


Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Мониторинг генетической структуры мезенской породы лошадей по микросателлитам ДНК

Н.В. Вдовина, И.Б. Юрьева 


Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова Уральского отделения Российской академии наук, Архангельск, Россия
 arhsel@mail.ru


Аннотация. Мезенская лошадь (мезенка) – аборигенная порода России. Была выведена методом народной селекции в северных районах Архангельской области. Порода прекрасно приспособлена к условиям Крайнего Севера и обладает рядом ценных хозяйственно-биологических качеств. В настоящее время имеет ограниченный генофонд и разводится в чистоте только в Мезенском районе, где функционируют одна генофондно-племенная ферма и ряд базовых хозяйств, в которых осуществляется селекционно-племенная работа с породой. В связи с малочисленностью популяции мезенских лошадей проблема сохранения ее внутривидового разнообразия очень актуальна. Для определения уровня генетической изменчивости в породе проведен мониторинг ее аллелофонда. Сравнительный анализ генетической структуры породы выполнен по микросателлитам ДНК с периодичностью в 10 лет (2000, 2010 и 2020 гг.). В специализированных лабораториях были исследованы образцы волос 198 лошадей. Установлено, что порода обладает широким генетическим разнообразием по 17 локусам ядерной ДНК. В исследуемые годы аллелофонд популяции включал 128, 139 и 133 аллеля соответственно (при среднем значении 7.53, 8.18 и 7.82 аллеля на локус). Наиболее распространенными в породе являются аллели *AHT4O*, *AHT5N*, *ASB2K*, *ASB23S*, *CA425N*, *HMS1J*, *HMS1M*, *HMS2H*, *HMS3M*, *HMS7L*, *HTG4M*, *HTG6O*, *HTG7K*, *HTG7O*, *LEX3M*. С малой частотой (0.004–0.056) у мезенок было обнаружено 6 редких аллелей, которые не выявлены в популяциях лошадей отечественной селекции. Среднее значение уровня полиморфности (*Ae*) в породе по годам составляет 4.16, 4.21 и 4.06 соответственно. Наивысший его показатель приходится на локус *ASB17* (6.49–6.90–6.76), наименьший – на локусы *HTG6* (1.71–1.66–1.67) и *HMS7* (1.77–1.95–1.77). Незначительный дефицит гетерозиготных генотипов (*Fis* = 0.003) отмечен у мезенских лошадей в 2010 г. В 2000 и 2020 гг. наблюдаемая гетерозиготность (*Ho*) превышает величину ожидаемой (*He*), что указывает на отсутствие внутривидового инбридинга (*Fis* = –0.014 и –0.011 соответственно). Полученные результаты свидетельствуют об эффективности проводимых селекционных мероприятий по сохранению, совершенствованию и поддержанию генетического разнообразия в популяции.

Ключевые слова: мезенская порода лошадей; мониторинг; генетическое разнообразие; микросателлиты ДНК; аллелофонд; генотип.

Для цитирования: Вдовина Н.В., Юрьева И.Б. Мониторинг генетической структуры мезенской породы лошадей по микросателлитам ДНК. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(2):202-207. DOI 10.18699/VJ21.024

Monitoring for the genetic structure of Mezen breed of horses in terms of DNA microsatellites

N.V. Vdovina, I.B. Yuryeva 

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia
 arhsel@mail.ru

Abstract. Mezenskaya horse (Mezenka) is Russia's aboriginal breed. It is a domestic selection in the northern territories of Arkhangelsk region. The breed is perfectly adapted to the conditions of the Far North, and has a number of valuable economic and biological qualities. At present, it has a limited gene pool and is bred only in the Mezenskiy district, where one gene pool-breeding farm is operating and so is a number of basic farms, where selection and breeding activities take place with the breed. Due to a small population of Mezen horses, the challenge of preserving its intra-breed diversity is very urgent. To determine the degree of genetic variability in the Mezen population, the allele-fond was monitored. A comparative analysis of the genetic structure of the breed was done on DNA microsatellites at time-intervals of 10 years (2000, 2010 and 2020). Crista samples of 198 horses were studied in specialized laboratories. It was established that the breed has wide genetic diversity in 17 loci of nuclear DNA. The population's alleles-fond includes from 128, 139, and 133 alleles respectively (with an average value of 7.53, 8.18, and 7.82 alleles per locus). The most common alleles are *AHT4O*, *AHT5N*, *ASB2K*, *ASB23S*, *CA425N*, *HMS1J*, *HMS1M*, *HMS2H*, *HMS3M*, *HMS7L*, *HTG4M*, *HTG6O*, *HTG7K*, *HTG7O* and *LEX3M*. Mezen horses revealed 6 rare, low-frequency (0.004–0.056) alleles not found in the horse populations of domestic selection. The average value of the polymorphic level (*Ae*) in the breed over the years is 4.16, 4.21 and 4.06, respectively. The highest polymorphism is found in locus *ASB17* (6.49–6.90–6.76);

