МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОРОД ЛОШАДЕЙ ЯКУТИИ

Н.П. Филиппова¹, кандидат биологических наук,
Н.П. Степанов², кандидат сельскохозяйственных наук,
В.В. Додохов³, кандидат биологических наук,
А.М. Гаджиев⁴, доктор сельскохозяйственных наук,
Н.С. Марзанов⁵, доктор биологических наук

¹Якутский научный центр комплексных медицинских проблем,
 677010, Республика Саха (Якутия), Якутск, Сергеляхское ш., 4

²Сахаагроплем, 677001, Республика Саха (Якутия), Якутск, ул. Орджоникидзе, 20

³Якутская государственная сельскохозяйственная академия,
 677007, Республика Саха (Якутия), Якутск, Сергеляхское ш., 3

⁴Федеральный научный агроинженерный центр ВИМ,
 109428, Москва, 1-й Институтский пр., 5

⁵Федеральный научный центр животноводства – ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста,
 142132, Московская область, Дубровицы, 60

E-mail: nmarzanov@yandex.ru

Разведение лошадей аборигенных пород, приспособленных к суровым природным условиям, является единственным способом эффективного использования обширных территорий, малодоступных другим видам сельскохозяйственных животных. Коневодство является традиционной отраслью в Республике Саха (Якутия) и остается основным резервом увеличения производства мяса. В экстремальных условиях разведения в популяциях и породах лошадей происходят генетические изменения в результате мутаций и эволюции. Генетическая аттестация позволяет следить за происходящими процессами как внутри популяций, так и пород, и помогает проводить дальнейшую селекционную работу с табунными лошадьми Якутии. Оценка полиморфизма по 15 локусам микросателлитов показала, что лошади якутской, мегежекской и приленской пород имеют определенный генетический профиль. У мегежекской породы установлены аллели, которые не были обнаружены в двух других породах. У лошадей якутской и мегежекской пород в локусе LEX3 обнаружен LEX3^G аллель, который ранее встречался только у арабских лошадей. В мегежекской породе выявлен AHT4^F аллель, ранее встречавшийся только у ахалтекинских пород. По локусам микросателлитов среднее число эффективных аллелей выше у лошадей мегежекской породы и составляет 4,327±0,37. Показатель наблюдаемой гетерозиготности у лошадей всех пород находится практически на одном уровне 0,636–0,651. Самый высокий коэффициент генетического сходства по локусам микросателлитов (0,872) имели мегежекская и якутская породы. Между приленской и мегежекской породами он равен 0,831, между приленской и якутской – 0,780.

MORPHOLOGICAL AND GENETIC FEATURES OF THE YAKUT HORSE BREEDS

Filippova N.P.¹, Stepanov N.P.², Dodokhov V.V.³, Gadgiev A.M.⁴, Marzanov N.S.⁵

¹Yakut Scientific Center of Complex Medical Problems,
 677008, Respublika Sakha (Yakutia), Yakutsk, Sergeliachskoe sh., 4

²Sakhaagroplem, 677001, Respublika Sakha (Yakutia), Yakutsk, ul. Ordjonikidze, 20

³Yakut State Agricultural Academy,
 677007, Respublika Sakha (Yakutia), Yakutsk, Sergeliachskoe sh., 3

⁴Federal Scientific Agroengineering Center VIM,
 109428, Moskva, 1 Institutskiy pr., 5

⁵Federal Science Center for Animal Husbandry,
 142132, Moskovskaya oblast, Dubrovitsy, 60

E-mail: nmarzanov@yandex.ru

Rearing the horses of indigenous breeds adapted to the extreme natural environments is the only effective way to use the vast areas of lands unsuitable for farming animals of the other species. Horse farming and breeding is a traditional industry in the Sakha Republic (Yakutia), which remains a substantial potential for meat production improvement. Under the extreme environmental conditions, genetic variations caused by mutations and evolution tend to occur within the horse populations and breeds. Genetic testing can provide opportunities to monitor the ongoing processes within both the populations and the breeds, contributing to the subsequent selective breeding practice among the herd horses in Yakutia. Analyses of 15 polymorphic microsatellite loci revealed the genetic breed-specific profiles for the Yakut, Megezhek, and Prilensk horse breeds. Thus, the alleles identified in Megezhek horses were not found in the animals of the other two breeds. Allele LEX3^G at locus LEX3 was recorded in the Yakut and Megezhek horses, which could be previously found only in the Arabian horses. The AHT4^F allele previously found only in the Akhal-Teke horses was identified in Megezhek animals. The effective number of alleles per microsatellite locus was larger in Megezhek horses, with a mean of 4.3. The actual heterozygosity values for the horses of all the breeds were almost the same, ranging from 0.636 to 0.651. The coefficient of genetic similarity at a microsatellite locus was highest between the Megezheksk and Yakut breeds. In addition, the coefficients for genetic similarities between the Prilensk and Megezheksk breeds and the Prilensk and Yakut breeds comprised 0.831 and 0.780, respectively.

