

- cryostability in different age groups of stallions // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2019. Vol.341, №:1. 012162.
14. Kelly V.C., Kuy S., Palmer D.J., Xu Z. [et al.] Characterization of bovine seminal plasma by proteomics // Proteomics. 2006 N 6(21). P.5826-5833.
15. Calvete J.J., Nessau S., Mann K., Sanz L., Sieme H., Klug E. T. Isolation and biochemical characterization of stallion seminal-plasma proteins // Reproduction in Domestic Animal.1994. Vol.29, N5. P. 411-426.
16. Rodriguez-Martinez H., Kvist J. [et al.] Seminal Plasma Proteins: What Role Do They Play? // Am. J. Reprod. Immunol. 2011. Vol. 66, Suppl 1. P.11-22.
17. Николаев А.Я. Биологическая химия. М.: Медиц. информац. агентство, 2004. 566 с.
18. Arroteia K.F., Barbieri M.F., Souza G.H.M.F. [et al.] Albumin is synthesized in epididymis and aggregates in a high molecular mass glycoprotein complex involved in sperm-egg fertilization // PloS One. 2014. Vol.9, №8. e103566.
19. Атрощенко М.М., Шитикова А.М., Енгалычева М.Г. [и др.] Изучение взаимосвязи белкового спектра спермоплазмы и показателей качества спермы жеребцов // Коневодство и конный спорт. 2020. №6. С.11-14.
20. Ber A., Vardinon N., Yogeve L. [et al.] Transferrin in seminal plasma and in serum in men //Human Reproduction. 1990. Vol.5, N3. P.294-297.
21. Николаев А.А., Ушакова М.В., Николаева Н.Н. Особенности эстеразного спектра семенной плазмы мужчин, страдающих идиопатическим мужским бесплодием // Современные проблемы науки и образования. 2019. N2. С.104.
22. Емельянченко П.А. Иммунология животных в период внутриутробного развития. М.: Агропромиздат, 1987. 213 с.
23. Сердюк Г.Н. Группы крови и их значение в организме млекопитающих // Генетика и разведение животных. 2018. №2. С.94-100.
24. Nicholas, F.M. Introduction to veterinary genetics. 2nd ed. Oxford: Blackwell Publ., 2008. 282 p.
25. Храброва Л.А. Профилактика гемолитической болезни новорожденных жеребят// Коневодство и конный спорт. 2017. №1. С.33-34.
26. Дубровская Р. М., Стародумов И.М. Генетический полиморфизм белков и групп крови лошадей в аспекте повышения их плодовитости и работоспособности // Иммуногенетика и селекция с.-х. жив-х. М., 1986. С.93-100.
27. Ткачев А.В., Ткачева О.Л., Россова В.И. Ассоцииированность эритроцитарных антигенов с характеристиками спермы жеребцов после криоконсервирования // Сельскохозяйственная биология. 2018. Т.53, № 4. С.735-742
28. Рекомендации по взятию, разбавлению и замораживанию спермы жеребцов. Дивово, 2006. 23 с.
29. Храброва Л.А., Зайцев А.М., Гавриличева И.С. Методы генетической сертификации лошадей по полиморфным системам крови. Дивово: ФГБНУ «ВНИИ коневодства», 2018 72 с.
30. Храброва Л.А., Готлиб Л.П., Орехова Т.И., Коршунова О.И. Оценка аллелофонда заводских и местных пород лошадей // Коневодство и конный спорт. 2011. №1. С.11-14.

Храброва Людмила Александровна, докт. с.-х. наук, гл. науч. сотр. лаборатории генетики
Науменкова Валентина Алексеевна, канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории криобиологии,
e-mail: naumenkova.00@mail.ru
Атрощенко Михаил Михайлович, канд. биол. наук, зав. лаборатории криобиологии
«ФГБНУ «ВНИИ коневодства»

УДК 636.13.082.2: 575

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ D-ПЕТЛИ мтДНК У ЛОШАДЕЙ СЕВЕРНЫХ АБОРИГЕННЫХ ПОРОД **MtDNA D-LOOP VARIABILITY IN NORTHERN NATIVE BREED HORSES**

Блохина Н.В., Храброва Л.А., Сорокин С.И.