the lowest, in locus *HTG6* (1.71–1.66–1.67) and *HMS7* (1.77–1.95–1.77). A slight deficit of heterozygous genotypes ($F_{is} = 0.003$) was observed in Mezen horses in 2010. In 2000 and 2020, the observed heterozygosity (H_o) exceeds the expected value (H_e), which indicates the absence of intra-population inbreeding ($F_{is} = -0.014$ and -0.011 , respectively). The results obtained testify to the effectiveness of breeding activities carried out to preserve, improve and maintain genetic diversity in the population.

Key words: Mezenskaya breed of horses; monitoring; genetic diversity; microsatellite DNA; allele; genotype.

For citation: Vdovina N.V., Yuryeva I.B. Monitoring for the genetic structure of Mezen breed of horses in terms of DNA microsatellites. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(2):202-207. DOI 10.18699/VJ21.024

Введение

В последнее время сохранению биологического разнообразия уделяется значительное внимание, поскольку «социальная» деятельность человека поставила под угрозу исчезновения многие виды животных. Существенному сокращению подверглись местные породы, несущие в своем геноме ценные приспособительные качества к условиям той местности, где они формировались. Основными причинами сокращения и исчезновения аборигенных пород и популяций являются их неконкурентоспособность с современными заводскими и мировыми породами по продуктивности, а также их малая численность (Fewson, 1979; Simon, Schulte-Coerne, 1979; Lehane Leigh, 1981; Минчев, Джурбинева, 1983; Avon Laurent, 1983). Обеднение генетических ресурсов ведет к резким изменениям генофонда, и в первую очередь к сужению генетической изменчивости (Динамика..., 2004; Моисеева и др., 2006; Генджиева, Сулимова, 2009; Столповский, Захаров-Гезекус, 2017).

Изучение генетических особенностей ряда местных пород лошадей Российской Федерации показало, что на современном этапе своего развития они обладают высоким уровнем генетического разнообразия и имеют характерные для пород аллелофонды. Так, в генотипе лошадей якутской породы для 17 микросателлитных локусов ДНК было идентифицировано 145 аллелей при среднем значении 8.53 аллеля на локус (Калинкова и др., 2015). Значительным аллельным набором (135) обладает популяция кыргызских лошадей (Исакова и др., 2018). У башкирских лошадей в 14 локусах STR (short tandem repeat) было выявлено 130 аллелей, или 9.29 аллеля на локус (Калинкова и др., 2016). Высокими показателями генетического разнообразия отличается популяция забайкальских лошадей: при 116 аллелях в 14 сателлитных локусах ДНК уровень полиморфности (A_e) породы составляет 5.29, а показатель наблюдаемой гетерозиготности (H_o) – 0.786 (Калашников и др., 2017а). Характерная особенность аборигенных пород лошадей – наличие в их генотипе редких и уникальных аллелей, которые не встречаются в заводских породах. Уникальные аллели были идентифицированы в бурятской, хакасской (Калашников и др., 2010), забайкальской (Калашников и др., 2017а), алтайской, башкирской, якутской (Khrabrova, 2015), тувинской (Чысыма и др., 2017) породах лошадей.

Одной из локальных пород лошадей России является мезенская. Ее историческая родина и ареал распространения – Мезенский район, расположенный на северо-востоке Архангельской области. Порода была выведена методом народной селекции и за период своего истори-

ческого формирования прекрасно адаптировалась к суровым природным условиям Крайнего Севера. Мезенская лошадь (мезенка) неприхотлива к условиям кормления и содержания, устойчива к заболеваниям, имеет хорошие нагульные качества и способность сохранять упитанность в течение зимы, обладает универсальной работоспособностью и умением ходить по глубокому снегу и вязкой почве. В XVII–XIX вв. лошади мезенской породы были широко распространены по всей Архангельской губернии. Механизация сельского хозяйства и прекращение государственного планирования коневодства со второй половины XX в. повлекли за собой сокращение в России поголовья аборигенных пород лошадей, в том числе мезенской. К началу 90-х гг. XX столетия порода сохранилась лишь в Мезенском районе.

