



Идентификация генов-кандидатов, связанных с экстерьером крупного рогатого скота голштинизированной черно-пестрой породы на основе GWAS-анализа

© 2025. И. С. Недашковский^{1✉}, А. Ф. Контэ¹, А. А. Сермягин²,
Д. Н. Кольцов³, В. В. Волкова¹

¹ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста», пос. Дубровицы, 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

³ФГБНУ Федеральный научный центр лубяных культур, г. Тверь, Российская Федерация

Проведено исследование, направленное на поиск полногеномных ассоциаций с фенотипическими признаками экстерьера у голштинизированной черно-пестрой породы крупного рогатого скота (356 быков для 42247 дочерей). В работе использована методика Союза «Мосплем», которая включает 4 признака по системе «А» и 17 признаков по системе «Б». Генотипирование проводили на основе биочипа Illumina BovineSNP50 (54609 SNPs). Поиск генов-кандидатов, локализованных в области идентифицированных SNP осуществляли в базе данных NCBI по сборке генома *Bos taurus*_UMD_3.1.1. Для поиска QTL и регионов под давлением отбора использовали базу данных CattleQTLdb. По системе «А» в области данных, достоверно значимых SNP идентифицировано 26 генов-кандидатов, ассоциированных с изучаемыми признаками экстерьера. По системе «Б» выявлено 22 SNP, ассоциированных с признаками экстерьера. На хромосомах 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 25, 26, 28 локализованы гены: *ADCY5*, *FRYL*, *GOLGB1*, *ILDR1*, *ITGB5*, *MAPK10*, *SEC22A*, *STXBP5L*, *ZP2*, *ALDH1A2*, *ERGIC1*, *KCND2*, *PAPPA2*, *PPFIA2*, *PRDM16*, *RABGAP1L*, *SECISBP2*, *SMYD3*, *ANO3*, *DPP10*, *HPSE2*, *MAML3*, *PRKCE*, *SLC3A1*, *ANTXR1*, *KCTD2*, *NCOA1*, *NRG3*, *TIGAR*, *VAV3*, *XYLT1*, *PRR5L*, *BFSPI*, *CDH4*, *HECW1*, *MAPKAP1*, *SPOCK1*, *SRP68*, *SYNJ2*, *DAB1*, *EPS8*, *PCDH15*, *PTPRR*, *TRPM7*, *TTYH2*, *UBR1*, *USP32*, *ANGPT1*, *ITCH*, *OSBPL10*, *RAI1*, *RGS22*, *SLA2*, *ZFH4*, *BCL9*, *GFRA2*, *SLC25A12*, *CNNM2*, *IGFBP7*, *KALRN*, *MACROD2*, *PCSK5*, *UCK2*, *CNKSR3*, *CUL3*, *CYP27A1*, *RHPN1*, *TSNARE1*, *EBF1*, *PTCH1*. Выявленные гены сопряжены с локусами количественных признаков, ассоциированных с различными показателями, которые согласуются с ранее проведенными исследованиями других авторов. Достоверность значимых ассоциаций по точечным мутациям находилась в пределах $p < 1,80E-08-0,0001474$. Такой инструмент генетического исследования как GWAS-анализ позволяет эффективнее планировать получение особей, которые бы отвечали экономическим потребностям молочного скотоводства.

Ключевые слова: признаки экстерьера, SNP, генотипирование, коровы, полногеномные ассоциации

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста» (регистрационный номер ЕГИСУ темы НИР ГЗ 124020200029-4, тема № FGGN-2024-0013).

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

Конфликт интересов: авторы заявили об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Недашковский И. С., Контэ А. Ф., Сермягин А. А., Кольцов Д. Н., Волкова В. В. Идентификация генов-кандидатов, связанных с экстерьером крупного рогатого скота голштинизированной черно-пестрой породы на основе GWAS-анализа. Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 2025;26(6):1375–1401.

DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2025.26.6.1375-1401>

Поступила: 15.04.2025

Принята к публикации: 15.12.2025

Опубликована онлайн: 26.12.2025

Identification of candidate genes associated with conformation in Holsteinized Black and White cattle based on GWAS analysis

© 2025. Igor S. Nedashkovsky¹✉, Aleksandr F. Konte¹, Aleksandr A. Sermyagin², Dmitry N. Koltsov³, Valeria V. Volkova¹

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

²Russian Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding – Branch of the L. K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry, Saint Petersburg, Pushkin, Russian Federation

³Federal Research Center for Bast Fiber Crops, Tver, Russian Federation

There was conducted a study aimed at identifying genome-wide associations with phenotypic exterior traits in Holsteinized Black-and-White cattle ($n=356$ heads for 42,247 daughters). During the research there has been used the methodology of the Mosplem Union which includes 4 traits according to system A and 17 traits according to system B. Genotyping was performed on the basis of the Illumina BovineSNP50 (54609 SNPs). The search for candidate genes localized in the region of identified SNPs was performed in the NCBI database for the *Bos taurus*_UMD_3.1.1 genome assembly. The CattleQTLdb database was used to search for QTL and areas under selection pressure. According to system "A" in the data region of significantly significant SNPs, 26 candidate genes associated with the studied exterior traits were identified. According to system "B", 22 SNPs associated with exterior traits were identified. The following genes are localized on chromosomes 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 25, 26, 28: ADCY5, FRYL, GOLGB1, ILDR1, ITGB5, MAPK10, SEC22A, STXBP5L, ZP2, ALDH1A2, ERGIC1, KCND2, PAPP2, PPFA2, PRDM16, RABGAP1L, SECISBP2, SMYD3, ANO3, DPP10, HPSE2, MAML3, PRKCE, SLCO3A1, ANTXR1, KCTD2, NCOA1, NRG3, TIGAR, VAV3, XYLT1, PRR5L, BFSP1, CDH4, HECW1, MAPKAP1, SPOCK1, SRP68, SYNJ2, DAB1, EPS8, PCDH15, PTPRR, TRPM7, TTYH2, UBR1, USP32, ANGPT1, ITC, OSBPL10, RAI1, RGS22, SLA2, ZFH4, BCL9, GFRA2, SLC25A12, CNM2, IGFBP7, KALRN, MACROD2, PCSK5, UCK2, CNKSR3, CUL3, CYP27A1, RHPN1, TSNARE1, EBF1, PTCH1. The identified genes are associated with quantitative trait loci associated with various indicators that are consistent with those previously annotated by other researchers. The reliability of significant associations for point mutations was within the range of $p<1.80E-08 - 0.0001474$. Such a tool of genetic research as GWAS analysis allows more efficient planning of obtaining individuals that would meet the economic needs of dairy cattle breeding.

Keywords: exterior traits, SNP, genotyping, cows, genome-wide association studies

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 Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst (registration number of the EGISU research topic 124020200029-4, theme no. FGGN-2024-0013).

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

Conflict of interest: the authors declare no conflict of interest.

For citation: Nedashkovsky I. S., Konte A. F., Sermyagin A. A., Koltsov D. N., Volkova V. V. Identification of candidate genes associated with conformation in Holsteinized Black and White cattle based on GWAS analysis. *Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka* = Agricultural Science Euro-North-East. 2025;26(6):1375–1401. (In Russ.).

DOI: <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2025.26.6.1375-1401>

Received: 15.04.2025

Accepted for publication: 15.12.2025

Published online: 26.12.2025

Селекция животных с использованием данных генотипирования в странах с развитым животноводством является востребованным направлением на протяжении последних 10–15 лет [1, 2, 3]. Эта технология позволяет уже в раннем возрасте оценивать генетический потенциал животных по SNP-маркерам, что значительно ускоряет селекционный процесс и повышает точность отбора по признакам продуктивности, плодовитости и устойчивости к заболеваниям [4, 5, 6]. Несмотря на это, исследования в направлении изучения ассоциаций генотипа животных с количественными признаками продолжают. Наиболее востре-

бованным методом изучения является поиск полногеномных ассоциаций по типу GWAS (*Genome-Wide Association Studies*) [7]. В России работы в данном направлении начались относительно недавно. Отечественными исследователями проведены полногеномное генотипирование и GWAS-исследования коров чёрно-пёстрой породы зоны Урала. Так, изучен генетический профиль животных чёрно-пёстрой породы, идентифицированы однонуклеотидные полиморфизмы (*Single Nucleotide Polymorphism*, SNP), значимо ассоциированные с признаками фертильности коров, определены генетические варианты и сочетания по ДНК-маркерам,

обуславливающие улучшение воспроизводительных качеств коров. По показателям воспроизводства (кратность осеменения, продолжительность сервис-периода) установлено превосходство коров по гену *BLG*, генотип *BLG_GG*; гену *BPI-1*, генотип *BPI-1_GG*; гену *UBQE211*, генотип *UBQE211_AA*; гену *UBQE214*, генотип *UBQE214_AA*; гену *BPI-2*, генотип *BPI-2_AA* [8].

На примере голштинской породы крупного рогатого скота (КРС) наиболее изученными являются ассоциации между геномным скринингом и молочной продуктивностью животных. На основе GWAS анализа, проведенного на черно-пестрой голштинизированной породе КРС по 110448 SNP, обнаружили локусы количественных признаков на аутосомах BTA1, BTA2, BTA5, BTA7, BTA8, BTA10, BTA11, BTA12, BTA14, BTA16, BTA20, BTA21 и BTA26. Для величины удоя детектирован регион на BTA14 (1,44–1,59 Mb) с генами *ZNF16*, *ARHGAP39* и *ZNF7*, сопряженными с повышенным выходом молочного жира. Для числа осеменений выявлен ряд SNP, локализованных в генах (*ARHGAP31*) либо в непосредственной близости от них (*SERPINA5*) и связанных с интенсивностью развития до половозрелого состояния, а также овариальной функцией у животных. Достоверность (*p-values*) полногеномных ассоциаций с прямыми фенотипами коров варьировала от $2,31 \times 10^{-5}$ до $1,08 \times 10^{-7}$ [9]. Кроме того, проводили ассоциации методом GWAS между генотипом животных и такими признаками, как живая масса и фертильность [7, 10]. Детектированы участки на хромосомах 2, 5, 18, 25, 29, связанные с оплодотворяющей способностью быков-производителей, а также локусы на хромосомах 1, 3, 5, 9, 10, 12, 14, 18, 22, 24, 25, ассоциированные с количественными показателями спермопродукции быков-производителей [9].

Весьма важное место в селекции голштинского скота занимает линейная оценка экстерьера. Вместе с тем, в литературе практически не обнаружено результатов полногеномных ассоциаций методом GWAS и линейных признаков экстерьера. В частности, полногеномное исследование ассоциаций SNP с высотой в холке в популяциях локальных и трансграничных пород крупного рогатого скота в России, проведенное коллективом авторов, демонстрирует, что в общей сложности выявили

четыре SNP, из которых три были локализованы на 4-й хромосоме (ARS-BFGL-NGS-116590, Harmap53144-ss46525999, BovineHD0400021479), один – на 14-й хромосоме (BovineHD1400007259). Альтернативные аллели в обнаруженных SNP статистически значимо различаются по частоте встречаемости в разных группах пород животных, а также имеют статистически значимые положительные либо отрицательные корреляции с высотой в холке [11].

Резюмируя вышеизложенное, стоит отметить, что полногеномное исследование ассоциаций SNP с признаками экстерьера, за исключением высоты в холке, которую можно косвенно отнести в перечень признаков экстерьера, ранее в России не проводилось, в связи с чем наша работа имеет научную и практическую значимость, а также новизну. Современные методы анализа, такие как GWAS, несомненно, являются новым научным витком в селекционной работе, поскольку используют данные по геному животных, полученные на базе технологий 21 века, что обязательно принесет свой вклад в отрасль животноводства как в научном плане, так и в реальных условиях санкционной политики сегодняшнего дня.

Цель исследования – идентификация генов-кандидатов, достоверно связанных с экстерьером крупного рогатого скота голштинизированной черно-пестрой породы на основе GWAS-анализа с последующей их аннотацией и взаимосвязью с локусами количественных признаков для молочной продуктивности, фертильности и экстерьера.

Научная новизна – впервые проведен полногеномный анализ ассоциаций (GWAS) признаков экстерьера крупного рогатого скота голштинизированной черно-пестрой породы. В ходе исследования идентифицировано 48 генов-кандидатов (26 по системе оценки «А» и 22 по системе «Б»), достоверно ассоциированных с различными признаками экстерьера животных. Особое значение имеет то, что выявленные генетические маркеры локализованы на 28 хромосомах, что позволяет более точно планировать селекционный процесс для выведения животных с желательными экстерьерными признаками. Полученные результаты расширяют понимание генетической архитектуры экстерьерных признаков и создают основу для совершенствования методов геномной селекции в молочном скотоводстве.

Материал и методы. Исследования проводили на быках-производителях и коровах черно-пестрой и голштинской пород с использованием баз данных ОАО «Головной центр по воспроизводству сельскохозяйственных животных» (ОАО «ГЦВ») и ОАО «Московское» по племенной работе, а также ряда племенных хозяйств Московской области. Общее количество генотипированных быков-производителей составило 356 голов для 42247 дочерей, которые не проходили процедуру генотипирования.

В формировании сводной базы данных по дочерям быков использовали систему получения и обработки информации по учтенным суточным событиям: СЕЛЭКС-Молочный скот → ИАС «Регион» (ОАО «РЦ «Плино»), а также профили генотипированных быков на основе биочипа *Illumina BovineSNP50* (54609 SNPs). Генотипирование проводили в лаборатории молекулярной генетики сельскохозяйственных животных ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства — ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста» (ФИЦ ВИЖ им. Л. К. Эрнста). Результаты по фенотипу и генотипу использованы для создания data-файла для проведения GWAS-анализа.

Контроль качества SNP (редактирование генетической базы) и поиск значимых полиморфизмов у крупного рогатого скота проводили посредством GWAS с помощью программного обеспечения *Plink v.1.90* в среде программирования *RStudio*. Поиск генов-кандидатов, локализованных в области идентифицированных SNP, осуществляли в базе данных *NCBI* по сборке генома *Bos taurus UMD_3.1.1*. Для поиска локусов количественных признаков (*Quantitative Trait Loci*, QTL) и регионов под давлением отбора на хромосомах, имеющих сопряженность с функциональными характеристиками животных, использовали базу данных *CattleQTLdb*.

Для более полного представления о характере исследуемой выборки отмечаем генеалогические линии искомых производителей голштинской породы: Монтвик Чифтейн 95679, Уэс Идеал 933122, Рефлексн Соверинг 198998, Висконсин Адмирал Бэк Лэд 697789 (Пабст Говернер 882933), Силинг Трайджун Рокит 252803. Распределение по странам происхождения быков следующее: 38 % – Германия,

34 % – Россия, 18 % – Дания и около 10 % – США, Канада и Нидерланды. Базу данных сформировали по результатам архивной и текущей информации по 81 хозяйству Московской области. Годы рождения быков-производителей находятся в диапазоне от 1994 до 2018 г.

В нашей работе использована методика Союза «Мосплем» [12]. Оценка типа телосложения (ОТТ) по системе «А» включает 4 признака: молочный тип; конечности; туловище; вымя. ОТТ по системе «Б» предусматривает анализ по 17 признакам: высота в крестце; глубина туловища; ширина зада; положение зада; крепость телосложения; угол задних ног – вид сбоку; скакательный сустав – вид сзади; высота пятки; постановка задних ног – вид сзади; прикрепление передних долей вымени; центральная связка; высота задних долей вымени; глубина вымени; молочный тип; длина сосков; расположение передних сосков и длина передних долей вымени.

При проведении множественных сравнений пользовались поправкой Бонферрони и методом Холма (поправка Холма – Бонферрони).

