СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ, 2016, том 51, № 6, с. 788-800

## Геномное сканирование, биоразнообразие

*УДК 636.2:575.174:575.2:51-76* doi: 10.15389/agrobiology.2016.6.788rus

# ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ РОССИЙСКИХ ПОРОД КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ПОЛНОГЕНОМНОГО АНАЛИЗА SNP*

**Н.А. ЗИНОВЬЕВА[1], А.В. ДОЦЕВ[1], А.А. СЕРМЯГИН[1], К. ВИММЕРС[2], Х. РЕЙЕР[2], Й. СОЛКНЕР[3], Т.Е. ДЕНИСКОВА[1], Г. БРЕМ[1, 4]**

**С расшифровкой последовательности полного генома крупного рогатого скота стало возможным прослеживать историю происхождения пород и оценивать генетические связи между современными породами, основываясь на результатах полногеномного скрининга SNP-маркеров. Были проведены исследования коммерческих и локальных пород в Европе, Северной Америке, Азии и Африке на полногеномном уровне. Однако генетические различия, связи и популяционно-генетическая структура российских пород скота остаются малоизученными. Целью нашей работы стало исследование генетического разнообразия и популяционной структуры пяти российских пород скота на основании полногеномного полиморфизма единичных нуклеотидов (single nucleotide polymorphism, SNP), полученного с использованием Illumina Bovine SNP50 BeadChip («Illumina Inc.», США). Материалом для исследований служили образцы спермы или ткани животных бестужевской (BEST, *n* = 27), холмогорской (KHLM, *n* = 25), костромской (KSTR, *n* = 20), красной горбатовской (RGBT, *n* = 23) и ярославской (YRSL, *n* = 21) пород. Образцы, полученные от голштинского скота (HLST, *n* = 29), использовали как группу сравнения. Качество генотипирования контролировали с помощью программного обеспечения PLINK 1.07. Для обработки данных применяли программное обеспечение PLINK 1.07, HP-Rare 1.1, STRUCTURE, ver. 2.3.4, Phylip, ver. 3.695, FigTree 1.4.2, Arlequin suite, ver. 3.5.2.2 и R пакет. Конечный набор маркеров, отобранный по результатам контроля качества и использованный для анализа, включал 35874 SNP. Степень наблюдаемой гетерозиготности в российских породах скота изменялась от 0,378 у BEST до 0,390 у KHLM и была выше по сравнению со значением этого показателя в голштинской породе (0,377). Аллельное разнообразие варьировало от 1,914±0,001 у KSTR до 1,955±0,001 у BEST. Во всех исследованных породах был выявлен незначительный избыток гетерозигот (FIS от –0,015 у BEST до –0,054 у KHLM). Многомерное шкалирование (MDS) показало наличие неперекрывающихся породно-специфических кластеров, при этом первая главная компонента отвечала за 6,46, вторая главная компонента — за 5,03 % генотипической изменчивости. По результатам индивидуального филогенетического анализа, основанного на методе максимальной бережливости, особи группировались в шесть кластеров в соответствии с их породной принадлежностью. Анализ в STRUCTURE подтвердил, что исследованные российские породы по происхождению отличаются от голштинской и родственных голштинской пород скота. Максимальное значение ΔK показало, что наиболее вероятное число популяций k = 6. При k = 6 наблюдалось формирование генетической структуры, соответствующей породной принадлежности особей: $Q_{1/6}$ = 0,855±0,018 для BEST, $Q_{2/6}$ = 0,818±0,029 для KHLM, $Q_{3/6}$ = 0,923±0,015 для KSTR, $Q_{4/6}$ = 0,816±0,027 для RGBT, $Q_{5/6}$ = 0,873±0,031 для YRSL и $Q_{6/6}$ = 0,935±0,014 для HLST. Оценка молекулярной варианcы выявила высокодостоверную дифференциацию (p < 0,001) изучаемых пород. Генетическая изменчивость была обусловлена главным образом внутрипопуляционными различиями (91,2 %), в то время как на межпопуляционные приходилось 8,8 %. Формирующаяся структура филогенетического дерева, построенного на основании генетических дистанций Нея, полностью соответствовала историческому происхождению пород и подтверждала результаты MDS и STRUCTURE. Таким образом, впервые с использованием полногеномного анализа SNP мы изучили популяционную структуру и генеалогические связи между некоторыми российскими породами крупного рогатого скота. Эти результаты, показывающие уникальность аллелофонда отечественного молочного скота на геномном уровне, служат началом углубленного изучения генофонда пород и оценки их значения для перспектив сельскохозяйственного производства.**

**Ключевые слова: российские породы крупного рогатого скота, полногеномный SNP скрининг, биоразнообразие.**

Развитие интенсивных систем производства продукции животноводства, основанных на использовании ограниченного числа пород, приводит к снижению разнообразия видов сельскохозяйственных животных (1, 2). Идентификация и сохранение уникальной изменчивости местных пород в усло-

* Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 14-36-00039.

виях роста техногенной нагрузки и изменяющегося климата может стать незаменимым источником создания новых ценных генотипов для животноводства будущего.

На территории России в течение многовековой истории были сформированы массивы скота, хорошо приспособленные к местным природно-климатическим и экономическим условиям, при этом до первой четверти XVIII века активный завоз иностранного скота в старую Россию не проводился (3). Бессистемный ввоз различных пород из европейских стран с целью улучшения местного скота начался с 1725 года с созданием Царскосельской фермы. С XVIII до середины XIX века в страну ввозили преимущественно голландский скот, с начала XIX века в течение нескольких десятилетий — тирольский. С конца первой половины XIX века и до начала XX века (1930-е годы) импортировалось значительное количество симментальского и швицкого скота (4). Наряду с этими породами в старую Россию ввозили отдельные партии животных почти всех пород, разводимых в Западной Европе (5-7). Решение о ввозе той или иной породы для улучшения местного скота принималось каждым помещиком самостоятельно и зачастую определялось модой, которая со временем менялась (3). В тех местах, где условия оказывались благоприятными (например, в Холмогорском районе Архангельской области), образовались очаги улучшенного и более продуктивного поголовья (8). Однако в большинстве районов ввоз иностранного скота прошел почти бесследно и не повлиял на развитие местного животноводческого хозяйства.

В СССР в 1920-х годах по территориальному и фенотипическим признакам выделялось 12 массивов — так называемых русских отродий (пород) крупного рогатого скота (КРС), «...приобретших значительную известность, имеющих уже большой хозяйственный интерес и ставших предметом ... племенной работы» (3). Кроме того, существовали несколько небольших массивов местного скота. В 1920-1930-е годы лучшая часть популяции стала основой создания пород. Началось ведение племенных книг ярославской (1925 год), красной горбатовской (1926 год), холмогорской (1927 год) и бестужевской (1928 год) пород. В 1930-е годы после гражданской войны и восстановления сельского хозяйства был разработан план породного районирования, который, исходя из экономических, естественноисторических и зоотехнических предпосылок, определил плановые породы КРС и регионы их разведения. Всего в 1931 году в качестве плановых были установлены 17 пород, из них 12 местных и 5 иностранных. В европейской части России было рекомендовано разведение 11 местных пород (холмогорской, тагильской, красной немецкой, белоголовой колонистской, ярославской, городской кавказской, бестужевской, красной горбатовкой, калмыцкой, киргизской, серой украинской) и 5 иностранных (голландской, симментальской, швицкой, шортгорнской, герефордской) (4). В последующие годы стало практиковаться скрещивание местного скота с зарубежным, что привело к исчезновению целого ряда местных и созданию новых кроссбредных пород. Например, в Костромской области на основе местного скота, улучшенного прилитием крови ярославского и альгаузского, посредством поглотительного скрещивания с бурым швицким скотом была создана костромская порода, получившая официальное признание в 1944 году (9).

