

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова
Российской академии наук

На правах рукописи

СОЛОШЕНКОВА ЭЛИНА АЛЕКСАНДРОВНА

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОРОД ЛОШАДЕЙ И ИДЕНТИФИКАЦИЯ
ПОРОДНОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ
(С ПРИМЕНЕНИЕМ АЛГОРИТМОВ МАШИННОГО ОБУЧЕНИЯ)

Специальность 1.5.7 – Генетика

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Воронкова Валерия Николаевна

Москва, 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	13
1.1 Общая характеристика лошади <i>Equus caballus</i>	13
1.2 Доместикация вида.....	16
1.3 Заводские породы лошадей	20
1.4 Аборигенные породы лошадей	36
1.5 Одичавшие лошади острова Водный.....	39
1.6 Сравнительный анализ методов генотипирования и идентификации в коневодстве	41
1.6.1 Проблема идентификации и паспортизации в современном коневодстве.....	41
1.6.2 Исторические подходы: от иммуногенетики до первых ДНК-маркеров	42
1.6.3 Микросателлитные маркеры (STR).....	44
1.6.4 Митохондриальная и Y-хромосомная ДНК	46
1.6.5 SNP-маркеры	49
1.7 Машинное обучение.....	53
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	60
2.1 Характеристика исследуемых выборок.....	60
2.2 Выделение ДНК.....	65
2.3 Фрагментный анализ	66
2.4 Расчет популяционно-генетических параметров	68
2.5 Обучение модели машинного обучения.....	70
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	73
3.1 Генетическая структура лошадей заводских, аборигенных пород и одичавших лошадей. 73	
3.1.1 Аллельное разнообразие используемых локусов	73
3.1.2 Генетическая структура заводских лошадей России и вторично одичавших лошадей 74	
3.1.3 Генетическая структура локальных пород лошадей	93
3.2 Дифференциация пород лошадей России и Европы.....	103
3.3 Машинное обучение.....	111
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	121
ВЫВОДЫ.....	123
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	124
Приложения	145
Приложение А.....	145
Приложение Б	156
Приложение В.....	157

Приложение Г	158
Приложение Д.....	164
Приложение Е	166
Приложение Ж.....	167
Приложение И.....	171

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Заводские породы лошадей, сформировавшиеся на территории России, являются национальным достоянием и сохраняют высокую востребованность в профессиональном и любительском спорте. На территории России выведены такие заводские породы, как донская, буденновская, русская рысистая, орловская рысистая, тяжеловозные породы (русская, советская и владимирская), терская, русская верховая. Тем не менее в настоящее время остро стоит проблема сохранения их поголовья и генетического разнообразия внутри пород. Данная ситуация обусловлена снижением спроса на использование лошадей в качестве тягловой силы, а также высокими стандартами современной спортивной индустрии. Основные потребители в данном сегменте ориентированы преимущественно на приобретение лошадей европейской селекции, обладающих необходимыми рабочими качествами. Только за 2020 и 2021 год в Россию были ввезены: 221 лошадь из Германии, 168 – из Нидерландов, 56 и 55 из Франции и Бельгии соответственно. На начало 2024 года в Российской Федерации существуют 220 племенных коневодческих предприятий: 4 заводские конюшни, 22 селекционных центра, 9 генофондных хозяйств и 185 хозяйствующих субъектов, занимающихся разведением лошадей (Политова, Басалаева, 2025). Тем не менее, в 2022 году зарегистрировано 178 кобыл советской тяжеловозной породы, 200 – русской верховой породы, 565 – ахалтекинской, 211 – донской, 291 – русской тяжеловозной. В сравнении с данными 2009-2010 годов (Калашников, 2011), выявлено увеличение численности поголовья только для орловской рысистой породы. Также отмечается, что большинство хозяйств не получает статуса племенного предприятия, что исключает их лошадей из контроля племенной службы.

На территории РФ сохранилось 15 аборигенных пород лошадей, которые формировались под воздействием жестких средовых условий и обладают высоким адаптивным потенциалом. Многие из них причисляются к малочисленным породам с маточным поголовьем, не превышающим пятисот кобыл.

Микросателлитный анализ, широко используемый в настоящее время в коневодстве, является обязательным для контроля достоверности происхождения лошадей чистокровной верховой и арабской пород. Он позволяет оценить генетическую изменчивость на молекулярном уровне: внутри- и межпородные генетические связи, гетерозиготность, уникальные аллели, встречающиеся только в конкретной породе или популяции.

На основании данных микросателлитного анализа рассчитывается совокупность показателей, традиционно используемых в популяционной генетике для количественной оценки степени генетического благополучия и сохранности породного генофонда. Наибольшее распространение при интерпретации таких данных получили методы кластеризации UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) и neighbor-joining, а также программный комплекс STRUCTURE, позволяющий с использованием байесовского подхода и марковских цепей Монте-Карло анализировать популяционную структуру и степень генетического смешения. Постоянный рост объёмов генетической информации в животноводстве обуславливает необходимость дальнейшего совершенствования и внедрения более сложных математических и вычислительных методов анализа.

В настоящее время активно развиваются подходы с использованием искусственного интеллекта и методы машинного обучения, которые внедряются в различные отрасли народного хозяйства и науку. В данном исследовании впервые для идентификации породной принадлежности обширного массива уникальных аборигенных и заводских пород лошадей российской селекции (а также изолированной популяции острова Водный) был адаптирован и успешно апробирован алгоритм градиентного бустинга (CatBoost), продемонстрировавший точность классификации (Accuracy) на уровне 0,94 в условиях сложной мультиклассовой структуры и частичного перекрытия предковых генофондов.

Цель работы: оценка уровня генетического разнообразия и выявление генетических связей российских пород лошадей, разработка подходов для идентификации их породной принадлежности методами машинного обучения.

Задачи исследования:

1. Провести оценку генетического разнообразия аборигенных и заводских пород лошадей России с использованием панели из 17 микросателлитных локусов.
2. Выполнить сравнительный анализ популяционно-генетических параметров лошадей российской селекции с генофондами европейских пород лошадей для определения их положения в мировом породном разнообразии.
3. Выявить генетические связи между исследуемыми породами лошадей на основе кластерного и популяционно-генетического анализа и сопоставить их с данными об истории происхождения и селекционного формирования пород.
4. Разработать и апробировать классификационную модель на основе алгоритма градиентного бустинга для идентификации породной принадлежности индивидов по их микросателлитным генотипам. Оценить точность разработанной модели и проанализировать характер ее классификационных ошибок, интерпретируя их в контексте исторического смешения и родства пород.

Научная новизна

Впервые проведен сравнительный анализ генетического разнообразия заводских и аборигенных пород лошадей России в сравнении с мировыми генофондами. Выявлена генетическая общность для группы аборигенных пород лошадей, сформированных на территории России, что подтверждается их объединением в единый кластер при анализе популяционной структуры. Впервые на основе данных микросателлитных маркеров проведен кластерный анализ для одичавших лошадей острова Водный. Проанализирована возможность формирования данной популяции на основе донской и буденновской пород. Впервые проведен сравнительный анализ генофондов русской верховой и терской

пород лошадей. Выявлена их совместная кластеризация, что говорит о влиянии их общего происхождения на современную структуру пород. Впервые в России применен метод машинного обучения в генетике животных для идентификации породной принадлежности лошадей. Получены высокие показатели успешности обучения модели.

Теоретическая и практическая значимость работы

Данная работа посвящена исследованию генетической структуры заводских, а также аборигенных пород лошадей российской селекции. Полученные результаты анализа генетического разнообразия позволяют оценить благополучие генофондов современных пород лошадей, что необходимо в условиях небольшой численности поголовья и интенсивности проводимых селекционных программ.

Включение в выборки лошадей пород зарубежной селекции позволяет провести сравнительный анализ и оценить влияние пород, используемых в улучшении как заводских, так и аборигенных лошадей России. Охарактеризованы как заводские, так и аборигенные породы, а также одичавшие лошади острова Водный, вопрос происхождения которых остается актуальным в настоящее время. Полученные данные генетического анализа позволили установить происхождение этой популяции от донской и буденновской пород, что подтверждается анализом главных компонент и UPGMA дендрограммой. Результаты исследований могут быть внедрены в программы сохранения этой группы лошадей.

Внедрение в генетику животных методов машинного обучения актуально как с фундаментальной, так и с практической точки зрения. Построение матрицы ошибок, а также диаграммы вероятности отнесения каждого образца к одной из выборок, позволяет как оценить породную принадлежность, так и выдвинуть предположение о наличии межпородной гибридизации.

Положения, выносимые на защиту:

1. Выявленная генетическая структура пород лошадей отражает историю их формирования.

2. Аборигенные породы лошадей характеризуются более высоким генетическим разнообразием при сравнении с заводскими.
3. Генетический вклад породы-основателя остаётся чётко идентифицируемым даже при длительной дивергенции селекционных программ.
4. На примере единственной в России одичавшей популяции лошадей острова Водный продемонстрирована возможность выявления пород, внесших наибольший вклад в формирование популяции.
5. Использование машинного обучения методом градиентного бустинга в идентификации породной принадлежности заводских пород лошадей позволяет получать данные о породной принадлежности лошади с высокой долей вероятности.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность результатов обеспечена использованием современных молекулярно-генетических, биоинформатических и математико-статистических методов обработки данных.

Основные результаты диссертационного исследования были представлены на Научной конференции с международным участием «Генетические процессы в популяциях», посвященной 50-летию юбилею лаборатории популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен РАН и 85-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова (Москва, 2022); IV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Аборигенные породы лошадей – национальное достояние России» (Архангельск, 2022); Международной научной конференции молодых учёных и специалистов, посвящённой 180-летию со дня рождения К.А. Тимирязева (Москва, 2023); V Международной научно-практической конференции «Сохранение генетических ресурсов местных пород лошадей: итоги, проблемы, перспективы» (Рязань, 2024). По материалам работы опубликовано 13 печатных работ, в том числе 7 – в рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК, 1 – в прочих рецензируемых научных журналах, 5 – в материалах международных конференций.

Список опубликованных работ по теме диссертации:

Список публикаций по теме диссертации (из перечня рекомендуемых ВАК):

1. Солошенко А.Д., **Солошенко Э.А.**, Семина М.Т., Спасская Н.Н., Воронкова В.Н., Столповский Ю.А. Искусственный интеллект и классические методы в генетике и селекции животных // Генетика. – 2024. – Т. 60. № 7. – С. 3-16. – DOI 10.31857/S0016675824070017.
2. Spasskaya N. N., Voronkova V.N., Letarov A.V., Ermilina Y.A., **Nikolaeva E. A.**, Konorov E.A., Stolpovsky Yu.A., Naidenko S.V. Features of reproduction in an isolated island population of the feral horses of the Lake Manych-Gudilo (Rostov Region, Russia) // Applied Animal Behaviour Science. – 2022. – V. 254. – P. 105712.
3. Воронкова В.Н., **Солошенко Э.А.**, Столповский Ю.А., Спасская Н.Н. Островная популяция одичавших лошадей: происхождение и генетическое разнообразие // Генетика. – 2025. – Т. 61. – № 9. – С. 86-95.
4. Воронкова В.Н., **Николаева Э.А.**, Пискунов А.К., Бабаян О.В., Takasu M., Tozaki T., Свищева Г.Р., Столповский Ю.А. Оценка генетического разнообразия и структуры автохтонных пород лошадей России и Монголии с использованием ядерных и митохондриальных ДНК-маркеров // Генетика. – 2022. – Т. 58. – № 8. – С. 902.
5. **Николаева Э.А.**, Воронкова В.Н., Политова М.А., Рябова Е.В., Демин А.В., Столповский Ю.А. Генетическая структура русской верховой породы лошадей // Генетика. – 2023. – Т. 59. – № 9. – С. 1048-1058.
6. **Солошенко Э.А.**, Солошенко А.Д., Воронкова В.Н., Столповский Ю.А. Анализ распределения внутривидовых генетических дистанций на основе IBS-метода среди пород лошадей (*Equus caballus*) российской селекции // Генетика. – 2026. – Т. 62. – № 1. – С. 57-73. – DOI 10.7868/S3034510326010043.
7. **Солошенко Э. А.**, Тодошев А.П., Онохов А.А., Солошенко А.Д., Братчикова Т.А., Воронкова В.Н., Ынтаев В.И., Столповский Ю.А. Анализ генофонда алтайской и новоалтайской пород лошадей Республики Алтай // Генетика. – 2026. – Т. 62. – № 5. – С. 74-87.

Список прочих публикаций по теме диссертации:

1. **Солошенкова Э.А.,** Воронкова В.Н., Столповский Ю.А., Солошенков А.Д. Структура популяций аборигенных лошадей России на основе микросателлитных маркеров // Коневодство и конный спорт 2025. № 1. С. 13-15.

Тезисы докладов:

1. **Николаева Э.А.** Особенности формирования генетической структуры заводских, аборигенных пород и вторично одичавших лошадей России // Сборник трудов Международной научной конференции молодых учёных и специалистов, посвящённой 180-летию со дня рождения К.А. Тимирязева. - Москва: Российский государственный аграрный университет - МСХА им. К.А. Тимирязева, 2023. – С. 277-281.

2. **Николаева Э. А.,** Столповский Ю. А., Спасская Н.Н., Семина М.Т., Воронкова В.Н. Полиморфизм популяций аборигенных лошадей по микросателлитным маркерам // Сборник научных трудов IV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Аборигенные породы лошадей - национальное достояние России (Национальный парк "Кенозерский", д. Морщихинская, Каргопольский район), Архангельская обл, 2022. – С. 178.

3. **Николаева Э. А.,** Спасская Н.Н., Столповский Ю.А., Воронкова В.Н. Структура популяций заводских и вторично одичавших лошадей // Материалы Научной конференции с международным участием «Генетические процессы в популяциях», посвященной 50-летию юбилею лаборатории популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен РАН и 85-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова (11–14 октября 2022 г., Москва). Москва: Ваш формат, 2022. – С. 45-45.

4. **Николаева Э.А.** Цыганок И.Б., Столповский Ю.А., Воронкова В.Н. Генетическая структура заводских пород и вторично одичавших лошадей. // Материалы международной научно-практической конференции «Генетика, селекция, биотехнология: интеграция науки и практики в животноводстве» (01–03 декабря 2021 года, Пушкин). Пушкин: Всероссийский научно-исследовательский

институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных РАСХН, 2021. – С. 114-115.

5. Солошенкова Э. А., Солошенко А.Д., Воронкова В. Н. Использование методов машинного обучения в идентификации породной принадлежности лошадей // Сборник тезисов Международного конгресса "VIII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 300-летию российской науки и высшей школы" (Санкт-Петербург, 2024). Санкт-Петербург, ООО Издательский дом "Петрополис". - 2024. – С. 758

Фамилия была изменена с Николаевой на Солошенкову 25.11.2023.

Структура и объем диссертации

Диссертационная работа изложена на 172 страницах, содержит 16 таблиц, 47 рисунков и состоит из следующих глав: введение, обзор литературы, материалы и методы, результаты и обсуждение, заключение, выводы, список литературы и приложения. Список литературы включает 199 источников, из них 106 на иностранном языке.

Декларация личного участия автора

Диссертация написана автором лично с использованием собственных результатов. Концепция работы и идея применения машинного обучения в идентификации породной принадлежности сформулированы автором самостоятельно. Обсуждение, основные положения и выводы диссертации сформулированы лично автором под руководством В.Н. Воронковой. Соискатель самостоятельно выполнил все этапы лабораторных работ, связанные со сбором образцов, выделением ДНК из биологического материала. Биоинформатическая обработка данных проводилась самостоятельно под руководством Г. Р. Свищевой. Автором лично произведены расчеты популяционно-генетических показателей. Обучение моделей проводилось под руководством А. Д. Солошенкова. Все

публикации по теме диссертации подготовлены при непосредственном участии автора.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность В. Н. Воронковой, научному руководителю, за помощь и поддержку; А. Д. Солошенкоу за рецензирование исходного кода и обсуждение методов машинного обучения, а также помощь в сборе образцов в ходе экспедиции; Г. Р. Свищевой за консультирование и замечания по статистической обработке данных; Ю. А. Столповскому за возможность реализации работы на базе лаборатории сравнительной генетики животных; М. А. Политовой за поддержку и консультирование по селекционным процессам в породах; И. Б. Цыганок и В. А. Демину за предоставление образцов советской и русской тяжеловозных пород лошадей; Л. И. Бабаеву за предоставление образцов ахалтекинской породы лошадей; коллективу конного завода им. П.И. Мошталкова за возможность забора образцов крови донской и буденновской пород лошадей.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Общая характеристика лошади *Equus caballus*

Лошадь (*Equus caballus*) относится к классу Mammalia (млекопитающие), *Perissodactyla* (непарнокопытные), семейству *Equidae* (лошадиные), роду *Equus*. Отличается хорошо развитой сердечно-сосудистой и дыхательной системой. Объем циркулирующей крови 7–11% от общей живой массы в зависимости от породы и возраста. Частота пульса – 36—44 удара в минуту. У лошадей крайне подвижная нервная система, что позволяет быстро формировать условные рефлексы. У кобыл половой цикл составляет 20-23 дня, продолжительность жеребости – 11 месяцев (от 320 до 360 суток) (Ремизов, 1992).

Высокие скаковые качества обусловлены биомеханикой лошади, выносливостью и варьируются среди пород. Лошади обладают тремя природными аллюрами – шаг, рысь, галоп. Средняя скорость при движении рысью 20 км/ч, галопом - 55 км/ч. Рекордная скорость была зарегистрирована у кобылы Виннин Брю. На дистанции в 402,4 м она показала скорость 70,76 км/ч (Герасимов, 2004).

Как вид лошадь начала формироваться около 50 миллионов лет назад; к этому периоду относят палеонтологические находки гиракотериев (эогиппусов) (Титов, 2006).

В своем филогенезе лошадиные изначально состояли из трех подсемейств: базальные (эоценовые) – *Hyracotheriinae* (эогиппус), *Anchitheriinae* - от позднего эоцена до позднего миоцена, *Equinae* – от раннего миоцена до современности. Подсемейство *Equinae* выделялось по ряду зубных признаков, включая переход к сложному их строению (Рисунок 1).

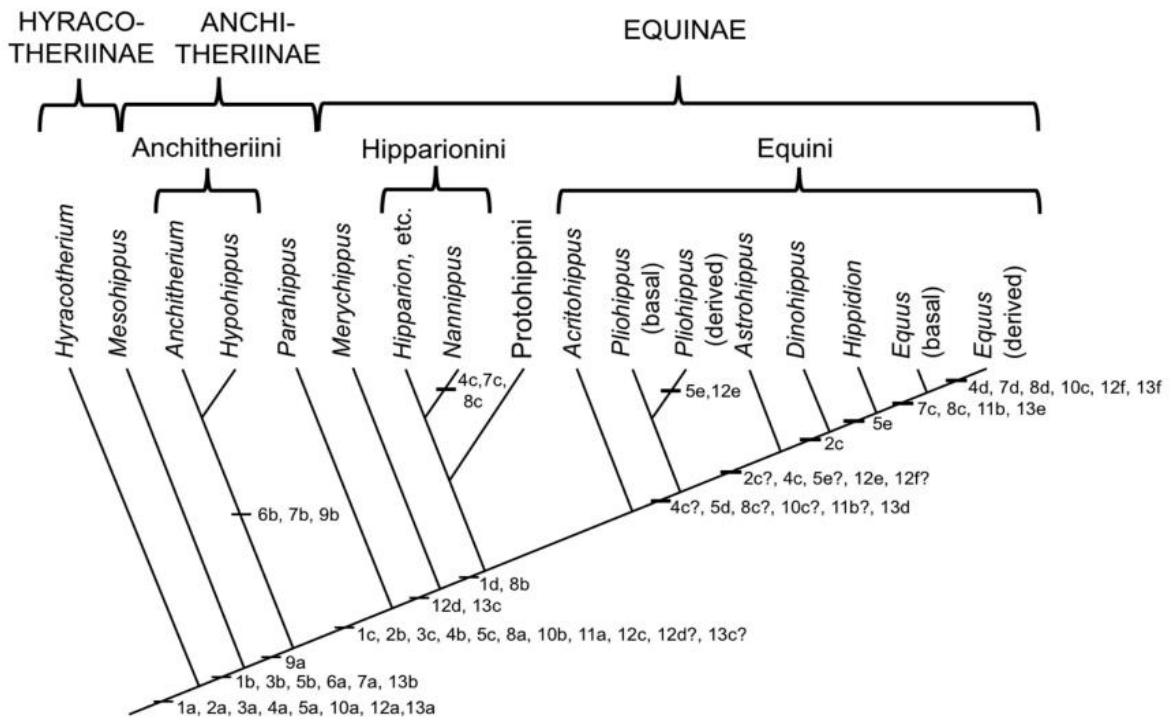


Рисунок 1 – Филогения предковых форм лошадиных на основе морфологических различий зубных рядов, предложена (Maguire, Stigall, 2009).

Около 10-12 млн лет назад в семействе лошадиных, благодаря окончательной редукции боковых пальцев, сформировались прогрессивные однопалые формы, такие как *Pliohippus* и *Astrohippus*. У представителей семейства лошадиные (*Equinae*) - *Hipparionini*, *Protohippini*, и *Equini* развились гипсодонтные зубы, а также произошла дивергенция размеров тела. Однако монодактилия развилась только у *Equini*, у производных видов рода *Pliohippus*. Монодактилия была основным анатомическим переходом стопы и следствием приспособления к повышению локомоторной активности (Janis, Bernor, 2019).

С.М. Janis et al. предполагают, что монодактилия могла быть не обязательной высшей адаптацией непарнокопытных, так как трехпалые гиппарионы также имели широкое распространение в плейстоцене. Велика вероятность случайной адаптации к засушливому климату Северной Америки для передвижения по жесткой почве степей, тогда как гиппарионы успешнее выживали во влажных лесах Старого Света (Ковалевский, Давиташвили, 1948). Расселение лошадей из лесов в степи вынудило их приспосабливаться к сосуществованию на одной территории с представителями семейства крупных хищных птиц *Phorusrhacidae*. Способность к быстрому передвижению и более крупные размеры были преимуществом для

выживания. Вместе с изменением конечностей и способов локомоции происходят и изменения позвоночника предков лошадей. Первоначально позвоночник был более подвижен. Это и иное строение конечностей влияло на способ локомоции. Предки лошадей передвигались способом, схожим с современными антилопами - скачкообразно.

Одним из многочисленных представителей лошадиных был гиппарион, имевший широкий ареал (произошло распространение вида из Америки в Европу и Азию). Выделяют большое количество видов и подвидов гиппарионов ввиду их широкого распространения и нахождения их останков. Однако разнообразие их видов может быть необоснованно преумножено из-за отсутствия данных полиморфизма популяций, из-за чего было выделено более 25 видов и подвидов лошадей (Azzaroli, 1991). Тем не менее, многие исследователи действительно выделяют сосуществование двух-трех форм лошадей в составе одного фаунистического комплекса при соблюдении условия, что эти виды не являются родственными на уровне подвидов (Калмыков, 2016). Гиппарион был тупиковой ветвью и вымер, будучи вытесненным плиогиппусом.

Плиогиппус *Pliohippus* – однапалая лошадь, возникшая в плиоцене и вытеснившая остальные предковые формы. Считается предковым видом современной лошади. Достигал в холке около 120 см, отличался заметной редукцией боковых пальцев, которые хоть и присутствовали, но уже не касались земли и не участвовали в передвижении. Потомками плиогиппусов считаются современные животные семейства лошадиных (*Equidae*), для которого сохранился один род. Род *Equus*, подразделенный на подроды, возник около 3 млн. лет назад, вероятнее всего в Северной Америке (Дружкова, 2013).

К подроду *Equus* (настоящие лошади) относят тарпана, лошадь Пржевальского и домашнюю лошадь (Пластеева, Косинцев, 2018). Существуют различные мнения о таксономическом статусе лошади Пржевальского. Согласно одной из гипотез, она является ближайшим предком современных лошадей (Нурушев, 2018). Также нет единого мнения, является ли лошадь Пржевальского самостоятельным видом, и тогда монофилитический подрод *Equus* включает два

вида *E.ferus* (вымершая дикая лошадь) и *E.przewalskii*. Соответственно, современная лошадь произошла от вымершей дикой и является ее подвидом - *E.ferus caballus*. Вторая точка зрения – существует один вид *E.ferus* и его подвиды, к которым относится вымершая дикая лошадь, современная лошадь и лошадь Пржевальского. Однако в статье 2020 года журнала Science на основе данных полногеномного секвенирования выдвинута гипотеза о происхождении лошади Пржевальского от одоместичированных древних лошадей (Boyd, 2020; Librado and Orlando, 2020) (Рисунок 2).

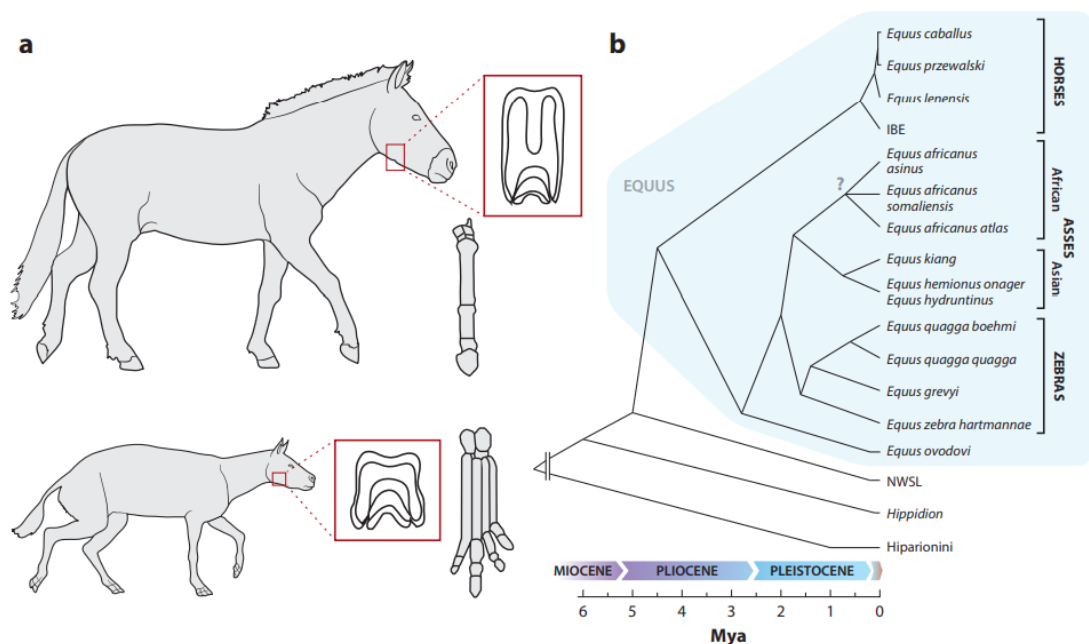


Рисунок 2 – а) Морфологические изменения лошадей в ходе эволюции б) филогенетический анализ современных и вымерших предковых форм семейства *Equinae* (Librado and Orlando, 2020).

1.2 Доместикация вида

Доместикация (одомашнивание) – это сложный процесс изменения диких животных, затрагивающий все системы организма, при длительном их содержании человеком в изоляции от их диких форм и искусственном отборе.

При доместикации происходит разрушение генных плеяд, отвечающих за выживание в естественных условиях обитания. Отбираются преимущественно те особи, которые имеют наименьшую стресс-реакцию на человека. Система стресса

в организме, отвечающая в том числе за ответ «бей-беги» состоит из нескольких органов и отделов мозга, а именно – гипоталамус-гипофиз-надпочечники (Глазко, 2018). В ходе эксперимента над лисами на базе Института цитологии и генетики было выявлено, что одоместикация сопровождается изменением в локусах, отвечающих за функциональную активность серотониновой системы (Трут, 2014).

Фенотипически это проявляется в том числе в изменении покровительственной окраски, которая необходима для выживания – у животных появляется пегость, несуществующие в природе окрасы.

Одоместикация лошади произошла около 4 тысяч лет назад, после собак, коз, крупного рогатого скота и свиней. Анализ геномов древних лошадей различных выборок из Евразии позволил установить центр их одоместикации. Все современные лошади произошли от единственной одомашненной популяции, обитавшей в степях между Днепром и Уралом. Одомашнены они были вблизи Дона и Волги (Librado, 2021).

До III тысячелетия до н.э. внутри популяций Евразии сохранялся высокий уровень разнообразия и дифференциации. Наблюдалась прямая корреляция между географическими и генетическими дистанциями. Это объясняется ограниченными миграционной активностью и генетическими потоками между популяциями.

При филогенетическом анализе выделяются несколько кластеров: I – обладает наибольшим уровнем дифференциации от остальных, к нему относятся лошади вида *Equus lenensis*, жившие на территории Сибири с позднего плейстоцена до IV тысячелетия до н.э. (синий цвет на Рисунке 3) ; II – кластер объединяет лошадей, обитавших на европейской части от Румынии до Испании с позднего плейстоцена до III тысячелетия до н.э.; III – кластер объединил лошадей, связанных с носителями ботайской культуры, древние популяции Алтая, а также лошадей Пржевальского (Gaunitz, 2018).

Возможно, именно с ботайскими лошадьми связаны первые попытки одомашнивания вида (Librado, 2021). Однако их вклад в наследственность современных популяций лошадей составляет менее 3%. По одной из гипотез лошади Пржевальского могут быть одичавшими потомками ботайских лошадей.

Однако существует и иное предположение о том, что представители данного кластера были добыты на охоте, а не одомашнены.

В IV кластер (оранжевый цвет на Рисунке 3) вошли все современные и жившие после 2000 года до н.э. лошади. Судя по всему, все лошади, вошедшие в данный кластер, были одомашненными. Опираясь на подразделенность и дифференциацию популяций и географические расстояния, авторами была определена территория доместикации лошадей (красная пунктирная линия на Рисунке 3).

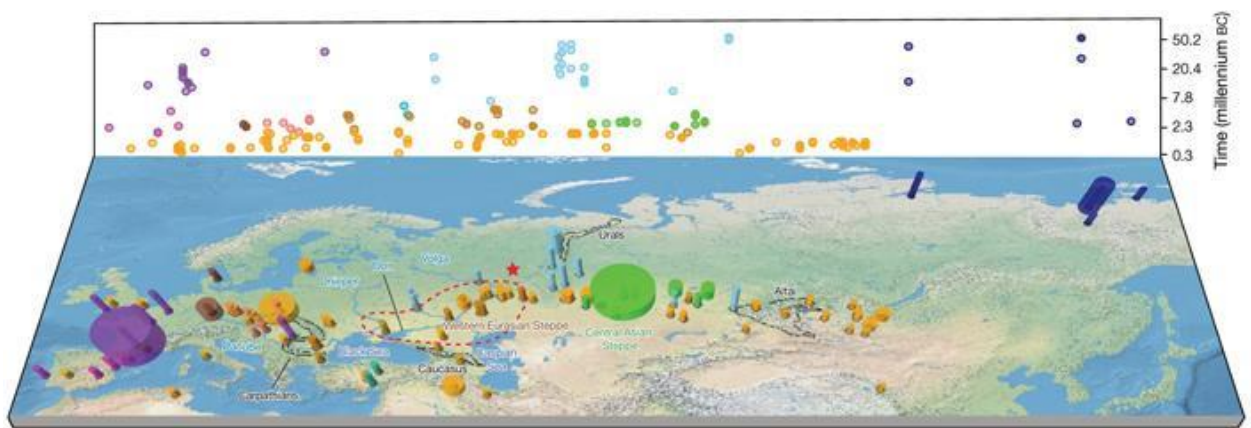


Рисунок 3 – Временное и географическое распределение исследованных группой Людовика Орландо образцов. Оранжевый цвет – современные лошади. Синий цвет - *Equus lenensis*. Зеленый цвет - древние популяции Алтая и лошади, связанные с ботайской культурой, фиолетовый цвет – кластер объединяет лошадей, обитавших на европейской части от Румынии до Испании с позднего плейстоцена до III тысячелетия до н.э. (Librado, 2021).

При сравнении геномов лошадей из кластера IV с остальными были выявлены его участки с наибольшими различиями по частотам аллелей и их наборам. Были выявлены два локуса. Первый локус – *GSDMC*. У лошадей IV кластера наблюдались изменения этой области. Известно, что мутации в этом гене среди людей приводят к заболеваниям позвоночника, таким как стеноз, хронические боли и затвердение дисков. Однако у лошадей, вероятнее всего, это привело к появлению возможности нести верховые нагрузки. Современные лошади характеризуются относительно более выпрямленной дорсальной линией туловища в области спины (от холки до крупа) по сравнению с их предковыми формами и

дикими представителями рода *Equus*. При анализе генетических дистанций выявлено, что современные лошади попадают в один кластер с древними популяциями Алтая (Рисунок 4).

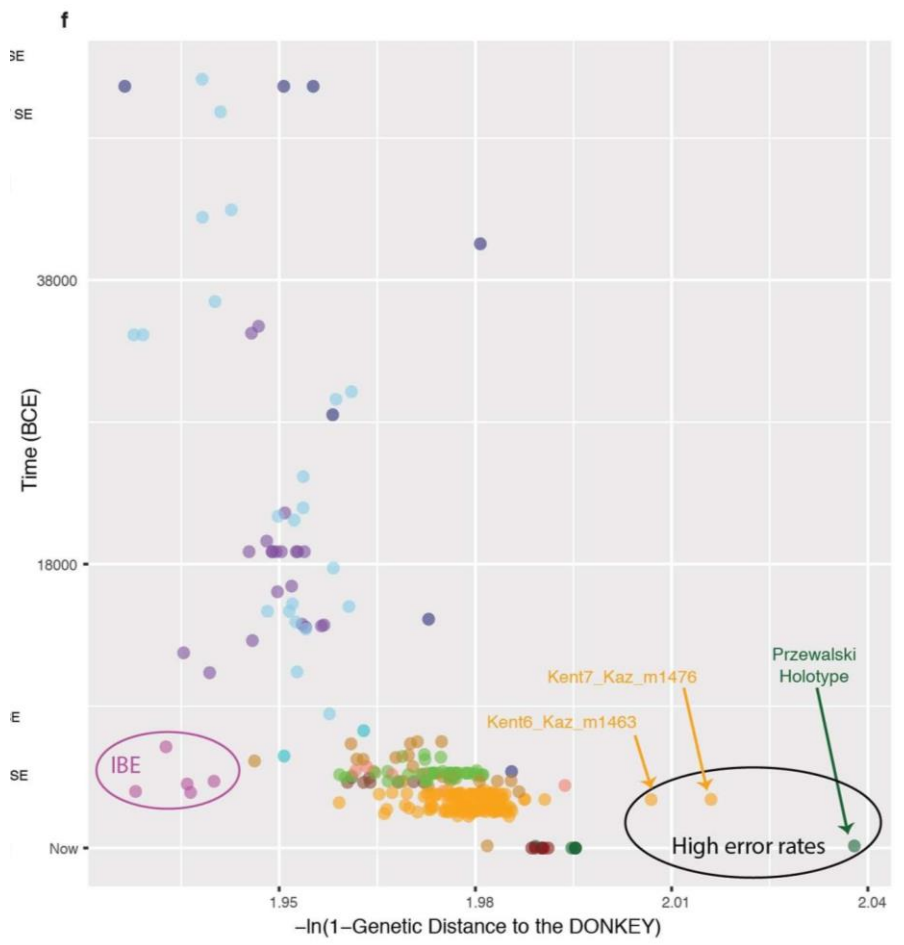


Рисунок 4 – Генетические дистанции между древними популяциями лошадей в пространстве. Оранжевый цвет – современные лошади. Синий цвет - *Equus lenensis*. Зеленый цвет - древние популяции Алтая и лошади, связанные с ботайской культурой, фиолетовый цвет – кластер объединяет лошадей, обитавших на европейской части от Румынии до Испании с позднего плейстоцена до III тысячелетия до н.э. (Librado, 2021).

Второй локус, претерпевший изменения – *ZFPM1* отвечает за развитие серотонинэргических нейронов. Серотонинэргическая система отличается тем, что входящие в нее нейроны секретируют в качестве нейромедиатора серотонин, отвечающий за регуляцию эмоционального состояния. Возможно, люди целенаправленно отбирали более лояльных к человеку особей с низким уровнем агрессии. Также примечательно распространение среди лошадей ботайской культуры аллельного варианта *TRPM1*, ассоциированного с чубарой мастью.

1.3 Заводские породы лошадей

В результате domestikации и длительной селекции, человеком было выведено большое количество заводских пород, различающихся по морфологии, выполняемым функциям, а также по комплексам генов, сложившимся под действием как искусственного, так и естественного отбора. Кроме того, они представляют собой культурную, историко-этнографическую ценность (Моисеева, 2006).

Местные породы, созданные путем народной селекции, являются ценнейшими генетическими ресурсами благодаря высокой резистентности к ряду заболеваний и способности выживать в неблагоприятных эколого-географических условиях, в которых они формировались.

Во всем мире активно ведется каталогизация существующих заводских и местных пород. Организация FAO (Food and Agriculture Organization) ведет реестр генетического разнообразия широкого спектра domestikцированных животных. На 2021 год зафиксировано по мировым данным более 180 пород лошадей (Рисунок 5).

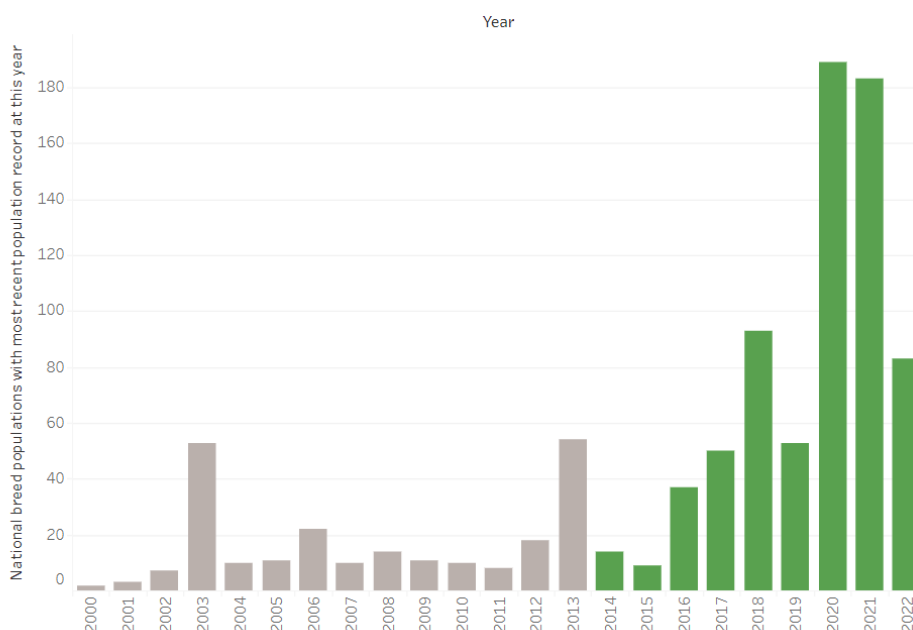


Рисунок 5 – Количество пород по данным FAO с 2000 по 2022 год. По горизонтали отмечены года, по вертикали – количество пород.

Для пород лошадей существует классификация, разработанная ВНИИ коневодства, согласно которой подразделяют 3 группы:

1 группа – заводские породы лошадей, обладающие высокой работоспособностью, выведенные в созданных человеком средовых условиях. Это наиболее специализированные породы, разделенные по признаку своей специализации также на 4 типа: тяжелоупряжные, упряжные, верхово-упряжные, верховые.

2 группа лошадей включает в себя заводские породы, выведенные в условиях наиболее близких к естественным, на которых влиял как отбор человеком, так и естественный отбор. Их специализация ниже, чем у 1-й группы лошадей, в связи с чем их подразделяют на зональные группы: степные, горные, южных пустынь (ахалтекинская, донская, берберийская).

3 группа – местные породы, которые формировались под воздействием факторов среды. Это наиболее устойчивая к жестким экологическим условиям группа лошадей.

Коневодство как отрасль возникло около 4000 лет до н.э. в странах Европы и Азии, затем распространилось в Америку и Африку. Изначально лошади использовались для получения пищевой продукции, при ведении войн и как выючные животные. Постепенно стали выводиться породы лошадей, которые становились более специализированы под тот или иной вид ресурса, необходимый человеку. В Средней Азии и государствах, связанных с ней, были распространены древние породы – древнеперсидская и парфянская, давшие начало современным породам лошадей.

К первым современным заводским породам лошадей относят ахалтекинскую, берберийскую и арабскую. Исследование Y-хромосомы показало, что большинство пород произошли от арабских и восточных лошадей. Также доказано, что уже тогда вследствие селекции была потеряна часть пула аллелей (Wallner B. et al., 2017).

Селекционная работа, проводимая среди арабских лошадей на дальнем Востоке, не регистрировалась, передавалась в устной форме и изначально велась по семействам. Первая племенная книга (студбук) была зарегистрирована при

работе с чистокровными верховыми лошадьми в 1793 году и являлась закрытой (к внесению в последующие тома допускались только прямые потомки от лошадей из первого тома). В племенных книгах находится информация о родословной, масти, основных промерах особи.

Стоит учитывать, что генетические связи между породами лошадей сложны ввиду их исторического развития. Так, чистокровные породы имеют закрытые студбуки, и в работе отсутствует межпородная гибридизация. Ниже будут описаны качества трех чистокровных пород лошадей, которые часто используются для улучшения многих заводских пород, как в России, так и в Европе.

Арабская порода - главными чертами арабской лошади, сохранившимися с древних времен, являются невысокий рост (около 150-155 см), сухой тип телосложения, небольшая голова с щучьим профилем, лебединая шея и высоко посаженный хвост. Масть у лошадей преимущественно серая, часто встречается также рыжая и гнедая. Редко можно увидеть вороную масть.

Существует множество версий относительно возникновения арабской породы лошадей, некоторые из которых соотносят с временами правления царя Соломона. Наиболее достоверными датами формирования первых арабских лошадей можно считать IV—VII века нашей эры.

Исторически развитие коневодства было связано с периодами частых войн, когда требовались лошади высокого качества для нужд кавалерии. Изначально арабские лошади выводились как боевые, выносливые и устойчивые к засушливому климату. Современные популяции арабской лошади сформировались около 200 лет назад с появлением первых официальных студбуков арабской лошади в Польше, Германии, Венгрии и позднее в Англии и США. Благодаря высокому качеству лошадей, они были импортированы с востока по всему миру уже в XIX веке и внесли свой вклад в большое число современных пород лошадей.

Родоначальники линий арабских лошадей относились к разным типам и были завезены из разных стран, что позволило получить широкое разнообразие внутри породы (Głazewska 2010).

В России разведение арабской породы приурочено к созданию конного завода Сергеем Александровичем Строгановым в Минеральных Водах, так как не приспособленные к низкому температурному режиму лошади быстро погибали в других регионах страны (Стойлов, Овчинников, 2019).

В настоящее время распространены несколько внутрипородных типов: кохейлан, сиглави, хадбан, а также кохейлан-сиглави. Кохейлан – отличаются массивностью, крепкой конституцией. Хорошо зарекомендовали себя, как лошади для пробегов и скачек. Внутри типа преобладают гнедая и рыжая масти. Сиглави – преимущественно серые, сухой конституции, распространены в шоу и выставках.

Кохейлан-сиглави — тип, который сочетает в себе массивные формы кохейлана и сухость, внешнюю привлекательность сиглави. Кроме того, лошади данного типа имеют высокий рост и повышенную работоспособность. Хадбан – самые крупные представители арабской породы, имеют наименее ярко выраженную «восточность» в породе.

В настоящее время в России арабская порода лошадей разводится на Терском конном заводе №169, на базе которого создана ассоциация заводчиков данной породы. Общая численность породы небольшая – около 400 конематок (Мамышев, Муртазалиев, 2022).

Арабские лошади используются в скачках, благодаря своей выносливости хорошо зарекомендовали себя в пробегах. Также их используют в любительском спорте, выездке и конкуре.

При анализе митохондриальной ДНК арабских лошадей было выявлено большое разнообразие гаплотипов, а также их схожесть с ахалтекинской породой лошадей. Генофонд арабской лошади отличается гетерогенностью и, предположительно, был сформирован из большого числа неблизкородственных животных (Głazewska 2010) (Рисунок 6).

Анализ по микросателлитным маркерам популяций арабских лошадей из различных географических регионов показал высокую вариабельность по числу аллелей на локус от 3 до 8,47. Причем наибольший уровень разнообразия был у сирийской популяции обозначенной «Non registred», что вероятнее всего означает

отсутствие документов, подтверждающих происхождение у этих лошадей. Однако у второй популяции из Сирии наблюдается также высокое число аллелей на локус – 6,47 (Khanshour et al, 2013).

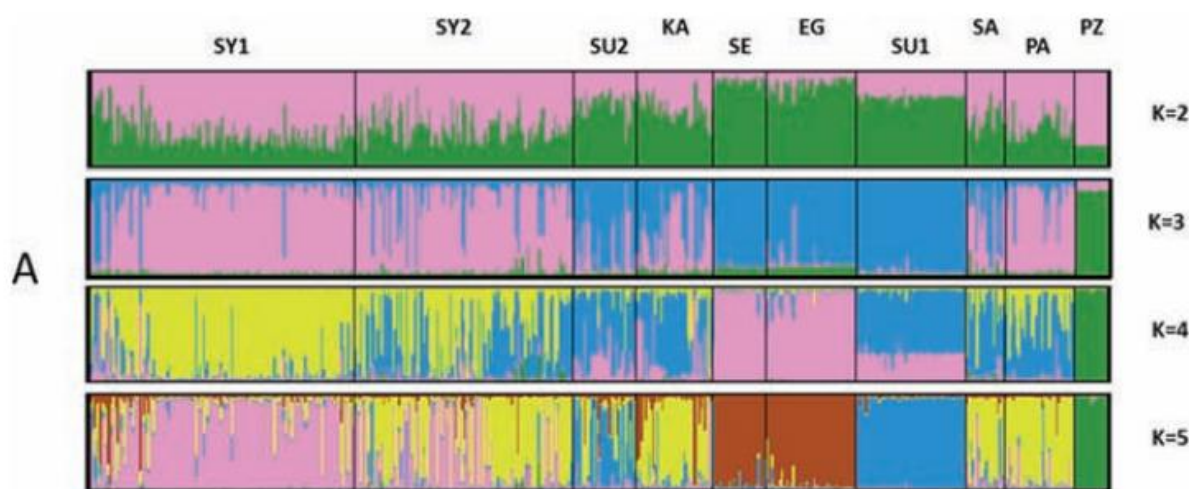


Рисунок 6 – Кластеризация популяций арабских лошадей байесовским методом в программе STRUCTURE (Khanshour et al, 2013) для различных значений $k = 2-5$.

Исследование арабских лошадей в 2020 году по SNP маркерам также показало высокий уровень разнообразия популяций, для некоторых лошадей, используемых в скаковом спорте, было идентифицировано прилитие крови чистокровной верховой породы (Cosgrove et al, 2020).

Ахалтекинская порода лошадей – чистокровная порода, которая по некоторым источникам появилась более 5000 лет назад на территории современной Туркмении. Название является производным от слов «Ахал» (название оазиса) и «теке» (туркменское племя) (Алексеева, Федорова, 2018). Распространено линейное разведение лошадей от выдающихся производителей.

Порода выводилась для войны, это безусловно повлияло на ее качества и темперамент. Ахалтекинские лошади невысокие 157-162 см в холке, обладают сухим типом конституции, удлинённым корпусом. Ахалтекинские лошади считаются первой чистокровной породой (Рябова, 2021). Голова легкая, сухая, чаще с прямым профилем, однако в линии Меле-Куша и Топорбая встречается вогнутый профиль. Круп прямой или незначительно косой. Холка длинная, резко

очерченная (Алексеева, Федорова, 2018). Шея тонкая и длинная, с высоким и средним выходом. Ахалтекинская лошадь отличается высоким разнообразием мастей, редких среди других пород: изабелловая, буланая, соловая. Лошади обладают очень мягкими аллюрами, что позволяет им эффективно двигаться по пустынной местности (Ustyantseva et al, 2019).

Туркменские лошади (современные ахалтекинские) в большом количестве поступали в конюшни допетровской Руси и использовались как производители. В 40-х годах XIX века 40% лошадей в государственных конных заводах были туркменскими и бухарскими. Она также широко использовалась в первой мировой войне. В Закаспийском крае был сформирован туркменский конный полк (Алексеева, Федорова, 2018; Ангалов и др., 2019).

Ниже представлена характеристика некоторых линий и семейств: Линия Кир Сакара – составляет 12,6 % современных производителей, 9,4 % маточного поголовья. Эти лошади обладают крепкой конституцией, имеют хорошие дистанционные данные (Ангалов и др., 2019).

Линия Каплана, выделена из линии Кир Сакара, составляет чуть более 10%. Лошади имеют хорошо выраженный тип породы, крупный рост, высокую работоспособность. Линия Скака – около 8% жеребцы производители, 10 % матки. Лошади этой линии крупные, несколько удлиненного формата, около 80% (Стефаниди, 2008). Линия Еля, на данный момент используется меньше.

Линия Араба (отец Абсента) – кобылы этой линии гнедые и буланные, около 50 % жеребцов – вороные. Лошади этой линии хорошо зарекомендовали себя в спорте. Очень интересны для верхового полукровного коневодства. Например – жеребец Аю-Даг использовался при выведении русской верховой породы, а жеребец Атом (инбридирован на Абсента) находится в Старожиловском конном заводе и используется так же в работе с русской верховой породой.

Линии Мелекуша, Посмана находятся на грани исчезновения.

Большинство конных заводов по разведению ахалтекинских лошадей находятся в Ставропольском крае и Туркменистане. Лошади обладают очень тонким шерстным покровом и сухой конституцией, что диктует условия для их

успешного разведения и содержания. Однако в настоящее время ахалтекинских лошадей успешно разводят и в европейской части России, на конном заводе «Шазль» (Владимирская область), ООО «Ахалтекинец» (Подмосковье).

СПКА ПКЗ «Ставропольский» находится рядом с предгорьями Кавказа, является уникальным заводом по разведению терской породы лошадей, однако основная специализация – ахалтекинская порода.

Среди жеребцов-производителей Ставропольского конного завода преобладают лошади линии Еля, Посмана и Гелишikli (Рисунок 7).