Аннотация

Целью наших исследований являлось изучение вариабельности митохондриального генома у лошадей 4 северных лесных пород, включая мезенскую, вятскую, приобскую и якутскую. В качестве материала для исследований были использованы пробы волосяных луковиц 53 лошадей аборигенных пород, включая 22 вятских, 16 приобских, 5 мезенских и 10 якутских, а также база данных GenBank ДНК по указанным породам. Сравнительный анализ последовательности D-петли мтДНК четырех местных северных пород лошадей выявил высокий уровень вариабельности гаплотипов, относящихся к 16 из 18 известных гаплогрупп (A-R), а также 3 новых дополнительных гаплогруппы, подтверждающие уникальность их матрилинейной структуры.

Ключевые слова: генетическое разнообразие, лошадь, аборигенные породы, гаплогруппы мтДНК, филогенетический анализ

Summary

The aim of our research was to study the variability of the mitochondrial genome in horses of 4 northern forest breeds, including the Mezenskaya, Vyatskaya, Priobskaya and Yakutskaya. The material for the research was hair samples of 53 horses of aboriginal breeds, including 22 Vyatskaya, 16 Priobskaya, 5 Mezenskaya and 10 Yakutskaya. DNA was isolated from hair follicles, as well as the GenBank DNA database for the specified breeds. Comparative analysis of the mtDNA D-loop sequence of four local northern horse breeds revealed a high level of variability in haplotypes belonging to 16 out of 18 known haplogroups (A-R), as well as 3 new additional haplogroups confirming the uniqueness of their matrilineal structure.

Key words: genetic diversity, horse, native breeds, haplogroups mtDNA, phylogenetic analysis

Введение. Появление технологии секвенирования митохондриальной ДНК (мтДНК) в популяционной генетике в 1980-х годах произвело революционное изменение в отношении исторических, биогеографических и филогене-

тических перспектив внутри- и межвидовой генетической структуры. Митохондриальная ДНК используется как высокинформативный инструмент для изучения внутри- и межвидовых филогенетических связей и происхождения пород

животных. Более того, мтДНК является базой для отслеживания миграции и распространения пород путем сравнения материнских линий среди различных популяций.

Митохондриальный геном обладает рядом особенностей, которые можно использовать при генетической экспертизе происхождения животных. С помощью генетического анализа мтДНК, основанного на полногеномных сиквенсах, можно подробно изучать родословные, выделять множество гаплотипов и определять степень их родства [1], [2]. Высокий уровень разнообразия генетической структуры митохондриальной ДНК и наследование по материнской линии делают ее уникальным объектом для изучения эволюционных процессов, филогенетического анализа и оценки популяционного разнообразия [3], [4].

Изучение особенностей генома лошадей разных пород и ареалов, включая найденные останки древних лошадей, позволило прояснить многие важные вопросы эволюции эквидов. Благодаря изучению митохондриальной ДНК было окончательно установлено, что домашняя лошадь *Equus ferus caballus* не является прямым потомком дикой лошади Пржевальского *Equus ferus przewalskii*. Была выявлена высокая вариабельность митохондриальной ДНК, свидетельствующая о наличии у домашних лошадей нескольких диких предков и существовании разных регионов одомашнивания, в том числе трех на территории нашей страны [5].

Проведенные исследования молекулярно-генетической структуры отечественных пород лошадей с использованием микросателлитов ДНК показали уникальность аллелофонда многих аборигенных популяций [6], [7], [8]. У лошадей ряда аборигенных пород был выявлен высокий уровень полиморфизма с наличием приватных аллелей, что свидетельствует о высоком уровне биологического разнообразия. Проведенный анализ филогенетических связей отечественных пород лошадей показал, что местные популяции формируют общий субкластер, подтверждающий общность их происхождения, и по спектру аллелей заметно отличаются от культурных пород [9], [10], [11].

