

Молекулярная генетика

Рубрика

Научная статья /
Original research article

doi.org/10.31043/2410-2733-2025-3-43-50
УДК: 577.21:575.13:636.012

С. И. Сорокин¹, Л. А. Храброва¹, Н. В. Блохина¹

Ассоциация гаплотипов цитохром с-оксидазы *COX2* с матрилинейной структурой и работоспособностью чистокровных верховых лошадей

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт коневодства имени академика В. В. Калашникова

Рекомендации для цитирования:

Сорокин С. И. Ассоциация гаплотипов цитохром с-оксидазы *COX2* с матрилинейной структурой и работоспособностью чистокровных верховых лошадей / С. И. Сорокин, Л. А. Храброва, Н. В. Блохина // Генетика и разведение животных. — 2025. — № 3. — С. 43–50. <https://doi.org/10.31043/2410-2733-2025-3-43-50>

For citation:

Sorokin S. Association of cytochrome c oxidase *COX2* haplotypes with the matrilineal structure and performance of Thoroughbred horses / S. Sorokin, L. Khrabrova, N. Blohina // Genetics and animal breeding. — 2025. — №. 3. — P. 43–50. <https://doi.org/10.31043/2410-2733-2025-3-43-50>

Поступила в редакцию: 14.08.2025.

Received: 14.08.2025.

© Sorokin S., Khrabrova L., Blohina N., 2025

This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).



Конфликт интересов:

авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest:

the authors declare that they have no conflict of interest.

Введение. Митохондриальная ДНК обладает рядом уникальных свойств: наследуется по материнской линии, является гаплоидной по своей структуре, не комбинируется и имеет более высокую скорость мутаций, чем ядерная ДНК [1]. Анализ митохондриального генома является весьма информативным инструментом в популяционной генетике и молекулярной филогенетике

Аннотация.

Изучение митохондриального генома чистокровных верховых лошадей представляет значительный интерес как для оценки дифференциации матрилинейной структуры породы, так и для поиска генов, определяющих работоспособность лошадей.

Цель: изучить вариабельность гаплотипов *COX2* в женских линиях чистокровной верховой породы и их ассоциацию со скаковой работоспособностью лошадей.

Материалы и методы: генотипирование 40 кобыл чистокровной верховой породы по гаплогруппам мтДНК и типам цитохром с-оксидазы *COX2A>G* проводили по методу Сэнгера в лаборатории генетики ВНИИ коневодства. При идентификации нуклеотидных последовательностей использовали данные GenBank по 17 номенклатурным гаплогруппам, размещенных под номерами доступа: JN398377-JN398457 и EF597513-EF597514. Результаты секвенирования контрольного участка D-петли мтДНК анализировали в программе Mega 12. При анализе последовательности *COX2* использовали авторские праймеры и набор реагентов GenSeq. Скаковую работоспособность лошадей оценивали по комплексу показателей, включая общую сумму выигрыша, средний выигрыш за скачку, процент успеха, дистанцию побед и лучшую резвость.

Результаты. У протестированных лошадей были выявлены три варианта цитохром с-оксидазы *COX2* при наличии гаплотипа А во всех женских линиях. Гаплотип G был зарегистрирован только у кобыл маточных семейств, относящихся к гаплогруппе L. Чистокровные верховые кобылы с гаплотипом А в целом имели более успешную скаковую карьеру по сравнению с носительницами варианта А/G ($P > 0.05$).

Закключение. Вариабельность гаплотипов гена *COX2A>G* у лошадей чистокровной верховой породы ассоциирована преимущественно с гаплогруппой L мтДНК, что дополняет сведения о матрилинейной структуре породы и митохондриального генома.

Ключевые слова: лошадь; чистокровная верховая порода; гаплогруппы мтДНК; ген цитохром с-оксидазы, работоспособность.

разных видов животных, включая домашних лошадей [2, 3]. Характеристики гаплотипов мтДНК позволяют идентифицировать внутри- и межпородные связи [4–6], особенно в сочетании с археологическими данными [7, 8]. МтДНК широко используется в филогенетических исследованиях лошадей, предоставляя ценные сведения об их происхождении и возможность отслежи-

вать родословные по материнским линиям для проверки достоверности записей племенных книг [9, 10]. У лошадей была выявлена высокая вариабельность гаплотипов митохондриальной ДНК, свидетельствующая о наличии нескольких диких предков и существовании разных регионов одомашнивания [11, 12]. Благодаря изучению митохондриального генома было окончательно установлено, что вид *Equus caballus* имеет отдельную ветвь развития и является ближайшим родственником, но не прямым потомком дикой лошади Пржевальского [13].

