

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РУССКОЙ ВЕРХОВОЙ ПОРОДЫ ЛОШАДЕЙ

© 2023 г. Э. А. Николаева¹, *, В. Н. Воронкова¹, М. А. Политова²,
Е. В. Рябова³, В. А. Демин³, Ю. А. Столповский¹

¹Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва, 119991 Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт племенного дела,
Московская область, пос. Лесные Поляны, 141212 Россия

³Российский аграрный университет им. К.А. Тимирязева (МСХА), Москва, 127434 Россия

*e-mail: nickolaevaelina@gmail.com

Поступила в редакцию 13.03.2023 г.

После доработки 17.04.2023 г.

Принята к публикации 18.04.2023 г.

С помощью 17 микросателлитных локусов, рекомендованных ISAG, исследовано 166 лошадей русской верховой породы. Для сравнительного анализа генетического разнообразия и современной кластеризации были использованы данные микросателлитного полиморфизма 34 европейских пород – 7874 особи (Mendeleev database). По уровню аллельного богатства русская верховая имеет высокие значения – 5.4 аллеля на микросателлитный локус. Всего в породе обнаружено 122 аллеля, в том числе приват-аллель 14 в локусе HTG7. Выявлена популяционно-генетическая структура для русской верховой, арабской, ахалтекинской, немецкой верховой и чистокровной верховой. Кластеризация пород лошадей на круговой дендрограмме, полученной методом UPGMA, выявила шесть основных кластеров. При анализе методом PCA русская верховая образует единую группу с немецкими верховыми и чистокровными английскими лошадьми. При использовании программы STRUCTURE ($K=3$) породы разделились на три популяционные структуры: 1) арабская; 2) русская верховая, ахалтекинская, чистокровная верховая; 3) немецкая полукровная. Анализ дифференциации между породами (F_{st}) показал наибольшие различия между всеми породами и ахалтекинской породой лошадей, наименьшее отличие ($F_{st} = 0.22$) – между русской верховой и немецкой верховой. Различия по каждой паре пород были достоверны (p -value < 0.001).

Ключевые слова: лошадь, *Equus caballus*, микросателлитный анализ, генетическое разнообразие, русская верховая порода.

DOI: 10.31857/S0016675823090096, **EDN:** WUWYIE

Русская верховая является заводской породой лошадей спортивного направления. Начало ее формированию было положено в конце XVIII в. графом А.Г. Орловым-Чесменским и Ф.В. Ростопчиным. К середине XX в. орлово-ростопчинская порода была практически полностью утрачена в результате многочисленных войн [1, 2]. В 1987 г. была начата работа по воссозданию породы. Была поставлена цель получить лошадь, которая не только своим экстерьером и типом была бы близка к орлово-ростопчинской, но и обладала бы способностью к выезде. С этой целью весь молодняк Старожиловского конного завода проходил испытания по оценке двигательных качеств. В племенной работе наряду с немногочисленными носителями крови орлово-ростопчинской породы использовались лошади чистокровной верховой, арабской, ахалтекинской, траккененской пород. Таким образом были повторены скрещивания,

подобные тем, что ставил А.Г. Орлов. Регистрация воссозданной породы состоялась в 1998 г. Полученная порода хорошо зарекомендовала себя в классических видах спорта, преимущественно в выезде.

В настоящее время ведущим племенным хозяйством по работе с русской верховой породой является Старожиловский конный завод, где наряду с чистопородным разведением проводится межпородное скрещивание с использованием производителей западных европейских пород, призванное улучшить спортивные качества [1, 2]. В племенной состав в 2022 г. включены семь жеребцов русской верховой породы, один производитель чистокровной верховой, а также семь жеребцов немецкого происхождения. В породе наибольшее распространение получила линия Беспечного через жеребцов Интриган и Барин, линии Гуниба и Грохота, Монконтура [3, 4]. В породе сформирова-

лись девять семейств (Дельты, Грусти, Инспекции, Басмы, Хауры, Беспеки, Хроносферы, Хрупкой, Пальмы) и маточные гнезда: Прерии, Зори, Чудливой и Горисы (1-й том племенной книги русской верховой).

В настоящее время селекция в породе ведется с учетом как желательного типа и экстерьера, так и спортивных качеств. Русские верховые лошади, в особенности жеребцы-производители, обладают в своем большинстве сильным уравновешенным подвижным либо сильным уравновешенным инертным типом высшей нервной деятельности, в зависимости от того к какой породе они ближе по происхождению [5].

Наряду с правильными экстерьером, ростом и спортивной работоспособностью селекционируемым признаком в работе с русской верховой породой является масть: предпочтение отдается животным темных мастей с минимальным размером отметин. Благодаря отбору в породе преобладают вороная, темно-гнедая и караковая масти, но наибольший балл при бонитировке получают вороные без отметин лошади [6].

Возникновение основных мастей определяется взаимодействием двух аллелей: *E* (Extension) и *A* (Agouti) [7, 8]. Вороная и рыжая масти лошади кодируются геном *MC1R*, представленным доминантным аллелем *E* и рецессивным *e*, который возник в результате однонуклеотидной замены *C>T*. Доминантный аллель гена *MC1R* (*E*) отвечает за выработку эумеланина (черный пигмент) в корне волоса животного, у гомозигот по рецессивному аллелю (*e*) синтезируется пигмент феомеланин и проявляется рыжая масть. Распределение черного пигмента по корпусу животного контролируется α -меланоцитостимулирующим гормоном (α -MSH) и кодируется геном *ASIP* [7–9]. Доминантный аллель *A* (Agouti) осветляет масть корпуса лошади, не затрагивает гриву и хвост, детерминирует гнедую и караковую масти.

