

Лилия Владимировна Калинкова^{1✉}, Реворий Васильевич Иванов²

¹Всероссийский НИИ коневодства им. академика В.В. Калашникова, пос. Дивово, Рязанская область, Россия

²Якутский НИИ сельского хозяйства им. М.Г. Сафронова – обособленное подразделение ФИЦ Якутский научный центр СО РАН, Якутск, Республика Саха, Россия

¹genlab.horses.ru@gmail.com

²revoriy@list.ru

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЯНСКОГО ТИПА ЯКУТСКОЙ ЛОШАДИ

Цель исследования – оценка генетической вариабельности в популяции якутских лошадей янского внутривидового типа с использованием расширенной панели STR-локусов, а также изучение полиморфизма генов *ASIP*, *MC1R* и *STX17*, контролирующих особенности пигментации волос. Общее количество исследованных животных составило 55. Лошади были протестированы с использованием 25 аутосомных STR-локусов (*AHT4*, *AHT5*, *ASB2*, *ASB17*, *ASB23*, *HMS1*, *HMS2*, *HMS3*, *HMS6*, *HMS7*, *HTG4*, *HTG6*, *HTG7*, *HTG10*, *TKY279*, *TKY287*, *TKY321*, *TKY343*, *TKY344*, *TKY294*, *TKY325*, *TKY333*, *TKY341*, *TKY394*, *VHL20*) и одного локуса, расположенного на X-хромосоме (*LEX3*). Анализ генетической структуры популяции янских лошадей по STR-локусам показал высокий уровень генетической изменчивости. Общее количество аллелей, обнаруженных в 26 исследованных локусах, составило 208, из них 67 аллелей являлись редкими. Среднее число эффективных аллелей составило 4,69 на локус. Средние значения ожидаемой (*He*) и наблюдаемой (*Ho*) гетерозиготности с учетом 25 исследованных аутосомных локусов составили 0,762 и 0,761 соответственно. Изучение полиморфизма генов, контролирующих пигментацию волос, показало, что частота встречаемости мутантного варианта гена *ASIP* в группе янских лошадей составила 0,500, частота встречаемости мутантного варианта гена *MC1R* – 0,327. Доминантная мутация гена *STX17*, ассоциированная с фенотипом серой масти, встречалась у 56,36 % протестированных животных. С учетом результатов тестирования по 3 генам, контролирующим пигментацию, в исследованной популяции было идентифицировано 14 различных вариантов генотипа.

Ключевые слова: якутские лошади, лошади янского типа, полиморфизм ДНК, STR-локусы, гены *ASIP*, *MC1R*, *STX17*

Для цитирования: Калинкова Л.В., Иванов Р.В. Генетическая характеристика янского типа якутской лошади // Вестник КрасГАУ. 2025. № 9. С. 175–184. DOI: 10.36718/1819-4036-2025-9-175-184.

Финансирование: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-26-00105.

Liliya Vladimirovna Kalinkova^{1✉}, Revoriy Vasilievich Ivanov²

¹All-Russian Research Institute of Horse Breeding named after Academician V.V. Kalashnikov, Divovo settlement, Ryazan Region, Russia

²Yakut Research Institute of Agriculture named after M.G. Safronov – a separate division of the FRC Yakut Scientific Center SB RAS, Yakutsk, Republic of Sakha, Russia

¹genlab.horses.ru@gmail.com

²revoriy@list.ru

GENETIC CHARACTERISTICS OF THE YAKUT HORSE YANA TYPE

The aim of the study is to assess genetic variability in the population of Yakut horses of the Yana intrabreed type using an extended panel of STR loci, as well as to study the polymorphism of the ASIP, MC1R and STX17 genes that control the characteristics of hair pigmentation. The total number of animals examined was 55. Horses were tested using 25 autosomal STR loci (AHT4, AHT5, ASB2, ASB17, ASB23, HMS1, HMS2, HMS3, HMS6, HMS7, HTG4, HTG6, HTG7, HTG10, TKY279, TKY287, TKY321, TKY343, TKY344, TKY294, TKY325, TKY333, TKY341, TKY394, VHL20) and one locus located on the X chromosome (LEX3). Analysis of the genetic structure of the Yana horse population by STR loci showed a high level of genetic variability. The total number of alleles found in 26 studied loci was 208, of which 67 alleles were rare. The average number of effective alleles was 4.69 per locus. The average values of expected (H_e) and observed (H_o) heterozygosity, taking into account the 25 studied autosomal loci, were 0.762 and 0.761, respectively. A study of the polymorphism of genes controlling hair pigmentation showed that the frequency of the mutant variant of the ASIP gene in the group of Yana horses was 0.500, the frequency of the mutant variant of the MC1R gene was 0.327. The dominant mutation of the STX17 gene, associated with the gray phenotype, was found in 56.36 % of the tested animals. Taking into account the results of testing for 3 genes controlling pigmentation, 14 different genotype variants were identified in the studied population.