Ключевые слова: якутская порода лошадей, приленская порода лошадей, мегежекская порода лошадей, ДНК, полиморфизм, микросателлиты, генетическое разнообразие, генетическая дистанция

Key words: Yakut horse breed, Prilensk horse breed, Megezheksk horse breed, DNA, polymorphism, microsatellites, genetic diversity, genetic distance

История цивилизации тесно связана с одомашниванием животных. По расчетам ученых данный процесс начался 8000-12000 лет назад. Домашние животные сыграли огромную роль в формировании человеческого общества, однако и человек многовековым кропотливым трудом показал свои реальные возможности по преобразованию природы животных. Следствием этого послужило создание 694 локальных пород лошадей в мире [1-8].

Республика Саха (Якутия) вызывает огромный интерес со стороны академической и отраслевой науки, что связано с уникальной окружающей средой и своеобразным животным миром. Якутия отличается резко континентальным климатом: температура воздуха колеблется в восточных горных системах, котловинах и впадинах от -70°C зимой до $+38^{\circ}\text{C}$ летом. По суммарной продолжительности периода с отрицательной температурой (от 6,5 до 9 месяцев в год), регион не имеет аналогов в северном полушарии [9]. Единственным способом эффективного использования обширных и малодоступных территорий Республики Саха (Якутия) является разведение приспособленных к суровым природным условиям аборигенных пород лошадей. Табунное коневодство является одной из важнейших традиционных отраслей животноводства и остается основным резервом увеличения производства мяса для населения республики. На территории Якутии, преимущественно в центральных, западных и северных улусах, разводятся три породы табунных лошадей: якутская, мегежекская и приленская. По состоянию на 1 января 2017 года численность лошадей во всех категориях хозяйств составила 181,5 тыс. голов, в том числе 107 тыс. кобыл. При этом наибольший удельный вес племенного поголовья относится к якутской (65,1%) и мегежекской (27,6%) породам. Доля приленской породы составляет 7,3%. Реализация стратегии развития мясного животноводства в России поставила для Республики Саха (Якутия) задачу сохранения генофонда уникальных пород лошадей [10-14].

Целью исследований было изучение морфологических и генетических особенностей пород лошадей, разводимых в условиях Республики Саха (Якутия).

Методика. Исследования проводили на базе лаборатории селекции и генетики Якутской ГСХА. Объектом исследований послужили лошади разных половозрастных групп якутской ($n=723$), приленской ($n=173$) и мегежекской ($n=343$) пород. Микросателлитный анализ осуществляли в лаборатории ДНК-технологии ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт племенного дела» с использованием набора реагентов для мультиплексного анализа 15 микросателлитных локусов лошади (COrDISHorse, ООО «Гордиз», Москва). Генетико-статистический анализ осуществляли по стандартным методикам. Рассчитывали следующие показатели: частоты аллелей; наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготность; эффективное число аллелей в локусе (N_a); индекс фиксации (F_{is}); индексы генетического сходства и генетические дистанции [15-17]. Кластерный анализ проводили с использованием современных компьютерных программ GenAlEx [18].

Результаты и обсуждение. Якутская порода лошадей отличается крепостью конституции, высокой приспособленностью к зимним холодам при скудности тебеновочных кормов. Все это достигается благодаря способности лошадей нажировываться за короткие лето и осень. В результате многолетней селекционно-племенной работы были выведены два внутрипородных северных типа лошадей якутской породы – янский и колымский, утвержденные в 2010 г. на Научно-техниче-

ском совете Департамента животноводства и племенного дела МСХ РФ. Родоначальником двух северных типов была небольшая группа лошадей из центральных районов Якутии, попавшая туда вместе с якутскими переселенцами. В силу малочисленности родоначальников, в отличие от лошадей центральных районов Якутии, северные типы характеризуются малым разнообразием мастей, однотипностью телосложения и стандартностью. Живая масса племенных жеребцов якутской породы – 450-485 кг, кобыл – 400-420 кг [19].