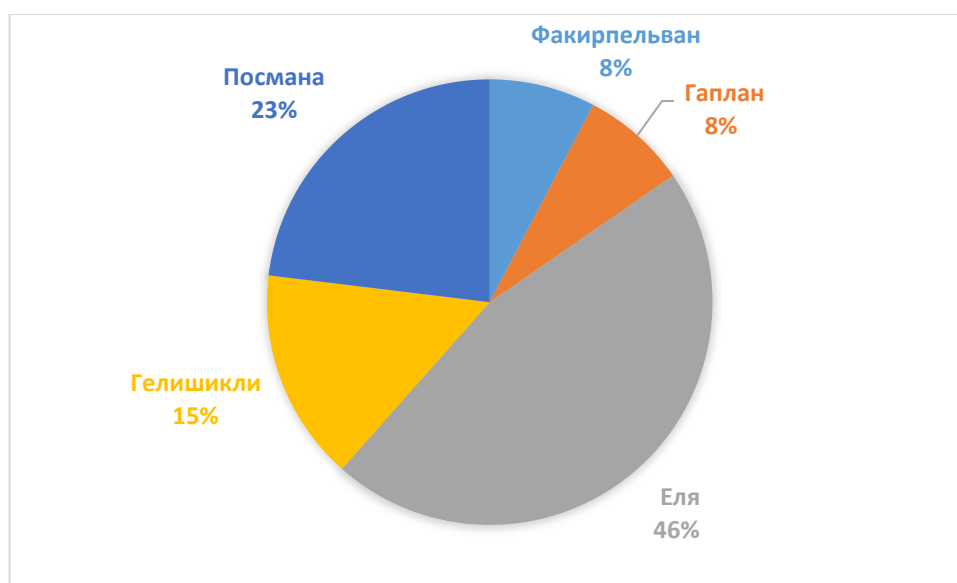


Рисунок 7 – Соотношение линий, используемых на заводе (составлена автором на основании официального сайта Ставропольского конного завода).

В настоящее время на конном заводе используется 13 жеребцов-производителей, большинство из которых относятся к линии Еля. Лошади Ставропольского конного завода обладают высокими экстерьерными качествами, так жеребец Фейсал в 2000 году получил звание чемпиона мира (Рисунок 8).



Рисунок 8 – Жеребец Фейсал. Источник: сайт Ставропольского конного завода №170.

Конный завод имени В. П. Шамборанта «Шаэль» был основан в 1991 году в предместье города Махачкалы в Дагестане. Основателями завода стали ученики и сподвижники Владимира Петровича: Бабаев Леонид Измаилович и Галимов Шарип Якубович (Бабаев Л. О заводе. URL: <http://shael-teke.ru/publications>).

В конце 1994 года конный завод был переведён во Владимирскую область в деревню Филимоново, недалеко от города Покрова, а в 1997 году окончательно осел в деревне Крюки в 25 км от Покрова.

Лошади, рожденные на конном заводе «Шаэль», хорошо зарекомендовали себя в классических видах спорта, особенно в выездке, благодаря правильным аллюрам и экстерьеру. Жеребец Адаир, ныне используемый как производитель, обладает выдающимися для выездки данными (Рисунок 9).

Ахалтекинская порода является чистокровной, что не допускает к работе с ней лошадей других пород. Однако ахалтекинская порода обладает высоким уровнем генетического разнообразия. Наблюдаемая гетерозиготность при исследовании популяций из нескольких регионов по микросателлитным локусам варьировала от 0,69 до 0,72.



Рисунок 9 – Жеребец Адаир, производитель конного завода «Шаэль». Источник: сайт конного завода «Шаэль».

Чистокровная верховая порода лошадей – самая резвая интернациональная порода лошадей. Выведена в Англии. Создание породы началось в XVII веке и велось путем скрещивания местных кобыл с восточными жеребцами, преимущественно арабской породы. Жеребцами-родоначальниками породы являются Дарлей Арабиан (Darley Arabian), Годольфин Арабиан (Godolphin Arabian) и Байерли Тёрк (Byerley Turk). В 1793 году был издан первый том племенной книги чистокровной верховой породы, этот же год считается датой основания породы.

Лошади чистокровной верховой породы крупные – 162-165 см в холке, сухой конституции, с развитой мускулатурой. Наиболее распространенные масти – вороная, гнедая, рыжая, серая.

Основное направление использования – гладкие скачки. Также порода используется при выведении новых и улучшении существующих пород лошадей. Лошади отбираются преимущественно по работоспособности (резвости) (Кононова, 2020).

В России поголовье чистокровной верховой породы насчитывает около 2000 маток. Лучшим жеребцом в истории коневодства чистокровной верховой породы в России считается жеребец Анилин, который трижды выигрывал приз Европы в Кёльне (Рисунок 10).



Рисунок 10 – Чистокровный верховой жеребец Анилин. Источник: группа «Коневодство и коннозаводство России»

Анилин был рожден на конном заводе «Восход» в СССР в 1961 году от жеребца Элемента.

Одним из выдающихся жеребцов-родоначальников породы был жеребец Эклипс, праправнук Дарлей-Арабиана, рожденный в 1764 году. Выиграл 19 из 19 забегов, в которых участвовал.

Так как в породе используется исключительно чистопородное разведение, в ней наблюдается снижение гетерозиготности при анализе по 17 микросателлитным локусам. Редкие колебания значений могут наблюдаться при импорте зарубежных производителей или маток (Храброва, Блохина, 2018).

Большинство современных пород формировалось на основе сложных скрещиваний из нескольких пород-основателей. Часто использовалась гибридизация с описанными выше чистокровными породами лошадей. Поэтому при исследовании генетики пород, важно учитывать не только географические данные об их локализации, как принято в работе с дикими видами, но и проведенные селекционные мероприятия. Наиболее распространенными породами российской селекции являются: донская, буденновская, орловская рысистая,

терская, русская верховая. На территории России созданы три тяжеловозные породы лошадей: советская тяжеловозная, русская тяжеловозная и владимирская тяжеловозная.

Донская порода лошадей – одна из наиболее самобытных заводских пород России. Отличительной чертой является рыжая с медным блеском масть. Украинские (устаревшее, черкасские) лошади были преимущественно верховыми, из них в дальнейшем сформируются две породы: донская и черноморская. Черноморская порода была получена после ликвидации Запорожской Сечи и переселения казаков в 1792 году на Кубань, где привезенные ими украинские лошади смешивались преимущественно с местными горными породами, такими как кабардинская и ногайская.

Донская порода начинает формироваться в XVIII веке, когда происходит переселение калмыков на Дон, за чем следует перевоз лошадей монгольского корня, которые становятся основой для донской породы. В первоначальный период была выведена некрупная, сухая, очень подвижная и выносливая лошадь, называвшаяся в прошлом старо-донской, которая и явилась основой донской породы. Окончательно сложился старый тип породы в бассейне реки Дона в XVIII-XIX веках путем улучшения местных лошадей восточными, полученными в качестве трофеев казаками в турецких войнах. По данным книги 1900 года «Типы и породы лошадей Российской Империи» донская лошадь была невысокой, рыжей, гнедой или караковой масти. По темпераменту схожа с чистокровной верховой породой, но значительно выносливее. Формировалась из таких пород, как татарская и кавказская (современная карачаевская). Современный тип донской породы сформировался под влиянием восточных (ахалтекинских) и чистокровных верховых лошадей. В отличие от старого типа, она стала менее вынослива, но отличалась правильным экстерьером, высоким ростом и была главным источником для пополнения кавалерии (Кондрашов, 1956; Гулькевич, 1908) (Рисунок 11).

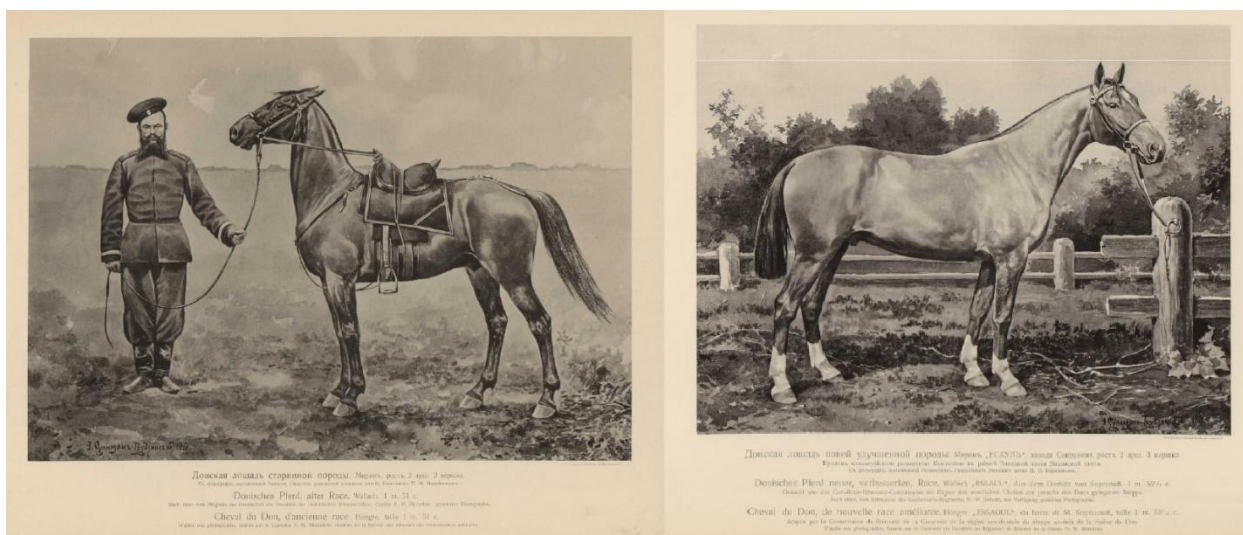


Рисунок 11 – Донская лошадь старого (слева) и нового (справа) типа. Источник: группа «Коневодство и коннозаводство России».

В настоящее время выделено несколько внутривидовых типов: восточно-массивный, восточный, восточно-карабахский и верховой.

В послевоенные годы и при формировании буденновской породы лошадей, донская лошадь в чистоте практически полностью была утрачена под прессом метизации с чистокровными верховыми жеребцами (Киборт, 2020).

Донская порода лошадей широко используется в классических видах спорта и пробегах. В исследовании 2021 года распределения донских лошадей по использованию в конном спорте, было выявлено, что 44,5 % лошадей донской породы используются в конкуре, и 42,2% в выездке (Рисунок 12).

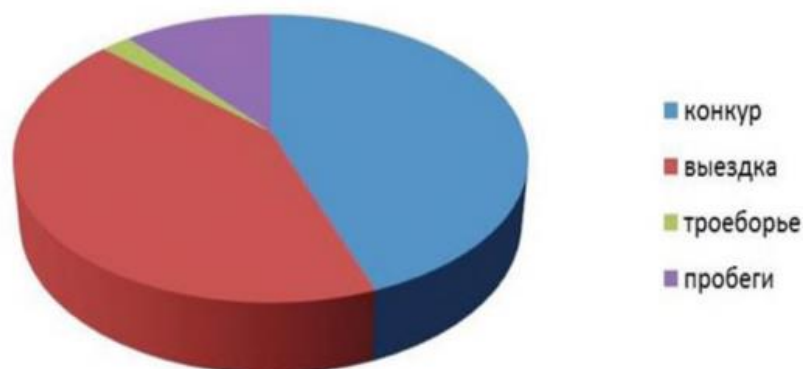


Рисунок 12 – Распределение донской породы лошадей по видам спорта. Наибольшая доля (красный цвет) приходится на выездку. По данным федерации конного спорта России.

В настоящее время количество маток донской породы не превышает 500 голов, порода находится на грани исчезновения (Рисунок 13). В 2013 году был расформирован Зимовниковский конный завод. Конные заводы, занимающиеся донской породой лошадей в настоящее время: конный завод им. Буденного, Казачий конный завод, конный завод «Донской», конный завод им. П.И. Мошалкова.

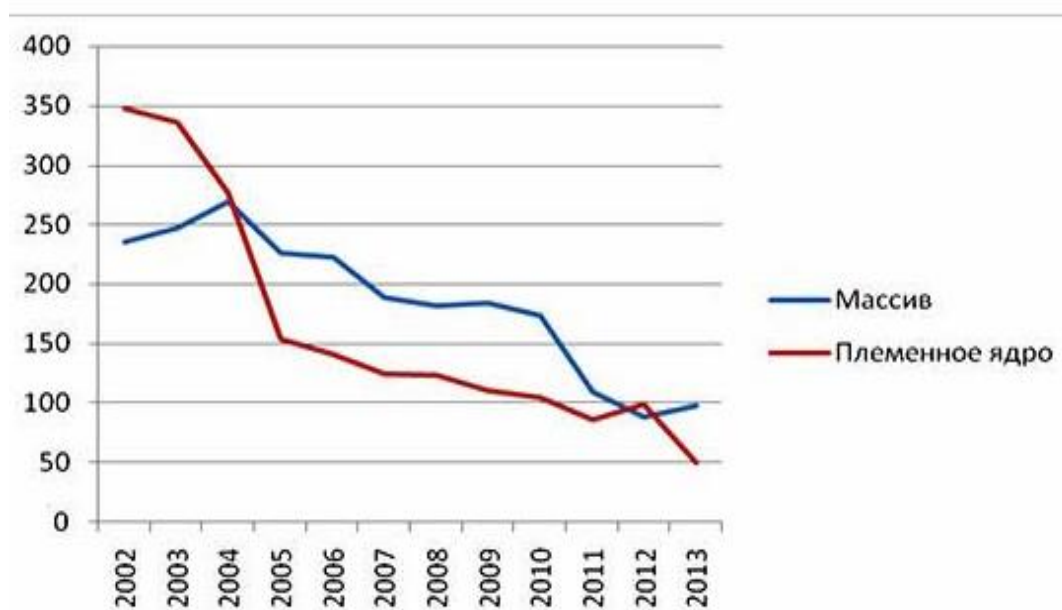


Рисунок 13 – Динамика маточного состава донской породы лошадей с 2002 по 2013 год.

В 2018 году был запущен проект «Золото Степей», занимающийся развитием и популяризацией донской породы лошадей. Также в Ростове-на-Дону было сформировано хозяйство, специализирующееся на сохранении донской породы «Территория дончаков Гелиос».

На основе донской породы лошадей была создана буденновская - верховая порода лошадей, название которой идет от маршала С.М. Буденного, курировавшего коневодство. Выводилась путем скрещивания донских маток и жеребцов чистокровной верховой породы. Благодаря этому была получена достаточно крупная лошадь, с правильным экстерьером, резвая, выносливая,

подходящая под нужды кавалерии того времени. Буденновские лошади используются в выездке, конкуре, хорошо зарекомендовали себя в троеборье и пробеге, благодаря высокой выносливости.

Выводилась порода в 20-х годах XX века на заводах С.М. Буденного и им. Первой Конной армии. С 1924 года стали появляться помеси – англо-донские и англо-черноморские лошади. Порода была зарегистрирована в 1948 году, но фактически представляла собой гетерогенное поголовье помесей второго и третьего поколения (Киборт, 2020).

Первые англодонские жеребцы, зарегистрированные при создании буденновской породы, были сыновьями – Валлингтона, Венглина, Галеацо, Иштенадты и Кудары (Киборт, 2020). Последним жеребцом чистокровной верховой породы, ставшим основателем линии в буденновской породе, стал рыжий жеребец Рубильник 1953 года рождения. Жеребец хорошо передавал потомству высоконогость и облегченность экстерьера (Рисунок 14).



Рисунок 14 – Жеребец Рубильник, чистокровная верховая порода.

Из-за высокого ущерба, нанесенного в результате войны, к 1930-м годам в качестве жеребцов-производителей выступали по большей части чистокровные верховые жеребцы, т.к. оставшееся малочисленное поголовье донских жеребцов использовалось на донских матках (Киборт, 2020). По сравнению с донской породой лошадей, буденновская характеризуется большей сухостью и облегченностью экстерьера, угловатостью. В породе было распространено несколько внутривидовых типов:

- 1) Массивный – лошади этого типа обладали грубой головой, при этом более длинной шеей, косо поставленной лопаткой и правильным наклоном крупа.
- 2) Восточный – аккуратные с плавными линиями лошади, с легкой головой, выраженной холкой, нормального наклона крупом и длинной тонкой шеей.
- 3) Облегченный – данный тип присущ лошадям с высокой кровностью по чистокровной верховой породе. Для них характерен сухой тип конституции, хорошо развитая длинная холка, но при этом небольшой объем груди и чрезмерная компактность.

В 1941 году, с началом войны, конные заводы были эвакуированы в Казахстан путем перегона животных. Многие животные были отданы под нужды кавалерии, таким образом снизив поголовье едва сформировавшейся породы. При этом работа с породой продолжалась, и заводы использовали различные стратегии племенной работы. Если на конном заводе им. Буденного использовали жеребцов с $\frac{1}{4}$ долей кровности, то на заводе им. Первой Конной армии продолжалась работа на жеребцах с большей кровностью по чистокровной верховой. К 1944 году лошадей возвращают в конные заводы в Ростове (Киборт, 2020).

По данным на 2018 год буденновская порода лошадей активно разводится и испытывается также на конном заводе «Целина», лошади проходят испытания по экстерьеру и работоспособности (Семенченко, 2019). На заводах им. Первой Конной армии и им. С.М. Буденного также проведена оценка по потомству жеребцов производителей (Цопанова, 2017).

По данным федерации конного спорта России буденновская порода лошадей активно используется в спорте. За 2019 год в соревнованиях приняло участие более 215 лошадей этой породы, из них большая часть (114 голов) – в конкуре, в выездке – 37 голов, троеборье – 41 (Донская и буденновская порода лошадей в спорте: исследование за 2019 год. URL: agroxxi.ru)

Еще одна заводская порода лошадей, получившая широкое распространение в классических видах спорта на территории России – русская верховая. Это порода лошадей спортивного направления, созданная на основе орлово-ростопчинской породы, начало формирования которой было в XVIII веке графом А.Г. Орловым-Чесменским и Ф.В. Ростопчиным. В 20-м веке орлово-ростопчинская порода практически исчезла из-за многочисленных войн (Парфенов и др., 2011; Храброва, 2018). В 1987 году началась работа по восстановлению породы. При этом основной задачей было получение лошадей, которые были бы близки по типу к орлово-ростопчинской, но при этом с необходимым данными для классической школы верховой езды. Молодняк Старожиловского конного завода, помимо оценки экстерьера, проходил обязательные испытания двигательных качеств. В племенную работу также были включены лошади чистокровной верховой, ахалтекинской, арабской, тракененской породы. В 1998 году была зарегистрирована новая порода лошадей – русская верховая.

Лошади русской верховой породы обладают правильным экстерьером, ростом около 163-165 см в холке, хорошей работоспособностью и летящими движениями. Наибольшее распространение благодаря отбору, получили вороная, темно-гнедая и караковая масти (Политова М.А., 2003; Калинкова, 2020).

В настоящее время основное поголовье русской верховой породы сосредоточено на Старожиловском конном заводе. Для улучшения работоспособности в выездке, на заводе используется межпородное скрещивание с использованием производителей европейских пород. В 2022 году в племенной состав включены 7 жеребцов русской верховой породы, а также 7 жеребцов немецкого происхождения. Наибольшее распространение получили линии Беспечного, Гуниба, Грохота, Монконтур (Райсманн, 2002; Политова, 2021).

Также в породе сформировались 9 семейств: Дельты, Грусти, Инспекции, Басмы, Хауры, Беспеки, Хроносферы, Хрупкой, Пальмы (1-й том книги русской верховой).

Стоит также отметить орловскую рысистую породу лошадей, которая является первой рыистой породой в мире. Выведена графом А.Г. Орловым-Чесменским. В основу легло сложное скрещивание арабских жеребцов с немецкими и голландскими кобылами. В 1776 году в качестве производителя в Россию был закуплен арабский жеребец Сметанка. Именно его потомки обладали качествами, которые старались получить при выведении новой породы. В 1784 году через сына Сметанки - Полкана был получен жеребец Барс I, которого впоследствии признали родоначальником орловской рыистой породы.

Лошади орловской рыистой породы высокие, костистые, преимущественно серой масти, однако также распространены гнедые, вороные лошади. Исключительным качеством этих лошадей является способность длительное время двигаться размашистой рысью. Благодаря орловским лошадям и их испытаниям резвости на рыси зародился рысистый спорт.

Схожее с ней происхождение имеет терская порода лошадей, которая выводилась на основе стрелецкой породы (потомка орлово-ростопчинской, арабской). В породе практикуется чистопородное разведение с допуском ограниченного вводного скрещивания (прилития крови) арабской и чистокровной верховой породой, что также оказывает влияние на ее генофонд.

1.4 Аборигенные породы лошадей

Аборигенные или местные породы лошадей формировались под действием комплекса факторов, однако первостепенным был естественный отбор. Это крайне неприхотливые, смешанного направления лошади, которые выводились путем народной селекции и наиболее приспособлены к жестким эколого-климатическим условиям нашей страны (Белоусова, 2018).

В настоящее время сохранилось 15 аборигенных пород лошадей России. Породы выводились под жестким прессом как естественного, так и искусственного

отбора, благодаря чему сформировались универсальные лошади, используемые как для получения мяса, молока, так и в верховой езде (Ооржак, Монгуш, 2014). По сравнению с верховыми, эти породы обладают большей выносливостью, неприхотливостью к условиям содержания, устойчивы к низким температурным диапазонам и способностью самостоятельно выживать в естественных условиях среды. По экстерьерным показателям они уступают верховым, отличаются невысоким ростом, коротконогостью, слабо выраженной холкой и менее выразительными аллюрами.

Территории Российской Федерации отличаются вариабельностью природно-климатических условий. Аборигенных лошадей разделяют на типы в зависимости от места их формирования: горные, лесные и степные породы. Лесные лошади невысокого роста, приспособлены к продвижению через густой лесной массив. Горные лошади приспособлены к меньшему содержанию кислорода в воздухе, а также очень выносливы, т.к. их формирование связано со способностью передвижения по скалистой местности. Аборигенные породы, выведенные на севере, обладают способностью к тебеневке, самостоятельно находя корм под снегом. В отличие от других пород у них плотная густая шерсть с ярко выраженным подшерстком. Также в отличие от других пород, они могут длительное время находиться на крайне скудном рационе. Степные же лошади напротив отличаются сухим типом конституции и способностью длительное время нести нагрузки в сухом жарком климате (Дунин, 2013; Юрьева, 2012; Столповский, 2013).

Алтайская лошадь (до 1948 года – ойротская) – представитель горного типа. Это достаточно крупные для аборигенных пород лошади, с хорошим костяком и прочными копытами. Уникальным является адаптивный потенциал этой породы к выживанию в тяжелых условиях экологии Алтая. Данные лошади содержатся при круглогодичном выпасе на территориях со скудной растительностью, а также в условиях разреженного горного воздуха. В породе встречается большое разнообразие мастей: вороная, гнедая, рыжая, серая, пегая, а также чубарая (Храброва и др., 2018; Цыганок, 2018). Экстерьерные особенности породы – развитые ширина и глубина груди, крепкие конечности с плотным копытным рогом

(Лобанова, 2005). Часть алтайских лошадей в 30-е годы активно улучшалась жеребцами верховых пород для увеличения ее высоты в холке, также получило развитие выведение лошадей мясного направления. Для этого использовались жеребцы советской тяжеловозной и русской тяжеловозной пород. В 2000-м году была зарегистрирована новоалтайская порода лошадей, отличающаяся более массивным типом телосложения, костистая, с более высоким выходом мяса и при этом адаптированная к пастбищному содержанию (Лобанова, 2005).

Мезенская порода лошадей – разводилась по всей Архангельской губернии и адаптирована к условиям северной части России. Центром формирования породы являются районы рек Пинеги и Мезени. Мезенская лошадь в основном использовалась как упряжная. С 1858 года проводились выставки и испытания для мезенской породы лошадей. В настоящее время мезенская лошадь – невысокая (около 150 см в холке), с широкой грудью, косым крупом, костистая. Отличается устойчивостью к заболеваниям и укусам насекомых, а также адаптивностью к пониженным температурам в зимнее время благодаря обрастанию густой шерстью. В породе преобладают гнедая и рыжая масти, а также мышастая и вороная (Вавулинская, 2022).

Забайкальская порода лошадей или забайкальская кучерявая – аборигенная порода лошадей России. Порода была сформирована в Забайкалье (Читинская область), в восточных областях Сибири. Использовалась традиционными народами для различных целей в сельском хозяйстве, в том числе для пахоты полей и перевозки тяжелых грузов. Обладает уникальным типом шерсти с завитком, который является редким среди других пород лошадей. Относится к степным породам лошадей. Так же, как и многие местные породы, адаптирована к круглогодичному табунно-пастбищному содержанию (Базарон, 2020).

В настоящее время порода остается неотъемлемой частью культурного наследия региона.

Тувинская лошадь – местная горная порода лошадей, выведенная народами Тувы, в Южной Сибири, предположительно путем скрещивания местных лошадей с завезенными из европейской части России упряжными и рысистыми жеребцами.

Обладает большим разнообразием мастей: вороная, рыжая, серая, пегая. Важной особенностью является хорошая адаптивность к суровым эколого-климатическим условиям Тувы, а также плотный копытный рог, позволяющий свободно передвигаться по заснеженным горным районам. В настоящее время порода сохранилась преимущественно в трех районах республики Тыва: Эрзинском, Тес-Хемском, Овюрском (Монгуш, 2020).

Печорская порода лошадей – аборигенная порода северного лесного типа. Была выведена в 17 веке вблизи реки Печора. В результате народной селекции была выведена лошадь, крайне устойчивая к местным условиям среды Приполярья. Печорские лошади приспособлены к работам в глубоком снегу, при температурном режиме -40-50С. Основные черты печорской породы лошадей — это их сильная и мощная конституция тела, с небольшой высотой в холке (обычно 135-145 см). Основные распространенные масти: вороная, караковая, рыжая (Винокурова, 2022). Печорские лошади часто используются для различных задач, таких как сельскохозяйственные работы, грузоперевозки, туризм и спортивные мероприятия. Они также широко используются в национальных и культурных праздниках, где становятся важной частью местной культуры и традиций.

Таким образом аборигенные породы лошадей являются перспективными для использования в традиционном сельском хозяйстве благодаря высокой адаптивности непосредственно к условиям России, неприхотливости к условиям содержания, а также выносливости. Кроме того, аборигенные породы лошадей России имеют историческую и культурную ценность и неразрывно связаны с традициями коренных народов. Также в настоящее время их активно используют в сфере экотуризма, в конных походах.

1.5 Одичавшие лошади острова Водный

Одичавшие лошади острова Водный - популяция лошадей, изолированная на острове в результате повышения уровня воды в озере Маныч-Гудило в 1950-х годах после строительства Невинномысского канала (Спасская, Щербакова, 2006). Популяция является уникальным объектом для изучения микроэволюционных

процессов, их связи с поведенческими, этологическими аспектами. Лошади острова Водный – единственная островная популяция лошадей в России. Обитают на территории заповедника «Ростовский», в долине р. Западный Маныч на о. Водный оз. Маныч-Гудило в Ростовской области (Миноранский, 2003 и 2010). Остров Водный является самым крупным из островов озера Маныч-Гудило (1903,4 га), большую часть которого составляют пастбищные угодия (Спаская, Щербакова, 2006).

Таблица 1 – Численность лошадей о. Водный с 1984 по 1995 годы.

год	численность
1984	35
1985	45
1986	62
1987	24
1988	33
1995	67

Численность лошадей менялась от года к году. В 1984 году она составляла 35 лошадей (таблица 1). К 1986 количество лошадей возросло до 62 особей, однако затем произошло резкое снижение численности до 24 из-за отстрела человеком и жестких климатических условий. В настоящее время популяция существует в полной изоляции от человека и адаптировалась к условиям среды. Зимой среди лошадей наблюдается тебеневание - добыча сухостоя из-под снега. Летом животные питаются подножным кормом. К людям относятся осторожно по причине проводимых ими отстрелов.

В природе лошади формируют группы – гаремы. Гаремы бывают разные по структуре. Обычно состоят из нескольких кобыл и жеребца. Иногда встречаются группы с несколькими гаремными жеребцами, которые приходятся друг другу родственниками (отец-сын, братья). Молодые жеребцы изгоняются из гарема и формируют холостяцкие группы. Лошади острова Водный существуют на небольшой территории в несколько сотен гектаров, в результате чего несколько гаремов нередко находятся в непосредственной близости друг от друга.

Лошади острова Водный являются не единственной ферализованной (одичавшей) популяцией в мире. Известны также популяции одичавших лошадей острова Сейбл в Канаде, на островах Чинкотиг и Ассатиг (США).

Предположительно, популяция произошла от лошадей донской породы или их помесей, как отмечает ряд авторов (Спаская, Щербакова, 2006). Расширение исследования происхождения популяции одичавших лошадей проведено в данной работе.

1.6 Сравнительный анализ методов генотипирования и идентификации в коневодстве

1.6.1 Проблема идентификации и паспортизации в современном коневодстве

В условиях интенсификации селекционных процессов необходимо точно проводить отбор и подбор пар животных, а также исключать возможность скрещиваний с породами, не включенных в селекционные программы. Возможные ошибки в родословных животных, достигающие по мнению ряда авторов 15-20% (Oliehoek, 2009; Pimentel, 2024), подрывают основу селекционной работы, особенно в породах с ограниченным маточным поголовьем, поскольку ведут к неверной оценке племенной ценности и получению потомства, отличающегося от желаемого.

Для решения данной проблемы проводится паспортизация животного с подтверждением происхождения и внесением в документы его генетического профиля. Идентификация породной или популяционной принадлежности является актуальной задачей как для фундаментальной науки, так и для решения прикладных задач. Анализ и создание методов, с помощью которых возможно было бы с высокой долей вероятности отнести анонимный образец к определенной популяции, широко проводится в настоящее время (Lawson, Falush, 2012; Филимонов, 2021). Доступ к данным генетических профилей лошадей различных пород позволяет проводить популяционно-генетические исследования и выявлять особенности генофонда, уровень разнообразия и благополучия в породе.

Достаточно точные инструменты для решения вышеперечисленных задач предоставляют молекулярная биология и генетика. К настоящему моменту сформирован спектр различных методов. Выбор конкретных генетических маркеров из спектра возможных детерминирован их особенностями и поставленными целями.

1.6.2 Исторические подходы: от иммуногенетики до первых ДНК-маркеров

Одним из первых маркеров, используемых в коневодстве, был иммуногенетический анализ или полиморфные белки крови – трансферрин (Tf), альбумин (Al), гемоглобин (Hb), гликопротеин A1B, рецептор витамина D (GC) и др. (Устьянцева, 2011; Хамируев, 2024). Также параллельно проводилось генотипирование лошадей по локусам 7 систем групп крови: A, C, D, K, P, Q, U. В зависимости от системы, количество аллельных вариантов варьирует от 2 (K и U) до 10 для системы D (Князев, 2003). Отмечается, что уже к 1983 году для чистокровных пород лошадей и стандартбредной породы было обязательным подтверждение происхождения жеребенка по группам крови до выдачи его документов. Эффективность теста, проведенного по 20 маркерам, составляла 96%. Однако на практике жеребцы, потенциально являющиеся отцами жеребенка, были родственны друг другу, что снижало эффективность теста (Bowling, 1985).

Переход к генетическим маркерам позволил расширить возможности популяционно-генетических исследований. Широкое распространение получили методы ISSR, RAPD, RFLP и AFLP.

ISSR (Inter Simple Sequence Repeat) – метод, в основе которого использовалась амплификация участков, фланкированных микросателлитными повторами. В результате полимеразной цепной реакции на электрофореze удается получить спектры ампликонов, по количеству и длине которых возможно интерпретировать разнообразие популяций (Рисунок 15) (Куриленко, 2015).

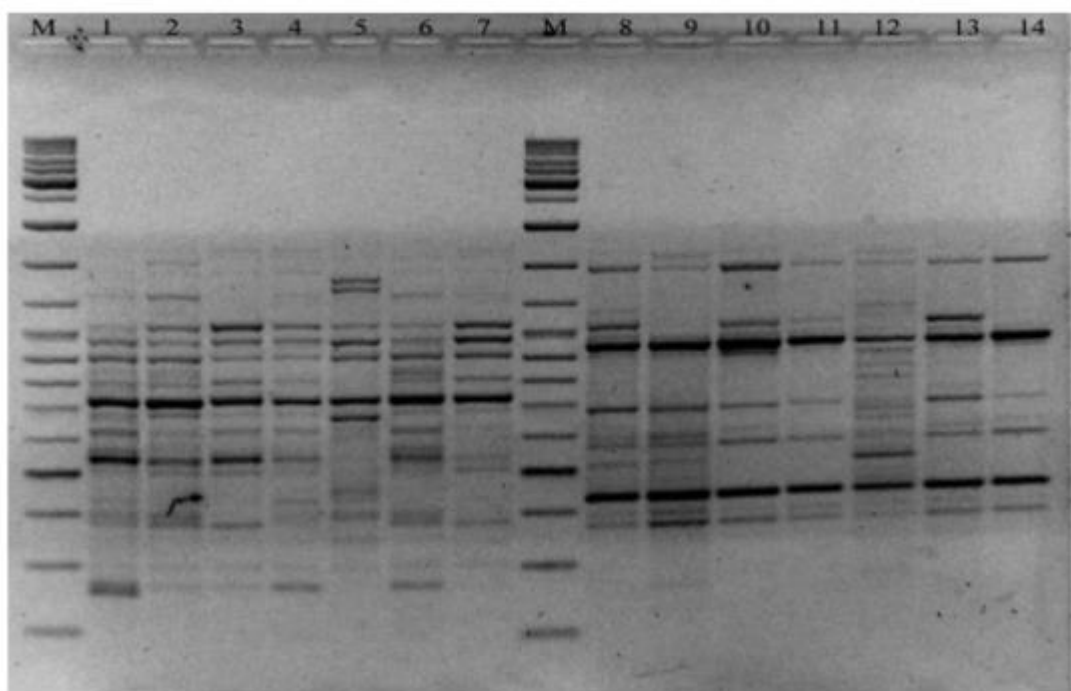


Рисунок 15 – Электрофореграмма ISSR-PCR для лошадей различных пород (Куриленко, 2015).

RAPD - Randomly Amplified Polymorphic DNA, или случайно амплифицируемая полиморфная ДНК, праймером для которой выступала произвольная нуклеотидная последовательность. Данный метод позволял применять одни и те же праймеры на различных видах.

Использовались также реакции с применением рестриктаз – RFLP (ПДРФ) и AFLP. Однако ни один из этих методов не применялся для установления происхождения (Bishop, 1983). Результаты RAPD были низко воспроизводимы. Спектры ампликонов ISSR также позволяли проводить популяционные исследования, но не паспортизацию, ввиду трудностей дифференциации гетеро- и гомозигот на электрофореze.

В 1980 году был найден высоковариабельный участок генома человека (Wyman, White, 1980). В статье 1984 года были выявлены повторы GGAT, фланкирующие ген миоглобина, которые были отнесены к новой форме мобильных элементов (Weller, 1984) и в 1985 получили название минисателлиты. Открытие минисателлитов позволило реализовать метод, который также назывался fingerprint (отпечаток пальцев), так как было замечено, что повторы элементарной последовательности отличаются у отдельных индивидов (Jeffreys, Wilson, 1985).

Стали проводиться исследования минисателлитов, а именно VNTR (variable number of tandem repeat) – различного числа их повторов (Nakamura, 1998). К минисателлитам относились повторы, состоящие из 10-100 нуклеотидов (VAYSSE–ZINKHÖFER, 2023).

Исследования tandemных повторов длиной менее 10 пар нуклеотидов ввели новый стандарт генетической идентификации.

1.6.3 Микросателлитные маркеры (STR)

Микросателлитные маркеры или STR (short tandem repeats) отличались меньшей длиной, нежели минисателлиты. Было обнаружено большое число различных микросателлитных локусов, рассредоточенных по всему геному, выявлена их высокая вариабельность (Weber, May, 1989). Например, были найдены регионы из многократно повторенных TG (Hamada, Kakunaga, 1982). Их аллели, являющиеся повторами элементарного мотива, состояли из около 100 пар оснований, что позволяло проводить анализ для деградированной ДНК в криминалистике (Jeffreys, 2005). Стоит отметить, что для проведения микросателлитного анализа действительно подходят практически любые биологические материалы и методы выделения ДНК (Воронкова, 2024). В зависимости от используемой панели микросателлитных локусов и их числа, вероятность совпадения генотипа случайного индивида из популяции с исследуемым образцом составляла от 1:2700 до $1:3.4 \times 10^{17}$. То есть точность метода составляет более 99,9%, из-за чего STR маркеры используются как метод криминалистики (Butler, 2004).

В животноводстве были созданы панели микросателлитных локусов для различных видов животных от млекопитающих до рыб и амфибий (Xu L, 2017; Seccobelli, 2015; Bowling, 1997; Genton, 2005). Микросателлитные локусы, используемые в коневодстве, были открыты в промежутке с 1992 по 1998 год (Binns, 1995; Ellegren, 1992). Международное общество генетики животных (ISAG) стандартизировало панель из 17 локусов для лошадей (AHT4, AHT5, ASB2, ASB17, ASB23, CA425, HMS1, HMS2, HMS3, HMS6, HMS7, HTG4, HTG6, HTG7, HTG10,

LEX3, VHL20), которая с конца 1990-х годов стала основой для паспортизации по всему миру (Van de Goor, 2010).

Открытие микросателлитов позволило проводить не только паспортизацию, но и популяционные исследования для различных организмов. Многие исследования посвящены популяционной структуре диких видов животных, таких как соболь, куница, волк, койот (Каштанов, 2015).

В коневодстве исследуются генофонды как локальных, так и заводских пород лошадей (Tozaki, 2003; Kakoі, 2007, Katsoulakou, 2025). С помощью микросателлитных маркеров был установлен высокий уровень генетического разнообразия среди аборигенных пород лошадей России, несмотря на значительное сокращение их поголовья. Генотипирование по STR-маркерам позволяет устанавливать степень дифференциации пород. Была выявлена зависимость генетических дистанций и географической удаленности выборок лошадей друг от друга, что говорит о минимальном искусственном отборе и преобладании естественных процессов в популяциях (Блохина, Храброва, 2025). Проведение генотипирования по микросателлитным маркерам для отдельных пород позволяет оценивать генетическую структуру выборок лошадей из различных хозяйств и проводить сравнительный анализ их генетического разнообразия. Таким образом были выявлены различия общего числа аллелей (74-117) и наблюдаемой гетерозиготности (0,72-0,78) среди выборок мезенской породы лошадей (Юрьева, 2018).

При исследовании заводских пород лошадей выявлены различные уровни генетического разнообразия их генофондов. Как было отмечено выше, микросателлитные маркеры отличаются высокой вариабельностью. На основе данных об аллельном разнообразии, выраженном в общем числе аллелей в популяции, можно выявлять закономерности в породах различного генезиса. Общее число аллелей среди российских пород лошадей варьирует от 96 до 170. Наибольшим разнообразием отличаются аборигенные породы лошадей, тогда как минимальные значения выявляются для малочисленных пород, таких как донская. При расчете генетического сходства и генетических дистанций установлена их

интерпретируемость с точки зрения селекционных процессов. Например, выявлен высокий уровень сходства между буденновской и чистокровной верховой породой лошадей, что подтверждается формированием буденновской из лошадей донской и чистокровной верховой пород (Блохина, 2024).

При анализе источников выявлено, что различные авторы получают схожие результаты кластеризации на три кластера: заводские, аборигенные и тяжеловозные породы (Leroy, 2009). Полученные данные позволяют говорить о воспроизводимости результатов, и также подтверждают взаимосвязь между особенностями генофондов пород и историей их генезиса.

Таким образом, микросателлитные маркеры позволили свести к минимуму ошибки при подтверждении происхождения, а стандартизация панели стала плацдармом для проведения большого числа исследований, посвященных исследованиям популяционной структуры лошадей.

1.6.4 Митохондриальная и Y-хромосомная ДНК

Наряду с микросателлитами важную роль в реконструкции исторических процессов популяции, а также подтверждении родства, играют маркеры, основанные на митохондриальной ДНК (мтДНК) и Y-хромосоме. В отличие от STR, наследуемых бипарентально, данные маркеры позволяют реконструировать исключительно материнскую (мтДНК) или отцовскую (Y-хромосома) линии происхождения.

Митохондриальная ДНК – кольцевая молекула, расположенная в митохондриях клеток. У большинства организмов наследование мтДНК происходит по материнской линии (Патрушев, 2014). Наиболее варибельным участком мтДНК является D-петля. Данный регион является некодирующим и не несет функциональной нагрузки. Длина участка D-петли варьирует от 200 до 4100 bp (пар оснований) у различных видов животных (Hoelzel, 1991). Анализ полиморфизма D-петли является мощным инструментом в исследовании микроэволюционных процессов в популяциях. Среди лошадей было выявлено 87 гаплотипов гиперварибельного участка контрольного региона мтДНК (D-петли).

48 из них встречались лишь у древних лошадей и отсутствовали среди современных популяций (Cieslak, 2010), за исключением аборигенных лошадей России (Воронкова, 2022).

В отличие от митохондриальной ДНК, Y-хромосома передается строго патрилинейно. Лишь два небольших сегмента (псевдоаутосомные регионы) способны к рекомбинации с X-хромосомой. При этом отмечается высокое число микросателлитных локусов, локализованных в Y-хромосоме (Jobling, 2003). MSY (Male-Specific Region of the Y chromosome) – область Y-хромосомы, которая не рекомбинирует с X-хромосомой. Ее исследование позволило выявить общность происхождения большинства современных пород лошадей и дивергенцию Y-хромосомных линий значительно позже domestikации лошади, а также происхождение чистокровной верховой породы от туркменских жеребцов (Wallner, 2017). Исследование 2023 года, в которое были включены как европейские, так и российские выборки лошадей, подтвердило наличие гаплотипов ахалтекинских (потомков туркменских) лошадей в чистокровной верховой породе, и распространение данных гаплотипов в породах, улучшаемых чистокровной верховой. Среди монгольских аборигенных лошадей удалось идентифицировать 14 гаплотипов, относящихся к группе da1G, что подтверждает отсутствие отбора в этих популяциях (Bozlak, 2023).

Таким образом гипервариабельный участок мтДНК и Y-хромосома могут быть использованы в качестве инструментов для исследования дифференциации современных пород и их происхождения от определенных маточных семейств или линий жеребцов в зависимости от выбранного метода. На основе данных генотипирования Y-хромосомы возможно исключение факта отцовства при несовпадении гаплотипов при условии, что пробанд является особью мужского пола, тогда как исследования мтДНК применимы для исключения материнства при несовпадении гаплотипа исследуемого образца и потенциальной матери. Однако ни один из методов не получил распространения в областях, где распространены микросателлиты – криминалистика, идентификация, паспортизация. Это обусловлено небольшим числом гаплотипов, выявленных для данных маркеров.

Для митохондриальной ДНК выявлено 7 гаплогрупп при исследовании контрольного региона D-петли (A-G) и их подгрупп (Jansen, 2002), а также 18 гаплогрупп (A, B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L, M, N, O, P, Q, R) при анализе полного митохондриального генома (Achilli, 2012). Среди современных пород лошадей сохранилось 39 из известных 87 древних гаплотипов (Cieslak, 2010). Авторами работ отмечается снижение числа гаплотипов среди современных пород лошадей и ограниченного числа основателей популяций domesticированных лошадей. Для одной породы число гаплотипов варьируется от 3 до 9, что не позволяет с высокой долей вероятности провести тест на отцовство (Vilà, 2001). Y-хромосома характеризуется еще меньшим разнообразием. Среди современных лошадей до недавнего времени выделяли 2 линии: одна среди домашних лошадей и одна среди лошадей Пржевальского (Lippold, 2011). При изучении 15 различных пород, среди которых были и тяжеловозные, и чистокровные, и породы пони, было выявлено что все жеребцы являются носителями одного гаплотипа (Lindgren, 2004). При расширении числа пород, был выявлен еще один гаплотип среди аборигенных лошадей Китая (Ling Y, 2010). В исследовании 2017 года в результате сборки референсной последовательности MSY удалось выявить 50 SNP и 3 вставки/делеции в выборках домашних лошадей. Причем в популяции лошади Пржевальского разнообразие было гораздо выше – 284 SNP. Большинство современных лошадей имели общность происхождения, что подтверждалось кластеризацией гаплогрупп A, L, S, T в единую группу, названную «короной». Благодаря этому, как было указано выше, авторы выдвинули предположение о том, что их ближайший общий предок 1000-2000 лет назад произошел от восточных жеребцов. Несмотря на выявление новых нуклеотидных замен и гаплогрупп среди общего числа пород, отмечалось, что в одной породе распространены 1-2 гаплотипа. Так для лошадей, в чьих родословных присутствовали арабские лошади, были выявлены гаплотипы Ao и T. Среди чистокровных лошадей был распространен гаплотип Tb (Wallner, 2017).

При внутривидовом разнообразии в 1-2 гаплотипа невозможно говорить об индивидуальной идентификации и внедрении метода в современную паспортизацию лошадей.

1.6.5 SNP-маркеры

С появлением референсного генома лошади EquCab2.0 в 2009 году (Wade, 2009) однонуклеотидные полиморфизмы (SNP) стали доминирующим инструментом в геномных исследованиях.

Этому способствовало как развитие методов секвенирования, которые претерпели значительное изменение с технологий секвенирования по Сэнгеру до NGS (next-generation sequencing) и third-generation sequencing (Задесенец, 2017; Бородинов, 2020), так и появление коммерческих чипов. Например, на основе сборки генома лошади EquCab2.0 был собран чип EquineSNP50, представляющий из себя панель из около 54 000 однонуклеотидных полиморфизмов (McCue, 2012). Далее были разработаны EquineSNP70 BeadChip, включающий в себя 65,157 SNPs и Axiom™ 670K - 670,796 замен (Schaefer, 2020).

В зависимости от поставленной задачи современными исследователями проводится идентификация SNP различными методами (Schaefer, 2017; Задесенец, 2017; Бородинов, 2020).

В отличие от нейтральных маркеров, SNP позволили проводить анализ ассоциаций GWAS, а также выявлять отдельные замены, влияющие на хозяйственно-полезные признаки или заболевания. Перспективность данного направления заключается в значительном сокращении временных и экономических затрат с момента рождения животного до возможности его оценки по продуктивности или потомству. В коневодстве сложность проведения исследований для выявления SNP заключается в отсутствии стандартизации оценки качеств животных. Например, для крупного рогатого скота широкое число работ посвящены QTL, ассоциированным с качествами молока и удоем (Назарова, 2018). Однако в коневодстве большинство заводских пород лошадей используются преимущественно в различных видах спорта: конкур, троеборье, выездка, гладкие

скачки, рысистые бега. Успешность лошади на соревнованиях зависит не только от грамотной селекционной работы заводчиков, но и внешних факторов, таких как содержание и тренинг. Кроме того, достаточно сложно собрать данные для анализа ассоциаций, когда лошади одной и той же породы могут участвовать в различных испытаниях. Единственная стандартная оценка проводится при бонитировке животных. Однако исследования по поиску QTL для лошадей проводятся. В 2011 году был проведен GWAS в коневодстве. В качестве признаков использовались оценки прыжковых и двигательных качеств лошадей, а также их экстерьерные показатели. Были найдены корреляции между оценками данных признаков и различным числом SNP, варьирующим от 1 до 25 нуклеотидных замен (Schröder, 2012).

Одним из наиболее изученных и легко оцениваемых показателей для лошадей является резвость. Было выявлено влияние вариантов гена миостатина, отвечающего за развитие скелетной мускулатуры, на скаковые качества лошадей благодаря мутантному аллелю с инсерцией SINE (Han, 2022).

Исследования по поиску вариаций, связанных с резвостью, проводились для большого числа пород. Например, для американского квотерхорса (Pereira, 2018) и для чистокровной верховой. Причем некоторые выявленные замены различались для пород. Статистически значимые результаты ($P < 0,05$) были обнаружены для 13 одонуклеотидных полиморфизмов (SNP) в 9 генах. Наиболее значимый результат указал на PDK4 (EquCab2.0: ECA4 g.38973231 A>G) (Bailey, 2022).

SNP маркеры широко применяются для управления генетическими заболеваниями. Изучены заболевания, распространенные среди лошадей, такие как: SCID (тяжелый комбинированный иммунодефицит), церебеллярная абиотрофия, синдром лавандовых жеребят, летальная белая масть, рабдомиолиз (Ayad, 2021). Были выявлены гены, связанные с синдромами скелетной дисплазии и укорочением конечностей (ACSF3, B3GALT1, GNPTAB), сердечными патологиями (ACAD8, BRAF, FANCA) (Schubert, 2014), миопатией (MYH3, MYH8, MYH7, MYH2, MYH1, MYH4) (Ochala, 2021).

Использование генотипирования позволило снизить частоту JEB (буллезного эпидермолиза) среди бельгийских лошадей с 13% в 2003 году до 5% в 2018 (Bellone, 2020).

Применение SNP маркеров нашло отражение в большом числе исследований популяционной структуры лошадей и их кластеризации. Большинство работ проводятся с использованием готовой панели нуклеотидных замен на чипе Illumina 50K SNP BeadChip. При построении дендрограмм методом neighbor-joining отмечается распределение пород по кластерам, соответствующим их селекционной истории. Выделяются кластеры чистокровных пород (ахалтекинская и арабская), барочных (лузитанская и андалузская), а также группа полукровных пород, улучшаемых чистокровной верховой породой (Petersen, 2013). При анализе результатов полногеномного сканирования арабской породы в программе STRUCTURE было выявлено их обширное скрещивание с чистокровной верховой породой вероятно для улучшения их скаковых качеств (Cosgrove, 2020). Анализ генетической структуры на основе SNP маркеров позволяет проводить исследования для отдельных пород: арабской (Cosgrove, 2020), чистокровной верховой (Tozaki, 2021), ахалтекинской (Kang, 2023), марвари (Jun, 2014), бразильских лошадей (dos Santos, 2019). Однако большинство исследований (Manzoogi, 2023) включают большое число выборок различной породной принадлежности.