Начиная с 1980-1990-х годов вследствие экономической неконкурентоспособности, главным образом из-за низкого удоя и неприспособленности к промышленной технологии, популяции отечественных пород скота стали существенно сокращаться. С 1990 по 2013 год численность

холмогорского скота снизилась с 2137,0 до 285,8 тыс. гол., ярославского — с 746,2 до 62,4 тыс. гол., бестужевского — с 981,9 до 33,1 тыс. гол., костромского — с 384,0 до 13,0 тыс. гол., красного горбатовского — с 38,0 до 1,5 тыс. гол. (10, 11). Поскольку существенный вклад в генетическое разнообразие одомашненных видов вносят локальные породы и региональные массивы скота (12, 13), сокращение их численности и «разбавление» аллелофонда может стать одной из основных причин снижения биоразнообразия одомашненных видов.

Следует отметить, что улучшение местных пород скота происходило главным образом посредством скрещивания для получения помесей с разной долей кровности по улучшающей породе и их последующего разведения «в себе» (9). Учитывая существенное влияние условий внешней среды на формирование аллелофонда пород, можно предположить, что многие аллели, специфичные для аборигенных пород и ассоциированные с приспособленностью к местным природно-климатическим условиям, технологиям кормления и содержания, были закреплены давлением отбора и сохранились в современных популяциях.

Получение новых знаний о геноме животных, совершенствование методических подходов, развитие высокопроизводительных технологий геномного анализа и создание современного аналитического оборудования сделали возможным использование различных генетических маркеров для идентифицировать и изучения аллелофондов (14). До недавнего времени при исследовании доместикации, происхождения и демографической истории пород КРС широко применялись маркеры на основе мтДНК и микросателлитов. Так, при изучении полиморфизма D-петли мтДНК получены доказательства независимой доместикации *Bos indicus* и *B. taurus* (15-17), которые в последующем были подтверждены микросателлитным анализом (18, 19). Доказано гибридное происхождение ближневосточных пород (19, 20), установлено различное историческое происхождение средиземноморских и североевропейских пород КРС (21).

Микросателлиты широко применялись для изучения генетического разнообразия, генетической структуры и дифференциации некоторых российских пород КРС (22-24). После расшифровки полного генома КРС в 2009 году (25, 26) стало возможным прослеживать историю происхождения пород и оценивать генетические связи между современными породами, основываясь на результатах полногеномного скрининга SNP (single nucleotide polymorphism, однонуклеотидный полиморфизм) (27-31). Проведение полногеномных исследований аллелофонда аборигенных пород будет способствовать идентификации новых полиморфизмов и пониманию биологических механизмов, позволяющих таким породам адаптироваться и выживать в различных локальных условиях внешней среды.

В настоящей работе нами впервые на геномном уровне показана уникальность аллелофонда отечественных пород молочного скота, что позволяет рассматривать их в качестве резерва изменчивости для животноводства.

Целью нашей работы было исследование генетического разнообразия и популяционной структуры пяти локальных российских пород скота на основании полногеномного полиморфизма единичных нуклеотидов (SNP).

*Методика*. Материалом для исследований служили образцы биоматериала (спермы или ткани) от пяти отечественных пород КРС — бестужевской (BEST, $n$ = 27), холмогорской (KHLM, $n$ = 25), костромской (KSTR, $n$ = 20), красной горбатовской (RGBT, $n$ = 23) и ярославской (YRSL, $n$ = 21), а также образцы, полученные от животных голштинской породы (HLST, $n$ = 29, группа сравнения).

Геномную ДНК выделяли с использованием колонок Nexttec («Nexttec Biotechnology GmbH», Германия) в соответствии с инструкциями производителя. Концентрацию ДНК определяли по поглощению при $\lambda = 260$ нм. Качество ДНК контролировали посредством электрофореза в агарозном геле. Полногеномный скрининг SNP проводили с использованием Bovine SNP50 BeadChip («Illumina Inc.», США).

Контроль качества генотипирования осуществляли с помощью программного обеспечения PLINK 1.07 (32). Для оценки точности и эффективности генотипирования SNP на первом этапе выполняли контроль качества по показателям GenCall (GC) и GenTrain (GT). При определении генотипов для каждого из SNP использовали параметры отсечения: для GC — 0,5, для GT — 0,3 (33). Далее применяли следующие фильтры: SNP, генотипированные не менее чем у 90 % животных («--geno 0.1»), частота минорных аллелей менее 5 % («--maf 0.05»), тест на равновесие по Харди-Вайнбергу $p < 10^{-6}$ («--hwe 1e-6») и неравновесие по сцеплению LD («--indep-pairwise 50 5 0.5», в окне из 50 SNP удалялся один из пары маркеров, для которых показатель LD был выше 0,5, далее окно смещалось на 5 SNP). SNP, локализованные на половых хромосомах, а также SNP с неизвестной локализацией исключали из анализа. Контроль генотипирования индивидуумов проводили в PLINK 1.07: индивидуумы с числом генотипированных SNP менее 90 % («--mind 0.1») были исключены из анализа. Степень наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности, а также отклонение от равновесия по Харди-Вайнбергу рассчитывали с использованием PLINK 1.07 (32). Аллельное разнообразие (A) для каждой популяции рассчитывали в программе HP-Rare 1.1 (34). Для сравнения этого показателя в выборках с разным числом животных применяли процедуру рарификации. $F_{IS}$ рассчитывали по формуле: $F_{IS} = (H_{EXP} - H_{OBS})/H_{EXP}$, где $H_{EXP}$ — ожидаемая гетерозиготность, $H_{OBS}$ — наблюдаемая гетерозиготность. Многомерное шкалирование (MDS), основанное на дистанциях идентичности по состоянию (IBS, identical-by-state), проводили, используя PLINK 1.07 (--cluster, --mds-plot 4) и визуализировали с помощью R пакета 3.2.3 (35).

Популяционную структуру оценивали с помощью адмикс-модели в программе STRUCTURE 2.3.4 (36). Анализ проводили для k (число предполагаемых популяций) от 2 до 7, используя следующие установки: длина burn-in периода — 50000, модель Марковских цепей Монте-Карло (MCMC) — 50000 повторов. Для каждого значения k выполняли 10 итераций. Для каждой породы рассчитывали среднее значение коэффициента подобия Q в i-м кластере для общего числа кластеров k ($Q_{i/k}$).

