

doi 10.18699/vjgb-26-70

Эволюция вида *Ovis aries*

Т.Н. Хамируев 

Научно-исследовательский институт ветеринарии Восточной Сибири – филиал Сибирского федерального научного центра агробиотехнологий Российской академии наук, Чита, Россия

 tnik0979@mail.ru

Аннотация. Овца – одно из первых одомашненных животных в неолитической Юго-Западной Евразии. Представленное исследование позволяет предположить, что одомашнивание овец произошло на Анатолийском плато, к северо-западу от общепринятых границ Плодородного полумесяца, а не внутри них. Однако многие аспекты процесса доместикиации (конкретное место, время и история после доместикиации) остаются до конца невыясненными. В обзоре подробно рассматривается филогенез, прослеживается основная роль азиатского муфлона (*Ovis gmelini*) как предка, а также обсуждаются спорные аспекты вклада других диких видов *Ovis*, раскрывается история интродукции и миграции овец в мире, обобщается современное научное понимание филогенетических связей между популяциями диких муфлонов и домашних овец (*Ovis aries*). Рассматриваются многогранный процесс приручения, обсуждаются предлагаемые эволюционные механизмы, такие как синдром одомашнивания, и гипотезы о гормонах щитовидной железы, а также опосредованный человеком отбор ключевых фенотипических признаков. В статье анализируются результаты, полученные с помощью различных генетических маркеров, включая гаплогруппы митохондриальной ДНК. Филогенетический анализ с использованием митохондриальной ДНК был успешно применен для выявления филогеографических закономерностей и времени дивергенции с раннего неолита и до средневековья, миграции овец из центра одомашнивания в Азию, Европу и Африку. Одомашненные овцы, пережившие и выдержавшие экстремальные изменения климата, происходившие в последний послеледниковый период, стали родоначальниками современных местных пород овец. Начиная с седьмого тысячелетия до нашей эры одомашненные овцы были завезены на Кавказ, в Центральную Азию и Европу. Распространение овец в Азии началось с Ближнего Востока на Монгольское плато и Индийский субконтинент, затем на север и юго-запад Китая. В России, территория которой занимает значительную часть Евразии, выведено уникальное породное разнообразие овец, при этом гаплогруппа В типична для пород овец европейского типа происхождения (западные географические регионы), а гаплогруппа А – для овец азиатского типа (восточные географические регионы).

Ключевые слова: эволюция; генетика; муфлон; доместикиация; домашняя овца; миграция; гаплогруппа


Для цитирования: Хамируев Т.Н. Эволюция вида *Ovis aries*. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(4): 696-707. doi 10.18699/vjgb-26-70

Финансирование. Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (FNUU-2025-0003).

Evolution of the species *Ovis aries*

T.N. Khamiruev 

Research Institute of Veterinary Medicine of Eastern Siberia – Branch of the Siberian Federal Scientific Centre of AgroBioTechnologies of the Russian Academy of Sciences, Chita, Russia

 tnik0979@mail.ru

Abstract. The sheep was one of the first domesticated animals in Neolithic Southwest Eurasia. The presented study suggests that the domestication of sheep occurred on the Anatolian plateau, to the northwest of the commonly accepted boundaries of the Fertile Crescent, rather than within it. However, many aspects of the domestication process (the specific place, time, and history after domestication) have remained not fully understood. The review examines in detail the complex origin, traces the primary role of the Asian mouflon (*Ovis gmelini*) as an ancestor, and also discusses controversial aspects of the contribution of other wild *Ovis* species. It reveals the history of the introduction and migration of sheep in the world, and summarizes the current scientific understanding of the phylogenetic relationships between populations of wild mouflons and domestic sheep (*Ovis aries*). A multifaceted process of domestication is considered, and the proposed evolutionary mechanisms are discussed, such as the domestication syndrome and hypotheses about thyroid hormones, as well as the human-mediated selection of key phenotypic traits. The article analyzes the results obtained using various genetic markers, including mitochondrial DNA haplogroups. Phylogenetic analysis using mitochondrial DNA has been successfully applied to identify the phylogeographic patterns and divergence times, from the early Neolithic to the Middle Ages, of sheep migration from the domestication center to Asia, Europe, and Africa. Domesticated sheep, having survived and endured extreme climate changes that occurred in the last post-glacial period, became the ancestors of modern local sheep breeds. Starting from the seventh millennium BC, domesticated sheep were brought to the Caucasus, Central Asia, and Europe. The spread of sheep in Asia began from the Middle East to the

Mongolian Plateau and the Indian subcontinent, then to the north and southwest of China. In Russia, the territory of which covers a significant part of Eurasia, a unique breed diversity of sheep has been developed, with haplogroup B typical for breeds of the European-type origin (western geographic regions), and haplogroup A of the Asian-type sheep (eastern geographic regions).

Key words: evolution, genetics, mouflon, domestication, domestic sheep, migration, haplogroup

For citation: Khamiruev T.N. Evolution of the species *Ovis aries*. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(4):696-707. doi 10.18699/vjgb-26-70

Введение

Род *Ovis* насчитывает около 8.31 млн лет существования и включает восемь ныне живущих видов: домашнюю овцу (*Ovis aries*), аргали (*O. ammon*), азиатского муфлона (*O. orientalis*), европейского муфлона (*O. musimon*), уриала (*O. vignei*), толсторога (*O. canadensis*), тонкороба (*O. dalli*) и снежного барана (*O. nivicola*) (Rezaei et al., 2010). При этом происхождение и «дикий» статус европейского муфлона – предмет значительных дискуссий (Hiendleder et al., 2002; Chessa et al., 2009). Р. Mereu с коллегами (2025) считают, что его следует отнести к подвиду азиатского муфлона. Исторически считалось, что европейские муфлоны, особенно те, которые обитают на Корсике и Сардинии, являются остатками древней популяции европейских диких овец (Poplin, 1979). Однако археологические данные свидетельствуют о том, что они были завезены людьми на Кипр в раннем неолите (примерно 10000 лет назад), а затем на Корсику и Сардинию (Vigne et al., 2011). Эти популяции были далеки от одомашнивания в современном понимании, а содержались в огороженных местах лишь для защиты от хищников и обеспечения постоянного, легкодоступного источника мяса и шкур с минимальным взаимодействием между людьми и животными (Barbato et al., 2022; Portanier et al., 2022; Mereu et al., 2024).

Домашняя овца *O. aries* Linnaeus относится к числу первых domesticiрованных видов домашнего скота. Одомашнивание произошло около 12000 лет назад на Ближнем Востоке в районе гор Загроса (Her et al., 2022; Mereu et al., 2024), при этом многие аспекты процесса одомашнивания, такие как конкретное место и время, остаются невыясненными (Kaptan et al., 2024). Впоследствии в результате миграции человека овцы распространились по всей Евразии и под действием естественного и искусственного отбора образовали различные популяции (Wang et al., 2025).

Происхождение домашней овцы включало первоначальное одомашнивание и раннюю дивергенцию, за которыми последовала обширная постнеолитическая диверсификация. На раннем этапе одомашнивания участие человека было минимальным и в основном сконцентрировано на защите и обеспечении овец кормами, а не на интенсивном разведении с целью развития конкретных признаков (Portanier et al., 2022; Mereu et al., 2025). Крайне важно понимать эту примитивную фазу одомашнивания овец, чтобы различать генетические изменения, существовавшие до одомашнивания, и те, которые непосредственно связаны с отбором, осуществляемым человеком. Этот исторический контекст показывает, что одомашнивание – это не единичное событие, а непрерывный процесс, характеризующийся постепенным накоплением генетических,

фенотипических и физиологических изменений (Jackson et al., 2020; Mereu et al., 2024).

F. Teletchea и P. Fontaine (2014) предложили классификацию с пятью уровнями одомашнивания: первый уровень соответствует начальным испытаниям по акклиматизации диких животных в неволе. Затем, когда часть жизненного цикла находится под контролем, наступает второй уровень, где наиболее важным является размножение в неволе, третий уровень – когда весь жизненный цикл находится под контролем, но инстинкты диких предков еще присутствуют. На четвертом уровне одомашненные животные существенно отличаются от своих диких сородичей. А пятый уровень приводит к созданию определенных пород. Важно отметить, что различные группы популяций в пределах одного вида действительно могут отображать разные уровни одомашнивания, даже в пределах одной географической области (Teletchea, Fontaine, 2014; Zeder, 2015).

Несмотря на интенсивную работу с использованием геномных данных современных овец (Lv et al., 2022; Матюков и др., 2023; Денискова, 2025; Dossybayev et al., 2025), ни точное местонахождение, ни дикие предки, участвовавшие в первом процессе одомашнивания, ни постнеолитическая демографическая история популяций домашних овец или муфлонов до сих пор не выяснены (Kaptan et al., 2024).

Происхождение домашних овец

Один из открытых вопросов – происхождение генофонда домашних овец. Более ранние исследования указывали на несколько видов азиатских овец (*O. ammon*, Linnaeus, 1758; *O. gmelini*, Blyth, 1841; *O. vignei*, Blyth, 1841) как на вероятного предка домашних овец (Pedrosa et al., 2005; Sanna et al., 2015). Однако недавние генетические исследования подтверждают гипотезу о том, что азиатский муфлон является единственным прародителем домашней овцы (Chen et al., 2021), при этом, по мнению D. Kaptan с коллегами (2024), данный факт полностью не установлен. Более поздние геномные исследования указывают, что ген *VPS13B* демонстрирует сигналы интрогрессии от уриала или муфлона, а аргали внесли аллели в линии домашних овец Юго-Восточной Азии, интрогрессировав ген *MSRB3*, который, как было установлено, специфически связан с вариациями морфологии ушей (Cheng et al., 2023).

Вид *O. gmelini* включает пять подвидов: армянский муфлон (*O. gmelini gmelini*, Blyth, 1841); исфаханский муфлон (*O. gmelini isphananica*, Nasonov, 1910); ларистанский муфлон (*O. gmelini laristanica*, Nasonov, 1910); кипрский муфлон (*O. gmelini ophion*, Blyth, 1841) и азиатский муфлон (*O. gmelini anatolica*, Valenciennes, 1856). Из-за сложной внутривидовой таксономии азиатского муфлона

генетический вклад различных подвидов в одомашнивание овец остается неясным (Demirci et al., 2013; Li R. et al., 2021; Daly et al., 2025). По мнению D. Sanna с коллегами (2015), эти подвиды представляют собой местные дикие популяции с начала голоцена, за исключением кипрского муфлона, завезенного с материковой Анатолии примерно в 12-м тысячелетии до н. э.