Подобные исследования проведены и для российских пород лошадей, которые формируют три кластера при анализе главных компонент: верховые, тяжеловозные (в единой группе с аборигенными лошадьми) и изолированная группа лошадей орловской рысистой породы (Atroshchenko, 2023).

Данные результаты в целом совпадают с анализом популяционной структуры на основе микросателлитных маркеров, примеры исследований которых приведены ранее. Несомненно, SNP маркеры позволяют проводить более широкий спектр исследований, нежели нейтральные ISSR, STR или митохондриальные маркеры. Однако для решения практической задачи идентификации и подтверждения отцовства в настоящее время использование ДНК-чипов или

методов секвенирования является избыточным. Например, для получения точности идентификации породной принадлежности лошадей в 93% необходимо использование минимум 110 нуклеотидных замен (Manzoori, 2023). В 2020 году ISAG была одобрена панель SNP для подтверждения родства среди лошадей. Для каждой из замен выявлены два возможных варианта – референсный и альтернативный аллель. Из-за отсутствия множественного аллелизма необходимо расширение числа включенных в тест локусов. Поэтому панель ISAG состоит из 101 SNP. На семинаре в рамках конференции, организованной ISAG в 2021 году, при опросе 38 лабораторий, 22 лаборатории (58%) в ходе опроса отказались использовать SNP панель в качестве теста для подтверждения родства ввиду более высокой стоимости в сравнении с анализом по микросателлитным локусам (Международное общество генетики животных. URL: <https://www.isag.us/committees.asp>). Актуальным вопросом для перехода с панели микросателлитов на однонуклеотидные замены является то, что как родители, так и потомки должны быть генотипированы одним и тем же способом (либо SNP, либо STR). Для возможности плавного перехода на нуклеотидные замены тестируются способы перевода данных SNP в микросателлитные профили (Nolte, 2022). Вероятность ошибки при генотипировании образцов по панели из 100 SNP локусов в зависимости от породы составляет от 5.21×10^{-34} до 5.14×10^{-42} . Точность теста составляет более 0.9999999 при наличии данных обоих родителей (Lee, 2023; Holl, 2017)

Несмотря на эффективность SNP маркеров, панель STR-маркеров продолжает оставаться стандартом для паспортизации в коневодстве и индивидуальной идентификации. Этому способствует низкая стоимость, а также совместимость с уже имеющимися базами данных генотипов. Именно наличие больших объемов данных по STR маркерам сделало возможным применение методов машинного обучения в идентификации породной принадлежности лошадей в данной работе. Методы машинного обучения позволяют расширить возможности микросателлитных маркеров и включить в рутинную практику не

только подтверждение происхождения известного животного, но и выявление породы для анонимного образца.

1.7 Машинное обучение

Машинное обучение (Machine Learning, ML) – класс методов искусственного интеллекта, основанный на статистических моделях и логических операциях, позволяющий автоматически улучшать вычислительные алгоритмы при отсутствии четких инструкций с использованием примеров данных накопленного статистического опыта (Zhou, 2021). Обучение искусственного интеллекта позволяет отойти от классических стандартов применения математических моделей. В современной науке ML (Machine Learning) стал ключевым инструментом для работы с большими данными.

Математические модели, используемые в машинном обучении, строятся с применением теории статистики, так как основной задачей является делать выводы на основе доступных данных. В классическом машинном обучении выделяются три основных подхода:

1. "Обучение без учителя" (Unsupervised Learning) — это обучение на неразмеченных данных. В задачах без учителя имеются данные, но нет информации о правильных ответах. При таком подходе модель обучается находить скрытые взаимосвязи между данными без вмешательства исследователя. Это позволяет решать задачи кластеризации, ассоциации и снижения размерности данных. Существуют различные группы алгоритмов кластерного анализа: графовые методы кластеризации, статистические методы кластеризации, иерархическая кластеризация, нейросетевые алгоритмы, алгоритмы, основанные на плотности.

При задачах кластеризации возможно использование статистических методов k-mean или k-median, при которых задается k кластеров, на которые необходимо разделить m наблюдений. Действие метода таково, что он стремится минимизировать квадратичное отклонение точек объектов, входящих в кластер, от центров этих кластеров. При этом для отнесения объекта к тому или иному

кластеру, для каждого из K рассчитывается центростид, и далее – расстояния от центростида для каждого из объекта кластера (MacQueen, 1967) (Рисунок 16).

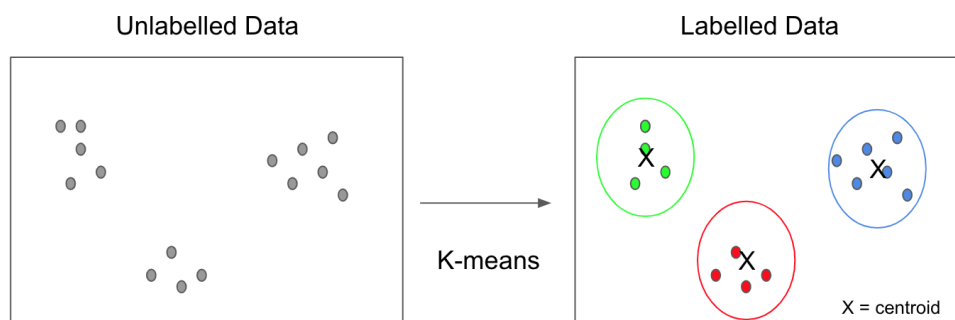


Рисунок 16 – Разделение данных на кластеры.

Подход K-means является неиерархическим методом, который не учитывает уровни кластеров и их взаимосвязи. Иерархическая кластеризация объединяет объекты в кластеры на основе их близости. При этом различными методами рассчитывается расстояние между двумя объектами. Широко распространенным является евклидово расстояние – геометрическое расстояние между точками в многомерном пространстве. Возможно также расчет его квадрата для усиления различий удаленных объектов. Также существуют методы связи: метод одиночной связи (single linkage), при котором расстояние между двумя кластерами будет равно минимальному расстоянию между двумя точками этих кластеров; метод средней связи (average linkage), для которого рассчитываются усредненные значения.

Примечательно, что одним из методов, относящимся к методам иерархической кластеризации, является UPGMA (unweighted pair group method with arithmetic mean, невзвешенный парно-групповой метод с использованием среднего арифметического), широко применяемый в генетике (Sokal, 1958). Так как UPGMA относится к иерархическим методам кластеризации, формально его действительно можно отнести к частному случаю ML. Однако при применении метода в рамках популяционной генетики, данные являются размеченными – указывается к какой популяции относится каждый из объектов.

Алгоритмы снижения размерности данных в ML позволяют избавиться от избыточности данных и «проклятия» размерности (Curse of Dimensionality) (Кривенко, 2019). В настоящее время существует большое число различных

методов, применимых для данной задачи: независимый компонентный анализ (ICA), неотрицательная матричная факторизация (NMF), смешанный дискриминантный анализ (MDA, Mixture Discriminant Analysis), нейронные сети (NN, Neural Networks). Наиболее распространенный метод – метод главных компонент (PCA, Principal Component Analysis), а также линейный дискриминантный анализ (LDA, Linear Discriminant Analysis). При анализе данных методом PCA происходит уменьшение размерности данных за счет анализа ковариационной матрицы с расчетом собственных значений и векторов. LDA позволяет максимизировать дисперсию между классами. Тем самым удастся получить визуально лучшую отделимость классов друг от друга (Петухов, 2020) (Рисунок 17).

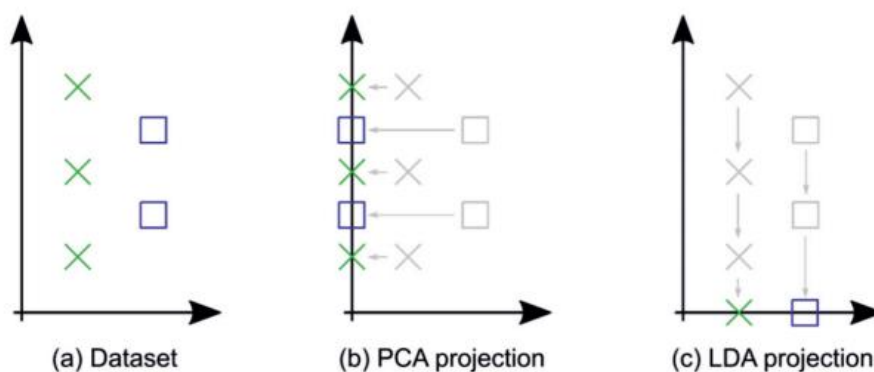


Рисунок 17 – Различия PCA и LDA методов. а) данные б) проекция на основе PCA, с) проекция на основе LDA (Петухов, 2020).

2. "Обучение с подкреплением" (Reinforcement Learning, RL) – модель учится принимать решения на основе взаимодействия со средой. Одним из методов является Q-Learning. При данном алгоритме автономный агент учится оптимизировать решение задач путем подкрепления и получения награды при переходе из одного состояния в другое. При работе алгоритма Q-Learning происходит построение функции оценки пар состояние-действие (Кузьмин, 2003). Целью обучения является нахождение той системы, при которой максимизируется ожидаемая сумма награды, именуемая “return” (возврат). Для оценки успешности модели используется функция ценности (value function), рассчитываемая по формуле:

$$V(\chi_t) \leftarrow E\{\sum_{k=0}^{\infty} \gamma^k \cdot r_{t+k}\},$$

Где r – награда при переходе из состояния χ_t в χ_{t+1} , а γ – дисконт-фактор. Таким образом необходимо установить ту систему, в которой V было бы максимальным.

При Q-Learning, используется усложненная функция, в которую включается не только состояние, но и действие. Таким образом данный метод похож на обучение с учителем, однако в качестве учителя выступает среда (Андронов, 2023).

3. «Обучение с учителем» (Supervised Learning) - этот тип обучения предполагает наличие размеченных данных, которые имеют некоторую закономерность. Модель обучается на основе стимулов и связанных с ними реакций, что позволяет решать задачи классификации или регрессии. Качество модели оценивается на тестовой выборке (или иногда на валидационной выборке).

Обучив модель на большом объеме данных, возможно проводить прогнозы наблюдений. В таком случае модель будет прогностической. Анализирующая существующие данные модель называется описательной. Обучение в ML (Machine Learning) возможно двумя основными способами: с учителем – с использованием обучающей выборки, которая потенциально связана некоторой закономерностью; без учителя – неконтролируемое обучение на неразмеченных данных т.е. правильные ответы неизвестны для модели.

Алгоритмы машинного обучения широко применяются для решения задач неконтролируемой кластеризации, предиктивной медицинской диагностики, биометрической идентификации и генеративного моделирования. В публикации 2018 года (Белобородов, 2018) машинное обучение используется для анализа данных транскриптома, а также для моделирования клеточного состава тканей. Предприняты попытки идентификации вредных мутаций на основе глубокого машинного обучения (Корвиго, 2017).

Для фундаментальной и прикладной генетики одной из актуальных задач является идентификация породной и популяционной принадлежности. Для этого применяются визуальные методы, как PCA или кластерный анализ в программе STRUCTURE.

Большое количество работ посвящено идентификации с использованием специализированных для генетических данных программ – GeneClass (Piry, 2004) и WhichRun (Banks, 2000). Программа GeneClass основана на тесте Rannala & Mountain, для которого вычисляется вероятность отнесения особи к популяции на основе частот ее генотипов (Rannala, Mountain, 1997), а WhichRun – на основе критерия максимального правдоподобия (Maximum Likelihood). В GeneClass происходит удаление исследуемой особи из выборки, и проверки соответствия ее генотипа частотам аллельных вариантов в популяции (Antolin, 2012).

Данными программами были исследованы различные виды животных, включая кету (Афанасьев, 2013), лошадь (Katsoulakou, 2025; Putnová, Štohl, 2019), крупный рогатый скот (Opара, Razpet, Logar, 2012). Выявлено, что локальные породы лошадей идентифицируются с достаточно низкой точностью. Например, в исследовании греческих пород только три породы идентифицировались с вероятностью выше 50% – мессара (89,4%), скайрос (97,4%) и островная порода родос (100%). Для остальных пород процент идентифицированных особей варьировал от 32,3 до 45,7 (Katsoulakou, 2025). Для пород крупного рогатого скота также наилучший процент получен для чистопородных животных (Opара, Razpet, Logar, 2012). Самостоятельно данные методы не являются машинным обучением, но часто лежат в основе различных моделей.

Развитие цифровых технологий и непосредственно технической составляющей современных компьютерных систем позволили ввести анализ больших данных в современное животноводство, генетику и селекцию и применить в них методы Machine Learning (Nayeri, Sargolzaei, Tulpan, 2019; Jwade, Guzzomi, Mian, 2019; Batic, Culibrk, 2019).

Например, в 2025 году были использованы LDA (линейный дискриминантный анализ, Linear Discriminant Analysis), SVM (метод опорных векторов, Support Vector Machine), RF (Random Forest, случайный лес), NB (наивный байесовский классификатор, Naive Bayes) на данных SNP 196 особей уток, относящихся к 16 породам. При обучении также использовалась кросс-валидация. Рассчитывались метрики моделей для панелей из 100, 500, 1000 и 2000

SNP. Отмечается улучшение обучения моделей при классификации моделей по данным 2000 SNP. Однако стоит отметить, что, несомненно, выборка, состоящая из 16 пород и 196 особей, является недостаточной для достоверной оценки обобщающей способности модели. Из-за разделения данных на обучающее и валидационное множества, объём валидационной выборки для каждой конкретной породы, по всей видимости, не превышал четырёх особей, что снижает статистическую значимость результатов (Yan, 2025).

Проведено исследование возможности применения методов машинного обучения на породах лошадей чешской селекции (Burócziová, Říha, 2009). В работу включены 932 генотипа лошадей 8 пород: теплокровные породы Чехии и Словакии, а также хафлингер, норикер, чешско-моравская бельгийская и пинцгауская лошадь. Использовались такие модели как наивный байесовских классификатор, байесовская сеть (Bayes Net), IB1 (nearest-neighbor, метод ближайших соседей), IB5(также метод ближайших соседей, но с использованием весовых коэффициентов), J48, JRip. Процент верно идентифицированных образцов варьировал от 59 до 88%. Стоит отметить, что столбчатая диаграмма, построенная методом IB1, в данной работе показывает значительную долю ошибок, приходящуюся на отнесение теплокровных лошадей Словакии к выборке чешской теплокровной породы.

В 2021 году был апробирован в идентификации породной принадлежности лошадей метод MLP (Multilayer Perceptron, многослойный перцептрон), наравне с перечисленными выше наивным байесовским классификатором и байесовской сетью (Štöhllová Putnová, Štöhl, 2021). Стоит отметить, что общая точность модели MLP была минимальной и составляла 35%. В исследовании 2025 года в глубоком обучении (нейронные сети) были использованы данные SNP и методы DNN (deep neural network, глубокая нейронная сеть). Использовался алгоритм Гарсона (Garson) и Олдена (Olden) для поиска наиболее информативных для классификации SNP. Из всего набора SNP, полученных при генотипировании на чипе Illumina, были оставлены 4270 однонуклеотидных замен. При применении алгоритма Гарсона были выявлены 4937 наиболее информативных для обучения модели

замен, а при применении алгоритма Олдена – 7999. В данном случае алгоритмы глубокого обучения использовались для выявления значимых нуклеотидных замен и сравнения полученных результатов кластеризации методом PCA до очистки данных и после (Manzoogi et al, 2023). Подобные исследования по поиску наиболее значимых нуклеотидных замен были проведены и для крупного рогатого скота (Li et al, 2018).

Помимо задач идентификации, методы машинного обучения находят широкое применение в смежных областях животноводства и ветеринарии. Технологии компьютерного зрения и анализа данных с носимых устройств позволяют автоматизировать мониторинг поведения и здоровья животных, включая раннюю диагностику патологий, таких как хромота (Ezanno, 2021; Юрков, Курочкин, Покумин, 2024), и поиск пропавших особей (Batic, Culibrk, 2019). Параллельно с этим, алгоритмы глубокого обучения внедряются в селекционные процессы для анализа родословных, оценки влияния мутаций на продуктивность и прогнозирования резистентности. Комплексное использование таких интеллектуальных систем не только повышает точность селекции, но и существенно снижает трудозатраты при содержании и ветеринарном контроле стада (Михальский, Новосельцева, 2018). Таким образом машинное обучение несомненно является перспективным направлением для фундаментальной и прикладной генетики, селекции и зоотехнии.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились с 2019 по 2024 год включительно на базе лаборатории сравнительной генетики животных Института общей генетики имени Н.И. Вавилова РАН. Были совершены экспедиции и поездки на конные заводы с целью сбора биологического материала. В лаборатории выполнялось выделение ДНК из биологического материала, а также статистическая обработка полученных результатов.

2.1 Характеристика исследуемых выборок

Исследуемые выборки представляют собой заводские породы лошадей российской и зарубежной селекции, аборигенные породы лошадей, а также популяцию одичавших лошадей острова Водный. Места сбора образцов отмечены на Рисунке 18.

Источником биологического материала служила кровь, луковицы волос, буккальный эпителий и образцы биопсии тканей. Образцы крови собирались на конных заводах и хозяйствах, а также в ходе экспедиций. Взятие крови проводилось из яремной вены в вакуумные пробирки с антикоагулянтом (КЗ ЭДТА). Образцы волос вместе с волосяными фолликулами помещались в индивидуальные бумажные конверты. Забор буккального эпителия осуществляли путем соскабливания ватной палочкой с внутренней стороны щеки лошади.



Рисунок 18 – Отмеченные на карте локации сбора образцов. Красным отмечены заводские породы, синим – аборигенные, желтым – одичавшие лошади.

Заводские породы лошадей России представлены следующими породами: ахалтекинская (конный завод «Шаэль»), русская тяжеловозная (Вологодский конный завод), советская тяжеловозная (КФХ «Нестеренко»), донская и буденновская породы (Мощалковский конный завод) (Таблица 2), терская (частные владельцы), русская верховая, карачаевская, орловская рысистая.

Таблица 2 – Выборки заводских пород лошадей России и вторично одичавших лошадей, используемые в данной работе

Порода	N, особей	Хозяйство/выборка
Ахалтекинская	15	Шаэль
Русская тяжеловозная	41	Вологодский к/з
Советская тяжеловозная	14	КФХ «Нестеренко»
Донская	14	Мощалковский к/з
Буденновская	112	К/з, частные владельцы
Одичавшие лошади	127	ГПБЗ «Ростовский»
Русская верховая	183	Старожиловский конный завод и частные владельцы
Орловская рысистая	85	Частные владельцы и конные заводы
Терская	66	Хозяйства Ставропольского и Краснодарского края и частные владельцы
Карачаевская	100	Частные владельцы
Общее число особей	757	

Образцы волос и крови русской верховой породы лошадей были собраны преимущественно на Старожиловском конном заводе, а также в Кремлевской школе верховой езды, образцы волос были предоставлены для анализа частными владельцами. Образцы биопсии лошадей острова Водный были предоставлены сотрудником зоологического музея МГУ Натальей Николаевной Спасской. Образцы орловской рысистой породы предоставлены ассоциацией по орловской породе лошадей. Образцы карачаевской породы лошадей предоставлены

ассоциацией по карачаевской породе лошадей. Образцы терской породы лошадей предоставлены Любовью Понькиной для дальнейшего исследования.

Локальные породы лошадей были получены от частных владельцев, либо собирались в ходе экспедиций сотрудниками лаборатории. В Таблице 3 представлены общие объемы выборок по каждой из пород.

Таблица 3 – Исследуемые выборки лошадей локальных пород

Порода	N, особей	Хозяйство/выборка
Алтайская	33	Алтайская Улаган
	13	Алтайская «Суаяг»
	20	Алтайская Кош-Агач
	10	Алтайская Черемшанка
	40	Алтайская «Энчи»
Новоалтайская	62	–
Тувинская	60	Тувинская Ирбис
	60	Тувинская Байлак
	60	Тувинская Байдаг
	40	Тувинская Коршкорлыг
	60	Тувинская Арыг-Хем
Монгольская	40	Монгольская Гоби
	50	Монгольская Тэс
	48	Монгольская Дархат
Кушумская	21	–
Печорская	19	–
Мезенская	124	–
Забайкальская	40	–
Бурятская	51	–
Общее число особей	851	–

Также некоторые локальные породы были подразделены на отдельные выборки в зависимости от точки сбора образцов. Так алтайская порода включала 5 популяций, собранных в 2011-2024 годах.

В 2011 году выборка, для которой был проведен STR анализ, представлена лошадьми хозяйства «Энчи» (село Улаган). В 2023 году образцы отбирали в поселке Черемшанка в хозяйстве «АлтайКай» (Рисунок 19).

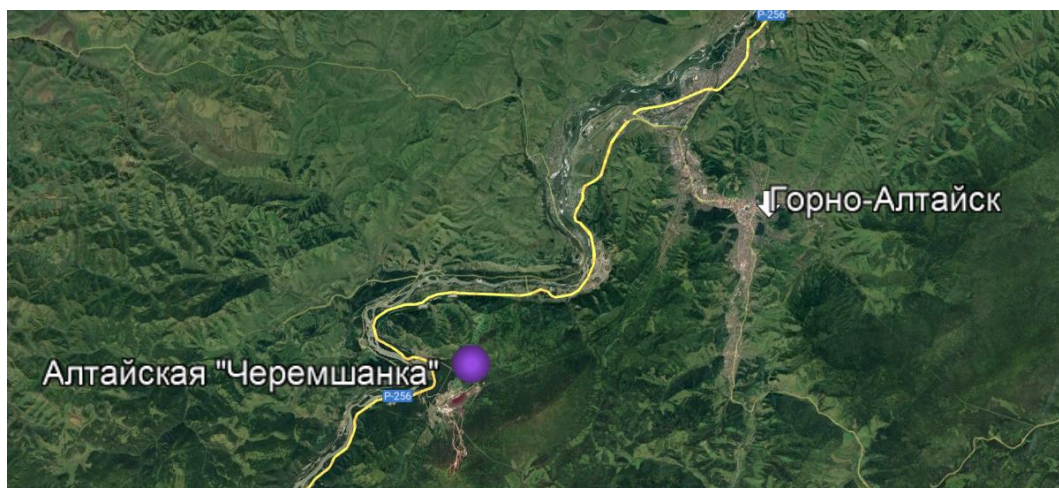


Рисунок 19 – Места сбора образцов в 2023 году.

В 2024 году маршрут экспедиции проходил через Улаган и до Кош-Агача. В Улагане было собрано 33 образца от частных владельцев и на пункте сбора лошадей. Также были взяты образцы на стоянке «Суаяг» севернее Улагана (12 образцов). В Кош-Агаче, на границе с Монголией, было отобраны 20 образцов на стоянке «Дошон» (Рисунок 20).

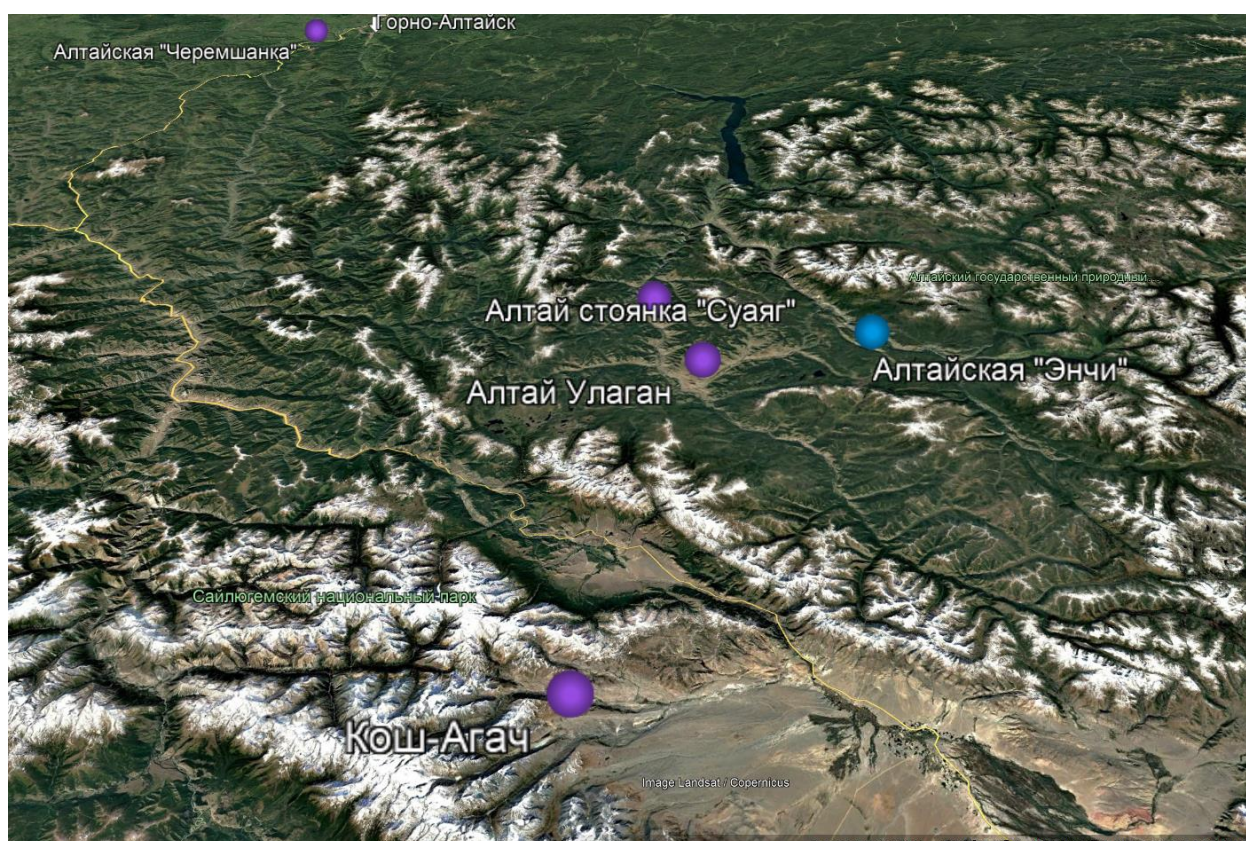


Рисунок 20 – Места сбора образцов в 2024 году.

В анализ были включены выборки лошадей зарубежной селекции, которые представлены в Таблице 4. Данные фрагментного анализа европейских пород лошадей были взяты из базы данных (Van de Goor, 2011).

Таблица 4 – Характеристика исследованных популяций европейских лошадей

Порода	Число образцов	Порода	Число образцов
Камполина	61	Арабская	615
Лузитанская	43	Фьордская	544
Польский конник	282	Хакней	141
Тинкер	28	Чистокровная верховая	55
Аппалуза	99	Нью форест	54
Уэльская	225	Липицианская	45
Дартмурская	22	Исландская	134
Шайрская	29	Голландская упряжная	73
Шетлендский пони	560	Меренская	23
Теннессийская	23	Гронингер	27
Андалузская	67	Хафлингер	65
Фалабелла	200	Каспийская	17
Феллская	70	Миниатюрная лошадь	250
Коннемара	40	Стандартбредная	997
Голландская теплокровная	1238	Всего особей	6027

Выборки лошадей зарубежной селекции представлены как заводскими, так и локальными породами.

2.2 Выделение ДНК

Молекулярно-генетический анализ проводился на базе лаборатории сравнительной генетики животных ИОГен РАН. Выделение ДНК проводилось из различного биологического материала по инструкции фирм-изготовителей. Для этого применялись следующие наборы: «Magna DNA Prep» и «Diatom DNA Prep» (ООО «Лаборатория Изоген», Москва) для выделения ДНК из образцов крови,

Гордиз Sprint (ООО «Гордиз», Москва) – из волос, Qiagen (Qiagen, США) – из эпителиальных тканей.

При выделении ДНК из крови отбиралось 100 мкл пробы, смешивалось с лизирующим буфером и помещалось в термостат на 30 минут при 65°C. Затем в лизированные образцы добавлялось 30 мкл магнитных частиц, с которыми связывалась ДНК, и проводилось промывание от белков и солей. Для элюирования ДНК использовалась деионизированная вода.

Для тканей лизис длился в течение ночи (10-12 часов). Образцы предварительно измельчались и очищались от спирта. Далее супернатант помещался на микроцентрифужную колонку и откручивался на центрифуге. Тем самым ДНК фиксировалась на колонке. После двух циклов центрифугирования с промывочным буфером ДНК элюировали водой.

Выделение ДНК из волосяных фолликулов проводилось путем добавления буфера и лизирования в течение 2 часов.

2.3 Фрагментный анализ

Генетическую паспортизацию лошадей проводили методом фрагментного анализа продуктов амплификации 17 микросателлитных локусов по стандартной панели маркеров COrDIS Horse (ООО «Гордиз», Москва), основанной на наборе локусов, рекомендованном Международным обществом генетики животных (International Society of Animal Genetics, ISAG). Подготовку реакционной смеси для ПЦР и саму реакцию проводили в соответствии с инструкцией к набору реагентов. Методом капиллярного электрофореза определяли аллельный состав локусов: АНТ4, АНТ5, ASB2, ASB17, ASB23, CA425, HMS1, HMS2, HMS3, HMS6, HMS7, НТG4, НТG6, НТG7, НТG10, LEX3, VHL20. Последовательности праймеров и локализация локусов приведены в Таблице 5.

Таблица 5 – Характеристика микросателлитных праймеров

Локус	Хромосома	Последовательность праймера	Диапазон длин аллелей
АНТ4	24	F:AACCGCCTGAGCAAGGAAGT	144-164
		R:CCCAGAGAGTTTACCCT	
АНТ5	8	F: ACGGACACATCCCTGCCTGC	126-144
		R: GCAGGCTAAGGAGGCTCAGC	
ASB2	15	F: CCACTAAGTGTCGTTTCAGAAGG	216-250
		R: CACAACCTGAGTTCTCTGATAGG	
ASB17	2	F: ACCATTCAGGATCTCCACCG	87-129
		R: GAGGGCGGTACCTTTGTACC	
ASB23	3	F: GAGGGCAGCAGGTTGGGAAGG	175-211
		R: ACATCCTGGTCAAATCACAGTCC	
CA425	28	F: AGCTGCCTCGTTAATTCA	226-246
		R: CTCATGTCCGCTTGTCTC	
HMS1	15	F: CATCACTCTTCATGTCTGCTTGG	170-186
		R: TTGACATAAATGCTTATCCTATGGC	
HMS2	10	F: CTTGCAGTCGAATGTGTATTAAATG	222-248
		R: ACGGTGGCAACTGCCAAGGAAG	
HMS3	9	F: CCATCCTCACTTTTTCACTTTGTT	148-170
		R: CCAACTCTTTGTACATAACAAGA	
HMS6	4	F: GAAGCTGCCAGTATTCAACCATTG	151-169
		R: CTCCATCTTGTGAAGTGTAACCTCA	
HMS7	1	F: TGTTGTTGAAACATACCTTGACTGT **	165-185
		R: CAGGAAACTCATGTTGATACCATC	
HTG4	9	F: CTATCTCAGTCTTGATTGCAGGAC	127-139
		R: CTCCCTCCCTCCCTCTGTTCTC	
HTG6	15	F: GTTCACTGAATGTCAAATTCTGCT	84-102
		R: CCTGCTTGGAGGCTGTGATAAGAT	
HTG7	4	F: CCTGAAGCAGAACATCCCTCCTTG	118-128
		R: ATAAAGTGTCTGGGCAGAGCTGCT	
HTG10	21	F: TTTTATTCTGATCTGTCACATTT	95-115
		R: CAATTCCCGCCCCACCCCGGCA	
LEX3	X	F: ACATCTAACCAGTGCTGAGACT	142-164
		R: GAAGGAAAAAAGGAGGAAGAC	
VHL20	30	F: CAAGTCCTCTTACTTGAAGACTAG	87-105
		R: AACTCAGGGAGAATCTTCCTCAG	

При проведении капиллярного электрофореза для последующей интерпретации длин исследуемых фрагментов каждый из праймеров был снабжен одной из пяти флуоресцентных меток, детектируемых в каналах Blue, Green,

Yellow, Red, Orange. Для определения длины амплифицированных фрагментов учитывался тип флуоресцентной метки и ожидаемая длина фрагментов на генетическом анализаторе Genetic Analyzer AB3130 (AB - Applied Biosystems, США). В процессе анализа использовался размерный стандарт GeneScan 500 LIZ (AB), а расшифровка хроматограмм проводилась с помощью программы GeneMapper v. 3.5 (AB). Идентификация аллелей производилась путем сопоставления значений длин фрагментов с размерными классами, с шагом, соответствующим ожидаемому числу нуклеотидов.

2.4 Расчет популяционно-генетических параметров

Для статистической обработки данных фрагментного анализа использовалась программная среда R 4.4.2 (Ihaka, 1996) с открытым исходным кодом (Di Cola, 2017). Тепловые карты и диаграммы частот аллелей для каждого локуса рассчитывались с использованием пакета PopGenReport (Adamack, 2014). Графики по результатам анализа главных компонент строились в Plotly (Sievert, 2020).

В качестве метрик для определения уровня разнообразия использовались показатели аллельного разнообразия, ожидаемая (H_e) и наблюдаемая гетерозиготность (H_o). Наблюдаемая гетерозиготность рассчитывалась как фактическая доля локусов в гетерозиготном состоянии. Ожидаемая гетерозиготность рассчитывалась по формуле:

$$H_e = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2,$$

где P_i – частота i -го аллеля среди общего числа l аллелей (Алтухов, 2003).

Для расчета наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности, попарных генетических дистанций и p -value для них использовалась надстройка для Excel – GenAlEx. С использованием GenAlEx проводился расчёт индексов фиксации Райта и генетических дистанций N_e (Nei, 1978).

Построение дендрограмм проводилось в среде R на основе дистанций Nei с использованием пакета `poppr` (Kamvar et al., 2014) двумя методами: UPGMA – Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean или метод невзвешенных группировок с попарным средним, и NJ (neighbor-joining) (Backeljau, 1996). Оценка надежности выполнялась бутстрэп-анализом (100 000 повторов). Дальнейшая визуализация и оформление подписей данных проводилось в iTOL (Interactive Tree Of Life) (Letunic, 2024).

Для кластеризации популяций применялся алгоритм Монте-Карло для марковских цепей (MCMC) в программе STRUCTURE (Pritchard et al., 2000). Количество итераций – 100 000. Построение графиков проводилось для K от 2 до 10. Определение числа кластеров рассчитывалось по величине ΔK по методу Эванно (Evanno et al., 2005).

Для нивелирования дихотомии дендрограмм проводился анализ методом главных компонент и дискриминантный анализ главных компонент в пакете Plotly для пространства двух компонент. При этом на плоскости располагаются отдельные точки для каждого животного в каждой популяции. Расчет производится с построением матрицы состояний по каждому аллелю всех локусов для каждого из числа наблюдений (особей) через функцию `Scalegen`. Центрирование данных производится с учетом средней частоты аллеля. Главные компоненты вычислялись через ковариационную матрицу с использованием функции `dudi.pca`.

Низкие значения объясненной дисперсии при анализе главных компонент соответствуют высокой размерности анализируемых локусов. Например, для выборки заводских пород лошадей было выявлено 159 аллелей по 17 локусам, и соответственно 142 собственных значения (eigenvalues). Отсутствие существенного вклада в дисперсию хотя бы одной из компонент объясняется высокой вариабельностью микросателлитных локусов, генетическая изменчивость которых распределена по многим независимым направлениям PCA.

2.5 Обучение модели машинного обучения

Для идентификации и определения породной принадлежности исследуемых лошадей в каждой выборке было проведено обучение модели методом машинного обучения. Применялся метод градиентного бустинга с использованием библиотеки CatBoost (Prokhorenkova, 2018) для Python 3.12.7 (Van Rossum, 2003), так как она наиболее актуальна в настоящее время для проведения обучения мультиклассовой модели. При градиентном бустинге строится не дерево решений, а «решающие пни» (decision stumps), в качестве базовых моделей. На каждом цикле модель учится с использованием результатов предыдущей итерации, тем самым улучшая исходные «пни решений». Данный метод применим и разрабатывался для категориальных признаков; стоит отметить, что при расчетах возможно использование видеокарты (GPU) компьютера, что позволяет повысить скорость обучения модели.

Алгоритм предсказывает принадлежность объекта к классу на основании некоторого набора данных (features). Соответственно предсказанию может быть True class – истинный класс, а также Predicted class – предсказанный моделью класс. Если модель правильно отнесла объект класса 1 к соответствующему классу 1, то он учитывается в поле True Positive (TP) – истинноположительный класс, если объект класса 0 к классу 0 – True Negative (TN, истинноотрицательный класс). Соответственно отнесение 1 к классу объектов 0 – False Negative (FN, ложноотрицательный класс), и отнесение 0 к 1 – False Positive (FP, ложноположительный класс). Суммы всех ответов модели заносятся в данную матрицу ошибок, на основе которой таким образом рассчитываются следующие метрики.

Данные по аллелям микросателлитных локусов были закодированы как категориальные признаки: для каждого из 17 локусов сформировано по два признака, отражающих оба аллеля генотипа, что в сумме дало 34 входных переменных на образец. Дополнительно в модели был активирован встроенный механизм балансировки классов через параметр `auto_class_weights='Balanced'`,

который автоматически назначает веса, обратно пропорциональные частоте классов. Были рассчитаны следующие стандартные метрики: Accuracy, Precision (точность), Recall (полнота), F1-мера. Для визуализации результатов обученной модели были построены попарные для каждой из пород матрицы ошибок, отражающие способность модели к идентификации каждой из них.

Для оценки вероятности отнесения образца к одному из классов, были построены столбчатые диаграммы для карачаевской и орловской рысистой породы лошадей, где цветом отмечался один из классов (порода).

Метрика Accuracy (общая точность) – характеризует долю правильных ответов и насколько модель близка к предсказанию истинных значений. Рассчитывается как сумма True Positive и True Negative, деленная на все предсказания.

$$\text{Accuracy} = \frac{TP+TN}{TP+TN+FP+FN}$$

Метрика Precision (положительная точность, positive predictive value) – это доля правильно предсказанных положительных объектов, относительно всех объектов, отнесенных моделью к положительному классу (Powers, 2020).

Является частным от деления TP на TP + FP. Таким образом, величина данной метрики зависит от доли FP (false positive) или ложно положительных экземпляров класса.

$$\text{Precision} = \frac{TP}{TP+FP}$$

Чем меньше ложноположительных срабатываний будет допускать модель, тем больше будет её Precision.

Метрика Recall (полнота, sensitivity in diagnostic binary classification) характеризует долю правильно предсказанных положительных объектов среди всех объектов положительного класса (Erickson, 2021).

позволяет оценить, насколько модель упускает экземпляра данного класса. Зависит от показателя False Negative.

$$\text{Recall} = \frac{TP}{TP+FN}$$

Используется, когда классы сбалансированы. В случае дисбаланса классов лучше воспользоваться другими метриками. Для оценки качества модели на каждом из классов по отдельности обычно используют метрики precision и recall - они не зависят, в отличие от accuracy, от соотношения классов и потому применимы в условиях несбалансированных выборок.

Recall не зависит от True Negative (TN) и False Positive (FP) в отличие от precision, то есть, если модель правильно прогнозирует все Positive объекты, recall будет равен единице (100%) даже для случаев, когда все объекты класса Negative были ошибочно определены как Positive. Для объединения precision и recall в обобщенный критерий качества применяют F-меру.

Метрика F1-мера (F1-measure) - среднее гармоническое precision и recall, является мерой точности в задачах бинарной классификации (Sasaki, 2007):

$$F_1 = 2 \frac{Recall * Precision}{Recall + Precision} = \frac{TP}{TP + \frac{FP + FN}{2}}$$

F1-мера достигает максимума при precision и recall равными единице, и близка к нулю, если один из аргументов близок к нулю. F1-мера применяется, если метрики precision и recall одинаково важны.

Для случаев, когда одна из используемых метрик приоритетнее используют F_β -меру:

$$F_\beta = (1 + \beta^2) \cdot \frac{precision \cdot recall}{(\beta^2 \cdot precision) + recall}$$

где: β - весовой коэффициент precision в F_β -мере.

F_β -мера применяет дополнительные веса, придавая одной из метрик precision или recall большее значение, чем другой.

Выборки разделялись на обучающую и тестовую в соотношении 70/30 соответственно.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Генетическая структура лошадей заводских, аборигенных пород и одичавших лошадей

В качестве популяционно-генетических маркеров использовалась панель из 17 микросателлитных локусов: АНТ4, АНТ5, ASB2, ASB17, ASB23, СА425, HMS1, HMS2, HMS3, HMS6, HMS7, НТG4, НТG6, НТG7, НТG10, LEX3, VHL20. Был проведен анализ результатов микросателлитного генотипирования по основным популяционно-генетическим показателям, таким как – количество аллелей на локус, аллельное разнообразие, коэффициент инбридинга, индекс фиксации Райта для заводских пород России и одичавших лошадей острова Водный, а также для аборигенных пород лошадей России и Европейских пород лошадей.

3.1.1 Аллельное разнообразие используемых локусов

Для объединенной выборки (1608) лошадей по всем локусам наблюдалось разнообразие аллелей (Рисунок 21). Число аллелей варьировало от 6 (НТG7) до 22 (ASB17). Наиболее изменчивым оказался локус ASB17. Частоты аллелей 17 микросателлитных локусов для каждой из пород приведены в Приложении А.

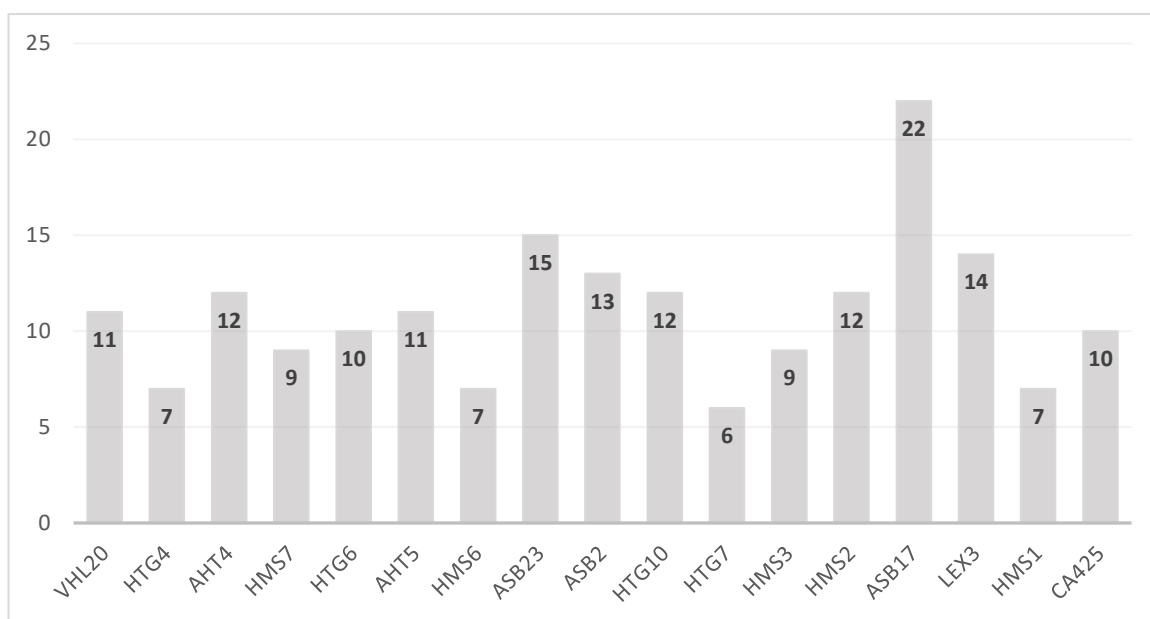


Рисунок 21 – Аллельное разнообразие 17 микросателлитных локусов для заводских и локальных пород лошадей.

В Таблице 6 приведена характеристика 17 микросателлитных локусов, где H_t - общая ожидаемая гетерозиготность при панмиксии, H_e - ожидаемая гетерозиготность, H_o - наблюдаемая гетерозиготность, F_{is} – коэффициент инбридинга особей в субпопуляции, F_{it} - коэффициент инбридинга в популяции в целом, F_{st} – коэффициент инбридинга субпопуляции относительно популяции. Ожидаемая гетерозиготность варьировала от 0,58 (HTG6) до 0,82 (ASB17). Практически по всем локусам наблюдается избыток гетерозигот в субпопуляции (отрицательные значения F_{is}). Однако проведение теста χ^2 не подтвердило значимых отклонений. Недостаток гетерозигот по локусу LEX3 вызван его локализацией на X-хромосоме и отсутствием гетерозигот среди мужских особей.

Таблица 6 – Характеристика исследуемых локусов

Локус	H_t	Mean H_e	Mean H_o	F_{is}	F_{it}	F_{st}	Nm
VHL20	0,87	0,79	0,81	-0,03	0,06	0,09	2,55
HTG4	0,69	0,63	0,65	-0,03	0,06	0,09	2,53
AHT4	0,81	0,74	0,75	-0,02	0,07	0,09	2,47
HMS7	0,79	0,72	0,72	0,00	0,09	0,09	2,65
HTG6	0,65	0,56	0,58	-0,04	0,10	0,14	1,57
AHT5	0,82	0,76	0,75	0,02	0,09	0,07	3,23
HMS6	0,77	0,69	0,71	-0,03	0,09	0,11	1,94
ASB23	0,84	0,76	0,77	-0,01	0,09	0,10	2,36
ASB2	0,84	0,79	0,79	0,00	0,06	0,06	3,99
HTG10	0,84	0,77	0,78	-0,02	0,07	0,09	2,59
HTG7	0,66	0,59	0,59	-0,01	0,11	0,12	1,89
HMS3	0,81	0,74	0,66	0,12	0,19	0,09	2,68
HMS2	0,80	0,72	0,73	-0,01	0,09	0,10	2,24
ASB17	0,88	0,82	0,83	-0,01	0,06	0,07	3,10
LEX3	0,86	0,80	0,53	0,35	0,39	0,07	3,57
HMS1	0,70	0,66	0,69	-0,04	0,02	0,06	3,79
CA425	0,73	0,67	0,68	-0,02	0,06	0,08	2,76
Среднее	0,79 $\pm 0,02$	0,72 $\pm 0,02$	0,71 $\pm 0,02$	0,01 $\pm 0,02$	0,10 $\pm 0,02$	0,09 $\pm 0,00$	2,70 $\pm 0,16$

3.1.2 Генетическая структура заводских лошадей России и вторично одичавших лошадей

В данном разделе приведены результаты по локальным и заводским породам России, а также популяции одичавших лошадей. Описаны основные

популяционно-генетические параметры пород, генетические дистанции, приведены тепловые карты и дендрограммы.

Было рассчитано среднее число аллелей на локус. Для выборок заводских лошадей России и одичавших лошадей острова Водный среднее значение варьировало от 4,59 (тяжеловозные породы, ахалтекинская, донская, лошади о. Водный) до 8,71 (карачаевская порода). Стоит отметить, что значения для многих заводских пород не превышают среднего числа аллелей у изолированной популяции лошадей с острова Водный. Для ахалтекинской породы лошадей это ожидаемый результат, ввиду ее закрытого генофонда, как у чистокровной породы лошадей. Однако низкий показатель количества аллелей у тяжеловозных лошадей может свидетельствовать об их уязвимом статусе, связанном с прохождением эффектов «бутылочного горлышка» или с длительным тесным инбридингом (таблица 7). Так, по данным автора (Борисова, 2019), в русской тяжеловозной породе в настоящее время действуют только три конных завода – СПК ПКЗ «Вологодский», АО ПКЗ «Куединский», ООО «Дружба». При этом по данным 2010 года (Блохина, 2010), на тот момент был сохранен только один конный завод, поголовье которого использовалось при создании отделения русской тяжеловозной породы на Вологодском конном заводе. В донской породе лошадей также наблюдается снижение численности маточного поголовья, и основное ядро находится на конном заводе им. Буденного (Николаева, 2010). Также по данным автора наблюдается снижение количества чистопородного молодняка донской породы ввиду скрещивания с жеребцами ахалтекино-донской, арабо-донской, буденновской и чистокровной верховой пород. Донская порода формировалась в 70-х годах 18 века (Петричева, 2019) с использованием восточных и арабских лошадей на конном заводе имени М. Платова. Однако по состоянию на 2022 год маточное поголовье донской породы не превышает 200 голов, что также сказывается на разнообразии генофонда породы (Тарасова, 2022). Для нивелирования различий объемов выборок был рассчитан показатель аллельного богатства (A_r , allelic richness). Таблицы с данными аллельного богатства по

каждому из локусов приведена в Приложении Б и В. Средние значения аллельного богатства отражены в Таблице 7.

Таблица 7 – Аллельное разнообразие заводских пород лошадей и одичавших лошадей о. Водный по 17 микросателлитным локусам

локус/порода	Буденновская	Орловская	Терская	Карачаевская	Русская верховая	Советская тяжеловозная	Русская тяжеловозная	Ахалтекинская	Донская	Лошади о. Водный
VHL20	7	7	6	9	8	6	7	5	6	5
HTG4	5	7	6	6	6	4	4	4	4	5
ANT4	7	7	8	11	7	5	4	3	5	4
HMS7	7	6	6	7	6	5	6	6	4	6
HTG6	5	5	5	8	7	2	2	3	4	4
ANT5	5	7	6	7	6	7	7	4	4	5
HMS6	5	4	5	7	5	5	3	3	3	5
ASB23	9	7	6	12	8	5	3	4	7	5
ASB2	9	6	10	11	10	7	5	6	7	5
HTG10	8	7	8	9	7	4	6	4	5	4
HTG7	4	3	4	4	3	4	4	3	2	4
HMS3	7	6	7	7	7	3	5	6	6	5
HMS2	7	7	8	8	7	5	5	6	4	5
ASB17	11	12	10	16	12	9	7	7	7	4
LEX3	8	8	8	11	9	7	5	6	8	5
HMS1	5	5	5	7	5	3	4	4	4	5
CA425	5	8	7	8	7	6	5	4	4	2
Общее число аллелей	114	112	115	148	120	87	82	78	84	78

Также были построены тепловые карты. На Рисунке 22 представлены результаты по наиболее полиморфному локусу ASB17, по которому идентифицированы 22 аллеля. Для некоторых пород (русская тяжеловозная,

ахалтекинская, одичавшие лошади) можно наблюдать увеличение частоты встречаемости одного-двух аллелей.