Мегежекская порода была получена путем прилития к местным якутским лошадям крови кузнецкой породы, выведенной методами народной селекции в Сибири во второй половине XVIII века. Благодаря этому у предшественников мегежекской породы сложился определенный тип мясных животных, отличающихся крупным ростом, массивностью и удлиненным корпусом. В 50-е годы в мегежекской породе было проведено частичное прилитие крови русских тяжеловозов через помесного жеребца Хоройора. Масти у лошадей данной породы разнообразны и в основном распределяются равномерно: саврасая (19,5%), чалая (16,9%), гнедая (16,6%), серая (13,7%) и мышастая (12,3%). Живой масса племенных жеребцов – 470-610 кг, кобыл – 450-580 кг [13; 14].

Лошади приленской породы выведены вводом скрещиванием заводских пород (орловского рысака и русского тяжеловоза) с чистопородными якутскими лошадьми. Характерной особенностью экстерьера лошадей приленской породы является удлиненность корпуса, высокая холка. Основные масти: мышастая, гнедая, чалая, рыжая, пегая, серая разных оттенков. Живая масса племенных жеребцов – 450-560 кг, кобыл – 450-530 кг. По зоометрическим показателям трех пород, разводимых на территории Якутии, наиболее высокие значения имеют лошади мегежекской породы (табл. 1).

У отдельных особей мегежекской породы показатели живой массы достигают 600 кг и выше. Значительная изменчивость показателей промеров и живой массы лошадей, разводимых в Якутии, свидетельствует о широкой возможности их усовершенствования при проведении селекционно-племенной работы. Наибольшие показатели промеров высоты в холке, косой длины туловища и обхвата груди имеют мегежекские лошади и достоверно превосходят животных якутской ($P<0,001$) и приленской ($P<0,01$) пород.

Основной задачей племенного коневодства Республики Саха (Якутия) является создание структурных единиц вновь выведенных пород и типов лошадей с целью поддержания биоразнообразия, дальнейшего совершенствования их продуктивных и племенных качеств. Вторая немаловажная задача племенного коневодства – это совершенствование воспроизводительных и адаптационных качеств лошадей товарного назначения существующих трех пород, направленное на значительное (15-20%) увеличение производства конины. Отличные приспособительные свойства лошадей аборигенных пород являются основой формирования высокой мясной продуктивности, что вызывает особый интерес со стороны селекционеров и специалистов пищевой промышленности, особенно из Сибири и Дальнего Востока. Начиная с 80-х годов прошлого столетия, за пределы Республики Саха (Якутия) вывезено и распространено более 5 тыс. голов лошадей.

В этой связи, учитывая особое внимание к табунному коневодству в Республике Саха (Якутия) встал вопрос проведения масштабных исследований в области биологии лошадей в специфических условиях их разведения. В частности, популяционно-генетическая

Табл. 1. Промеры, живая масса и индексы телосложения аборигенных пород лошадей Якутии

Порода	n	Промер, см			Живая масса, кг	Индекс, %			
		высота в холке	косая длина туловища	обхват груди		формата	массивности	обхвата груди	
Кобылы									
1	Якутская	117	136,0±0,45	143,6±0,59	173,3±0,46	420,9±8,33	105,1	167,7	120,7
2	Мегежекская	632	140,7±0,30*** ^{2-1;} ** 2-3	149,9±0,41*** ^{2-1;} ** 2-3	181,5±0,72*** ^{2-1;} ** 2-3	461,7±3,92*** ^{2-3;} 2-1	106,5	165,8	129,0
3	Приленская	347	138,0±0,81	146,2±1,30	173,9±1,28	431,9±11,2	105,9	164,8	126,1
Жеребцы-производители									
1	Якутская	24	138,7±0,59	147,4±1,31	180,5±1,91	464,5±0,89	106,2	173,3	130,1
2	Мегежекская	101	143,8±0,86*** ^{2-1;} ** 2-3	154,6±1,02*** ^{2-1;} ** 2-3	190,1±1,46*** ^{2-1;} **2-3	514,2±8,09 *** 2-3; 2-1	107,5	173,0	132,2
3	Приленская	36	142,1±0,85	150,4±0,82	182,6±1,22	482,1±0,93	105,8	168,5	128,5