S. Hiendleder с коллегами (2002) предположили, что овцы были одомашнены из двух разных подвидов в Турции и западном Иране (Ближний Восток), соответствующих линиям мтДНК А и В домашних овец соответственно. Значительное нуклеотидное разнообразие митохондриальных линий в этом регионе подтверждает географическую роль в одомашнивании овец и указывает на более сложную картину доместикизации, чем предполагалось ранее (Meadows et al., 2007; Machová et al., 2022).

Недавние исследования, включающие генетические и географические данные азиатских муфлонов по всему ареалу их распространения, а также современных и древних овец из Анатолии, Юго-Западной Азии, Европы и Африки, дают основание считать, что раннее овцеводство, вероятно, зародилось в Анатолии и связано с азиатским подвидом муфлона (*O. gmelini anatolica*) (Her et al., 2022; Atağ et al., 2024; Sandoval-Castellanos et al., 2024).

Предполагается, что азиатские и кипрские муфлоны в прошлом подвергались одомашниванию, по классификации F. Teletchea и P. Fontaine (2014) соответствующему первому уровню (Sanna et al., 2015; Barbato et al., 2017). Однако это пока лишь предположение, и генетические связи между этими муфлонами, древними и современными домашними овцами остаются до конца неясными.

Еще один в значительной степени нерешенный вопрос – история пород домашних овец. Современные породы овец делят на две основные географические группы: Европа и Азия–Африка (Naval-Sanchez et al., 2018; Li X. et al., 2020). Это восточное и западное генетическое разделение прослеживается до 7000–6000 гг. до н. э., что указывает на их раннюю диверсификацию. Такое разделение также наблюдается и в современных группах митохондриальных гаплотипов овец: европейские овцы в основном несут гаплотип В (> 50 % от поголовья овец в мире), а азиатские – преимущественно гаплотип А (34 % от поголовья овец в мире) (Machová et al., 2022; Mereu et al., 2024).

На основе анализа полиморфизма контрольного региона мтДНК овец было идентифицировано семь гаплогрупп, две из которых (F и G) исчезли, а пять других присутствуют в современных породах (Wood, Phua, 1996; Chen et al., 2021). Кроме упомянутых А и В гаплогрупп, обнаружена третья признанная филогенетическая ветвь, гаплогруппа С (9 % от поголовья овец в мире), выявленная у местных португальских овец, особей с Кавказа, Ближнего Востока и Азии (Guo et al., 2005; Pedrosa et al., 2005; Pereira et al., 2006; Mereu et al., 2024). Затем была идентифицирована четвертая материнская линия, гаплогруппа D, наиболее близкая к *O. gmelini anatolica* (Demirci et al., 2013; Sanna et al., 2015).

Гаплогруппа E, идентифицированная с помощью анализа последовательностей D-петли, *CytB* и всего мито-

генома, – ключевая митохондриальная линия иранского азиатского муфлона (Mereu et al., 2025; Wang et al., 2025). Последние обнаруженные гаплогруппы D и E (<0.5 % от поголовья овец в мире) – самые редкие, выявлены только у животных из Турции, Кавказа (Tapio et al., 2006), Европы (Gáspárdy et al., 2021), Тибета (Liu et al., 2016), Ирана (Rafia, Tarang, 2016). Все гаплогруппы образовались предположительно от 5 до 35 тыс. лет назад (Rezaei et al., 2010).

В научной литературе сообщается о восьмой, «дикий», митохондриальной линии X, которая встречается у кипрских, азиатских и иранских муфлонов и, по-видимому, является базальной по отношению к домашним гаплогруппам С и E (Guerrini et al., 2021; Mereu et al., 2025).

Результаты исследований древней ДНК позволили установить, что азиатские неолитические овцы преимущественно схожи с современными европейскими породами, в то время как киргизские неолитические овцы больше схожи с современными азиатскими породами, что предполагает раннее формирование данного разделения (Yurtman et al., 2021).

Эти закономерности подразумевают либо наличие нескольких центров одомашнивания, либо большую гетерогенную популяцию-предшественницу, прошедшую через несколько независимых «бутылочных горлышек». Однако в исследовании E. Yurtman с коллегами (2021) все современные породы показали значительное генетическое сходство друг с другом, чем с неолитическими овцами, что говорит о значительном смешении пород в постнеолитический период среди континентальных популяций овец, включая возможную интрогрессию от диких овец в домашние стада, а также о распространении и разведении овец с желаемыми признаками по континентам (Deng et al., 2020; Cheng et al., 2023).

Интрогрессия от диких родственников в популяции домашних овец позволила последним адаптироваться к различным условиям окружающей среды и распространиться по всему миру, претерпевая генетические улучшения в различных системах производства. Установлены общие сигналы интрогрессии аллелей в генах, связанных с обонянием (*ADCY3* и *TRPV1*), и семействе генов *PADI*, включая *PADI2*, сопряженный с врожденным иммунитетом.

Дальнейший анализ полногеномных последовательностей показал, что интрогрессированные аллели в определенном регионе *PADI2* (chr2: 248302667–248306614) коррелируют с устойчивостью к пневмонии. Это позволило овцам адаптироваться к различным климатическим и экологическим условиям после одомашнивания (Ciani et al., 2020; Cao et al., 2021). В результате возникло множество уникальных пород, а обширные вариации, наблюдаемые как в местных, так и в улучшенных породах, подчеркивают геномное разнообразие, адаптивные характеристики и важные признаки продуктивности, присущие домашним овцам (Li X. et al., 2020; Cao et al., 2021; Alipanah et al., 2025). Дифференциация местных популяций овец на породы стала более выраженной с XVIII в. благодаря использованию систематического разведения с четко определенными целями (Ciani et al., 2020).

Изменение фенотипа домашних овец

При переходе от диких предков-муфлонов к современным домашним овцам сформировался ряд морфологических, физиологических и поведенческих признаков, которые привели к нынешним фенотипическим различиям между дикими и одомашненными видами. Эти признаки, включая размер мозга и зубов, размер и форму ушей и хвоста, пятнистую окраску, гормональные изменения и продолжительность репродуктивного сезона, характеризуют многие виды, которые были одомашнены различными способами и по разным причинам. Более того, некоторые из этих признаков, по-видимому, появились без целенаправленного отбора – уменьшение размеров тела, изменение размера и формы хвоста (Zeder, 2015).

Жирнохвостые овцы произошли от тонкохвостых овец в результате длительного естественного отбора в чрезвычайно суровых географических и климатических условиях (Caiye et al., 2023). Наличие жирного хвоста позволяет овцам лучше адаптироваться к суровым условиям окружающей среды (Kalds et al., 2022a). Связь между одомашниванием и набором фенотипических признаков впервые была отмечена С.Р. Дарвином (1875) и до сих пор полностью не выяснена.

S.J. Crockford с коллегами (2002) предположили, что фенотипические признаки одомашненных животных могут быть связаны с изменениями «сигнальных действий» гормонов щитовидной железы. В свою очередь, A.S. Wilkins с коллегами (2014) предложили гипотезу о «синдроме одомашнивания», согласно которой фенотипические признаки домашних видов животных могут быть связаны с изменениями в формировании, дифференциации или миграционных паттернах клеток нервного гребня (Wilkins et al., 2020). Обе гипотезы позже были оценены на основе геномных данных, и хотя гипотеза «синдрома одомашнивания» получила значительную поддержку, они не обязательно являются взаимоисключающими, поскольку могли по-разному влиять на процесс доместикизации во времени и пространстве (Karlsson et al., 2016; Fitak et al., 2020).

Таким образом, отбор по признаку «покладистость», вероятно, косвенно влиял на широкий набор генов и сигнальных путей, участвующих в поведении, морфологии и физиологии. Однако с учетом вышеизложенных гипотез нельзя упускать из виду то, что для некоторых признаков целенаправленный отбор, осуществляемый человеком, следует рассматривать как наиболее правдоподобную гипотезу развития фенотипа одомашненного животного (Mereu et al., 2024).

Дикие предки обычно обладали рогами у обоих полов, грубой шерстью и специфическими цветовыми узорами, постепенно эволюционировали преимущественно в комолые, шерстные породы овец с белым цветом шерсти (Garel et al., 2022). Эти трансформации раскрывают важные аспекты селективного давления, действовавшего во время одомашнивания.

Дикие овцы – обычно рогатые, что имеет значение для внутривидовой конкуренции (Hu et al., 2016). В отличие от них, домашние овцы – чаще комолые (Simon et al., 2022). Важную роль в наличии или отсутствии рогов играет ген

RXFP2 (Cheng et al., 2023). Комолость связана со вставкой 1.8 кб в 3'-нетранслируемой области гена *RXFP2*, но этот вариант не полностью объясняет изменчивость состояния рогов у разных пород (Simon et al., 2022).

Ключевой трансформацией стали потеря способности ежегодной линьки шерсти у диких муфлонов и непрерывный рост шерсти у домашних овец (Jackson et al., 2020). Вариателность цвета шерсти, часто белого, у домашних овец – сложный признак, на который влияют такие гены, как *Extension* (ген *E*), *ASIP* (*agouti*) и *POMC*, регулирующие выработку меланина (Trigo et al., 2021; Zhang et al., 2023).

Короткий тонкий хвост муфлона предполагает, что разнообразные фенотипы хвоста, наблюдаемые у домашних овец, появились позже в процессе одомашнивания (Kalds et al., 2022b). Развитие жирного хвоста, например, считается адаптивным ответом на изменение климата, при этом древние селекционеры отбирали овец с жирными хвостами за их повышенную адаптивность к условиям пустыни и как ценный источник жира (Ahbara et al., 2022; McManus et al., 2025). Такие гены, как костный морфогенетический белок 2 (*BMP-2*) и фактор роста тромбоцитов D (*PDGF-D*), являются потенциальными генами-маркерами формы и размера хвоста (Luo et al., 2023; Jin et al., 2026). Ген транскрипционного фактора T-box T (*TBXT*) участвует в регуляции длины хвоста у млекопитающих, включая овец (Kalds et al., 2022b). Генотип CT/CT гена *TBXT*: с. [333G>C; 334G>T] обнаружен у курдючных пород овец и отсутствовал у пород с длинным и коротким хвостом (Han et al., 2019).

