A4507 ¹	Национальный генный банк локальных пород кур (Гуанси)	Компания по разведению птицы Гуанси Цзиньлин
9	A3209 ²	Национальный генный банк генетических ресурсов шелкопряда	–
10	A5010 ²	Национальный генный банк генетических ресурсов шелкопряда	Институт шелководства Юго-Западного университета
11	A2111 ³	Национальный генный банк генетических ресурсов шелкопряда (Ляонин)	Ляонинский научно-исследовательский институт шелководства

Примечание: 1 — первая очередь (Приказ № 453 от 9 августа 2021 г.); 2 — вторая очередь (Приказ № 631 от 26 декабря 2022 г.); 3 — третья очередь (Приказ № 720 от 30 октября 2023 г.).

В КНР на законодательном уровне закреплено обязательство согласования доступа зарубежных организаций и лиц к охраняемым генетическим ресурсам, а также к информации о генетических ресурсах. В соответствии с Законом о животноводстве [25], лица, которые экспортируют генетические ресурсы, включенные в охраняемый список, за пределы страны или сотрудничают с зарубежными учреждениями либо отдельными лицами внутри страны для исследования и использования генетических ресурсов, включенных в охраняемый список, должны получить согласие отдела животноводства Госсовета. Вновь обнаруженные генетические ресурсы не могут быть экспортированы за границу до тех пор, пока они не будут идентифицированы Национальным комитетом по генетическим ресурсам, и не могут использоваться или исследоваться в рамках сотрудничества с зарубежными учреждениями или лицами. Методы проверки и одобрения ввоза и вывоза, проведения исследований и использования генетических ресурсов совместно с зарубежными партнерами определяются Государственным советом.

На наш взгляд, подходы к сохранению генетических ресурсов сельскохозяйственных животных, используемые в Китайской народной республике, сочетающие две взаимодополняющие формы – *in situ* и *ex situ*, могут быть полезны при разработке и реализации Программы развития Национального центра генетических ресурсов сельскохозяйственных животных в Российской Федерации.

Полагают, что для сохранения генетического разнообразия породы значение эффективной численности должно быть не менее 50 [34]. Такую эффективную численность гарантирует наличие, по крайней мере, 25 самок и 25 самцов репродуктивного возраста [35]. Минимальное количество генеративного материала, сохраняемого в криобанках, требующегося для реконструкции породы, зависит от типа сохраняемого материала. Анализ международных практик, а также первичный анализ биологических коллекций генетических ресурсов сельскохозяйственных животных, созданных в государственных научных и образовательных организациях высшего образования в РФ, показывает, что основным типом генеративного материала, сохраняемого в криобанках, является сперма. Так, например, из 108 европейских локальных пород крупного рогатого скота криобанки семени созданы для 93 пород, в то время как криоконсервированные эмбрионы сохраняются только у 26 пород (при этом у 17 из 26 пород заложено на долгосрочное сохранение менее 50 эмбрионов) [36]. Это связано с наличием хорошо оптимизированных технологий получения, оценки и криоконсервации семени, позволяющих сохранять функциональные единицы наследственности, а также возможность гарантированного получения потомства посредством искусственного осеменения [37]. Для реконструкции породы на основании использования только семени требуется проведение серии возвратных скрещиваний, при этом генетическое сходство с исходной породой может быть увеличено посредством увеличения числа генераций возвратных кроссов, однако 100% генетическая оригинальность породы никогда не будет достигнута [35]. С увеличением числа генераций возрастают также количество необходимых для этого доз семени. Особенно высока потребность в семени при восстановлении пород у малоплодных видов сельскохозяйственных животных, таких как крупный рогатый скот и лошади [38]. Количество доз семени, необходимое для реконструкции породы посредством возвратных кроссов, может быть рассчитано по формуле [38]: $D = d_p \times F \times n_p$, где D – количество доз семени, необходимое для реконструкции породы; d_p – количество доз, необходимое для плодотворного осеменения; F – общее число самок, которые должны быть осеменены в процессе реконструкции; n_p – прогнозируемое число родов на самку. Например, для реконструкции породы лошадей численностью 25 самок с 97% оригинальным геномом потребуется не менее 20 тыс. доз семени.

В качестве эффективного типа биоматериала для реконструкции пород рассматривается создание криобанков эмбрионов. По мнению Ollivier L. и Renard J.P. [38] для сохранения всего спектра биоразнообразия породы необходимо сохранение 300 эмбрионов от 90 коров, что представляется трудновыполнимым, а в ряде случаев, невозможным для локальных пород с малой численностью популяции. Перспективным приемом является комбинированное использование спермы и эмбрионов, так как это могло бы позволить преодолеть ограничения, связанные только с криоконсервацией только одного из вышеназванных типов генеративного материала. Такая стратегия позволила бы сохранить 100% исходного генома породы и при этом сократить как количество доз семени, так и количество доноров по сравнению с использованием для криоконсервации только спермы или эмбрионов. Для более точного определения количества генеративного материала, необходимого для сохранения породы при использовании банка эмбрионов и комбинированных банков семени и эмбрионов, Boettcher P.J. et al. [35] выполнили имитационное моделирование на основании анализа средних значений репродуктивных параметров, приживаемости эмбрионов и сохранности в постнатальный период у основных видов сельскохозяйственных животных. Было установлено, что для получения 25 самок репродуктивного возраста в среднем необходимо наличие не менее 174 эмбрионов. Приблизительное значение 90-го перцентиля для этой переменной для всех видов составляло 215 эмбрионов. Были проанализированы сценарии, при которых количество эмбрионов, сохраняемых в банке, снижалось с шагом 10%, то есть составляло 194, 182, 151, 129, 108, 86, 65, 43 и 22 эмбриона. Кроме того, с изменением числа эмбрионов соответственно изменялось количество самок-доноров. Стандартная ситуация для сохранения породы – предусматривала получение 100% эмбрионов от 25 разных самок-доноров и отсутствие самцов – доноров семени [39]. В каждом случае, когда количество эмбрионов уменьшалось на 10%, число самок-доноров так же уменьшалось на такую долю и замещалось самцами-донорами. Например, для сценария 90% эмбрионов, были определены 22 самки-донора и 3 самца-донора семени. Для сценария 80%, число самок- и самцов-доноров, составило, соответственно, 20 и 5 и т.д. В результате проведенных исследований было установлено, что для малоплодных видов, к каковым относится крупный рогатый скот, для гарантированного восстановления породы при доле эмбрионов 90% требуется около 50 доз семени. На каждые 10% снижения доли эмбрионов с 80 до 50% требуется дополнительно по 24 дозы семени, на каждые 10% снижения доли менее 50% – по 41 дозе семени. Авторы полагают, что для гарантированного восстановления породы, для малоплодных видов доля эмбрионов в криобанке должна составлять не менее 30%, что соответствует получению не менее 65 эмбрионов от 8 самок-доноров и около 300 доз семени от 17 самцов. Снижение доли эмбрионов криобанке наряду с возрастанием риска неудачи при восстановлении породы, может привести к тенденции повышения степени родства между членами восстанавливаемой популяции. Поэтому, при доле эмбрионов менее 50%, необходимо планировать стратегию подбора родительских пар, направленную на снижение родства. Широкое коммерческое применение технологии получения эмбрионов *in vitro* из прижизненно извлекаемых ооцитов у крупного рогатого скота [40-42], а также развитие технологий получения IVP-эмбрионов у других видов сельскохозяйственных животных дает основание прогнозировать возрастание числа видов и пород животных, эмбрионы которых будут заложены на долгосрочное хранение.

Перспективным типом биоматериала для сохранения пород являются соматические клетки, так как их использование для получения клонированных эмбрионов методом пересадки ядер соматических клеток (SCNT) делает возможным воспроизведение генетических копий индивидуумов, от которых были получена клеточная культура [43-45]. Однако, в странах Европы и США сохранение соматических клеток пока не нашло

применения из-за негативного отношения общества к технологии клонирования. В отличие от большинства стран, в Национальных генных банках Китая соматические клетки являются одним из типов сохраняемого биоматериала. Так, например, недавно в Национальный генный банк животных были помещены соматические клетки Тибетского крупного рогатого скота Цзяосинь и Чжанму, находящегося на грани исчезновения. Данный скот является стратегическим ресурсом страны для создания пород, адаптированных к среде Тибетского плато [46].

У птиц в качестве перспективного типа генетического материала для сохранения наряду с семенем и соматическими клетками, рассматриваются примордиальные зародышевые клетки (ПЗК) и гонады [47-49]. Показана возможность успешного сохранения локальных или редких пород кур посредством криоконсервации ПЗК [50-52].

Существует ряд успешных примеров практического использования материалов криобанков, демонстрирующих значимость сохранения генетических ресурсов сельскохозяйственных животных. Так, показано повышение генетического разнообразия современной популяции голштинского скота США посредством интродукции двух патернальных линий, сохранившихся в криобанке [53]. Проведенный генетический скрининг современной популяции голштинского скота показал, что вся современная *in situ* популяция США была представлена только двумя предковыми Y-хромосомальными линиями, что стало следствием селекции на быков-лидеров. Детальный анализ показал, что более 99% всех быков, используемых в системе искусственного осеменения в США, по отцовской линии ведут свое происхождение от двух быков, рожденных в 1950-ые годы, и все голштинские быки ведут свое происхождение от двух быков, рожденных в конце 1800-ых годов. Проведенные генетические исследования семени, сохраняемого в рамках реализации национальной программы сохранения племенного материала USDA, показали наличие двух других патернальных линий, которые отделились от современных линий до 1890 года. С использованием технологии экстракорпорального оплодотворения эти две линии были успешно интродуцированы в популяцию *in situ* [54].

Еще одним успешным примером является клонирование трех элитных хряков породы дюрок [55]. В результате пересадки 254 реципиентам 61736 клонированных эмбрионов, полученных методом SCNT, было получено 508 поросят, в том числе 398 живорожденных поросят. Общая эффективность клонирования, рассчитанная как отношение числа родившихся поросят к числу пересаженных эмбрионов, составила 0,88% для всех реципиентов и 1,73% – для опоросившихся реципиентов. Проведенные сравнительные исследования не выявили различий в количественных и качественных показателях семени между клонированными (n=47) и не клонированными (n=52) хряками. В результате осеменения случайно выбранных самок семенем клонированных (n=57) и не клонированных (n=141) хряков, было получено соответственно 1255 и 2003 гнезд, при этом различий между в репродуктивных качествах между группами выявлено не было. Оценка показателей мясной и откормочной продуктивности, а также эффективности использования корма потомства клонированных хряков (n=450) показала их превосходство над не клонированными сверстниками (n=476). Кроме того, потомство клонированных животных оказалось достоверно более выравненным в отношении данных продуктивных признаков. Полученные данные показали целесообразность сохранения и использования соматических клеток для более широкого практического использования элитных генетических ресурсов свиней [55].

Таким образом, на основании проведенного анализа научно-информационных источников в предметной области установлено, что сохранению биоразнообразия генетических ресурсов сельскохозяйственных животных придается большое значение во всем мире, так как это является крайне необходимым для обеспечения устойчивости

систем сельскохозяйственного производства в будущем. Анализ лучших мировых практик показывает, что наиболее эффективной формой сохранения генетических ресурсов животных *ex situ* является создание криобанков, при этом наиболее часто используемым типом биологического материала, сохраняемого в криобанках, являются образцы семени животных. Совершенствование технологических приемов получения, комплексной оценки и криоконсервации биологических объектов обуславливает расширение спектра биоматериалов сельскохозяйственных животных, депонируемых в криобанках. В качестве перспективных типов биоматериалов рассматриваются ооциты, эмбрионы, соматические клетки млекопитающих и примордиальные зародышевые клетки птицы. Образование в соответствии с Указом Президента Российской Федерации № 195 от 19 марта 2024 г. на базе Федерального исследовательского центра животноводства – ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста Национального центра генетических ресурсов сельскохозяйственных животных и утверждение распоряжением Правительства РФ от 19 октября 2024 г № 2925-р Программы его развития является началом системной работы в России по сохранению генетических ресурсов сельскохозяйственных животных *ex situ* на основе передовых идей, новых методов и технологий. Ключевым результатом реализации Программы станет создание национального каталога особо ценных образцов генетических ресурсов сельскохозяйственных животных, в который будут внесены не менее 215 тыс. единиц хранения образцов, в том числе не менее 125 тыс. новых образцов, заложенных на гарантированное долгосрочное сохранение в процессе выполнения Программы.

Литература.

1. Shaping the Future of Livestock // FAO. Berlin: The 10th Global Forum for Food and Agriculture, 2018, 20 p. Интернет-ресурс URL: <https://openknowledge.fao.org/handle/20.500.14283/i8384en/> (дата обращения 15.08.2024 г.).
2. Федеральный закон от 3 августа 1995 года № 123-ФЗ "О племенном животноводстве" (в ред. от 22.07.2024 г. № 204-ФЗ).
3. Об утверждении перечня видов и пород (типов, кроссов линий) животных, используемых в разведении племенных животных / Проект Приказа Министерства сельского хозяйства РФ от 16.08.2024 г. // Интернет-ресурс URL: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/56898826/> (дата обращения 01.09.2024 г.).
4. Перечень видов животных, особи которых используются в качестве племенных животных // Зарегистрировано в Минюсте России 08.07.2020 г. № 58870; утв. приказом Минсельхоза РФ от 01.06.2020 г. № 302.
5. FAOSTAT: Интернет-ресурс URL: <https://www.fao.org/faostat/en/#home> (дата обращения 08.06.2024 г.).
6. DAD-IS: Domestic Animal Diversity Information System // Интернет-ресурс URL: <https://www.fao.org/dad-is/en> (дата обращения 01.01.2024 г.).
7. Состояние всемирных генетических ресурсов животных в сфере продовольствия и сельского хозяйства // Rome: FAO. 2007. Интернет-ресурс URL: <http://www.fao.org/docrep/012/a1250r/a1250r00.htm> (дата обращения 02.02.2024 г.).
8. The Second Report on the State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture / edited by B.D. Scherf, D. Pilling // FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture Assessments, Rome: FAO, 2015, 606 p. ISBN: 978-92-5-108820-3.
9. Зиновьева Н.А., Сермягин А.А., Доцев А.В., Боронецкая О.И., Петрикеева Л.В., Абдельманова А.С., Брем Г. Генетические ресурсы животных: развитие исследований аллелофонда российских пород крупного рогатого скота — миниобзор // Сельскохозяйственная биология, 2019, Т. 54, № 4, с. 631-641. doi: 10.15389/agrobiology.2019.4.631rus.
10. Abdelmanova A.S., Kharzinova V.R., Volkova V.V., Dotsev A.V., Sermyagin A.A., Boronetskaya O.I., Chinarov R.Y., Lutshikhina E.M., Sölkner J., Brem G., Zinovieva N.A. Comparative study of the genetic diversity of local steppe cattle breeds from Russia, Kazakhstan and Kyrgyzstan by

- microsatellite analysis of museum and modern samples // *Diversity*, 2021, V. 13, No. 8, 351. doi: 10.3390/d13080351.
11. Restoux G., Rognon X., Vieaud A., Guemene D., Petitjean F., Rouger R., Brard-Fudulea S., Lubac-Paye S., Chiron G., Tixier-Boichard M. Managing genetic diversity in breeding programs of small populations: the case of French local chicken breeds // *Genet Sel Evol*, 2022, V. 54, 56. doi: 10.1186/s12711-022-00746-2.
12. Сохранение генетических ресурсов животных в естественных условиях. Руководство ФАО по животноводству и охране здоровья животных, № 14 // Рим: ФАО, 2013. Интернет-ресурс URL: <http://www.fao.org/docrep/018/i3327e/i3327e.pdf> (дата обращения 02.02.2024 г.).
13. Cryoconservation of Animal Genetic Resources. FAO Animal Production and Health Guidelines No. 12 // Rome: FAO, 2012, 222 p. ISBN: 978-92-5-107306-3. Интернет-ресурс URL: <https://www.fao.org/3/i3017e/i3017e.pdf> (дата обращения 15.04.2024).
14. Innovations in cryoconservation of animal genetic resources – Practical guide. FAO Animal Production and Health Guidelines No. 33 / J. Boes, P. Boettcher, M. Honkatukia eds. // Rome: FAO. 2023. ISBN 978-92-5-137297-5. Интернет-ресурс URL: <https://doi.org/10.4060/cc3078en> (дата обращения 15.04.2024).
15. Status and trends of animal genetic resources – 2012. Fourteenth Session of the Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture, Rome, 15–19 April 2013 (CGRFA-14/13/Inf.16 Rev.1) // Rome: FAO, 2013. Интернет-ресурс URL: <http://www.fao.org/docrep/meeting/027/mg046e.pdf>, дата обращения 15.04.2024).
16. Assigning Risk Categories in DAD-IS // Интернет-ресурс URL: <https://360.articulate.com/review/content/f940acc0-29db-4431-a37a-870c91e17b77/review> (дата обращения 15.04.2024).
17. Ежегодник по племенной работе в молочном скотоводстве в хозяйствах Российской Федерации. 2022 год. / Ред.: Г.И. Шичкин, Д.В. Бутусов // М.: ВНИИплем, 2023, 255 с.
18. Ежегодник по племенной работе в молочном скотоводстве в хозяйствах Российской Федерации. 2023 год. / Ред.: О.Н. Луконина, Г.Ф. Сафина // М.: ВНИИплем, 2024, 250 с. ISBN 978-5-87958-4476
19. Глобальный план действий в области генетических ресурсов животных и Интерлакенская декларация // Rome: FAO, 2007. Интернет-ресурс URL: <http://www.fao.org/docrep/010/a1404r/a1404r00.htm> (дата обращения 15.04.2024).
20. Paiva S.R., McManus C.M., Blackburn H. Conservation of animal genetic resources – A new tact // *Livestock Science*, 2016, V. 193, P. 32-38. doi: 10.1016/j.livsci.2016.09.010.
21. Blackburn H.D., Wilson C.S., Dechow C.D. Development and utilization of the United States gene bank collection / *Proceedings of the 12th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Rotterdam, The Netherlands, 3–8 July 2022 // Интернет-ресурс URL: https://www.wageningenacademic.com/pb-assets/wagen/WCGALP2022/72_005.pdf (дата обращения 15.04.2024 г.).
22. The Centre for Genetic Resources, the Netherlands: moving from the first 25 years into the future // Интернет-ресурс URL: <https://edepot.wur.nl/189326> (дата обращения 15.04.2024 г.).
23. Wageningen University and Research // Интернет-ресурс URL: <https://www.wur.nl/en.htm> (дата обращения 01.01.2024 г.).
24. Chen X., Lu J., Yu F. Conservation of animal genetic resources in the world and its enlightenment to China // *Hereditas (Beijing)*, 2023, V. 45, No. 7, p. 545-552 (in Chinese).
25. Закон Китайской Народной Республики о животноводстве / Указ Президента КНР № 45 от 29.12.2005 г. // Интернет-ресурс URL: https://www.gov.cn/ziliao/flfg/2005-12/29/content_141833.htm (дата обращения 20.12.2023 г.).
26. Национальный каталог пород генетических ресурсов домашнего скота и птицы (издание 2021 г) // Интернет-ресурс URL: http://www.moa.gov.cn/govpublic/nybzzj1/202101/t20210114_6359937.htm (дата обращения 20.12.2023 г.).
27. Уведомление Главного управления об издании «Тринадцатой пятилетки по сохранению и использованию национальных генетических ресурсов скота и птицы» / Бюро по делам сельского хозяйства и животноводства, 2016, № 43 // Интернет-ресурс URL:

http://www.moa.gov.cn/govpublic/XMYS/201611/t20161111_5360757.htm (дата обращения 20.12.2023 г).

28. Национальный перечень охраняемых генетических ресурсов домашнего скота и птицы / Приказ № 2061 Министерства сельского хозяйства КНР от 20.02.2014 г. // Интернет-ресурс URL: http://www.moa.gov.cn/gk/zcfg/nybgz/201402/t20140220_3791641.htm (дата обращения 20.12.2023 г).

29. Приказ Министерства сельского хозяйства КНР № 64 от 05.06.2006 г. / Официальный вестник Госсовета, 2007, № 21 // Интернет-ресурс URL: https://www.gov.cn/gongbao/content/2007/content_686133.htm (дата обращения 20.12.2023 г).

30. Приказ Министерства сельского хозяйства и сельских дел № 43 от 09.08.2021 г. // Интернет-ресурс URL: <https://www.dxumu.com/48162.html> (дата обращения 20.12.2023 г).

31. Приказ Министерства сельского хозяйства и села № 631 от 26.12.2022 г. // Интернет-ресурс URL: <https://www.waizi.org.cn/law/138934.html> (дата обращения 20.12.2023 г).

32. Приказ Министерства сельского хозяйства и сельских дел Китайской Народной Республики № 720 от 30.10.2023 г. // Интернет-ресурс URL: http://www.moa.gov.cn/govpublic/nybzzj1/202312/t20231207_6442237.htm (дата обращения 20.12.2023 г).

33. Institute of Animal Science (IAS), Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS) // Интернет-ресурс URL: <https://ias.caas.cn/en/> (дата обращения: 08.03.2024 г.).

34. Meuwissen T.H.E., Woolliams J.A., Effective sizes of livestock populations to prevent a decline in fitness // *Theor. Appl. Genet.*, 1994, V. 89, p. 1019–1026.

35. Boettcher P.J., Stella A., Pizzi F., Gandini G. The combined use of embryos and semen for cryogenic conservation of mammalian livestock genetic resources // *Genet. Sel. Evol.*, 2005, V. 37, p. 657–675. doi: 10.1051/gse:2005022.

36. Hiemstra S.J., de Haas Y., Mäki-Tanila A., Gandini G. Local cattle breeds in Europe. Development of policies and strategies for self-sustaining breeds // Wageningen Academic Publishers. 2010, 154 p. ISBN: 978-90-8686-144-6. e-ISBN: 978-90-8686-697-7. doi: 10.3921/978-90-8686-697-7.

37. Станишевская О.И., Черепанов С.В., Силюкова Ю.Л. Организационные аспекты сохранения генетических ресурсов сельскохозяйственных животных: мировой опыт // *Генетика и разведение животных*, 2017, № 3, с. 3-11.

38. Ollivier L., Renard J.P. The costs of cryopreservation of animal genetic re-sources / *Proc. 53rd Ann. Meet. Eur. Assoc. Anim. Prod.* // Wageningen: Wageningen Academic Publishers, the Netherlands, 1995.

39. Smith C. Estimated costs of genetic conservation of farm animals / in: *FAO Animal Production and Health Paper 44/1* // Rome: FAO, 1984, p. 21–30.

40. Никитин Г.С. Современные подходы при получении и криоконсервации эмбрионов крупного рогатого скота in vitro // *Международный вестник ветеринарии*, 2021, № 3, с. 192-205. doi: 10.17238/issn2072-2419.2021.3.192.

41. Чинаров Р.Ю., Луканина В.А. Производство эмбрионов крупного рогатого скота с использованием прижизненно получаемых ооцитов: мировые тренды и перспективы (обзор) // *Достижения науки и техники АПК*, 2023, № Т. 37, № 9, с. 31-38. doi: 10.53859/02352451_2023_37_9_31.

42. Чинаров Р.Ю. Развитие технологии прижизненного получения ооцитов у коров: современное состояние и направления исследований (обзор) // *Сельскохозяйственная биология*, 2024, том 59, № 2, с. 194-220. doi: 10.15389/agrobiology.2024.2.194rus.

43. Сингина Г.Н., Волкова Н.А., Багиров В.А., Зиновьева Н.А. Криобанки соматических клеток как перспективный способ сохранения генетических ресурсов животных // *Сельскохозяйственная биология*, 2014, № 6, с. 3-14. doi: 10.15389/agrobiology.2014.6.3rus.

44. Лопухов А.В., Сингина Г.Н., Зиновьева Н.А. Биотехнологические основы получения клонированных эмбрионов свиней // *Вавиловский журнал генетики и селекции*, 2019, Т. 23, № 5, с. 527-533. doi: 10.18699/VJ19.521.

45. Зиновьева Н.А., Полябин С.В., Чинаров Р.Ю. Вспомогательные репродуктивные технологии: история становления и роль в развитии генетических технологий в скотоводстве

(обзор). Сельскохозяйственная биология, 2020, Т. 55, № 2, с. 225-242. doi: 10.15389/agrobiology.2020.2.225rus.

46. Never let endangered germplasm resources on the snowy plateau disappear // Интернет-ресурс URL: http://www.news.cn/mrdx/2022-12/13/c_1310683504.htm (дата обращения 29.09.2024 г.)

47. Волкова Н.А., Багиров В.А., Томгорова Е.К., Ветох А.Н., Волкова Л.А., Зиновьева Н.А. Выделение, культивирование и характеристика примордиальных зародышевых клеток перепелов // Сельскохозяйственная биология, 2017, Т. 52, № 2, с. 261-267. doi: 10.15389/agrobiology.2017.2.261rus.

48. Sun Y., Li Y., Zong Y., Mehaisen G.M.K., Chen J. Poultry genetic heritage cryopreservation and reconstruction: advancement and future challenges // J Animal Sci Biotechnol, 2022, V. 13, 115. doi: 10.1186/s40104-022-00768-2.

49. Kinoshita K., Tanabe K., Nakamura Y., Nishijima K., Suzuki T., Okuzaki Y., Mizushima S., Wang M., Khan S. U., Xu K., Jamal M. A., Wei T., Zhao H., Su Y., Sun F., Liu G., Zhu F., ZHAO H., Wei H. J. PGC-based cryobanking, regeneration through germline chimera mating, and CRISPR/Cas9-mediated TYRP1 modification in indigenous Chinese chickens // Commun Biol, 2024, V. 7, 1127. doi: 10.1038/s42003-024-06775-5.

50. Nakamura Y., Usui F., Miyahara D., Mori T., Ono T., Takeda K., Nirasawa K., Kagami H., Tagami T. Efficient system for preservation and regeneration of genetic resources in chicken: concurrent storage of primordial germ cells and live animals from early embryos of a rare indigenous fowl (Gifujidori) // Reprod. Fert. Dev., 2010, V. 22, p. 1237–1246. doi: 10.1071/RD10056.

51. Woodcock M.E., Gheyas A.A., Mason A.S., Nandi S., Taylor L., Sherman A., Smith J., Burt D.W., Hawken R., McGrew M.J. Reviving rare chicken breeds using genetically engineered sterility in surrogate host birds // Proc. Natl Acad. Sci. USA, 2019, V. 116, No. 42, p. 20930–20937. doi: 10.1073/pnas.1906316116.

52. Lázár B., Molnár M., Sztán N., Végi B., Drobnyák Á., Tóth R., Tokodyné Szabadi N., McGrew M.J., Gócza E., Patakiné Várkonyi E. Successful cryopreservation and regeneration of a partridge colored Hungarian native chicken breed using primordial germ cells // Poult. Sci., 2021, V. 100, No. 8, 101207. doi: 10.1016/j.psj.2021.101207.

53. Blackburn H.D., Azevedo H.C., Purdy P.H. Incorporation of biotechnologies into gene banking strategies to facilitate rapid reconstitution of populations // Animals, 2023, V. 13, 3169. doi: 10.3390/ani13203169.

54. Dechow C.D., Liu W.S., Specht L.W., Blackburn H.D. Reconstitution and modernization of lost Holstein male lineages using samples from a gene bank // J. Dairy Sci., 2020, V. 103, No. 5, 4510–4516. doi: 10.3168/jds.2019-17753.

55. Shi J., Xiao L., Tan B., Luo L., Li Z., Hong L., Yang J., Cai G., Zheng E., Wu Z., Gu T. Comparative evaluation of production performances of cloned pigs derived from superior Duroc boars // Animal Reproduction Science, 2022, V. 244, 107049. doi: 10.1016/j.anireprosci.2022.107049.

УДК 636.082: 636.3

ДНК-маркеры и их использование в отечественном овцеводстве

Кошкина О.А., Денискова Т.Е. ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Аннотация. В обзоре проведен анализ последних достижений применения ДНК-маркеров в отечественном овцеводстве. С помощью микросателлитов оценено состояние аллелофонда, рассчитаны параметры генетического разнообразия, изучена популяционная структура пород овец (Е.А. Гладырь с соавт., 2013; Т.Е. Денискова с соавт., 2016; С.В. Бекетов с соавт., 2022; А.В. Иванникова с соавт., 2023; В.С. Матюков с соавт., 2022, 2023). Изучены связи вариантов генов *CAST*, *GH*, *IGF-1* с мясными качествами отечественных пород (Н.В. Широкова с соавт., 2018; В.П. Лушников с соавт., 2020; И.Ф. Горлов с соавт., 2021; А.А. Оздемиров с соавт., 2021; А.Я. Куликова, 2023; А.И. Суров с соавт., 2023). Показана связь аллельных вариантов генов *PRL* и β -*LG* с молочной продуктивностью (М.И. Селионова с соавт., 2020; Д.Д. Евлагина, М. И. Селионова, 2022). Изучен полиморфизм в генах *KAP1.3* (Р.Ю. Сенина с соавт., 2019; З.К. Гаджиев с соавт., 2023) и *KRT1.2* (О.Л. Халина с соавт., 2023). Проведен анализ аллельных вариантов в генах *GDF9*, *BMP15* и *BMP15B* у представителей дагестанской горной, маньчского мериноса и романовской породы (З.К. Гаджиев с соавт., 2023; Е.А. Климанова, Т.В. Коновалова, 2023; Т.Е. Денискова с соавт., 2023). GWAS позволил выявить SNP, достоверно ассоциированные с живой массой у овец из ресурсной популяции (Т.Е. Денискова с соавт., 2018). Создана платформа GWAS-MAPlovis для хранения и анализа статистик GWAS по мясной продуктивности (А.В. Кириченко с соавт., 2022). Выявлены достоверные ассоциации SNP с мясными качествами и экстерьером у джалгинского мериноса (А.Ю. Криворучко с соавт., 2022), северокавказской мясошерстной (Р.В. Зуев с соавт., 2023) и российского мясного мериноса (А.Ю. Криворучко с соавт., 2023; Е.Ю. Сафарян с соавт., 2023). У 16 пород выявлены регионы вариаций числа копий (А.В. Igoshin et al., 2022). Проведена оценка материнской изменчивости 25 пород на основе анализа полиморфизма гена *CytB* (О.А. Кошкина с соавт., 2021). Проведено исследование мтДНК овец из различных регионов России (О. Koshkina et al., 2023). Для успешного развития овцеводства необходимо расширить внедрение молекулярно-генетических подходов в селекции.

Ключевые слова: микросателлиты, SNP, мтДНК, ДНК-маркеры, гены-кандидаты, локальные породы, генетическое разнообразие.

Для цитирования: Кошкина О.А., Денискова Т.Е. ДНК-маркеры и их использование в отечественном овцеводстве // Успехи наук о животных. 2024. № 1. С. 25—41

DNA markers and their application in national sheep breeding

O.A. Koshkina, T.E. Deniskova L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Abstract. The review provides an analysis of the latest achievements in the application of DNA markers in national sheep breeding. Microsatellites were used to assess the state of the allele pool, to calculate the parameters of genetic diversity and to study the population structure of the most popular breeds and types of domestic sheep (E.A. Gladyr et al., 2013; T.E. Deniskova et al., 2016; S.V. Beketov et al., 2022; V.S. Matyukov et al., 2022, 2023). The associations of the *CAST*, *GH*, and *IGF-1* gene variants with the meat traits of Russian sheep were found (N.V. Shirokova et al., 2018; V.P. Lushnikov et al., 2020; I.F. Gorlov et al., 2021; A.A. Ozdemirov et al., 2021; A.Ya. Kulikova, 2023; A.I. Surov et al., 2023). The correlation between allelic variants of the milk genes *PRL* and β -*LG* with milk productivity was shown (M.I. Selionova et al., 2020; D.D. Evlagina, M.I. Selionova, 2022). Polymorphism in the genes *KAP1.3* (R.Yu. Senina et al., 2019; Z.K. Gadzhiev et al., 2023) and *KRT1.2* (O.L. Khalina et al., 2023) was studied. An analysis of allelic variants in the genes *GDF9*, *BMP15* and *BMP15B* was carried in the populations of the Dagestan Mountain, Manych Merino, and Romanov breeds (Z.K. Gadzhiev et al., 2023; E.A. Klimanova, T.V. Konovalova, 2023; T.E. Deniskova et al., 2023). Based on GWAS, SNPs significantly associated with body weight of sheep from a specially created resource population were identified (T.E. Deniskova et al., 2018). The GWAS-MAPlovis platform was created for storing and analyzing statistics of GWAS for meat-related traits (A.V. Kirichenko et al., 2022). Significant associations of SNPs with meat traits and body conformation were identified in the Dzhalgia Merino (A.Yu. Krivoruchko et al., 2022), North Caucasian Meat-Wool (R.V. Zuev et al., 2023) and Russian Meat Merino breeds (A.Y. Krivoruchko et al., 2023; E.Yu. Safaryan et al., 2023). In 16 sheep breeds, regions of copy number variations were identified (A.V. Igoshin et al., 2022). An assessment of maternal variability of 25 breeds was performed based on an analysis of the *CytB* gene polymorphism (O.A. Koshkina et al., 2021). The study of the complete nucleotide sequences of mtDNA from various Russian regions was carried out (O. Koshkina et al., 2023). A wide introduction of marker-assisted selection is required for the successful development of sheep breeding.