В настоящее время для вводного скрещивания допускаются ахалтекинские, чистокровные верховые и арабские, ганноверская, тракененская, голштинская, ольденбургские жеребцы по регламенту ЕАЭС (Евразийский экономический союз). Ахалтекинские лошади внесли свой вклад в развитие породы через линию Абсента, сыновей Аю-Дага и Агдама [1].

Для подтверждения достоверности происхождения в работе с породой использовались иммуногенетические маркеры (группы крови). С 2022 г. на основании решения ВНИИ коневодства для тестирования лошадей используются STR-маркеры [10, 11].

Микросателлиты характеризуются высокой вариабельностью, известной локализацией в геноме и широко используются для определения популяционной структуры пород, для изучения

микроэволюционных процессов [12]. Кроме того, этот метод позволяет оценить генетическую изменчивость в популяции, установить внутри- и межпородные филогенетические связи, гетерозиготность, выявить приват-аллели, встречающиеся только в конкретной породе или популяции. Мониторинг лошадей по микросателлитным маркерам используется при создании селекционных программ с целью предотвращения снижения уровня генетического разнообразия.

В коневодстве для генотипирования и паспортизации лошадей используется панель из 17 микросателлитных локусов, одобренная ISAG (International Society of Animal Genetics) [12, 13]. Исследование популяционно-генетической структуры русской верховой породы стало основной задачей нашего исследования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования служили волосяные фолликулы и образцы крови, собранные у 166 лошадей русской верховой породы. Образцы крови были взяты у 154 лошадей, волосы – у 12. В результате генотипирования были получены данные по распределению аллелей генов окраски *MC1R* (Extension) и *ASIP* (Agouti).

Пробы крови лошадей русской верховой породы были взяты в Старожилковском конном заводе, а также у животных, находящихся на службе в Президентском полку ФСО РФ; волосяные фолликулы русских верховых лошадей были получены от частных владельцев с приложением данных о происхождении.

Забор крови проводился из яремной вены в вакуумные пробирки с К3 ЭДТА Vacuette (Greiner Bio-One, Австрия), сбор волос осуществляли из гривы и хвоста с дальнейшим помещением в индивидуальные бумажные конверты.

В качестве дополнительного источника по зарубежным породам была использована база данных Mendeleev database (<https://data.mendeley.com/>). В табл. 1 приведены сведения о структуре выборок.

Выделение ДНК проводили с использованием набора Magna Prep 200 (для крови, Изоген, Москва), основанного на избирательной сорбции ДНК на поверхности намагниченных стеклянных шариков в присутствии высокой концентрации хаотропного агента, Gordis sprint (из волос, буккального эпителия и из сухих пятен крови на фильтровальной бумаге; ООО Гордиз, Москва). Оценку концентрации ДНК проводили с использованием прибора Implen NanoPhotometer NP 80.

Аmplификацию осуществляли на приборах Bio-Rad Laboratories (США) и Thermo Fisher Scientific (США). Мультиплексный анализ был проведен с использованием микросателлитной панели COrDIS Horse, созданной компанией Гордиз,

Таблица 1. Объем исследуемых выборок

Порода	Обозначение	N	Порода	Обозначение	N	Порода	Обозначение	N	Порода	Обозначение	N	Порода	Обозначение	N
Андалузская	AND	67	Липицианская	LIP	45	Дартмурская	DAR	22	Шетлендские (Европа)	SHE1	98			
Аппалуза	APP	99	Лузитано	LUS	43	Голландская упряжная	DUT	73	Шетлендские 2	SHE2	462			
Арабская	ARA	615	Меренская	MER	23	Фалабелла	FAL	200	Шайр	SHI	29			
Камполина	SAM	61	Миниатюрная лошадь	MIN	250	Фелл	FEL	70	Стандартbredная	STA	997			
Коннемара	CON	40	Нью форест	NEW	54	Фьорд	FJO	544	Тенессийская прогнучная	TEN	23			
Гронингер (местная)	GRO	27	Чистокровная английская	THO	55	Каспийская	KAS	17	Уэльская 2	WEL2	152			
Хакней	HAC	141	Немецкие спортивные 1	WAR1	1354	Халфингер	HAF	65	Немецкиеспортивные3 (Европа)	WAR3	1238			
Тинкер	TIN	28	Немецкие спортивные 2	WAR2	356	Исландская	ICE	134	Уэльская	WEL1	73			
Ирландский коб	IRI	123	Польский коник	KON	282	Русская верховая	RVP1	166						

Таблица 2. Число аллелей на локус

Локус	АНТ4	АНТ5	ASB2	ASB17	ASB23	CA425	HMS1
Аллели	11	9	18	20	15	12	11
Локус	HMS2	HMS3	HMS6	HMS7	HTG4	HTG6	HTG7
Аллели	13	11	9	10	7	12	7
Локус	HTG10	LEX3	VHL20				
Аллели	14	14	11				

Таблица 3. Общее число аллелей

Популяция	CAM	LUS	KON	TIN	IRI	WEL1	DAR	SHI	SHE1
Число аллелей	116	110	121	109	131	134	91	89	118
Популяция	TEN	AND	FAL	FEL	CON	WAR3	MIN	STA	APP
Число аллелей	88	117	133	104	119	143	139	130	133
Популяция	ARA	FJO	HAC	THO	NEW	WAR2	LIP	SHE2	RVP
Число аллелей	124	134	105	88	137	152	106	121	122
Популяция	WEL2	WAR1	ICE	DUT	MER	GRO	HAF	KAS	
Число аллелей	145	146	124	99	94	103	92	101	

на основе одобренных в ISAG локусов: АНТ4, АНТ5, ASB2, ASB17, ASB23, CA425, HMS1, HMS2, HMS3, HMS6, HMS7, HTG4, HTG6, HTG7, HTG10, LEX3, VHL20.

