

РАЗВЕДЕНИЕ, СЕЛЕКЦИЯ, ГЕНЕТИКА И БИОТЕХНОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ / BREEDING, SELECTION, GENETICS AND BIOTECHNOLOGY OF ANIMALS

DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.137.149>

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА БУРЫХ ПОРОД, РАЗВОДИМОГО НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ ДАГЕСТАН

Научная статья

Волкова В.В.^{1,*}, Доцев А.В.², Кошкина О.А.³

¹ORCID : 0000-0002-2080-0182;

²ORCID : 0000-0003-3418-2511;

³ORCID : 0000-0003-4830-6626;

^{1,2,3} Федеральный исследовательский центр животноводства — ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста, Подольск, Российская Федерация

* Корреспондирующий автор (moonlit_elf[at]mail.ru)

Аннотация

Необходимость сохранения генофонда горского скота и кавказской бурой породы заключается в особенностях горной зоны, где интенсификация скотоводства затруднена природно-географическими условиями. Изучение аллельного разнообразия этих пород с использованием различных типов ДНК-маркеров поможет оценить степень инбридинга и проанализировать структуру популяций. В общей сложности обнаружено 424 аллеля, из которых 27 – приватные. Исследование структуры изучаемых популяций показало их высокий уровень принадлежности к собственному кластеру, а также разделения горского скота и кавказской бурой на 2 подгруппы, что представляет интерес при сохранении биоразнообразия. Также от изучаемых пород крупного рогатого скота получено 86 последовательностей D-петли митохондриальной ДНК. При изучении медианной сети наблюдалось разделение на 5 кластеров, соответствующих гаплогруппам и подгаплогруппам (P, Q, T1, T2, T3).

Ключевые слова: STR-маркеры, мтДНК, горский скот, бурые породы.

MOLECULAR GENETIC CHARACTERIZATION OF BROWN CATTLE BRED ON THE TERRITORY OF THE REPUBLIC OF DAGESTAN

Research article

Volkova V.V.^{1,*}, Dotsev A.V.², Koshkina O.A.³

¹ORCID : 0000-0002-2080-0182;

²ORCID : 0000-0003-3418-2511;

³ORCID : 0000-0003-4830-6626;

^{1,2,3} Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L.K. Ernst, Podolsk, Russian Federation

* Corresponding author (moonlit_elf[at]mail.ru)

Abstract

The necessity to preserve the gene pool of the mountain cattle and Caucasian brown breed lies in the specifics of the mountain zone, where intensification of cattle breeding is complicated by natural and geographical conditions. Study of allelic diversity of these breeds using different types of DNA markers will help to evaluate the degree of inbreeding and analyse the structure of populations. A total of 424 alleles were found, of which 27 are private. The study of the structure of the analysed populations showed their high level of belonging to their own cluster, as well as the separation of Highland cattle and Caucasian brown cattle into 2 subgroups, which is of interest in biodiversity conservation. Also, 86 sequences of mitochondrial DNA D-loop were obtained from the investigated cattle breeds. When studying the median network, a division into 5 clusters corresponding to haplogroups and subhaplogroups (P, Q, T1, T2, T3) was observed.

Keywords: STR markers, mtDNA, mountain cattle, brown breeds.

Введение

Дагестан – своеобразный и интересный край, расположенный в самой южной части Российской Федерации. Он расположен на северо-восточных склонах Большого Кавказа и Прикаспийской низменности. Почти половину территории республики (48%) занимает горная зона [1]. Изучение трудовой деятельности населения Дагестана показывает, что источником существования горцев был тяжелый труд, который осложнялся неблагоприятными природными условиями: пониженное атмосферное давление, разреженный воздух, недостаток кислорода, резкие перепады температур (день-ночь) и сложный рельеф [2]. Вместе с тем большие территории горных пастбищ, дешевый пастбищный корм и большая продолжительность пастбищного сезона благоприятствовали разведению и выращиванию крупного рогатого скота. В Дагестане испокон веков занимаются скотоводством и вплоть до тридцатых годов прошлого века разводили в горах и на равнине великокавказский и малокавказский скот. Такой скот разводят в некоторых районах и сегодня. При участии местного скота были выведены такие породы, как горский скот и кавказская бурая.

Горский скот Дагестана представляет собой весьма ценный генофонд: сравнительно небольшие размеры позволяют ему довольно свободно перемещаться в условиях высокогорья и использовать растительность в недоступных для скота других пород местах. Однако из-за низкой живой массы и молочной продуктивности его

разведению в республике не уделяется должного внимания [3]. В 2020 году было зарегистрировано всего 650 голов горского скота, находящихся в единственном генофондном хозяйстве.

