

УДК 636.32/.38:575.17

ПОПУЛЯЦИИ ТУВИНСКИХ КОРОТКОЖИРНОХВОСТЫХ ОВЕЦ В СТРУКТУРЕ ГЕНОФОНДА ПОРОД ОВЕЦ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

© 2024 С. В. Бекетов^{1,*}, Т. Е. Денискова², А. В. Доцев², Э. А. Николаева¹, Н. А. Зиновьева²,
М. И. Селионова³, Ю. А. Столповский¹

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

²Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста,
Московская область, пос. Дубровицы, 142132 Россия

³Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, 127550 Россия

*e-mail: svbeketov@gmail.com

Поступила в редакцию 09.06.2023 г.

После доработки 19.07.2023 г.

Принята к публикации 20.07.2023 г.

С использованием 11 микросателлитных маркеров (OarCP49, INRA063, HSC, OarAE129, MAF214, OarFCB11, INRA005, SPS113, INRA23, MAF65, McM527) получены данные об уровнях изменчивости и степени дифференциации 24 популяций (1140 образцов) тувинской грубошерстной короткожирнохвостой овцы разных районов Республики Тыва и 24 пород овец (721 образец) различного происхождения, охватывающих основные овцеводческие районы Российской Федерации. В ходе анализа обнаружен высокий уровень генетической изоляции и изменчивости тувинских овец, а в общей структуре российских пород овец выявлена выраженная генетическая дивергенция на две большие группы, одна из которых объединяет тонкорунных и полутонкорунных овец, а другая – аборигенные грубошерстные породы северокавказского и азиатского происхождения.

Ключевые слова: тувинская овца, российские породы овец, микросателлиты, генетическая изменчивость, филогения, культурные и аборигенные породы.

DOI: 10.31857/S0016675824010068

Россия в силу своего географического положения, обширной территории и наличия разнообразных климатических зон отличается многочисленными локальными и трансграничными породами овец, которых по тем или иным хозяйственно полезным признакам относят к шерстному, мясо-шерстному, мясо-сальному, шубному (овчинному), смушково-молочному и мясо-шерстно-молочному направлениям. В последние десятилетия в связи с завозом специализированных пород из Европы и США в Российской Федерации стало развиваться молочное и мясное овцеводство, происходит качественное улучшение существующих пород и создаются новые породы и внутривидовые типы. Как пример можно упомянуть регистрацию в 2018 г. первой отечественной породы овец мясного направления – катумской, полученной путем скрещивания романовских овцематок с баранами породы катадин [1].

Примечательно, что на этом фоне аборигенные породы овец до сих пор не потеряли своего

экономического значения. Прежде всего, это касается степных и горных районов юга Сибири и Северного Кавказа, а также засушливых степей и полупустынных зон Южного Поволжья, Урала и Предкавказья, где сельское хозяйство традиционно ориентировано на отгонно-пастбищное скотоводство, в котором овцеводство играет ведущую роль.

Особенно интересна в этом отношении тувинская короткожирнохвостая овца – древняя автохтонная порода, характеризующаяся исключительной жизнеспособностью и приспособленностью к суровым природно-климатическим условиям Республики Тыва [2]. Генетическую структуру тувинской овцы изучали с использованием ISSR-маркеров [3] и микросателлитной пролиферации ДНК [4]. Тем не менее остается неизвестным, какое место занимают популяции тувинской короткожирнохвостой овцы в структуре генофонда отечественных культурных и аборигенных пород овец.

В настоящее время в Государственный племенной регистр Российской Федерации внесены 34 породы и породных типа овец российской селекции. Из них 12 – аборигенных, 4 породы, полученные простым воспроизводительным скрещиванием, и 18 синтетических, выведенных с привлечением трех и более пород [5]. Можно сказать, что на сегодняшний день для каждого овцеводческого региона Российской Федерации (Северный Кавказ, Поволжье, Центральный Федеральный округ, юг Урала и Сибири) с учетом его климатических, почвенных, кормовых и хозяйственных условий созданы адаптированные породы овец, комплексное изучение генофонда которых с использованием различных молекулярных методов началось примерно с 2015 г.

В частности, на основании ISSR-полиморфизма были проанализированы основные параметры генетического разнообразия восьми российских пород овец [6]. По данным STR-маркирования проведена дифференциация пород юга России [7] и 25 пород основных овцеводческих регионов страны [8]. С использованием ДНК-чипа Illumina OvineSNP50 BeadChip осуществлено генотипирование пород овец, относящихся к разным типам шерстного покрова [9], и с применением высокоплотного чипа Illumina Ovine Infinium HD BeadChip выполнен генетический анализ 11 аборигенных грубошерстных пород [10] и проведено сравнение местных российских и иранских овец [11]. По данным полиморфизма митохондриального гена CytB изучены гаплотипическая изменчивость и гаплогрупповая принадлежность 18 отечественных пород [12].

Однако до сих пор российские породы овец изучали путем сравнения их единичных выборок, в то время как самостоятельный интерес представляет исследование генофондов с привлечением в анализ нескольких популяций, что в наибольшей степени отражает генетическую структуру породы.

С этой целью нами было проведено изучение генетической дифференциации большой выборки аборигенной тувинской короткожирнохвостой овцы, представленной 24 популяциями, охватывающими по локализации большую часть территории Республики Тыва, в сравнении с 24 российскими породами овец различного происхождения, представленными отдельными выборками. Оценка изменчивости и степени

родства изучаемых пород проводилась по результатам STR-маркирования – метода, который до сих пор остается наиболее доступным и востребованным для проведения популяционно-генетических исследований [13].

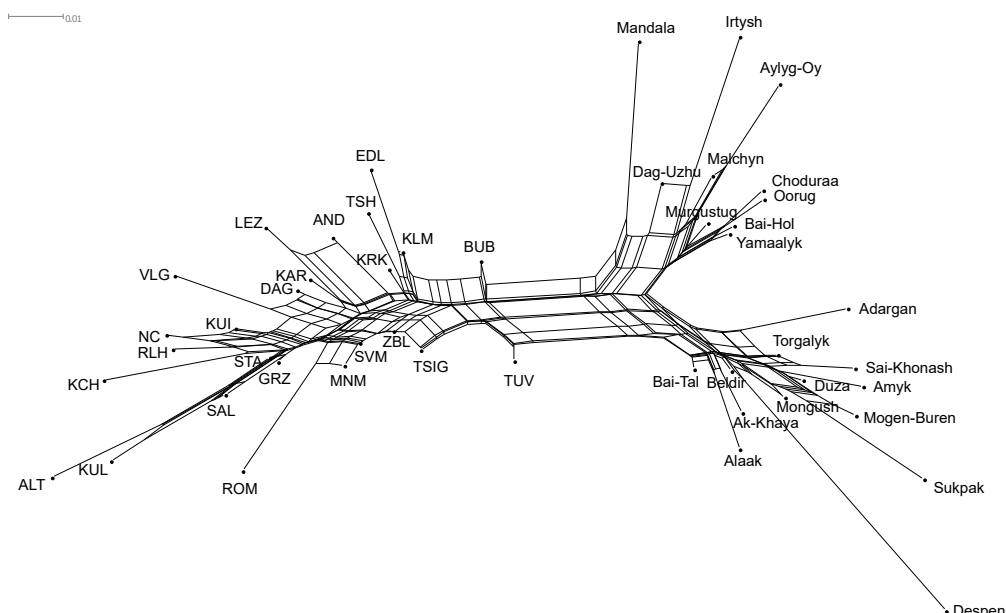
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами нашего изучения являлись официально зарегистрированные отечественные культурные и аборигенные породы овец разных направлений продуктивности, разводимые на территории Российской Федерации.

