

УДК 575.174

ХАРАКТЕРИСТИКА ДАГЕСТАНСКИХ ЛОКАЛЬНЫХ СУБПОПУЛЯЦИЙ КОЗ (*Capra hircus*) НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ПОЛИМОРФИЗМА ПОЛНЫХ МИТОГЕНОМОВ

© 2022 г. Т. Е. Денискова¹, *, А. В. Доцев¹, М. И. Селионова², М. Упадхайи³,
И. Медугорак³, Н. А. Зиновьева¹, **

¹Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста,
Московская обл., пос. Дубровицы, 142132 Россия

²Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, 127434 Россия

³Университет Людвиг–Максимилиана Мюнхена, департамент ветеринарных наук (LMU),
Мюнхен, 80539 Германия

*e-mail: horarka@yandex.ru

**e-mail: n_zinovieva@mail.ru

Поступила в редакцию 28.11.2021 г.

После доработки 14.12.2021 г.

Принята к публикации 28.12.2021 г.

Впервые проведен анализ полиморфизма полных митохондриальных геномов у трех дагестанских локальных популяций коз ($n = 37$), которые характеризовались высоким генетическим и гаплотипическим разнообразием. Было показано, что 90.88% общей генетической изменчивости приходилось на внутригрупповые различия и 4.86% – на межгрупповые различия. Для исследуемой выборки коз были рассчитаны достоверные отрицательные значения индексов нейтральности Таджимы и Фу ($P < 0.05$). Проведен филогенетический анализ с привлечением нуклеотидных последовательностей домашних коз и безоаровых козлов, принадлежащих к различным гаплогруппам. Было установлено, что все исследуемые образцы дагестанских локальных коз принадлежали к гаплогруппе А, наиболее часто встречающейся у домашних коз.

Ключевые слова: домашняя коза, *Capra hircus*, митохондриальный геном, генетическое разнообразие, локальные породы.

DOI: 10.31857/S0016675822050046

Домашняя коза (*Capra hircus*) – это один из первых одомашненных видов сельскохозяйственных животных, обладающий такими ценными качествами как способность производить продукты питания (молоко, мясо) и сырье (шерсть, пух), неприхотливость к условиям кормления и содержания, умеренный темперамент, высокая биологическая пластичность. Благодаря своим особенностям козы широко распространились от центра одомашнивания в большинство стран мира.

В России помимо известных отечественных (оренбургская пуховая, горноалтайская пуховая, советская шерстная) и иностранных пород (зааненская, нубиан, мурсиана гранадина) [1] разводятся локальные популяции коз [2], которые особенно популярны в регионах, где разведение иных сельскохозяйственных животных неэффективно. Специфический горный рельеф с труднодоступными засоренными камнями пастбищами способствовал развитию козоводства в Республике Дагестан [3], где издревле разводились выно-

ливые и неприхотливые аборигенные популяции коз, которые различались по типу рогов, профилю головы, размеру и форме ушей [4]. Первые официальные данные по численности коз в Республике Дагестан, которая составила 247 403 голов, датируются 1933 г. [4].

Для повышения объемов получаемой продукции началось улучшение аборигенных коз с использованием генетического материала высокопродуктивных пород. Так, дагестанская пуховая порода, официально утвержденная в 1993 г., была создана методом поглотительного скрещивания местных козоматок с производителями советской шерстной породы [1]. Дагестанская шерстная порода – это аборигенная порода, современный генотип которой также сформирован под сильным влиянием советской шерстной породы [1]. Кроме того, на основе аборигенных коз создаются поместные молочные стада с участием зааненской породы [3]. Несмотря на ряд преимуществ получения новых высокопродуктивных типов животных,

следует отметить, что массовое поглощение генофонда аборигенных коз может привести к невосполнимой утрате их уникальных генетических компонентов. В связи с этим необходимо проведение генетического мониторинга с использованием ДНК-маркеров для оценки генетического статуса дагестанских локальных популяций коз.

Для характеристики аллелофонда пород и популяций коз находят применение различные типы ДНК-маркеров, включая ПДРФ-маркеры [5, 6], полиморфизм митохондриальной ДНК (мтДНК) [7–12], микросателлиты [13–16], а в последнее время – однонуклеотидный полиморфизм (SNP) [17–20].

Несмотря на развитие высокопроизводительных методов генотипирования, мтДНК остается одним из широко используемых инструментов для оценки генетического разнообразия, установления филогенетических взаимосвязей между популяциями и уточнения происхождения по материнской линии [7]. Так, на основе анализа полиморфизма D-петли мтДНК было изучено гаплотипическое и генетическое разнообразие, а также показана низкая дифференциация тувинских и монгольских локальных пород коз [12], а также было показано отсутствие филогеографической структуры в эфиопских популяциях коз [10]. Анализ молекулярной дисперсии, проведенный на основе митохондриального полиморфизма, выявил наличие значительного географического структурирования в китайских породах коз [8].

Кроме того, мтДНК позволяет изучить демографическую историю групп животных, что особенно актуально для локальных и малочисленных популяций, которые могут находиться в состоянии прохождения через “бутылочное горлышко”. Например, индексы селективной нейтральности, рассчитанные на основе анализа мтДНК, позволили установить наличие большого числа низкочастотных гаплотипов в популяциях индийских локальных пород коз, что свидетельствует о их недавней демографической экспансии [11].

До недавнего времени подавляющее большинство исследований мтДНК коз проводилось на основании анализа части последовательности, включая D-петлю контрольного региона [7, 12, 13, 21, 22] и цитохром Б [23].

