

ГАПЛОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МОНГОЛЬСКИХ И ТУВИНСКИХ ПОРОД КОЗ (*Capra hircus*) НА ОСНОВЕ ПОЛИМОРФИЗМА мтДНК И Y-ХРОМОСОМЫ

© 2021 г. В. Н. Воронкова^{1, *}, А. К. Пискунов¹, Э. А. Николаева¹, М. Т. Семина¹,
Е. А. Конов^{1, 2}, Ю. А. Столповский¹

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

²Федеральный научный центр пищевых систем им. В.М. Горбатова Российской академии наук, Москва, 109316 Россия

*e-mail: valery.voronkova@gmail.com

Поступила в редакцию 14.12.2020 г.

После доработки 03.03.2021 г.

Принята к публикации 29.03.2021 г.

Впервые на основе полиморфизма гипервариабельной области D-петли мтДНК и гена *SRY* проведено сравнительное исследование гаплотипического и нуклеотидного разнообразия, генетической дифференциации и филогении тувинских шерстных (двух популяций, $n = 34$) и монгольских пухо-вых коз (пяти популяций, $n = 94$). Проведен внутривидовой, в том числе межпопуляционный, анализ в сравнении с референсными последовательностями ДНК коз других пород. Выявлен высокий уровень генетического разнообразия исследуемых выборок. Оценка молекулярной дисперсии показала, что основной вклад в генетическое разнообразие исследуемых пород вносит внутривидовое разнообразие (98.84%) и лишь 1% обусловлен межпородными отличиями. Наиболее распространена среди коз монгольской и тувинской пород гаплогруппа А мтДНК, также были обнаружены особи, относящиеся к гаплогруппам С и F; другие гаплогруппы (В, D и G) у данных выборок не обнаружены. Большинство самцов монгольской породы на основе полиморфизма гена *SRY* имели гаплотипы Y1A (66.7%) и Y2A (25%), в популяциях алтай улаан и три красавицы были выявлены особи с редким гаплотипом Y2B (8.3%). Все исследованные самцы тувинской породы коз относились к гаплотипу Y2A.

Ключевые слова: коза, *Capra hircus*, генетическое разнообразие, D-петля, Тыва, Монголия, порода, *SRY*, мтДНК.

DOI: 10.31857/S0016675821100155

Козоводство — одно из наиболее древних и в то же время интенсивно развивающихся отраслей животноводства в мире. Рост интереса к козоводству обусловлен высокими вкусовыми и диетическими свойствами продуктов питания, получаемых от этих животных, их сравнительной неприхотливостью, а также рядом экономических причин, в частности высоким индексом молочности коз, качеством пуха [1]. Несмотря на важную роль и существенный потенциал козоводства в сельском хозяйстве, изучение генома козы все еще находится в зачаточном состоянии по сравнению с другими сельскохозяйственными животными: крупным рогатым скотом, овцами и свиньями и т.п. Одомашнивание безоарового козла началось около 10 тыс. лет назад [2]. Современные данные исследований биологии коз показали, что первые генетические отличия домашних коз были связаны с изменением работы иммунной системы, пищеварения (адаптацией к ксенобиотикам), а также с

адаптацией к перепаду температур. Интересно, что далеко не последнюю роль в вышеуказанных процессах, судя по результатам анализа древней ДНК, мог сыграть поток или интродукция “диких” генов свободноживущих сородичей. Известным примером служит появление активного варианта гена *MUC6* у ряда филогенетических ветвей домашних коз [3]. Данный ген, белковый продукт которого служит эффективной защитой от микробных и паразитических инвазий, исходно “принадлежал” не безоаровому козлу, а кавказскому туру, обитающему на влажных и теплых территориях, богатых подобными патогенами [4].

Вплоть до начала XIX в. селекция коз была слабоинтенсивной. Тем не менее козы как вид представлены большим числом пород — около 600, что составляет примерно 12% от общего числа пород всех млекопитающих [5]. По всей видимости, такое породное разнообразие возникло в результате как естественного отбора (в основном при адапта-

ции к различным условиям существования: высокогорье, засушливые равнины, жаркие летом и холодные зимой степи, каменистые долины, практически лишенные растительности), так и искусственного, направленного на избирательное улучшение отдельных качеств животных, в основном молочной, мясной и шерстной продуктивности.

Ярким примером приспособляемости коз, а также их связи с жизнью различных народов, служат тувинские и монгольские аборигенные козы. Они прекрасно адаптированы к суровым климатическим и кормовым условиям, имеют крепкую конституцию, неприхотливы, не требуя при этом затрат на производство и хранение растительных кормов. Монгольские и тувинские козы приспособлены к круглогодичной отгонно-пастбищной системе содержания. Такой способ, в отличие от интенсивного типа разведения, положительно сказывается на экологическом состоянии агро- и фитосистем региона, которые в целом крайне чувствительны к любому антропогенному воздействию.

В настоящее время тувинские и монгольские козы слабоизучены с генетической точки зрения. Очевидно, что уникальный генофонд местных коз охарактеризован недостаточно. Широко используемые во всем мире методы оценки филогении на основе мтДНК и Y-хромосомы никогда не применялись для тувинских коз и крайне редко для монгольских. Продемонстрирован низкий уровень генетической дифференциации и географической структуры монгольских коз при высоком уровне гаплотипического разнообразия D-петли мтДНК (0.977) [6]. В отличие от других азиатских пород, таких как японские, индийские [7], казахстанские [8], у монгольской и тувинской пород коз не проводилась оценка отцовского генетического разнообразия на основе полиморфизма SRY.