В соответствии с производственной и зоологической классификациями изучаемые породы образовали несколько подгрупп. В частности, подгруппу грубошерстных короткожирнохвостых овец сформировали сибирские аборигенные породы буубэй (BUB, $n = 30$) и тувинская короткожирнохвостая овца, включающая 24 ($n = 1140$) выборочные популяции, одна из которых (TUV, $n = 30$) не идентифицирована по месту локализации, а 23 другие (TUV_MULTIPLE, $n = 1110$) были предоставлены разными овцеводческими хозяйствами девяти районов Республики Тыва, а именно: 1. Дзун-Хемчикский кожуун – Aylyg-Oy ($n = 40$), Ak-Khaya ($n = 48$), Dag-Uzhu ($n = 48$), Bai-Tal ($n = 50$); 2. Кызылский кожуун – Mongush ($n = 50$), Irtysh ($n = 50$); 3. Сут-Хольский кожуун – Alaak ($n = 51$), Amyk ($n = 49$); 4. Овюрский кожуун – Murgustug ($n = 42$), Torgalyk ($n = 50$), Adargan ($n = 50$); 5. Эрзинский кожуун – Bai-Hol ($n = 50$), Yamaalyk ($n = 50$), Mandala ($n = 50$); 6. Барун-Хемчикский кожуун – Sai-Khonash ($n = 42$), Duza ($n = 50$); 7. Бай-Тайгинский кожуун – Oogug ($n = 50$), Sukpak ($n = 50$); 8. Тес-Хемский кожуун – Despen ($n = 40$), Choduraa ($n = 50$), Beldir ($n = 50$); 9. Монгун-Тайгинский кожуун – Malchyn ($n = 50$), Mogen-Buren ($n = 50$).

Подгруппа грубошерстных короткошестехвостых овец была представлена аборигенной среднерусской романовской породой (ROM, $n = 30$), грубошерстных длинножирнохвостых овец – кучугуровской породой (KCH, $n = 34$) и местными кавказскими: лезгинской (LEZ, $n = 30$), андийской (AND, $n = 30$), карачаевской (KAR, $n = 30$), тушинской (TSH, $n = 30$), а также аборигенной среднеазиатской каракульской породой (KAR, $n = 32$). Из грубошерстных курдючных овец изучали эдильбаевскую (EDL, $n = 30$) и калмыцкую (KLM, $n = 30$) породы. Подгруппу полутонкорунных длиннотощехвостых овец образовали такие породы как цигайская (TSIG, $n = 30$), гор-

Рис. 1. Neighbour-Net дендрограмма взаимоотношений исследуемых популяций и пород овец, построенная на основе матрицы попарных генетических дистанций F_{ST} .



ноалтайская (ALT, $n = 30$), русская длинношерстная (RLH, $n = 30$), северокавказская (NC, $n = 30$) и куйбышевская (KUI, $n = 30$).

Подгруппа тонкорунных длинношеих овец включала такие породы как волгоградская (VLG, $n = 30$), сальская (SAL, $n = 30$), грозненская (GRZ, $n = 30$), дагестанская горная (DAG, $n = 30$), кулундинская (KUL, $n = 30$), ставропольская (STA, $n = 32$), забайкальская (ZBL, $n = 30$), манычский (MNM, $n = 30$) и советский (SVM, $n = 30$) мериносы.

Материалом для исследований являлись образцы ДНК из биобанка ИОГен РАН (23 популяции тувинской короткожирнохвостой овцы) и ОНИС БиоТехЖ (25 пород овец, включая одну выборку тувинской овцы – TUV). Исследование пород овец осуществляли по 11 STR-маркерам (авторская панель ОНИС БиоТехЖ) с использованием двух мультиплексных ПЦР-реакций 6 (OarCP49, INRA063, HSC, OarAE129, MAF214, OarFCB11) и 5 (INRA005, SPS113, INRA23, MAF65, McM527). Капиллярный электрофорез продуктов ПЦР-реакции проводили на генетическом анализаторе ABI 3130x1 (Applied Biosystems, США) с последующим определением длин аллелей микросателлитов в программном обеспечении GeneMapper v 4.0. (Applied Biosystems).

Для оценки структуры пород и популяций использовали следующие показатели: наблюдаемая (H_o) и несмещенная ожидаемая ($H_{E(u)}$) ге-

терозиготность, среднее число аллелей на локус (N_A), число эффективных аллелей на локус (N_E), количество информативных аллелей с частотой более 5% ($N_A > 5\%$), аллельное разнообразие (A_R), коэффициент инбридинга (F_{IS}). Степень генетической дифференциации исследуемых популяций тувинской овцы оценивали на основании попарных генетических различий (индекс фиксации F_{ST}) и попарных генетических дистанций по Jost's D [14].

Филогенетические отношения устанавливали путем построения Neighbor-Net дендрограмм [15]. Оценку генетической структуры пород и популяций осуществляли с помощью адмикс-модели. Анализ баз данных STR-вариабельности пород овец выполняли для K от 1 до 12, при условии, что длина burn-in периода – 50000 и модель Марковских цепей Монте-Карло (MCMC) – 500000 повторов. Для каждого значения K выполняли 10 итераций.

Для формирования исходных файлов и проведения анализа использовали R версию 3.3.2 [16], программное обеспечение GenAlEx 6.5 [17] и R пакет “diveRsity”, STRUCTURE 2.3.4 [18] с последующей визуализацией в “porhelper” [19].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как показано в табл. 1, аллельное разнообразие в рассматриваемых выборках варьировало от 6.895 ± 0.892 – 9.420 ± 0.818 у тонкорунных и полутонкорунных овец до 8.033 ± 0.686 – 9.322 ± 1.012

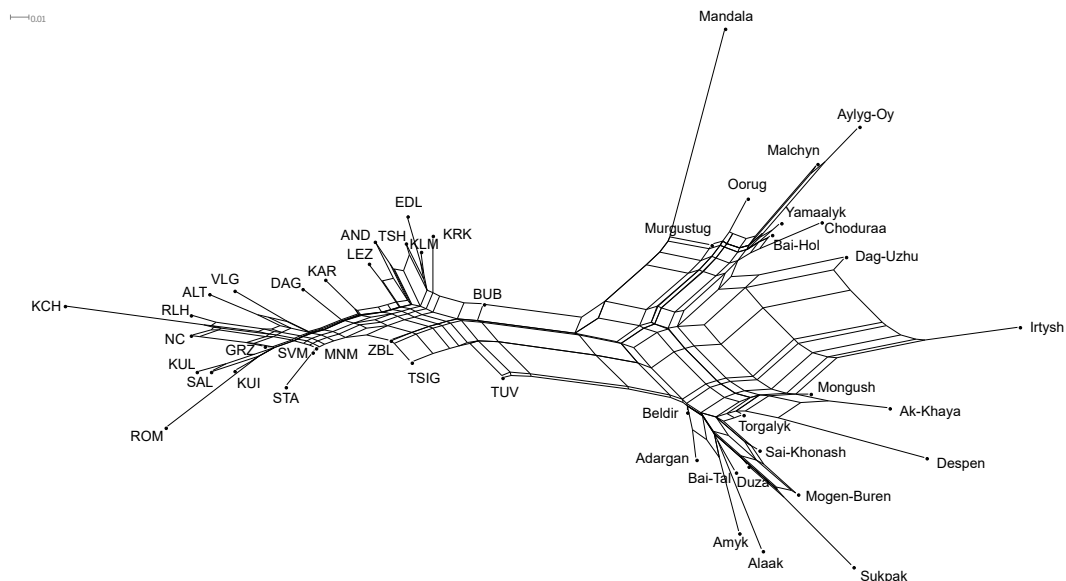


Рис. 2. Neighbor-Net дендрограмма взаимоотношений исследуемых популяций и пород овец, построенная на основе матрицы попарных генетических дистанций Jost's *D*.