***P<0,001; **P<0,01 между показателями мегежекской и якутской (2-1); мегежекской и приленской пород (2-3)

Табл. 2. Генетический спектр аллелей 15 микросателлитных локусов у местных пород лошадей Якутии

Локус	Число аллелей в локусе	Якутская порода (n=43)	Число аллелей в локусе	Мегежекская порода (n=46)	Число аллелей в локусе	Приленская порода (n=14)
АНТ4	9	АНТ4 ^H , АНТ4 ^I , АНТ4 ^J , АНТ4 ^K , АНТ4 ^L , АНТ4 ^M , АНТ4 ^N , АНТ4 ^O , АНТ4 ^P	10	АНТ4 ^F , АНТ4 ^G , АНТ4 ^H , АНТ4 ^I , АНТ4 ^J , АНТ4 ^K , АНТ4 ^L , АНТ4 ^M , АНТ4 ^N , АНТ4 ^O , АНТ4 ^P	8	АНТ4 ^G , АНТ4 ^H , АНТ4 ^I , АНТ4 ^J , АНТ4 ^K , АНТ4 ^M , АНТ4 ^N , АНТ4 ^O
АНТ5	5	АНТ5 ^J , АНТ5 ^K , АНТ5 ^L , АНТ5 ^N , АНТ5 ^O	5	АНТ5 ^J , АНТ5 ^K , АНТ5 ^L , АНТ5 ^N , АНТ5 ^O	5	АНТ5 ^J , АНТ5 ^K , АНТ5 ^L , АНТ5 ^M , АНТ5 ^N
ASB23	6	ASB23 ^I , ASB23 ^K , ASB23 ^L , ASB23 ^S , ASB23 ^T , ASB23 ^U	7	ASB23 ^I , ASB23 ^J , ASB23 ^K , ASB23 ^L , ASB23 ^S , ASB23 ^T , ASB23 ^U	6	ASB23 ^I , ASB23 ^J , ASB23 ^K , ASB23 ^Q , ASB23 ^S , ASB23 ^U
CA425	8	CA425 ^E , CA425 ^F , CA425 ^I , CA425 ^L , CA425 ^K , CA425 ^M , CA425 ^N , CA425 ^O	9	CA425 ^E , CA425 ^F , CA425 ^I , CA425 ^J , CA425 ^K , CA425 ^L , CA425 ^M , CA425 ^N , CA425 ^O	6	CA425 ^E , CA425 ^F , CA425 ^I , CA425 ^M , CA425 ^N , CA425 ^O
HMS1	7	HMS1 ^I , HMS1 ^J , HMS1 ^K , HMS1 ^L , HMS1 ^M , HMS1 ^N , HMS1 ^Q	6	HMS1 ^I , HMS1 ^J , HMS1 ^K , HMS1 ^L , HMS1 ^M , HMS1 ^Q	5	HMS1 ^I , HMS1 ^J , HMS1 ^K , HMS1 ^M , HMS1 ^Q
HMS2	7	HMS2 ^H , HMS2 ^I , HMS2 ^J , HMS2 ^K , HMS2 ^L , HMS2 ^O , HMS2 ^R	9	HMS2 ^H , HMS2 ^I , HMS2 ^J , HMS2 ^K , HMS2 ^L , HMS2 ^O , HMS2 ^P , HMS2 ^Q , HMS2 ^R	6	HMS2 ^H , HMS2 ^I , HMS2 ^K , HMS2 ^L , HMS2 ^O , HMS2 ^Q