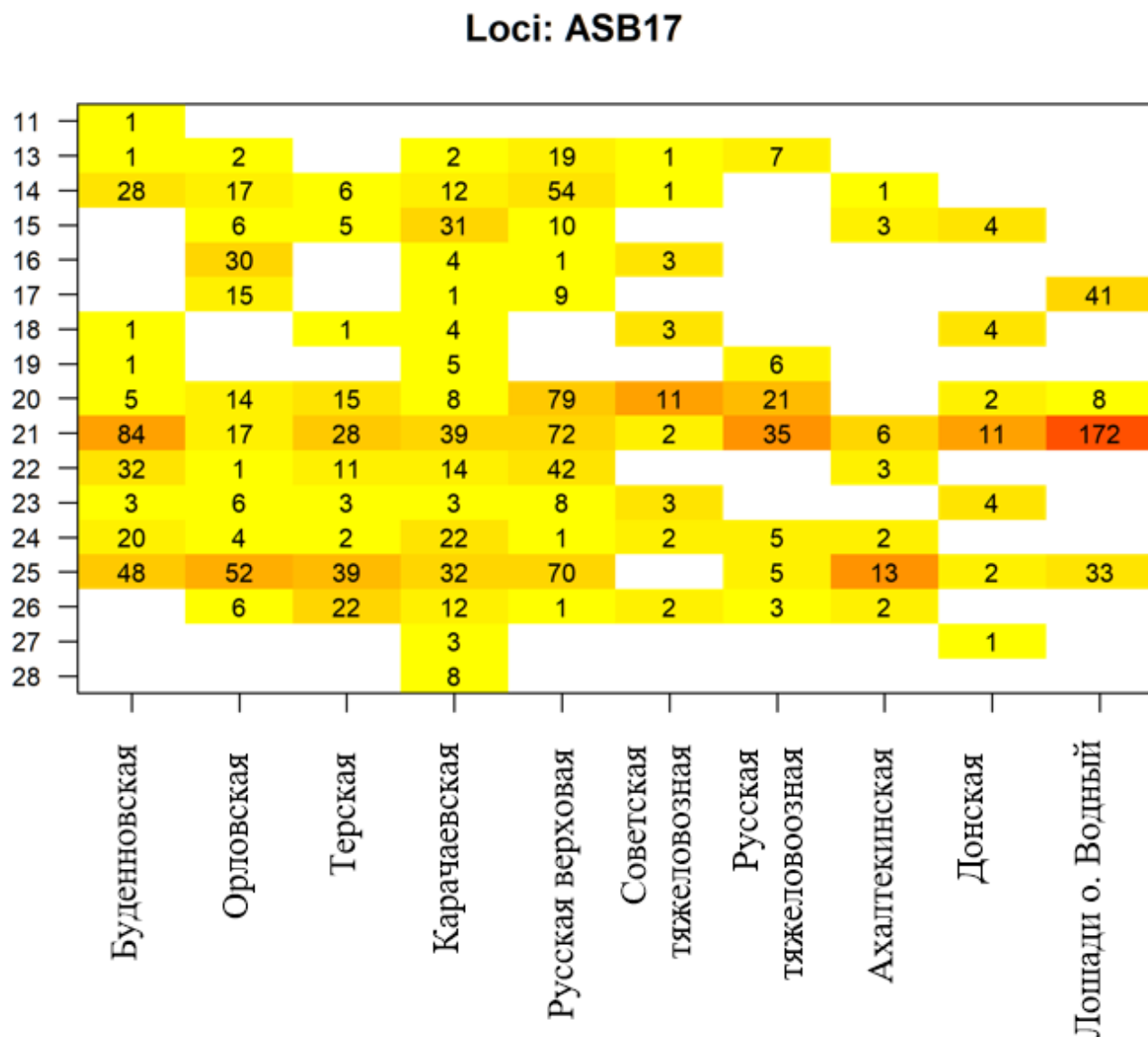


Рисунок 22 – Тепловая карта распределения частот аллелей для локуса ASB17 для заводских пород лошадей и одичавших лошадей о. Водный.

Наиболее равномерное распределение частот и большое разнообразие аллелей наблюдается у таких пород как карачаевская, орловская рысистая, русская верховая и терская. Тепловые карты, построенные по каждому из 17 микросателлитных локусов, представлены в Приложении Г.

На основе данных частот аллелей были рассчитаны основные популяционные показатели, такие как наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготность (Чесноков, Артемьева, 2015), индекс фиксации (F), среднее число аллелей на локус (N_a), а также число эффективных аллелей на локус – N_e , I –

информационный индекс Шеннона, Ar – аллельное богатство (Таблица 8). Показатель наблюдаемой гетерозиготности варьировал от 0,59 до 0,74. Наиболее изменчивыми оказались русская верховая, терская и карачаевская породы лошадей. По некоторым породам наблюдаются отрицательные значения индекса фиксации (коэффициента инбридинга), что говорит о незначительном избытке гетерозигот в популяции. На основании минимальных значений параметров внутривидовой изменчивости лошадей о. Водный можно предположить, что имели место эффект основателя, изоляция и, вследствие этого, инбридинг, что согласуется с историей формирования этой группы лошадей.

При расчете эффективного числа аллелей, выявлена разница между данным показателем и фактическим числом аллелей в породах. Количество аллелей, которые вносят вклад в разнообразие пород (эффективное число аллелей) в среднем составило 3,63, что говорит о наличии редких аллельных вариантов, тем не менее слабо влияющих на структуру популяции в рамках данной концепции.

Аллельное богатство позволяет нивелировать различия исследуемых выборок. Использование данного метода позволило выявить меньший разброс разнообразия в породах.

Таблица 8 – Основные популяционные показатели для заводских пород и одичавших лошадей о. Водный

Порода	N	Na	Ar	Ne	I	Ho	He	F
Буденновская	112	6,71	5,00	3,68	1,43	0,69	0,71	0,03
Орловская	85	6,59	5,23	3,68	1,44	0,69	0,69	0,01
Терская	66	6,76	5,52	4,12	1,52	0,7	0,73	0,04
Карачаевская	100	8,71	6,64	5,22	1,75	0,74	0,78	0,05
Русская верховая	183	7,06	5,38	3,86	1,46	0,7	0,71	0,01
Советская тяжеловозная	14	5,12	4,80	3,37	1,31	0,67	0,66	-0,03
Русская тяжеловозная	41	4,82	4,42	3,07	1,22	0,66	0,62	-0,06
Ахалтекинская	15	4,59	4,38	3,14	1,23	0,67	0,65	-0,04
Донская	14	4,94	4,70	3,22	1,28	0,7	0,65	-0,06
лошади о. Водный	127	4,59	4,10	2,97	1,17	0,59	0,61	0,03
Среднее	75,7	5,98	5,02	3,63	1,38	0,68	0,68	0

Также наибольший уровень разнообразия по показателю аллельного богатства выявлен для терской, русской верховой и карачаевской пород. Наименьшие значения показателя выявлены для донской, ахалтекинской и тяжеловозных пород, а также одичавших лошадей острова Водный. Для ахалтекинской породы низкое разнообразие является следствием длительной селекции при закрытом генофонде данной чистокровной породы. Средний показатель аллельного богатства составил 5,02. Орловская рысистая порода лошадей, несмотря на то что в ней запрещены скрещивания с лошадьми других пород, имеет показатель аллельного богатства выше среднего – 5,23. В целом, включение в анализ аллельного богатства позволило снизить разброс значений, но при сравнительном анализе разнообразия пород, результаты остаются схожими с показателем среднего числа аллелей на локус.

Общее число аллелей в данных породах варьировало от 78 до 148 (Рисунок 23). Минимальное значение выявлено в популяции лошадей о. Водный и ахалтекинских лошадей. Максимальное значение – в карачаевской породе.



Рисунок 23 – Общее число аллелей по 17 микросателлитным локусам заводских пород лошадей России.

Данные результаты соотносимы с результатами исследования авторов (Блохина, Храброва, 2024), в которых среди выборки донской породы лошадей также было выявлено минимальное число аллелей среди верховых пород лошадей. Однако для русской и советской тяжеловозной пород лошадей был выявлен 121

аллель в каждой из пород, что превышает результаты настоящей работы. Данные различия могут быть вызваны как объемами, так и характеристиками исследуемых выборок.

При кластерном анализе для оценки генетического сходства пород методами UPGMA и NJ выявлена общая для двух методов тенденция к отделению двух крупных кластеров – верховых и тяжеловозных пород (Рисунок 24).

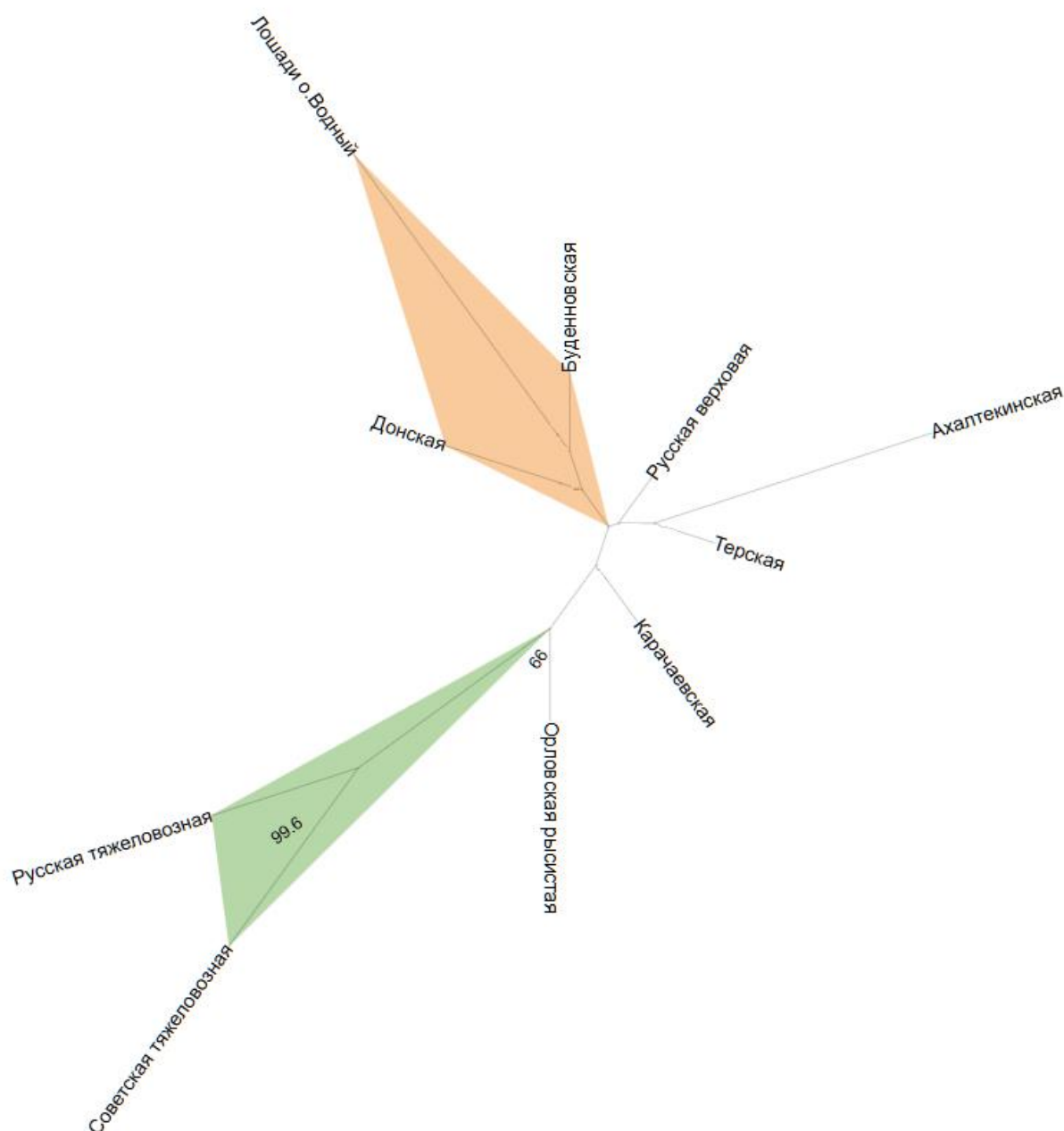


Рисунок 24 – Неукорененная дендрограмма neighbor-joining, для заводских пород и лошадей о. Водный.

На NJ дендрограмме одичавшие лошади острова Водный кластеризуются вместе с донской и происходящей от нее буденновской породой лошадей,

подтверждая гипотезу о том, что изначально на острове были изолированы животные именно этих пород (Спаская, Щербакова, 2006). Буденновская порода попадает в один кластер с русской верховой, что вероятно детерминировано применением скрещиваний с чистокровными верховыми жеребцами в обеих породах (Демин, 2004).

На UPGMA-дендрограмме отделяются два крупных кластера – верховые и тяжеловозные породы. При построении кластера, в который входят верховые породы лошадей, bootstrap <50%, что говорит о низкой вероятности дивергенции данных пород и необходимости занесения их в единый кластер (Рисунок 25).

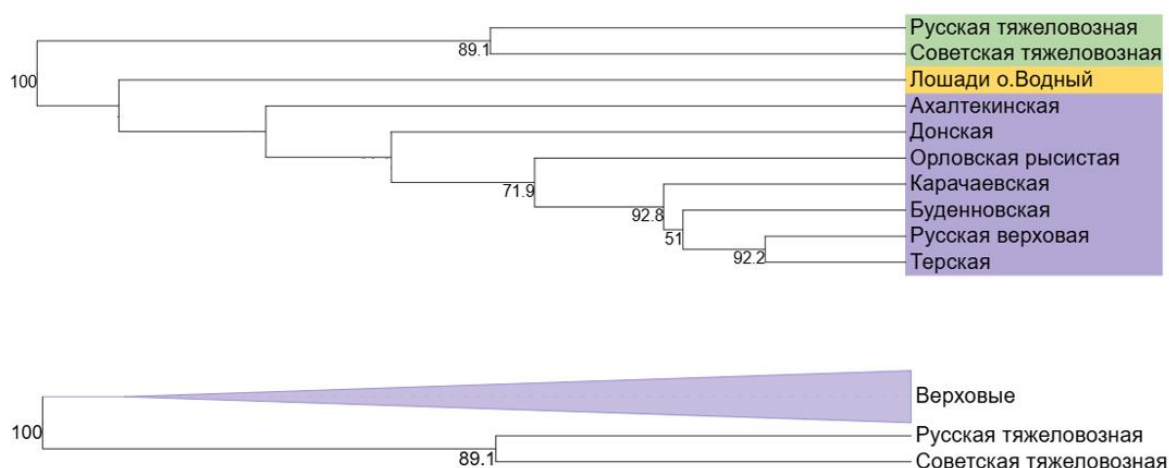


Рисунок 25 – UPGMA-дендрограмма. Сверху: исходное дерево. Снизу: после объединения в один кластер верховых пород.

Одичавшие лошади о. Водный отделяются при этом от остальных верховых пород. Русская верховая при этом попадает в один кластер с терской породой. Эти породы взаимосвязаны историей их создания. За основу для создания русской верховой породы были взяты лошади орлово-ростопчинской породы. Также орлово-ростопчинская порода использовалась для создания стрелецкой породы, из которой в 20-х годах XX века была создана терская порода лошадей (Семенов, 2009). В настоящее время в терской породе лошадей проводятся скрещивания с арабской и чистокровной верховой породой (Кононова, 2013). Несмотря на то, что

с момента создания до настоящего времени в их генофондах безусловно произошли изменения, и применялись скрещивания с различными породами, некоторые общие тренды тем не менее остались сохранены, из-за чего можно наблюдать данную кластеризацию.

Для нивелирования дихотомии построенных дендрограмм был также применен анализ главных компонент и построены графики распределения пород в двухмерном пространстве первых двух компонент. При анализе общего массива из всех пород наблюдалось формирование трех кластеров: одичавшие лошади, тяжеловозные породы и кластер верховых пород (Рисунок 26). Также был проведен анализ методом DAPC, который позволяет усилить межпопуляционные различия. Ординации заводских пород лошадей, построенные с помощью метода DAPC, приведены в Приложении Д.

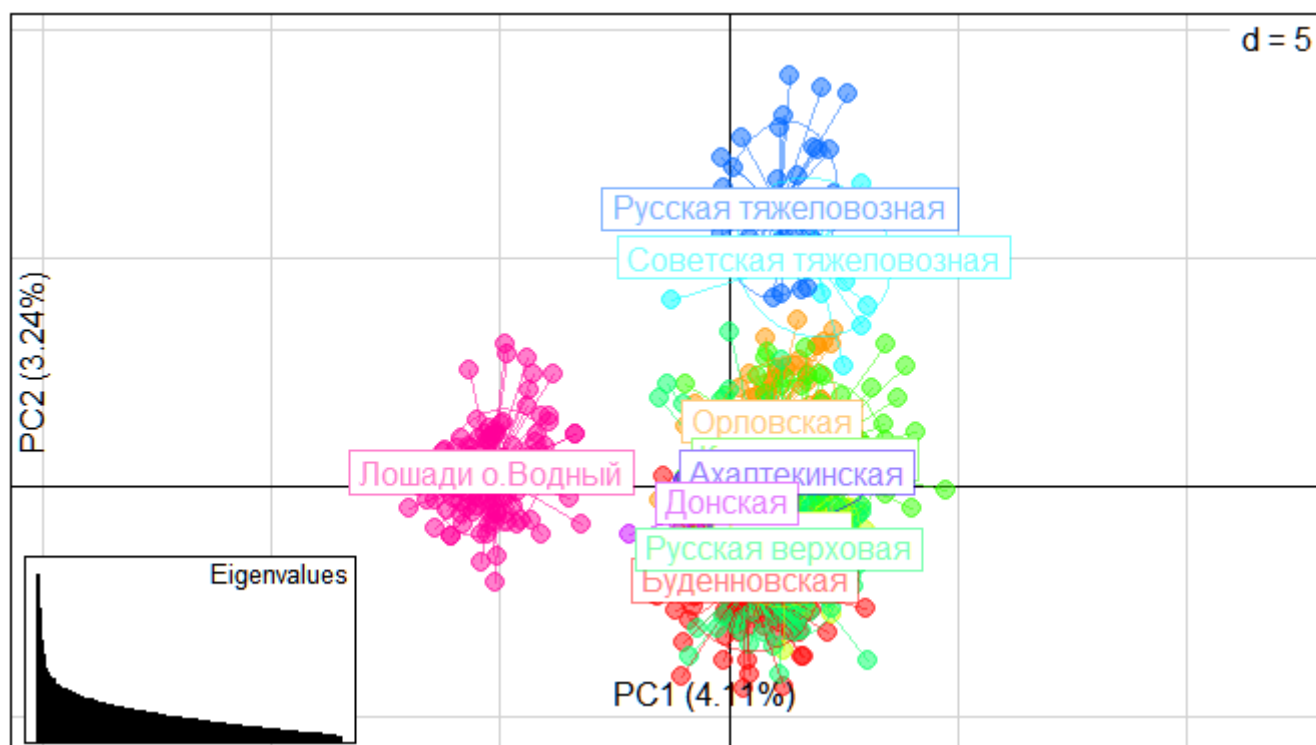


Рисунок 26 – Заводские породы и одичавшие лошади о. Водный в пространстве двух главных компонент.

Одичавшие лошади острова Водный (розовый цвет на Рисунке 26) при этом находятся ближе к облаку донских лошадей (фиолетовый цвет), хотя и обладают более отдаленной и консолидированной от верховых пород структурой генофонда. Вероятнее всего, это можно объяснить длительной (более 50 лет) изоляцией и

отсутствием скрещиваний с другими породами. Тем не менее, близость с выборкой донской породы также говорит о происхождении данной популяции.

Для того, чтобы произвести более подробный анализ верховых пород лошадей, была проведена их ординация на плоскости главных компонент для групп родственных пород (Рисунки 27 и 28).

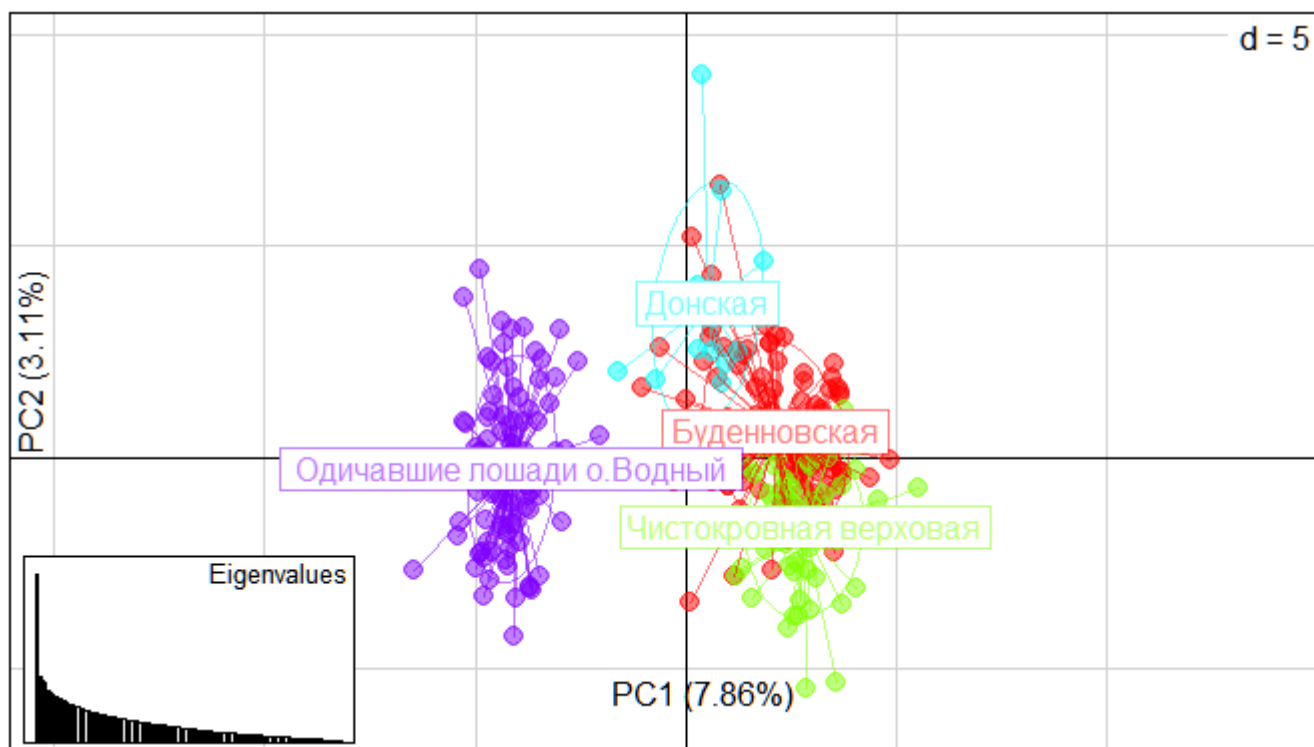


Рисунок 27 – буденновская, донская, чистокровная верховая породы лошадей и одичавшие лошади о. Водный в пространстве двух главных компонент.

При анализе результатов ординации в пространстве двух главных компонент, проведенном для буденновской породы лошадей с донской и чистокровной верховой породами, участвовавшими в ее селекции, можно сделать выводы, что лошади буденновской породы, вероятно в зависимости от долей ее кровности, находятся в некоторых случаях ближе к чистокровным верховым лошадям, в некоторых – к донским. Полученные данные кластеризации также соотносятся с дендрограммами исследования 2024 года (Блохина, 2024), на которых буденновская порода попадает в один кластер с чистокровной верховой. Буденновская порода выводилась путем скрещивания донских маток с чистокровными верховыми жеребцами. В буденновской породе учитывается кровность по чистокровной верховой породе и составляет от 5/16 до 3/4. Если

кровность ниже 5/16 лошадь будет идентифицирована, как донская (Антропова, 2016). По В.А. Демину: «порода не есть что-либо застывшее и неизменное, а нечто живое, находящее в постоянном и непрерывном взаимодействии с внешней средой и постоянно изменяющееся» (Демин, 2004). В этом подходе предлагается рассматривать породу как постоянно изменяющуюся динамичную структуру, где человек с одной стороны старается сохранить особенности породы, с другой – улучшить ее под изменяющиеся потребности социума. Так, при создании буденновских лошадей, уже на ранних этапах применялись различные варианты подбора: межпородное скрещивание, скрещивание буденновских маток с чистокровными жеребцами, буденновских жеребцов с донскими матками, или разведение лошадей различной кровности в себе. При этом Деминым выделяются три этапа в истории селекции буденновских лошадей. На первом этапе выводились лошади необходимые для военных целей. На втором этапе (60-80г) буденновская порода получала распространение преимущественно, как скаковая лошадь, и потому активно применялись скрещивания с чистокровной верховой породой. И третий этап, который, вероятно, длится и по настоящее время, заключается в повышении спроса на буденновских лошадей в классических видах спорта. Потому, логично, что в зависимости от кровности по чистокровной верховой породе, в зависимости от направления селекции и целей заводчиков, структура генофонда данной породы может изменяться.

Следующая группа пород, для которой был проведен анализ главных компонент, включала русскую верховую, орловскую рысистую и терскую породы. Также в анализ были включены данные микросателлитного профиля европейских пород: голландских теплокровных лошадей спортивного направления и чистокровной верховой (Рисунок 28) (Van de Goor, 2011).

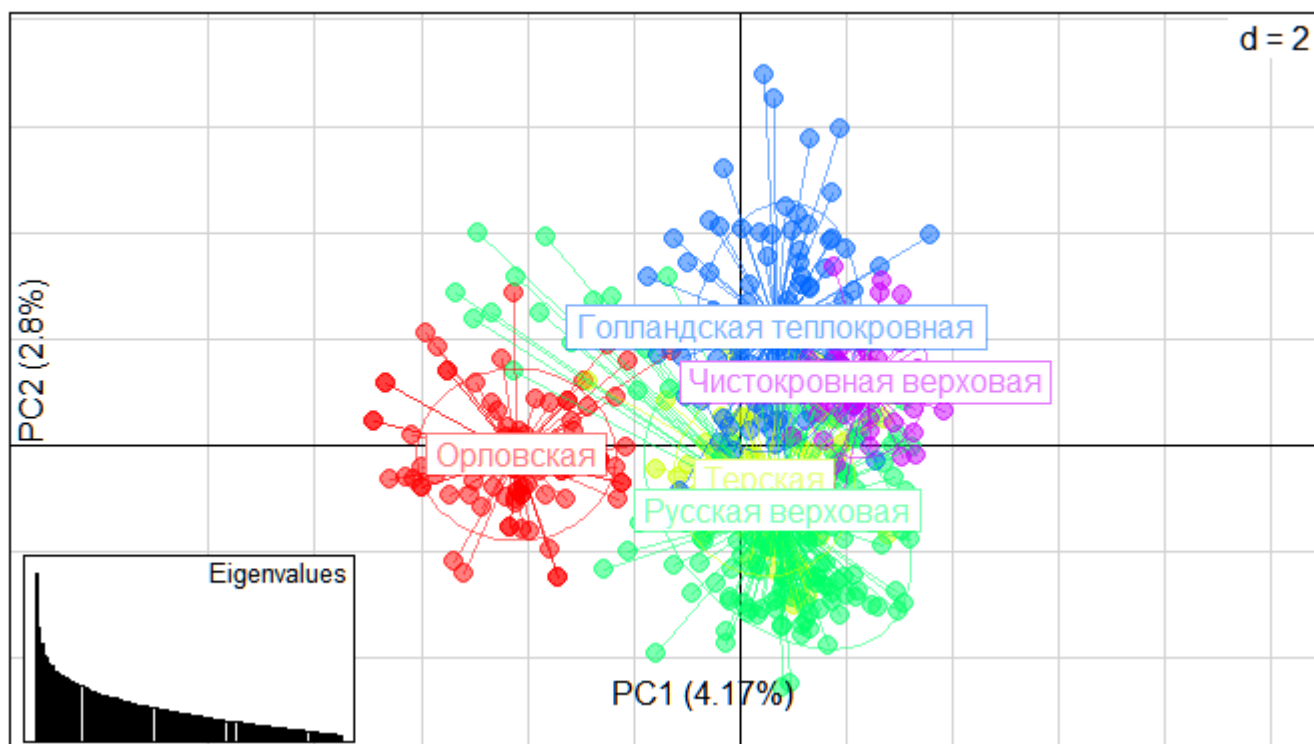


Рисунок 28 – Русская верховая, орловская, терская в сравнении с европейскими выборками голландских теплокровных лошадей и чистокровной верховой породы.

Русская верховая порода лошадей формировалась из группы орлово-ростопчинских лошадей получившей название от своих пород-основателей, орловских и ростопчинских лошадей соответственно. Порода была практически полностью утеряна. При воссоздании использовались помесные матки, которые имели кровность по ней преимущественно 1/4, а также кобылы орловской рысистой породы, как наиболее близкой к орлово-ростопчинской, чистокровной верховой, арабской и ахалтекинской. В качестве производителей были отобраны два жеребца-потомка орлово-ростопчинских лошадей – Набег и Грохот (Демин, Рябова, 2014; Науменко, 2022). Также использовались жеребцы чистокровной верховой и ахалтекинских пород. В настоящее время в породе также используются лошади немецкого происхождения, например, жеребец *Romantiker* ганноверской породы, *Sir Donnerwell* ольденбургской (База данных лошадей русской верховой породы. URL: <https://rw-base.ru/>).

В выборке русских верховых лошадей в данном исследовании присутствуют генотипы производителя ахалтекинской породы Атома, генотипы жеребцов Вообразимый и Ва-Банк и их потомков. Таким образом в выборке присутствуют

разнообразные по происхождению лошади. На Рисунке 28 многие лошади русской верховой породы практически полностью перекрываются с терской породой, с которой, как упоминалось выше, имеются схожие протогенофонды. При анализе литературных источников исследований генетической структуры русской верховой и терской пород лошадей выявлено не было. Однако полученные в данной работе результаты соответствуют истории формирования этих пород. Также стоит отметить, что на Рисунке 28 большинство лошадей находятся рядом с выборками голландских теплокровных лошадей и чистокровной верховой породой, что также объясняется влиянием и включением их в селекционную работу.

Несмотря на то, что на графике присутствуют близкородственные выборки, орловские рысистые лошади формируют достаточно изолированную от остальных группу, не пересекающуюся, за исключением нескольких лошадей, с остальными породами. Вероятно, орловская рысистая порода уже прошла этапы своего формирования, и при условии закрытого генофонда, имеет стабильную изолированную структуру. Однако ряд исследований упоминают о вероятных скрещиваниях с другими рысистыми породами для улучшения резвости орловских рысистых лошадей, что запрещено при работе с породой (Кошелев, Невзорова, 2020).

Одним из часто применяемых методов исследования генетической структуры пород является программа STRUCTURE, позволяющая проводить кластеризацию методом Монте-Карло на основе марковских цепей. Метод является сложным алгоритмом, позволяющим оценить вероятность отнесения каждого элемента выборки к определенному кластеру. В результате анализа данным методом были построены столбчатые диаграммы, где в столбцах указаны результаты по каждому образцу в массиве пород.

Были также рассчитаны параметры, позволяющие выявить оптимальное количество кластеров (рисунок 29).

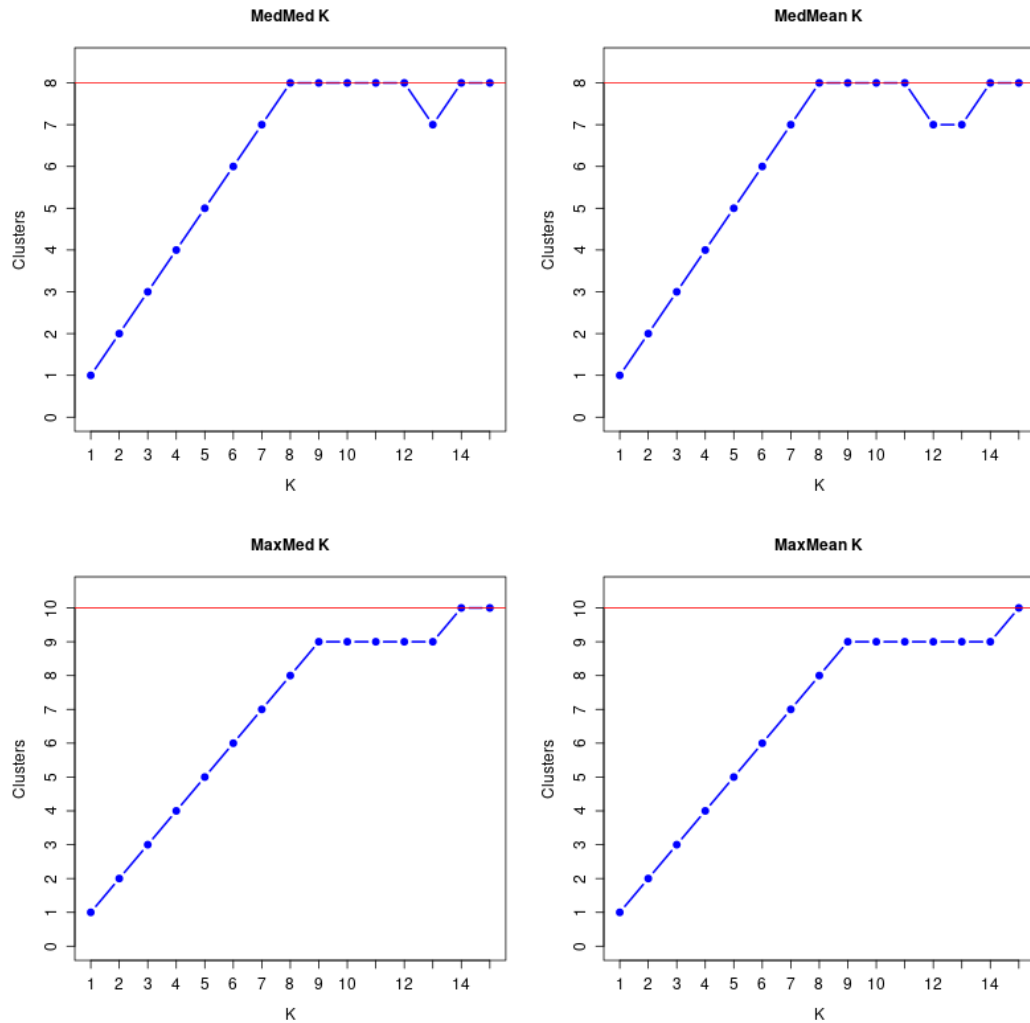


Рисунок 29 – Значения K величин для параметров Median of the Medians, Maximum of the Medians, Maximum of the Means, Median of the Means.

На графиках Median of the Medians K и Median of the Means K оптимальным значением являлось 8. При расчете Maximum of Means и Maximum of the Medians – 10 кластеров.

При расчете показателя delta K, оптимальное количество кластеров равнялось 2 (рисунок 30), однако также наблюдалось повышение значений параметра при 4 и 7.

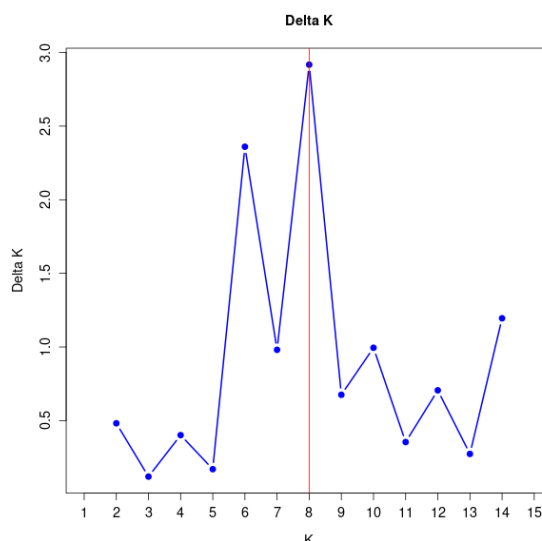


Рисунок 30 – Значения delta K при анализе генетической структуры заводских пород России и одичавших лошадей о. Водный.

На Рисунке 31 представлены графики для значений K от 2 до 10. Выявлено, что в популяции одичавших лошадей о. Водный все особи со 100% вероятностью относятся к данному кластеру, что может быть интерпретировано, как отсутствие гибридизации с другими породами в этой популяции. Схожие результаты получены при сравнении данных генотипов ферализованных лошадей из национального парка Теодора Рузвельта с заводскими породами лошадей. Структура популяции одичавших лошадей также не выявила возможной интеграции генотипов других пород и имела высокую степень консолидации (Ovchinnikov, 2018) Также при исследовании испанских одичавших лошадей ретуэртас (retuertas; Vega-Pla, 2006) из национального парка Донана была выявлена их дифференциация от остальных пород как методом Монте-Карло, так и на дендрограммах.

При $K = 6$ и $K = 7$ в терской породе лошадей визуализируются лошади, с различной долей вероятности относимые к кластеру русских верховых лошадей. При этом в выборке русской верховой присутствуют лошади, которые идентифицируются как родственные к буденновской и вероятно имеют более высокую кровность по чистокровной верховой породе лошадей, что объяснило бы сходность их генотипов.

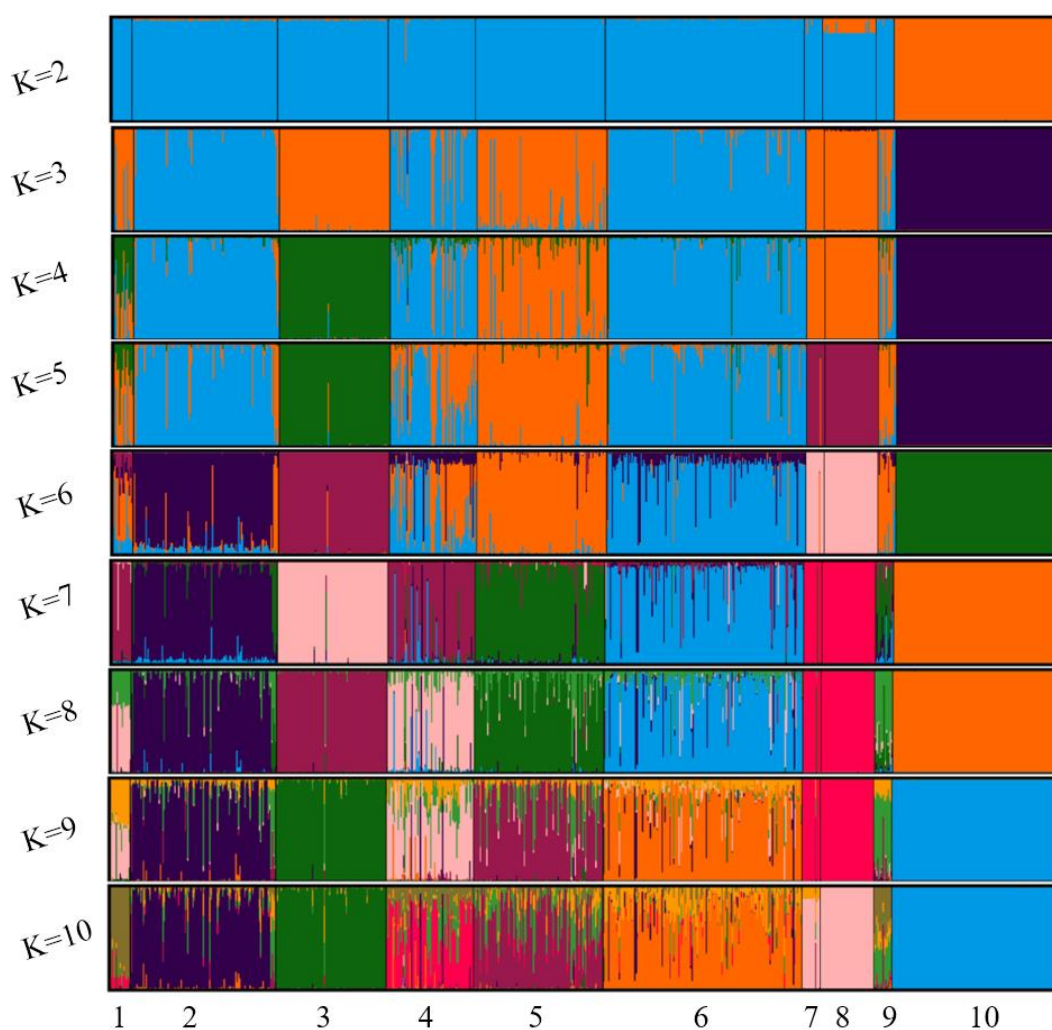


Рисунок 31 – Кластеризация методом Монте-Карло для заводских пород лошадей для k со значением от 2 до 10. Породы 1 – ахалтекинская, 2 – буденновская, 3 – орловская рысистая, 4 – терская, 5 – карачаевская, 6 – русская верховая, 7 – советская тяжеловозная, 8 – русская тяжеловозная, 9 – донская, 10 – одичавшие лошади о. Водный.

Орловская рысистая на всех графиках имеет консолидированную структуру так же, как и одичавшие лошади острова Водный. В целом большинство пород имеет невысокую вероятность отнесения к другой породе. Для графика $k = 3$ лошади разделяются на три кластера. В первый, отмеченный оранжевым цветом, попадают лошади, обладающие низким уровнем разнообразия и закрытыми генофондами – ахалтекинская, орловская и тяжеловозные породы. Во второй кластер (голубой цвет) попадают верховые породы, улучшаемые чистокровными верховыми или арабскими лошадьми. Одичавшие лошади острова Водный при всех значениях K выделяются в отдельный кластер.

Тяжеловозные породы на всех графиках визуализируются, как единый кластер, что вероятнее всего объясняется схожими селекционными стратегиями при их создании и тем, что они генетически дифференцированы от верховых пород, что было подтверждено анализом главных компонент и генетическими дистанциями.

В исследовании 2018 года (Atiq, 2018) лошадей разделяли на группы тяжеловозных, спортивных и скаковых пород, а также группу диких представителей семейства лошадиных, таких как зебры. Были получены схожие результаты, которые выделяли: дикие популяции, в которых помимо однородной структуры были выявлены минимальные значения ожидаемой гетерозиготности; лошадей тяжеловозных пород и кластер спортивных и скаковых лошадей, которые разделялись на два отдельных при повышении значений K .

Таким образом удалось выявить, что микросателлитный профиль и популяционно-генетические параметры заводских пород лошадей отражают историю их развития. Более того, несмотря на длительность и постоянную изменчивость селекции многие породы остаются близки к своим предковым формам, на основе которых были созданы. При этом на основе данных генотипов заводские породы лошадей России разделяются на два основных кластера: верховые и тяжеловозные породы. Эти группы пород отличаются направлениями использования и, безусловно, ведущейся в них селекцией. Верховые породы объединяет ряд селекционных приемов, используемых при их разведении, одним из которых является использование в качестве улучшателей лошадей чистокровных пород. Многие породы в своем формировании проходили этап скрещивания местных лошадей либо с чистокровными верховыми, как буденновская, либо с арабскими, как орловская рысистая и терская. Также многие породы воссоздавались на основе исходных верховых пород лошадей. Точно так же тяжеловозные породы создавались путем скрещивания с другими тяжеловозными породами, такими как брабансоны, ардены, суффольки. Однако скрещиваний между тяжеловозными и верховыми лошадьми в группе исследуемых

пород не проводилось, благодаря чему можно наблюдать формирование двух крупных кластеров, дивергирующих с высокой долей вероятности.

При сравнении попарных значений F_{st} выявлено, что наиболее дифференцированы от остальных выборок одичавшие лошади острова Водный (Таблица 9). Причем наименьший показатель выявлен в паре с буденновской (0,12) и донской (0,14) породами. Одичавшие лошади наиболее дистанцированы от лошадей ахалтекинской ($F_{ST} = 0,21$), советской тяжеловозной ($F_{ST} = 0,23$) и русской тяжеловозной ($F_{ST} = 0,22$) пород. Зеленым цветом отмечена группа пород с небольшими значениями F_{st} , в которую попадают современные верховые породы – терская, орловская, карачаевская, русская верховая, ахалтекинская и донская. Диапазон значений в данной группе – от 0,03 до 0,16. Оранжевым цветом отмечена степень дифференциации между тяжеловозными и группой верховых пород. В данной группе наименьший показатель представлен в паре карачаевской породы с советской тяжеловозной – 0,09, а также между орловской и советской тяжеловозной породой – 0,10. Наиболее дифференцированы от тяжеловозных лошадей ахалтекинские и буденновские лошади, а также терская и русская верховая. P-value между всеми выборками как для F_{st} , так и для дистанций Нея, был $< 0,01$ и потому не приведен в таблице.

Таблица 9 – Попарные значения F_{st} для заводских пород лошадей и одичавших лошадей о. Водный

Буденновская	0									
Орловская	0,10	0								
Терская	0,05	0,08	0							
Карачаевская	0,05	0,06	0,04	0						
Русская верховая	0,05	0,08	0,03	0,05	0					
Советская тяжеловозная	0,16	0,10	0,14	0,09	0,15	0				
Русская тяжеловозная	0,17	0,14	0,14	0,12	0,15	0,10	0			
Ахалтекинская	0,12	0,10	0,07	0,08	0,10	0,18	0,18	0		
Донская	0,07	0,10	0,07	0,06	0,06	0,14	0,17	0,11	0	
Лошади о. Водный	0,12	0,16	0,14	0,14	0,14	0,23	0,22	0,21	0,14	0

	Буденновская	Орловская	Терская	Карачаевская	Русская верховая	Советская	Русская тяжеловозная	Ахалтекинская	Донская	Лошади о. Водный
--	--------------	-----------	---------	--------------	------------------	-----------	----------------------	---------------	---------	------------------

При расчете генетических дистанций Нея (Nei, 1978), для расчета которых учитывается объем выборок, выявлена минимальная дифференциация между лошадьми острова Водный, буденновской и донской породами, а также между русской верховой и терской породами (Таблица 10), а также между русской верховой и терской породами.

Таблица 10 – Генетические дистанции Nei между заводскими породами лошадей.

Буденновская	0									
Орловская	0,29	0								
Терская	0,14	0,24	0							
Карачаевская	0,16	0,19	0,14	0						
Русская верховая	0,12	0,19	0,08	0,12	0					
Советская тяжеловозная	0,58	0,30	0,51	0,34	0,46	0				
Русская тяжеловозная	0,53	0,39	0,45	0,37	0,41	0,23	0			
Ахалтекинская	0,35	0,29	0,22	0,28	0,27	0,60	0,53	0		
Донская	0,20	0,28	0,20	0,17	0,16	0,42	0,48	0,28	0	
лошади о. Водный	0,31	0,43	0,38	0,41	0,35	0,74	0,61	0,63	0,32	0
	Буденновская	Орловская	Терская	Карачаевская	Русская верховая	Советская тяжеловозная	Русская тяжеловозная	Ахалтекинская	Донская	лошади о. Водный

Также выявляются наибольшие дистанции между верховыми и тяжеловозными породами лошадей.

Таким образом при анализе генетического разнообразия и дифференциации исследованных выборок лошадей можно выделить группы верховых и тяжеловозных лошадей, и одичавших лошадей острова Водный.

3.1.3 Генетическая структура локальных пород лошадей

В настоящее время сохранилось всего 15 локальных (аборигенных) пород лошадей (казахская, башкирская, забайкальская, калмыцкая, хакасская, бурятская, тувинская, алтайская, вятская, мезенская, печорская, тавдинская, приобская, нарымская, якутская). Кабардинская и карачаевская породы были зарегистрированы и являются заводскими (Цыганок, 2022). Ввиду этого карачаевская порода лошадей была рассмотрена в предыдущем разделе.

Аборигенные лошади России являются уникальными с точки зрения их адаптивного потенциала. Благодаря синтезу как естественного, так и искусственного отбора аборигенные лошади прекрасно приспособлены к табунному и табунно-тебеновочному содержанию, а также адаптированы к различным эколого-географическим условиям. Традиционно классификация, в зависимости от их адаптации к биотопам, подразделяет их на лесные, горные и степные породы. В зависимости от этого, одни породы способны выживать при низких температурах, достигающих в районах крайнего севера -50°C , другие – приспособлены к разреженному горному воздуху.

Новоалтайская порода является заводской породой лошадей, но так как исходным материалом для ее формирования послужили местные алтайские лошади, уместно проводить сравнительный анализ с локальными породами.

Для каждой из пород были рассчитаны: среднее число аллелей и среднее эффективное число аллелей на локус, значения ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, индекс фиксации (коэффициент инбридинга) (Таблица 11). Таблица числа аллелей по каждому из 17 микросателлитных локусов для локальных пород лошадей приведена в Приложении Е.

Также в анализ были включены заводские породы (орловская рысистая, тяжеловозные породы), с которыми, по литературным источникам, проводят скрещивания локальных пород (Цыганок, 2018).

Таблица 11 – Популяционно-генетические параметры локальных пород лошадей

Порода	N	Na	Ar	Ne	Ho	He	F
Алтайская	116	8,88	6,67	4,89	0,74	0,77	0,04
Новоалтайская	62	8,76	6,65	4,92	0,77	0,76	-0,01
Тувинская	280	10,06	6,97	5,25	0,76	0,79	0,03
Кушумская	21	7,00	6,11	4,44	0,73	0,75	0,03
Печорская	19	5,88	5,47	4,12	0,70	0,72	0,03
Мезенская	124	7,41	5,64	4,04	0,70	0,72	0,02
Забайкальская	40	7,71	6,37	4,65	0,77	0,77	0,01
Бурятская	51	7,24	5,85	4,20	0,73	0,75	0,01
Монгольская	138	9,41	6,96	5,08	0,73	0,78	0,06
Орловская рысистая	85	6,59	5,23	3,68	0,69	0,69	0,01
Советская тяжеловозная	14	5,12	4,80	3,37	0,67	0,66	-0,03
Русская тяжеловозная	41	4,82	4,42	3,07	0,66	0,62	-0,06
Среднее	82,58	7,41	5,93	4,31	0,72	0,73	0,01

Примечание: N – количество образцов в каждой выборке, Na – среднее число аллелей на локус, Ar – аллельное богатство, Ne – эффективное число аллелей на локус, Ho – наблюдаемая гетерозиготность, He – ожидаемая гетерозиготность, F – индекс фиксации Райта.

