



Выявление генов, ассоциированных с технологическими свойствами молока коров, с помощью GWA-анализа и генной онтологии

© 2025. М. В. Левченко¹✉, Г. Г. Карликова¹, Г. К. Петрякова¹, И. А. Лашнева¹, А. А. Сермягин²

¹ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста», г. о. Подольск, Московская область, Российская Федерация,
²Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных – филиал ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста», г. Санкт-Петербург, Российская Федерация

В последние годы наблюдается значительное развитие технологий в области генетики и селекции крупного рогатого скота, что открывает новые возможности для повышения продуктивности и качества молочной продукции. Настоящая работа посвящена исследованию генетической детерминации технологических свойств молока коров – термостабильности и сычужной свертываемости. Цель исследования – проведение полногеномного анализа ассоциаций (GWA-анализ) для выявления позиционных генов-кандидатов, детерминирующих формирование технологических показателей молока коров, с последующей функциональной аннотацией для глубокого понимания механизмов действия генов и их вклада в формирование фенотипа. В результате GWA-анализа было идентифицировано 17 SNP, достоверно связанных с термостабильностью молока и расположенных на хромосомах BTA3, BTA6, BTA8, BTA23, BTA24, BTA27, BTA28 и BTA29. Также было выявлено 34 SNP, ассоциированных с сычужной свертываемостью молока, локализованных на хромосомах BTA1, BTA2, BTA3, BTA5, BTA6, BTA9, BTA10, BTA12, BTA14, BTA15, BTA16, BTA18, BTA20, BTA23, BTA24, BTA26 и BTA27. Функциональная аннотация выявила 144 гена, сгруппированных в 43 узла и 9 кластеров. Среди всех девяти кластеров в четырех из них были задействованы гены, ответственные за термостабильность (CNOT7) и сычужную свертываемость молока (HNAT, NEDD9, ZNF423). Функциональная аннотация 11 выявленных генов-кандидатов (HNAT, PDE3B, AK8, AK2, CNOT7, XRN2, NOP14, NEDD9, SMAD3, ZNF423, EBF1) с использованием базы данных DAVID позволила установить их вовлеченность в такие биологические процессы, как пальмитоилирование белка, регуляция клеточной активности, биосинтез нуклеотидов и регуляция трансляции. Выявлены ассоциации между отдельными генами (HNAT, AK8, EBF1) и QTL, влияющими на молочную продуктивность и качественный состав молока. Результаты исследования внесут вклад в понимание генетической архитектуры технологических свойств молока и могут быть использованы в геномной селекции для улучшения качества молочной продукции.

Ключевые слова: молочное скотоводство, голштинская порода, полногеномный анализ ассоциаций, функциональная аннотация генов, SNP-маркеры, термостабильность молока, сычужная свертываемость молока

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки России в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста» (№ FGGN-2024-0013, рег. № 124020200029-4).

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Левченко М. В., Карликова Г. Г., Петрякова Г. К., Лашнева И. А., Сермягин А. А. Выявление генов, ассоциированных с технологическими свойствами молока коров, с помощью GWA-анализа и генной онтологии. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2025;26(5):1112–1124. DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2025.26.5.1112-1124>

Поступила: 17.03.2025

Принята к публикации: 16.10.2025

Опубликована онлайн: 31.10.2025

Identification of genes associated with technological properties of cow milk using GWA analysis and gene ontology

© 2025. Maria V. Levchenko¹✉, Galina G. Karlikova¹, Galina K. Petryakova¹, Irina A. Lashneva¹, Alexander A. Sermyagin²

¹Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst, Podolsk, Moscow region, Russian Federation,

²All-Russian Research Institute of Genetics and Breeding of Farm Animals – Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst, Saint Petersburg, Russian Federation

In recent years, there has been a significant development of technologies in the field of genetics and breeding of cattle, which opens new opportunities for increasing productivity and quality of dairy products. The present work is devoted to the study of genetic determination of technological properties of cow milk, namely, thermostability and rennet coagulation.

The aim of the study was to perform a genome-wide association analysis (GWA) to identify positional candidate genes determining the formation of cow milk technological traits, followed by functional annotation for a thorough understanding of the mechanisms of gene action and their contribution to phenotype formation. As the result of GWA analysis there were identified 17 SNPs significantly associated with milk thermal stability located on chromosomes BTA3, BTA6, BTA8, BTA23, BTA24, BTA27, BTA28 and BTA29. There were also identified 34 SNPs associated with milk rennet coagulation localized on chromosomes BTA1, BTA2, BTA3, BTA5, BTA6, BTA9, BTA10, BTA12, BTA14, BTA15, BTA16, BTA18, BTA20, BTA23, BTA24, BTA26 and BTA27. Functional annotation revealed 144 genes grouped into 43 nodes and nine clusters. Among all nine clusters, four of them involved genes responsible for thermostability (CNOT7) and rennet milk coagulation (HHAT, NEDD9, ZNF423). Functional annotation of 11 identified candidate genes (HHAT, PDE3B, AK8, AK2, CNOT7, XRN2, NOPI4, NEDD9, SMAD3, ZNF423, EBF1) using the DAVID database identified their involvement in biological processes such as protein palmitoylation, regulation of cellular activity, nucleotide biosynthesis and translation regulation. Associations between individual genes (HHAT, AK8, EBF1) and QTLs affecting milk productivity and milk quality composition were also identified. The results of the study contribute to the understanding of the genetic architecture of technological properties of milk and can be used in genomic selection to improve the quality of dairy products.

Keywords: dairy cattle breeding, Holstein breed, genome-wide association study, functional gene annotation, SNP markers, thermostability of milk, rennet coagulation of milk

Acknowledgements: the research was carried out under the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the state assignment of the Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst No. FGGN-2024-0013, theme No. 12402020029-4).

The authors thank the reviewers for their contribution to the expert evaluation of this work.

Conflict of interest: the authors stated that there is no conflict of interest.

For citation: Levchenko M. V., Karlikova G. G., Petryakova G. K., Lashneva I. A., Sermyagin A. A. Identification of genes associated with technological properties of cow milk using GWA analysis and gene ontology. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2025;26(5):1112–1124. (In Russ.).

DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2025.26.5.1112-1124>

Received: 17.03.2025

Accepted for publication: 16.10.2025

Published online: 31.10.2025

Молочное скотоводство является одной из ключевых отраслей сельского хозяйства, обеспечивающей продовольственную безопасность и экономическую стабильность многих стран, включая Россию. Современные вызовы в отрасли связаны с подорожанием кормов на 15–20 % и волатильностью мировых рынков продовольствия. Для решения этих проблем необходимо модернизировать производственные процессы и внедрять инновационные технологии [1].

В последние годы наблюдается значительное развитие технологий в области генетики и селекции крупного рогатого скота (КРС), что открывает новые возможности для повышения продуктивности и качества молочной продукции. Одним из наиболее перспективных подходов в этом контексте является применение полногеномного анализа ассоциаций (*Genome-Wide Association*, GWA-анализ) и методов функционального изучения генов для исследования генетических факторов, которые влияют на качественный состав и технологические показатели молока [2, 3].

Полногеномный анализ ассоциаций представляет собой мощный инструмент для выявления однонуклеотидных полиморфизмов (*Single Nucleotide Polymorphism*, SNP), связанных с фенотипическими признаками (удой, содержание жира, белка и др.). Этот метод позволяет исследовать сложные полигенные признаки,

определяющие продуктивность молочного скота, и использовать полученные данные для геномной селекции [4, 5, 6, 7].