Развитие методов высокопроизводительного секвенирования сделало возможным определение полной последовательности мтДНК животных при относительно невысоких материальных затратах. Использование для оценки биоразнообразия данных о полных митохондриальных геномах может существенно повысить информативность и достоверность результатов проводимых популяционно-генетических исследований.

Цель настоящей работы – изучение генетического разнообразия, демографической истории и

установление гаплотипических взаимосвязей между тремя группами дагестанских локальных коз на основе анализа полиморфизма полных митохондриальных геномов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Выборка для исследования включала образцы дагестанской пуховой (DAGF, $n = 13$) и дагестанской шерстной (DAGCW, $n = 12$) пород, а также популяции дагестанских молочных коз (DAGM, $n = 12$).

Выделение ДНК осуществляли с использованием наборов “ДНК-Экстран-2” (ЗАО “Синтол”, Россия). Секвенирование мтДНК было выполнено с использованием технологии NGS на приборе HiSeq 1500 (Illumina). Полученные прочтения (риды) были собраны с помощью программного обеспечения Bowtie 2 [24] и утилиты VCFtools [25]. В качестве референса для сборки полных геномов была выбрана последовательность генома *Capra hircus* (номер NC_005044.2) [26]. Для аннотирования митохондриальных геномов использовали MITOS WebServer [27]. Редактирование и выравнивание последовательностей проводили с использованием алгоритма MUSCLE [28], реализованного в программе MEGA 7.0.26 [29].

Параметры, характеризующие генетическое разнообразие исследуемых популяций, в том числе: количество гаплотипов (H), гаплотипическое (H_d) разнообразие, нуклеотидное разнообразие (π), среднее количество нуклеотидных различий (k), а также индексы нейтральности Таджимы (Tajima’s D) [30] и Фу (F_s) [31], были рассчитаны в программе DnaSP 6.12.01 [32]. Для установления доли общей генетической изменчивости между и внутри популяций выполняли анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) с использованием пакета Arlequin v3.5.2.2 [33].

Определение лучших моделей эволюции было проведено в программном обеспечении Partition-Finder 2 [34] с использованием скорректированного информационного критерия Акайке (AICc) [35]. Для *ma12S*, *ma16S* лучшей моделью эволюции была GTR + I (General Time-Reversible model), для *cytb*, *nd3*, *nd5*, *nd4* – GTR + G, для *nd6* – HKY + I (Hasegawa–Kishino–Yano model), для всех остальных генов мтДНК – HKY + G.

Для построения медианной сети [36] было использовано программное обеспечение PopART 1.7 [37]. Филогенетический анализ, основанный на применении байесовского алгоритма, был проведен в MrBayes 3.2.6 [38] с последующей визуализацией в FigTree 1.4.3 [39].

Для изучения филогенетических связей и определения принадлежности к гаплогруппе изучаемых популяций коз были дополнительно привлечены полные нуклеотидные последовательно-

Таблица 1. Показатели генетического разнообразия популяций локальных дагестанских коз (*Capra hircus*)

Группа	<i>n</i>	<i>S</i>	<i>k</i>	<i>H</i>	<i>Hd</i> ± <i>sd</i>	π ± <i>sd</i>
DAGCW	12	22	8.712	5	0.833 ± 0.069	0.00065 ± 0.00005
DAGM	12	39	8.394	10	0.970 ± 0.044	0.00062 ± 0.00007
DAGF	13	39	9.359	10	0.962 ± 0.041	0.00069 ± 0.00005
В целом по всей выборке	37	82	9.444	23	0.967 ± 0.014	0.00070 ± 0.00003

Примечание. *n* – число голов в группе, *S* – число полиморфных сайтов, *H* – число гаплотипов, *Hd* – гаплотипическое разнообразие, *k* – среднее количество нуклеотидных замен на сайт, π – нуклеотидное разнообразие.

Таблица 2. Результаты AMOVA в популяциях локальных дагестанских коз (*Capra hircus*)

Источник вариаций	Степень свободы, <i>d.f.</i>	Сумма квадратов, <i>SS</i>	Компонент дисперсии, <i>VC</i>	Процент вариации, <i>V%</i>
Межгрупповые различия	2	19.763	0.44324	4.86
Внутригрупповые различия	34	150.237	4.41874	90.88
Общие	36	170.000	4.86198	

сти мтДНК домашних коз и безоаровых козлов (*C. aegagrus*), относящиеся к разным гаплогруппам [9]. Последовательности домашних коз включали таковые представителей турецких пород, в том числе ангорской (гаплогруппа А – KR059200, KR059201, KR059202; гаплогруппа G – KR059214), абаза (гаплогруппа A1a – KR059151; гаплогруппа A6 – KR059178 и KR059179; гаплогруппа А – KR059186 и KR059199) и шерстной (гаплогруппа A2 – KR059152; гаплогруппа A2a1 – KR059158; гаплогруппа А – KR059204; гаплогруппа G – KR059215), иранской породы керманшах (гаплогруппа А – KR059189, KR059207, KR059208; гаплогруппа G – KR059213) и референса (гаплогруппа B1 – NC_005044.2). Безоаровые козлы были представлены особями из Ирана, принадлежащими к гаплогруппам В (KR059219), С (KR059221), С1 (KR059222), D (KR059210) и F (KR059226). В качестве аутгруппы были использованы соответствующие последовательности представителей диких видов коз, в том числе кавказского тура *C. caucasica* (NC_020683), мархура *C. falconeri* (NC_020622) и пиренейского козерога *C. pyrenaica* (NC_020625) [40].