Митохондриальный геном млекопитающих имеет сходную организацию и включает 37 генов, кодирующих 13 белков, 22 тРНК и 2рРНК. У лошадей его длина составляет 16600 пар нуклеотидов [14]. Среди митохондриальных генов наибольший интерес для изучения представляют цитохром с-оксидаза *COX2*, которая является ключевым ферментом митохондриальной цепи переноса электронов при преобразовании кислорода в процессе окислительного фосфорилирова-

ния [15]. По данным Т.В. Долматович с соавторами [16], в последовательности генов цитохром с-оксидаз *COX1*, *COX2* и *COX3* у лошадей белорусской упряжной породы были идентифицированы многочисленные нуклеотидные замены, которые чаще локализовались в третьем положении кодонов. По мнению исследователей, высокая вариабельность структуры генов цитохром с-оксидаз может быть ассоциирована с разной функциональной активностью гаплотипов и работоспособностью лошадей, поэтому представляет интерес для дальнейших исследований.

Анализ полиморфизма гипервариабельного участка D-петли мтДНК у 100 чистокровных верховых кобыл, принадлежащих к 19 генеалогическим женским линиям, выявил наличие 17 гаплотипов, включающих 39 полиморфных сайтов, в том числе 3 инверсии, 35 транзиций и 1 трансверсию [17]. Только 11 из 19 маточных семейств этой породы были представлены одним гаплотипом, тогда как у чистокровных кобыл 7 остальных семейств были обнаружены два (1, 5,

Таблица 1. Вариабельность гаплогрупп мтДНК и цитохром с-оксидазы *COX2* в матрилинейной структуре чистокровной верховой породы

Table 1. Live weight and average daily weight gain of heifers with different blood levels according to the Holstein breed

Гаплогруппа мтДНК	Номер семейства*	Кол-во кобыл	<i>COX2</i> A	<i>COX2</i> A/G	<i>COX2</i> G
B	5-i	1	1	0	0
	21-a	1	1	0	0
G	8	2	2	0	0
	9-e, 9-f	2	2	0	0
	A-1	1	1	0	0
H	19-b	1	1	0	0
I	4-n	1	1	0	0
	11-d, 11-f	3	3	0	0
	13	1	1	0	0
	19-b	1	1	0	0
L	2-a	2	0	2	0
	3-i	1	0	1	0
	4-o	2	0	2	0
	5-f	1	0	1	0
	7	1	0	1	0
	8-b	1	0	1	0
	10-b	1	0	1	0
	14, 14-c, 14-f	5	0	4	1
	16-g	1	0	1	0
M	23, 23-a	2	2	0	0
N	1-a, 1-k, 1-m, 1-n	8	8	0	0
	16	1	1	0	0
Итого:	1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 16, 19, 23	40	25	14	1

6, 9, 12, 16 и 19) и даже три гаплотипа. Такая закономерность матрилинейной структуры чистокровной верховой породы была подтверждена и настоящими исследованиями [18, 19].

Изучение митохондриального генома чистокровных верховых лошадей представляет интерес не только для оценки дифференциации матрилинейной структуры породы, но и для поиска генов, ассоциированных со скаковой работоспособностью. По данным австралийских исследователей [20], отдельные клады гаплогруппы L (L3b, L3b1a) ассоциировались с низкой скаковой работоспособностью лошадей. Было установлено, что данный функциональный эффект обусловлен значительными различиями между типами молекул 16s РНК, обусловленных мутацией T1458C.

Очевидно, что интеграция результатов исследования митохондриального генома, связанного с показателями работоспособности, позволит улучшить генетическую оценку, предоставляя селекционерам ценную информацию для сохранения и управления популяциями лошадей.

Цель исследований — изучить вариабельности гаплотипов D-петли мтДНК в связи с полиморфизмом A7518G в гене цитохром с-оксидазы COX2 в женских линиях чистокровной верховой породы и его ассоциацию со скаковой работоспособностью лошадей.

Материалы и методы. Генотипирование 40 кобыл чистокровной верховой породы по гаплогруппам мтДНК и типам цитохром с-оксидазы COX2A>G проводили по методу Сэнгера в лаборатории генетики ФГБНУ «ВНИИ коневодства имени академика В. В. Калашникова». В выборку были включены лошади из ведущих племенных хозяйств, испытанные на основных ипподромах страны.