При генотипировании по генам окраски методом ПЦР использовались следующие праймеры.

Для гена *MC1R* – F: GGC TGC TGG GCT CCC TCA ACT; R: TGT GGT ACC GCA GCG CAT AGA AGA.

Для гена *ASIP* – F: CAC GAC GTT GTA AAA C GA CCA AGG GGG AAA AGA CCA GAA ACA; R: GTC CCA CCC CTA CAA TGA GAA GTC.

Анализ проводили по протоколу производителя Li'cor, Lincoln, Nebraska (США).

Статистическую обработку данных фрагментного анализа осуществляли при помощи программной среды R в R-studio. Для выявления частот аллелей, аллельного богатства и приват-аллелей использовались пакеты Popgenreport и Adegenet с предварительной подготовкой данных и переводом их в формат генератор [14]. Расчет аллельного богатства проводили для подвыборки из 34 аллелей [15–17].

Филогенетические деревья были построены при помощи пакетов rgrorg и are, скачаны в формате Nexus из среды R и визуализированы с помощью iTOL ver.6 (interactive tree of life). Для расчета использовали методы UPGMA и Neighbor-Joining с бутстреп-поддержкой в 1000 повторов [14].

Анализ принципиальных компонент с их дальнейшей визуализацией проводили в пакете Plotly для двух компонент в 2D-пространстве и для трех компонент в 3D-пространстве [18].

Дифференциацию между породами (F_{st}) рассчитывали в пакете diveRsity в среде R. Для визуализации популяционно-генетической структуры использовалась программа STRUCTURE.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для локусов исследованных пород лошадей было выявлено от семи (HTG4, HTG7) до 20 ASB17 аллелей (табл. 2).

Общее число аллелей по всем 17 микросателлитным локусам для каждой выборки представлено в табл. 3 и варьируется от 88 до 152. Максимальный уровень разнообразия (152 аллеля) выявлен в популяции немецких верховых лошадей, которые представлены смешанной популяцией из нескольких пород. Наименьшее разнообразие наблюдается в популяции чистокровной верховой породы лошадей, что может быть вызвано отсутствием прилития крови других пород и небольшим относительно других выборок количеством исследованных особей ($N = 55$).

В русской верховой породе обнаружено 122 аллеля, однако это число выявлено в популяции, состоящей из 166 особей. На рис. 1 представлено соотношение числа выявленных аллелей к объему выборки. Русская верховая порода имеет промежуточное значение вместе с такими породами как стандартbredная, коннемарский пони и арабская.

Увеличение объема выборки ведет к быстрому росту числа выявленных аллелей при объеме выборки от 40 до 356 особей, дальше наблюдается выход на плато и незначительное увеличение числа

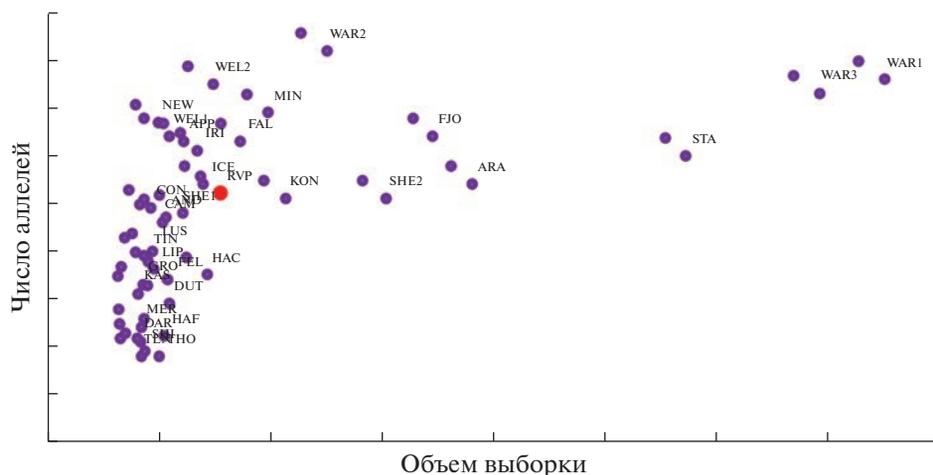


Рис. 1. Число аллелей относительно объема выборки. Красным цветом отмечена выборка русской верховой породы.

аллелей. Популяции WAR1 и WAR3 немецких верховых лошадей представлены 143 и 146 аллелями, при выборках в 1354 и 1238 лошадей. Таким образом выявленное число аллелей для русской верховой породы лошадей возможно будет выше при увеличении числа исследованных животных.

При расчете аллельного богатства, которое нивелирует различия в объеме выборок, наблюдается выравнивание по числу аллелей. Наблюдается разброс значений (табл. 4) от 4.6 аллелей (чистокровная верховая) до 6.4 (немецкая верховая).

Коэффициент аллельного богатства русской верховой занимает промежуточное значение — 5.4.

Для каждого локуса нами были получены тепловые карты (рис. 2), которые позволяют наглядно представить частоты по каждому из аллелей, приват-аллели и оценить выравнивание выборок по длинам фрагментного анализа. На тепловых картах в локусе HTG7 для выборки русской верховой породы идентифицируется приват-аллель, который встречается в популяции с высокой частотой.