Для выборок локальных лошадей России среднее число аллелей на локус варьировало от 5,88 (печорская порода) до 10,06 в тувинской. Среднее число аллелей на локус – 7,41. Число аллелей на локус по большинству пород близко к среднему. При этом эффективное число аллелей ниже наблюдаемого среднего и находится в диапазоне от 4,04 (мезенская порода) до 5,25 в выборке тувинских лошадей. Различия в этих двух показателях говорят о том, что в каждой из выборок встречаются редкие аллели, не привносящие высокого вклада в изменчивость популяции. Полученные высокие значения среднего числа аллелей в тувинской породе лошадей сопоставимы с результатами других исследований (Калашников, 2017). По данным авторов (Монгуш, Юлдашбаев, 2016) с 2000-х годов в республике Тыва стали улучшать скаковые качества местных лошадей путем скрещивания с донской, русской верховой, орловской рыистой, траккененской и другими верховыми породами. Возможно, в генофонд тувинских лошадей были привнесены аллельные варианты из популяции заводских пород лошадей. Минимальный показатель среднего числа аллелей (5,88) в печорской породе

вероятно связан с малой численностью ее поголовья. К 2020 году число племенных кобыл печорской породы находилось в критическом статусе по данным ФАО и составляло менее 100 голов (Гуккина, 2020). Также небольшое число племенных кобыл осталось в мезенской (197), приобской (<150) и тавдинских породах (<100).

Значения наблюдаемой гетерозиготности варьировали от 0,7 до 0,77 и были выше данного показателя среди большинства выборок заводских пород, исследуемых в данной работе. Это также отмечается в таблице 11, где минимальные значения числа аллелей на локус идентифицированы в русской тяжеловозной, советской тяжеловозной и орловской рысистой породах. Локальные породы лошадей не подвержены прессу селекционных программ и разведению в условиях закрытых генофондов, что позволяет сохранять пластичность их популяций.

Новоалтайская порода была утверждена в 2000 году и формировалась путем скрещивания с такими тяжеловозными породами, как русская тяжеловозная, советская тяжеловозная и литовская (Дубровин, 2021). В результате были получены лошади, сочетающие в себе лучшие качества исходных форм: локальных и тяжеловозных пород.

Схожие результаты получены в исследовании 2025 года (Блохина, Храброва, 2025), в котором проведен анализ аборигенных лошадей и их сравнение с тяжеловозными породами. Также наблюдаемая гетерозиготность среди тяжеловозных лошадей не превышала 0,69 тогда, как среди аборигенных лошадей были выявлены более высокие показатели в диапазоне от 0,7 до 0,8.

Аллельное богатство для локальных пород лошадей снижается в сравнении со средним числом аллелей и составляет в среднем 5,93. Показатели являются сопоставимыми с результатами зарубежных исследований по локальным породам лошадей Греции ($A_r = 5,12$) (Katsoulakou, 2025).

Положительные значения индекса фиксации среди локальных пород могут быть связаны как с их небольшой численностью, так и с круглогодичным пастбищным содержанием, в результате которого лошади проявляют свои этологические особенности, как в популяциях ферализованных (одичавших)

животных. Лошади формируют косяки или гаремы, состоящие из одного жеребца и нескольких кобыл с их жеребятами. Соответственно, в популяциях присутствует инбридинг и близкородственные скрещивания, обусловленные поведенческими особенностями данного вида. Однако минимальные положительные значения индекса фиксации значимо не отличаются от нулевого значения, что указывает на то, что в выборках наблюдается равновесное соотношение генотипов.

При построении тепловых карт частот аллелей для локальных, тяжеловозных и орловской рысистой пород у новоалтайской породы лошадей визуализировано присутствие приватного аллеля по локусу ASB17 (Рисунок 32). У алтайской породы с небольшой частотой присутствует общий с монгольской породой 33 аллель, что, возможно, является следствием близости данных пород с точки зрения генезиса. Тепловые карты частот аллелей по каждому из 17 микросателлитных локусов приведены в Приложении Г.

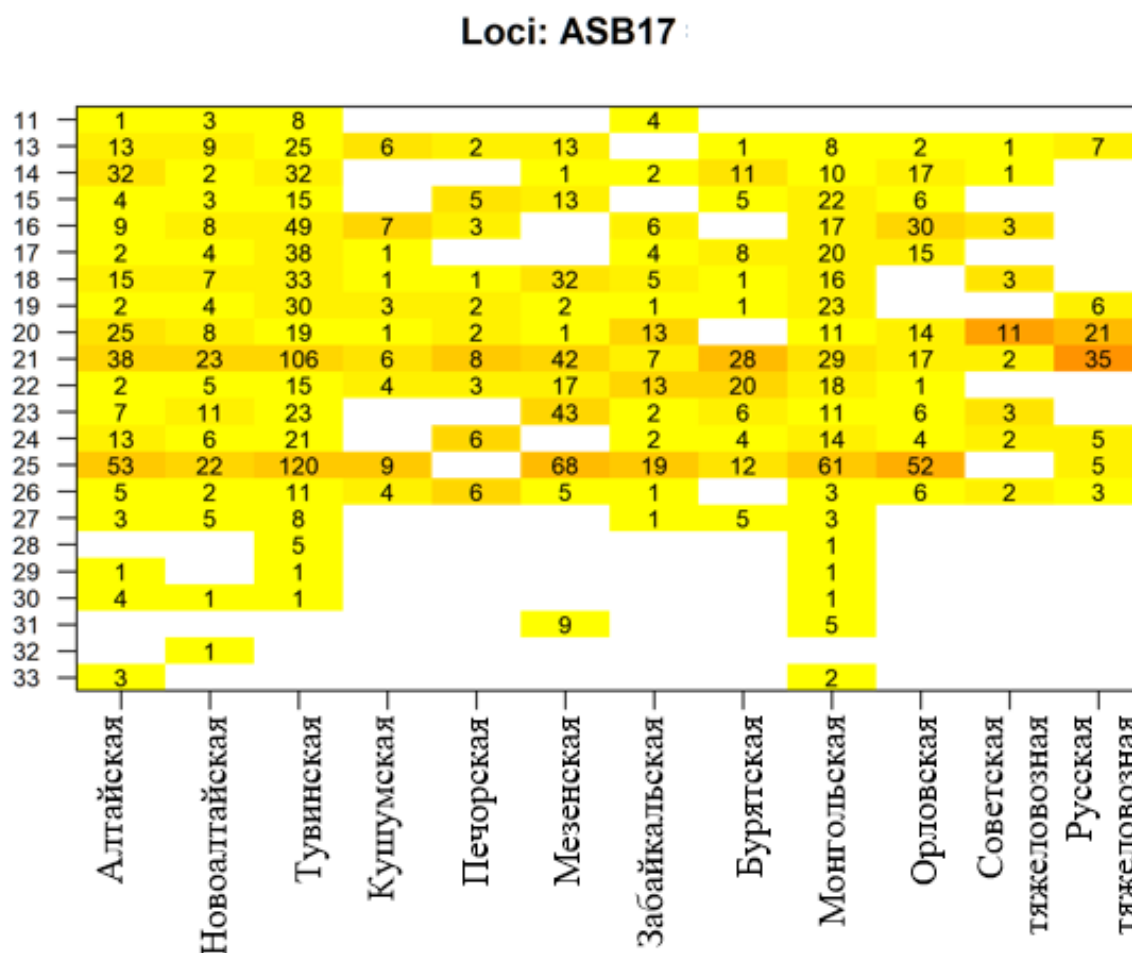


Рисунок 32 – Тепловая карта частот аллелей локуса ASB17 для локальных пород лошадей.

Для оценки дифференциации локальных пород были построены дендрограммы, и проведен анализ главных компонент (Рисунок 33).

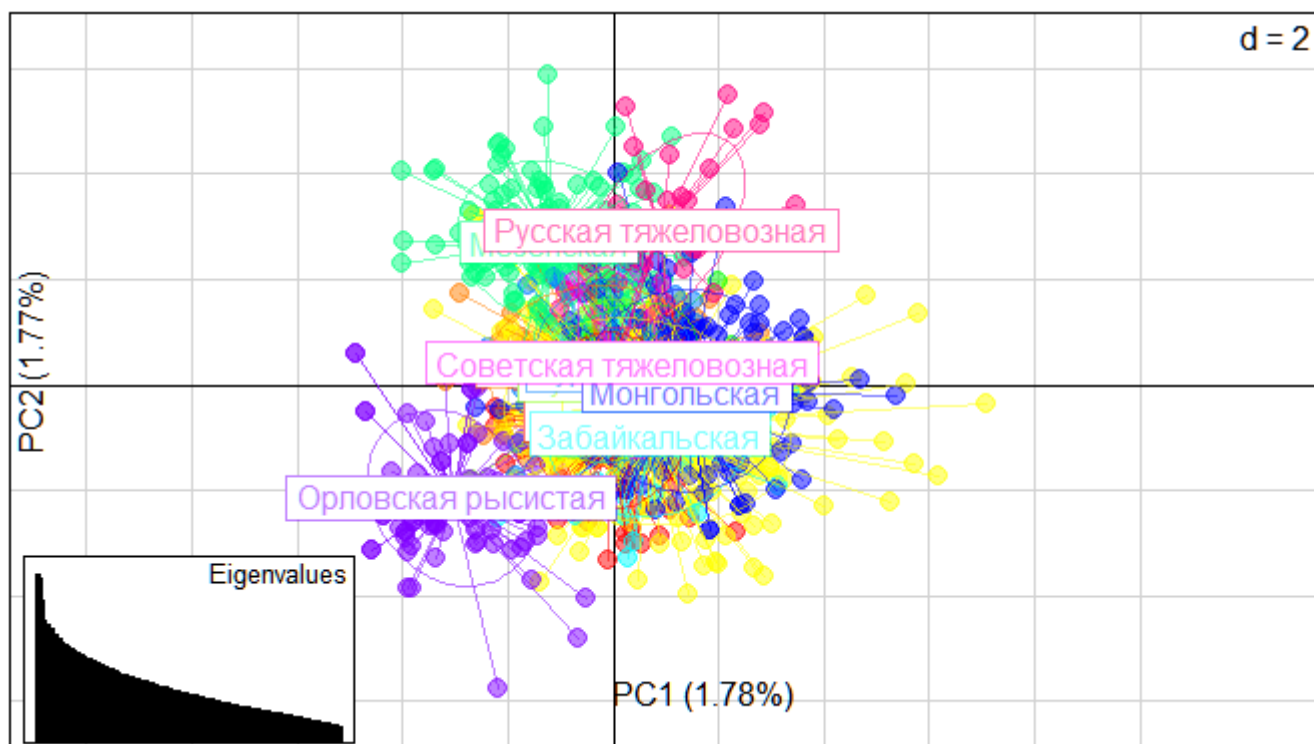


Рисунок 33 – Лошади локальных пород в пространстве двух главных компонент

В пространстве двух главных компонент облака распределений лошадей локальных пород перекрывают друг друга и формируют единый кластер. Единственной изолированной от остальных породой является мезенская.

Мезенская лошадь сформировалась предположительно в начале XVIII века в Архангельской губернии вблизи р. Мезень. По данным И.Б. Юрьевой мезенская лошадь была получена путем улучшения местных кобыл завезенными из Центральной России немецкими, датскими и неаполитанскими жеребцами. С XIX века лошади мезенской породы проходили испытания на резвость и перевоз грузов, что также говорит о проведении отбора животных в данной породе. К 1993 году авторами также указывается, что для сохранения породы были отобраны лишь 20% от оставшегося достаточно гетерогенного поголовья, для которых к настоящему времени применяется метод чистопородного разведения (Юрьева, Вдовина, 2012). Таким образом, с 1993 по 2025 год, более 30-ти лет в популяции мезенских лошадей отсутствуют скрещивания с другими породами, что подтверждается низкими значениями показателей генетической изменчивости (Таблица 11) и результатами анализа главных компонент.

Монгольская лошадь обладает высоким значением показателя среднего числа аллелей на локус (9,41), и находится в общем облаке локальных пород лошадей (Tozaki, 2003).

При анализе главных компонент на основе SNP в 2023 году аборигенные породы, представленные в исследовании вятской, тувинской и якутской породами, также попадали в один кластер с тяжеловозными породами лошадей (Atroshchenko, 2023)

При построении дендрограммы методом UPGMA (Рисунок 34) на основе дистанций Nei исследуемые выборки разделяются на два кластера. В первый кластер попадают тяжеловозные породы лошадей (русская и советская тяжеловозная).

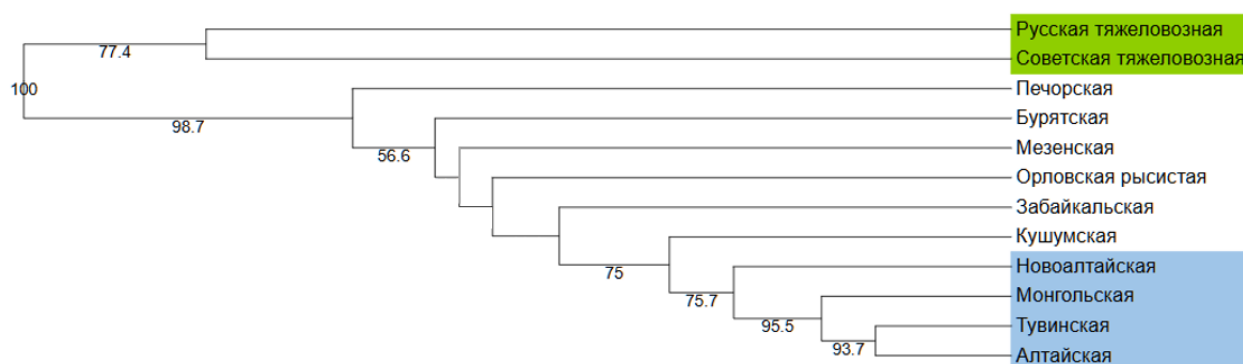


Рисунок 34 – UPGMA дендрограмма сходства выборок локальных пород лошадей, орловской рысистой и тяжеловозных пород.

Второй кластер включает в себя лошадей локальных пород, а также орловскую рысистую породу. Первой от остальных пород отделяется печорская лошадь. Далее бурятская и мезенская. Орловская рысистая порода попадает в кластер с забайкальскими и кушумскими лошадьми, а также монгольской, тувинской, алтайской и новоалтайской. Новоалтайская лошадь, в зависимости от выбранного метода кластеризуется либо с алтайской породой, либо с тяжеловозными лошадьми.

Например, при построении NJ дендрорааммы (Рисунок 35), происходит вышеуказанная кластеризация с русской и советской тяжеловозной породами.

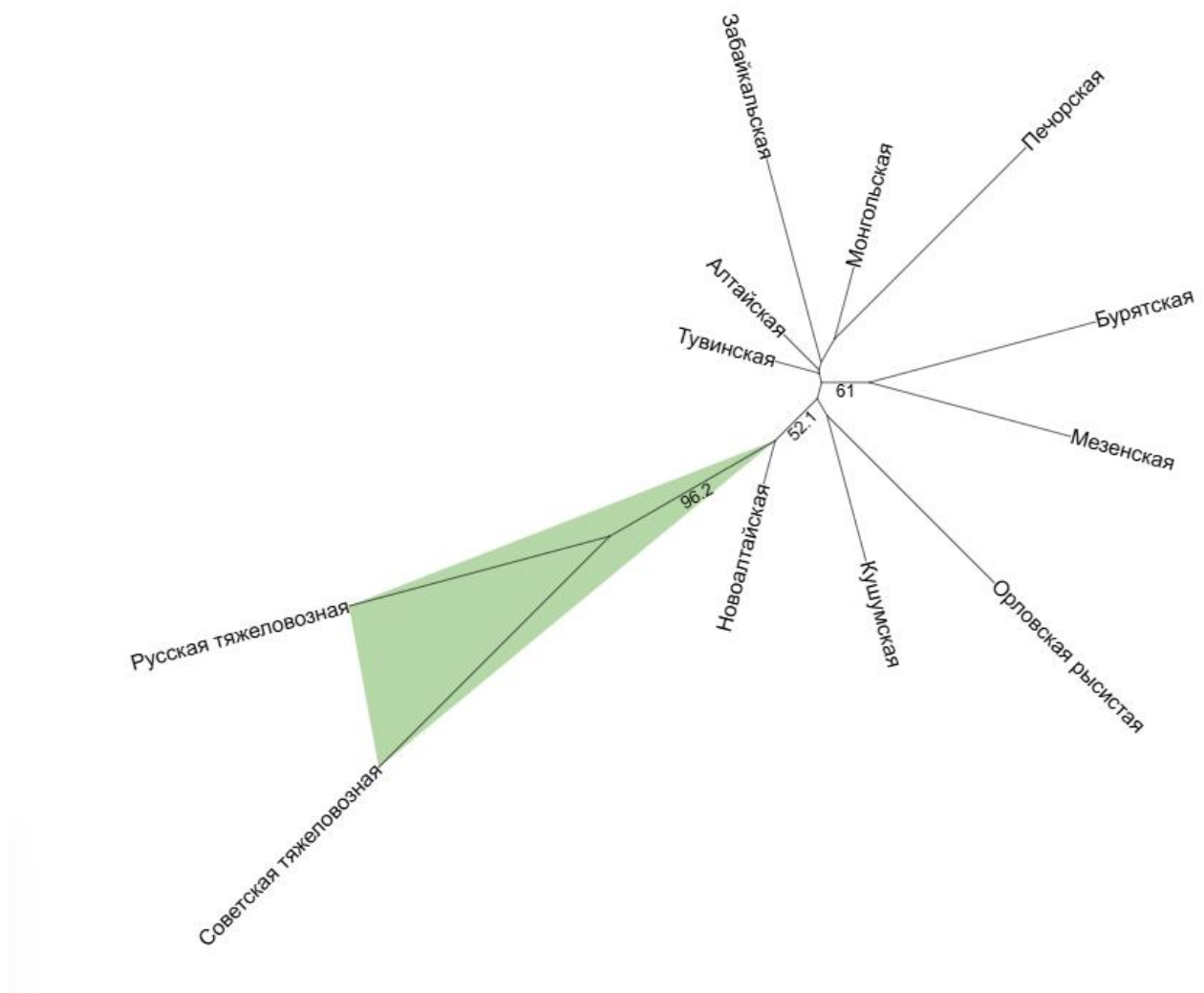


Рисунок 35 – NJ дендрограмма сходства локальных пород лошадей.

Для более детального изучения популяционной структуры локальных пород они были разбиты на отдельные выборки по местам забора биоматериала и сравнены между собой (Рисунок 36).

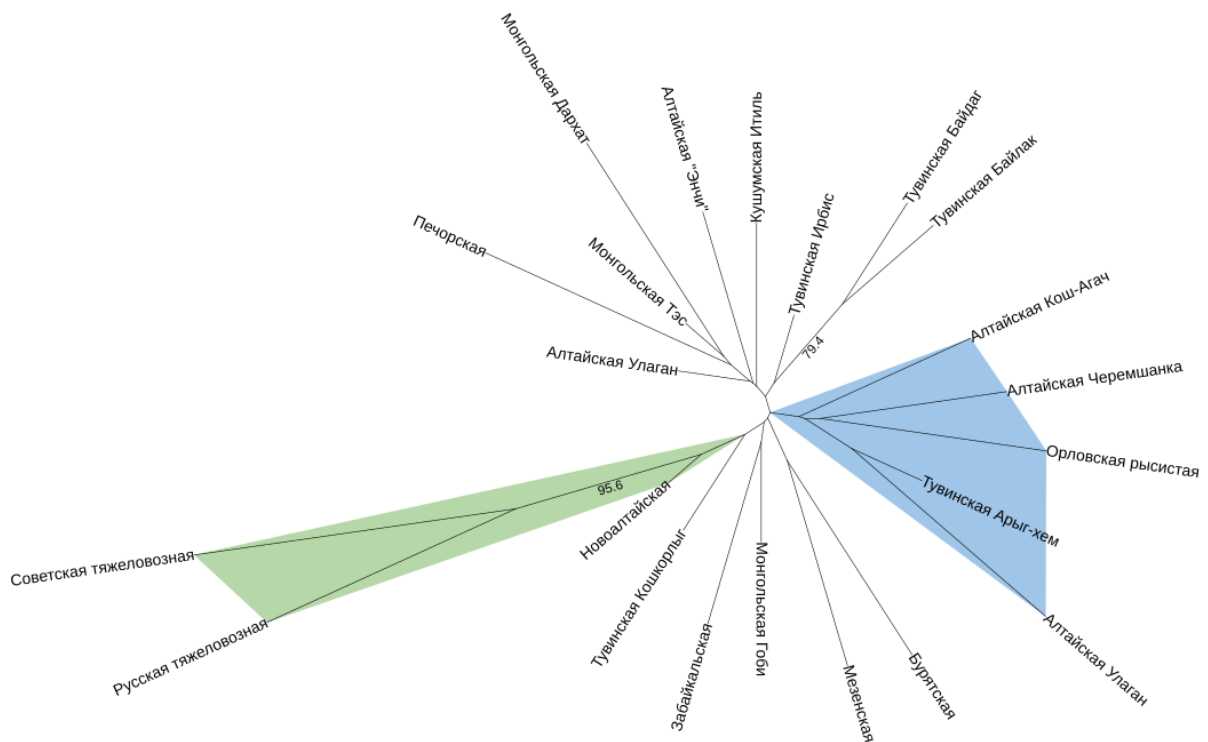


Рисунок 36 – NJ дендрограмма для отдельных выборок локальных пород лошадей.

При этом большинство выборок алтайских лошадей кластеризуются вместе с орловской и тувинской Арыг-Хем. Данная выборка тувинской породы находится географически достаточно близко относительно других к Горно-Алтайской области. При этом алтайская выборка хозяйства «Энчи» попадает в один кластер с кушумской и монгольской породами. Выборка алтайской породы села Улаган отделяется от лошадей монгольского корня. Мезенская лошадь, кластеризуется с бурятской локальной породой.

В программе STRUCTURE методом байесовского анализа на основе марковских цепей были построены диаграммы, отражающие популяционную структуру. Оптимальное количество кластеров $K=7$ (Рисунок 37).

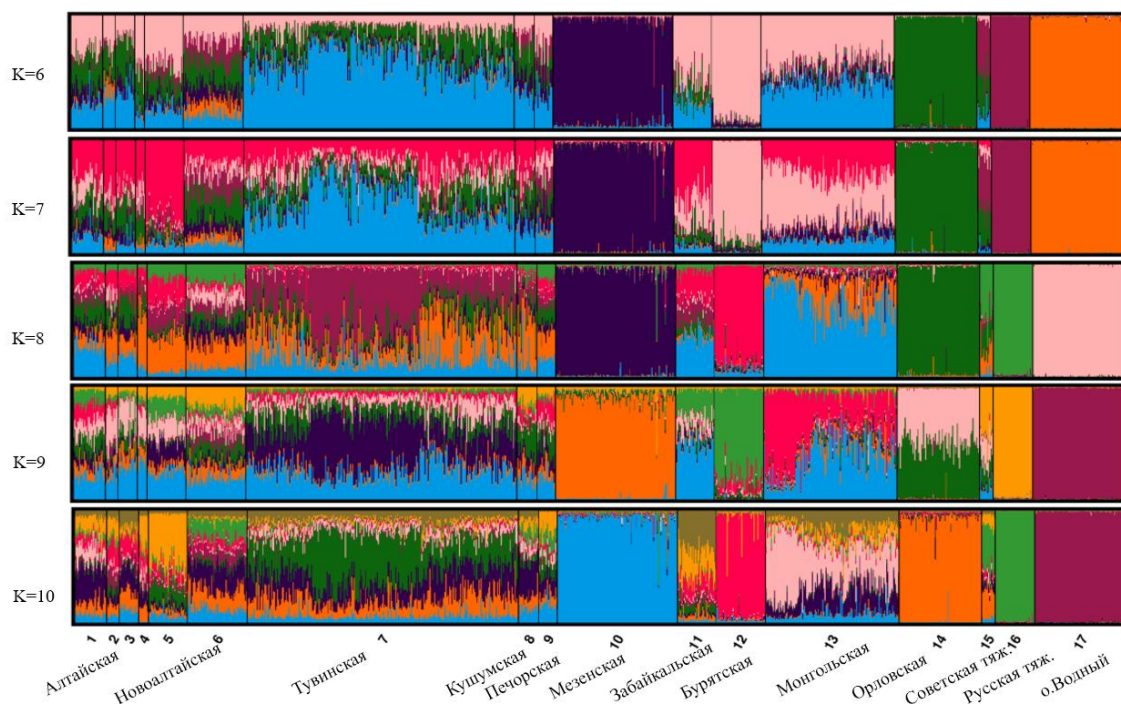


Рисунок 37 – Популяционно-генетическая структура аборигенных лошадей в сравнении с орловской рысистой, тяжеловозными породами и одичавшими лошадьми о. Водный. Цифрами отмечены выборки: 1 – алтайская Улаган, 2 – алтайская Суаяг, 3 – алтайская Кош-Агач, 4 – алтайская Черемшанка, 5 – алтайская «Энчи», 6 – новоалтайская, 7 – тувинская, 8 – кушумская, 9 – печорская, 10 – мезенская, 11 – забайкальская, 12 – бурятская, 13 – монгольская, 14 – орловская, 15 – советская тяжеловозная, 16 – русская тяжеловозная, 17 – одичавшие лошади о. Водный.

При анализе популяционно-генетической структуры в качестве популяции изолята была взята выборка одичавших лошадей о. Водный. Также в анализ были включены породы, с которыми проводят скрещивания аборигенных пород – орловская рысистая и тяжеловозные породы. Наиболее гомогенной структурой среди аборигенных пород обладают мезенская и бурятская породы. В алтайской лошади присутствуют тренды тувинских и монгольских лошадей. При этом выборка «Энчи» (5) среди алтайских лошадей наименее гетерогенная. На графике $k = 10$ визуализируется тренд желтого цвета, отсутствующий у других пород. При $k = 6$ видно, что для алтайских, тувинских и монгольских лошадей также присутствует значительная доля розового цвета, которая отмечается в бурятской породе.

Попарные значения межпопуляционной дифференциации (F_{ST}) приведены в Таблице 12 с выделением степени дифференциации цветом от зеленого к красному.

Таблица 12 – Попарные значения F_{ST} для локальных пород лошадей

Алтайская	0								
Новоалтайская	0,03	0							
Тувинская	0,02	0,02	0						
Кушумская	0,02	0,02	0,02	0					
Печорская	0,04	0,05	0,04	0,04	0				
Мезенская	0,06	0,04	0,04	0,05	0,06	0			
Забайкальская	0,04	0,03	0,02	0,04	0,05	0,06	0		
Бурятская	0,05	0,04	0,04	0,05	0,07	0,05	0,05	0	
Монгольская	0,03	0,03	0,02	0,02	0,03	0,04	0,03	0,04	0
	Алтайская	Новоалтайская	Тувинская	Кушумская	Печорская	Мезенская	Забайкальская	Бурятская	Монгольская

Все попарные значения F_{ST} имели p -value $<0,01$, позволяя интерпретировать различия как достоверные. Наименьшие различия (выделены зеленым) выявлены между лошадьми алтайской, новоалтайской, тувинской, монгольской и кушумской пород. Среди данных пар пород значения F_{ST} варьируют от 0,02 до 0,03. Наиболее дифференцированы от остальных пород мезенская и бурятская породы лошадей, которые также имели наиболее консолидированные генофонды при расчетах методом байесовского анализа. Схожие результаты дистанций получены для локальных лошадей Греции, для которых выявлены низкие показатели F_{ST} (0,03 – 0,09), за исключением изолированной островной популяции с острова Родос (0,22 – 0,38) (Katsoulakou, 2025)

Несмотря на свой гетерогенный генофонд, печорская лошадь также дифференцирована от остальных пород. Наибольшие дистанции выявлены между

печорской и бурятской породой лошадей – 0,07, а также между мезенской и печорской, мезенской и забайкальской породой – 0,06.

Ниже приведена матрица попарных генетических дистанций Nei (Таблица 13). Цветом от зеленого к красному отмечается степень дифференциации. Полученные результаты схожи с результатами дифференциации пород при расчете индекса Fst.

Таблица 13 – Попарные генетические дистанции Nei для локальных пород лошадей

Алтайская	0								
Новоалтайская	0,07	0							
Тувинская	0,04	0,07	0						
Кушумская	0,06	0,09	0,06	0					
Печорская	0,12	0,18	0,14	0,13	0				
Мезенская	0,15	0,13	0,13	0,16	0,21	0			
Забайкальская	0,10	0,13	0,09	0,16	0,18	0,22	0		
Бурятская	0,13	0,13	0,14	0,19	0,25	0,18	0,18	0	
Монгольская	0,05	0,09	0,05	0,08	0,12	0,15	0,11	0,15	0
	Алтайская	Новоалтайская	Тувинская	Кушумская	Печорская	Мезенская	Забайкальская	Бурятская	Монгольская

Выявлены минимальные дистанции между парами алтайская-тувинская (0,04), алтайская–монгольская (0,05), алтайская–кушумская (0,06). Напротив, высокие дистанции выявлены между мезенской и остальными аборигенными породами (0,13–0,22).

3.2 Дифференциация пород лошадей России и Европы

В данном разделе проведен анализ генотипов данных лошадей российской селекции в сравнении с данными по породам зарубежной селекции (Van de Goor, 2011). Для сравнительного анализа был выбран показатель общего числа аллелей по 17 микросателлитным локусам и построена лепестковая диаграмма (Рисунок 38).

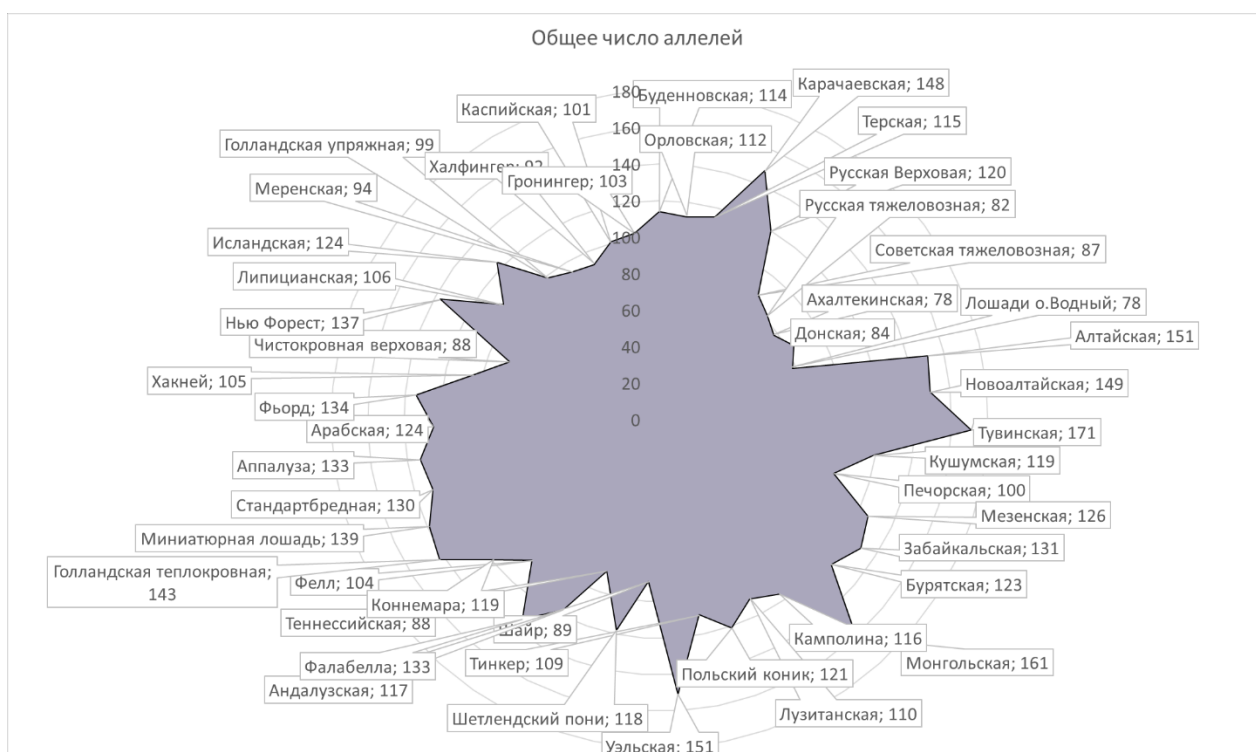


Рисунок 38 – Общее число аллелей по панели 17 микросателлитных локусов для заводских и аборигенных пород лошадей российской и зарубежной селекции.

Суммарное число аллелей по всем локусам варьировало. Среди заводских пород минимальное число аллелей наблюдалось у русской тяжеловозной (82), ахалтекинской породы (78), также у одичавших лошадей о. Водный (78). Ахалтекинская порода относится к чистокровным: она имеет закрытые студбуки, и отсутствие возможности введения в селекционную работу лошадей других пород. При анализе двух других чистокровных пород выявлено, что в выборке арабских лошадей присутствует 124 аллеля, что является близким к среднему, а в чистокровной верховой – 88.

Среди арабских лошадей помимо большого количества линий, существует несколько внутривидовых типов - сиглави, кохейлан, хадбан, кохейлан - сиглави, каждый из которых имеет собственные линии и производителей. Стоит отметить, что арабские лошади в настоящее время практически универсальная порода, которая используется и в гладких скачках, в хобби и профессиональном спорте. Также широкое распространение получают лошади шоу-класса. Благодаря этим факторам, очевидно, в арабской породе генетическое разнообразие выше, чем в ахалтекинской и чистокровной верховой. Также это может быть вызвано неуравненностью исследуемых выборок. Арабская порода представлена 615

лошадьми, чистокровная верховая - 55, а ахалтекинская - 15 лошадьми. Также низкие значения аллельного разнообразия идентифицированы у советского (87) и русского тяжеловоза (82). Данные породы находятся на грани исчезновения ввиду отсутствия спроса на их направление продуктивности. Автоматизация сельского хозяйства и использование высокотехнологичного оборудования вытеснила необходимость использования лошадей. В популяции одичавших лошадей острова Водный идентифицировано 78 аллелей. Следует понимать, что это показатель популяции, которая более 50 лет существует на изолированной территории острова Водный и сформировалась из небольшого числа животных.

Кроме того, популяция несколько раз проходила через эффект бутылочного горлышка ввиду засушливого климата и отстрела лошадей для контроля численности. Этологические и поведенческие стратегии поддержания разнообразия в этой популяции активно исследуются. Тем не менее для многих заводских пород общее число аллелей оказалось ниже, чем у популяции изолята, что говорит о статусе этих пород, как малочисленных и требующих генетического мониторинга. Самые высокие показатели наблюдаются среди современных полукровных пород, а также у аборигенных лошадей.

Были рассчитаны попарные генетические дистанции Nei для заводских и локальных пород лошадей как российской, так и зарубежной селекции, их значения приведены в Приложении Ж (цветом от зеленого к красному выделена степень различия). Наибольшие дистанции выявлены между чистокровной верховой и советской (0,71) и русской (0,75) тяжеловозными породами. Одичавшие лошади острова Водный явно отделяется от остальных пород. Диапазон значений дистанций для них с другими породами от 0,28 до 0,74. Среднее значений попарных дистанций для лошадей о. Водный – 0,48. Достаточно низкие показатели представлены между аборигенными породами лошадей России в сравнении с остальными выборками. Например, для алтайской породы лошадей выявлен разброс значений от 0,12 с породой нью форест до 0,27 с камполиной. Европейские породы пони также отделяются от остальных пород лошадей. Шетлендский пони

имеет минимальные генетические дистанции с американской миниатюрной лошадью (0,03) и породой аппалуза (0,06).

Был проведен сравнительный анализ наблюдаемой гетерозиготности среди российских и зарубежных пород лошадей (Рисунок 39).

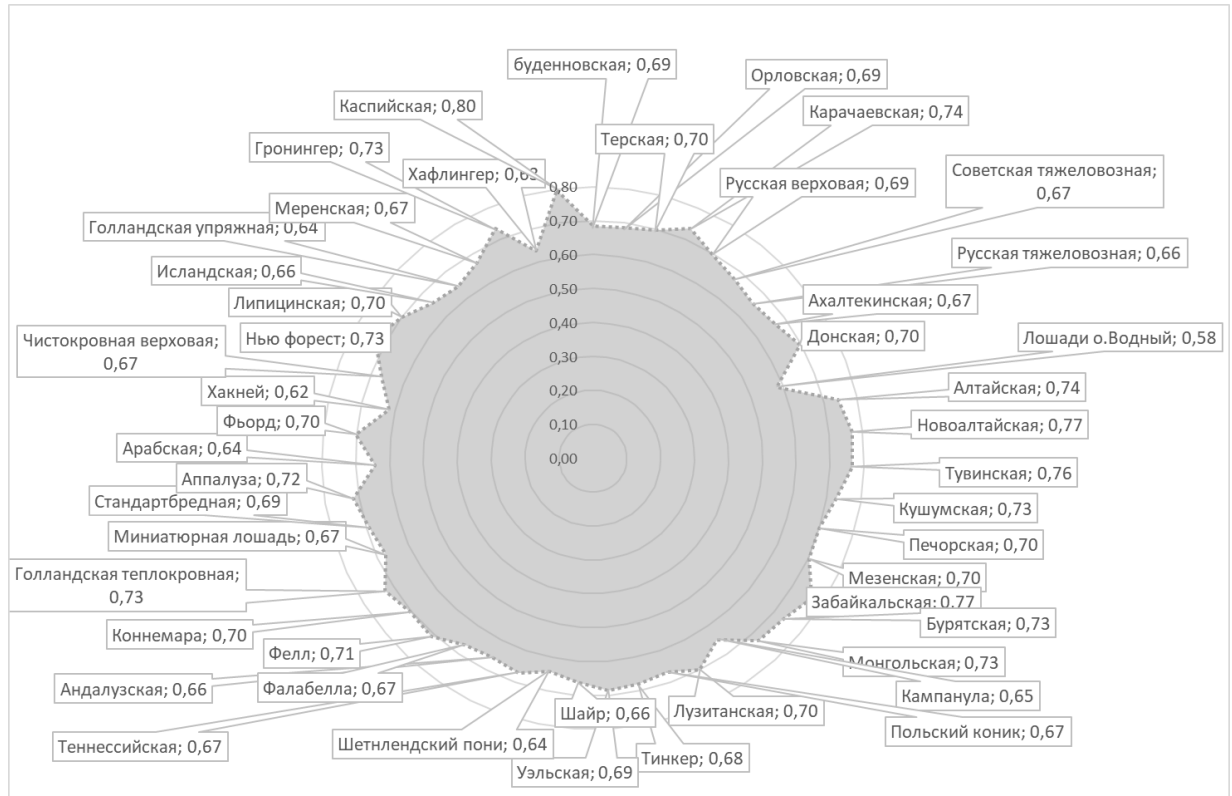


Рисунок 39 – Лепестковая диаграмма значений наблюдаемой гетерозиготности для заводских и локальных пород лошадей российской и зарубежной селекции.

Ожидаемо, минимальное значение выявлено для популяции одичавших лошадей (0,58). В целом отмечается тренд повышения гетерозиготности среди аборигенных лошадей. Хотя большинство именно российских локальных пород имеют высокие значения показателя (0,70-0,77). Среди иностранных пород наибольшее значение выявлено в популяции лошадей каспийской породы (0,80), которая считается одной из древнейших пород. Заводские породы лошадей различаются по уровню гетерозиготности. Более низкие значения выявлены среди чистокровных пород (арабская, чистокровная верховая, ахалтекинская) и пород, не относимых к чистокровным, но имеющих закрытые генофонды (орловская рысистая). Примечательно, что у русской и советской тяжеловозной пород, несмотря на низкое число выявленных в породах аллелей, показатели гетерозиготности достаточно высоки. Вероятно, в этих породах присутствует

большое количество производителей. В целом, при сравнительном анализе мировых генофондов с российскими породами по показателю гетерозиготности, выявляются две группы – заводские и локальные породы лошадей.

Было проведено сравнение показателя аллельного богатства, позволяющего нивелировать различия в объемах выборок, и среднего числа аллелей (Рисунок 40).

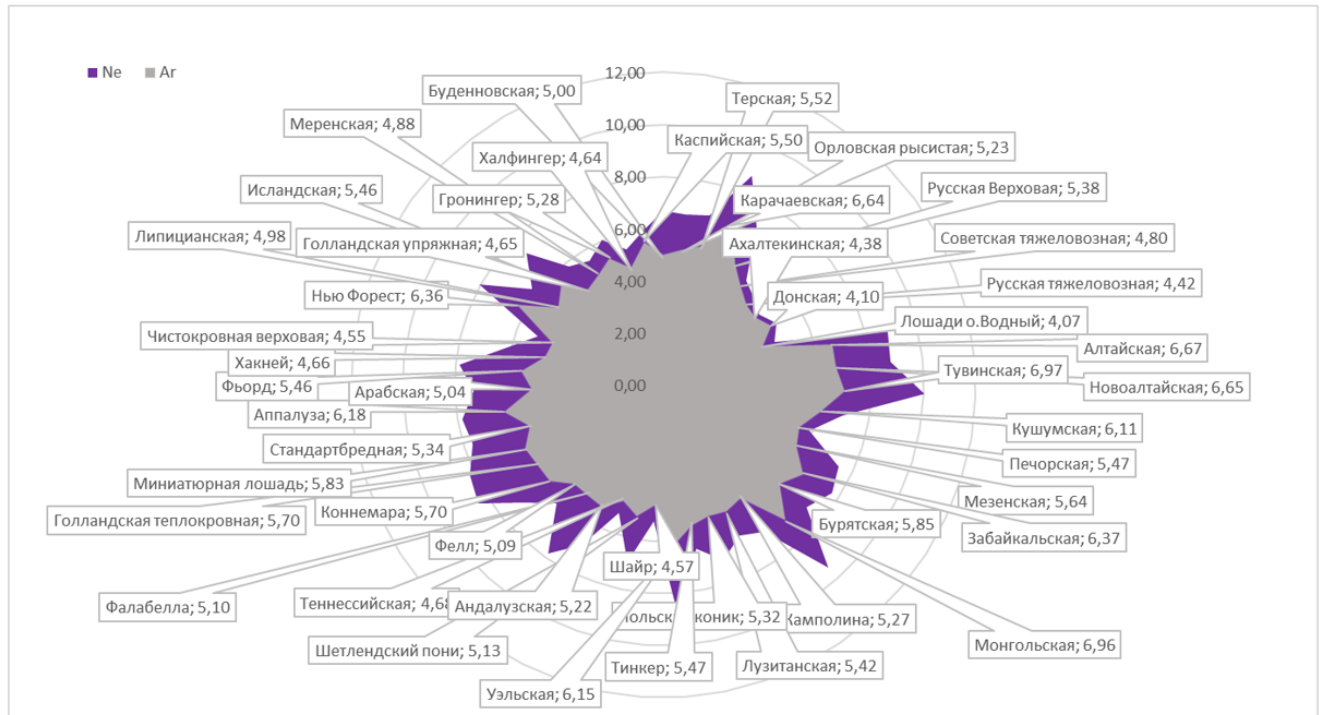


Рисунок 40 – Ne, среднее число аллелей (фиолетовый цвет) и Ar, аллельное богатство (серый цвет) среди российских и зарубежных пород лошадей.

На рисунке наглядно отражено, что Ar для всех пород был ниже среднего числа аллелей. Также минимальное значение (4,10) выявлено в популяции лошадей острова Водный. Максимальные значения как среднего числа аллелей, так и аллельного богатства выявлены в тувинской породе – 10,06 и 6,97 соответственно. Вновь достаточно низкие показатели характерны для чистокровных пород лошадей: 5,04 в арабской породе, 4,38 – ахалтекинской и 4,55 в чистокровной верховой. Локальные породы России также имеют максимальные значения аллельного богатства (5,85-6,97), за исключением мезенской (5,64) и печорской (5,47) пород. Достаточно высокие значения выявлены для некоторых зарубежных пород. Так, для породы нью форест показатель аллельного богатства составляет 6,36. На рисунке отмечается снижение разнообразия для донской породы и тяжеловозных пород России. Однако такие породы, как буденновская (5,00),

орловская рысистая (5,23) и русская верховая (5,38) имеют значения близкие к среднему Ag по всем исследуемым породам (5,41).

Для оценки межпородных различий на основании дистанций Nei была построена UPGMA дендрограмма. От всех других лошадей отделяется, ожидаемо, популяция лошадей о. Водный, а затем – ахалтекинская порода (Рисунок 41).

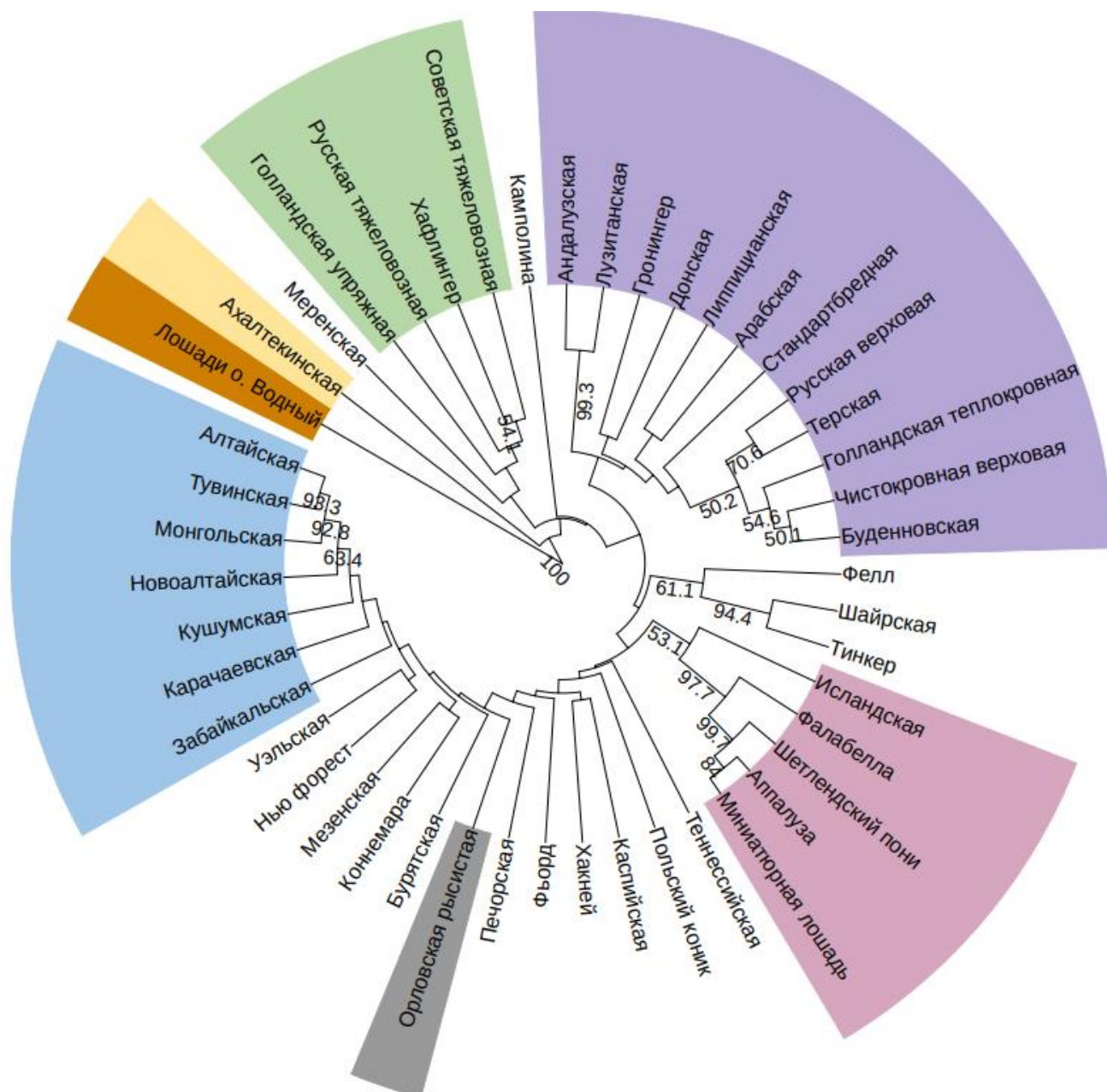


Рисунок 41 – UPGMA кластеризация для заводских и локальных пород российской и зарубежной селекции.

На дендрограмме меренская порода формирует обособленную ветвь и отделяется на ранних этапах кластеризации. Далее выделяется кластер тяжеловозных пород (обозначен зелёным цветом), включающий хафлингера, голландскую упряжную, а также русскую и советскую тяжеловозную породы.

Следующим самостоятельным кластером представлена порода камполина, происхождение которой связано с использованием андалузских лошадей, а также англо-нормандской, голштинской пород и клайдесдалей. Фиолетовым цветом обозначен кластер, объединяющий ряд верховых пород. Внутри данного кластера андалузская порода группируется с лузитанской, что согласуется с их общим происхождением и историей формирования. Обе породы относятся к типичным представителям «барочного» типа лошади, традиционно ассоциируемого с классической школой верховой езды; при этом андалузская порода рассматривается как исходная (родоначальная) по отношению к лузитанской.

Русская верховая и терская порода лошадей также попадают в единый кластер и имеют низкое значение попарных дистанций (0,08) за счет общности их происхождения через орлово-ростопчинскую и стрелецкую породы. Причем орлово-ростопчинская порода, на основе которой воссоздавалась русская верховая, была практически полностью уничтожена, но вероятно ее генофонд частично сохранен в русской верховой породе.

Кластер, объединяющий голландскую теплокровную, будённовскую и чистокровную верховую породы, представляется закономерным, поскольку вклад чистокровной верховой породы в формирование указанных популяций является существенным и хорошо задокументированным. Будённовская порода была создана посредством направленного скрещивания донских маток с жеребцами чистокровной верховой породы. В современной популяции буденновских лошадей сохраняется вариабельность долей кровей пород-основательниц, что отражает сложную структуру наследственных связей и степень участия исходных генотипов в современной генетической композиции породы.

Розовым цветом отмечается кластер, в который попадают различные породы пони Европы, а также аппалуза. Фалабелла создавалась в конце XX века на основе шетлендских пони, что подтверждается данной дендрограммой. Миниатюрная лошадь включает в себя несколько пород мини-лошадей, и была создана не так давно. Например, существует порода мини-аппалуза. Вероятно, поэтому эти две породы попадают в единый кластер.

