

Генетическое разнообразие медоносных пчел Удмуртской Республики: угрозы и перспективы сохранения аборигенной популяции

В. М. Юдин¹✉, А. С. Тронина¹, С. Л. Воробьева¹, Р. А. Ильясов², О. П. Неверова³

¹ Удмуртский государственный аграрный университет, Ижевск, Россия

² Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова Российской академии наук, Москва, Россия

³ Уральский государственный аграрный университет, Екатеринбург, Россия

✉ E-mail: vitaliyiudin@yandex.ru

Аннотация. Цель настоящего исследования – оценка современного состояния генофонда *Apis mellifera mellifera* в Удмуртской Республике для выявления устойчивых к гибридизации очагов и разработки научно обоснованных мер сохранения аборигенной популяции. **Методы.** Проведен молекулярно-генетический анализ 82 пчелиных семей из 8 северных районов Удмуртии. Генотипирование выполнено по митохондриальному локусу COI-COII (идентификация эволюционных линий М и С) и 9 микросателлитным локусам ядерной ДНК. Для оценки структуры популяции, уровня интрогрессии и генного разнообразия использованы программы STRUCTURE, FSTAT, GENEPOP. **Результаты.** Установлен выраженный западно-восточный градиент генетической чистоты: доля аборигенной линии М варьирует от 35,1 % (Глазовский район) до 97,1 % (Кезский район). Были выявлены изолированные очаги чистоты М (Пышкет – 99,0 %, Быдыпи – 99,0 %) в гибридизированных районах, что свидетельствует о ведущей роли антропогенного фактора (практики замены маток) в эрозии генофонда. Локус a113 идентифицирован как высокочувствительный маркер дифференциации (11 аллелей; $G_{ST} = 0,1599$), обнаруживающий уникальные аллели (226 п. н.) в восточных популяциях и их отсутствие в гибридах западных районов. Общее генетическое разнообразие соответствует устойчивым популяциям ($H_T = 0,5244$), но выявлены риски инбредной депрессии в изолятах. **Научная новизна.** Впервые доказан феномен микроизоляции генофонда *A. m. mellifera* в условиях массовой интрогрессии и определена ключевая роль локальных пчеловодческих практик в его сохранении. Валидирован высокополиморфный маркер a113 для мониторинга гибридизации. **Практическая значимость.** Результаты обосновывают необходимость целевой охраны выявленных локальных очагов генетической чистоты через законодательные ограничения оборота завозных маток и разработку программ восстановления деградировавших популяций с использованием материала устойчивых к гибридизации популяций. Внедрение системы генетического мониторинга на основе маркеров COI-COII и a113 позволит оперативно корректировать меры сохранения генофонда.

Ключевые слова: среднерусская порода пчел, молекулярно-генетический анализ, генофонд, гибридизация, локус, аллели, интрогрессия, популяция

Благодарности. Исследования выполнены при поддержке Российского научного фонда, проект № 24-26-00064, а также проекта № 24-16-00179 в рамках которых был осуществлен фрагментный анализ исследуемых особей.

Для цитирования: Юдин В. М., Тронина А. С., Воробьева С. Л., Ильясов Р. А., Неверова О. П. Генетическое разнообразие медоносных пчел Удмуртской Республики: угрозы и перспективы сохранения аборигенной популяции // Аграрный вестник Урала. 2025. Т. 25, № 09. С. 1430–1442. <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2025-25-09-1430-1442>.

Дата поступления статьи: 04.03.2025, **дата рецензирования:** 02.06.2025, **дата принятия:** 04.07.2025.

Genetic diversity of honey bees of the Udmurt Republic: threats and prospects for preserving the native population

V. M. Yudin¹✉, A. S. Tronina¹, S. L. Vorobyeva¹, R. A. Ilyasov², O. P. Neverova³

¹ Udmurt State Agrarian University, Izhevsk, Russia

² Koltzov Institute of Developmental Biology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³ Ural State Agrarian University, Ekaterinburg, Russia

✉ E-mail: vitaliyudin@yandex.ru

Abstract. The purpose is to assess the current state of the *Apis mellifera mellifera* gene pool in the Udmurt Republic to identify foci resistant to hybridization and develop scientifically based measures to preserve the aboriginal population. **Methods.** Molecular genetic analysis of 82 bee colonies from 8 northern districts of Udmurtia was carried out. Genotyping was performed for the mitochondrial locus COI-COII (identification of evolutionary lines M and C) and 9 microsatellite loci of nuclear DNA. The STRUCTURE, FSTAT, GENEPOP programs were used to assess the population structure, the level of introgression and gene diversity. **Results.** A pronounced west-east gradient of genetic purity was established: the proportion of the aboriginal line M varies from 35.1 % (Glazovskiy district) to 97.1 % (Kezskiy district). Isolated foci of M purity (Pyshkets – 99.0 %, Bydypi – 99.0 %) were revealed in the hybridized areas, which indicates the leading role of the anthropogenic factor (queen replacement practice) in the erosion of the gene pool. The a113 locus was identified as a highly sensitive differentiation marker (11 alleles; GST = 0.1599), revealing unique alleles (226 bp) in the eastern populations and their absence in the hybrids of the western regions. The overall genetic diversity corresponds to stable populations (HT = 0.5244), but the risks of inbreeding depression in isolates were revealed. **Scientific novelty.** For the first time, the phenomenon of microisolation of the *A. m. mellifera* gene pool under conditions of mass introgression was proven and the key role of local beekeeping practices in its preservation was determined. The highly polymorphic marker a113 was validated for hybridization monitoring. **Practical significance.** The results substantiate the need for targeted protection of identified local foci of genetic purity through legislative restrictions on the circulation of imported queens and the development of programs for the restoration of degraded populations using material from populations resistant to hybridization. The introduction of a genetic monitoring system based on COI-COII and a113 markers will allow prompt adjustment of gene pool conservation measures.

Keywords: Central Russian bee breed, molecular genetic analysis, gene pool, hybridization, locus, alleles, introgression, population

Acknowledgments. The research was carried out with the support of the Russian Science Foundation, project No. 24-26-00064, as well as project No. 24-16-00179, within the framework of which a fragmentary analysis of the studied individuals was carried out.

For citation: Yudin V. M., Tronina A. S., Vorobyeva S. L., Ilyasov R. A., Neverova O. P. Genetic diversity of honey bees of the Udmurt Republic: threats and prospects for preserving the native population. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2025; 25 (09): 1430–1442. <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2025-25-09-1430-1442>. (In Russ.)

Date of paper submission: 04.03.2025, **date of review:** 02.06.2025, **date of acceptance:** 04.07.2025.

Постановка проблемы (Introduction)

Генетическое разнообразие медоносных пчел (*Apis mellifera*) играет ключевую роль в их адаптации к различным условиям среды, устойчивости к болезням и продуктивности. *Apis mellifera* представлена более чем 30 признанными подвидами (например, *A. m. carnica*, *A. m. ligustica*, *A. m. mellifera*, *A. m. caucasica*), каждый из которых адаптирован к родной среде обитания и обладает уникальным генетическим профилем. Разнообразный генофонд позволяет популяции иметь особей с разной устойчивостью (например, к клещу *Varroa destructor*, ви-

русам, нозематозу, американскому гнильцу). При низком разнообразии болезнь может уничтожить всю популяцию [1–3].

Завоз высокопродуктивных, но не адаптированных к местным условиям пород приводит к массовой гибридизации и потере уникальных локальных генов, что в настоящее время происходит в Европе и России с темной лесной пчелой (*A. m. mellifera*), которую в нашей стране принято обозначать как среднерусскую породу медоносных пчел [4–7]. Исчезновение ее генома происходит в стране повсеместно, в том числе и на территории Удмуртской

Республики. С конца XX века пасеки Удмуртии интенсивно подвергаются завозу нетипичных для региона пород – карника, карпатская породы и гибрид бакфаст. По сегодняшний день разведение этих пород приобретает широкий масштаб, многие пчеловоды перешли с ними на промышленное производство, реализуя не только продукции пчеловодства, но и пчелопакеты, пчелиных маток и еще более распространяя особей указанных пород. Вместе с тем среднерусская порода (местная) становится все менее популярной, учитывая ее высокую ройливость и злобливость в сравнении с вышеуказанными породами.