В России GWA-анализ активно применяется для изучения генетической архитектуры высокопродуктивных молочных пород. Примером успешного применения GWA-анализа является идентификация QTL (локусов количественных признаков), связанных с содержанием белка и жира в молоке. Исследования показали, что такие гены, как *CSN1S1*, *CSN1S2*, *CSN2*, *CSN3*, *ABCG2*, *DGAT1* и *FASN*, играют ключевую роль в регуляции не только этих показателей, но и технологических признаков молока (коагуляционные свойства молока, выход сыра, количество летучих соединений, влияющих на аромат сыра) [8, 9, 10, 11]. Кроме того, GWA-анализ используется для изучения адаптивных признаков, таких как устойчивость к стрессу или заболеваниям, что особенно важно в условиях российских климатических зон [2, 12].

Методы геномной онтологии (*Gene Ontology*, GO) дополняют GWA-анализ, позволяя проводить функциональную аннотацию выявленных генов-кандидатов. Классификация генов по их биологическим процессам, молекулярным функциям и клеточным компонентам помогает понять механизмы действия генов и их вклад в формирование фенотипа [13, 14, 15, 16].

В последние годы Россия активно внедряет инновационные подходы в селекции КРС, что отражается в проектах Министерства сельского хозяйства РФ¹. Переход от традиционной оценки племенной ценности к геномной селекции позволяет не только сохранять породные признаки животных, но и отбирать наиболее экономически эффективных особей для разведения. Ведущие российские научные центры разрабатывают базы данных для генотипирования КРС, что способствует ускорению селекционного процесса.

Применение GWA-анализа и методов геномной онтологии открывает новые горизонты в изучении генетических основ продуктивности молочного скота. Эти подходы позволяют не только повысить эффективность селекционных программ, но и улучшить качество продукции за счет точного управления генетическими ресурсами. В условиях России данные методы становятся важным инструментом для достижения конкурентоспособности отечественного молочного животноводства на мировом рынке.

Цель исследования – провести полногеномный анализ ассоциаций для выявления генов-кандидатов, влияющих на технологические свойства молока коров голштинской породы, с последующей функциональной аннотацией для понимания генетических механизмов и их роли в формировании фенотипа.

Научная новизна – впервые проведен полногеномный анализ ассоциаций для выявления генетических вариантов, детерминирующих термостабильность и сычужную свертываемость молока у коров голштинской породы в российской популяции. Идентифицированы новые SNP и гены-кандидаты, ассоциированные с данными технологическими признаками, что расширяет понимание генетической архитектуры качества молока. Результаты функциональной аннотации генов позволили установить их вовлеченность в ключевые биологические процессы, определяющие технологические свойства молока, такие как метаболизм нуклеотидов и регуляция клеточной активности.

Материал и методы. Объектом исследования служили коровы голштинской породы ($n = 190$), разводимые на базе ПЗ «Ладожский» – филиал ФГБНУ Федеральный исследовательский центр животноводства имени Л. К. Эрнста (ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л. К. Эрнста). Материал для исследований – пробы молока ($n = 2981$) и биологические образцы в виде ушных выщипов коров (2022–2024 гг.). Пополнение выборки производили на протяжении всего периода исследований, в связи с чем, некоторые животные имели данные только по первой лактации (особи, вошедшие в выборку в 2023–2024 гг.). Таким образом, выборка была выровнена по фактору среды и генерализирована в рамках хозяйства.

Пробы молока для популяционного анализа отбирали специалисты сельскохозяйственного предприятия ежемесячно в ходе контрольных доений на протяжении всего периода наблюдений. Отбор проб осуществляли три раза в течение суток – утром, днем и вечером. Вечернее молоко поступало в лабораторию без добавления консервантов, что делало его пригодным для оценки технологических свойств молока.

Были проведены исследования на термостабильность (алкогольная проба, ГОСТ 25228-82²) и сычужную свертываемость (сычужно-бродильная проба, ГОСТ 32901-2014³). Полученные фенотипические показатели коров использовали для анализа полногеномных ассоциаций (средние значения для общей выборки: термостабильность – 2,99 балла; сычужная свертываемость – 2,87 балла).

Исследования проводили в лаборатории селекционного контроля качества молока ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л. К. Эрнста. Для оценки технологических свойств молока использовали натуральный сычужный фермент для сыра и творога CAGLIO CLERICI 50/50 (химозин телячий/пепсин бычий) с активностью 100000 ед. ВНИИМС/г (активность ферментного препарата измерена и стандартизирована по методике Всероссийского научно-исследовательского института метрологической службы на грамм продукта), а также этиловый спирт (96 %).

¹Распоряжение Минсельхоза России от 26.12.2024 N 314-р «Об утверждении плана по разработке проектов приказов Минсельхоза России на 2025 год». URL: <https://pravo.ppt.ru/rasporyazheniye/309661>

²ГОСТ 25228-82. Молоко и сливки. Метод определения термоустойчивости по алкогольной пробе. М.: ИПК издательство стандартов, 2004. 4 с. URL: <https://files.stroyinf.ru/Data2/1/4294829/4294829195.pdf>

³ГОСТ 32901-2014. Молоко и молочная продукция. Методы микробиологического анализа. М.: Стандартинформ, 2015. 28 с. URL: <https://files.stroyinf.ru/Data2/1/4293767/4293767354.pdf>

Выделение ДНК из ушных выщипов и SNP-генотипирование осуществляли на базе объекта научной инфраструктуры «Биотехнология животных» (ОНИС БиоТехЖ) при ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л. К. Эрнста в соответствии со стандартными протоколами, в лаборатории ООО «Мираторг-Генетика». Генотипирование животных проводили с использованием биочипов средней и высокой плотности BovineSNP50K v3 beadchip и Bovine GGP 150K (Illumina Inc., Neogen, США).

Это была поисковая работа, поэтому некая несбалансированность данных первичного зоотехнического учета, возможно, оказала влияние на результативность определения достоверности ассоциаций, выявленных в ходе GWA-анализа. Этот момент учтен в настоящих исследованиях путем применения методологий нормирования первичных данных (оценка фактора «возраст», «номер» и «год лактации»), а также расширения выборки.

Статистическую обработку данных проводили в программах *MS Excel (Microsoft, США)*, *STATISTICA 10*, контроль качества генотипирования (35407 SNP – для изучаемой выборки коров), анализ полногеномных ассоциаций – в программе *Plink 1.9 (2015)*. Визуализацию результатов GWA-анализа осуществляли с помощью пакетов языка программирования *R C Mplot* и *qqman*. Для поиска генов по выявленным значимым полиморфизмам по результатам GWA-анализа использовали общедоступный ресурс *NCBI (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/)*, сборка генома крупного рогатого скота *Bos taurus_UMD_3.1.1*. Аннотацию генов для определения локусов количественных признаков (*Quantitative Trait Loci, QTL*) на хромосомах животных осуществляли по базе данных *Animal QTL database (https://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/index)*. Функциональные аннотации и выявление анализа обогащения генов выполняли с привлечением базы данных *DAVID (Database for Annotation, Visualization, and Integrated Discovery) (https://david.ncifcrf.gov/summary.jsp)*.