Неукорененное индивидуальное филогенетическое дерево строили методом максимальной бережливости в программах Dnapars пакета Phylip 3.695 (37) и визуализировали в FigTree 1.4.2 (38). Попарные генетические дистанции по M. Nei (39) рассчитывали, используя R пакет StAMPP (40). Расчет попарных значений индекса фиксации ($F_{ST}$) (41) и анализ молекулярной вариансы (AMOVA) проводили с помощью программного обеспечения Arlequin suite ver 3.5.2.2 (42). Укорененное дерево строили по методу ближайших соседей (neighbor-joining) по дистанциям M. Nei (39) в программе Neighbour пакета Phylip 3.695 (37) и визуализировали в FigTree 1.4.2 (38). В качестве корня (аутгруппы) использовали собственные данные полногеномного SNP генотипирования северного оленя (RDER, $n = 12$), полученные на основе аналогичной матрицы.

Исходные файлы создавали в R пакете версии 3.2.3 (35).

*Результаты.* Из 54609 генотипированных SNP после фильтрации по показателям GT и GC были исключены 1723 SNP, локализованные на

половых хромосомах. На следующем этапе по результатам контроля качества были исключены 127 маркеров на основании HWE-теста ($p \leq 10^{-6}$), 4901 SNP — по данным GENO-теста (GENO > 0,1), 9343 SNP — по результатам несоответствия установленному значению частоты минорных аллелей (MAF < 0,05), затем 6228 SNP, находящихся в неравновесии по сцеплению. Конечный набор маркеров, использованный для анализа, включал 35874 SNP.

**1. Характеристика генетического разнообразия пяти местных российских пород крупного рогатого скота и голштинской породы (группа сравнения)**

| Порода | *n* | Plmph | $H_{OBS}$ (±0,001) | $H_{EXP}$ (±0,001) | $F_{IS}$ | Ar (±0,001) | MAF (±0,001) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| BEST | 27 | 33631 | 0,378 | 0,372 | –0,015 | 1,955 | 0,282 |
| KHLM | 25 | 31518 | 0,390 | 0,370 | –0,054 | 1,921 | 0,280 |
| KSTR | 20 | 32115 | 0,379 | 0,364 | –0,040 | 1,914 | 0,275 |
| RGBT | 23 | 31383 | 0,379 | 0,368 | –0,030 | 1,922 | 0,278 |
| YRSL | 21 | 31015 | 0,381 | 0,375 | –0,018 | 1,925 | 0,284 |
| HLST | 29 | 32381 | 0,377 | 0,371 | –0,016 | 1,933 | 0,281 |

Примечание. Plmph — число полиморфных SNP (single nucleotide polymorphism), прошедших контроль качества и используемых для анализа, $H_{OBS}$ — наблюдаемая гетерозиготность, $H_{EXP}$ — ожидаемая гетерозиготность, $F_{IS}$ — индекс фиксации (формулу расчета см. в разделе «Методика»), Ar — аллельное разнообразие, MAF — частота минорных аллелей.

Степень наблюдаемой гетерозиготности в российских породах скота варьировала от 0,378 у BEST до 0,390 у KHLM и была выше по сравнению со значением этого показателя в голштинской породе (табл. 1). Более высокая гетерозиготность у российских пород могла быть следствием менее интенсивного использования быков-производителей на племенных предприятиях. Высокое значение наблюдаемой гетерозиготности у KHLM можно объяснить применением в ряде случаев ручной случки с быками-производителями местного воспроизводства.

Аллельное разнообразие — мера оценки генетического разнообразия индивидуумов или популяций. Значение Ar в нашем исследовании варьировало от 1,914±0,001 в выборке KSTR до 1,955±0,001 в BEST. Во всех исследованных породах был выявлен незначительный избыток гетерозигот. Популяции BEST и YRSL характеризовались меньшим дефицитом гетерозигот ($F_{IS}$ соответственно –0,015 и -0,018), сопоставимым с показателем у HSTL ($F_{IS}$ = –0,016), в то время как в популяциях KHLM и KSTR наблюдались более высокие значения избытка гетерозигот ($F_{IS}$ соответственно –0,054 и –0,040).

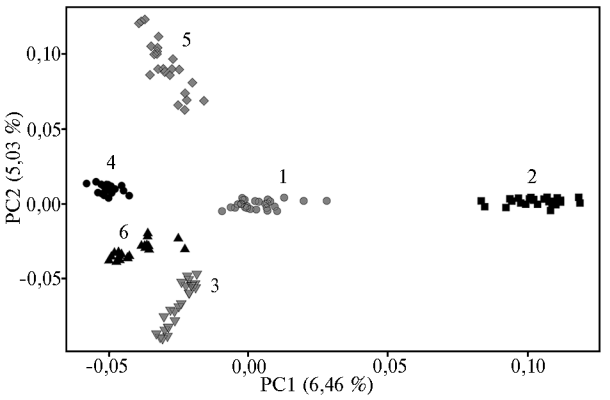


**Рис. 1. Генотипическая изменчивость 116 особей пяти российских пород крупного рогатого скота и 29 особей голштинской породы (группа сравнения), генотипированных по 35874 SNP, на основании результатов анализа главных компонент (PCA):** 1 — бестужевская, 2 — голштинская, 3 — холмогорская, 4 — костромская, 5 — красная горбатовская, 6 — ярославская.

Первая компонента (PC1) при многомерном шкалировании (MDS) (рис. 1) отвечала за 6,46 % генотипической изменчивости и отделяла российские породы от голштинской. В соответствии с G. McVean (43), локализация образцов по осям главных компонент, определенная по результатам анализа генетической изменчи-

вости на основании полногеномных данных, может быть предсказана, исходя из понимания среднего времени коалесценции для пар образцов. Первая главная компонента (PC1) может быть интерпретирована как более далекое событие коалесценции на дереве, а проекция помесных индивидуумов на эту ось — использована для определения доли участия двух родительских групп (43). Расположение четырех из пяти российских пород в одной области по первой оси указывало на их общее происхождение, отличное от происхождения HLST. Локализацию BEST между остальными российскими породами и голштинами можно рассматривать как указание на некоторую адмиксию HLST или родственного голштинам скота в формировании современного аллелофонда BEST.

Вторая главная компонента (PC2) отделяла KHLM и YRSL, ведущих свое происхождение от северного великоросского скота, от красного скота (RGBT), массивы которого были сформированы с существенным участием тирольского (44). Промежуточная позиция KSTR по этой оси, по-видимому, связана с кроссбредным происхождением и участием в формировании породы как северного великоросского, так и красного скота. Известно, что предковая популяция KSTR была сформирована в XIX веке при скрещивании популяции северного великоросского скота, адаптированного к локальным климатическим и кормовым условиям, с холмогорскими быками, а затем с вистельмаршской, симментальской, айрширской и бурой швицкой породами. В начале XX века практиковалось интенсивное скрещивание с быками бурой швицкой породы (9, 44). В целом PC2 отвечала за 5,03 % изменчивости генотипов.