Key words: microsatellites, SNP, mtDNA, DNA markers, candidate genes, local breeds, genetic diversity.

For citation: Koshkina OA, Deniskova TE. DNA markers and their application in national sheep breeding. *Ernst Journal of Animal Science*. 2024. 1: 25—41. Russian.

Генетическое разнообразие сельскохозяйственных животных играет важную роль для полной реализации признаков, ответственных за экономически значимые показатели продуктивности, выживание и адаптацию вида [1, с. 49]. В современном мире с постоянно меняющимися условиями важнейшей задачей становится обеспечение сохранения и устойчивого использования генетических ресурсов сельскохозяйственных животных [2]. Для оценки генетического разнообразия применяют различные молекулярно-генетические маркеры, позволяющие выделять и маркировать гены, обуславливающие признаки продуктивности.

Дешевые и высоко полиморфные системы из доступного множества молекулярно-генетических маркеров – это микросателлитные повторы [3, с. 190]. Микросателлиты – диспергированные тандемно-повторяющиеся короткие последовательности ДНК (Short Tandem Repeats, STR), располагающиеся по всему геному эукариот [4, с. 23]. Они характеризуются хорошей информативностью благодаря высокой степени полиморфизма (от 6 и более аллелей на локус), определяющегося различным количеством копий тандемных повторов, возникших вследствие рекомбинаций и ошибок в процессах репликации и репарации ДНК [5, с. 1]. К тому же STR-маркеры популярны благодаря менделевскому характеру наследования, низким трудозатрат, простоте и скорости получения результатов вследствие пригодности к автоматизации процесса анализа [4, с. 24]. Микросателлиты – это незаменимые маркеры для изучения недавних эволюционных событий как внутри популяций одного вида [6, с. 9], так и среди близкородственных видов [7, с. 255; 8, с. 490], а также для ДНК паспортизации пород [9, с. 5] и для сохранения генофонда редких и исчезающих пород [10, с. 1123; 11, с. 749].

Поскольку использование для генотипирования разных микросателлитных систем не допускает сравнение полученных результатов в разных исследованиях, Международным обществом генетики животных ISAG (The International Society for Animal Genetics) разработаны панели для тестирования достоверности происхождения сельскохозяйственных животных. Так, например, панель для оценки достоверности происхождения крупного рогатого скота должна включать не менее 12, овец – не менее 13, коз – не менее 14, свиней – не менее 15 STR-локусов, соответственно [12.].

В связи с этим во всем мире активно проводятся популяционно-генетические исследования сельскохозяйственных животных, основанные на анализе полиморфизма вышеуказанных микросателлитов. В 2023 г. Solodneva E. с соавт. прояснили филогенетические взаимоотношения представителей 155 популяций крупного рогатого скота, включая уникальные местные породы, 12 популяций яков, а также зебувидного скота (гир, ред бороро, сибони де куба, санга тонга) [13, с. 5]. С использованием двух мультиплексных панелей проведено генотипирование коз оренбургской, горноалтайской, советской шерстной и зааненской пород, а также диких видов – мархура (*C. falconeri*), безоарового козла (*C. aegagrus*) и сибирского козерога (*C. sibirica*) [14, с. 75]. В Польше исследовано генетическое разнообразие местной пулавской породы свиней и трех коммерческих пород [15, с. 5].

Несмотря на успешное применение микросателлитов, они имеют ряд недостатков: появление нулевых аллелей, понижающих уровень генетического разнообразия и вероятность гомоплазии размеров аллелей.

В связи с этим применение ДНК-маркеров, основанных на анализе полиморфизма единичных нуклеотидов (single nucleotide polymorphisms, SNP), является перспективным направлением в популяционных исследованиях и картировании геномов. В сравнении с микросателлитами SNP имеют ряд преимуществ: низкое число мутаций на поколение (10^{-8}) и высокая плотность, благодаря чему они способны обеспечивать более широкое покрытие

генома [16, с. 278]. Несмотря на то, что SNP обладают меньшей информативностью в расчете на локус (SNP биаллельны) в сравнении с микросателлитами, анализ SNP получил широкое распространение при изучении происхождения и для характеристики современной структуры популяций животных [17, с. 647; 18, с. 8; 19, с. 265] за счет использования плотных SNP чипов. К тому же SNP лежат в основе полиморфизма генов, ассоциированных с хозяйственно-полезными признаками, поэтому их исследование ведется у всех видов сельскохозяйственных животных [20, с. 3; 21; 22, с. 6; 23, с. 2]. К примеру, в 2023 г. был проведен полногеномный поиск ассоциаций SNP (genome-wide association studies, GWAS) с экстерьерными показателями у ягнят, в результате которого были выявлены гены-кандидаты, ассоциированные с размерами туловища [24, с. 73]. В 2024 г. Pogorevc N. et al. на основе данных полногеномного SNP генотипирования с использованием чипа Illumina Goat SNP50 BeadChip изучили филогению рода *Capra* [25, с. 7].

Для объяснения происхождения домашних животных используется еще один тип генетических маркеров – полиморфизм митохондриальной ДНК (мтДНК). Благодаря высокой скорости эволюции митохондриальных генов в сравнении с ядерной ДНК анализ полиморфизма мтДНК – это точный метод определения видовой принадлежности животных [26, с. 93].

МтДНК большинства животных состоит из 37 генов: 2 для рРНК, 13 для белков и 22 для синтеза тРНК. Этого количества генов хватает для поддержания достаточной дифференциации даже между близкородственными видами [26, с. 97]. Секвенирование мтДНК было использовано для исследования филогении большинства видов домашних и диких животных. На основе совместного исследования мтДНК и полногеномного анализа SNP Dotsev A. et al. уточнили внутривидовую таксономию архара (*Ovis ammon*) [27, с. 5]. В том же году была разработана и апробирована тест-система анализа полиморфизма полных митогеномов свиньи [28, с. 3]. В 2024 г. исследована демографическая история популяций коз породы галла из Кении на основе анализа Д-петли мтДНК [29, с. 6].

Несмотря на высокую популярность исследований полиморфизма мтДНК, у этого подхода также имеются недостатки. Во-первых, этот подход не учитывает генетический вклад самца в демографию популяции, а, во-вторых, не учитывается размер и характер полиморфизмов ядерной ДНК. В связи с этим стали проводиться совместные работы по анализу ядерной и мтДНК [27, с. 5], а также отдельно исследования Y-хромосомы животных [30, с. 1290].

Y-хромосома – это самая маленькая хромосома в кариотипе (2-3 % гаплоидного генома), которая в зависимости от вида включает в себя от 70 до 200 генов и характеризуется наличием длинной нерекombинирующей области, множеством повторяющихся последовательностей, состоящих из псевдогенов, и голандрическим паттерном наследования [31, с. 152]. Благодаря этому она подходит для изучения видообразования, мужской субфертильности и играет важную роль в эволюционных исследованиях. Так, Escuffaire C. и Capitan A. на основе анализа родословной 12 пород крупного рогатого скота и полногеномных данных выявили влияние гаплотипов Y-хромосомы на репродуктивные показатели самцов и на сохранение биоразнообразия [32, с. 728]. Pei S. et al. провели анализ вариации числа копий гена *ZNF280BY* и его взаимосвязь с размером тестикул у овец породы Hu [33, с. skac232].

Вариации числа копий (copy number variation, CNV) – это повторяющиеся участки генома, размером от одной тысячи до нескольких миллионов пар оснований, варьирующиеся между особями в популяции. Благодаря высокой плотности покрытия (≈ 1 % генома индивидуума) CNV играют ключевую роль в разнообразии генетических вариаций в геноме и влияют на экспрессию генов, фенотипическое разнообразие, а также на эволюционную адаптационную способность животных [34, с. 503]. В современном мире

активно ведутся работы по изучению CNV у различных видов сельскохозяйственных животных. Например, Cai H. et al. выявили влияние CNV в гене *FGF13* на ростовые признаки у крупного рогатого скота [35, с. 7].

На основании вышеизложенного считаем, что молекулярно-генетические маркеры активно применяются в мировой и отечественной практике в области сельского хозяйства. Их использование способствует динамичному развитию различных отраслей животноводства.

Цель работы – провести анализ последних достижений применения ДНК-маркеров в отечественном овцеводстве. В обзоре представлена краткая характеристика основных ДНК-маркеров, используемых в молекулярно-генетических исследованиях сельскохозяйственных животных и близкородственных им диких видов (микросателлиты, однонуклеотидные полиморфизмы, митохондриальная ДНК и Y-хромосома, вариация числа копий), обсуждаются их достоинства и недостатки.

Материалы и методы. В качестве материалов для исследования были использованы публикации в рецензируемых журналах, в которых представлена информация об использовании ДНК-маркеров в овцеводстве и других отраслях животноводства. Для поиска статей по теме исследований использованы следующие базы данных и электронные ресурсы: PubMed, ResearchGate, электронные библиотеки eLIBRARY.RU и «КиберЛенинка».

Результаты и обсуждение. Перспективная отрасль в нашей стране на сегодняшний день – это овцеводство, так как оно снабжает население комплексом разнообразной продукции: шерстью, продуктами питания (молоко и мясо), а также сырьем для медицинской и фармакологической промышленности. Однако отечественное овцеводство отстает от других отраслей животноводства по темпам использования современных ДНК-технологий в селекции. В то время как использование ДНК-маркеров в отечественном овцеводстве способствует сохранению существующего генофонда пород и повышению экономической эффективности отрасли.

Распространенный тип ДНК-маркеров в отечественном овцеводстве – это анализ полиморфизма микросателлитных локусов. Оценка генетического разнообразия популяций овец нашей страны с использованием микросателлитов проводится на протяжении нескольких десятков лет. В 2013 г. Гладырь Е.А. с соавт. охарактеризовали аллелофонд и оценили степень дифференциации овец эдильбаевской и калмыцкой пород на основе анализа 11 микросателлитов [36, с. 69]. В 2016 г. Денисковой Т.Е. с соавт. была дана генетическая характеристика по 11 микросателлитам трех пород: романовской, татарстанской и тувинской короткожирнохвостой [37, с. 26]. Далее выборка была расширена до 25-ти пород, разводимых на территории России, в результате чего были получены сведения о состоянии аллелофонда и генетическом разнообразии самых распространенных пород в России [38, с. 804]. Кроме того, проводилось изучение динамики изменений основных параметров аллелофонда пород [39, с. 6], в том числе выявлены наиболее полиморфные локусы, а именно: INRA005 и INRA023, в популяциях печорских овец и их помесей с баранами-производителями куйбышевской породы [40, с. 76].

Высокоинформативные панели микросателлитов, разработанные для домашних животных, также нашли свое применение в оценке их диких сородичей [41, с. 1036]. К примеру, в 2018 г. Денискова Т.Е. с соавт. провели идентификацию видов рода *Ovis*, включая архаров (*O. ammon*), муфлонов (*O. orientalis*) и снежных баранов (*O. nivicola*) с использованием микросателлитов домашней овцы. Однако для оценки внутрипопуляционной структуры диких сородичей этой панели микросателлитов недостаточно [42, с. 5]. Тем не менее, при оценке интрогрессии аллелей при межвидовой гибридизации панель из 10-ти STR-локусов показала свою информативность на примере изучения влияния интродукции аллелей архара на генофонд таджикских аборигенных овец

[43, с. 43].

Характеристика генетической структуры популяций овец, основанная на данных о полиморфизме микросателлитов, остается актуальной задачей на сегодняшний день. С 2020 по 2023 гг. были проведены работы по характеристике аллелофонда таджикской и гиссарской пород [44, с. 80], казахской тонкорунной [45, с. 4], тувинской короткожирнохвостой [46, с. 336], южной мясной породы [47, с. 81], а также печорской породной группы [48, с. 93; 49, с. 845].

Не менее распространенным ДНК-маркером в отечественном овцеводстве является SNP-анализ ядерной ДНК. В России следующие группы генов наиболее распространены в качестве маркеров хозяйственно-полезных признаков:

1. гены, ответственные за мясные качества: кальпастин (*CAST*), соматотропин (*GH*), инсулиноподобный фактор роста 1 (*IGF-1*), ген дифференциального фактора роста (*GDF9*);
2. гены, связанные с молочной продуктивностью: пролактин (*PRL*), бета-лактоглобулин (β -LG);
3. гены, связанные с репродуктивными функциями: ген костного морфогенетического белка (*BMP15*), ген дифференциального фактора роста (*GDF9*);
4. гены шерстной продуктивности: кератин (*KRT1.2*), ген кератиновых белков (*KAP1.3*).

Итак, в основном изучение полиморфизма перспективных генов-кандидатов мясной продуктивности овец в отечественном овцеводстве проводится методом ПЦР-ПДРФ у различных пород. Например, ген *CAST* – это перспективный маркер роста и развития тела овец. Овечий ген *CAST* на OAR5 имеет длину 89577 п.о. и содержит 29 экзонов. SNP в первом интроне имеет статистически значимую связь с росто-весовыми признаками овец, поэтому его исследования активно ведутся у различных российских пород. Так, установлено достоверное влияние полиморфизма гена *CAST* на живую массу овец волгоградской породы в 12-месячном возрасте [50, с. 168]. Проведены работы по исследованию этого SNP у овец татарстанской и эдильбаевской пород [51, с. 10; 52, с. 171]. Кроме того, в качестве расширенного спектра ДНК-маркеров, влияющих на мясные и откормочные качества овец (сокращение жира и увеличение мышц в туше, нежность мяса, улучшение качественного состава отдельных частей туши), выделяют миостатин (*MSTN*), кальпаин (*CAPN1*), Callipyge phenotype (CLPG), Carwell, LoinMax, Texel Muscling QTL (TM-QTL) I, Xinjiang и OAR1 QTL [53, с. 82]. При этом ведется поиск новых генов-кандидатов, ассоциированных с живой массой овец [54, с. 82].

Перспективными генами-кандидатами мясной продуктивности овец также считаются гены *GH*, *IGF-1* и *GDF9*, поэтому проводятся работы по комплексному изучению их полиморфизмов. В 2020 г. выявлены полиморфизмы этих генов в популяциях овец казахской курдючной породы [55, с. 55], установлены ассоциативные связи полиморфизма гена *GH* с ростом и развитием и формированием мясной продуктивности у овец южной мясной породы [56, с. 15]. Изучен полиморфизм генов *GH*, *CAST* и *GDF9* у волгоградской и эдильбаевской [57, с. 56], дагестанской горной [58, с. 42] и горноалтайской пород [59, с. 95]. Выявлены взаимосвязи различных аллельных вариантов генов *GH* и *CAST* с мясной продуктивностью мясошерстных овец, разводимых на территории Ставропольского края [60, с. 79].

Помимо маркеров мясной продуктивности в отечественном овцеводстве исследуются молочная и шерстная продуктивность. Ген *PRL*, кодирующий фермент пролактин, играет большую роль в развитии молочной железы и у овец ответственен за выработку протеина и лактозы в молоке. Ген β -LG влияет на компоненты молока: содержание белка, жира и лактозы. В 2020 г. у овец популярной молочной породы лакон был изучен полиморфизм молочных генов *PRL* и β -LG [61, с. 55]. В 2022 г. установлена связь различных аллельных вариантов этих генов с молочной продуктивностью овец, составом и выходом сыра,

определены желательные генотипы и даны рекомендации по отбору животных [62, с. 39].

Для отбора животных по шерстной продуктивности в отечественном овцеводстве используется генотипирование овец по генам кератина и кератин-ассоциированных белков [63, с. 160]. Сенин Р.Ю. с соавт. генотипировали пять пород овец (черноземельский меринос, грозненская, дагестанская горная, романовская и кавказская) по гену *KAP1.3* и выявили преобладание аллеля X. Следует отметить, что грозненская порода характеризовалась наивысшей частотой встречаемости аллеля Y (0,25) [64, с. 11]. Высокая частота встречаемости аллеля Y (0,45) была обнаружена в другом исследовании у овец андийской породы [65, с. 91]. В 2022 г. Халиной О.Л. с соавт. был изучен полиморфизм гена *KRT1.2* у овец западносибирской мясной и кулундинской пород [66, с. 106].

Исследуется полиморфизм генов *GDF9* и *BMP15*, связанных с репродуктивной функцией. Известны работы, проводимые на овцах дагестанской горной породы и породы маньчский меринос [67, с. 190], а также романовской породы [68, с. 197]. Проведено сравнительное исследование полных нуклеотидных последовательностей генов *GDF9*, *BMP15* и *BMP15B* у овец и диких видов *Ovis* [69, с. 1050]. В таблице 1 продемонстрированы аллельные варианты и частоты встречаемости генотипов в наиболее популярных генах.

Таблица 1. Основные гены, наиболее часто используемые в качестве ДНК-маркеров у овец в России

Ген	Хромосома	Аллели	Порода	Частота встречаемости аллелей и генотипов	Источник
Соматотропин (<i>GH</i>)	11	A, B	Южная мясная	Аллели: A – 0,805 и B – 0,195. Генотипы: AA – 67, AB – 27 и BB – 6 %	[56]
			Эдильбаевская	Аллели: A – 0,73 и B – 0,27. Генотипы: AA – 55,56, AB – 34,26 и BB – 10,19%	[57]
			Волгоградская	Аллели: A – 0,71 и B – 0,29. Генотипы: AA – 55,45, AB – 30,91 и BB – 13,64% /	[57]
			Дагестанская горная	Аллели: A – 1. Генотипы: AA – 100%	[58]
			Горноалтайская	Аллели: A – 0,81 и B – 0,19. Генотипы: AA – 70, BB – 8, AB – 22%	[59]
			Маньчский меринос	Аллели: A – 0,75 и 0,76, B – 0,25 и 0,24 у ярок и баранчиков. Генотипы: AA – 59,4 и 61,6%, BB – 30,7 и 29,2%, AB – 9,9 и 9,2% у ярок и баранчиков.	[60]
Кальпастатин (<i>CAST</i>)	5	A, B	Эдильбаевская	Аллели: A – 0,94. Генотипы: A – 88, AB – 12%.	[57]
		N, M	Дагестанская горная	Аллели: N – 0,03 и M – 0,97. Генотипы: MM и NM – 93 и 7%	[58]
			Горноалтайская	Аллели: N – 0,84 и M – 0,16. Генотипы: MM – 72, NN – 5, NM – 23%	[59]
			Западносибирская мясная	Аллели: M – 0,832, N – 0,168. Генотипы: MM – 69,0, NN – 2,5, NM – 28,5%	[66]
			Кулундинская	Аллели: M – 0,867, N – 0,133. Генотипы: MM – 75,0, NN – 1,6, NM – 23,4 %	[66]

			Эдильбаевская	Аллели: N – 0,06, M – 0,94. Генотипы: MM – 0,88, MN – 0,12	[51]
			Татарстанская	Аллели: N – 0,06, M – 0,94. Генотипы: MN – 0,09, MM – 0,89, NN – 0,02	[51]
			Волгоградская	Аллели: M и N – 0,85 и 0,15. Генотипы: MM и NM 70,2 и 29,7%	[50]
Ген дифференциального фактора роста (<i>GDF9</i>) (как маркер, связанный с ростом и развитием)	5	A, B	Эдильбаевская	Аллели: B – 0,95. Генотип: BB – 90% и AB – 10%	[57]
			Волгоградская	Аллели: B – 0,92. Генотипы: BB – 83,6 и AB – 16,36%	[57]
		A, G	Дагестанская горная	Аллели: A – 0,25, G – 0,75. Генотипы: AA – 16, GG – 66 AG – 18%	[58]
			Горноалтайская	Аллели: A – 0,27, G – 0,73. Генотипы: AA – 10, GG – 55, AG – 35% у горноалтайской породы	[59]
			Западносибирская мясная	Аллели: A – 0,189, G – 0,811. Генотипы: AA – 5,1, AG – 28,5, GG – 66,4 %	[66]
			Кулундинская	Аллели: A – 0,040, G – 0,960. Генотипы: AG – 7,3, GG – 92,7 %	[66]
			Маньчжурский меринос	Аллели: A – 0,12 и 0,19, G – 0,88 и 0,81 у ярок и баранчиков. Генотипы: AA – 3,3 и 6,7%, AG – 17,6 и 12,5%, GG – 79,2 и 80,8 % у ярок и баранчиков	[60]
Пролактин (<i>PRL</i>)	20	PRL^A , PRL^B	Лакон	Аллели: A – 0,98. Генотипы: AA – 97, AB – 3%.	[61]
Бета-лактоглобулин (β -LG)	3	β -LG ^A , β -LG ^B	Лакон	Аллели: B – 0,68. Генотипы: AB, BB, AA – 47,0, 45,0 и 8,0 %	[61]
Ген костного морфогенетического белка (<i>BMP15</i>)	X	W, M	Романовская	Аллели: W – 0,625, M – 0,375. Генотипы: WW – 0,25, WM – 0,75	[68]
		$BMP15^+$, $BMP15^G$	Маньчжурский меринос	Аллели: $BMP15^+$ – 0,61, $BMP15^G$ – 0,39. Генотипы: $BMP15^{++}$ – 22,1, $BMP15^{G+}$ – 77,8 %	[67]
			Дагестанская горная	Аллели: $BMP15^G$ – 0,37, $BMP15^+$ – 0,63. Генотип: $BMP15^{++}$ – 26,5, $BMP15^{G+}$ – 73,5%	[67]
Ген дифференциального фактора роста (<i>GDF9</i>) (как маркер репродуктивных качеств)	5	A, G	Маньчжурский меринос	Аллели: A – 0,18 и G – 0,82. Генотипы: AA, GG и AG – 5,9; 66,2 и 23,5 %	[67]
			Дагестанская горная	Аллели: A – 0,3 и G – 0,7. Генотипы: AA, GG и AG – 26,4; 70,6 и 7,4 %	[67]
Кератин (<i>KRT1.2</i>)	11	M, N	Кулундинская	Аллели: M – 0,978, N – 0,022. Генотипы: MM – 95,5, MN – 4,5%	[66]
			Западносибирская мясная	Аллели: M – 0,565, N – 0,435. Генотипы: MM – 32,8, MN – 47,4, NN – 19,8%	[66]
Ген кератиновых белков (<i>KAP1.3</i>)	11	X, Y	Романовская	Аллели: X – 0,66, Y – 0,34. Генотип: YY – 9, XY – 50, XX – 41%.	[64]

			Грозненская	Аллели: X – 0,50, Y – 0,50. Генотипы: YY – 25, XY – 50, XX – 25%	[64]
			Дагестанская горная	Аллели: X – 0,78, Y – 0,22. Генотипы: YY – 11,1, XY – 22,2, XX – 66,7%	[65]
			Черноземельский меринос	Аллели: X – 0,69, Y – 0,31. Генотипы: YY – 11, XY – 39, XX – 50%	[65]
			Андийская	Аллели: X – 0,55, Y – 0,45. Генотипы: YY – 40, XY – 10, XX – 50%	[65]
Диацилглицеролкиназа <i>eta</i> (<i>DGKH</i>)	10	C, T	Южная мясная	Аллели: T – 43,88 и C – 56,12%. Генотипы: TT – 16,32, TC – 55,11, CC – 28,57 %	[54]
Субъединица 1C регуляторного ингибитора протеинфосфатазы 1 (<i>PPP1R1C</i>)	2	C, T	Южная мясная	Аллели: T – 19,39 и C – 80,61%. Генотипы: TC – 38,78, CC – 61,22%	[54]

В последней работе был применен альтернативный метод выявления SNP – анализ полногеномных данных секвенирования. Наряду с секвенированием существует еще один способ выявления SNP, позволяющий одновременно определять сотни тысяч SNP – использование ДНК-чипов. Создание Международным консорциумом по геномике овец (International Sheep Genomics Consortium, ISGC) ДНК-чипов средней и высокой плотности Ovine SNP50K BeadChip (54241 SNP) и Ovine 600K BeadChip (604715 SNP), соответственно, открыло новые возможности в селекции овец. В 2015 г. протестирована рекомендованная ISAG панель для подтверждения происхождения домашних овец, состоящая из 88 аутомомных SNP, в популяциях четырех российских породах [70, с. 750].

Использование ДНК-чипов позволяет проводить картирование локусов количественных признаков (Quantitative Trait Loci, QTL) на основе GWAS анализа. Например, Денисковой Т.Е. с соавт. была проведена работа по созданию ресурсной популяции овец для идентификации QTL и генов-кандидатов, ассоциированных со скоростью роста. Авторами проведена многолетняя работа по геномной оценке и фенотипической характеристике двух поколений ресурсной популяции овец [71, с. 19; 72, с. 502]. Следующим этапом работы стало проведение GWAS, в результате которого были идентифицированы 38 SNP, достоверно ассоциированных с живой массой, и функциональные гены-кандидаты, влияющие на рост скелетных мышц, формирование костного каркаса, липидный и углеводный метаболизмы. Показано, что различные SNP были ассоциированы с показателем живой массы в разные возрастные периоды в исследованной популяции овец [73, с. 284].

Для хранения, унификации и анализа суммарных статистик полногеномных исследований ассоциаций овец в 2022 г. была создана платформа GWAS-MAP|ovis, содержащая более 34 млн ассоциаций для 80 различных признаков, связанных с мясной продуктивностью [74, с. 380]. Различными авторами активно продолжается работа по полногеномному поиску ассоциаций, связанных с признаками мясной продуктивности. С применением ДНК-чипа Ovine Infinium HD BeadChip 600K был проведен поиск молекулярных маркеров, связанных с обхват предплечья у овец породы джалгинский меринос, в результате которого был предложен перечень генов-кандидатов, белковые продукты которых участвуют в регуляции важных физиологических процессов [75, с. 7]. Зуев Р.В. с соавт. выявили 4 новых гена-кандидата, ассоциированных с живой массой у овец

северокавказской мясошерстной породы [76, с. 126]. В 2023 г. обнаружены 11 генов-кандидатов, связанных с шириной груди у овец породы российский мясной меринос [77, с. 158]. В том же году у овец этой породы были выявлены еще 8 генов-кандидатов, влияющих на параметры мясной продуктивности [78, с. 43]. Кроме того, идентифицированы новые гены-кандидаты в геномных регионах, находящихся под давлением отбора [79, с. 84]. В таблице 2 представлена краткая информация о потенциальных генах-кандидатах, выявленных в результате GWAS.

Таблица 2. Перспективные гены-кандидаты, идентифицированные в ходе проведения GWAS

Порода	Гены и SNP-	Ассоциация с фенотипом	Источник
Ресурсная популяция, состоящая из возвратных кроссов (романовская × катадин) × романовская)	38 SNP, в том числе локализованные рядом или внутри генов <i>SMC2</i> , <i>MBD5</i> , <i>ORC4</i> , <i>ACVR2A</i> , <i>ABCA13</i> , <i>DGKB</i> , <i>ASB15</i> , <i>RIPK2</i>	Живая масса в возрасте 6, 42, 90, 180 и 270 суток	[73]
Джалгинский меринос	<i>ENSOARG00000010815</i> , <i>PARK2</i> , <i>MAML3</i> , <i>DDR2</i>	Обхват предплечья	[75]
Северокавказская мясошерстная	<i>C1H1orf94</i> , <i>KCNA4</i> , <i>S100-A7</i> , <i>ZNF706</i>	Живая масса	[76]
Российский мясной меринос	11 генов-кандидатов, (<i>LINGO1</i> , <i>ANKS1B</i> , <i>ENSOARG00000006105</i> , <i>CFI</i> , <i>USP33</i> , <i>IFI44</i> , <i>ENSOARG00000025572</i> , <i>TMPRSS15</i> , <i>ARHGEF26</i> , <i>ENSOARG00000014626</i> , <i>UPP1</i>)	Ширина груди	[77]
Российский мясной меринос	<i>SOCS6</i> , <i>AMOTL2</i> , <i>C1QL2</i> , <i>GNPDA1</i> , <i>USH2A</i> , <i>SLC1A2</i>	Живая масса при рождении и в возрасте 1 года	[78]

В последние годы в мировой практике был достигнут определенный прогресс в идентификации CNV – важного источника генетического и фенотипического разнообразия у овец. В 2013 г. с использованием ДНК-чипа Ovine SNP50 впервые была построена карта CNV овец [80, с. 2], после чего в мировом сообществе активно начались исследования по изучению CNV в геномах овцы [81, с. 360]. Российские породы овец до 2022 г. не были охарактеризованы с точки зрения наличия в их геномах CNV. Первая попытка по выявлению CNV была предпринята Igoshin A.V. et al. у 16 локальных пород овец из России. В результате обнаружено 4527 CNV, образующих 1450 регионов CNV, перекрывающихся с генами-кандидатами, связанными с одомашниванием, адаптацией к высокогорью и холодному климату, воспроизводительными функциями, устойчивостью к заболеваниям, качественными характеристиками молока, мяса и шерсти и с липидным метаболизмом [82, с. 127].

Как и в остальных отраслях животноводства, одна из приоритетных задач в овцеводстве – это сохранение генетического разнообразия существующего породного генофонда овец. Для сохранения биоразнообразия важно исследовать генетическую структуру современных популяций овец, а также их филогенетические взаимоотношения. Для решения этих задач идеальный маркер – это полиморфизм мтДНК.

Гипервариабельный участок контрольного региона (Д-петля) мтДНК наиболее доступен для популяционно-генетического исследования. Основываясь на анализе мтДНК, идентифицировано семь гаплогрупп, две из которых (F и G) исчезли, а пять (A, B, C, D, E) существуют в современных породах [83, с. 615]. В 1996 г. Wood N.J. и Phua S.H. идентифицировали первые две гаплогруппы [84, с. 25], обозначенные как азиатский (A) и европейский (B) типы [85, с. 113]. В 2005 г. определена третья гаплогруппа C, обладающая большим разнообразием, чем гаплогруппы A и B, но не соответствующая ни одной из овец

дикого типа [86, с. 2211]. На Северном Кавказе была обнаружена наиболее близкая к общему предку овец и муфлону (*O. gmelini anatolica Valenciennes*) четвертая материнская линия (гаплогруппа D) [87, с. 1776; 88, с. 1; 89, с. 1]. В том же регионе с использованием Д-петли и гена *CytB* обнаружена пятая гаплогруппа E [90, с. 1371].

Анализ полиморфизма мтДНК проводится по всему миру у разнообразных пород овец. Например, в 2021 г. на основе данных о полиморфизме Д-петли дана филогенетическая характеристика африканских аборигенных популяций овец [91, с. 1]. Развитие методов секвенирования позволяет исследователям охватить не только конкретный регион мтДНК, но и проводить анализ полиморфизма полного митогенома [92, с. 1514; 93, с. 1263]. Например, в 2018 г. обнаружено наличие трех гаплогрупп A (43,75%), B (39,06 %) и C (17,19 %) в шести современных казахстанских породах на основе данных о полиморфизме Д-петли [94, с. 415]. Анализ древних овец из Казахстана показал идентичное распределение гаплогрупп (A – 57 %; B – 36 % и C – 7 %), что указывает на раннюю интродукцию овец в этот регион [95, с. e08011].

Что касается отечественного овцеводства, в нашей стране не так давно начались исследования полиморфизма мтДНК. В частности, в 2021 г. проведена оценка материнской изменчивости 25 российских пород овец на основе анализа полиморфизма гена *CytB* [96, с. 1134], в результате которой на территории России был обнаружен представитель редкой гаплогруппы D. Бакоев Н.Ф. приводит результаты исследования фрагмента Д-петли у овец сальской, ставропольской и волгоградской пород [97, с. 65]. В том же году Кошкина О.А. с соавт. разработали и апробировали тест-систему для выделения полных митогеномов домашних овец [98, с. 60]. Далее авторы провели широкомасштабное исследование полных нуклеотидных последовательностей мтДНК 135-и овец, разводимых в различных регионах Российской Федерации [99, с. 6].

Анализ мтДНК не позволяют учитывать отцовский вклад в демографию популяций, поэтому дополнительно проводятся исследования Y-хромосомы. Например, в 2006 г. впервые проведен анализ домашних и диких овец с использованием генетических маркеров Y-хромосомы и идентифицированы 11 гаплотипов, принадлежащие двум гаплогруппам [100, с. 444]. Далее выявлен общий гаплотип у овец и муфлона [101, с. 119], обнаружены новые гаплотипы в Турции [102, с. 821], Хорватии [103, с. 184] и Северном Китае [104, с. 242], а также выявлены многочисленные линии распространения овец [105, с. 4085].

В качестве дополнения к выше представленному аналитическому обзору следует отметить, что современные репродуктивные биотехнологии, имеющие цель сохранение и совершенствование племенных ресурсов страны [106, с. 57], активно используют молекулярно-генетические подходы. Так, например, в рамках выполнения диссертационной работы Луканиной В.А. [107, с. 73] с помощью 11 микросателлитных локусов было подтверждено происхождение клонированного овечьего эмбриона (Конгур), полученного методом SCNT с использованием в качестве донора ядер культуры EMBR4 [108, с. 234].