Результаты и их обсуждение. Настоящее исследование предоставляет новую информацию о генетических полиморфизмах, влияющих на изменчивость параметров качества молока коров голштинской породы. Анализ генетических данных позволил выявить конкретные генетические варианты, которые могут быть использованы в селекции. Результаты

GWA-анализа для показателей термостабильности и сычужной свертываемости молока в исследованной выборке визуализированы на графике, что позволяет глубже понять генетические основы этих технологических свойств молока (рис. 1).

В результате проведенного исследования было идентифицировано 17 SNP, демонстрирующих ассоциацию с термостабильностью молока. Пространственное распределение выявленных маркеров охватывает несколько хромосом: BTA3 (3 SNP); BTA6 (1 SNP); BTA8 (1 SNP); BTA23 (3 SNP); BTA24 (1 SNP); BTA27 (1 SNP); BTA28 (4 SNP); BTA29 (2 SNP). Наибольшая плотность ассоциированных SNP наблюдается на хромосомах BTA3, BTA23 и BTA28, где обнаружено 3, 3 и 4 маркера соответственно, что подчеркивает их возможную значимость в формировании исследуемого признака. Хромосома BTA28 продемонстрировала максимальное количество ассоциированных маркеров, подчеркивая её ключевое значение для дальнейших исследований.

Среди всех выявленных SNP были обнаружены три варианта, обладающих статистически значимой ассоциацией с фенотипом ($p < 0,0005$) и локализованных на 8-ой, 24-ой и 27-ой хромосомах. Для SNP ARS-BFGL-NGS-63329, расположенного на хромосоме BTA8, не удалось однозначно идентифицировать ген-кандидат, тогда как для остальных двух мутаций были определены соответствующие гены.

Оставшиеся 14 SNP несмотря на то, что их значения p -уровня не достигли строгого порога статистической значимости ($p < 0,0005$), представляют собой интересные паттерны, требующие дальнейшей проверки и интерпретации.

Наибольший интерес из выявленных 17 SNP-маркеров представляют шесть SNP, для которых была установлена принадлежность к определённым генам (табл. 1). Эти полиморфизмы расположены вблизи генов, потенциально участвующих в регуляции белкового состава молока, что может указывать на их функциональную роль в формировании термостабильности молока.

В ходе анализа выявлено 34 SNP-маркера, ассоциированных с сычужной свертываемостью молока. Распределение маркеров по хромосомам показало следующую картину: BTA1 (1), BTA2 (2), BTA3 (1), BTA5 (1), BTA6 (2), BTA9 (2), BTA10 (8), BTA12 (1), BTA14 (1), BTA15 (3), BTA16 (4), BTA18 (1), BTA20 (1),

ВТА23 (2), ВТА24 (1), ВТА26 (1) и ВТА27 (2). Наибольшая концентрация маркеров обнаружена на хромосоме ВТА10, где локализовано 8 SNP, что составляет почти четверть от общего числа выявленных ассоциаций. Кластеры SNP

на ВТА10 и ВТА16 расположены в регионах, содержащих гены, связанные с синтезом казеинов и регуляцией протеолиза, что потенциально объясняет их влияние на скорость и качество сычужного свертывания.

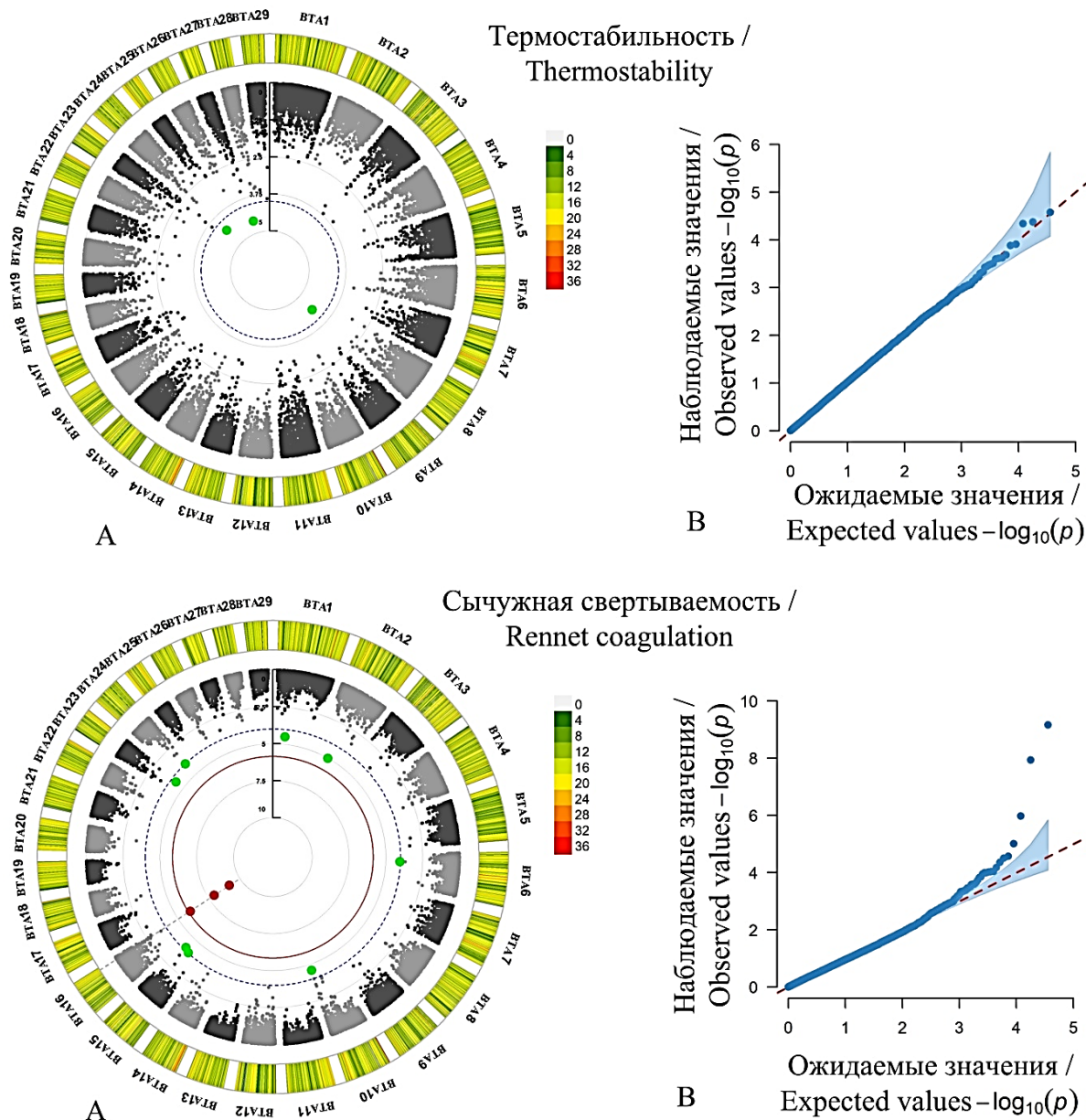


Рис. 1. Результаты полногеномного анализа ассоциаций (GWA –анализ) для технологических свойств молока коров голштинской породы: А - круговая диаграмма GWA-анализа (сплошная линия – порог по Бонферрони ($1,41 \cdot 10^{-6}$), пунктирная – порог для суггестивных ассоциаций ($1,00 \cdot 10^{-4}$); В – q-q (квантиль-квантиль) график распределения ожидаемых и наблюдаемых значений достоверности ассоциаций /