Результаты и их обсуждение. В области данных, достоверно значимых SNP идентифицировано 26 генов-кандидатов, ассоциированных с изучаемыми признаками экстерьера (табл. 1). Результаты исследования могут быть использованы в дальнейшем для геномной селекции, направленной на улучшение экстерьерного профиля животных.

Для выявления генетических критериев признаков экстерьера, на основании проведенного GWAS-анализа, результаты которого отражены на рисунке 1, выявлено 7 SNP, ассоциированных с молочным типом по системе «А», 7 SNP – с туловищем, 9 SNP – с конечностями, 11 SNP – с выменем. При этом установлены SNP общие для нескольких признаков. Все значимые однонуклеотидные мутации, ассоциированные с признаками экстерьера при их детекции находились внутри обозначенных генов. Выявленные SNP локализованы на 14 хромосомах: BTA1 (2 SNP); BTA2 (1 SNP); BTA3 (2 SNP); BTA5 (2 SNP); BTA6 (1 SNP); BTA9 (1 SNP); BTA 10 (4 SNP); BTA12 (4 SNP); BTA15 (1 SNP); BTA16 (1 SNP); BTA17 (4 SNP); BTA22 (2 SNP); BTA25 (2 SNP); BTA27 (1 SNP).

Таблица 1 – Значимые однонуклеотидные мутации, ассоциированные с признаками экстерьера – система «А» /
 Table 1 – Significant single nucleotide mutations associated with exterior traits – system "A"

Однонуклеотидные полиморфизмы (SNP) / Single nucleotide polymorphism (SNP)	Хромосома / Chromo- some	Позиция / Position	P-value	Поправка Бонферрони / Bonferroni correction	Метод Холма / Holm method	Ген / Gene
Система «А» / System «A»						
Молочный тип / Angularity						
ARS-BFGL-NGS-117515	27	14147458	6.99E-06	0.2374	0.2374	CCDC111
ARS-BFGL-NGS-42990	10	65970755	1.24E-05	0.4215	0.4215	DDHD1
ARS-BFGL-NGS-13810	3	59889122	9.04E-05	1	1	DNASE2B
UA-IFASA-7336	1	60862725	9.67E-05	1	1	GAP43
BTB-01065229	10	68324855	8.48E-05	1	1	KTNI
ARS-BFGL-NGS-32207	25	41646364	1.68E-05	0.571	0.5709	MAD1L1
Нармаp53772-ss46526870	10	37055538	0.000147	1	1	RPAP1
Туловище / Body						
ARS-BFGL-NGS-117515	27	14147458	8.55E-05	1	1	CCDC111
ARS-BFGL-NGS-42990	10	65970755	2.48E-05	0.8432	0.843	DDHD1
BTB-01065229	10	68324855	0.000145	1	1	KTNI
ARS-BFGL-NGS-32207	25	41646364	4.63E-06	0.1573	0.1573	MAD1L1
ARS-BFGL-NGS-33887	25	41703966	0.000139	1	1	MAD1L1
BTB-01497979	5	86881651	0.000123	1	1	SOX5
Конечности / Legs						
Нармаp39586-BTA-78225	6	3383011	0.00015	1	1	BBS7
ARS-BFGL-NGS-21808	22	35771697	5.13E-05	1	1	CNKSR3
BTB-00782669	17	32850115	5.93E-05	1	1	FAT4
Нармаp29086-BTA-40855	17	35229850	6.96E-08	0.002365	0.002365	FGF2
ARS-BFGL-NGS-34580	17	35174759	2.94E-05	0.9976	0.9974	NUDT6
ARS-BFGL-NGS-74380	16	77170719	0.000106	1	1	PLXNA2
ARS-BFGL-NGS-43302	22	37402411	5.99E-05	1	1	PRICKLE2
Нармаp49910-BTA-20754	17	36571721	3.67E-05	1	1	TRPC3
BTA-121216-no-rs	2	26529985	2.13E-05	0.7226	0.7224	UBR3
Вымя / Udder						
ARS-BFGL-NGS-36145	12	70119984	1.13E-05	0.3827	0.3827	ABCC4
Нармаp43491-BTA-122155	5	82878525	0.00013	1	1	ARNTL2
ARS-BFGL-NGS-13821	1	118127187	0.000141	1	1	CLRN1
Нармаp29086-BTA-40855	17	35229850	9.95E-06	0.3381	0.338	FGF2
ARS-BFGL-NGS-24145	9	12860193	4.01E-06	0.1361	0.1361	KCNQ5
ARS-BFGL-NGS-91142	3	93523689	0.000101	1	1	LRP8
ARS-BFGL-NGS-12480	12	81642369	1.49E-05	0.5049	0.5048	NALCN
ARS-BFGL-NGS-101151	15	45842102	0.000107	1	1	OLFML1
ARS-BFGL-NGS-22985	12	81048745	8.74E-05	1	1	PCCA
ARS-BFGL-NGS-5118	12	81084869	9.42E-05	1	1	PCCA
ARS-BFGL-NGS-112899	10	42862459	2.40E-05	0.8153	0.8151	SDCCAG1

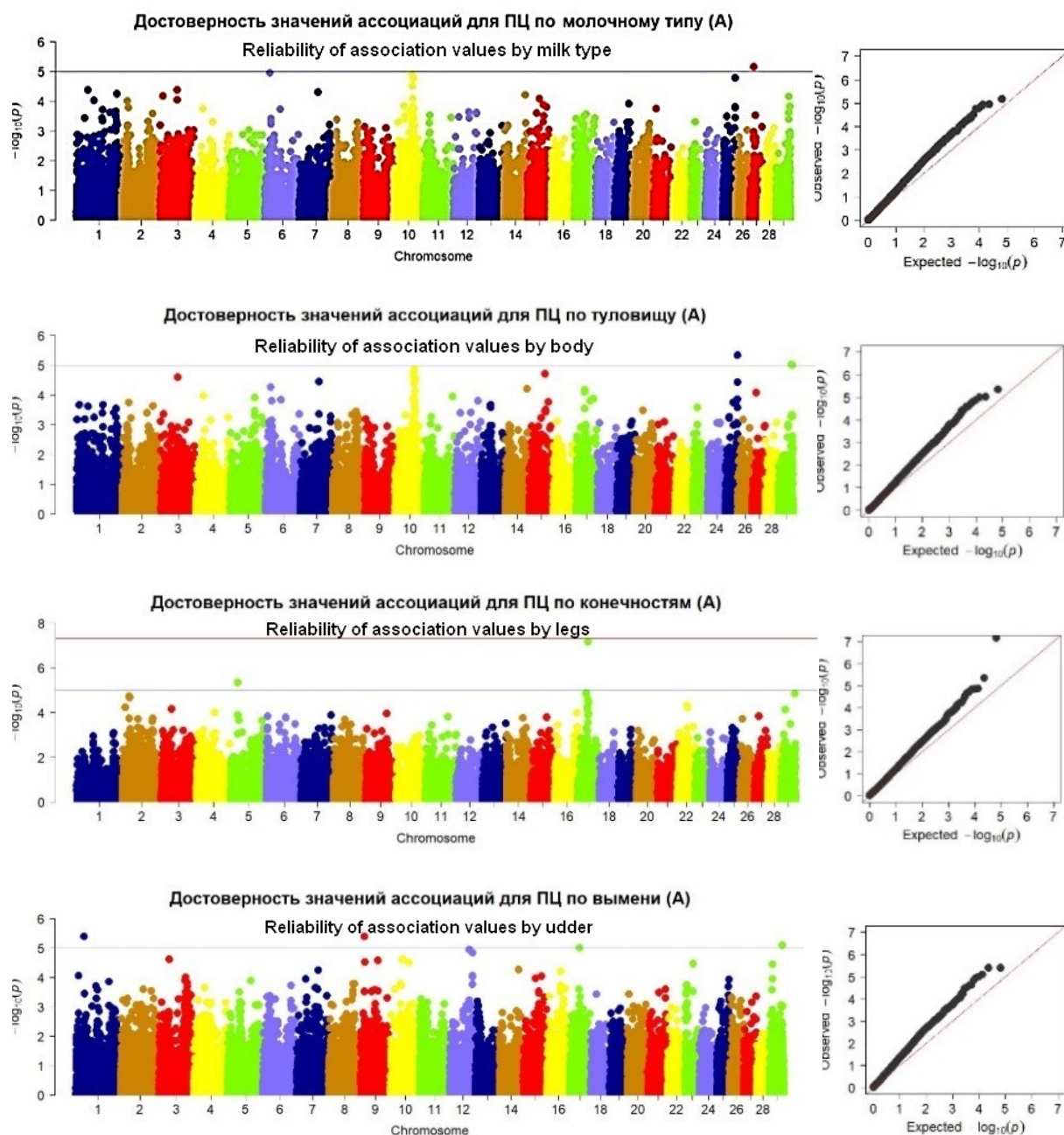


Рис. 1. Генетическая архитектура признаков экстерьера (система «А»): молочный тип, туловище, конечности, вымя. Полногеномные манхеттен плоты (слева), графики вероятностей (квантиль-квантиль) (справа) /
Fig. 1. Genetic architecture of exterior traits (system «A»): angularity, body, legs, udder. Whole-genome Manhattan plots (left), probability graphs (quantile-quantile) (right)

На основании проведенного GWAS-анализа, результаты которого отражены на рисунке 2, выявлено 22 SNP, ассоциированных с центральной связкой, 26 SNP – с длиной передних долей вымени, 7 SNP – с длиной сосков, 13 SNP – с глубиной туловища, 11 SNP – с глубиной вымени, 5 SNP – с крепостью, 11 SNP – с молочным типом, 16 SNP – с положением зада, 27 SNP – с прикреплением передних долей вымени, 26 SNP – с постановкой задних ног – вид сзади, 18 SNP – с расположе-

нием сосков вымени, 6 SNP – с шириной зада, 16 SNP – со скакательным суставом – вид сзади, 12 SNP – с углом задних ног – вид сбоку, 2 SNP – с высотой в крестце, 7 SNP – с высотой пятки, 2 SNP – с высотой задних долей вымени. При этом, установлены SNP общие для нескольких признаков, все значимые однонуклеотидные мутации, ассоциированные с признаками экстерьера при их детекции, также, находились внутри обозначенных генов (табл. 2).

Таблица 2 – Значимые однонуклеотидные мутации, ассоциированные с признаками экстерьера – система «Б» /
 Table 2 – Significant single nucleotide mutations associated with exterior traits – system «B»

Однонуклеотидные полиморфизмы (SNP) / Single nucleotide polymorphism (SNP)	Хромосома / Chromosome	Позиция / Position	P-value	Поправка Бонферрони / Bonferroni correction	Метод Холма / Holm method	Ген / Gene
1	2	3	4	5	6	7
Система «Б» / System «B»						
Центральная связка / Central ligament						
ARS-BFGL-NGS-7521	1	68268931	3.00E-05	1	1	ADCY5
UA-IFASA-5621	5	31246762	7.90E-07	0.02684	0.02684	CCNT1
BTB-00662642	16	78207433	7.54E-05	1	1	CRB1
BTB-00032200	1	67764428	8.99E-05	1	1	DIRC2
ARS-BFGL-NGS-30844	24	21283553	8.59E-05	1	1	ELP2
Нарма40668-BTA-120410	6	68865490	0.000101	1	1	FRYL
ARS-BFGL-NGS-119907	11	103055283	0.000131	1	1	GFI1B
ARS-BFGL-NGS-36705	1	66797315	3.44E-06	0.1168	0.1168	GOLGB1
Нарма51016-BTA-65142	29	26638151	2.59E-05	0.8811	0.8803	HPS5
BTB-00032648	1	67115284	0.000138	1	1	ILDR1
UA-IFASA-5307	1	69835860	0.000113	1	1	ITGB5
ARS-BFGL-NGS-24769	29	33568217	0.000125	1	1	JAM3
BTA-56261-no-rs	23	32155432	4.65E-05	1	1	LRRC16A
ARS-BFGL-NGS-44225	6	102805940	0.000104	1	1	MAPK10
ARS-BFGL-NGS-104458	29	20706709	5.46E-05	1	1	MGC157332
ARS-BFGL-NGS-118585	6	11816127	0.000136	1	1	NDST4
Нарма23169-BTA-83176	9	28925858	0.000138	1	1	PKIB
BTA-34599-no-rs	1	68227488	3.86E-05	1	1	SEC22A
ARS-BFGL-NGS-32376	20	3876182	0.000127	1	1	STK10
BTB-00027638	1	66369026	1.95E-05	0.664	0.6634	STXBP5L
ARS-BFGL-NGS-111569	1	66398856	6.37E-05	1	1	STXBP5L
ARS-BFGL-NGS-109168	25	19237205	0.000135	1	1	ZP2
Длина передних долей вымени / Fore udder length						
BTB-01677645	10	52280724	2.15E-05	0.7314	0.7309	ALDH1A2
Нарма23991-BTA-137000	23	8918459	9.39E-05	1	1	ANKS1A
Нарма43491-BTA-122155	5	82878525	7.93E-05	1	1	ARNTL2
ARS-BFGL-NGS-43143	16	59661760	1.80E-08	0.000611	0.000611	ASTN1
BTB-01201135	16	64420184	5.03E-05	1	1	CACNA1E
INRA-420	3	96660603	2.60E-06	0.08821	0.08818	ELAVL4
ARS-BFGL-NGS-106445	20	4597488	1.12E-05	0.379	0.3788	ERGIC1
Нарма57038-rs29015626	20	4567765	9.01E-05	1	1	ERGIC1
BTB-00147118	3	96238184	4.96E-07	0.01684	0.01684	FAF1
ARS-BFGL-NGS-103342	3	96100754	3.12E-06	0.106	0.1059	FAF1
Нарма25832-BTA-141681	3	96323465	5.83E-05	1	1	FAF1
BTB-00201722	4	92201419	2.09E-05	0.7087	0.7082	GRM8
BTA-104491-no-rs	4	85759993	3.29E-05	1	1	KCND2
ARS-BFGL-NGS-91142	3	93523689	1.33E-05	0.4515	0.4512	LRP8
ARS-BFGL-NGS-113944	3	95120026	2.34E-05	0.7959	0.7952	NRD1
Нарма41703-BTA-97902	16	59188330	4.78E-08	0.001625	0.001625	PAPPA2
ARS-BFGL-NGS-1422	5	103539042	5.49E-05	1	1	PEX5
BTB-01320261	5	11058587	8.23E-05	1	1	PPFIA2
ARS-BFGL-NGS-92628	16	51095203	0.0001427	1	1	PRDM16
Нарма53958-rs29016492	4	87191167	7.60E-05	1	1	PTPRZ1
BTB-01593521	16	56996623	5.93E-08	0.002015	0.002015	RABGAP1L