Заключение. Изучение и сохранение генетического разнообразия сельскохозяйственных животных – это приоритетная задача современной генетики. Молекулярно-генетические технологии стремительно развиваются, влияя на фундаментальные исследования в области изучения и систематизации биоразнообразия. В российском овцеводстве генетические маркеры используются в меньшей степени в сравнении с другими отраслями животноводства. Тем не менее, очевидно, что для успешного развития отрасли необходимо активное внедрение молекулярно-генетических подходов в селекцию овец.

Рассматривая дальнейшие перспективы использования ДНК-маркеров разных типов в овцеводстве, можно выделить несколько основных направлений. Прежде всего, следует отметить, что породы овец, разводимые в нашей стране, весьма разнообразны и

представлены как заводскими породами, созданными для производства определенного типа продукции, так и аборигенными породами, от которых используются как пищевые продукты (молоко, мясо), так и сырье для производства валяных и ковровых изделий, а также для изготовления национальной одежды. В связи с этим, маркер-ориентированная селекция для отечественных пород овец более целесообразна, чем геномная селекция. Учитывая высокую стоимость баранины, которая остается деликатесом для большинства россиян, рекомендуется проводить рутинное генотипирование по ДНК-маркерам, ассоциированным с мясной продуктивностью и представленным в настоящем обзоре. Такая мера будет способствовать закреплению желательных генотипов, что, в свою очередь, создаст предпосылки для выведения линий мясного направления продуктивности внутри известных пород. Для снижения себестоимости генотипирования региональным лабораториям рекомендуется разрабатывать мультиплексные панели ДНК-маркеров. Кроме того, весьма перспективен поиск генетических вариантов, ассоциированных с устойчивостью к инфекционным болезням, особенно к медленным инфекциям. Микросателлиты, в свою очередь, сохраняют свои позиции как наиболее простой и информативный метод подтверждения происхождения, чистопородности сельскохозяйственных животных и установления идентичности образцов биологического материала, что востребовано в рамках проведения зоологической криминалистической экспертизы. В связи с разработкой и поступлением в продажу секвенаторов/генетических анализаторов отечественного производства региональные лаборатории получили возможность проводить генетическую экспертизу, что снижает нагрузку на крупные научно-исследовательские центры, а также сокращает сроки и стоимость отправки образцов от хозяйства до лаборатории. Кроме того, анализ полиморфизма последовательности мтДНК и Y-хромосомы позволяют углубить понимание распространения и расселения овец на территории России. Кроме того, значительные успехи, полученные в рамках развития репродуктивных биотехнологий, будут способствовать сохранению, включая возрождение, исчезающих аборигенных пород и групп овец, а также созданию новых уникальных гибридных форм, каким, например, является клонированный потомок Конгур.

Литература

1. Zhong Y., Tang Z., Huang L., Wang D., Lu Z. Genetic diversity of *Procambarus clarkii* populations based on mitochondrial DNA and microsatellite markers in different areas of Guangxi, China // *Mitochondrial DNA. Part A, DNA mapping, sequencing, and analysis*. – 2020. – Vol.31. – №2. – P.: 48-56. (doi:10.1080/24701394.2020.1721484).
2. The state of food and agriculture, Rome, 2016. [Электронный ресурс]. Дата обращения: 02.03.2024. URL: <https://www.fao.org/3/a-i6030e.pdf>
3. SanCristobal M., Chevalet C., Haley C.S., Joosten R., Rattink A.P., Harlizius B., Groenen M.A., Amigues Y., Boscher M.Y., Russell G., Law A., Davoli R., Russo V., Désautels C., Alderson L., Fimland E., Bagga M., Delgado J. V., Vega-Pla J. L., Martinez A.M., Cardellino R. Genetic diversity within and between European pig breeds using microsatellite markers // *Animal genetics*. – 2006. – Vol. 37. – №3. – P.: 189-198. (doi:10.1111/j.1365-2052.2005.01385.x).
4. Tautz D. Notes on the definition and nomenclature of tandemly repetitive DNA sequences // *EXS*. – 1993. – Vol. 67. – P.: 21-28 (doi:10.1007/978-3-0348-8583-6_2).
5. Clarke S.M., Henry H.M., Dodds K.G., Jowett T.W.D., Manley T.R., Anderson R.M., Mc Ewan J.C. A high throughput single nucleotide polymorphism multiplex assay for parentage assignment in New Zealand sheep // *PLoS ONE*. – 2014. – Vol. 9. – №4. – P.: e93392 (doi:10.1371/journal.pone.0093392).
6. Харзинова В.Р., Петров С.Н., Доцев А.В., Безбородова Н.А., Зиновьева Н.А. Популяционно-генетическая характеристика некоторых пород коз на основе анализа микросателлитов // *Овцы, козы, шерстяное дело*. – 2019. – № 3. – С. 7-11.
7. Денискова Т.Е., Сермягин А.А., Багиров В.А., Охлопков И.М., Гладырь Е.А., Иванов Р.В., Брем Г., Зиновьева Н.А. Сравнительное исследование информативности STR и SNP маркеров для внутривидовой и межвидовой дифференциации рода *Ovis* // *Генетика*. – 2016. – Т.52. – №1. – P.: 90. (doi:10.7868/S0016675816010021).

8. Chekirov K.B., Isakova Z.T., Kipen V N., Irsaliev M.I., Mukееva S.B., Aitbaev K.A., Sharshenalieva G.A., Beyshenalieva S.B., Kydyralieva B.U. Differentiation of *Bos grunniens* and *Bos taurus* based on STR locus polymorphism // *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*. – 2023. – Vol.27. – №5. – P.: 488–494. (doi:10.18699/VJGB-23-59).
9. Волкова В.В., Денискова Т.Е., Романенкова О.С., Костюнина О.В., Суетина Н.П., Зиновьева Н.А. Генетическая характеристика красной горбатовской и суксунской пород крупного рогатого скота по микросателлитным маркерам // *Молочное и мясное скотоводство*. – 2017. – № 6. – P.: 6-8.
10. Столповский Ю.А., Бекетов С.В., Солоднева Е.В., Абсаликов В.М., Абдельманова А.С., Гладырь Е.А., Зиновьева Н.А. Генетическая структура аборигенного тагильского скота по STR- и SNP-маркерам // *Сельскохозяйственная биология*. – 2021. – Т.56 – №6. – P.: 1123-1133 (doi:10.15389/agrobiology.2021.6.1123rus).
11. Харзинова В.Р., Зиновьева Н.А. Паттерн генетического разнообразия у локальных и коммерческих пород свиней на основе анализа микросателлитов // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. – 2020 – Т. 24–№7. – P.: 747-754 (doi:10.18699/VJ20.669).
12. INTERNATIONAL SOCIETY FOR ANIMAL GENETIC. [Электронный ресурс]. Дата обращения: 02.03.2024. URL: <https://www.isag.us>.
13. Solodneva E., Svishcheva G., Smolnikov R., Bazhenov S., Konorov E., Mukhina V., Stolpovsky Y. Genetic Structure Analysis of 155 Transboundary and Local Populations of Cattle (*Bos taurus*, *Bos indicus* and *Bos grunniens*) Based on STR Markers // *International journal of molecular sciences*. – 2023. – Vol. 24 – № 5. – P.: 5061 (doi:10.3390/ijms24055061).
14. Петров С.Н., Денискова Т.Е., Доцев А.В. Генетическая характеристика представителей рода *Capra* с использованием STR-маркеров // *Достижения науки и техники АПК*. – 2023. – Т. 37 – №9. – P.: 74-79.
15. Radko A., Koseniuk A., Smółucha G. Genetic Diversity and Population Structure of the Native Pulawska and Three Commercial Pig Breeds Based on Microsatellite Markers // *Genes*. – 2023. – Vol. 14 – №2. – P.: 276 (doi:10.3390/genes14020276).
16. Vignal A., Milan D., SanCristobal M., Eggen A. A review on SNP and other types of molecular markers and their use in animal genetics // *Genetics, selection, evolution: GSE*. – 2002. – №34. – P.: 275–305 (doi: 10.1186/1297-9686-34-3-275).
17. Iso-Touru T., Tapio M., Vilkkilä J., Kiseleva T., Ammosov I., Ivanova Z., Popov R., Ozerov M., Kantanen J. Genetic diversity and genomic signatures of selection among cattle breeds from Siberia, eastern and northern Europe // *Animal Genetics*. – 2016. – Vol. 47. – № 6. – P.: 647-657 (doi:10.1111/age.12473).
18. Brito L.F., McEwan J.C., Miller S.P., Pickering N.K., Bain W.E., Dodds K.G., Clarke S.M. Genetic diversity of a New Zealand multi-breed sheep population and composite breeds' history revealed by high-density SNP chip // *BMC genetics*. – 2017. – Vol.18. – № 1. – P.: 25 (doi:10.1186/s12863-017-0492-8).
19. Kharzinova V.R., Dotsev A.V., Solovieva A., Wimmers K., Reyer H., Brem G., Zinovieva N.A. PSVIII-23 High-density SNP marker based genetic diversity and population structure study of reindeer populations // *Journal of Animal Science*. – 2019. – Vol.97. – №3. – P.: 265-266 (doi:10.1093/jas/skz258.540).
20. Ribani A., Taurisano V., Karatosidi D., Schiavo G., Bovo S., Bertolini F., Fontanesi L. Signatures of Admixture and Genetic Uniqueness in the Autochthonous Greek Black Pig Breed Deduced from Gene Polymorphisms Affecting Domestication-Derived Traits // *Animals: an open access journal from MDPI*. – 2023. – Vol.13. – №11. – P.: 1763 (doi:10.3390/ani13111763).
21. Ozdemir M., Motmain Z., Ekinici K., Saygılı E. Associations Between BLG, CSN3, DGAT1, GH, PIT1, and PRL Gene Polymorphisms and Milk Production Traits in Holstein Dairy Cows: A Meta-Analysis // *Biochemical genetics*. – 2024. (doi:10.1007/s10528-024-10706-8).
22. Sae-Foo P., Triwutanon S., Rukkwamsuk T. Detection of Booroola Polymorphism of Bone Morphogenetic Protein Receptor 1b and Embrapa Polymorphism of Growth Differentiation Factor 9 in Sheep in Thailand // *Animals: an open access journal from MDPI*. – 2024. – Vol.14 – №5. – P.: 809 (doi:10.3390/ani14050809).
23. Tumino S., Di Trana A., Valenti B., Bordonaro S., Claps S., Avondo M., Di Gregorio P. Polymorphism at the CSN1S1 Locus and Energy Intake Level Affect Milk Traits and Casein Profiles in Rossa Mediterranea Goats // *Animals: an open access journal from MDPI*. – 2023. – Vol. 13 – №12. – P.: 1982 (doi:10.3390/ani13121982).
24. Денискова Т.Е., Петров С.Н., Сермягин А.А., Зиновьева Н.А. Поиск однонуклеотидных полиморфизмов, ассоциированных с экстерьерными показателями у ягнят, на основе данных полногеномного генотипирования // *Достижения науки и техники АПК*. – 2023. – Т. 37 – № 7. – С: 69-76 (doi:10.53859/02352451_2023_37_7_69).

25. Pogorevc N., Dotsev A., Upadhyay M., Sandoval-Castellanos E., Hannemann E., Simčič M., Antoniou A., Papachristou D., Koutsouli P., Rahmatalla S., Brockmann G., Sölkner J., Burger P., Lymberakis P., Poulakakis N., Bizelis I., Zinovieva N., Horvat S., Medugorac I. Whole-genome SNP genotyping unveils ancestral and recent introgression in wild and domestic goats // *Molecular ecology*. – 2024. – Vol. 33 – №1. – P.: e17190 (doi:10.1111/mec.17190).
26. Torres T.E., Castillo V.P., Calderón A.B. Molecular identification of Diptera of forensic importance with the gene (COI Barcode), La Paz Bolivia // *Medicina Legal de Costa Rica*. – 2020. – Vol.37 – №2. – P.: 93-101 (oi:10.1603/0022-2585-41.1.47).
27. Dotsev A.V., Koshkina O.A., Kharzinova V.R., Deniskova T.E., Reyer H., Kunz E., Mészáros G., Shakhin A., Petrov S., Medvedev D.G., Kuksin A., Bat-Erdene G., Munkhtsog B., Bagirov V.A., Wimmers K., Sölkner J., Medugorac I., Zinovieva N. Genome-Wide Insights into Intraspecific Taxonomy and Genetic Diversity of Argali (*Ovis ammon*) // *Diversity*. – 2023. – Vol.15 – №5. – P.: 627 (doi:10.3390/d15050627).
28. Бакоев Н.Ф., Кошкина О.А., Харзинова В.Р., Сермягин А.А., Зиновьева Н.А. Разработка и валидация тест-системы анализа полиморфизма полного митохондриального генома свиней // *Международный научно-исследовательский журнал*. – 2023. – №12 (138) (doi:10.23670/IRJ.2023.138.64).
29. Masila E.M., Ogada S.O., Ogali I.N., Kennedy G.M., Too E.K., Ommeh, C.S. Mitochondrial DNA D-Loop Polymorphisms among the Galla Goats Reveals Multiple Maternal Origins with Implication on the Functional Diversity of the HSP70 Gene // *Genetics research*. – 2024. – P.:5564596 (doi:10.1155/2024/5564596).
30. Rossetti C, Genuardo V, Incarnato D, Mottola F, Perucatti A, Pauciullo A. State of the art on the physical mapping of the Y-chromosome in the Bovidae and comparison with other species - A review // *Animal bioscience*. – 2022. – Vol.35 – №9. – P.: 1289-1302 (doi:10.5713/ab.21.0480).
31. Bichile D.L, Kharkar A.R., Menon P., Potnis-Lele M., Bankar M., Shroff G.A. Y chromosome:Structure and biological functions // *Indian Journal of Basic and Applied Medical Research*. – 2014. – №3 – P.: 152–160.
32. Escoufflaire C., Capitan A. Analysis of pedigree data and whole-genome sequences in 12 cattle breeds reveals extremely low within-breed Y-chromosome diversity // *Animal Genetics*. – 2021. – Vol. 52. – №5. – P.: 725-729 (doi:10.1111/age.13104).
33. Pei S., Xu H., Wang L., Li F., Li W., Yue X. Copy number variation of ZNF280BY across eight sheep breeds and its association with testicular size of Hu sheep // *Journal of animal science*. – 2022. – Vol.100 – №9. – P.: skac232 (doi:10.1093/jas/skac232).
34. Clop A., Vidal O., Amills M. Copy number variation in the genomes of domestic animals // *Animal Genetics*. – 2012. – Vol.43 – №5. – P.: 503-517 (doi: 10.1111/j.1365-2052.2012.02317.x).
35. Cai H., Li X., Niu X., Li J., Lan X., Lei C., Huang Y., Xu H., Li M., Chen H. Copy number variations within fibroblast growth factor 13 gene influence growth traits and alternative splicing in cattle // *Animal biotechnology*. – 2024. – Vol. 35 – № 1. –P.: 2314104 (doi:10.1080/10495398.2024.2314104).
36. Гладырь Е.А., Зиновьева Н.А., Чимидова Н.В., Моисейкина Л.Г., Кудина Е.П., Эрнст Л.К., Брем Г. Оценка степени дифференциации эдильбаевской и калмыцкой пород овец по микросателлитам // *Достижения науки и техники АПК*. – 2013. – № 3. – С.: 68-70.
37. Денискова Т.Е., Гладырь Е.А., Зиновьева Н.А. Характеристика некоторых российских пород овец по микросателлитным маркерам // *Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук*. – 2016. – Т. 9–№ 1. – С.: 24-29.
38. Денискова Т.Е., Селионова М.И., Гладырь Е.А., Доцев А.В., Бобрышова Г.Т., Костюнина О.В., Брем Г., Зиновьева Н.А. Изменчивость микросателлитов в породах овец, разводимых в России // *Сельскохозяйственная биология*. – 2016. – Т. 51 – №6. – С: 801-810 (doi:10.15389/agrobiology.2016.6.801rus).
39. Денискова Т.Е., Соловьева А.Д., Костюнина О.В., Зиновьева Н.А. Динамика аллелофонда овец романовской породы на основании анализа микросателлитов // *Овцы, козы, шерстяное дело*. – 2017. – №3 – С.: 5-6.
40. Матюков В.С., Жариков Я.А., Канева Л.А. Характеристика овец Приполярья по микросателлитам и репродуктивным способностям // *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. – 2024. – Т. 54 – №4. – С.: 76-87 (doi:10.26898/0370-8799-2024-4-9).
41. Chen M.H., Dorn S. Cross-amplification of microsatellites from the codling moth *Cydia pomonella* to three other species of the tribe Grapholitini (Lepidoptera: Tortricidae) // *Molecular Ecology Resources*. – 2010. – Vol.10 – №6. – P.: 1034–1037 (doi:10.1111/j.1755–0998.2010.02837).
42. Денискова Т.Е., Костюнина О.В., Волкова В.В., Зиновьева Н.А. Применение микросателлитных маркеров для идентификации представителей рода *Ovis* // *Генетика и разведение животных*. – 2018 – №3. – С.: 3-10 (doi:10.31043/2410-2733-2018-3-3-10).

43. Денискова Т.Е., Раджабов Н.А., Багиров В.А., Зиновьева Н.А. Влияние интродукции аллелей архара на генофонд таджикских аборигенных пород овец // Достижения науки и техники АПК. – 2020. – Т. 34 – №3. – С.: 41-45 (doi:10.24411/0235-2451-2020-10308).
44. Шералиев Ф.Д., Раджабов Н.А., Иолчиев Б.С., Рахимов Ш.Т., Махмадшоев А.Н. Анализ ДНК-Микросателлитов овец, разводимых в Республике Таджикистан // Peasant. – 2020. – №2(87) – С.: 79-81.
45. Юлдашбаев Ю.А., Чиндалиев А.Е., Нурбаев С.Д., Сейтпан К.М., Баймуканов Д.А., Ертай А. Генетическая структура популяции овец казахской тонкорунной породы по молекулярно-генетическим маркерам ДНК // Овцы, козы, шерстяное дело. – 2020. – №3. – С.: 2-7 (doi:10.26897/2074-0840-2020-3-2-7).
46. Бекетов С.В., Коноров Е.А., Пискунов А.К., Воронкова В.Н., Каштанов С.Н., Денискова Т.Е., Кошкина О.А., Селионова М.И., Столповский Ю.А. Популяционно-генетическая характеристика тувинских короткожирнохвостых овец // Генетика. – 2022. – Т.58 – №3. – С.: 332-342 (doi:10.31857/S0016675822030031).
47. Иванникова А.В., Соловьева А.Д., Денискова Т.Е. Характеристика аллелофонда овец южной мясной породы с использованием микросателлитных маркеров // Генетика и разведение животных. – 2023. – №4. – С.: 80-85 (doi:10.31043/2410-2733-2023-4-80-85).
48. Матюков В.С., Жариков Я.А., Канева Л.А. Генетическая структура печорской популяции полутонкорунных овец по аллелям STR локусов // Достижения науки и техники АПК. – 2022. – Т.36 – №3. – С.: 91-96 (doi:10.53859/02352451_2022_36_3_91).
49. Матюков В.С., Жариков Я.А., Канева Л.А. Анализ аллелофонда полутонкорунных овец печорской популяции с помощью STR-маркеров // Генетика. – 2023. – Т. 59 – №7. – С.: 843-849 (doi:10.31857/S0016675823060103).
50. Широкова Н.В., Гетманцева Л.В., Бакоев Н.Ф. Продуктивные качества овец волгоградской породы различных генотипов гена CAST // Научная жизнь. – 2018. – №10. – С.: 164-172.
51. Лушников В.П., Фетисова Т.О., Стрельчук А.А. Полиморфизм гена CAST у овец татарстанской и эдильбаевской пород // Овцы, козы, шерстяное дело. – 2020. – №2. – С.: 9-11.
52. Широкова Н.В., Казарова И.Г. Мясная продуктивность овец эдильбаевской породы разных генотипов по гену CAST // Вестник Мичуринского государственного аграрного университета. – 2022. – Т. 4 – №71. – С.: 170-173.
53. Дейкин А.В., Селионова М.И., Криворучко А.Ю., Коваленко Д.В., Трухачев В.И. Генетические маркеры в мясном овцеводстве // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2016. – Т. 20 – №5. – С.: 576-583 (doi: 10.18699/VJ16.139).
54. Кошкина О.А., Денискова Т.Е., Зиновьева Н.А. Разработка и апробация тест-системы определения полиморфизма генов DGKH и PPP1R1C, ассоциированных с живой массой овец // Аграрная наука. – 2023. – №12. – С.: 80-84 (doi:10.32634/0869-8155-2023-377-12-80-84).
55. Муханов Н.Б., Юлдашбаев Ю.А., Траисов Б.Б., Кудияров Р.И., Кожамуратов Н.Ж., Султанов О.С. Полиморфизм ДНК-маркеров мясосальных пород овец Казахстана по генам гормона роста (GH2) и инсулиноподобного фактора роста 1(IGF-1) // Вестник науки Казахского агротехнического университета им. С. Сейфуллина. – 2020. – Т.2 – №105. – С.: 52-58.
56. Куликова А.Я. Полиморфизм гена соматотропина (GH) у овец южной мясной породы // Сборник научных трудов Краснодарского научного центра по зоотехнии и ветеринарии. – 2023. – №12(1). – С.: 13-17 (doi:10.48612/sbornik-2023-1-4).
57. Горлов И.Ф., Сложенкина М.И., Колосов Ю.А., Широкова Н. В. Генетическая структура стада по генам GDF9, GH у овец Волгоградской и эдильбаевской пород // Аграрно-пищевые инновации. – 2021. – №2 (14). – С.: 51-59 (doi:10.31208/2618-7353-2021-14-51-59).
58. Оздемиров А.А., Чижова Л.Н., Хожиков А.А., Суржикова Е.С., Догеев Г.Д., Абдулмагомедов С.Ш. Полиморфизм генов CAST, GH, GDF9 овец дагестанской горной породы // Юг России: экология, развитие. – 2021. – Т. 16. – №2(59). – С.: 39-44 (doi:10.18470/1992-1098-2021-2-39-44).
59. Селионова М.И., Чижова Л.Н., Суржикова Е.С., Подкорытов Н.А., Подкорытов А.Т. Полиморфизм генов CAST, GH, GDF9 овец горно-алтайской породы // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2020. – №50(1). – С.: 92-100 (doi:10.26898/0370-8799-2020-1-11).
60. Скорых Л.Н., Суховеева А.В., Скокова А.В., Ефимова Н.И., Кононова Л.В. Полиморфизмы генов GH и GDF9, ассоциированные с показателями роста у овец породы маньчжский меринос // Ветеринария и кормление. – 2023. – № 5. – С.: 73-77 (DOI: 10.30917/ATT-VK-1814-9588-2023-5-18).
61. Селионова М.И., Чижова Л.Н., Суржикова Е.С., Петухова Д.Д., Светличный С.И. Полиморфизм генов PRL, B-LG у овец породы лакон // Сборник научных трудов Краснодарского

- научного центра по зоотехнии и ветеринарии. – 2020. – №9 (1). – С.: 54-57 (doi:10.34617/e8nh-z971).
62. Евлагина Д.Д., Селионова М.И. Связь генотипов по генам B-LG и PRL с молочной продуктивностью овец породы лакон, составом и выходом сыра // Зоотехния. – 2022. – №4. – С.: 37-40 (doi:10.25708/ZT.2022.57.68.010).
63. Ibrahim M.F., Hassan R.D., Ahmed M.D., Haidan M. El-Shorbagy and Ramadan Wael A. Effect of Genetic Polymorphisms of the KAP1.1 and KAP1.3 Genes on Wool Characteristics in Egyptian Sheep // Journal of Biological Sciences. – 2018. – Vol. 18 – №4. – P.: 158-164 (doi:10.3923/jbs.2018.158.164).
64. Сенина Р.Ю., Калашникова Л.А., Лушников В.П., Цой К.К. Полиморфизм гена KAP1.3 у отечественных пород овец разного направления продуктивности // Овцы, козы, шерстяное дело. – 2019. – №4 – С.: 10-12.
65. Гаджиев З.К., Погодаев В.А., Суржикова Е.С., Евлагина Д.Д. Полиморфизм гена KAP 1.3 овец разных пород // Сельскохозяйственный журнал. – 2023. – №4(16). – С.: 86-95 (doi:10.48612/FARC/2687-1254/009.4.16.2023).
66. Халина О.Л., Магер С.Н., Гончаренко Г.М., Хорошилова Т.С., Гришина Н.Б. Генетическая структура овец западно-сибирской мясной и кулундинской тонкорунной пород по генам CAST, GDF9 И KRT1.2 // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2022. – №4. – С.: 103-116 (doi:10.26897/0021-342X-2022-4-103-116).
67. Гаджиев З.К., Суржикова Е.С., Евлагина Д.Д., Суров А.И., Шумаенко С.Н. Оценка полиморфизма генов GDF9, BMP15 и их взаимосвязь с репродуктивными функциями овец разных пород // Юг России: экология, развитие. – 2023. – Т. 18. – №3(68). – С.:190-195 (doi:10.18470/1992-1098-2023-3-190-195).
68. Климанова Е.А., Коновалова Т. В. Полиморфизм локуса BMP-15 у овец романовской породы в условиях Западной Сибири // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2023. – №2(67). – С.: 197-204 (doi:10.31677/2072-6724-2023-67-2-197-204).
69. Денискова Т.Е., Шахин А.В., Esmailizadeh A., Доцев А.В., Зиновьева Н.А. Полиморфизм в генах-кандидатах, связанных с репродуктивными функциями у овец (*Ovis spp.*) // Сельскохозяйственная биология. – 2023. – Т. 58–№6. – С.: 1046-1056 (doi:10.15389/agrobiology.2023.6.1046rus).
70. Deniskova T.E., Dotsev A.V., E.A. Gladyr', Sermyagin A.A., Bagirov V.A., Hompodoeva U.V., Il'in A.N., Brem G., Zinovieva N.A. Validation of the snp panel for parentage assignment in local Russian sheep breeds // Agricultural Biology. – 2015. – Vol. 50 – No.6. – P.:746-755 (doi:10.15389/agrobiology.2015.6.746rus).
71. Денискова Т.Е., Доцев А.В., Форнара М.С., Петров С.Н., Рейер Х., Виммерс К., Брем Г., Зиновьева Н.А., Багиров В.А. Геномная характеристика межпородного семейства овец как основы для создания ресурсной популяции для идентификации QTL и генов-кандидатов, ассоциированных со скоростью роста // Генетика и разведение животных. – 2018. – №4. – С.: 16-22 (doi:10.31043/2410-2733-2018-4-16-22).
72. Денискова Т.Е., Доцев А.В., Петров С.Н., Форнара М.С., Рейер Х., Виммерс К., Багиров В.А., Брем Г., Зиновьева Н.А. Геномная оценка и фенотипическая характеристика F2 ресурсной популяции овец // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2019. – Т. 20. – № 5. – С.: 498-507 (doi:10.30766/2072-9081.2019.20.5.498-507).
73. Денискова Т.Е., Петров С.Н., Сермягин А.А., Доцев А.В., Форнара М.С., Reyer H., Wimmers K., Багиров В.А., Brem G., Зиновьева Н.А. Поиск геномных вариантов, ассоциированных с живой массой у овец, на основе анализа высокоплотных SNP генотипов // Сельскохозяйственная биология. – 2021. – Т. 56. – №2. – С.: 279-291 (doi:10.15389/agrobiology.2021.2.279rus).
74. Кириченко А.В., Злобин А.С., Шашкова Т.И., Волкова Н.А., Иолчиев Б.С., Багиров В.А., Бородин П.М., Карссен Л.С., Цепилов Я.А., Аульченко Ю.С. Платформа GWAS-MAPlovis для хранения и анализа результатов полногеномных ассоциативных исследований овец // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2022. – Т.26. – №4. – С.: 378-384 (doi:10.18699/VJGB-22-46).
75. Криворучко А.Ю., Саприкина Т.Ю., Яцык О.А., Каниболоцкая А.А., Кухарук М.Ю. Гены-кандидаты и молекулярные маркеры, применимые для генотипирования секвенированием, ассоциированные с обхватом предплечья у овец породы джалгинский меринос // Зоотехния. – 2022. – №9. – С.: 5-8 (doi:10.25708/ZT.2022.24.75.002).
76. Зуев Р.В., Криворучко А.Ю., Кухарук М.Ю., Никитина А.В. Поиск генов-кандидатов, ассоциированных с живой массой у овец северокавказской мясо-шерстной породы // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2023. – №1(66). – С.: 123-129 (doi:10.31677/2072-6724-2023-66-1-123-129).

77. Криворучко А.Ю., Сафарян Е.Ю., Каниболоцкая А.А., Степаненко В. А. Гены-кандидаты, связанные с шириной груди у овец породы российский мясной меринос // *Сельскохозяйственный журнал*. – 2023. – № 4(16). – С.: 153-164 (doi:10.48612/FARC/2687-1254/015.4.16.2023).
78. Сафарян Е.Ю., Криворучко А.Ю., Каниболоцкая А.А., Шелудько П.А. Гены-кандидаты, связанные с живой массой у овец породы российский мясной меринос // *Достижения науки и техники АПК*. – 2023. – Т.37. – №11. – С.: 43-48 (doi:10.53859/02352451_2023_37_11_43).
79. Денискова Т.Е., Доцев А.В., Зиновьева Н.А. Идентификация генов-кандидатов, ассоциированных с экономически значимыми признаками, на основе анализа островков гомозиготности в геноме пород овец, разводимых в России // *Достижения науки и техники АПК*. – 2023. – Т.37. – №9. – С.: 80-86.
80. Liu J., Zhang L., Xu L., Ren H., Lu J., Zhang X., Zhang S., Zhou X., Wei C., Zhao F., Du L. Analysis of copy number variations in the sheep genome using 50K SNP BeadChip array // *BMC Genomics*. – 2013. – №14. – P.: 229 (doi:10.1186/1471-2164-14-229).
81. Кошкина О.А., Денискова Т.Е., Зиновьева Н.А. Вариация числа копий (CNV) как перспективный генетический маркер: распространение, методы валидации и гены-кандидаты в геномах сельскохозяйственных животных (обзор) // *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. – 2020. – Т.21 – №4. – С.: 355-368 (doi:10.30766/2072-9081.2020.21.4.355-368).
82. Igoshin A.V., Deniskova T.E., Yurchenko A.A., Yudin N.S., Dotsev A.V., Selionova M.I., Zinovieva N.A., Larkin D.M. Copy number variants in genomes of local sheep breeds from Russia // *Animal genetics*. – 2022. – Vol.53 – №1. – P.: 119-132 (doi:10.1111/age.13163).
83. Dymova M.A., Zadorozhny A.V., Mishukova O.V., Khrapov E.A., Druzhkova A.S., Trifonov V.A., Kichigin I.G., Tishkin A.A., Grushin S.P., Filipenko M. L. Mitochondrial DNA analysis of ancient sheep from Altai // *Animal genetics*. – 2017. – Vol. 48. – № 5. – P.: 615–618 (doi:10.1111/age.12569).
84. Wood N.J., Phua S.H. Variation in the control region sequence of the sheep mitochondrial genome // *Animal genetics*. – 1996. – Vol. 27. – №1. – P.: 25–33 (doi:10.1111/j.1365-2052.1996.tb01173.x).
85. Hiendleder S., Mainz K., Plante Y., Lewalski H. Analysis of mitochondrial DNA indicates that domestic sheep are derived from two different ancestral maternal sources: no evidence for contributions from urial and argali sheep // *The Journal of heredity*. – 1998. – Vol.89. – № 2. – P.: 113–120 (doi:10.1093/jhered/89.2.113).
86. Pedrosa S., Uzun M., Arranz J. J., Gutiérrez-Gil B., San Primitivo F., Bayón Y. Evidence of three maternal lineages in Near Eastern sheep supporting multiple domestication events // *Proceedings. Biological sciences*. – 2005. – Vol.272 – № 1577. – P.: 2211-2217 (doi:10.1098/rspb.2005.3204).
87. Tapio M., Marzanov N., Ozerov M., Cinkulov M., Gonzarenko G., Kiselyova T., Murawski M., Viinalass H., Kantanen J. Sheep mitochondrial DNA variation in European, Caucasian, and Central Asian areas // *Molecular biology and evolution*. – 2006. – Vol. 23 – № 9. – P.: 1776-1783 (doi:10.1093/molbev/msl043).
88. Sanna D., Barbato M., Hadjisterkotis E., Cossu P., Decandia L., Trova S., Pirastru M., Leoni G. G., Naitana S., Francalacci P., Masala B., Manca L., Mereu P. The First Mitogenome of the Cyprus Mouflon (*Ovis gmelini ophion*): New Insights into the Phylogeny of the Genus *Ovis* // *PloS one*. – 2015. – Vol. 10. – №12. – P.: e0144257 (doi:10.1371/journal.pone.0144257).
89. Demirci S., Koban Baştanlar E., Dağtaş N. D., Pişkin E., Engin A., Ozer F., Yüncü E., Doğan S. A., Togan I. Mitochondrial DNA diversity of modern, ancient and wild sheep (*Ovis gmelinii anatolica*) from Turkey: new insights on the evolutionary history of sheep // *PloS one*. – 2013. – Vol. 8 – №12. – P.: e81952 (doi:10.1371/journal.pone.0081952).
90. Meadows J.R., Cemal I., Karaca O., Gootwine E., Kijas J.W. Five ovine mitochondrial lineages identified from sheep breeds of the near East // *Genetics*. – 2007. – Vol. 175 – № 3. – P.: 1371–1379 (doi:10.1534/genetics.106.068353).
91. Wanjala G., Bagi Z., Kusza S. Meta-Analysis of Mitochondrial DNA Control Region Diversity to Shed Light on Phylogenetic Relationship and Demographic History of African Sheep (*Ovis aries*) Breeds // *Biology (Basel)*. – 2021. – Vol. 10 – № 8. – P.: 762 (doi: 10.3390/biology10080762).
92. Tan Y.Z., Dingkao R., Li D., Yang S., Chunnian L. Characterization of the complete mitochondrial genome of the Qiaoke sheep (*Ovis aries*) // *Mitochondrial DNA. Part B, Resources*. – 2021. – Vol.6 – №4. – P.: 1514-1515 (doi: 10.1080/23802359.2021.1914519).
93. Brake M.H., Migdadi H.M., Sadder M.T., Awabdeh S., Jawasreh K., Obeidat W., Al Omari R., Haddad N.J. Complete mitochondrial genome sequence of Awassi-Jo sheep breed (*Ovis aries*) in Jordan // *Mitochondrial DNA. Part B, Resources*. – 2021. – Vol.6 – № 3. – P.: 1263-1264 (doi: 10.1080/23802359.2021.1906179).