Fig. 1. Results of Genome-Wide Association analysis (GWA-analysis) for technological properties of milk of Holstein cows: А – GWA-analysis pie chart (solid line – Bonferroni threshold (1.41×10^{-6}), dashed line – threshold for suggestive associations (1.00×10^{-4}); В - q-q (quantile-quantile) distribution plot of expected and observed values of reliability of associations

Таблица 1 – Выявленные однонуклеотидные полиморфизмы (SNP), ассоциированные с технологическими показателями молока /

Table 1 – Identified Single Nucleotide Polymorphism (SNP) associated with milk technological parameters

BTA	SNP	p-value	Позиция / Position	Ген, Протяженность / Gene, Extent
Термостабильность / Thermostability				
6	ARS-BFGL-NGS-100768	3,78E ⁻⁰⁴	43777249	<i>GPHA2</i> ^{43774232...43777780}
23	ARS-BFGL-NGS-118652	1,31E ⁻⁰⁴	32527488	<i>LRIF1</i> ^{32512177...32532418}
24	Нармаp50627-BTA-23969	4,55E ⁻⁰⁵	975414	<i>VSTM5</i> ^{950259...979365}
27	ARS-BFGL-NGS-44464	2,64E ⁻⁰⁵	37331358	<i>NRG3</i> ^{37100549...38352653}
27	Нармаp59411-ss46526171	3,23E ⁻⁰⁴	19067353	<i>CNOT7</i> ^{19052444...19067492}
28	ARS-BFGL-NGS-69496	4,65E ⁻⁰⁴	18967449	<i>SORCS2</i> ^{118437483...118929004}
Сычужная свертываемость / Rennet coagulation				
5	ARS-BFGL-NGS-37234	4,51E ⁻⁰⁴	115333478	<i>EF CAB6</i> ^{115126904...115419187}
6	Нармаp53749-rs29023061	9,18E ⁻⁰⁵	30365819	<i>UNC5C</i> ^{30361233...30787250}
10	ВТB-00433469	1,02E ⁻⁰⁴	69862924	<i>EXOC5</i> ^{69860578...69914483}
10	Нармаp59040-rs29025644	2,61E ⁻⁰⁴	72202330	<i>RTNI</i> ^{72111268...72364066}
15	ARS-BFGL-NGS-105708	6,67E ⁻⁰⁵	67734760	<i>PRR5L</i> ^{67584259...67741051}
15	ARS-BFGL-NGS-22122	9,51E ⁻⁰⁵	45968445	<i>SYT9</i> ^{45953725...46116765}
15	Нармаp59089-rs29024353	3,23E ⁻⁰⁴	65408389	<i>LMO2</i> ^{65394510...65425109}
16	ВТB-01403623	7,04E ⁻¹⁰	74776127	<i>HHAT</i> ^{74545160...74880210}
16	ВТB-01586834	1,18E ⁻⁰⁸	74870220	<i>HHAT</i> ^{74545160...74880210}
18	ARS-BFGL-NGS-8204	4,67E ⁻⁰⁴	18093362	<i>ZNF423</i> ^{18041276...18392207}
23	ARS-BFGL-NGS-100121	4,42E ⁻⁰⁵	44929897	<i>NEDD9</i> ^{44799116...44988910}
23	ARS-BFGL-NGS-4743	3,50E ⁻⁰⁴	13060214	<i>KCNK5</i> ^{13055370...13095621}
27	ARS-BFGL-NGS-112590	4,28E ⁻⁰⁴	1099585	<i>CSMD1</i> ^{1016476...1332844}
27	ВТA-103612-no-rs	4,28E ⁻⁰⁴	1121464	<i>CSMD1</i> ^{1016476...1332844}

Анализ полногеномных ассоциаций показал, что наиболее высоко значимые и достоверные взаимосвязи (11 SNP-маркеров; $p < 0,0005$) для показателя сычужной свертываемости молока были выявлены на 1, 2, 6, 10, 15, 16, 23, 24 хромосомах крупного рогатого скота, что свидетельствует о вовлечённости различных участков генома в регуляцию данного фенотипа.

Для четырёх из указанных значимых SNP, а также двух маркеров, обладающих особенно высокой достоверностью, была осуществлена идентификация соответствующих генов (табл. 1). Среди 23 SNP, отнесённых к категории суггестивных ассоциаций и представляющих интерес для дальнейших исследований, восемь локусов были локализованы внутри генов.

Кластеризация генов, ответственных за термостабильность и сычужную свертываемость, не показала отдельных кластеров (гены

не были связаны между собой). Однако они были связаны с генами, формирующими качественный состав молока (рис. 2). Функциональная аннотация выявила 144 гена, сгруппированных в 43 узлах и 9 кластерах.

В двух кластерах были аннотированы следующие биологические процессы:

- Активность аденилаткиназы (GO:0004017) (гены *AK2* и *AK8*) поддерживает баланс между концентрациями аденозинтрифосфата (АТФ), аденозиндифосфата (АДФ) и аденозинмонофосфата (АМФ), что является критически важным для энергетического гомеостаза и метаболических процессов.

- Активность РНК-экзонуклеазы (GO:0016896) (гены *CNOT7* и *XRN2*) в процессе отщепления нуклеотидов с концов полинуклеотидных цепей, что способствует деградации нуклеиновых кислот и регуляции экспрессии генов.