Таблица 4. Аллельное богатство

Популяция	Среднее	Общее	Популяция	Среднее	Общее
CAM	5.5	93.1	APP	6.4	109.2
LUS	5.6	95.0	ARA	5.2	88.8
KON	5.5	94.0	FJO	5.7	96.4
TIN	5.7	96.5	HAC	4.8	82.0
IRI	5.8	99.2	THO	4.7	79.2
WEL1	6.3	106.3	NEW	6.6	112.9
DAR	5.0	84.4	WAR2	6.4	109.4
SHI	4.7	80.1	LIP	5.2	87.7
SHE1	5.3	90.7	SHE2	5.1	86.3
TEN	4.8	81.7	WEL2	6.4	109.1
AND	5.5	92.7	WAR1	6.0	102.1
FAL	5.3	90.3	ICE	5.7	96.3
FEL	5.2	89.2	DUT	4.8	81.6
CON	5.9	100.7	MER	5.0	85.8
WAR3	5.9	100.6	GRO	5.4	92.5
MIN	6.1	103.3	HAF	4.8	80.8
STA	5.5	93.8	KAS	5.7	96.2
			RVP1	5.5	92.9

Примечание. Среднее — среднее число аллелей на локус; общее — общее число аллелей по всем локусам.

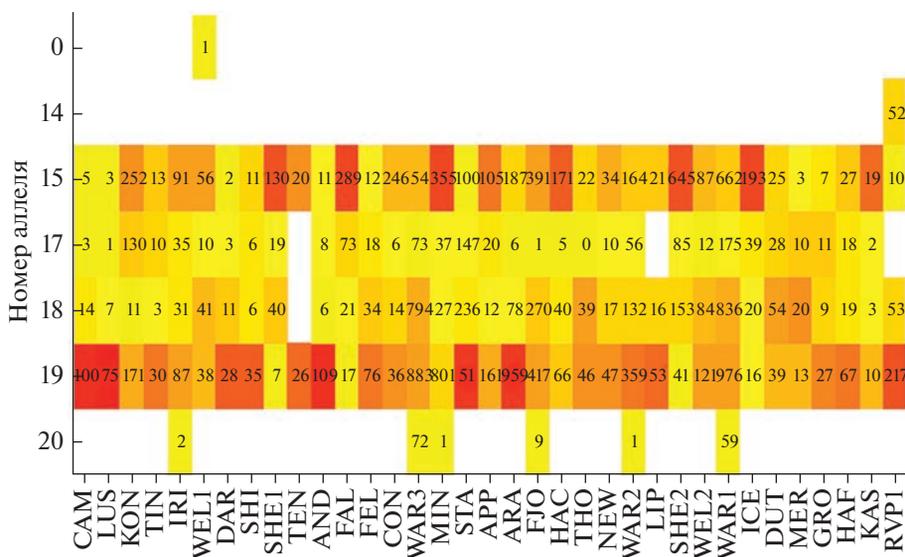


Рис. 2. Тепловая карта по локусу HTG7. Цветом от желтого к красному отмечена частота аллеля.

При филогенетическом анализе методом UPGMA (bootstrap = 1000) выделяются пять крупных клад (рис. 3), в которых русская верховая лошадь попадает в общую выборку с лошадьми немецких верховых (полукровных) пород.

Использование лошадей ведущих мировых спортивных линий в Старожиловском конном заводе служит как для расширения генеалогического разнообразия, так и для совершенствования спортивных качеств. Далее по удаленности от русских верховых следуют английские скаковые и арабские лошади, а также стандартbredная порода лошадей.

В процессе исследования был проведен анализ принципиальных компонент, дисперсия задавалась не менее 85 процентов. Были построены модели пространства для двух и трех компонент. В обоих случаях (pc = 2, pc = 3) наибольший вклад в изменчивость вносит первая компонента. Цветными точками отмечены лошади различных пород и их расположение в пространстве друг относительно друга.

В пространстве трех главных компонент (рис. 4) русская верховая (розовый цвет) полностью перекрывается немецкими спортивными породами (отмечены фиолетовым цветом) и чистокровной верховой породой лошадей (светло-серый цвет). Также наблюдается частичное перекрытие с арабской породой лошадей, отмечается близость со стандартbredной породой (темно-серый цвет). Брабансоны (бельгийская тяжеловозная) и норвежские фьорды, а также тяжеловозные породы и пони находятся на заметном отдалении.

Для двух принципиальных компонент были получены схожие результаты (рис. 5), по данным которых русская верховая, немецкие теплокров-

ные лошади и чистокровная верховая практически полностью перекрывают друг друга. Выборка стандартbredных лошадей консолидирована в пространстве, однако также находится близко к перечисленным породам. Тяжеловозные породы формируют отдельный кластер. Порода фьорд отделяется как от верховых, так и от тяжеловозных лошадей.

При молекулярно-генетическом исследовании частот аллелей и генотипов в Extension-локусе в русской верховой породе наблюдалось достоверное смещение в сторону доминантного аллеля (E), что ведет к появлению гнедых и вороных лошадей (табл. 5) [6, 7]. Рыжих лошадей с генотипом ee в популяции выявлено не было. В противоположность этому в популяции немецкой верховой породы наблюдается равновесное распределение генов и генотипов в Extension-локусе.

При сравнении фенотипов внутри гнедой масти не было обнаружено никаких различий между гомо- и гетерозиготными носителями доминантного аллеля (E). Среди классических гнедых лошадей (N = 25) с красноватой окраской покровного волоса и черным защитным волосом (гривой и хвостом) количество гомозигот составило 60%. Среди темно-гнедых (N = 24), у которых значительную долю покровных волос составляют темно-коричневые и черные, гомозиготы составляют 54%.