Таким образом, можно выделить три основные задачи данного исследования: выявление гаплотипического разнообразия, филогенетических взаимоотношений между исследуемыми популяциями, оценка генетических рисков для тувинской и монгольской пород.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследуемые популяции. Сбор образцов и получение ДНК

Первичным материалом для определения гаплотипов мтДНК и гена SRY служили образцы крови домашних коз ($n = 453$) двух аборигенных пород: тувинской шерстной ($n = 188$) и монгольской пуховой ($n = 255$).

Образцы крови коз тувинской шерстной породы были получены в двух сельскохозяйственных производственных кооперативах (СПК) Респуб-

лики Тыва: “Артыш” ($n = 70$, Кызылский кожуун) и “Уургай” ($n = 118$, Эрзинский кожуун).

Образцы крови животных монгольской пуховой породы были получены в частных хозяйствах Монголии. Эти выборки в данной работе были названы в соответствии с их географической локализацией. Всего было получено пять выборок: три красавицы ($n = 48$, гурван эгч, аймак Умнеговь), дархатская ($n = 52$, аймак Хубсугул), бурая завхан ($n = 52$, аймак Завхан), ульгий улаан ($n = 62$, аймак Увс) и алтай улаан ($n = 51$, аймак Ховд) (рис. 1 – карта сбора образцов).

Протокол исследования № 3 был одобрен на заседании этического комитета ИОГен РАН от 14.12.2020. Забор крови осуществлялся ветеринаром с использованием одноразовых стерильных наборов в вакуумные пробирки с КЗ ЭДТА Vacuette (Greiner Bio-One, Австрия) согласно ветеринарным и этическим нормам. Для дальнейшего анализа были отобраны исключительно неродственные особи на основе микросателлитных данных оценки родства с использованием программы ML-Relate [9].

Выделение ДНК проводилось из цельной крови наборами реагентов Magna Prep 200 (ООО “Лаборатория Изоген”, Москва) позволяющими получить высокомолекулярную ДНК с концентрацией 40–60 нг/мкл, согласно инструкции изготовителя. Для секвенирования D-петли мтДНК было отобрано по 20 образцов из каждой выборки, для гена SRY – от 4 до 14 в зависимости от числа самцов в выборке (табл. 1).

Аmplификация и секвенирование D-петли мтДНК

Для амплификации гипервариабельного участка D-петли мтДНК коз были выбраны праймеры, рекомендованные в публикациях [10, 11]: CAP-F (5'-CTGATTAGTCATTAGTCCATC-3'), CAP-R (5'-CTGATTAGTCATTAGTCCATC-3'). Оптимизация условий ПЦР проводилась на амплификаторе MiniAmp Plus (Thermo Fisher Scientific, США) с зоной Veriflex, позволяющей одномоментно проводить амплификацию в трех различных температурных областях для подбора наилучшей температуры отжига праймеров. В качестве реактивов для постановки ПЦР были использованы коммерческие наборы 5X MasDDTaqMIX-2025 (Диалат Лтд, Россия), содержащие термостабильную “hot-start” полимеразу SmarTaq. Результатом оптимизации стала следующая программа амплификации участка D-петли мтДНК: 94°C – 10 мин, 35 циклов: 94°C – 30 с, 61°C – 30 с, 72°C – 30 с; элонгация 72°C – 5 мин.

Очистку фрагментов, а также определение прямой и обратной нуклеотидной последовательности в исследуемом фрагменте проводили в компании Евроген (Москва, РФ) методом автоматического секвенирования на генетическом



Рис. 1. Географическое расположение мест обитания исследуемых выборок монгольских и тувинских коз.

анализаторе ABI Prism 3130xl (Applied Biosystems, США) с использованием наборов Big Dye™ Terminator v3.1 Cycle Sequencing (Applied Biosystem). Для дальнейшего анализа было отобрано 128 ампликонов размером 598 пн, расположенных между позициями 15 653 и 16 250 мтДНК коз.

Амплификация и секвенирование области гена *SRY*

Для секвенирования фрагмента длиной 543 пн гена *SRY* у самцов из двух выборок из Тувинской

Республики и четырех из Монголии были подобраны праймеры (*SRY-F* 5'-CAAAGGCACGCTTTATCTCA-3', *SRY-R* 5'-GGCAGCAAACCTGGCTTTTTCAC-3') в соответствии с работами Waki и соавт. [7] и Vidal и соавт. [12].

Оптимизация условий ПЦР для амплификации фрагмента гена *SRY* проводилась на амплификаторе MiniAmp Plus (Thermo Fisher Scientific, США) с использованием наборов 5X MasDDTaqMIX-2025 (Диалат Лтд, Россия), содержащих термостабильную “hot-start” полиме-

Таблица 1. Генетическое разнообразие мтДНК коз (*Capra hircus*) монгольской и тувинской пород