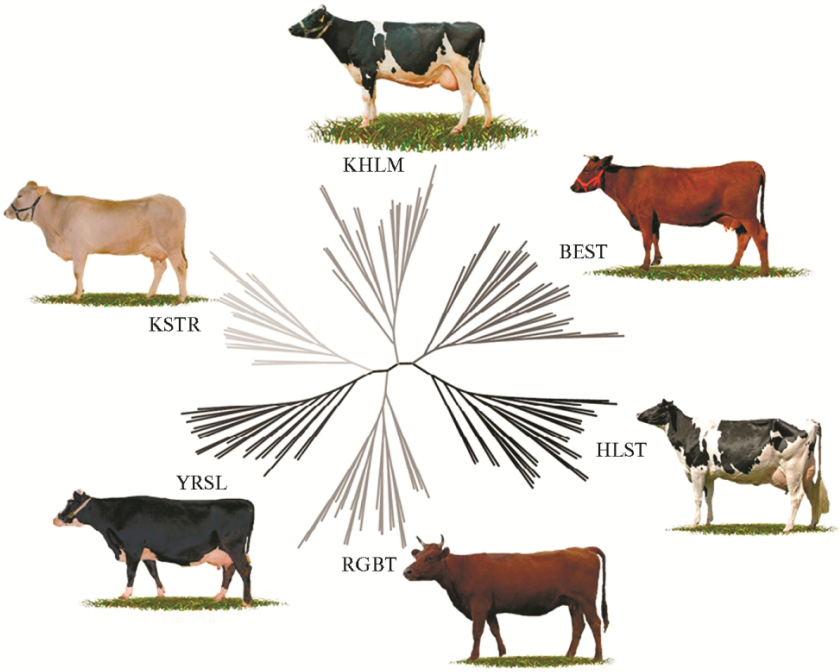


**Рис. 2. Неукорененное филогенетическое дерево пяти местных российских пород крупного рогатого скота (голштинский скот включен в анализ в качестве группы сравнения), построенное с использованием метода максимальной бережливости:** BEST, HLST, KHLM, KSTR, RGBT, YRSL — соответственно бестужевская, голштинская, холмогорская, костромская, красная горбатовская, ярославская породы.

По результатам филогенетического анализа, основанного на методе максимальной бережливости, животные были сгруппированы в шесть кластеров в соответствии с их породной принадлежностью. Все особи, отно-

сящиеся к одной и той же породе, консолидировались на соседних ветвях соответствующих кластеров (рис. 2).

Анализ в STRUCTURE подтвердил, что по историческому происхождению российский местный скот отличается от животных голштинской и родственных ей пород (рис. 3).

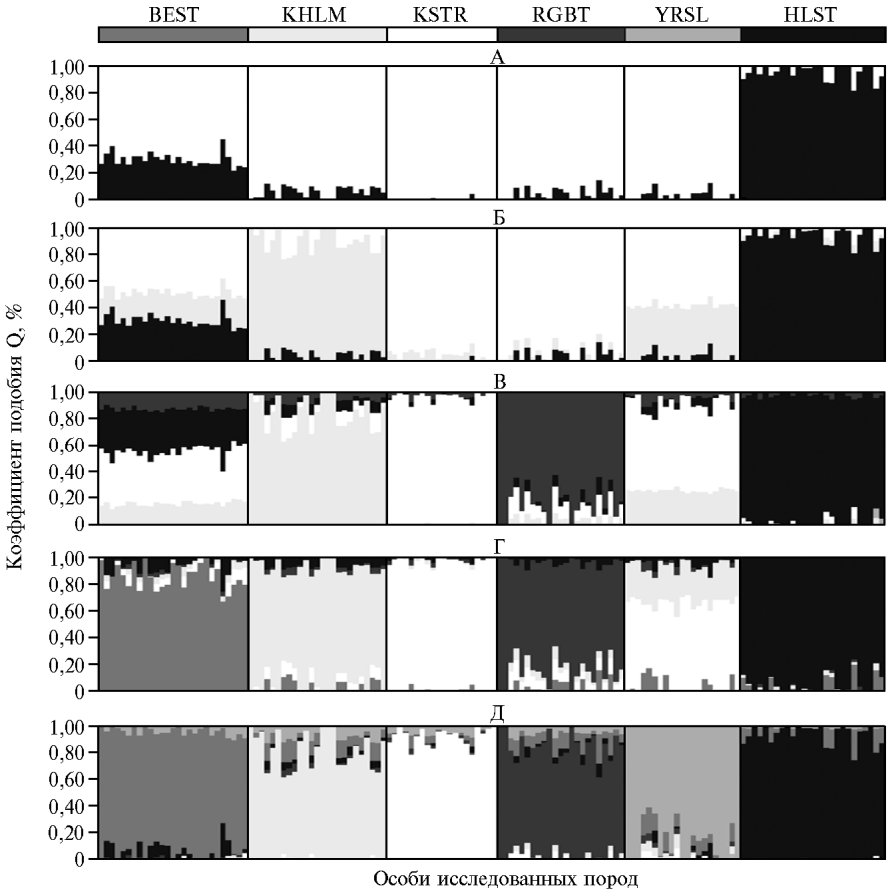


**Рис. 3. Популяционная принадлежность 145 особей крупного рогатого скота на основании анализа 35874 SNP маркеров, оцененная с использованием программы STRUCTURE** (36) **для числа кластеров k = 2** (А)**, k = 3** (Б)**, k = 4** (В)**, k = 5** (Г)**, k = 6** (Д)**:** BEST, HLST, KHLM, KSTR, RGBT, YRSL — соответственно бестужевская, голштинская, холмогорская, костромская, красная горбатовская, ярославская породы. Отдельные особи представлены в виде тонких вертикальных полос с долей разных оттенков серого, отражающих их предполагаемое происхождение от разных популяций.

Для числа кластеров k = 2 наблюдалось четкое разделение голштинов ($Q_{2/2}$ = 0,956±0,011) и пяти российских пород. Участие голштинов в происхождении четырех из них оказалось незначительным: $Q_{2/2}$ = 0,057±0,008; 0,003±0,002; 0,043±0,009 и 0,028±0,008 соответственно для KHLM, KSTR, RGBT и YRSL. Популяция BEST характеризовалась значительной степенью интрогрессии HLST ($Q_{2/2}$ = 0,300±0,010), что, по всей видимости, было следствием использования в последнее десятилетие красных голштинов для улучшения скота этой породы. Увеличение числа кластеров k от 3 до 6 приводило к небольшим колебаниям значения подобия для HLST (от 0,935±0,014 при k = 6 до 0,957±0,010 при k = 4). При k = 3 свой собственный кластер формировала KHLM ($Q_{2/3}$ = 0,862±0,023). Некоторая степень адмиксии KHLM в породах YRSL ($Q_{2/3}$ = 0,389±0,005) и BEST ($Q_{2/3}$ = 0,206±0,004) отражала участие холмогорской породы в совершен-

ствовании ярославского и бестужевского скота в XIX-XX веках (9). При k = 4 отделялся кластер, специфичный для RGBT ($Q_{1/4}$ = 0,829±0,026). Незначительная адмиксия RGBT у BEST ($Q_{1/4}$ = 0,121±0,003), вероятно, стала следствием использования в XIX веке тирольского скота для улучшения предковых популяций обеих пород (9, 44). Максимальное значение ΔK показало, что наиболее вероятное число популяций k = 6. При k = 6 формировалась генетическая структура, соответствующая породной принадлежности индивидуумов: $Q_{1/6}$ = 0,855±0,018 для BEST, $Q_{2/6}$ = 0,818±0,029 для KHLM, $Q_{3/6}$ = 0,923±0,015 для KSTR, $Q_{4/6}$ = 0,816±0,027 для RGBT, $Q_{5/6}$ = 0,873±0,031 для YRSL и $Q_{6/6}$ = 0,935±0,014 для HLST (табл. 2). В целом, как следует из результатов анализа при k от 2 до 6, все пять исследованных российских пород имели сложное происхождение. При более высоких значениях k продолжала доминировать межпородная генетическая структура.