94. Мухаметжарова И.Е., Исламов Е.И., Тарлыков П.В. Генетическое разнообразие и филогенетический анализ пород овец разных генотипов на основе анализа митохондриальной ДНК // *Новости науки в АПК*. – 2018. – Vol.2-1 – №11. – P.: 415-418 (doi:10.25930/f3rv-5m08).
95. Tarlykov P., Atavliyeva S., Auganova D., Akhmetollayev I., Loshakova T., Varfolomeev V., Ramankulov Y. Mitochondrial DNA analysis of ancient sheep from Kazakhstan: evidence for early sheep introduction // *Heliyon*. – 2021. – Vol.7 – № 9. – P.: e08011 (doi: 10.1016/j.heliyon.2021.e08011).
96. Кошкина О.А., Денискова Т.Е., Доцев А.В., Kunz E., Upadhyay M., Krebs S., Соловьева А.Д., Medugorac I., Зиновьева Н.А. Оценка материнской изменчивости российских локальных пород овец на основе анализа полиморфизма гена цитохрома В // *Сельскохозяйственная биология*. – 2021. – Т. 56.– №6. – С.: 1134-1147 (doi:10.15389/agrobiology.2021.6.1134rus).
97. Бакоев, Н.Ф. Характеристика генетических и продуктивных особенностей овец тонкорунных пород: специальность 06.02.07 "Разведение, селекция и генетика сельскохозяйственных животных": диссертация на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук / Бакоев Некруз Фарходович; ФГБОУ ВО «Донской государственный аграрный университет». - Персиановский, 2021, - 115 с. - Библиогр.: с. 58-65. - Место защиты: ФГБОУ ВО «Донской государственный аграрный университет». - Текст: непосредственный
98. Кошкина О.А., Денискова Т.Е., Зиновьева Н.А. Разработка и апробация тест-системы для выделения полных митохондриальных геномов домашних овец // *Достижения науки и техники АПК*. – 2022. – Т.36 – №10. – С.: 60-65.
99. Koshkina O., Deniskova T., Dotsev A., Kunz E., Selionova M., Medugorac I., Zinovieva N. Phylogenetic Analysis of Russian Native Sheep Breeds Based on mtDNA Sequences // *Genes*. – 2023. – №14. – P.: 1701 (doi:10.3390/genes14091701).
100. Meadows J.R., Hanotte O., Drögemüller C., Calvo J., Godfrey R., Coltman D., Maddox J.F., Marzanov N., Kitanen J., Kijas J.W. Globally dispersed Y chromosomal haplotypes in wild and domestic sheep // *Animal genetics*. – 2006. – Vol.37. – № 5. – P.: 444-453 (doi:10.1111/j.1365-2052.2006.01496.x).
101. Meadows J.R., Kijas J.W. Re-sequencing regions of the ovine Y chromosome in domestic and wild sheep reveals novel paternal haplotypes // *Animal genetics*. – 2009. – Vol. 40 – №1. – P.: 119-123 (doi:10.1111/j.1365-2052.2008.01799.x).
102. Parmaksiz A., Oymak A., Yüncü E., Demirci S., Koban Baştanlar E., Özkan Ünal E., Togan İ., Özer F. Türkiye'den 12 Yerli, Karagül, Karacabey Merinosu ve Anadolu Yaban Koyununda (*Ovis gmelinii anatolica*) Y-Kromozom // *Polimorfizmleri. Kafkas Univ. Vet. Fak. Derg.* – 2018. – №24. – P.: 821–828 (doi:10.9775/kvfd.2018.19962).
103. Ferencakovic M., Curik I., Pérez-Pardal L., Royo L.J., Cubric-Curik V., Fernández I., Álvarez I., Kostelic A., Spren N., Krapinec K., et al. Mitochondrial DNA and Y-Chromosome Diversity in East Adriatic Sheep // *Animal genetics*. – 2013. – Vol. 44. – P.: 184–192 (doi:10.1111/j.1365-2052.2012.02393.x).
104. Wang Y., Xu L., Yan W., Li S., Wang J., Liu X., Hu J., Luo Y. Y Chromosomal Haplotype Characteristics of Domestic Sheep (*Ovis aries*) in China // *Gene*. – 2015. – № 565. – P.: 242–245 (doi:10.1016/j.gene.2015.04.015).
105. Deng J., Xie X.-L., Wang D.-F., Zhao C., Lv F.-H., Li X., Yang J., Yu J.-L., Shen M., Gao L., et al. Paternal Origins and Migratory Episodes of Domestic Sheep // *Current biology: CB*. – 2020. – №30. – P.: 4085–4095.e6 (doi: 10.1016/j.cub.2020.07.077).
106. Чинаров Р.Ю., Луканина В.А., Сингина Г.Н., Позябин С.В. Использование технологии *ори/ивр* для сохранения отечественных пород молочного крупного рогатого скота. В сборнике: *Передовые достижения науки в молочной отрасли. Сборник научных трудов по результатам работы IV Международной научно-практической конференции, посвящённой дню рождения Николая Васильевича Верещагина*. 2022. С. 56-59
107. Луканина, В.А. Экспериментальное обоснование технологии получения и трансплантации эмбрионов овец: специальности 4.2.5 "Разведение, селекция, генетика и биотехнология животных", 4.2.1 – "Патология животных, морфология, физиология, фармакология и токсикология": диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Луканина Виктория Александровна; Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Федеральный научный центр животноводства - ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста". - Дубровицы, 2023, - 137 с. - Библиогр.: с. 73-75. - Место защиты: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Федеральный научный центр животноводства - ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста". - Текст: непосредственный
108. Singina G.N., Shedova E.N., Chinarov R.Yu., Lukanina V.A., Pozyabin S.V., Shumakov N.I., Cherkasova O.V., Bagirov V.A., Gutsev I.V., Brem G.S., Zinovieva N.A. Hybrid lamb of domestic sheep and argali produced by somatic cell nuclear transfer // *Reproduction, Fertility and Development*. – 2022. – Vol. 35. – No 2. – P.: 134-135 (doi: 10.1071/RDv35n2Ab18).

УДК 636.033, 636.034, 636.2

Липидный обмен крупного рогатого скота: особенности и генное регулирование

Коновалова Е.Н., Гладырь Е.А. ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Аннотация. Липидный метаболизм играет важную роль в организме млекопитающих. У крупного рогатого скота в связи с многокамерным строением пищеварительной системы и перераспределением питательных веществ и энергии в период лактации обмен жиров имеет определенные особенности, которые важно учитывать в связи с интенсивным использованием данного вида животных для получения жизненно необходимых для человека пищевых продуктов, таких как молоко и говядина. Настоящий обзор посвящен вопросу обмена жиров у крупного рогатого скота и описывает основные этапы липидного метаболизма, возможные его нарушения, а также наиболее эффективные способы его регулирования, в частности анализ генных полиморфизмов, оказывающих влияние на синтез биологически активных ключевых веществ жирового обмена, и, как следствие, на проявляемые показатели продуктивности. Целью обзора является формирование понимания физиологии липидного обмена и его особенностей, возможных нарушений и генного регулирования у крупного рогатого скота. Данная информация, собранная на основе научных исследований, может стать хорошей базой для представления об отдельных этапах липидного обмена, что позволит прогнозировать и предотвращать возможные связанные с нарушениями липидного метаболизма патологии у животных, а в перспективе и у человека. В частности, исследования на мясных животных вполне могут привести к новому пониманию регуляции обмена жиров и физиологии адипоцитов, что может быть в последствии использовано в разработках средств коррекции нарушений липидного обмена у человека, особенно у лиц с липодистрофией и ожирением. Кроме того, намечены дальнейшие направления изучения липидного обмена у крупного рогатого скота, наиболее актуальные в настоящее время. Полученные знания станут основой для грамотного использования информации по липидному обмену в фундаментальном и прикладном аспектах в области молочного и мясного скотоводства, что, в последствии, положительным образом скажется на продуктивности стад, как молочной, так и мясной, и повышению рентабельности отрасли скотоводства России.

Ключевые слова: крупный рогатый скот, продуктивность, молоко, мясо, липидный обмен, лактация, генные полиморфизмы.

Для цитирования: Коновалова Е.Н., Гладырь Е.А. Липидный обмен крупного рогатого скота: особенности и генное регулирование // Успехи наук о животных. 2024. № 1. С. 42—51

Lipid metabolism of cattle: features and gene regulation

E.N. Konovalova, E.A. Gladyr

L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Abstract. Lipid metabolism plays the important role in mammalian organism. In cattle, due to the multi-chambered structure of the digestive system and the redistribution of nutrients and energy during lactation, fat metabolism has certain features that are important to take into account in connection with the intensive use of this type of animal to obtain food products vital to humans, such as milk and beef. The present review is dedicated to metabolism of fats in cattle and describes the main stages of the lipid metabolism, its possible disorders and the most effective methods of its regulation, in particular, analysis of the gene polymorphisms, influenced on the synthesis of the biologically active key substances of fat metabolism, and, as demonstrated productivity indicators. The purpose of the review is forming of the understanding of the physiology of lipid metabolism and its features, possible disorders and gene regulation in cattle. This information, collected on the scientific research base, could be the good foundation to understand the single stages of lipid metabolism that will allow predicting and preventing the possible associated with the lipid metabolism disorders pathologies in animals and, in perspective, in human. Particular, the investigations on the beef animals could lead to the new understanding of the fat metabolism regulation and physiology of adipocytes that be used later in the developments of the measures of correction of lipid metabolism disorders, especially in persons with lipodystrophy and obesity. In addition, the further directions of studying lipid metabolism in cattle, the most relevant now, are outlined. The acquired knowledge will become the basis for the competent use of information on lipid metabolism in fundamental and applied aspects in the field of dairy and beef cattle breeding, which, subsequently, will have a positive impact on the productivity of herds, both dairy and meat, and increase the profitability of the Russian cattle industry.

Keywords: cattle, productivity, milk, beef, lipid metabolism, lactation, gene polymorphisms.

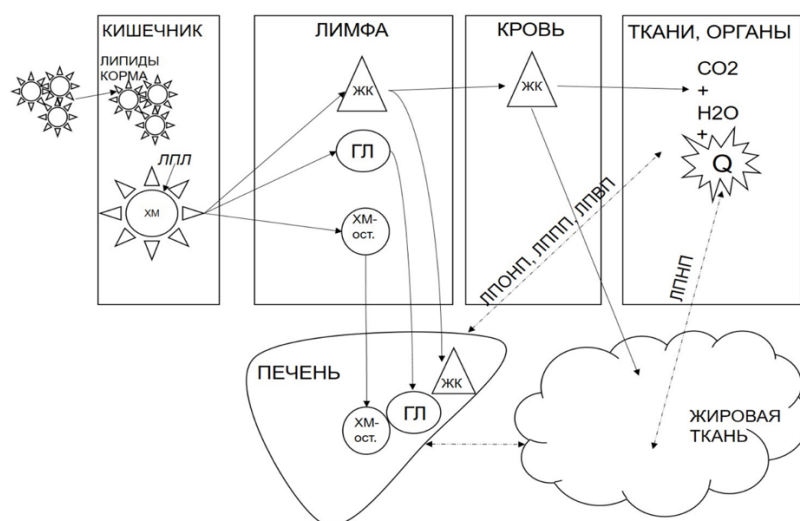
For citation: Konovalova E.N., Gladyr E.A. Lipid metabolism of cattle: features and gene regulation // Ernst Journal of Animal Science. 2024. 1: 42—51. Russian.

На протяжении многих лет усилия специалистов отрасли молочного и мясного скотоводства направлены на получение максимально продуктивных животных, что невозможно без понимания внутренних резервов живого организма и физиологических процессов, лежащих в основе формирования признаков продуктивности [1].

Известно, что поступающие в организм питательные вещества обеспечивают энергетические и пластические потребности организма. Особая роль в этом принадлежит липидам, которые являются большой группой жиров и жироподобных веществ, содержащихся во всех живых клетках и подразделяющихся по физиологическому значению на резервные (триацилглицеролы), депонируемые в больших количествах и затем расходуемые для энергетических нужд организма, и структурные (фосфолипиды, гликолипиды, холестерин), не имеющие энергетической ценности, но участвующие в построении биологических мембран и защитных покровов [2].

Липидный (жировой) обмен представляет собой совокупность процессов переваривания и всасывания нейтральных жиров и продуктов их распада в желудочно-кишечном тракте и их промежуточного обмена с последующим выведением из организма [2].

Перенос жирных кислот из корма в организм осуществляется при помощи экзогенной транспортной системы (рис. 1). Всасывание липидов является многоступенчатым процессом, происходящим в просвете кишечника, на мембранах энтероцитов и в самих клетках тонкого кишечника, главным образом, путем пассивной диффузии. Далее от кишечника до печени пищевой жир переносится при помощи хиломикрона, состоящих из триглицеридов, фосфолипидов, холестерина и окруженных белковой оболочкой. Вследствие большого диаметра хиломикроны не проникают в кровяные капилляры, но хорошо диффундируют в лимфу, током которой доставляются в грудной лимфатический проток, а затем только попадают в кровоток. Перед этим, на поверхности кровяного капилляра внутри хиломикрона под действием липопротеинлипазы происходит гидролиз триглицеридов, приводящий к высвобождению жирных кислот и дальнейшему их переносу в ткани для обеспечения энергетических процессов [2].



ЛПЛ – липопротеинлипаза, ХМ – хиломикрон, ЖК – жирные кислоты, ГЛ – глицерин, ХМ-ост. – остатки хиломикрона, ЛПОНП – липопротеины очень низкой плотности, ЛППП – липопротеины промежуточной плотности, ЛПНП – липопротеины низкой плотности, ЛПВП – липопротеины высокой плотности. Сплошными линиями обозначены пути экзогенной транспортной системы жиров, пунктирными – эндогенной.

Рис. 1. Схема липидного обмена млекопитающих

Существует также эндогенная транспортная система, предназначенная для внутриорганного переноса жирных кислот, синтезируемых в самом организме. Липиды транспортируются из печени в периферические ткани и обратно, а также переносятся из

жировых депо к различным органам посредством согласованных действий липопротеинов различной плотности (очень низкой, промежуточной, низкой и высокой) [2].

Нарушения жирового обмена, чаще всего возникающие на этапах переваривания, всасывания и депонирования липидов, служат причиной многих патологических состояний, следствием которых является развитие дефицита жирорастворимых витаминов (А, D, Е, К), незаменимых полиненасыщенных жирных кислот с последующим нарушением синтеза биологически активных веществ, развитием истощения и репродуктивных дисфункций [3].

Целью настоящего обзора является формирование понимания физиологии липидного обмена и его особенностей, а также последствий нарушения и возможности генного регулирования у крупного рогатого скота.

Особенности липидного обмена у крупного рогатого скота. В отношении липидного метаболизма крупный рогатый скот представляет собой особую группу млекопитающих. Так, если у моногастричных животных состав жировых депо зависит от состава рациона, то у жвачных – в значительной степени обуславливается превращениями липидов в преджелудках [4]. Процесс пищеварения у жвачных сопровождается значительными затратами энергии на жевание и брожение в рубце с последующим образованием летучих жирных кислот (уксусной, пропионовой и масляной), которые и являются основными источниками энергии у крупного рогатого скота [5].

Также особенности пищеварения крупного рогатого скота связаны с наличием активной микрофлоры в преджелудках, в частности, в рубце, морфологический состав которой формируется к 10-недельному возрасту и может изменяться в зависимости от возраста и рациона [2, 4]. Микроорганизмы также принимают участие в сложных превращениях питательных веществ корма, в результате которых образуются вещества, в дальнейшем участвующие в обменных процессах организма, и, кроме того, обуславливают тот факт, что за их счет в кишечник липидов поступает больше, чем содержится в корме [6].

Любое резкое изменение режима кормления или состава рациона (особенно увеличение потребления концентрированных кормов) нарушают устоявшийся ферментативный процесс в преджелудках вследствие изменений состава микроорганизмов (вплоть до вымирания какого-то из видов), что приводит к серьезному нарушению процесса пищеварения [7]. В результате изменяется состав и повышается уровень синтеза летучих жирных кислот, избыток которых печень не в состоянии утилизировать, в связи с чем часть ЛЖК под воздействием ацетилкофермента А превращается в кетоновые тела, способствуя развитию специфического кетоза.

Особенности липидного метаболизма у лактирующих коров и его связь с молочной продуктивностью. Являясь частью репродуктивного цикла, лактация в значительной степени определяет направление обмена веществ в организме коровы, который в период ранней лактации носит катаболический характер и приводит к изменению содержания метаболитов липидного обмена в крови [8, 9].

Если в период глубокой стельности коров (сухостойный) их энергетические и пластические затраты определяются активным ростом плода, то вскоре после отела развивается состояние так называемой доминанты лактации, в течение которой обмен веществ в организме матери практически полностью подчинен процессу синтеза и секреции компонентов молока [10].

Перенаправление основных метаболических потоков на нужды лактации вызывает недостаток энергетических и пластических ресурсов для поддержания воспроизводительной функции животных [11]. Возникающий дефицит поначалу покрывается интенсивным использованием внутренних белковых и жировых резервов организма. Например, в начале лактации высокопродуктивная корова может расходовать из тканей тела более 300 г белка и до 2 кг жира в сутки [10]. Однако, в последствии

образовавшийся отрицательный энергетический баланс приводит к ряду существенных метаболических сдвигов в липидном обмене, определяющих последующую продуктивность и состояние здоровья [11-13].

В наиболее сложной ситуации оказываются коровы-первотелки, поскольку они представляют собой не полностью сформировавшихся животных, рост которых требует дополнительных ресурсов [11], а также высокопродуктивные коровы, [11]. Такие животные заболевают чаще всего в первый или второй лактационный цикл и требующие много времени для восстановления положительного энергетического баланса [12, 13].

Роль липидного обмена в формировании мясной продуктивности крупного рогатого скота. Наряду с белками, липиды являются распространенными компонентами мяса и мясопродуктов, и их содержание играет решающую роль в обеспечении желаемого ощущения при принятии мясной пищи, характерного вкуса, благоприятной текстуры, сочности и повышения эффективности приготовления данного продукта [15]. Увеличение или уменьшение количества жира в организме животного, происходящее за счет нарушения баланса синтеза и распада липидов, влияет на качество говядины, и, как следствие, на рентабельность данного вида мяса на рынке [15].

В связи с этим регулирование отложения жира, в частности, внутримышечного, является, с точки зрения селекционеров, одним из наиболее перспективных путей улучшения качества туш и увеличения объемов производства говядины [15, 16].

Гены липидного обмена. В племенном животноводстве оценка экономической ценности животных с выявлением и дальнейшим использованием лучших особей является одной из приоритетных задач [16]. Использование стратегий маркер-зависимой или геномной селекции, основанных на связи генных полиморфизмов по отдельности или в комплексе с важными хозяйственно-полезными признаками животных, представляется очень перспективным [17].

Жир, существующий в организме в четырех формах (подкожный, висцеральный, межмышечный и внутримышечный) [18], по своей природе является количественным признаком, который обусловлен сложным генотипом и определяется совокупным воздействием многих локусов [19].

В связи с актуальностью изучения липидного обмена как в молочном, так и в мясном скотоводстве, в течение длительного времени проводились исследования ассоциаций между простыми однонуклеотидными полиморфизмами (simple nucleotide polymorphisms, SNP) в генах, связанных с липидным обменом, и коммерчески важными признаками с целью использования этой информации в программах разведения [20-21]. Гены, кодирующие белки, непосредственно участвующие на разных этапах липидного обмена и их наиболее значимые полиморфизмы, суммированы в табл. 1.

Следует отметить, что многие гены липидного обмена также влияют на показатели воспроизводства животных [37, 39, 41, 49, 50]. Например, были проведены исследования, показавшие связь полиморфизмов гена лептина в большей степени с фертильностью коров, чем с их молокопродукцией – из пяти исследованных SNP каждый был в значительной степени связан с каким-либо аспектом репродукции: возрастом первого осеменения, количеством осеменений, возрастом первого отела, долей стельных коров через 100 дней после отела и межотельным интервалом [48, 49]. Прямое действие лептина на половые железы подтверждаются тем, что мРНК рецептора лептина обнаруживается в тканях яичников у многих видов животных, включая крупный рогатый скот [50]. Через рецепторы, экспрессируемые в гипоталамусе, коре и гиппокампе, лептин служит регулятором массы тела, накопления жира и системного метаболизма путем модуляции потребления энергии, утилизации глюкозы и чувствительности к инсулину [51].

Таким образом, исследование полиморфизмов гена лептина и его рецептора может способствовать развитию методов коррекции патологических состояний, связанных с нарушением жирового обмена, и, в частности, созданию животных с желательным проявлением фенотипических признаков [51].

Таблица 1. Гены и полиморфизмы с наибольшим влиянием на липидный обмен крупного рогатого скота

Ген	Кодируемый белок – функции	Значимые SNP
<i>GH</i>	Соматотропин (гормон роста) - постнатальное развитие организма и контроль углеводного, липидного и минерального обменов. Обладает лактогенным и жиромобилизующим действием [23].	g.2141C>G (L127V) Коровы черно-пестрой породы с генотипом LV гена GH имели высокие показатели жирномолочности, а с генотипом VV – наибольшие надои [24, 25].
<i>OLR1</i>	Рецептор окисленных липопротеинов низкой плотности – поглощает ЛПНП, вследствие чего может ослаблять метаболизм глюкозы и существенно влиять на метаболизм жиров в молочных железах и печени [26].	A8232C. У коров с генотипом AC наблюдались достоверно более высокие удои, выход белка и жира по сравнению с генотипом AA [26, 27].
<i>DGAT1</i>	Диацилглицерин-О-ацилтрансфераза - фермент, вовлеченный в метаболизм триацилглицеридов, кишечную абсорбцию жира, синтез липопротеинов, образование жировой ткани и формировании молочной железы [28].	F279Y влияет на синтез триглицеридов <i>in vitro</i> (Grisart et al., 2002). K232A (замена лизина на аланин) снижает содержание жира в молоке коров – особи с генотипами KK и KA, имели более жирное молоко по сравнению с генотипом AA [28-31].
<i>TG5</i>	Тиреоглобулин - гликопротеин, являющийся предшественником тиреоидных гормонов трийодтиронина (Т3) и тетрайодтиронина (Т4), оказывающих влияние на жировой обмен [33].	g.422C>T в 5' нетранслируемом регионе гена <i>TG</i> . Была обнаружена связь аллеля Т с лучшей молочной продуктивностью и качественным составом молока, а также с мраморностью мяса [23, 32, 34-36].
<i>LEP</i>	Лептин - полипептидный гормон, синтезируемый и секретируемый преимущественно в жировых клетках, оказывающий плеiotропное влияние на организм [37].	Были обнаружены связи полиморфизмов <i>LEP</i> с удоем и составом молока, а также с откормочными качествами крупного рогатого скота [23, 33, 36, 38-40].
<i>IGF1</i>	Инсулиноподобный фактор 1 (соматомедин С) – дифференциация клеток, эмбриогенез, рост, регуляция метаболизма [41].	C472T. Генотип BB был связан с более высоким весом при отъеме при меньшем потреблении корма на 1 кг живой массы [42]. Генотип AB положительно влиял на живую массу, вес охлажденной туши, удой, а также на вес мяса и сала, на содержание жира и белка в молоке [41, 42].
<i>FABP4</i>	4-й связывающий жирные кислоты белок – гидролиз липидов и внутриклеточное перемещение жирных кислот, через взаимодействие с гормоночувствительной липазой [43].	FABP4 MspA11. Была обнаружена связь данного SNP со свойствами туши, в частности с ее мраморностью и толщиной подкожного жира [43-45].
<i>SCD1</i>	Стеарил-КоА десатураза 1 – катализирует десатурацию пальмитиновой и стеариновой кислот с образованием мононенасыщенных жирных кислот (пальмитолеиновой и олеиновой) в адипоцитах млекопитающих [46].	rs41255693C>T (V293A). Коровы с генотипом CC и CT достоверно превосходили сверстниц с генотипом TT по удою, выходу молочного жира и белка [35, 44, 45]. У носителей аллеля С также наблюдались повышенные уровни липазы, холестерина и триглицеридов в сыворотке крови [47].

Перспективные направления в изучении липидного обмена крупного рогатого скота. Несмотря на накопившуюся к настоящему времени информацию о роли генетической составляющей в обмене жиров, поиски генных полиморфизмов, которые могли бы использоваться в качестве дополнительных маркеров липидного обмена, способствующих повышению точности геномного прогноза, продолжаются.

Например, интересны гены, кодирующие белки семейства сиртуинов (SIRT, от английского *sirtuins* или *Silent Information Regulator*), обладающих никотинамидадениндинуклеотидной (NAD⁺)-зависимой активностью деацетилазы или активностью аденозиндифосфат (АДФ)-рибозилтрансферазы [52]. У млекопитающих идентифицировано семь белков SIRT, отличающихся между собой тканевой и субклеточной локализацией, и выполняющих в клетке разнообразные функции, в частности, участвующие в репарации ДНК, регуляции клеточного цикла, метаболизме и процесса старения [52]. Гены сиртуина I класса (*SIRT1*, *SIRT2* и *SIRT3*), играют решающую роль в регуляции липидного обмена, клеточного роста и метаболизма, что позволяет рассматривать их в качестве потенциальных генов-кандидатов, влияющих на параметры тела животных [53]. Оценка экспрессии генов *SIRT1* и *SIRT3* у крупного рогатого скота показала их большое значение для контроля липидного метаболизма у данного вида животных – были выявлены высокие уровни экспрессии гена *SIRT1* в печени и жировой ткани, в связи с чем предполагается влияние этого гена на показатели роста животных и качества мяса [53, 54]. По некоторым данным, примерно 20% всех митохондриальных белков регулируются геном *SIRT3* [55]. Результаты экспериментов по снижению активности этого гена в клетках печени линии HerG2 показали подавление активности аденозинмонофосфат протеинкиназы (АМПК), что приводило к увеличению количества капель жира внутри клетки [56].

Эндогенная каннабиоидная система представляет собой часть центральной нервной системы, состоящую из эндоканнабиноидов, являющихся по своей природе эндогенными ретроградными нейромедиаторами на основе липидов, которые связываются с каннабиноидными рецепторами CB1, CB2, экспрессируемые в головном мозге и иммунной системе, соответственно, и их белками [57]. Данная система в настоящее время находится на этапе изучения, но предполагается ее влияние на различные физиологические процессы, включая фертильность, стельность, пре- и послеродовое развитие, активность иммунной системы, аппетит [58]. Исследования гена *CB1* крупного рогатого скота показали высокий уровень его экспрессии у высокопродуктивных быков, что позволяет предположить отрицательное влияние этого гена на липолиз [58].

Разведение крупного рогатого скота, устойчивого к развитию кетоза, является одной из прикладных задач скотоводства. В связи с этим, представляет интерес поиск генетических детерминант, формирующих тот или иной фенотип в отношении данного заболевания [59]. Недавние исследования показали влияние однонуклеотидной замены в экзоне 1 гена остеопонтина (*OPN*) с.495C>T на проявление данного заболевания у крупного рогатого скота – коровы с кетозом чаще всего имели генотип CC, в то время как у коров с генотипом TT частота кетоза была самой низкой [59]. В связи с этим, дальнейшее изучение данного аспекта липидного обмена, включающее дополнительную экспериментальную проработку как с точки зрения связи генотип–фенотип, так и молекулярных взаимодействий в клетке (например, экспрессионная активность генов в зависимости от аллельного варианта) представляется интересным и актуальным [60].

Заключение. Вышеизложенное позволяет заключить, что липидный обмен играет огромную роль в живом организме. Особенности анатомии, а также интенсивное хозяйственное использование коров, зачастую приводят к отрицательному энергетическому балансу с дальнейшим развитием кетоза, которому особенно подвержены высокопродуктивные особи.

В связи с этим, понимание физиологии липидного обмена, знание о возможных его нарушениях и изучение возможностей его регулирования, используя наиболее современные достижения молекулярной генетики, является актуальным. Особая значимость также заключается в том, что большинство из известных на сегодняшний день генов липидного обмена помимо обнаруженных связей с показателями молочной или мясной продуктивности прямо или косвенно влияют на фертильность коров, что немаловажно для воспроизводства стад. Таким образом, возможное использование генетических маркеров липидного обмена в скотоводстве будет способствовать отбору лучших животных как по молочности и мясным свойствам, так и по репродуктивному здоровью.

Также, необходимо отметить значимость изучения липидного обмена в фундаментальном аспекте. В частности, исследования на мясных животных вполне могут привести к новому пониманию регуляции обмена жиров и физиологии адипоцитов, что может быть в последствии использовано в разработках средств коррекции нарушений липидного обмена у человека, особенно у лиц с липодистрофией и ожирением.

Литература.

1. Сложенкина Д.А. Ранделин О.А. Суторма В.Б. Дорошенко // Разработка инновационных технологий производства животноводческого сырья и продуктов питания на основе современных биотехнологических методов: мат. междунар. науч.-практ. конф.; ГНУ НИИММП, ВолгГТУ. – Волгоград: ООО «СФЕРА», 2016. – С. 44-47.
2. Стацевич Л.Н. Патология липидного обмена/ Л.Н. Стацевич, О.С. Козлова; Новосибирский государственный аграрный университет, факультет ветеринарной медицины. – Новосибирск: И.Ц «Золотой колос», 2015. 134с.
3. Dodson M.V., Hausman G.J., Guan L., Du M., Rasmussen T.P., Poulos S.P., Mir P., Bergen W.G., Fernyhough M.E., McFarland D.C., Rhoads R.P., Soret B., Reecy J.M., Velleman S.G., Jiang Z. Lipid metabolism, adipocyte depot physiology and utilization of meat animals as experimental models for metabolic research. *Int J Biol Sci* 2010; 6(7):691-699. doi:10.7150/ijbs.6.691.
4. Кондратьева Е.А., Душкин Е.В. Особенности физиологического статуса и адаптации липидно-углеводного метаболизма у жвачных животных. Вестник орловского государственного аграрного университета. 2012. 1 (34). С. 94-98.
5. Чёрная Л. В. Особенности желудочного пищеварения у жвачных животных. Научное обозрение. Биологические науки. 2017. № 2. С. 153-156.
6. Лаптев Г.Ю., Йылдырым Е.А., Дунашев Т.П., Ильина Л.А., Тюрина Д.Г., Филиппова В.А., Бражник Е.А., Тарлавин Н.В., Дубровин А.В., Новикова Н.И., Большаков В.Н., Пономарева Е.С. Биоразнообразие и метаболические функции микробиома рубца у молочных коров в разные физиологические периоды. *Сельскохозяйственная биология*, 2021, том 56, 4, с. 619-640. doi: 10.15389/agrobiology.2021.4.619rus.
7. Grummer, R.R. Nutritional and management strategies for the prevention of fatty liver in dairy cattle. *Veterinary Journal*. – 2008. – Vol. 176. P. 10-20. DOI:10.1016/j.tvjl.2007.12.033.
8. Лебедев В.А., Лебедева И.Ю., Кузьмина Т.И., Шапиев И.Ш. Роль метаболических гормонов в регуляции функции яичников у коров. *Сельскохозяйственная биология*, 2005, 2: 14-22.
9. Wathes D.C., Fenwick M., Cheng Z. et al. Influence of negative energy balance on cyclicity and fertility in the high producing dairy cow. *Theriogenology*. 2007. Vol. 68(1). P. 232-241.
10. Душкин Е. Особенности адаптации липидного метаболизму жвачных. Ветеринария сельскохозяйственных животных. 2011. 03. С. 10-13.
11. Митяшова О.С., Гусев И.В., Лебедева И.Ю. Обмен веществ и репродуктивная функция в послеродовой период у коров-первотелок при введении им экстракта плаценты. *Сельскохозяйственная биология*. 2017. 52 (2). с. 323-330. doi: 10.15389/agrobiology.2017.2.323rus.
12. Востроилова Г.А., Шапошников И.Т., Бригадиров Ю.Н., Жуков М.С., Хохлова Н.А., Чусова Г.Г. Динамика углеводного и липидного обмена у коров с разным клиническим состоянием во время беременности. DOI: 10.32634/0869-8155-2023-370-5-22-26. *Аграрная наука*. 2023. 370(5). С. 22-26.