Keywords: Yakut horses, Yana horses, DNA polymorphism, STR loci, ASIP, MC1R, STX17 genes

For citation: Kalinkova LV, Ivanov RV. Genetic characteristics of the Yakut horse Yana type. *Bulletin of KSAU*. 2025;(9):175-184. (In Russ.). DOI: 10.36718/1819-4036-2025-9-175-184.

Funding: the study was supported by grant No. 24-26-00105 from the Russian Science Foundation.

Введение. Мясное табунное коневодство – наиболее значимая отрасль сельского хозяйства в Республике Саха (Якутия). Коренное население этого северного региона традиционно занимается разведением табунных аборигенных лошадей методом круглогодичного содержания на естественных пастбищах, получая ценные продукты питания (мясо и кумыс), меховое и кожевенное сырье. Являясь одним из символов Якутии, местные лошади участвуют в национальных праздниках, используются для езды под седлом и в упряжи [1]. Официальная регистрация аборигенной якутской лошади в качестве самостоятельной породы, выведенной методом народной селекции, состоялась в 1987 г. [2]. Современная якутская порода лошадей характеризуется наличием ряда внутripородных типов, сложившихся в различных регионах республики и отличающихся некоторыми особенностями экстерьера, ареалом распространения, приспособительными и продуктивными качествами [2]. Каждый внутripородный тип представлен уникальным генофондом животных, идеально приспособленных к местным экстремально суровым условиям существования. В Верхоянском, Эвено-Бытантайском, Усть-Янском, Момском и Оймяконском районах Якутии разводятся лошади янского внутripородного

типа. Важная отличительная особенность лошадей янского типа – способность к интенсивной наживровке в течение короткого, благоприятного в кормовом отношении осенне-летнего периода, что позволяет им выживать в продолжительный зимний период при крайней скудности тебеневочных кормов [2]. По данным В.В. Калашникова с соавт., в 2016 г. численность содержащихся в табунах животных янского типа составляла более 18,6 тыс. голов, т.е. 10,5 % от всего поголовья лошадей в Якутии [3].

Для сохранения уникального генофонда аборигенных пород животных актуально проведение генетических исследований, основанных на использовании ДНК-маркеров. В популяционной генетике до сих пор достаточно широко используются STR-маркеры (микросателлиты ДНК), характеризующиеся высоким уровнем полиморфности. Тестирование племенных и спортивных лошадей по STR-маркерам проводится прежде всего с целью индивидуальной идентификации животных и проверки достоверности их происхождения. Результаты тестирования используются также для генетической характеристики различных пород и популяций, оценки внутри- и межпородного генетического разнообразия [4, 5].

Большой интерес представляют исследования полиморфизма ДНК, ассоциированного с фенотипическим разнообразием в популяциях животных [6–8]. Одним из наиболее вариабельных морфологических признаков домашних лошадей считается масть. В качестве важнейшего средства идентификации каждой племенной лошади масть в обязательном порядке фиксируется в зоотехнической документации и в племенных книгах. В настоящее время известно, что масть лошади – это полигенный признак, находящийся под влиянием суммарного действия большого количества генов. Тем не менее основная роль в регулировании особенностей пигментации волос отводится двум генам: *MC1R* и *ASIP* [9]. Окраска волос у всех млекопитающих зависит от количества и различного характера распределения пигмента меланина. Меланин производится в организме животных в двух формах: *эумеланин* (черный пигмент) и *феомеланин* (красно-желтый пигмент). Гены *MC1R* и *ASIP*, действуя совместно, отвечают за наиболее распространенные у домашних лошадей масти: гнедую, рыжую и вороную.

Доминантный аллель *E* дикого типа гена *MC1R*, кодирующего меланокортиновый рецептор 1-го типа, контролирует выработку черного пигмента *эумеланина*, а рецессивный мутантный аллель *e* в гомозиготном состоянии контролирует синтез красно-желтого пигмента *феомеланина*, поэтому лошади с генотипом *ee* имеют рыжую масть [9]. L. Marklund et al. описали в 1996 г. миссенс-мутацию в гене *MC1R*, представляющую собой однонуклеотидную замену C>T, ответственную за появление у домашних лошадей рыжей масти и предложили первый в истории генетики лошади ДНК-тест по гену, определяющему масть [10].