**2. Степень членства пяти российских пород крупного рогатого скота и животных голштинской породы в каждом из шести кластеров, рассчитанная в программе STRUCTURE**

| Порода | Кластер 1 | Кластер 2 | Кластер 3 | Кластер 4 | Кластер 5 | Кластер 6 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| BEST | 0,896±0,015[p] | 0,004±0,002 | 0,002±0,001 | 0,005±0,002 | 0,039±0,006 | 0,054±0,012 |
| KHLM | 0,072±0,012 | 0,818±0,029[p] | 0,005±0,003 | 0,013±0,004 | 0,064±0,009 | 0,027±0,005 |
| KSTR | 0,019±0,007 | 0,004±0,001 | 0,923±0,015[p] | 0,009±0,003 | 0,042±0,006 | 0,003±0,002 |
| RGBT | 0,079±0,013 | 0,014±0,004 | 0,018±0,005 | 0,816±0,027[p] | 0,047±0,006 | 0,026±0,006 |
| YRSL | 0,060±0,014 | 0,021±0,007 | 0,017±0,006 | 0,013±0,005 | 0,873±0,031[p] | 0,016±0,007 |
| HLST | 0,051±0,013 | 0,002±0,001 | 0,000+0,000 | 0,001±0,001 | 0,011±0,001 | 0,935±0,014[p] |

Примечание. BEST, HLST, KHLM, KSTR, RGBT, YRSL — соответственно бестужевская, голштинская, холмогорская, костромская, красная горбатовская, ярославская породы; предполагаемый кластер отмечен буквой p.

Анализ молекулярной вариансы показал высокодостоверную дифференциацию ($p < 0,001$) изучаемых пород. Генетическая изменчивость была обусловлена главным образом внутрипопуляционными различиями (91,2 %), в то время как на межпопуляционные приходилось 8,8 %.

**3. Генетические различия между пятью российскими породами крупного рогатого скота и животными голштинской породы (группа сравнения)**

| Порода | BEST | KHLM | KSTR | RGBT | YRSL | HLST |
|---|---|---|---|---|---|---|
| BEST | | 0,0504 | 0,0551 | 0,0542 | 0,0508 | 0,0496 |
| KHLM | 0,0684 | | 0,0700 | 0,0670 | 0,0603 | 0,0675 |
| KSTR | 0,0740 | 0,1004 | | 0,0715 | 0,0661 | 0,0783 |
| RGBT | 0,0743 | 0,0972 | 0,1027 | | 0,0684 | 0,0718 |
| YRSL | 0,0671 | 0,0854 | 0,0931 | 0,0980 | | 0,0721 |
| HLST | 0,0661 | 0,0963 | 0,1103 | 0,1025 | 0,1014 | |

Примечание. BEST, HLST, KHLM, KSTR, RGBT, YRSL — соответственно бестужевская, голштинская, холмогорская, костромская, красная горбатовская, ярославская породы. Значения $F_{ST}$ при парном сравнении показаны под диагональю ($p \leq 0,001$), несмещенные дистанции M. Nei (39) — над диагональю.

Расчет значений $F_{ST}$ и дистанций по M. Nei (табл. 3) подтвердил наибольшую близость к HLST популяции BEST ($F_{ST}$ = 0,0661, $D_N$ = 0,0496). Остальные российские породы были приблизительно равноудалены от HLST ($F_{ST}$ = 0,0963-0,1103, $D_N$ = 0,0675-0,0783).

Формирующаяся структура филогенетического дерева, построенного на основании генетических дистанций по M. Nei (рис. 4), находилась в полном соответствии с историческим происхождением пород и подтверждала результаты MDS и STRUCTURE.

Разработка высокопроизводительных технологий генотипирования открывает новые перспективы в оценке генетического разнообразия видов домашних животных. Применение полногеномного набора ДНК-маркеров может расширить наше понимание популяционно-генетической структуры домашних животных, происхождения пород и генетических связей между

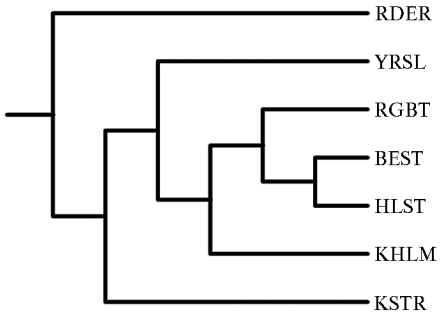


**Рис. 4. Укорененное филогенетическое дерево, построенное на основании несмещенных генетических дистанций M. Nei** (39) **методом ближайших соседей:** BEST, HLST, KHLM, KSTR, RGBT, YRSL — соответственно бестужевская, голштинская, холмогорская, костромская, красная горбатовская, ярославская породы; RDER — северный олень (аутгруппа).

популяциями. Были проведены исследования коммерческих и ряда локальных пород из Европы, Северной Америки, Азии и Африки на полногеномном уровне (29, 31, 45, 46). Однако генетические различия, связи и популяционно-генетическая структура российских пород скота остаются малоизученными. В России поголовье молочных коров составляет 8,9 млн, из них 949 тыс. — племенные (11, 47). Наиболее широко используемые породы — голштинская и черно-пестрая с большой долей кровности голштинской. На них приходится 66 % от общего поголовья молочного скота. Местные российские породы составляют только 15 % от общего поголовья, при этом 8 % приходится на холмогорскую, 6 % — на ярославскую, 1 % — на остальные породы (47).

Аборигенные и локально полученные породы обладают аллелофондом, который имеет важное значение для адаптации и может стать незаменимым источником генетической изменчивости для географически ориентированных систем производства молока. Кроме того, информация о генетической изменчивости и структуре популяций необходима для использования и консервации пород КРС (48).

Таким образом, мы оценили генетическое разнообразие и популяционную структуру пяти российских пород скота с использованием 35874 полиморфных SNP, генотипированных с применением Bovine SNP50K BeadChip. Российские породы были четко дифференцированы друг от друга и от голштинской, используемой в качестве сравнения. Все исследованные нами российские породы имели сложное происхождение. Сигналы адмиксии наблюдались между некоторыми российскими породами и голштинами, а также между различными российскими породами. Наибольшее участие голштинов или родственных им пород отмечалось у бестужевского скота.

По результатам MDS анализа бестужевская порода располагалась между другими российскими породами и голштинской на PC1, а также проявляла некоторую степень членства в специфическом для голштинов кластере по результатам STRUCTURE анализа. Эти две породы характеризовались минимальным значением $F_{ST}$ при парном сравнении и формировали общую ветвь на филогенетическом дереве по M. Nei. Вероятно, это было связано с интенсивным использованием в последние десятилетие красных голштинов для улучшения бестужевской породы (49).