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
Длина передних долей вымени / Fore udder length						
BTB-01593511	16	57032020	5.93E-08	0.002015	0.002015	<i>RABGAP1L</i>
ARS-BFGL-NGS-13155	16	57675039	4.76E-05	1	1	<i>RABGAP1L</i>
ARS-BFGL-NGS-29059	8	90282154	8.04E-05	1	1	<i>SECISBP2</i>
ARS-BFGL-NGS-74373	16	51811400	7.56E-06	0.2568	0.2567	<i>SKI</i>
BTB-00633561	16	31630574	0.000122	1	1	<i>SMYD3</i>
Длина сосков / Teat length						
ARS-BFGL-NGS-18294	5	108746845	0.0001446	1	1	<i>CACNA2D4</i>
Нармап44614-BTA-72802	5	21114508	4.34E-05	1	1	<i>DCN</i>
BTB-01482585	4	30688131	0.0001259	1	1	<i>DNAH11</i>
ARS-BFGL-NGS-15904	4	13148484	5.99E-05	1	1	<i>DYNC111</i>
ARS-BFGL-NGS-90634	17	37306252	6.27E-06	0.213	0.213	<i>FSTL5</i>
Нармап44079-BTA-45543	19	44899442	0.0001341	1	1	<i>GPATCH8</i>
ARS-BFGL-NGS-48879	27	14959042	1.93E-05	0.6556	0.6555	<i>SORBS2</i>
Глубина туловища / Body depth						
Нармап27950-BTA-130038	15	57938462	6.60E-05	1	1	<i>ANO3</i>
ARS-BFGL-NGS-108347	25	40963341	6.93E-05	1	1	<i>CARD11</i>
Нармап49519-BTA-19205	2	68058489	3.50E-05	1	1	<i>DPP10</i>
Нармап41914-BTA-60848	26	20100276	8.94E-05	1	1	<i>HPSE2</i>
ARS-BFGL-NGS-69298	13	78214545	5.53E-06	0.1878	0.1877	<i>KCNB1</i>
Нармап59644-rs29012735	7	28416847	2.51E-05	0.8512	0.8509	<i>LMNB1</i>
ARS-BFGL-NGS-32207	25	41646364	9.62E-05	1	1	<i>MAD1L1</i>
ARS-BFGL-NGS-17494	17	18044557	6.62E-07	0.02249	0.02249	<i>MAML3</i>
Нармап54841-rs29022067	17	29881642	0.0001069	1	1	<i>PGRMC2</i>
ARS-USMARC-Parent-AY853303-no-rs	13	75383374	0.0001474	1	1	<i>PLTP</i>
BTB-00470051	11	28358739	0.0001226	1	1	<i>PRKCE</i>
ARS-BFGL-NGS-106057	8	87402415	5.75E-05	1	1	<i>ROR2</i>
Нармап48457-BTA-75505	21	15265826	8.52E-05	1	1	<i>SLCO3A1</i>
Глубина вымени / Udder depth						
Нармап48671-BTA-17038	11	67383421	6.01E-05	1	1	<i>ANTXR1</i>
Нармап31111-BTA-141921	4	15341331	9.94E-05	1	1	<i>COL28A1</i>
ARS-BFGL-NGS-41022	25	5662943	3.59E-05	1	1	<i>FOX1</i>
Нармап26823-BTC-021812	25	6639565	8.25E-05	1	1	<i>FOX1</i>
ARS-BFGL-BAC-33563	19	57017362	8.29E-05	1	1	<i>KCTD2</i>
Нармап48695-BTA-25246	23	49283896	3.77E-05	1	1	<i>LYRM4</i>
ARS-BFGL-BAC-11783	11	74603943	6.20E-05	1	1	<i>NCOA1</i>
Нармап43004-BTA-64153	28	37359315	3.66E-05	1	1	<i>NRG3</i>
ARS-BFGL-NGS-111936	19	29383514	0.0001194	1	1	<i>STX8</i>
BTA-74881-no-rs	5	106230591	5.31E-05	1	1	<i>TIGAR</i>
Нармап52513-rs29024428	3	35785053	9.57E-05	1	1	<i>VAV3</i>
Крепость телосложения / Strength of the physique						
ARS-BFGL-NGS-59769	14	3006509	9.68E-05	1	1	<i>BAI1</i>
BTA-45203-no-rs	1	100237544	2.57E-05	0.8715	0.8714	<i>GOLIM4</i>
ARS-BFGL-BAC-32488	19	44843763	8.52E-05	1	1	<i>GPATCH8</i>
ARS-BFGL-NGS-29703	15	4692182	5.28E-05	1	1	<i>PDGFD</i>
ARS-BFGL-NGS-34801	25	15963644	0.0001058	1	1	<i>XYLT1</i>
Молочный тип / Angularity						
ARS-BFGL-NGS-117515	27	14147458	2.34E-05	0.7955	0.7955	<i>CCDC111</i>
ARS-BFGL-NGS-42990	10	65970755	5.01E-05	1	1	<i>DDHD1</i>
ARS-BFGL-NGS-13810	3	59889122	6.10E-05	1	1	<i>DNASE2B</i>

Продолжение табл. 2

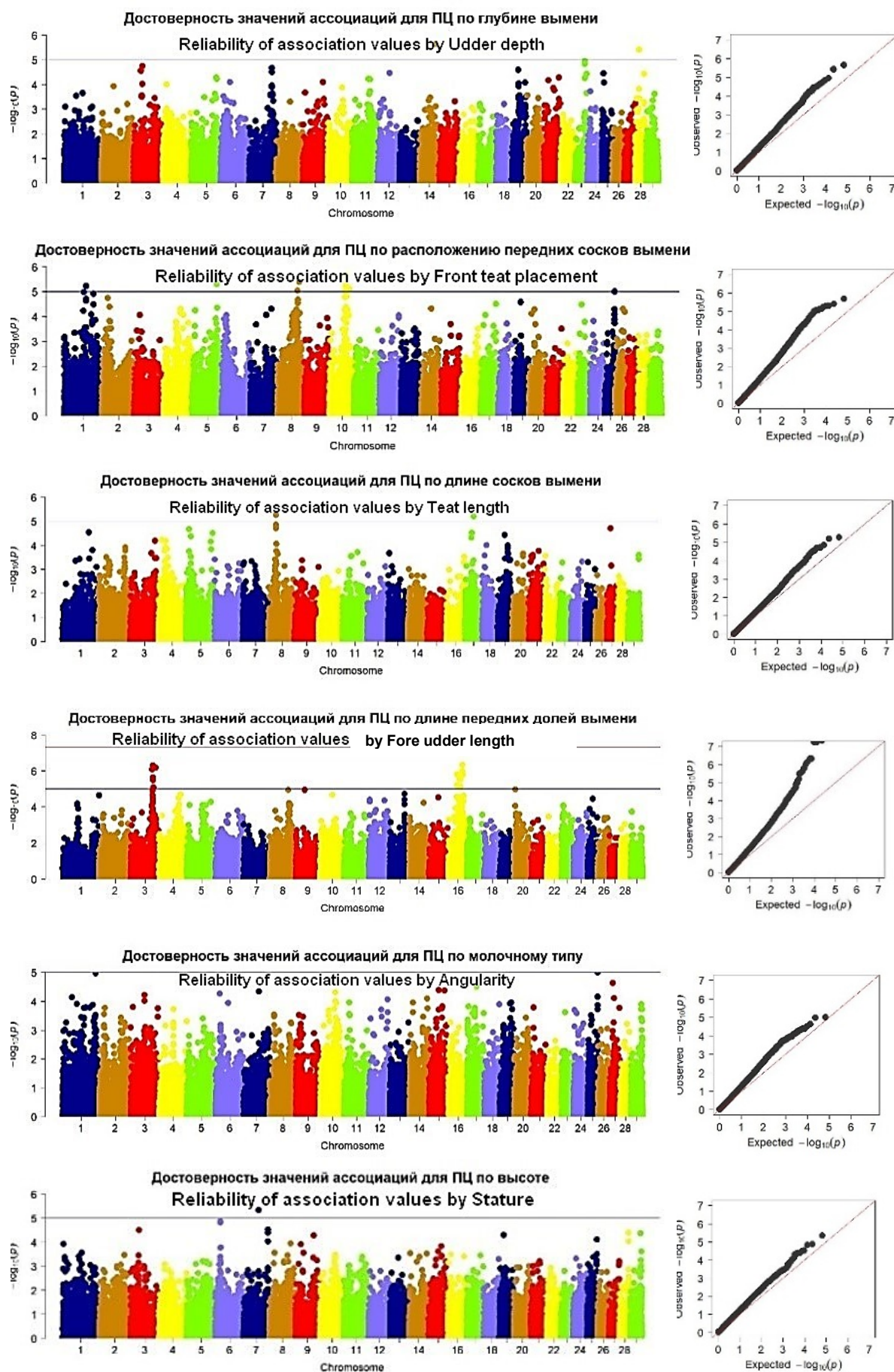
1	2	3	4	5	6	7
Молочный тип / Angularity						
UA-IFASA-7336	1	60862725	0.0001248	1	1	<i>GAP43</i>
ARS-BFGL-BAC-32488	19	44843763	0.0001187	1	1	<i>GPATCH8</i>
ARS-BFGL-NGS-32207	25	41646364	1.01E-05	0.3428	0.3428	<i>MAD1L1</i>
ARS-BFGL-NGS-33887	25	41703966	7.12E-05	1	1	<i>MAD1L1</i>
ARS-BFGL-NGS-8543	25	41766398	0.0001362	1	1	<i>MAD1L1</i>
ARS-BFGL-NGS-12480	12	81642369	8.58E-05	1	1	<i>NALCN</i>
BTA-53040-no-rs	1	131423039	0.0001357	1	1	<i>PIK3CB</i>
ARS-BFGL-NGS-105708	15	67734760	4.29E-05	1	1	<i>PRR5L</i>
Положение зада / Rump angle						
UA-IFASA-9311	13	38186854	1.99E-05	0.6757	0.6754	<i>BFSP1</i>
ARS-BFGL-NGS-26401	13	56128139	4.24E-05	1	1	<i>CDH4</i>
BTA-32348-no-rs	13	38674487	5.39E-05	1	1	<i>CSRP2BP</i>
ARS-BFGL-NGS-118784	13	38656618	6.48E-05	1	1	<i>CSRP2BP</i>
BTB-01096725	4	78440044	0.0001452	1	1	<i>HECW1</i>
BTA-69346-no-rs	3	107223273	0.0001464	1	1	<i>MACF1</i>
ARS-BFGL-NGS-50500	11	96474351	3.21E-07	0.01089	0.01089	<i>MAPKAP1</i>
Нармаp60189-rs29017117	11	96449907	1.23E-06	0.04194	0.04194	<i>MAPKAP1</i>
ARS-BFGL-NGS-19462	19	17811655	0.0001467	1	1	<i>MYO1D</i>
ARS-BFGL-NGS-12334	11	95516698	5.35E-05	1	1	<i>NR5A1</i>
Нармаp51598-BTA-47943	2	65700940	2.13E-05	0.7245	0.7242	<i>SLC35F5</i>
ARS-BFGL-NGS-41092	7	50276051	6.74E-06	0.2291	0.229	<i>SPOCK1</i>
ARS-BFGL-NGS-52939	19	56244442	1.40E-05	0.4755	0.4753	<i>SRP68</i>
ARS-BFGL-NGS-115280	13	76955034	3.01E-05	1	1	<i>SULF2</i>
BTA-94264-no-rs	9	95991198	5.07E-05	1	1	<i>SYNJ2</i>
BTB-01785636	6	20297397	4.96E-05	1	1	<i>TBCK</i>
Прикрепление передних долей вымени / Fore udder attachment						
ARS-BFGL-NGS-54023	13	75693756	2.51E-05	0.8519	0.8514	<i>CDH22</i>
ARS-BFGL-NGS-87511	3	89489290	7.51E-05	1	1	<i>DAB1</i>
BTA-48579-no-rs	2	95463866	7.25E-06	0.2462	0.2462	<i>DYTN</i>
Нармаp41349-BTA-74576	5	94597691	0.0001437	1	1	<i>EPS8</i>
BTB-00147118	3	96238184	6.29E-05	1	1	<i>FAF1</i>
ARS-BFGL-NGS-24364	17	35250836	0.0001094	1	1	<i>FGF2</i>
BTB-01461921	3	100936726	1.25E-05	0.4234	0.4233	<i>IPP</i>
ARS-BFGL-NGS-44363	4	85664528	4.08E-06	0.1386	0.1386	<i>KCND2</i>
Нармаp41943-BTA-71550	4	85711706	9.28E-05	1	1	<i>KCND2</i>
Нармаp53154-ss46527107	19	54044562	1.98E-05	0.6736	0.6732	<i>LGALS3BP</i>
Нармаp32626-BTA-155816	3	100126720	5.75E-05	1	1	<i>MKNK1</i>
BTB-00216812	5	7314405	1.25E-05	0.4241	0.424	<i>NAV3</i>
BTA-73513-no-rs	5	7338536	0.0001085	1	1	<i>NAV3</i>
BTB-01413749	26	4972470	0.0001224	1	1	<i>PCDH15</i>
ARS-BFGL-NGS-38813	20	20256131	5.59E-05	1	1	<i>PDE4D</i>
ARS-BFGL-NGS-115184	3	99644517	3.23E-05	1	1	<i>PDZK1IP1</i>
ARS-BFGL-NGS-69509	5	10236503	9.19E-06	0.3122	0.3121	<i>PTPRR</i>
Нармаp53958-rs29016492	4	87191167	0.0001471	1	1	<i>PTPRZ1</i>
Нармаp53772-ss46526870	10	37055538	1.53E-05	0.5192	0.519	<i>RPAP1</i>
ARS-BFGL-NGS-52939	19	56244442	5.33E-05	1	1	<i>SRP68</i>
BTB-00753516	11	19344832	7.05E-05	1	1	<i>STRN</i>
Нармаp49260-BTA-66294	29	9963108	0.0001279	1	1	<i>TMEM126A</i>
ARS-BFGL-BAC-14805	10	59927870	2.39E-05	0.8124	0.8119	<i>TRPM7</i>
ARS-BFGL-NGS-116451	3	114252911	8.15E-05	1	1	<i>TRPM8</i>