На современном этапе популяция мезенских лошадей имеет ограниченный генофонд, замкнута и малочисленна (187 кобыл на 01.01.2020). Согласно классификации пород по степени риска, представленной в отчете ФАО (Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН) в 2015 г., она входит в категорию «критический статус» (при показателе количества самок менее 200 голов) (FAO, 2015).

Работа по восстановлению и сохранению генетического разнообразия мезенской лошади ведется с 1993 г. С 1994 г. в районе действует генофондно-племенная ферма, основной целью которой стало сохранение внутривидового разнообразия популяции. Производящий и маточный состав конфермы укомплектован представителями породы из различных населенных пунктов Мезенского района, обладающих определенным генетическим спектром. Один из этапов селекционной работы с породой – это обмен племенным материалом между хозяйствами, выращивающими мезенку, и выявление новых генетических ресурсов породы. Оценка генетической ситуации в популяции, проведенная ранее по полиморфным белкам и группам крови, показала наличие широкого внутривидового разнообразия (Храброва и др., 2005; Юрьева и др., 2005). Однако за последние двадцать лет количество хозяйств и лошадей в Мезенском районе существенно сократилось, в связи с чем племенная работа с породой ведется с использованием небольшого поголовья производителей и маток. Все это, в свою очередь, увеличивает вероятность инбридинга и может привести к утрате отдельных генов и снижению генетической изменчивости в породе.

Цель работы заключалась в проведении мониторинга генетической структуры мезенской породы лошадей по микросателлитным локусам ДНК и определении генетического разнообразия популяции.

Материалы и методы

Материалом для исследований служили генетические сертификаты с результатами тестирования по 17 локусам микросателлитной ДНК лошадей мезенской породы. В обработку были взяты данные по животным, входящим в состав породы на начало 2000 г. ($n = 62$), 2010 г. ($n = 163$) и 2020 г. ($n = 143$). Генотипирование ДНК биологического материала лошадей проводили в лаборатории генетики ФГБНУ «ВНИИ коневодства» и в лаборатории молекулярно-генетической экспертизы ООО «Гордиз» в период с 2007 по 2019 г. ДНК выделяли из волосных луков с использованием реагентов Diatom™ DNA Prep и ExtraGene™ DNA Prep (ООО «Лаборатория Изоген», Москва) и COrDIS SPRINT (ООО «Гордиз», Москва).

Аmplификацию выделенных образцов ДНК осуществляли методом ПЦР с использованием мультиплексных наборов для генотипирования лошадей фирм Stock Marks и COrDIS Reindeer в термоциклере 2720 Thermal Cycler по 17 микросателлитным локусам: *VHL20*, *HTG4*, *AHT4*, *HMS7*, *HTG6*, *AHT5*, *HMS6*, *ASB23*, *ASB2*, *HTG10*, *HTG7*, *HMS3*, *HMS2*, *ASB17*, *LEX3*, *HMS1*, *CA425* (van de Goor et al., 2010). Электрофоретическое разделение продуктов ПЦР выполняли методом капиллярного электрофореза с использованием автоматического генетического анализатора ABI 3130 (Applied Biosystems). Идентификацию результатов проводили с использованием профиля контрольной ДНК и данных международных сравнительных испытаний (Horse Comparison Tests) (van de Goor et al., 2010).

Генетико-популяционный анализ проводили на основе «Метода оценки генетического разнообразия и степени генетического сходства лошадей местных и заводских пород» (Храброва и др., 2011). Были рассчитаны следующие показатели: частоты встречаемости аллелей и генотипов, уровень полиморфности (*Ae*), уровень ожидаемой (*He*) и наблюдаемой (*Ho*) гетерозиготности, индекс фиксации (*Fis*).

Статистический анализ выполняли на ПК PENTIUM-MMX-166 с использованием программного комплекса Excel 7.0.

Результаты и обсуждение

Анализ генетической структуры мезенской породы лошадей по 17 микросателлитным локусам ДНК в динамике показал, что она характеризуется широким аллельным разнообразием. В 2000 г. у мезенок было выявлено 128 аллелей. Лошади, вошедшие в исследование, были рождены в шести населенных пунктах Мезенского района и несли в своем генотипе определенный аллельный набор. Увеличение численности исследуемых животных более чем в два раза и расширение ареала их происхождения до 11 поселений позволило выявить в 2010 г. в генотипе мезенских лошадей 139 аллелей. Новые аллельные варианты были идентифицированы с частотой встречаемости от 0.003 до 0.031. В 2020 г. у исследованных животных было идентифицировано 133 аллеля. Снижение количества аллелей за последнее десятилетие произошло за счет «потери» таких редких ($p < 0.05$) в популяции вариантов, как *AHT4L* и *AHT4N*, *ASB23Q* и *ASB23R*, *CA425O*, *HMS2Y*, *HMS3N* и *HTG6P*. В то же время в 2020 г. было обнаружено