Некоторая адмиксия голштинского и родственного скота отмечалась в холмогорской и красной горбатовской породах. В формировании предковой популяции холмогорской породы использовался голландский скот, который в 60-х годах XVIII века по приказу императрицы Екатерины II массово завозился в регион разведения (8). Близость бестужевского и красного гобратовского скота проявлялась в сигналах адмиксии по результатам STRUCTURE анализа и формировании общей ветви на филогенетическом дереве. Она могла быть следствием территориального соседства регионов происхождения предковых популяций и сходных природно-климатических условий разведения по берегам реки Волга, а также использования в XIX веке тирольского скота для улучшения этих двух пород. Скорее всего, речь

идет о тукско-циллертальском скоте, который в XIX веке получил широкое распространение в Тироле благодаря неприхотливости и хорошей продуктивности в условиях бедных кормовых ресурсов (50). На сельскохозяйственной выставке 1855 года в Тироле этот скот выставлялся как тирольская порода. Массовый экспорт тукско-циллертальского скота в Россию датирован 1848 годом (51).

Близкая локализация на MDS плоте холмогорского и ярославского скота, наличие адмиксии по результатам STRUCTURE анализа, наблюдаемой при значениях k от 3 до 5, а также относительно низкие значения $F_{ST}$ и $D_N$ могут свидетельствовать об общности происхождения этих пород от северного великоросского скота (3) и участии холмогорского скота в улучшении ярославского скота в XIX и XX веках (9).

Итак, изученные отечественные породы молочного скота обладают уникальным аллелофондом, что позволяет рассматривать их в качестве резерва изменчивости для создания географически ориентированных систем животноводства. Представленные результаты служат началом углубленного изучения генофонда пород и оценки их значения для перспектив сельскохозяйственного производства.

*Выражаем благодарность Департаменту животноводства и племенного дела Минсельхоза России, а также д-ру В.С. Матюкову (ГНУ НИИСХ Республики Коми) и д-ру Д.К. Некрасову (Ивановская ГСХА) за помощь в получении образцов биоматериала крупного рогатого скота.*

## ЛИТЕРАТУРА

1. Notter D.R. The importance of genetic diversity in livestock populations of the future. J. Anim. Sci., 1999, 77(1): 61-69 (doi: 10.2527/1999.77161x).
2. Ajmone-Marsan P., GLOBALDIV Consortium. A global view of livestock biodiversity and conservation—GLOBALDIV. Anim. Genet., 2010, 41(s1): 1-5 (doi: 10.1111/j.1365-2052.2010.02036.x).
3. Лискун Е.Ф. Русские отродья крупно-рогатого скота. М., 1928.
4. Диомидов А.М., Жиркович Е.Ф. Разведение пород крупного рогатого скота. М.-Л., 1934.
5. Армфельд А.А. Крупный рогатый скот в условиях русских хозяйств. СПб, 1904.
6. Лискун Е.Ф. Краткие справочные сведения о животных некоторых русских хозяйств. Петроград, 1915.
7. Придорогин М.И. Крупный рогатый скот. Важнейшие породы. М., 1919.
8. Tooke W. View of the Russian empire, during the reign of Catharine the second, and to the close of the eighteens century. The Breeding of Cattle, 1800, 3: 85-129.
9. Дмитриев Н.И. Породы скота по странам мира. Л., 1978.
10. Эрнст Л.К., Дмитриев Н.Г., Паронян И.А. Генетические ресурсы сельскохозяйственных животных в России и сопредельных странах. СПб, 1994.
11. Справочник пород и типов сельскохозяйственных животных, разводимых в Российской Федерации /Под ред. И.М. Дунина, А.Г. Данкверта. М., 2013.
12. Muir W.M., Wong G.K.-S., Zhang Y., Wang J., Groenen M.A.M., Crooijmansd R.P.M.A., Megensd H.-J., Zhange H., Okimotof R., Vereijkeng A., Jungeriusg A., Albersg G.A.A., Lawley C.T., Delany M.E., MacEachern S., Cheng H.H. Genome-wide assessment of worldwide chicken SNP genetic diversity indicates significant absence of rare alleles in commercial breeds. PNAS USA, 2008, 105(45): 17312-17317 (doi: 10.1073/pnas.0806569105).
13. Dolmatova I.Yu., Zinovieva N.A., Gorelov P.V., Il'yasov A.D., Gladyr E.A., Traspov A.A., Sel'tsov V.I. Characteristics of the allele pool of the Bashkiria population of Simmental cattle using microsatellites. Agricultural Biology, 2011, 6: 70-74.
14. Yang W., Kang X., Yang Q., Lin Y., Fang M. Review on the development of genotyping methods for assessing farm animal diversity. Journal of Animal Science and Biotechnology, 2013, 4: 2-6 (doi: 10.1186/2049-1891-4-2).
15. Loftus R.T., MacHugh D.E., Bradley D.G., Sharp P.M., Cunningham E.P. Evidence for two independent domestications of cattle. PNAS USA, 1994, 91(7): 2757-2761 (doi: 10.1073/pnas.91.7.2757).
16. Loftus R.T., MacHugh D.E., Ngere L.O., Balain D.S., Badi A.M., Bradley D.G., Cunningham E.P. Mitochondrial genetic variation in European, African