ДНК выделяли из волосных луковиц с помощью набора «ExtraGene DNA Prep 200», производства ООО Лаборатория «Изоген» (г. Москва), согласно инструкции производителя. Праймеры для амплификации участка D-петли мтДНК с 15471 по 16000 основание были подобраны с учетом референсной последовательности ископаемой шведской лошади X79547 [14]. При идентификации нуклеотидных последовательностей использовали данные GenBank по 17 номенклатурным гаплогруппам [4], размещенных под номерами доступа: JN398377-JN39845. Результаты секвенирования контрольного участка D-петли мтДНК анализировали в программе Mega 12.

Для подъема целевого фрагмента кодирующего региона гена COX2 были использованы авторские праймеры: F-AGTTAAATTATAGGTTAAAC-CCCTA, R-TTGAACCTCAATCTTTAACT-

ТААААG, подобранные на основе опубликованной нуклеотидной последовательности. Очистку продуктов амплификации выполняли в агарозном геле. Реакция секвенирования проведена с помощью набора реагентов для секвенирования ДНК по методу Сэнгера GenSeq, производства НПК «Синтол», г. Москва. Очистка продуктов секвенирования осуществлена методом мягкого осаждения смесью этанола с ацетатом аммония по стандартному протоколу. Чтение сиквенсной последовательности проводили на генетическом анализаторе ABI 3130 с последующим анализом данных в программе Sequencing analysis v5.3.1. Скаковую работоспособность лошадей оценивали по комплексу показателей, включая общую сумму выигрыша, средний выигрыш за скачку, процент успеха, дистанцию побед и лучшую резвость на фурлонг (200 м). Статистическую обработку полученных данных осуществляли с использованием программы MS Excel 2010. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента с учетом статистических значений $P < 0,05$.

Результаты и обсуждение. На основании результатов секвенирования последовательности D-петли мтДНК размером 530 пн у 40 кобыл чистокровной верховой породы, относящихся к 15 основным семействам, было идентифицировано 39 гаплотипов, соответствующих гаплогруппам: B, G, H, I, L, M и N по классификации Achilli et al. [4]. При этом у кобыл большинства маточных семейств была определена принадлежность только к одной гаплогруппе (табл. 1). И только в трех маточных семействах этой породы (5, 8 и 19b) было выявлено по 2 гаплогруппы, что было отмечено и в нашем предыдущем исследовании [19].

Среди протестированных кобыл наиболее широко была представлена митохондриальная гаплогруппа L (37,5 %), объединяющая большую группу женских семейств (2, 3, 4, 5, 7, 8, 10, 14, 16) по классификации B. Low [21]. Наиболее распространенное в чистокровной верховой породе семейство 1, ведущее начало от Tregonwell's Natural Barb Mare, включало 9 кобыл (22,5 %). Шесть носительниц гаплогруппы I (15,0 %) представляли еще четыре маточных семейства: 4, 11, 13 и 19 (рис. 1).

Филогенетическое дерево, построенное по методу Neighbor-Joining (NJ) на основе анализа нуклеотидной последовательности амплифицированного участка D-петли мтДНК, наглядно демонстрирует широкую вариабельность гаплотипов у протестированных кобыл и свидетельствует о достаточно представительной выборке животных, включающей все типичные для породы гаплогруппы за исключением отсутствующей гаплогруппы A.