Все расчеты и построение медианной сети и филогенетического дерева были выполнены по наборам данных, содержащих два гена рРНК и 13 протеин-кодирующих генов (PCG).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ параметров генетического разнообразия изучаемых популяций дагестанских коз (табл. 1) показал наличие 23 разных гаплотипов. Среди изучаемых групп наименьшее число гаплотипов и, следовательно, меньшее гаплотипическое разнообразие были выявлены в дагестанской шерст-

ной породе ($H = 5$ и $Hd = 0.833$ соответственно). Самый высокий уровень гаплотипического разнообразия был выявлен в группе дагестанских молочных коз ($Hd = 0.970$). Уровни нуклеотидного разнообразия в изучаемых группах коз существенно не различались и варьировали от 0.00062 в дагестанской молочной до 0.00069 в дагестанской пуховой популяции. Наибольшее число полиморфных сайтов было выявлено в группах дагестанских молочных и дагестанских пуховых коз (по 39 в каждой). Среднее количество нуклеотидных замен варьировало от 8.394 в группе дагестанских молочных коз до 9.359 в выборке дагестанской пуховой породы.

Анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) позволил установить, что 90.88% общей генетической изменчивости приходилось на внутригрупповые различия, а 4.86% – на долю межгрупповых различий (табл. 2).

Результаты проверки гипотез селективной нейтральности в изучаемых популяциях коз представлены в табл. 3. Для общей выборки коз были получены достоверные отрицательные значения индексов нейтральности Таджимы ($Tajima's D = 1.91033$, $P < 0.05$) и Фу ($Fu's F_s = -5.216$, $P < 0.05$). Отрицательные значения обоих индексов наблюдались также в группах дагестанских молочных и дагестанских пуховых коз, но только значение индекса Таджимы было достоверным у дагестанских молочных коз ($Tajima's D = -1.59279$ при $P < 0.05$).

Характер распределения частот попарных различий между гаплотипами (рис. 1) во всей изучаемой выборке и в трех группах по отдельности был близок к унимодальному. Во всех исследованных популяциях коз отмечалось наличие притока генов извне, который носил наиболее массо-

Таблица 3. Результаты проверки гипотезы селективной нейтральности в популяциях локальных дагестанских коз (*Capra hircus*)

Группа	<i>n</i>	Tajima's <i>D</i>	Fu's <i>F_s</i>
DAGCW	12	0.86597	4.163
DAGM	12	-1.59279*	-1.930
DAGF	13	-1.13334	-1.044
В целом по всей выборке	37	-1.91033*	-5.216*

Примечание. Tajima's *D* – индекс нейтральности Таджимы [30], Fu's *F_s* – индекс нейтральности Фу [31].

Таблица 4. Генетические дистанции между изучаемыми группами локальных дагестанских коз (*Capra hircus*), рассчитанные по *F_{ST}*

Группы коз	DAGM	DAGCW	DAGF
DAGM	0.000		
DAGCW	0.105	0.000	
DAGF	0.038	0.127	0.000

вый характер в популяциях дагестанских молочных и дагестанских пуховых коз.

Анализ попарных генетических дистанций, рассчитанных по *F_{ST}* (табл. 4), показал наибольшую дифференциацию между группами дагестанских шерстных и дагестанских пуховых коз (*F_{ST}* = 0.127). Наименьшая степень дифференциации наблюдалась между группами дагестанских пуховых и дагестанских молочных коз (*F_{ST}* = 0.038).

Анализ медианной сети (рис. 2) показывает, что 21 из 23 гаплотипов, идентифицированных в выборке дагестанских коз, являлись породоспецифичными. Их двух остальных гаплотипов один был общим для дагестанских пуховых и дагестанских молочных коз, второй – для дагестанских шерстных и дагестанских молочных коз. В целом структура медианной сети не носила породозависимого характера.

Анализ структуры филогенетического дерева (рис. 3), построенного для изучаемых популяций коз и представителей различных гаплогрупп, показал, что все изучаемые дагестанские козы принадлежат к гаплогруппе А. При этом четыре гаплотипа, идентифицированных в дагестанской пуховой и дагестанской молочной группах, входили в подгруппу с представителем гаплогруппы А1а (турецкая порода абаза). Два гаплотипа, идентифицированных в дагестанской пуховой и дагестанской молочной группах, кластеризовались с особями-носителями гаплогрупп А2 и А2а1 (турецкая шерстная порода).

ОБСУЖДЕНИЕ

В последние годы наметился расцвет в генетических исследованиях российских локальных пород и популяций коз. Генетическое и аллельное разнообразие дагестанской пуховой и дагестанской шерстной пород было изучено с использованием микросателлитных маркеров [15]. С использованием ДНК-чипов была проанализирована популяционная структура и установлено генетическое влияние советской шерстной породы на генофонды дагестанской пуховой и дагестанской шерстной пород [20].

Однако использование только ядерных маркеров не позволяет в полной мере оценить исходные генетические элементы, свойственные аборигенным козам до того, как они были улучшены другими культурными породами. Кроме того, о происхождении дагестанских аборигенных коз практически ничего не известно. В этом аспекте анализ полиморфизма митохондриального генома может способствовать углубленному пониманию генетических особенностей дагестанских локальных популяций, их демографической истории и гаплотипических взаимосвязей.