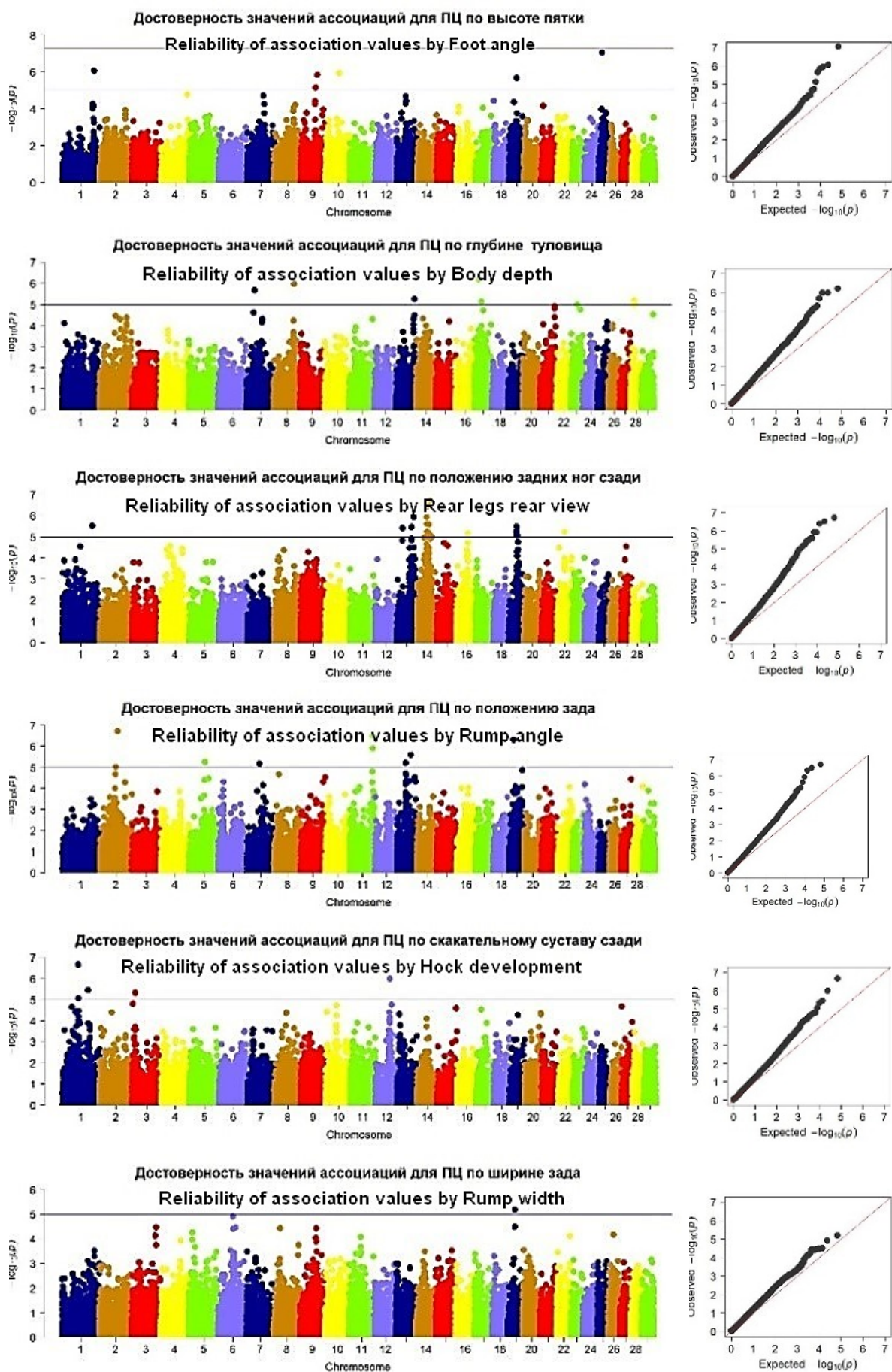
Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
Прикрепление передних долей вымени / Fore udder attachment						
ARS-BFGL-NGS-115987	19	57797006	0.0001175	1	1	<i>TTYH2</i>
Нармап34838-BES10_Contig603_291	10	38424075	9.45E-05	1	1	<i>UBR1</i>
BTA-118330-no-rs	19	13042183	3.49E-05	1	1	<i>USP32</i>
Постановка задних ног – вид сзади / Rear legs position – rear view						
ARS-BFGL-NGS-91503	16	49867758	0.0001431	1	1	<i>AJAP1</i>
BTB-00752611	14	59139878	1.17E-05	0.3967	0.3964	<i>ANGPT1</i>
BTB-00083647	15	34294990	1.93E-05	0.6569	0.6563	<i>ASAM</i>
ARS-BFGL-NGS-21302	13	55973589	3.34E-05	1	1	<i>CDH4</i>
ARS-BFGL-NGS-52892	13	64068392	3.52E-06	0.1197	0.1197	<i>EIF2S2</i>
BTA-69986-no-rs	4	32205395	8.44E-05	1	1	<i>IGF2BP3</i>
Нармап54972-rs29014977	13	64399733	8.68E-05	1	1	<i>ITCH</i>
ARS-BFGL-NGS-100950	13	63302542	0.0001373	1	1	<i>LPLUNC1</i>
ARS-BFGL-NGS-15878	19	33980233	3.41E-06	0.1158	0.1158	<i>NCOR1</i>
ARS-BFGL-NGS-59927	16	48229459	6.70E-05	1	1	<i>NPHP4</i>
ARS-BFGL-NGS-61218	22	6539120	3.45E-05	1	1	<i>OSBPL10</i>
BTA-38605-no-rs	16	43880343	8.82E-05	1	1	<i>PEX14</i>
ARS-BFGL-NGS-115932	8	17295687	0.0001274	1	1	<i>PLAA</i>
ARS-BFGL-NGS-77093	16	51011081	0.0001431	1	1	<i>PRDM16</i>
Нармап35906-SCAFFOLD25274_18984	13	63733206	1.49E-05	0.5068	0.5064	<i>PXMP4</i>
ARS-BFGL-NGS-4759	19	35253851	5.39E-05	1	1	<i>RAI1</i>
UA-IFASA-7664	14	66494815	1.03E-05	0.3498	0.3496	<i>RGS22</i>
ARS-BFGL-BAC-27653	16	47971231	1.97E-05	0.6703	0.6697	<i>RNF207</i>
BTB-01941088	19	38752116	1.76E-05	0.599	0.5986	<i>SKAP1</i>
ARS-BFGL-NGS-24867	13	66395465	0.0001325	1	1	<i>SLA2</i>
Нармап35517-SCAFFOLD30611_18172	19	34608965	8.15E-05	1	1	<i>SLC47A1</i>
ARS-BFGL-NGS-39315	19	39239455	4.10E-05	1	1	<i>SP2</i>
BTB-00567405	14	47438919	7.02E-05	1	1	<i>TNFRSF11B</i>
UA-IFASA-6858	14	45843102	3.89E-05	1	1	<i>ZBTB10</i>
BTA-63812-no-rs	14	42045113	1.19E-06	0.04046	0.04045	<i>ZFHx4</i>
ARS-BFGL-NGS-75973	13	63769995	1.27E-05	0.4301	0.4298	<i>ZNF341</i>
Расположение сосков вымени / Front teat placement						
ARS-BFGL-NGS-117867	3	22115328	8.64E-05	1	1	<i>BCL9</i>
Нармап39282-BTA-63744	8	85482389	9.00E-05	1	1	<i>CENPP</i>
ARS-BFGL-NGS-16198	10	68029646	5.56E-06	0.1888	0.1888	<i>FBXO34</i>
ARS-BFGL-NGS-53243	8	69550332	7.29E-05	1	1	<i>GFRA2</i>
ARS-BFGL-NGS-212	8	85645138	2.94E-05	0.999	0.9984	<i>IPPK</i>
Нармап48930-BTA-87766	12	81619169	9.35E-05	1	1	<i>NALCN</i>
ARS-BFGL-NGS-12480	12	81642369	0.0001147	1	1	<i>NALCN</i>
BTA-53040-no-rs	1	131423039	0.0001385	1	1	<i>PIK3CB</i>
Нармап33691-BTA-89291	20	10295382	7.71E-05	1	1	<i>RAD17</i>
ARS-BFGL-NGS-91860	26	31520567	5.10E-05	1	1	<i>RBM20</i>
Нармап31149-BTA-152372	10	67391727	1.47E-05	0.5001	0.4999	<i>SAMD4A</i>
BTA-60438-no-rs	25	40341603	8.57E-05	1	1	<i>SDK1</i>
ARS-BFGL-NGS-102803	9	96131728	0.0001181	1	1	<i>SERAC1</i>
Нармап38124-BTA-81328	8	62575787	9.46E-05	1	1	<i>SHB</i>
BTB-00087821	2	24695545	1.84E-05	0.6259	0.6256	<i>SLC25A12</i>
Нармап47175-BTA-110475	10	60267486	0.0001307	1	1	<i>SLC27A2</i>
ARS-BFGL-BAC-16144	1	112551212	8.44E-05	1	1	<i>VN2R407P</i>
ARS-BFGL-NGS-86056	4	82796269	8.61E-05	1	1	<i>VPS41</i>

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7
Ширина зада / Rump width						
BTA-121917-no-rs	9	70213859	3.70E-05	1	1	AKAP7
Нармаp47346-BTA-61001	26	23964078	6.88E-05	1	1	CNNM2
ARS-BFGL-NGS-93711	6	74084829	3.51E-05	1	1	IGFBP7
ARS-BFGL-NGS-94424	3	103043290	3.39E-05	1	1	PTPRF
Нармаp54495-rs29018810	11	49612828	8.55E-05	1	1	TCF7L1
BTA-87036-no-rs	5	14741492	0.0001081	1	1	TSPAN19
Скакательный сустав – вид сзади / Hock development – rear view						
BTB-00747541	19	35494190	5.55E-05	1	1	COPS3
BTB-00032200	1	67764428	2.18E-07	0.00741	0.00741	DIRC2
Нармаp53387-rs29010859	3	13779538	4.94E-06	0.1679	0.1679	ETV3L
ARS-BFGL-NGS-97032	10	44773388	5.89E-05	1	1	GNG2
BTB-01337883	12	66902915	1.80E-05	0.6108	0.6107	GPC5
UA-IFASA-5307	1	69835860	8.86E-06	0.3011	0.3011	ITGB5
Нармаp38055-BTA-120751	1	69475667	6.37E-05	1	1	KALRN
ARS-BFGL-NGS-59612	1	69435214	6.50E-05	1	1	KALRN
ARS-BFGL-NGS-118460	1	69201417	0.0001454	1	1	KALRN
ARS-BFGL-NGS-75511	13	9755065	5.03E-05	1	1	MACROD2
BTA-88624-no-rs	11	29691021	0.0001314	1	1	MSH2
BTB-00795717	8	52557297	4.35E-05	1	1	PCSK5
ARS-BFGL-NGS-111113	10	45387461	1.96E-05	0.6667	0.6666	RBPMS2
BTA-34599-no-rs	1	68227488	3.53E-05	1	1	SEC22A
Нармаp40403-BTA-15429	1	66230091	0.0001206	1	1	STXBP5L
ARS-BFGL-NGS-4246	3	3105030	1.58E-05	0.5349	0.5349	UCK2
Угол задних ног – вид сбоку / Rear legs set						
Нармаp51788-BTA-102182	11	70703633	5.88E-05	1	1	CLIP4
ARS-BFGL-NGS-21808	22	35771697	1.10E-05	0.3743	0.3743	CNKS3R3
BTA-115216-no-rs	2	113419747	3.99E-05	1	1	CUL3
BTB-00108937	2	107478590	3.83E-06	0.1302	0.1302	CYP27A1
ARS-BFGL-NGS-58499	8	60319936	1.96E-05	0.6672	0.667	GBA2
BTB-01209089	6	67105986	3.41E-05	1	1	MGC127695
BTB-02084339	8	23907145	0.0001387	1	1	MLLT3
BTB-01214467	3	4335766	4.99E-05	1	1	PBX1
Нармаp30374-BTC-002159	14	2468020	0.0001138	1	1	RHPN1
BTB-01120372	15	44972007	0.0001401	1	1	RIC3
ARS-BFGL-NGS-6104	11	104456040	0.0001277	1	1	TMEM8C
ARS-BFGL-NGS-13653	14	3137184	9.58E-05	1	1	TSNARE1
Высота в крестце / Stature						
ARS-BFGL-NGS-115671	1	2313042	0.0001209	1	1	CIH21ORF63
ARS-BFGL-NGS-32207	25	41646364	7.88E-05	1	1	MAD1L1
Высота пятки / Foot angle						
ARS-BFGL-NGS-37759	1	131906267	7.31E-05	1	1	ARMC8
ARS-BFGL-NGS-87456	7	72424026	5.57E-05	1	1	EBF1
ARS-BFGL-NGS-58677	8	85329708	8.68E-05	1	1	IARS
ARS-BFGL-NGS-35155	25	14261980	9.26E-08	0.003145	0.003145	MYH11
BTB-01183131	8	83537018	0.0001359	1	1	PTCH1
ARS-BFGL-NGS-4854	13	39378251	3.95E-05	1	1	SLC24A3
ARS-BFGL-NGS-105614	19	22438784	4.45E-05	1	1	TIMM22
Высота задних долей / Rear udder height						
BTB-02084339	8	23907145	6.90E-05	1	1	MLLT3
BTB-00633646	16	31654996	6.27E-05	1	1	SMYD3





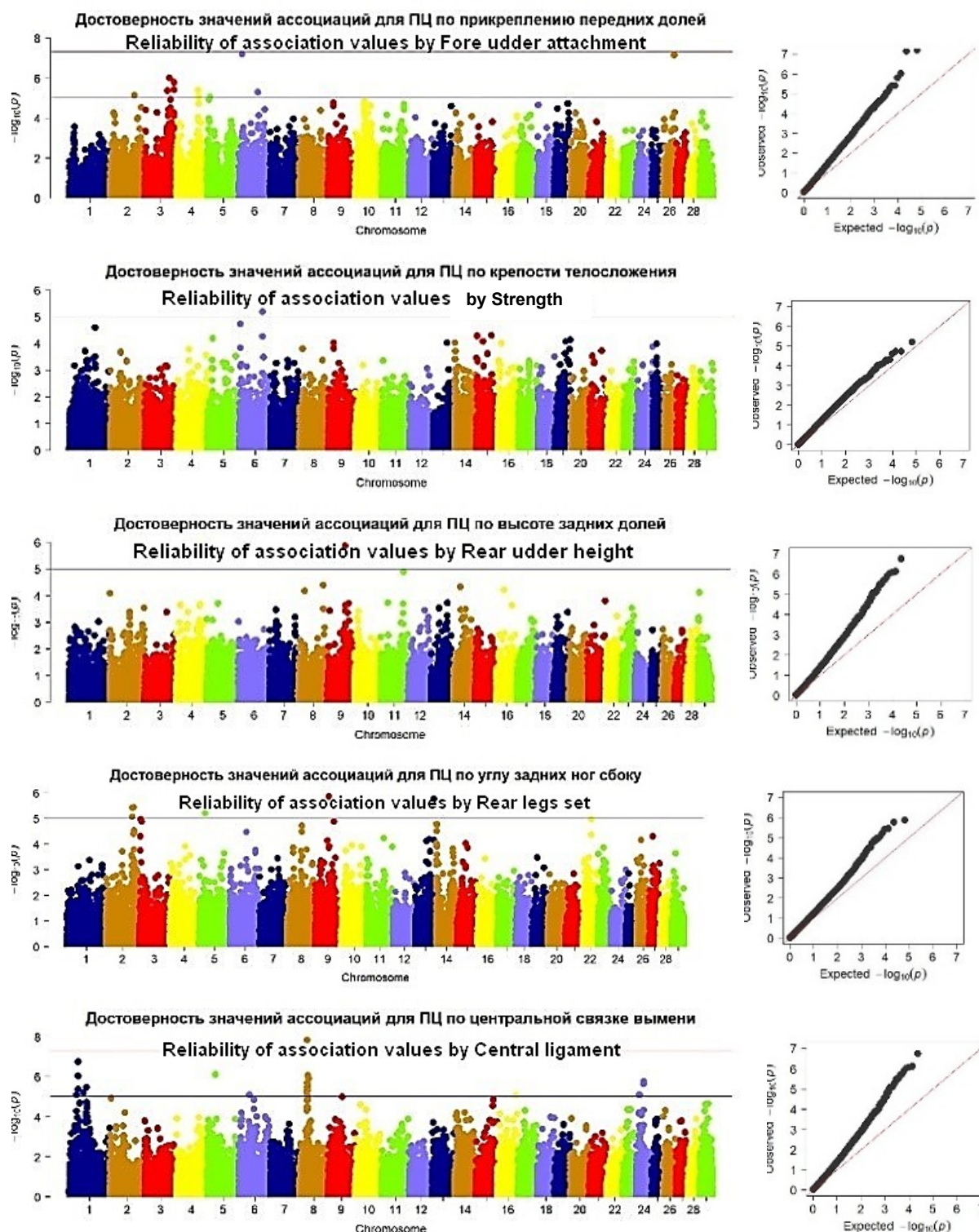


Рис. 2. Генетическая архитектура признаков экстерьера (система «Б»): глубина туловища, положение зада, ширина зада, угол задних ног – вид сбоку, высота пятки, постановка задних ног – вид сзади, прикрепление передних долей вымени, высота задних долей, центральная связка, глубина вымени, расположение передних сосков, длина сосков, крепость телосложения, молочный тип, длина передних долей вымени, скакательный сустав – вид сзади, высота задних долей. Полногеномные манхеттен плоты (слева), графики вероятностей (квантиль-квантиль) (справа) /

Fig. 2. Genetic architecture of conformation traits (system «B»): body depth, rump angle, rump width, rear legs set, foot angle, rear legs rear view, fore udder attachment, rear udder height, central ligament, udder depth, front teat placement, teat length, strength, angularity, fore udder length, hock development rear view, stature. Genome-wide Manhattan plots (left), probability plots (quantile-quantile) (right)

Выявленные SNP локализованы на 28 хромосомах: BTA1 (18 SNP), BTA2 (6 SNP), BTA3 (19 SNP), BTA4 (11 SNP), BTA5 (12 SNP), BTA6 (6 SNP), BTA 7 (3 SNP), BTA8 (12 SNP), BTA9 (4 SNP), BTA10 (10 SNP), BTA11 (12 SNP), BTA12 (3 SNP), BTA13 (17 SNP), BTA14 (8 SNP), BTA15 (5 SNP), BTA16 (16 SNP), BTA17 (4 SNP), BTA19 (15 SNP), BTA20 (5 SNP), BTA21 (1 SNP), BTA22 (1 SNP), BTA23 (3 SNP), BTA24 (1 SNP), BTA25 (10 SNP), BTA26 (4 SNP), BTA27 (2 SNP), BTA28 (1 SNP), BTA29 (4 SNP). В области данных достоверно значимых SNP идентифицировано 193 гена-кандидата, ассоциированных с изучаемыми признаками экстерьеря.