and Indian cattle populations. Anim. Genet., 1994, 25: 265-271 (doi: 10.1111/j.1365-2052.1994.tb00203.x).
17. Bradley D.G., MacHugh D.E., Cunningham P., Loftus R.T. Mitochondrial diversity and the origins of African and European cattle. PNAS USA, 1996, 93: 5131-5135 (doi: 10.1073/pnas.93.10.5131).
18. MacHugh D.E., Shriver M.D., Loftus R.T., Cunningham P., Bradley D.G. Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattle (*Bos taurus* and *Bos indicus*). Genetics, 1997, 146: 1071-1086.
19. Loftus R.T., Ertugrul O., Harba A.H., El-Barody M.A.A., MacHugh D.E. Park S.D.E., Bradley D.G. A microsatellite survey of cattle from a centre of origin: the Near East. Mol. Ecol., 1999, 8: 2015-2022 (doi: 10.1046/j.1365-294x.1999.00805.x).
20. Edwards C.J., Baird J.F., MacHugh D.E. Taurine and zebu admixture in Near Eastern cattle: a comparison of mitochondrial, autosomal and Y-chromosomal data. Anim. Genet., 2007, 38: 520-524 (doi: 10.1111/j.1365-2052.2007.01638.x).
21. Cymbron T., Freeman A.R., Isabel Malheiro M., Vigne J.D., Bradley D.G. Microsatellite diversity suggests different histories for Mediterranean and Northern European cattle populations. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2005, 272(1574): 1837-1843 (doi: 10.1098/rspb.2005.3138).
22. Горелов П.В., Кольцов Д.Н., Зиновьева Н.А., Гладырь Е.А. Сравнительный анализ групп крови и микросателлитов в характеристике новых типов скота бурой швицкой и сычевской пород. Сельскохозяйственная биология, 2011, 6: 37-40.
23. Гладырь Е.А., Зиновьева Н.А., Багиров В.А., Амиршоев Ф.С., Волкова В.В., Кленовицкий П.М., Карпов А.П., Эрнст Л.К. Использование микросателлитов для характеристики аллелофонда популяций крупного рогатого скота Таджикистана. Достижения науки и техники АПК, 2012, 8: 58-62.
24. Kiseleva T.Yu., Kantanen J., Vorobyov N.I., Podoba B.E., Terletsky V.P. Linkage disequilibrium analysis for microsatellite loci in six cattle breeds. Russian Journal of Genetics, 2014, 50(4): 406-414 (doi: 10.1134/S1022795414040048).
25. Elsik C.G., Bovine Genome Sequencing and Analysis Consortium. The genome sequence of taurine cattle: A window to ruminant biology and evolution. Science, 2009, 324(5926): 522-528 (doi: 10.1126/science.1169588).
26. Zimin A.V., Delcher A.L., Florea L., Kelley D.R., Schatz M.C., Puiu D., Hanrahan F., Pertea G., Van Tassell C.P., Sonstegard T.S., Marçais G., Roberts M., Subramanian P., Yorke J.A., Salzberg S.L. A whole-genome assembly of the domestic cow, *Bos taurus*. Genome Biol., 2009, 10(4): R42 (doi: 10.1186/gb-2009-10-4-r42).
27. Decker J.E., Pires J.C., Contant G.C., McKay S.D., Heaton M.P., Chen K., Cooper A., Vilkki J., Seabury C.M., Caetano A.R., Johnson G.S., Brenneman R.A., Hanotte O., Eggert L.S., Wiener P., Kim J.-J., Kim K.S., Sonstegard T.S., Van Tassell C.P., Neibergs H.L., McEwan J.C., Brauning R., Coutinho L.L., Babar M.E., Wilson G.A., McClure M.C., Rolf M.M., Kim J.W., Schnabel R.D., Taylor J.F. Resolving the evolution of extant and extinct ruminants with high-throughput phylogenomics. PNAS USA, 2009, 106(44): 18644-18649 (doi: 10.1073/pnas.0904691106).
28. Kuehn L.A., Keele J.W., Bennett G.L., McDaneld T.G., Smith T.P., Snelling W.M., Sonstegard T.S., Thallman R.M. Predicting breed composition using breed frequencies of 50,000 markers from the US Meat Animal Research Center 2,000 Bull Project. J. Anim. Sci., 2011, 89(6): 1742-1750 (doi: 10.2527/jas.2010-3530).
29. McTavish E.J., Decker J.E., Schnabel R.D., Taylor J.F., Hillis D.M. New World cattle show ancestry from multiple independent domestication events. PNAS USA, 2013, 110(15): E1398-E1406 (doi: 10.1073/pnas.1303367110).
30. Decker J.E., McKay S.D., Rolf M.M., Kim J., Molina Alcalá A., Sonstegard T.S., Hanotte O., Götherström A., Seabury C.M., Praharani L., Babar M.E., Regitano L.C.A., Yildiz M.A., Heaton M.P., Wan-Sheng L., Lei C.-Z., Reecy J.M., Saif-Ur-Rehman M., Schnabel R.D., Taylor J.F. Worldwide patterns of ancestry, divergence, and admixture in domesticated cattle. PLoS Genetics, 10(3): e1004254 (doi: 10.1371/journal.pgen.1004254).
31. Decker J.E., Taylor J.F., Kantanen J., Millbrooke A., Schnabel R.D., Alexander L.J., MacNeil M.D. Origins of cattle on Chirikof Island, Alaska, elucidated from genome-wide SNP genotypes. Heredity, 2016, 116(6): 502-505 (doi: 10.1038/hdy.2016.7).
32. Purcell S., Neale B., Todd-Brown K., Thomas L., Ferreira M.A.R., Bender D., Maller J., Sklar P., de Bakker P.I., Daly M.J., Sham P.C. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. Am. J. Hum. Genet., 2007, 81: 559-575 (doi: 10.1086/519795).
33. Fan J.B., Oliphant A., Shen R., Kermani B.G., Garcia F., Gunder-

son K.L., Hansen M., Steemers F., Butler S.L., Deloukas P., Galver L., Hunt S., McBride C., Bibikova M., Rubano T., Chen J., Wickham E., Doucet D., Chang W., Campbell D., Zhang B., Kruglyak S., Bentley D., Haas J., Rigault P., Zhou L., Stuelpnagel J., Chee M.S. Highly parallel SNP genotyping. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 2003, 68: 69-78.
34. Kalinowski S.T. HP RARE 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. Mol. Ecol. Notes, 2005, 5: 187-189 (doi: 10.1111/j.1471-8286.2004.00845.x).
35. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. 2009. R Foundation for statistical computing. Vienna, Austria, 2005 (ISBN 3-900051-07-0). Режим доступа: http://www.Rproject.org. Без даты.
36. Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics, 2000, 155(2): 945-959.
37. Felsenstein J. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.5c. Distributed by the author. Department of Genetics, University of Washington, Seattle, 1993.
38. FigTree. Режим доступа: http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/. Без даты.
39. Nei M. Genetic distance between populations. Am. Nat., 1972, 106(949): 283-292.
40. Pembleton L.W., Cogan N.O.I., Forster J.W. StAMPP: an R package for calculation of genetic differentiation and structure of mixed-ploidy level populations. Mol. Ecol. Resour., 2013, 13(5): 946-952 (doi: 10.1111/1755-0998.12129).
41. Weir B.S., Cockerham C.C. Estimating F-Statistics for the analysis of population structure. Evolution, 1984, 38(6): 1358-1370 (doi: 10.2307/2408641).
42. Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. Mol. Ecol. Resour., 2010, 10: 564-567 (doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x).
43. McVean G. A genealogical interpretation of principal components analysis. PLoS Genetics, 2009, 5(10): e1000686 (doi: 10.1371/journal.pgen.1000686).
44. Лискун Е.Ф. Отечественные породы крупного рогатого скота. М., 1949.
45. The Bovine HapMap Consortium. Genome-wide survey of SNP variation uncovers the genetic structure of cattle breeds. Science, 2009, 324: 528-532 (doi: 10.1126/science.1167936).
46. Makina S.O., Muchadeyi F.C., Marle-Köster E., Mac Neil M.D., Maiwashe A. Genetic diversity and population structure among six cattle breeds in South Africa using a whole genome SNP panel. Frontiers in Genetics, 2014, 5: 333 (doi: 10.3389/fgene.2014.00333).
47. Лабинов В.В. Результаты и основные направления совершенствования селекционно-племенной работы в молочном скотоводстве Российской Федерации. Министерство сельского хозяйства РФ. Режим доступа: http://www.mcx.ru/documents/file_document/v7_show/33370.133.htm. Дата обращения: 28.05.2016.
48. Groeneveld L.F., Lenstra J.A., Eding H., Toro M.A., Scherf B., Pilling D., Negrini R., Finlay E.K., Jianlin H., Groeneveld E., Weigend S., The GLOBALDIV Consortium. Genetic diversity in farm animals — a review. Anim. Genet., 2010, 41: 6-31 (doi: 10.1111/j.1365-2052.2010.02038.x).
49. Катмаков П.С., Гавриленко В.П., Бушов А.В., Стенькин Н.И. Совершенствование генофонда бестужевской породы с использованием потенциала голштинской и красных пород европейской селекции. Вестник Ульяновской ГСХА, 2014, 1(25): 126-132.
50. Moser C., Reiter M. Die Rinderrasse der Tux-Zillertaler — Ein Stück Tiroler Kultur. Verlag Edition Tirol, Reith im Alpbachtal, 1996.
51. Tux Zillertaler. Режим доступа: http://en.zar.at/Cattle_breeding_in_Austria/Cattle_breeds/Additional_Breeds/Tux_Zillertaler.html. Без даты.