Многие пчеловоды-любители не видят экономической выгоды или не понимают ценности местной породы, ориентируясь на сиюминутные удобства (менее злобные пчелы). Фокус на медопродуктивности, мягкости нрава, зимостойкости сужает генофонд, игнорируя другие важные адаптивные признаки (устойчивость к болезням, приспособленность к местным условиям).

Способность среднерусской породы пчел переносить длительные (6–7 месяцев) холодные зимы Удмуртии с устойчивыми морозами делает данную породу одной из наиболее приспособленных к условиям региона. Южные пчелы чаще гибнут зимой или выходят сильно ослабленными, помесные пчелы часто теряют зимостойкость среднерусской породы, но и не приобретают в полной мере преимуществ южных пород в условиях Удмуртии, что также приводит к повышенному отходу семей зимой, нестабильной продуктивности. Кроме того, местная порода пчел имеет более высокую резистентность к ряду заболеваний (например, нозематозу) по сравнению с южными породами [8–9].

Среднерусская порода пчел является важнейшим опылителем местной флоры, сформировавшимся в симбиозе с ней. Ее вытеснение может негативно сказаться на воспроизводстве многих дикорастущих и сельскохозяйственных растений [10–12]. Ценный генетический материал данной породы для селекции на зимостойкость и устойчивость является уникальным, его потеря невосполнима. Это стратегический ресурс, который необходимо беречь и восстанавливать.

Генетическое разнообразие медоносных пчел – это ключевой элемент их выживания как вида в условиях глобальных угроз. Его потеря ведет к ослаблению семей, повышению их уязвимости, снижению продуктивности и в конечном счете угрожает экосистемным услугам опыления, которые пчелы обеспечивают [13–14]. Сохранение генетического разнообразия и управление им через защиту местных популяций, ответственное пчеловодство и научно обоснованную селекцию – это важнейшая задача для науки, пчеловодов и общества в целом.

Проблема генотипа медоносных пчел Удмуртии имеет массовый характер и обусловлена отсутствием контроля и регламента ввоза пчел других пород на территорию республики, отсутствием среди населения и пчеловодов понимания важности сохранения биоразнообразия видов живых существ, а также отсутствие необходимого материала аборигенной пчелы, позволяющего свободно разводить пчел в регионе.

Изучение генофонда медоносных пчел Удмуртской Республики ранее производилось в 2011–2012 годах, где было выявлено, что порядка 80 % исследуемых пчелиных семей подвержено метизации, при этом наибольшая чистота генома была обнаружена в северной части региона. Однако данные исследования были фрагментарными и с течением времени могли подвергнуться существенным изменениям в связи с активным завозом южных пород пчел в последнее десятилетие.

В связи с отсутствием данных о современном состоянии генофонда медоносных пчел на территории региона цель исследований, представленных в материалах данной статьи, – произвести поиск генома среднерусской (темной лесной) пчелы (*A. m. mellifera*) на территории северных районов Удмуртской Республики.

Методология и методы исследования (Methods)

Работа включала исследования пчелиных семей в восьми муниципальных районах Удмуртии (Балезинский, Глазовский, Дебесский, Игринский, Кезский, Красногорский, Юкаменский, Ярский). Для сбора материала в каждый район совершали экспедицию, в ходе которой на 45 частных пасеках (расположенных в лесах, на приусадебных участках и в полях) отбирали пчел для молекулярно-генетического анализа.

Из 82 обследованных пчелиных семей брали пробы по 20 рабочих особей. Отобранных пчел фиксировали в 96-процентном этаноле и хранили при –20 °С. ДНК выделяли из грудных мышц в лаборатории нейробиологии ИБР РАН им. Н. К. Колцова, используя набор ДНК-ЭКСТРАН-2 (протокол СИНТОЛ, Москва).

Для оценки структуры популяции и интрогрессии генома все 82 семьи генотипировали по митохондриальному локусу COI-COII и девяти микросателлитным локусам ядерной ДНК (ap243, 4a110, a24, a8, a43, a113, a88, ap049, a28). Качество и количество выделенной тотальной ДНК (около 500 нг) анализировали на спектрофотометре NanoDrop 1000 (Thermo, США). Амплификация выполнялась в термоциклере BIO-RAD T100 (США) в 15 мкл общего объема смеси по протоколу СИЛЕКС (Москва) (www.sileks.com/ru). Фрагментный и секвенционный анализ продуктов ПЦР выполняли на автоматическом секвенаторе НАНОФОР (Россия) по протоколу СИНТОЛ (Москва). В результате про-

веденной работы для 10 локусов было обнаружено 54 аллелей со средним числом 5 аллелей на каждый локус. Размеры аллелей распределялись от 97 п. н. до 1016 п. н.: по локусу ar243 – 5 аллелей, по локусу 4a110 – 3 аллели, по локусу a24 – 3 аллели, по локусу a8 – 7 аллелей, по локусу a43 – 3 аллели, по локусу a113 – 11 аллелей, по локусу a88 – 4 аллели, по локусу ar049 – 4 аллели, по локусу a28 – 5 аллелей.

Анализ полиморфизма ДНК проводили с помощью набора специализированных программ

(CHROMAS 1.45, MEGA 6.0, DNASTAR 5.05, FSTAT 2.9.3.2, GENEPOP 4.2.2, POPULATIONS 1.2.28, STRUCTURE 2.3.4, STATISTICA 8.0, STATGRAFICS Plus 3.0).

Уровень интрогрессии «южных» генов по митохондриальному геному рассчитывался на основе наблюдаемых частот фрагментов межгенного локуса COI-COII мтДНК PQQQ, PQQ (*A. m. mellifera*, эволюционная ветвь M) и Q (*A. m. carpatica* и *A. m. caucasia*, эволюционная ветвь C) [15].