у грубошерстных. При этом минимальное среднее число аллелей на локус отмечали у кулундинской тонкорунной породы – 7.20 ± 0.98 и наибольшее – 10.32 ± 0.19 в объединенной группе популяций тувинских грубошерстных овец (TUV_MULTIPLE). Число эффективных аллелей на локус имело наименьшее значение у грубошерстной кучугуровской породы – 4.24 ± 0.53 и наибольшее в отдельной выборке тувинской грубошерстной овцы (TUV) – 5.74 ± 0.58 .

Что касается параметров генетического разнообразия, то наблюдаемая гетерозиготность в группе тонкорунных и полутонкорунных овец была на уровне 48.9–89.1% и у грубошерстных пород – 51–97.7%, а ожидаемая – 69–82% и 76.1–82.2%, соответственно, что свидетельствует в пользу большего генетического разнообразия аборигенных пород овец.

Примечательно также, что во всех исследованных выборках за исключением пород бубэй, тувинской, забайкальской и цигайской был выявлен достоверный дефицит гетерозигот, который составил от 11.9 до 26.5% в группе тонкорунных и полутонкорунных овец и от 13.4 до 26.1% в группе грубошерстных пород (табл. 2). При этом среди пород с выявляемым родственным спариванием наибольшим уровнем генетического разнообразия и числом эффективных аллелей характеризовались каракульская порода и объединенная группа популяций тувинских овец (TUV_MULTIPLE).

Следует отметить, что низкий уровень аллельного и генетического разнообразия, отмечаемый у тонкорунных и полутонкорунных овец, в значительной степени обусловлен общностью их происхождения. Изначально тонкорунное овцеводство в России создавалось на базе мелких разрозненных стад типа мазаевских и новокавказских меринсов, из которых впоследствии были сформированы крупные государственные хозяйства. Дальнейшая селекция с привлечением зарубежного племенного материала, прежде всего австралийских меринсов и американских рамбулье, привела к тому, что внутривидовые различия в продуктивности тонкорунных овец превысили межпородные [20]. В результате отечественные меринсовы породы стали мало различимы между собой не только по физиологическим, но и по внешним признакам [21].

По итогам Neighbour-Net кластеризаций можно видеть (рис. 1, 2), что тувинские овцы из разных районов Республики Тыва сформировали две крупные ветви, четко выраженные на дендрограмме, построенной на основе матрицы попарных генетических дистанций по F_{ST} (рис. 1), и менее структурированные на дендрограмме, построенной по Jost's *D* (рис. 2).

Согласно дендрограмме по F_{ST} одна ветвь (рис. 1) образована популяциями Mandala, Dag-Uzhu, Irtysh, Malchyn, Aylyg-Oy, Murgustug, Choduraa, Oorug, Bai-Hol, Yamaalyk, а вторая объединяет популяции Adargan, Torgalyk, Sai-Khonash, Amyk, Duza, Mogen-buren, Sukpak,

Mongush, Despen, Bai-Tal, Beldir, Ak-Khaya, Alaak, что соответствует внутривидовому подразделению тувинской короткожирнохвостой овцы на два селекционно-заводских типа – горный и степной [4].

На диаграмме по Jost's D (рис. 2) в группе тувинских овец горного типа наиболее консо-

лированными оказались популяции Oorug, Malchyn, Aylyg-Oy, Yamaalyk, Bai-Hol, Choduraa. Популяции овец степного типа образовали два самостоятельных, близко расположенных кластера – Beldir, Adargan, Bai-Tal, Amyk, Alaak, Duza, Sukpak, Mogen-buren и Despen, Ak-Khaya, Mongush, а популяция Torgalyk заняла промежуточное положение между ними. В то время как

Таблица 1. Параметры аллельного разнообразия исследуемых популяций пород овец

Порода	n	N_A	N_E	$N_A \geq 5\%$	A_R
Тонкорунные длинношестехвостые					
Волгоградская (VLG)	30	8.90 ± 1.22	5.08 ± 0.70	5.80 ± 0.63	8.165 ± 1.049
Сальская (SAL)	30	8.50 ± 0.92	5.05 ± 0.63	5.90 ± 0.64	7.990 ± 0.839
Грозненская (GRZ)	30	9.00 ± 1.14	4.92 ± 0.62	5.40 ± 0.67	8.230 ± 0.954
Дагестанская горная (DAG)	30	9.00 ± 1.07	5.45 ± 0.82	5.40 ± 0.86	8.361 ± 0.972
Кулундинская (KUL)	30	7.20 ± 0.98	4.42 ± 0.72	5.30 ± 0.70	6.895 ± 0.892
Ставропольская (STA)	32	9.20 ± 0.92	4.88 ± 0.63	4.70 ± 0.45	8.538 ± 0.830
Маньчжурский меринос (MNM)	30	8.20 ± 0.90	4.54 ± 0.51	5.00 ± 0.45	7.639 ± 0.769
Советский меринос (SVM)	23	8.00 ± 0.75	4.95 ± 0.44	5.20 ± 0.42	8.000 ± 0.745
Забайкальская тонкорунная (ZBL)	30	8.90 ± 0.77	5.32 ± 0.53	6.00 ± 0.45	8.381 ± 0.682
Среднее	265	8.54 ± 0.96	4.96 ± 0.62	5.41 ± 0.59	8.022 ± 0.859
Полутонкорунные длинношестехвостые					
Горноалтайская (ALT)	30	8.50 ± 0.99	4.28 ± 0.70	4.80 ± 0.61	7.766 ± 0.847
Куйбышевская (KUI)	30	8.50 ± 1.06	5.32 ± 0.80	5.90 ± 0.69	8.040 ± 0.979
Русская длинношерстная (RLH)	30	8.00 ± 0.79	4.28 ± 0.51	4.90 ± 0.41	7.417 ± 0.681
Северокавказская мясошерстная (NC)	30	8.50 ± 0.90	4.32 ± 0.59	5.00 ± 0.42	7.829 ± 0.795
Цигайская (TSIG)	30	10.30 ± 0.99	5.53 ± 0.42	6.40 ± 0.48	9.420 ± 0.818
Среднее	150	8.76 ± 0.95	4.75 ± 0.60	5.4 ± 0.52	8.094 ± 0.824
Грубшерстные длинножирнохвостые					
Карачаевская (KAR)	30	9.20 ± 1.10	5.25 ± 0.72	5.70 ± 0.63	8.546 ± 0.980
Тушинская (TSH)	30	9.60 ± 1.13	5.02 ± 0.79	5.70 ± 0.60	8.708 ± 0.959
Андийская (AND)	30	8.70 ± 0.98	4.80 ± 0.58	5.40 ± 0.65	8.092 ± 0.890
Лезгинская (LEZ)	30	8.60 ± 0.72	4.74 ± 0.74	5.80 ± 0.71	8.033 ± 0.686
Каракульская (KRK)	32	10.00 ± 0.91	5.75 ± 0.86	5.40 ± 0.76	9.099 ± 0.829
Кучугуровская (KCH)	34	9.20 ± 1.15	4.24 ± 0.53	4.80 ± 0.39	8.239 ± 0.959
Среднее	186	9.22 ± 1.00	4.97 ± 0.70	5.47 ± 0.62	8.453 ± 0.884
Грубшерстные короткошестехвостые					
Романовская (ROM)	30	9.80 ± 1.04	5.27 ± 0.81	5.20 ± 0.57	8.972 ± 0.908
Грубшерстные короткожирнохвостые					
Тувинская короткожирнохвостая (TUV_MULTIPLE)	1110	10.32 ± 0.19	5.37 ± 0.13	5.67 ± 0.10	8.764 ± 0.133
Тувинская короткожирнохвостая (TUV)	30	10.10 ± 1.16	5.74 ± 0.58	6.30 ± 0.52	9.322 ± 1.012
Буубэй (BUB)	30	10.00 ± 1.13	5.11 ± 0.69	6.30 ± 0.76	9.298 ± 1.030
Среднее	1170	10.14 ± 0.83	5.41 ± 0.47	6.09 ± 0.46	9.128 ± 0.725
Грубшерстные курдючные					
Эдильбаевская (EDL)	30	9.30 ± 1.21	4.66 ± 0.71	5.30 ± 0.72	8.173 ± 1.113
Калмыцкая курдючная (KLM)	30	9.50 ± 0.96	5.07 ± 0.63	5.90 ± 0.50	8.769 ± 0.824
Среднее	60	9.40 ± 1.09	4.87 ± 0.67	5.6 ± 0.61	8.471 ± 0.969

Примечание. n – объем выборки, N_A – среднее число аллелей на локус; N_E – число эффективных аллелей на локус; $N_A \geq 5\%$ – число информативных аллелей с частотой более 5%; A_R – аллельное разнообразие.