13. Wathes D.C. Mechanisms linking metabolic status and disease with reproductive outcome in the dairy cow. *Reprod. Domest. Anim.*, 2012, 47(4): 304-312. doi: 10.1111/j.1439-0531.2012.02090.x.
14. Wathes D.C., Clempson A.M., Pollott G.E. Associations between lipid metabolism and fertility in the dairy cow. *Reprod. Fertil. Dev.*, 2012, 25: 48-61. doi: 10.1071/RD12272.
15. Li C., Ozturk-Kerimoglu B., He L., Zhang M., Pan J., Liu Y., Zhang Y., Huang S., Wu Y., Jin G. Advanced lipidomics in the modern meat industry: quality traceability, processing requirement, and health concerns. *Front. Nutr.*, 2022. 9. C. 1-12.
16. Селионова М.И., Евстафьева Л.В., Коновалова Е.Н., Белая Е.В. Маркер-ассоциированная и геномная селекция мясного скота. *Тимирязевский биологический журнал*. 2023. № 2. Р. 37-48. doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-37-48.
17. Сермягин А.А., Гладырь Е.А., Харитонов С.Н., Ермилов А.Н., Стрекозов Н.И., Брем Г., Зиновьева Н.А. Полногеномный анализ ассоциаций с продуктивными и репродуктивными признаками у молочного скота в российской популяции голштинской породы. *Сельскохозяйственная биология*, 2015, 51 (2). с. 182-193. doi: 10.15389/agrobiology.2016.2.182rus.
18. Intermuscular and intramuscular adipose tissues: bad vs. good adipose tissues / G.J. Hausman, U. Basu, M. Du, M. Fernyhough-Culver, M.V. Dodson // *Adipocyte*. 2014. No. 3. P. 242-255.
19. Polineni P., Aragonda P., Xavier S.R., Furuta R., Adelson D.L. The bovine QTL viewer: a web accessible database of bovine quantitative trait loci. *BMC Bioinformatics* volume7, Article number: 283 (2006) doi:10.1186/1471-2105-7-283.
20. Зиновьева Н.А., Костюнина О.В., Гладырь Е.А., Банникова А.Д., Харзинова В.Р., Ларионова П.В., Шавырина К.М., Эрнст Л.К. Роль ДНК-маркеров признаков продуктивности сельскохозяйственных животных. *Зоотехния*. 2010. №1. С.8-10.
21. Ларионова П. В. Разработка систем анализа и изучение полиморфизма некоторых ДНК-маркеров липидного обмена крупного рогатого скота / П. В. Ларионова, М. Гутчер, Н. А. Зиновьева // *Биотехнология в мире животных и растений*. – Бишкек, 2005. – С. 174-177.
22. Бексеитов Т. К., Абельдинов Р. Б., Гончаренко Г. М., Мукатаева Ж. М. Э 41 Экспрессия генов белкового и липидного обмена молочного скота северо-востока Казахстана: монография / Т. К. Бексеитов и др. - Павлодар: Кереку, 201. - 140 с. 2017.
23. Тюлькин С.В., Ахметов Т.М., Валиуллина Э.Ф., Вафин Р.Р. Полиморфизм по генам соматотропина, пролактина, лептина, тиреоглобулина быков-производителей. *Вавиловский журнал генетики и селекции*, 2012, Том 16, № 4/2.
24. Шайдуллин Р.Р., Загидуллин Л.Р., Ахметов Т.М., Халилова Г.Х. Оценка молочной продуктивности холмогорских коров с аллельными вариантами генов пролактина и соматотропина. *Аграрный научный журнал*. 2022. № 3. С. 75–78. doi: 10.28983/asj.y2022i3pp75-78.
25. Gerasimov N.P., Dzhulamanov K.M., Lebedev S.V., Kolpakov V.I. Effect of IGF-1 C472T, GH C2141G, and GHR T914A polymorphisms on growth performance and feed efficiency in young Kazakh white-headed cattle, *Veterinary World*. 2023. 16(8): 1584–1592. DOI: 10.14202/vetworld.2023.1584-1592.
26. Kowalewska-Łuczak I., Czerniawska-Piątkowska E. Polymorphism in the OLR1 gene and functional traits of dairy cattle. *Veterinarni Arhiv* 88 (2), 171-177, 2018. DOI: 10.24099/vet.arhiv.170228.
27. Khatib H., Leonard S.D., Schutzkus V., Luo W., Chang Y.M. Association of the OLR1 Gene with Milk Composition in Holstein Dairy Cattle. *J Dairy Sci*. 2006. 89(5):1753-60. DOI: 10.3168/jds.S0022-0302(06)72243-3.
28. Grisart B., Coppieters W., Farnir F., Karim L., Ford C., Berzi P., Cambizano N., Mni M., Reid S., Spelman R., Georges M. Positional candidate cloning of a QTL in dairy cattle: identification of a missense mutation in the bovine DGAT1 gene with major effect on milk yield and composition. *Genome research*. 2002. 12 (2), P. 222-231.
29. Позовникова М.В., Тулинова О.В., Сердюк Г.Н., Митрофанова О.В. Связь полиморфизма гена DGAT1 с хозяйственно полезными признаками коров. *Молочное и мясное скотоводство*. 2017. №8. С. 9-12.
30. Зарипов О.Г. Отраднов П.И., Лашнева И.А., Сермягин А.А. Влияние факторов среды и полиморфизма гена DGAT1 на изменчивость признаков молочной продуктивности и профиль жирных кислот молока голштинизированных черно-пестрых коров. *Journal of Agriculture and Environment*. 2024. № 1 (41). DOI: <https://doi.org/10.23649/JAE.2024.41.8>.
31. Михалюк А.Н. Влияние гена-маркера жирномолочности диацилглицерол о-ацилтрансферазы 1 (DGAT1) на жирно-кислотный состав и органолептические свойства

образцов масла сливочного, выработанного из молока коров отечественной селекции. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Agrarian series*, 2022, vol. 60, no. 2, pp. 213–222. <https://doi.org/10.29235/1817-7204-2022-60-2-213-222>.

32. Зиннатова Ф.Ф., Зиннатов Ф.Ф. Роль генов липидного обмена (DGAT1, TG5) в улучшении хозяйственно-полезных признаков крупного рогатого скота. *Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н. Э. Баумана*. 2014. С. 164-168.

33. Sedykh T.A., L.A. Kalashnikova, I.V. Gusev, I.Yu. Pavlova, R.S. Gizatullin1, I.Yu. Dolmatova. (2016). Influence of TG5 and LEP gene polymorphism on quantitative and qualitative meat composition in beef calves. *Iraqi Journal of Veterinary Sciences*, 30 (2):41-48. DOI:10.33899/ijvs.2016.121382.

34. Лемякин А.Д., Сабетова К.Д., Чаицкий А.А., Щеголев П.О., Баданина Л.С. Исследование полиморфизма гена тиреоглобулина у коров костромской и черно-пестрой пород Костромской области. *Аграрная наука*. 2024. (1):52-59. <https://doi.org/10.32634/0869-8155-2024-378-1-52-59>.

35. Anwar S., Putra A.C., Wulandari A.S., Agung P.P., Putra W.P.B. and Said S. Genetic polymorphism analysis of 5' untranslated region of thyroglobulin gene in Bali cattle (*Bos javanicus*) from three different regions of Indonesia. *J. Indonesian Trop. Anim. Agric.* 2017. 42(3):175-184. DOI: 10.14710/jitaa.42.3.175-184.

36. Зиннатов Ф.Ф., Якупов Т.Р., Зиннатова Ф.Ф., Файзрахманов Р.Н., Хисамов Р.Р., Харисова Ч.А., Овсянников А.П. Применение ДНК-технологий в тестировании коров голштинской породы по генам TG5, SCD1 и LEP для повышения эффективности производства молока. *Ученые записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана* [2 т.254, 2023 года](#). с. 108-114. DOI: 10.31588/2413_4201_1883_2_254_108

37. Williams G.L., Amstalden M., Garcia M.R., Stanko R.L., Nizielski S.E., Morrison C.D., Keisler D.H. Leptin and its role in the central regulation of reproduction in cattle. *Domest Anim Endocrinol.* 2002. 23(1-2):339-49. DOI: 10.1016/S0739-7240(02)00169-8.

38. Герасимов Н.П., Колпаков В.И., Джуламанов К.М., Лапшина А.А. Влияние однонуклеотидных полиморфизмов LEP C528T и LEP C73T гена лептина на оценку качества туш и выход мясных отрубов у коров и тёлочек абердин-ангусской породы. *Животноводство и кормопроизводство* 2020 Т. 103 № 4. С. 96-108.

39. Clempson A.M., Pollott G. E., Brickell J. S., Bourne N. E., Munce N. and Wathes D. C. Evidence that leptin genotype is associated with fertility, growth, and milk production in Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 94: 3618–3628. doi: 10.3168/jds.2010-3626.

40. Giblin L., Butler S.T., Kearney B.M., Waters S.M., Berry D.P. Associations between leptin polymorphisms and performance traits in Holstein-Friesian dairy cattle. *Advances in Animal Biosciences*. 2010. 1(01). DOI: [10.1017/S2040470010003584](https://doi.org/10.1017/S2040470010003584).

41. Fortes M.R.S., Li Y., Collis E., Zhang Y., Hawken R.J.. The IGF1 pathway genes and their association with age of puberty in cattle. 2012. *Animal Genetics* 44(1): 91–95. doi: 10.1111/j.1365-2052.2012.02367.x

42. Siadkowska E., Zwierzchowski L., Oprządek J., Strzałkowska N., Bagnicka E., Krzyżewski J. Effect of polymorphism in IGF-1 gene on production traits in Polish Holstein-Friesian cattle. *Animal Science Papers and Reports* vol. 24 (2006) no. 3, 225-237.

43. Ayres D.R., Souza F.R.P., Mercadante M.E.Z., Fonseca L.F.S., Tonhati H., Cyrillo J.N.S.G, Bonilha S.F.M. and Albuquerque L.G. Evaluation of TFAM and FABP4 gene polymorphisms in three lines of Nellore cattle selected for growth. *Genetics and Molecular Research*. 2010. 9 (4): 2050-2059. DOI 10.4238/vol9-4gmr850.

44. Hoashi S., Hinenoya T., Tanaka A., Ohsaki H., Sasazaki S., Taniguchi M., Oyama K., Mukai F., Mannen H. Association between fatty acid compositions and genotypes of FABP4 and LXR-alpha in Japanese Black cattle. *BMC Genetics*. 2008. 9:84. 1-7. DOI:10.1186/1471-2156-9-84.

45. Амерханов Х.А., Клименко А.И., Шевхужев А.Ф., Дубовскова М.П., Каниболоцкая А.А. Полиморфизм генов SCD и FABP4 у мясного скота калмыцкой породы. *Молочное и мясное скотоводство*. 2023. 4. 9-13. DOI: [10.33943/MMS.2023.69.77.002](https://doi.org/10.33943/MMS.2023.69.77.002).

46. Позовникова М.В., Сердюк Г.Н., Тулинова О.В., Терлецкий В.П., Дементьева Н.В., Митрофанова О.В. Связь полиморфных вариантов гена стеарил-КоА-дегидрогеназа (SCD1) с хозяйственно ценными признаками в российской популяции коров айрширской породы. *Сельскохозяйственная биология*, 2017, том 52, 6, с. 1139-1147. doi: 10.15389/agrobiology.2017.6.1139rus.

47. Сафина Н. Ю., Шакиров Ш. К., Фаттахова З. Ф., Гайнутдинова Э. Р. Биохимические показатели липидного обмена и качественный состав молока коров с разными генотипами стеарил-КоА десатуразы (SCD1). Ветеринария, зоотехния и биотехнология. 2020, № 3. С. 94-100.
48. Ламара М., Загидуллин Л.Р., Ахметов Т.М., Шайдуллин Р.Р., Тюлькин С.В. Влияние генов липидного обмена и возраста первого отёла на молочную продуктивность коров татарстанского типа. Агробiotехнологии и цифровое земледелие. 2022. 1(5). С. 52-57. <https://doi.org/10.12737/2782-490X-2023-52-57>.
49. Clempson A. M., Pollott G. E., Brickell J. S., Bourne N. E., Munce N., Wathes D. C. Evidence that leptin genotype is associated with fertility, growth, and milk production in Holstein cows. J. Dairy Sci. 2011. 94: 3618–3628. doi: 10.3168/jds.2010-3626.
50. Spicer L.J. Leptin: a possible metabolic signal affecting reproduction. Domestic Animal Endocrinology. 2001. 21(4):251-70. DOI: [10.1016/S0739-7240\(01\)00120-5](https://doi.org/10.1016/S0739-7240(01)00120-5).
51. Алипкина С.И., Налобин Д.С., Галиакберова А.А., Трошев Д.В., Краснов М.С., Богуславский Д.В., Глазко Т.Т., Глазко В.И., Косовский Г.Ю. Лептин и его рецептор в норме и при патологии. Успехи современной биологии, 2019, Т. 139, № 4, стр. 352-364. DOI: 10.1134/S0042132419040033.
52. Чаулин А.М., Григорьева Ю.В. Сиртуины и сосудистое старение. Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2020. – № 12. – С. 49-54. DOI: 10.17513/mjpf.13159.
53. Jin Y., Yang Q., Gao J., Tang Q., Duan B., Yu T., Qi X., Liu J., Wang R., Dang R., Lei C., Chen H., Lan X. Detection of Insertions/Deletions Within SIRT1, SIRT2 and SIRT3 Genes and Their Associations with Body Measurement Traits in Cattle. Biochemical Genetics. 2018. 56(6). 663–676. DOI:10.1007/s10528-018-9868-3.
54. Bovine sirtuins: Initial characterization and expression of sirtuins 1 and 3 in liver, muscle, and adipose tissue / Y. Ghinis-Hozumi, A. González-Gallardo, L. González-Dávalos, A. Antaramian, F. Villarroya, A. Shimada, A. Varela-Echavarría, O. Mora // Journal of Animal Science. 2011. Vol. 89. Issue 8. P. 2529-2536.
55. Русакова Е.А., Косян Д.Б., Мирошников С.А. SIRT3, SIRT1 как потенциальные гены-кандидаты регуляции липидного обмена у крупного рогатого скота (обзор). Животноводство и кормопроизводство 2018 Том 101 № 4.
56. Shi T., Fan G.Q., Xiao S.D. SIRT3 reduces lipid accumulation via AMPK activation in human hepatic cells // J. Dig. Dis. 2010. No. 11. P. 55-62.
57. Liu R., Liu X., Bai X., Xiao C., Dong Y. A Study of the Regulatory Mechanism of the CB1/PPARγ2/PLIN1/HSL Pathway for Fat Metabolism in Cattle. Front. Genet., 04 May 2021 Sec. Livestock Genomics Volume 12 - 2021 | <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.631187>.
58. Devane, W. A., Dysarz, F. A., Johnson, M. R., Melvin, L. S., and Howlett, A. C. (1988). Determination and characterization of a cannabinoid receptor in rat brain. J. Mol. Pharmacol. 34, 605–613.
59. Bauer E.A., Kułaj D., Sawicki S., Pokorska J. Gene association analysis of an osteopontin polymorphism and ketosis resistance in dairy cattle. Sci Rep 13, 21539 (2023). <https://doi.org/10.1038/s41598-023-48771-5>.
60. Соколова О. В., Бытов М. В., Белоусов А. И., Безбородова Н. А., Зубарева В. Д., Мартынов Н. А., Зайцева О. С., Шкуратова И. А. Генетическая предрасположенность к кетозу у крупного рогатого скота: современное состояние. Генетика, 2023, Т. 59, № 3, стр. 294-307. DOI: 10.31857/S0016675823030116.

УДК 636.082.2

BLUP-модели в селекции сельскохозяйственных животных: теория и практика

Отрадных П.И.

ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Аннотация. В представленной обзорной статье рассматривается методология BLUP (Best Linear Unbiased Prediction), широко применяемая в селекции за рубежом и внедряемая в России для повышения точности оценки племенной ценности. Излагаются теоретические основы метода BLUP, основанного на использовании смешанных статистических моделей для разделения влияния фиксированных и случайных факторов на изменчивость количественных признаков. Описываются преимущества BLUP, такие, как высокая точность оценок племенной ценности относительно фенотипических значений, учет различных источников изменчивости, возможность одновременной оценки большого количества особей. Рассматриваются модификации BLUP, использующие геномную информацию: GBLUP, ssGBLUP и wssGBLUP. GBLUP (Genomic BLUP) включает в модель матрицу геномного сходства между особями, что позволяет учесть эффекты большого числа небольших по индивидуальному вкладу SNP. ssGBLUP (Single-Step Genomic BLUP) объединяет традиционный подход к учёту сходства особей через родословную и геномные данные в единой модели. wssGBLUP (Weighted Single-Step Genomic BLUP) дополнительно учитывает эффект каждого генетического маркера. Эти модификации BLUP позволяют повысить точность оценок племенной ценности, проводить ранний прогноз племенной ценности по геномным данным и нивелировать влияние ошибок в родословных. В общем виде приводится математический аппарат, используемый для вычислений в рамках методологии BLUP и ее модификаций, приводится пример составления основных матричных элементов уравнения. В заключении отмечается, что методология BLUP и ее геномные модификации являются мощным инструментом селекции, способствующим ускорению генетического прогресса путем точной оценки племенной ценности. Ее внедрение в селекционную практику представляет актуальную задачу для повышения эффективности разведения сельскохозяйственных животных и растений.

Ключевые слова: оценка племенной ценности, геномная оценка, BLUP, GBLUP, ssGBLUP, wssGBLUP, биометрические модели.

Для цитирования: Отрадных П.И. BLUP-модели в селекции сельскохозяйственных животных: теория и практика // Успехи наук о животных. 2024. № 1. С. 52—70.

BLUP models in livestock breeding: theory and practice

P.I. Otradnov

L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Abstract. In the presented review article, BLUP (Best Linear Unbiased Prediction) methodology widely used in breeding abroad and being implemented in Russia to improve the accuracy of breeding value estimation is considered. The theoretical foundations of the BLUP method based on the use of mixed statistical models to separate the influence of fixed and random factors on trait variability are outlined. The advantages of BLUP are described, such as high accuracy of estimates, accounting for various sources of variability, and the ability to simultaneously evaluate a large number of animals. Modifications of BLUP using genomic information are considered: GBLUP, ssGBLUP, and wssGBLUP. GBLUP (Genomic BLUP) includes genomic relationships between individuals, which allows accounting for the effects of a large number of small-effect SNPs in the model. ssGBLUP (Single-Step Genomic BLUP) combines the traditional approach of accounting for similarity between individuals through pedigree and genomic data in a single model. wssGBLUP (Weighted Single-Step Genomic BLUP) additionally accounts for the effect of each genetic marker. These modifications of BLUP allow improving the accuracy of breeding value estimates, conducting early prediction of breeding value based on genomic data, and mitigating the influence of pedigree errors. The mathematical apparatus used for calculations within the BLUP methodology and its modifications is presented in general form, with an example of constructing the main matrix elements of the equation. In conclusion, it is noted that the BLUP methodology and its genomic modifications are powerful tools for breeding, contributing to the acceleration of genetic progress through accurate breeding values estimation. Its implementation in breeding practice is a relevant task for improving the efficiency of breeding agricultural animals and plants.

Keywords: breeding value estimation, genomic evaluation, BLUP, GBLUP, ssGBLUP, wssGBLUP, biometric models

For citation: Otradnov P.I. BLUP models in livestock breeding: theory and practice. Ernst Journal of Animal Science. 2024. 1: 52—70. Russian.

Селекция животных и растений является важной областью сельского хозяйства, обеспечивающей продовольственную безопасность страны. Главным аспектом повышения эффективности селекции в животноводстве является точность оценки племенной ценности производителей и маток [1]. Наиболее распространенным и признанным методом в этой области является наилучший линейный несмещённый прогноз, или BLUP (Best Linear Unbiased Prediction) [2, 3, 4]. Эта методология позволяет получать оценки племенной ценности животных, не искаженные влиянием факторов внешней среды.

Методология BLUP, разработанная в конце 1940-х годов Ч. Хендерсоном [5], основана на составлении статистических моделей смешанного типа, которые учитывают как фиксированные, так и случайные факторы, влияющие на изменчивость изучаемого признака. Это позволяет более точно оценивать генетическую составляющую изменчивости и индивидуальную племенную ценность особей в сравнении с традиционными методами, такими как метод «дочери-матери» или метод «дочери-сверстницы».

Стоит отметить, что изначально эта методология была представлена как способ оценки влияния исключительно средовых эффектов и лишь позднее была доработана для оценки племенной ценности [6, 7]. В качестве наиболее значимых предшественников принято выделять В. Е. Альтшулера и Н.П. Суханова, разработавших в 1935 г. подход к оценке племенной ценности, учитывавшую как продуктивность потомков оцениваемого производителя, так и ранее полученные оценки для предков. Сравнение продуктивности потомков со сверстниками, а также учёт племенной ценности родителей позволяли получать оценки племенной ценности с достаточно высокой для того времени достоверностью, однако перспективные на тот момент разработки не были востребованы [2].

Наилучший линейный несмещённый прогноз, будучи разработанным в конце 40-х – начале 50-х годов XX века, получил название, под которым он известен в настоящее время, только в начале 60-х. Использование родословной в расчётах было предложено примерно в это же время, что и термин «Animal Model», однако ограниченность в вычислительной мощности компьютеров препятствовала внедрению этого подхода в практику до конца 1980-х [3].

Следующим значимым скачком в развитии методологии являлась разработка подходов по интеграции геномной информации в модель. Этот подход разрабатывался с 2001 года [4], был описан ВанРаденом в 2008 году, он же впервые ввёл термин GBLUP (геномный BLUP) [5]. Им же был предложен способ получения специфичной для каждого SNP-маркера оценки. В 2009-2010 годах Aguilar и соавт. предложили модификацию матрицы родства в BLUP Animal Model, делающую возможным одновременный учёт результатов генотипирования и родословной исследуемых животных. Методология получила название single-step GBLUP (одношаговый GBLUP) [6].

BLUP (наилучший линейный несмещённый прогноз) широко применяется в различных отраслях сельского хозяйства как в животноводстве, так и в растениеводстве, как на локальном, так и на международном уровнях [12, 13, 14, 15, 16]. Этот метод позволяет повысить эффективность селекционной работы за счет более точной оценки генетического потенциала особей, что в конечном итоге ведет к увеличению темпов генетического прогресса, на практике выражающегося в росте продуктивности поголовья.

В данной обзорной статье будут рассмотрены теоретические основы методологии BLUP, ее модификаций. Будут проанализированы преимущества и ограничения данного подхода, рассмотрены примеры применения.

Таким образом, цель настоящей работы – проанализировать и обобщить основные подходы в рамках методологии BLUP, а также наглядно продемонстрировать расчёт ключевых матриц, задействованных на различных этапах математического моделирования.

Научная новизна заключается в обобщении и формализации ключевых различий между модификациями методологии BLUP, связанными с использованием геномной информации. Также были подробно и с приведением примеров рассмотрены элементы математического моделирования, являющиеся базовыми для методологии в целом.

Суть метода BLUP. BLUP – это метод оценки племенной ценности, основой которого является статистический расчёт эффекта совокупности факторов, влияющих на изменчивость оцениваемого количественного признака. Для проведения подобной оценки составляется статистическая модель. Эта модель представляет собой уравнение, учитывающее характер изменчивости оцениваемого признака, обусловленный переменными, включенными в нее [17, 18].

Переменные, учитываемые в модели BLUP, подразделяются на категориальные переменные, также называемые факторами, и коварианты. Категориальные переменные – это переменные, по которым можно производить кластеризацию наблюдений. К подобным переменным относятся факторы группировки животных в рамках технологического процесса, налаженного в хозяйстве: стадо, ферма, автоматизированная кормовая станция. Эффект подобных переменных обычно оценивают как поправку к популяционной константе, представляющей собой усредненное значение оцениваемого признака. Поправка может принимать как положительные, так и отрицательные значения, в зависимости от структуры выборки. Влияние категориальных переменных, как правило, не может быть описано линейной закономерностью. К примеру, увеличение или уменьшение номера стада в рамках одного хозяйства само по себе не может оказывать влияния на молочную продуктивность. Оценка его влияния в данном случае будет интерпретироваться, как генерализированный эффект всей совокупности условий среды (паратипа), в которой находились животные, сгруппированные в этом стаде, отличающий продуктивность животных в этом стаде от продуктивности всего хозяйства в целом, оцениваемой как популяционная константа. Коварианты – это измеримые переменные, которые взаимосвязаны с оцениваемым количественным признаком и в той или иной степени влияют на его изменчивость [19, 20]. Это могут быть эффекты содержащейся в разных дозировках кормовой добавки, эффект живой массы, эффект возраста первого осеменения или возраста первого отёла. Например, очевидно, что, при прочих равных условиях, увеличение продолжительности лактации у коровы, как правило, будет сопровождаться увеличением удоя за лактацию. Выявление подобных источников изменчивости и оценка их влияния позволяет нивелировать все отклонения в исследуемой выборке, сформированные ответом организма каждого животного на условия среды, позволив обнаружить изменчивость, обусловленную индивидуальным эффектом животного [21, 22]. Эффект животного также представляется, как категориальная переменная или фактор, в котором уровнем фактора выступает идентификатор животного. Этот эффект интерпретируется как оценка племенной ценности индивида и точно так же как и оценки других эффектов, может принимать положительные и отрицательные значения. Племенная ценность, таким образом, представляет собой рассчитанную на основании ряда источников информации о животном статистическую величину, прогнозирующую, насколько в среднем потомство этой особи будет лучше либо хуже сверстников с точки зрения наследуемости [23]. Это справедливо как для BLUP Animal Model («Модель животного»), так и для BLUP Sire Model («Модель производителя»), с тем лишь отличием, что в Animal Model эффект «животное» имеет иерархическую структуру, достигаемую за счёт родственных связей особей, а в Sire Model эта иерархия не включает уровень потомков оцениваемых

производителей, группируя их собственную продуктивность в один кластер по принципу происхождения.

В матричном виде уравнение BLUP имеет следующее общее представление:

$$y = Xb + Za + e,$$

где: y – вектор наблюдаемых значений количественного признака, по которому производится оценка животных (размерность $n \times 1$, где n – количество наблюдений), X – матрица дизайна (плана) фиксированных эффектов (размерность $n \times r$, где r – количество фиксированных эффектов в модели), Z – матрица дизайна (плана) рандомизированных эффектов (размерность $n \times q$, где q – количество рандомизированных эффектов в модели), b – вектор оценок фиксированных эффектов (размерность $r \times 1$), a – вектор оценок рандомизированных эффектов (размерность $q \times 1$), e – вектор остатков, обусловленных неучтенными факторами модели (размерность $q \times 1$).

Матрица X определяет линейную комбинацию эффектов, воздействие которых на разнообразие признака в рамках исследования принято, как фиксированное. Фиксированные эффекты могут быть представлены как категориальными переменными, так и ковариантами. Число столбцов r в матрице X определяется как число уровней каждого фиксированного эффекта, представленного как фактор, в совокупности с числом фиксированных ковариант. Каждый столбец, соответствующий уровню фиксированного фактора, является индикатором присутствия наблюдений внутри уровня. Таким образом, значения столбца могут принимать два значения – 0 и 1, где 0 означает, что наблюдение не относится к этому уровню фактора, а 1 – относится.

Рассмотрим пример составления матрицы X , включающей как категориальную переменную, так и коварианту.

Таблица 1. Исходный массив данных

Идентификатор животного	Живая масса (оцениваемый признак)	Пол (категориальная переменная)	Возраст, дн. (коварианта)	Идентификатор предка (мать)	Идентификатор предка (отец)
1	120	Женский	142	1_м	1_о
2	140	Мужской	155	1_м	2_о
3	110	Женский	146	2_м	1_о
4	140	Мужской	147	2_м	2_о

Так, в первом столбце представлено $n = 4$ наблюдения, во втором столбце – значения оцениваемого признака у каждой особи, в третьем представлено распределение n наблюдений по 2 категориям фактора «Пол» (категории переменной «пол» представляют собой два уровня: «Мужской» и «Женский»), в четвертом столбце представлена коварианта «Возраст», значения которой варьируют от 142 до 155 дней, в пятом столбце – идентификатор материнского предка каждого животного, который может быть рассмотрен, как категориальная переменная с 2 уровнями, содержащими по два наблюдения, наконец, шестой столбец отображает идентификатор отцовского предка, который также рассматривается, как категориальная переменная с 2 уровнями.

Определение эффектов модели как фиксированных или рандомизированных зависит от теоретической базы исследования, а также контекста исследуемой проблематики. Например, если специфический фактор является контролируемым, его можно рассматривать как фиксированный. Таким образом, вопрос о природе эффектов (фиксированных или рандомизированных) в анализе данных остается не только методологически, но и теоретически обусловленным – основанным на целях исследования и интерпретации результатов.

Акцентируя внимание на методологии, следует формализовать математический аппарат, используемый для решения статистических моделей.

Метод наименьших квадратов (Модель фиксированного эффекта). Простейшая однофакторная модель фиксированного эффекта, в частном случае имеющая вид:

$$y_{ij} = \mu + A_i + e_{ij},$$

где: y – наблюдаемое значение признака, A – фиксированный эффект, e – эффект остатков,

в матричном виде она может быть представлена, как:

$$y = Xb + e$$

причем стоит отметить, что в этом виде могут быть представлены как однофакторные модели фиксированного эффекта, так и оценивающие влияние более, чем одного фактора.

Решение подобных моделей проводится методом наименьших квадратов (LS, Least Squares, МНК) следующим образом:

$$X'R^{-1}X * \hat{b} = X'R^{-1}y$$

где: $R = I\sigma_e^2$, где I – единичная диагональная матрица размером $n \times n$ (где n – количество наблюдений в массиве), σ_e^2 – остаточная дисперсия, X' – транспонированная матрица X , $\hat{b}$ – вектор значений (оценок) фиксированных эффектов, y – вектор наблюдаемых значений исследуемого признака.

Основным допущением подобных моделей является то, что остаточная дисперсия должна стремиться к нулю, в связи с чем решение может быть редуцировано до вида:

$$X'X * \hat{b} = X'y$$

где: $X'X$ – ковариационная матрица фиксированных эффектов, $X'y$ – матрица, демонстрирующая характер взаимодействия наблюдаемых значений с фиксированными эффектами. Так, если фиксированный эффект представлен категориальной переменной, то эта матрица будет представлена суммарными значениями признака в уровне фактора; в случае с ковариантой, значение будет представлено ковариансами $cov(X, y)$. Если же фиксированные эффекты представлены как категориальными переменными, так и ковариантами, то матрица $X'y$ будет представлена и тем, и другим. Из представленного МНК-уравнения следует, что

$$\hat{b} = (X'X)^{-1} * X'y$$

где: $(X'X)^{-1}$ – обратная матрица $X'X$.