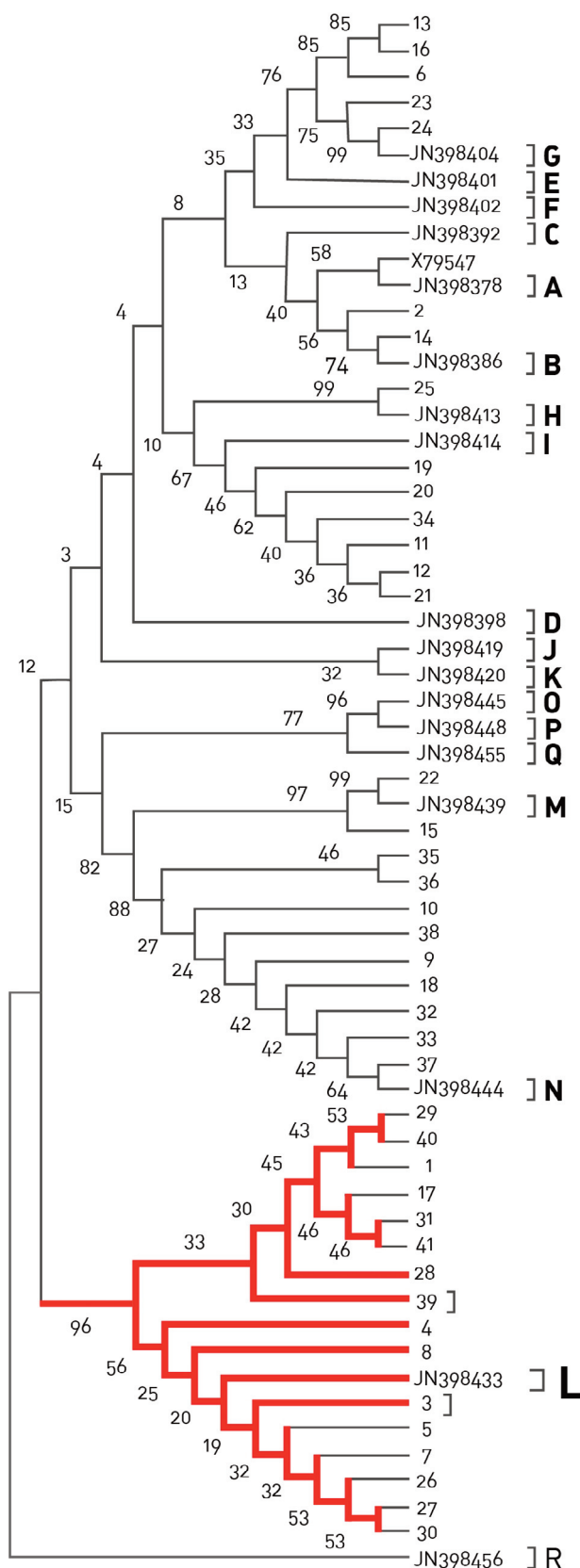


Рис. 1. Дендрограмма матрилинейной структуры лошадей чистокровной верховой породы, построенная по методу Neighbor-Joining (NJ). Красным цветом выделены особи, объединенные в гаплогруппу мтДНК L с гаплотипами *COX2* A/G и G.

Fig. 1. A dendrogram of the matrilineal structure of Thoroughbred horses constructed using the Neighbor-Joining (NJ) method. Individuals grouped into mtDNA haplogroup L with *COX2* haplotypes A/G and G are highlighted in red.

В результате секвенирования нуклеотидной последовательности гена *COX2* у 15 протестированных кобыл (37,5 %) был выявлен однонуклеотидный полиморфизм A>G в 471 положении кодирующего региона *COX2*, приводящий к синонимичной замене 157 белка – глутаминовой кислоты (рис. 2). Данная мутация была картирована ранее и отмечена в базе данных GenBank, национального центра биотехнологической информации США под номером rs396715868.

У большинства протестированных кобыл (62,5 %), восходящих к маточным семействам: A-1, 1, 8, 9, 11, 13, 16, 19, 23 и относящихся к гаплогруппам B, G, H, I, M и N, была генотипирована только гаплогруппа A. Гетерозиготный вариант гена *COX2A>G* был определен у 14 кобыл (35%) нескольких маточных линий (2-а, 3-1, 4-о, 5-f, 7, 8-b, 10b, 14 и 16-g), входящих в кластер гаплогруппы L. Эта же гаплогруппа включала гаплотип G, обнаруженный у одной из кобыл подсемейства 14-f (рис. 1).

Наличие двух гаплотипов гена *COX2A>G* в митохондриальном геноме всех кобыл, относящихся к обширной гаплогруппе L, очевидно, специфично для лошадей, мтДНК которых отличается высокой комплексной вариабельностью и гетероплазмией [3, 16]. Очевидно, что однонуклеотидная замена A>G в гене цитохром с-оксидазы 2 имеет древнее происхождение и может служить генетическим маркером митохондриальной гаплогруппы L.

Оценка скаковой работоспособности протестированных кобыл по комплексу признаков свидетельствует о заметном преимуществе лошадей с гаплотипом A по проценту занятых первых мест (табл. 2). Но различия показателей кобыл с разными гаплотипами не были статистически значимыми из-за большого разброса показателей и значительной ошибки средних величин. Кобылы этой группы также показывали лучшую резвость на дистанцию 200 м – $12,75 \pm 0,353$ с по сравнению с носителями типа A/G ($12,83 \pm 0,273$ с, $P > 0,05$). Единственная в выборке лошадь с гаплотипом *COX2* G показала очень скромные результаты при ипподромных испытаниях.

Вместе с тем кобылы с наличием двух гаплотипов A/G в гене *COX2* демонстрировали лучшие дистанционные качества при лучшей дистанции побед 1935 м ($P > 0,05$) и при этом способность успешно скакать на любые дистанции.



Рис. 2. Положение SNP A>G на сиквенной последовательности гена *COX2*.

Fig. 2. Position of SNP A>G on the *COX2* gene sequence.