Среди местных популяций лошадей северные лесные породы – вятская, мезенская, приобская и якутская – выделяются хорошими адаптивными качествами и, прежде всего, устойчивостью к низким зимним температурам, способностью тебеневать и эффективно использовать доступный подножный корм. У лошадей этих пород часто встречаются саврасые масти с наличием ремня на спине, зеброидности на ногах и другие отметины «дикого» типа, подтверждающие их древнее происхождение. Формирование местных популяций лошадей Русского Севера происходило на протяжении нескольких веков при определенном влиянии культурных пород и использовании методов народной селекции, на фоне достаточно сильного естественного отбора [12], [13]. Происхождение ряда отечественных местных пород пока еще остается неясным, но дальнейшее изучение структуры ДНК образцов современных и древних ископаемых лошадей значительно увеличивает шансы исследователей на выяснение путей миграции, механизмов поронообразования и микроэволюции данного вида.

Первые сведения о матрилинейной структуре конских пород России появились в 2006 году [14], сравнительный анализ митохондриальной ДНК у лошадей разного происхождения и сделанная на его основе филогенетическая реконструкция показала наличие комплексной вариабельности митохондриальных гаплогрупп. При типировании лошадей ахалтекинской, вятской, мезенской, орловской и якутской пород были обнаружены ранее неизвестные дополнительные последовательности мтДНК, не встречающихся у представителей западноевропейских пород.

Дальнейшие исследования матрилинейной структуры отечественных пород лошадей с использованием современной классификации митохондриальных гаплогрупп по классификации Achilli et al. [15] подтвердили высокий уровень вариабельности гаплотипов мтДНК у отечественных пород лошадей и своеобразие их геномов [16], [17], [18], [19].

Цель исследований - сравнительное изучение вариабельности митохондриального генома у лошадей четырех северных лесных пород, включая мезенскую, вятскую, приобскую и якутскую, а также анализ их филогенетических отношений.

Материал и методика. Материалом для исследований послужили пробы волос 53 лошадей местных пород, включая 22 вятских, 16 приобских, 5 мезенских и 10 якутских. ДНК выделяли из волосяных фолликулов с использованием набора «ExtraGene DNA Prep 200», производства лаборатории ООО «Изоген» (Москва), в соответствии с протоколом производителя. Дизайн праймеров для амплификации гипервариабельного участка D-петли мтДНК, включающий нуклеотидные позиции 15471 – 1600, был разработан с учетом референсной последовательности ископаемой шведской лошади X79547 [20].

Секвенирование амплификаторов мтДНК выполняли в ООО «Генетика» (г. Москва) с использованием Bigdye Terminator Cycle Sequencing Kit (PE Applied Biosystems, USA) на генетическом анализаторе ABI 3130xl (PE Applied Biosystems, USA) в соответствии с рекомендациями производителя.

Все полученные последовательности гипервариабельного участка D-петли мтДНК размером 530 п.н. выравнивали с помощью программы BioEdit 7.2.1. Для идентификации контрольного участка мтДНК в качестве стандарта были использованы данные «GenBank» по 18 гаплогруппам (A-R), размещенные под номерами доступа JN398377-JN398457. Дополнительно в анализ была включена информация о гаплотипах 20 якутских (DQ32280-DQ328057), 18 мезенских (DQ327968-DQ327985) и 18 вятских лошадей (DQ328020- DQ328037).

Для филогенетического анализа участка D-петли мтДНК была применена модель максимального правдоподобия (MCL) в сочетании с бутстреп-анализом. Полученные данные обрабатывали с использованием программы MEGA7. Для построения филогенетического дерева использовали Neighbor-Joining метод. Сравнительный анализ последовательностей D-петли мтДНК лошадей с учетом гаплотипов и нуклеотидных замен проводили с использованием программы DnaSP [21].