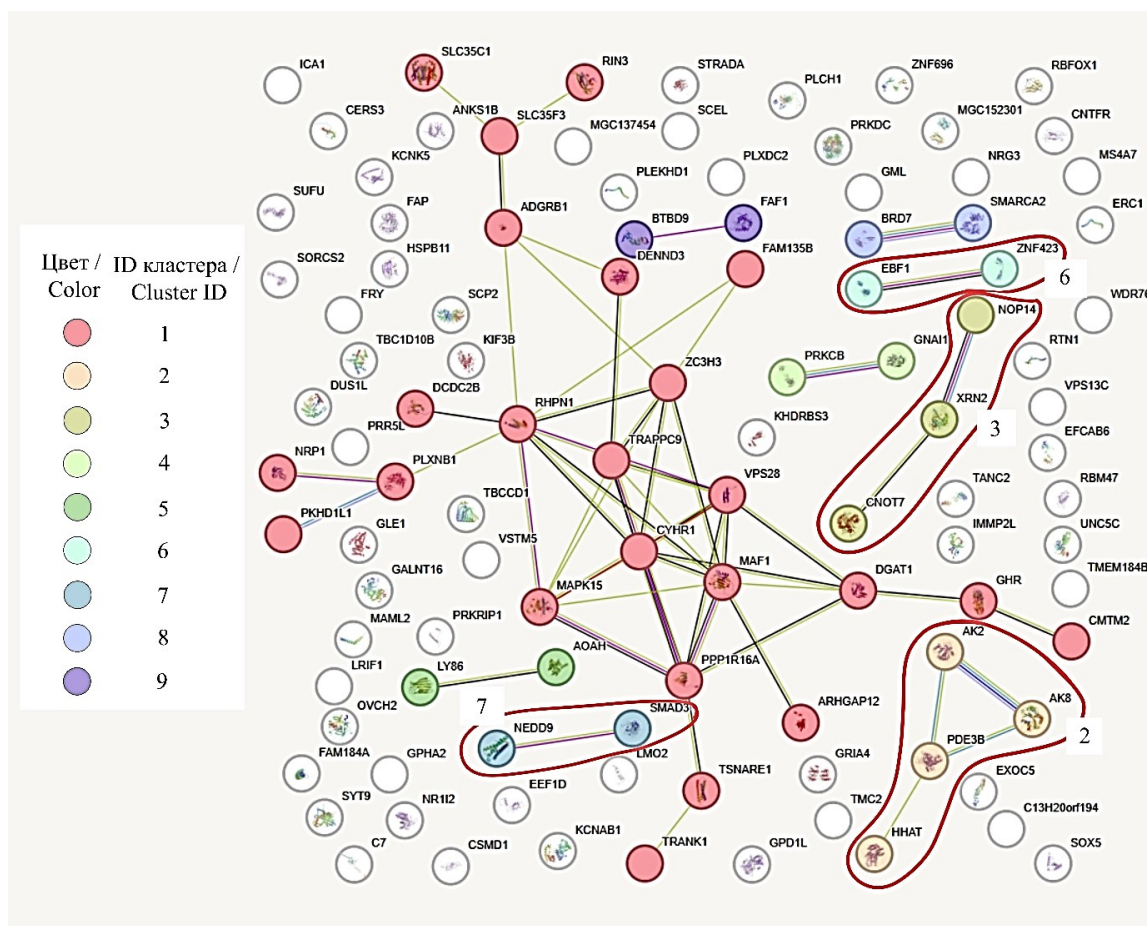


Рис. 2. Функциональная кластеризация выявленных генов-кандидатов /
Fig. 2. Functional clustering of identified candidate genes

Для понимания достоверности влияния идентифицированных генов следующий этап аннотации провели с использованием базы данных локусов количественных признаков коров. Для установления связи между отдельными генами (*HNAT*, *AK8*, *EBF1*), отвечающими за качественные характеристики молока,

и QTL, которые определяют количественные параметры молочной продуктивности был проведен анализ. Это необходимо для понимания генетической архитектуры признаков и разработки стратегий селекции молочного скотоводства (табл. 2).

Таблица 2 – Ассоциации между локусами количественных признаков (QTL) и генами, влияющими на технологические свойства и некоторые признаки молочной продуктивности крупного рогатого скота /
Table 2 – Associations between Quantitative Trait Loci (QTL) and genes affecting technological properties and some traits of dairy performance in cattle

Ген (хромосома) / Gene (chromosome)	Признак / Trait	QTL крупного рогатого скота / Cattle QTL
<i>HNAT</i> (BTA16)	Сычужная свертываемость / Rennet coagulation	Продолжительность продуктивной жизни / Length of productive life (QTL:48485). Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:48483). Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:48486). Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:48487). Оценка количества соматических клеток в молоке / Estimation of somatic cell count in milk (QTL:48490)
<i>AK8</i> (BTA11)	Точка заморозания молока / Milk freezing point	Содержание насыщенных жирных кислот в молоке / Saturated fatty acid content in milk (QTL:32663).
<i>EBF1</i> (BTA7)	Массовая доля жира / Milk fat percentage	Процент жира в молоке / Percentage of fat in milk (QTL:43246). Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:43248). Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:43251).

Ген *HNAT*, локализованный на хромосоме ВТА16, ассоциирован с несколькими QTL, включая продолжительность продуктивной жизни (QTL:48485), выход молочного жира и белка (QTL:48483; QTL:48487), процент молочного белка (QTL:48486) и оценку количества соматических клеток в молоке (QTL:48490). Ген *AK8*, локализованный на хромосоме ВТА11, ассоциирован с содержанием насыщенных жирных кислот в молоке (QTL:32663). Ген *EBF1*, расположенный на хромосоме ВТА7, показал связь с процентом жира в молоке (QTL:43246), выходом молочного жира и белка (QTL:43248; QTL:43251). Полученные данные указывают на потенциальную роль этих генов в определении важных качественных и количественных показателей молока крупного рогатого скота.

Среди всех девяти кластеров в четырех из них были задействованы гены, ответственные за термостабильность и сычужную свертываемость молока (табл. 3).

Гены *HNAT*, *PDE3B*, *AK8* и *AK2* выполняют взаимосвязанные функции, влияя на клеточную активность, включая энергетический метаболизм, адгезию и ангиогенез. Кластер этих генов мог сформироваться для обеспечения быстрой реакции клетки на изменения внешней среды. Ген *HNAT* участвует в процессе пальмитоилирования белка (GO:0018345), что влияет на содержание общего белка в молоке и свойства мембранных белков, участвующих в синтезе белковых компонентов молока, таких как казеин и сывороточные белки. Пальмитоилированные белки могут влиять на текстуру и стабильность молочных продуктов (например, сыра или йогурта), что связано с их ролью в межбелковых взаимодействиях.

Ген *PDE3B* регулирует сигнальные пути (GO:0007165) через контроль уровня циклических нуклеотидов (например, сАМР), что влияет на процессы ангиогенеза (GO:0016525), липидного катаболизма (GO:0050995) и клеточной адгезии (GO:0007162). Ангиогенез критически важен для нормального функционирования кровеносных сосудов и тканей, включая молочную железу. Его подавление может привести к снижению содержания белка и жира в молоке, что ухудшает его питательную ценность и технологические свойства. Регуляция катаболизма липидов у коров включает механизмы, контролируемые расщепление жиров, что существенно влияет на обмен веществ и здоровье животных, а также оказы-

вает значительное воздействие на молочную продуктивность, качество молока и его технологические характеристики.

Гены *AK8* и *AK2* участвуют в метаболических процессах синтеза нуклеотидов (АТФ, АДФ, АМФ) и белков (GO:0009142; GO:0006139; GO:0006172; GO:0046033; GO:0046034). Уровень нуклеотидов оказывает влияние на содержание белков и жиров в молоке. Достаточное количество АТФ поддерживает нормальный синтез казеина и сывороточных белков, что улучшает состав и качество молока. Нуклеотиды влияют на функциональные свойства белков в молоке, такие как коагуляция и эмульгация, что критично для производства сыров и других молочных продуктов, где текстура и стабильность имеют ключевое значение. Уровень АТФ влияет на стабильность молочных продуктов при хранении и переработке, поскольку высокий уровень энергии способствует лучшему взаимодействию между компонентами молока, улучшая его физико-химические свойства. Ген *AK2* ранее не был описан у молочного скота, однако у людей мутации в этом гене приводят к серьезным проблемам с кроветворением, так как *AK2* необходим для роста и развития клеток крови [17].

Таким образом, кластер генов *HNAT*, *PDE3B*, *AK8* и *AK2* оказывает значительное влияние на качественный состав и технологические свойства молока коров через регуляцию метаболизма, содержание белка и жира, а также через механизмы, влияющие на сычужную свертываемость.

Кластер генов *CNOT7*, *XRN2* и *NOPI4* имеет важные функции, связанные с регуляцией клеточной активности, сперматогенезом и биогенезом рибосом. Ген *CNOT7* участвует в регуляции трансляции (GO:0006417) и пролиферации (GO:0008284; GO:0008285) клеток, что важно для поддержания нормального клеточного цикла и роста тканей. Пролиферация клеток влияет на развитие молочных желез и общее состояние коровы, что непосредственно сказывается на количестве и качестве молока. Регуляция трансляции может влиять на качество белков, что также важно для термостабильности. Высококачественные белки лучше сохраняют свои свойства при термической обработке. Ген *CNOT7* ранее не был описан у молочного скота, однако, было определено, что экспрессия гена *CNOT7* предположительно связана со зрелостью постного мяса у коров ангусской породы [18].

**ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ: ЗООТЕХНИЯ /
ORIGINAL SCIENTIFIC ARTICLES: ZOOTECHNY**

Таблица 3 – Функциональная аннотация генов-кандидатов по технологическим признакам молока и связанных с ними других генов в кластерах /
Table 3 – Functional annotation of candidate genes for milk technological traits and other related genes in clusters

<i>Ген (хромосома): признак / Gene (chromosome): trait</i>	<i>Функции генов и онтология (DAVID) / Gene functions and ontology (DAVID)</i>
Кластер 2 / Cluster 2	
<i>HNAT</i> (BTA16): Сычужная свертываемость / Rennet coagulation	Пальмитоилирование белка / Protein palmitoylation (GO:0018345).
<i>PDE3B</i> (BTA15): Точка заморзания молока / Milk freezing point	Регуляция клеточной активности / Regulation of cellular activity (GO:0007162, GO:0007165). Регуляция ангиогенеза / Regulation of angiogenesis (GO:0016525). Метаболизм / Metabolism (GO:0050995).
<i>AK8</i> (BTA11): Точка заморзания молока / Milk freezing point	Биосинтез нуклеотидов / Nucleotide biosynthesis (GO:0009142).
<i>AK2</i> (BTA2): Массовая доля жира / Milk fat percentage	Метаболизм нуклеотидов / Nucleotide metabolism (GO:0006139, GO:0006172, GO:0046033, GO:0046034).
Кластер 3 / Cluster 3	
<i>CNOT7</i> (BTA27): Термостабильность / Thermal stability	Регуляция трансляции / Regulation of translation (GO:0006417). Пролиферация клеток / Cell proliferation (GO:0008284, GO:0008285).
<i>XRN2</i> (BTA13) / pH	Сперматогенез / Spermatogenesis (GO:0007283).
<i>NOPI4</i> (BTA6): Массовая доля лактозы / Lactose mass fraction	Биогенез рибосом / Ribosome biogenesis (GO:0042254).
Кластер 6 / Cluster 6	
<i>ZNF423</i> (BTA18): Сычужная свертываемость / Rennet coagulation	Пролиферация и дифференцировка клеток / Cell proliferation and differentiation (GO:0021930, GO:0050872, GO:0050873). Регуляция метаболизма / Metabolic regulation (GO:0120163).
<i>EBF1</i> (BTA7): Массовая доля жира / Milk fat percentage	Регуляция транскрипции / Regulation of transcription (GO:0006355, GO:0006357).
Кластер 7 / Cluster 7	
<i>NEDD9</i> (BTA23): Сычужная свертываемость / Rennet coagulation	Клеточная адгезия и миграция / Cell adhesion and migration (GO:0007155, GO:0016477, GO:0097021, GO:0140131). Регуляция дифференцировки клеток / Regulation of cell differentiation (GO:0045672, GO:2000522). Организация цитоскелета / Organization of the cytoskeleton (GO:0032956); Нервные процессы / Nervous processes (GO:0007611).
<i>SMAD3</i> (BTA10): Точка заморзания молока / Milk freezing point	Развитие и морфогенез / Development and morphogenesis (GO:0001657, GO:0001701, GO:0001707, GO:0001756, GO:0001889, GO:0030878, GO:0060039). Клеточная пролиферация и дифференцировка / Cell proliferation and differentiation (GO:0008283, GO:0030154). Иммунные процессы / Immune processes (GO:0002520, GO:0006955). Регуляция роста и развития / Regulation of growth and development (GO:0010718). Ответ на внешние факторы / Response to external factors (GO:0001666). Метаболические процессы / Metabolic processes (GO:0045429).

Ген *XRN2* связан со сперматогенезом, что может влиять на репродуктивные способности животных и, следовательно, продуктивность стада.

Ген *NOP14* играет важную роль в биогенезе рибосом (GO:0042254), что является критическим для синтеза белков. Эффективное производство рибосом существенно влияет на общую продуктивность клеток и имеет решающее значение для формирования казеина и сывороточных белков. Генетические факторы, влияющие на биосинтез рибосом, могут способствовать более эффективному производству термостабильных белков. В исследованиях на молочном скоте ген *NOP14* не был выявлен. Однако в исследованиях Х. Yan [19] ген *NOP14* был выявлен как маркер для оценки эффективности терапии онкологии у людей. Высокий уровень *NOP14* у пациентов с раком ассоциируется с худшим прогнозом, но также делает опухоль более чувствительной к ингибиторам mTOR.

Таким образом, гены *CNOT7*, *XRN2* и *NOP14* оказывают влияние на качество молока коров через регуляцию клеточной активности и биосинтеза белков.

Кластер генов *NEDD9* и *SMAD3* включает функции, связанные с клеточной адгезией, миграцией, развитием и иммунным ответом. Клеточная адгезия (GO:0007155) и миграция клеток (GO:0016477), в регуляции которых участвует ген *NEDD9*, способствуют нормальному функционированию молочной железы, что может влиять на синтез и выделение молочных белков, включая казеин. Увеличение содержания казеина связано с улучшением сычужной свертываемости молока. Положительная регуляция дифференцировки остеокластов (GO:0045672) может влиять на уровень кальция в организме коровы, что важно для формирования молока с хорошими технологическими свойствами, поскольку кальций играет ключевую роль в свертывании молока. Регуляция организации актинового цитоскелета (GO:0032956) может влиять на процесс секреции молока и его состав, учитывая участие актинового цитоскелета в клеточной структуре и функции.

Ген *SMAD3* участвует во внутриутробном эмбриональном развитии (GO:0001701) и клеточной дифференциации (GO:0030154), а также развитию иммунной системы (GO:0002520) и иммунном ответе (GO:0006955), что влияет на общее состояние здоровья коровы и ее

способность производить высококачественное молоко. Таким образом, взаимодействие между этими генами может приводить к улучшению здоровья коров и повышению качества молока, включая его сычужную свертываемость.

Ген *SMAD3* активно экспрессируется как в миобластах, так и в преадипоцитах, что подчеркивает его важную роль в их дифференцировке [20]. Поскольку миобласты и преадипоциты происходят из одних и тех же мезенхимальных стволовых клеток, уровень экспрессии *SMAD3* определяет преобладание миогенной или адипогенной линии дифференцировки, что важно для поддержания баланса между мышечной и жировой тканью. Таким образом, результаты исследования подчеркивают значимость *SMAD3* как ключевого регулятора в процессе клеточной дифференцировки как мышечной, так и жировой ткани у крупного рогатого скота.

Влияние кластера генов *ZNF423*, *EBF1* на компонентный состав и сычужную свертываемость молока коров может быть связано с регуляцией клеточных процессов и метаболизма. Ген *ZNF423* участвует в дифференцировке белых и бурых жировых клеток (GO:0050872; GO:0050873), что может изменять процентное содержание жира в молоке.

Ген *ZNF423* не был выявлен в работах на коровах молочного направления продуктивности. Однако исследования на мясных породах скота показали, что SNP (18: 17150858) в гене *ZNF423* связан с потреблением корма и метаболическим весом у коров мясного направления. Другой вариант этого гена (18: 17152044) влияет на жирность и качество мяса [21]. У людей высокие уровни *ZNF423* коррелировали с более короткой выживаемостью при холангиокарциноме, что указывает на его прогностическое значение [22].

Ген *EBF1* регулирует транскрипцию ДНК (GO:0006355) и транскрипцию РНК-полимеразой II (GO:0006357), что может влиять на синтез казеина и других белков молока. Оба гена, участвуя в регуляции клеточных процессов, могут косвенно влиять на сычужную свертываемость молока. Например, изменения в минеральном составе молока, такие как уровень кальция, могут влиять на процесс свертывания.