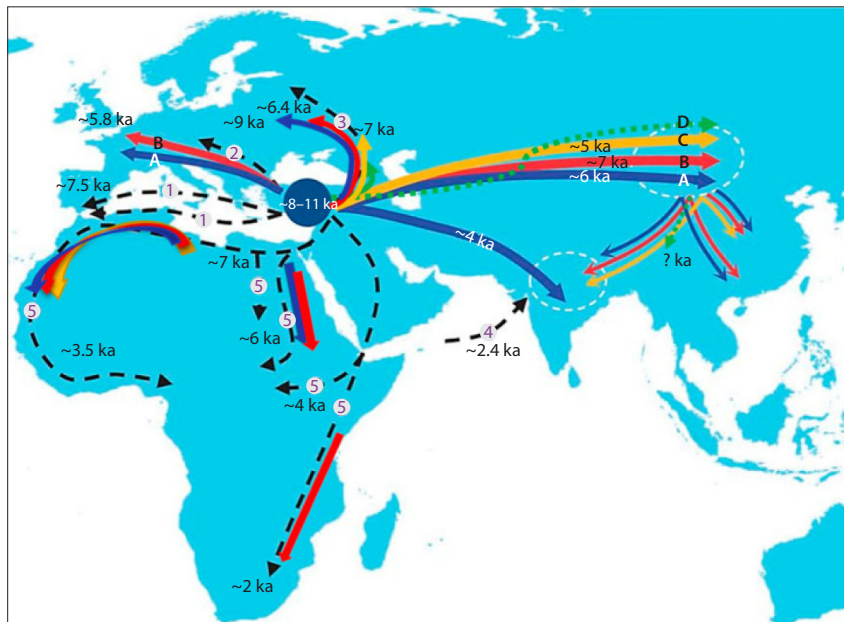
Возникновение этих фенотипических изменений не случайное, а представляет собой прямую адаптацию к условиям окружающей среды, подчеркивая сильное селективное давление, оказываемое человеком в процессе одомашнивания. Анализ этих фенотипических сдвигов в сочетании с идентификацией лежащих в их основе генов дает ценные сведения о генетической архитектуре одомашнивания и о том, как потребности человека и факторы окружающей среды формировали эволюцию вида *O. aries*.

Более поздние интродукции от диких предков к домашним овцам содержат локусы с потенциальными генами одомашнивания *PAPPA2*, *NR6A1*, *SH3GL3*, *RFX3* и *SAMK4*, связанными с морфологическими, иммунными, репродуктивными или продуктивными признаками (шерсть, мясо, молоко); *NEURL1* – нервной реакцией, *PRUNE2* – нейрогенезом, *USH2A* – слухом, *AGTPBP1*, *CRTAC1* и *RPGRIP1L* – обонянием, *PAG11* и *PAG3* – жизнеспособностью плаценты (Chen et al., 2021), *FAT3* – адаптацией к засушливой среде (Yang J. et al., 2016), *PCDH15* – иммунным ответом (Atlija et al., 2016), *PDGFD* – формой хвоста (Li X. et al., 2020).

Миграция одомашненных овец

Начиная с 7-го тысячелетия до н. э. домашние овцы были завезены из Юго-Западной Азии на северо-восток, на Кавказ (Chataigner et al., 2014), в Центральную Азию (Taylor et al., 2021) и Европу (Arbuckle, Atici, 2013; Lv et al., 2015).

По F.-H. Lv с коллегами (2015) и K. Machová с коллегами (2022), распространение овец по континентам из центра одомашнивания происходило в соответствии с рисунком.



Основные пути распространения овец из центра одомашнивания (ка – тыс. лет назад) (Lv et al., 2015; Machová et al., 2022).

A, B, C, D – пути основных митохондриальных линий (Lv et al., 2015; Liu et al., 2016).

Маршруты: 1 – средиземноморский (Ryder, 1984; Zeder, 2017); 2 – дунайский (Ryder, 1984; Zeder, 2017); 3 – в Северную Европу (Tapió et al., 2006); 4 – маршруты древнего морского пути на Индийский субконтинент (Singh et al., 2013); 5 – маршруты в Африку (Gornas et al., 2011; Álvarez et al., 2013; Muigai, Hanotte, 2013; Resende et al., 2016).

Существует предположение о наличии двух путей распространения овец из Анатолии в Европу: континентальный и морской через Средиземное море (Racimo et al., 2020; Brigand et al., 2022). Овцы Северной Франции эпохи неолита попали на данную территорию вместе с культурой линейно-ленточной керамики, которая, как известно, распространилась на запад от среднего Дуная в бассейны Рейна и Сены, а также на север и восток в бассейны Эльбы и Вислы (Nachem, 2018; Auxiette, Nachem, 2021).

Иберийские овцы эпохи неолита, возможно, были завезены средиземноморским морским путем (Kartan et al., 2024). Позже произошло заселение Северной Италии и Южной Франции. Затем, по дунайскому пути, овцы распространились в Центральную и Северную Европу (Larsson et al., 2024). В Альпах овцы оказались чуть более 5000 лет назад, на Пиренейском полуострове – 7700–7300 лет назад (Испания, Португалия) (Chen et al., 2021). Однако, согласно другой гипотезе, имело место заселение Северной Европы через центр одомашнивания на Кавказе (Tapió et al., 2006; Niemi et al., 2013).

Анализ распространения линий в Восточной Евразии показал наличие двух миграционных волн овец, происшедших 4.5–6.8 тыс. лет назад (линии A и B – около 6.4–6.8 тыс. лет назад; C – около 4.5 тыс. лет назад) (Lv et al., 2015).

Согласно исследованию D. Cai с коллегами (2011), линия A была самой многочисленной в Древнем Китае бронзового века (95.5 %), ее численность увеличивалась с запада на восток. Предполагается, что овцы из ближневосточного центра одомашнивания мигрировали через Кавказ и Центральную Азию и расселились в Северном

и Юго-Западном Китае (линии A, B и C), а затем на Индийском субконтиненте (линии B и C) (Lv et al., 2015).

Распространение овец в Азии могло происходить несколькими путями, как это было в Европе (Singh et al., 2013). Комбинированный филогенетический анализ с использованием древних и современных митогеномов овец показал, что Узбекистан и Монгольское плато (Алтай) могли быть миграционными центрами распространения овец в Восточной Азии. Через Узбекистан и Северо-Западный Китай овцы распространились по среднему и нижнему течению р. Хуанхэ (около 4000 г. до н. э.), через Монгольское плато (Алтай) – к центральной части Внутренней Монголии (около 4429–2500 г. до н. э.) (Yang L. et al., 2024). В более ранних работах подтверждается, что в Китай овцы распространились с Монгольского плато приблизительно 5000–5700 лет назад. Затем, примерно 2000–2600 лет назад, овцы попали на Цинхай-Тибетское и Юньнань-Гуйчжоуское плато, следуя маршрутам миграции народа Ди-Цян с севера на юго-запад (Zhao Y.X. et al., 2017).

В Северную Африку овцы, вероятно, проникли двумя путями около 7000 лет назад: первый – это колонизационное расселение через Средиземноморский бассейн, второй – по Синайскому полуострову через Красное море (Zeder, 2017). На африканском континенте существовало несколько путей расселения: на юг к долине Среднего Нила, на запад к центральной Сахаре и на север к Ливии. Еще одна возможность – распространение овец из Средиземноморья вдоль северных берегов Африки. Кроме того, предполагается и прямая торговая связь между Восточной Африкой и Аравийским полуостровом (Muigai,

Hanotte, 2013). Как и в Европе, в Африке доминирует митохондриальная гаплогруппа В, что подтверждено исследованиями в разных регионах континента – Южной Африке (Horsburgh, Rhines, 2010), Судане (Gornas et al., 2011), Кении (Resende et al., 2016), Западной Африке и Канарских островах (Álvarez et al., 2013).

Распространение овец в Австралии происходило в современной истории в XVIII–XIX вв. (Ciani et al., 2015). Первые овцы, привезенные испанцами в Центральную Америку, были либо тонкорунными (западноафриканские тонкорунные овцы), либо грубошерстными (с Иберийского полуострова), которые позже были скрещены с мериносом и дали начало креольскому типу овец (Alonso et al., 2017).

В Америку тонкорунные овцы были привезены с Канарских островов Х. Колумбом и первыми колонизаторами, а в начале XVII в. – вместе с рабами из других регионов Западной Африки, и их вклад в генофонд современных американских тонкорунных овец является наиболее значительным (Spangler et al., 2017).

В Австралию первые овцы были завезены из Индии, Южной Африки (жирнохвостые) и Испании (мериносы) после 1788 г., а также с Британских островов (саксонские мериносы, саутдаунские и ромни) после 1840 г. (Ryder, 1984). Таким образом, можно предположить существование тех же гаплотипов, что и в популяциях, из которых произошли австралийские породы. Это предположение подтвердилось исследованием, проведенным на 18 породах, содержащихся в Австралии, которое выявило 55 % распространенности гаплогруппы В и 45 % распространенности гаплогруппы А (Meadows et al., 2005).

На основе анализа древних образцов установлено, что современные породы демонстрируют большее генетическое сходство друг с другом, чем с неолитическими овцами, что подразумевает значительное постнеолитическое смешение популяций овец (Kaptan et al., 2024).

Изначально овцеводство было сосредоточено в основном на производстве мяса, а специализация на шерсти и молоке возникла в Азии (7–6 тыс. лет до н. э.) и затем в Европе (Becker et al., 2016; Deng et al., 2020). Специализация на производстве шерсти, по всей видимости, зародилась в Юго-Западной Азии и только затем распространилась в Европу, что подтверждается исследованиями В. Chessa с коллегами (2009) и анализом ДНК европейских овец бронзового века (Sabatini et al., 2019). Археологические находки также указывают на появление новой породы в Центральной Европе в позднем каменном веке. Сравнение с более ранними данными подтвердило увеличение размеров тела овец, разводимых в районе Богемии и Моравии (территория современной Чехии), а также с начала бронзового века – в Венгрии (Kyselý, 2016). Другим примером служит распространение мериносовых овец с Пиренейского полуострова со второй половины XV в. по всей Европе (Landi et al., 2019).

Раннее одомашнивание подчеркивает основополагающую роль овец в истории человечества, поскольку с тех пор они представляют собой важнейший ресурс в глобальном масштабе, обеспечивая население по всему миру

мясом, шерстью, смушками, овчинами, молоком и другим необходимым сырьем (Kaptan et al., 2024; Mereu et al., 2024).

Раннее одомашнивание, вероятно, было менее контролируемым процессом, основанным на использовании доступного дикого поголовья, а не на интенсивной селекции одной однородной предковой группы. Следовательно, генетическое разнообразие, наблюдаемое у современных овец, частично отражает древнее разнообразие диких овец и не является исключительно продуктом постодомашненной мутации или отбора. При этом ранняя радиация (около 810 тыс. лет назад) обусловила изменчивость домашних овец и муфлонов (Mereu et al., 2025).