Таблица 1. Аллели, идентифицированные у лошадей мезенской породы ($n = 165$)

Локус	Аллели
<i>AHT4</i>	H, I, J, K, L*, N*, O, P*
<i>AHT5</i>	H*, I*, J, K, L*, M*, N, O, Q*
<i>ASB2</i>	B*, I*, K, M, N, O, P*, Q, U**
<i>ASB17</i>	F, G*, H*, I*, K, L*, M*, N, O, P, Q*, R, S*, T*, X**, Y*
<i>ASB23</i>	G*, I, J, K, L, N**, M, Q*, R*, S, U
<i>CA425</i>	I*, J, K*, L, M, N, O*
<i>HMS1</i>	I, J, K*, L, M, N*
<i>HMS2</i>	H, I, J, K, L, M*, O, R*, Y**
<i>HMS3</i>	I, M, N*, O*, P, Q*, R
<i>HMS6</i>	K, L, M, N, O, P
<i>HMS7</i>	J*, L, M, N, O, Q*
<i>HTG4</i>	K, L, M, N, O, P*, Q*
<i>HTG6</i>	G*, I, J, O, P*
<i>HTG7</i>	K, M, N, O
<i>HTG10</i>	I, K, L*, M, N*, O, P*, Q*, R, S, T*
<i>VHL20</i>	I, J*, M, N, O, P*, Q*, R, S
<i>LEX3</i>	F*, H*, I*, K*, L, M, N, O, P, R**, S**

* Редкие для породы аллели, частота встречаемости менее 0.05.
** Уникальные аллели.

2 новых аллеля (*HTG6G* и *HTG10T*), которые отсутствовали у животных двух предыдущих исследований (табл. 1).

В разрезе локусов минимальное число аллелей отмечено в локусах *HTG6* и *HTG7* (по 4 аллеля во все анализируемые годы), максимальное – в локусе *ASB17* (13 аллелей в 2000 г. и по 16 аллелей в 2010 и 2020 гг). Среднее число выявленных аллелей на один локус по годам составило 7.53, 8.18 и 7.82 соответственно.

Наиболее распространенными в породе являются аллели *AHT4O*, *AHT5N*, *ASB2K*, *ASB23S*, *CA425N*, *HMS1J*, *HMS1M*, *HMS2H*, *HMS3M*, *HMS3R*, *HTG4M*, *HTG7K*, *HTG7O*, *LEX3M*, *VHL20N*. Частота их встречаемости находится в пределах от 0.258 до 0.569. Более 70 % в структуре своих локусов занимают аллели *HMS7L* и *HTG6O*. Частота редких в популяции аллелей варьирует от 0.003 до 0.048. В генотипе мезенских лошадей обнаружено 6 уникальных аллелей, которые не были выявлены ранее у других отечественных пород лошадей и встречаются с малой частотой (от 0.003 до 0.041) (van de Goor et al., 2010). Во все анализируемые годы в аллелофонде мезенок присутствуют уникальные аллели *ASB17X* и *LEX3S*. В 2000 и 2010 гг. был диагностирован аллель *HMS2Y*, а в 2010 и 2020 гг. – аллели *ASB2U*, *ASB23N* и *LEX3R*.

Сравнительный анализ генетической структуры мезенских лошадей по периодам исследования выявил достоверные ($p < 0.001$) различия в частотах встречаемости отдельных аллельных вариантов. В ряде локусов происходило появление новых аллелей, в результате чего частоты аллелей либо увеличивались, либо сокращались. Так, аллели *AHT5J*, *ASB17K*, *CA425I*, *CA425M*, *HMS1L*,

Таблица 2. Генетико-популяционные характеристики мезенской породы лошадей по 17 локусам микросателлитов ДНК в разные годы

Показатель	2000 г.	2010 г.	2020 г.
Исследованное поголовье (<i>n</i>)	62	163	143
Уровень полиморфности (<i>Ae</i>)	4.16	4.21	4.06
Наблюдаемая гетерозиготность (<i>Ho</i>)	0.734	0.729	0.728
Ожидаемая гетерозиготность (<i>He</i>)	0.724	0.731	0.720
Индекс фиксации (<i>Fis</i>)	-0.014	0.003	-0.011