Кавказская бурая порода несколько неоднородна по своему телосложению и продуктивности. Это связано с различиями между местным скотом в разных районах, степенью скрещивания со швицкой бурой, различными природно-климатическими условиями и кормлением [4]. Для совершенствования местного скота в Дагестан завозили сперму швицких быков американской селекции, что позволило вывести новый тип бурой швицкой породы – кавказское отродье.

Одна из главных причин необходимости сохранения генофонда как горского скота, так и кавказской бурой, заключается в особенностях горной зоны, где интенсификация скотоводства затруднена природно-географическими условиями. Разведение скота узкоспециализированных заводских пород в горной зоне связано со значительной потерей их продуктивности и преждевременной выбраковкой по различным причинам [5]. Анализ генетического разнообразия с использованием различных типов ДНК-маркеров позволит оценить аллельное разнообразие, уровень гетерозиготности и степень инбридинга, а также изучить структуру популяций этих пород скота.

Цель нашего исследования – изучение аллельного разнообразия горского скота, кавказской бурой и бурой швицкой (кавказское отродье) пород для оценки степени инбридинга и анализа структуры популяций с использованием различных типов ДНК-маркеров (STR-маркеры и мтДНК).

Методы и принципы исследования

Работа была выполнена в лаборатории функциональной и эволюционной геномики животных ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста с использованием оборудования Центра коллективного пользования научным оборудованием «Биоресурсы и биоинженерия сельскохозяйственных животных» ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста. В исследованиях были использованы образцы (фрагмент уха, кровь, сперма) из коллекции ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста. Выборка включала 464 головы крупного рогатого скота, отобранные с учетом фракционального членства каждой особи в кластере на основе значений Q-критерия (коэффициента подобия), в качестве порогового значения которого выбран 50% уровень исключения. В качестве группы сравнения были взяты профили голштинской породы (табл.1).

Таблица 1 - Выборка крупного рогатого скота

DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.137.149.1>

Обозначение групп	Кол-во голов	Расшифровка
DM	131	Горский скот, Республика Дагестан
CB_D	105	Кавказская бурая, Республика Дагестан
BS_D	50	Бурая швицкая, кавказское отродье, Республика Дагестан
BS	86	Бурая швицкая, отечественная и зарубежная селекция
HOL	92	Голштинская, Holstein Association USA, Inc.

Выделение ДНК производилось с помощью наборов ДНК-Экстран (ЗАО «Синтол», Россия) и «COrDIS ЭКСТРАКТ» (ООО «Гордиз», Россия) в соответствии с инструкцией производителей. Качество ДНК оценивали путём электрофореза в агарозном геле. Оценка соответствия полученного раствора ДНК для секвенирования мтДНК проводилась измерением концентрации на флуориметре Qubit 3.0 и установлением соотношения A260/A280 на спектрофотометре NanoDrop8000.

ПЦР-анализ выполняли согласно «Методическим рекомендациям...» [6]. Полиморфизм 11 STR-локусов, в том числе: TGLA227, BM2113, TGLA53, ETH10, SPS115, TGLA122, INRA23, TGLA126, BM1818, ETH225 и BM1824, рекомендованных ISAG для проведения популяционно-генетических исследований крупного рогатого скота, оценивали на 16-канальном капиллярном генетическом анализаторе ABI3130×1 (Applied Biosystems, США). Исходные данные о длине аллелей были получены в программном обеспечении Gene Mapper v.4 (Applied Biosystems, США).

Аmplификация и секвенирование D-петли мтДНК производились по отработанной методике с использованием коммерческих наборов в соответствии с рекомендациями производителя.

Расчет показателей, характеризующих состояние аллелофонда, и параметров генетического разнообразия производился в программе GenAlEx 6.503 [7]. Степень генетической дифференциации между породами оценивали по показателю Fst и значениям генетических дистанций по М. Нею (D_N) [8], [9]. Генетические связи между изучаемыми группами были визуализированы с помощью сетей Neighbour Net на основе матрицы генетических дистанций D_N в программе SplitsTree 4.14.5 [10]. Структуру изучаемых популяций оценивали с помощью кластерного анализа в Structure 2.3.4 [11], используя следующие параметры: burnin период 10000, число повторений цепей Маркова методом Монте-Карло (Markov Chain Monte Carlo, MCMC) составляло 100000 для каждого запуска. Для каждого K (от 1 до 7) проводили 10 симуляций. Программа CLUMPAK [12], [13] использовалась для визуализации результатов, полученных в Structure.2.3.4, и определения наиболее вероятного числа кластеров в исследованной выборке на

основании значений DeltaK по методу, предложенному Evanno et al. [14]. Кроме того, при определении структуры популяции дополнительно учитывались полученные в CLUMPAK средние оценки сходства нескольких независимых запусков при одном значении K.