Примечательно отделение локальных пород, за исключением мезенской лошадей, в единый кластер. В предыдущей главе рассматривалась популяционная структура данных локальных пород. Выявлено, что они достаточно близки друг к другу в плоскости двух главных компонент, но при этом большинство из них имеют достаточно гетерогенную структуру и возможность скрещиваний с другими породами. Тем не менее на дендрограмме они формируют единую группу локальных пород, сформировавшихся на территории России. Мезенская лошадь при этом попадает в группу с пони породы коннемара, которая была сформирована в Ирландии.

При кластеризации методом neighbor-joining также выделяются кластеры пони, верховых и тяжеловозных пород. Однако лошади острова Водный, несмотря на включение в анализ большого числа пород, находятся в одной группе с донской породой лошадей (Рисунок 42). Буденновская порода при этом попадает в один кластер с чистокровной верховой. Это объясняется созданием буденновской породы путем скрещивания донских и чистокровных верховых лошадей, и в данном случае лишь говорит о доле кровности и активном влиянии чистокровной породы на современное состояние генофонда буденновских лошадей. Тем не менее донская и буденновская породы являются крайне близкородственными.

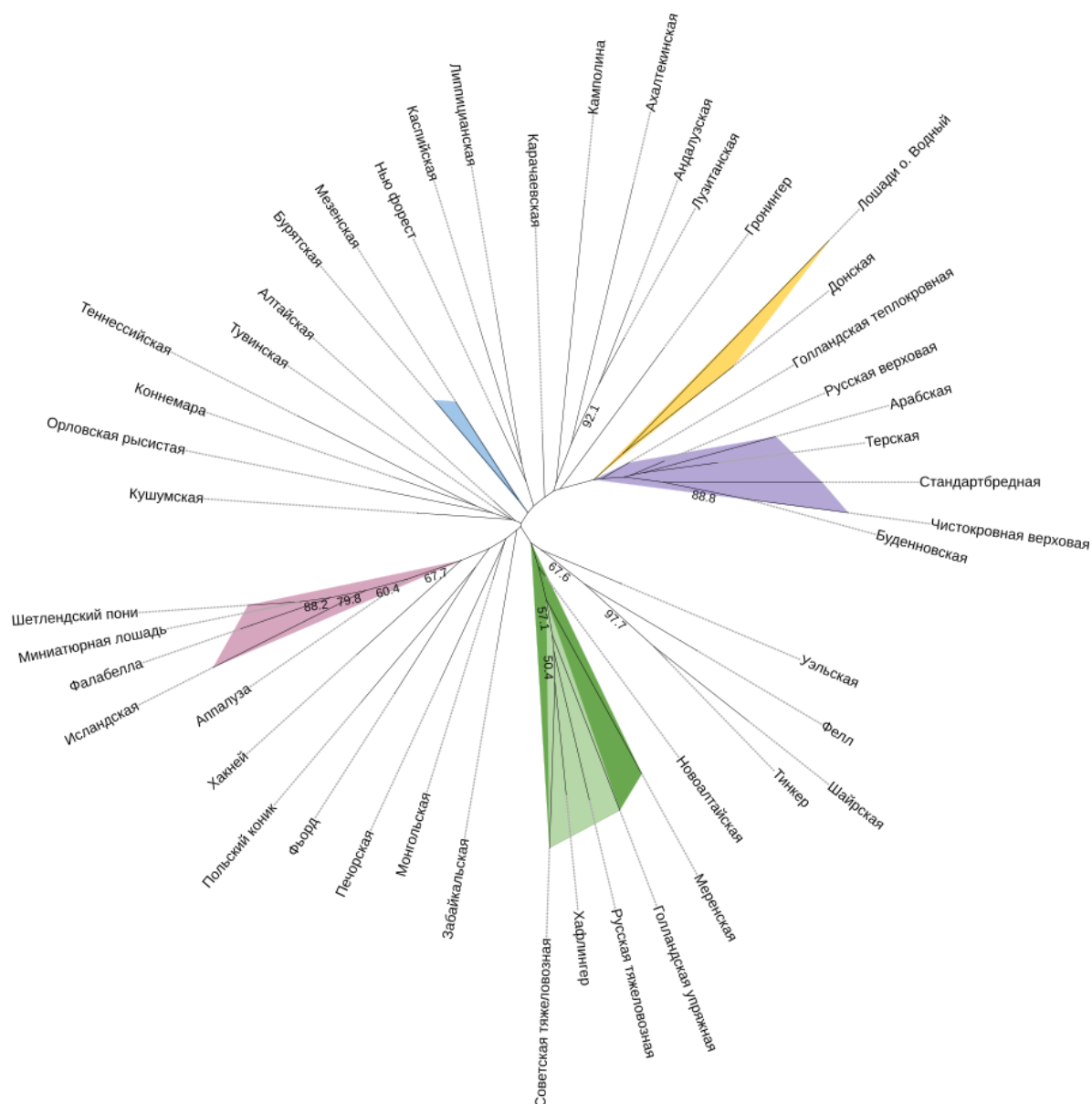


Рисунок 42 – NJ кластеризация для заводских и локальных пород российской и зарубежной селекции.

3.3 Машинное обучение

Для идентификации породной принадлежности была использована библиотека CatBoost, часто применяемая в мультиклассовых моделях. В качестве набора признаков (features) задавались аллельные варианты по каждому из 17 микросателлитных локусов. Были рассчитаны основные метрики ассигасу,

precision, recall и построены матрицы ошибок. Были обучены две классификационные модели.

Первая модель обучалась на данных заводских пород лошадей России. Для нивелирования различий в объемах выборок были введены весовые коэффициенты. На Рисунке 43 представлен график обучения модели и улучшение метрики F1 в ходе обучения. Красным цветом отмечена обучающая, зеленым – тестовая выборки.

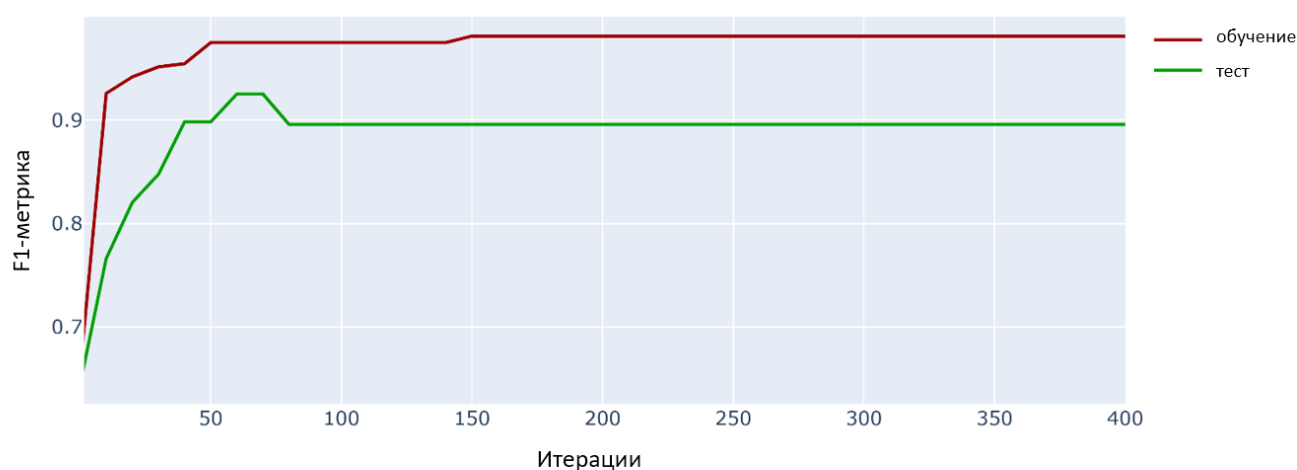


Рисунок 43 – График обучения модели.

Общее качество обучения модели отражено в показателе ассурасу. Это доля правильно предсказанных наблюдений относительно общего числа наблюдений. Для данной модели показатель составил 94%, что говорит о вероятности совершения ошибок в классификации образцов лишь в 6% случаев (таблица 14).

Таблица 14 – Сводная информация о производительности модели классификации для заводских пород лошадей России

Порода	Обозначение	Precision	Recall	F1-score
Ахалтекинская	Ahalteke	1,0	1,0	1,0
Буденновская	Buden	0,94	0,94	0,94
Донская	Don	0,67	1,0	0,8
Орловская рысистая	Orlov	0,93	1,0	0,96
Русская верховая	RWP	0,92	0,86	0,89
Русская тяжеловозная	RusT	1,0	1,0	1,0
Советская тяжеловозная	SovT	1,0	1,0	1,0
Терская	Tersk	0,9	0,9	0,9
Одичавшие лошади о. Водный	Wild	1,0	1,0	1,0
Точность	Accuracy*	0,94		
Среднее значение метрик	Macro Average	0,93	0,97	0,94
Взвешенное значение	Weighted Average	0,94	0,94	0,94

Примечание: * Accuracy – единая метрика точности всей модели.

Macro Average — это среднее значение метрики для каждого класса. Weighted Average – является также усредненным показателем метрики, но с учетом объемов выборок каждого из классов. Accuracy в таблице выделена отдельно так как рассчитывается для всей модели в качестве метрики, описывающей общую ее точность.

Метрика precision варьировала в зависимости от класса от 0,67 до 1. Так как метрика precision является частным TP к (TP+FP), снижение данного показателя говорит о ложном отнесении других пород к исследуемому классу. Средние показатели метрики составили 0,93 и 0,94 для невзвешенной и взвешенной величины, соответственно.

Метрика recall позволяет оценить, с какой вероятностью модель не упускает объекты класса ($TP / (TP + FN)$). Диапазон данного показателя составил 0,86 – 1. Получен высокий результат для среднего значения – 0,97.

F1-score является средним гармоническим precision и recall. Достигает своего максимума, если обе метрики стремятся к единице, и стремится к нулю, если хотя бы одна из метрик близка к нулю.

Матрица ошибок классификации для данной модели представлена на Рисунке 44.

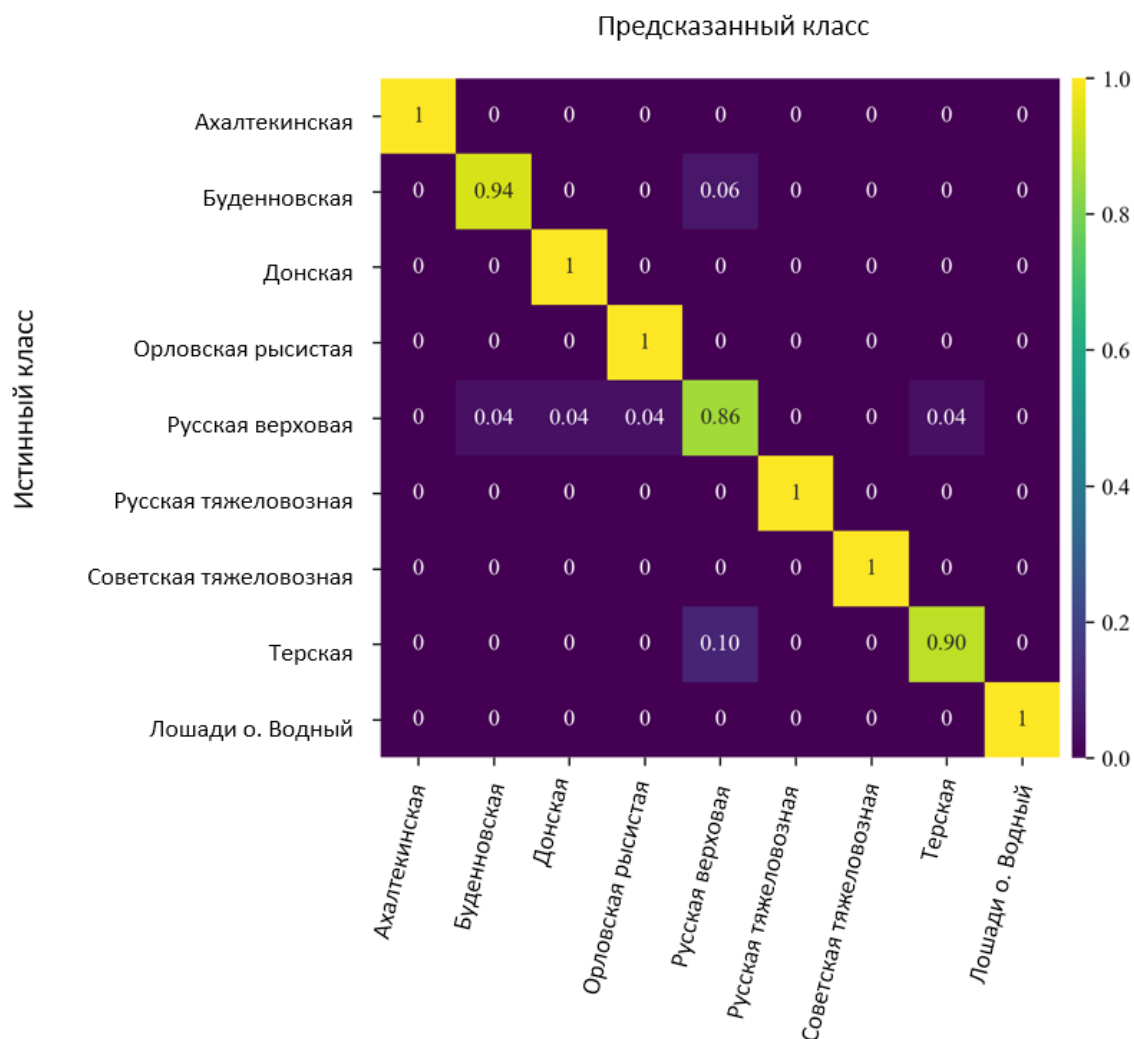


Рисунок 44 – Матрица ошибок классификации лошадей модели, включающей заводские породы лошадей России.

По оси ординат отмечается истинный класс, по оси абсцисс – предсказанный. Соответственно, по диагонали матрицы отмечена частота верно идентифицированных образцов. Доля верно предсказанных образцов варьировала от 0,86 до 1, что говорит о высоком потенциале данной модели в идентификации породной принадлежности лошадей. Наиболее низкий показатель 0,86 идентифицирован для русской верховой породы лошадей. В 4% случаев образцы

данной породы были ошибочно отнесены к терской, буденновской, донской, или орловской породе. Русская верховая порода является породой верхового направления использования, в селекции которой используется большое количество других пород. Ошибочная классификация образцов с орловской и терской породой, может быть связана с ее историческим формированием на основе орлово-ростопчинской породы, которая является родственной и к орловской и терской породам. Это также подтверждается результатом по терской породе лошадей, которая верно классифицируется в 90% случаев, но в 10% идентифицируется как русская верховая порода. Присутствует 6% вероятность ошибочного отнесения буденновской породы лошадей к классу русской верховой породы, что, вероятно, является следствием использования в обеих породах лошадей чистокровной верховой породы. Остальные 6 пород, присутствующие в данной модели – ахалтекинская, донская, орловская, русская и советская тяжеловозная, а также одичавшие лошади острова Водный, классифицируются верно в 100% случаев.

В связи с высоким качеством обученной модели набор данных был дополнен генотипами европейских пород лошадей с целью повышения её информативности и универсальности. Локальные породы России, демонстрирующие значительное перекрытие на графиках анализа главных компонент (Рисунок 33), были объединены в единую группу. На основе совокупности пород и породных групп лошадей для обучения модели было сформировано 32 класса (Таблица 15).

Таблица 15 – Значения основных метрик качества расширенной модели и породы, используемые в обучении

Порода	Обозначение	precision	recall	f1-score
Ахалтекинская	Ahalteke	1,0	1,0	1,0
Андалузская	Andalus	1,0	0,67	0,8
Аппалуза	Appaloosa	0,38	0,17	0,23
Арабская	Arabian	0,91	0,93	0,92
Камполина	Campolina	0,91	0,77	0,83
Донская	Don	1,0	1,0	1,0
Голландская упряжная	Dut	0,89	0,84	0,86
Фалабелла	Falabella	0,88	0,79	0,83
Фьорд	Fjord	0,97	0,97	0,97
Гронингер	Groninger	1,0	0,75	0,86
Хакней	Hackney	1,0	0,96	0,98
Хафлингер	Haflinger	1,0	0,83	0,91
Липицианская	Lipizzan	1,0	0,8	0,89
Лузитанская	Lusitano	0,67	0,29	0,4
Миниатюрная лошадь	Miniature	0,49	0,42	0,45
Русская верховая	RWP	0,64	0,66	0,65
Русская тяжеловозная	RusT	1,0	1,0	1,0
Русские локальные породы	Russian_local	0,66	0,86	0,75
Шетлендский пони	Shetland	0,8	0,95	0,87
Шайр	Shire	1,0	0,33	0,5
Советская тяжеловозная	SovT	1,0	1,0	1,0
Стандартбредная	Standardbred	0,94	0,96	0,95
Теннессийская	Tennessee	1,0	0,5	0,67
Чистокровная верховая	Thoroughbred	0,67	0,4	0,5
Тинкер	Tinker	1,0	0,25	0,4
Голландская теплокровная	Warmblood	0,87	0,94	0,9
Уэльская	Welsh	0,76	0,68	0,72
Одичавшие лошади о. Водный	Wild	1,0	1,0	1,0
Буденновская	buden	0,89	0,71	0,79
Карачаевская	karachai	0,9	0,32	0,47
Орловская	orlov	0,86	0,75	0,8
Терская	tersk	0,75	0,3	0,43
Точность	Accuracy*	0,84		
Среднее значение метрик	macro avg	0,87	0,71	0,76
Взвешенное значение	weighted avg	0,85	0,84	0,84

Примечание: * Ассурасу – единая метрика точности всей модели.

При большом количестве пород основная метрика – ассигасу снизилась на 10% до 84% (табл. 15). Показатель precision от 0,38 для породы аппалуза до 1. Среднее значение precision составило 0,87. Средний показатель recall при этом был ниже, чем precision – 0,71, что говорит о большом количестве False Negative (ошибочно отрицательных) значений. Среднее гармоническое двух метрик составило 0,76. На матрице ошибок большая доля классов неверно относятся к группе русских аборигенных лошадей. Вероятнее всего, это связано с отсутствием селекции в данной группе пород, гетерогенном генофондом и метизации с различными заводскими породами. Стоит отметить, что по результатам сравнения заводских и аборигенных лошадей, приват-аллели присутствуют только у локальных и карачаевской пород. Однако встречаются они с невысокой частотой и не могут быть идентификаторами породы (Таблица 16). Таблица выявленных приват-аллелей у представителей всех изученных пород лошадей российской и зарубежной селекции приведена в Приложении И.

Таблица 16 – Приват-аллели заводских и локальных пород лошадей России

Популяция	Локус	Аллель	Частота
Карачаевская	LEX3	14	0,020
Алтайская*	LEX3	33	0,004
Новоалтайская	HMS7	15	0,008
Новоалтайская	ASB2	27	0,032
Новоалтайская	ASB17	32	0,008
Тувинская	ANT5	13	0,002
Тувинская	HTG10	18	0,005
Тувинская	HTG7	16	0,002
Тувинская	HTG7	20	0,018
Тувинская	HMS2	24	0,005
Мезенская	LEX3	26	0,074
Монгольская	HTG6	13	0,011
Монгольская	ASB23	23	0,004
Монгольская	LEX3	24	0,007

Примечание: серым цветом отмечены аллели, которые являются приватными при сравнении с лошадьми зарубежной селекции.

Примечательно, что большинство ошибок при классификации лошадей являются интерпретируемыми с точки зрения генезиса пород, что отвергает в

данном случае гипотезу о том, что логика искусственного интеллекта является «черным ящиком». Так, терская порода лошадей в 40% случаев относится к арабской породе лошадей (Рисунок 45). Но терская лошадь фактически воссоздавалась на основе стрелецких лошадей, которых скрещивали с арабскими.

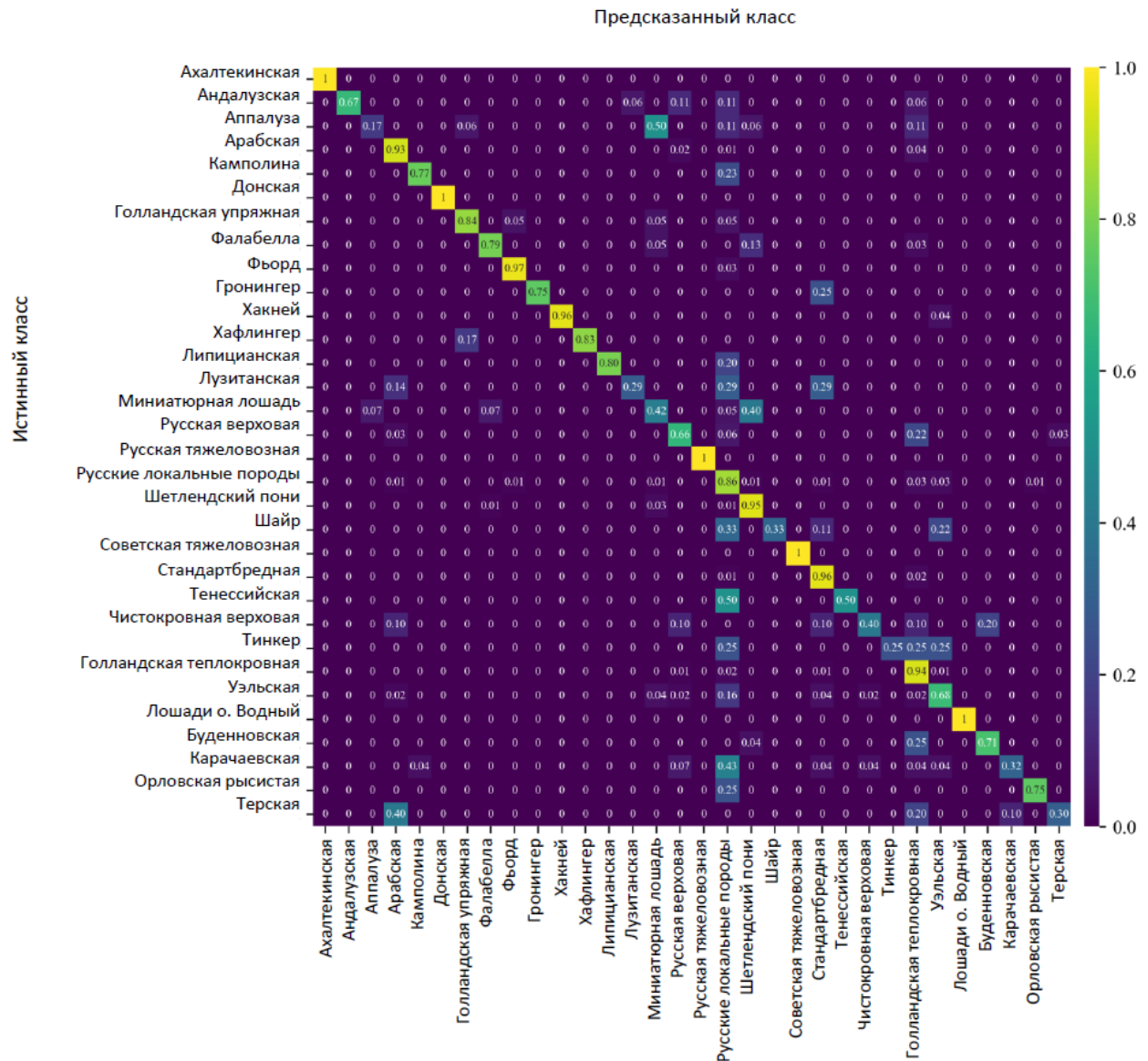


Рисунок 45 – Матрица ошибок классификации лошадей для расширенной модели.

Орловская рысистая порода определяется с вероятностью 75% и в 25% случаев относится к локальным лошадям России. Данный результат вызван тем, что аборигенных лошадей России чаще всего скрещивают именно с орловской рысистой породой. При этом сама группа аборигенных лошадей определяется с вероятностью 0,86. С высокой долей вероятности определяются арабская и ахалтекинская породы – 93% и 100%, соответственно. Также отсутствуют ошибки

идентификации русской и советской тяжеловозной пород лошадей. Как было отмечено при исследовании генетической структуры, данные породы обладают низкими значениями аллельного разнообразия (Рисунок 38) и консолидированными генофондами. Буденновская порода лошадей идентифицируется в 71% случаев. Доля классификационных ошибок связана с голландской теплокровной породой. Обе породы представлены лошадьми верхового направления, в селекции которых участвовали лошади чистокровной верховой породы. Также русская верховая порода лошадей в 22% случаев ошибочно идентифицируется как голландская теплокровная порода. Однако в настоящее время в породе используются жеребцы голландской теплокровной породы для улучшения спортивных качеств.

Таким образом, использование большого количества классов является необходимым для фундаментальных исследований возможностей машинного обучения, однако для практических целей, лучше использовать модели с меньшим количеством пород для получения точных результатов. Например, была обучена модель для идентификации карачаевской и орловской рысистой пород лошадей (Рисунок 46).

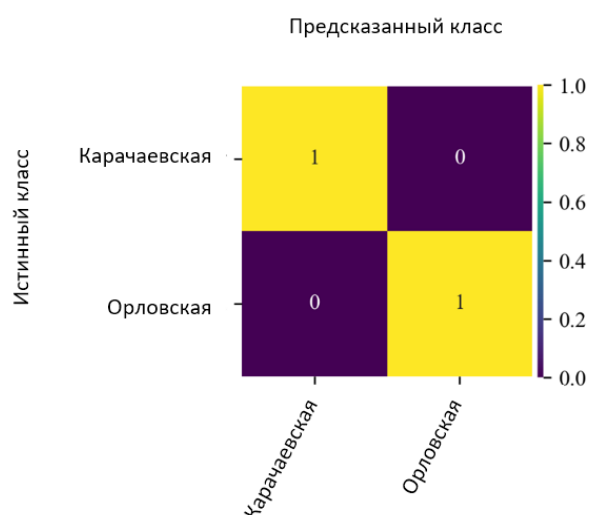


Рисунок 46 – Матрица ошибок для орловской и карачаевской породы лошадей.

На матрице оба класса идентифицировались в 100% случаев без ложно относимых к другому классу случаев.

При построении столбчатой диаграммы (Рисунок 47) вероятности отнесения каждого из образцов к одному из двух классов выявлено отсутствие в карачаевской породе значительной доли вероятности отнесения к орловской рысистой породе.

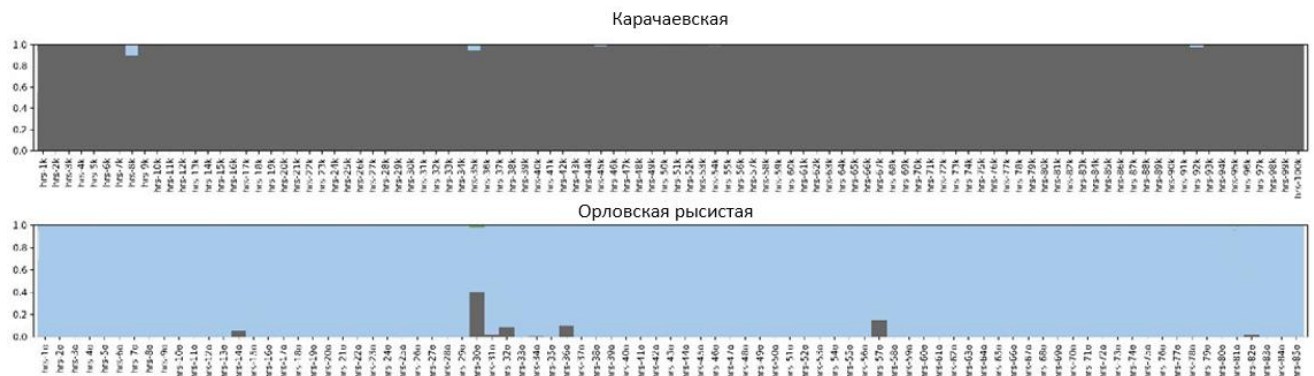


Рисунок 47 – Столбчатая диаграмма вероятности отнесения особей к орловской рысистой (голубой цвет), либо к карачаевской (серый цвет) породам на основе данных обучения модели методом градиентного бустинга.

Данные графика были интерпретированы как отсутствие образцов, чей генотип имел бы схожий с орловской рысистой породой аллельный спектр. Были проверены родословные животных и проведены тесты на отцовство, которые подтвердили чистопородность животных. Таким образом была создана референсная группа для работы с карачаевской породой лошадей.

Применение метода градиентного бустинга с использованием библиотеки CatBoost позволяет модели учитывать ошибки при обучении и использовать его при мультиклассовой классификации с категориальными признаками. Удалось получить лучшие результаты в сравнении с исследованиями, использующими в идентификации пород лошадей различные вариации классификаторов, лучшая точность по которым составила 88% (Burócziová M., Říha, 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данное исследование посвящено комплексному анализу генетической структуры и разработке методов идентификации заводских и локальных пород лошадей России.

Установлено, что аборигенные породы лошадей России, несмотря на ограниченную численность некоторых из них, сохраняют высокий уровень генетического разнообразия и являются значительным резервуаром редких аллельных вариантов, что подтверждается существенным расхождением между показателями общего и эффективного числа аллелей.

Среди заводских пород лошадей России наибольшим уровнем генетического разнообразия обладают русская верховая, терская и карачаевская породы лошадей, что подтверждается показателями среднего числа аллелей на локус и аллельным богатством (A_r). Также отмечается родство русской верховой с терской породой лошадей, которые были связаны исторически через орлово-ростопчинскую и стрелецкую породы. Тяжеловозные породы (русская и советская тяжеловозная) обладают низким уровнем разнообразия – 82 и 87 аллелей, а также повышением частоты одного-двух аллелей в популяции, что говорит о прохождении ими эффектов бутылочного горлышка или наличия эффекта основателя.

Вероятно, наиболее однородной и консолидированной структурой среди заводских пород обладает орловская рысистая порода лошадей, что подтверждается результатами анализа в программе STRUCTURE, а также анализом главных компонент.

Среди заводских пород России формируются два кластера: верховые и тяжеловозные породы. Сравнительный анализ европейских и российских пород выявил совпадение в данных кластеризации и истории генезиса пород. При построении дендрограммы выделяются кластеры лошадей верхового направления использования, тяжеловозные породы, локальные породы России, а также кластер пород пони.

Лошади локальных пород России, несмотря на свою малочисленность, обладают высокими показателями количества аллелей и гетерозиготности. Мезенская и бурятская лошади имеют наиболее изолированные от остальных пород генофонды. Алтайская, тувинская и монгольская породы имеют общее происхождение от лошадей монгольского корня.

За период изоляции генофонд популяции одичавших лошадей острова Водный претерпел существенную трансформацию. Вследствие неоднократного действия эффекта «бутылочного горлышка» в популяции наблюдается выраженное снижение аллельного разнообразия. На дендрограмме одичавшие лошади острова Водный кластеризуются с донской и буденновской породой лошадей, что подтверждает теорию об их происхождении. Совместный анализ данных методами многомерной статистики (PCA) и модельно-ориентированной кластеризации (STRUCTURE) выявил четкую генетическую дифференциацию популяции, указывающую на её изоляцию и консолидацию генофонда. Результаты кластерного анализа подтвердили гипотезу о происхождении популяции вторично одичавших лошадей острова Водный от представителей донской и буденновской пород.

Идентификация методами машинного обучения выявила высокую вероятность корректного определения пород. Ошибки, полученные при классификации объектов, интерпретируются с точки зрения генезиса пород и вызваны родством классов.

ВЫВОДЫ

1. Аборигенные породы лошадей характеризуются высоким уровнем генетического разнообразия и в совокупности формируют единую смешанную структуру с низкой степенью консолидации отдельных популяций и пород.

2. Русская верховая, терская и карачаевская породы лошадей обладают наибольшим генетическим разнообразием на основе данных числа аллелей и аллельного богатства среди исследованных заводских пород лошадей России. Донская, русская тяжеловозная и советская тяжеловозная породы, напротив, обладают менее разнообразными генофондами.

3. При сравнительном анализе российских и зарубежных пород лошадей выявлено, что наибольший уровень генетического разнообразия на основе показателей наблюдаемой гетерозиготности, общего числа аллелей и аллельного богатства присущ аборигенным породам, а наименьший – чистокровным породам и популяции одичавших лошадей острова Водный. Генетическое разнообразие российских заводских пород сопоставимо с аналогичными параметрами популяций иностранной селекции.

4. Полученная кластеризация заводских и аборигенных пород лошадей российской и зарубежной селекции в целом соответствует известным данным об их истории формирования. Аборигенные породы лошадей России формируют отдельный кластер при сравнении с российскими и зарубежными породами.

5. Одичавшие лошади острова Водный по результатам кластерного анализа, вероятнее всего, происходят от донских и буденновских лошадей.

6. Метод градиентного бустинга обеспечивает высокую точность идентификации породной принадлежности лошадей по 17 микросателлитным локусам, общая точность модели составляет 0,94. Ошибки, допускаемые моделью, интерпретируемы с точки зрения генезиса пород, так как большая доля ошибок приходится на полукровные породы и их породы-основатели.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеева Е. И., Федорова Н. Е. Анализ промеров лошадей ахалтекинской породы конного завода «Шаэль» // Научное обеспечение развития АПК в условиях импортозамещения. – 2018. – С. 218-221.
2. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. Москва. Изд-во ИКЦ «Академкнига» 2003. 431 с.
3. Ангалов Ю. Б., Ачилов Н. Б., Кувандыков З. Х. Использование истории разведения ахалтекинской породы лошадей как приём формирования национального самосознания // Содержательные и процессуальные аспекты современного образования. – 2019. – С. 48-50.
4. Андронов С. А., Прокофьева М. С. Методы и алгоритмы обучения с подкреплением в системах имитационного моделирования // Аэрокосмическое приборостроение и эксплуатационные технологии. – 2023. – С. 102-109.
5. Антропова А. М., Шацких Е. В. Эффективность подбора родительских пар лошадей буденновской породы // Молодежь и наука. – 2016. – № 5. – С. 5-5.
6. Афанасьев П. К. Популяционная идентификация кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) по микросателлитным маркерам : дис. – М. : Афанасьев Павел Константинович, 2013.
7. Бабаев Л. О заводе: [Электронный ресурс]. URL: <http://shael-teke.ru/publications> (Дата обращения: 08.12.2025 г).
8. База данных лошадей русской верховой породы: [Электронный ресурс]. URL: <https://rw-base.ru>. (Дата обращения 09.01.2025).
9. Базарон Б. З., Калашников Р. В., Хамируев Т. Н., Дашинимаев С. М., Шкуратова Г. М., Храброва Л. А. Формирование линии Четкого с феноменом курчавости в забайкальской породе лошадей // Коневодство и конный спорт. – 2020. – № 4. – С. 30-31. – DOI 10.25727/HS.2020.4.62197.
10. Белобородов П. И., Кирьянов И. И., Халилов Л. М. Машинное обучение в SAR классификации биологической активности экидистероидов // Информационные технологии. Проблемы и решения: Материалы Международной научно-

- практической конференции. – Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования Уфимский государственный нефтяной технический университет, 2018. – № 1. – С. 394-398.
11. Белоусова Н. Ф. Местные (аборигенные) породы лошадей России. Дивово: Изд-во ВНИИ коневодства, 2018. 148 с.
 12. Блохина Н. В. Межпопуляционная дифференциация лошадей русской тяжеловозной породы // Коневодство и конный спорт. – 2010. – № 1. – С. 21-24.
 13. Блохина Н. В., Храброва Л. А. Генетическая характеристика лошадей местных пород по локусам микросателлитов ДНК // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2025. – Т. 29, № 1. – С. 113-121. – DOI 10.18699/vjgb-25-13.
 14. Блохина Н. В., Храброва Л. А. Анализ генетической структуры 29 пород лошадей Российской селекции по STR-маркерам // Генетика. – 2024. – Т. 60, № 8. – С. 54-65. – DOI 10.31857/S0016675824080057.
 15. Борисова А. В. Современное состояние популяции лошадей русской тяжеловозной породы с учетом требований рынка // Современные достижения и актуальные проблемы в коневодстве. 2019.
 16. Бородин А. Г., Манойлов В. В., Заруцкий И. В., Петров А. И., Курочкин В. Е. Поколения методов секвенирования ДНК (обзор) // Научное приборостроение. – 2020. – Т. 30. – № 4. – С. 3-20.
 17. Вавулинская, К. Р., Брагина А. В. Что я знаю о мезенке? // Аборигенные породы лошадей - национальное достояние России : Сборник научных трудов IV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, Национальный парк "Кенозерский", д. Морщихинская, Каргопольский район, Архангельская обл.– 2022. – С. 59-63.
 18. Винокурова И. В., Манжелевская Е. И. Печорская порода лошадей: история и перспективы развития // Аборигенные породы лошадей - национальное достояние России : Сборник научных трудов IV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, Национальный парк

- "Кенозерский", д. Морщихинская, Каргопольский район, Архангельская обл. – 2022. – С. 64.
19. Воронкова В. Н., Николаева Э. А., Пискунов А. К., Бабаян О. В., Takasu M., Tozaki T., Свищева Г. Р., Столповский Ю. А. Оценка генетического разнообразия и структуры автохтонных пород лошадей России и Монголии с использованием ядерных и митохондриальных ДНК-маркеров // Генетика. – 2022. – Т. 58. – № 8. – С. 902.
 20. Воронкова В. Н., Пискунов А. К., Солошенкова Е. А., Самсонова Ю. В., Столповский Ю. А. Организация биобанка биоматериалов и ДНК для исследований популяционной генетики животных // Успехи современной биологии. – 2024. – Т. 144. – № 5. – С. 585–600. DOI: 10.31857/S0042132424050067
 21. Герасимов А. Е. Лошади. Разведение и уход // М.: Вече. – 2004.
 22. Глазко В. И., Косовский Г. Ю., Глазко Т. Т. Доместикация как генетический феномен // Кролиководство и звероводство. – 2018. – № 1. – С. 5-8.
 23. Гуккина В. Б., Грачев В. С. Сохранение генофонда редких и исчезающих пород лошадей (на примере мезенской и вятской пород) // Роль молодых ученых и исследователей в решении актуальных задач АПК. – 2020. – С. 170-174.
 24. Гулькевич Н. А. Типы и породы лошадей Российской империи / Изд. гвардии ротмистра Н. А. Гулькевича. - Санкт-Петербург: т-во Р. Голике и А. Вильборг, 1908.
 25. Демин В. А. Буденновская порода лошадей: создание и методы ее совершенствования: монография // Моск. с.-х. акад. им. К.А. Тимирязева. – Москва: МГУП, 2004. – 56 с.
 26. Демин В. А., Рябова Е. В. Русская верховая порода лошадей – новая порода спортивного назначения // Зоотехния. – 2014. – № 12. – С. 16-17.
 27. Донская и буденновская порода лошадей в спорте: исследование за 2019 год: [Электронный ресурс]. URL: <https://www.agroxxi.ru/zhivotnovodstvo/stati/donskaja-i-budennovskaja-poroda-loshadei-v-sporte-issledovanie-za-2019-god.html>. (Дата обращения 13.11.2024)

28. Дружкова А. С., Тупикин А. Е., Макунин А. И., Неуместова А. И., Трифонов В. А. Графодатский А. С., Кабилов М. Р. Изучение ДНК костных останков рода *Equus* из денисовой пещеры с использованием современных платформ для секвенирования // Тезисы Международной конференции "Высокопроизводительное секвенирование в геномике". – 2013. – С. 16-16.
29. Дубровин А. В. Анализ результатов селекционной работы по новоалтайской породе лошадей // Научное обеспечение развития и повышения эффективности коневодства России и стран СНГ: Сборник докладов международной научно-практической конференции. Дивово, 2021. С. 95-99.
30. Дунин И. М. Справочник пород и типов сельскохозяйственных животных, разводимых в РФ. М: ЦБГНУ ВНИИПлем, 2013. 554 с
31. Задесенец К. С., Ершов Н. И., Рубцов Н. Б. Полногеномное секвенирование геномов эукариот: от секвенирования фрагментов ДНК к сборке генома // Генетика. – 2017. – Т. 53. – № 6. – С. 641-650.
32. Калашников В. В., Зайцев А. М., Калинкова Л. В., Калашникова Т. В., Атрощенко М. М., Блохина Н. В., Брем Г. Изучение генетических особенностей и элементного статуса аборигенной тувинской лошади // Коневодство и конный спорт. – 2017. – № 6. – С. 23-25.
33. Калашников Р. В., Зайцев А. М., Ковешников В. С., Калашников В. В. Рынок племенных лошадей в России // Коневодство и конный спорт. – 2011. – № 6. – С. 3-7.
34. Калинкова Л. В. Изучение полиморфизма генов *ASIP* и *MC1R* у лошадей арабской породы // Генетика и Разведение Животных. 2020. № 2. С. 50-53.
35. Калмыков Н. П. Млекопитающие обрамления озера Байкал в палеонтологической летописи. Непарнопалые (*Perissodactyla*, *Mammalia*) // Байкальский зоол. журн. – 2016. – № 1. – С. 61.
36. Каштанов С. Н., Свищёва Г. Р., Пищулина С. Л., Лазебный О. Е., Мещерский И. Г., Симакин Л. В., Рожнов В. В. Географическая структура генофонда соболя (*Martes zibellina* L.): данные анализа микросателлитных локусов // Генетика. – 2015. – Т. 51. – № 1. – С. 78-78

37. Киборт М. И. Буденновская порода лошадей. –Рязань. ФГБНУ "ВНИИ коневодства", 2020. - 288 с.
38. Князев С. П., Дубровская Р. М., Фадеева Н. С., Гуторова Н. В., Данильченко Н. В., Никитин С. В. Генетическая структура популяций лошадей рысистых пород по аллелям D-системы групп крови // С.-х. биология. – 2003. – № 4. – С. 31.
39. Ковалевский В. О., Давиташвили Л. Ш. Палеонтология лошадей. – издатель не указан, 1948.
40. Кондрашов К. А. Породы лошадей. По материалам ВСХВ 1954 и 1955 годов – Б.м.: Издательство Министерства сельского хозяйства СССР, 1956. – 141 с.
41. Кононова Л. В. Генеалогическая характеристика племенного ядра лошадей чистокровной верховой породы, разводимых в Ставропольском крае // Аграрный вестник Урала. – 2020. – № 2 (193). – С. 44-53.
42. Кононова Л. В., Мамышев С. А., Хубулов А. В., Муртазалиев А. А. Терской породе лошадей–65 лет // Сельскохозяйственный журнал. – 2013. – Т. 2. – № 6 (1). – С. 49-54.
43. Корвиго И. О., Афанасьев А. П., Скоблов М. Ю. Глубинное обучение в вычислительной биологии и идентификация патогенных аминокислотных замен // Биотехнология: состояние и перспективы развития. – 2017. – С. 383-385.
44. Кошелев С. Н., Невзорова А. Е. Селекционная работа с орловской рысистой породой лошадей в ООО "Невзоровское" // Приоритетные направления регионального развития. – 2020. – С. 696-699.
45. Кривенко М. П. Выбор модели данных в задачах медицинской диагностики // Информатика и её применения. – 2019. – Т. 13. – № 4. – С. 27-29.
46. Кузьмин В. А. Использование нейронных сетей в алгоритме Q-learning // Transport and Telecommunication. – 2003. – Т. 4. – № 1.
47. Куриленко Ю. Ф., Супрун И. А. Использование ISSR-маркерных систем в коневодстве // Зоотехническая наука Беларуси. – 2015. – Т. 50. – № 1. – С. 101-108.

48. Лобанова Т. В., Трушников В. А. Алтайская лошадь и этапы ее преобразования // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2005. – Т. 17. – № 1. – С. 83-87.
49. Мамышев С. А., Муртазалиев А. А. Арабская порода лошадей терского племяконзавода № 169 // Современные ресурсосберегающие инновационные технологии производства и переработки сельскохозяйственной продукции в Северо-Кавказском федеральном округе. Сборник научных статей. – 2022. – С. 117.
50. Международное общество генетики животных: [Электронный ресурс]. URL: <https://www.isag.us/committees.asp>. (Дата обращения 18.12.2025)
51. Миноранский В. А., Узденов А. М., Клец Л. В., Даньков В. И. Одичавшие лошади и их состояние в биосферном резервате «Ростовский» // Мониторинг природных экосистем долины Маныча: Труды ФГУ «Государственный природный заповедник “Ростовский”». – 2010. – С. 189-197.
52. Миноранский В. А., Чекин А. В. Государственный степной заповедник «Ростовский» // Ростов-на-Дону: Изд-во ООО «ЦВВР. – 2003.
53. Михальский А.И., Новосельцева Ж.А. Применение методов машинного обучения в задачах продук тивного животноводства // Пробл. биол. продук тивных животных. 2018. № 4. С. 98-109. <https://doi.org/10.25687/1996-6733.prodanimbior.2018.3.98-109>
54. Моисеева И. Г., Уханов С. В., Столповский Ю. А., Сулимова Г. Е., Каштанов С. Н. Генофонды сельскохозяйственных животных. Генетические ресурсы животноводства России. – 2006.
55. Монгуш Б. М., Зайцев А. М., Оюн С. М. Сохранение и использование генофонда лошадей тувинской породы // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2020. – № 6 (159). – С. 165-170.
56. Монгуш Б. М., Юлдашбаев Ю. А. Некоторые особенности экстерьера тувинских лошадей, выступающих в национальных видах конного спорта Республики Тыва // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2016. – № 5. – С. 181-186.

57. Назарова Е. Н., Калашников И. А. Экстерьерные особенности и молочная продуктивность кобыл бурятской и забайкальской породы // Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. ВР Филиппова. – 2018. – № 3 (52). – С. 79.
58. Науменко И. Б. Оценка некоторых жеребцов-производителей по спортивной работоспособности молодняка лошадей русской верховой породы // Современные тенденции развития животноводства и зоотехнической науки. – 2022. – С. 43-47.
59. Николаева А. А. Состояние донской и буденновской пород лошадей на 2009 год // Коневодство и конный спорт. – 2010. – № 1. – С. 5-8.
60. Нурушев М. Ж. Об эволюции аборигенных популяций лошадей, или где впервые одомашнена лошадь? // Бюллетень Оренбургского научного центра УрО РАН. – 2018. – № 1. – С. 4-4.
61. Ооржак Р. Т., Монгуш С. Д. Нагульные качества лошадей тувинской породы, разводимой в разных природно-климатических зонах республики Тыва. // Вестник Тувинского государственного университета. Естественные и сельскохозяйственные науки – 2014. – № 2. – С. 148-153.
62. Парфенов В. А., Спицина Н., Тхинвалели Г. Г. Особенности селекционных процессов в работе с русской верховой породой лошадей // Коневодство и Конный Спорт. 2011. № 3. С. 5-8.
63. Патрушев М. В., Каменский П. А., Мазунин И. О. Мутации митохондриальной ДНК и методы их коррекции (обзор) // Биохимия. – 2014. – Т. 79. – № 11. – С. 1417-1428.
64. Петричева М. С. Культурно-исторический очерк развития донской породы лошадей и ее значение в сельском хозяйстве // Научное обеспечение агропромышленного комплекса. – 2019. – С. 299-301.
65. Петухов Д. Е., Ткаченко А. В., Белов Ю. С. Линейный дискриминантный анализ как контролируемый подход в задачах уменьшения размерности данных // Научное обозрение. Технические науки. – 2020. – № 2. – С. 5-9.

66. Пластеева Н. А., Косинцев П. А. Лошадь Пржевальского: дикий вид или одичавшая домашняя лошадь? // Природа. – 2018. – № 7. – С. 9-12.
67. Политова М. А, Райсманн М., Вагнер Х. Й. Влияние генотипа в локусах *MC1R* (*Extension*) и *ASIP* (*Agouti*) на работоспособность и плодовитость лошадей русской верховой породы // Доклады ТСХА. Выпуск 275. М.: Изд-во МСХА, 2003. с. 476-479
68. 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>
69. Политова М. А., Басалаева Е. В. Экономический ландшафт коневодства России: отраслевой и региональный аспекты // Региональная и отраслевая экономика. – 2025. – № 2. – С. 118-127.
70. Райсманн М. М., Политова М. А., Вагнер Х. Й. Молекулярно-генетический анализ мастей в популяциях русской верховой и немецкой верховой пород // Abstracts of the 3. International Iran and Russia Conference “Agriculture and Natural Resources”. Сборник докладов. М., 2002. С. 41.
71. Ремизов А. А. Коневодство. Справочник. – М., Колос, 1992. - 192 с
72. Рябова Т. Н. Из истории Ахалтекинской породы / Труды Маргианской археологической экспедиции. Том 8. Исследования Гонур-депе в 2015–2019 годах / Ред. В.А. Алёкшин, Е.В. Антонова, Н.А. Дубова (гл. ред.); Институт этнологии и антропологии им. Н.Н. Миклухо-Маклая РАН; Институт истории материальной культуры РАН; Алтайский государственный университет – М.: Старый сад, 2021. – 292 с.
73. Семенов В. В., Кононова Л. В. История выведения и современное состояние терской породы лошадей // Сельскохозяйственный журнал. – 2009. – Т. 2. – № 2-2. – С. 93-96.
74. Семенченко С. В. Современное состояние и перспективы развития буденновской породы лошадей в условиях ООО "Агрофирма Целина" / С. В. Семенченко // Вестник Донского государственного аграрного университета. – 2019. – № 2-1(32). – С. 25-32.