Порода	Выборка	Код	<i>n</i>	<i>H</i>	π	<i>n</i> гап.	A	C	F
Тувинская	Артыш	Artysh	15	0.980 ± 0.028	0.029 ± 0.004	14	13	3	—
	Уургай	Uurgay	19	0.950 ± 0.027	0.032 ± 0.005	11	19	—	—
Монгольская	Три красавицы	Tri_kras	18	0.990 ± 0.023	0.028 ± 0.007	15	14	3	—
	Дархатская	Darhat	19	0.940 ± 0.03	0.012 ± 0.001	11	13	5	—
	Бурая завхан	Buraya	20	0.960 ± 0.033	0.014 ± 0.001	16	14	6	—
	Алтай улаан	AK	20	1.000 ± 0.018	0.022 ± 0.003	17	20	—	—
	Ульгий улаан	YK	17	0.990 ± 0.023	0.025 ± 0.004	15	13	3	1

Примечание. *n* — число образцов, *H* — гаплотипическое разнообразие, π — нуклеотидное разнообразие, *n* (гап.) — число гаплотипов в выборке, A — число особей из гаплогруппы A, C — число особей из гаплогруппы C, F — число особей из гаплогруппы F.

Таблица 2. Попарные значения индекса фиксации F_{st} для монгольских и тувинских коз (*Capra hircus*) на основе анализа последовательностей D-петли мтДНК

Порода	Артыш	Уургай	Три красавицы	Дархат	Бурая завхан	Алтай улаан	Ульгий улаан
Артыш	0.000						
Уургай	0	0.000					
Три красавицы	0	0	0.000				
Дархатская	0.005	0	0	0.000			
Бурая завхан	0.007	0.047	0.035	0.065	0.000		
Алтай улаан	0	0.037	0.034	0.080	0.013	0.000	
Ульгий улаан	0	0	0	0	0.014	0.015	0.000

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены значения F_{st} достоверные при $p < 0.05$.

разу SmarTaq. В результате оптимизации температуры отжига праймеров и концентрации реактивов итоговая программа имела следующий вид: 94°C – 5 мин, 35 циклов: 94°C – 30 с, 58°C – 30 с, 72°C – 1 мин 30 с; элонгация 72°C – 5 мин.

В результате прямого и обратного секвенирования в компании Евроген (Москва, РФ) и первичной обработки данных были получены 38 последовательностей гена *SRY* для пяти выборок (уургай и артыш тувинской породы коз, увс, ховд, дархат и три красавицы монгольской породы коз). Для дальнейшего анализа были отобраны 30 последовательностей, не имеющих артефактов секвенирования.

Анализ данных

Редактирование нуклеотидных последовательностей осуществлялось в программном пакете R (sangeranalyzeR) [13], выравнивание – в программах UGENE Unipro v1.28.1 [14] и MEGA7 v7.0.26 [15]. С использованием программы Arlequin v3.5.2.2 [16] были посчитаны H , π и их SD, а также F_{st} с 1000 повторностей для получения p -значения. Гаплотипы мтДНК были определены с помощью DnaSP [17] и с добавлением последовательностей HV1 из баз данных GenBank. Байесовское дерево гаплотипов было построено в программе MrBayes3.2.7 [18], число поколений MCMC 2000000, модель замен определена с помощью PartitionFinder 2 [19]. Филогенетическая сеть на основе алгоритма TCS была построена и визуализирована в программе PopART v1.7 [20].

Гаплотипы *SRY* были определены с использованием последовательностей ДНК из GenBank в соответствии со статьями Waki и др. [7], Vidal и др. [12] и Tabata и др. [8]. Для построения сетей был использован алгоритм Median-joining с равным

весом всех замен в программе NETWORK v10.1.0.0 [21].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вариабельность D-петли мтДНК

В результате секвенирования были определены 128 последовательностей D-петли мтДНК длиной 506 пн у коз из семи выборок монгольской и тувинской аборигенных пород. Выявлено 18 полиморфных сайтов с общим числом мутаций 31, из которых 22 транзиции и 9 трансверсий. На основе данных вариаций (мутаций) было выявлено 76 гаплотипов D-петли мтДНК. Большинство коз принадлежали гаплогруппе А ($n = 107$), 20 животных – гаплогруппе С и одна особь – гаплогруппе F (табл. 1).

Анализ гаплотипического и нуклеотидного разнообразия (табл. 1) выявил высокий уровень изменчивости исследуемых выборок: H от 0.940 до 1.000 для монгольской породы и 0.950–0.980 для тувинской; π от 0.012 до 0.025 для монгольской и 0.029–0.032 для тувинской. Наименьшие значения данных статистик были получены для дархатской выборки ($H = 0.940$ и $\pi = 0.012$), наибольшее значение гаплотипического разнообразия отмечено у выборки алтай улаан ($H = 1.000$), а наибольшее нуклеотидное разнообразие – у тувинской уургай ($\pi = 0.032$).

Оценка генетической дифференциации выборок монгольской и тувинской пород была проведена с помощью сравнения попарных значений индекса фиксации F_{st} (табл. 2) и позволила выявить незначительный уровень дифференциации исследуемых популяций ($F_{st} = 0.000$ –0.080). Достоверно отличалась лишь монгольская дархатская от бурой завхан ($F_{st} = 0.065$) и от алтай улаан ($F_{st} = 0.080$).