Заключение. Секвенирование последовательности митохондриальной ДНК у лошадей чистокровной верховой породы выявило вариабельность гаплотипов гена *COX2* A471G, ассоциированную со всеми обследованными маточными семействами, относящимися к гаплогруппе L. Установлено преимущество кобыл с гаплотипом *COX2* A практически по всем показателям скаковой работоспособности, включая резвость на дистанцию 200 м. В свою очередь лошади с гаплотипом *COX2* A/G отличались дистанционной универсальностью и успешно скакали на длинные дистанции. Возможная связь однонуклеотидного полиморфизма A7518G в гене цитохром с-оксидазы 2 с работоспособностью

Таблица 2. Показатели скаковой работоспособности чистокровных верховых кобыл с разными гаплотипами *COX2*

Table 2. Racing performance of thoroughbred mares with different *COX2* haplotypes

Гаплотип	Процент побед	Средняя дистанция побед, м
A	34,13±15,61	1864±288,3
A/G	25,30±18,75	1935±268,8
G	33,33	1600,0

лошадей чистокровной верховой породы указывает на необходимость дальнейших исследований в широком спектре лошадей призовых пород.

Литература

- Bowling A. T. The genetics of the horse / A. T. Bowling, A. Ruvinski. — CABI Publishing, Wallingford, 2000. — 528 p.
- Jansen T. Mitochondrial DNA and the origin of the domestic horse / T. Jansen, P. Foster, M. A. Levine et al. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2002. — Vol. 99. — Issue 16. — P. 10905–10910.
- McGahern A. Evidence for biogeographic patterning of mitochondrial DNA in Eastern horse populations / A. McGahern, M. A. M. Bower, C. J. Edwards et al. // Animal Genetics. — 2006. — Vol. 37. — № 5. — P. 494–497. doi: 10.1111/j.1365-2052.2006.01495.x.
- Achilli A. Mitochondrial genomes from modern horses reveal the major haplogroups that underwent domestication / A. Achilli, A. Olivieri, P. Soares et al. // PNAS. — 2012. — Vol. 109. — № 7. — P. 2449–2454. doi: 10.1073/pnas.1111637109.
- Khanshour A. M. Maternal phylogenetic relationships and genetic variation among Arabian horse populations using whole mitochondrial DNA D-loop sequencing / A. M. Khanshour, E. G. Cothran // BMC Genetics. — 2013. — Vol. 14. — P. 83. doi: 10.1186/1471-2156-14-83.
- Khaudov A. D. Genetic analysis of maternal and paternal lineages in Kabardian horses by uniparental molecular markers / A. D. Khaudov, A. S. Duduev, Z.A. Kokov et al. // Open Vet, J. — 2018. — Vol. 8. — № 1. — P. 40–46. doi: 10.4314/ovj.v8i1.7.
- Librado P. The origins and spread of domestic horses from the Western Eurasian steppes / P. Librado, N. Khan, A. Fages et al. // Nature. — 2021. — № 598 (7882). — P. 1–7. doi: 10.1038/s41586-021-04018-9.
- Kusliy M. A. Traces of Late Bronze and Early Iron age Mongolian horse mitochondrial lineages in modern populations / M. A. Kusliy, N. V. Vorobieva, A. I. Tishkin et al. // Genes. — 2021. — Vol. 12. — № 3. — P. 412. doi: 10.3390/genes12030412.
- Glazewska I. A new view on dam lines in Polish Arabian horses based on mtDNA analysis / I. Glazewska, A. Wysocka, B. Gralak, J. Sell // Genet. Sel. Evol. — 2007. — Vol. 39. — № 5. — P. 609–619. doi: 10.1051/gse:2007025.
- Khrabrova L.A. Estimation of the genealogical structure of Vyatka Horse breed (*Equus ferus caballus*) using DNA analysis / L. A. Khrabrova, N. V. Blohina, N. F. Belousova, E. G. Cothran // Russian Journal of Genetics. — 2022. — Vol. 58. — № 4. — P. 462–466. doi: 10.1134/S1022795422040068.
- Vilstrup J. T. Mitochondrial phylogenomics of modern and ancient equids / J. T. Vilstrup, A. Seguin-Orlando et al. // PLoS One. — 2013. — Vol. 8. — № 2 — e55950. doi: 10.1371/journal.pone.0055950.
- Fages A. Tracking Five Millennia of Horse Management with Extensive Ancient Genome Time Series / A. Fages, K. Hanghøj, N. Khan et al. // Cell. — 2019. — Vol. 177. — № 6. — P. 1419–1435.e31. doi: 10.1016/j.cell.2019.03.049.