Для изучения демографической истории дагестанских локальных коз были проведены тесты на нейтральность Таджимы и Фу. Отрицательные достоверные значения обоих индексов, полученные для всей анализируемой выборки, могут свидетельствовать об избыточном количестве редких аллелей и гаплотипов у коз региона по сравнению с тем, что можно было бы ожидать при нейтрально эволюционирующей модели популяции, и о росте численности после периода “бутылочного горлышка” [30, 31]. Последние официальные статистические данные по численности дагестанских пород коз доступны на конец 2010 г. (19.5 тыс. голов дагестанской пуховой и 19.6 тыс. голов дагестанской шерстной) [1]. В связи с этим соотношение полученных нами результатов с демографическими показателями популяций коз не представляется возможным. Тем не менее Diwedi и др. [11] продемонстрировали четкую связь демографических показателей индийских популяций коз и достоверных отрицательных значений индекса нейтральности Фу, что, вероятно, дает основания для интерполяции наших данных.

При этом если рассматривать отдельно каждую группу коз, то заметно, что популяция дагестанской шерстной породы имеет тенденцию к обратной ситуации – к дефициту редких аллелей и возможному приближению к “бутылочному горлышку”. Значения индексов для этой группы были недостоверными, и выборка породы представлена менее 30 головами, поэтому выводы имеют дискуссионный характер. Интересно, что подобная генетическая картина наблюдалась и в популяциях индийского буйвола из штата Уттар

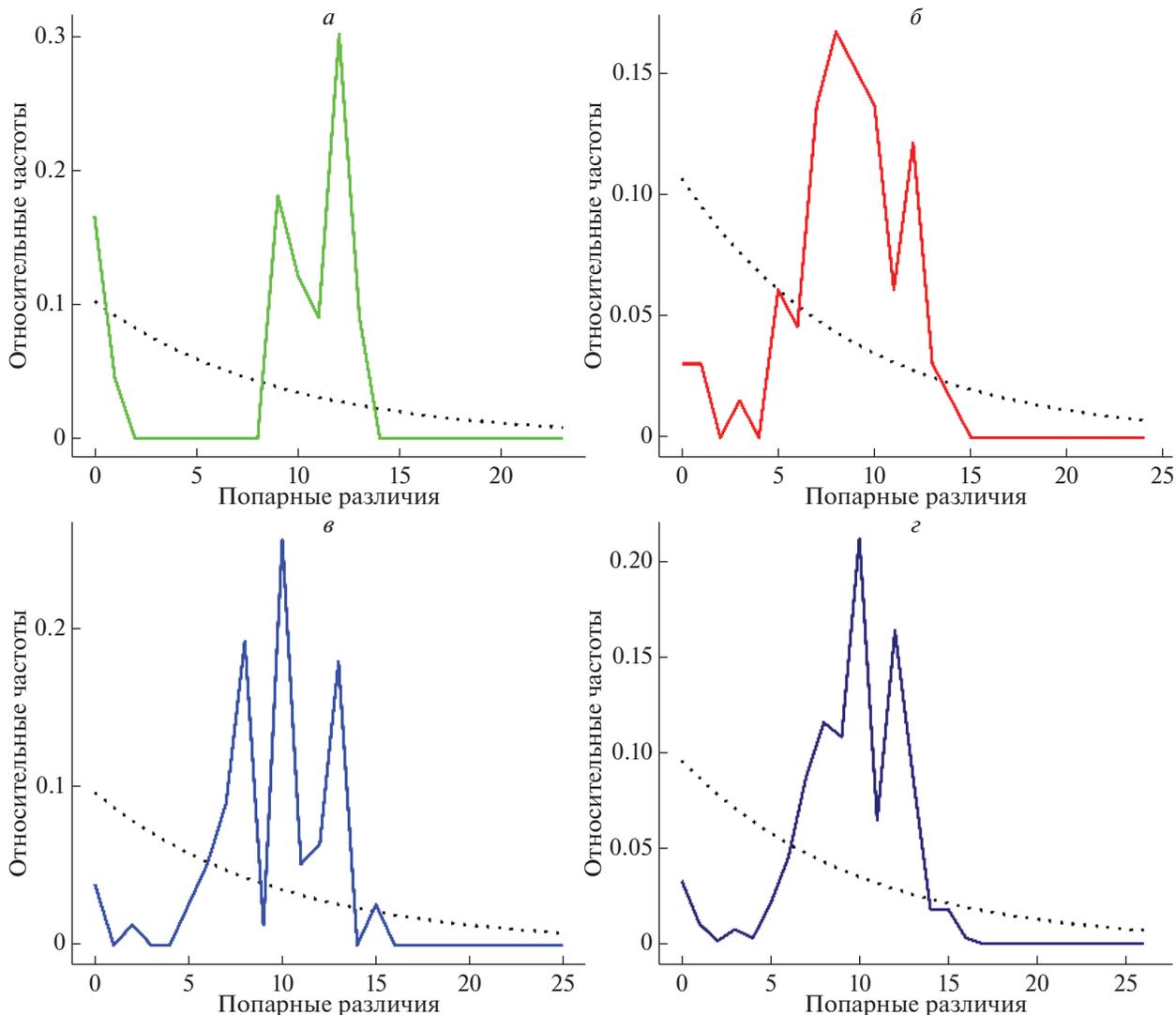


Рис. 1. Графики распределения частот значений попарных различий между гаплотипами анализируемой последовательности мтДНК (два рРНК и 13 протеин-кодирующих генов) популяций дагестанских коз. *a* – дагестанская шерстная порода; *б* – дагестанская молочная популяция; *в* – дагестанская пуховая порода; *г* – вся выборка. Пунктирная линия представляет ожидаемое распределение в рамках модели постоянного размера популяции, а сплошная линия – наблюдаемое попарное различие.