выборочная популяция (TUV) характеризуется существенным генотипическим обособлением (рис. 1, 2). Сравнение значений наблюдаемой гетерозиготности $H_o = 0.977$ и несмещенной ожидаемой гетерозиготности $H_{E(u)} = 0.822$ в этой выборке указывает на то, что в ней преобладают аутбредные спаривания (табл. 2). Дело в том, что тувинских овец интенсивно используют в промышленных скрещиваниях с баранами сараджинской курдючной породы и удельный вес

таких помесных форм превышает 60% всего поголовья овец Республики Тыва [22].

Можно отметить, что на дендрограмме по Jost's D (рис. 2) две популяции Dag-Uzhu и Irtysh образовали дополнительный межгрупповой кластер, причем Dag-Uzhu в большей степени сближается с овцами горного типа, а Irtysh – степного. Действительно, в СПК “Иртиш” занимаются разведением тувинских овец степного

Таблица 2. Параметры генетического разнообразия исследуемых популяций и пород овец

Порода	n	H_o	$H_{E(u)}$	F_{IS} (95%CI)
Тонкорунные длинношехвостые				
Волгоградская (VLG)	30	0.525 ± 0.082	0.764 ± 0.048	0.339 [0.185; 0.493]
Сальская (SAL)	30	0.512 ± 0.089	0.777 ± 0.036	0.369 [0.185; 0.553]
Грозненская (GRZ)	30	0.540 ± 0.089	0.774 ± 0.033	0.336 [0.151; 0.521]
Дагестанская горная (DAG)	30	0.560 ± 0.079	0.787 ± 0.032	0.312 [0.156; 0.468]
Кулундинская (KUL)	30	0.489 ± 0.095	0.713 ± 0.054	0.336 [0.114; 0.558]
Ставропольская (STA)	32	0.575 ± 0.061	0.778 ± 0.028	0.274 [0.155; 0.393]
Маньчжурский меринос (MNM)	30	0.647 ± 0.055	0.766 ± 0.029	0.161 [0.058; 0.264]
Советский меринос (SVM)	23	0.651 ± 0.06	0.801 ± 0.021	0.192 [0.061; 0.323]
Забайкальская тонкорунная (ZBL)	30	0.891 ± 0.018	0.807 ± 0.022	-0.109 [-0.165; -0.053]
Среднее	265	0.599 ± 0.070	0.774 ± 0.034	0.246[0.100; 0.391]
Полутонкорунные длинношехвостые				
Горноалтайская (ALT)	30	0.509 ± 0.084	0.690 ± 0.066	0.272 [0.096; 0.448]
Куйбышевская (KUI)	30	0.646 ± 0.052	0.780 ± 0.037	0.176 [0.079; 0.273]
Русская длинношерстная (RLH)	30	0.555 ± 0.066	0.738 ± 0.042	0.267 [0.142; 0.392]
Северокавказская мясошерстная (NC)	30	0.586 ± 0.053	0.738 ± 0.042	0.215 [0.133; 0.297]
Цыгайская (TSIG)	30	0.873 ± 0.014	0.820 ± 0.019	-0.069 [-0.13; -0.008]
Среднее	150	0.634 ± 0.054	0.753 ± 0.041	0.172 [0.064; 0.041]
Грубошерстные длинножирнохвостые				
Карачаевская (KAR)	30	0.516 ± 0.087	0.777 ± 0.041	0.367 [0.184; 0.550]
Тушинская (TSH)	30	0.507 ± 0.081	0.761 ± 0.043	0.362 [0.200; 0.524]
Андийская (AND)	30	0.550 ± 0.074	0.770 ± 0.034	0.306 [0.154; 0.458]
Лезгинская (LEZ)	30	0.510 ± 0.070	0.743 ± 0.045	0.336 [0.214; 0.458]
Каракульская (KRK)	32	0.634 ± 0.047	0.798 ± 0.034	0.211 [0.142; 0.280]
Кучугуровская (KCH)	34	0.574 ± 0.059	0.740 ± 0.032	0.228 [0.083; 0.373]
Среднее	186	0.549 ± 0.070	0.765 ± 0.038	0.302[0.163; 0.441]
Грубошерстные короткошехвостые				
Романовская (ROM)	30	0.651 ± 0.05	0.771 ± 0.044	0.143 [0.026; 0.260]
Грубошерстные короткожирнохвостые				
Тувинская короткожирнохвостая (TUV_MULTIPLE)	1110	0.601 ± 0.013	0.779 ± 0.006	0.234 [0.031; 0.435]
Тувинская короткожирнохвостая (TUV)	30	0.977 ± 0.017	0.822 ± 0.020	-0.196 [-0.276; -0.116]
Буубэй (BUB)	30	0.798 ± 0.023	0.787 ± 0.027	-0.023 [-0.105; 0.059]
Среднее	1170	0.792 ± 0.018	0.796 ± 0.018	0.050 [-0.117; 0.126]
Грубошерстные курдючные				
Эдильбаевская (EDL)	30	0.557 ± 0.073	0.739 ± 0.045	0.276 [0.149; 0.403]
Калмыцкая курдючная (KLM)	30	0.577 ± 0.071	0.784 ± 0.030	0.281 [0.134; 0.428]
Среднее	60	0.567 ± 0.072	0.762 ± 0.038	0.279 [0.142; 0.416]

Примечание. n – объем выборки, H_o – наблюдаемая гетерозиготность; $H_{E(u)}$ – несмещенная ожидаемая гетерозиготность; F_{IS} – коэффициент инбридинга.

типа, а в “Даг-Ужу” – горного, однако согласно дендрограмме по F_{ST} (рис. 1) обе эти популяции попадают в группу горных овец, что может свидетельствовать о неоднородной генетической дифференциации тувинских овец даже в пределах одного внутривидового типа.

В пользу этого утверждения свидетельствует и значительная внутригрупповая дивергенция отдельных популяций. Так, в кластере, объединяющем животных горного типа, наиболее удаленными оказались популяции Mandala и Aylyg-Ou (рис. 1, 2), Irtysh (рис. 1), а в группе овец степного типа – Despen, Sukpak, Alaak (рис. 1, 2) и Adargan (рис. 1).

При этом наибольшие дифференциация и генетическое разнообразие свойственны, прежде всего, овцам степного типа, причем внутригрупповые генетические различия между отдельными популяциями тувинской короткожирнохвостой овцы зачастую превышают межпородные (рис. 1, 2).

И все же, несмотря на сложную полиморфную генетическую структуру тувинской овцы, основную трудность представляет интерпретация данных по межпородной дифференциации.

Так, согласно дендрограммам, представленным на рис. 1 и 2 можно видеть, что цыгайская полутонкорунная овца значительно дистанцируется от грубошерстных овец (аборигенные курдючные и северокавказские породы), сближаясь с тонкорунными и полутонкорунными породами. Такое положение можно объяснить, с одной стороны, ее малоазиатским происхождением, а с другой, родством с мериносовыми овцами.