HMS3	6	HMS3 ^I , HMS3 ^M , HMS3 ^O , HMS3 ^P , HMS3 ^Q , HMS3 ^R	6	HMS3 ^I , HMS3 ^M , HMS3 ^O , HMS3 ^P , HMS3 ^Q , HMS3 ^R	6	HMS3 ^I , HMS3 ^M , HMS3 ^O , HMS3 ^P , HMS3 ^Q , HMS3 ^R
HMS6	5	HMS6 ^K , HMS6 ^M , HMS6 ^O , HMS6 ^P , HMS6 ^Q	7	HMS6 ^K , HMS6 ^L , HMS6 ^M , HMS6 ^N , HMS6 ^O , HMS6 ^P , HMS6 ^Q	5	HMS6 ^K , HMS6 ^M , HMS6 ^O , HMS6 ^P , HMS6 ^Q
HMS7	6	HMS7 ^I , HMS7 ^L , HMS7 ^N , HMS7 ^O , HMS7 ^P , HMS7 ^Q	6	HMS7 ^I , HMS7 ^L , HMS7 ^M , HMS7 ^N , HMS7 ^O , HMS7 ^Q	5	HMS7 ^I , HMS7 ^L , HMS7 ^M , HMS7 ^N , HMS7 ^O
HTG10	6	HTG10 ^I , HTG10 ^K , HTG10 ^L , HTG10 ^M , HTG10 ^N , HTG10 ^Q	8	HTG10 ^I , HTG10 ^K , HTG10 ^L , HTG10 ^M , HTG10 ^N , HTG10 ^O , HTG10 ^P , HTG10 ^Q	6	HTG10 ^K , HTG10 ^L , HTG10 ^N , HTG10 ^O , HTG10 ^P , HTG10 ^Q
HTG4	4	HTG4 ^K , HTG4 ^L , HTG4 ^M , HTG4 ^O	5	HTG4 ^K , HTG4 ^L , HTG4 ^M , HTG4 ^O , HTG4 ^P	4	HTG4 ^K , HTG4 ^M , HTG4 ^O , HTG4 ^P
HTG6	5	HTG6 ^G , HTG6 ^I , HTG6 ^J , HTG6 ^M , HTG6 ^O	7	HTG6 ^G , HTG6 ^I , HTG6 ^J , HTG6 ^M , HTG6 ^N , HTG6 ^O , HTG6 ^P	6	HTG6 ^G , HTG6 ^I , HTG6 ^J , HTG6 ^M , HTG6 ^O , HTG6 ^P
HTG7	4	HTG7 ^I , HTG7 ^M , HTG7 ^N , HTG7 ^O	4	HTG7 ^I , HTG7 ^M , HTG7 ^N , HTG7 ^O	4	HTG7 ^I , HTG7 ^M , HTG7 ^N , HTG7 ^O
LEX3	9	LEX3 ^F , LEX3 ^G , LEX3 ^H , LEX3 ^I , LEX3 ^K , LEX3 ^L , LEX3 ^M , LEX3 ^N , LEX3 ^P	9	LEX3 ^F , LEX3 ^G , LEX3 ^H , LEX3 ^I , LEX3 ^L , LEX3 ^M , LEX3 ^N , LEX3 ^O , LEX3 ^P	6	LEX3 ^F , LEX3 ^L , LEX3 ^M , LEX3 ^N , LEX3 ^O , LEX3 ^P
VHL20	7	VHL20 ^I , VHL20 ^J , VHL20 ^M , VHL20 ^O , VHL20 ^P , VHL20 ^Q , VHL20 ^R	9	VHL20 ^I , VHL20 ^J , VHL20 ^M , VHL20 ^N , VHL20 ^O , VHL20 ^P , VHL20 ^Q , VHL20 ^R	7	VHL20 ^I , VHL20 ^J , VHL20 ^M , VHL20 ^N , VHL20 ^O , VHL20 ^P , VHL20 ^Q
Среднее число аллелей		6,5±0,14		7,1±0,15		5,5±0,30