Прадеш: в целом по выборке региона наблюдались отрицательные значения индексов Таджимы и Φ , а внутри выборки одна группа демонстрировала положительные значения обоих показателей [40].

Унимодальный паттерн распределения частот значений парных различий между гаплотипами во всей изучаемой выборке указывает на недавнюю демографическую экспансию [41], что согласуется с достоверными негативными значениями индексов Таджимы и Φ .

Результаты анализа молекулярной дисперсии показали, что доля изменчивости, наблюдаемая между изучаемыми популяциями дагестанских коз, составляет 4.86%, что превышает значения

этого показателя у монгольских и тувинских коз (1%) [12] и эфиопских коз (2.63%) [10].

Между группами дагестанской пуховой и дагестанской шерстной пород была обнаружена умеренная дифференциация ($F_{ST} = 0.127$). Интересно то, что по данным SNP-генотипирования генетическая дифференциация между теми же животными дагестанской пуховой и дагестанской шерстной пород, что были проанализированы в настоящей работе, была значительно ниже ($F_{ST} = 0.011$) [20]. Возможно, это объясняется наличием нескольких различных материнских линий в генофонде этих групп.

В целом генетическая дифференциация между изучаемыми группами дагестанских локальных

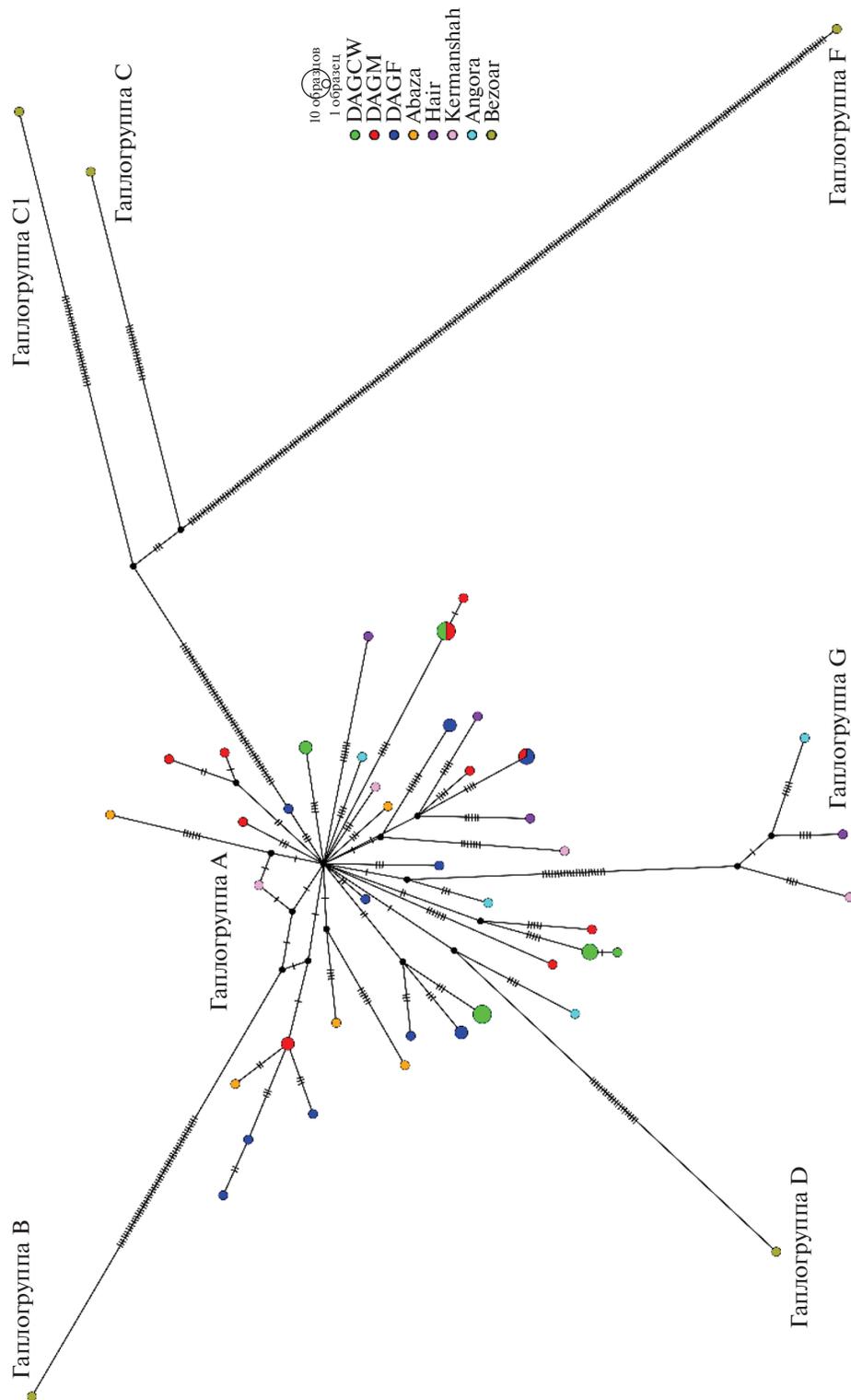


Рис. 2. Медианная сеть, характеризующая гаплогипотетические связи между изучаемыми популяциями локальных дагестанских коз (*Sarda hircus*) и представителями различных гаплогрупп.