Результаты исследований. В генотипах 109 лошадей четырех местных северных пород была выявлена широкая вариабельность гаплотипов мтДНК ($n=107$), относящихся к 16 из 18 известных гаплогрупп по классификации Achilli et al [15]. Дополнительно к этому были выделены еще 3 новых гаплогруппы, обозначенные как U, W и Y, которые были дифференцированы от всех остальных при 60% уровне бутстреп-поддержки. У протестированных лошадей северных местных пород отсутствовала редко встречающаяся гаплогруппа K, а также гаплогруппа F, характерная для дикой лошади *E. ferus Przewalski*. Сравнительный анализ структуры мтДНК аборигенных пород лошадей показал, что варианты гаплогрупп А и L встречались в геномах лошадей всех исследуемых пород (Табл.1). При этом гаплогруппа А была представлена в структуре мтДНК многих аборигенных лошадей Европы и Азии, включая эталонную последовательность ископаемой шведской лошади X79547.

В то же время каждая из четырех северных пород лошадей, имея собственный природно-географический регион разведения, характеризовалась своеобразной матрилинейной структурой с наличием широкой вариабельности гаплотипов (Табл.2).

У лошадей вятской породы было определено 38 гаплотипов, относящихся к 11 гаплогруппам мтДНК – A, B, C J, L, M, N, P, Q, U и Y, что свидетельствует об участии в её создании европейских и азиатских материнских линий. В матрилинейной структуре этой породы были наиболее широко представлены гаплогруппы B (30,0%) и L (30%), а также дополнительные кластеры U (2,5%) и Y (7,5%). Вместе с тем у вятских лошадей отсутствовала гаплогруппа I, достаточно распространенная в мезенской породе, занимающей

Табл. 1. Распределение гаплогрупп мтДНК (%) у лошадей северных аборигенных пород

Гаплогруппа мтДНК	Вятская n=40	Мезенская n=23	Приобская n=16	Якутская n=30
A	7.50	4.35	12.50	16.67
B	30.00	0.00	6.25	3.33
C	2.50	0.00	0.00	20.00
D	0.00	8.70	0.00	3.33
E	0.00	0.00	0.00	16.67
F	0.00	0.00	0.00	0.00
G	0.00	4.35	31.25	0.00
H	0.00	0.00	0.00	0.00
I	0.00	26.07	0.00	3.33
J	7.50	0.00	0.00	6.67
K	0.00	0.00	0.00	0.00
L	30.00	8.70	18.75	16.60
M	2.50	8.70	0.00	10.00
N	2.50	8.70	0.00	0.00
O-P	5.00	8.70	0.00	10.00
Q	2.50	17.38	12.50	3.33
R	0.00	0.00	6.25	0.00
U	2.50	4.35	6.25	0.00
W	0.00	0.00	6.25	0.00
Y	7.50	0.00	0.00	0.00

Табл. 2. Количество гаплотипов и соотношение нуклеотидных замен контрольного участка мтДНК у лошадей местных пород

Показатели	Вятская	Мезенская	Приобская	Якутская
Кол-во лошадей	40	23	16	30
Число гаплотипов	38	23	16	30
Число гаплогрупп	11	10	8	11
si, транзиции	24	17	27	10
sv, трансверсии	45	19	27	0
R=si/sv	0,53	0,89	1,0	0
Среднее число замен на сайт	0,13	0,07	0,10	0,02

самый северный ареал Европейской части Российской Федерации.

Мезенская порода лошадей включала широкий спектр вариантов гаплотипов мтДНК, представляющих 10 гаплогрупп - A, D, G, I, L, M, N, O, Q и U, среди которых наиболее часто встречались варианты I (26,1%) и Q (17,4%). Наличие гаплогрупп D и Q в генофонде мезенской лошади свидетельствует об участии в ее создании женских предков азиатского происхождения. Обе аборигенные лесные породы Русского Севера - вятская и мезенская - имели общие гаплогруппы L, M, Q и U, при этом различались по наличию гаплогрупп D, G, I, которые встречались только у лошадей мезенской породы и отсутствовали у вятской.