Выявленные наиболее достоверные значимые мутации отмечены наибольшим «выбросом» за первый уровень по Бонферрони или более «строгий» второй уровень значимости по методу Холма. Так, по системе «А» по молочному типу наибольшую значимость имели гены, расположенные на 10, 25 хромосомах, по признаку туловища – на 10, 25 и 27 хромосомах, по признаку конечностей – на 6, 17 хромосоме, по признаку вымени – на 1, 9, 12, 17 хромосоме (рис. 1). По системе «Б» наибольшую значимость по глубине вымени имели гены, расположенные на 3, 28 хромосоме, по центральной связке – на 1, 5 хромосоме, по длине передних долей вымени – на 3, 16 хромосоме, по длине сосков – на 17 хромосоме, по глубине туловища – на 7, 8, 13, 17 хромосоме, по молочному типу – на 1, 25 хромосоме, по положению зада – на 2, 7, 11, 13, 19 хромосоме, по прикреплению передних долей вымени – на 26 хромосоме, по постановке задних ног – вид сзади – на 13, 14 хромосоме, по расположению сосков вымени – на 1, 8, 10, 25 хромосоме, по ширине зада – на 6 хромосоме, по скакательному суставу – вид сзади – на 1, 3, 12 хромосоме, по углу задних ног – вид сбоку – на 2, 3 хромосоме, по высоте в крестце – на 7 хромосоме (рис. 2). При визуализации «выбросов» на манхеттен плотах имелся ряд значений, не отмеченных далее в таблицах 1 и 2, и в описании, данном выше. Это связано с тем, что детектированные однонуклеотидные полиморфизмы на искомым хромосомах относились к генам, аннотация которых ранее не производилась, несмотря на значительную достоверность ассоциаций последних. Вся достоверность значимых ассоциаций по точечным

мутациям находилась в пределах $p < 1.80E-08 - 0.0001474$, что относится к высокому уровню значимости.

Выявлено 78 генов-кандидатов с показателями количественных признаков исследуемых генов, аннотированных по SNP (табл. 3, 4). Обнаруженные в результате GWAS-анализа однонуклеотидные замены в значительной степени соответствовали генам и QTL, ранее аннотированным другими исследователями для признаков молочной продуктивности, фертильности и экстерьера крупного рогатого скота. Так, для признаков экстерьера по системе «А»: молочный тип, туловище, конечности, вымя детектировано 8 генов (*GAP43*, *MAD1L1*, *RPAP1*, *SOX5*, *FAT4*, *FGF2*, *NALCN*, *PCCA*), расположенных на хромосомах 1, 5, 10, 12, 17, 25, сопряженных с локусами количественных признаков, ассоциированных с обмускулинностью, количеством эмбрионов, глубиной туловища, молочными формами, постановкой конечностей, типом передающей способности, шириной крестца, ростом, крепостью, длиной сосков, прикреплением вымени, центральной связкой вымени, глубиной вымени, положением дна вымени, легкостью отелов, молочными формами, количеством осеменений для зачатия, продуктивным долголетием, процентом молочного жира, выходом молочного жира, процентом молочного белка, выходом молочного белка, индексом генетической селекции молочного скота, выходом телят, постановкой задних конечностей – вид сбоку, мертворождением, расположением сосков, центральной связкой вымени, уровнем дофамина, потреблением сухого вещества, остаточным потреблением корма (табл. 3).

По системе «Б», исходя из однонуклеотидных замен, находящихся непосредственно внутри локализации генов, обнаружено 70 последних, отвечающих за такие признаки экстерьера, как центральная связка, длина передних долей вымени, глубина туловища, глубина вымени, крепость, молочный тип, положение зада, прикрепление передних долей вымени, постановка задних ног – вид сзади, расположение сосков вымени, ширина зада, скакательный сустав – вид сзади, угол задних ног – вид сбоку, высота в крестце, высота пятки (табл. 4).

Таблица 3 – Аннотация генов по однонуклеотидным полиморфизмам (SNP) с локусами количественных признаков (QTL) – система «А» /
Table 3 – Annotation of genes by Single nucleotide polymorphism (SNP) with Quantitative Trait Loci (QTL) – system «A»

Хромо- сома / Chro- mosome	Ген / Gene	Позиция гена / Gene position	Название гена / Gene name	Ассоциации гена. Показатели количественных признаков локусов исследуемого гена, аннотированного по SNP с локусами количественных признаков (QTL) / Gene associations. Quantitative trait marks of the studied gene annotated by SNP with quantitative trait loci
Система «А» / System «A»				
Молочный тип / Angularity				
1	GAP43	60,306,675...60,407,777	Growth associated protein 43	Обмускулированность / Muscularity (QTL:282919) [13]
25	MAD1L1	40,984,697...41,222,674	Mitotic arrest deficient 1 like 1	Количество эмбрионов / Number of transferable embryos (QTL:170059) [14]
10	RPAPI	36,938,820...36,954,726	RNA polymerase II associated protein 1	Глубина туловища / Body depth (QTL:44534); Молочные формы / Dairy forms (QTL:44535); Постановка конечностей / Feet and leg conformation (QTL:44536); Тип передающей способности / PTA type (QTL:44537); Ширина крестца / Rump width (QTL:44540); Рост / Stature (QTL:44541); Крепость / Strength (QTL:44542); Длина сосков / Teat length (QTL:44543); Прикрепление вымени / Udder attachment (QTL:44538); Центральная связка вымени / Udder cleft (QTL:44544); Глубина вымени / Udder depth (QTL:44545); Положение дна вымени / Udder height (QTL:44539); DOI: 10.2527/2003.8171706x [15]
Туловище / Body				
5	SOX5	85,456,641...86,631,208	SRY-box 5	Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:173457; QTL:173455; QTL:173458; QTL:173456; QTL:214813)
Конечности / Legs				
17	FAT4	32,339,653...32,530,581	FAT atypical cadherin 4	Содержание конъюгированной линолевой кислоты в молоке / Milk conjugated linoleic acid content (QTL:33606; QTL:33713);
17	FGF2	34,801,330...34,860,849	Fibroblast growth factor 2 (basic)	Ранняя эмбриональная смертность / Early embryonic survival (QTL:11441; QTL:11440); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:136250); Содержание транс 6/8 октадееновой кислоты в молоке / Milk trans-6/8-Octadecenoic acid content (QTL:122321); Удой / Milk yield (QTL:136249); Структура крестца / Rump conformation (QTL:125902); [16, 17, 18]
Вымя / Udder				
12	NALCN	77,565,336...77,868,638	Sodium leak channel, non-selective	Легкость отелов / Calving easy (QTL:46542); Молочные формы / Dairy forms (QTL:46532); Количество осеменений для зачатия / Inseminations per conception (QTL:212752); Продуктивное долголетие / Length of productive life (QTL:46537); Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:46534); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:46535); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:46538); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:46539); Индекс генетической селекции молочного скота / Net merit (QTL:46536); Выход телят / Pregnancy rate (QTL:46533); Постановка задних конечностей – вид сбоку / Rear leg placement - side view (QTL:46540); Мертворождение / Stillbirth (QTL:46543); Расположение сосков / Teat placement (QTL:46541); Центральная связка вымени / Udder cleft (QTL:46544)
12	PCCA	76,754,289...77,174,973	Propionyl CoA carboxylase, alpha polypeptide	Уровень дофамина / Dopamine level (QTL:194885; QTL:194888; QTL:194886; QTL:194899; QTL:194887); Потребление сухого вещества / Dry matter intake (QTL:213509; QTL:213512; QTL:213515; QTL:213510; QTL:213513; QTL:213508; QTL:213511; QTL:213514); Остаточное потребление корма / Residual feed intake (QTL:14662) [19, 20, 21]

Таблица 4 – Аннотация генов по однонуклеотидным полиморфизмам (SNP) с локусами количественных признаков (QTL) – система «Б» /
Table 4 – Annotation of genes by Single nucleotide polymorphism (SNP) with Quantitative Trait Loci (QTL) – system «B»

Хромосома / Chromosome	Ген / Gene	Позиция гена / Gene position	Название гена / Gene name	Ассоциации гена. Показатели количественных признаков (QTL) – система «Б» / аннотированного по SNP с локусами количественных признаков (QTL) / Gene associations. Quantitative trait marks of the studied gene annotated by SNP with quantitative trait loci
1	2	3	4	5
Система «Б» / System «B»				
Центральная связка / Central ligament				
1	ADCY5	67,666,355...67,823,121	Adenylate cyclase 5	Легкость отелов / Calving ease (QTL:38477; QTL:38480); Молочные формы / Dairy forms (QTL:38478); Постановка задних конечностей вид сбоку / Rear leg placement - side view (QTL:38479); Мертворождение / Stillbirth (QTL:38481) [22]
6	FRYL	67,179,392...67,325,259	FRY like transcription coactivator	Легкость отелов / Calving ease (QTL:42059); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:42058); Рост / Stature (QTL:42060); Длина сосков / Teat length (QTL:42061); Центральная связка вымени / Udder cleft (QTL:42062)
1	GOLGB1	66,150,513...66,226,632	Golgin B1	Выход телят / Pregnancy rate (QTL:173355)
1	ILDR1	66,476,255...66,517,318	Immunoglobulin like domain containing receptor 1	Процент оплодотворяемости / Conception rate (QTL:176326; QTL:176325); Выход телят / Pregnancy rate (QTL:173357)
1	ITGB5	69,196,890...69,312,117	Integrin subunit beta 5	Восприимчивость к респираторным заболеваниям / Bovine respiratory disease susceptibility KPC (QTL:159989); Процент оплодотворяемости / Conception rate (QTL:176327) [22, 23]
6	MAPK10	100,907,861...101,279,063	Mitogen-activated protein kinase 10	Восприимчивость к респираторным заболеваниям KPC / Bovine respiratory disease susceptibility (QTL:160099); Уровень лютеинизирующего гормона / Luteinizing hormone level (QTL:30611) [24]
1	SEC22A	67,555,423...67,636,996	SEC22 homolog A, vesicle trafficking protein	Легкость отелов / Calving ease (QTL:38469; QTL:38458; QTL:38467; QTL:38476); Молочные формы / Dairy forms (QTL:38470); Постановка конечностей / Feet and leg conformation (QTL:38460); Угол задних ног / Rear leg angle (QTL:38459; QTL:38471); Продуктивное долголетие / Length of productive life (QTL:38463; QTL:38473); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:38461); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:38464; QTL:38474); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:38465); Индекс генетической селекции молочного скота / Net merit (QTL:38472; QTL:38462); Постановка задних конечностей – вид сбоку / Rear leg placement – side view (QTL:38466; QTL:38475); Количество соматических клеток / Somatic cell score (QTL:38468)
1	STXBP5L	65,607,360...65,929,765	Syntaxin binding protein 5 like	Выход телят / Pregnancy rate (QTL:173354)
25	ZP2	19,019,145...19,055,627	Zona pellucida glycoprotein 2	Процент оплодотворяемости / Conception rate (QTL:57176); Продуктивное долголетие / Length of productive life (QTL:57209); Выход телят / Pregnancy rate (QTL:57136) [25]
Длина передних долей вымени / Fore udder length				
10	ALDH1A2	52,215,057...52,340,290	Aldehyde dehydrogenase 1 family member A2	Вес костяка / Carcass weight (QTL:160604) [26]
20	ERGIC1	4,595,084...4,709,462	Endoplasmic reticulum-golgi intermediate compartment 1	Выход телят / Pregnancy rate (QTL:65954) [27]
4	KCND2	84,688,361...85,252,121	Potassium voltage-gated channel subfamily D member 2	Количество осеменений для зачатия / Inseminations per conception (QTL:212527)
16	PAPP42	57,722,987...58,039,310	Pappalysin 2	Интервал от отела до плодотворного осеменения / Calving to conception interval (QTL:157293); Размер уха / Ear size (QTL:277248); Осеменяемость телок / Heifer pregnancy (QTL:152644; QTL:152645; QTL:152643; QTL:152646) [28]

Продолжение табл. 4

1	2	3	4	5
Длина передних долей вымени / Fore udder length				
5	<i>PPF1A2</i>	10,847,694...11,349,904	PTPRF interacting protein alpha 2	Уровень глутамата / Glutamate level (QTL:194915); Содержание пентадециновой кислоты в молоке / Milk pentadecylic acid content (QTL:35085; QTL:34162; QTL:34450)
16	<i>PRDM16</i>	49,573,784...49,985,717	PR domain containing 16	Среднесуточный прирост / Average daily gain (QTL:11310; QTL:11312); Глубина туловища / Body depth (QTL:48329; QTL:48318); Живая масса / Body weight (QTL:11311; QTL:11309); Постановка конечностей / Feet and leg conformation; (QTL:48310; QTL:48331; QTL:48320); Угол задних ног / Rear leg angle (QTL:48309; QTL:48330; QTL:48319); Индекс генетической селекции молочного скота / Net merit (QTL:48335); Тип передающей способности / PTA type (QTL:48332; QTL:48321; QTL:48311); Постановка задних конечностей – вид сзади / Rear leg placement - rear view (QTL:48324; QTL:48336; QTL:48314); Ширина крестца / Rump width (QTL:48339; QTL:48326); Рост / Stature (QTL:48340); Крепость / Strength (QTL:48341; QTL:48327; QTL:48316); Расположение сосков / Teat placement (QTL:48312; QTL:48315; QTL:48333; QTL:48322; QTL:48325; QTL:48337); Прикрепление вымени / Udder attachment (QTL:48313; QTL:48334; QTL:48323); Центральная связка вымени / Udder cleft (QTL:48342); Глубина вымени / Udder depth (QTL:48328; QTL:48343; QTL:48317); Положение дна вымени / Udder height (QTL:48338) [29]
16	<i>RABGAP1L</i>	56,060,506...56,224,347	RAB GTPase activating protein 1 like	Количество соматических клеток / Somatic cell score (QTL:175773)
8	<i>SECISBP2</i>	88,754,954...88,789,359	SECIS binding protein 2	Легкость отелов / Calving ease (QTL:43751; QTL:43758); Продуктивное долголетие / Length of productive life (QTL:43755); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:43752); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:43756); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:43757); Удой / Milk yield (QTL:43753); Индекс генетической селекции молочного скота / Net merit (QTL:43754); Мертворождение / Stillbirth (QTL:43759)
16	<i>SMYD3</i>	30,839,282...31,578,861	SET and MYND domain containing 3	Содержание линолевой кислоты в молоке / Milk linoleic acid content (QTL:32546); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:168292; QTL:156690); Толщина подкожного жира / Subcutaneous fat thickness (QTL:157073)
Глубина туловища / Body depth				
15	<i>ANO3</i>	56,896,778...57,353,989	Anoctamin 3	Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:174269; QTL:174267; QTL:174268)
2	<i>DPP10</i>	66,957,140...67,756,694	Dipeptidyl peptidase like 10	Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:175822); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:176199); Удой / Milk yield (QTL:175926)
26	<i>HPSE2</i>	19,537,705...20,258,083	Heparanase 2 (inactive)	Легкость отелов / Calving ease (QTL:52747; QTL:52782; QTL:52757; QTL:52769); Молочные формы / Dairy forms (QTL:52759; QTL:52748; QTL:52772); Угол задних ног / Rear leg angle (QTL:52761; QTL:52750; QTL:52774); Продуктивное долголетие / Length of productive life (QTL:52765; QTL:52754; QTL:52778); Индекс C14 молока / Milk / C14 index (QTL:34210; QTL:34213; QTL:34528; QTL:34827; QTL:34830; QTL:34207; QTL:34211; QTL:34214; QTL:34751; QTL:34828; QTL:34831; QTL:34209; QTL:34212; QTL:34262; QTL:34826; QTL:34829; QTL:35044); Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:52762; QTL:52751; QTL:52775); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:52752; QTL:52766; QTL:174315; QTL:52763; QTL:52755); Процент молочного белка (QTL:52779; QTL:52766; QTL:52767); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:52756; QTL:52780; QTL:107792); Содержание миристиновой кислоты / Myristoleic acid content (QTL:52764); Индекс генетической селекции молочного скота / Net merit (QTL:52753; QTL:52777; QTL:52773); Выход телят / Pregnancy rate (QTL:52760; QTL:52749; QTL:52768); Постановка задних конечностей – вид сбоку / Rear leg placement – side view (QTL:52781); Мертворождение / Stillbirth (QTL:52758; QTL:52770; QTL:52783); Центральная связка вымени / Udder cleft (QTL:52771)