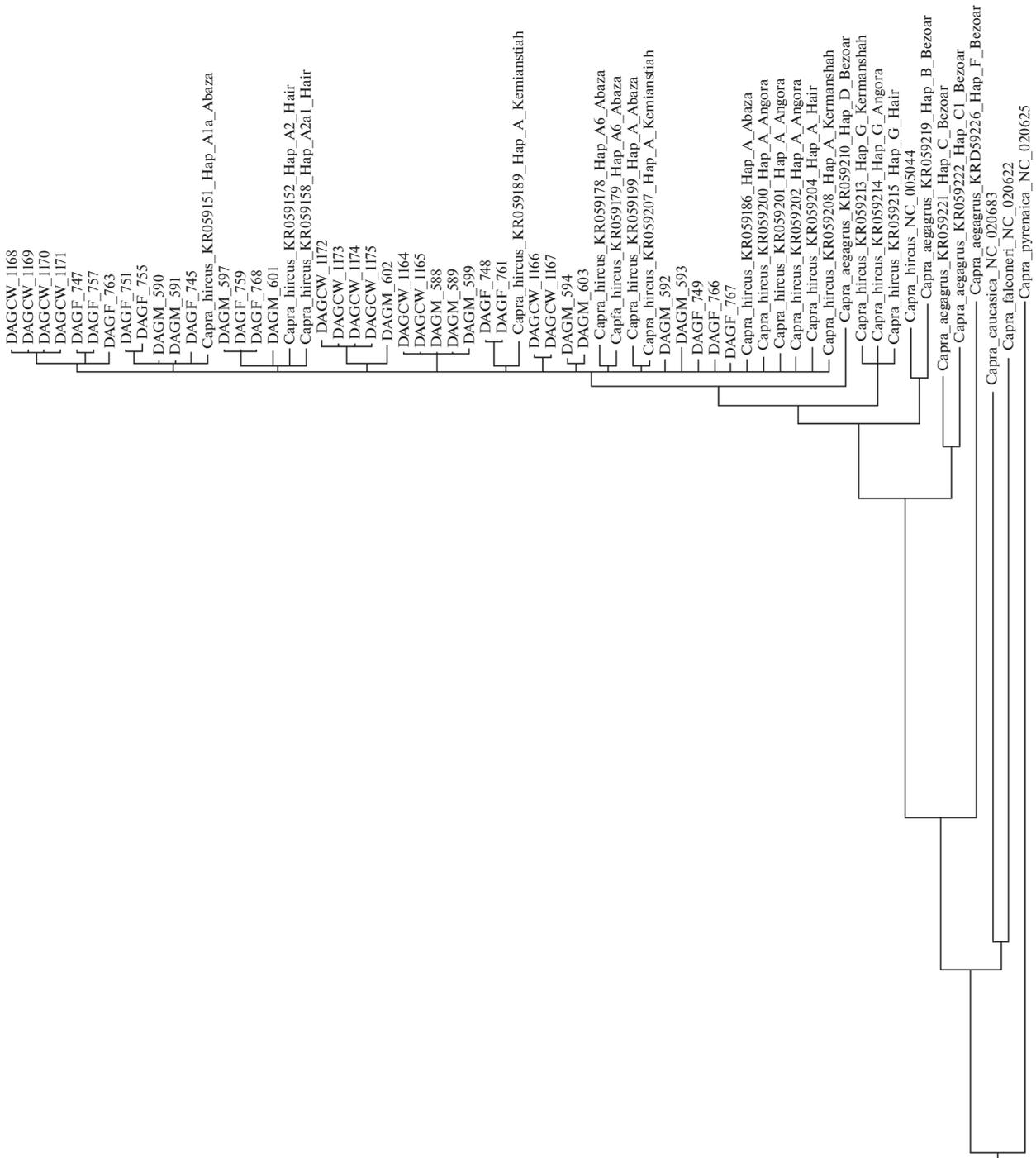


Рис. 3. Байесовское филогенетическое дерево, демонстрирующее принадлежность изучаемых дагестанских коз к общепринятым гаплогруппам.

коз была выше, чем между тувинскими и монгольскими породами (F_{ST} от 0 до 0.080) [12], и сопоставима со значениями, рассчитанными в индийских породах (F_{ST} от 0.013 до 0.112) [11].

Для проведения филогенетического анализа к последовательностям дагестанских коз мы добавили аналогичные секвенированные последова-

тельности митогеномов носителей различных гаплогрупп [9]. В связи с тем, что ранее было установлено, что российские локальные породы, включая дагестанскую шерстную и дагестанскую пуховую, входят в один кластер с турецкими породами коз на филогенетическом дереве [20], дополнительно в анализ были включены представители

турецких пород, в том числе ангорской, абаза и турецкой шерстной. Тем не менее все исследуемые образцы дагестанских коз относились к гаплогруппе А, что согласуется с результатами, полученными ранее на основе анализа полиморфизма Д-петли [42]. Гаплогруппа А наиболее часто встречается среди домашних коз, так как для мировых популяций коз характерна слабая филогеография [9], которая, вероятно, является следствием опосредованных человеком многочисленных миграций [10].

Таким образом, дагестанские локальные популяции коз характеризуются высоким гаплотипическим разнообразием по мтДНК и относительно хорошо выраженной дифференциацией. Оценка демографических параметров путем анализа селективной нейтральности модели эволюции указывает по крайней мере на одну демографическую экспансию, которую пережили исследуемые популяции коз. Однако для более глубокого понимания этих процессов необходимо проведение дальнейших исследований на расширенной выборке.

Финансирование проводилось за счет средств Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, грант № 075-15-2021-1037 (внутренний № 15. БРК.21.0001).