HMS6K, *HTG100*, идентифицированные в 2000 г. с частотой 0.121–0.213, в 2010 г. были распространены в популяции в 1.2 раза реже, а в 2020 г. – в 1.5–2.2 раза. И наоборот, аллели *AHT5K*, *ASB2M*, *ASB17R*, *ASB23I*, *CA425L*, *CA425N*, *HMS1J*, *HMS3M*, *HTG10I* во втором и третьем исследованиях встречаются соответственно в 1.1–1.2 и 1.3–1.5 раза чаще в сравнении с первым. За двадцатилетний период значительно возросла частота типичных аллелей *HTG7O* (с 38.0 до 49.0 %) и *HMS3M* (с 27.5 до 38.7 %), а частота аллелей *HTG7K* и *LEX3M* снизилась на 9.6 и 13.6 % соответственно.

Достоверная разница ($p < 0.05$) между исследуемыми группами отмечается и по количеству аллельных вариантов. В 2000 г. в 17 микросателлитных локусах ДНК у мезенских лошадей было протестировано 278 вариантов, число которых изменяется от шести (*HTG6*) до тридцати (*ASB17*). К 2010 г. количество генотипов увеличилось до 387. Число генотипов, выявленных в 2020 г., составило 345. При этом у обследованного поголовья отсутствовало 44 варианта, присутствующих животным 2000 г., но в то же время встречалось 111 новых. Наибольшие изменения в сторону увеличения за последние 20 лет отмечены в локусах *HTG10* (с 20 до 29), *ASB17* (с 30 до 46) и *LEX3* (с 8 до 27).

Проведенный генетико-популяционный анализ показал, что за счет широкого генетического разнообразия в популяции мезенских лошадей на протяжении всего анализируемого периода работы с породой сохраняется высокий уровень полиморфности, который характеризует число эффективно действующих аллелей (табл. 2).

Максимальное число эффективных аллелей (*Ae*) наблюдается по годам в высокополиморфном локусе *ASB17* (6.49, 6.90 и 6.76), где из всех генотипов на гомозиготные приходится от 11.3 до 16.7 %. В локусах *HTG6* и *HMS7* преобладают аллели O (0.742–0.754) и L (0.697–0.738) соответственно, что отразилось на низком показателе их полиморфности (1.66–1.95). Поскольку в данных локусах с частотой более 50 % доминируют гомозиготные генотипы *HTG6OO* и *HMS7LL*, уровень наблюдаемой гетерозиготности (*Ho*) в них невысок и составляет от 37.4 до 47.5 % соответственно. В остальных локусах уровень полиморфности в 2000 г. варьирует от 2.53 (*LEX3*) до 5.43 (*HMS6*), в 2010 г. – от 2.96 (*HTG7*) до 5.29 (*HMS6*), в 2020 г. – от 2.74 (*HTG7*) до 5.49 (*HMS2*), а наблюдаемая гетерозиготность находится в пределах от 57.1 до 88.7 %.

В целом в 2000 г. в популяции преобладали гетерозиготные генотипы. Об этом свидетельствует значение наблюдаемой гетерозиготности (0.734), превышающее

показатель теоретически ожидаемой (0.724), а также отрицательное значение индекса фиксации ($Fis = -0.014$). Данный показатель указывает на наличие генетического баланса в породе и отсутствие внутривидового инбридинга. Незначительный дефицит гетерозигот ($Fis = 0.003$) был отмечен у мезенских лошадей в 2010 г. В этом исследовании в локусах *ASB23* и *HTG7* фактическая гетерозиготность соответствует теоретически ожидаемому значению, а в ряде локусов (*HTG4*, *HMS7*, *HTG6*, *AHT5*, *ASB2*, *HMS3*, *ASB17*) ожидаемая гетерозиготность превышает наблюдаемую. К 2020 г. генетический баланс в популяции восстановился. Это подтверждают отрицательные значения индекса фиксации в большинстве локусов и в среднем по породе ($Fis = -0.011$). Преобладание гетерозиготных генотипов говорит об эффективности проводимых селекционных мероприятий по сохранению и поддержанию генетического разнообразия в породе.