Ген *ASIP* кодирует агутти-сигнальный белок и контролирует распределение черного пигмента *эумеланина*, поэтому его влияние наблюдается только в присутствии доминантного аллеля *E* гена *MC1R* и ассоциировано с фенотипами вороной и гнедой мастей. Вороные лошади характеризуются равномерным распределением черного пигмента в волосяном покрове, у лошадей гнедой масти наличие черных волос ограничено гривой, хвостом и конечностями. Доминантный аллель *A* гена *ASIP* вызывает ограничения в распределении черного пигмента *эумеланина* и

приводит к тому, что он присутствует только в волосах гривы, хвоста, кончиков ушей и нижней части конечностей, определяя фенотип гнедой масти. Рецессивный мутантный аллель *a* гена *ASIP* в гомозиготном состоянии не ограничивает распределение черного пигмента, поэтому лошади с генотипами *aa-EE* и *aa-Ee* имеют вороную масть [9]. Для большинства современных пород мутантный аллель *a* гена *ASIP* достаточно редкий, причина мутации – делеция в 11 п.н. [11].

В истории коннозаводства известны породы, отселекционированные по определенным генотипам *MC1R* и *ASIP*. Например, все лошади породы кливлендская гнедая имеют генотип *AA-EE*, ассоциированный с гнедой мастью, а фризская порода лошадей характеризуется генотипом *aa-EE*, ассоциированным с вороной мастью, все лошади породы суффолк и хафлинггер имеют генотип *ee*, ассоциированный с рыжей мастью [12].

С развитием генетики лошади выявлены многочисленные гены-модификаторы, которые могут влиять на количество и характер распределения черного и красно-желтого пигментов в волосах животных, вызывать прогрессирующее с возрастом поседение волос, появление примеси белых или темных волос, участков депигментированной кожи, что обеспечивает широчайшую вариабельность мастей у домашних лошадей [12, 13]. Некоторые мутации, ассоциированные с мастями, могут играть важную приспособительную роль. Например, среди табунных лошадей Якутии широко распространена серая масть, являющаяся аутосомно-доминантным признаком, характеризующимся поседением, т. е. прогрессирующей с возрастом потерей пигментации волос. Большинство серых лошадей, постепенно седея, приобретают белоснежную масть [12]. Для находящихся на заснеженных зимних пастбищах якутских лошадей выгодно оставаться визуально менее заметными, не привлекая внимание хищных животных, поэтому исторически серая масть давала больше шансов на выживание. Результаты исследований шведских генетиков, опубликованные в 2008 г., показали, что причиной появления серой масти у домашних лошадей является дупликация в интроне 6 гена *STX17* [14].

Цель исследования – оценка генетической вариабельности в популяции якутских лошадей

янского внутривидового типа с использованием расширенной панели STR-локусов, а также изучение полиморфизма генов *ASIP*, *MC1R* и *STX17*, контролирующих особенности пигментации волос.

Задачи: определить частоту встречаемости аллелей STR-локусов; выявить наиболее типичные генотипы по генам *ASIP*, *MC1R* и *STX17* у лошадей янского внутривидового типа.

Объекты и методы. Исследования выполнялись с использованием приборной базы лаборатории генетики ФГБНУ «ВНИИ коневодства», включая термостат «Термит» (ДНК-технология, Россия), микроцентрифугу-вортекс «diaGene» (ООО «Диазм», Россия), амплификатор «Thermal Cycler 2720» (Applied Biosystems, США), генетический анализатор AB 3130 (Applied Biosystems, США), трансиллюминатор Vilber Lourmat TFX- 20.C (Vilber Lourmat, Франция).

Были отобраны образцы волос с волосяными луковицами из гривы 55 якутских лошадей янского внутривидового типа, содержащихся табунным методом в хозяйствах Якутии. Для экстракции ДНК был использован набор реагентов «ExtraGene™ DNA Prep 200» (ООО «Лаборатория Изоген», Москва). Образцы экстрагированной ДНК тестировались с использованием коммерческого набора реагентов для генотипирования лошадей COrDIS Horse (ООО «ГОРДИЗ», Москва), включавшего 16 STR-маркеров: АНТ4, АНТ5, ASB2, ASB17, ASB23, HMS1, HMS2, HMS3, HMS6, HMS7, НТГ4, НТГ6, НТГ7, НТГ10, LEX3, VHL20. Дополнительно в соответствии с методикой, предложенной Т. Tozaki et al., было проведено генотипирование образцов ДНК по 10 STR-локусам ТКУ-панели: ТКУ279, ТКУ287, ТКУ321, ТКУ343, ТКУ344, ТКУ294, ТКУ325, ТКУ333, ТКУ341, ТКУ394 [15]. Для первых пяти ТКУ-маркеров в качестве флуоресцентной метки использовался краситель FAM, для маркеров с 6-го по 10-й – краситель ROX. Электрофорез проводился капиллярным методом на генетическом анализаторе AB 3130 (Applied Biosystems, США) с последующим анализом данных в программе GeneMapper™ V.4. STR-аллели обозначались с использованием буквенной номенклатуры, рекомендованной международным обществом генетики животных (International Society for Animal Genetics).

При проведении генотипирования по маркерам генов *ASIP*, *MC1R* и *STX17* были использованы коммерческие наборы реагентов для амплификации GenPak® PCR Core, изготовленные в ООО «Лаборатория Изоген» (г. Москва).