оценка изменчивости и консолидации пород по микросателлитным локусам.

В результате проведенных исследований по 15 локусам микросателлитов (АНТ4, АНТ5, ASB23, СА425, HMS1, HMS2, HMS3, HMS6, HMS7, НТГ4, НТГ6, НТГ7, НТГ10, LEX3, VHL20) было установлено, что лошади якутской, мегежекской и приленской пород имеют своеобразный генетический профиль, выражаемый определенным спектром аллелей и генотипов. Общее количество аллелей по 15 изученным микросателлитным локусам лошадей составило 113. Число исследованных аллелей в локусе варьировало от 4 (НТГ4, НТГ4) до 10 (АНТ4). Наиболее широким спектром аллелей по 15 локусам микросателлитов ($n=107$) обладала мегежекская порода. Из них 6 аллелей [АНТ4^F (0,022), СА425^L (0,033), HMS2^P (0,011), HMS6^L (0,011) и HMS6^N (0,011), НТГ6^N (0,185)], не были обнаружены в двух других породах (табл. 2).

У лошадей якутской породы было выявлено 94 аллеля, в том числе 3 из них не встречались в мегежекской и приленской породах [АНТ4^L (0,058), HMS7^P (0,012), LEX3^K (0,035)]. Низкий уровень генетического разнообразия был отмечен у лошадей приленской породы, у которой выявлено 85 аллелей, из них два по встречаемости были редкими [АНТ5^M (0,071), ASB23^Q (0,071)]. Сравнительный анализ биоразнообразия микросателлитных локусов у лошадей разных пород показал, что число аллелей в локусе АНТ4 колебалось от 5 (чистокровная верховая порода) до 9 у якутской и башкирской пород [20].

В наших исследованиях среднее число аллелей на локус составило у лошадей мегежекской породы – $7,1 \pm 0,15$, что достоверно выше ($P < 0,001$), чем у якутской – $6,5 \pm 0,14$ и приленской – $5,5 \pm 0,30$. Аллелофонд в локусе АНТ5 у изученных пород был представлен практически одинаковыми вариантами АНТ5^J, АНТ5^K, АНТ5^L и АНТ5^N, из них самым распространенным был АНТ5^K аллель, частота которого колебалась в зависимости от породы от 0,302 до 0,429. По локусу ASB23 было выявлено 8 аллелей из 16 обнаруженных у различных пород лошадей. При этом у якутской и мегежекской пород отсутствовал аллель ASB23^Q, который выявлен у приленских лошадей и составлял 7,1% от всех обнаруженных аллелей.

В локусе СА425 выявлено 9 из 16 аллелей, при этом только в генотипах лошадей мегежекской породы обнаружен аллель СА425^L (0,033). В локусе HMS1 определено 7 аллелей, из которых HMS1^L, HMS1^J, HMS1^K, HMS1^M и HMS1^Q были типичными для лошадей трех изученных пород. У лошадей приленской породы отсутствовали HMS1^L и HMS1^N аллели, у мегежекских также не обнаружен аллель HMS1^N. Локус HMS2 был представлен 9 аллелями у лошадей мегежекской, 7 – у якутской и 6 – у приленской породы. В приленской породе не обнаружен HMS2^R аллель. Только у лошадей мегежекской породы выявлен редкий HMS2^P аллель (0,011). В HMS3 локусе из 14 известных аллелей было выявлено 6: HMS3^L, HMS3^M, HMS3^O, HMS3^P, HMS3^Q и HMS3^R.

В HMS6 локусе у лошадей мегежекской породы было определено 7 из 9 зарегистрированных аллелей и по 5 аллелей у приленской и якутской пород. Только у мегежекских лошадей обнаружены редкие аллели HMS6^L (0,011) и HMS6^N (0,011). В HMS7 локусе у лошадей изученных пород было обнаружено 7 из 11 известных аллельных вариантов. Только у лошадей якутской породы обнаружен редкий аллель HMS7^P (0,012) и отсутствовал аллель HMS7^M.

По локусу НТГ4 выявлено 5 аллелей, из них НТГ4^K, НТГ4^L, НТГ4^M и НТГ4^O были представлены во всех изученных популяциях лошадей с явным преобладанием НТГ4^M аллеля, частота встречаемости которого составляла в якутской породе лошадей 74%, в приленской – 71%, в мегежекской – 61%. У лошадей якутской породы не обнаружен НТГ4^P аллель. Выявлена низкая частота встречаемости аллеля НТГ4^K (0,012), тогда как его частота составляет 0,141 у лошадей приленской и 0,180 – у мегежекской пород. В приленской породе не выявлен НТГ4^L аллель. В НТГ6 локусе у лошадей изученных пород было определено 7 аллелей. Аллельный вариант НТГ6^N (0,011) был обнаружен только у мегежекских лошадей. НТГ6^P аллель с невысокой частотой встречался у лошадей приленской и мегежекской пород.

При исследовании НТГ7 локуса был установлен сравнительно невысокий уровень генетического разнообразия: было выявлено 4 аллеля (НТГ7^J, НТГ7^M, НТГ7^N и НТГ7^O). Причиной тому явилась частая встречаемость гомозиготных генотипов. В локусе НТГ10 у мегежекской породы было зарегистрировано 8 аллелей. При этом у лошадей якутской и мегежекской пород преобладал аллель НТГ10^N (0,337 – 0,477), который редко встречался в приленской породе. Для исследованной небольшой популяции приленских лошадей по данному локусу характерна высокая встречаемость НТГ10^O аллеля (0,430), который не был обнаружен у якутской породы.