Матрица X для примера, представленного в таблице 1, таким образом, будет иметь размерность 4×3

	Пол		Возраст	
	Ж	М		
$X =$	1	0	142	Особь 1
	0	1	155	Особь 2
	1	0	146	Особь 3
	0	1	147	Особь 4

С целью получения картины отклонений от популяционной константы, матрицу также можно модифицировать, добавив столбец соответствующего эффекта:

	Популяционная константа	Пол		Возраст	
		Ж	М		
$X =$	1	1	0	142	Особь 1
	1	0	1	155	Особь 2
	1	1	0	146	Особь 3
	1	0	1	147	Особь 4

Вектор b , исходя из структуры матрицы X , представляет собой совокупность оценок каждого уровня фиксированного эффекта, представленного категориальной переменной, а также коэффициентов регрессии, являющихся оценками для каждого фиксированного эффекта, представленного ковариантой:

$$\begin{array}{l} \text{Популяционная константа} \\ \text{Мужской пол} \\ \text{Женский пол} \\ \text{Возраст} \end{array} \left| \begin{array}{c} \mu \\ \alpha_1 \\ \alpha_2 \\ \beta \end{array} \right|$$

Таким образом, в рамках представленного в качестве примера массива данных, уравнение метода наименьших квадратов будет иметь вид:

$$\begin{array}{cccccc} y & & & X & & b \\ 120 & 1 & 1 & 0 & 142 & \mu \\ 140 & 1 & 0 & 1 & 155 & \alpha_1 \\ 110 & 1 & 1 & 0 & 146 & \alpha_2 \\ 140 & 1 & 0 & 1 & 147 & \beta \end{array}$$

Решение уравнения наименьших квадратов будет иметь вид:

$$\hat{b} = \begin{pmatrix} \hat{\mu} \\ \alpha_1 \\ \alpha_2 \\ \beta \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 4 & 2 & 2 & 590 \\ 2 & 2 & 0 & 288 \\ 2 & 0 & 2 & 302 \\ 590 & 288 & 302 & 87114 \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} 510 \\ 230 \\ 280 \\ 75380 \end{pmatrix} *$$

Так, диагональ матрицы $X'X$ демонстрирует количество записей в каждом уровне категориальной переменной «Пол», а также сумму квадратов значений коварианты «Возраст». Первая строка и столбец представляют совокупные значения для всей выборки и соответствуют эффекту «Популяционная константа». Внедиагональные элементы демонстрируют суммарные значения коварианты «Возраст» в каждом уровне фактора «Пол».

Вектор $X'y$ связывает матрицу дизайна (плана) фиксированных эффектов X и вектор наблюдаемых значений y . В векторе $X'y$, получившемся в нашем примере, первые три члена отражают сумму наблюдаемых значений в популяции (первый член), а также каждом уровне категориальной переменной «пол», а четвертый член – сумму произведений каждого значений коварианты и каждого наблюдаемого значения.

Вектор оценочных значений эффектов, таким образом, будет иметь вид:

$$\hat{b} = \begin{pmatrix} \hat{\mu} \\ \alpha_1 \\ \alpha_2 \\ \beta \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 136,664 \\ 50,285 \\ 78,813 \\ -0,500 \end{pmatrix}$$

То есть, в данном случае оценочное значение популяционной константы (μ) составляет 136,664 кг, оценка эффекта «Женский пол» $\alpha_1 = +50,285$ кг, «Мужской пол» $\alpha_2 = +78,813$ кг. Регрессионная поправка живой массы на возраст в сутках оценивается, как $\beta = -0,5$ кг/сут.

Оценка остатков модели предполагает сравнение значений, получаемых на основе оценок эффектов с соответствующими наблюдаемыми значениями (таблица 2). Расчёт значений на основе оценок эффектов также называют прогнозом.

Таблица 2. Оценка остатков модели

Идентификатор животного	Наблюдаемое значение признака (Живая масса, кг)	Оценочное (прогнозируемое) значение признака (Живая масса, кг)	Остаток, кг	Остаток (доля от наблюдаемого значения, %)
1	120,00	115,95	-4,05	0,03
2	140,00	137,98	-2,02	0,01
3	110,00	113,95	3,95	0,04
4	140,00	141,98	1,98	0,01
Биометрические параметры массивов				
Дисперсия	225,00	212,13	12,87	0,06

Таким образом, доля остаточного значения относительно наблюдаемого составляла 0,01...0,04, а в целом по модели необъясненная изменчивость признака составляла около 6%.

В рассмотренном случае в модель были включены эффекты «Пол» и «Живая масса», элиминировавшие, по сути, влияние этих эффектов. Полученные остатки демонстрируют влияние эффектов, которые не были включены в модель, причем в данном случае в это множество также входят и генетические эффекты (происхождение и собственная племенная ценность). Таким образом, с рядом оговорок, остаток модели МНК может быть интерпретирован, как оценка племенной ценности животного, однако, он не является ей в полной мере. Иначе говоря, в рамках данной модели допустимо утверждение, что остаточная изменчивость, не объясненная моделью, содержит в себе изменчивость, объясняемую генетической составляющей, однако оценить эту составляющую, исходя из рассматриваемой модели, невозможно. Также стоит отметить, что этот метод не позволяет учесть степень родства животных между собой, что также накладывает ограничения на возможность оценки изменчивости признака, обусловленной влиянием эффектов, считающихся генетическими в рамках модели. Это означает, что использование МНК оправдано при оценке фиксированных (систематически действующих) эффектов, таких, как коварианты и категориальные переменные, через которые кодируются агрегатные условия среды, однако он практически непригоден для оценки случайных генетических факторов.

Метод ограниченного максимального правдоподобия (Смешанная модель). В контексте анализа эффектов смешанных моделей, принятие решения о характере эффекта (фиксированный или рандомизированный), как правило, связано с целями оценки генетической изменчивости наряду с учётом различий между индивидами в выборке (собственно, оценок племенной ценности). Специфика исследований генетических факторов в области разведения сельскохозяйственных животных побуждает рассматривать эффект «животное», включающий как индивидуальные различия между особями, так и родственные взаимосвязи между ними, как рандомизированный, ввиду необходимости установления доли влияния агрегатной генетической компоненты на исследуемые признаки [24, 25, 26, 27]. Для оценки изменчивости, обусловленной воздействием рандомизированных эффектов, и интерпретируемой, как генетическая вариация, при решении уравнений BLUP применяется метод ограниченного максимального правдоподобия (Restricted Maximum Likelihood, REML) [28].

В общем виде уравнение REML выглядит следующим образом:

$$y = Xb + Za + e$$

В матричном представлении оно имеет следующий вид:

$$\begin{bmatrix} X'R^{-1}X & X'R^{-1}Z \\ Z'R^{-1}X & Z'R^{-1}Z + G^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'R^{-1}y \\ Z'R^{-1}y \end{bmatrix},$$

где: $R = \text{var}(e)$ – дисперсия остатков, $G = \text{var}(u)$ – дисперсия случайных эффектов. Исходя из области применения этого метода, мы можем принять, что $\text{var}(u) = I\sigma_a^2$, то есть дисперсия эффекта «животное» (эффект «бык-производитель» для Sire Model), через который зачастую выражается племенная ценность особи, а также что $\text{var}(e) = \sigma_e^2$, то есть остаточная дисперсия, в которую, в данном контексте, входит дисперсия, обусловленная влиянием фиксированных эффектов. Исходя из этих преобразований, уравнение приобретает вид:

$$\begin{bmatrix} X'X\sigma_e^{-2} & X'Z\sigma_e^{-2} \\ Z'X\sigma_e^{-2} & Z'Z\sigma_e^{-2} + I\sigma_a^{-2} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y\sigma_e^{-2} \\ Z'y\sigma_e^{-2} \end{bmatrix},$$

где: I – единичная диагональная матрица размерностью $n \times n$.

Зачастую в исследованиях уравнение представляют как

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z \\ Z'X & Z'Z + I\lambda \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \end{bmatrix},$$

где: $\lambda = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_a^2}$. Матрица I , будучи единичной и диагональной, определяет отношение оцениваемых особей между собой, как отсутствующее, то есть степень родства не учитывается [29].

В Animal Model матрица I заменяется матрицей A^{-1} , представляющей собой обратную матрицу родства [30, 31]:

$$\begin{bmatrix} X'X\sigma_e^{-2} & X'Z\sigma_e^{-2} \\ Z'X\sigma_e^{-2} & Z'Z\sigma_e^{-2} + A^{-1}\sigma_a^{-2} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y\sigma_e^{-2} \\ Z'y\sigma_e^{-2} \end{bmatrix}$$

Таким образом, в Animal Model учитываются родственные связи животных, получаемые на основании родословных.

Матрица Z определяет линейную комбинацию эффектов, воздействие которых в рамках исследования принято, как рандомизированное. Рандомизированные эффекты всегда представлены категориальными переменными, ввиду того, что иным образом интерпретация влияния фактора «животное», которое может быть также заменено на фактор «животное-производитель» (в зависимости от применяемого подхода – Animal Model или Sire Model), невозможна.

Исходя из данных в приводимом примере, матрица Z будет иметь вид:

	Особь 1	Особь 2	Особь 3	Особь 4	1_м	2_м	1_о	2_о	
$Z =$	1	0	0	0	1	0	1	0	Особь 1
	0	1	0	0	1	0	0	1	Особь 2
	0	0	1	0	0	1	1	0	Особь 3
	0	0	0	1	0	1	0	1	Особь 4
	1	1	0	0	1	0	0	0	1_м
	0	0	1	1	0	1	0	0	2_м
	1	0	1	0	0	0	1	0	1_о
	0	1	0	1	0	0	0	1	2_о

Тогда матрица $Z'Z$, кодирующая количество записей в каждом уровне рандомизированного эффекта «животное», будет иметь вид:

	Особь 1	Особь 2	Особь 3	Особь 4	1_м	2_м	1_о	2_о	
$Z'Z =$	3	1	1	0	2	0	2	0	Особь 1
	1	3	0	1	2	0	0	2	Особь 2
	1	0	3	1	0	2	2	0	Особь 3
	0	1	1	3	0	2	0	2	Особь 4
	2	2	0	0	3	0	1	1	1_м
	0	0	2	2	0	3	1	1	2_м
	2	0	2	0	1	1	3	0	1_о
	0	2	0	2	1	1	0	3	2_о

Диагональные элементы матрицы $Z'Z$ отражают общее количество «упоминаний» каждого уровня эффекта в матрице Z . Так, в исходной матрице Z каждая родительская особь встречается 1 раз – на диагонали и 2 раза – как индикатор родства с каждым потомком, а каждая особь-потомок, соответственно, встречается дважды как потомок и 1 раз – на диагонали. Внедиагональные элементы матрицы $Z'Z$ отражают общее количество «пересечений» в родословной. Так, для особи 1 «пересечением» с особью 2 является материнский предок (1_м), а с особью 3 – отцовский предок (1_о), при этом с особью 4 пересечений в родословной нет. Пересечения же с особями-предками демонстрируют суммарное количество подобных родственных связей.

Матрицы $X'Z$ и $Z'X$, являясь продуктами перемножения соответствующих массивов, с точки зрения матричной алгебры являются нестандартным случаем умножения. Так, для получения матрицы $X'Z$ необходимо перемножить транспонированную матрицу Z' (размерностью 3×4) и матрицу Z (размерностью 8×8), что противоречит правилам матричного умножения. Для разрешения этого противоречия матрицу X достраивают количеством строк, необходимым для соответствия количеству столбцов в матрице Z . Каждый член этих строк равняется нулю, и, таким образом, каждая такая строка отображает отсутствующие уровни категориальных переменных и значения ковариант для животных-предков, о которых эта информация отсутствует. Преобразованная матрица X^* , таким образом, имеет следующий вид:

	Популяционная константа	Пол		Возраст	
		Ж	М		
$X^* =$	1	1	0	142	Особь 1
	1	0	1	155	Особь 2
	1	1	0	146	Особь 3
	1	0	1	147	Особь 4
	0	0	0	0	1_м
	0	0	0	0	2_м
	0	0	0	0	1_о
	0	0	0	0	2_о

Очевидно, что, исходя из известного пола особей-предков, можно присвоить индикатор принадлежности к уровню фактора «пол» для каждой из них, и тогда необходимость в подобном преобразовании исчезнет:

	Популяционная константа	Пол		Возраст	
		Ж	М		
$X =$	1	1	0	142	Особь 1
	1	0	1	155	Особь 2
	1	1	0	146	Особь 3
	1	0	1	147	Особь 4
	0	1	0	0	1_м
	0	1	0	0	2_м
	0	0	1	0	1_о
	0	0	1	0	2_о

Однако, в нашем примере рассматривается частный случай, в рамках которого пол животных-предков не учитывается.

Матрицы $X'Z$ и $Z'X$ представляют собой один и тот же массив, транспонированный в зависимости от порядка членов матрицы при умножении:

	Популяционная константа	Пол		Возраст	
		Ж	М		
$Z'X^* =$	1	1	0	142	Особь 1
	1	0	1	155	Особь 2
	1	1	0	146	Особь 3
	1	0	1	147	Особь 4
	2	1	1	297	1_м
	2	1	1	293	2_м
	2	2	0	288	1_о
	2	0	2	302	2_о

В матрице $Z'X^*$ отражается распределение количества наблюдений фиксированного фактора «пол», а также суммарное значение коварианты «возраст» для каждого уровня рандомизированного эффекта «животное». Матрица X^*Z представляет собой транспонированную матрицу $Z'X^*$.

Получение вектора $Z'u$ также сопряжено с нюансом, описанном в получении матриц $Z'X$ и $X'Z$, в данном случае преобразованию с добавлением «пустых» строк подвергается вектор наблюдаемых значений y :

$y^* =$	120	Особь 1	$z'y^* =$	120	Особь 1
	140	Особь 2		140	Особь 2
	110	Особь 3		110	Особь 3
	140	Особь 4		140	Особь 4
	0	1_м		260	1_м
	0	2_м		250	2_м
	0	1_о		230	1_о
	0	2_о		280	2_о

Вектор $z'y^*$, таким образом, представляет собой сумму наблюдаемых значений для каждого уровня эффекта «животное» в выборке.

Наконец, вектор решений уравнения REML $\begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix}$ для рассматриваемого примера будет иметь вид:

$\widehat{\mu}$	Оценка популяционной константы
α_1	Оценка эффекта «женский пол»
α_2	Оценка эффекта «мужской пол»
b_{Age}	Коэффициент регрессии признака «Живая масса» на эффект «возраст»
$a_{\text{Особь1}}$	Оценки эффекта «животное» для каждой особи в выборке, выражающие их племенную ценность
$a_{\text{Особь2}}$	
$a_{\text{Особь3}}$	
$a_{\text{Особь4}}$	
$a_{1_м}$	
$a_{2_м}$	
$a_{1_о}$	
$a_{2_о}$	

Основы геномной BLUP-оценки. Появление ДНК-чипов средней и высокой плотности, позволяющих проводить SNP-генотипирование животных сразу по множеству маркеров, поспособствовало развитию методов оценки племенной ценности в области, касающейся применения геномной информации для улучшения продуктивных качеств популяции.

Важнейшим преимуществом геномной оценки животных является возможность получения информации об особи, не дожидаясь достижения ей продуктивного периода. Также использование информации о генотипировании позволяет исключить ошибки определения происхождения. Одним из направлений геномной оценки племенной ценности является геномный прогноз, моделирующий продуктивность животных на основе результатов их генотипирования [32, 33, 34, 35]. Это направление получило распространение как в традиционных подходах к вычислению оценок племенной ценности, так и в набирающих популярность алгоритмах машинного обучения [36, 37]. Очевидным недостатком подобного подхода является невозможность учёта нелинейных

взаимодействий внутри генома особи, а также непредсказуемость степени реализации её генетического потенциала в условиях среды. Из этого следует рекомендательно-прогнозная направленность подобных оценок [38, 39].

Применение же геномных данных как вспомогательного источника информации о животном, наряду с данными фенотипических наблюдений, происхождении и боковых родственниках, позволяет существенно повысить точность оценки племенной ценности [40, 41, 42, 43, 44]. Геномная оценка на сегодняшний день является технологией, которая позволяет получать надежные результаты в молодых отраслях сельского хозяйства, где еще не выработаны устоявшиеся методы племенного учета. Кроме того, эта технология находит применение в ситуациях, когда ведение традиционного племенного учета для сельскохозяйственных животных затруднено или невозможно, например, в рыбоводстве [45]. В таких случаях геномная оценка становится незаменимым инструментом, помогающим получать точные результаты, необходимые для развития этих областей сельского хозяйства. Использование геномных данных получило распространение в трёх основных модификациях методологии BLUP: геномный BLUP (GBLUP), одноэтапный (одношаговый) GBLUP (single-step GBLUP, ssGBLUP) и взвешенный ssGBLUP (weighted ssGBLUP, wssGBLUP) [46, 47, 48, 49]. Таким образом, полноту источников информации о животных в разных подходах к линейной оценке в рамках методологии BLUP можно представить в виде сравнительной таблицы (таблица 3).

Таблица 3. Сравнительная характеристика учитываемых источников информации о животных в рамках методологии BLUP [41]

Метод Информация	BLUP	GBLUP	ssGBLUP	wssGBLUP
Фенотип	Наблюдаемые значения признаков	Наблюдаемые значения признаков	Наблюдаемые значения признаков	Наблюдаемые значения признаков
Родственные связи	Родословная (Animal Model)	Геномное родство	Родословная, геномное родство	Родословная, геномное родство
Генотип	-	Учёт степени родства, оценка SNP, как агрегатного фактора	Учёт степени родства, оценка SNP, как агрегатного фактора	Учёт степени родства, индивидуальная оценка SNP

Подходы wssGBLUP и ssGBLUP предоставляют наиболее полную информацию о животном, учитывая как генетические маркеры, так и данные родословной. GBLUP, в свою очередь, может использоваться для оценки племенной ценности в отсутствие информации о родословной, а также служить индикатором ошибок в родословной данных. Степень совпадения оценок BLUP и GBLUP должна быть тем выше, чем лучше совпадают данные о родстве, полученные из родословной и генотипов.

Следует отметить, что геномная компонента в GBLUP и ssGBLUP не учитывает различия во влиянии отдельных SNP на фенотип животного, что учитывается в wssGBLUP. Однако наличие ошибок в родословной может вносить искажения в результаты даже при использовании wssGBLUP.

Геномный BLUP (GBLUP). Геномный BLUP (Genomic BLUP, GBLUP) идентичен по применяемой методологии решения уравнения обычному BLUP, однако матрица родства A заменяется матрицей геномного сходства G , учитывающей как генотип по каждому SNP, так и частоту этого генотипа [50]:

$$G = \frac{CC'}{2 \sum p_i(1-p_i)},$$

где C – «центрированная матрица» SNP-маркеров:

$$C = M - 2P,$$

где M – матрица содержания SNP-файла (закодированные генотипы животных по SNP-маркерам, где 0 – гомозиготность AA, 1 – гетерозиготность AB, 2 – гомозиготность BB), P – матрица частот генотипов, где $P_i = 2(p_i - 0,5)$; p_i – частота встречаемости минорного аллеля (MAF) для i -го SNP; C' – транспонированная матрица C .

Таким образом, между животными рассчитывается совершенно иной тип родства, позволяющий также учесть, какие сегменты хромосом унаследовали потомки от предков.

Исходя из этого, решение уравнения GBLUP будет иметь вид:

$$\begin{bmatrix} X'X\sigma_e^{-2} & X'Z\sigma_e^{-2} \\ Z'X\sigma_e^{-2} & Z'Z\sigma_e^{-2} + G^{-1}\sigma_a^{-2} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y\sigma_e^{-2} \\ Z'y\sigma_e^{-2} \end{bmatrix},$$

где G^{-1} – обратная матрица геномного сходства.

В результате применения методологии GBLUP получаются оценки, называемые DGV (Direct Genomic Value), или непосредственная геномная ценность [51, 52, 53]. Ключевым отличием DGV от EBV является упомянутая матрица геномного сходства, не учитывающая, в сущности, происхождение особей, а лишь их сходство между собой, основанное на результатах генотипирования.

Одноэтапный геномный BLUP (ssGBLUP). Одноэтапный геномный BLUP (single-step GBLUP, ssGBLUP, HBLUP) представляет собой сочетание методов BLUP Animal Model и GBLUP, учитывая в одном уравнении как геномное, так и классическое родство [54]. Этот метод позволяет проводить одновременную оценку животных, имеющих геномные данные и животных, таких данных не имеющих.

Описанная гибкость метода достигается за счёт того, что элемент обратной матрицы родства (A^{-1} , G^{-1}) здесь представляет собой обратную гибридную матрицу родства H^{-1} :

$$H^{-1} = A^{-1} + \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & G^{-1} - A_{22}^{-1} \end{bmatrix}, \text{ где}$$

A_{22}^{-1} – субматрица A^{-1} , содержащая в себе элементы, относящиеся к классическому родству генотипированных животных между собой. Подобное преобразование необходимо для того, чтобы геномное родство и родство, рассчитанное на основе данных о родословной, не учитывались в совокупности.

Таким образом, одноэтапный ssGBLUP – это метод, позволяющий производить одновременную оценку животных, сходство которых было учтено на основании различных источников информации. В результате применения этого метода получаются оценки, называемые GEBV. Такие оценки, в отличие от EBV и DGV, учитывают как родство животных между собой, так и геномное сходство для генотипированных особей.

Взвешенный одноэтапный геномный BLUP (wssGBLUP). Взвешенный одноэтапный геномный BLUP (weighted single-step genomic BLUP, wssGBLUP) – это модификация метода HBLUP, учитывающая вес каждого SNP для генотипированных животных [55].

Математически это выражается в добавлении дополнительного множителя на этапе вычисления G -матрицы:

$$G^* = \frac{CDC'}{2 \sum p_i(1-p_i)},$$

где D – диагональная матрица весов SNP-маркеров.

Матрица D вычисляется из оценок племенной ценности животных следующим образом:

$$d_i = \hat{a}_i^2 2p_i(1-p_i) \text{ (Квадратичные веса SNP [56])}$$

$d_i = 1,125 \frac{|\hat{a}_i|}{\sigma_a^2}^2$ (Нелинейные веса SNP с поправкой на вариацию [57]), где $\hat{a} = \lambda M'G^{-1}GEBV$ – вектор оценок SNP.

Таким образом, присвоение весов SNP-маркерам проходит в два этапа:

- расчёт оценок влияния каждого SNP на основе полученных в рамках модели GBLUP оценок племенной ценности (так называемый SNP-BLUP);
- собственно, расчёт весов SNP.

Применение этой модификации GBLUP может оказать существенное влияние на конечную точность геномных оценок племенной ценности, если SNP объясняют значимую долю вариации оцениваемого признака.

Применение методологии BLUP в России и мире в настоящее время

Возможность и интенсивность применения статистических методов в какой-либо отрасли зависит в первую очередь от её информационного обеспечения. В странах с развитым животноводством, где ведется учет показателей продуктивности, происхождения и родословных, методология BLUP находит широкое применение для оценки племенной ценности животных.

Благодаря накопленным обширным базам данных, BLUP активно используется в селекционных программах ведущих племенных хозяйств и селекционных центров по всему миру. Эта методология позволяет более точно оценивать генетический потенциал животных и растений, учитывая влияние различных факторов среды и родственных связей.

В России методы BLUP внедряются и применяются в племенной работе в таких отраслях, как молочное и мясное скотоводство, овцеводство, свиноводство. Однако степень внедрения этих методов может варьироваться в зависимости от развитости информационной инфраструктуры региона, наличия квалифицированных кадров и понимания целесообразности использования методологии в рамках селекционного процесса.

Одним из самых ранних в России исследований, посвященных методологии BLUP, является публикация В.М. Кузнецова, посвященная сравнению результатов оценки быков-производителей методом сравнения сверстниц (СС) и BLUP [1988 Кузнецов]. В исследовании отмечается, что при одинаковом подходе к учёту задействованной в исследовании информации, различия между результатами BLUP и СС минимальны. Вместе с тем отмечается, что подобный паритет возможен при выравнивании условий содержания и кормления животных, обеспечивающей отсутствие смещённости итоговых оценок, полученных методом СС. В то же время, BLUP, ввиду возможности учёта влияния эффектов различной природы на изменчивость исследуемого признака, лишён подобного недостатка.

В 1993 году Д.В. Карликов отмечал высокую степень совпадаемости оценок быков-производителей зарубежной селекции, полученных на основании их родословной, при переоценке их по потомству, полученному в отечественных хозяйствах [59]. Из этого, впрочем, делались выводы, в долгосрочной перспективе обесценивавшие все предыдущие годы селекционной практики, ведя к безусловному принятию зарубежных оценок производителей. Спорность подобного рода предложений заключается в том, что

несмещённый результат оценки племенной ценности достигается только тогда, когда система учёта работает одинаково точно в обеих локальностях, одинаково учитывает ключевые факторы, влияющие на изменчивость оцениваемых признаков, а факторы, в свою очередь, одинаковым образом отражают условия среды, закодированные в них. Также существует мнение, что несмотря на возможность, при грамотной ротации племенного материала, избегать инбридинга, широкое распространение использования одних и тех же производителей в конечном счёте может привести нежелательным последствиям в виде снижения адаптивного потенциала на породном уровне, а также накоплению аллельных вариантов, провоцирующих развитие ранее неизвестных практике животноводства заболеваний [60].

Похожие исследования проводились в России и в XXI веке, с поправкой на применение в той или иной степени налаженного информационного обеспечения племенного животноводства, а также применение геномных технологий в оценке. В частности, Сермягин и соавт. (2017) в кросс-валидационном исследовании точности разных подходов к оценке, отмечают, что точность оценок, получаемых на основании учёта родословной (родительский индекс), коррелирует с геномными оценками на низком и умеренном уровне ($r_w = 0,208 \dots 0,495$), повторяемость DGV при этом находится на несколько более высоком уровне ($r_w = 0,371 \dots 0,606$), повторяемость оценок по потомству же находится на очень высоком уровне ($r_w = 0,879 \dots 0,900$) [61]. Это является убедительным свидетельством тому, что учёт наибольшего количества информации о животном приводит к получению наиболее точных оценок племенной ценности, и, как следствие, релевантности селекционных рекомендаций, формируемых на их основе.

Накопление большого количества информации приводит к практической невозможности проведения расчётов, не прибегая к использованию программных средств. В связи с этим большой известностью в научно-исследовательской и профессиональной сфере пользуется программное семейство BLUPF90 (I. Misztal и др.), WOMBAT (K. Meyer) и SAS (SAS institute) [62, 63, 64].

Заключение. В обзорной статье были рассмотрены основные подходы в рамках методологии BLUP (Best Linear Unbiased Prediction): Animal Model, GBLUP, ssGBLUP и wssGBLUP. На примере простейшей модели было показано составление необходимых матриц для решения уравнения BLUP. Были обозначены ключевые достоинства и ограничения методологии BLUP в целом, а также отдельных ее подходов.

Методология BLUP, основанная на использовании смешанных моделей для разделения систематических и случайных факторов, обеспечивает получение оценок племенной ценности, не искаженных влиянием различных факторов на изменчивость фенотипических данных. Ее преимуществами являются высокая точность оценок, учет различных источников изменчивости, возможность одновременной оценки большого количества особей.

Подходы, использующие геномную информацию, такие как GBLUP, ssGBLUP и wssGBLUP, позволяют еще больше повысить точность оценок за счет учета данных о ДНК-маркерах. Их применение наиболее целесообразно при наличии ошибок в данных первичного учёта происхождения или отсутствии информации о происхождении животных. Также они позволяют проводить ранний прогноз племенной ценности животных, что сказывается на темпе генетического совершенствования популяции. Вместе с тем, эти методы требуют значительных вычислительных ресурсов и качественных данных генотипирования.

В целом, методология BLUP является мощным инструментом для селекционной работы, способствующим ускорению генетического прогресса в сельском хозяйстве. Ее

дальнейшее совершенствование, в том числе за счет развития геномных подходов, а также внедрение в практику селекционной работы, остается актуальной задачей.

Литература.

1. Сермягин А.А., Гладырь Е.А., Харитонов С.Н., Ермилов А.Н., Янчуков И.Н., Племяшов К.В., Стрекозов Н.И., Зиновьева Н.А. Методические рекомендации по оценке племенной ценности быков-производителей молочных пород с использованием полногеномных данных. Дубровицы: ФГБНУ ФНЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста, 2017. 57 с.
2. Кузнецов В.М. Племенная оценка животных: прошлое, настоящее, будущее (обзор) // Проблемы биологии продуктивных животных. 2012. № 4. С. 18-57.
3. Oldenbroek K., van der Waaij L. Textbook animal breeding: animal breeding and genetics for BSc students. Wageningen: Groen Kennisnet, 2014. 311 p.
4. Meuwissen T.H., Hayes B.J., Goddard M.E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps // Genetics. 2001. V. 157, № 4. pp. 1819-1829. DOI: 10.1093/genetics/157.4.1819.
5. Zhu S., Guo T., Yuan C., Liu J. et al. Evaluation of Bayesian alphabet and GBLUP based on different marker density for genomic prediction in Alpine Merino sheep // G3 (Bethesda). 2021. V. 11, № 11. DOI: 10.1093/g3journal/jkab206.
6. Aguilar I., Misztal I., Johnson D.L., Legarra A. et al. Hot topic: a unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score // J Dairy Sci. 2010. V. 93, № 2. pp. 743-752. DOI: 10.3168/jds.2009-2730.
7. Убийко А.С. Эффективность инновационных технологий в животноводстве Российской Федерации // Естественно-гуманитарные исследования. 2023. №45 (1).
8. Мельникова Е.Е., Янчуков И.Н., Зиновьева Н.А., Харитонов С.Н. Эффективность определения генетических качеств коров на основе метода BLUP // Достижения науки и техники АПК. 2016. Т. 30. №11.
9. Henderson C. R. Estimation of changes in herd environment // J. Dairy Sci. 1949. V. 32. P. 706.
10. Henderson C. R. Estimation of genetic parameters // Ann. Math. Stat. 1950. V. 21. P. 309.
11. Henderson C. R. Best Linear Unbiased Estimation and Prediction under a Selection Model // Biometrics. 1975. V. 31, № 2. pp. 423-447.
12. Brochard M., Minéry S., Mattalia S. Accuracy of International Evaluations in Predicting French Estimated Breeding Values of Foreign Holstein Bulls // Proceedings of the 2006 Interbull meeting No 35. 2006. pp. 67-72.
13. Катков К., Бобрышов С., Скорых Л., Копылов В. и др. Оценка племенной ценности баранов-производителей методом BLUP // Главный зоотехник. 2018;5.
14. Кузнецов В.М. BLUP Animal Model для племенной оценки свиней. Базовая модель // Актуальные проблемы производства свинины в России. Донской государственный аграрный университет. Персиановский, Ростовская область, 2010. С. 50-57.
15. Петрова А.В., Романова Е.А., Васильева Е.Н. Применение метода BLUP Animal Model в оценке племенной ценности маточного поголовья айрширского скота // Генетика и разведение животных. 2023;(3):25-30. DOI: 10.31043/2410-2733-2023-3-25-30.
16. Tajalifar M., Rasooli M. Importance of BLUP method in plant breeding // J Plant Sci Phytopathol. 2022. V. 6. pp. 040-042. DOI: 10.29328/journal.jpsp.1001072.
17. Харитонов С.Н., Сермягин А.А., Мельникова Е.Е. Эффективность использования уравнений модели BLUP для прогноза племенной ценности быков-производителей по молочной продуктивности дочерей // Молочное и мясное скотоводство. 2018. № 3. С. 7-11.
18. Мельникова Е.Е., Сермягин А.А., Харитонов С.Н., Янчуков И.Н., Ермилов А.Н., Зиновьева Н.А. Критерии отбора особей при формировании селекционной группы матерей-коров по признакам молочной продуктивности // Достижения науки и техники АПК. 2018. Т. 32, № 5. С. 59-62. DOI: 10.24411/0235-2451-2018-10515.
19. Zavadilová, L., Štípková, M. Effect of age at first calving on longevity and fertility traits for Holstein cattle // Czech Journal of Animal Science. 2013. V. 58. P. 47-57. DOI: 10.17221/6614-CJAS.
20. Do C., Wasana N., Cho K., et al. The Effect of Age at First Calving and Calving Interval on Productive Life and Lifetime Profit in Korean Holsteins // Anim Biosci. 2013. V. 26, № 11. pp. 1511-1517. DOI: 10.5713/ajas.2013.13105.
21. Сермягин А.А., Янчуков И.Н., Мельникова Е.Е., Харитонов С.Н., Некрасов Р.В. Сравнительная характеристика стад крупного рогатого скота на основе оценки племенной ценности коров методом BLUP Animal Model // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. 2018. №9.