Для определения структуры популяций был использован байесовский анализ на основе метода Марковских цепей Монте-Карло (MCMC) в программе STRUCTURE (рис. 6). Для определения оптимального числа кластеров (K) была рассчитана статистика ΔK от 1 до 7. Наиболее достоверная структура продемонстрирована при K = 3, с разделением на следующие популяции: 1) араб-

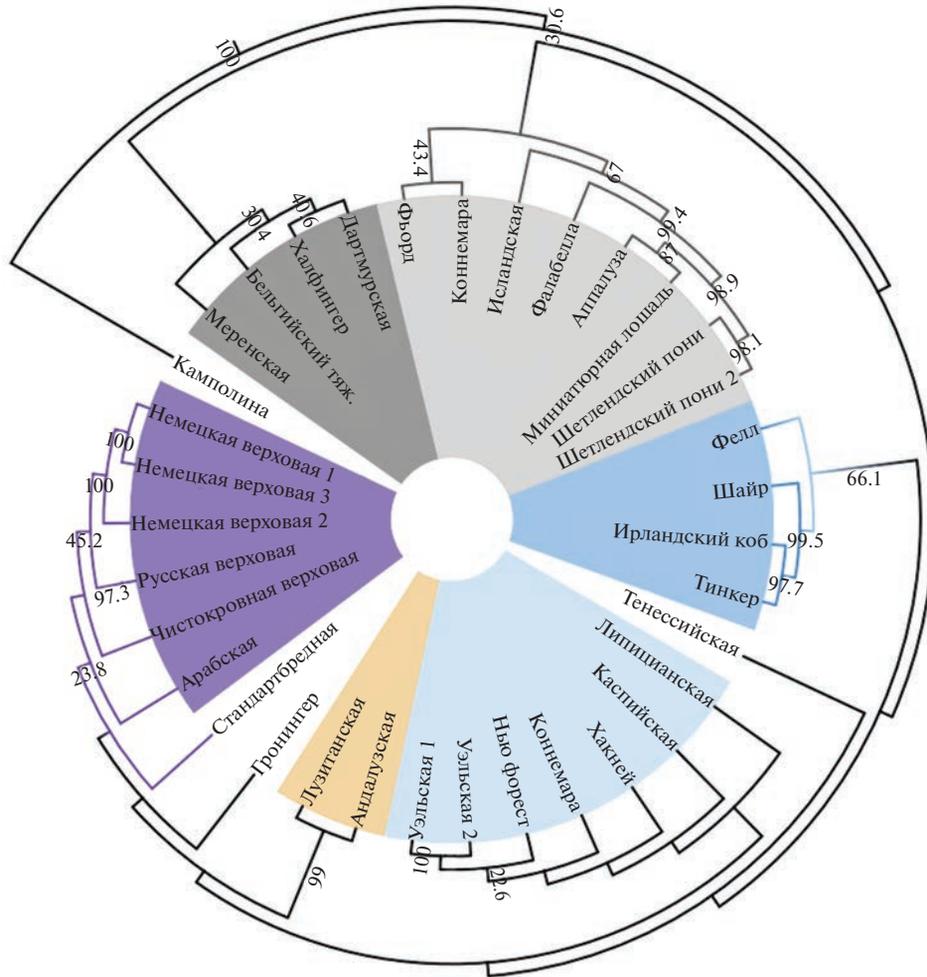


Рис. 3. Круговая кладограмма, построенная методом UPGMA. Бутстреп-поддержки = 1000 итераций.

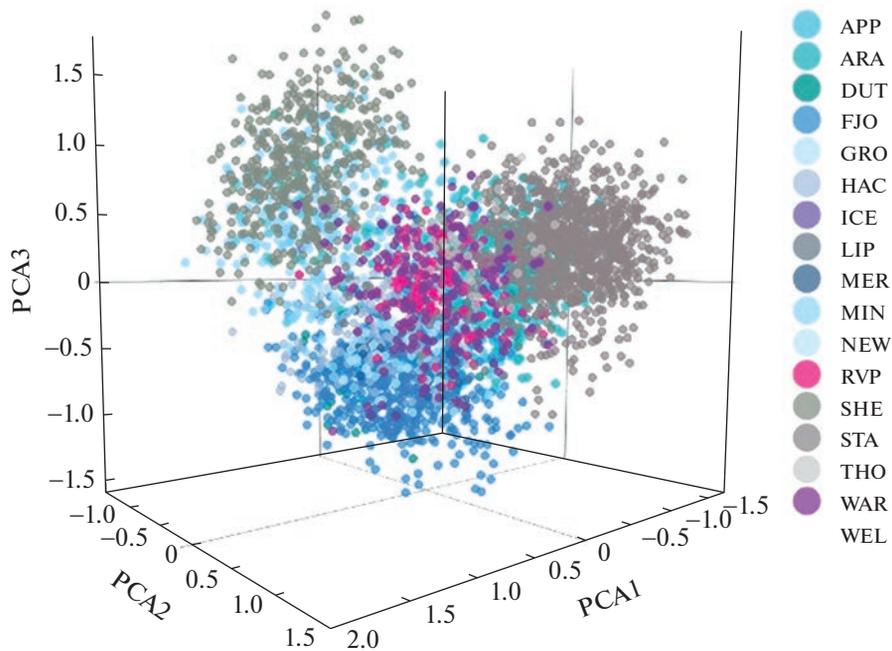


Рис. 4. Анализ принципиальных компонент в пространстве трех компонент. Розовым цветом отмечены лошади русской верховой породы.