Проведенный анализ последовательности контрольного региона D-петли приобских лошадей выявил 16 различных гаплотипов, относящихся к 8 гаплогруппам – A, B, G, L, Q, R, U и W. Особенностью структуры митохондриального генома этих аборигенных лошадей, разводимых в Западной Сибири, является доминирование гаплогруппы G (31,3%), а также наличие обособленной подгруппы A и уникальной дополнительной гаплогруппы W, не встречающейся у других отечественных пород.

Значительная вариабельность гаплотипов и гаплогрупп была определена у лошадей якутской породы, структурный анализ показал наличие 11 из 18 известных гаплогрупп мтДНК (61,11%). Наиболее часто в митогеноме якутских лошадей встречались гаплогруппы C (20,00%), A (16,67%), E (16,67%) и L (16,67%). Генетической особенностью этих уникальных сибирских лошадей явилось наличие редкой гаплогруппы E (16,7%) и сравнительно высокая частота встречаемости гаплогруппы C (20,0%). Гипервариабельный участок D-петли мтДНК протестированных якутских лошадей включал 10 нуклеотидных замен, представленных транзициями (Табл. 2).

Все изучаемые аборигенные породы лошадей северных регионов нашей страны характеризовались высоким уровнем вариабельности гаплотипов мтДНК (Рисунок 1), но при этом различались по числу транзиций и трансверсий в контрольном регионе (Табл. 2). Среднее число нуклеотидных замен на сайт варьировало в интервале 0,02-0,13 и было максимальным в популяции вятских лошадей.

Представленная на рисунке 1 кластеризация гаплогрупп местных пород лошадей свидетельствует о высокой индивидуальной вариабельности гаплотипов мтДНК, поддерживающих биоразнообразие популяций, и определенной общности матрилинейной структуры этих пород, сформировавшихся под влиянием коневодства азиатских кочевых племен.

РИС.1 и РИС.2 см. на 1 стр. вкладки

Обсуждение результатов. Результаты сравнительного анализа 109 гаплотипов лошадей 4 местных пород из разных северных регионов РФ свидетельствуют о значительном уровне вариабельности нуклеотидной последовательности гипервариабельного участка их митохондриального генома, представляющего 16 из 18 известных гаплогрупп (A-R) по современной классификации Achilli et al. [15]. При этом в исследованных популяциях была выявлена значительная вариабельность последовательности D-петли мтДНК, и число гаплотипов практически соответствовало количеству протестированных лошадей (107/109). Матрилинейная структура даже таких малочисленных пород, как вятская, мезенская и приобская, была представлена 8-11 разными гаплогруппами мтДНК, что свидетельствует об участии нескольких эволюционных

женских линий в формировании этих пород и активной миграции древних лошадей по всей территории Евразии, включая северные регионы.

Наиболее многочисленная популяция (якутских лошадей) была представлена 11 гаплогруппами и включала редкие варианты C и E, отсутствующие в трех других местных породах. Наши исследования показали наличие у наших северных аборигенных пород «восточных» гаплогрупп C, J и Q [3], что подтверждает мнение об интенсивной миграции древних лошадей в разных направлениях [2]. Установлено, что число гаплогрупп в культурных и местных породах лошадей может варьировать в широком диапазоне от 4 до 11 [16], [17], [22], что в целом свидетельствует о неравномерном распределении тех или иных гаплогрупп по разным географическим нишам.

Наши исследования выявили наличие еще 3 новых дополнительных гаплогрупп мтДНК, обозначенных как U, W и Y, которые, по-видимому, являются особенностью митогенома лошадей отечественных пород [23-25]. Уникальная гаплогруппа W, по-видимому, сохранилась только у лошадей приобской породы, хорошо приспособленных к выживанию в условиях влажного холодного климата Западно-Сибирской низменности.