22. Хайнацкий В.Ю. Метод племенной оценки быков-производителей мясных пород на основе BLUP // Животноводство и кормопроизводство. 2021. №1.
23. Henderson C. R. 1963. Selection index and expected genetic advance // NAS-NRC 982, National Academy of Sciences, Washington, DC.
24. Schaeffer, L.R. Estimation of Variance Components Under a Selection Model // Journal of Dairy Science. 1987. V. 70, № 3. pp. 661-671. DOI: 10.3168/jds.S0022-0302(87)80056-5.
25. Niero G., Costa A., Franzoi M., Visentin G., et al. Genetic and Non-Genetic Variation of Milk Total Antioxidant Activity Predicted from Mid-Infrared Spectra in Holstein Cows // Animals (Basel). 2020. V. 10, № 12. DOI: 10.3390/ani10122372.
26. Абрамова Н.И., Власова Г.С., Хромова О.Л., Богорадова Л.Н. Популяционные параметры продуктивных признаков крупного рогатого скота черно-пестрой породы Вологодской области // АгроЗooТехника. 2018. № 1 (1). DOI: 10.15838/alt/2018.1.1.2
27. Кудинов, А. А. Применение метода BLUP Animal Model для оценки племенной ценности коров айрширской породы Ленинградской области // Генетика и разведение животных. 2017. № 2. С. 79-85.
28. Ajoy M., Hasan B., Subrata K., Champak B., Estimation of variance components and genetic parameters for lactation persistency indices in crossbred cattle using Bayesian and REML methods // Meta Gene. 2020. V. 26. DOI: 10.1016/j.mgene.2020.100780.
29. Кузнецов В.М. Сравнение результатов оценки производителей по качеству потомства методами СС и BLUP // Генетика. 1988. Т. XXIV, № 6. С. 1121-1129.
30. Quaas R.L. Additive Genetic Model with Groups and Relationships // Journal of Dairy Science. 1988. V. 71, Suppl. 2. pp. 91-98. DOI: 10.1016/S0022-0302(88)79986-5.
31. Quaas R.L. Transformed Mixed Model Equations: A Recursive Algorithm to Eliminate A⁻¹ // Journal of Dairy Science. 1989. V. 72, № 7. pp. 1937-1941. DOI: 10.3168/jds.S0022-0302(89)79314-0.
32. Радюк А.В. Взаимосвязь генетических маркеров с продуктивностью свиней [Текст]: дис. ... канд. с.-х. н. 06.02.07. защищена: 25.02.2021 / Радюк Анастасия Владимировна. – пос. Персиановский, 2020. - 120 с. – Библиогр.: с. 90-116
33. Fragomeni B., Masuda Y., Bradford H.L., Lourenco D.A.L., Misztal I. International bull evaluations by genomic BLUP with a prediction population // Journal of Dairy Science. 2019. V. 102, № 3. pp. 2330-2335. DOI: 10.3168/jds.2018-15554.
34. Dufflocq P., Pérez-Enciso M., Lhorente J.P., Yáñez J.M. Accuracy of genomic predictions using different imputation error rates in aquaculture breeding programs: A simulation study // Aquaculture. 2019. V. 503. pp. 225-230. DOI: 10.1016/j.aq
35. Wang Xin, Xu Yang, Hu Zhongli, Xu Chenwu. Genomic selection methods for crop improvement: Current status and prospects // The Crop Journal. 2018. V. 6, № 4. pp. 330-340. DOI: 10.1016/j.cj.2018.03.001.
36. Lee H.J., Lee J.H., Gondro C. et al. DeepGBLUP: joint deep learning networks and GBLUP framework for accurate genomic prediction of complex traits in Korean native cattle // Genet Sel Evol. 2023. V. 55, № 56. DOI: 10.1186/s12711-023-00825-y.
37. Chafai N., Hayah I., Houaga I., Badaoui B. A review of machine learning models applied to genomic prediction in animal breeding // Frontiers in Genetics. 2023. V. 14. DOI: 10.3389/fgene.2023.1150596.
38. Su G., Christensen O.F., Janss L., Lund M.S. Comparison of genomic predictions using genomic relationship matrices built with different weighting factors to account for locus-specific variances // Journal of Dairy Science. 2014. V. 97, № 10. pp. 6547-6559. DOI: 10.3168/jds.2014-8210.
39. Montesinos López O.A., Mosqueda González B.A., Montesinos López A., Crossa J. Statistical Machine-Learning Methods for Genomic Prediction Using the SKM Library // Genes. 2023. V. 14, № 1003. DOI: 10.3390/genes14051003.
40. Viana J.M.S., Dias K.O.d.G., Silva J.P.A.d. Comparative Analysis of Pedigree-Based BLUP and Phenotypic Mass Selection for Developing Elite Inbred Lines, Based on Field and Simulated Data // Agronomy. 2022. V. 12, № 2560. DOI: 10.3390/agronomy12102560.
41. Отрадных П. И., Рудянов Д. М., Белоус А. А. Валидация оценок племенной ценности свиней породы дюрок по признакам кормового поведения // Свиноводство. 2023. № 5. С. 22-26. DOI: 10.37925/0039-713X-2023-5-22-26.
42. Melnikova E., Kabanov A., Nikitin S. et al. Application of genomic data for reliability improvement of pig breeding value estimates // Animals. 2021. V. 11, № 6. DOI: 10.3390/ani11061557.
43. Villanueva B., Pong-Wong R., Fernández J., Toro M. Benefits from marker-assisted selection under an additive polygenic genetic model // Journal of Animal Science. 2005. V. 83. pp. 1747-1752. DOI: 10.2527/2005.8381747x.
44. Karimi K., Sargolzaei M., Plastow G.S., Wang Z., Miar Y. Opportunities for genomic selection in American mink: A simulation study // PLoS ONE. 2019. V. 14, № 3. E-e0213873. DOI: 10.1371/journal.pone.0213873.

45. Boudry P., Allal F., Aslam M., Bargelloni L., et al. Current status and potential of genomic selection to improve selective breeding in the main aquaculture species of International Council for the Exploration of the Sea (ICES) member countries // *Aquaculture Reports*. 2021. V. 20. P. 100700. DOI: 10.1016/j.aqrep.2021.100700.
46. Misztal I., Aggrey S.E., Muir W.M. Experiences with a single-step genome evaluation // *Poultry Science*. 2013. V. 92, № 9. pp. 2530-2534. DOI: 10.3382/ps.2012-02739.
47. Lee H. S., Kim Y., Lee D. H., Seo D., et al. Comparison of accuracy of breeding value for cow from three methods in Hanwoo (Korean cattle) population // *J Anim Sci Technol*. 2023. V. 65, № 4. pp. 720-734. DOI: 10.5187/jast.2023.e5.
48. Koivula M., Strandén I., Su G., Mäntysaari E.A. Different methods to calculate genomic predictions—Comparisons of BLUP at the single nucleotide polymorphism level (SNP-BLUP), BLUP at the individual level (G-BLUP), and the one-step approach (H-BLUP) // *Journal of Dairy Science*. 2012. V. 95, № 7. pp. 4065-4073. DOI: 10.3168/jds.2011-4874.
49. Mehrban H., Naserkheil M., Lee D., Ibáñez-Escriche N. Multi-Trait Single-Step GBLUP Improves Accuracy of Genomic Prediction for Carcass Traits Using Yearling Weight and Ultrasound Traits in Hanwoo // *Frontiers in Genetics*. 2021. V. 12. DOI: 10.3389/fgene.2021.692356.
50. Clark S.A., van der Werf J. Genomic best linear unbiased prediction (gBLUP) for the estimation of genomic breeding values // *Methods Mol Biol*. 2013. V. 1019. pp. 321-330. DOI: 10.1007/978-1-62703-447-0_13.
51. Fangmann A., Sharifi R. A., Heinkel J., Danowski K., et al. Empirical comparison between different methods for genomic prediction of number of piglets born alive in moderate sized breeding populations // *Journal of Animal Science*. 2017. V. 95, № 4. pp. 1434–1443. DOI: 10.2527/jas.2016.0991.
52. Gao H., Christensen O.F., Madsen P. et al. Comparison on genomic predictions using three GBLUP methods and two single-step blending methods in the Nordic Holstein population // *Genet Sel Evol*. 2012. V. 44, № 8. DOI: 10.1186/1297-9686-44-8.
53. Garrick D.J., Taylor J.F., Fernando R.L. Deregressing estimated breeding values and weighting information for genomic regression analyses // *Genet Sel Evol*. 2009. V. 41, № 55. DOI: 10.1186/1297-9686-41-55.
54. Legarra A., Aguilar I., Misztal I. A relationship matrix including full pedigree and genomic information // *J Dairy Sci*. 2009. V. 92, № 9. pp. 4656-4663. DOI: 10.3168/jds.2009-2061.
55. Zhang X., Lourenco D., Aguilar I., Legarra A., Misztal I. Weighting Strategies for Single-Step Genomic BLUP: An Iterative Approach for Accurate Calculation of GEBV and GWAS // *Front. Genet*. 2016. V. 7. DOI: 10.3389/fgene.2016.00151.
56. Hill W., Mackay, T. D. S. Falconer and Introduction to Quantitative Genetics // *Genetics*. 2004. V. 167. pp. 1529-1536. DOI: 10.1093/genetics/167.4.1529.
57. VanRaden P.M. Efficient Methods to Compute Genomic Predictions // *Journal of Dairy Science*. 2008. V. 91, № 11. pp. 4414-4423. DOI: 10.3168/jds.2007-0980.
58. Кузнецов В.М. Сравнение результатов оценки производителей по качеству потомства методами СС и BLUP // *Генетика*. 1988. Т. XXIV, № 6. С. 1121-1129.
59. Карликов Д.В. Совпадаемость оценок импортных быков молочных пород по родословной и качеству потомства // В сб. «Совершенствование племенных и продуктивных качеств отечественных пород скота». М.: ВНИИПлем, 1993. С. 96-103.
60. Харченко А. В. Определение рецессивных мутаций BLAD, CVM и BS в популяции крупного рогатого скота // ПРИОРИТЕТНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ науки и ОБРАЗОВАНИЯ: сборник статей XV Международной научно-практической конференции, Пенза, 12 ноября 2020 года. Пенза: "Наука и Просвещение" (ИП Гуляев Г.Ю.), 2020. С. 40-44.
61. Сермягин А. А., Белоус А. А., Контэ А. Ф. и др. Валидация геномного прогноза племенной ценности быков-производителей по признакам молочной продуктивности дочерей на примере популяции черно-пестрого и голштинского скота // *Сельскохозяйственная биология*. 2017. Т. 52, № 6. С. 1148-1156. DOI: 10.15389/agrobiology.2017.6.1148rus.
62. Misztal I. Complex Models, More Data: Simpler Programming? // *IEEE Internet Computing - INTERNET*. 1999.
63. Meyer K. WOMBAT: a tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood (REML) // *J Zhejiang Univ Sci B*. 2007. V. 8, № 11. pp. 815-821. DOI: 10.1631/jzus.2007.B0815.
64. Duangjinda M. SAS/IML for Best Linear Unbiased Prediction // Department of Animal Science, Khon Kaen University, Thailand. 2007.

УДК 636.084.087.69

К вопросу о питании личинок *H. Illucens*

Некрасов Р.В., Бутенко А.И.

ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста

Аннотация. Распространение технологий выращивания насекомых, в частности *H. Illucens*, может играть ключевую роль в обеспечении потребности животных в питательных веществах. Чёрная львинка или *Hermetia illucens* – одна из самых известных мух во всем мире из-за своей пищевой ценности. Включение личинок Чёрной львинки в рационы птицы, рыбы и свиней показало себя многообещающим в качестве потенциальной замены обычных кормовых ингредиентов, таких как соевая и рыбная мука. Однако для полной реализации потенциала Чёрной львинки необходимы дополнительные исследования и разработки для масштабирования технологий их выращивания и переработки. В представленном обзоре рассмотрены современные работы по изучению пищеварения личинки *H. Illucens*, описание возможных потребностей их в питательных веществах, а также по эффективности использования различных субстратов личинками. Широкий спектр отходов, включая отходы скотобойни, пищевые отходы, фрукты и овощи являются очень подходящими субстратами для выращивания личинок *Hermetia illucens*, а некоторые из-за нехватки протеина или углеводов требуют комбинации с другими компонентами. Также отмечается, что тип субстрата, по-видимому, все же оказывает незначительное влияние на аминокислотный профиль личинок. С другой стороны, делается вывод, что личинки *Hermetia illucens* могут расти на широком спектре питательных субстратов с различным содержанием питательных веществ, что предполагает, что они могут регулировать пищеварительные процессы после приема пищи, чтобы удовлетворять свои потребности в питательных элементах. В зависимости от насыщенности рациона питательными веществами в средней кишке происходят процессы адаптации, обеспечивающие более эффективное использование бедных по питательным веществам субстратов. Гены с важными функциями в пищеварении и всасывании питательных веществ экспрессируются по-разному при выращивании на отличных друг от друга субстратах, что предопределяет адаптивность этого вида к питательности среды. Таким образом, развитие технологий выращивания *H. Illucens* с учетом расширения представлений об эффективности используемых субстратов предполагает максимальное использование отходов и создание эффективных кормовых смесей с учетом особенностей пищеварения личинки.

Ключевые слова: Чёрная львинка, *Hermetia illucens*, пищеварение, питательность, кормовой субстрат, технология.

Для цитирования: Некрасов Р.В., Бутенко А.И. К вопросу о питании личинок *H. Illucens* // Успехи наук о животных. 2024. № 1. С. 71—84.

To the issue of the nutritional value of the larvae of the black soldier fly *H. Illucens*

R.V. Nekrasov, A.I. Butenko

L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

Abstract. The spread of insect farming technologies, particularly *H. illucens*, can play a key role in meeting the nutrient needs of animals. The Black soldier fly or *Hermetia illucens* is one of the best known flies worldwide because of its nutritional value. The inclusion of Black soldier fly larvae in poultry, fish and pig diets has shown promise as a potential replacement for conventional feed ingredients such as soybean and fish meal. However, to realize the full potential of Black soldier fly, more research and development is needed to scale up technologies for their cultivation and processing. The presented review considers current work on the digestion of *H. illucens* larvae, describing their possible nutrient requirements, and on the efficiency with which larvae utilize different substrates. A wide range of wastes including abattoir waste, food waste, fruits and vegetables are very suitable substrates for rearing *Hermetia illucens* larvae, and some require combination with other components due to protein or carbohydrate deficiencies. It is also noted that the type of substrate still seems to have a minor effect on the amino acid profile of the larvae. On the other hand, it is concluded that *Hermetia illucens* larvae can grow on a wide range of nutrient-rich substrates, suggesting that they can regulate digestive processes after ingestion to meet their nutrient requirements. Depending on the nutrient saturation of the diet, adaptation processes occur in the midgut to ensure more efficient utilization of nutrient-poor substrates. Genes with important functions in digestion and nutrient absorption are expressed differently when grown on different substrates, predetermining the adaptability of this species to substrate nutrient availability. Thus, the development of *H. illucens* rearing technologies, taking into account the expansion of ideas about the efficiency of the substrates used, implies the maximum use of wastes and the creation of effective feed mixtures taking into account the peculiarities of larval digestion.

Keywords: Black soldier fly, *Hermetia illucens*, digestion, nutrition, feed substrate, technology.

For citation: Nekrasov RV, Butenko AI. To the issue of the nutritional value of the larvae of the black soldier fly *H. Illucens*. Ernst Journal of Animal Science. 2024. 1: 71—84. Russian.

Потребность населения Земли в белковой пище приобретает все большее значение. Мировое сельское хозяйство ежегодно производит 525 млн. т растительных белков, которые, к примеру, содержатся в кукурузе, рисе, пшенице или сое. Однако в 2050 году на нашей планете будет проживать почти 10 млрд. человек. Если тенденция к более высокому потреблению мяса и рыбы будет продолжаться, к этому времени нам понадобится дополнительно 265 млн. т продовольственного белка (растительного и животного). В связи с этим глобальное производство сельскохозяйственной продукции должно будет увеличиться на 50% по сравнению с нынешним уровнем, что потребует такое же количество ресурсов: пресной воды, земли, электроэнергии, нефти [1].

Международная платформа IPIFF отмечает, что промышленное производство насекомых - один из способов удовлетворения растущего спроса на протеин в мире; примерно треть отходов продовольственной отрасли может быть эффективно использована для выращивания насекомых. В этом случае значительная часть неиспользуемых отходов будет вовлечена в цепочку производства кормов и, как следствие, продовольствия. Вступил в силу Регламент Комиссии ЕС 2021/1372, разрешающий использование переработанных белков, полученных из насекомых (PAPs насекомых), в кормах для домашней птицы и свиней [2]. Следует отметить динамику развития отрасли: с 2017 года в ЕС разрешено использование насекомых (8 видов) для кормления аквакультуры, с 2021 года – в питании свиней и птицы (Регламент Комиссии ЕС 2021/1372) [3, 4, 5].

Многочисленными исследованиями отечественных ученых (ВИЖ, НСХИ, ВИЭВ, ВИГИС, ВНИИВСГиГ, ТСХА и др.) еще в 1970-80-х гг. была установлена высокая эффективность использования личинок синантропных мух (с содержанием белка 48-52%) в кормлении телят [6], норок [7], рыб [8], птиц [9], свиней [10] и других объектов. Были подготовлены, а в последствии рассмотрены и утверждены на НТС МСХ СССР, Методические рекомендации и ТУ «Мука кормовая из личинок мух» (ТУ 9219-004- 00498254-01), ТУ «Личинки мух нативные» (ТУ 9219-005-00498254-2003) [11]. Сегодня возобновлено активное обсуждение использования насекомых в качестве компонентов кормов и кормовых добавок для сельскохозяйственных животных [12, 13]. В нашей стране в большей степени это касается личинок Чёрной львинки.

Чёрная львинка или *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758) (Diptera: stratiomyidae) — одна из самых известных мух во всем мире из-за своей пищевой ценности. Муха *Hermetia illucens* относится к подсемейству *Hermetiinae* семейства *Stratiomyidae*. Род *Hermetia* (Latreille, 1804) включает 76 видов. В настоящее время вид *Hermetia illucens* распространен в тропических и субтропических регионах по всему миру. По-видимому, происходит из Северной и Южной Америки. Предполагают, что этот вид-интродуцент был завезен в Палеарктику из Америки еще во времена Колумба. Не так давно *Hermetia illucens* впервые был зарегистрирован [14] в дикой природе и на территории России (Черноморское побережье). Эта находка является самой восточной точкой в Западной Палеарктике.

Сегодня данный вид внесен в реестр сельскохозяйственных объектов, а также планируется масштабирование технологий выращивания в искусственных условиях, что позволит производить кормовые компоненты: животный белок (протеиновая мука) и липидный концентрат. Приказом Росстандарта № 321-ст от 17.05.2023 г. «Об утверждении Изменения 82/2023 ОКПД 2 ...» в реестр включена продукция, получаемая из личинок *H. Illucens*. Её использование позволит диверсифицировать источники протеина и энергии в рецептах комбикормов для аквакультуры и сельскохозяйственных животных.

По меньшей мере 200 миллиардов личинок Чёрной львинки выращиваются каждый год в качестве продуктов питания и корма, и, по прогнозам, индустрия разведения насекомых будет продолжать быстро расти (Barrett и др., 2023). Распоряжением

Правительства РФ №2761-р от 10.10.2023 г. в перечень сельскохозяйственной продукции внесены продукты из личинок мухи Чёрная львинка (жиры, мука, гранулы, пюре и др.). Все это предполагает по-новому взглянуть на организацию производства, а также сосредоточиться на организации кормления для создания максимально привлекательного, с экономической точки зрения, производства. Использование указанной продукции позволит заменить рыбную муку в рецептах комбикормов для аквакультуры и животных [15, 16].

Поскольку мука из насекомых по содержанию и качеству белка подобна рыбной муке, ее можно применять для аквакультуры, что поможет снизить давление на природные популяции рыб. Мучных червей или личинок мух можно выращивать при очень высокой плотности: 3 кг белка из насекомого может быть произведено на 1 м². Причем они очень эффективны благодаря своей способности перерабатывать 2 кг корма в 1 кг биомассы. Кроме того, субстратом для производства белка насекомыми могут служить сельскохозяйственные и пищевые отходы. По данным BCG, в мире пропадает или выбрасывается почти треть всех произведенных продуктов питания — примерно 1,6 млрд. тонн ежегодно. Так что подобная переработка поможет существенно улучшить и экологическую, и экономическую ситуацию в мире [17].

Сухие личинки, а также обезжиренные и необезжиренные протеиновые концентраты из личинки этого вида мухи хорошо изучены и доказанным является эффективное их использование в кормлении животных [18, 19], птицы [20, 21], рыбы [22].

Пищеварение у личинки *H. illucens*. Взрослые особи *Hermetia illucens* имеют чёрный цвет за исключением первого полупрозрачного брюшного сегмента и белых лапок. Ротовые органы у имаго *Hermetia illucens* редуцированы, поэтому они не питаются. Ротовая часть, похожая на губку, позволяет проглатывать только жидкость. Яйца откладывают во влажный, разлагающийся органический материал, такой как фрукты и навоз. Основная цель взрослой особи - спариваться и откладывать яйца [23].

Пищевая активность Чёрной львинки происходит только на личиночной стадии. Личинки считаются полифагами, так как питаются самыми разнообразными органическими материалами, полученными от растений, животных и людей, и способствуют переработке отходов [24]. Проходят шесть личиночных стадий, достигая 25–30 мм в длину и 6–8 мм в ширину на последней. Головная капсула представляет собой телескопическую структуру, которая сильно склеротизована. Тело состоит из 12 сегментов и густо покрыто волосками и ресничками, которые часто становятся длиннее и толще в каудальном направлении; почти каждый сегмент имеет одну пару дыхалец по бокам [23, 25, 26].

Голова личинки *H. illucens* имеет сходство с головой личинок камподиформных насекомых, тогда как нижнечелюстно-верхнечелюстной комплекс представляет собой типичный для *Stratiomyidae*, который позволяет личинкам поглощать полужидкую пищу. Ротовой аппарат напоминает «туннельно-буровую машину», в которой гипофаринкс отделяет более мелкие органические частицы от более грубых и неорганических [27].

Исследованиями различных авторов установлено влияния различных параметров, таких как температура [28], влажность [29], свет [30] и плотность посадки [31] на жизненный цикл личинок Чёрной львинки. Идеальными условиями для развития личинок являются температура 28–30°C при влажности субстрата 70–80% [23]. Личинки поглощают большие количества разнообразного питательного материала быстрее и эффективнее, чем любые другие известные виды мух, благодаря развитому ротовому аппарату и пищеварительным ферментам [32, 33]. Размер отверстия рта увеличивается с возрастом, начиная примерно с 20 мкм до 110 мкм [34].

Предыдущее исследование показало, что слюнные железы личинок *H. illucens* являются лишь незначительным источником пищеварительных ферментов и что

пищеварение в основном осуществляется в кишечнике [35]. За короткой передней кишкой следует очень длинная средняя кишка; начало задней кишки можно идентифицировать по вставке мальпигиевых сосудов, структур выделительной системы. Средняя кишка, область, участвующая, как в производстве и секреции пищеварительных ферментов, так и всасывании питательных веществ, представляет собой промежуточную и самую длинную часть пищеварительной системы. В свою очередь, средняя кишка подразделена на три основных области: переднюю, среднюю и заднюю [36]. Общая морфология средней кишки и значения pH содержимого: передняя часть характеризуется кислым содержимым (pH 5,9) просвета и глубоко складчатым эпителием; средняя часть – узким и коротким трактом с большим диаметром и отсутствием складчатости (pH 2,1); задняя часть, самая длинная область средней кишки, – щелочным pH просвета (pH 8,3). Три основных типа клеток были обнаружены по всей длине средней кишки, а именно столбчатые, эндокринные и регенеративные клетки. Столбчатые клетки обладают структурными и ультраструктурными свойствами, типичными для секреторных клеток, и, вероятно, отвечают за выработку и секрецию амилаз, липаз и лизоцима. Столбчатые клетки, присутствующие в первой части задней части средней кишки, вероятно, характеризуются секреторной активностью, выработкой сериновых протеаз, т. е. трипсина и химотрипсина. Эти два фермента отвечают за начальную фазу переваривания белков, которая происходит в задней части средней кишки. Наибольшая активность протеолитических ферментов зафиксирована в содержимом просвета задней части средней кишки, что подтверждает, что этот участок является основным местом переваривания белков эндопептидазами, относящимися к семейству сериновых протеаз. В этой области эндо- и экзопептидазы осуществляют гидролиз пептидных связей, что приводит к образованию свободных аминокислот. Во второй части задней части средней кишки столбчатые клетки имеют микроворсинки, которые длиннее, чем в других областях, в то время как морфологические признаки, приписываемые секреторной активности, менее очевидны, что подтверждает главную роль этого тракта в усвоении питательных веществ. Этот район играет фундаментальную роль в переваривании белка от начальной до конечной фазы процесса, последняя производит отдельные аминокислоты, которые, в свою очередь, могут быть усвоены.

Значение pH в просвете передней и задней части средней кишки, где происходит гидролиз внутренних α -1,4-гликозидных связей полисахаридов (т.е. крахмала и гликогена), соответствует оптимальному диапазону pH активности α -амилазы. Поглощенные полисахариды начинают расщепляться в передней части растворимыми амилазами. Значительная активность липазы была зарегистрирована также и в передней, и в задней части средней кишки. Таким образом, pH просвета играет решающую роль в функциональных свойствах средней кишки, поскольку он влияет на активность пищеварительных ферментов, растворимость питательных веществ, нейтрализацию токсичных поглощенных соединений и микробиоту кишечника.

Ранее [35] были исследованы биохимические свойства пищеварительных ферментов, выделяемых слюнной железой и кишечником Чёрной львинки. Экстракты кишечника личинок Чёрной львинки имели высокую активность амилазы, липазы и протеазы. Кроме того, в экстрактах кишечника наблюдалась сильная трипсиноподобная протеазная активность. Более высокая активность лейцинариламидазы, α -галактозидазы, β -галактозидазы, α -маннозидазы и α -фукозидазы наблюдалась в экстрактах кишечника личинок Чёрной львинки по сравнению с личинками домашней мухи. Качественное и количественное сравнение активности пищеварительных ферментов личинок *M. domestica* и *H. illucens* показало, что последние обладают большим количеством пищеварительных ферментов с более высокими уровнями активности. Эти результаты объясняют почему

личинки Чёрной львинки могут переваривать пищевые отходы и органические материалы более эффективно, чем любые другие известные виды мух.

Недавнее исследование [36, 37] описывает влияние температуры на протеолитическую активность в средней кишке личинок. Оптимальная температура работы этих ферментов около 45°C при том, что личинки проявляют весьма своеобразную тенденцию собираться в кормовом субстрате, образуя кластеры, в которых температура повышается из-за перенаселенности личинок и тепла, выделяемого их движением, поэтому протеолитические ферменты могут работать при своей оптимальной температуре. Эта особенность может в значительной степени способствовать эффективности личинок в биоаконверсии кормовых субстратов.

Важно отметить их особенное поведение при групповом питании- личинки поочередно перемещаются к корму, насыщаются и отползают в сторону, образуя при этом фонтан, делая корм доступным для других личинок повышая общую эффективность кормления группы. Такое поведение особенно важно, когда количество корма ограничено [38].

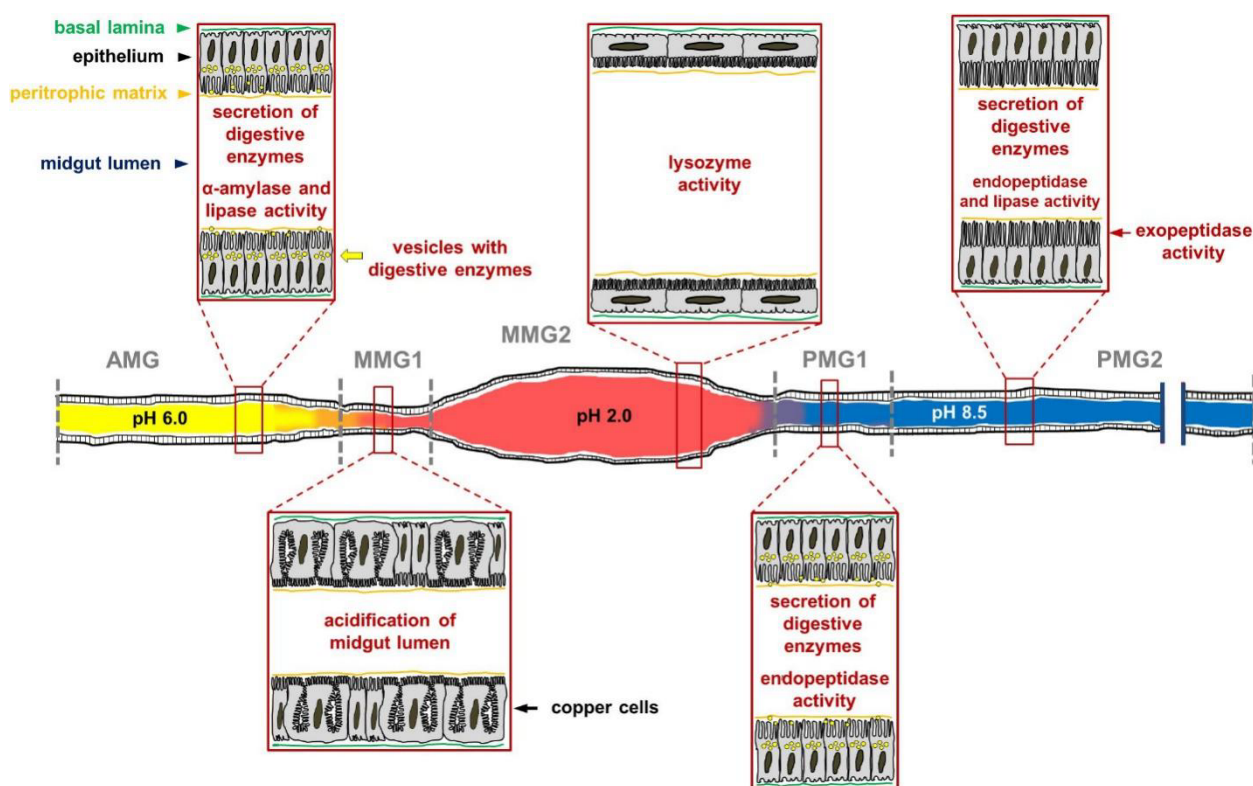


Рис. 1. Схематическое изображение средней кишки личинки *H. illucens* [36]

На рисунке 1 представлены основные морфофункциональные особенности каждой области органа. Просветный pH трех областей сильно различается, будучи кислым, сильно кислым и щелочным в передней, средней и задней средней кишке соответственно. AMG характеризуется столбчатыми клетками с секреторной активностью; в этой области поглощенные полисахариды начинают расщепляться растворимыми амилазами, а липиды гидролизуются липазой. Медные клетки, которые отвечают за сильноокислый pH в просветном содержимом средней кишки, локализуются в первом тракте средней кишки (MMG1). Эпителий второй части средней кишки (MMG2) образован крупными плоскими клетками; в этом тракте пищеварительные процессы не происходят, но высокая активность лизоцима и сильный просветный pH указывают на важную роль этой области в уничтожении поглощенных патогенов. Задняя область средней кишки играет фундаментальную роль в

переваривании белков благодаря эндо- и экзопептидазам, а также отвечает за дальнейшее переваривание липидов. Первый тракт этой области (PMG1) характеризуется столбчатыми клетками с секреторной активностью, тогда как второй (PMG2) представляет столбчатые клетки с микроворсинками, которые длиннее, чем в других областях, что предполагает основную роль этих клеток в усвоении питательных веществ.

Способность личинок расти практически на всех органических веществах делает это насекомое потенциальным источником ферментов, которые могут иметь важное промышленное применение. Например, целлюлаза была охарактеризована из микробиоты кишечника *H. illucens* [39], а в недавнем обзоре сообщалось, что личинки Чёрной львинки представляют собой источник ферментов, разлагающих целлюлозу, хитин и лигнин [40].

Кишечные микроорганизмы насекомых играют решающую роль в росте и развитии насекомых, содействуя использованию пищи. Проведенный Zhineng и др. [41] анализ бактерий в кишечном тракте личинок Чёрной львинки показал, что самая высокая относительная численность бактерий принадлежала типам *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Bacteroidetes* и *Actinobacteria*. Самая высокая численность бактерий на уровне видов была у *Enterococcus*, *Acinetobacter*, *Providencia*, *Enterobacter* и *Myroides*. Был сделан вывод, что рацион формирует состав и активность микробиоты кишечника, а различные рационы по-разному влияют на некоторые микробы у личинок Чёрной львинки. Похожая тенденция, показанная в функциональных генах, указывает на связь между дифференциальными микробами и функциональными генами.

По данным Bruno и др. [42] бактериальные сообщества, находящиеся в трех частях средней кишки личинки *Hermetia illucens*, характеризуются значительными изменениями значений pH в просвете, различаются по количеству бактерий и составу микробиоты. Большинство бактерий погибает в передней и средней области, и только часть микробиоты размножается в задней части средней кишки, используя доступные питательные вещества. Этот процесс отбора может быть результатом сбалансированного сочетания экстремальных значений pH в средней области средней кишки и активности антимикробных пептидов, лизоцимов и пищеварительных ферментов, вырабатываемых и секретируемых клетками средней кишки в просвет передней и средней части средней кишки.

Таким образом, изучение влияния различных субстратов на состав микробиоты кишечника личинок [43], свидетельствуют о том, что состав диеты играет ключевую роль в формировании бактериальных сообществ. В частности, когда рационы несбалансированы (например, вареный рис и рыбные отходы), разнообразие микробных сообществ уменьшается по сравнению с таковыми в более сбалансированных по питательным веществам субстратах. В несбалансированных рационах *Proteobacteria* были основной идентифицированной группой, тогда как во всех других случаях *Bacteroidetes* были одними из доминирующих.