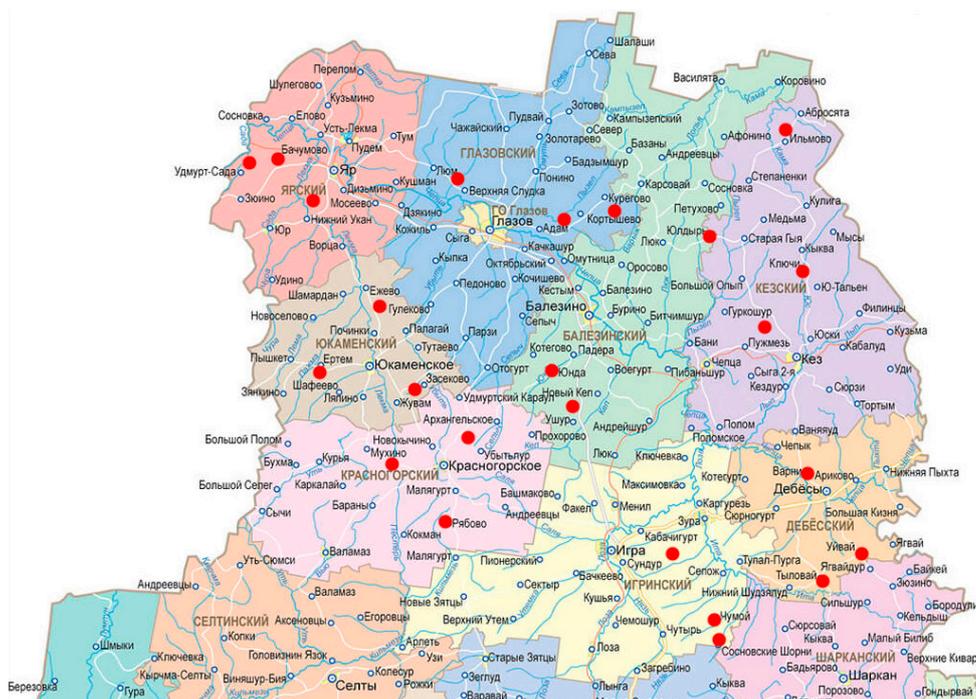


Рис. 1. Расположение исследуемых пчел в ключевых районах Удмуртской Республики

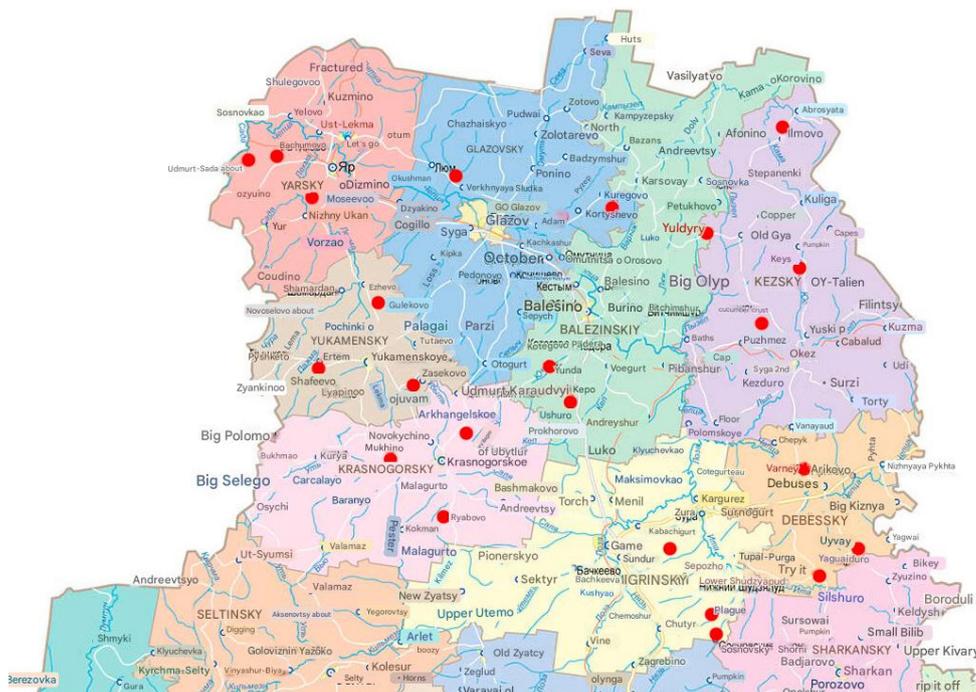


Fig. 1. Location of the studied apiaries in key areas of the Udmurt Republic

Результаты (Results)

Протяженность территории Удмуртской Республики с севера на юг составляет 297,5 км, с запада на восток – 200 км. Ландшафт региона представляет собой сочетание возвышенностей и низменностей с неравномерным распределением населения. Северные районы Удмуртской Республики составляют 34,8 % от общей площади региона и характеризуются меньшей плотностью населения с холмистым ландшафтом и с большим количеством хвойных лесов, что является естественным препятствием самостоятельному расселению и метизации пчел. В этой связи именно северные районы были выбраны в качестве ключевых для поиска сохранившегося генофонда темной лесной пчелы (рис. 1).

Для проведения исследований были отобраны по три пасеки в каждом исследуемом районе, экспедиции проводились с выездами в указанные населенные пункты для отбора проб пчел и анкетирования пчеловодов. Согласно проведенному анкетированию, 34,0 % пчеловодов занимаются содержанием небольших пасек до 10 пчелосемей, при этом почти половина пасек (44,8 %) основана

до 1990 года, 24,2 % – в 90-х годах, 31,0 % – после 2000 года. В результате экспедиций было отобрано следующее количество проб пчел (таблица 1).

Генетический анализ популяций медоносных пчел (*Apis mellifera*) в муниципальных районах Удмуртской Республики выявил выраженную пространственную неоднородность в распределении эволюционных линий. Распределение на эволюционные ветви осуществилось на основании генотипирования локусов мт ДНК (локус COI-COII) и 9 микросателлитных локусов, где вариант Q межгенного локуса COI-COII мтДНК указывает на материнское происхождение от южных подвидов (*A. m. caucasica*, *A. m. carnica*, *A. m. carpatica*, *A. m. ligustica*), а варианты PQQ и PQQQ – от темной лесной пчелы (*A. m. mellifera*) [16–17]. При этом варианты PQ, PQQQQ и PQQQQQ, описанные для других популяций *A. m. mellifera* в Европе, в изученных выборках из Удмуртской Республики отсутствовали [18–20]. Данные демонстрируют четкий градиент доли генов аборигенной среднерусской пчелы (*A. m. mellifera*, линии M) от западных к восточным районам (рис. 2).

Таблица 1
Количество отобранных проб
в муниципальных районах Удмуртии

Муниципальный район	Населенный пункт	Число семей	Общее число проб
Балезинский	д. Юлдырь	5	11
	д. Юнда	3	
	д. Быдыпи	3	
Глазовский	д. Пышкец	3	9
	д. Долгуево	3	
	д. Мартыково	3	
Дебесский	д. Уйвай	10	16
	д. Тыловай	3	
	д. Варни	3	
Игринский	д. Сосновские Шорни	4	10
	с. Чумой	3	
	д. Сеп	3	
Кезский	д. Гонка	3	9
	поч. Пажман	3	
	д. Ключи	3	
Красногорский	д. Новый Качкашур	3	9
	д. Рябово	3	
	д. Ботаниха	3	
Юкаменский	д. Коркан	3	9
	д. Муллино	3	
	д. Верх-Уни	3	
Ярский	с. Сады	3	9
	д. Шобокково	3	
	д. Бачумово	3	

Table 1
Number of samples taken
in municipal districts of Udmurtia

Municipal district	Settlement	Number of bee colonies	Total number of samples
Balezinskiy	v. Yuldyr'	5	11
	v. Yunda	3	
	v. Bydypi	3	
Glazovskiy	v. Pyshkets	3	9
	v. Dolguevo	3	
	v. Martykovo	3	
Debesskiy	v. Uyvay	10	16
	v. Tylovay	3	
	v. Varni	3	
Igrinskiy	v. Sosnovskie Shorni	4	10
	v. Chumoy	3	
	v. Sep	3	
Kezskiy	v. Gonka	3	9
	poch. Pazhman	3	
	v. Klyuchi	3	
Krasnogorskiy	v. Novyy Kachkashur	3	9
	v. Ryabovo	3	
	v. Botanikha	3	
Yukamenskiy	v. Korkan	3	9
	v. Mullino	3	
	v. Verkh-Uni	3	
Yarskiy	v. Sady	3	9
	v. Shobokovo	3	
	v. Bachumovo	3	

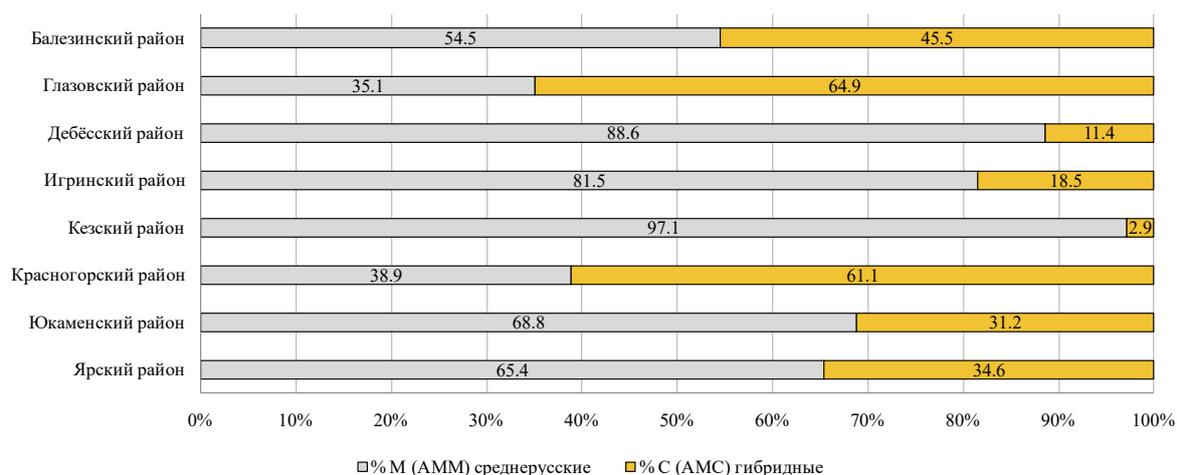


Рис. 2. Распределение генов эволюционных ветвей М и С по муниципальным районам Удмуртской Республики