Продолжение табл. 4

1	2	3	4	5
Глубина туловища / Body depth				
17	<i>MAML3</i>	17,560,715...18,020,917	Mastermind like transcriptional coactivator 3	Легкость отелов / Calving ease (QTL:48970); Угол задних ног / Rear leg angle (QTL:48972); Продуктивное долголетие / Length of productive life (QTL:48977); Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:48973); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:48974); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:48978); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:48979); Удой / Milk yield (QTL:48975); Индекс генетической селекции молочного скота / Net merit (QTL:48976); Выход телят / Pregnancy rate (QTL:48971); Постановка задних конечностей – вид сбоку / Rear leg placement – side view (QTL:48980); Мертворождение / Stillbirth (QTL:48982)
11	<i>PRKCE</i>	28,092,699...28,635,155	Protein kinase C, epsilon	Восприимчивость к респираторным заболеваниям КРС / Bovine respiratory disease susceptibility (QTL:160148); Строение вымени / Udder structure (QTL:25016)
21	<i>SLCO3A1</i>	14,841,868...15,219,512	Solute carrier organic anion transporter family member 3A1	Живая масса / Body weight (QTL:224435); Цвет копытного рога / Sole hemorrhage (QTL:277125) [30]
Глубина вымени / Udder depth				
11	<i>ANTXR1</i>	67,359,835...67,614,440	ANTXR cell adhesion molecule 1	Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:35040) [30]
19	<i>KCTD2</i>	56,384,718...56,398,764	Potassium channel tetramerization domain containing 2	Глубина туловища / Body depth (QTL:50147); Молочные формы / Dairy forms (QTL:50148); Постановка конечностей / Feet and leg conformation (QTL:50150); Угол задних ног / Rear leg angle (QTL:50149); Тип передающей способности / PTA type (QTL:50151); Постановка задних конечностей – вид сзади / Rear leg placement – rear view (QTL:50154); Ширина крестца / Rump width (QTL:50157); Рост / Stature (QTL:50158); Крепость / Strength (QTL:50159); Длина сосков / Teat length (QTL:50152; QTL:50155); Прикрепление вымени / Udder attachment (QTL:50153); Центральная связка вымени / Udder cleft (QTL:50160); Глубина вымени / Udder depth (QTL:50161); Положение дна вымени / Udder height (QTL:50156)
11	<i>NCOA1</i>	74,447,679...74,612,613	Nuclear receptor coactivator 1	Глубина туловища / Body depth (QTL:45569); Легкость отелов / Calving ease (QTL:45570); Молочные формы / Dairy forms (QTL:45571); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:45574); Удой / Milk yield (QTL:45575); Тип передающей способности / PTA type (QTL:45572); Постановка задних конечностей – вид сзади / Rear leg placement – rear view (QTL:45576); Ширина крестца / Rump width (QTL:45579); Рост / Stature (QTL:45580); Расположение сосков / Teat placement (QTL:45577); Прикрепление вымени / Udder attachment (QTL:45573); Центральная связка вымени / Udder cleft (QTL:45581); Положение дна вымени / Udder height (QTL:45578)
28	<i>NRG3</i>	36,896,231...38,133,747	Neuregulin 3	Глубина туловища / Body depth (QTL:53791; QTL:53800); Легкость отелов / Calving ease (QTL:53817; QTL:53829; QTL:53812); Молочные формы / Dairy forms (QTL:53818); Постановка конечностей / Feet and leg conformation (QTL:53802); Угол задних ног / Rear leg angle (QTL:53801; QTL:53820); Продуктивное долголетие / Length of productive life (QTL:53825); Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:53821; QTL:53803); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:53822; QTL:53806); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:53808; QTL:53826); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:53827); Удой / Milk yield (QTL:53823); Индекс генетической селекции молочного скота / Net merit (QTL:53824; QTL:53807); Тип передающей способности / PTA type (QTL:53792; QTL:53804; QTL:53819); Выход телят / Pregnancy rate (QTL:53809); Постановка задних конечностей – вид сзади / Rear leg placement – rear view (QTL:53828); Постановка задних конечностей – вид сбоку / Rear leg placement – side view (QTL:53795); Ширина крестца Rump width (QTL:53811; QTL:53813); Рост / Stature (QTL:53796); Мертворождение / Stillbirth (QTL:53830); Крепость / Strength (QTL:53831; QTL:53814; QTL:53797); Прикрепление вымени / Udder attachment (QTL:53793; QTL:53805); Центральная связка вымени / Udder cleft (QTL:53798; QTL:53832; QTL:53815); Глубина вымени / Udder depth (QTL:53816; QTL:53799); Положение дна вымени / Udder height (QTL:53810; QTL:53794) [31]

Продолжение табл. 4

1	2	3	4	5
Глубина вымени / Udder depth				
5	<i>TIGAR</i>	105,728,270...105,747,420	TP53 induced glycolysis regulatory phosphatase	Ширина тазобедренного сустава / Thurl width (QTL:167542) [27]
3	<i>I41V3</i>	35,311,510...35,741,238	Vav 3 guanine nucleotide exchange factor	Интервал от первого до последнего осеменения / Interval from first to last insemination (QTL:62379)
Крепость / Strength				
25	<i>XYLT1</i>	15,541,401...15,893,697	Xylosyltransferase I	Живая масса Body weight (QTL:31747); Восприимчивость к туберкулезу / Bovine tuberculosis susceptibility (QTL:167856); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:261856)
Молочный тип / Angularity				
15	<i>PRR5L</i>	66,763,192...66,918,825	Proline rich 5 like	Восприимчивость к респираторным заболеваниям KPC // Bovine respiratory disease susceptibility (QTL:160207)
Положение зада / Rump angle				
13	<i>BFSP1</i>	37,877,530...37,915,849	Beaded filament structural protein 1	Количество соматических клеток / Somatic cell score (QTL:125197)
13	<i>CDH4</i>	55,175,303...55,653,964	Cadherin 4	Уровень дофамина / Dopamine level (QTL:194889); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:174920); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:175493); Удой / Milk yield (QTL:174524; QTL:174525; QTL:174526)
4	<i>HECW1</i>	77,535,555...78,014,885	HECT, C2 and WW domain containing E3 ubiquitin protein ligase 1	Содержание витамина B12 в молоке / Milk vitamin B-12 content (QTL:23180)
11	<i>MAIPKAP1</i>	96,283,684...96,516,555	Mitogen-activated protein kinase associated protein 1	Восприимчивость к респираторным заболеваниям KPC / Bovine respiratory disease susceptibility (QTL:137214); Возраст первого осеменения / First service conception (QTL:212253); Количество осеменений для зачатия / Inseminations per conception / (QTL:212736)
7	<i>SPOCK1</i>	48,363,784...48,948,043	SPARC (osteonectin), cwev and kazal like domains proteoglycan 1	Глубина туловища Body depth (QTL:43024; QTL:43004); Легкость отелов / Calving ease (QTL:43005; QTL:43035; QTL:43019; QTL:43025); Процент оплодотворенных животных / Conception rate (QTL:176455); Постановка конечностей / Feet and leg conformation (QTL:43007); Угол задних ног / Rear leg angle (QTL:43006; QTL:43027); Продуктивное долголетие / Length of productive life (QTL:43033); Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:43028; QTL:43008); Удой / Milk yield (QTL:43031; QTL:43012; QTL:43011; QTL:174129; QTL:174127; QTL:174128); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:43015); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:43016); Индекс генетической селекции молочного скота / Net merit (QTL:43032; QTL:43013); Тип передающей способности / PTA type (QTL:43029; QTL:43009); Выход телят / Pregnancy rate (QTL:43026); Постановка задних конечностей – вид сзади / Rear leg placement – rear view (QTL:43017); Ширина крестца / Rump width (QTL:43034; QTL:43018); Количество соматических клеток / Somatic cell score (QTL:43036); Рост / Stature (QTL:43038; QTL:43021); Мертворождение / Stillbirth (QTL:43037; QTL:43020); Крепость / Strength (QTL:43039; QTL:43022); Прикрепление вымени / Udder attachment (QTL:43030; QTL:43010); Глубина вымени / Udder depth (QTL:43040; QTL:43023)
19	<i>SRP68</i>	55,592,383...55,617,117	Signal recognition particle 68	Глубина туловища / Body depth (QTL:50098); Молочные формы / Dairy forms (QTL:50099); Постановка конечностей / Feet and leg conformation (QTL:50101); Угол задних ног / Rear leg angle (QTL:50100); Тип передающей способности / PTA type (QTL:50102); Постановка задних конечностей – вид сзади / Rear leg placement – rear view (QTL:50105); Ширина крестца / Rump width (QTL:50108); Рост / Stature (QTL:50109); Крепость / Strength (QTL:50110); Расположение сосков / Teat placement (QTL:50103; QTL:50106); Прикрепление вымени / Udder attachment (QTL:50104); Центральная связка вымени / Udder cleft (QTL:50111); Глубина вымени / Udder depth (QTL:50112); Положение дна вымени / Udder height (QTL:50107)
10	<i>SYNJ2</i>	94,544,427...94,653,073	Synaptotagmin 2 binding protein	Количество осеменений для зачатия / Inseminations per conception (QTL:212702)

Продолжение табл. 4

1	2	3	4	5
Прикрепление передних долей вымени / Fore udder attachment				
3	<i>DABI</i>	87,798,801...89,138,515	DAB adaptor protein 1	Легкость отелов / Calving ease (QTL:40061; QTL:40056); Молочные формы / Dairy forms (QTL:40057); Продуктивное долголетие / Length of productive life (QTL:40060); Индекс генетической селекции молочного скота / Net merit (QTL:40059); Выход телят / Pregnancy rate (QTL:40058); Количество соматических клеток / Somatic cell score (QTL:40062); Мертворождение / Stillbirth (QTL:40063); Длина сосков / Teat length (QTL:40064); Глубина вымени / Udder depth (QTL:40065)
5	<i>EP88</i>	94,125,364...94,321,581	Epidermal growth factor receptor pathway substrate 8	Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:173508; QTL:173511; QTL:30777; QTL:65672; QTL:173509; QTL:173512; QTL:30782; QTL:173510); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:30783; QTL:174057; QTL:174058); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:174056); Удой / Milk yield (QTL:174818; QTL:174410); Выживаемость молодняка / Young stock survival (QTL:24991; QTL:139848) [25, 32, 33]
26	<i>PCDH15</i>	4,509,054...5,569,297	Protocadherin related 15	Уровень глутамата / Glutamate level (QTL:194917; QTL:194918); Индекс C14 в молоке / Milk C14 index (QTL:32651) [19, 33]
5	<i>PTPRR</i>	42,611,524...42,884,727	Protein tyrosine phosphatase, receptor type R	Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:173972); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:175383; QTL:175381; QTL:175382); Удой / Milk yield (QTL:174395; QTL:174393; QTL:174394); Количество соматических клеток / Somatic cell score (QTL:175696); Центральная связка вымени / Udder clef (QTL:137185) [34, 35]
10	<i>TRPM7</i>	59,648,276...59,757,063	Transient receptor potential cation channel subfamily M member 7	Возраст первого осеменения / First service conception (QTL:212230); Количество осеменений для зачатия / Inseminations per conception (QTL:212695)
19	<i>TTYH2</i>	57,151,007...57,186,696	Tweety family member 2	Глубина туловища / Body depth (QTL:50191); Молочные формы / Dairy forms (QTL:50192); Постановка конечностей / Feet and leg conformation (QTL:50194); Угол задних ног / Rear leg angle (QTL:50193); Постановка задних конечностей – вид сзади / Rear leg placement – rear view (QTL:50197); Ширина крестца / Rump width (QTL:50200); Пост / Stature (QTL:50201); Крепость / Strength (QTL:50202); Расположение сосков / Teat placement (QTL:50198); Прикрепление вымени / Udder attachment (QTL:50196); Центральная связка вымени / Udder clef (QTL:50203); Глубина вымени / Udder depth (QTL:50204); Положение дна вымени / Udder height (QTL:50199)
10	<i>UBRI</i>	38,181,492...38,333,647	Ubiquitin protein ligase E3 component n-recogin 1	Глубина туловища / Body depth (QTL:44630; QTL:44616); Молочные формы / Dairy form (QTL:44631; QTL:44617); Постановка конечностей / Feet and leg conformation (QTL:44632; QTL:44618); Возраст первого осеменения / First service (QTL:212228); Количество осеменений для зачатия / Inseminations per conception (QTL:212693); Тип передающей способности / PTA type (QTL:44633; QTL:44619); Постановка задних конечностей – вид сзади / Rear leg placement – rear view (QTL:44635; QTL:44621); Ширина крестца / Rump width (QTL:44624; QTL:44638); Пост / Stature (QTL:44639; QTL:44625); Крепость / Strength (QTL:44640; QTL:44626); Длина сосков / Teat length (QTL:44627; QTL:44641); Расположение сосков / Teat placement (QTL:44636; QTL:44622); Прикрепление вымени / Udder attachment (QTL:44634; QTL:44620); Центральная связка / Udder clef (QTL:44642); Глубина вымени / Udder depth (QTL:44628; QTL:44643); Положение дна вымени / Udder height (QTL:44629; QTL:44637; QTL:44623)
19	<i>USP32</i>	12,577,140...12,780,975	Ubiquitin specific peptidase 32	Живая масса / Body weight (QTL:224421; QTL:224422)
Постановка задних ног – вид сзади / Rear legs – rear view				
14	<i>ANGPT1</i>	56,815,170...57,287,107	Angiopoietin 1	Легкость отелов / Calving ease (QTL:47661; QTL:47667); Продуктивное долголетие / Length of productive life (QTL:47665); Индекс C14 в молоке / Milk C14 index (QTL:34468; QTL:34469); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:175039; QTL:175040; QTL:175041); Индекс генетической селекции молочного скота / Net merit (QTL:47664); Выход телят / Pregnancy rate (QTL:47662); Постановка задних конечностей – вид сбоку / Rear leg placement – side view (QTL:47666); Мертворождение / Stillbirth (QTL:47668; QTL:47663) [19, 36, 37]