Тестирование по гену *ASIP* было выполнено согласно методике S. Rieder et al., опубликованной ранее [11].

Детекция однонуклеотидной замены С > Т в гене *MC1R* проводилась методом ПДРФ (полиморфизм длин рестрикционных фрагментов) с использованием авторских праймеров (F-CTGCACTCACCCATGTACTA, R-GCAAGATTGCCATCTCCAGC) и эндонуклеазы рестрикции *TaqI* с дальнейшим электрофорезом полученных рестриктов в 3 % агарозном геле.

Детекция дупликации в интроне 6 гена *STX17* проводилась согласно методике, опубликованной ранее Т. Kavar et al. [16], с разделением фрагментов ДНК в 1,5 % агарозном геле. Указанная методика позволяет обнаруживать присутствие в генотипе лошади доминантного аллеля (мутантный вариант), но не различает гомозиготный вариант генотипа от гетерозиготного.

Обозначение аллелей в исследованных генах *MC1R*, *ASIP* и *STX17* проводилось с использованием общепринятой буквенной номенклатуры: *E* – доминантный аллель гена *MC1R*, *e* – рецессивный (мутантный) аллель гена *MC1R*; *A* – доминантный аллель гена *ASIP*, *a* – рецессивный (мутантный) аллель гена *ASIP*; *G* – доминантный аллель (мутантный вариант) гена *STX17*, *g* – рецессивный аллель гена *STX17* [12].

Генетико-популяционный анализ выполнялся с помощью программного обеспечения MS Excel с определением следующих показателей: число аллелей в каждом локусе (*A*), число эффективных аллелей (*A_e*) в локусе, наблюдаемая (*H_o*) и ожидаемая (*H_e*) гетерозиготность, коэффициент инбридинга *F_{is}*.

Результаты и их обсуждение. Анализ STR-профилей лошадей янского внутривидового типа показал высокий уровень генетической изменчивости. Общее количество аллелей, обнаруженных в 26 исследованных локусах, составило 208, из них 67 аллелей являлись редкими, т. е. с частотой встречаемости в популяции менее 0,050 (табл. 1). Число аллелей в каждом локусе варьировало от 4 до 13 при среднем значении 8,00 аллелей на локус (табл. 2). Наи-

большее аллельное разнообразие было обнаружено в аутосомных локусах ASB17 (13 аллелей), TKY343 (12 аллелей), TKY325 (11 аллелей), TKY321 (10 аллелей), а также в локусе LEX3 (10 аллелей), расположенном на X-хромосоме. Среднее число эффективных аллелей составило 4,69 на locus. Наибольшими значениями числа эффективных аллелей отличались локусы TKY325 (8,78), АНТ (6,72), ASB12 (6,72) и TKY394 (6,78). Наименьшим уровнем полиморфности в нашем исследовании отличался locus HTG4, что объясняется преобладанием в нем у янских лошадей аллеля М с частотой встречаемости 0,682. Примечательно, что из 55 протестированных нами животных 54 были но-

сителями аллеля HTG4-М, в том числе 21 – в гомозиготном состоянии. Также типичным для лошадей янского типа был аллель HMS1-М с частотой встречаемости в популяции 0,500. Носителями этого аллеля были 44 лошади, из них 11 гомозигот.

Было установлено, что средние значения ожидаемой (H_e) и наблюдаемой (H_o) гетерозиготности по 25 исследованным аутосомным локусам составило 0,762 и 0,761 соответственно. При этом в 12 локусах встречался уровень наблюдаемой гетерозиготности от 0,800 и выше, что свидетельствует о высоком уровне полиморфизма (табл. 2).

Таблица 1

STR-аллели, встречающихся у янских лошадей (n = 55)
STR alleles found in the Yana horses (n = 55)

Локус	Локализация на хромосомах	Аллели
АНТ4	24	H, I, J, K, L, M, N*, O, P
АНТ5	8	I*, J, K, L, M*, N, O
ASB17	2	D*, G*, H*, I, J*, K, L*, N, O*, P, Q*, R, S
ASB2	15	I, J*, K, M, N, O, Q*, R*
ASB23	3	I*, J, K, L, S, T*, U
HMS1	15	I, J, K, L*, M, Q*
HMS2	10	H, I, J*, K, L, O, R
HMS3	9	I*, M, N*, O, P, Q, R
HMS6	4	K, M, N*, O, P, Q
HMS7	1	J*, K*, L, M*, N, O, Q
HTG10	21	I*, K, L*, M, N*, O, P, Q*, R
HTG4	9	K, L, M, O*, P*, Q*
HTG6	15	G, I, J*, M, O, P
HTG7	4	K, M, N, O
TKY279	16	J, M, N*, O*, P, Q, R, S
TKY287	17	J*, K, M, N, P, Q, R
TKY294	27	J*, M, N, O, P
TKY321	20	H*, I*, K*, L*, M, N*, O, Q, R*, S
TKY325	29	F, G, H, J, K, L, M, N*, O, P*, R
TKY333	28	J, K, M, P*, Q*, R, S, T*
TKY341	16	I, J, K, L, M, N*, O*, Q, R
TKY343	11	F, G*, I*, J*, K*, M, N, O, Q*, R*, S, T*
TKY344	5	I*, J*, K, M, P, Q, R*
TKY394	24	D, J, K, L, M, N*, O, P, Q*
VHL20	30	I, J, L*, M, N*, O*, P, Q, R
LEX3	X	F, G, H, I*, K, L, M, N, P*, Q*