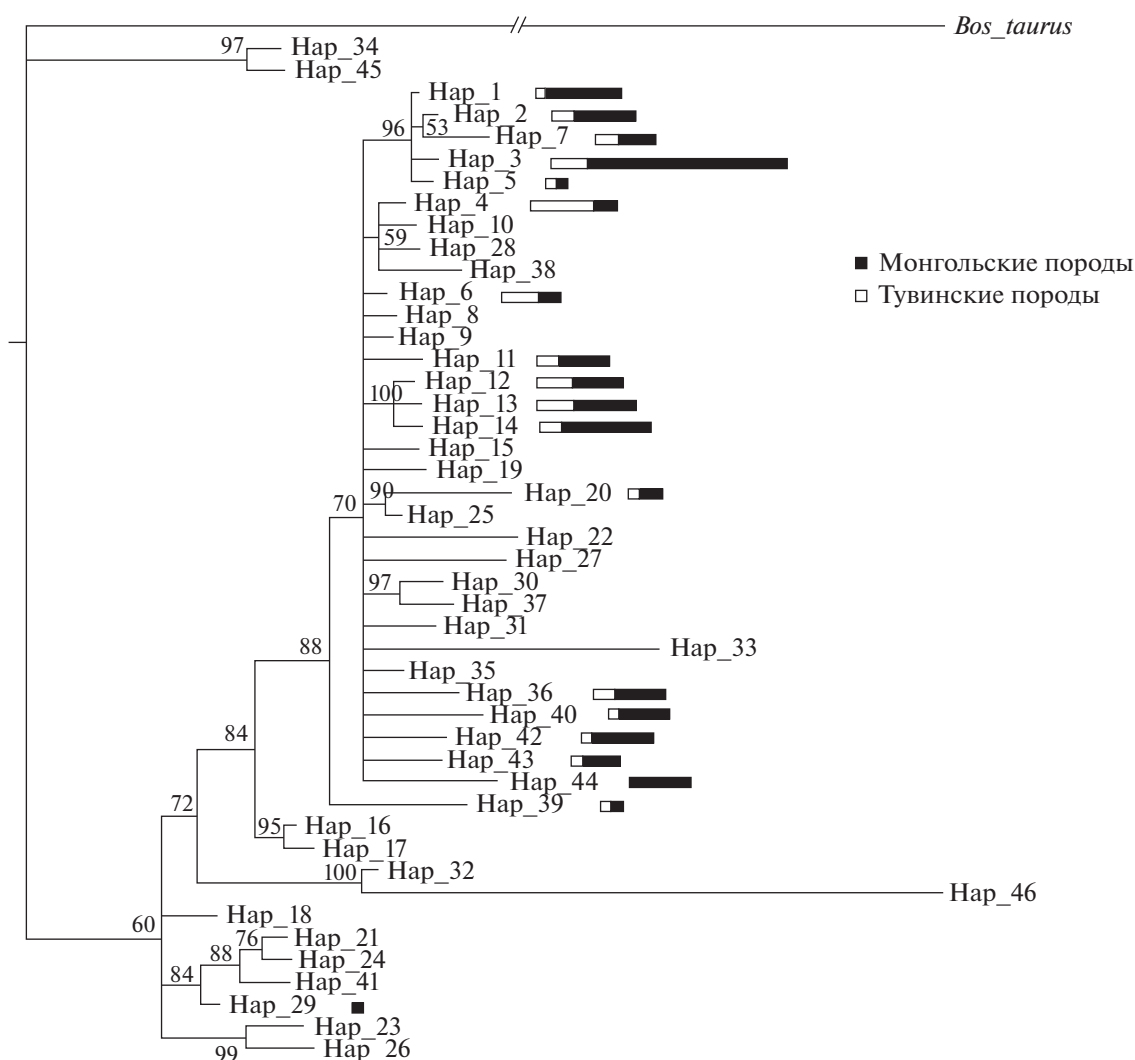


Рис. 2. Байесово филогенетическое дерево на основе гаплотипов мтДНК монгольской и тувинской коз (*Capra hircus*), а также референсных последовательностей. В качестве внешней группы была использована последовательность мтДНК коровы (*Bos taurus*). Для внутренних узлов приведены апостериорные вероятности (число поколений МСМС 2000000).

*Анализ филогенетических связей
и представленности гаплогрупп мтДНК
монгольской и тувинской пород коз*

Филогенетические взаимоотношения среди выборок были продемонстрированы с использованием байесовского анализа. Все исследованные нами образцы принадлежали к гаплогруппе А, С и F, другие гаплогруппы (В, D и G) у данных выборок не обнаружены. Гаплогруппа А наиболее широко представлена среди коз различных пород, например у оманских пород коз с частотой более 0.80 [11], у казахской породы – 0.97 [8], а также у различных российских пород с частотой более 0.95 [22]. Возможно, более редкие гаплотипы не попали в исследованные нами выборки или в целом не представлены у монгольской и тувинской пород.

Монгольская и тувинская породы не формируют отдельные кластеры на дендрограмме (рис. 2), так как у коз нет породоспецифичных гаплотипов – отличается лишь частота их встречаемости в различных популяциях.

Построение TCS-сети в программе PopART позволило визуализировать филогенетические отношения среди исследуемых выборок (рис. 3). Высокий уровень разнообразия и большое число гаплотипов отражается в отсутствии сформированных породоспецифичных кластеров сети – у монгольской и тувинской пород встречаются различные гаплотипы, а популяции также отличаются лишь частотами их встречаемости.