Таким образом, процесс доместикиции овец следует рассматривать не как упрощенную модель одомашнивания в виде единичного события из однородной предковой популяции, а как более сложное действие, включающее заимствование разнообразных диких генетических фонов.

Филогенетический анализ современных пород овец на основе мтДНК

Последующее разведение одомашненных овец, наряду с естественным и искусственным отбором, привело к появлению не менее 1400 пород, а длительная селекционная деятельность людей играла важную роль в формировании у овец необходимых продуктивно-биологических признаков (Дымова и др., 2019). Сравнительный анализ генетического разнообразия древних и современных овец способствует лучшему пониманию процессов происхождения этих животных, доместикиции и их миграции, а также позволяет оценить роль человека на разных этапах формирования современного биологического разнообразия пород овец (Lv et al., 2015).

В исследованиях Х. Ли с коллегами (2020) у 36 местных и 6 культурных пород овец (*O. aries*) Европы, Азии, Африки и Ближнего Востока установлен более низкий уровень геномного разнообразия по сравнению с их дикими предками (*O. orientalis*). Это свидетельствует о том, что существенная часть геномной изменчивости была утрачена во время и после одомашнивания, при этом геномное разнообразие у местных пород овец сохранилось в более значительной степени, чем у культурных пород.

Формирование пород овец в Европе, по мнению Е. Циани с коллегами (2020), свидетельствует, что греческие породы овец выступали барьером между азиатскими и европейскими породами. По всей видимости, Греция оставалась «слепым пятном» на эволюционной карте миграции овец в Западную Европу, поскольку до сих пор не оценены исторические закономерности генного потока (Michailidou et al., 2025).

У итальянских пород овец гаплогруппа В преобладала в древних образцах (90 %), тогда как гаплогруппа А обнаружена в 10 % образцов и соответствует современному распределению у современных овец в Италии. Это свидетельствует о том, что нынешнее соотношение гаплогрупп А и В сформировалось еще в Средние века и не является результатом последующих событий, таких как селекционная работа (Gabbianelli et al., 2015). Восемь наи-

более распространенных местных пород овец Болгарии продемонстрировало высокую распространенность европейской гаплогруппы В (95.2 %), в то время как остальные особи были отнесены к гаплогруппе А (4.8 %). Сеть медианного соединения показала, что почти все гаплотипы, принадлежащие к гаплогруппе В, образуют звездообразную сеть, что свидетельствует о слабой генетической дифференциации и большом генном потоке между болгарскими аборигенными породами (Kalaydzhiev et al., 2023).

У двух венгерских пород, цигаи и чикта, подтверждено наличие гаплогрупп В и А, а гаплогруппы С – только у породы чикта. При этом преобладает гаплогруппа В, которая находится на уровне более 80 % в обеих породах, что подтверждает наличие общего предкового корня (Gásrárdy et al., 2022). Однородное материнское происхождение девяти пород овец Восточной Адриатики, характерное для европейских пород, установлено в исследованиях М. Ferencakovic с коллегами (2013), анализ митохондриальной ДНК выявил у них высокую частоту гаплотипов типа В.

У 27 проанализированных индийских пород овец обнаружено три линии мтДНК, а именно А, В и С. Линия А преобладала среди индийских овец, тогда как линии В и С наблюдались с низкой частотой. При этом породы мандья и сонати значительно отличались от других индийских пород высокой долей линии В, которая, предположительно, попала на Индийский субконтинент не с Монгольского плато, а по Аравийскому морскому пути (Kamalakkannan et al., 2021). Авторы цитируемой работы на основании проведенных исследований, вопреки существующим гипотезам, считают, что одомашнивание овец гаплогруппы А произошло на Индийском субконтиненте.

Филогенетический анализ последовательности D-петли мтДНК 963 особей 16 аборигенных пород, распространенных в семи географических регионах Китая, показал, что три гаплогруппы, А, В и С, были установлены у всех пород, за исключением горного региона Юго-Западного Китая, где присутствовали только гаплогруппы А и В (Zhao E. et al., 2013).

Семь местных индонезийских пород овец на острове Ява тесно связаны между собой и объединены в две гаплогруппы, А и В. При этом большинство из них относится к гаплогруппе В, за исключением овец пород гарут и прианган (Ibrahim et al., 2023). Овцы основной породы Вьетнама фанранг принадлежат к гаплогруппам А (28 %) и В (72 %), что подтверждает гипотезу об их двойном происхождении с влиянием как азиатской, так и европейской линий (Luong et al., 2024). Филогенетический анализ шести пород овец Казахстана показал, что 44 % животных принадлежали к гаплогруппе А, 39 % – к гаплогруппе В и 17 % – к гаплогруппе С, что согласуется с распределением гаплогрупп у древних домашних овец. В настоящее время линия А преобладает в казахских породах овец. Это указывает на то, что большая часть казахских пород овец генетически ближе к азиатскому генотипу, чем к европейскому (Tarlykov et al., 2021).

Овцы в Африке принадлежат к разным митохондриальным линиям, что дает им преимущество в генетическом

разнообразии пород и популяций, имеет практическое значение для использования в селекционных программах по повышению продуктивности и приспособительных качеств. Метаанализ 399 пород позволил обнаружить три основные гаплогруппы, А, В и С, причем гаплогруппа В является доминирующей (Wanjala et al., 2021; Salim et al., 2023).

В настоящее время в России разводят 17 тонкорунных пород (57.9 % от общей численности овец), 17 – полутонкорунных (4.1 %), 2 – полугрубошерстные (1.1 %), 16 – грубошерстных пород (30. %), неидентифицированные (6.6 %) (Бригида и др., 2025). Полутонкорунные породы овец в основном имеют мясо-шерстное направление продуктивности, а полугрубошерстные и грубошерстные – мясо-сальное направление. Многочисленность пород овец в стране связана с многообразием природно-климатических и географических зон.

Генетический анализ мтДНК древних овец России свидетельствует о том, что в период ранней бронзы по крайней мере две линии (А и В) существовали на юге Западной Сибири (Дымова и др., 2019). Секвенирование D-петли митохондриальной ДНК из 17 останков костей овец (возрастом ~4000–1000 лет), найденных в археологических комплексах на юге Алтая (Россия), показало присутствие митохондриальных линий А, В, С, D и E. Относительно высокое разнообразие гаплотипов овец, включая наличие двух базальных гаплотипов, указывает на то, что Алтайский регион мог быть транспортным путем миграции одомашненных овец. Определение принадлежности древних образцов к филогенетическим линиям показало, что к линии В относится 70 %, А – 25 %, С и D – по 2.5 % (Dymova et al., 2017).

Филогенетический анализ 25 российских местных пород овец позволил выявить четыре гаплогруппы, включая А, В, С и D, что объясняется широким ареалом исследуемых животных; наиболее распространенными оказались гаплогруппы В и А, характерные для овец европейского и азиатского происхождения, при этом линия В преобладала в Западной части России (Кошкина и др., 2021).

Анализ сети медианного соединения и байесовского дерева российских пород показал, что наиболее часто встречается гаплогруппа В (64.8 %), на гаплогруппу А приходилось 28.9 %, на гаплогруппу С – 5.5 %, и только 0.8 % отнесено к гаплогруппе D. Отмечается, что гаплогруппы А и В присутствовали во всех породах овец, гаплогруппа С была представлена гаплотипами пород овец из Северо-Кавказского и Дальневосточного федеральных округов, тогда как гаплогруппа D обнаружена у одного животного Южного федерального округа (Koshkina et al., 2023). М. Тарюс с коллегами (2006) выявили гаплогруппу D у одного животного карачаевской породы на Северном Кавказе, что указывает на наличие этой митохондриальной линии на территории России.

Изучение нуклеотидной последовательности D-петли мтДНК у овец тонкорунных пород (сальской, ставропольской и советского меринуса) показало разделение исследуемых популяций овец на два кластера: первый кластер представлен гаплогруппой В, характерной для европей-

ских домашних овец, а также овец Новой Зеландии и Австралии, второй – гаплогруппой А (около 30 %), доминирующей у азиатских овец. Полученные результаты исследований позволили установить сходство и различие овец мериносовых пород России с мериносами европейской и австралийской селекции (Широкова и др., 2018). При определении овец романовской (Бакоев и др., 2018) и куйбышевской пород (Кошкина и др., 2022а) установлено, что они принадлежат к гаплогруппе В.

Анализ митохондриальных геномов трех пород разного направления продуктивности (грозненская – тонкорунная, горноалтайская – полутонкорунная и буубэй – грубошерстная) из различных эколого-кормовых регионов страны показал, что все особи трех пород отнесены к общепринятым гаплогруппам А ($n = 46.7\%$), В ($n = 46.7\%$) и С ($n = 6.6\%$), характерным для овец европейского и азиатского происхождения (Кошкина и др., 2022б).

Заключение

На основании проведенного анализа научно-информационных источников в предметной области установлено, что при одомашнивании такие аспекты, как конкретное место, время и дальнейшее развитие после доместикации, на сегодня до конца остаются невыясненными.

Митохондриальная ДНК является отличным инструментом эволюционной биологии. Она наследуется из поколения в поколение практически без изменений, поскольку не участвует в рекомбинации; таким образом, время возникновения каждой мутации можно оценить на основе средней скорости мутаций. Благодаря этому женские гаплогруппы позволяют выяснить события, произошедшие в далеком прошлом (процессы одомашнивания и миграции). У одомашненных овец было идентифицировано семь гаплогрупп, две из которых (F и G) исчезли, а пять других (A, B, C, D, E) присутствуют в современных породах.

Изменчивость мтДНК в той или иной степени коррелирует с расстоянием от центра одомашнивания. Наибольшее разнообразие генома обнаруживается ближе к месту происхождения, как это было установлено у человека (Li J.Z. et al., 2008). Настоящий обзор подтверждает существование одного центра одомашнивания на Ближнем Востоке, откуда овцы распространились в Европу через Средиземное море и долину Дуная, что подтверждается исследованиями лентивирусов мелких жвачных животных (Molaee et al., 2020). Возможно, существовал и другой путь распространения овец в Европу, который проходил через Кавказ, Россию и Северную Европу (Tarjo et al., 2006). Сначала линия В, вероятно, достигла Финляндии, затем, в раннем Средневековье, за ней последовала линия А (Niemi et al., 2013). Происхождение линий С и D в Центральной Европе остается неясным, но есть предположение, что они могли туда попасть с доисторическим человеком или гораздо позже, например, во время османской экспансии (Gáspárdy et al., 2021). Монгольское плато действовало как миграционный центр, из которого линии распространялись с центра одомашнивания в Азию (Ganbold et al., 2019). В Индии установлено высокое нуклеотидное разнообразие линий А и В, в Северном Китае – линии С (Lv et al., 2015).