Анализ последовательностей D-петли митохондриальной ДНК проводился с использованием программ Mega7, для определения гаплотипической принадлежности использовалась программа MitoTool 1.1.2, визуализация результатов в форме медианной сети выполнялась в программе popART 1.7.

Основные результаты

В общей сложности для 11 проанализированных локусов было обнаружено 424 аллеля, из которых 27 были приватными (табл.2). В локусе BM1818 приватные аллели не обнаружены. Количество аллелей на локус варьировало от 22 (BM1824) до 60 (TGLA53). Горский скот выделяется наибольшим генетическим разнообразием и количеством приватных аллелей.

Таблица 2 - Генетическое разнообразие в изучаемых популяциях

DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.137.149.2>

Локус	Породы					В общем
	DM	CB_D	BS_D	BS	HOL	
TGLA227	12 / 1	9	11	10	9 / 1	51 / 2
BM2113	10 / 3	7	8 / 1	7	5	37 / 4
TGLA53	17 / 1	12	10	10	11	60 / 1
ETH10	8	7	6 / 1	4	6	31 / 1
SPS115	9 / 1	7	6	5	6	33 / 1
TGLA122	17 / 4	10	7	11 / 2	7 / 2	52 / 8
INRA23	10	10 / 1	8	9 / 1	5	42 / 2
TGLA126	8 / 3	4	5	4	5	26 / 3
BM1818	8	5	7	6	6	32
ETH225	11 / 2	7	8 / 1	6	6	38 / 3
BM1824	6 / 2	4	4	4	4	22 / 2
	116 / 17	82 / 1	80 / 3	76 / 3	70 / 3	424 / 27

Примечание: количество аллелей / количество приватных аллелей

В таблице 3 представлены основные статистические показатели, которые позволяют оценить состояние аллелофонда и уровень генетического разнообразия изучаемых популяций крупного рогатого скота.

Таблица 3 - Характеристика аллелофонда и генетического разнообразия изучаемых популяций крупного рогатого скота

DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.137.149.3>

Порода	n	Na	Ne	Na >= 5%	Ho	He	Fis
DM	131	10,55±1,08	5,00±0,64	4,91±0,34	0,72±0,04	0,76±0,03	0,053
CB_D	105	7,45±0,78	3,74±0,48	4,18±0,38	0,75±0,04	0,70±0,03	-0,066
BS_D	50	7,27±0,62	3,87±0,39	4,73±0,43	0,76±0,04	0,71±0,03	-0,062
BS	86	6,91±0,80	3,77±0,34	4,45±0,37	0,72±0,04	0,71±0,03	-0,010
HOL	92	6,36±0,61	3,60±0,38	4,00±0,45	0,68±0,04	0,69±0,03	0,018

Примечание: n – количество голов в выборке; Na – среднее число аллелей на локус; Ne – эффективное число аллелей на локус; Na >= 5% - число информативных аллелей, т.е. встречающиеся с частотой от 5% и выше; Ho – наблюдаемая гетерозиготность; He – ожидаемая гетерозиготность; Fis – индекс фиксации

Наименьшим числом аллелей в расчете на 1 локус характеризовалась группа голштинского скота, в то время как горский скот – наибольшим. Эффективное число аллелей варьировало от 3,60 в группе голштинского скота до 5,00 в группе горского скота. Для горского скота также было идентифицировано и максимальное число информативных аллелей. Анализ параметров генетического разнообразия показал, что у всех групп, за исключением группы голштинского скота, уровень наблюдаемой гетерозиготности превышал 0,70. Рассматривая значение индекса фиксации, во всех группах, кроме горского и голштинского скота, наблюдается избыток гетерозигот, при этом

обнаруженный высокий дефицит гетерозигот у горского скота (0,053) может быть вызван низкой численностью популяции.