Полногеномный анализ ДНК останков древних лошадей из захоронений Евразии привел международную группу исследователей к неожиданному открытию - было установлено, что многие породы Европы ведут свое начало от лошадей, прирученных человеком в южных степях Волги и Дона еще в V тысячелетии до н.э. [5]. Лошади из этого региона активно мигрировали на запад и восток, благодаря чему к началу II тысячелетия до н.э. широко распространились по всей Европе, потеснив при этом местные популяции. Не менее интересные данные, полученные Kusliy et al [26] при изучении митогеномов древних лошадей Алтая и Тывы, свидетельствуют о влияние конского поголовья Южной Сибири на формирование китайских пород лошадей.

Таким образом, результаты наших исследований по изучению матрилинейной структуры северных пород ло-

шадей, как и недавно полученные данные палеогенетики, свидетельствуют, что миграция древних лошадей на территории нашей страны шла в разных направлениях, способствуя обмену генетическим материалом и формированию аборигенных популяций с высоким уровнем биоразнообразия и необходимыми адаптивными качествами.

Выводы. Сравнительный анализ последовательности D-петли mtДНК четырех местных северных пород лошадей выявил высокий уровень вариабельности гаплотипов, относящихся к 16 из 18 известных гаплогрупп (A-R), и еще 3 новых дополнительных гаплогруппы, характерных для местных лошадей отечественных пород. Установлены существенные различия в матрилинейной структуре северных местных пород лошадей, подтверждающие уникальность их матрилинейной структуры.