В процессе миграции одомашненные овцы адаптировались к различным эколого-кормовым условиям среды обитания на всех континентах мира, при этом у современных домашних овец сформировался ряд морфологических, физиологических и поведенческих признаков, которые привели к нынешним фенотипическим различиям между дикими и домашними видами.

Результаты исследований древней ДНК позволили установить, что анатолийские неолитические овцы имеют значительную схожесть с современными европейскими породами, в то время как киргизские овцы неолита и бронзового века демонстрируют большее сходство с современными азиатскими породами.

В настоящее время домашние овцы делятся на две основные географические группы – Европу и Азию. Европейские овцы в основном несут гаплотип В, а азиатские – преимущественно гаплотип А. Разнообразие представленных гаплогрупп одомашненных и современных пород овец косвенно указывает на их миграцию на территории Евразии, включая Российскую Федерацию, в двух направлениях – в Европу (на запад) и Азию (на восток).

Список литературы / References

- Бакоев Н.Ф., Гетманцева Л.В., Бакоев С.Ю., Костюнина О.В. Анализ нуклеидной последовательности D-петли мтДНК у овец романовской породы. *Овцы, козы, шерстяное дело*. 2018;4:18-20 [Bakoev N.F., Getmantseva L.V., Bakoev S.Yu., Kostyunina O.V. Analysis of the nucleotide sequence of the mtDNA D-loop in Romanov sheep. *Ovcy, Kozy, Sherstyanoje Delo = Sheep, Goats, and Wool Industry*. 2018;4:18-20 (in Russian)]
- Бригида А.В., Приданова И.Е., Машталер Д.В. Предпосылки развития молочного овцеводства на территории Российской Федерации (Обзор). *Ветеринария и кормление*. 2025;7:13-16. doi 10.30917/TT-VK-1814-9588-2025-7-3 [Brigida A.V., Pridanova I.E., Mashtaler D.V. Prerequisites for the development of dairy sheep breeding in the Russian Federation (Review). *Veterinariya i Kormlenie*. 2026;7:13-16. doi 10.30917/TT-VK-1814-9588-2025-7-3 (in Russian)]
- Денискова Т.Е. Идентификация QTL, локализованных в регионах гомозиготности у пород овец, разводимых в России. *Аграрная наука*. 2025;10:102-109. doi 10.32634/0869-8155-2025-399-102-109 [Deniskova T.E. Identification of QTL localized in the runs of homozygosity in sheep breeds raised in Russia. *Agrarnaya Nauka = Agrarian Science*. 2025;10:102-109. doi 10.32634/0869-8155-2025-399-102-109 (in Russian)]
- Дымова М.А., Тишкин А.А., Мишукова О.В., Храпов Е.А., Грушин С.П., Филипенко М.Л. Гаплотипическое разнообразие домашней овцы (*Ovis aries*) (по материалам археологических памятников ранней бронзы юга Западной Сибири). *Зоологический журнал*. 2019;98(7):836-842. doi 10.1134/S0044513419070043 [Dymova M.A., Tishkin A.A., Mishukova O.V., Khrapov E.A., Grushin S.P., Filipenko M.L. Haplotype diversity of the ancient sheep (*Ovis aries*), based on material from Western Siberian Bronze Age archaeological sites. *Zoologicheskij Zhurnal*. 2019;98(7):836-842. doi 10.1134/S0044513419070043 (in Russian)]
- Кошкина О.А., Денискова Т.Е., Дотев А.В., Kunz E., Upadhyay M., Krebs S., Соловьева А.Д., Medugorac I., Зиновьева Н.А. Оценка материнской изменчивости российских локальных пород овец на основе анализа полиморфизма гена цитохрома В. *Сельскохозяйственная биология*. 2021;56(6):1134-1147. doi 10.15389/agrobio.2021.6.1134rus [Koshkina O.A., Deniskova T.E., Dotsev A.V., Kunz E., Upadhyay M., Krebs S., Solovieva A.D., Medugorac I., Zinovieva N.A.

- A study of maternal variability of Russian local sheep breeds based on the analysis of cytochrome B gene polymorphism. *Sel'skhozvaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 2021;56(6):1134-1147. doi 10.15389/agrobiology.2021.6.1134eng]
- Кошкина О.А., Денискова Т.Е., Зиновьева Н.А. Филогенетический анализ полных последовательностей митохондриального генома овец куйбышевской породы. *Овцы, козы, шерстяное дело*. 2022a;4:8-11. doi 10.26897/2074-0840-2022-4-8-11 [Koshkina O.A., Deniskova T.E., Zinovieva N.A. Phylogenetic analysis of complete mitochondrial genome sequences of Kuibyshev sheep. *Ovtsy, Kozy, Sherstyanoje Delo = Sheep, Goats, and Wool Industry*. 2022a;4:8-11. doi 10.26897/2074-0840-2022-4-8-11 (in Russian)]
- Кошкина О.А., Денискова Т.Е., Зиновьева Н.А. Разработка и апробация тест-системы для выделения полных митохондриальных геномов домашних овец. *Достижения науки и техники АПК*. 2022b;36(10):60-65. doi 10.53859/02352451_2022_36_10_60 [Koshkina O.A., Deniskova T.E., Zinovieva N.A. Development and implementation of test system for investigation of complete mitochondrial genomes of domestic sheep. *Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Technology in Agro-industrial Complex*. 2022b;36(10):60-65. doi 10.53859/02352451_2022_36_10_60 (in Russian)]
- Матюков В.С., Жариков Я.А., Канева Л.А. Анализ аллелофонда полутонкорунных овец печорской популяции с помощью STR-маркеров. *Генетика*. 2023;59(7):843-849. doi 10.31857/S0016675823060103 [Matyukov V.S., Zharikov Ya.A., Kaneva L.A. Analysis of the allele fund of semi-fine wool sheep of the Pechora population using STR markers. *Russ J Genet*. 2023;59(7):732-738. doi 10.1134/s1022795423060108]
- Широкова Н.В., Бакоев Н.Ф., Колосова М.А., Гетманцева Л.В., Колосов Ю.А. Исследование нуклеотидной последовательности D-петли мтДНК у овец мериносовых пород РФ. *Международный научно-исследовательский журнал*. 2018;11(77):21-25. doi 10.23670/IRJ.2018.77.11.039 [Shirokova N.V., Bakoev N.F., Kolosova M.A., Getmantseva L.V., Kolosov Yu.A. Study of the nucleotide sequence of the mtDNA D-loop in Merino sheep of the Russian Federation. *Mezhdunarodnyi Nauchno-Issledovatel'skiy Zhurnal = International Research Journal*. 2018;11(77):21-25. doi 10.23670/IRJ.2018.77.11.039 (in Russian)]
- Ahbara A.M., Musa H.H., Robert C., Abebe A., Al-Jumaili A.S., Kebede A., Latairish S., Agoub M.O., Clark E., Hanotte O., Mwacharo J.M. Natural adaptation and human selection of northeast African sheep genomes. *Genomics*. 2022;114(5):110448. doi 10.1016/j.ygeno.2022.110448
- Alipanah M., Gharari F., Mazloom S.M. Comparison of selection signatures among five meat sheep breeds. *Small Ruminant Res*. 2025; 249:107524. doi 10.1016/j.smallrumres.2025.107524
- Alonso R.A., Ulloa-Arvizu R., Gayosso-Vázquez A. Mitochondrial DNA sequence analysis of the Mexican Creole sheep (*Ovis aries*) reveals a narrow Iberian maternal origin. *Mitochondrial DNA A DNA Mapp Seq Anal*. 2017;28(6):793-800. doi 10.1080/24701394.2016.1192613
- Álvarez I., Capote J., Traoré A., Fonseca N., Pérez K., Cuervo M., Fernández I., Goyache F. Mitochondrial analysis sheds light on the origin of hair sheep. *Anim Genet*. 2013;44(3):344-347. doi 10.1111/j.1365-2052.2012.02398.x
- Arbuckle B.S., Atici L. Initial diversity in sheep and goat management in Neolithic South-Western Asia. *Levant*. 2013;45(2):219-235. doi 10.1179/0075891413Z.00000000026
- Atağ G., Kaptan D., Yüncü E., Başak Vural K., Mereu P., Pirastru M., Barbato M., ... Togan İ., Günther T., Özer F., Hadjisterkotis E., Somel M. Population genomic history of the endangered Anatolian and Cyprian mouflons in relation to worldwide wild, feral, and domestic sheep lineages. *Genome Biol Evol*. 2024;16(5):evae090. doi 10.1093/gbe/evae090
- Atlija M., Arranz J.J., Martínez-Valladares M., Gutiérrez-Gil B. Detection and replication of QTL underlying resistance to gastrointestinal nematodes in adult sheep using the ovine 50K SNP array. *Genet Sel Evol*. 2016;48:4. doi 10.1186/s12711-016-0182-4
- Auxiette G., Hachem L. Farm, Hunt, Feast, Celebrate. Animals and Society in Neolithic Bronze and Iron Age Northern France. Leiden: Sidestone Press, 2021
- Barbato M., Hailer F., Orozco-terWengel P., Kijas J., Mereu P., Cabras P., Mazza R., Pirastru M., Bruford M.W. Genomic signatures of adaptive introgression from European mouflon into domestic sheep. *Sci Rep*. 2017;7(1):7623. doi 10.1038/s41598-017-07382-7
- Barbato M., Masseti M., Pirastru M., Columbano N., Scali M., Vignani R., Mereu P. Islands as time capsules for genetic diversity conservation: the case of the Giglio island mouflon. *Diversity*. 2022; 14(8):609. doi 10.3390/d14080609
- Becker C., Benecke N., Grabundžija A., Küchelmann H.-C., Pollock S., Schier W., Schoch C., Schrakamp I., Schütt B., Schumacher M. The textile revolution. Research into the origin and spread of wool production between the Near East and Central Europe. *eTopoi J Ancient Stud*. 2016;6:102-151
- Brigand R., Dubouloz J., Weller O. Colonization dynamics of LBK farmers in Europe under geostatistics test. *Documenta Praehistorica*. 2022;49:2-45. doi 10.4312/dp.49.12
- Cai D., Tang Z., Yu H., Han L., Ren X., Zhao X., Zhu H., Zhou H. Early history of Chinese domestic sheep indicated by ancient DNA analysis of Bronze Age individuals. *J Archaeol Sci*. 2011;38(4): 896-902. doi 10.1016/j.jas.2010.11.019
- Caiye Z., Song S., Li M., Huang X., Luo Y., Fang S. Genome-wide DNA methylation analysis reveals different methylation patterns in Chinese indigenous sheep with different type of tail. *Front Vet Sci*. 2023;10:1125262. doi 10.3389/fvets.2023.1125262
- Cao Y.H., Xu S.S., Shen M., Chen Z.H., Gao L., Lv F.H., Xie X.L., ... Kantanen J., Bruford M.W., Lenstra J.A., Kijas J., Li M.H. Historical introgression from wild relatives enhanced climatic adaptation and resistance to pneumonia in sheep. *Mol Biol Evol*. 2021;38(3): 838-855. doi 10.1093/molbev/msaa236
- Chataigner C., Badalyan R., Arimura M. The Neolithic of the Caucasus. Oxford Handbooks Online, 2014. doi 10.1093/oxfordhb/9780199935413.013.13
- Chen Z.H., Xu Y.X., Xie X.L., Wang D.F., Aguilar-Gómez D., Liu G.J., Li X., ... Periasamy K., Coltman D.W., Lenstra J.A., Nielsen R., Li M.H. Whole-genome sequence analysis unveils different origins of European and Asiatic mouflon and domestication-related genes in sheep. *Commun Biol*. 2021;4(1):1307. doi 10.1038/s42003-021-02817-4
- Cheng H., Zhang Z., Wen J., Lenstra J.A., Heller R., Cai Y., Guo Y., ... Zhang L., Billah M., Wang X., Liu M., Jiang Y. Long divergent haplotypes introgressed from wild sheep are associated with distinct morphological and adaptive characteristics in domestic sheep. *PLoS Genet*. 2023;19(2):e1010615. doi 10.1371/journal.pgen.1010615
- Chessa B., Pereira F., Arnaud F., Amorim A., Goyache F., Mainland I., Kao R.R., ... Ajmone-Marsan P., Bruford M.W., Kantanen J., Spencer T.E., Palmarini M. Revealing the history of sheep domestication using retrovirus integrations. *Science*. 2009;324(5926):532-536. doi 10.1126/science.1170587
- Ciani E., Lasagna E., D'Andrea M., Alloggio I., Marroni F., Ceccobelli S., Delgado Bermejo J.V., Sarti F.M., Kijas J., Lenstra J.A., Pilla F; International Sheep Genomics Consortium. Merino and Merino-derived sheep breeds: a genome-wide intercontinental study. *Genet Sel Evol*. 2015;47(1):64. doi 10.1186/s12711-015-0139-z
- Ciani E., Mastrangelo S., Da Silva A., Marroni F., Ferencaković M., Ajmone-Marsan P., Baird H., ... Simčić M., Stepanek O., Curik I., Cubric-Curik V., Lenstra J.A. On the origin of European sheep as revealed by the diversity of the Balkan breeds and by optimizing population-genetic analysis tools. *Genet Sel Evol*. 2020;52(1):25. doi 10.1186/s12711-020-00545-7