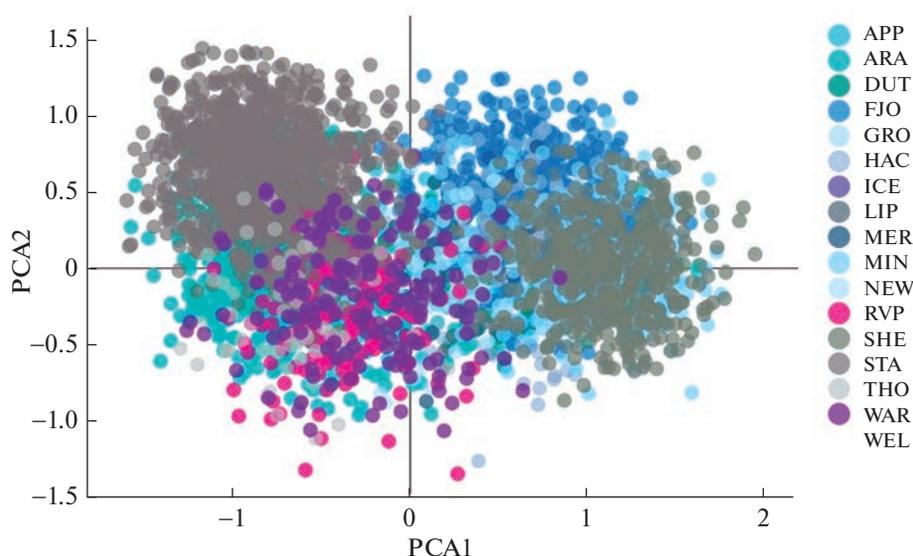


Рис. 5. Анализ принципиальных компонент в пространстве двух компонент.

ская; 2) русская верховая, ахалтекинская, чистокровная верховая; 3) немецкая верховая. При $K=5$ выделяются популяции арабской, русской верховой, ахалтекинской и английской чистокровной. Немецкая верховая представлена смесью чистокровных пород.

Анализ дифференциации между породами (F_{st}) показал наибольшие различия между всеми породами и ахалтекинской породой лошадей (0.073–0.095). Наименьшая генетическая дистанция зарегистрирована ($F_{st} = 0.22$) между немецкой и русской верховой. Различия по каждой паре пород были достоверны ($p\text{-value} < 0.001$).

Таблица 5. Результаты генотипирования русских верховых лошадей по мастям

Порода	Частота аллелей		Частота генотипов		
	<i>A</i>	<i>a</i>	<i>AA</i>	<i>Aa</i>	<i>aa</i>
Русская верховая	25.5	74.5	3.8	43.3	52.9
Немецкая верховая	58.8	41.2	41.2	35.3	23.5
	<i>C</i>	<i>c^t</i>	<i>CC</i>	<i>Cc^t</i>	<i>c^tc^t</i>
Русская верховая	91.6	8.4	83.2	16.8	0
Немецкая верховая	81.6	18.4	63.3	36.7	0
	<i>E</i>	<i>e</i>	<i>EE</i>	<i>Ee</i>	<i>ee</i>
Русская верховая	80.8	19.2	61.5	38.5	0
Немецкая верховая	48.5	51.5	26.4	44.1	29.4

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате микросателлитного анализа среды русской верховой породы лошадей по 17 локусам идентифицировано 122 аллеля при объеме выборки в 166 особей.

Среднее значение аллельного богатства в популяции русской верховой породы также довольно высоко – 5.4 аллеля. Вероятнее всего, это связано с тем, что при выведении русской верховой использовалось большое количество пород лошадей, разнообразивших ее генофонд.

В породе выявлен приват-аллель в локусе NTG7, который может служить для идентификации породной принадлежности русских верховых лошадей при сравнении с другими породами. Для определения частоты встречаемости и эксклюзивности данного аллеля для русской верховой породы требуется дополнительное сравнительное исследование микросателлитных маркеров российских пород (орловская, ахалтекинская и др.), служивших основой при формировании русской верховой породы.

Результаты исследования полиморфизма микросателлитных маркеров позволяют сделать вывод о влиянии на современный генофонд русской верховой немецких пород прежде всего благодаря использованию вводного скрещивания. В то же время селекционная работа, направленная на получение животных темных мастей, привела к смещению распределения аллелей Extension (*E*) и Agouti (*A*).

При филогенетическом анализе русские верховые лошади кластеризуются вместе с немецкими и чистокровными верховыми лошадьми как при построении филогенетических деревьев, так

Таблица 6. Дифференциация между породами (F_{st})

Породы	Арабская	Английская чистокровная	Немецкие спортивные	Русская верховая	Ахалтекинская
Арабская	0.000	0.001***	0.001***	0.001***	0.001***
Английская чистокровная	0.054	0.000	0.001***	0.001***	0.001***
Немецкие спортивные	0.036	0.026	0.000	0.001***	0.001***
Русская верховая	0.033	0.037	0.022	0.000	0.001***
Ахалтекинская	0.084	0.095	0.073	0.076	0.000

и при анализе главных компонент, что является следствием использования этих пород в селекции русской верховой породы. Стоит отметить, что в STRUCTURE русская верховая порода визуализируется как консолидированная структура, что указывает на наличие породной структуры.

Полученная кладограмма для 31 породы лошадей (рис. 3) позволила сделать следующие выводы: первой отделяется ото всех кластеров порода камполина (происхождение Бразилия), далее выявлено шесть основных кластеров. Порода Камполина отделяется от всех остальных выборок, была выведена с использованием андалузских лошадей, а также англонормандских, голштинских, клайдесдалей.

Первый кластер образовали европейские породы: меренская (Франция, Испания), бельгийский тяжеловоз (Голландия), халфингер (Австрия) и дартмурская (Англия). Халфингер и меренская породы выводились в горной местности и имеют древнейшее происхождение.