(*) – редкие аллели, частота встречаемости $\leq 0,05$.

Таблица 2

Показатели полиморфизма 26 STR-локусов у янских лошадей (A – число аллелей на локус, Ae – число эффективных аллелей на локус, He – ожидаемая гетерозиготность, Ho – наблюдаемая гетерозиготность, Fis – коэффициент инбридинга)
 Polymorphism of 26 STR loci in Yana horses (A – number of alleles per locus, Ae – number of effective alleles per locus, He – expected heterozygosity, Ho – observed heterozygosity, Fis – inbreeding coefficient)

Локусы	A	Ae	He	Ho	Fis
AHT4	9	6,72	0,851	0,836	0,0175
AHT5	7	5,39	0,815	0,782	0,0402
ASB17	13	6,72	0,851	0,818	0,0388
ASB2	8	4,17	0,760	0,727	0,0431
ASB23	7	3,88	0,742	0,800	–0,0775
HMS1	6	2,92	0,657	0,745	–0,1346
HMS2	7	3,94	0,746	0,600	0,1957
HMS3	7	4,45	0,775	0,818	–0,0557
HMS6	6	4,12	0,758	0,836	–0,1041
HMS7	7	3,82	0,738	0,745	–0,0099
HTG10	9	3,94	0,746	0,691	0,0744
HTG4	6	2,02	0,505	0,600	–0,1874
HTG6	6	2,51	0,601	0,527	0,1234
HTG7	4	3,32	0,698	0,709	–0,0154
TKY279	8	5,68	0,824	0,800	0,0289
TKY287	7	5,99	0,833	0,836	–0,0040
TKY294	5	3,52	0,716	0,655	0,0859
TKY321	10	3,79	0,736	0,727	0,0117
TKY325	11	8,78	0,886	0,891	–0,0054
TKY333	8	4,06	0,754	0,764	–0,0134
TKY341	9	5,97	0,833	0,873	–0,0482
TKY343	12	5,04	0,801	0,800	0,0019
TKY344	7	4,10	0,756	0,745	0,0138
TKY394	9	6,78	0,853	0,873	–0,0237
VHL20	9	5,41	0,815	0,836	–0,0262
LEX3	10	4,92	–	–	–
Mean	7,96	4,69	0,762	0,761	0,0013

Примечание: A – число аллелей на локус, Ae – число эффективных аллелей на локус; He – ожидаемая гетерозиготность; Ho – наблюдаемая гетерозиготность; Fis – коэффициент инбридинга.

Наше исследование показало, что показатели полиморфности и гетерозиготности большинства исследованных STR-локусов у янских лошадей существенно превосходят соответствующие показатели у лошадей специализированной заводской породы – чистокровной верховой [4, 15]. Одной из причин снижения показателей полиморфности STR-локусов может быть неравномерное распределение аллелей по час-

тоте встречаемости в популяции. Так, с учетом 26 исследованных локусов в популяции янских лошадей обнаружены 2 аллеля, частота встречаемости которых составила 0,500 и более, в то время как у чистокровных верховых лошадей выявлены 5 таких аллелей: AHT5-K, HMS2-L, HMS3-I, HTG4-K и HTG6-J [4]. Большее количество преобладающих STR-аллелей в генофонде чистокровных верховых лошадей связано, ве-

роятно, с принятой в селекции узкоспециализированных заводских пород практикой широкого племенного использования отдельных производителей, оказывающих существенное влияние на породу в целом.

Изучение полиморфизма генов, контролирующих пигментацию волос, показало, что частота встречаемости мутантного варианта гена *ASIP* (рецессивный аллель *a*) в группе янских лошадей составила 0,500, частота встречаемости мутантного варианта гена *MC1R* (рецессивный аллель *e*) – 0,327. Доминантная мутация гена *STX17*, ассоциированная с фенотипом серой масти, встречалась у 56,36 % протестированных животных. С учетом результатов тестирования по 3 генам в исследованной популяции у 55 животных выделены 14 различных вариантов генотипа (табл. 3). Установлено, что наиболее часто встречались генотипы *A/a-E/E-G/-* (10 животных) и *A/a-E/e-G/-* (8 животных), соответствующие фенотипу серой масти на гнедой основе. Лошади с такими генотипами при рождении имеют гнедую масть, под влиянием до-

минантного аллеля *G* гена *STX17* происходит постепенное появление в волосяном покрове примеси белых (седых) волос, количество которых увеличивается с возрастом.