Продолжение табл. 4

1	2	3	4	5
Постановка задних ног – вид сзади / Rear legs – rear view				
13	<i>ITCH</i>	63,785,090...63,885,035	Itchy E3 ubiquitin protein ligase	Живая масса / Body weight (QTL:65976); Положение зада / Rump angle (QTL:43858) [38, 39] Глубина туловища / Body depth (QTL:51556); Молочные формы / Dairy forms (QTL:51557); Постановка конечностей / Feet and leg conformation (QTL:51559); Угол задних ног / Rear leg angle (QTL:51558); Скорость молокоотдачи / Milking speed (QTL:220093); Тип передающей способности / PTA type (QTL:51560); Постановка задних конечностей вид сзади / Rear leg placement - rear view (QTL:51563); Ширина крестца / Rump width (QTL:51566); Рост / Stature (QTL:51567); Крепость / Strength (QTL:51568); Расположение сосков / Teat placement (QTL:51561); QTL:51564)4 Прикрепление вымени / Udder attachment (QTL:51562); Центральная связка вымени / Udder cleft (QTL:51569); Глубина вымени / Udder depth (QTL:51570); Поло- жение дна вымени / Udder height (QTL:51565)
22	<i>OSBPL10</i>	6,137,301...6,500,090	Oxysterol binding protein like 10	
19	<i>RAI1</i>	34,649,676...34,753,214	Retinoic acid induced 1	Содержание конъюгированной линолевой кислоты в молоке / Milk conjugated linoleic acid content (QTL:32324); Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:173829)
14	<i>RG522</i>	64,258,882...64,400,338	Regulator of G-protein signaling 22	Индекс C18 в молоке / Milk C18 index (QTL:32634); Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:173793; QTL:173794); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:175109; QTL:176086; QTL:175110; QTL:175108; QTL:176085); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:18875); Содержание стеариновой кислоты в молоке / Milk stearic acid content (QTL:32596)
13	<i>SLA2</i>	65,711,044...65,737,754	Src like adaptor 2 Milk protein yield	Восприимчивость к паратуберкулезу / M. paratuberculosis susceptibility (QTL:16915) [40]
14	<i>ZFHX4</i>	39,848,751...40,054,151	Zinc finger homeobox 4	Постановка конечностей / Feet and leg conformation (QTL:125874); Удой / Milk yield (QTL:125126)
Расположение сосков вымени / Front teat placement				
3	<i>BCL9</i>	22,002,059...22,098,080	BCL9 transcription coactivator	Скорость откорма / Finishing precocity (QTL:282902)
8	<i>GFR42</i>	68,983,194...69,102,300	GDNF family receptor alpha 2	Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:223348); Удой / Milk yield (QTL:2233328) [41]
2	<i>SLC25A12</i>	24,637,412...24,736,032	Solute carrier family 25 member 12	Легкость отелов / Calving ease (QTL:39074; QTL:39086); Молочные формы / Dairy forms (QTL:39075); Постановка конечностей / Feet and leg conformation (QTL:39078); Угол задних ног / Rear leg angle (QTL:39077); Продуктивное долголетие / Length of productive life (QTL:39083); Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:39079); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:39081); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:39084); Индекс генетической селекции молочного скота / Net merit (QTL:39082); Выход телят / Pregnancy rate (QTL:39076); Постановка задних конечностей вид сбоку / Rear leg placement - side view (QTL:39085); Количество соматических клеток / Somatic cell score (QTL:39087); Мертворождение / Stillbirth (QTL:39088); Крепость / Strength (QTL:39089); Длина сосков / Teat length (QTL:39090); Прикрепление вымени Udder attachment (QTL:39080); Глубина вымени / Udder depth (QTL:39091)
Ширина зада / Rump width				
26	<i>CNNM2</i>	23,551,257...23,735,886	Cyclin and CBS domain divalent metal cation transport mediator 2	Индекс C14 в молоке / Milk C14 index (QTL:32617; QTL:32977; QTL:32980; QTL:33463; QTL:34229; QTL:34519; QTL:34631; QTL:32975; QTL:32978; QTL:32981; QTL:34397; QTL:34520; QTL:34670; QTL:32571; QTL:32976; QTL:32979; QTL:33257; QTL:33907; QTL:34399; QTL:34521; QTL:34851); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:174336; QTL:175922); Содержание миростеиновой кислоты / Milk myristoleic acid content (QTL:33721; QTL:33724; QTL:33719; QTL:33722; QTL:33725; QTL:33720; QTL:33723); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:176315); Удой / Milk yield (QTL:176077); Содержание стеариновой кислоты в молоке / Stearic acid content (QTL:107713)
6	<i>IGFBP7</i>	72,405,517...72,485,427	Insulin-like growth factor binding protein 7	Интервал от первого до последнего осеменения / Interval from first to last insemination (QTL:16238); Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:16235); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:16234); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:16236); Удой / Milk yield (QTL:16233); Процент невозврата / Non-return rate (QTL:16237)

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5
Скакательный сустав – вид сзади / Hock development rear view				
1	<i>KALRN</i>	68,433,938...69,126,177	Kalirin RhoGEF kinase	Процент оплодотворённых животных / Conception rate (QTL:176331; QTL:176329; QTL:176332; QTL:176330; QTL:176333; QTL:176328); Выход телят / Pregnancy rate (QTL:173360) [29]
13	<i>MACROD2</i>	7,552,593...9,883,237	MACRO domain containing 2	Легкость отелов / Calving ease (QTL:43702); Молочные формы / Dairy forms (QTL:43694); Продуктивное допояние / Length of productive life (QTL:43698); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:43696); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:43699); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:43700); Индекс генетической селекции молочного скота / Net merit (QTL:43697); Выход телят / Pregnancy rate (QTL:43695); Положение зада / Rump angle (QTL:43701); Крепость / Strength (QTL:43703); Центральная связка вымени / Udder clef (QTL:43704; QTL:28165) [42]
8	<i>PCSK5</i>	51,911,526...52,431,148	Proprotein convertase subtilisin/kexin type 5	Общее содержание коллагена в мышцах / Muscle total collagen content (QTL:281221)
3	<i>UCK2</i>	2,980,896...3,106,327	Uridine-cytidine kinase 2	Тип конституции / Conformation score (QTL:282866)
Угол задних ног – вид сбоку / Rear legs set				
9	<i>CNKSR3</i>	91,103,523...91,214,185	CNKSR family member 3	Обмускуленность / Muscularity (QTL:282928); Мертворождение / Stillbirth (QTL:44285); Глубина вымени / Udder depth (QTL:44286)
2	<i>CUL3</i>	112,586,826...112,699,628	Cullin 3	Легкость отелов / Calving ease (QTL:39549); Постановка конечностей / Feet and leg conformation (QTL:39541); Угол задних ног / Rear leg angle (QTL:39540); Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:39542); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:39543); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:39545); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:39546); Индекс генетической селекции молочного скота / Net merit (QTL:39544); Постановка задних конечностей – вид сзади / Rear leg placement – rear view (QTL:39547); Постановка задних конечностей – вид сбоку / Rear leg placement – side view (QTL:39548); Крепость / Strength (QTL:39550)
2	<i>CYP27A1</i>	106,740,008...106,782,299	Cytochrome P450, family 27, subfamily A, polypeptide 1	Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:16148); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:16149); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:16147); Удой / Milk yield (QTL:16146); Количество соматических клеток / Somatic cell score (QTL:16150) [43]
14	<i>RHPNI</i>	1,260,221...1,269,357	Rhopilin Rho GTPase binding protein 1	Содержание холестерина в молоке / Milk cholesterol content (QTL:161570); Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:166947; QTL:161760; QTL:173604; QTL:32856); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:174170); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:174952; QTL:161877); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:175527); Удой / Milk yield (QTL:174558)
14	<i>TSNARE1</i>	1,902,552...2,019,964	T-SNARE domain containing 1	Температурой тела / Body temperature (QTL:218718); Процент молочного жира / Milk fat percentage (QTL:34177; QTL:285913; QTL:34245; QTL:34436; QTL:34555; QTL:34658; QTL:34928; QTL:173631; QTL:34178; QTL:34246; QTL:34553; QTL:34669; QTL:173632; QTL:34179; QTL:34435; QTL:34554; QTL:34927; QTL:173630); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:174192; QTL:174190; QTL:174189); Содержание пальмитиновой кислоты в молоке / Milk palmitic acid content (QTL:34571; QTL:34569; QTL:34572; QTL:34570; QTL:34573); Процент молочного белка / Milk protein percentage (QTL:174975; QTL:174973; QTL:174974); Выход молочного белка / Milk protein yield (QTL:175548; QTL:174584; QTL:174582; QTL:174583) [44]
Высота пятки / Foot angle				
7	<i>EBF1</i>	70,283,493...70,713,852	EBF transcription factor 1	Глубина туловища / Body depth (QTL:43242); Легкость отелов / Calving ease (QTL:43243; QTL:43255); Постановка конечностей / Feet and leg conformation (QTL:43245); Угол задних ног / Rear leg angle (QTL:43244); Процент молочного белка / Milk fat percentage (QTL:43246); Выход молочного жира / Milk fat yield (QTL:43248); Выход молочного скота / Net merit (QTL:43250); Тип передающей способности / PTA type (QTL:43247); Индекс генетической селекции конечностей вид сзади / Rear leg placement – rear view (QTL:43252); Ширина крестца / Rump width (QTL:43254); Рост / Stature (QTL:43256); Крепость / Strength (QTL:43257); Положение дна вымени / Udder height (QTL:43253); [45, 46]
8	<i>PTCHI</i>	82,098,128...82,168,564	Patched 1	Рост / Stature (QTL:16281)

На хромосомах 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 25, 26, 28 локализованы гены: *ADCY5*, *FRYL*, *GOLGB1*, *ILDR1*, *ITGB5*, *MAPK10*, *SEC22A*, *STXBP5L*, *ZP2*, *ALDH1A2*, *ERGIC1*, *KCND2*, *PAPPA2*, *PPFIA2*, *PRDM16*, *RABGAP1L*, *SECISBP2*, *SMYD3*, *ANO3*, *DPP10*, *HPSE2*, *MAML3*, *PRKCE*, *SLCO3A1*, *ANTXR1*, *KCTD2*, *NCOA1*, *NRG3*, *TIGAR*, *VAV3*, *XYLT1*, *PRR5L*, *BFSPI*, *CDH4*, *HECW1*, *MAPKAP1*, *SPOCK1*, *SRP68*, *SYNJ2*, *DAB1*, *EPS8*, *PCDH15*, *PTPRR*, *TRPM7*, *TTYH2*, *UBR1*, *USP32*, *ANGPT1*, *ITCH*, *OSBPL10*, *RAI1*, *RGS22*, *SLA2*, *ZFHX4*, *BCL9*, *GFRA2*, *SLC25A12*, *CNNM2*, *IGFBP7*, *KALRN*, *MACROD2*, *PCSK5*, *UCK2*, *CNKSR3*, *CUL3*, *CYP27A1*, *RHPN1*, *TSNARE1*, *EBF1*, *PTCH1*. Выявленные гены сопряжены с локусами количественных признаков, ассоциированных с показателями, описанными выше по системе «А» оценки экстерьера, а также с содержанием пальмитиновой кислоты в молоке, температурой тела, количеством соматических клеток, типом конституции, общим содержанием коллагена в мышцах, продуктивным долголетием, интервалом от первого до плодотворного осеменения, содержанием миристиолеиновой кислоты, содержанием стеариновой кислоты в молоке, длиной сосков, легкостью отелов, скоростью откорма, восприимчивостью к паратуберкулезу, содержанием конъюгированной линолевой кислоты в молоке, живой массой, возрастом первого осеменения, количеством осеменений

для зачатия, уровнем глутамата, выживаемостью молодняка, восприимчивостью к респираторным заболеваниям КРС, содержанием витамина В12 в молоке, восприимчивостью к туберкулезу, среднесуточным приростом и так далее.

Гены: *GAP43*, *MAD1L1*, *FGF2*, *NALCN*, *ITGB5*, *SEC22A*, *STXBP5L*, *KCND2*, *PRDM16*, *SMYD3*, *CDH4*, *SRP68* обладали плеiotропным действием.

В контексте молочного скотоводства, геном-широкие ассоциативные исследования (GWAS-анализ) представляют собой революционный инструмент селекционного прогресса. Этот метод позволяет идентифицировать конкретные генетические варианты, ассоциированные с экономически важными признаками молочной продуктивности.

Заключение. Анализ полногеномных ассоциаций с признаками экстерьера коров позволил установить каузальные мутации, локализованные внутри них, из которых наиболее значимы нуклеотидные замещения в 78 детектированных генах. Выявленные генетические полиморфизмы согласуются с ранее аннотированными другими исследователями генами и QTL для признаков молочной продуктивности, фертильности и экстерьера крупного рогатого скота. Достоверность значимых ассоциаций по точечным мутациям находилась в пределах $p < 1.80E-08-0.0001474$.