Еще М.Ф. Иванов считал, что цыгайские овцы являются очень близкими к мериносовым, имеют с ними общие корни и происходят от тех же тонкошерстных овец, которых разводили на фригийских пастбищах в Малой Азии за 800–1000 лет до н. э. [23], а П.Н. Кулешов, автор породы новокавказский меринос, отмечал, что голова цыгайской овцы настолько похожа на мериносовых овец, что их сложно различить [24]. По данным турецких исследователей, в отличие от малоазиатских аборигенных пород цыгайская овца также попадала в общий кластер с европейскими мериносами [25], в то время как наблюдаемое нами обособление цыгайской овцы (рис. 1, 2) может быть связано с генетической

неоднородностью конкретной рассматриваемой выборки ($H_o = 0.873$ и $H_{E(u)} = 0.820$).

Наряду с цыгайской породой подобное изолированное положение занимает забайкальская тонкорунная овца – сложная синтетическая порода, в период выведения которой, в разные годы, использовалось до 12 различных пород [26]. Вероятнее всего, как и в случае с выборкой цыгайской овцы, именно генетическая неоднородность забайкальского мериноса ($H_o = 0.891$ и $H_{E(u)} = 0.807$) определила его расположение на ребре дендрограммы (рис. 1, 2).

В целом же (рис. 1, 2) хорошо видно, что отечественные породы кластеризуются на две большие группы, одна из которых объединяет тонкорунных и полутонкорунных овец, а другая – аборигенные грубошерстные породы северокавказского и азиатского происхождения. При этом обе группы также структурно неоднородны.

Например, на дендрограмме по F_{ST} (рис. 1) в небольшом кластере сгруппировались маньчжурский и советский мериносы с романовской породой, а на дендрограмме по Jost's D (рис. 2) – маньчжурская, советская и ставропольская тонкорунные породы.

Понятно, что романовская грубошерстная короткохвостая овца попадает в общий кластер с длиннохвостыми мериносами случайно (рис. 1), так как ни сама эта порода, ни другие североазиатские короткохвостые овцы никогда не участвовали в создании тонкорунных пород овец. Что же касается родства маньчжурского мериноса и ставропольской тонкорунной породы, то оно более чем очевидно, так как последняя непосредственно участвовала в его выведении [27]. Однако возникает другой вопрос, чем же обусловлено сближение маньчжурского и советского мериносов (рис. 1, 2), при получении которых не использовались общие родительские или прародительские формы. Причина генетического “выравнивания” этих пород, вероятно, кроется в последствиях так называемой “австрализации”, когда в течение нескольких десятков лет проводилось систематическое улучшающее скрещивание российских тонкорунных овец с австралийскими мериносами [20].

Следующий подкластер в большом кластере тонкорунных и полутонкорунных овец, выявляемый на дендрограмме по F_{ST} (рис. 1), объединил четыре тонкорунные и одну полутонкорунную

породы, грозненскую, сальскую, кулундинскую, ставропольскую и соответственно горноалтайскую. Родство грозненской, кулундинской и горноалтайской овец не вызывает сомнений, так как при их выведении использовались австралийские меринсы. К тому же грозненская порода являлась базовой при создании горноалтайских и кулундинских овец, а близость грозненской, сальской и ставропольской пород определяет присутствие в их родословной новокавказского камвольного меринса [28]. Продолжительное использование австралийских меринсов в качестве “улучшателей” для грозненской тонкорунной [29], сальской [30] и ставропольской пород овец только способствовало в дальнейшем их большему сближению.

В свою очередь, обнаруживаемая на дендрограмме по F_{ST} (рис. 1) некоторая дивергенция кулундинской овцы может являться отражением отдельных негативных процессов, происходящих в этой породе и проявляющихся в частичном вырождении хозяйственно полезных признаков и появлению у нее нетипичной белой окраски [31].

Согласно дендрограмме по Jost's D (рис. 2) в общий кластер группируются куйбышевская, романовская, сальская, кулундинская и грозненская породы с образованием двух подкластеров, в один из которых попадают уже описанные нами родственные или общие по происхождению тонкорунные овцы: сальская, кулундинская и грозненская, а второй объединяет никак не связанные между собой куйбышевскую и романовскую породы овец.

Следующий подкластер, обнаруживаемый на дендрограммах по F_{ST} и Jost's D , объединяет полутонкорунные породы: кучугуровскую, русскую длинношерстную и северокавказскую (рис. 1, 2). В эту же группу пород на дендрограмме по F_{ST} попадают куйбышевские овцы (рис. 1), близость которых к северокавказской породе обусловлена присутствием в родословной обеих пород британских овец ромни-марш, а родство русской длинношерстной и кучугуровской овец связано с тем, что последняя, полученная от скрещивания в конце XIX в. местных овец воронежской губернии с волошскими овцами [32], непосредственно участвовала в образовании русской длинношерстной овцы. Объединение северокавказской и русской длинношерстной овцы объясняется присутствием в обеих породах крови английских линкольнов [27].

В то же время группировка дагестанской горной и волгоградской пород овец (рис. 1) совершенно необъяснима. И хотя в рамках общего подкластера эти породы достаточно дифференцированы друг от друга, они никак не связаны между собой, чего не скажешь про родство волгоградских и горноалтайских овец (рис. 2). Известно, что на первых этапах выведения волгоградской тонкорунной породы местных грубошерстных курдючных маток скрещивали с мясо-шерстными баранами породы прекос [33], которых завозили и на Алтай, где они участвовали в выведении горноалтайской породы [34].

Что же касается грубошерстных длинножирнохвостых овец, то на дендрограмме по F_{ST} аборигенные северокавказские породы лезгинская, андийская и карачаевская группируются в один общий куст с некоторым обособлением карачаевских овец (рис. 1). На дендрограмме по Jost's D (рис. 2) к этой группе добавляется тушинская овца, а карачаевская порода еще больше дифференцируется. Подобное взаиморасположение аборигенных северокавказских пород во многом обосновано картографией районов их возникновения. В частности, Ахметский район Грузии (тушинская порода) граничит с Ботлихским (андийская порода) и Ахтынским (лезгинская порода) районами Дагестана, в то время как Карачай (карачаевская порода) – историческая территория формирования и проживания карачаевцев в верховьях р. Кубань в Карачаево-Черкесии находится на значительном удалении.

Происхождение местных овец Дагестана и, в частности, лезгинских и андийских пород пока не установлено. Известно только, что они создавались местным населением путем систематического и целенаправленного отбора и подбора муфлонообразных предков домашних овец. Позднее на их формирование могли оказать влияние местные породы, разводимые в Грузии и Азербайджане [35]. Действительно, в нашем случае тушинская порода образует общий кластер с андийской и лезгинской овцами, при одновременном дистанцировании друг от друга (рис. 2).

Кластер курдючных овец включает эдильбаевскую и калмыцкую породы (рис. 2). Эдильбаевские овцы были выведены во второй половине XIX в. народной селекцией в междуречье Волги и Урала, для чего отбирали лучших курдючных овец и затем скрещивали их с местными грубошерстными астраханскими баранами [27]. Калмыцкая курдючная порода овец была зарегистрирована

стрирована сравнительно недавно, в 2012 г., и в ее создании были задействованы местные калмыцкие и помесные калмыцко-эдильбаевские овцы, а также бараны торгудской породы [36]. Обе рассматриваемые породы (эдильбаевская и калмыцкая) тесно консолидированы (рис. 1, 2), что не исключает их общего происхождения от ойратских курдючных овец Западной Монголии.