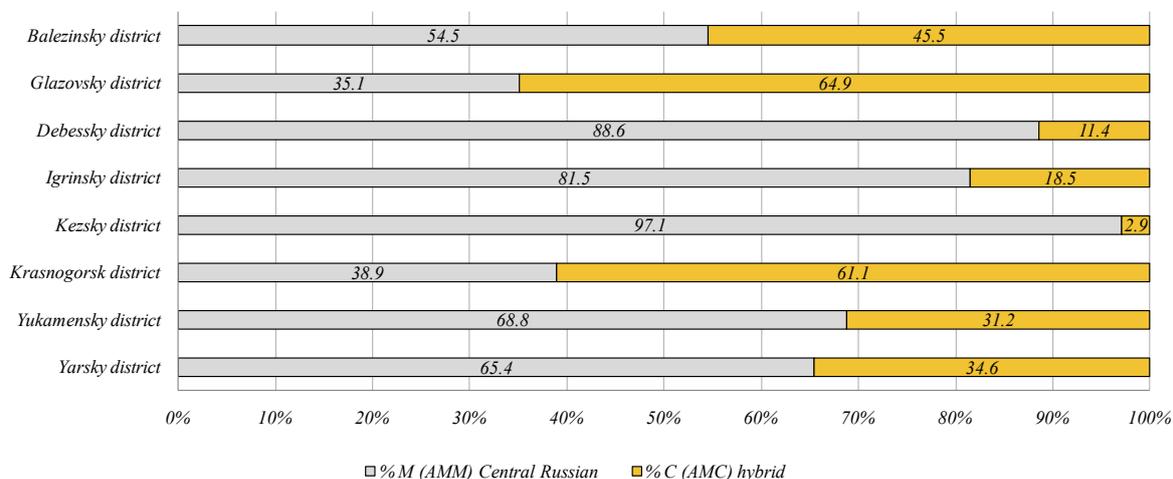


Fig. 2. Distribution of genes of evolutionary branches M and C in the municipal regions of the Udmurt Republic

В западных районах наблюдается доминирование генотипа М. Максимальная концентрация зафиксирована в Кезском районе (97,1 %), что позволяет рассматривать его как потенциальный эталонный район сохранения генетической чистоты *A. m. mellifera*. Высокие показатели также характерны для Дебесского (88,6 %) и Игринского (81,5 %) районов. Эти территории формируют западный кластер с минимальной интрогрессией генов южных подвидов (*A. m. carpatica* и *A. m. caucasia*, объединенных в линию С).

По мере смещения к востоку доля линии М закономерно снижается при одновременном росте доли гибридных генотипов (линия С). В Юкаменском (68,8 % М) и Ярском (65,4 % М) районах фиксируется умеренный уровень гибридизации. Балезинский район (54,5 % М) представляет собой переходную зону, где доли обеих линий близки к равновесию.

Западные районы характеризуются преобладанием генов линии С. В Красногорском районе доля линии М составляет лишь 38,9 %, а в Глазовском – минимальная по республике (35,1 %). Здесь

гибридные особи (64,9 % и 61,1 % соответственно) формируют основу популяции.

Обнаруженный градиент (от > 97 % М на востоке до < 36 % М на западе) коррелирует с географическим положением и, вероятно, обусловлен комплексом факторов. Исторически восточные районы являются зоной традиционного колодного пчеловодства с ограниченным завозом неродных пород. Суровые климатические условия этой территории также благоприятствуют сохранению зимостойкой *A. m. mellifera*. В западных районах, напротив, активная пчеловодческая деятельность сопровождалась массовым ввозом и заменой маток южными породами (карпатской и кавказской), что привело к интенсивной гибридизации и эрозии аборигенного генофонда.

Полученные результаты имеют большое значение для сохранения генетических ресурсов *A. m. mellifera* – ценнейшего отечественного генотипа, адаптированного к условиям северных регионов. Восточные районы Удмуртии (Кезский, Дебесский, Игринский) имеют максимальную

генетическую чистоту пчел в качестве базы для дальнейшего распространения ценного генофонда. Умеренно гибридные центральные и северные районы (Балезинский, Юкаменский, Ярский) могут служить буферными зонами. Западные районы (Глазовский, Красногорский) представляют зону риска полной утраты аборигенного генофонда и требуют разработки программ по возможному восстановлению местной популяции на основе материала из восточных резерватов. Удмуртская

Республика, обладающая уникальными восточно-уральскими популяциями *A. m. mellifera*, играет ключевую роль в сохранении этого подвида в европейской части России.

Генетический анализ на уровне населенных пунктов Удмуртской Республики подтверждает общий восточно-западный градиент доли генов аборигенной среднерусской пчелы (*A. m. mellifera*, линия М), выявленный на районном уровне, но демонстрирует существенную внутрирайонную неоднородность (рис. 3).

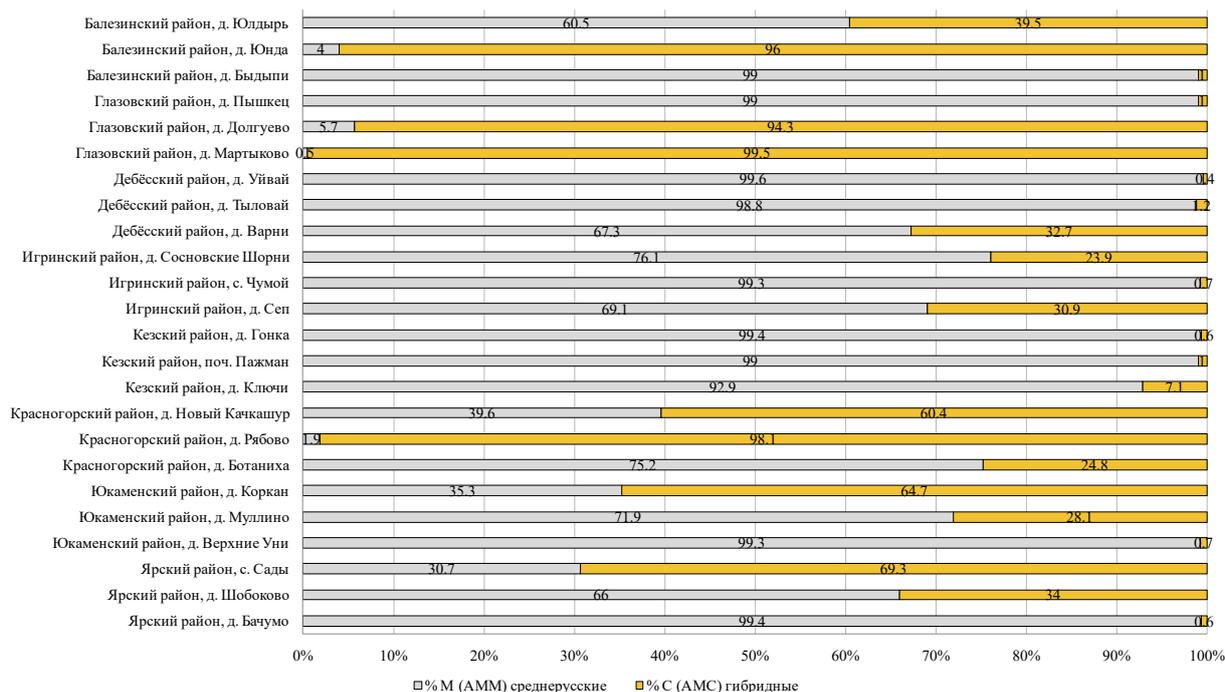


Рис. 3. Структурный анализ генов в популяции темной лесной пчелы Удмуртской республики