13. Goto H. A massively parallel sequencing approach uncovers ancient origins and high genetic variability of endangered Przewalski's horses / H. Goto, O. A. Ryder, A. R. Fisher et al. // *Genome Biol Evol.* — 2011. — № 3. — P. 1096–1106. doi: 10.1093/gbe/evr067.
14. Xu X. The complete mitochondrial DNA sequence of the horse, *Equus caballus*: extensive heteroplasmy of control region / X. Xu, U. Arnason // *Gene.* — 1994. — Vol. 148. — № 2. — P. 357–362.
15. Kadenbacha B. The subunit composition and function of mammalian cytochrome c oxidase / B. Kadenbacha, M. Hüttemannb // *Mitochondrion: journal.* — 2015. — Vol. 24. — P. 64–76. doi: 10.1016/j.mito.2015.07.002.
16. Долматович Т. В. Генетическая характеристика лошадей белорусской верховой породы на основе полиморфизма митохондриальной ДНК / Т. В. Долматович, Н. С. Сазанович, Р. И. Шейко // *Молекулярная и прикладная генетика.* — 2023. — Т. 35. — С. 89–98.
17. Hill E.W. History and integrity of Thoroughbred dam lines revealed in equine mtDNA variation / E.W. Hill, M. Bradley et al. // *Anim. Genetics.* — 2002. — Vol.33. — № 4. — P. 287–314. doi: 10.1111/j.1365-2052.2002.00870.x.
18. Bower M. A. Thoroughbred racehorse mitochondrial DNA demonstrates closer than expected links between maternal genetic history and pedigree records / M. A. Bower, M. Whitten, R. E. R. Nisbet et al // *J. Anim. Breed. Genet.* — 2013. — № 130. — P. 227–235. doi: 10.1111/j.1439-0388.2012.01018.x.
19. Khrabrova L. A. MtDNA haplotype analysis in dam families of the Thoroughbred riding horses / L. A. Khrabrova, A. M. Zaĭtsev, L. L. Vĭkulova et al. // In: *Modern Trends in Agricultural Production in the World Economy. XVIII International Scientific and Practical Conference. Kemerovo. 2020.* — P. 34–42. doi: 10.32743/kuz.agri.2020.34-42.
20. Lin X. Association of low race performance with mtDNA haplogroup L3b jn Australian thoroughbred horses / X. Lin, H-X Zheng et al // *Mitochondrial DNA Part A.* — 2017. — Vol. 29. — Issue 2. — P. 323–330. doi: 10.1080/24701394.2016.1278535.
21. Бочкарев К. П. Генеалогические таблицы маточных линий лошадей чистокровной верховой породы в СССР. Под ред. К. М. Дзалаева / К. П. Бочкарев. — М.: Агропромиздат, 1989. — 384 с.

Sorokin S.¹, Khrabrova L.¹, Blohina N.¹

Association of cytochrome c oxidase *COX2* haplotypes with the matrilineal structure and performance of Thoroughbred horses

¹ All-Russian Scientific Research Institute of Horse Breeding named after Academy Member V.V. Kalashnikov

Abstract.

The study of the mitochondrial genome of Thoroughbred is of significant interest both for assessing the differentiation of the matrilineal structure of the breed and for finding genes that determine the performance of horses.

Objective: the aim of the presented work to study the variability of *COX2* haplotypes in female lines of the Thoroughbred breed and their association with the racing performance of horses.

Materials and methods: genotyping of 40 Thoroughbred mares by mtDNA haplogroups and cytochrome c oxidase *COX2A>G* types was carried out by the Sanger method in the genetics laboratory of the All-Russian Research Institute of Horse Breeding. When identifying nucleotide sequences, data from GenBank were used on 17 nomenclature haplogroups placed under access numbers: JN398377-JN398457 and EF597513- EF597514. The results of sequencing the control region of the D-loop of mtDNA were analyzed in the Mega 12 program. When analyzing the *COX2* sequence, the author's primers and the GenSeq reagent kit were used. The racing performance of horses was evaluated based on a set of indicators, including the total amount of winnings, the average winnings per race, the success rate, the distance of victories, and the best speed.

Results. Three variants of cytochrome c-oxidase *COX2* were identified in the tested horses, with the presence of haplotype A in all female lines. Haplotype G was only observed in mares of L haplogroup. Thoroughbred mares with haplotype A had a more successful racing career compared to those with the A/G variant ($P > 0.05$).

Conclusions. The variability of *COX2A>G* gene haplotypes in Thoroughbred horses is associated predominantly with the L mtDNA haplogroup, which complements the information about the matrilineal structure of the breed and the mitochondrial genome.