Изучение полиморфизма генов, контролирующих особенности пигментации волос, у лошадей северных аборигенных пород, разводимых методом круглогодичного табунного содержания, позволяет получить данные о некоторых механизмах адаптации животных к существованию в экстремальных условиях. Табуны аборигенных лошадей, вынужденных обитать в суровых природно-климатических условиях Якутии, из поколения в поколение находились под сильнейшим давлением естественного отбора, сохранявшего в популяциях генотипы, дававшие животным максимальные преимущества в борьбе за выживание. Очевидно, что в условиях существования на Севере серая масть тебеляющих на зимних пастбищах лошадей представляет собой один из значимых приспособительных признаков.

Таблица 3

Генотипы янских лошадей по генам *ASIP*, *MC1R* и *STX17*
Genotypes of Yana horses for *ASIP*, *MC1R* and *STX17* genes

№ п/п	Генотип	Количество животных	Частота встречаемости в популяции
1	<i>a/a-e/e-g/g</i>	3	0,055
2	<i>a/a-E/e-g/g</i>	2	0,036
3	<i>a/a-E/e-G/-</i>	2	0,036
4	<i>a/a-E/E-g/g</i>	3	0,055
5	<i>a/a-E/E-G/-</i>	3	0,055
6	<i>A/a-e/e-G/-</i>	2	0,036
7	<i>A/a-E/e-g/g</i>	5	0,091
8	<i>A/a-E/e-G/-</i>	8	0,145
9	<i>A/a-E/E-g/g</i>	4	0,073
10	<i>A/a-E/E-G/-</i>	10	0,182
11	<i>A/A-e/e-G/-</i>	2	0,036
12	<i>A/A-E/e-g/g</i>	5	0,091
13	<i>A/A-E/E-g/g</i>	2	0,036
14	<i>A/A-E/E-G/-</i>	4	0,073

Лошадь – домашнее животное, оказавшее огромное влияние на историю всего человечества. Принято считать, что одомашнивание лошадей произошло около 5,5 тыс. лет назад [9]. В ходе одомашнивания человек разносторонне использовал лошадей в качестве продуктивных

и транспортных животных, в военных целях и в спорте, избирательно влияя на различные популяции. Использование лошадей человеком в различных сферах и отбор по определенным характеристикам привели к появлению множества разнокачественных популяций, распреде-

ленных по всему миру. Результатом направленного отбора, осуществляемого человеком, стало формирование нескольких сотен аборигенных и заводских пород и типов лошадей, существенно отличающихся по морфологическим и физиологическим качествам. Для современных домашних лошадей характерно значительное внутривидовое фенотипическое разнообразие, в том числе широкий диапазон вариаций мастей. Многие из мастей, наблюдаемых сегодня, были приобретены лошадьми в период после одомашнивания [17].

В наше время индустрия коннозаводства хорошо развита во многих странах мира, где разводится ряд специализированных заводских пород лошадей различного направления использования: скаковые, рысистые, тяжелоупряжные, спортивные, прогулочные, миниатюрные и т. п. Как правило, специализированные заводские породы подвергаются интенсивному одностороннему искусственному отбору, проводимому человеком по какому-либо определенному признаку. Так, чистокровная верховая порода на протяжении всей своей истории оценивается по способности к выдающейся резвости на галопе, а от лошадей стандартбредной породы требуется способность к высокой резвости на рыси или иноходи. Для прогулочных пород лошадей важно наличие хорошего темперамента и удобных для человека аллюров. При формировании заводских пород качества лошадей, соответствующие предпочтениям человека, находились под сильным направленным искусственным отбором. При этом в популяциях, как правило, происходило снижение генетического разнообразия, зачастую сопровождаемое накоплением отрицательных плейотропных эффектов, снижающих приспособительные качества животных к условиям окружающей среды. В результате этого лошади узкоспециализированных заводских пород требуют улучшенных условий содержания и кормления. В отличие от заводских пород формирование и развитие аборигенных пород лошадей, разводимых методом табунного содержания, проходили при

сохранении существенного влияния естественного отбора, направленного на сохранение качеств, позволяющих максимально адаптироваться к внешней среде. В различных странах мира сформировались локальные популяции аборигенных лошадей, идеально приспособленных к местным природно-климатическим и кормовым условиям. Как правило, животные аборигенных пород отличаются крепкой конституцией, крайней неприхотливостью к содержанию и кормлению, резистентностью к заболеваниям.