В исследованиях на молочном скоте ген *EBF1* не был выявлен. Однако ранее было отмечено, что ген *EBF1* играет ключевую роль в дифференцировке перидитов и поддержании сосудистой стабильности, влияя на экспрессию других генов, связанных с их функциями [23].

Заключение. В результате проведенного полногеномного анализа ассоциаций и функциональной аннотации генов, детерминирующих формирование технологических показателей молока коров голштинской породы, были получены следующие ключевые выводы:

- идентифицировано 17 SNP, ассоциированных с термостабильностью молока и локализованных на хромосомах ВТА3, ВТА6, ВТА8, ВТА23, ВТА24, ВТА27, ВТА28 и ВТА29. Три однонуклеотидных полиморфизма на хромосомах ВТА3, ВТА23 и ВТА28 являются статистически достоверными;

- для сычужной свертываемости молока было идентифицировано 34 SNP локализованных на хромосомах ВТА1, ВТА2, ВТА3, ВТА5, ВТА6, ВТА9, ВТА10, ВТА12, ВТА14, ВТА15, ВТА16, ВТА18, ВТА20, ВТА23, ВТА24, ВТА26 и ВТА27. Выявлены наиболее высоко значимые и достоверные взаимосвязи (11 SNP-маркеров; $p < 0,0005$) для показателя сычужной свертываемости молока на 1, 2, 6, 10, 15, 16, 23, 24 хромосомах крупного рогатого скота;

- GWA-анализ позволил выявить ряд генов-кандидатов, ассоциированных с термостабильностью и сычужной свертываемостью молока (*HNAT*, *CNOT7*, *NEDD9*, *ZNF423*), которые образовывали кластеры с генами, ответственными за технологические свойства и компонентный состав молока. Эти гены участвуют в различных биологических процессах, таких как пальмитоилирование белка, регуляция клеточной активности, биосинтез нуклеотидов и регуляция трансляции;

- анализ данных выявил ассоциации между отдельными генами и количественными локусами признаков, влияющими на характеристики молока. Ген *HNAT* ассоциирован с продолжительностью продуктивной жизни, выходом молочного жира и белка, а также оценкой количества соматических клеток в молоке. Ген *AK8* ассоциирован с содержанием насыщенных жирных кислот в молоке, ген *EBFI* – с процентом жира и выходом молочного жира и белка;

- полученные результаты позволяют расширить понимание генетической архитектуры технологических свойств молока у коров голштинской породы. Выявленные гены-кандидаты могут быть использованы в геномной селекции для улучшения качества молока и повышения эффективности молочного животноводства. В практическом аспекте при дальнейших исследованиях с расширением выборки и применением методологий нормирования первичных данных (оценка фактора «возраст», «номер» и «год лактации») результаты смогут открыть перспективы для разработки специализированных панелей генетических маркеров, включающих наиболее информативные SNP и гены-кандидаты. Такие панели могут быть интегрированы в программы геномной селекции, что позволит повысить точность и эффективность отбора животных с улучшенными показателями качества молока и технологической пригодности. Внедрение данных подходов будет способствовать оптимизации молочного животноводства, повышению продуктивности и экономической эффективности отрасли.

References

1. Суровцев В. Н. Тенденции и перспективы развития молочного животноводства России: риски и возможности. *Молочная промышленность*. 2023;(2):12–16. DOI: <https://doi.org/10.31515/1019-8946-2023-02-12-16> EDN: UQGWLO
Surovtsev V. N. Trends and prospects of development of dairy farming in russia: risks and opportunities. *Molochnaya promyshlennost' = Dairy Industry*. 2023;(2):12–16. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.31515/1019-8946-2023-02-12-16>
2. Ларкина Т. А., Ширяев Г. В. GWAS как инструмент обнаружения SNPs у крупного рогатого скота для изучения их связи с воспроизводством, продуктивностью, ростом, поведением, болезнями. *Аграрная наука*. 2024;1(8):124–131. DOI: <https://doi.org/10.32634/0869-8155-2024-385-8-124-131> EDN: FIMLEZ
Larkina T. A., Shiryayev G. V. GWAS as a tool for detecting SNPs in cattle to study their relationship to reproduction, productivity, growth, behavior, diseases. *Agrarnaya nauka = Agrarian science*. 2024;1(8):124–131. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.32634/0869-8155-2024-385-8-124-131>
3. Сермягин А. А., Быкова О. А., Лоретц О. Г., Костюнина А. В., Зиновьева Н. А. Оценка геномной вариативности продуктивных признаков у животных голштинизированной черно-пестрой породы на основе GWAS-анализа и ROH паттернов. *Сельскохозяйственная биология*. 2020;55(2):257–274. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2020.2.257rus> EDN: DTVHLL
Semyagin A. A., Bykova O. A., Loretts O. G., Kostyunina A. V., Zinov'yeva N. A. Genomic variability assess for breeding traits in holsteinized russian black-and-white cattle using GWAS analysis and ROH patterns. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2020;55(2):257–274. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2020.2.257rus>