Анализ структуры генетической сети (рис.1), отображающей взаимосвязи изучаемых популяций показал, что, хотя бурые породы и сформировали единый кластер, значительно удаленный от группы сравнения, голштинской породы, каждая из исследованных популяций представляет собой достаточно обособленную группу, отличающуюся от других бурых пород.

Исследование структуры изучаемых популяций (рис.2) показало их высокий уровень принадлежности к собственному кластеру. При $K=4$ образцы животных кавказского отродья бурой швицкой породы образовали единый кластер с чистопородными животными бурой швицкой породы, но при дальнейшем увеличении K до 7 выделились в собственный кластер. При этом же значении K , горский скот и кавказская бурая разделяются на 2 подгруппы, что представляет интерес при сохранении биоразнообразия. Также были выявлены животные как среди горского скота, так и среди бурой швицкой, внесших свой вклад в аллельное разнообразие кавказской бурой породы и кавказского отродья бурой швицкой породы.

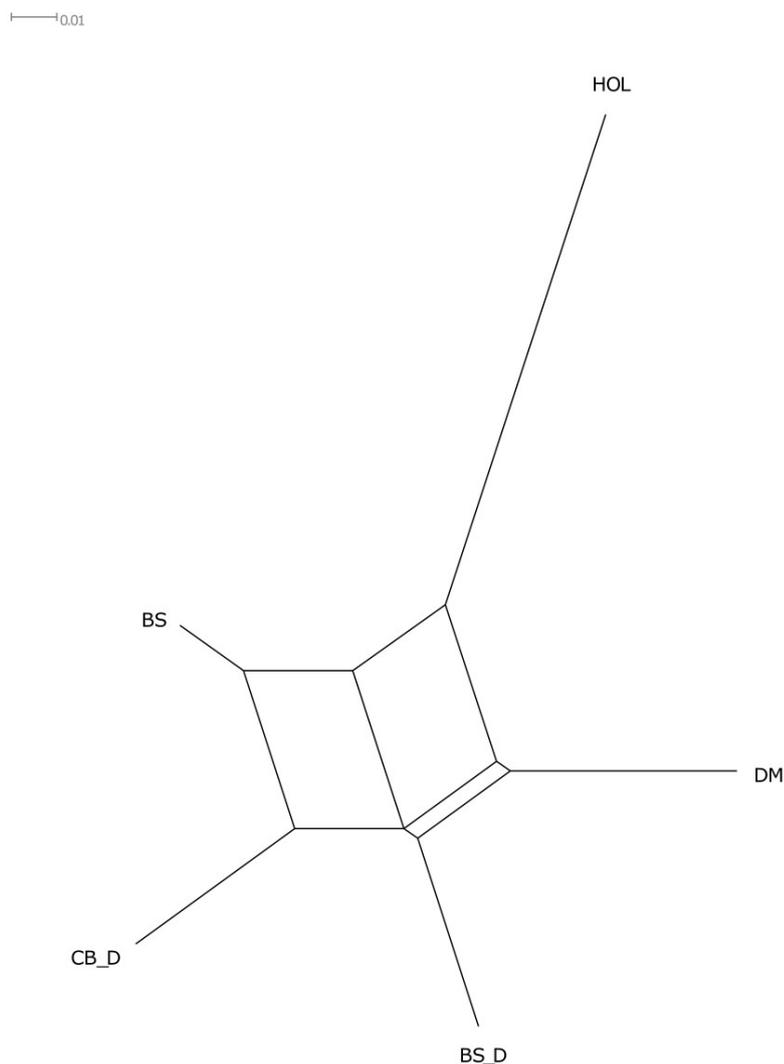


Рисунок 1 - Дендрограмма на основании попарных генетических дистанций (DJost), построенная по алгоритму NeighborNet

DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.137.149.4>

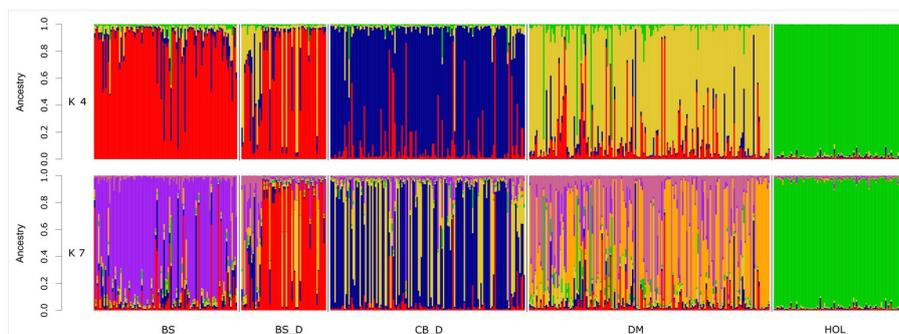


Рисунок 2 - Структура популяций исследуемых пород крупного рогатого скота
DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.137.149.5>

Для изучения митохондриального генома были отобраны животные с учетом фракционального членства каждой особи в уникальных кластерах породы на основе значений Q-критерия (коэффициента подобию), в качестве порогового значения которого выбран 90% уровень исключения.