На основании анализа AMOVA (популяции были разделены на две группы по породам – монгольскую и тувинскую, табл. 3) было выявлено,

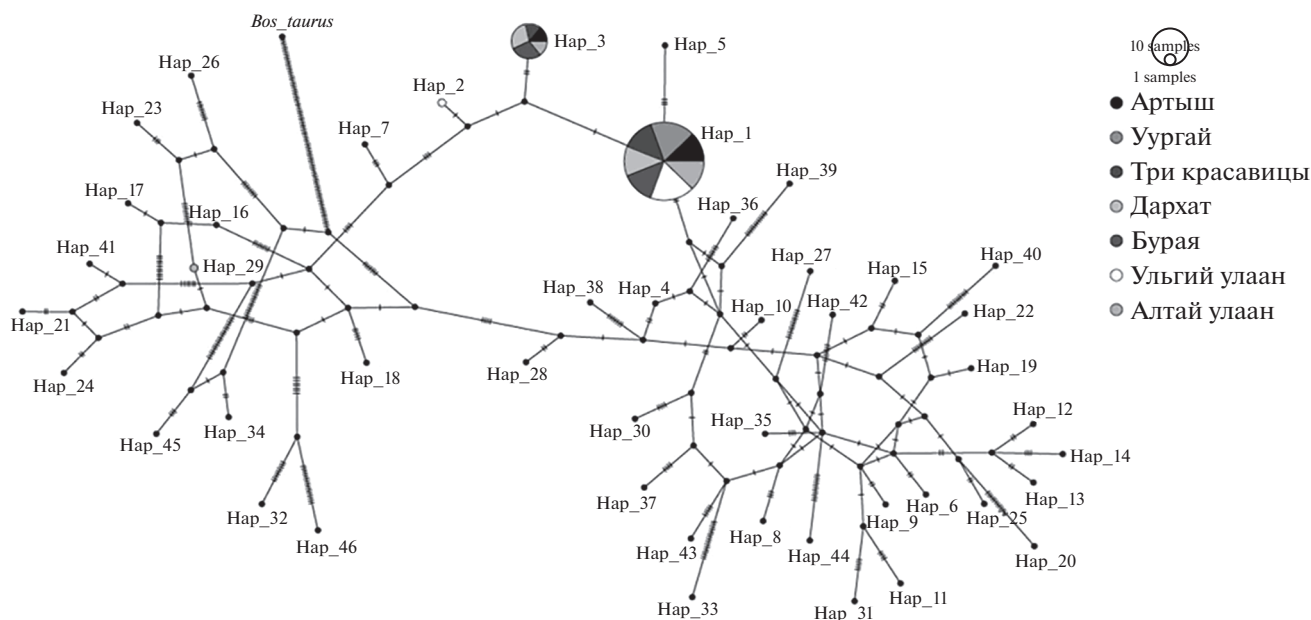


Рис. 3. TCS-сеть, отображающая генетические взаимоотношения между гаплогруппами мтДНК коз (*Capra hircus*). Размер круга соответствует числу входящих в него образцов. В качестве внешней группы использована последовательность мтДНК коровы (*Bos taurus*). Число прерывистых полос на линиях отражает число мутаций между двумя гаплогруппами.

что основной вклад в генетическое разнообразие исследуемых пород вносит внутрипопуляционное разнообразие (98.84%) и лишь 1% относится к межпородным отличиям. Для пород, обитающих в близких к естественным условиям и не находящихся под давлением селекции (искусственного отбора), типичны низкий уровень дифференциации и высокий уровень внутрипородного разнообразия.

Анализ разнообразия гаплотипов Y-хромосомы на основе полиморфизма гена SRY

В данном исследовании определены гаплотипы Y-хромосомы монгольских и тувинских коз по

гену SRY на основе 30 полученных нуклеотидных последовательностей длиной 548 пн. Полученные последовательности сравнивались с опубликованными ранее [7, 23, 24]. Обнаружены четыре полиморфных сайта гена SRY: g.2603A>T, g.2670A>G, g.2863T>A и g.2990A>G. Среди изученных популяций встречались три основных гаплогруппы: наиболее распространенный среди азиатских пород Y1A (53.3%, n = 16), часто встречающийся у европейских пород Y2A (40%, n = 12) и редко встречающийся азиатский гаплогрупп Y2B (6.6%, n = 2) (табл. 4).

Большинство исследованных коз принадлежали к двум самым распространенным гаплогруппам Y1A и Y2A, составив 53 и 45% соответственно.

Таблица 3. Генетическое разнообразие тувинских и монгольских коз (*Capra hircus*) на основе анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) последовательностей D-петли мтДНК

Источник изменчивости	<i>df.</i>	SS	VC	Процент изменчивости
Между группами	1	25.93	0.17	1.02
Между популяциями внутри групп	5	85.81	0.02	0.14
Внутри популяций	121	2025.29	16.74	98.84
Всего	127	2137.03	16.93	

Примечание. *df.* – число степеней свободы, SS – сумма квадратов, VC – компоненты изменчивости.

(табл. 4, рис. 4). Гаплотип Y1B не был обнаружен среди проанализированных животных: он с высокой частотой встречается в основном в европейских популяциях коз. У монгольской породы коз встречается гаплотип Y2A, не обнаруженный в Индии, странах Юго-Восточной Азии и Японии, а также гаплотип Y2B, отсутствующий западнее Бутана, что по версии группы ученых из института Кобе [7] может быть вызвано сильным эффектом основателя на последних стадиях миграции одомашненных коз на восток. Самым распространенным гаплотипом среди монгольских популяций, исследованных нами, оказался гаплотип Y1A.