- Crockford S.J. Animal domestication and heterochronic speciation: the role of thyroid hormone. In: Minugh-Purvis N., McNamara K. (Eds) *Human Evolution through Developmental Change*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2002;122-153
- Daly K.G., Mullin V.E., Hare A.J., Halpin Á., Mattiangeli V., Teasdale M.D., Rossi C., ... Zeder M., Atıcı L., Mashkour M., Peters J., Bradley D.G. Ancient genomics and the origin, dispersal, and development of domestic sheep. *Science*. 2025;387(6733):492-497. doi 10.1126/science.adn2094
- Darwin C.R. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. London: John Murray, 1875
- Demirci S., Koban Baştanlar E., Dağtaş N.D., Pişkin E., Engin A., Ozer F., Yüncü E., Doğan S.A., Togan I. Mitochondrial DNA diversity of modern, ancient and wild sheep (*Ovis gmelinii anatolica*) from Turkey: new insights on the evolutionary history of sheep. *PLoS One*. 2013;8(12):e81952. doi 10.1371/journal.pone.0081952
- Deng J., Xie X.L., Wang D.F., Zhao C., Lv F.H., Li X., Yang J., ... Lenstra J.A., Han J.L., Zhang H.P., Li L., Li M.H. Paternal origins and migratory episodes of domestic sheep. *Curr Biol*. 2020;30(20):4085-4095.e6. doi 10.1016/j.cub.2020.07.077
- Dossybayev K., Ualiyeva D., Kapassuly T., Amandykova M., Kozhahmet A., Bekmanov B., Amzeyev R., Naruya S. Genetic diversity and population structure of fat-tailed coarse-wooled sheep breeds *Ovis aries* from Kazakhstan. *Vet Sci*. 2025;12(10):988. doi 10.3390/vetsci12100988
- Dymova M.A., Zadorozhny A.V., Mishukova O.V., Khrapov E.A., Druzhkova A.S., Trifonov V.A., Kichigin I.G., Tishkin A.A., Grushin S.P., Filipenko M.L. Mitochondrial DNA analysis of ancient sheep from Altai. *Anim Genet*. 2017;48(5):615-618. doi 10.1111/age.12569
- Ferencakovic M., Curik I., Pérez-Pardal L., Royo L.J., Cubric-Curik V., Fernández I., Alvarez I., Kostelic A., Sprem N., Krapinec K., Goyache F. Mitochondrial DNA and Y-chromosome diversity in East Adriatic sheep. *Anim Genet*. 2013;44(2):184-192. doi 10.1111/j.1365-2052.2012.02393.x
- Fitak R.R., Mohandesan E., Corander J., Yadamsuren A., Chuluunbat B., Abdelhadi O., Raziq A., Nagy P., Walzer C., Faye B., Burger P.A. Genomic signatures of domestication in Old World camels. *Commun Biol*. 2020;3(1):316. doi 10.1038/s42003-020-1039-5
- Gabbianelli F., Gargani M., Pariset L., Mariotti M., Alhaique F., De Minicis E., Barelli L., Ciammetti E., Redi F., Valentini A. Mitochondrial DNA analysis of medieval sheep (*Ovis aries*) in central Italy reveals the predominance of haplogroup B already in the Middle Ages. *Anim Genet*. 2015;46(3):329-332. doi 10.1111/age.12289
- Ganbold O., Lee S.-H., Seo D., Paek W.K., Manjula P., Munkhbayer M., Lee J.H. Genetic diversity and the origin of Mongolian native sheep. *Livest Sci*. 2019;220:17-25. doi 10.1016/j.livsci.2018.12.007
- Garel M., Marchand P., Bourgoïn G., Santiago-Moreno J., Portanier E., Piegert H., Hadjisterkotis E., Cugnasse J.-M. Mouflon *Ovis gmelini* Blyth, 1841. In: Hackländer K., Zachos F.E. (Eds) *Handbook of the Mammals of Europe*. Springer, 2022;1-35. doi 10.1007/978-3-319-65038-8_34-1
- Gáspárdy A., Berger B., Zabavnik-Piano J., Kovács E., Annus K., Zenke P., Sáfár L., Maróti-Agóts Á. Comparison of mtDNA control region among descendant breeds of the extinct Zaupel sheep revealed haplogroup C and D in Central Europe. *Vet Med Sci*. 2021;7(6):2330-2338. doi 10.1002/vms3.585
- Gáspárdy A., Zenke P., Kovács E., Annus K., Posta J., Sáfár L., Maróti-Agóts Á. Evaluation of maternal genetic background of two Hungarian autochthonous sheep breeds coming from different geographical directions. *Animals (Basel)*. 2022;12(3):218. doi 10.3390/ani12030218
- Gornas N., Weimann C., El Hussien A., Erhardt G. Genetic characterization of local Sudanese sheep breeds using DNA markers. *Small Ruminant Res*. 2011;95:27-33. doi 10.1016/j.smallrumres.2010.08.009
- Guerrini M., Panayides P., Niktoreh Mofrad N., Kassinis N., Ioannou I., Forcina G., Hadjigerou P., Barbanera F. Spatial genetic structure and *Ovis* haplogroup as a tool for an adaptive conservation management of the endangered Cyprus mouflon. *Zoology*. 2021;148:125959. doi 10.1016/j.zool.2021.125959
- Guo J., Du L.X., Ma Y.H., Guan W.J., Li H.B., Zhao Q.J., Li X., Rao S.Q. A novel maternal lineage revealed in sheep (*Ovis aries*). *Anim Genet*. 2005;36(4):331-336. doi 10.1111/j.1365-2052.2005.01310.x
- Hachem L. Animals in LBK society: identity and gender markers. *J Archaeol Sci Rep*. 2018;20:910-921. doi 10.1016/j.jasrep.2017.09.020
- Han J., Yang M., Guo T., Niu C., Liu J., Yue Y., Yuan C., Yang B. Two linked *TBXT* (brachyury) gene polymorphisms are associated with the tailless phenotype in fat-rumped sheep. *Anim Genet*. 2019;50(6):772-777. doi 10.1111/age.12852
- Her C., Rezaei H.R., Hughes S., Naderi S., Duffraisse M., Mashkour M., Naghash H.R., ... Tresset A., Vigne J.D., Taberlet P., Hänni C., Pompanon F. Broad maternal geographic origin of domestic sheep in Anatolia and the Zagros. *Anim Genet*. 2022;53(3):452-459. doi 10.1111/age.13191
- Hiendleder S., Kaupé B., Wassmuth R., Janke A. Molecular analysis of wild and domestic sheep questions current nomenclature and provides evidence for domestication from two different subspecies. *Proc Biol Sci*. 2002;269(1494):893-904. doi 10.1098/rspb.2002.1975
- Horsburgh K.A., Rhines A. Genetic characterization of an archaeological sheep assemblage from South Africa's Western Cape. *J Archaeol Sci*. 2010;37(11):2906-2910. doi 10.1016/j.jas.2010.06.035
- Hu Z., Wu C., Shi Y., Guo H., Zhao X., Yin Z., Yang L., ... Zhou B., Lu D., Wu T., Lin D., Shen H. A genome-wide association study identifies two new lung cancer susceptibility loci at 13q12.12 and 22q12.2 in Han Chinese. *Nat Genet*. 2011;43(8):792-796. doi 10.1038/ng.875
- Ibrahim A., Baliarti E., Budisatria I.G.S., Artama W.T., Widayanti R., Maharani D., Tavares L., Margawati E.T. Genetic diversity and relationship among Indonesian local sheep breeds on Java Island based on mitochondrial cytochrome b gene sequences. *J Genet Eng Biotechnol*. 2023;21(1):34. doi 10.1186/s43141-023-00491-z
- Jackson N., Maddocks I.G., Watts J.E., Scobie D., Mason R.S., Gordon-Thomson C., Stockwell S., Moore G.P.M. Evolution of the sheep coat: the impact of domestication on its structure and development. *Genet Res (Camb)*. 2020;102:e4. doi 10.1017/S0016672320000063
- Jin M., Liu G., Liu E., Wang L., Jiang Y., Zheng Z., Lu J., ... Cao J., Yuan Z., Du L., Wang H., Wei C. Genomic insights into the population history of fat-tailed sheep and identification of two mutations that contribute to fat tail adipogenesis. *J Adv Res*. 2026;80:725-741. doi 10.1016/j.jare.2025.05.011
- Kalaydzhiev G., Palova N., Dundarova H., Lozanova L., Mehandjyski I., Radoslavov G., Hristov P. Mitochondrial diversity and phylogenetic relationship of eight native Bulgarian sheep breeds. *Animals (Basel)*. 2023;13(23):3655. doi 10.3390/ani13233655
- Kalds P., Huang S., Chen Y., Wang X. Ovine *HOXB13*: expanding the gene repertoire of sheep tail patterning and implications in genetic improvement. *Commun Biol*. 2022a;5(1):1196. doi 10.1038/s42003-022-04199-7
- Kalds P., Zhou S., Gao Y., Cai B., Huang S., Chen Y., Wang X. Genetics of the phenotypic evolution in sheep: a molecular look at diversity-driving genes. *Genet Sel Evol*. 2022b;54(1):61. doi 10.1186/s12711-022-00753-3
- Kamalakkannan R., Kumar S., Bhavana K., Prabhu V.R., Machado C.B., Singha H.S., Sureshgopi D., Vijay V., Nagarajan M. Evidence for independent domestication of sheep mtDNA lineage A in India and introduction of lineage B through Arabian sea route. *Sci Rep*. 2021;11(1):19733. doi 10.1038/s41598-021-97761-y
- Kaptan D., Atağ G., Vural K.B., Morell Miranda P., Akbaba A., Yüncü E., Buluktaev A., ... Geigl E.M., Togan İ.Z., Günther T., Somel M., Özer F. The population history of domestic sheep revealed by paleogenomes. *Mol Biol Evol*. 2024;41(10):msae158. doi 10.1093/molbev/msae158
- Karlsson A.C., Fallahshahroudi A., Johnsen H., Hagenblad J., Wright D., Andersson L., Jensen P. A domestication related mutation in the thyroid stimulating hormone receptor gene (*TSHR*) modulates photope-