В начале XVII в. часть ойратских племен ушла из Джунгарии (северная территория современного Синьцзян-Уйгурского автономного района Китая) в низовья Волги и составила население Калмыцкого ханства, в 1771 г. половина калмыков (в основном торгуты и хошеуты) вернулась на прежние кочевья. Естественно, что в процессе этих крупных переселений перегонялся скот, включая курдючных овец [37].

При этом каракульская овца, находясь с курдючными породами в одном кластере, несколько отдалается от них (рис. 1, 2) и этому тоже есть объяснение. Б.Н. Васин (1968) считал, что современная каракульская порода произошла в результате смешения двух (или нескольких) групп овец, из которых одна была курдючной с грубой шерстью, другая же относилась к полугрубошерстным афганским и курдским породам [38].

На представленных дендрограммах (рис. 1, 2) короткожирнохвостая местная бурятская порода буубэй занимает промежуточное положение между тувинскими короткожирнохвостыми и курдючными овцами, генеалогически сближаясь с последними, что не удивительно, если предположить их общемонгольское происхождение. Однако нельзя исключать и наблюдающийся в последние годы фактор бесконтрольных скрещиваний с бурятской грубошерстной породой овец, из-за чего произошла частичная утрата ее продуктивных качеств [39].

Проведенный в дальнейшем анализ генетической структуры (рис. 3) показывает при $K = 2$ разделение популяций тувинской короткожирнохвостой овцы и других российских пород овец на два основных кластера, с последующей генетической дифференциацией тувинских овец при $K = 3$ на два внутрипородных типа: горный и степной. Повышение уровня кластеризации ($K=5$) приводит к тому, что у тувинской овцы выделяется самостоятельный кластер популяции *Irtys*, а остальные российские породы начинают разделяться на две группы, одна из которых включает тонкорунные и полутонкорунные по-

роды, а вторая – грубошерстные аборигенные. В дальнейшем, от $K = 6$ и выше отмечается следующая дифференциация тувинских популяций овец преимущественно степного внутривидового типа и при $K = 8$ в группе тувинских овец популяция *Despen* формирует свой собственный кластер на фоне неопределенной перекрывающейся дифференциации отдельных российских пород.

Таким образом, по результатам адмикс-анализа, с одной стороны, подтверждается высокий уровень изоляции и генетической изменчивости тувинских овец, а с другой, – градиация отечественных пород овец на группу тонкорунных и полутонкорунных и группу грубошерстных.

ОБСУЖДЕНИЕ

Любое пороодообразование как процесс человеческой деятельности, не может рассматриваться вне культуры, истории и географии. В историко-этнографической перспективе тувинская культура обычно воспринимается как этнокультура тюркских племен, осевших в Засаянье в VI–VIII вв. н. э. [40]. Скорее всего, именно этот временной период и можно считать началом формирования тувинской короткожирнохвостой овцы, где одними из определяющих факторов отбора стали изоляция региона и значительная пестрота его почвенно-климатических условий.

В географическом разрезе Тува характеризуется как находящаяся в центре Азии, удаленная и труднодоступная страна [41], границы которой на западе, севере, востоке и юго-востоке проходят по высоким горным хребтам, а на юге – по приподнятым равнинам и средневысотным горам [42]. Как следствие, удаленность и обособленность региона обусловили генетическую изолированность тувинских овец.

С другой стороны, сложный рельеф и контрастный климатический режим территории определяют большое разнообразие и пространственную неоднородность почвенного покрова Тувы [43], что при разном уровне кормообеспечения пастбищ создает условия для формирования генетической неоднородности тувинской короткожирнохвостой породы при относительном внешнем сходстве ее внутривидовых типов.

Однако сложная внутривидовая дифференциация свойственна не только тувинской овце, но и некоторым другим аборигенным породам.

Так, отдельные разновидности или отродья горных и предгорных овец при определенном сходстве имеют значительные различия, вызванные особенностями условий содержания и разведения [44]. Например, карачаевская порода представлена тремя внутривидовыми типами: “кара-мююз”, “тумак” и “кекбаш” [45], которые различаются по живой массе, настригу и качеству шерсти [46].

Еще большим разнообразием характеризуется каракульская овца, в структуре генофонда которой выделяют многочисленные эколого-географические, внутривидовые, шерстно-конституциональные, продуктивные и заводские типы [47]. Подтверждением вышесказанному могут служить значительные генетические расхождения, выявляемые между каракульскими овцами на территории республик бывшего СССР [48].

В настоящей работе при ранжировании объектов основной акцент был сделан на использовании Neighbor-Net кластеризации, в этом случае для оценки генетической дифференциации чаще всего применяют индекс фиксации – F_{ST} . Однако при анализе STR-маркеров уровень гетерозиготности популяций оказывает негативное влияние на его значения. В качестве альтернативы Л. Джостом была предложена мера генетической дистанции Jost's D , базирующаяся на изменчивости эффективного числа аллелей [14].

Согласно нашим данным хорошо видно, что в отличие от дендрограммы по F_{ST} кластеризация по Jost's D существенно “улучшает” дифференциацию неродственных между собой пород, например дагестанской горной и карачаевской. Также очевидна группировка тушинской овцы с территориально близкими ей северокавказскими аборигенными породами.

В связи с выявляемыми “разночтениями” интерес представляет сравнение полученных нами данных по STR-маркерам с ранее проведенным SNP-анализом, выполненным с привлечением тех же самых пород овец [9].

На первый взгляд кластеризация пород по данным SNP-генотипирования выглядит более структурированной, причем системность в дифференциации пород усиливается при дополнительном включении в анализ овец мирового породного генофонда. Прежде всего это хорошо видно на примере таких “сложных случаев”, как кластеризация романовской по-

роды, которая по результатам SNP-маркирования попадает в группу овец Северной Европы. Действительно, на происхождение романовской породы от северных короткохвостых овец указывали еще М.Е. Лобашев, П.Н. Кулешов и М.Ф. Иванов. Это утверждение подтверждают и краниологические исследования, проведенные в 1916 г. Н.П. Чирвинским и В.Б. Елагиным, и сравнительно небольшой размер романовских овец относительно других пород [49]. Также по результатам SNP-анализа вполне обосновано объединение в общий кластер родственных горноалтайской и цигайской пород и обособление волгоградской тонкорунной породы [9], сложное происхождение которой, как результат скрещивания нескольких пород разного направления продуктивности, обуславливает разнотипичность ее генофонда [50].

В то же время при SNP-маркировании Neighbor-Net кластеризация по F_{ST} “игнорирует” генетическую общность русской длинношерстной овцы с кучугуровской породой, которая значительно отдалается от нее, одновременно сближаясь с неродственными ей полутонкорунными цигайскими и горноалтайскими овцами. Иными словами, кластеризация, проводимая по данным SNP-анализа, успешно решая проблему дифференциации сложных синтетических пород, в отличие от STR-маркирования не учитывает более тонкие межпородные генетические взаимосвязи на уровне близкородственных групп [14], что создает предпосылки для взаимного методологического дополнения SNP- и STR-маркирования.

Подводя общий итог работе, можно отметить, что обнаруживаемый высокий уровень генетического полиморфизма внутривидовых типов тувинской короткожирнохвостой овцы является показателем экологической пластичности породы и следствием ее приспособляемости к изменениям окружающей среды, а генетическая изоляция популяций тувинских овец определяется географической обособленностью региона.

По результатам межпородной дифференциации основным фактором сближения тонкорунных пород овец является их “австрализация” (вводные и улучшающие скрещивания с австралийским мериносом), а объединение тонкорунных и полутонкорунных пород обусловлено влиянием новокавказского камвольного мериноса, выступающего общей предковой формой для подавляющего большинства российских пород овец

шерстной и мясо-шерстной продуктивности.