Среди тувинской породы коз был выявлен исключительно гаплотип Y2A, который наиболее полно представлен на территории Европы и Африки. Данный гаплотип также присутствует у монгольских и казахских коз (рис. 4). Вероятно, для выявления большего числа гаплотипов Y-хромосомы требуется увеличить число выборок и исследуемых образцов тувинской породы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные в настоящем исследовании данные (в частности, высокие значения гаплотипического разнообразия от 0.940 до 1.000 и низкие значения F_{st} от 0 до 0.080), как и результаты подобных исследований, проводимых в Монголии в последние годы [6], свидетельствуют о слабой меж- и внутривидовой дифференциации локальных пород коз. Результаты микросателлитного анализа также свидетельствуют в пользу низкого уровня дифференциации тувинских и монгольских популяций коз [25, 26]. Дифференциация между монгольскими выборками коз составляла от 1.7 до 3.5%, что характерно для свободно скрещивающихся животных, не находящихся под давлением селекции.

Для монгольских коз характерен широкий спектр полиморфизма фенотипических призна-

Таблица 4. Число гаплотипов Y-хромосомы на основе варибельности гена *SRY* у монгольских и тувинских пород коз

Порода	Y1A	Y2A	Y2B
Дархат	7	0	0
Ульгий улаан	6	2	0
Алтай улаан	1	0	1
Три красавицы	2	4	1
Уургай	0	3	0
Артыш	0	3	0
Всего	16	12	2

ков, начиная от разнообразия мастей (черная, бурая, белая, красная, пегая, чубарая и др.), формы рогов (винтовые или прямые) и их наличия/отсутствия (комолость), бороды и заканчивая разнообразием промеров, молочной и пуховой продуктивности [27]. Для отдельных популяций различаются частоты встречаемости данных признаков, например для коз улгий улаан (УК) характерна красная масть, однако встречаются и особи красно-коричневого и коричневого окраса. Многие породы монгольских коз в XX в. были получены путем скрещивания российских пород с аборигенными монгольскими, в том числе южно-гобийская порода три красавицы была выведена на основе местных коз и коз донской породы [27].

Дархатская (darhat) популяция монгольских коз значительно отличается от бурой (bugaya) и алтай улаан (АК) (F_{st} 0.065 и 0.080 соответственно), что является следствием географической удаленности, а также разведения дархатской породы “в себе”, что также отражается в низком уровне гаплотипическо-

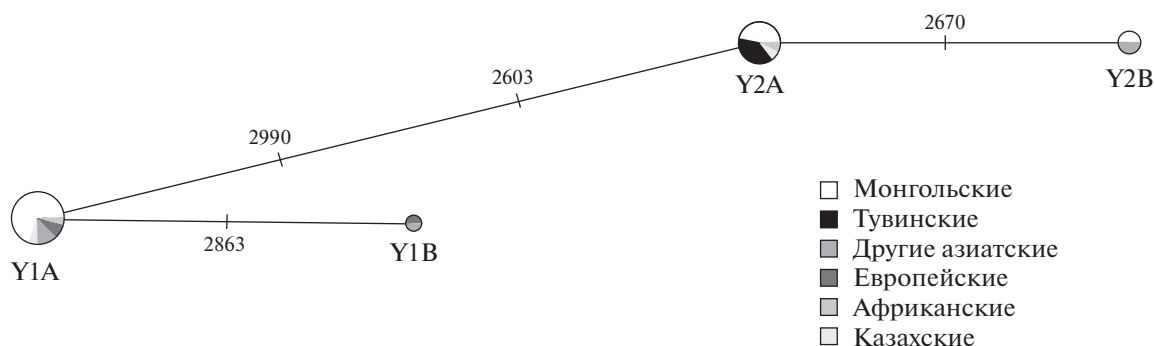


Рис. 4. Сеть гаплогрупп Y-хромосомы на основе варибельности гена *SRY* коз. Обозначения гаплотипов указаны под кругами. Размер круга отражает число входящих в него образцов. На линиях отмечены позиции мутаций.

го и нуклеотидного разнообразия ($H = 0.940$ и $\pi = 0.012$).

Все исследованные нами особи тувинской и монгольской породы принадлежат к гаплогруппам А, С и F, другие гаплогруппы (В, D и G) у данных выборок не обнаружены. Полученные результаты согласуются с данными других работ [6], гаплогруппа А наиболее часто встречается (90.8%) среди монгольских пород коз. Низкий уровень дифференциации тувинских и монгольских пород коз отражается в отсутствии сформированных породоспецифичных кластеров сети TCS – у монгольской и тувинской пород встречаются различные гаплотипы, а популяции незначительно отличаются лишь частотами их встречаемости. Вклад межпородного разнообразия в уровень изменчивости составил лишь 1%, в то время как различия между особями внутри популяций составили 98%.

Анализ последовательности гена *SRY*, локализованного на Y-хромосоме, позволил выявить три гаплотипа, присутствующих у монгольских популяций коз. Большинство самцов имели гаплотипы Y1A (66.7%) и Y2A (25%), распространенные среди азиатских и европейских пород соответственно. Также в монгольских популяциях алтай улаан (АК) и три красавицы (Tri_kras) были выявлены два самца с гаплотипом Y2B (8.3%), редко встречающимся только у азиатских пород коз [8]. Все исследованные самцы тувинской породы коз относились к гаплотипу Y2A, преобладающему в основном у европейских пород, что может косвенно свидетельствовать об интрогрессии западных пород коз и требует увеличения выборки для проверки данной гипотезы.