- riodic response and reproduction in chickens. *Gen Comp Endocrinol.* 2016;228:69-78. doi 10.1016/j.ygcen.2016.02.010
- Koshkina O., Deniskova T., Dotsev A., Kunz E., Selionova M., Medugorac I., Zinovieva N. Phylogenetic analysis of russian native sheep breeds based on mtDNA sequences. *Genes (Basel).* 2023;14(9):1701. doi 10.3390/genes14091701
- Kyselý R. The size of domestic cattle, sheep, goats and pigs in the Czech Lengyel and Eneolithic periods: temporal variations and their causes. *Archaeofauna.* 2016;25:33-78. doi 10.15366/archaeofauna.2016.25.003
- Landi V., Lasagna E., Ceccobelli S., Martinez A., Santos-Silva F., Vega-Pla J.L., Panella F., ... Dunner S., Da Gama L.T., Barba C., Delgado J.V., Sarti F.M. An historical and biogeographical assessment of European Merino sheep breeds by microsatellite markers. *Small Ruminant Res.* 2019;177:76-81. doi 10.1016/j.smallrumres.2019.06.018
- Larsson M.N.A., Morell Miranda P., Pan L., Başak Vural K., Kaptan D., Rodrigues Soares A.E., Kivikero H., Kantanen J., Somel M., Özer F., Johansson A.M., Storå J., Günther T. Ancient sheep genomes reveal four millennia of North European short-tailed sheep in the Baltic sea region. *Genome Biol Evol.* 2024;16(6):evae114. doi 10.1093/gbe/evae114
- Li J.Z., Absher D.M., Tang H., Southwick A.M., Casto A.M., Ramachandran S., Cann H.M., Barsh G.S., Feldman M., Cavalli-Sforza L.L., Myers R.M. Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. *Science.* 2008;319(5866):1100-1104. doi 10.1126/science.1153717
- Li R., Yang P., Li M., Fang W., Yue X., Nanaei H.A., Gan S., Du D., Cai Y., Dai X., Yang Q., Cao C., Deng W., He S., Li W., Ma R., Liu M., Jiang Y. A Hu sheep genome with the first ovine Y chromosome reveal introgression history after sheep domestication. *Sci China Life Sci.* 2021;64(7):1116-1130. doi 10.1007/s11427-020-1807-0
- Li X., Yang J., Shen M., Xie X.L., Liu G.J., Xu Y.X., Lv F.H., ... Kijas J.W., Bruford M.W., Periasamy K., Wang X.H., Li M.H. Whole-genome resequencing of wild and domestic sheep identifies genes associated with morphological and agronomic traits. *Nat Commun.* 2020;11(1):2815. doi 10.1038/s41467-020-16485-1
- Liu J., Ding X., Zeng Y., Yue Y., Guo X., Guo T., Chu M., ... Sun X., Niu C., Yang B., Guo J., Yuan C. Genetic diversity and phylogenetic evolution of Tibetan sheep based on mtDNA D-loop sequences. *PLoS One.* 2016;11(7):e0159308. doi 10.1371/journal.pone.0159308
- Luo Y., Zhang M., Guo Z., Wijayanti D., Xu H., Jiang F., Lan X. Insertion/Deletion (InDel) variants within the sheep fat-deposition-related *PDGFD* gene strongly affect morphological traits. *Animals (Basel).* 2023;13(9):1485. doi 10.3390/ani13091485
- Luong N.N., Ha H.T.T., Huy N.X., Loi B.V., Van N.H., Quang H.T., Loc N.H. Characterizing the Phan Rang sheep: a first look at the Y chromosome, mitochondrial DNA, and morphometrics. *Animals (Basel).* 2024;14(14):2020. doi 10.3390/ani14142020
- Lv F.-H., Peng W.-F., Yang J., Zhao Y.-X., Li W.-R., Liu M.-J., Ma Y.-H., ... Iso-Touru T., Bruford M.W., Kantanen J., Han J.L., Li M.H. Mitogenomic meta-analysis identifies two phases of migration in the history of eastern Eurasian sheep. *Mol Biol Evol.* 2015;32(10):2515-2533. doi 10.1093/molbev/msv139
- Lv F.-H., Cao Y.H., Liu G.J., Luo L.Y., Lu R., Liu M.J., Li M.H., ... Kantanen J., Coltman D.W., Bruford M.W., Lenstra J.A., Li M.H. Whole-genome resequencing of worldwide wild and domestic sheep elucidates genetic diversity, introgression, and agronomically important loci. *Mol Biol Evol.* 2022;39(2):msab353. doi 10.1093/molbev/msab353
- Machová K., Málková A., Vostrý L. Sheep post-domestication expansion in the context of mitochondrial and Y chromosome haplogroups and haplotypes. *Genes (Basel).* 2022;13(4):613. doi 10.3390/genes13040613
- McManus C., Pimentel D., Junqueira V.S., Pimentel F., Peripolli V. The importance of sheep genetics and diversity: a bibliometric review. *Trop Anim Health Prod.* 2025;57(5):261. doi 10.1007/s11250-025-04503-7
- Meadows J.R., Li K., Kantanen J., Tapio M., Sipos W., Pardeshi V., Gupta V., Calvo J.H., Whan V., Norris B., Kijas J.W. Mitochondrial sequence reveals high levels of gene flow between breeds of domestic sheep from Asia and Europe. *J Hered.* 2005;96(5):494-501. doi 10.1093/jhered/esi100
- Meadows J.R., Cemal I., Karaca O., Gootwine E., Kijas J.W. Five ovine mitochondrial lineages identified from sheep breeds of the near East. *Genetics.* 2007;175(3):1371-1379. doi 10.1534/genetics.106.068353
- Mereu P., Pirastru M., Sanna D., Bassu G., Naitana S., Leoni G.G. Phenotype transition from wild mouflon to domestic sheep. *Genet Sel Evol.* 2024;56:1. doi 10.1186/s12711-023-00871-6
- Mereu P., Pirastru M., Morell Miranda P., Atağ G., Basak Vural K., Wilkens B., Rodrigues Soares A.E., ... Hadjisterkotis E., Somel M., Özer F., Günther T., Leoni G.G. Revised phylogeny of mouflon based on expanded sampling of mitogenomes. *PLoS One.* 2025;20(5):e0323354. doi 10.1371/journal.pone.0323354
- Michailidou S., Kyritsi M., Pavlou E., Tsourekis A., Argiriou A. Genetic diversity, population structure, and historical gene flow patterns of nine indigenous Greek sheep breeds. *Biology.* 2025;14(7):845. doi 10.3390/biology14070845
- Molae V., Bazzucchi M., De Mia G.M., Otard V., Abdollahi D., Rosati S., Lühken G. Phylogenetic analysis of small ruminant lentiviruses in Germany and Iran suggests their expansion with domestic sheep. *Sci Rep.* 2020;10(1):2243. doi 10.1038/s41598-020-58990-9
- Muigai A.W.T., Hanotte O. The origin of African sheep: archaeological and genetic perspectives. *Afr Archaeol Rev.* 2013;30:39-50. doi 10.1007/s10437-013-9129-0
- Naval-Sanchez M., Nguyen Q., McWilliam S., Porto-Neto L.R., Tellam R., Vuocolo T., Reverter A., ... Muzny D.M., Jhangiani S.N., Cockett N., Daetwyler H., Kijas J. Sheep genome functional annotation reveals proximal regulatory elements contributed to the evolution of modern breeds. *Nat Commun.* 2018;9(1):859. doi 10.1038/s41467-017-02809-1
- Niemi M., Bläuer A., Iso-Touru T., Nyström V., Harjula J., Taavitsainen J.P., Stora J., Lidén K., Kantanen J. Mitochondrial DNA and Y-chromosomal diversity in ancient populations of domestic sheep (*Ovis aries*) in Finland: comparison with contemporary sheep breeds. *Genet Sel Evol.* 2013;45(1):2. doi 10.1186/1297-9686-45-2
- Pedrosa S., Uzun M., Arranz J.-J., Gutiérrez-Gil B., San Primitivo F., Bayón Y. Evidence of three maternal lineages in Near Eastern sheep supporting multiple domestication events. *Proc Biol Sci.* 2005;272(1577):2211-2217. doi 10.1098/rspb.2005.3204
- Pereira F., Davis S.J., Pereira L., McEvoy B., Bradley D.G., Amorim A. Genetic signatures of a Mediterranean influence in Iberian Peninsula sheep husbandry. *Mol Biol Evol.* 2006;23(7):1420-1426. doi 10.1093/molbev/msl007
- Poplin F. Origine du Mouflon de Corse dans une nouvelle perspective paléontologique: par marronnage. *Ann Genet Sel Anim.* 1979;11(2):133-143. doi 10.1186/1297-9686-11-2-133 (in French)
- Portanier E., Chevret P., Gélín P., Benedetti P., Sanchis F., Barbanera F., Kaerle C., Queney G., Bourgoin G., Devillard S., Garel M. New insights into the past and recent evolutionary history of the Corsican mouflon (*Ovis gmelini musimon*) to inform its conservation. *Conserv Genet.* 2022;23:91-107. doi 10.1007/s10592-021-01399-2
- Racimo F., Woodbridge J., Fyfe R.M., Sikora M., Sjögren K.-G., Kristiansen K., Vander Linden M. The spatiotemporal spread of human migrations during the European Holocene. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2020;117(16):8989-9000. doi 10.1073/pnas.1920051117
- Rafia P., Tarang A. Sequence variations of mitochondrial DNA displacement-loop in Iranian indigenous sheep breeds. *Iran J Appl Anim Sci.* 2016;6:363-368
- Resende A., Gonçalves J., Muigai A.W., Pereira F. Mitochondrial DNA variation of domestic sheep (*Ovis aries*) in Kenya. *Anim Genet.* 2016;47(3):377-381. doi 10.1111/age.12412
- Rezaei H.R., Naderi S., Chintauan-Marquier I.C., Jordan S., Taberlet P., Virk A.T., Naghash H.R., Rioux D., Kaboli M., Luikart G., Pompanon F. Evolution and taxonomy of the wild species of the genus *Ovis*