Источники

1. Bowling A.T., Ruvinski A. The genetics of the horse. Wallingford: CABI Publishing, 2000. 528 p.
2. Jansen T., Forster P., Levine M.A. [et al.] Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2002. Vol.99, №16. P.10905–10910.
3. Glazewska I., Wysocka A., Gralak B. et al. Sell J. A new view on dam lines in Polish Arabian horses based on mtDNA analysis // Genet. Sel. Evol. 2007. Vol.39, №5. P.609–619.
4. Khanshour A.M., Cothran E. Maternal phylogenetic relationships and genetic variation among Arabian horse populations using whole mitochondrial DNA D-loop sequencing // BMC Genetics. 2013. Vol.14, №1. P.83.
5. Librado P., Khan N., Fages A. et al. The origins and spread of domestic horses from the Western Eurasian steppes // Nature. 2021. №598(7882). P.634–640.
6. Калашников В.В., Храброва Л.А., Зайцев А.М. [и др.] Полиморфизм микросателлитной ДНК у лошадей заводских и локальных пород // Сельскохозяйственная биология. 2011. №2. С.41–45.
7. Van de Goor L.H.P., van Haeringen WA, Lenstra JA. Population studies of 17 equine STR for forensic and phylogenetic analysis // Animal Genetics. 2011. Vol.42, №6. P.627–633.
8. Чысымба Р.Б., Храброва Л.А., Зайцев А.М. [и др.] Оценка генетического разнообразия в популяциях тувинских лошадей по локусам систем крови и микросателлитным ДНК // Сельскохозяйственная биология. 2017. Т.52, № 4. С.679–685.
9. Khrabrova L.A. Characterization of Genetic Horse Breeding Resources in Russia. Saarbruchen (Germ.): Lap Lambert Acad. Publ., 2015. 68 р.
10. Юрьева И.Б., Свищёва Г.Р., Вдовина В.Н. [и др.] Генетическое разнообразие мезенской породы лошадей (*Equus ferus caballus*) по микросателлитной ДНК // Генетика. 2018. Т.54, №13. С.64–69.
11. Zaitcev A.M., Gavrilicheva I.S., Blohina N.V. [et al.] Assessment of the population structure of horses of the Priobskaya breed based on modern technologies // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science .2021 Vol.624, №1. P.012032.
12. Белоусова Н.Ф. История, современность и проблемы северных лесных пород лошадей России // Аборигенные породы лошадей: их роль и место в коневодстве РФ: мат. I Всерос. науч.-практ. конференции с международным участием. Ижевск: ФГБОУ ВО «Ижевская ГСХА», 2016. С.8 – 22.
13. Белоусова Н.Ф. Местные (aborигенные) породы лошадей России. Дивово. 2018. 147 с.
14. McGahern A., Bower M.A.M., Edwards C.J. [et al.] Evidence for biogeographic patterning of mitochondrial DNA sequences in Eastern horse populations // Animal Genetics. 2006. Vol.37, №5. P.494–497.
15. Achilli A., Olivieri A., Soares P. [et al.] Mitochondrial genomes from modern horses reveal the major haplogroups that underwent domestication // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2012. Vol.109, №7. P.2449–2454.
16. Сорокин С.И. Молекулярно-генетический анализ D-петли митохондриальной ДНК представителей маточных семейств владимирской породы // Коневодство и конный спорт. 2015. №6. С. 27–29.
17. Khaudov A.D., Duduev A.S., Kokov Z.A.[et al.] Genetic analysis of maternal and paternal lineages in Kabardian horses by uniparental molecular markers // Open. Vet. J. 2018. Vol.8, №1. P.40–46.
18. Khrabrova LA, Blohina NV, Belousova NF, Cothran EG. Estimation of the Genealogical Structure of Vyatka Horse Breed (*Equus ferus caballus*) Using DNA Analysis // Russian Journal of Genetics. 2022. Vol.58, №4. P.462–466.
19. Воронкова В.Н., Столповский Ю.А. Оценка генетического разнообразия аборигенных пород Саяно-Алтайского региона с использованием ядерных и митохондриальных ДНК-маркеров // Аборигенное коневодство России: история, современность, перспективы. сб. науч. тр. по материалам II Всерос. науч.-практ. конференции с международ. участием. Архангельск:, 2018. С. 60–69.
20. Xu X., Arnason Ú. The complete mitochondrial DNA sequence of the horse, *Equus caballus*: extensive heteroplasmy of the control region // Gene. 1994. Vol.148, №2. P.357–362.
21. Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C. [et al.] DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets // Mol. Biol. Evol. 2017. Vol.34, №12. P.3299–3302.
22. Cardinali I., Lancioni H., Giontella A.[et al.] An Overview of Ten Italian Horse Breeds through Mitochondrial DNA // PLoS One. 2016. Vol.11, №4. P.e0153004.
23. Khrabrova L.A., Blohina N.V., Chysyma R.B. [et al.] Assessment of mtDNA variability and phylogenetic relationships of Siberian local horse breeds // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2021 Vol.839, №5. P.052009.
24. Khrabrova L.A., Blohina N.V., Bazaron B.Z., Khamiruev T.N. Variability of mitochondrial DNA D-loop sequences in Zabaikalskaya horse breed // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2021 Vol.25, №5. P.486–491.
25. Храброва Л.А., Николаева А.А., Блохина Н.В. Особенности матрилинейной структуры донской породы лошадей, сформировавшейся в центральном ареале одомашнивания. // Коневодство и конный спорт. 2022. № 1. С.18–21.
26. Kusliy M.A., Vorobieva N.V., Tishkin A.A.[et al.] Traces of Late Bronze and Early Iron Age Mongolian Horse Mitochondrial Lineages in Modern Populations // Genes. 2021. Vol.12, №3. P.412.

Блохина Нина Васильевна, докт. с.-х. наук, ст. науч. сотр. лаборатории генетики, e-mail: nbloh16@yandex.ru

Храброва Людмила Александровна, докт. с.-х.наук, гл. науч. сотр. лаборатории генетики, e-mail: l.khrabrova@ yandex.ru

Сорокин Сергей Иванович , канд. с.-х. наук, ст. науч. сотр. лаборатории генетики

ФГБНУ «ВНИИ коневодства»