Выполненный в динамике молекулярно-генетический анализ аллелофонда мезенской породы лошадей по локусам микросателлитов ДНК показал, что она, как и другие местные породы лошадей, характеризуется высоким уровнем аллельного разнообразия в большинстве исследованных локусов и обладает широкой генетической изменчивостью. Популяция имеет свой оригинальный генетический профиль, отличный от ряда других локальных пород (алтайская, башкирская, бурятская, вятская, забайкальская, печорская, тувинская, хакасская, якутская) (Храброва и др., 2009; Калашников и др., 2010; Храброва, 2016; Блохина и др., 2018; Юрьева и др., 2018). Так, в генетической структуре мезенских лошадей не выявлены аллели *AHT4L* и *AHT4P*, *ASB17Q*, *HMS7K*, *HTG6G*, которые встречаются в генотипе забайкальских (Калашников и др., 2017а), калмыцких (Калашников и др., 2017б), якутских (Калинкова и др., 2015) и башкирских (Калинкова и др., 2016) лошадей. Редкие для мезенок аллели *AHT5M*, *HTG7M* и *HTG10L* ($p < 0.05$) являются характерными для перечисленных популяций. В то же время распространенный в мезенской породе аллель *CA425L* (частота 0.214) обозначен как редкий у якутских лошадей и не выявлен у башкирок. Аллели *ASB23Q* и *HTG10T*, которые с малой частотой присутствуют в мезенской популяции, наблюдаются лишь в генетической структуре башкирских лошадей, а аллель *ASB17Y* – в якутской породе. Аллели *AHT5H*, *ASB17X*, *HMS2Y*, *HMS6J*, *LEX3R* и *LEX3S* среди анализируемых пород были выявлены только у мезенок.

В настоящее время в сельхозпредприятиях Мезенского района имеются жеребцы и кобылы с редкими аллельными вариантами микросателлитной ДНК. Некоторые из

них несут в своем генотипе от двух до пяти редких аллелей. Тиражирование данных аллелей через их носителей и выявление новых генетических ресурсов в районе позволит не только сохранить, но и расширить генетическое разнообразие в малочисленной популяции мезенских лошадей.

Заключение

Мониторинг генетической структуры мезенской породы лошадей показал, что за период исследования в ее аллелофонде отмечаются некоторые изменения по числу аллелей и их комбинаций, а также по частоте их встречаемости. В то же время порода имеет высокий уровень вариабельности аллелей и определенный генетический профиль по микросателлитам ДНК, что является важным фактором при сохранении генофонда малочисленной популяции.