- (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae). *Mol Phylogenet Evol.* 2010; 54(2):315-326. doi 10.1016/j.ympev.2009.10.037
- Ryder M.L. Sheep. In: Manson I.L. (Ed.) *Evolution of Domesticated Animals*. London; New York: Longman Group Limited, 1984;63-84
- Sabatini S., Bergerbrant S., Brandt L.O., Margaryan A., Allentoft M.E. Approaching sheep herds origins and the emergence of the wool economy in continental Europe during the Bronze Age. *Archaeol Anthropol Sci.* 2019;11:4909-4925. doi 10.1007/s12520-019-00856-x
- Salim B., Alasmari S., Mohamed N.S., Ahmed M.A., Nakao R., Hanotte O. Genetic variation and demographic history of Sudan desert sheep reveal two diversified lineages. *BMC Genomics.* 2023;24(1): 118. doi 10.1186/s12864-023-09231-6
- Sandoval-Castellanos E., Hare A.J., Lin A.T., Dimopoulos E.A., Daly K.G., Geiger S., Mullin V.E., ... Burger J., Frantz L., Medugorac I., Bradley D.G., Peters J. Ancient mitogenomes from Pre-Pottery Neolithic Central Anatolia and the effects of a Late Neolithic bottleneck in sheep (*Ovis aries*). *Sci Adv.* 2024;10(15):eadj0954. doi 10.1126/sciadv.adj0954
- Sanna D., Barbato M., Hadjisterkotis E., Cossu P., Decandia L., Trova S., Pirastru M., Leoni G.G., Naitana S., Francalacci P., Masala B., Manca L., Mereu P. The first mitogenome of the Cyprus mouflon (*Ovis gmelini ophion*): new insights into the phylogeny of the genus *Ovis*. *PLoS One.* 2015;10(12):e0144257. doi 10.1371/journal.pone.0144257
- Simon R., Drögemüller C., Lühken G. The complex and diverse genetic architecture of the absence of horns (polledness) in domestic ruminants, including goats and sheep. *Genes (Basel).* 2022;13(5):832. doi 10.3390/genes13050832
- Singh S., Kumar S. Jr., Kolte A.P., Kumar S. Extensive variation and sub-structuring in lineage A mtDNA in Indian sheep: genetic evidence for domestication of sheep in India. *PLoS One.* 2013;8(11): e77858. doi 10.1371/journal.pone.0077858
- Spangler G.L., Rosen B.D., Ilori M.B., Hanotte O., Kim E.S., Sonstegard T.S., Burke J.M., Morgan J.L.M., Notter D.R., Van Tassel C.P. Whole genome structural analysis of Caribbean hair sheep reveals quantitative link to West African ancestry. *PLoS One.* 2017; 12(6):e0179021. doi 10.1371/journal.pone.0179021
- Tapio M., Marzanov N., Ozerov M., Cinkulov M., Gonzarenko G., Kiselyova T., Murawski M., Viinalass H., Kantanen J. Sheep mitochondrial DNA variation in European, Caucasian, and Central Asian areas. *Mol Biol Evol.* 2006;23(9):1776-1783. doi 10.1093/molbev/msl043
- Tarlykov P., Atavliyeva S., Aугanova D., Akhmetollayev I., Loshakova T., Varfolomeev V., Ramankulov Y. Mitochondrial DNA analysis of ancient sheep from Kazakhstan: evidence for early sheep introduction. *Heliyon.* 2021;7(9):e08011. doi 10.1016/j.heliyon.2021.e08011
- Taylor W.T., Pruvost M., Posth C., Rendu W., Krajcarz M.T., Abdykanova A., Brancaleoni G., ... Douka K., Krivoschapkin A., Jeong C., Warinner C., Shnaider S. Evidence for early dispersal of domestic sheep into Central Asia. *Nat Hum Behav.* 2021;5(9):1169-1179. doi 10.1038/s41562-021-01083-y
- Teletchea F., Fontaine P. Levels of domestication in fish: implications for the sustainable future of aquaculture. *Fish Fish.* 2014;15(2): 181-195. doi 10.1111/faf.12006
- Trigo B.B., Utsunomiya A.T.H., Fortunato A.A.A.D., Milanesi M., Torrecilha R.B.P., Lamb H., Nguyen L., ... Bickhart D., Smith T.P.L., Sonstegard T.S., Garcia J.F., Utsunomiya Y.T. Variants at the ASIP locus contribute to coat color darkening in Nellore cattle. *Genet Sel Evol.* 2021;53(1):40. doi 10.1186/s12711-021-00633-2
- Vigne J.-D., Carrère I., Brioso F., Guilaine J. The early process of mammal domestication in the Near East. New evidence from the Pre-Neolithic and Pre-Pottery Neolithic in Cyprus. *Curr Anthropol.* 2011;52(S4):255-271. doi 10.1086/659306
- Wang D.-F., Orozco-terWengel P., Salehian-Dehkordi H., Esmailizadeh A., Lv F.-H. Genomic analyses of Asiatic mouflon in Iran provide insights into the domestication and evolution of sheep. *Genet Sel Evol.* 2025;57:31. doi 10.1186/s12711-025-00978-y
- Wanjala G., Bagi Z., Kusza S. Meta-analysis of mitochondrial DNA control region diversity to shed light on phylogenetic relationship and demographic history of African sheep (*Ovis aries*) breeds. *Biology (Basel).* 2021;10(8):762. doi 10.3390/biology10080762
- Wilkins A.S. A striking example of developmental bias in an evolutionary process: the “domestication syndrome”. *Evol Dev.* 2020; 22(1-2):143-153. doi 10.1111/ede.12319
- Wilkins A.S., Wrangham R.W., Fitch W.T. The “domestication syndrome” in mammals: a unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics. *Genetics.* 2014;197(3):795-808. doi 10.1534/genetics.114.165423
- Wood N.J., Phua S.H. Variation in the control region sequence of the sheep mitochondrial genome. *Anim Genet.* 1996;27(1):25-33. doi 10.1111/j.1365-2052.1996.tb01173.x
- Yang J., Li W.R., Lv F.H., He S.G., Tian S.L., Peng W.F., Sun Y.W., ... Lu H.F., Kantanen J., Han J.L., Li M.H., Liu M.J. Whole-genome sequencing of native sheep provides insights into rapid adaptations to extreme environments. *Mol Biol Evol.* 2016;33(10):2576-2592. doi 10.1093/molbev/msw129
- Yang L., Zhang X., Hu Y., Zhu P., Li H., Peng Z., Xiang H., Zhou X., Zhao X. Ancient mitochondrial genome depicts sheep maternal dispersal and migration in Eastern Asia. *J Genet Genomics.* 2024; 51(1):87-95. doi 10.1016/j.jgg.2023.06.002
- Yurtman E., Özer O., Yüncü E., Dağtaş N.D., Koptekin D., Çakan Y.G., Özkan M., ... Özbal R., Götherström A., Somel M., Togan İ., Özer F. Archaeogenetic analysis of Neolithic sheep from Anatolia suggests a complex demographic history since domestication. *Commun Biol.* 2021;4(1):1279. doi 10.1038/s42003-021-02794-8
- Zeder M.A. Core questions in domestication research. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2015;112(11):3191-3198. doi 10.1073/pnas.1501711112
- Zeder M.A. Out of the Fertile Crescent: the dispersal of domestic livestock through Europe and Africa. In: *Human Dispersal and Species Movement*. Cambridge University Press, 2017;261-303. doi 10.1017/9781316686942.012
- Zhang L., Liang L., Zhang X., Li W.R., Li H., He S. Understanding key genetic make-up of different coat colour in Bayinbuluke sheep through a comparative transcriptome profiling analysis. *Small Ruminant Res.* 2023;226:107028. doi 10.1016/j.smallrumres.2023.107028
- Zhao E., Yu Q., Zhang N., Kong D., Zhao Y. Mitochondrial DNA diversity and the origin of Chinese indigenous sheep. *Trop Anim Health Prod.* 2013;45(8):1715-1722. doi 10.1007/s11250-013-0420-5
- Zhao Y.X., Yang J., Lv F.-H., Hu X.J., Xie X.L., Zhang M., Li W.R., ... Hehua E., Kantanen J., Arjen Lenstra J., Han J.L., Li M.H. Genomic reconstruction of the history of native sheep reveals the peopling patterns of nomads and the expansion of early pastoralism in East Asia. *Mol Biol Evol.* 2017;34(9):2380-2395. doi 10.1093/molbev/msx181

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 09.02.2026. После доработки 12.03.2026. Принята к публикации 12.03.2026.