К настоящему времени проведено много исследований, идентифицирующих генетические факторы, связанные с широким спектром фенотипов у домашних лошадей (*Equus caballus*) [9]. Выявление генов и мутаций, лежащих в основе адаптации животных, имеет важное значение для понимания того, как естественный и искусственный отборы формируют внутривидовую изменчивость.

Заключение. Анализ генетической структуры популяции лошадей янского внутривидового типа по STR-локусам показал высокий уровень генетической изменчивости. Общее количество аллелей, обнаруженных в 26 исследованных локусах, составило 208, из них 67 аллелей являлись редкими. Было выявлено 2 типичных для исследованной группы лошадей STR-аллеля с частотой встречаемости 0,500 и более. Число аллелей в STR-локусах варьировало от 4 до 13, при среднем значении 8,00. Среднее число эффективных аллелей составило 4,69 на локус. Средние значения ожидаемой (H_e) и наблюдаемой (H_o) гетерозиготности по 25 исследованным аутосомным локусам составило 0,762 и 0,761 соответственно. Частота встречаемости мутантных вариантов генов *ASIP* и *MC1R*, играющих ключевую роль в регулировании пигментации волос, равнялась 0,500 и 0,327 соответственно. При этом более 56 % исследованных животных были носителями доминантной мутации, ассоциированной с фенотипом прогрессирующего поседения (серая масть). Наиболее часто у янских лошадей встречались генотипы *A/a-E/E-G/-* и *A/a-E/e-G/-*.

Список источников

1. Винокуров И.Н. Традиционная культура народов Севера: продуктивное коневодство северо-востока Якутии. Новосибирск: Наука, 2009. 253 с.
2. Иванов Р.В., Пак М.Н., Осипов В.Г., и др. Классификация типов и пород табунных лошадей Якутии // Зоотехния. 2023. № 1. С. 25–28. DOI: 10.25708/ZT.2022.67.15.007.

3. Калашников В.В., Зайцев А.М., Ковешников В.С., и др. Научные основы интенсификации воспроизводства табунных лошадей Якутии. Новосибирск: СибАК, 2019. 144 с.
4. Cosenza M., La Rosa V., Rosati R., et al. Genetic diversity of the Italian thoroughbred horse population // *Italian Journal of Animal Science*. 2019. Vol. 18, N 1. P. 538–545. DOI: 10.1080/1828051X.2018.1547128.
5. Jang C., Oyungerel B., Cho G.J. Microsatellite variation in Jeju and American horses and their phylogenetic relationship // *International Journal of Veterinary Science*. 2023. Vol. 12, N 5. P. 640–645. DOI: 10.47278/journal.ijvs/2023.022.
6. Chowdhary B.P. *Equine genomics*. Wiley-Blackwell, 2013. 336 p.
7. Cotman M., Kotiščak J., Mesarič M. Variation in the ASIP and DUN genes responsible for coat colour in Bosnian mountain horse // *Slovenian Veterinary Research*. 2024. Vol. 61, N 1. P. 49–56. DOI: 10.26873/SVR-1810-2024.
8. Obradovic N.A., McFadden A., Martin K., et al. Three novel KIT polymorphisms found in horses with white coat color phenotypes // *Animals*. 2025. Vol. 15, N 7. P. 915. DOI: 10.3390/ani15070915.
9. Bailey E.F., Brooks S.A. *Horse genetics*. CABI, 2020. 248 p.
10. Marklund L., Moller M.J., Sandberg K., et al. A missense mutation in the gene for melanocyte-stimulating hormone receptor (MC1R) is associated with the chestnut coat color in horses // *Mammalian Genome*. 1996. N 7. P. 895–899. DOI: 10.1007/s003359900264.
11. Rieder S., Taourit S., Mariat D., et al. Mutations in the agouti (ASIP), the extension (MC1R), and the brown (TYRP1) loci and their association to coat color phenotypes in horses (*Equus caballus*) // *Mammalian Genome*. 2001. N 12. P. 450–455. DOI: 10.1007/s003350020017.
12. Sponenberg D.P., Bellone R. *Equine color genetics*. Wiley-Blackwell; 2017. 353 p.
13. McFadden A., Vierra M., Martin K., et al. Spotting the Pattern: A review on white coat color in the domestic horse // *Animals*. 2024. Vol. 14, N 3. P. 451. DOI: 10.3390/ani14030451.
14. Rosengren Pielberg G., Golovko A., Sundström E., et al. A cis-acting regulatory mutation causes premature hair graying and susceptibility to melanoma in the horse // *Nature Genetics*. 2008. Vol. 40, N 8. P. 1004–1009. DOI: 10.1038/ng.185.
15. Kavar T., Čeh E., Dovč P. A simplified PCR-based method for detection of gray coat color allele in horse // *Molecular and cellular probes*. 2012. Vol. 26, N 6. P. 256–258. DOI: 10.1016/j.mcp.2012.02.006.
16. Tozaki T., Kakoi H., Mashima S., et al. Population study and validation of paternity testing for Thoroughbred horses by 15 microsatellite loci // *J Vet Med Sci*. 2001. Vol. 63, N 11. P. 1191–1197. DOI: 10.1292/jvms.63.1191.
17. Ludwig A., Pruvost M., Reissmann M., et al. Coat color variation at the beginning of horse domestication // *Science*. 2009. Vol. 324 (5926). P. 485. DOI: 10.1126/science.1172750.