Список литературы / References

- Блохина Н.В., Готлиб Л.П., Орехова Т.И., Царёва М.А. Генотипирование и контроль происхождения лошадей локальных пород. В: Материалы II Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием «Аборигенное коневодство России: история, современность, перспективы», 22 июня 2018 г. Архангельск, 2018;43-47. [Blokhina N., Gotlib L., Orekhova T., Tsareva M. Genotyping and identity control for local breed horses. In: Proceedings of the 2nd All-Russia Research-to-Practice Conf. with international participation "Indigenous Horse Breeding in Russia: History, Present, Prospects", 22 June 2018. Arkhangelsk, 2018;43-47. (in Russian)]
- Генджиева О.Б., Сулимова Г.Е. Изучение генетического разнообразия калмыцкого скота с использованием ISSR-фингерпринтинга. *Зоотехния*. 2009;3:4-5. [Gendjjeva O.B., Sulimova G.E. Study of the genetic diversity of Kalmyk cattle by ISSR fingerprinting. *Zootekhniya = Zootechnics*. 2009;3:4-5. (in Russian)]
- Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. Под ред. Ю.П. Алтухова. М.: Наука, 2004. [Altukhov Y.P. (Ed.). Dynamics of Gene Pools in Populations Exposed to Anthropogenic Effects. Moscow: Nauka Publ., 2004. (in Russian)]
- Исакова Ж.Т., Токтосунов Б.И., Кипень В.Н., Калинкова Л.В., Талайбекова Э.Т., Алташева Н.М., Абдурасулов А.Х. Генетический портрет кыргызской лошади. *Коневодство и конный спорт*. 2018;1:21-23. [Isakova Zh.T., Toktosunov B.I., Kipen V.N., Kalinkova L.V., Talaibekova E.T., Altasheva N.M., Abdurasulov A.Kh. Genetic portrait of Kyrgyz horse. *Konevodstvo i Konny Sport = Horse Breeding and Equestrian Sports*. 2018;1:21-23. (in Russian)]
- Калашников В.В., Калинкова Л.В., Зайцев А.М., Брэм Г. Генетическая структура забайкальской породы лошадей. *Коневодство и конный спорт*. 2017а;4:22-23. [Kalashnikov V.V., Kalinkova L.V., Zaitsev A.M., Brem G. Genetic structure of the Zabaikalskaya horse breed. *Konevodstvo i Konny Sport = Horse Breeding and Equestrian Sports*. 2017a;4:22-23. (in Russian)]
- Калашников В.В., Калинкова Л.В., Зайцев А.М., Брэм Г. Изучение аллелофонда калмыцких лошадей с использованием микросателлитов ДНК. *Коневодство и конный спорт*. 2017б;5:20-21. [Kalashnikov V.V., Kalinkova L.V., Zaitsev A.M., Brem G. Study of genetic variation in Kalmyk horses using DNA microsatellite markers. *Konevodstvo i Konny Sport = Horse Breeding and Equestrian Sports*. 2017b;5:20-21. (in Russian)]
- Калашников В.В., Храброва Л.А., Зайцев А.М., Калинкова Л.В., Зайцева М.А. Изучение полиморфизма сателлитной ДНК лошадей заводских и местных пород. *Докл. РАСХН*. 2010;6:48-50. [Kalashnikov V.V., Khrabrova L.A., Zaitsev A.M., Kalinkova L.V., Zaitseva M.A. Study of satellite DNA polymorphism in horses of stud farm and local breeds. *Doklady RASKhN = Reports of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 2010;6:48-50. (in Russian)]
- Калинкова Л.В., Гавриличева И.С., Зайцев А.М., Зайцева М.А., Осипов В.Г., Иванов Р.В. Генетическая характеристика якутской лошади. *Коневодство и конный спорт*. 2015;1:22-23. [Kalinkova L.V., Gavrilicheva I.S., Zaitsev A.M., Zaitseva M.A., Osipov V.G., Ivanov R.V. Genetic characterization of Yakut horse. *Konevodstvo i Konny Sport = Horse Breeding and Equestrian Sports*. 2015;1:22-23. (in Russian)]
- Калинкова Л.В., Зайцев А.М., Брэм Г., Калашников В.В. Генетический портрет башкирской лошади. *Коневодство и конный спорт*. 2016;6:5-7. [Kalinkova L.V., Zaitsev A.M., Brem G., Kalashnikov V.V. Genetic portrait of Bashkir horse. *Konevodstvo i Konny Sport = Horse Breeding and Equestrian Sports*. 2016;6:5-7. (in Russian)]
- Минчев М., Джурбинева М. Проблемы при съхраняване на аборигените популяции в овцевъдството. В: Науч. тр. ВИСШ. Ин-т зоотехн. и вет. мед. Зоотехн. фак. Стара Загора, 1983;28:407-414. [Minchev M., Dzurbineva M. Problems with the preservation of the aboriginal sheep. In: Learn. Tr. HIGHER. Institute of Zootechnics and Veterinary Medicine Zootechnical Department. Stara Zagora, 1983;28:407-414. (in Bulgarian)]
- Моисеева И.Г., Уханов С.В., Столповский Ю.А., Сулимова Г.Е., Каштанов С.Н. Генофонды сельскохозяйственных животных. Генетические ресурсы животноводства России. М.: Наука, 2006. [Moiseeva I.G., Ukhanov S.V., Stolpovsky Yu.A., Sulimova G.E., Kashtanov S.N. Gene Pools of Farm Animals. Moscow: Nauka Publ., 2006. (in Russian)]
- Столповский Ю.А., Захаров-Гезехус И.А. Проблема сохранения генофондов domestцированных животных. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(4):477-486. DOI 10.18699/VJ17.266. [Stolpovskiy Yu., Zakharov-Gezekhus I. The problem of conservation of gene pools of domesticated animals. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(4):477-486. DOI 10.18699/VJ17.266. (in Russian)]
- Храброва Л.А. Сравнительная характеристика аллелофонда местных пород лошадей по ДНК-маркерам. В: Материалы I Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием «Аборигенные породы лошадей: их роль и место в коневодстве Российской Федерации», 22 июня 2016 г. Ижевск, 2016;171-177. [Khrabrova L.A. Comparative analysis of the allele pool of local horse breeds by DNA markers. In: Proceedings of the 1st All-Russia Research-to-Practice Conf. with international participation "Aboriginal Horses Breeds: Role in Horse Breeding in the Russian Federation". Izhevsk, 2016;171-177. (in Russian)]
- Храброва Л.А., Зайцев А.М., Зайцева М.А. Метод оценки генетического разнообразия и степени генотипического сходства лошадей заводских и местных пород. Дивово, 2011. [Khrabrova L., Zaitsev A., Zaitseva M. Method of Genetic Diversity and Genotypic Concordance Evaluation in Horses of Stud Farm and Local Breeds. Divovo, 2011. (in Russian)]
- Храброва Л.А., Зайцев А.М., Юрьева И.Б., Вдовина Н.В. Методические рекомендации по ведению генетического мониторинга местных пород лошадей. Дивово, 2005. [Khrabrova L., Zaitsev A., Yuryeva I., Vdovina N. Guidelines for Genetic Monitoring of Local Breeds of Horses. Divovo, 2005. (in Russian)]
- Храброва Л.А., Калинкова Л.В., Заборских Е.Ю., Юрьева И.Б., Бобкова Н.Ф. Молекулярно-генетическая характеристика местных пород лошадей России. В: Актуальные проблемы зоотехнии: Сб. науч. тр. М., 2009;92-95. [Khrabrova L., Kalinkova L., Zaborskih E., Yuryeva I., Bobkova N. Molecular characterization of local horse breeds in Russia. In: Topical Issues in Zootechnics. Moscow, 2009;92-95. (in Russian)]