Второй кластер образовали фьордская (фьорд), коннемарский пони – аборигенная порода Ирландии, исландская лошадь и пони – фалабелла, аппалуза, миниатюрная лошадь и две популяции шетлендских пони. Таким образом кластер сформирован из аборигенных лошадей и пони севера Европы.

В третий кластер вошли – фелл, шайрская, ирландский коб и тинкер. Фелл – местная порода пони, зародившаяся на северо-западе Англии, шайрская – тяжеловозная порода лошадей из Англии, ирландский коб был сформирован как порода в Ирландии и также относится к упряжным породам. Тинкер – по ряду источников считается той же породой, что и ирландский коб, тем не менее эти две популяции были разделены в исследовании авторами (L.H.P. van de Gooretal.).

Четвертый кластер объединяет липицианскую, каспийскую породу, хакней, коннемару, нью форест и две выборки уэльских пони. Липицианская порода сформировалась в Австро-Венгерской империи на конном заводе в Липице, в настоящее время используется в испанской школе верховой езды. Каспийская порода лошадей – одна из древнейших пород, считается потомком

персидской породы лошадей. Хакней – английская упряжная порода лошадей, была выведена путем скрещивания местных лошадей с чистокровной верховой. Коннемара – коннемарский пони, местная порода Ирландии, является потомком испанских лошадей, которые были скрещены с местными кобылами. В формировании современных коннемарских пони и хакней участвовали уэльские пони, которые также попали в этот кластер. Уэльские пони зародились в Великобритании с участием породы хакней и арабских лошадей.

Пятый кластер объединяет две испанские породы – лузитанскую и андалузскую. Последняя сформировалась в испанской провинции Андалузии, предками породы были иберийские лошади (2–3 тыс. лет до н.э.). В настоящее время андалузская порода внесла свой вклад в липицианскую, фризскую и лузитанскую лошадь. Лузитанская порода, находящаяся в одном кластере с андалузской, имеет родственное с ней происхождение и также произошла от иберийской. Обе породы схожи по экстерьеру – это массивные барочные лошади, преимущественно серой масти, с высоким выходом шеи, плотным типом телосложения.

И шестой кластер формируют современные верховые породы лошадей вместе с чистокровными породами. И в немецкие породы, и в русскую верховую свой вклад внесли чистокровная верховая и арабская породы. Также в работе с русской верховой породой используются немецкие жеребцы импортного происхождения.

Таким образом данные кластеризации совпадают с известными данными о происхождении и родстве пород, кроме липицианской, которая в своем происхождении ближе к андалузской и лузитанской породам, чем к лошадям с прилитием породы уэльских пони.

Полученные данные в настоящей работе соответствуют ранее полученным дендрограммам других авторов [13], в частности кластеры с европейскими породами лошадей, однако нами уточнены место и филогенетические связи русской верховой среди разнообразия пород мира.

Благодарим всех заводчиков и владельцев русской верховой породы (В.А. Демин, Е.В. Матю-

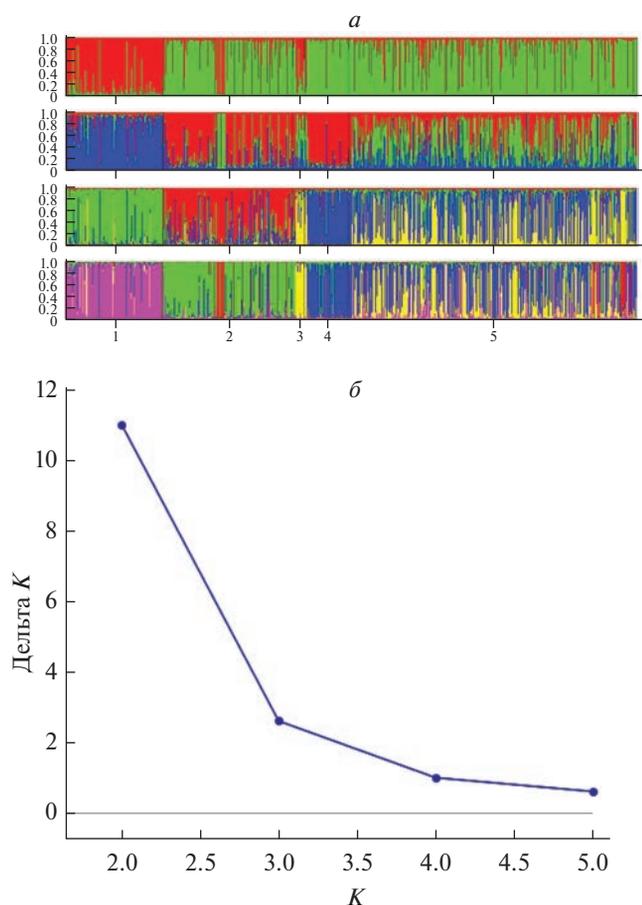


Рис. 6. Результаты анализа STRUCTURE на основе микросателлитных данных исследуемых популяций лошадей. *a* – цветовое деление столбца отражает принадлежность каждого животного к одному из заданного числа кластеров K ($K = 1-5$). Цифрами слева обозначен вклад каждой популяции в породу. Нумерация популяций: 1 – арабская, 2 – русская верховая, 3 – ахалтекинская, 4 – английская чистокровная, 5 – немецкая теплокровная, *b* – значения дельта K , рассчитанные по методу Evanno для $K = 2-5$.

шина, Н.В. Молчанов), сотрудников Кремлевского полка, РГАУ-МСХА за предоставление биологического материала для данного исследования.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИОГен РАН № 0112-2018-0003.