References

1. Бытов М. В., Соколова О. В., Безбородова Н. А., Красноперов А. С., Исаева А. Г. Методы генотипирования крупного рогатого скота для post-GWAS аннотирования SNPs. Аграрный вестник Урала. 2023;23(6):67–75. DOI: <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2023-235-06-67-75> EDN: KGDRES
- Bytov M. V., Sokolova O. V., Bezborodova N. A., Krasnoperov A. S., Isaeva A. G. Cattle genotyping methods for post-GWAS annotation of SNPs. *Agrarny vestnik Urala* = *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2023;23(6):67–75. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2023-235-06-67-75>
2. Qanbari S. On the Extent of Linkage Disequilibrium in the Genome of Farm Animals. *Frontiers in Genetics*. 2019;10:1304. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.01304>
3. Fabbri M. C., Dadousis C., Bozzi R. Estimation of Linkage Disequilibrium and Effective Population Size in Three Italian Autochthonous Beef Breeds. *Animals* (Basel). 2020;10(6):1034. DOI: <https://doi.org/10.3390/ani10061034>
4. Singh A., Kumar A., Mehrotra A., Pandey A. K., Mishra B. P., Dutt T. Estimation of linkage disequilibrium levels and allele frequency distribution in crossbred Vrindavani cattle using 50K SNP data. *PLoS One*. 2021;16(11):e0259572. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0259572>
5. Joiret M., Mahachie John J. M., Gusareva E. S., Van Steen K. Confounding of linkage disequilibrium patterns in large scale DNA based gene-gene interaction studies. *BioData Mining*. 2019;12:11. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13040-019-0199-7>
6. Gallagher M. D., Chen-Plotkin A. S. The Post-GWAS Era: From Association to Function. *American Journal of Human Genetics*. 2018;102(5):717–730. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2018.04.002>
7. Белая Е. В., Бейшова И. С., Селионова М. И., Шулинский Р. С., Ульянова Т. В. Полногеномный поиск QLT-ассоциированных SNP для прогнозирования наследственного потенциала продуктивности у казахского белоголового скота. Вестник АПК Ставрополя. 2022;3(47):18–25. DOI: <https://doi.org/10.31279/2222-9345-2022-11-47-18-25> EDN: ADTVBA
- Belaya E. V., Beyshova I. S., Selionova M. I., Shulinsky R. S., Ulyanova T. V. Genome-wide search for QLT-associated SNPs to predict the hereditary potential of productivity in kazakh white-headed cattle. *Vestnik APK Stavropolya*. 2022;11(47):18–25. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.31279/2222-9345-2022-11-47-18-25>

8. Быкова О. А., Степанов А. В., Костюнина О. В., Косилов В. И., Шевкунов О. А. Изучение аллельных вариантов SNPs, ассоциированных с воспроизводительной способностью коров чёрно-пёстрой породы. Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2023;1(99):283–287. DOI: <https://doi.org/10.37670/2073-0853-2023-99-1-283-287> EDN: JWUGMO
- Bykova O. A., Stepanov A. V., Kostyunina O. V., Kosilov V. I., Shevkunov O. A. Study of allelic variants of SNPs associated with the reproductive ability of black-and-white cows. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* = *Izvestia Orenburg State Agrarian University*. 2023;1(99):283–287. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.37670/2073-0853-2023-99-1-283-287>
9. Нарышкина Е. Н., Сермягин А. А. Оценка генетической и геномной вариабельности признаков фертильности быков-производителей на основе локусов в геноме, ассоциированных с давлением отбора (обзор). Достижения науки и техники АПК. 2020;34(9):64–72. DOI: <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2020-10912> EDN: YLVVNZ
- Naryshkina E. N., Sermiyagin A. A. Assessment of genetic and genomic variability of fertility traits in stud bulls based on loci associated with selection pressure (review). *Dostizheniya nauki i tekhniki APK* = *Achievements of Science and Technology of AICis*. 2020;34(9):64–72. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2020-10912>
10. Сермягин А. А., Быкова О. А., Лоретц О. Г., Костюнина О. В., Зиновьева Н. А. Оценка геномной вариабельности 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: DTVHLI
- Sermiyagin A. A., Bykova O. A., Lorets O. G., Kostyunina O. V., Zinovieva N. A. Genomic variability assess for breeding traits in holsteinized russian black-and-white cattle using GWAS analysis and ROH patter. *Selskokhozyaystvennaya biologiya* = *Agricultural Biology*. 2020;55(2):257–274. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2020.2.257rus>
11. Абдельманова А. С., Форнара М. С., Бардуков Н. В., Сермягин А. А., Доцев А. В., Зиновьева Н. А. Полногеномное исследование ассоциаций snp с высотой в холке в популяциях локальных и трансграничных пород крупного рогатого скота в России. Сельскохозяйственная биология. 2021;56(6):1111–1122. DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2021.6.1111rus> EDN: LSEIPS
- Abdelmanova A. S., Fornara M. S., Bardukov N. V., Sermiyagin A. A., Dotsev A. V., Zinovieva N. A. Whole genome study of single nucleotide polymorphisms' associations with withers height in local and transboundary breeds in Russia. *Selskokhozyaystvennaya biologiya* = *Agricultural Biology*. 2021;56(6):1111–1122. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2021.6.1111rus>
12. Савенко Н. А. Селекционер Подмосковья. М.: МСХиП МО, 2006. 84 с.
- Savenko N. A. Breeder of the Moscow region. Moscow: *MSKhIP MO*, 2006. 84 p.
13. Chen S. Y., Oliveira H. R., Schenkel F. S., Pedrosa V. B., Melka M. G., Brito L. F. Archive Using imputed whole-genome sequence variants to uncover candidate mutations and genes affecting milking speed and temperament in Holstein cattle. *Jornal of Dairy science*. 2020;103(11):10383–10398. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2020-18897>
14. Jatón C., Schenkel F. S., Sargolzaei M., Cánova A., Malchiodi F., Price C. A., Baes C., Miglior F. Genome-wide association study and in silico functional analysis of the number of embryos produced by Holstein donors *Jornal of dairy science*. 2018;101(8):7248–7257. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2017-13848>
15. Campbell E. M. G., Nonneman D., Rohrer G. A. Fine mapping a quantitative trait locus affecting ovulation rate in swine on chromosome 8. *Journal of Animal Science*. 2003;81(7):1706–1714.
16. Wang X., Schutzkus V., Huang W., Rosa G. J. M., Khatib H. Analysis of segregation distortion and association of the bovine FGF2 with fertilization rate and early embryonic survival. *Animal Genetics*. 2009;40(5):722–728. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2009.01904.x>
17. Oikonomou G., Michailidis G., Kougiumtzis A., Avdi M., Banos G. Effect of polymorphisms at the STAT5A and FGF2 gene loci on reproduction, milk yield and lameness of Holstein cows. *Research in Veterinary Science*. 2011;91(2):235–239. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2011.01.009>
18. Marete A., Lund M. S., Boichard D., Ramayo-Caldas Y. A system-based analysis of the genetic determinism of udder conformation and health phenotypes across three French dairy cattle breeds. *PLoS One*. 2018;13(7):e0199931. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199931>
19. Chen Q., Qu K., Ma Z., Zhan J., Zhang F., Shen J. et al. Genome-Wide Association Study Identifies Genomic Loci Associated With Neurotransmitter Concentration in Cattle. *Frontiers in Genetics*. 2020;11:139. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00139>
20. Duarte D. A. S., Newbold C. J., Detmann E., Silva F. F., Freitas P. H. F., Veroneze R., Duarte M. S. Genome-wide association studies pathway-based meta-analysis for residual feed intake in beef cattle. *Animal Genetics*. 2019;50(2):150–153. DOI: <https://doi.org/10.1111/age.12761>
21. Sarlo Davila K. M., Howell A., Nunez A., Orelie A., Roe V., Rodriguez E. et al. Genome-wide association study identifies variants associated with hair length in Brangus cattle. *Animal Genetics*. 2020;51(5):811–814. DOI: <https://doi.org/10.1111/age.12970>
22. Cai Z., Guldbrandtsen B., Lund M. S., Sahana G. Prioritizing candidate genes for fertility in dairy cows using gene-based analysis, functional annotation and differential gene expression. *BMC Genomics*. 2019;20(1):255. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5638-9>
23. Gangwar M., Kumar S., Ahmad S. F., Singh A., Agrawal S., Anitta P. L., Kumar A. Identification of genetic variants affecting reproduction traits in Vrindavani cattle. *Mammalian Genome*. 2024;35(1):99–111. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00335-023-10023-2>

24. Silva A. A., Silva D. A., Silva F. F., Costa C. N., Silva H. T., Lopes P. S. et al. GWAS and gene networks for milk-related traits from test-day multiple lactations in Portuguese Holstein cattle. *Journal of Applied Genetics*. 2020;61(3):465–476. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13353-020-00567-3>
25. Ilie D. E., Mizeranschi A. E., Mihali C. V., Neamț R. I., Goilean G. V., Georgescu O. I. et al. Genome-Wide Association Studies for Milk Somatic Cell Score in Romanian Dairy Cattle. *Genes (Basel)*. 2021;12(10):1495. DOI: <https://doi.org/10.3390/genes12101495>
26. Chang T., Xia J., Xu L., Wang X., Zhu B., Zhang L. et al. A genome-wide association study suggests several novel candidate genes for carcass traits in Chinese Simmental beef cattle. *Animal Genetics*. 2018;49(4):312–316. DOI: <https://doi.org/10.1111/age.12667>
27. Saatchi M., Schnabel R. D., Taylor J. F., Garrick D. J. Large-effect pleiotropic or closely linked QTL segregate within and across ten US cattle breeds. *BMC Genomics*. 2014;15(1):442. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-442>
28. Leyva-Corona J. C., Reyna-Granados J. R., Zamorano-Algandar R., Sanchez-Castro M. A., Thomas M. G., Enns R. M. et al. Polymorphisms within the prolactin and growth hormone/insulin-like growth factor-1 functional pathways associated with fertility traits in Holstein cows raised in a hot-humid climate. *Tropical Animal Health and Production*. 2018;50(8):1913–1920. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11250-018-1645-0>
29. Wang J., Li Z. J., Lan X. Y., Hua L. S., Huai Y. T., Huang Y. Z. et al. Two novel SNPs in the coding region of the bovine PRDM16 gene and its associations with growth traits. *Molecular Biology Reports*. 2010;37(1):571–577. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11033-009-9816-8>
30. Ibeagha-Awemu E., Peters S., Akwanji K., Imumorin I. G., Zhao X. High density genome wide genotyping-by-sequencing and association identifies common and low frequency SNPs, and novel candidate genes influencing cow milk traits. *Scientific Reports*. 2016;10(6):31109. DOI: <https://doi.org/10.1038/srep31109>
31. Valente T. S., Baldi F., Sant'Anna A. C., Albuquerque L. G., Paranhos da Costa M. J. Genome-Wide Association Study between Single Nucleotide Polymorphisms and Flight Speed in Nellore Cattle. *PLoS One*. 2016;11(6):e0156956. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156956>
32. Wang X., Wurmser C., Pausch H., Jung S., Reinhardt F., Tetens J. et al. Identification and dissection of four major QTL affecting milk fat content in the German Holstein-Friesian population. *PLoS One*. 2012;7(7):e40711. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040711>
33. Jiang J., Ma L., Prakapenka D., VanRaden P. M., Cole J. B., Da Ya. A Large-Scale Genome-Wide Association Study in U.S. Holstein Cattle. *Frontiers in Genetics*. 2019;10:412. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00412>
34. Wu J., Wu T., Xie X., Niu Q., Zhao Z., Zhu B. et al. Genetic Association Analysis of Copy Number Variations for Meat Quality in Beef Cattle. *Foods*. 2023;12(21):3986. DOI: <https://doi.org/10.3390/foods12213986>
35. Tolleson M. W., Gill C. A., Herring A. D., Riggs P. K., Sawyer J. E., Sanders J. O., Riley D. G. Association of udder traits with single nucleotide polymorphisms in crossbred *Bos indicus*-*Bos taurus* cows. *Journal of Animal Science*. 2017;95(6):2399–2407. DOI: <https://doi.org/10.2527/jas.2017.1475>
36. Jiang J., Liu L., Gao Y., Shi L., Li Ya., Liang W., Sun D. Determination of genetic associations between indels in 11 candidate genes and milk composition traits in Chinese Holstein population. *BMC Genetics*. 2019;20(1):48. DOI: <https://doi.org/10.1186/s12863-019-0751-y>
37. Haque M. A., Alam M. Z., Iqbal A., Lee Yu.-M., Dang Ch.-G., Kim J.-J. Genome-Wide Association Studies for Body Conformation Traits in Korean Holstein Population. *Animals (Basel)*. 2023;13(18):2964. DOI: <https://doi.org/10.3390/ani13182964>
38. Seaton G., Haley C. S., Knott S. A., Kearsey M., Visscher P. M. QTL Express: mapping quantitative trait loci in simple and complex pedigrees. *Visscher Bioinformatics*. 2002;18(2):339–340. DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/18.2.339>
39. Morris C. A., Cullen N. G., Glass B. C., Hyndman D. L., Manley T. R., Hickey Sh. M. et al. Fatty acid synthase effects on bovine adipose fat and milk fat. *Mamm Genome*. 2007;18(1):64–74. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00335-006-0102-y>
40. McGovern S. P., Purfield D. C., Ring S. C., Carthy T. R., Graham D. A., Berry D. P. Candidate genes associated with the heritable humoral response to *Mycobacterium avium* ssp. paratuberculosis in dairy cows have factors in common with gastrointestinal diseases in humans. *Journal of Dairy Science*. 2019;102(5):4249–4263. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2018-15906>
41. Higgins M. G., Fitzsimons C., McClure M. C., McKenna C., Conroy S., Kenny D. A. et al. GWAS and eQTL analysis identifies a SNP associated with both residual feed intake and GFRA2 expression in beef cattle. *Scientific Reports*. 2018;8(1):14301. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32374-6>
42. González-Ruiz S., Strillacci M. G., Durán-Aguilar M., Cantó-Alarcón G. J., Herrera-Rodríguez S. E., Bagnato A. et al. Genome-Wide Association Study in Mexican Holstein Cattle Reveals Novel Quantitative Trait Loci Regions and Confirms Mapped Loci for Resistance to Bovine Tuberculosis. *Animals (Basel)*. 2019;9(9):636. DOI: <https://doi.org/10.3390/ani9090636>
43. Pacheco H. A., da Silva S., Sigdel A., Mak C. K., Galvão K. N., Texeira R. A. et al. Gene Mapping and Gene-Set Analysis for Milk Fever Incidence in Holstein Dairy Cattle. *Frontiers in Genetics*. 2018;9:465. DOI: <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00465>
44. Luo H., Li X., Hu L., Xu W., Chu Q., Liu A. et al. Genomic analyses and biological validation of candidate genes for rectal temperature as an indicator of heat stress in Holstein cattle. *Journal of Dairy Science*. 2021;104(4):4441–4451. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2020-18725>

45. Bouwman A. C., Bovenhuis H., Visker M. H. P. W., van Arendonk J. A. M. Genome-wide association of milk fatty acids in Dutch dairy cattle. BMC Genetics. 2011;11(12):43. DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2156-12-43>

46. Nafikov R. A., Schoonmaker J. P., Korn K. T., Noack K., Garrick D. J., Koehler K. J. et al. Sterol regulatory element binding transcription factor 1 (SREBF1) polymorphism and milk fatty acid composition. Journal of Dairy Science. 2013;96(4):2605–2616. DOI: <https://doi.org/10.3168/jds.2012-6075>

Сведения об авторах

✉ **Недашковский Игорь Сергеевич**, кандидат биол. наук, старший научный сотрудник, зав. отделом национального каталога Национального центра генетических ресурсов с.-х. 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: vijinfo@yandex.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0487-4576>, e-mail: nedashkovsky_is@mail.ru

Контэ Александр Федорович, кандидат 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: vijinfo@yandex.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4877-0883>

Сермягин Александр Александрович, 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» (ВНИИГРЖ), д. 55а, Московское шоссе, г. Пушкин, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация, 196601, e-mail: spbvniigen@mail.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1799-6014>

Кольцов Дмитрий Николаевич, доктор биол. наук, директор, обособленное подразделение Смоленский НИИСХ, ФГБНУ Федеральный научный центр лубяных культур, д. 21, ул. Нахимова, г. Смоленск, Российская Федерация, 214025, e-mail: info.sml@fncl.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3977-8552>

Волкова Валерия Владимировна, кандидат биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории ДНК-технологий в животноводстве, 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: vijinfo@yandex.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2080-0182>

Information about the authors

✉ **Igor S. Nedashkovsky**, PhD in Biological Science, senior researcher, Head of the National Catalog Department of the National Center for Genetic Resources of Farm Animals, 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: vijinfo@yandex.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0487-4576>, e-mail: nedashkovsky_is@mail.ru

Aleksandr F. Konte, PhD in Agricultural Science, senior researcher, the Department of Population Genetics and Genetic Basis 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: vijinfo@yandex.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4877-0883>

Aleksandr A. Sermyagin, PhD in Agricultural Science, director, Russian Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding – Branch of the L. K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry, Moskovskoe Shosse, 55a, Pushkin, St. Petersburg, Russian Federation, 196601, e-mail: spbvniigen@mail.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1799-6014>

Dmitry N. Koltsov, DCs in Biological Science, director, the separate division Smolensk Research Institute of Agriculture, Federal Research Center for Bast Fiber Crops, st. Nakhimova 21, Smolensk, Russian Federation, 214025, e-mail: info.sml@fncl.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3977-8552>

Valeria V. Volkova, PhD in Biological Science, senior researcher, the Laboratory of DNA Technologies in Animal Husbandry, 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: vijinfo@yandex.ru, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2080-0182>

✉ – Для контактов / Corresponding author