- Чысыма Р.В., Храброва Л.А., Зайцев А.М., Макарова Е.Ю., Фёдоров Ю.Н., Луду Б.М. Оценка генетического разнообразия в популяциях тувинских лошадей по локусам систем крови и микросателлитным ДНК. *С.-х. биология*. 2017;52(4):679-685. DOI 10.15389/agrobiology.2017.4.679rus.
[Chysyma R.V., Khrabrova L.A., Zaitsev A.M., Makarova E.Yu., Fedorov Yu.N., Ludu B.M. Genetic diversity in Tyva horses derived from polymorphism of blood systems and microsatellite DNA. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2017; 52(4):679-685. DOI 10.15389/agrobiology.2017.4.679eng.]
- Юрьева И.Б., Вдовина Н.В., Доможиров В.К. Иммуногенетический контроль в популяции мезенской лошади. *Зоотехния*. 2005;8:8-10.
[Yuryeva I., Vdovina N., Domozhirov V. Immunogenetic control in the Mezen horse population. *Zootekhnika = Zootechnics*. 2005;8: 8-10. (in Russian)]
- Юрьева И.Б., Свищёва Г.Р., Вдовина Н.В., Храброва Л.А., Столповский Ю.А. Генетическое разнообразие мезенской породы лошадей (*Eguus ferus caballus*) по микросателлитной ДНК. *Генетика*. 2018;54(13):64-69. DOI 10.1134/S0016675818130210.
[Yuryeva I.B., Svishcheva G.R., Vdovina N.V., Khrabrova L.A., Stolpovsky Yu.A. Genetic diversity of the Mezenskaya horse breed (*Eguus ferus caballus*) revealed by microsatellite DNA. *Genetika = Genetics*. 2018;54(13):64-69. DOI 10.1134/S0016675818130210. (in Russian)]
- Avon Laurent. La conservation des ressources genetiques bovines en France: les causes d'amoindrissement. *Ethnozootchnil*. 1983;32: 144-185.
- FAO. The Second Report on the State of the World's Animal Genetic Resources for Food and Agriculture. B.D. Scherf, D. Pilling (Eds.). FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture Assessments, Rome, 2015. Available at <http://aquacultura.org/upload/files/pdf/library/fao/State%20of%20the%20Worlds%20Aquatic%20Genetic%20Resources.pdf>
- Fewson D. Stellungnahme zur Bildung von Genreserver in der Tierzucht. *Zuchtungskunde*. 1979;51(5):329-331.
- Khrabrova L. Characterization of Genetic Horse Breeding Resource in Russia. Saarbrücken: Lambert Acad. Publ., 2015.
- Lehane Leigh. Conserving animal genetic resources. *Rural Res*. 1981; 111:14-18.
- Simon D.I., Schulte-Coerne H. Verlust genetischer Alternativer in der Tierzucht – notwendige Konsequenzen. *Zuchtungskunde*. 1979; 51(5):332-342.
- van de Goor L.H.P., Panneman H., van Haeringen W.A. A proposal for standardization in forensic equine DNA typing: allele nomenclature for 17 equine-specific STR loci. *Anim. Genetics*. 2010;41(2):122-127. DOI 10.1111/j.1365-2052.2009.01975.x.

ORCID ID

N.V. Vdovina orcid.org/0000-0002-7070-6098

Благодарности. Работа выполнена в рамках Государственного задания по теме АААА-А19-119030590059-0.

Авторы выражают благодарность за помощь в проведении исследований сотрудникам ФГБНУ «ВНИИ коневодства», заместителю директора ФГБНУ «Институт общей генетики им. Н.В. Вавилова» РАН д.б.н. Ю.А. Столповскому, ведущему специалисту ООО «Гордиз» О.В. Бабаян.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 21.07.2020. После доработки 28.12.2020. Принята к публикации 28.12.2020.