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. Парфенов В.А., Спицина Н., Тхинвалели Г.Г. Особенности селекционных процессов в работе с рус-

ской верховой породой лошадей // Коневодство и конный спорт. 2011. № 3. С. 5–8.

2. Храброва Л.А., Блохина Н.В. Генетический мониторинг чистокровной верховой породы лошадей по локусам микросателлитов ДНК // Генетика и разведение животных. 2018. № 3. С. 11–16.
3. Политова М.А. Работоспособность лошадей русской верховой породы в выездке в 2017–2020 гг. и факторы, ее определяющие // Коневодство и конный спорт. 2021. № 5. С. 31–33. <https://doi.org/10.25727/HS.2021.5.60372>
4. Политова М.А., Дорофеева А.В. Сравнительная характеристика методик оценки спортивной работоспособности лошадей по результатам выступлений в выездке // Изв. С.-Петербургского гос. аграр. ун-та. 2021. № 1 (62). С. 146–154.
5. Никитина Д.А. Анализ распределения по типам высшей нервной деятельности лошадей русской верховой породы Старожиловского конного завода, с учетом их происхождения // Аграрная наука. 2011. № 7. С. 26–27.
6. Райсмман М., Политова М., Вагнер Х.Й. Молекулярно-генетический анализ мастей в популяциях русской верховой и немецкой верховой пород // Abstracts 3 Intern. Iran and Russia Conf. “Agriculture and Natural Resources”. Сб. докл. М., 2002. С. 41.
7. Политова М.А., Райсмман М., Вагнер Х.Й. Влияние генотипа в локусах MC1R (Extension) и ASIP (Agouti) на работоспособность и плодовитость лошадей русской верховой породы // Докл. ТСХА. 2003. Вып. 275. С. 476–479.
8. Калинин Л.В. Изучение полиморфизма генов ASIP и MC1R у лошадей арабской породы // Генетика и разведение животных. 2020. № 2. С. 50–53.
9. 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*) // Mamm. Genome. 2001. V. 12. № 6. P. 450–455. <https://doi.org/10.1007/s003350020017>
10. Воронкова В.Н. Оценка генетического разнообразия лошадей Саяно-Алтайского региона с использованием ядерных и митохондриальных ДНК маркеров: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М: ИОГен РАН, 2012. 152 с.
11. Чебуранова Е.С., Епишко О.А., Горчаков Н.А. и др. Разработка мультилокусной системы по STR-локусам для молекулярно-генетической паспортизации лошадей // Сельское хоз-во – проблемы и перспективы. 2016.
12. Калашиников В.В., Дергунова М.М., Зайцев М.А. и др. Дополнительные возможности метода ДНК-анализа в коневодстве // Farm. Animals. 2013. № 3–4. P. 72–74.
13. van de Goor L.H.P., van Haeringen W.A., Lenstra J.A. Population studies of 17 equine STR for forensic and phylogenetic analysis // Animal Genet. 2011. V. 42. № 6. P. 627–633. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2011.02194.x>

14. *Adamack A.T., Gruber B.* PopGenReport: Simplifying basic population genetic analyses in R // *Meth. in Ecol. and Evolution*. 2014. V. 5. № 4. P. 384–387. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12158>
15. *El Mousadik A., Petit R.J.* High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree (*Argania spinosa* (L.) Skeels) endemic to Morocco // *Theor. Applied Genet.* 1996. V. 92. № 7. P. 832–839.
16. *Foulley J.L., Ollivier L.* Estimating allelic richness and its diversity // *Livestock Sci.* 2006. V. 101. № 1–3. P. 150–158. <https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2005.10.021>
17. *Животовский Л.А.* Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 270 с.
18. *Sievert C.* Interactive web-based data visualization with R, plotly, and shiny. N.Y.: CRC Press, 2020. 470 p. <https://doi.org/10.1201/9780429447273>

Genetic Structure of Russian Riding Horse Breed

**E. A. Nikolaeva^{a,*}, V. N. Voronkova^a, M. A. Politova^b,
E. V. Ryabova^c, V. A. Demin^c, and Yu. A. Stolpovsky^a**

^a*Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia*

^b*All Russian Research Institute for Animal Breeding, Московская область, пос. Лесные Поляны, 141212 Russia*

^c*Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, 127434 Russia*

^{*}*e-mail: nickolaevaelina@gmail.com*

166 horses of the Russian riding breed were studied using 17 microsatellite loci recommended by ISAG. Microsatellite polymorphism data of thirty European breeds (7874 individuals) was used for comparative analysis of genetic diversity. According to the level of allelic richness, the Russian riding horse has high values – 5.4 alleles per microsatellite locus. In total, 122 alleles were found in the breed, including private 14 allele at the *HTG7* locus. The population genetic structure was revealed for the Russian riding, Arabian, Akhal-Teke, German riding and thoroughbred breeds. Clustering of horse breeds on a circular UPGMA dendrogram revealed six main clusters. The Russian riding horse forms a single group with German and thoroughbred horses in PCA. Breeds were divided into three populations in STRUCTURE program: 1) Arabian, 2) Russian Riding, Akhal-Teke, thoroughbred riding, 3) German half-breed. Analysis of differentiation between breeds using the F_{st} method showed the greatest values (differences) between all breeds with the Akhal-Teke horses. The smallest value ($F_{st} = 0.22$) between the Russian riding and German riding breed. Differences for each pair of breeds were significant (p -value < 0.001).

Keywords: horses, *Equus caballus*, microsatellite analysis, genetic diversity, Russian Riding breed.