75. Спасская Н. Н., Щербакова Н. В. Популяция одичавших лошадей острова «Водный» в государственном природном заповеднике «Ростовский» (результаты исследований 2006 г.) // Вопросы степеведения. – 2006. – Т. 6. – С. 64-69.
76. Стефаниди М. С. Совершенствование ахалтекинской породы лошадей // Вестник АПК Верхневолжья. – 2008. – № 2. – С. 20-22.
77. Стойлов А. Ю., Овчинников Ю. Д. Арабские лошади: культурное достояние и историческое наследие объединенных арабских эмиратов // Modern Science. – 2019. – № 3. – С. 314-320.
78. Столповский Ю. А., Кол Н. В., Сулимова Г. Е., Воронкова В. Н., Захаров-Гезехус И. А. Генофонды домашних животных Монголии / Под ред. И.А. Захарова М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 275 с
79. Тарасова Н. В., Николаева А. А., Киборт М. И. Использование лошадей донской породы в конном спорте, тенденции развития и современное состояние – 2022. ББК. 45 С 56 Составитель. – С. 119.
80. Титов В. В. О сосуществовании нескольких видов Equidae в плио-плейстоцене Евразии // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. – М.: ПИН РАН. – 2006. – С. 97-102.
81. Трут Л. Н., Гербек Ю. Э., Харламова А. В., Гулевич Р. Г., Кукекова А. В. Доместицируемые лисицы: молекулярно-генетические механизмы, вовлекаемые в отбор по поведению // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 17. – № 2. – С. 226-233.
82. Устьянцева А. В. Особенности аллелофонда ахалтекинской породы лошадей по локусам полиморфных систем крови и микросателлитов ДНК // Вестник Рязанского государственного агротехнологического университета им. ПА Костычева. – 2011. – № 2. – С. 8-9
83. Филимонов П. А., Тютеньков О. Ю., Ходырева А. А., Свищева Г. Р., Мещерский И. Г., Столповский Ю. А., Рожнов В. В. Идентификация популяций соболя (*Martes zibellina* L.) южной части ареала вида // Генетика. – 2021. – Т. 57, № 10. – С. 1174-1184. – DOI 10.31857/S0016675821100052.

84. Хамируев Т. Н., Базарон Б. З., Гончаренко Г. М., Гришина Н. Б. Полиморфизм сывороточных белков крови табунных лошадей (*Equus ferus caballus*) забайкальской породы // Вестник НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет). – 2024. – № 4. – С. 304-312.
85. 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.
86. Храброва Л. А., Зайцев А. М., Суходольская И. В., Рожнова Ю. А., Киселева Н. В. Проблемы учета и сохранения аборигенных пород лошадей // Аборигенное коневодство России: история, современность, перспективы: Сб. науч. трудов по матер. II Всеросс. научно-практ. конф. с междунар. участием. Мезень. 2018.
87. Цопанова, А. В. Влияние жеребцов-производителей буденновской породы разной племенной ценности на структуру маточного ядра / А. В. Цопанова // Научное обеспечение реализации государственных программ АПК и сельских территорий : Материалы международной научно-практической конференции, Лесниково, 20–21 апреля 2017 года. – Лесниково: Курганская государственная сельскохозяйственная академия им. Т.С. Мальцева, 2017. – С. 272-275.
88. Цыганок И. Б. Обзор редких аборигенных пород лошадей, разводимых на территории Российской Федерации // Аборигенное коневодство России: история, современность, перспективы: сб. науч. трудов.- Архангельск, 2018. - С. 176-184.
89. Цыганок И. Б., Рябова Е. В. Карачаевская порода лошадей в пятом томе государственной племенной книги // Аборигенные породы лошадей - национальное достояние России: Сборник научных трудов IV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, Национальный парк "Кенозерский", д. Морщихинская, Каргопольский район, Архангельская обл. – 2022. – С. 269.

90. Чесноков Ю. В., Артемьева А. М. Оценка меры информационного полиморфизма генетического разнообразия // Сельскохозяйственная биология. – 2015. – № 5. – С. 571-578.
91. Юрков Д. А., Курочкин М. А., Покумин Г. А. Автоматизация диагностики хромоты крупного рогатого скота с помощью технологий машинного зрения. – 2024.
92. Юрьева И. Б., Вдовина Н. В. Генофонд отечественного коневодства: мезенская порода лошадей // Farm Animals. – 2012. – № 1 (1). – С. 44-48.
93. Юрьева И. Б., Свищёва Г. Р., Вдовина Н. В., Храброва Л. А., Столповский Ю. А. Генетическое разнообразие мезенской породы лошадей (*Equus ferus caballus*) по микросателлитной ДНК // Генетика. – 2018. – Т. 54. – № 13. – С. 64-69.
94. Achilli A., Olivieri A., Soares P., Lancioni H., Kashani B.H., Perego U.A., Nergadze S.G., Carossa V., Santagostino M., Capomaccio S. and Felicetti M. Mitochondrial genomes from modern horses reveal the major haplogroups that underwent domestication // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2012. – V. 109. – № 7. – P. 2449-2454.
95. Adamack A. T., Gruber B. PopGenReport: simplifying basic population genetic analyses in R // Methods in Ecology and Evolution. – 2014. – V. 5. – № 4. – P. 384-387.
96. Antolin M., Field S. GeneClass2 & STRUCTURE to Determine Population Admixture // Analysis of Population Genetic Data., EEID – 2012. – 20 p.
97. Atiq I., Zahoor I., Basheer A., Khan W. Genetic diversity, population structure and phylogenetic relationship of race, sports, draft and wild type horses // Pakistan Journal of Agricultural Sciences. – 2018. – V. 55. – № 1. – P. 155-158.
98. Atroshchenko M., Dementieva N., Shcherbakov Y., Nikolaeva O., Azovtseva A., Ryabova A., Nikitkina E., Makhmutova O., Datsyshin A., Zakharov V. , Zaitsev A. The genetic diversity of horse native breeds in Russia // Genes. – 2023. – V. 14. – № 12. – P. 2148.

99. Ayad A., Almarzook S., Besseboua O., Aissanou S., Piórkowska K., Musiał A. D., Ropka-Molik K. Investigation of cerebellar abiotrophy (CA), lavender foal syndrome (LFS), and severe combined immunodeficiency (SCID) variants in a cohort of three MENA region horse breeds // *Genes*. – 2021. – V. 12. – № 12. – P. 1893.
100. Azzaroli A. Ascent and decline of monodactyl equids: a case for prehistoric overkill. *Annales Zoologici Fennici*. Finnish Zoological Publishing Board, formed by the Finnish Academy of Sciences, Societas Biologica Fennica Vanamo, Societas pro Fauna et Flora Fennica, and Societas Scientiarum Fennica, 1991.
101. Backeljau T., De Bruyn L., De Wolf H. et al. Multiple UPGMA and neighbor-joining trees and the performance of some computer packages // *Mol. Biol. Evol.* – 1996. – V. 13. – № 2. – P. 309-313.
102. Bailey E., Petersen J. L., Kalbfleisch T. S. Genetics of Thoroughbred racehorse performance // *Annual Review of Animal Biosciences*. – 2022. – V. 10. – № 1. – P. 131-150.
103. Banks M. A., Eichert W. WHICHRUN (version 3.2): a computer program for population assignment of individuals based on multilocus genotype data. – 2000.
104. Batic D., Culibrk D. Identifying individual dogs in social media images // *arXiv:2003.06705*. 2019. <https://doi.org/10.48550/arXiv.2003.06705>.
105. Bellone R. R., Avila F. Genetic testing in the horse // *Veterinary Clinics: Equine Practice*. – 2020. – V. 36. – № 2. – P. 211-234.
106. Binns M. M., Holmes N. G., Rolliman A., Scott A. M. The identification of polymorphic microsatellite loci in the horse and their use in thoroughbred parentage testing // *British Veterinary Journal*. – 1995. – V. 151. – № 1. – P. 9-15.
107. Bishop D. T., Williamson J. A., Skolnick M. H. A model for restriction fragment length distributions // *American journal of human genetics*. – 1983. – V. 35. – № 5. – P. 795.
108. Bowling A. T., Clark R. S. Blood group and protein polymorphism gene frequencies for seven breeds of horses in the United States // *Animal Blood Groups and Biochemical Genetics*. – 1985. – V. 16. – № 2. – P. 93-108.

109. Bowling A. T., Eggleston-Stott M. L., Byrns G., Clark R. S., Dileanis S., Wictum E. Validation of microsatellite markers for routine horse parentage testing // *Animal genetics*. – 1997. – V. 28. – № 4. – P. 247-252
110. Boyd L. RE: Ancient genomes revisit the ancestry of domestic and Przewalski's horses. – 2020.
111. Bozlak E. Refining the evolutionary tree of the horse Y chromosome // *Scientific reports*. – 2023. – V. 13. – № 1. – P. 8954.
112. Burócziová M., Říha J. Horse breed discrimination using machine learning methods // *Journal of applied genetics*. – 2009. – V. 50. – № 4. – P. 375-377.
113. Butler J. M. Short tandem repeat analysis for human identity testing // *Current protocols in human genetics*. – 2004. – V. 41. – № 1. – P. 14.8. 1-14.8. 22.
114. Ceccobelli S., Karsli T., Di Lorenzo P., Marozzi G., Landi V., Sarti F. M., Lasagna E. Genetic diversity of Cornigliese sheep breed using STR markers // *Small Ruminant Research*. – 2015. – V. 123. – № 1. – P. 62-69.
115. Cieslak M., Pruvost M., Benecke N., Hofreiter M., Morales A., Reissmann M., Ludwig A. Origin and history of mitochondrial DNA lineages in domestic horses // *PLoS One*. 2010. V. 5. № 12. e15311.
116. Cosgrove E. J., Sadeghi R., Schlamp F., Holl H. M., Moradi-Shahrbabak M., Miraei-Ashtiani S. R., Brooks S. A. Genome diversity and the origin of the Arabian horse // *Scientific reports*. – 2020. – V. 10. – № 1. – P. 9702.
117. Di Cola V., Broennimann O., Petitpierre B., Breiner F. T., d'Amen M., Randin C., Guisan A. Ecospat: an R package to support spatial analyses and modeling of species niches and distributions // *Ecography* 40.6 – 2017 – P. 774-787.
118. dos Santos B. A., Pereira G. L., Bussiman F. D. O., Paschoal V. R., de Souza Júnior S. M., Balieiro J. C. D. C., Curi R. A. Genomic analysis of the population structure in horses of the Brazilian Mangalarga Marchador breed // *Livestock Science*. – 2019. – V. 229. – P. 49-55.
119. Ellegren H., Johansson M., Sandberg K., Andersson L. Cloning of highly polymorphic microsatellites in the horse // *Animal genetics*. – 1992. – V. 23. – № 2. – P. 133-142.

120. Erickson B. J., Kitamura F. Magician's corner: 9. Performance metrics for machine learning models // *Radiology: Artificial Intelligence*. – 2021. – V. 3. – № 3. – P. e200126. <https://doi.org/10.1148/ryai.2021200126>
121. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // *Molecular ecology*. 2005. – V. 14. – № 8. – P. 2611-2620.
122. Ezanno P. et al. Research perspectives on animal health in the era of artificial intelligence // *Veterinary research*. – 2021. – V. 52. – № 1. – P. 40
123. Gaunitz C., Fages A., Hanghøj K., Albrechtsen A., Khan N., Schubert M., Orlando L. Ancient genomes revisit the ancestry of domestic and Przewalski's horses // *Science*. – 2018. – V. 360. – № 6384. – P. 111-114.
124. Genton B. J. Isolation of five polymorphic microsatellite loci in the invasive weed *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) using an enrichment protocol // *Molecular Ecology Notes*. – 2005. – V. 5. – № 2. – P. 381-383.
125. Głazewska I. Speculations on the origin of the Arabian horse breed // *Livestock Science*. – 2010. – V. 129. – № 1-3. – P. 49-55.
126. Hamada H., Kakunaga T. Potential Z-DNA forming sequences are highly dispersed in the human genome // *Nature*. – 1982. – V. 298. – № 5872. – P. 396-398.
127. Han H., McGivney B. A., Allen L., Bai D., Corduff L. R., Davaakhuu G., Hill E. W. Common protein-coding variants influence the racing phenotype in galloping racehorse breeds // *Communications Biology*. – 2022. – V. 5. – № 1. – P. 1320.
128. Hoelzel A. R., Hancock J. M., Dover G. A. Evolution of the cetacean mitochondrial D-loop region // *Molecular Biology and Evolution*. – 1991. – V. 8. – № 4. – P. 475-493.
129. Holl H. M., Vanhnasy J., Everts R. E., Hoefs-Martin K., Cook D., Brooks S. A., Lafayette C. Single nucleotide polymorphisms for DNA typing in the domestic horse // *Animal genetics*. – 2017. – V. 48. – № 6. – P. 669-676.
130. Ihaka R., Gentleman R. R: a language for data analysis and graphics // *Journal of computational and graphical statistics*. – 1996. – V. 5. – № 3. – P. 299-314.

131. Janis C. M., Bernor R. L. The evolution of equid monodactyly: a review including a new hypothesis // *Frontiers in Ecology and Evolution*. – 2019. – V. 7. – P. 119.
132. Jansen T., Forster P., Levine M. A., Oelke H., Hurles M., Renfrew C., Olek K. Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2002. – V. 99. – № 16. – P. 10905-10910.
133. Jeffreys A. J. Genetic fingerprinting // *Nature medicine*. – 2005. – V. 11. – № 10. – P. 1035-1039.
134. Jeffreys A. J., Wilson V., Thein S. L. Individual-specific ‘fingerprints’ of human DNA // *Nature*. – 1985. – V. 316. – № 6023. – P. 76-79
135. Jobling M. A., Tyler-Smith C. The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age // *Nature Reviews Genetics*. – 2003. – V. 4. – № 8. – P. 598-612.
136. Jun J., Cho Y. S., Hu H., Kim H. M., Jho S., Gadhvi P., Bhak J. Whole genome sequence and analysis of the Marwari horse breed and its genetic origin // *BMC genomics*. – 2014. – V. 15. – № Suppl 9. – P. S4.
137. Jwade S.A., Guzzomi A., Mian A. On farm automatic sheep breed classification using deep learning // *Computers and Electronics in Agriculture*. 2019. V. 167. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2019.105055>
138. Kakoi H., Tozaki T., Gawahara H. Molecular analysis using mitochondrial DNA and microsatellites to infer the formation process of Japanese native horse populations // *Biochem. Genet.* 2007. V. 45 № 3-4. P. 375-95.
139. Kamvar Z. N., Tabima J. F., Grünwald N. J. Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction // *PeerJ*. – 2014. – V. 2. – P. e281.
140. Kang Z., Shi J., Liu T., Zhang Y., Zhang Q., Liu Z., Cheng S. Genome-wide single-nucleotide polymorphism data and mitochondrial hypervariable region 1 nucleotide sequence reveal the origin of the Akhal-Teke horse // *Animal bioscience*. – 2023. – V. 36. – № 10. – P. 1499.
141. Katsoulakou M.E. et al. Indigenous Greek Horse Breeds: Genetic Structure and the Influence of Foreign Breeds // *Agriculture*. – 2025. – V. 15. – № 5. – P. 540.

142. Khanshour A. M., Cothran E. G. Maternal phylogenetic relationships and genetic variation among Arabian horse populations using whole mitochondrial DNA D-loop sequencing // BMC genetics. – 2013. – V. 14. – P. 1-12.
143. Khanshour A., Conant E., Juras R., Cothran E. G. Microsatellite analysis of genetic diversity and population structure of Arabian horse populations // Journal of Heredity. – 2013. – V. 104. – № 3. – P. 386-398.
144. Lawson D. J., Falush D. Population identification using genetic data // Annual review of genomics and human genetics. – 2012. – V. 13. – № 1. – P. 337-361
145. Lee S. Y., Kim S. M., Oyungerel B., Cho G. J. Single nucleotide polymorphisms for parentage testing of horse breeds in Korea // Animal bioscience. – 2023. – V. 37. – № 4. – P. 600
146. Leroy G., Callède L., Verrier E., Mériaux J. C., Ricard A., Danchin-Burge C., Rognon X. Genetic diversity of a large set of horse breeds raised in France assessed by microsatellite polymorphism // Genetics Selection Evolution. – 2009. – V. 41. – № 1. – P. 5.
147. Letunic I., Bork P. Interactive Tree of Life (iTOL) v6: recent updates to the phylogenetic tree display and annotation tool // Nucleic acids research. – 2024. – V. 52. – № W1. – P. W78-W82.
148. Li B., Zhang N., Wang Y. G., George A. W., Reverter A., Li Y. Genomic prediction of breeding values using a subset of SNPs identified by three machine learning methods // Frontiers in genetics. – 2018. – V. 9. – P. 237.
149. Librado P., Orlando L. Genomics and the evolutionary history of equids // Annual Review of Animal Biosciences. – 2021. – V. 9. – P. 81-101.
150. Librado P., Khan N., Fages A., Kusliy M. A., Suchan T., Tonasso-Calvière L., Hansen S. The origins and spread of domestic horses from the Western Eurasian steppes // Nature. – 2021. – V. 598. – № 7882. – P. 634-640.
151. Lindgren G., Backström N., Swinburne J., Hellborg L., Einarsson A., Sandberg K., Ellegren H. Limited number of patrilineages in horse domestication // Nature genetics. – 2004. – V. 36. – № 4. – P. 335-336.

152. Ling Y., Ma Y., Guan W., Cheng Y., Wang Y., Han J., Mahmut H. Identification of Y chromosome genetic variations in Chinese indigenous horse breeds // *Journal of Heredity*. – 2010. – V. 101. – № 5. – P. 639-643.
153. Lippold S., Knapp M., Kuznetsova T., Leonard J. A., Benecke N., Ludwig A., Hofreiter M. Discovery of lost diversity of paternal horse lineages using ancient DNA // *Nature communications*. – 2011. – V. 2. – № 1. – P. 450.
154. MacQueen J. B. Some methods of classification and analysis of multivariate observations // *Proc. of 5th Berkeley Symposium on Math. Stat. and Prob.* – 1967. – P. 281-297.
155. Maguire K. C., Stigall A. L. Using ecological niche modeling for quantitative biogeographic analysis: a case study of Miocene and Pliocene Equinae in the Great Plains // *Paleobiology*. – 2009. – P. 587-611. <https://doi.org/10.1666/0094-8373-35.4.587>
156. Manzoori S., Farahani A. H. K., Moradi M. H., Kazemi-Bonchenari M. Detecting SNP markers discriminating horse breeds by deep learning // *Scientific reports*. – 2023. – V. 13. – № 1. – P. 11592.
157. McCue M. E., Bannasch D. L., Petersen J. L., Gurr J., Bailey E., Binns M. M., Mickelson J. R. A high-density SNP array for the domestic horse and extant Perissodactyla: utility for association mapping, genetic diversity, and phylogeny studies // *PLoS genetics*. – 2012. – V. 8. – № 1. – P. e1002451.
158. Nakamura Y., Koyama K., Matsushima M. VNTR (variable number of tandem repeat) sequences as transcriptional, translational, or functional regulators // *Journal of human genetics*. – 1998. – V. 43. – № 3. – P. 149-152.
159. Nayeri S., Sargolzaei M., Tulpan D. A review of traditional and machine learning methods applied to animal breeding // *Animal Health Res. Rev.* – 2019. – V. 20. – P. 31-46. <https://doi.org/10.1017/S1466252319000148>
160. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*. – 1978. – V. 89. – № 3. – P. 583-590.
161. Nolte W., Alkhoder H., Wobbe M., Stock K. F., Kalm E., Vosgerau S., Kühn C. Replacement of microsatellite markers by imputed medium-density SNP arrays for

- parentage control in German warmblood horses // *Journal of applied genetics*. – 2022. – V. 63. – № 4. – P. 783-792.
162. Ochala J., Finno C. J., Valberg S. J. Myofibre hyper-contractility in horses expressing the myosin heavy chain myopathy mutation, MYH1E321G // *Cells*. – 2021. – V. 10. – № 12. – P. 3428.
 163. Oliehoek P. A., Bijma P. Effects of pedigree errors on the efficiency of conservation decisions // *Genetics Selection Evolution*. – 2009. – V. 41. – № 1. – P. 9.
 164. Opara A., Razpet A., Logar B. Breed assignment test of Slovenian cattle breeds using microsatellites // *Acta agriculturae Slovenica. Supplement*. – 2012. – № 3. – P. 167-170.
 165. Ovchinnikov I. V., Dahms T., Herauf B., McCann B., Juras R., Castaneda C., Cothran E. G. Genetic diversity and origin of the feral horses in Theodore Roosevelt National Park // *Plos one*. – 2018. – V. 13. – № 8. – P. e0200795.
 166. Pereira G. L., Chardulo L. A., Silva J. I., Faria R., Curi R. A. Genomic regions associated with performance in racing line of Quarter Horses // *Livestock Science*. – 2018. – V. 211. – P. 42-51.
 167. Petersen J. L., Mickelson J. R., Cothran E. G., Andersson L. S., Axelsson J., Bailey E., McCue M. E. Genetic diversity in the modern horse illustrated from genome-wide SNP data // *PloS one*. – 2013. – V. 8. – № 1. – P. e54997
 168. Pimentel E. C. G., Edel C., Emmerling R., Götz K. U. How pedigree errors affect genetic evaluations and validation statistics // *Journal of Dairy Science*. – 2024. – V. 107. – № 6. – P. 3716-3723.
 169. Piry S., Alapetite A., Cornuet J. M. et al. GENECLASS2: a software for genetic assignment and first-generation migrant detection // *Journal of heredity*. – 2004. – V. 95. – № 6. – P. 536-539.
 170. Powers D. M. W. Evaluation: from precision, recall and F-measure to ROC, informedness, markedness and correlation // *arXiv preprint arXiv:2010.16061*. – 2020.
 171. Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. – 2000. – P. 945-959.

172. Prokhorenkova L., Gusev G., Vorobev A., Dorogush A. V., Gulin A. CatBoost: unbiased boosting with categorical features // *Advances in neural information processing systems*. – 2018. – V. 31.
173. Putnová L., Štohl R. Comparing assignment-based approaches to breed identification within a large set of horses // *Journal of applied genetics*. – 2019. – V. 60. – № 2. – P. 187-198.
174. Rannala B., Mountain J. L. Detecting immigration by using multilocus genotypes // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 1997. – V. 94. – № 17. – P. 9197-9201.
175. Sasaki Y. The truth of the F-measure. – Manchester : MIB-School of Computer Science, University of Manchester, 2007. – 5 p.
176. Schaefer R. J., McCue M. E. Equine genotyping arrays // *Veterinary Clinics of North America: Equine Practice*. – 2020. – V. 36. – № 2. – P. 183-193.
177. Schaefer R. J., Schubert M., Bailey E., Bannasch D. L., Barrey E., Bar-Gal G. K., McCue M. E. Developing a 670k genotyping array to tag ~2M SNPs across 24 horse breeds // *BMC genomics*. – 2017. – V. 18. – № 1. – P. 565.
178. Schröder W., Klostermann A., Stock K. F., Distl O. A genome-wide association study for quantitative trait loci of show-jumping in Hanoverian warmblood horses // *Animal genetics*. – 2012. – V. 43. – № 4. – P. 392-400.
179. Schubert M., Jónsson H., Chang D., Der Sarkissian C., Ermini L., Ginolhac A., Orlando L. Prehistoric genomes reveal the genetic foundation and cost of horse domestication // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111. – 2014. – P. 5661-5669.
180. Sievert C. Interactive web-based data visualization with R, plotly, and shiny. – New York, CRC, 2020. – 470 p.
181. Sokal R. R., Michener C. D. University of Kansas // A statistical method for evaluating systematic relationships. – 1958. – V. 38. – P. 1409–1438.
182. Štohllová Putnová L., Štohl R. The assignment success for 22 horse breeds registered in the Czech Republic: The machine learning perspective // *Czech Journal of Animal Science*. – 2021. – V. 66. – № 1.

183. Tozaki T, Takezaki N, Hasegawa T, Ishida N, Kurosawa M, Tomita M, Saitou N, Mukoyama H. Microsatellite variation in Japanese and Asian horses and their phylogenetic relationship using a European horse outgroup // *Journal of Heredity*. – 2003. – V. 94. – № 5. – P. 374-380.
184. Tozaki T., Ohnuma A., Kikuchi M., Ishige T., Kakoi H., Hirota K. I., Nagata S. I. Rare and common variant discovery by whole-genome sequencing of 101 Thoroughbred racehorses // *Scientific Reports*. – 2021. – V. 11. – № 1. – P. 16057.
185. Ustyantseva A. V., Khrabrova L. A., Abramova N. V., Ryabova T. N. Genetic characterization of Akhal-Teke horse subpopulations using 17 microsatellite loci // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. – IOP Publishing, 2019. – V. 341. – № 1. – P. 012070.
186. Van de Goor L. H. P., Panneman H., Van Haeringen W. A. A proposal for standardization in forensic equine DNA typing: allele nomenclature for 17 equine-specific STR loci // *Animal Genetics*. – 2010. – V. 41. – № 2. – P. 122-127.
187. 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 genetics*. – 2011. – V. 42. – № 6. – P. 627-633.
188. Van Rossum G., Drake F. L. *An introduction to Python*. – Bristol : Network Theory Ltd., 2003. – P. 115.
189. Vaysse–Zinkhöfer W., Richard G. F. Satellite DNA, Microsatellites and Minisatellites // *Function and Evolution of Repeated DNA Sequences*. – 2023. – P. 273-318.
190. Vega-Pla J. L., Calderón J, Rodríguez-Gallardo P. P., Martinez AM, Rico C. Saving feral horse populations: does it really matter? A case study of wild horses from Doñana National Park in southern Spain // *Anim Genet*. – 2006. – P. 571-578.
191. Vilà C., Leonard J. A., Gotherstrom A., Marklund S., Sandberg K., Lidén K., Ellegren H. Widespread origins of domestic horse lineages // *Science*. – 2001. – V. 291. – № 5503. – P. 474-477.

192. Wade C. M., Giulotto E., Sigurdsson S., Zoli M., Gnerre S., Imsland F., Lindblad-Toh K. Genome sequence, comparative analysis, and population genetics of the domestic horse // *Science*. – 2009. – V. 326. – № 5954. – P. 865-867.
193. Wallner B., Palmieri N., Vogl C., Rigler D., Bozlak E., Druml T., Brem G. Y chromosome uncovers the recent oriental origin of modern stallions // *Current Biology*. – 2017. – V. 27. – № 13. – P. 2029-2035.
194. Weber J. L., May P. E. Abundant class of human DNA polymorphisms which can be typed using the polymerase chain reaction // *American journal of human genetics*. – 1989. – V. 44. – № 3. – P. 388.
195. Weller P., Jeffreys A. J., Wilson V., Blanchetot A. Organization of the human myoglobin gene // *The EMBO journal*. – 1984. – V. 3. – № 2. – P. 439-446.
196. Wyman A. R., White R. A highly polymorphic locus in human DNA // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 1980. – V. 77. – № 11. – P. 6754-6758.
197. Xu L., Haas R. J., Sun J., Zhou Y., Bickhart D. M., Li J., Liu G. E. Systematic profiling of short tandem repeats in the cattle genome // *Genome biology and evolution*. – 2017. – V. 9. – № 1. – P. 20-31.
198. Yan D., Zhu F., Wang H., Yin Z., Hou Z. Comprehensive duck DNA fingerprinting based on machine learning for breed identification. *Poult Sci*. – 2025. – C. 105359.
199. Zhou Z. H. Machine learning // *Springer Nature*. – 2021. – 460 p.
<https://doi.org/10.1007/978-981-15-1967-3>

Приложения

Приложение А

Частоты аллелей по каждому из 17 микросателлитных локусов для заводских пород лошадей

Локус	Алель	буденновская	Орловская	Терская	Карачаевская	Русская верховая	Советская тяжеловозная	Русская тяжеловозная	Ахалтекинская	Донская	лошади о. Водный
VHL20	Объем выборки	112	85	66	100	183	14	41	15	14	127
	13	0,21	0,07	0,30	0,16	0,24	0,04	0,04	0,00	0,25	0,09
	14	0,00	0,00	0,00	0,03	0,02	0,00	0,15	0,20	0,00	0,00
	16	0,20	0,08	0,27	0,11	0,35	0,00	0,00	0,00	0,07	0,44
	17	0,27	0,26	0,24	0,20	0,24	0,07	0,17	0,27	0,14	0,06
	18	0,23	0,32	0,07	0,11	0,11	0,36	0,00	0,23	0,36	0,00
	19	0,04	0,02	0,00	0,19	0,00	0,21	0,07	0,00	0,00	0,06
	20	0,00	0,11	0,06	0,06	0,01	0,11	0,07	0,07	0,04	0,00
	21	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,44	0,00	0,00	0,00
	22	0,05	0,13	0,06	0,15	0,03	0,21	0,06	0,23	0,14	0,35
HTG4	30	0,38	0,12	0,21	0,21	0,28	0,00	0,00	0,10	0,25	0,08
	31	0,04	0,09	0,02	0,26	0,03	0,18	0,26	0,00	0,14	0,30
	32	0,47	0,68	0,73	0,42	0,62	0,25	0,49	0,60	0,39	0,20
	33	0,05	0,02	0,02	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	34	0,00	0,06	0,02	0,03	0,00	0,11	0,09	0,00	0,00	0,00
	35	0,06	0,02	0,01	0,04	0,06	0,46	0,17	0,07	0,21	0,18
	36	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,23	0,00	0,24
ANT4	21	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	25	0,13	0,09	0,16	0,11	0,16	0,43	0,05	0,53	0,39	0,04
	26	0,02	0,00	0,01	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	27	0,18	0,03	0,33	0,16	0,30	0,21	0,62	0,30	0,11	0,03
	28	0,25	0,08	0,10	0,23	0,11	0,14	0,13	0,00	0,00	0,00
	29	0,00	0,22	0,02	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15
	30	0,00	0,06	0,11	0,05	0,12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	31	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00
	32	0,40	0,46	0,25	0,20	0,30	0,14	0,20	0,17	0,36	0,77
	33	0,01	0,06	0,03	0,08	0,01	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00
	35	0,00	0,00	0,00	0,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00

Локус	Алель	буденновская	Орловская	Терская	Карачаевская	Русская верховая	Советская тяжеловозная	Русская тяжеловозная	Ахалтекинская	Донская	лошади о. Водный
HMS7	16	0,20	0,08	0,24	0,04	0,24	0,04	0,15	0,43	0,54	0,22
	17	0,02	0,02	0,10	0,09	0,01	0,14	0,00	0,13	0,00	0,05
	18	0,30	0,37	0,33	0,54	0,27	0,21	0,23	0,03	0,25	0,43
	19	0,22	0,03	0,19	0,07	0,16	0,29	0,21	0,17	0,11	0,00
	20	0,09	0,16	0,10	0,06	0,11	0,32	0,23	0,13	0,00	0,18
	21	0,16	0,34	0,05	0,20	0,21	0,00	0,10	0,10	0,11	0,02
	22	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11
	23	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,09	0,00	0,00	0,00
HTG6	12	0,27	0,09	0,46	0,23	0,42	0,00	0,00	0,47	0,32	0,32
	14	0,01	0,04	0,00	0,14	0,01	0,00	0,11	0,00	0,04	0,00
	15	0,41	0,10	0,17	0,21	0,19	0,04	0,00	0,23	0,04	0,50
	16	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	18	0,02	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	19	0,00	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	20	0,29	0,76	0,31	0,39	0,31	0,96	0,89	0,30	0,61	0,15
	21	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03
	23	0,00	0,00	0,00	0,01	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
ANT5	15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,12	0,00	0,00	0,04
	16	0,20	0,21	0,27	0,12	0,24	0,32	0,30	0,27	0,00	0,23
	17	0,38	0,19	0,30	0,21	0,12	0,25	0,26	0,13	0,11	0,00
	18	0,00	0,02	0,02	0,04	0,00	0,04	0,05	0,00	0,00	0,00
	19	0,21	0,12	0,04	0,16	0,23	0,14	0,09	0,00	0,18	0,04
	20	0,19	0,04	0,30	0,38	0,32	0,04	0,06	0,37	0,61	0,41
	21	0,02	0,41	0,08	0,10	0,09	0,18	0,12	0,23	0,11	0,29
	22	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	23	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
HMS6	13	0,04	0,15	0,07	0,06	0,07	0,04	0,00	0,00	0,00	0,12
	14	0,07	0,00	0,22	0,26	0,07	0,61	0,54	0,00	0,14	0,04
	15	0,47	0,18	0,20	0,25	0,09	0,18	0,00	0,20	0,18	0,22
	16	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	17	0,01	0,20	0,12	0,13	0,10	0,04	0,32	0,73	0,00	0,00
	18	0,41	0,46	0,39	0,28	0,67	0,14	0,15	0,07	0,68	0,61
	19	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01

Локус	Алель	буденновская	Орловская	Терская	Карачаевская	Русская верховая	Советская тяжеловозная	Русская тяжеловозная	Ахалтекинская	Донская	лошади о. Водный
ASB23	15	0,02	0,01	0,00	0,06	0,01	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00
	16	0,01	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	17	0,08	0,11	0,25	0,09	0,10	0,00	0,00	0,03	0,04	0,06
	18	0,30	0,28	0,20	0,19	0,14	0,07	0,00	0,47	0,21	0,10
	19	0,25	0,09	0,17	0,28	0,38	0,29	0,07	0,00	0,18	0,00
	20	0,18	0,22	0,25	0,17	0,22	0,21	0,00	0,43	0,43	0,28
	21	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	22	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	26	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00
	27	0,09	0,29	0,13	0,09	0,07	0,21	0,17	0,00	0,00	0,41
	28	0,01	0,00	0,01	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	29	0,06	0,01	0,00	0,06	0,08	0,21	0,76	0,07	0,07	0,16
ASB2	30	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	9	0,00	0,00	0,07	0,09	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	10	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	16	0,02	0,09	0,10	0,04	0,01	0,07	0,07	0,33	0,00	0,06
	17	0,00	0,00	0,03	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	18	0,38	0,33	0,10	0,12	0,34	0,14	0,37	0,07	0,18	0,23
	20	0,12	0,28	0,25	0,25	0,13	0,25	0,18	0,27	0,14	0,00
	21	0,12	0,08	0,06	0,16	0,05	0,36	0,34	0,07	0,46	0,27
	22	0,10	0,01	0,08	0,07	0,07	0,11	0,00	0,03	0,11	0,30
	23	0,01	0,00	0,08	0,02	0,06	0,04	0,00	0,00	0,04	0,00
	24	0,15	0,22	0,22	0,13	0,21	0,04	0,04	0,23	0,04	0,15
	25	0,09	0,00	0,01	0,10	0,10	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00
HTG10	17	0,31	0,01	0,18	0,17	0,21	0,00	0,01	0,03	0,14	0,00
	19	0,15	0,00	0,31	0,04	0,15	0,00	0,24	0,40	0,11	0,00
	20	0,08	0,14	0,07	0,12	0,01	0,00	0,00	0,00	0,14	0,44
	21	0,18	0,28	0,11	0,11	0,08	0,46	0,26	0,00	0,00	0,13
	22	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,32	0,15	0,00	0,00	0,00
	23	0,18	0,38	0,08	0,21	0,34	0,14	0,23	0,53	0,43	0,30
	24	0,02	0,01	0,02	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	26	0,08	0,06	0,19	0,17	0,20	0,07	0,11	0,03	0,18	0,12
	27	0,00	0,12	0,05	0,11	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
HTG7	15	0,39	0,10	0,04	0,24	0,17	0,18	0,05	0,17	0,00	0,17
	17	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00	0,25	0,20	0,00	0,00	0,02
	18	0,19	0,26	0,44	0,10	0,16	0,07	0,06	0,07	0,25	0,69
	19	0,41	0,64	0,52	0,65	0,67	0,50	0,70	0,77	0,75	0,12

Локус	Алель	буденновская	Орловская	Терская	Карачаевская	Русская верховая	Советская тяжеловозная	Русская тяжеловозная	Ахалтекинская	Донская	лошади о. Водный
HMS3	21	0,42	0,05	0,20	0,13	0,19	0,00	0,00	0,03	0,21	0,07
	25	0,12	0,03	0,24	0,30	0,13	0,04	0,00	0,30	0,11	0,00
	26	0,08	0,10	0,05	0,12	0,23	0,00	0,11	0,20	0,14	0,12
	27	0,22	0,18	0,09	0,15	0,09	0,00	0,06	0,07	0,36	0,22
	28	0,14	0,40	0,26	0,26	0,33	0,68	0,61	0,23	0,14	0,46
	29	0,00	0,24	0,01	0,00	0,01	0,29	0,01	0,17	0,04	0,00
	30	0,01	0,00	0,15	0,04	0,03	0,00	0,21	0,00	0,00	0,13
	31	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
HMS2	15	0,03	0,27	0,06	0,20	0,13	0,54	0,49	0,03	0,18	0,04
	16	0,04	0,00	0,08	0,09	0,01	0,04	0,21	0,00	0,14	0,21
	17	0,12	0,00	0,06	0,01	0,02	0,00	0,01	0,03	0,00	0,00
	18	0,13	0,19	0,01	0,19	0,22	0,07	0,16	0,20	0,00	0,24
	19	0,57	0,24	0,57	0,37	0,50	0,04	0,00	0,53	0,54	0,31
	20	0,11	0,03	0,16	0,06	0,09	0,00	0,13	0,10	0,14	0,19
	22	0,00	0,02	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	23	0,00	0,01	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
ASB17	25	0,00	0,25	0,05	0,09	0,04	0,32	0,00	0,10	0,00	0,00
	11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	13	0,00	0,01	0,00	0,01	0,05	0,04	0,09	0,00	0,00	0,00
	14	0,13	0,10	0,05	0,06	0,16	0,04	0,00	0,03	0,00	0,00
	15	0,00	0,04	0,04	0,16	0,00	0,00	0,00	0,10	0,14	0,00
	16	0,00	0,18	0,00	0,02	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00
	17	0,00	0,09	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16
	18	0,00	0,00	0,01	0,02	0,00	0,11	0,00	0,00	0,14	0,00
	19	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00
	20	0,02	0,08	0,11	0,04	0,24	0,39	0,26	0,00	0,07	0,03
	21	0,38	0,10	0,21	0,20	0,20	0,07	0,43	0,20	0,39	0,68
	22	0,14	0,01	0,08	0,07	0,11	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00
	23	0,01	0,04	0,02	0,02	0,03	0,11	0,00	0,00	0,14	0,00
	24	0,09	0,02	0,02	0,11	0,00	0,07	0,06	0,07	0,00	0,00
	25	0,21	0,31	0,30	0,16	0,19	0,00	0,06	0,43	0,07	0,13
	26	0,00	0,04	0,17	0,06	0,00	0,07	0,04	0,07	0,00	0,00
	27	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00
	28	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Локус	Алель	буденновская	Орловская	Терская	Карачаевская	Русская верховая	Советская тяжеловозная	Русская тяжеловозная	Ахалтекинская	Донская	лошади о. Водный
LEX3	13	0,03	0,30	0,09	0,19	0,02	0,21	0,00	0,23	0,21	0,00
	14	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	15	0,27	0,09	0,12	0,13	0,24	0,11	0,04	0,10	0,18	0,00
	16	0,01	0,00	0,08	0,02	0,04	0,11	0,00	0,00	0,04	0,05
	17	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	18	0,00	0,01	0,00	0,12	0,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	19	0,07	0,22	0,17	0,14	0,08	0,39	0,00	0,20	0,29	0,09
	20	0,34	0,15	0,19	0,16	0,06	0,04	0,43	0,10	0,07	0,28
	21	0,09	0,13	0,04	0,03	0,04	0,00	0,32	0,30	0,11	0,23
	22	0,13	0,02	0,27	0,07	0,23	0,04	0,17	0,07	0,04	0,00
	23	0,07	0,09	0,04	0,11	0,23	0,11	0,05	0,00	0,07	0,36
HMS1	14	0,20	0,23	0,17	0,13	0,11	0,00	0,00	0,30	0,21	0,04
	15	0,35	0,15	0,25	0,31	0,30	0,25	0,20	0,07	0,46	0,33
	16	0,00	0,03	0,03	0,14	0,01	0,43	0,21	0,00	0,00	0,00
	17	0,01	0,01	0,02	0,04	0,00	0,00	0,05	0,10	0,00	0,07
	18	0,43	0,58	0,52	0,36	0,58	0,32	0,55	0,53	0,21	0,52
	19	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03
	22	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	0,00
CA425	13	0,00	0,02	0,02	0,01	0,08	0,00	0,18	0,00	0,00	0,00
	14	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	15	0,00	0,11	0,08	0,03	0,01	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00
	16	0,13	0,04	0,09	0,17	0,20	0,14	0,06	0,13	0,07	0,00
	17	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	18	0,00	0,02	0,01	0,05	0,02	0,04	0,02	0,00	0,00	0,00
	19	0,01	0,15	0,16	0,21	0,07	0,14	0,16	0,40	0,18	0,00
	20	0,71	0,32	0,41	0,35	0,38	0,43	0,57	0,37	0,71	1,00
	21	0,14	0,34	0,24	0,20	0,24	0,21	0,00	0,10	0,04	0,00

Локус	Алель	Алтайская	Новоалтайская	Тувинская	Кушумская	Печорская	Мезенская	Забайкальская	Бурятская	Монгольская
	Объем выборки	116	62	280	21	19	124	40	51	138
VHL20	13	0,09	0,11	0,12	0,19	0,08	0,07	0,09	0,21	0,04
	14	0,02	0,05	0,03	0,12	0,00	0,03	0,01	0,00	0,07
	15	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	16	0,07	0,05	0,04	0,00	0,18	0,00	0,00	0,02	0,03
	17	0,28	0,11	0,23	0,29	0,50	0,27	0,16	0,24	0,22
	18	0,10	0,20	0,11	0,17	0,00	0,32	0,08	0,12	0,05
	19	0,13	0,16	0,18	0,10	0,11	0,13	0,16	0,13	0,22
	20	0,10	0,11	0,11	0,10	0,05	0,03	0,24	0,01	0,24
	21	0,09	0,11	0,05	0,02	0,00	0,06	0,16	0,28	0,04
	22	0,12	0,08	0,11	0,02	0,08	0,07	0,09	0,00	0,07
	23	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,01	0,00	0,01
HTG4	30	0,15	0,15	0,17	0,17	0,05	0,17	0,13	0,41	0,09
	31	0,06	0,32	0,11	0,19	0,05	0,13	0,04	0,08	0,16
	32	0,61	0,39	0,56	0,45	0,63	0,44	0,58	0,40	0,64
	33	0,03	0,00	0,01	0,02	0,00	0,00	0,00	0,02	0,01
	34	0,10	0,10	0,07	0,12	0,26	0,21	0,14	0,04	0,05
	35	0,05	0,03	0,07	0,02	0,00	0,01	0,13	0,05	0,05
	36	0,00	0,02	0,01	0,02	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00
АНТ4	21	0,01	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	25	0,19	0,19	0,13	0,12	0,24	0,11	0,10	0,22	0,18
	26	0,01	0,08	0,11	0,12	0,03	0,18	0,04	0,00	0,08
	27	0,21	0,27	0,13	0,17	0,29	0,17	0,04	0,15	0,25
	28	0,13	0,05	0,08	0,12	0,03	0,12	0,16	0,01	0,10
	29	0,06	0,03	0,03	0,05	0,00	0,00	0,04	0,07	0,04
	30	0,01	0,01	0,03	0,00	0,08	0,00	0,03	0,03	0,02
	31	0,04	0,02	0,04	0,00	0,21	0,00	0,18	0,05	0,04
	32	0,31	0,31	0,36	0,31	0,11	0,39	0,14	0,41	0,24
	33	0,04	0,04	0,06	0,10	0,03	0,01	0,23	0,03	0,04
	34	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,06	0,04	0,00
	35	0,00	0,00	0,01	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

Локус	Алель	Алтайская	Новоалтайская	Тувинская	Кушумская	Печорская	Мезенская	Забайкальская	Бурятская	Монгольская
HMS7	15	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	16	0,16	0,09	0,11	0,05	0,00	0,01	0,11	0,07	0,03
	17	0,02	0,05	0,03	0,05	0,11	0,00	0,00	0,18	0,04
	18	0,36	0,42	0,38	0,29	0,34	0,77	0,43	0,42	0,45
	19	0,07	0,04	0,14	0,12	0,24	0,08	0,05	0,09	0,15
	20	0,22	0,24	0,13	0,10	0,21	0,11	0,38	0,11	0,11
	21	0,13	0,12	0,19	0,40	0,05	0,04	0,03	0,14	0,18
	22	0,00	0,02	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	23	0,04	0,02	0,01	0,00	0,05	0,00	0,01	0,00	0,04
HTG6	12	0,16	0,07	0,16	0,21	0,13	0,01	0,09	0,16	0,12
	13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
	14	0,04	0,05	0,05	0,05	0,32	0,20	0,24	0,14	0,09
	15	0,10	0,15	0,21	0,12	0,00	0,08	0,10	0,02	0,17
	16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	18	0,03	0,00	0,03	0,02	0,00	0,00	0,11	0,01	0,04
	19	0,01	0,01	0,01	0,05	0,00	0,00	0,03	0,00	0,03
	20	0,57	0,72	0,50	0,55	0,55	0,71	0,40	0,62	0,51
	21	0,07	0,01	0,03	0,00	0,00	0,00	0,04	0,06	0,02
	23	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
ANT5	13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	14	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00
	15	0,01	0,01	0,00	0,02	0,11	0,02	0,03	0,01	0,00
	16	0,15	0,19	0,11	0,14	0,00	0,09	0,09	0,24	0,14
	17	0,32	0,11	0,14	0,29	0,18	0,27	0,16	0,14	0,20
	18	0,04	0,07	0,11	0,05	0,16	0,04	0,34	0,09	0,23
	19	0,13	0,10	0,22	0,07	0,05	0,02	0,11	0,01	0,09
	20	0,20	0,20	0,13	0,19	0,24	0,26	0,15	0,37	0,18
	21	0,12	0,31	0,14	0,24	0,26	0,29	0,11	0,13	0,16
	22	0,04	0,00	0,14	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	0,00
	23	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00

Локус	Алель	Алтайская	Новоалтайская	Тувинская	Кушумская	Печорская	Мезенская	Забайкальская	Бурятская	Монгольская
ASB17	11	0,00	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00
	13	0,06	0,07	0,04	0,14	0,05	0,05	0,00	0,01	0,03
	14	0,14	0,02	0,06	0,00	0,00	0,00	0,03	0,11	0,04
	15	0,02	0,02	0,03	0,00	0,13	0,05	0,00	0,05	0,08
	16	0,04	0,06	0,09	0,17	0,08	0,00	0,08	0,00	0,06
	17	0,01	0,03	0,07	0,02	0,00	0,00	0,05	0,08	0,07
	18	0,06	0,06	0,06	0,02	0,03	0,13	0,06	0,01	0,06
	19	0,01	0,03	0,05	0,07	0,05	0,01	0,01	0,01	0,08
	20	0,11	0,06	0,03	0,02	0,05	0,00	0,16	0,00	0,04
	21	0,16	0,19	0,19	0,14	0,21	0,17	0,09	0,27	0,11
	22	0,01	0,04	0,03	0,10	0,08	0,07	0,16	0,20	0,07
	23	0,03	0,09	0,04	0,00	0,00	0,17	0,03	0,06	0,04
	24	0,06	0,05	0,04	0,00	0,16	0,00	0,03	0,04	0,05
	25	0,23	0,18	0,21	0,21	0,00	0,28	0,24	0,12	0,22
	26	0,02	0,02	0,02	0,10	0,16	0,02	0,01	0,00	0,01
	27	0,01	0,04	0,01	0,00	0,00	0,00	0,01	0,05	0,01
	28	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	30	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,02
	32	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	33	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
LEX3	13	0,14	0,14	0,11	0,21	0,24	0,04	0,09	0,04	0,18
	15	0,12	0,11	0,12	0,17	0,13	0,06	0,09	0,17	0,12
	16	0,00	0,01	0,04	0,02	0,16	0,02	0,00	0,00	0,02
	17	0,00	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
	18	0,03	0,00	0,04	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,04
	19	0,27	0,19	0,20	0,19	0,21	0,06	0,26	0,41	0,20
	20	0,24	0,23	0,22	0,12	0,05	0,45	0,25	0,23	0,20
	21	0,06	0,09	0,11	0,05	0,05	0,11	0,08	0,15	0,10
	22	0,09	0,13	0,06	0,19	0,08	0,07	0,06	0,01	0,08
	23	0,05	0,10	0,08	0,05	0,08	0,07	0,18	0,00	0,05
	24	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
	26	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00
	33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
HMS1	14	0,05	0,06	0,04	0,00	0,18	0,11	0,01	0,10	0,01
	15	0,33	0,28	0,39	0,31	0,37	0,36	0,35	0,25	0,44
	16	0,02	0,01	0,07	0,00	0,11	0,02	0,06	0,14	0,14
	17	0,04	0,02	0,03	0,14	0,08	0,06	0,09	0,16	0,07
	18	0,43	0,57	0,43	0,52	0,26	0,38	0,38	0,36	0,28
	19	0,09	0,02	0,02	0,00	0,00	0,07	0,10	0,00	0,04
	22	0,05	0,03	0,02	0,02	0,00	0,00	0,01	0,00	0,02

Локус	Алель	Алтайская	Новоалтайская	Тувинская	Кушумская	Печорская	Мезенская	Забайкальская	Бурятская	Монгольская
СА425	12	0,04	0,02	0,02	0,00	0,05	0,00	0,03	0,03	0,07
	13	0,02	0,03	0,01	0,00	0,03	0,00	0,00	0,02	0,02
	14	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00
	15	0,02	0,03	0,02	0,02	0,08	0,13	0,01	0,04	0,02
	16	0,16	0,10	0,09	0,19	0,32	0,22	0,11	0,05	0,07
	17	0,00	0,02	0,04	0,00	0,00	0,03	0,04	0,04	0,01
	18	0,02	0,09	0,07	0,07	0,13	0,21	0,06	0,03	0,07
	19	0,18	0,10	0,26	0,26	0,16	0,09	0,14	0,29	0,24
	20	0,43	0,45	0,33	0,43	0,24	0,32	0,38	0,46	0,43
	21	0,13	0,15	0,14	0,02	0,00	0,00	0,19	0,04	0,06