Локус LEX3 расположен на X-хромосоме, благодаря чему характеризует разнообразие популяций лошадей по материнской линии. По данному локусу был выявлен высокий уровень генетического разнообразия: обнаружено 9 аллелей из 14 ранее выявленных. У лошадей всех трех пород были выявлены LEX3^F, LEX3^L, LEX3^M, LEX3^N и LEX3^P аллели, что свидетельствует о наличии общей маточной формы предков. Преобладающими аллелями в изученных породах были LEX3^M (0,357–0,488), LEX3^N (0,105–0,217) и LEX3^P (0,109–0,250). При этом аллель LEX3^K (0,035) был обнаружен только у якутских лошадей. В VHL20 локусе было определено 9 аллелей у животных мегежекской породы и по 7 аллелей у якутских и приленских лошадей. Аллели VHL20^L, VHL20^J, VHL20^M, VHL20^O, VHL20^P и VHL20^Q были обнаружены во всех изученных породах с разной частотой встречаемости. Среди лошадей якутской породы чаще встречался VHL20^Q аллель (0,268). VHL20^L аллель устанавливался у двух других пород: приленской (0,286) и мегежекской (0,228). VHL20^L аллель (0,076) был определен только у лошадей мегежекской породы.

Среднее число эффективных аллелей (N_a) по исследованным 15 микросателлитным локусам выше у лошадей мегежекской породы и составляет $4,327 \pm 0,37$. Показатель наблюдаемой гетерозиготности (H_o) по локусам у лошадей всех пород находится практически на одном уровне 0,636–0,651 (табл. 3).

Табл. 3. Генетико-популяционные характеристики пород лошадей, разводимых в Якутии, по 15 локусам микросателлитов

Порода	<i>n</i>	<i>N_a</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>F_{is}</i>
Якутская	43	3,623±0,34	0,636±0,04	0,688±0,03	0,075±0,04
Мегежекская	46	4,327±0,37	0,651±0,04	0,740±0,03	0,124±0,03
Приленская	14	3,660±0,25	0,638±0,05	0,705±0,02	0,104±0,06

Во всех исследованных породах лошадей отмечается положительное значение индекса фиксации. При этом у мегежекских лошадей показатель *F_{is}* (0,124) имеет максимальное значение, что свидетельствует о недостатке гетерозиготных генотипов в популяции. Самый высокий коэффициент генетического сходства по изученным локусам микросателлитов (0,872) имели мегежекская и якутская породы. Между приленской и мегежекской породами он был равен 0,831, между приленской и якутской – 0,780. Оценка различий по показателям генетических дистанций в целом отражала закономерности, установленные при расчете коэффициентов генетического сходства. Наименьшая генетическая дистанция по 15 локусам микросателлитов были установлены между лошадьми мегежекской и якутской пород (0,137), наибольшая (0,248) – между приленской и якутской.

Сопоставление полученных данных с уже опубликованными ранее результатами [20] выявило, что у лошадей якутской и мегежекской пород в локусе LEX3 обнаружен LEX3^G аллель, который ранее встречался только у арабской породы. В мегежекской породе выявлен аллель АНТ4^F, который ранее был обнаружен только у ахалтекинских лошадей. Видимо, это связано с прилитием крови пород, которые оказались носителями данных аллелей. Возможна и другая гипотеза, состоящая в том, что причина данного явления связана с эффектом основателя у лошадей.

Полученные нами материалы отчасти подтверждают результаты, ранее установленные в работе Тихонова В.Н. и др. [21]. Авторами было отмечено некоторое генетическое сходство по ряду признаков аборигенных якутских лошадей с животными совершенно другого экстерьерного типа. В частности с лошадьми европейской селекции: верховыми, высоконогими, нежной конституции и польской аборигенной, а также животными центрально-азиатского происхождения: ахалтекинской и некоторыми другими породами.

Проведенные исследования вносят определенный вклад в изучение генетической изменчивости популяций аборигенных лошадей. Полученные результаты имеют важное научно-практическое значение для разработки стратегических программ по сохранению уникального генофонда пород лошадей Якутии и их совершенствованию на основе использования современных методов исследований. Для каждой породы на основе полученного набора аллелей микросателлитных локусов были составлены молекулярно-генетические паспорта или так называемые «генетические формулы генотипов».