Видимое благополучие – высокий уровень генетического разнообразия, в том числе высокая численность животных, продукция от которых служит основным источником прибыли региона, может маскировать под собой критическую ситуацию. Суть проблемы заключается в размывании породных характеристик и возможной потери уникальных сочетаний аллелей, которые определяли ценные качества коз тувинской и монгольской аборигенных пород. Вероятно, что определенный селекционный прогресс отрасли козоводства в регионе в последние годы обусловлен эффектом гетерозиса, возникшим в результате завоза в Тыву и Монголию коз трансграничных пород в объеме нескольких миллионов особей, и последующим их скрещиванием с местными породами [28]. В результате получены синтетические популяции. Косвенным подтверждением реальности этих процессов может служить резкое снижение выживаемости коз в особенно суровые зимы (“дзуд”), в результате которых гибли миллионы животных и страна скатывалась в затяжной экономический кризис [29].

Таким образом, генетический статус изученных животных остается неопределенным, что в будущем может сыграть негативную роль для данных пород. Потенциальная утрата породных качеств, таких как крайне широкая адаптируемость к климатическим условиям и местной кормовой базе, сведет на нет пока еще экономическую целесообразность разведения данных аборигенных пород [30]. В то же время настоящее исследование показало, что наиболее изолированные популяции, в частности козы котловины Дархат, имеют наибольшую степень генетической автономности, при этом отличаясь наибольшей выносливостью и наиболее широким диапазоном физиологической адаптивности. Таким образом, не только жители Монголии и Тывы, но научное и мировое сообщество в целом должно быть заинтересовано в сохранении генофонда аборигенных коз, в изучении их физиологии и адаптивности. С социокультурной точки зрения сохранение биоразнообразия аборигенных пород коз – почти настолько же важная задача, как и сохранение находящихся под угрозой исчезновения малых народов Дархатской долины. Без пуха аратских коз в условиях типичной резко континентальной зимы с температурами до -45 – -50°C выживать будет значительно сложнее.

Полученные в настоящем исследовании данные о низкой дифференциации и высоком уровне генетического разнообразия на основе анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальной ДНК и гена *SRY* могут привлечь внимание к проблеме генетической сохранности аборигенных пород и быть полезны при составлении программ сохранения местных пород коз Саяно-Алтайского региона.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ (проект № 19-76-20061).

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. *Zonaed Siddiki A., Miah G., Islam M.S. et al.* Goat genomic resources: The search for genes associated with its economic traits // Intern. J. Genomics. 2020. 5940205. <https://doi.org/10.1155/2020/5940205>
2. *Amills M., Capote J., Tosser-Klopp G.* Goat domestication and breeding: A jigsaw of historical, biological and molecular data with missing pieces // Animal Genet. 2017. V. 48. № 6. P. 631–644. <https://doi.org/10.1111/age.12598>
3. *Zheng Z., Wang X., Li M. et al.* The origin of domestication genes in goats // Sci. Advances. 2020. V. 6. № 21.