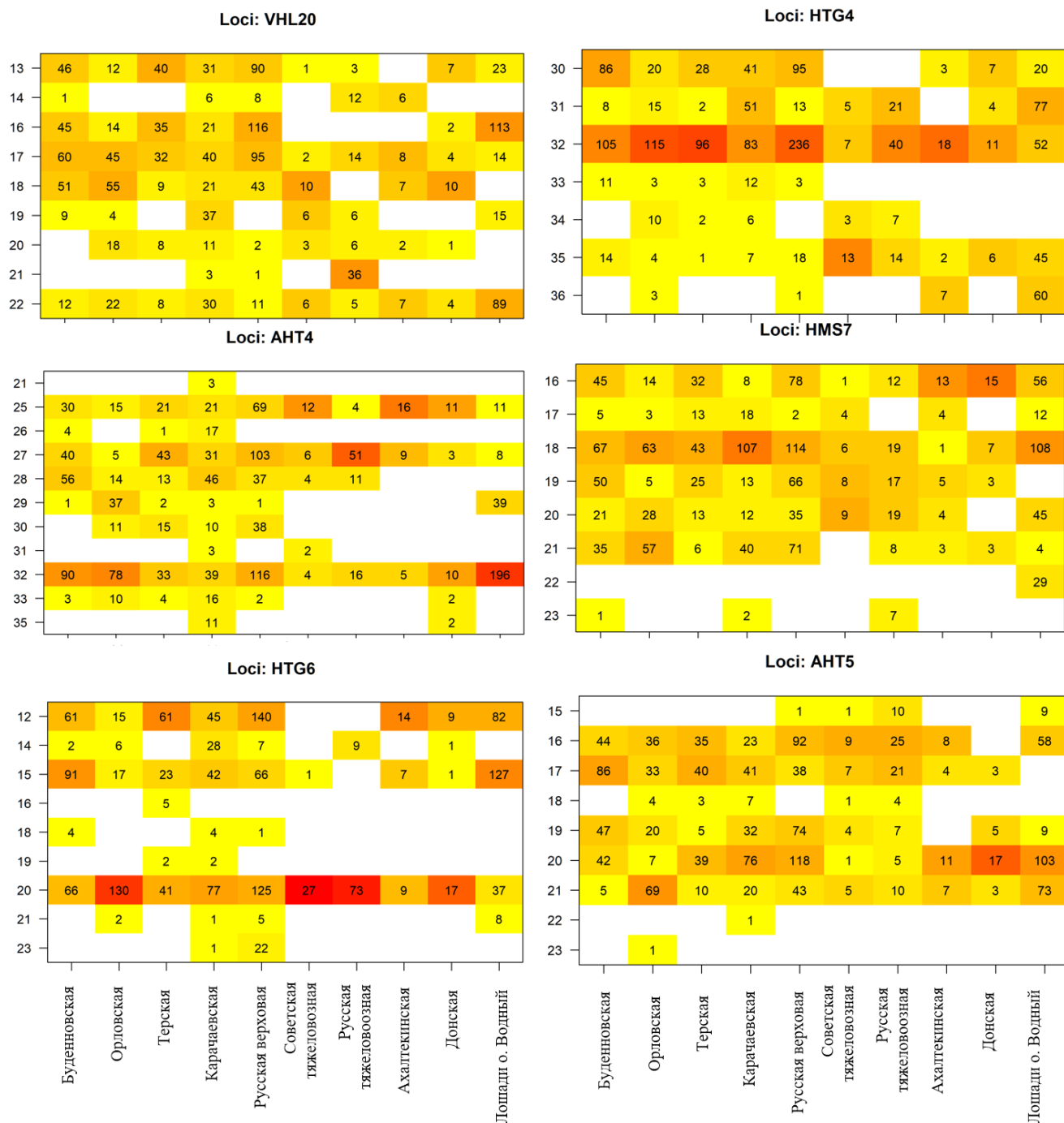
Аллельное богатство по каждому из 17 микросателлитных локусов среди заводских пород лошадей

локус/порода	Буденновская	Орловская	Терская	Карачаевская	Русская верховая	Советская тяжеловозная	Русская тяжеловозная	Ахалтекинская	Донская	Одичавшие лошади о. Водный
VHL20	5,61	6,25	5,56	7,65	5,24	5,69	6,33	4,93	5,69	4,57
HTG4	4,26	5,05	3,42	5,06	3,69	3,99	3,93	3,91	4,00	4,90
АНТ4	4,83	6,12	6,08	8,43	5,13	4,94	3,77	3,00	4,88	3,31
HMS7	5,53	4,90	5,65	5,57	5,08	4,75	5,88	5,69	3,98	5,08
HTG6	3,63	3,83	4,04	4,95	4,65	1,75	1,97	3,00	3,51	3,59
АНТ5	4,47	5,34	5,08	5,70	5,00	6,26	6,54	4,00	3,98	4,30
HMS6	3,84	3,99	4,85	5,67	4,73	4,51	2,99	2,93	3,00	3,90
ASB23	6,54	5,22	5,18	7,96	6,04	4,94	2,90	3,65	6,21	4,75
ASB2	6,69	4,99	8,27	8,81	7,99	6,44	4,58	5,57	6,25	4,80
HTG10	6,33	5,24	6,87	7,88	5,55	3,94	5,28	3,44	4,98	3,96
HTG7	3,32	2,95	2,88	3,21	2,99	3,94	3,64	2,93	2,00	3,47
HMS3	5,33	5,33	5,88	5,95	6,08	2,75	4,14	5,64	5,74	4,82
HMS2	5,24	5,14	5,95	6,07	5,05	4,45	4,30	5,40	4,00	4,68
ASB17	6,19	8,66	7,38	10,39	7,48	8,31	6,23	6,54	6,64	3,58
LEX3	6,45	6,40	7,20	8,81	7,70	6,47	4,46	5,89	7,39	4,69
HMS1	3,35	3,87	4,09	5,27	3,66	3,00	3,78	3,91	3,99	4,22
CA425	3,41	5,67	5,40	5,52	5,31	5,50	4,38	3,98	3,70	1,11

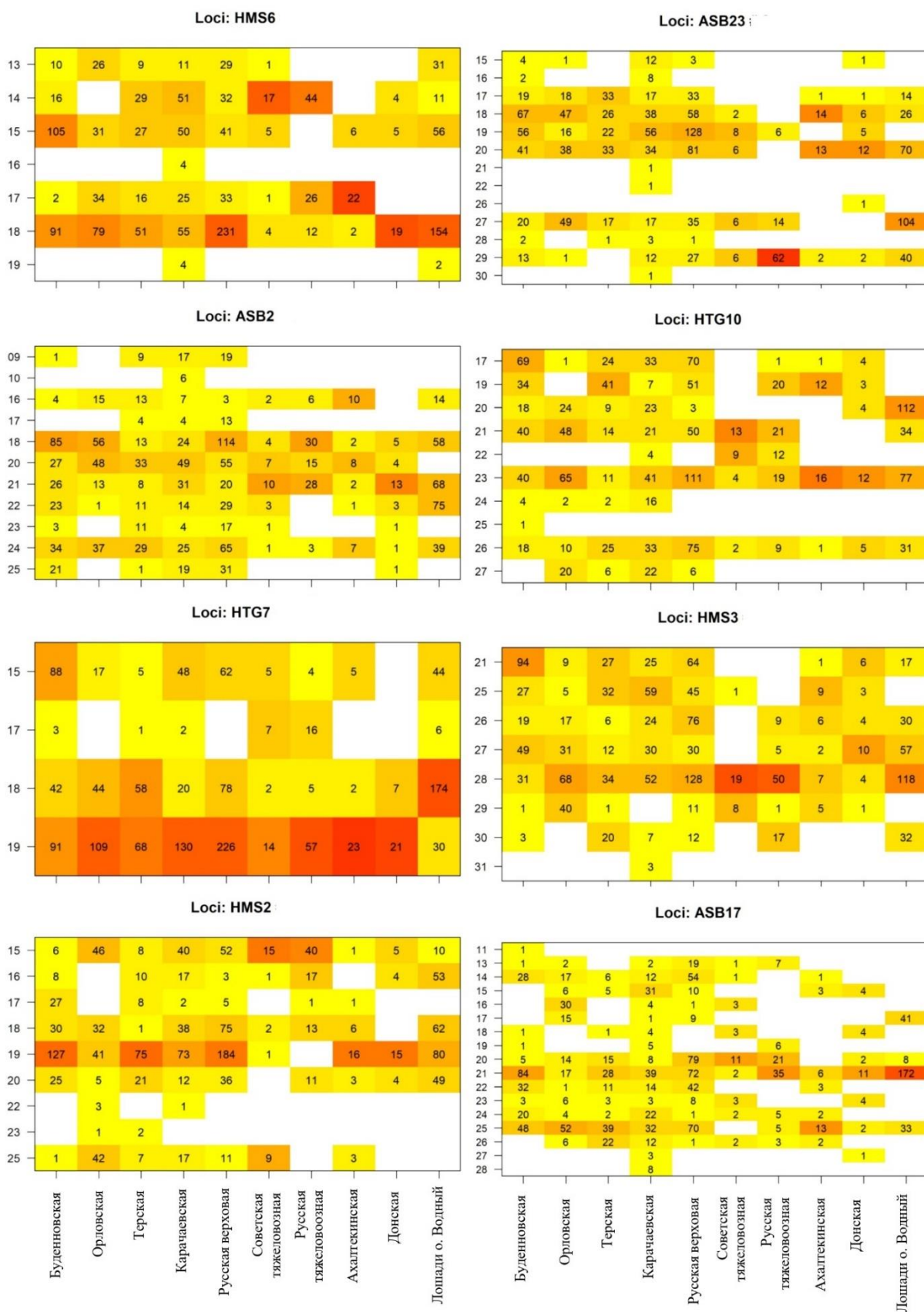
Аллельное богатство по каждому из 17 микросателлитных локусов для локальных пород лошадей

	Алтайская	Новоалтайская	Тувинская	Кушумская	Печорская	Мезенская	Забайкальская	Бурятская	Монгольская	Орловская рысистая	Советская тяжеловозная	Русская тяжеловозная
VHL20	8,12	8,55	7,94	7,04	5,72	6,97	7,42	5,66	7,79	6,25	5,69	6,33
HTG4	5,19	4,95	5,23	5,66	3,70	4,95	4,65	4,84	4,75	5,05	3,99	3,93
АНТ4	6,94	6,61	8,26	7,29	6,74	5,35	8,42	6,79	7,80	6,12	4,94	3,77
HMS7	5,94	6,37	6,17	5,57	5,68	3,78	4,63	5,77	5,90	4,90	4,75	5,88
HTG6	5,64	4,08	5,35	5,16	2,99	3,13	6,11	4,53	6,19	3,83	1,75	1,97
АНТ5	6,55	6,24	7,15	6,28	5,83	5,92	6,74	5,87	5,91	5,34	6,26	6,54
HMS6	5,20	4,82	5,46	5,33	4,98	5,85	6,21	6,55	6,48	3,99	4,51	2,99
ASB23	6,77	7,75	7,54	7,01	5,60	6,02	6,09	6,21	8,05	5,22	4,94	2,90
ASB2	7,94	7,40	7,18	6,34	6,72	5,75	6,88	6,65	7,75	4,99	6,44	4,58
HTG10	8,04	7,89	8,10	8,00	5,24	6,51	6,36	6,06	8,26	5,24	3,94	5,28
HTG7	3,97	3,96	4,40	3,81	2,60	3,68	3,99	3,59	3,97	2,95	3,94	3,64
HMS3	7,48	7,13	7,06	6,27	5,38	5,35	5,66	7,07	6,99	5,33	2,75	4,14
HMS2	6,41	6,40	6,86	5,91	3,94	5,78	6,04	4,67	6,40	5,14	4,45	4,30
ASB17	10,47	12,02	11,41	8,52	9,03	7,96	9,87	8,73	11,99	8,66	8,31	6,23
LEX3	7,25	7,04	8,48	7,16	7,58	8,19	6,65	4,94	8,15	6,40	6,47	4,46
HMS1	5,51	4,60	5,02	3,55	4,92	5,15	5,41	4,94	5,28	3,87	3,00	3,78
CA425	5,95	7,20	6,82	5,04	6,39	5,56	7,17	6,51	6,63	5,67	5,50	4,38

Тепловые карты частот аллелей по 17 микросателлитным локусам для заводских и аборигенных пород лошадей и одичавших лошадей о. Водный



Продолжение Приложения Г



Loci: LEX3

13	6	51	12	37	9	6		7	6
14				4					
15	60	15	16	26	78	3	3	3	5
16	2		11	4	13	3			1
17				6					
18		1		23	31				
19	16	37	23	27	34	11		6	8
20	76	26	25	32	33	1	35	3	2
21	20	22	5	6	18		26	9	3
22	28	3	35	13	76	1	14	2	1
23	16	15	5	22	74	3	4		2

Loci: CA425

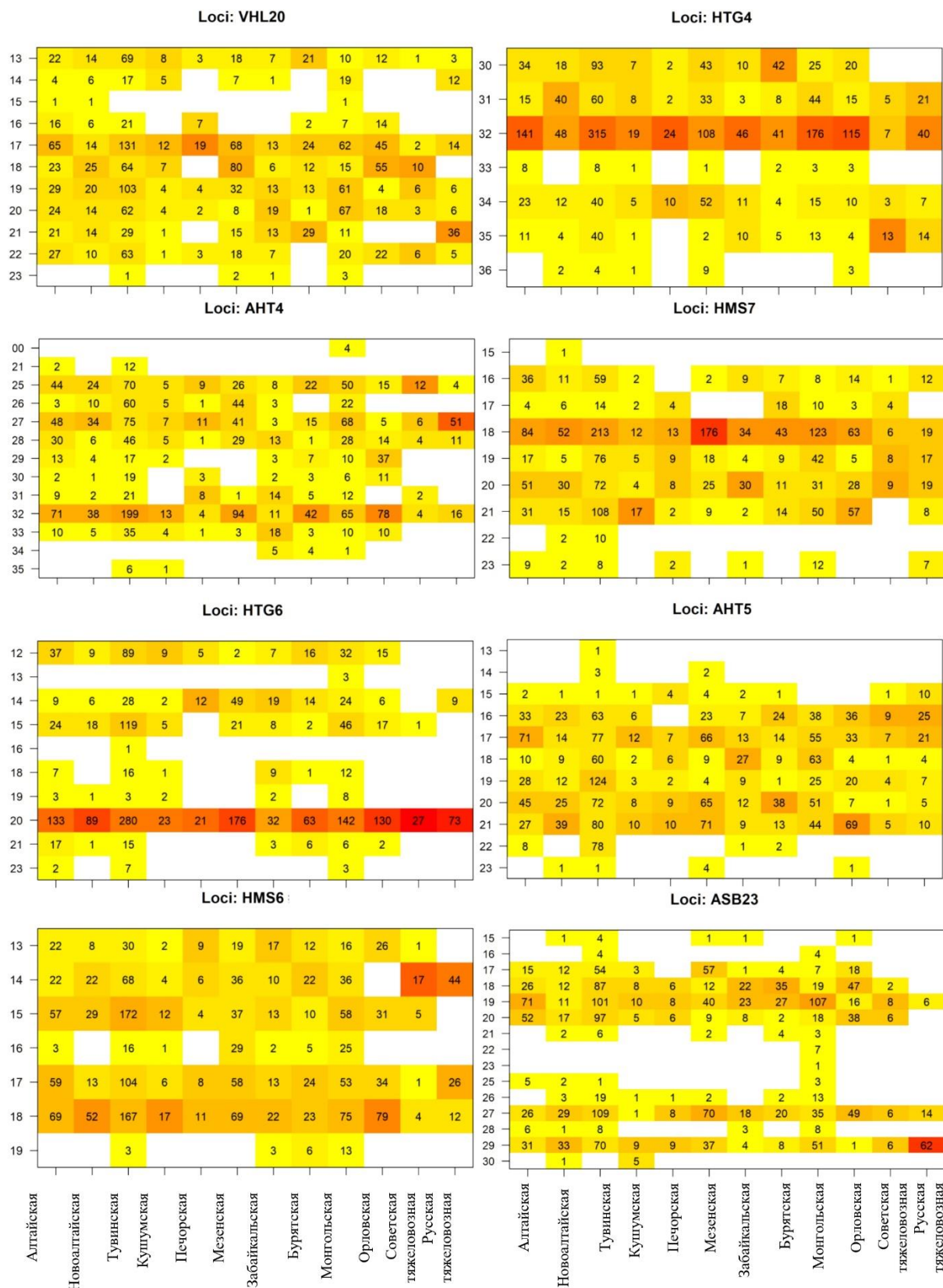
13	1	3	2	1	26		15		
14				1					
15		19	10	5	2	1			
16	30	6	12	34	69	4	5	4	2
17		1							
18		4	1	9	6	1	2		1
19	3	25	21	41	30	4	13	12	5
20	159	54	54	69	142	12	47	11	20
21	31	58	32	40	91	6		3	1

Loci: HMS1

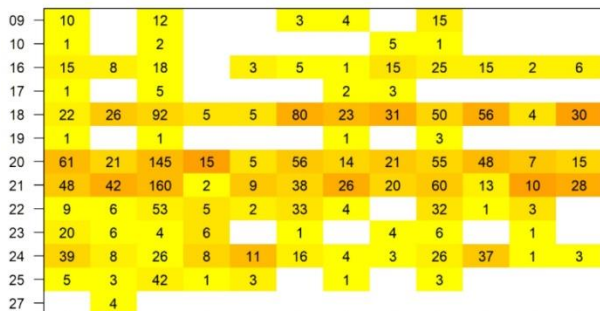
14	45	39	23	25	34			9	6	11
15	79	26	33	62	107	7	16	2	13	84
16		5	4	28	3	12	17			
17	2	2	3	8	9		4	3		19
18	97	98	69	72	213	9	45	16	6	132
19				3						8
22	1			2					3	

Буденновская
Орловская
Терская
Карачаевская
Русская верховая
Советская
тяжеловозная
Русская
тяжеловозная
Ахалтекинская
Донская
Лошади о. Водный

Продолжение Приложения Г



Loci: ASB2



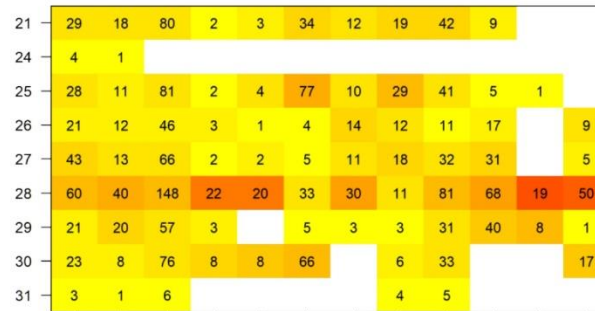
Loci: HTG10



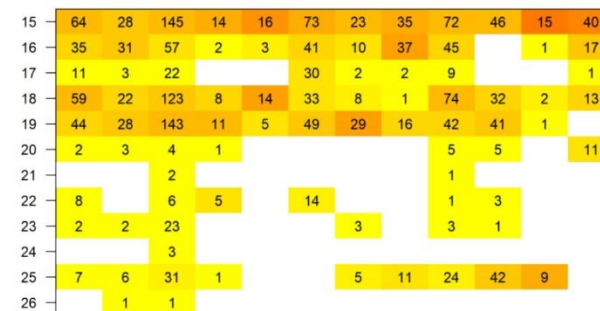
Loci: HTG7



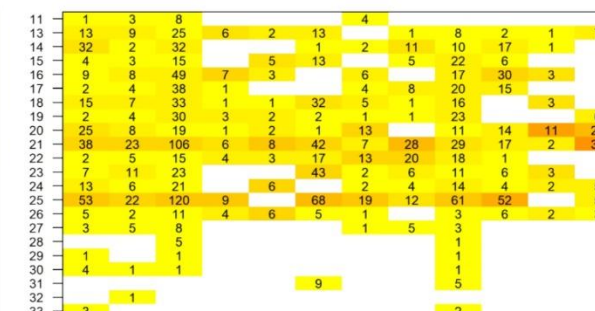
Loci: HMS3



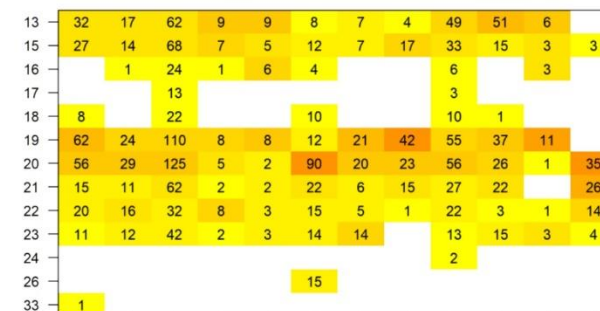
Loci: HMS2



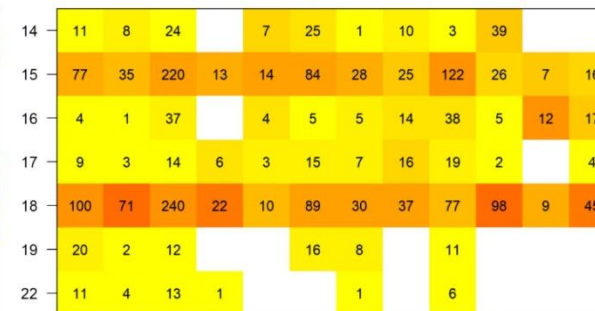
Loci: ASB17



Loci: LEX3



Loci: HMS1



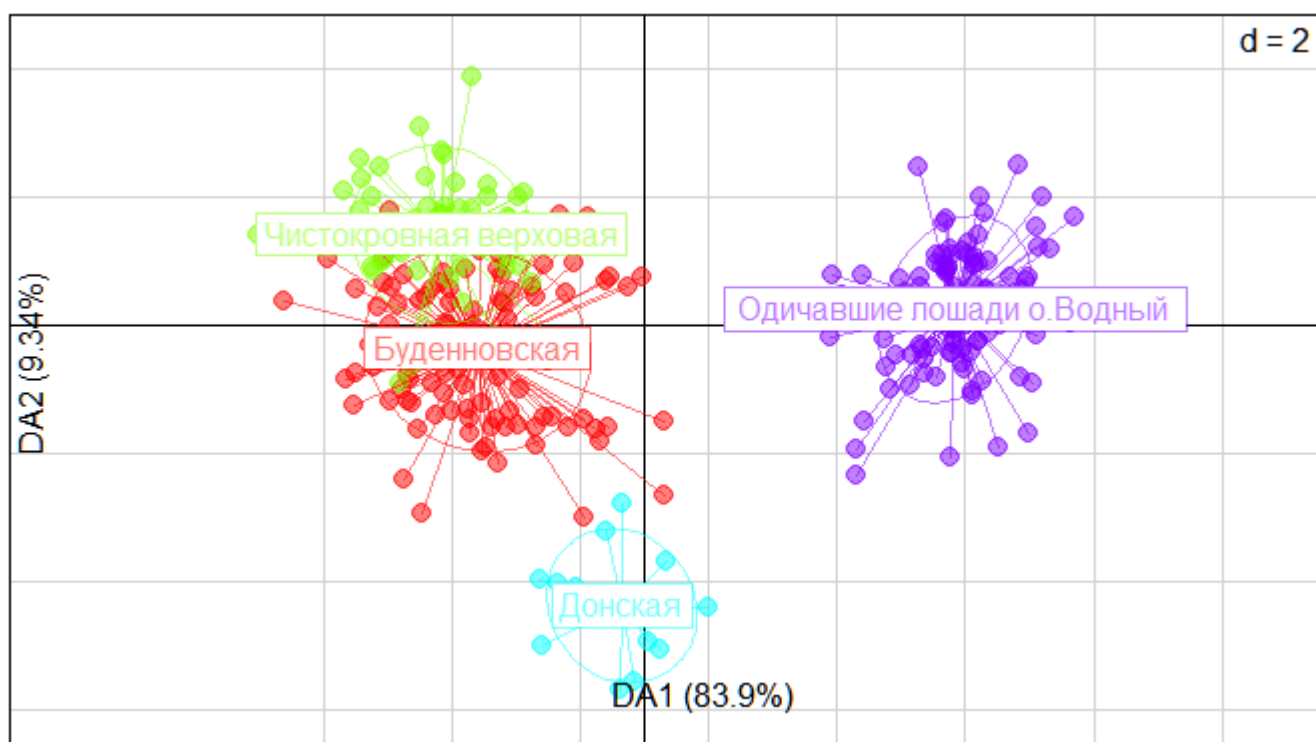
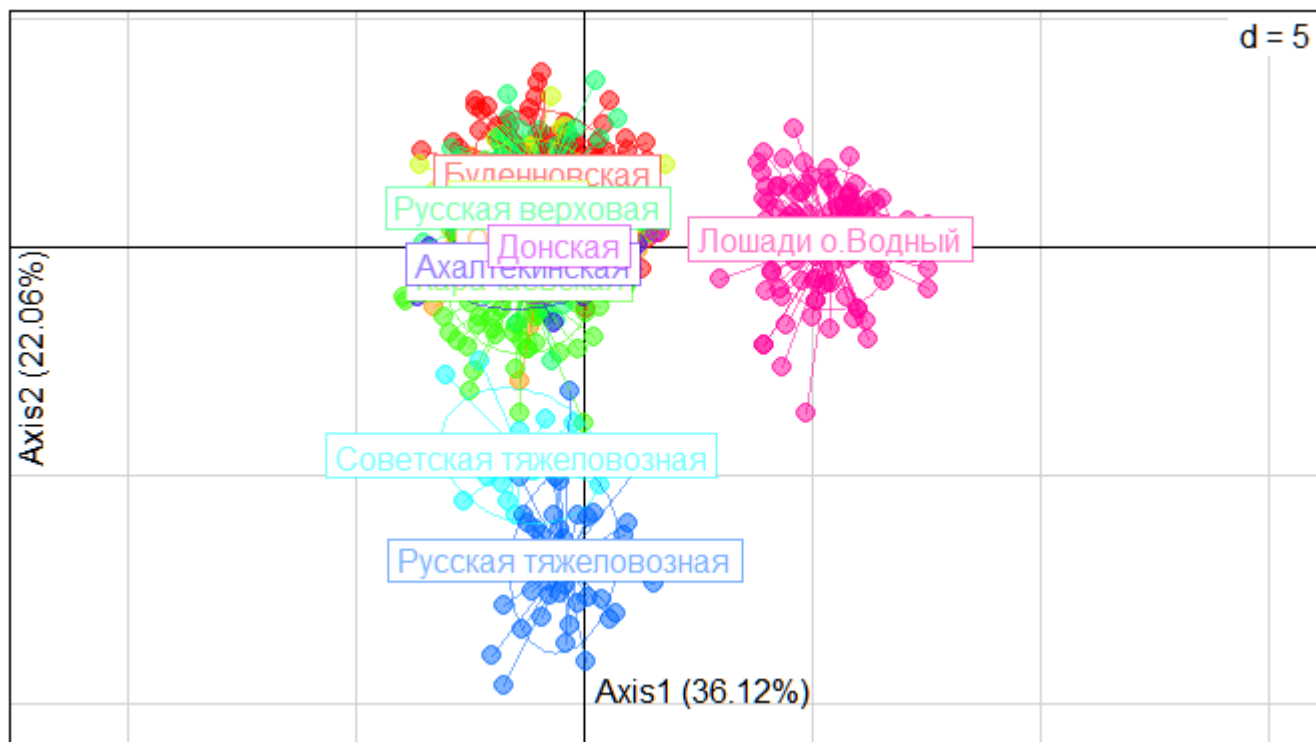
Алтайская
Новоалтайская
Тувинская
Кулундская
Печорская
Месенская
Забайкальская
Бурятская
Монгольская
Орловская
Советская
тяжелоусовская
Русская
тяжеловозная

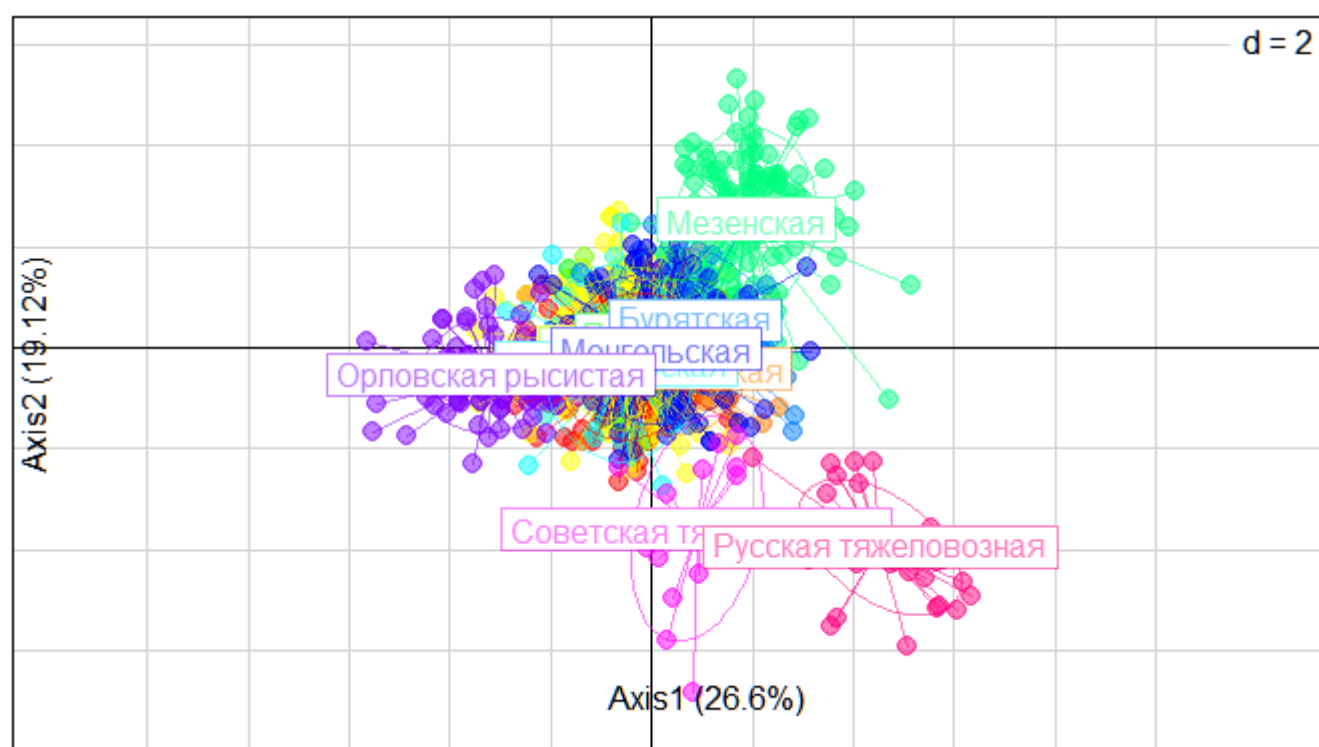
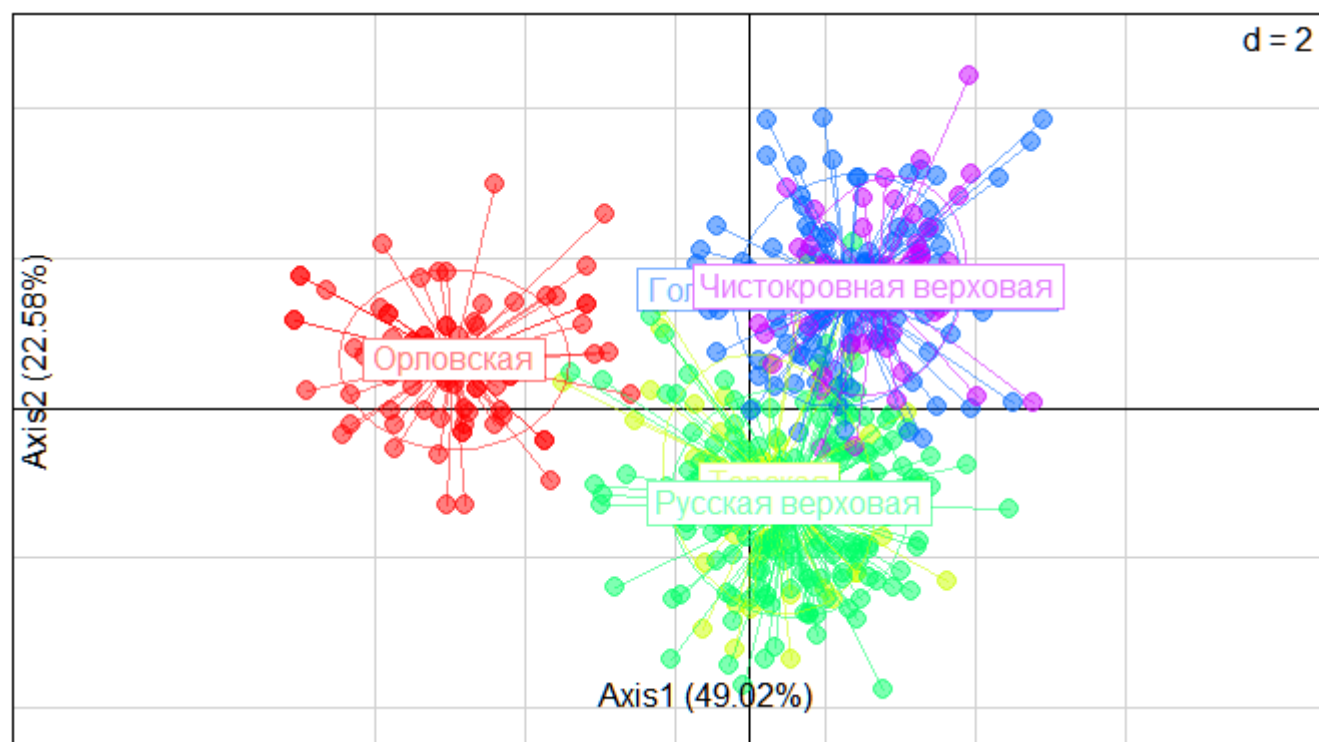
Алтайская
Новоалтайская
Тувинская
Кушумская
Печорская
Мезенская
Забайкальская
Бурятская
Монгольская
Орловская
Советская
тяжеловоенная
Русская
тяжеловоенная

Loci: CA425

12	10	2	11		2		2	3	19			
13	5	4	4		1			2	5	3		15
14		1	3				4		1			
15	4	4	11	1	3	29	1	4	6	19	1	
16	37	12	42	8	12	50	9	5	20	6	4	5
17		3	20				6	3	4	2	1	
18	4	11	34	3	5	48	5	3	19	4	1	2
19	41	13	128	11	6	20	11	30	67	25	4	13
20	100	56	161	18	9	74	30	47	120	54	12	47
21	31	18	70	1		1	15	4	17	58	6	
	Алтайская	Новоалтайская	Тувинская	Кушумская	Печорская	Мезенская	Забайкальская	Бурятская	Монгольская	Орловская	Советская тяжеловозная	Русская тяжеловозная

Ординация заводских пород лошадей методом DAPC





Количество аллелей на локус для локальных пород лошадей

локус/порода	Алтайская	Новоалтайская	Тувинская	Кушумская	Печорская	Мезенская	Забайкальская	Бурятская	Монгольская
VHL20	10	10	10	8	6	9	9	7	11
HTG4	6	6	7	7	4	7	5	6	6
AHT4	10	9	11	8	8	7	10	9	10
HMS7	7	9	8	6	6	5	6	6	7
HTG6	8	6	9	6	3	4	7	6	9
AHT5	8	8	11	7	6	9	8	8	6
HMS6	6	5	7	6	5	6	7	7	7
ASB23	8	12	12	8	6	9	8	8	13
ASB2	12	9	12	7	7	8	10	8	11
HTG10	11	10	12	10	6	10	7	8	10
HTG7	4	4	6	4	3	4	4	4	4
HMS3	9	9	8	7	6	7	6	8	8
HMS2	9	9	12	7	4	6	7	6	10
ASB17	19	18	19	10	10	12	14	12	20
LEX3	9	8	10	8	8	10	7	6	11
HMS1	7	7	7	4	5	6	7	5	7
CA425	8	10	10	6	7	7	9	9	10

Генетические дистанции Nei для пород лошадей российской и зарубежной селекции

Буденновская	0									
Орловская	0,29	0								
Терская	0,14	0,24	0							
Карачаевская	0,16	0,19	0,14	0						
Русская верховая	0,12	0,19	0,08	0,12	0					
Советская тяжеловозная	0,58	0,30	0,51	0,34	0,46	0				
Русская тяжеловозная	0,53	0,39	0,45	0,37	0,41	0,23	0			
Ахалтекинская	0,35	0,29	0,22	0,28	0,27	0,60	0,53	0		
Донская	0,20	0,28	0,20	0,17	0,16	0,42	0,48	0,28	0	
Лошади о. Водный	0,31	0,43	0,38	0,41	0,35	0,74	0,61	0,63	0,32	0
Алтайская	0,17	0,13	0,15	0,10	0,13	0,26	0,26	0,25	0,19	0,39
Новоалтай	0,23	0,13	0,22	0,14	0,18	0,22	0,20	0,36	0,19	0,28
Тувинская	0,17	0,13	0,18	0,08	0,15	0,28	0,29	0,28	0,20	0,36
Кушумская	0,20	0,13	0,18	0,11	0,14	0,26	0,26	0,30	0,25	0,43
Печорская	0,38	0,25	0,32	0,18	0,24	0,30	0,30	0,35	0,34	0,58
Мезенская	0,29	0,24	0,29	0,16	0,28	0,39	0,32	0,48	0,33	0,51
Забайкальская	0,26	0,19	0,25	0,15	0,22	0,29	0,34	0,39	0,27	0,42
Бурятская	0,26	0,24	0,23	0,16	0,25	0,38	0,32	0,32	0,21	0,45
Монгольская	0,25	0,22	0,25	0,13	0,22	0,29	0,30	0,38	0,29	0,44
Камполина	0,48	0,32	0,41	0,28	0,32	0,43	0,46	0,52	0,30	0,51
Лузитанская	0,31	0,25	0,26	0,15	0,20	0,46	0,44	0,26	0,26	0,48
Польский коник	0,43	0,36	0,43	0,31	0,40	0,36	0,32	0,62	0,47	0,51
Тинкер	0,38	0,29	0,36	0,25	0,30	0,30	0,21	0,49	0,42	0,47
Уэльская	0,24	0,21	0,24	0,21	0,20	0,31	0,34	0,31	0,27	0,37
Шайр	0,50	0,32	0,44	0,30	0,34	0,39	0,31	0,52	0,53	0,57
Шетлендский пони	0,46	0,46	0,41	0,34	0,37	0,58	0,52	0,48	0,51	0,59
Теннесси́йская	0,28	0,24	0,32	0,23	0,24	0,51	0,49	0,40	0,35	0,44
Андалузская	0,30	0,30	0,33	0,21	0,26	0,43	0,47	0,32	0,26	0,50
Фалабелла	0,47	0,48	0,44	0,35	0,42	0,50	0,46	0,52	0,51	0,58
Фелл	0,35	0,27	0,32	0,25	0,29	0,34	0,31	0,40	0,32	0,43
Коннемара	0,26	0,18	0,29	0,17	0,24	0,31	0,27	0,35	0,33	0,43
Голландская тепловозная	0,08	0,22	0,13	0,14	0,09	0,40	0,37	0,34	0,18	0,29
Миниатюрная лошадь	0,43	0,37	0,38	0,30	0,33	0,48	0,42	0,39	0,43	0,61
Стандартбредная	0,22	0,34	0,26	0,20	0,24	0,53	0,56	0,36	0,35	0,45
Аппалуза	0,30	0,25	0,27	0,19	0,22	0,38	0,36	0,30	0,32	0,48
Арабская	0,23	0,32	0,16	0,19	0,16	0,56	0,51	0,32	0,23	0,39
Фьорд	0,40	0,29	0,39	0,26	0,36	0,34	0,39	0,50	0,34	0,61
Хакней	0,39	0,38	0,39	0,26	0,32	0,38	0,37	0,54	0,42	0,50
Чистокровная верховая	0,07	0,41	0,18	0,25	0,17	0,71	0,75	0,41	0,31	0,40
Нью форест	0,21	0,21	0,23	0,14	0,18	0,27	0,28	0,30	0,22	0,40
Липицианская	0,30	0,31	0,24	0,21	0,24	0,45	0,36	0,32	0,28	0,53
Исландская	0,54	0,50	0,50	0,36	0,45	0,54	0,53	0,63	0,52	0,69
Голландская упряжная	0,57	0,27	0,42	0,42	0,42	0,25	0,30	0,59	0,54	0,57
Меренская	0,43	0,31	0,41	0,34	0,40	0,27	0,28	0,54	0,37	0,41
Гронингер	0,30	0,26	0,23	0,20	0,18	0,23	0,31	0,36	0,19	0,48
Хафлингер	0,48	0,37	0,45	0,31	0,40	0,18	0,24	0,54	0,48	0,74
Каспийская	0,19	0,28	0,22	0,14	0,22	0,43	0,38	0,28	0,30	0,39
	Буденновская	Орловская	Терская	Карачаевская	Русская верховая	Советская тяжеловозная	Русская тяжеловозная	Ахалтекинская	Донская	Лошади о. Водный

Продолжение Приложения Ж

Буденновская											
Орловская											
Терская											
Карачаевская											
Русская верховая											
Советская тяжеловозная											
Русская тяжеловозная											
Ахалтекинская											
Донская											
Лошади о. Водный											
Алтайская	0										
Новоалтай	0,07	0									
Тувинская	0,04	0,07	0								
Кушумская	0,06	0,09	0,06	0							
Печорская	0,12	0,18	0,14	0,13	0						
Мезенская	0,15	0,13	0,13	0,16	0,21	0					
Забайкальская	0,10	0,13	0,09	0,16	0,18	0,22	0				
Бурятская	0,13	0,13	0,14	0,19	0,25	0,18	0,18	0			
Монгольская	0,05	0,09	0,05	0,08	0,12	0,15	0,11	0,15	0		
Камполина	0,27	0,32	0,30	0,31	0,35	0,39	0,30	0,40	0,34	0	
Лузитанская	0,21	0,25	0,20	0,21	0,27	0,33	0,27	0,26	0,26	0,27	0
Польский коник	0,21	0,21	0,21	0,24	0,31	0,31	0,21	0,30	0,18	0,47	0,43
Тинкер	0,17	0,14	0,17	0,19	0,24	0,24	0,18	0,28	0,17	0,32	0,31
Уэльская	0,12	0,12	0,14	0,14	0,22	0,25	0,18	0,22	0,15	0,36	0,24
Шайр	0,24	0,25	0,25	0,29	0,31	0,33	0,26	0,40	0,27	0,46	0,41
Шетлендский пони	0,26	0,31	0,25	0,30	0,22	0,30	0,37	0,35	0,24	0,49	0,42
Теннесси́йская	0,19	0,19	0,17	0,24	0,30	0,30	0,27	0,37	0,23	0,42	0,28
Андалузская	0,23	0,28	0,24	0,25	0,32	0,37	0,30	0,32	0,27	0,30	0,09
Фалабелла	0,24	0,32	0,24	0,28	0,24	0,32	0,38	0,36	0,23	0,48	0,48
Фелл	0,23	0,17	0,22	0,20	0,32	0,33	0,25	0,30	0,28	0,40	0,32
Коннемара	0,12	0,09	0,13	0,14	0,22	0,14	0,23	0,21	0,17	0,38	0,24
Голландская тепловозная	0,09	0,13	0,11	0,14	0,26	0,22	0,18	0,19	0,17	0,36	0,22
Миниатюрная лошадь	0,20	0,24	0,19	0,24	0,16	0,25	0,30	0,28	0,18	0,43	0,36
Стандартбредная	0,26	0,35	0,24	0,27	0,42	0,33	0,29	0,37	0,35	0,49	0,31
Аппалуза	0,12	0,16	0,11	0,15	0,14	0,19	0,20	0,22	0,14	0,33	0,26
Арабская	0,25	0,29	0,27	0,27	0,36	0,36	0,31	0,36	0,34	0,40	0,22
Фьорд	0,21	0,21	0,21	0,20	0,21	0,24	0,24	0,26	0,20	0,41	0,39
Хакней	0,22	0,20	0,22	0,24	0,30	0,25	0,30	0,27	0,20	0,44	0,41
Чистокровная верховая	0,27	0,35	0,28	0,31	0,50	0,45	0,35	0,38	0,38	0,58	0,32
Нью форест	0,12	0,12	0,12	0,14	0,22	0,19	0,18	0,15	0,14	0,41	0,20
Липицианская	0,21	0,21	0,21	0,22	0,27	0,23	0,28	0,24	0,25	0,46	0,25
Исландская	0,30	0,28	0,29	0,29	0,31	0,30	0,40	0,29	0,26	0,54	0,49
Голландская упряжная	0,24	0,15	0,25	0,23	0,36	0,35	0,31	0,35	0,27	0,48	0,48
Меренская	0,21	0,18	0,25	0,27	0,34	0,35	0,30	0,26	0,25	0,49	0,39
Гронингер	0,18	0,20	0,22	0,18	0,24	0,30	0,26	0,29	0,25	0,37	0,23
Хафлингер	0,24	0,20	0,25	0,23	0,28	0,32	0,28	0,38	0,22	0,47	0,46
Каспийская	0,14	0,17	0,17	0,15	0,26	0,21	0,28	0,23	0,20	0,41	0,25
	Алтайская	Новоалтайская	Тувинская	Кушумская	Печорская	Мезенская	Забайкальская	Бурятская	Монгольская	Камполина	Лузитанская

Продолжение Приложения Ж

Буденновская										
Орловская										
Терская										
Карачаевская										
Русская верховая										
Советская тяжеловозная										
Русская тяжеловозная										
Ахалтекинская										
Донская										
Лошади о. Водный										
Алтайская										
Новоалтай										
Тувинская										
Кушумская										
Печорская										
Мезенская										
Забайкальская										
Бурятская										
Монгольская										
Камполина										
Лузитанская										
Польский коник	0									
Тинкер	0,29	0								
Уэльская	0,27	0,16	0							
Шайр	0,35	0,07	0,28	0						
Шетлендский пони	0,38	0,41	0,32	0,48	0					
Теннесси́ская	0,37	0,36	0,26	0,43	0,32	0				
Андалузская	0,44	0,35	0,25	0,46	0,46	0,27	0			
Фалабелла	0,39	0,42	0,35	0,46	0,15	0,44	0,50	0		
Фелл	0,30	0,19	0,22	0,23	0,50	0,44	0,34	0,52	0	
Коннемара	0,31	0,19	0,17	0,31	0,37	0,20	0,33	0,38	0,25	0
Голландская тепловозная	0,35	0,24	0,14	0,33	0,34	0,18	0,23	0,38	0,29	0,16
Миниатюрная лошадь	0,31	0,32	0,25	0,39	0,03	0,29	0,42	0,09	0,42	0,30
Стандартбредная	0,51	0,40	0,33	0,44	0,64	0,39	0,34	0,57	0,45	0,32
Аппалуза	0,28	0,25	0,16	0,31	0,06	0,22	0,30	0,10	0,31	0,22
Арабская	0,51	0,41	0,27	0,51	0,56	0,36	0,26	0,49	0,45	0,33
Фьорд	0,27	0,34	0,27	0,44	0,34	0,37	0,44	0,33	0,36	0,30
Хакней	0,30	0,30	0,20	0,46	0,27	0,31	0,38	0,30	0,33	0,23
Чистокровная верховая	0,57	0,53	0,32	0,63	0,61	0,35	0,33	0,63	0,47	0,40
Нью форест	0,27	0,22	0,13	0,33	0,31	0,26	0,23	0,37	0,20	0,14
Липицианская	0,42	0,32	0,22	0,41	0,43	0,34	0,28	0,39	0,31	0,23
Исландская	0,35	0,42	0,37	0,52	0,23	0,38	0,53	0,24	0,51	0,35
Голландская упряжная	0,40	0,28	0,28	0,44	0,50	0,46	0,58	0,42	0,39	0,28
Меренская	0,30	0,34	0,27	0,37	0,48	0,54	0,46	0,41	0,29	0,29
Гронингер	0,42	0,27	0,25	0,37	0,49	0,41	0,28	0,47	0,31	0,25
Хафлингер	0,34	0,29	0,29	0,37	0,50	0,47	0,46	0,40	0,35	0,28
Каспийская	0,36	0,28	0,22	0,39	0,32	0,26	0,32	0,33	0,28	0,15
	Польский коник	Тинкер	Уэльская	Шайр	Шетлендски й пони	Теннесси́ск ая	Андалузская	Фалабелла	Фелл	Коннемара

Продолжение Приложения Ж

Теннесси́йская															
Андалу́зская															
Фалабелла															
Фелл															
Коннемара															
Голландская тепловкровая	0														
Миниатюрная лошадь	0,30	0													
Стандартбредная	0,23	0,56	0												
Аппалуза	0,20	0,02	0,39	0											
Арабская	0,22	0,49	0,28	0,34	0										
Фьорд	0,34	0,26	0,50	0,23	0,52	0									
Хакней	0,29	0,24	0,51	0,19	0,45	0,29	0								
Чистокровная верховая	0,13	0,59	0,25	0,42	0,27	0,53	0,53	0							
Нью форест	0,15	0,25	0,34	0,17	0,26	0,23	0,17	0,33	0						
Липицианская	0,26	0,34	0,35	0,24	0,20	0,38	0,30	0,38	0,18	0					
Исландская	0,43	0,19	0,66	0,21	0,63	0,27	0,27	0,72	0,33	0,51	0				
Голландская упряжная	0,38	0,41	0,60	0,34	0,57	0,41	0,38	0,68	0,35	0,47	0,46	0			
Меренская	0,31	0,41	0,47	0,33	0,49	0,39	0,41	0,54	0,25	0,35	0,50	0,32	0		
Гронингер	0,20	0,40	0,33	0,31	0,25	0,35	0,31	0,36	0,19	0,24	0,51	0,40	0,31	0	
Хафлингер	0,36	0,41	0,52	0,34	0,50	0,36	0,35	0,61	0,29	0,38	0,49	0,27	0,34	0,37	0
Каспийская	0,17	0,28	0,33	0,19	0,24	0,33	0,20	0,30	0,14	0,19	0,33	0,51	0,36	0,21	0,38
	Голландская тепловкровая	Миниатюрная лошадь	Стандартбредная	Аппалуза	Арабская	Фьорд	Хакней	Чистокровная верховая	Нью форест	Липицианская	Исландская	Голландская упряжная	Меренская	Гронингер	Хафлингер

Приват-аллели лошадей российской и зарубежной селекции

Популяция	Локус	Аллель	Частота
Алтайская	LEX3	33	0,004
Новоалтайская	HMS7	15	0,008
Новоалтайская	ASB2	27	0,032
Тувинская	ANT5	13	0,002
Тувинская	HTG7	16	0,002
Мезенская	LEX3	26	0,074
Монгольская	ASB23	23	0,004
Фалабелла	HMS6	10	0,003
Голландская теплокровная	HTG10	16	0,004
Стандартбредная	ASB23	24	0,001
Стандартбредная	ASB2	14	0,001
Арабская	LEX3	25	0,001
Хакней	ASB2	26	0,004
Липицианская	ASB23	12	0,044
Исландская	ASB2	13	0,112