References

1. Vinokurov I.N. *Traditsyonnaya kul'tura narodov Severa: produktivnoe konevodstvo severo-vostoka Yakutii*. Novosibirsk: Nauka; 2009. (In Russ.). 253 p.
2. Ivanov R.V., Pak M.N., Ocipov V.G., et al. Classification of types and breeds of herd horses of Yakutia. *Zootechniya*. 2023;1:25-28 (In Russ.). DOI: 10.25708/ZT.2022.67.15.007.
3. Kalashnikov V.V., Zaitsev A.M., Koveshnikov V.S., et al. *Nauchnye osnovy intensivatsii vosпроизводства tabunnych loshadey Yakutii*. Novosibirsk: SibAK; 2019. 144 p. (In Russ.).
4. Cosenza M., La Rosa V., Rosati R., et al. Genetic diversity of the Italian thoroughbred horse population. *Italian Journal of Animal Science*. 2019;18(1):538-45. DOI: 10.1080/1828051X.2018.1547128.
5. Jang C., Oyungerel B., Cho G.J. Microsatellite variation in Jeju and American horses and their phylogenetic relationship. *International Journal of Veterinary Science*. 2023;12(5):640-5. DOI: 10.47278/journal.ijvs/2023.022.
6. Chowdhary B.P. *Equine genomics*. Wiley-Blackwell, 2013. 336 p.
7. Cotman M., Kotiščak J., Mesarič M. Variation in the ASIP and DUN genes responsible for coat colour in Bosnian mountain horse. *Slovenian Veterinary Research*. 2024;61(1):49-56. DOI: 10.26873/SVR-1810-2024.

8. Obradovic NA, McFadden A, Martin K, et al. Three novel KIT polymorphisms found in horses with white coat color phenotypes. *Animals*. 2025;15(7): 915. DOI: 10.3390/ani15070915.
9. Bailey EF, Brooks SA. *Horse genetics*. CABI, 2020. 248 p.
10. Marklund L, Moller MJ, Sandberg K, et al. A missense mutation in the gene for melanocyte-stimulating hormone receptor (MC1R) is associated with the chestnut coat color in horses. *Mammalian Genome*. 1996;7:895-899. DOI: 10.1007/s003359900264.
11. Rieder S, Taourit S, Mariat D, et al. Mutations in the agouti (ASIP), the extension (MC1R), and the brown (TYRP1) loci and their association to coat color phenotypes in horses (*Equus caballus*). *Mammalian Genome*. 2001;12:450-455. DOI: 10.1007/s003350020017.
12. Sponenberg DP, Bellone R. *Equine color genetics*. Willey-Blackwell, 2017. 353 p.
13. McFadden A., Vierra M., Martin K., et al. Spotting the Pattern: A review on white coat color in the domestic horse. *Animals*. 2024;14(3):451. DOI: 10.3390/ani14030451.
14. Rosengren Pielberg G, Golovko A, Sundström E, et al. A cis-acting regulatory mutation causes premature hair graying and susceptibility to melanoma in the horse. *Nature Genetics*. 2008;40(8):1004-1009. DOI: 10.1038/ng.185.
15. Kavar T, Čeh E, Dovč P. A simplified PCR-based method for detection of gray coat color allele in horse. *Molecular and cellular probes*. 2012;26:256-258. DOI:10.1016/j.mcp.2012.02.006.
16. Tozaki T, Kakoi H, Mashima S, et al. Population study and validation of paternity testing for Thoroughbred horses by 15 microsatellite loci. *J Vet Med Sci*. 2001;63(11):1191-7. DOI: 10.1292/jvms.63.1191.
17. Ludwig A, Pruvost M, Reissmann M, et al. Coat color variation at the beginning of horse domestication. *Science*. 2009;324(5926):485. DOI: 10.1126/science.1172750.

Статья принята к публикации 08.07.2025 / The article accepted for publication 08.07.2025.

Информация об авторах:

Лилия Владимировна Калинкова¹, ведущий научный сотрудник лаборатории генетики, кандидат сельскохозяйственных наук

Реворий Васильевич Иванов², заведующий лабораторией селекции и разведения лошадей, доктор сельскохозяйственных наук

Information about the authors:

Liliya Vladimirovna Kalinkova¹, Leading Researcher at the Genetics Laboratory, Candidate of Agricultural Sciences

Revoriy Vasilievich Ivanov², Head of the Laboratory of Horse Selection and Breeding, Doctor of Agricultural Sciences