- eaaz5216.
<https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz5216>
4. *Simpson H.V., Umair S., Hoang V.C., Savoian M.S.* Hist-chemical study of the effects on abomasal mucins of *Haemonchus contortus* or *Teladorsagia circumcincta* infection in lambs // *Veterinary Parasitol.* 2016. V. 226. P. 210–221.
<https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2016.06.026>
 5. The second report on the state of the world's animal genetic resources for food and agriculture / Eds Scherf B.D., Pilling D. FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture Assessments. Rome. 2015.
 6. *Ganbold O., Lee S.H., Paek W.K. et al.* Mitochondrial DNA variation and phylogeography of native Mongolian goats // *Asian-Australas J. Anim. Sci.* 2020. V. 33. № 6. P. 902–912.
<https://doi.org/10.5713/ajas.19.0396>
 7. *Waki A., Sasazaki S., Kobayashi E., Mannen H.* Paternal phylogeography and genetic diversity of East Asian goats // *Anim. Genet.* 2015. V. 46. № 3. P. 337–339.
<https://doi.org/10.1111/age.12293>
 8. *Tabata R., Kawaguchi F., Sasazaki S. et al.* The Eurasian steppe is an important goat propagation route: A phylogeographic analysis using mitochondrial DNA and Y-chromosome sequences of Kazakhstani goats // *Anim. Sci. J.* 2018. V. 90. P. 317–322.
<https://doi.org/10.1111/asj.13144>
 9. *Kalinowski S.T., Wagner A.P., Taper M.L.* ML-Relate: A computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship // *Mol. Ecol. Notes.* 2006. V. 6. P. 576–579.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01256.x>
 10. *Luikart G., Gielly L., Excoffier L. et al.* Multiple maternal origins and weak phylogeographic structure in domestic goats // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2001. V. 98. № 10. P. 5927–5932.
<https://doi.org/10.1073/pnas.091591198>
 11. *Al-Araimi N.A., Gaafar O.M., Costa V. et al.* Genetic origin of goat populations in Oman revealed by mitochondrial DNA analysis // *PLoS One.* 2017. V. 12. № 12.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190235>
 12. *Vidal O., Drögemüller C., Obexer-Ruff G. et al.* Differential distribution of Y-chromosome haplotypes in Swiss and Southern European goat breeds // *Sci. Rep.* 2017. V. 7. № 1. P. 16161.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-15593-1>
 13. *Chao K.H., Barton K., Lanfear R.* SangeranalyseR: simple and interactive analysis of Sanger sequencing data in R // *bioRxiv.* 2020.
 14. *Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M.* Unipro UGENE: A unified bioinformatics toolkit // *Bioinformatics.* 2012. V. 28. № 8. P. 1166–1167.
 15. *Kumar S., Tamura K., Nei M.* MEGA: Molecular evolutionary genetics analysis software for microcomputers // *Bioinformatics.* 1994. V. 10. № 2. P. 189–191.
 16. *Excoffier L., Laval G., Schneider S.* Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis // *Evol. Bioinformatics.* 2005. V. 1. P. 47–50.
 17. *Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C. et al.* DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets // *Mol. Biol. Evol.* 2017. V. 34. № 12. P. 3299–3302.
 18. *Huelsenbeck J.P., Ronquist F.* MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // *Bioinformatics.* 2001. V. 17. № 8. P. 754–755.
 19. *Lanfear R., Frandsen P.B., Wright A.M. et al.* PartitionFinder 2: New methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses // *Mol. Biol. Evol.* 2017. V. 34. № 3. P. 772–773.
 20. *Leigh J.W., Bryant D.* POPART: full-feature software for haplotype network construction // *Methods Ecol. Evol.* 2015. V. 6. № 9. P. 1110–1116.
 21. *Bandelt H.J., Forster P., Röhl A.* Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. № 1. P. 37–48.
 22. *Deniskova T., Bakoev N., Dotsev A. et al.* Maternal origins and haplotype diversity of seven russian goat populations based on the D-loop sequence variability // *Animals (Basel).* 2020. V. 10. № 9. P. 1603.
<https://doi.org/10.3390/ani10091603>
 23. *Cañón J., García D., García-Atance M.A. et al.* ECONOGENE Consortium. Geographical partitioning of goat diversity in Europe and the Middle East // *Anim. Genet.* 2006. V. 37. № 4. P. 327–334.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2006.01461.x>
 24. *Pereira F., Queirós S., Gusmão L. et al.* Tracing the history of goat pastoralism: New clues from mitochondrial and Y chromosome DNA in North Africa // *Mol. Biol. Evol.* 2009. V. 26. № 12. P. 2765–2773.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msp20>
 25. *Бекетов С.В., Пискунов А.К., Воронкова В.Н. и др.* Генетическое разнообразие и филогения пушковых коз Центральной и Средней Азии // *Генетика.* 2021. Т. 57. № 7. С. 810–819.
 26. *Takahashi H., Nyamsamba D., Mandakh B. et al.* Genetic structure of Mongolian goat populations using microsatellite loci analysis // *Asian-Aust. J. Anim. Sci.* 2008. V. 21. № 7. P. 947–953.
 27. *Столбовский Ю.А., Цендсүрэн Ц., Кол Н.В. и др.* Генотипы домашних животных Монголии. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2013. 278 с.
 28. <https://trendeconomy.com/data/h2/Mongolia/0104>
 29. *Nandintsetseg B., Shinoda M., Du C., Munkhjargal E.* Cold-season disasters on the Eurasian steppes: Climate-driven or man-made // *Sci. Rep.* 2018. V. 8. № 1. P. 14769.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-33046-1>
 30. *Энхтувшин Б., Курас Л.В., Цыбенков Б.Д.* Традиционное скотоводство монгольских кочевников в условиях глобализации // *Вестник Бурятского науч. центра Сиб. отд. РАН.* 2013. № 4. С. 208–223.

Haplotype Diversity of Mongolian and Tuvan Goatbreeds (*Capra hircus*) Based on mtDNA and Y-Chromosome Polymorphism

V. N. Voronkova^{a,*}, A. K. Piskunov^a, E. A. Nikolaeva^a,
M. T. Semina^a, E. A. Konorov^{a,b}, and Yu. A. Stolpovsky^a

^aVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

^bGorbatov Federal Scientific Center for Food Systems, Russian Academy of Sciences, Moscow, 109316 Russia

*e-mail: valery.voronkova@gmail.com

For the first time, a comparative study of haplotype and nucleotide diversity, genetic differentiation, and phylogeny of Tuvan woolly (two populations, $n = 34$) and Mongolian cashmere goats (five populations, $n = 94$) was carried out on the basis of polymorphisms of the hypervariable region of the mtDNA D-loop and the SRY gene. An intrabreed, interpopulation analysis was carried out, including in comparison with the reference sequences of goats of other breeds. A high level of genetic diversity of the studied samples was revealed. The assessment of molecular variance showed that the main contribution to the genetic diversity of the studied breeds is made by intrapopulation diversity (98.84%) and only 1% is due to interbreed differences. The most common among Mongolian and Tuvan goats was haplogroup A of mtDNA; individuals belonging to haplogroups C and F were also found; other haplogroups (B, D, and G) were not found in these samples. Most of the males of the Mongolian breed, based on the SRY gene polymorphism, had haplotypes Y1A (66.7%) and Y2A (25%); in the populations of Altai Ulaan and three beauties, individuals with a rare haplotype Y2B (8.3%) were identified. All studied males of the Tuvan breed of goats belonged to the Y2A haplotype.

Keywords: goat, *Capra hircus*, genetic diversity, D-loop, Tuva, Mongolia, breed, SRY, mtDNA.