4. Dadousis C., Biffani S., Cipolat-Gotet C., Nicolazzi E. L., Rosa G. J. M., Gianola D. et al. Genome-wide association study for cheese yield and curd nutrient recovery in dairy cows. *Journal of Dairy Science*. 2017;100(2):1259–1271. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2016-11586>
5. Lu X., Arbab A. A. I., Abdalla I. M., Liu D., Zhang Zh., Xu T. et al. Genetic parameter estimation and genome-wide association study-based loci identification of milk-related traits in Chinese Holstein. *Frontiers in Genetics*. 2022;12:799664. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.799664>
6. Korkuč P., Neumann G. B., Hesse D., Arends D., Reißmann M., Rahmatalla S. et al. Whole-genome sequencing data reveal new loci affecting milk production in German Black Pied Cattle (DSN). *Genes*. 2023;14(3):581. DOI: <https://doi.org/10.3390/genes14030581>
7. Liu L., Zhou J., Chen Ch. J., Zhang J., Wen W., Tian J. et al. GWAS-based identification of new loci for milk yield, fat, and protein in Holstein cattle. *Animals*. 2020;10(11):2048. DOI: <https://doi.org/10.3390/ani10112048>
8. Shamsollahi M., Zhang Sh. Genome wide association study associated with milk protein composition. *Animal Science Research*. 2024;34(1):31–44. DOI: <https://doi.org/10.22034/as.2023.54694.1690>
9. Левченко М. В., Гладырь Е. А., Зарипов О. Г., Петрякова Г. К., Лашнева И. А., Карликова Г. Г., Сермягин А. А., Зиновьева Н. А. Полногеномный анализ ассоциаций с технологическими свойствами молока коров голштинской породы. *Молочное и мясное скотоводство*. 2024;(6):3–9. DOI: <https://doi.org/10.33943/MMS.2024.42.72.001> EDN: FQONYJ
10. Levenchenko M. V., Gladyr E. A., Zaripov O. G., Petryakova G. K., Lashneva I. A., Karlikova G. G., Sermyagin A. A., Zinovyeva N. A. Whole-genome association studies for cows' milk technological traits in holstein breed. *Molochnoe i myasnoe skotovodstvo = Journal of Dairy and Beef Cattle Farming*. 2024;(6):3–9. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.33943/MMS.2024.42.72.001>
11. Citek J., Brzakova M., Hanusova L., Hanuš O., Večerek L., Samková E. et al. Technological properties of cow's milk: correlations with milk composition, effect of interactions of genes and other factors. *Czech Journal of Animal Science*. 2020;65(1):13–22. DOI: <https://doi.org/10.17221/150/2019-CJAS>
12. Tan X., He Zh., Fahey A. G., Zhao G., Liu R., Wen J. Research progress and applications of genome-wide association study in farm animals. *Animal Research and One Health*. 2023;1(1):56–77. DOI: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/aro2.14>
13. Bekele R., Taye M., Abebe G., Meseret S. Genomic regions and candidate genes associated with milk production traits in Holstein and its crossbred cattle: a review. *International Journal of Genomics*. 2023;2023(1):1–18. DOI: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1155/2023/8497453>
14. Dadousis C., Pegolo S., Rosa G. J. M., Gianola D., Bittante G., Cecchinato A. Pathway-based genome-wide association analysis of milk coagulation properties, curd firmness, cheese yield, and curd nutrient recovery in dairy cattle. *Journal of Dairy Science*. 2017;100(2):1223–1231. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2016-11587>
15. Marina H., Pelayo R., Suárez-Vega A., Gutiérrez-Gil B., Esteban-Blanco C., Arranz J. J. Genome-wide association studies (GWAS) and post-GWAS analyses for technological traits in Assaf and Churra dairy breeds. *Journal of Dairy Science*. 2021;104(11):11850–11866. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2021-20510>
16. Pegolo S., Bergamaschi M., Gasperi F., Biasioli F., Cecchinato A., Bittante G. Integrated PTR-ToF-MS, GWAS and biological pathway analyses reveal the contribution of cow's genome to cheese volatolome. *Scientific Reports*. 2018;8:17002. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35323-5>
17. Sanchez M. P., Ramayo-Caldas Yu., Wolf V., Laithier C., El Jabri M., Michenet A. et al. Sequence-based GWAS, network and pathway analyses reveal genes co-associated with milk cheese-making properties and milk composition in Montbéliarde cows. *Genetics Selection Evolution*. 2019;51:34. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12711-019-0473-7>
18. Lagresle-Peyrou Ch., Six E. M., Picard C., Rieux-Laucat F., Michel V., Ditadi A. et al. Human adenylate kinase 2 deficiency causes a profound hematopoietic defect associated with sensorineural deafness. *Nature Genetics*. 2009;41:106–111. DOI: <https://doi.org/10.1038/ng.278>
19. Riley D. G., Miller R. K., Nicholson K. L., Gill C. A., Herring A. D., Riggs P. K. et al. Genome association of carcass and palatability traits from *Bos indicus*-*Bos taurus* crossbred steers within electrical stimulation status and correspondence with steer temperament. *Livestock Science*. 2019;229:150–158. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2019.09.021>
20. Yan X., Kuang B., Ma Sh., Wang R., Lin J., Zeng Y. et al. NOP14-mediated ribosome biogenesis is required for mTORC2 activation and predicts rapamycin sensitivity. *Journal of Biological Chemistry*. 2024;300(3):105681. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jbc.2024.105681>
21. Zhang L., Ning Y., Li P., Guo H., Zan L. Tissue expression analysis and characterization of SMAD3 promoter in bovine myoblasts and preadipocytes. *DNA and Cell Biology*. 2018;37(6):551–559. DOI: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC5985903/>
22. Abo-Ismael M. K., Voort G. V., Squires J. J., Swanson K. C., Mandell I. B., Liao X. et al. Single nucleotide polymorphisms for feed efficiency and performance in crossbred beef cattle. *BMC Genetics*. 2014;15:14. DOI: <http://www.biomedcentral.com/1471-2156/15/14>

22. Chaiprasert T., Armartmuntree N., Techasen A., Sakonsinsiri Ch., Pinlaor S., Ungarreevittaya P. et al. Roles of Zinc Finger Protein 423 in Proliferation and Invasion of Cholangiocarcinoma through Oxidative Stress. *Biomolecules*. 2019;9(7):263. DOI: <https://doi.org/10.3390/biom9070263>

23. Pagani F., Tratta E., Dell’Era P., Cominelli M., Poliani P. L. EBF1 is expressed in pericytes and contributes to pericyte cell commitment. *Histochemistry and Cell Biology*. 2021;156:333–347. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00418-021-02015-7>

Сведения об авторах

✉ **Мария Владимировна Левченко**, научный сотрудник отдела популяционной генетики и генетических основ разведения животных, ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста», пос. Дубровицы, д. 60, г. о. Подольск, Московская область, Российская Федерация, 142132, e-mail: priemnaya-vij@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-5674-6694>, e-mail: marikornelaeva@yandex.ru

Галина Геннадьевна Карликова, доктор с.-х. наук, старший научный сотрудник отдела популяционной генетики и генетических основ разведения животных, ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста», пос. Дубровицы, д. 60, г.о. Подольск, Московская область, Российская Федерация, 142132, e-mail: priemnaya-vij@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-9021-1404>

Галина Константиновна Петрякова, программист отдела популяционной генетики и генетических основ разведения животных, ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста», пос. Дубровицы, д. 60, г. о. Подольск, Московская область, Российская Федерация, 142132, e-mail: priemnaya-vij@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-3285-7853>

Ирина Алексеевна Лашнева, кандидат биол. наук, ведущий специалист отдела популяционной генетики и генетических основ разведения животных, ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста», пос. Дубровицы, д. 60, г. о. Подольск, Московская область, Российская Федерация, 142132, e-mail: priemnaya-vij@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0009-4276-8782>

Александр Александрович Сермягин, кандидат с.-х. наук, директор, Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных – филиал ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста», Московское шоссе, 55а, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация, 196601, e-mail: spbvniigen@mail.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1799-6014>

Information about the authors

✉ **Maria V Levchenko**, researcher, the Department of Population Genetics and Genetic Foundations of Animal Breeding, Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst, Dubrovitsy village, 60, Podolsk City District, Moscow Region, Russian Federation, 142132, e-mail: priemnaya-vij@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-5674-6694>, e-mail: marikornelaeva@yandex.ru

Galina G Karlikova, DSc in Agricultural Science, senior researcher, the Department of Population Genetics and Genetic Foundations of Animal Breeding, Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst, Dubrovitsy village, 60, Podolsk City District, Moscow Region, Russian Federation, 142132, e-mail: priemnaya-vij@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-9021-1404>

Galina K Petryakova, Programmer, the Department of Population Genetics and Genetic Foundations of Animal Breeding, Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst, Dubrovitsy village, 60, Podolsk City District, Moscow Region, Russian Federation, 142132, e-mail: priemnaya-vij@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-3285-7853>

Irina A Lashneva, PhD in Biology, leading specialist, the Department of Population Genetics and Genetic Foundations of Animal Breeding, Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst, Dubrovitsy village, 60, Podolsk City District, Moscow Region, Russian Federation, 142132, e-mail: priemnaya-vij@mail.ru, ORCID: <http://orcid.org/0000-0009-4276-8782>

Alexander A Sermyagin, PhD in Agricultural Science, Director of All-Russian Research Institute of Genetics and Breeding of Farm Animals – Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst, Moscow Shosse, 55a, Pushkin, St. Petersburg, Russian Federation, 196601, e-mail: spbvniigen@mail.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1799-6014>

✉ – Для контактов / Corresponding author