Keywords: horse; thoroughbred riding breed; mtDNA haplogroups; cytochrome c-oxidase gene, performance

References

1. Bowling A. T. The genetics of the horse / A. T. Bowling, A. Ruvinski. — CABI Publishing, Wallingford, 2000. — 528 p.
2. Jansen T. Mitochondrial DNA and the origin of the domestic horse / T. Jansen, P. Foster, M. A. Levine et al. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2002. — Vol. 99. — Issue 16. — P. 10905–10910.
3. McGahern A. Evidence for biogeographic patterning of mitochondrial DNA in Eastern horse populations / A. McGahern, M. A. M. Bower, C. J. Edwards, P. O. Brophy, G. Sulimova, I. Zakharov, M. Vizuite-Forster, M. Levine, S. Li, D. E. MacHugh, E. W. Hill // *Animal Genetics*. — 2006. — Vol. 37. — № 5. — P. 494–497. doi: 10.1111/j.1365-2052.2006.01495.x.
4. Achilli A. Mitochondrial genomes from modern horses reveal the major haplogroups that underwent domestication / A. Achilli, A. Olivieri, P. Soares et al. // *PNAS*. — 2012. — Vol. 109. — № 7. — P. 2449–2454. doi: 10.1073/pnas.1111637109.
5. Khanshour A. M. Maternal phylogenetic relationships and genetic variation among Arabian horse populations using whole mitochondrial DNA D-loop sequencing / A. M. Khanshour, E. G. Cothran // *BMC Genetics*. — 2013. — Vol. 14. — P. 83. doi: 10.1186/1471-2156-14-83.
6. Khaudov A. D. Genetic analysis of maternal and paternal lineages in Kabardian horses by uniparental molecular markers / A. D. Khaudov, A. S. Duduev, Z. A. Kokov et al. // *Open Vet. J.* — 2018. — Vol. 8. — № 1. — P. 40–46. doi: 10.4314/ovj.v8i1.7.
7. Librado P. The origins and spread of domestic horses from the Western Eurasian steppes / P. Librado, N. Khan, A. Fages et al. // *Nature*. — 2021. — № 598 (7882). — P. 1–7. doi: 10.1038/s41586-021-04018-9.
8. Kusliy M. A. Traces of Late Bronze and Early Iron age Mongolian horse mitochondrial lineages in modern populations / M. A. Kusliy, N. V. Vorobieva, A. I. Tishkin et al. // *Genes*. — 2021. — Vol. 12. — № 3. — P. 412. doi: 10.3390/genes12030412.
9. Glazewska I. A new view on dam lines in Polish Arabian horses based on mtDNA analysis / I. Glazewska, A. Wysocka, B. Gralak, J. Sell // *Genet. Sel. Evol.* — 2007. — Vol. 39. — № 5. — P. 609–619. doi: 10.1051/gse:2007025.
10. Khrabrova L. A. Estimation of the genealogical structure of Vyatka Horse breed (*Equus ferus caballus*) using DNA analysis / L. A. Khrabrova, N. V. Blohina, N. F. Belousova, E. G. Cothran // *Russian Journal of Genetics*. — 2022. — Vol. 58. — № 4. — P. 462–466. doi: 10.1134/S1022795422040068.
11. Vilstrup J. T. Mitochondrial phylogenomics of modern and ancient equids / J. T. Vilstrup, A. Seguin-Orlando et al. // *PLoS One*. — 2013. — Vol. 8. — № 2 — e55950. doi: 10.1371/journal.pone.0055950.
12. Fages A. Tracking Five Millennia of Horse Management with Extensive Ancient Genome Time Series / A. Fages, K. Hanghøj, N. Khan et al. // *Cell*. — 2019. — Vol. 177. — № 6. — P. 1419–1435.e31. doi: 10.1016/j.cell.2019.03.049.
13. Goto H. A massively parallel sequencing approach uncovers ancient origins and high genetic variability of endangered Przewalski's horses / H. Goto, O. A. Ryder, A. R., F. B. Schultz, S. L. Kosakovsky Pond, A. Nekrutenko, K. D. Makova // *Genome Biol. Evol.* — 2011. — № 3. — P. 1096–1106. doi: 10.1093/gbe/evr067.
14. Xu X. The complete mitochondrial DNA sequence of the horse, *Equus caballus*: extensive heteroplasmy of control region / X. Xu, U. Arnason // *Gene*. — 1994. — Vol. 148. — № 2. — P. 357–362.
15. Kadenbach B. The subunit composition and function of mammalian cytochrome c oxidase / B. Kadenbach, M. Hüttemann // *Mitochondrion: journal*. — 2015. — Vol. 24. — P. 64–76. doi: 10.1016/j.mito.2015.07.002.
16. Dolmatovich T. V. Genetic characteristics of Belarusian riding horses based on mitochondrial DNA polymorphism / T. V. Dolmatovich, N. S. Sazanovich, R. I. Sheiko // *Molecular and Applied Genetics*. — 2023. — Vol. 35. — P. 89–98.
17. Hill E. W. History and integrity of Thoroughbred dam lines revealed in equine mtDNA variation / E. W. Hill, M. Bradley et al. // *Anim. Genetics*. — 2002. — Vol. 33. — № 4. — P. 287–314. doi: 10.1111/j.1365-2052.2002.00870.x.
18. Bower M. A. Thoroughbred racehorse mitochondrial DNA demonstrates closer than expected links between maternal genetic history and pedigree records / M. A. Bower, M. Whitten, R. E. R. Nisbet, M. Spencer, K. M. Dominy, A. M. Murphy, R. Cassidy, E. Barrett, E. W. Hill, M. Binns // *J. Anim. Breed. Genet.* — 2013. — № 130. — P. 227–235. doi: 10.1111/j.1439-0388.2012.01018.x.
19. Khrabrova L. A. MtDNA haplotype analysis in dam families of the Thoroughbred riding horses / L. A. Khrabrova, A. M. Zaitsev, L. L. Vikulova et al. // In: *Modern Trends in Agricultural Production in the World Economy. XVIII International Scientific and Practical Conference. Kemerovo. 2020.* — P. 34–42. doi: 10.32743/kuz.agri.2020.34-42.
20. Lin X. Association of low race performance with mtDNA haplogroup L3b in Australian thoroughbred horses / X. Lin, H-X Zheng et al // *Mitochondrial DNA Part A*. — 2017. — Vol. 29. — Issue 2. — P. 323–330. doi: 10.1080/24701394.2016.1278535.
21. Bochkarev K. P. Genealogical tables of uterine lines of thoroughbred horses in the USSR. Ed. K. M. Dzalaeva / K. P. Bochkarev. — M.: Agropromizdat, 1989. — 384 p.