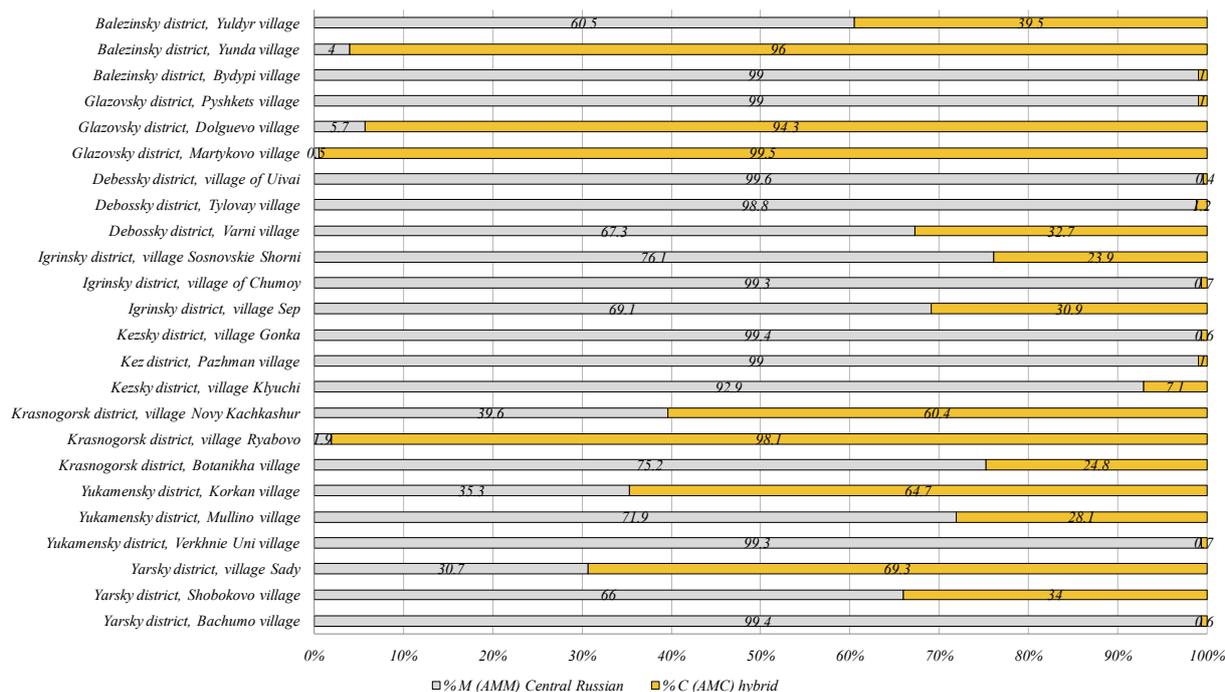


Fig. 3. Structural analysis of genes in the population of dark forest bees of the Udmurt Republic

Восточные районы сохраняют высокую концентрацию *A. m. mellifera*, но с внутрирайонными вариациями. В Кезском районе деревни Гонка (99,4 % М), Пажман (99,0 % М) и Ключи (92,9 % М) подтверждают статус эталонных резерватов. Дебесский район демонстрирует контраст: Уйвай (99,6 % М) и Тыловой (98,8 % М) сохраняют чистоту линии М, тогда как Варни (67,3 % М) показывает умеренную гибридизацию. Игринский район также вариабелен: Чумой (99,3 % М) выделяется как очаг чистоты, тогда как Сосновские Шорни (76,1 % М) и Сеп (69,1 % М) отражают усиление интрогрессии.

Ключевым открытием является обнаружение изолированных очагов чистоты М в западных районах, ранее характеризовавшихся доминированием гибридов. В Глазовском районе выявлен резкий контраст: Пышкец (99,0 % М) представляет исключительный локальный резерват, тогда как Долгуево (94,3 % С) и Мартыково (99,5 % С) полностью гибридизованы. Аналогично в Юкаменском районе деревня Верхние Уни (99,3 % М) формирует остров чистоты на фоне Коркана (64,7 % С) и Муллино (28,1 % С). Красногорский район демонстрирует противоположные значения: Ботаниха (75,2 % М) сохраняет значительную долю аборигенного генофонда, тогда как Новый Качкашур (60,4 % С) и Рябово (98,1 % С) почти полностью гибридизованы. Ярский район подчеркивает эту тенденцию: Бачумово (99,4 % М) и Шобоково (34,0 % С) существуют в пределах одной административной единицы.

Балезинский район иллюстрирует крайнюю степень локализации процессов гибридизации линий: деревня Быдыпи (99,0 % М) сохраняет эталонную чистоту, тогда как Юнда (96,0 % С) и Юлдырь (39,5 % С) подверглись интенсивной интрогрессии. Общий средний показатель по выборке (66,2 % М) маскирует экстремальную вариабельность на микроуровне.

Распределение линий М и С определяется не столько географией, сколько локальными пчеловодческими практиками. Обнаруженные очаги чистоты М (Пышкец, Верхние Уни, Быдыпи, Пажман) даже в «гибридных» районах свидетельствуют о возможности сохранения аборигенного генофонда при строгой изоляции пасек. Стратегия сохранения *A. m. mellifera* должна фокусироваться на идентификации и охране таких изолированных пасек, а не только на районировании. Данные подтверждают, что антропогенный фактор (массовая замена маток) является доминирующим драйвером гибридизации, что позволяет управлять процессом через регулирование пчеловодческой деятельности.

С целью поиска ДНК-маркеров, информативных для оценки породной принадлежности пчел, был проведен анализ вариабельности микросателлитных локусов с 82 образцов пчел, полученных с пасек Удмуртской Республики.

На основе анализа мтДНК было сформировано три выборки: западный, восточный и северо-центральный кластер (группа районов) (согласно данным распределения межгенного локуса COI-SOP мтДНК). Каждый из 9 локусов яДНК (ар243, 4a110, a24, a8, a43, a113, a88, ар049, a28) оказался полиморфным.

Для локуса ар243 зарегистрировано 5 аллелей размером от 255 до 274 п. н., где аллель размером 255 п. н. регистрировалась во всем особях и размером 262 п. н. встречалась во 87,5 % случаев, уровень ожидаемой гетерозиготности составил 0,58. Для локуса 4a110 выявлено 3 аллели размером от 157 до 165 п. н., среди которых преобладала аллель размером 157 п. н., встречаясь повсеместно, несколько реже встречаемость аллели размером 161 п. н. (37,5 %), ожидаемая гетерозиготность равна 0,52. Для локуса a24 было обнаружено 3 аллели, одна из которых размером в 97 п. н. встречалась в 100 % случаев, 105 п. н. – 95,8 %, 107 п. н. – 70,8 %, ожидаемый уровень гетерозиготности равен 0,6. В локусе a8 было обнаружено 7 аллелей, где вариант в 160 п. н. встречался в 100 % случаев, а остальные (168–178 п. н.) варьировали в пределах 8,3–50,0 %, ожидаемая гетерозиготность при этом составила 0,58. Локус a43 представлен тремя вариантами аллели размером от 128 до 142 п. н., где аллель в 128 п. н. также встречается в каждом исследованном случае, 140 п. н. – в 95,8 % случаях, 142 п. н. – в 4,2 %, ожидаемая гетерозиготность равна 0,51. Локус a88 представлен четырьмя вариантами аллелей, размер в пределах 138–149 п. н., встречается при этом в каждом случае вариант размера 141 п. н. Ожидаемая гетерозиготность составляет 0,48. Для локуса ар049 выявлено также 4 аллели размером от 126 до 135 п. н., среди которых преобладал аллель размером 132 п. н. (95,3 %), ожидаемое разнообразие при этом составило 0,54. В локусе a28 обнаружено 5 аллелей размером от 133 до 148 п. н., уровень ожидаемой гетерозиготности составил 0,43. В локусе a113 выявлено наибольшее количество аллелей – 11 размером от 202 до 236 п. н., среди которых преобладала аллель размером 214 п. н. (54,2 %), несколько реже встречались аллели размером 202, 222 и 228 п. н. – по 16,7 %. Ожидаемая гетерозиготность составила 0,53, средняя ожидаемая гетерозиготность – 0,53.