Потребность в питательных веществах. Как и для основных видов животных, питательные вещества (в первую очередь, белки и углеводы) необходимы для развития насекомых. Половое созревание происходит только после того, как особь накапливает достаточное количество питательных веществ и завершила рост. Когда питательных веществ не хватает, фаза ювенильного роста продлевается для компенсации медленного роста. И наоборот, развитие ускоряется в богатой питательными веществами среде, где быстро достигается генетически определенный целевой размер тела особи. Работа над плодовой мушкой *Drosophila* [44] выявила первоочередную роль секретируемых сигнальных молекул, сходных с консервативными инсулиноподобными факторами роста (IGF). Эти молекулы в определенных контрольных точках позволяют эндокринной системе решать, выделять ли стероидный гормон экдизон, который запускает половое созревание.

Важно отметить, что уровень питательных веществ, а также различные пищевые компоненты по-разному влияют на рост и развитие живых организмов [31]. При этом наибольшее влияние оказывают белки; по некоторым данным жир и сахар играют менее значительную роль, по крайней мере, в пределах того, что можно считать сбалансированной диетой. Примечательно, что избыточная концентрация сахара в рационе, имитирующая физиологические состояния, связанные с диабетом, отрицательно влияет на рост и задерживает созревание организма в целом [44]. Также и слишком высокое содержание белка по сравнению с другими макронутриентами в питательном субстрате является отрицательным фактором, и, по-видимому, способствует дисбиозу средней кишки. Общий анализ данных [42] указывает на важность учета наличия различных структурных и функциональных доменов средней кишки, а также микробиоты субстрата. Эти факторы и их взаимозависимость будут играть важную роль при масштабировании технологии выращивания данного вида насекомого.

Высокая концентрация питательных веществ стимулирует скорость развития и увеличивает выживаемость насекомых. Например, Oonincx и др. [45] заметили, что личинки *Hermetia illucens* при питании рационом с высоким содержанием белка и жира (около 22 и 9,5% в сухом веществе рациона, соответственно) имели более короткое время развития (21 день), чем личинки, которым скармливали низкобелковый (на уровне 13-14% в сухом веществе рациона) рацион (37 дней). Однако содержание углеводов в этом рационе неизвестно.

Nguyen и др. [46] отмечают, что помимо низкого содержания жира, навоз, фрукты и овощи содержат мало белка и могут привести к увеличению времени развития личинок. Наличие сбалансированного количества калорий, жиров и белков также может объяснить, почему личинки, развивающиеся на убойных и кухонных отходах, в целом имели самое быстрое время развития. Увеличение скорости роста и уменьшение продолжительности развития личинок установлено, как на высокобелковой, так и на высокожировой диете. Однако были обнаружены признаки того, что высокий уровень жира (20–36% в СВ рациона) может быть критичным.

Barragan Fonseca и др. [31] исследовали влияние концентрации питательных веществ в рационе и плотности выращивания на выживаемость, развитие, рост и содержание белка и жира в личинках *Hermetia illucens*. Личинок кормили кормом с низкой, средней или высокой концентрацией питательных веществ и с четырьмя плотностями выращивания (50, 100, 200 или 400 личинок на контейнер). Установлено, что содержание белка было постоянным в составе личинок вне зависимости от условий выращивания и питания, тогда как содержание жира сильно варьировало. Это означает, что содержание других компонентов тела должно изменяться обратно пропорционально жиру.

По мнению Ushakova и др. [47] лимитирующим фактором развития личинок является содержание клетчатки в субстрате более 7%, а повышенное содержание крахмала в субстрате (более 500 г/кг субстрата) способствует лучшему накоплению жира в организме насекомого.

Samtack & Tomberlin [48] изучали влияние содержания белков и углеводов в рационе на развитие, выживаемость и, как следствие, продолжительность жизни взрослых особей и яйценоскость *Hermetia illucens*. Влажность субстрата повлияла на развитие и соответствующие жизненные характеристики больше, чем содержание и соотношение белка: углеводы. Личинки плохо развивались на рационе с 40%-ной влажностью. Личинки, которых кормили рационом с 70%-ной влажностью, развивались быстрее, становились крупнее и требовали меньше пищи, чем те, которые выращивались на рационе с 55%-ной влажностью. Личинки, выращенные на сбалансированном рационе (21% белка: 21%

углеводов) при 70% влажности, быстрее всего развивались при минимальном количестве пищи и лучше всех выживали до стадии предкуколок.

Субстраты с высоким содержанием жиров и углеводов увеличивают содержание сырого жира в личинках [24], тогда как личинки, получающие диету с высоким содержанием клетчатки и/или низким содержанием жиров, имеют более низкое содержание сырого жира (3,4–6,6% в СВ) [46].

В исследовании [49] сравнивается рост личинок на субстратах, которые различаются в первую очередь по физическим свойствам. Это было достигнуто путем использования различных волокон в субстратах. В первом эксперименте два субстрата с 20% или 14% куриного корма были смешаны с разными волокнами (целлюлоза, лигноцеллюлоза или солома). Во втором эксперименте рост личинок сравнивался с субстратом с 17% куриного корма, который дополнительно содержал солому с различными размерами частиц. Установлено, что значения свойств текстуры субстрата не влияли на рост личинок, но влияла насыпная плотность волокнистого компонента. Субстрат, смешанный с целлюлозой, привел к более высокому росту личинок с течением времени по сравнению с субстратами с более высокой насыпной плотностью волокон. Личинки, выращенные на субстрате, смешанном с целлюлозой, достигли максимального веса за 6 дней вместо 7. Ни волокна, ни уровень питательных веществ не изменили содержание сырого протеина в личинке, и значения варьировали от 33,5% до 38,3%, но наблюдалось взаимодействие между волокнами и уровнем питательных веществ. Размер частиц соломы в субстратах повлиял на рост личинок и привел к разнице в концентрации Са на 26,78%, разнице в концентрации Mg на 12,04% и разнице в концентрации Р на 35,34%. Эти результаты показывают, что субстраты для выращивания личинок можно оптимизировать, изменив компонент волокна или размер его частиц. Это может улучшить выживаемость, сократить время выращивания, необходимое для достижения максимального веса, и изменить химический состав конечного продукта.

Использование различных субстратов для кормления личинки *H. illucens*.

Показана возможность промышленного разведения различных видов насекомых на органических субстратах [18, 50]. В последние годы были опубликованы обширные анализы по эффективности использования различных субстратов личинками *Hermetia illucens* [47, 51, 52, 53].

Личинки, которых кормили куриным пометом, сокращают количество отходов на 50%, устраняют размножение домашних мух и возможных переносчиков болезней [54]. Активность личинок и бактерий может снизить содержание сухого вещества, а также других компонентов, таких как азот или фосфор. Эксперименты с коровьим навозом показали снижение содержания азота при его переработке на 43% и фосфора на 67% [26].

Контролируемые эксперименты по кормлению стандартным кормом проводились Diener и др. [55] для оценки оптимального количества органических отходов. Было установлено, что ежедневная норма кормления 100 мг куриного корма (содержание влаги 60%) на личинку привела к оптимальному компромиссу между эффективностью сокращения материала (41,8%, SE 0,61) и производством биомассы (сухой вес предкуколки: 48,0 мг, SE 2,0). Применительно к рыночным отходам и человеческим фекалиям это соответствует потенциальной суточной мощности кормления 3-5 кг/м² и 6,5 кг/м², соответственно.

Личинки Чёрной львинки способны поглощать самые разнообразные отходы. Исследования показали, что они могут успешно развиваться на останках позвоночных [56], кухонных отходах, фруктах и овощах [46], рыбных, бытовых отходах [55], отходах жизнедеятельности человека, навозе скота и т.д. [54]. Очевидно, что такая пластичность делает их идеальной моделью насекомых для массового производства белка и жира;

однако, в то время как личинки Чёрной львинки способны потреблять широкий спектр отходов, тип отходов, которыми их кормят, может повлиять на время их развития и качество продукта [57, 58].

Еще недостаточно полно изучено влияние различных субстратов на параметры состава полученных кормовых средств из личинок *Hermetia illucens*, конверсию корма и возможность практического масштабирования.

В опыте Tschirner и др. [59] изучалось влияние отходов переработки сельскохозяйственного производства на питательный и минеральный состав личинок *Hermetia illucens*. Тестировалось три смеси полуфабрикатов (контрольная группа), сушеных дистилляционных зерен с растворимыми веществами (белковая группа) и сушеного жома сахарной свеклы (группа волокон). После 15-дневного периода выращивания общий выход личинок контрольной, белковой и волокнистой групп составил 2,58, 0,93 и 0,43 кг сырой массы соответственно, содержание сырого протеина достигло 37,2, 44,6 и 52,3% сухого вещества, соответственно.

В другом исследовании скорость роста значительно различалась в зависимости от кормового субстрата [60]. Личинки, выращенные на дробине, росли в два раза быстрее, чем те, которых кормили только яблоками, но те, которые выращивались на смеси яблок и дробины, производили в два раза больше биомассы насекомых. Однако следует отметить, что личинки, полученные из яблочной диеты, содержали на 50% больше жира, чем личинки, питавшиеся смесями фруктов и дробины.

В исследованиях Lalander и др. [61] содержание белка в биомассе личинок варьировало незначительно (39-44% от СВ), в то время как в конечном выходе биомассы личинок были обнаружены значительные различия. Одним из способов улучшения биоконверсии отходов является смешивание фракций с высоким содержанием белка с фракциями с высоким содержанием углеводов, чтобы личинки в большей степени могли использовать доступные питательные вещества. И, наоборот, сокращение времени откорма личинки можно снизить за счет добавления к богатому углеводами субстрату белковых компонентов. Сделан вывод, что отходы скотобойни, пищевые отходы, фекалии человека и смесь отходов скотобойни + фрукты и овощи являются очень подходящими субстратами для выращивания личинок *Hermetia illucens*, в то время как чистые фруктово-овощные отходы и осадки сточных вод подходят в меньшей степени, могут быть использованы эффективно, но требуют комбинации с другими доступными источниками питательных веществ. Также отмечается, что тип субстрата, по-видимому, все же оказывает незначительное влияние на аминокислотный профиль личинок [58].

В одном из последних исследований [37] рассмотрена проблема как средняя кишка личинок адаптируется к рационам с различным содержанием питательных веществ. Были сравнены два субстрата для выращивания: сбалансированный по питательным веществам рацион для личинок двукрылых и бедный по питательным веществам рацион, имитирующий отходы фруктов и овощей. Установлено, что на показатели роста личинок бедная питательными веществами диета оказывает относительно незначительное влияние, в то время как были отмечены изменения в активности пищеварительных ферментов, морфологии клеток средней кишки и накоплении питательных веществ. Это указывает на то, что в зависимости от насыщенности рациона питательными веществами в средней кишке происходят определённые процессы адаптации, обеспечивающие более эффективное использование бедных по питательным веществам субстратов. Анализ транскриптома средней кишки личинок, выращенных на двух субстратах, показал, что гены с важными функциями в пищеварении и всасывании экспрессируются по-разному, что подтверждает адаптивность этого органа.

Закключение. Как источник широкого спектра нутриентов и биологически активных веществ, биомасса насекомых представляет собой полезный кормовой ресурс для производства кормовых средств. Пищевая ценность насекомых в сочетании с высокой эффективностью конверсии пищевых продуктов и низкой потребностью в воде делает их весьма перспективным сырьём для производства продуктов животного происхождения [7, 16]. С другой стороны, для того, чтобы реализовать потенциал этого ресурса для производства кормовых продуктов, необходимо создать инфраструктуру для получения исходного сырья, его переработки, хранения, распределения и маркетинга. При этом ни один из этих этапов не будет успешным, если отсутствуют возможности выращивания насекомых в достаточных количествах для удовлетворения потенциальных потребностей в животном белке [62].

Проведенные исследования выявили наличие у насекомых ряда особенностей, имеющих важное значение для технологий использования в кормах для животных: 1) в биомассе насекомых высокое содержание белка, липидов, минеральных веществ и витаминов; 2) концентрация белка и липидов в СВ насекомых, предназначенных для кормления животных, варьирует в широком диапазоне; 3) биомасса насекомых характеризуются более высоким коэффициентом конверсии корма и поэтому они могут стать ценным источником корма для сельскохозяйственных животных [20, 63].

Разведение насекомых, таких как Чёрная львинка (*Hermetia illucens*), на разнообразных органических отходах дает преимущество производить богатые питательными веществами корма для животных, топливо, органические удобрения с одновременной переработкой отходов [64, 65]. Включение личинок/куколок Чёрной львинки в рационы птицы, рыбы и свиней показало себя многообещающим в качестве потенциальной замены обычных кормовых ингредиентов, таких как соевая мука и рыбная мука. Однако для полной реализации потенциала Чёрной львинки необходимы дополнительные исследования и разработки для масштабирования производства. При этом необходимо пристальное внимание уделить изучению потребностей личинки в питательных веществах, их соотношению, структуре, источнику субстрата и его физической форме.

Модуляция переваривания и всасывания питательных веществ является одним из механизмов после приема пищи, который гарантирует наилучшее использование пищевых ресурсов, даже если они бедны или не сбалансированный по питательными веществам, играет ключевую роль при изменениях в составе рациона. Личинки *Hermetia illucens* могут расти на широком спектре питательных субстратов с различным содержанием питательных веществ, что предполагает, что они могут регулировать пищеварительные процессы после приема пищи, чтобы удовлетворять свои потребности в питательных элементах. Эти особенности необходимо учитывать при нормировании ее питания и создании эффективных, для масштабирования производства, субстратов для кормления.

Работа выполнена в рамках государственного задания при финансовой поддержке фундаментальных научных исследований Минобрнауки РФ №124020200032-4.

Литература.

1. Wang, Y.-S.; Shelomi, M. Review of black soldier fly (*Hermetia illucens*) as animal feed and human food. *Foods* 2017, 6, 91. <https://doi.org/10.3390/foods6100091>
2. Lähteenmäki-Uutela, A.; Grmelová, N., European law on insects in food and feed. *EFFL* 2016, 11, 2-8. <https://www.jstor.org/stable/43958606>
3. Commission Regulation (EU) 2017/893 of 24 May 2017. Official Journal of the European Union. L 393. 2017, 60, 92-116.
4. Commission Regulation (EU) 2021/1925 of 5 November 2021. Official Journal of the European Union. L 393. 2021, 64, 4-8.

5. van Huis, A. Edible insects: non-food and non-feed industrial applications. *J Insects Food Feed* 2022, 8, 447-450. <https://doi.org/10.3920/JIFF2022.x004>
6. Харитонов, С.М. Кормовая мука из сапрофагов в рационах телят / С.М. Харитонов, В.И. Филатов // Науч. Тр. НСХИ «Кормление с.-х. животных в Западной Сибири». - Новосибирск, 1980, Т.134.- С.22-26.
7. Эрнст, Л.К. Использование белкового корма, полученного путем биологической переработки свиного навоза, в кормлении молодых и взрослых норок / Л.К. Эрнст, К.Г. Воробьев, Ф.И. Злочевский, А.С. Овечкин, Р.П. Федорова, В.М. Колповский, Б.А. Исупов, А.А., Крякин // Бюл. науч. работ ВНИИЖ «Вопросы утилизации бесподстилочного навоза на комплексах и фермах промышленного типа». - Дубровицы, 1975, вып. 44, С. 51-53.
8. Игнатьев, А.Д. Биологическая ценность неспецифических кормов, полученных из личинок комнатной мухи / А.Д. Игнатьев, Ю.А. Колтынин, Э.Ф. Фомичева, Т.Н. Васильева, Р.И. Серкова, В.П. Аленин // Бюл. науч. работ ВНИИЖ «Вопросы утилизации бесподстилочного навоза на комплексах и фермах промышленного типа». - Дубровицы, 1975.- Вып. 44.- С.64-65 с.
9. Воробьев, К.Г. Эффективность использования сухих личинок комнатной мухи при кормлении цыплят / К.Г. Воробьев, И.Р. Птак, Ф.Р. Кивкуцан, Э.Ф. Фомичева, А.С. Овечкин // Бюл. науч. работ ВНИИЖ «Вопросы утилизации бесподстилочного навоза на комплексах и фермах промышленного типа». - Дубровицы, 1975.- Вып. 44.- С.57-59.
10. Баяндина, Г.В. Использование муки из личинок комнатной мухи при выращивании ремонтных свинок / Г.В. Баяндина // Сб. науч. тр. НСХИ «Переработка органических отходов животноводства биологическим способом». - Новосибирск, 1980.- Т.128, С. 21-24.
11. Эрнст, Л.К. Энтомологическая переработка органических отходов свиноводства и птицеводства и использование ее продуктов в сельском хозяйстве / Л.К. Эрнст, Ф.И. Злочевский, Ю.П. Фомичев, Г.М. Ерастов, Н.А. Зиновьева, В.А. Багиров, В.Т. Каклаков, М.В. Фролкина.- Дубровицы.- ВИЖ.- 2004.- 136 с.
12. Makkar, H.P.S.; Tran, G.; Henze, V.; Ankers, P. State-of-the-art on use of insects as animal feed. *Anim Feed Sc Technol* 2014, 197, 1-33. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2014.07.008>
13. Dobermann D., Swift J.A., Field L.M. Opportunities and hurdles of edible insects for food and feed. *Nutr Bull* 2017, 42, 293-308. <https://doi.org/10.1111/nbu.12291>
14. Gladun V.V. The first record of *Hermetia illucens* (Diptera, Stratiomyidae) from Russia. *Nature Conservation Research*. 2019, 4(4), 111–113. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2019.063>
15. Jin, X.H.; Heo, P.S.; Hong, J.S.; Kim, N.J.; Kim, Y.Y. Supplementation of Dried Mealworm (*Tenebrio molitor* larva) on Growth Performance, Nutrient Digestibility and Blood Profiles in Weaning Pigs. *Asian-Australas J Anim Sci* 2016, 29, 979–986. <https://doi.org/10.5713/ajas.15.0535>
16. Sogari, G.; Amato, M.; Biasato, I.; Chiesa, S.; Gasco, L. The potential role of insects as feed: a multi-perspective review. *Animals* 2019, 9, 119. <https://doi.org/10.3390/ani9040119>
17. Gasco L., Acuti G., Bani P., Zotte A.D., Danieli P.P., De Angelis A., Fortina R., Marino R., Parisi G., Piccolo G., Pinotti L., Prandini A., Schiavone A., Terova G., Tulli F., Roncarati A. Insect and fish by-products as sustainable alternatives to conventional animal proteins in animal nutrition. *Italian J Anim Sci* 2020, 19, 360-372. <https://doi.org/10.1080/1828051X.2020.1743209>
18. Nekrasov R.V., Chabaev M.G., Zelenchenkova A.A., Bastrakov A.I., Ushakova N.A. Nutritional properties of *Hermetia illucens* L., a new feed product for young pigs (*Sus scrofa domestica* Erxleben). *Agr Biology* 2019, 54, 316-325. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2019.2.316eng>
19. Chia, S.Y.; Tanga, C.M.; Osuga, I.M.; Alaru, A.O.; Mwangi, D.M.; Githinji, M.; Dubois, T.; Ekesi, S.; van Loon J.J.A.; Dicke, M. Black soldier fly larval meal in feed enhances growth performance, carcass yield and meat quality of finishing pigs. *J Insects Food Feed* 2021, 7, 433-447. <https://doi.org/10.3920/JIFF2020.0072>
20. Maurer, V., Holinger, M., Amsler, Z., Früh, B., Wohlfahrt, J., Stamer, A., Leiber, F. Replacement of soybean cake by *Hermetia illucens* meal in diets for layers // *J. Ins. Food Feed*. 2016. Vol. 2. nr 2. P. 83-90. <https://doi.org/10.3920/JIFF2015.0071>
21. Onsongo, V.O.; Osuga, I.M.; Gachuiri, C.K.; Wachira, A.M.; Miano, D.M.; Tanga, C.M.; Ekesi, S.; Nakimbugwe, D.; Fiaboe, K.K.M. Insects for income generation through animal feed: effect of dietary replacement of soybean and fish meal with black soldier fly meal on broiler growth and economic performance. *J Econom Entomol* 2018, 111, 1966-1973. <https://doi.org/10.1093/jee/toy118>
22. Belghit, I.; Liland, N.S.; Gjesdal, P.; Biancarosa, I.; Menchetti, E.; Li, Y.X.; Waagbo, R.; Kroghdahl, A.; Lock, E.J. Black soldier fly larvae meal can replace fish meal in diets of sea-water phase

- Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 2019, 503, 609-619. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2018.12.032>
23. Oliveira, F. R., Doelle, K., & Smith, R. (2016). External morphology of *Hermetia illucens* Stratiomyidae: Diptera (L. 1758) based on electron microscopy. *Annual Research & Review in Biology*, 2016, 9, 1-10. <https://doi.org/10.9734/APP5/2016/22973>
 24. Barragan-Fonseca, K.B.; Dicke, M.; Van Loon, J.J.A. Nutritional value of the black soldier fly (*Hermetia illucens* L.) and its suitability as animal feed – a review. *J Insects Food Feed* 2017, 3, 105-120. <https://doi.org/10.3920/jiff2016.0055>
 25. Barros, L. M., Gutjahr, A. L. N., Ferreira-Keppler, R. L., & Martins, R. T. (2019). Morphological description of the immature stages of *Hermetia illucens* (Linnaeus, 1758) (Diptera: Stratiomyidae). *Microscopy Research and Technique*, 82(3), 178-189. <https://doi.org/10.1002/jemt.23127>
 26. Gobbi F.P. Biología reproductiva y caracterización morfológica de los estadios larvarios de *Hermetia illucens* (L., 1758) (Diptera: Stratiomyidae). *Bases Parasu Producción Masiva en Europa*. 2013.
 27. Bruno D., Bonacci T., Reguzzoni M., Casartelli M., Grimaldi A., Tettamanti G., Brandmayr P. An in-depth description of head morphology and mouthparts in larvae of the black soldier fly *Hermetia illucens*. *Arthropod Structure & Development*. 2020, 58, 100969. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.100969>.
 28. Gligorescu A., Toft S., Hauggaard-Nielsen H., Axelsen J.A., Nielsen S. A. Development, metabolism and nutrient composition of black soldier fly larvae (*Hermetia illucens*; Diptera: Stratiomyidae) in relation to temperature and diet. *Journal of Insects as Food and Feed*. 2018, 4(2), 123-133. <https://doi.org/10.3920/JIFF2017.0080>
 29. Holmes L., Vanlaerhoven S. & Tomberlin J. 2012: Relative humidity effects on the life history of *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae). *Environ. Entomol.* 41: 971-978. <https://doi.org/10.1603/EN12054>
 30. Heussler C.D., Walter A., Oberkofler H., Insam H., Arthofer W., Schlick-Steiner B.C. & Steiner F.M. 2018: Influence of three artificial light sources on oviposition and half-life of the black soldier fly, *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae): Improving small-scale indoor rearing. *PLoS ONE* 13(5): e0197896, 10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0197896.t001>
 31. Barragan Fonseca K., Dicke M., van Loon J. Influence of larval density and dietary nutrient concentration on performance, body protein, and fat contents of black soldier fly larvae (*Hermetia illucens*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 2018, 166(9): 761-770. <https://doi.org/10.1111/eea.12716>
 32. Sheppard, D.C., Tomberlin, J.K., Joyce, J.A., Kiser, B.C., Sumner, S.M., 2002. Rearing methods for the black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae). *J. Med. Entomol.* 39, 695–698.
 33. Tomberlin, J.K., Sheppard, D.C., Joyce, J.A., 2002. Selected life-history traits of black soldier flies (Diptera: Stratiomyidae) reared on three artificial diets. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 95, 379-286.
 34. Lievens S., Vervoort E., Bruno D. van der Donck T., Tettamanti G., Seo J.W., Poma G., Covaci A., De Smet J., van der Borght M. Ingestion and excretion dynamics of microplastics by black soldier fly larvae and correlation with mouth opening size. *Sci Rep*. 2023, 13, 4341. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-31176-9>
 35. Kim W., Bae S., Park K., Lee S., Choi Y., Han S., Koh Y. Biochemical characterization of digestive enzymes in the black soldier fly, *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology* 2011, 14, 1, 11-14. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2010.11.00>
 36. Bonelli M., Bruno D., Caccia S., Sgambetterra G., Cappellosa S., Jucker C., Tettamanti G., Casartelli M. Structural and Functional Characterization of *Hermetia illucens* Larval Midgut. *Front. Physiol.* 2019, 10:204. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00204>
 37. Bonelli M., Bruno D., Brilli M., Gianfranceschi N., Tian L., Tettamanti G., Caccia S., Casartelli M. Black Soldier Fly Larvae Adapt to Different Food Substrates through Morphological and Functional Responses of the Midgut. *Int J Mol Sci*. 2020, 13, 21(14), 4955. <https://doi.org/10.3390/ijms21144955>
 38. Shishkov O., Hu M., Johnson C., Hu D.L. Black soldier fly larvae feed by forming a fountain around food. *J. R. Soc. Interface*, 2019, 16: 20180735. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2018.0735>
 39. Lee C.M., Lee Y.S., Seo S.H., Yoon S.H., Kim S.J., Hahn B.S. et al. Screening and characterization of a novel cellulase gene from the gut microflora of *Hermetia illucens* using

- metagenomics library. J. Microbiol. Biotechnol. 2014, 24, 1196–1206. <https://doi.org/10.4014/jmb.1405.05001>
40. Müller A., Wolf D., Gutzeit H.O. The black soldier fly, *Hermetia illucens* - a promising source for sustainable production of proteins, lipids and bioactive substances. Z. Naturforsch. 2017, C 72, 351–363. <https://doi.org/10.1515/znc-2017-0030>
41. Zhineng Y., Ying M., Bingjie T. и др. Intestinal microbiota and functional characteristics of black soldier fly larvae (*Hermetia illucens*). Ann Microbiol. 2021, 71, 13. <https://doi.org/10.1186/s13213-021-01626-8>
42. Bruno D., Bonelli M., De Filippis F., Di Lelio I., Tettamanti G., Casartelli M., Ercolini D., Caccia S. The intestinal microbiota of *Hermetia illucens* Larvae is affected by diet and shows a diverse composition in the different midgut regions. Appl Environ Microbiol 2019, 85:тe01864-18. <https://doi.org/10.1128/AEM.01864-18>
43. Zheng L., Crippen T.L., Singh B., Tarone A.M., Dowd S., Yu Z., Wood T.K., Tomberlin J.K. A survey of bacterial diversity from successive life stages of black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae) by using 16S rDNA pyrosequencing. J Med Entomol. 2013, 50(3): 647-58. <https://doi.org/10.1603/me12199>
44. Danielsen E.T., Moeller M.E., Rewitz K.F. Nutrient signaling and developmental timing of maturation. Curr. Top. Dev. Biol. 2013. 105:37–67 <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-396968-2.00002-6>
45. Oonincx D.G.A.B., Finke M.D. Nutritional value of insects and ways to manipulate their composition. J. Insects Food Feed. 2021, 7: 639–659.
46. Nguyen T., Tomberlin J., Vanlaerhoven S. Influence of resources on *Hermetia illucens* [Diptera: Stratiomyidae] larval development. Journal of Medical Entomology. 2013, 50: 898-906 <https://doi.org/10.15389/10.1603/ME12260>
47. Ushakova, N.A.; Bastrakov, A.I.; Karagodin, V.P.; Pavlov, D.S. Specific features of organic waste bioconversion by *Hermetia illucens* fly larvae (Diptera: Stratiomyidae, Linnaeus, 1758). Biol. Bull. Rev. 2018, 8, 533–541. <https://doi.org/10.1134/S2079086418060117>
48. Cammack J.A., Tomberlin J.K. The Impact of diet protein and carbohydrate on select life-history traits of the black soldier fly *Hermetia illucens* (L.) (Diptera: Stratiomyidae). Insects. 2017, 31, 8(2): 56. <https://doi.org/10.3390/insects8020056>
49. Yakti W., Müller M., Klost M., Mewis I., Dannehl D., Ulrichs C. Physical Properties of Substrates as a Driver for *Hermetia illucens* (L.) (Diptera: Stratiomyidae) Larvae Growth. Insects. 2023, 14(3), 266. <https://doi.org/10.3390/insects14030266>
50. Antonio M., Pereir R.T., Olive, A.B.S. и др. Cafeteria-type feeding of chickens indicates a preference for insect (*Tenebrio molitor*) larvae meal. Animals. 2020, 10(4): 627. <https://doi.org/10.3390/ani1004062>
51. Liu C., Wang C., Yao H. Comprehensive resource utilization of waste using the black soldier fly (*Hermetia illucens* (L.)) (Diptera: Stratiomyidae). Animals 2019, 9, 349. <https://doi.org/10.3390/ani9060349>
52. Da Silva G.D.P., Hesselberg T. A Review of the use of black soldier fly larvae, *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae), to compost organic waste in tropical regions. Neotrop. Entomol. 2020, 49: 151–162.
53. Purkayastha D., Sarkar S. Sustainable waste management using black soldier fly larva: A review. Int. J. Environ. Sci. Technol. 2022, 19, 12701–12726. <https://doi.org/10.1007/s13762-021-03524-7>
54. Banks J., Gibson W.T., Cameron M.M. Growth rate of black soldier fly larvae fed on fresh human faeces and their implication for improving sanitation. Tropical Medicine and International Health. 2014, 19, 14-22.
55. Diener S., Zurbrugg C., Tockner K. Conversion of organic material by black soldier fly larvae: establishing optimal feeding rates. Waste Management & Research. 2009, 27(6): 603-610. <https://doi.org/10.1177/0734242X09103838>
56. Tomberlin JK, Sheppard DC, Joyce JA. Black soldier fly (Diptera: Stratiomyidae) colonization of pig carrion in south Georgia. J Forensic Sci. 2005 Jan;50(1):152-3.
57. Nekrasov, R.V.; Pravdin, I.V.; Kravtsova, L.Z.; Bastrakov, I.A.; Pashkova, L.A.; Ushakova, N.A. Biochemical Characteristics of Insects *Hermetia illucens*. In Book: Chemical and Biochemical Physics. A Systematic Approach to Experiments, Evaluation, and Modeling. Edited by D. Schiraldi and G.E. Zaikov. Apple Academic Press, 2016, pp. 287-300. <https://doi.org/10.1201/b19939-20>

58. Sprangers T., Ottoboni M., Klootwijk C., Ovyn A., Deboosere S., De Meulenaer, B., De Smet S. Nutritional composition of black soldier fly (*Hermetia illucens*) prepupae reared on different organic waste substrates. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 2016, 97(8): 2594–2600. <https://doi.org/10.1002/jsfa.8081>
59. Tschirner M., Simon A. Influence of different growing substrates and processing on the nutrient composition of black soldier fly larvae destined for animal feed. *Journal of Insects as Food and Feed*. 2015, 1(4): 249–259. <https://doi.org/10.3920/jiff2014.0008>
60. Scala A., Cammack J.A., Salvia R., Scieuzo C., Franco A., Bufo S.A., Tomberlin J.K., Falabella P. Rearing substrate impacts growth and macronutrient composition of *Hermetia illucens* (L.) (Diptera: Stratiomyidae) larvae produced at an industrial scale. *Sci Rep*. 2020, 10, 19448. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76571-8>
61. Lalander C., Diener S., Zurbrugg C., Vinnerås B. Effects of feedstock on larval development and process efficiency in waste treatment with black soldier fly (*Hermetia illucens*). *Journal of Cleaner Production*. 2019, 208: 211-219. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2018.10.017>
62. Cortes Ortiz J.A., Ruiz A.T., Morales-Ramos J.A. и др. Insect mass production technologies. // In book: *Insects as Sustainable Food Ingredients*. London: Academic Press, 2016. P. 153-201. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802856-8.00006-5>
63. Nekrasov, R.V.; Ivanov, G.A.; Chabaev, M.G.; Tsis, E.Y.; Bogolyubova, N.V.; Nikanova, D.A. Effect of dietary replacement of fishmeal by insect meal on growth performance and non-specific immunity of growing pigs. *J Anim Sci* 2020. 98, 353. <https://doi.org/10.1093/jas/skaa278.620>
64. Surendra K.C., Tomberlin J.K., van Huis A., Cammack J.A., Heckmann L.-H.L., Khanal S.K. Rethinking organic wastes bioconversion: Evaluating the potential of the black soldier fly (*Hermetia illucens* (L.)) (Diptera: Stratiomyidae) (BSF). *Waste Management*. 2020, 117, 58-80. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2020.07.050>
65. Barrett, M., Miranda, C., Veloso, I. T., Flint, C., Perl, C., Martinez, A., Tomberlin, J. K. Grinding as a slaughter method for farmed black soldier fly (*Hermetia illucens*) larvae: Empirical recommendations to achieve instantaneous killing. *OSF Preprints*, 2023. 2. <https://doi.org/10.31219/osf.io/j25pc>

№1
2024г.

УСПЕХИ НАУК О ЖИВОТНЫХ

Сетевое научное издание

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ



КОНТАКТЫ

Ершова Анастасия Игоревна

Email: ernst_journal@vij.ru

Почтовый адрес: 142132, Московская обл.,
г.о. Подольск, пос. Дубровицы, д. 60