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Новопашина С.И., Санников М.Ю., Хатамаев С.А. и др.* Состояние и перспективные направления улучшения генетического потенциала мелкого рогатого скота: науч. аналит. обзор. М.: ФГБНУ "Росинформагротех", 2019. 80 с.
2. *Хайитов А.Х., Станишевская О.Н., Сафаров Т.С.* Биологические и хозяйственные признаки местных коз // Изв. Санкт-Петербургского гос. аграрного ун-та. 2016. № 45. С. 139–145.
3. *Мусалаев Х.Х.* Состояние и перспективы развития козоводства в Дагестане // Горное сельское хозяйство. 2015. № 1. С. 118–123.
4. *Лебель Л.Д., Зеленский Ю.Г.* Козоводство и козы Дагестана. Пятигорск: Севкавказиздат (типо-лит. им. Анджиевского), 1936. 59 с.
5. *Kumar A., Rout P.K., Mandal A., Roy R.* Identification of the CSN1S1 allele in Indian goats by the PCR-RFLP method // *Animal: An Intern. J. Animal Biosci.* 2007. V. 1. № 8. P. 1099–1104. <https://doi.org/10.1017/S1751731107000444>
6. *Li M.J., Zhang C.M., Lan X.Y. et al.* Analysis of POU1F1 gene DdeI polymorphism in Chinese goats // *GMR.* 2016. V. 15. № 1. P. 15017747. <https://doi.org/10.4238/gmr.15017747>
7. *Naderi S., Rezaei H.-R., Taberlet P. et al.* Large-scale mitochondrial DNA analysis of the domestic goat reveals six haplogroups with high diversity // *PLoS One.* 2007. № 2. P. e1012. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001012>
8. *Zhao Y., Zhao R., Zhao Z. et al.* Genetic diversity and molecular phylogeography of Chinese domestic goats by large-scale mitochondrial DNA analysis // *Mol. Biol. Rep.* 2014. V. 41. № 6. P. 3695–3704. <https://doi.org/10.1007/s11033-014-3234-2>
9. *Colli L., Lancioni H., Cardinali I. et al.* Whole mitochondrial genomes unveil the impact of domestication on goat matrilineal variability // *BMC Genomics.* 2015. № 16. P. 1115. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-2342-2>
10. *Tarekegn G.M., Tesfaye K., Mwai O.A. et al.* Mitochondrial DNA variation reveals maternal origins and demographic dynamics of Ethiopian indigenous goats // *Ecol. Evol.* 2018. V. 8. № 3. P. 1543–1553. <https://doi.org/10.1002/ece3.3710>
11. *Diwedi J., Singh A.W., Ahlawat S. et al.* Comprehensive analysis of mitochondrial DNA based genetic diversity in Indian goats // *Gene.* 2020. № 756. P. 144910. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2020.144910>
12. *Воронкова В.Н., Пискунов А.К., Николаева Э.А. и др.* Гаплотипическое разнообразие монгольских и тувинских пород коз (*Capra hircus*) на основе полиморфизма мтДНК и Y-хромосомы // *Генетика.* 2021. Т. 57. № 10. С. 1164–1173. <https://doi.org/10.31857/S0016675821100155>
13. *Wang G.Z., Chen S.S., Chao T.L. et al.* Analysis of genetic diversity of Chinese dairy goats via microsatellite markers // *J. Anim. Sci.* 2017. V. 95. № 5. P. 2304–2313. <https://doi.org/10.2527/jas.2016.1029>
14. *Menezes M., Martinez A.M., Filho E. et al.* Diversity analysis and genetic relationships among local Brazilian goat breeds using SSR markers // *Animals.* 2020. V. 10. № 10. P. 1842. <https://doi.org/10.3390/ani10101842>
15. *Selionova M.I., Aibazov M.M., Mamontova T.V. et al.* Genetic differentiation of Russian goats and wild relatives based on microsatellite loci // *J. Anim. Sci.* 2020. V. 98. Suppl. 4. P. 19–20. <https://doi.org/10.1093/jas/skaa278.037>
16. *Бекетов С.В., Пискунов А.К., Воронкова В.Н. и др.* Генетическое разнообразие и филогения пуховых коз Центральной и Средней Азии // *Генетика.* 2021. Т. 57. № 7. С. 810–819. <https://doi.org/10.31857/S0016675821070031>
17. *Brito L.F., Kijas J.W., Ventura R.V. et al.* Genetic diversity and signatures of selection in various goat breeds revealed by genome-wide SNP markers // *BMC Genomics.* 2017. V. 18. № 1. P. 229. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3610-0>
18. *Burren A., Neuditschko M., Signer-Hasler H. et al.* Genetic diversity analyses reveal first insights into breed-specific selection signatures within Swiss goat breeds // *Anim. Genet.* 2016. V. 47. № 6. P. 727–739. <https://doi.org/10.1111/age.12476>