При сравнении генетического разнообразия по различным микросателлитным локусам между медоносными пчелами разного происхождения было отмечено, что для всех пасек наибольшее генетическое разнообразие выявлено по локусам a8 и a113 (зарегистрировано 7 и 11 аллелей соответственно). При этом по данным локусам спектр выявленных аллелей частично перекрывался у разных выделенных кластеров, но аллели, часто встречающиеся в одних районах, были редкими у другой

породы. Например, по локусу a8 аллель размером 160 п. н. встречалась в каждом районе и каждой пасеке, однако преобладала он у пчел западного кластера (41,6 %), тогда как у восточного и северо-центрального она составляла 22,2 % и 35,4 % соответственно. Также необходимо отметить, что у особей северо-центрального кластера (умеренно гибридизированных, согласно мтДНК) полностью отсутствовали аллели размером 174 и 178 п. н., при этом имелись у западного кластера районов (1,16 % и 0,34 % соответственно) и северо-центральных (1,16 % обеих аллелей).

Аллели локуса a113 имели наибольшее количество аллелей (11), при этом хотелось бы отметить, что есть аллели, встречающиеся лишь в рамках определенного выделенного нами ранее кластера. Так, например, аллели размерами в 232, 234 и 236 п. н. не встречаются в гибридных пчелиных семьях западного кластера районов (Глазовский и Красногорский), но имеются в северо-центральном и восточном кластерах, а вариант аллели размером 226 п. н. встречается в лишь в восточном кластере районов. Наличие уникальных аллелей (226 п. н. в восточном кластере) и специфическое отсутствие аллелей 232/234/236 п. н. в гибридных семьях западного кластера свидетельствуют об ограниченном потоке генов между этими группами и подчеркивают ценность локуса a113 как высокополиморфного маркера для изучения популяционной структуры.

Между исследованными микросателлитными локусами наблюдались различия в уровне полиморфизма и степени межпородной варибельности. Наиболее высокий уровень генного разнообразия был характерен для локусов a8 и a113, наименьший – для локусов 4a110, a24 и a43 (по 3 варианта аллелей в каждом). На основании изучения девяти

микросателлитных локусов установлено, что популяции медоносных пчел (*Apis mellifera*) в северных районах Удмуртской Республики характеризуются сохранным общепопуляционным генетическим разнообразием со средним значением тотальной гетерозиготности ($H_T = 0,5244$). Этот показатель соответствует типичному уровню для устойчивых популяций данного вида. Наибольшее генетическое разнообразие зафиксировано для локуса a24 ($H_T = 0,6021$), тогда как минимальное – для локуса a28 ($H_T = 0,4346$), что указывает на неравномерное распределение генетической варибельности по геному (таблица 2).

Среднее внутривидовое разнообразие ($H_S = 0,4773$) оказалось на 9 % ниже общего, что отражает накопление межрайонных генетических различий. Наиболее выраженная разница между H_T и H_S наблюдалась для локусов a28 (17,5 %) и a113 (16 %), что свидетельствует о существенной подразделенности популяции по этим маркерам. В противоположность этому локус a24 продемонстрировал минимальный разрыв (2,4 %) между общим и внутривидовым разнообразием.

Расчет коэффициента генной дифференциации (G_{ST}) выявил умеренный уровень различий между исследованными пасеками в среднем по всем локусам ($G_{ST} = 0,093$). Однако обнаружены значительные межлокусные контрасты: тогда как a24 показал крайне низкую дифференциацию ($G_{ST} = 0,0244$), предполагающую активный обмен генами между пасеками, локусы a28 ($G_{ST} = 0,1749$) и a113 ($G_{ST} = 0,1599$) продемонстрировали сильную дифференциацию, характерную для изолированных субпопуляций. Такая изоляция может объясняться географическими барьерами, антропогенными факторами или предпочтением местных пород пчел.

Таблица 2
Уровень генного разнообразия и коэффициент генной дифференциации между изученными выборками пасек северных районов Удмуртской Республики

Локусы	H_T	H_S	G_{ST}
ap243	0,5772	0,5513	0,0449
4a110	0,5169	0,4675	0,0956
a24	0,6021	0,5874	0,0244
a8	0,5719	0,5242	0,0834
a43	0,4964	0,4615	0,0703
a113	0,5178	0,4350	0,1599
a88	0,4672	0,4248	0,0908
ap049	0,5355	0,4855	0,0934
a28	0,4346	0,3586	0,1749
Суммарно	0,5244	0,4773	0,0930

Примечание. H_T – тотальное генное разнообразие; H_S – среднее внутривидовое (внутрипородное) разнообразие; G_{ST} – коэффициент генной дифференциации между выборками пчел разных районов региона.

Table 2
Level of gene diversity and coefficient of gene differentiation between the studied samples of apiaries of the northern regions of the Udmurt Republic

Loci	H_T	H_S	G_{ST}
ap243	0.5772	0.5513	0.0449
4a110	0.5169	0.4675	0.0956
a24	0.6021	0.5874	0.0244
a8	0.5719	0.5242	0.0834
a43	0.4964	0.4615	0.0703
a113	0.5178	0.4350	0.1599
a88	0.4672	0.4248	0.0908
ap049	0.5355	0.4855	0.0934
a28	0.4346	0.3586	0.1749
In total	0.5244	0.4773	0.0930

Note. H_T – total gene diversity; H_S – average intrapopulation (intra-breed) diversity; G_{ST} – coefficient of gene differentiation between samples of bees from different areas of the region.

Локусы a28 и a113, проявляющие аномально высокую дифференциацию, требуют особого внимания в качестве маркеров генетической фрагментации. Для районов со сниженным внутривидовым разнообразием, особенно выраженным для a28 в Ярском и Бalezинском районах, рекомендовано внедрение программ контролируемого скрещивания для предотвращения инбредной депрессии. Параллельно следует разработать меры по созданию «генетических коридоров» между изолированными пасаками и ограничить замену аборигенных пчел импортными породами.

Несмотря на удовлетворительный уровень общего генетического разнообразия, выявленная пространственная неоднородность подчеркивает необходимость разработки региональной стратегии сохранения генофонда медоносной пчелы. Перспективным направлением дальнейших исследований является изучение влияния ландшафтной структуры и хозяйственных практик на генетический обмен между пасаками.

Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)

Настоящее исследование устанавливает антропогенный фактор как доминирующий драйвер генетической эрозии *A. m. mellifera*, превосходящий влияние географических барьеров. Выявленный феномен микроизоляции генофонда – сохранение локальных очагов чистоты линии М (Пышкец, Быдыпи) в административных районах с > 60 % гибридизации – свидетельствует о принципиальной возможности поддержания аборигенных аллелей даже в условиях массовой интродукции. Этот парадокс объясняется строгой изоляцией пасек и отказом от практики замены маток, что подтверждает гипотезу об обратимости процессов гибридизации при регулировании пчеловодческих практик.

Ключевое методологическое значение имеет идентификация локуса a113 как высокочувствительного индикатора популяционной дифференциации. Уникальное распределение его аллелей (226 п. н. эксклюзивно в восточном кластере, системное отсутствие 232–236 п. н. в гибридах запада региона) не только отражает ограниченный генный поток, но и позволяет идентифицировать аборигенные гено-

типы при скрининге. Данный маркер превосходит традиционные мтДНК-анализы в детекции ранних стадий интродукции.

Полученные результаты диктуют необходимость пересмотра стратегий сохранения генофонда. Вместо акцента на крупные резерваты приоритет должен сместиться в сторону охраны выявленных локальных очагов генетической чистоты (таких как Пышкец или Быдыпи) через введение строгих ограничений на оборот неродных маток в этих локалитетах. Особое значение приобретает разработка нормативной базы, регламентирующей импорт южных пород в ключевых районах с высокой сохранностью аборигенного генофонда, прежде всего в Кезском и Дебесском районах. Параллельно для деградировавших популяций (например, в Глазовском районе) требуются научно обоснованные программы восстановления на основе контролируемой интродукции маток из восточных популяций-доноров.