В заключение хотелось бы добавить, что в ближайшей перспективе в рамках гранта Российского научного фонда с использованием новой генетической системы, разработанной в ИОГен РАН на базе технологии ДНК-чипирования [51], планируется исследование генетической структуры пород овец с помощью методов маркерной селекции, включая оценку аллельного разнообразия генов продуктивности и адаптивности, что позволит дополнить сведения по филогении и географии овец с учетом полученных в настоящей работе результатов по STR-маркерам.

Исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ – проект № 23-16-00059, государственных заданий Минобрнауки РФ “Генетические технологии в биологии, медицине и сельском хозяйстве” – 122022600162-0 и “Изуче-

ние генофондов сельскохозяйственных животных” (16.11.2016) – АААА-А16-11611610182-7, а также в рамках финансовой поддержки Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, грант № 14/2008. 075-15-2021-1037 (внутренний № 15. БРК.21.0001).

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дмитриева Т.О. Мясная порода овец – катумская // Аграрная наука. 2018. № 6. С. 25–27.
2. Цырендондоков Н.Д. Основы овцеводства: биологические особенности овец. Технология произ-

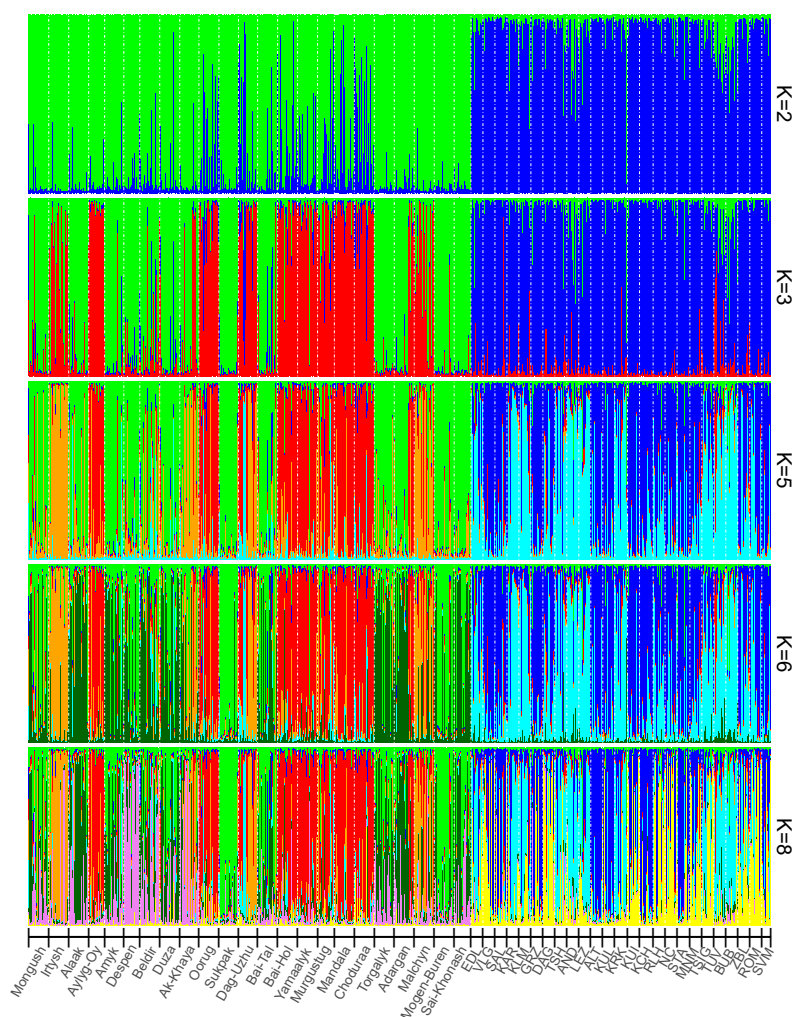


Рис. 3. Популяционно-генетическая структура пород и популяций овец.

- водства. М.: Росагропромиздат. 1989. 175 с.
3. *Столповский Ю.А., Шумиит Л.В., Кол Н.В., и др.* Анализ генетической изменчивости и филогенетических связей у популяций тувинской короткожирнохвостой овцы с использованием ISSR-маркеров // С.-х. биология. 2009. № 6. С. 34–43.
 4. *Бекетов С.В., Коноров Е.А., Пискунов А.К. и др.* Популяционно-генетическая характеристика тувинских короткожирнохвостых овец // Генетика. 2022. Т. 58. № 3. С. 332–342.
 5. Государственный племенной регистр, 2023 <http://opendata.mcx.ru/opendata/7708075454-plemennyuregistr>.
 6. *Нестерук Л.В.* Генетический полиморфизм романовской породы овец: Автореф. Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИОГен РАН, 2016. 22 с.
 7. *Zinovieva N.A., Selionova M.I., Gladyr E.A. et al.* Investigation of gene pool and genealogical links between sheep breeds of southern Russia by blood groups and DNA microsatellites // Genetika. 2015. V. 47. P. 395–404.
 8. *Денискова Т.Е., Селионова М.И., Гладырь Е.А. и др.* Изменчивость микросателлитов в породах овец, разводимых в России // С.-х. биология. 2016. Т. 51. № 6. С. 801–810. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2016.6.801rus>
 9. *Deniskova T.E., Dotsev A.V., Selionova M.I. et al.* Population structure and genetic diversity of 25 Russian sheep breeds based on whole-genome genotyping // Genet. Sel. Evol. 2018. V. 50. №. 29. <https://doi.org/10.1186/s12711-018-0399-5>
 10. *Денискова Т.Е., Доцев А.В., Зиновьева Н.А.* Характеристика современного генофонда российских пород овец на основе применения ДНК-чипов высокой плотности // Материалы науч. конф. с междунар. участием “Генетические процессы в популяциях”. М.: ИОГен РАН, 2022. С. 24.
 11. *Deniskova T., Esmailzadeh A., Dotsev A. et al.* A search for Eurasian sheep relationships: Genomic assessment of the autochthonous sheep breeds in Russia and the Persian plateau // Diversity. 2022. V. 14. № 6. P. 445. <https://doi.org/10.3390/d14060445>
 12. *Кошкина О.А., Денискова Т.Е., Доцев А.В., Зиновьева Н.А.* Гаплотипическое разнообразие российских пород овец // Сборник научных трудов КНЦЗВ. 2022. Т. 11. № 1. <https://doi.org/10.48612/sbornik-2022-1-74>
 13. *Olschewsky A., Hinrichs D.* An overview of the use of genotyping techniques for assessing genetic diversity in local farm animal breeds // Animals. 2021. V. 11. № 7. <https://doi.org/10.3390/ani11072016>.
 14. *Кузнецов В.М.* Сравнение методов оценки генетической дифференциации популяций по микросателлитным маркерам // Зоотехния. 2020. С. 169–182. <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2020.21.2.169-182>.
 15. *Huson D.H., Bryant D.* Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // Mol. Biol. Evol. 2006. V. 23. № 2. P. 254–267. <https://doi.org/10.1093/molbev/msj030>
 16. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. 2018. <https://www.R-project.org>.
 17. *Peakall R., Smouse P.E.* GenAIEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // Bioinformatics. 2012. V. 28. № 19. P. 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
 18. *Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P.* Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. V. 155. № 2. P. 945–959.
 19. *Keenan K., McGinnity P., Cross T.F. et al.* DiveRsity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors // Methods Ecol. Evol. 2013. № 4. P. 782–788. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12067>
 20. *Абонеев В.В., Селькин И.И., Кулаков Б.С.* О породной структуре тонкорунного и полутонкорунного овцеводства // Сб. науч. трудов Ставропольского н.-и. ин-та животноводства и кормопроизводства, 2005. Т. 1. № 1. С. 16–20.
 21. *Марзанов Н.С., Амерханов Х.А., Фокеев В.С. и др.* Генетические особенности овец отечественных и зарубежных тонкорунных пород // С.-х. биология. 2012. № 2. С. 14–26.
 22. *Монгуш С.С.* Продуктивные качества тувинско-сараджинских полугрубошерстных овец // Материалы междунар. научно-практ. конф. “Состояние, проблемы и перспективы развития овцеводства и козоводства в Российской Федерации”. Чита, 2018. С. 29–33.
 23. *Иванов М.Ф.* Овцеводство. М.: Сельхозгиз, 1935. 816 с.
 24. *Останчук П.С.* Породы овец в контексте исторического развития отрасли на Крымском полуострове // Аграрный вестник Урала. 2021. Т. 210. № 7. С. 75–86. <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2021-210-07-75-86>
 25. *Akış I., Esen Gürsel F., Nacihasanoğlu Çakmak N. et al.* Polymorphisms of Cyp19 and Myostatin Genes in Turkish Indigenous Sheep Breeds // J. Hellenic Veterinary Med. Society. 2017. V. 68. P. 313–318.
 26. *Мурзина Т.В., Вершинин А.С., Дамдинова Л.Г.* Генетический потенциал забайкальской тонкорунной породы овец // Овцы, козы, шерстяное дело. 2016. № 1. С. 8–11.
 27. *Максимов Г.В., Иванова Н.В., Максимов А.Г.* По-