*[1]ФГБНУ Всероссийский НИИ животноводства им. академика Л.К. Эрнста,*
142132 Россия, Московская обл., г.о. Подольск, пос. Дубровицы, 60,
e-mail: n_zinovieva@mail.ru, asnd@mail.ru, alex_sermyagin85@mail.ru;
*[2]Institute of Genome Biology, Leibniz Institute for Farm Animal Biology (FBN),*
Mecklenburg-Vorpommern, 18196 Dummerstorf, Germany,
e-mail: wimmers@fbn-dummerstorf.de, reyer@fbn-dummerstorf.de;
*[3]Division of Livestock Sciences, University of Natural Resources and Life Sciences,*
Augasse 2-6, A-1090, Vienna, Austria,
e-mail: johann.soelkner@boku.ac.at;
*[4]Institut für Tierzucht und Genetik, University of Veterinary Medicine (VMU),*
Veterinärplatz, A-1210, Vienna, Austria,

*Поступила в редакцию 26 сентября 2016 года*

e-mail: gottfried.brem@agrobiogen.de

*Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [*Agricultural Biology*], 2016, V. 51, № 6, pp. 788-800

# STUDY OF GENETIC DIVERSITY AND POPULATION STRUCTURE OF FIVE RUSSIAN CATTLE BREEDS USING WHOLE-GENOME SNP ANALYSIS

*N.A. Zinovieva[1], A.V. Dotsev[1], A.A. Sermyagin[1], K. Wimmers[2], H. Reyer[2], J. Sölkner[3], T.E. Deniskova[1], G. Brem[1, 4]*

[1]*L.K. Ernst All-Russian Research Institute of Animal Husbandry,* Federal Agency of Scientific Organizations, 60, pos. Dubrovitsy, Podolsk District, Moscow Province, 142132 Russia, e-mail n_zinovieva@mail.ru, asnd@mail.ru, alex_sermyagin85@mail.ru;
[2]*Institute of Genome Biology, Leibniz Institute for Farm Animal Biology (FBN),* Mecklenburg-Vorpommern, 18196 Dummerstorf, Germany, e-mail wimmers@fbn-dummerstorf.de, reyer@fbn-dummerstorf.de;
[3]*Division of Livestock Sciences, University of Natural Resources and Life Sciences,* Augasse 2-6, A-1090, Vienna, Austria, e-mail johann.soelkner@boku.ac.at;
[4]*Institut für Tierzucht und Genetik, University of Veterinary Medicine (VMU),* Veterinärplatz, A-1210, Vienna, Austria, e-mail gottfried.brem@agrobiogen.de
Acknowledgements:
We thank Department of Animal Husbandry and Breeding (Ministry of Agriculture of the Russian Federation), Dr V.S. Matyukov (Komi Republic Research Institute of Agriculture) and Dr D.K. Nekrasov (Ivanovo State Academy of Agriculture) for assistance in collecting samples.
Supported by Russian Science Foundation, project № 14-36-00039
*Received September 26, 2016* doi: 10.15389/agrobiology.2016.6.788eng

## Abstract

With the publication of the complete sequence of a cattle genome, it became possible to trace the history of breed origins and to evaluate genetic relationships between modern breeds, based on the results of genome-wide SNP screening. Whilst numerous studies have been undertaken to characterize the commercial breeds and some local cattle breeds of Europe, North America, Asia and Africa at whole-genome level, little is known about genetic differences, relationships and population genetic structure of the Russian native cattle breeds. The aim of our work was to study the genetic diversity and population structure of five locally-developed Russian cattle breeds, based on genome-wide single nucleotide polymorphisms (SNPs) generated using Illumina Bovine SNP50 BeadChips (Illumina, San Diego, CA, USA). In total, 116 samples (sperm or tissue) collected from five breeds were analyzed, including Bestuzhev (BEST, $n$ = 27), Kholmogor (KHLM, $n$ = 25), Kostromsky (KSTR, $n$ = 20), Red Gorbatov (RGBT, $n$ = 23) and Yaroslavl breeds (YRSL, $n$ = 21). Samples of Holstein cattle (HLST, $n$ = 29) were used for comparison. Quality filtering of genetic markers was performed in PLINK v 1.07. Data processing was performed using software PLINK 1.07, HP-Rare 1.1, STRUCTURE, ver. 2.3.4, Phylip, ver. 3.695, FigTree 1.4.2, Arlequin suite, ver. 3.5.2.2 and R pocket. The final set of markers passed through the quality control and selected for further analysis included 35874 SNPs. Average heterozygosity within breeds ranged from 0.378 in BEST to 0.390 in KHLM and was higher comparing to HLST (0.377). Allelic richness was ranging from 1.914±0.001 in KSTR to 1.955±0.001 in BEST. A slight heterozygote excess was detected in all breeds studied ($F_{IS}$ from –0.015 in BEST to –0.054 in KHLM). The multidimensional scaling (MDS) showed the presence of non-overlapping breed specific clusters, whereas the first principal component (PC1) accounted for 5.46 % and the second principal component (PC2) was responsible for 5.05 % of the genotypic variance. Phylogenetic analysis based on parsimony method grouped individuals into six clusters according to their breeds. The STRUCTURE analyses supported the assumption that the ancestry of the locally developed Russian cattle breeds is distinct from Holsteins and Holstein-related breeds. The highest ΔK showing the assumed number of populations was observed for k = 6. At k = 6, the genetic structure is in agreement with breed origin of individuals: $Q_{1/6}$ = 0.855±0.018 for BEST, $Q_{2/6}$ = 0.818±0.029 for KHLM, $Q_{3/6}$ = 0.923±0.015 for KSTR, $Q_{4/6}$ = 0.816±0.027 for RGBT, $Q_{5/6}$ = 0.873±0.031 for YRSL and $Q_{6/6}$ = 0.935±0.014 for HLST. Analysis of molecular variance (AMOVA) showed highly significant results for genetic differentiation ($p < 0.001$) in studied breeds. AMOVA revealed that most of the genetic variation in cattle breeds was found within populations (91.2 %), and less among populations (8.8 %). The emerging structure of the phylogenetic tree constructed on the Nei genetic distances, is in full concordance with the historical origin of breeds and confirms the MDS and STRUCTURE results. Thus, using the method of genome-wide SNP studies we were able for the first time to study the population structure and genealogical relationships among the five Russian cattle breeds. The received information is the first step towards the evaluation of the value of these breeds regarding their conservation and usage in the agricultural production of the future.

Keywords: Russian cattle breeds, whole-genome SNP screening, biodiversity.