На фундаментальном уровне анализ динамики гетерозиготности ($H_T = 0,5244$; $G_{ST} = 0,093$) подтверждает сохранение общего адаптивного потенциала, однако нарастающая подразделенность популяции создает серьезные риски инбредной депрессии в изолированных группах, особенно в Бalezинском районе. При этом исследование демонстрирует, что традиционные климатические адаптации *A. m. mellifera* перестают быть гарантией устойчивости генофонда под доминирующим антропогенным влиянием. Ключевым условием эффективности любых природоохранных мер станет обязательная интеграция системы генетического мониторинга, основанного на применении высокочувствительных маркеров (COI-COII мтДНК и локус a113), в механизмы регулирования пчеловодческой деятельности на региональном уровне.

Удмуртская Республика представляет уникальную модель для разработки превентивных стратегий сохранения подвида в условиях глобальной гибридизации медоносных пчел. Дальнейшие исследования должны сфокусироваться на количественной оценке влияния социально-экономических факторов (доступность местных маток, экономические стимулы) на генетическую целостность популяций.

Библиографический список

1. Бородачев А. В., Савицкая О. Н., Кривцов Н. И. Генетические ресурсы среднерусской породы медоносных пчел *Apis mellifera mellifera* L. // Сельскохозяйственная биология. 2020. Т. 55, № 6. С. 1093–1105. DOI: 10.15389/agrobiology.2020.6.1093rus.
2. Петров Д. С., Сидорова А. В. Оценка генетического разнообразия среднерусской породы пчел по микросателлитным маркерам // Генетика и разведение животных. 2021. № 3. С. 45–52. DOI: 10.24411/9999-0001-2021-10003.
3. Кривцов Н. И., Савицкая О. Н., Бородачев А. В. Сохранение и рациональное использование генофонда среднерусской породы пчел // Достижения науки и техники АПК. 2019. Т. 33, № 11. С. 65–69. DOI: 10.24411/0235-2451-2019-11115.

4. Oleksa A., Chybicki I., Tofilski A., Burczyk J. Nuclear and mitochondrial patterns of introgression into native dark bees (*Apis mellifera mellifera*) in Poland // *Journal of Apicultural Research*. 2021. Vol. 60, No. 3. Pp. 497–511. DOI: 10.1080/00218839.2020.1808652.
5. Поскряков А. В., Ильясов Р. А., Николенко А. Г. Генетическая дифференциация популяций темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera* L. в России и Европе // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020. Т. 24, № 7. С. 722–731. DOI: 10.18699/VJ20.661.
6. Chen C., Liu Z., Pan Q., Chen X., Wang H., Guo H., Liu S., Lu H., Tian S., Li R., Shi W. Genomic analyses reveal demographic history and temperate adaptation of the newly discovered honey bee subspecies *Apis mellifera sinisxinyuan* n. ssp // *Molecular Biology and Evolution*. 2023. Vol. 40, No. 2. Article number msad038. DOI: 10.1093/molbev/msad038.
7. Саттаров В. Н., Николенко А. Г. Анализ полиморфизма локуса COI-COII мтДНК у медоносных пчел (*Apis mellifera* L.) Башкортостана // *Пчеловодство*. 2022. № 5. С. 14–16. DOI: 10.24412/0132-6097-2022-5-14-16.
8. Ilyasov R. A., Kosarev M. N., Neal A., Yumaguzhin F. G. Complete mitochondrial genome of dark European honey bee *Apis mellifera mellifera* from the Southern Urals // *Mitochondrial DNA Part B*. 2021. Vol. 6, No. 3. Pp. 1173–1175. DOI: 10.1080/23802359.2021.1907803.
9. Брандорф А. З., Шафиков Р. Т., Юмагузин Ф. Г., Ильясов Р. А. Анализ ДНК-диагностики породной принадлежности пчелиных семей заповедника «Шульган-Таш» // *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2021. Т. 22, № 6. С. 746–756. DOI: 10.30766/2072-9081.2021.22.6.746-756.
10. Плотников С. А., Родькина М. В., Середа А. С. Генетическая структура популяций *Apis mellifera mellifera* в условиях антропогенной интрогрессии // *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2020. № 5 (187). С. 106–112. DOI: 10.53083/1996-4277-2020-187-5-106-112.
11. Garnery L., Solignac M., Celebrano G., Cornuet J.-M. A simple test using restricted PCR-amplified mitochondrial DNA to study the genetic structure of *Apis mellifera* L. // *Evolutionary Ecology*. 1993. Vol. 7, No. 1. Pp. 91–98. DOI: 10.1007/BF01237741.
12. Колбина Л. М., Петухова Г. Н. Молекулярно-генетические методы в оценке чистопородности среднерусской породы пчел // *Инновации в пчеловодстве: сборник научных трудов по материалам международной конференции*. Нижний Новгород, 2022. С. 78–83.
13. Муратова А. И., Поскряков А. В. Анализ микросателлитных локусов у пчел (*Apis mellifera mellifera* L.) Татарстана // *Биотехнологические и молекулярно-генетические методы в сохранении биоразнообразия: тезисы докладов Всероссийской научно-практической конференции*. Казань, 2023. С. 56–58.
14. Hassani A. K., Sefc K. M., Herniou E. A., Haddad N., Adjlane N., Engel M. S., Packer L. Conservation of honey bee *Apis mellifera* L. // *Animals*. 2023. Vol. 13, No. 23. Article number 3683. DOI: 10.3390/ani13233683.
15. Ильясов Р. А., Поскряков А. В., Николенко А. Г. Популяционно-генетический анализ *Apis mellifera mellifera* L. на Урале с использованием микросателлитных маркеров // *Генетика*. 2021. Т. 57, № 3. С. 302–310. DOI: 10.31857/S0016675821030060.
16. Henriques D., Browne K. A., Barnett M. W., Parejo M., Kryger P., Freeman T. C., Soland-Reckeweg G., de la Rúa P., Jaffe R. High-density SNP genotyping reveals hybridization among European honey bees (*Apis mellifera*) in the Nearctic // *Ecology and Evolution*. 2022. Vol. 12, No. 3. Article number e8752. DOI: 10.1002/ece3.8752.
17. Лебедева М. П., Федорова Е. А. Применение ПЦР-анализа для идентификации породной принадлежности пчел // *Современные методы генетики в животноводстве: сборник научных трудов по материалам Всероссийской конференции*. Омск, 2023. С. 112–117.
18. Potarov G. S., Kolchenko V. A., Ilinsky Y. Y. Population genomics of *A. m. mellifera* in the context of climate adaptation // *Scientific Reports*. 2022. Vol. 12, No. 1. Article number 15089. DOI: 10.1038/s41598-022-19421-z.
19. Золотарев В. В., Козлова М. А. Использование ISSR-маркеров для оценки генофонда среднерусской пчелы в заповедниках // *Сохранение биоразнообразия: методы и практика: материалы международного симпозиума*. Санкт-Петербург, 2022. С. 89–95.
20. Wallberg A., Glémin S., Webster M. T. Extreme differences in recombination rate between the genomes of a solitary and a social bee // *Molecular Biology and Evolution*. 2023. Vol. 40, No. 9. Article number msad195. DOI: 10.1093/molbev/msad195.