19. Colli L., Milanese M., Talenti A. et al. Genome-wide SNP profiling of worldwide goat populations reveals strong partitioning of diversity and highlights post-domestication migration routes // *GSE*. 2018. V. 50. № 1. P. 58.
<https://doi.org/10.1186/s12711-018-0422-x>
20. Deniskova T.E., Dotsev A.V., Selionova M.I. et al. SNP-based genotyping provides insight into the West Asian origin of Russian local goats // *Front. Genet.* 2021. № 12. P. 708740.
<https://doi.org/10.3389/fgene.2021.708740>
21. Piras D., Doro M.G., Casu G. et al. Haplotype affinities resolve a major component of goat (*Capra hircus*) MtDNA D-loop diversity and reveal specific features of the Sardinian stock // *PLoS One*. 2012. V. 7. № 2. P. e30785.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030785>
22. Tabata R., Kawaguchi F., Sasazaki S. et al. The Eurasian Steppe is an important goat propagation route: A phylogeographic analysis using mitochondrial DNA and Y-chromosome sequences of Kazakhstani goats // *Animal Science J.* 2019. V. 90. № 3. P. 317–322.
<https://doi.org/10.1111/asj.13144>
23. Fernández H., Hughes S., Vigne J.-D. et al. Divergent mtDNA lineages of goats in an Early Neolithic site, far from the initial domestication areas // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2006. V. 103. № 42. P. 15375–15379.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0602753103>
24. Langmead B., Salzberg S. Fast gapped-read alignment with Bowtie 2 // *Nat. Methods*. 2012. № 9. P. 357–359.
<https://doi.org/10.1038/nmeth.1923>
25. Danecek P., Bonfield J.K., Liddle J. et al. Twelve years of SAMtools and BCFtools // *Giga Science*. 2021. V. 10. № 2. P. giab008.
<https://doi.org/10.1093/gigascience/giab008>
26. Hassanin A., Bonillo C., Nguyen B.X., Cruaud C. Comparisons between mitochondrial genomes of domestic goat (*Capra hircus*) reveal the presence of numts and multiple sequencing errors // *Mitochondrial DNA*. 2010. V. 21. № 3–4. P. 68–76.
<https://doi.org/10.3109/19401736.2010.490583>
27. Bernt M., Donath A., Jühling F. et al. MITOS: Improved de novo metazoan mitochondrial genome annotation // *Mol. Phylogenetics. Evol.* 2013. V. 69. № 2. P. 313–319.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.08.023>
28. Edgar R.C. MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // *Nucl. Acids Res.* 2004. V. 32. № 5. P. 1792–1797.
<https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
29. Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets // *Mol. Biol. Evol.* 2016. V. 33. № 7. P. 1870–1874.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
30. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // *Genetics*. 1989. V. 123. P. 585–595.
<https://doi.org/10.1093/genetics/123.3.585>
31. Fu Y.-X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // *Genetics*. 1997. V. 147. P. 915–925.
<https://doi.org/10.1093/genetics/147.2.915>
32. 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. № 34. P. 3299–3302.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
33. Excoffier L., Lischer H.E. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // *Mol. Ecol. Resour.* 2010. V. 10. № 3. P. 564–567.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
34. Lanfear R., Frandsen P.B., Wright A.M. et al. Partition-Finder 2: New methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses // *Mol. Biol. Evol.* 2017. V. 34. № 3. P. 772–773.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msw260>
35. Akaike H. A new look at the statistical model identification // *IEEE Trans Auto Control*. 1974. № 19. P. 716–723.
<https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
36. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. № 1. P. 37–48.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
37. Leigh J.W., Bryant D. Popart: Full-feature software for haplotype network construction // *Methods Ecol. Evol.* 2015. V. 6. № 9. P. 1110–1116.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12410>
38. Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P. et al. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // *Syst. Biol.* 2012. V. 61. № 3. P. 539–542.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
39. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
40. Hassanin A., Ropiquet A., Couloux A., Cruaud C. Evolution of the mitochondrial genome in mammals living at high altitude: new insights from a study of the tribe Caprini (Bovidae, Antilopinae) // *J. Mol. Evol.* 2009. V. 68. № 4. P. 293–310.
<https://doi.org/10.1007/s00239-009-9208-7>
41. Md Naim D., Kamal N., Mahboob S. Population structure and genetic diversity of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Penang as revealed by mitochondrial DNA cytochrome oxidase I // *Saudi J. Biol. Sci.* 2020. V. 27. № 3. P. 953–967.
<https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.01.021>
42. Deniskova T., Bakoev N., Dotsev A. et al. Maternal origins and haplotype diversity of seven Russian goat populations based on the D-loop sequence variability // *Animals*. 2020. V. 10. № 9. P. 1603.
<https://doi.org/10.3390/ani10091603>

Characteristics of Dagestan Local Goat Subpopulations (*Capra hircus*) Based on the Analysis of the Complete Mitogenome Polymorphism

T. E. Deniskova^{a, *}, A. V. Dotsev^a, M. I. Selionova^b,
M. Upadhyay^c, I. Medugorac^c, and N. A. Zinovieva^{a, **}

^aErnst Federal Research Center for Animal Husbandry, Podolsk District, Dubrovitsy settlement, 142132 Russia

^bRussian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, 127434 Russia

^cLudwig Maximilian University Munich, Department of Veterinary Sciences (LMU), Munich, 80539 Germany

*e-mail: horarka@yandex.ru

**e-mail: n_zinovieva@mail.ru

For the first time, the analysis of complete mitochondrial genomes polymorphism was performed in three Dagestan local goat populations ($n = 37$), which were characterized by high genetic and haplotype diversity. We found that 90.88% of the total genetic variability was accounted for intragroup differences and 4.86% was accounted for withingroup differences. For the studied sample of goats, significant negative values of the Tajima's D and Fu's F_s neutrality indices were calculated ($P < 0.05$). We performed a phylogenetic analysis using the nucleotide sequences of domestic goats and bezoars belonging to different Haplogroups. Our study revealed that all studied samples of Dagestan local goats belonged to Haplogroup A, which is the most frequent one in domestic goats.

Keywords: domestic goat, *Capra hircus*, mitochondrial genome, genetic diversity, local breeds.