- роды овец и коз. Персиановский: Донской ГАУ, 2018. 182 с.
28. Словарь-справочник по животноводству. М.–Л.: Сельхозгиз, 1935. 612 с.
 29. Мороз В.А., Исмаилов И.С. К вопросу селекции овец грозненской породы // Вестник АПК Ставрополя. 2013. Т. 10. № 2. С. 72–75.
 30. Колосов Ю.А., Засемчук И.В., Широкова Н.В., Бакоев Н.Ф. Сальская порода овец – история развития и совершенствования // Сб. науч. трудов Ставропольского н.-и. ин-та животноводства и кормопроизводства. 2014. Т. 3. № 7. С. 84–87.
 31. Владимиров Н.И., Старожук С.И., Владимиров Н.Ю. Некоторые экстерьерно-конституциональные особенности овец кулундинской породы // Вестник Алтайского гос. аграрного ун-та. 2003. № 2. С. 259–261.
 32. Эрст Л.К., Дмитриев Н.Г., Паронян И.А. Генетические ресурсы сельскохозяйственных животных в России и сопредельных странах. Санкт-Петербург: ВНИИГРЖ, 1994. 469 с.
 33. Цырендондоков Н.Д. Создание новой породы волгоградских тонкорунных мясо-шерстных овец // Вопросы совершенствования племенной работы и технологий в животноводстве. М.: Московская ветеринарная академия, 1979. Т.104. С. 31–41.
 34. Подкорытов А.Т. Горное овцеводство: разведение, селекция, кормление, содержание, переработка, технология, экономика. Барнаул: Азбука, 2019. 818 с.
 35. Гаджиев З.К., Бобрышова Г.Т. Грубошерстные овцы Дагестана // Сб. науч. трудов Всеросс. н.-и. ин-та овцеводства и козоводства. 2017. Т. 2. № 10. С. 3–10.
 36. Юлдашбаев Ю.А., Арилов А.Н., Зулаев М.С., Гаряев Б.Е. Новая порода овец – калмыцкая курдючная // Изв. ТСХА. 2013. Вып. 3. С. 109–113.
 37. Очир А., Бакаева Э.П., Орлова К. В. Монгольские этнонимы: вопросы происхождения и этнического состава монгольских народов. Элиста: КИГИ РАН, 2016. 286 с.
 38. Васин Б. Н. Цветной каракуль. М.: Колос, 1968. 105 с.
 39. Митыпова Е.Н., Цыбикова Р.Н. Совершенствование овец аборигенной бурятской грубошерстной породы в направлении повышения продуктивности // Вестник Алтайского гос. аграрного ун-та. Т. 147. № 1. 2017. С. 104–110.
 40. Маннай-оол М.Х. Тувинцы. Происхождение и формирование этноса. Новосибирск: Наука, 2004. 164 с.
 41. Попков Ю.В., Тюгашев Е.А. “Затерянный мир”: тувинская культура в центр-периферийной интерпретации геокультурного и социокультурного пространства // Новые исследования Тувы. 2022. № 1. С. 225–236. <https://doi.org/10.25178/nit.2022.1.15>
 42. Прокофьева Е.Д. Процесс национальной консолидации тувинцев. СПб.: Наука, 2011. 538 с.
 43. Дубровский Н.Г. Степные и залежные фитосистемы Тувы: Автореф. Дис. ... докт. биол. наук. Улан-Удэ: Бурятский гос. ун-т, 2007. 48 с.
 44. Потанина А.В. Овцеводство Дагестана и пути его дальнейшего улучшения. Махачкала. 1968. 468 с.
 45. Тамбиев Х.М. История и пути развития карачаевской породы овец. Черкесск: Изд. КНИИ, 2007. 222 с.
 46. Гаджиев З.К., Османова О.Р. Продуктивность овец карачаевской породы разных генотипов // Сб. науч. трудов Краснодарского науч. центра по зоотехнии и ветеринарии. 2014. С. 1–4.
 47. Елемесов К.Е. Руководство по каракулеводству. Алма-Ата: Кайнар, 1986. 219 с.
 48. Марзанов Н.С., Петров С.Н., Марзанова Л.К. и др. Генетические особенности и происхождение каракульской породы овец // Овцы, козы, шерстяное дело. 2014. № 4. С. 15–17.
 49. Лобков В.Ю., Белоногова А.Н., Арсеньев Д.Д. Биологические особенности овец романовской породы. Ярославль: Изд-во ФГБОУ ВПО “Ярославская ГСХА”, 2012. 162 с.
 50. Шайдуллин И.Н., Фейзуллаев Ф.Р., Кириллова Е.К. и др. Продуктивные качества овец волгоградской породы разных конституциональных типов // Сб. науч. трудов Ставропольского н.-и. ин-та животноводства и кормопроизводства. 2012. Т. 2. № 1. С. 102–107.
 51. Столповский Ю.А., Кузнецов С.Б., Солоднева Е.В., Шумов И.Д. Новая система генотипирования крупного рогатого скота на основе технологии ДНК-микрочипов // Генетика. 2022. Т. 58. № 8. С. 857–871.

**Populations of Tuvan Shot-Fat-Tailed Sheep
in the Structure of the Gene Pool of Sheep Breeds
of the Russian Federation**

© 2024 S. V. Beketov^{a,*}, T. E. Deniskova^b, A. V. Dotsev^b, E. A. Nikolaeva^a, N. A. Zinovieva^b,
M. I. Selionova^c, Yu. A. Stolpovsky^a

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

^b*Federal Research Center for Livestock – VIZh named after academician L.K. Ernst, Moscow, 142132 Russia*

^c*Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, 127550 Russia*

**e-mail: svbeketov@gmail.com*

Using 11 microsatellite markers (OarCP49, INRA063, HSC, OarAE129, MAF214, OarFCB11, INRA005, SPS113, INRA23, MAF65, McM527), data were obtained on the levels of variability and degree of differentiation of 24 populations (1140 samples) of the Tuvan coarse-haired short-fat-tailed sheep of different regions of the Republic of Tuva and 24 breeds of sheep (721 samples) of various origins, covering the main sheep-breeding regions of the Russian Federation. During the analysis, a high level of genetic isolation and variability of Tuvan sheep was found, and in the general structure of Russian sheep breeds, a pronounced genetic divergence was revealed into two large groups, one of which unites fine-fleeced and semi-fine-fleeced sheep, and the other indigenous coarse-wooled breeds of North Caucasian and Asian origin

Keywords: Tuvan sheep, russian sheep breeds, microsatellites, genetic variability, phylogeny, cultural and indigenous breeds.