Литература

1. Кестер В. Вступительная статья // Бюллетень страптегии. Страсбург. Франция. – 1998. – №9. – С.1-8.
2. Hodges J. Editorial // EAAP News. – 1998. – No.55. – P.163-165.
3. The Global Strategy for the Management of Farm Animal Genetic Resources. –Rome. Italy, 1999. – 43 p.
4. Марзанов Н.С., Саморуков Ю.В., Ескин Г.В., Насибов М.Г., Марзанова Л.К., Канатбаев С.Г., Букаров Н.Г. Сохранение биоразнообразия. Генетические маркеры и селекция животных // Сельскохозяйственная биология. – 2006. – №4. – С.3-19.
5. Boettcher P.J., Hoffmann I., Baumung R. et al. Genetic resources and genomics for adaptation of livestock to

climate change // *Frontiers in Genetics*. – 2015. – Vol.5. – Art. 461. – P.3.

6. Hristov P., Yordanov G., Ivanova A., Mitkov I., Sirakova D., Mehандзыиски I., Radoslavov G. Mitochondrial diversity in mountain horse population from the South-Eastern Europe // *Mitochondrial DNA Part A*. – 2016. – Vol.28(6). – P.787-792.
7. Глинская Н.А., Приловская Е.И., Каспирович Д.А., Епишко О.А., Чебуранова Е.С. Особенности SSR-полиморфизма лошадей // *Труды Полесского ГУ, Пинск, 2017*. – С.8-13.
8. Юрьева И.Б., Свищёва Г.Р., Вдовина В.Н., Храброва Л.А., Столповский Ю.А. Генетическое разнообразие мезенской породы лошадей (*Equus ferus caballus*) по микросателлитной ДНК // *Генетика*. – 2018. – Т. 54. – С. 64-69.
9. Винокуров И.Н. Традиционная культура народов Севера: продуктивное коневодство северо-востока Якутии. – Новосибирск: Наука, 2009. – 256 с.
10. Ковешников В.С., Калашиков Р.В. Развитие мясного табунного коневодства в России // *Методические рекомендации*. – М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2007. – 176 с.
11. Чугунов А.В. Продуктивное животноводство Якутии. – М.: КолосС, 2009. – 455 с.
12. Абрамов А.Ф., Иванов Р.В., Алексеев Н.Д. Мясная продуктивность и качество мяса пород лошадей, разводимых в Якутии. – Якутск: ГНУЯНИИСХ СО РАСХН, 2013. – 83 с.
13. Алексеев Н.Д., Степанов Н.П. Лошадь якутской породы: внутривидовые типы, хозяйственные и биологические особенности // *Достижения науки и техники АПК*. – 2006. – №5. – С.8-9.
14. Алексеев Н.Д., Степанов Н.П., Филиппова Н.П., Халдеева М.Н. Племенная работа в коневодстве Республики Саха (Якутия) // *Farm Animals*. – 2013. – №2(3). – С.64-68.
15. Меркурьева Е.К. Биометрия в селекции и генетике сельскохозяйственных животных. – М.: Колос, 1970. – 423 с.
16. Nei M. Genetic distance between populations // *Amer. Naturalist*. – 1972. – Vol.106. – P. 283-292.
17. Храброва Л.А., Зайцев А.М. Методические рекомендации по ведению генетического мониторинга местных пород лошадей. – Дивово: ВНИИ коневодства, 2005. – 50 с.
18. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // *Bioinformatics*. – 2012. – Vol. 28. – P.2537-2539.
19. Степанов Н.П., Мартынов М.Н., Филиппова Н.П. Племенная работа в табунном коневодстве Республики Саха (Якутия). – Якутск: Сфера, 2016. – 92 с.
20. Калашиков В.В., Храброва Л.А., Зайцев А.М., Зайцева М.А., Калинин А.А. Полиморфизм микросателлитной ДНК у лошадей заводских и локальных пород // *Сельскохозяйственная биология*. – 2011. – №2. – С.41-45.
21. Тихонов В.Н., Котрэн Е.Г., Князев С.П. Популяционно-генетические параметры аборигенных якутских лошадей в связи с филогенией современных пород домашней лошади *Equus caballus* L. // *Генетика*. – 1998. – Т. 34. – №6. – С.796-809.

Поступила в редакцию 23.03.20
После доработки 23.04.20
Принята к публикации 25.04.20