Об авторах:

Виталий Маратович Юдин, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры кормления и разведения сельскохозяйственных животных, Удмуртский государственный аграрный университет, Ижевск, Россия; ORCID 0000-0001-9976-2029, AuthorID 663648. E-mail: vitaliyiudin@yandex.ru

Анастасия Сергеевна Тронина, кандидат сельскохозяйственных наук, старший преподаватель кафедры частного животноводства, Удмуртский государственный аграрный университет, Ижевск, Россия; ORCID 0000-0001-5374-2655, AuthorID 1025632. *E-mail: anststron@mail.ru*

Светлана Леонидовна Воробьева, доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры кормления и разведения сельскохозяйственных животных, Удмуртский государственный аграрный университет, Ижевск, Россия; ORCID 0000-0001-5640-3472, AuthorID 106797. *E-mail: vorobievasveta@mail.ru*

Рустем Абузарович Ильясов, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории нейробиологии развития, Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова Российской академии наук, Москва, Россия; ORCID 000-0003-2445-4739, AuthorID 156929. *E-mail: apismell@mail.ru*

Ольга Петровна Неверова, кандидат биологических наук, доцент, заведующий кафедрой биотехнологии и пищевых продуктов, Уральский государственный аграрный университет, Екатеринбург, Россия; ORCID 0000-0002-2474-2290, AuthorID 393632. *E-mail: kbpp@urgau.ru*

References

1. Borodachev A. V., Savitskaya O. N., Krivtsov N. I. Genetic resources of the dark European honey bee *Apis mellifera mellifera* L. *Agricultural Biology*. 2020; 55 (6): 1093–1105. DOI: 10.15389/agrobiology.2020.6.1093rus. (In Russ.)
2. Ilyasov R. A., Poskryakov A. V., Nikolenko A. G. Population genetic analysis of *Apis mellifera mellifera* L. in the Urals using microsatellite markers. *Russian Journal of Genetics*. 2021; 57 (3): 302–310. DOI: 10.31857/S0016675821030060. (In Russ.)
3. Krivtsov N. I., Savitskaya O. N., Borodachev A. V. Conservation and sustainable use of the gene pool of the dark European honey bee. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2019; 33 (11): 65–69. DOI: 10.24411/0235-2451-2019-11115. (In Russ.)
4. Oleksa A., Chybicki I., Tofilski A., Burczyk J. Nuclear and mitochondrial patterns of introgression into native dark bees (*Apis mellifera mellifera*) in Poland. *Journal of Apicultural Research*. 2021; 60 (3): 497–511. DOI: 10.1080/00218839.2020.1808652.
5. Poskryakov A. V., Ilyasov R. A., Nikolenko A. G. Genetic differentiation of *Apis mellifera mellifera* L. populations in Russia and Europe. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020; 24 (7): 722–731. DOI: 10.18699/VJ20.661. (In Russ.)
6. Chen C., Liu Z., Pan Q., Chen X., Wang H., Guo H., Liu S., Lu H., Tian S., Li R., Shi W. Genomic analyses reveal demographic history and temperate adaptation of the newly discovered honey bee subspecies *Apis mellifera sinixinyuan* n. ssp. *Molecular Biology and Evolution*. 2023; 40 (2): msad038. DOI: 10.1093/molbev/msad038.
7. Sattarov V. N., Nikolenko A. G. Analysis of mtDNA COI-COII locus polymorphism in honey bees (*Apis mellifera* L.) of Bashkortostan. *Beekeeping*. 2022; (5): 14–16. DOI: 10.24412/0132-6097-2022-5-14-16. (In Russ.)
8. Ilyasov R. A., Kosarev M. N., Neal A., Yumaguzhin F. G. Complete mitochondrial genome of dark European honey bee *Apis mellifera mellifera* from the Southern Urals. *Mitochondrial DNA Part B*. 2021; 6 (3): 1173–1175. DOI: 10.1080/23802359.2021.1907803.
9. Brandorf A. Z., Shafikov R. T., Yumaguzhin F. G., Ilyasov R. A. DNA-based diagnostics of the racial affiliation of bee colonies in the “Shulgan-Tash” Nature Reserve. *Agricultural Science of Euro-North-East*. 2021; 22 (6): 746–756. DOI: 10.30766/2072-9081.2021.22.6.746-756. (In Russ.)
10. Plotnikov S. A., Rodkina M. V., Sereda A. S. Genetic structure of *Apis mellifera mellifera* populations under anthropogenic introgression. *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2020; 5: 106–112. DOI: 10.53083/1996-4277-2020-187-5-106-112. (In Russ.)
11. Garnery L., Solignac M., Celebrano G., Cornuet J.-M. A simple test using restricted PCR-amplified mitochondrial DNA to study the genetic structure of *Apis mellifera* L. *Evolutionary Ecology*. 1993; 7 (1): 91–98. DOI: 10.1007/BF01237741.
12. Kolbina L. M., Petukhova G. N. Molecular genetic methods for assessing the purebred status of the dark European honey bee. *Innovations in Beekeeping: collection of scientific papers from the international conference*. Nizhny Novgorod, 2022. Pp. 78–83. (In Russ.)
13. Muratova A. I., Poskryakov A. V. Analysis of microsatellite loci in bees (*Apis mellifera mellifera* L.) of Tatarstan. *Biotechnological and Molecular Genetic Methods in Biodiversity Conservation: abstracts of the all-Russian scientific-practical conference*. Kazan, 2023. Pp. 56–58. (In Russ.)
14. Hassani A. K., Sefc K. M., Herniou E. A., Haddad N., Adjlane N., Engel M. S., Packer L. Conservation of honey bee *Apis mellifera* L. *Animals*. 2023; 13 (23): 3683. DOI: 10.3390/ani13233683.
15. Petrov D. S., Sidorova A. V. Assessment of genetic diversity in the dark European honey bee using microsatellite markers. *Genetics and Animal Breeding*. 2021; 3: 45–52. DOI: 10.24411/9999-0001-2021-10003. (In Russ.)

16. Henriques D., Browne K. A., Barnett M. W., Parejo M., Kryger P., Freeman T. C., Soland-Reckeweg G., de la Rúa P., Jaffe R. High-density SNP genotyping reveals hybridization among European honey bees (*Apis mellifera*) in the Nearctic. *Ecology and Evolution*. 2022; 12 (3): e8752. DOI: 10.1002/ece3.8752.
17. Lebedeva M. P., Fedorova E. A. Application of PCR analysis for identification of bee subspecies. *Modern Methods of Genetics in Animal Husbandry: collection of scientific papers from the all-Russian conference*. Omsk, 2023. Pp. 112–117. (In Russ.)
18. Potapov G. S., Kolchenko V. A., Ilinsky Y. Y. Population genomics of *A. m. mellifera* in the context of climate adaptation. *Scientific Reports*. 2022; 12 (1): 15089. DOI: 10.1038/s41598-022-19421-z.
19. Zolotarev V. V., Kozlova M. A. Use of ISSR markers for assessing the gene pool of the dark European honey bee in nature reserves. *Biodiversity Conservation: Methods and Practice: proceedings of the international symposium*. Saint Petersburg, 2022. Pp. 89–95. (In Russ.)
20. Wallberg A., Glémin S., Webster M. T. Extreme differences in recombination rate between the genomes of a solitary and a social bee. *Molecular Biology and Evolution*. 2023; 40 (9): msad195. DOI: 10.1093/molbev/msad195.

Authors' information

Vitaliy M. Yudin, candidate of agricultural sciences, associate professor of the department of feeding and breeding of farm animals, Udmurt State Agrarian University, Izhevsk, Russia; ORCID 0000-0001-9976-2029, AuthorID 663648. *E-mail: vitaliyudin@yandex.ru*

Anastasiya S. Tronina, candidate of agricultural sciences, senior lecturer of the department of private animal husbandry, Udmurt State Agrarian University, Izhevsk, Russia; ORCID 0000-0001-5374-2655, AuthorID 1025632. *E-mail: anststron@mail.ru*

Svetlana L. Vorobyeva, doctor of agricultural sciences, professor of the department of feeding and breeding of farm animals, Udmurt State Agrarian University, Izhevsk, Russia; ORCID 0000-0001-5640-3472, AuthorID 106797. *E-mail: vorobievsveta@mail.ru*

Rystem A. Ilyasov, doctor of biological sciences, leading researcher at the laboratory of developmental neurobiology, Koltsov Institute of Developmental Biology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia; ORCID 000-0003-2445-4739, AuthorID 156929. *E-mail: apismell@mail.ru*

Olga P. Neverova, candidate of biological sciences, associate professor, head of the department of biotechnology and food products, Ural State Agrarian University, Ekaterinburg, Russia; ORCID 0000-0002-2474-2290, AuthorID 393632. *E-mail: kbpp@urgau.ru*