Сведения об авторах:

Сорокин Сергей Иванович — кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией генетики; Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт коневодства имени академика В.В. Калашникова»; 391105 Рязанская область, Рыбновский М.Р., п. Дивово, ул. Ученых, 500; e-mail: sorokin@vladimirhorse.ru; ORCID: 0000-0002-0012-413X.

Храброва Людмила Александровна — доктор сельскохозяйственных наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории генетики; Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт коневодства имени академика В.В. Калашникова»; 391105 Рязанская область, Рыбновский М.Р., п. Дивово, ул. Ученых, 500; e-mail: nbloh16@yandex.ru; ORCID: 0000-0001-7406-6385.

Блохина Нина Васильевна — доктор сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник лаборатории генетики; Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт коневодства имени академика В.В. Калашникова»; 391105 Рязанская область, Рыбновский М.Р., п. Дивово, ул. Ученых; e-mail: nbloh16@yandex.ru; ORCID: 0000-0001-7406-6385.

Authors:

Sorokin Sergey Ivanovich — PhD (Agr. Sci.), Head of the Genetics Laboratory; Federal State Budgetary Scientific Institution "All-Russian Research Institute of Horse Breeding named after Academician V.V. Kalashnikov"; 391105 Ryazan Region, Rybnovsky MR, p. Divovo, ul. Uchenykh, 500; e-mail: sorokin@vladimirhorse.ru; ORCID: 0000-0002-0012-413X.

Khrabrova Lyudmila Aleksandrovna — Dr Habil (Agr. Sci.), Professor, Chief Researcher of the Genetics Laboratory; Federal State Budgetary Scientific Institution "All-Russian Research Institute of Horse Breeding named after Academician V.V. Kalashnikov"; 391105 Ryazan Region, Rybnovsky MR, p. Divovo, ul. Uchenykh, 500; e-mail: nbloh16@yandex.ru; ORCID: 0000-0001-7406-6385.

Blokhina Nina Vasilievna — Dr Habil (Agr. Sci.), Leading Researcher, Genetics Laboratory; Federal State Budgetary Scientific Institution "All-Russian Research Institute of Horse Breeding named after Academician V.V. Kalashnikov"; 391105 Ryazan Region, Rybnovsky M.R., Divovo settlement, Uchenykh Street; e-mail: nbloh16@yandex.ru; ORCID: 0000-0001-7406-6385.