Основными параметрами, характеризующими разнообразие популяций на основании анализа полиморфизма митохондриальной ДНК, является среднее число нуклеотидных различий (K), гаплотипическое разнообразие (HD) и нуклеотидное разнообразие (π). HD – вероятность того, что два случайно выбранных гаплотипа различны [15], π – среднее число нуклеотидных различий на сайт между двумя случайно выбранными последовательностями [16]. Показатели генетического разнообразия в изученных популяциях в целом обобщены в таблице 4.

Всего было получено 86 последовательностей D-петли митохондриальной ДНК от изучаемых пород крупного рогатого скота. Последовательности D-петли длиной 898 п.о. (выровненные позиции от 15791 до 16338 на референсный полный митохондриальный геном крупного рогатого скота *Bos taurus mitochondrion, complete genome NC_006853.1*) характеризовались наличием 50 гаплотипов, обусловленных 86 полиморфными сайтами. При этом 33 гаплотипа оказались уникальными, т.е. присутствовали только у одного животного.

Таблица 4 - Показатели генетического разнообразия у изучаемых пород на основании анализа последовательности D-петли мтДНК

DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.137.149.6>

Pop	n	S	K	H	Hd (\pm SD)	π (\pm SD)	Tajima's D	Fu's Fs
DM	25	36	6,770	17	0,963 \pm 0,021	0,00756 \pm 0,00075	1,17170 ns	-5,014*
CB_D	22	29	5,870	14	0,961 \pm 0,022	0,00654 \pm 0,00057	-1,00394 ns	-3,434 ns
BS_D	22	41	6,268	17	0,965 \pm 0,028	0,00698 \pm 0,00157	-1,78475 ns	-7,055**
BS	17	19	3,221	12	0,956 \pm 0,033	0,00359 \pm 0,00043	-1,68225 ns	-6,003**

Примечание: n – количество образцов; S – число полиморфных сайтов; H – число гаплотипов; HD – гаплотипическое разнообразие; K – среднее число нуклеотидных различий; π – нуклеотидное разнообразие; SD – стандартное отклонение; Tajima's D и Fu's Fs – индексы селективной нейтральности [17,18]; ns – не достоверно; * – $P < 0.05$, ** – $P < 0.01$, *** – $P < 0.001$

Все исследуемые породы крупного рогатого скота характеризовались высоким уровнем гаплотипического разнообразия (Hd), которое варьировало от 0,956 \pm 0,033 в кавказском отроде бурой швицкой породы до 0,965 \pm 0,028 у чистопородной бурой швицкой. В кавказском отроде бурой швицкой породы и горском скоте было идентифицировано наибольшее количество гаплотипов (H=17), в то время как наименьшим количеством характеризовалась чистопородная бурая швицкая. К тому же у нее было обнаружено самое низкое значение нуклеотидного разнообразия ($\pi=0,00359\pm0,00043$). В других породах разнообразие нуклеотидов было значительно выше и варьировало от 0,00654 \pm 0,00057 в кавказской бурой породе до 0,00756 \pm 0,00075 у горского скота.

Высокий уровень гаплотипического и нуклеотидного разнообразия, обнаруженные в породах кавказская бурая, кавказском отроде бурой швицкой породы и горском скоте, свидетельствует о наличии в этих группах большого

количества семейств различного происхождения. Тогда как высокие показатели гаплотипического разнообразия на фоне более низкого нуклеотидного разнообразия, обнаруженные у чистопородной бурой швицкой породы, указывают на присутствие большого числа близко родственных гаплотипов, что может быть следствием развития данной группы животных с использованием небольшого количества основателей.

Во всех исследуемых группах крупного рогатого скота были обнаружены отрицательные значения индексов нейтральности Tajima's D и Fu's Fs, кроме группы горского скота, где индекс Tajima's D имел незначимое положительное значение (Tajima's D=1,17170 ns). При этом, более чувствительный показатель Fu's Fs в этой группе имел достоверное отрицательное значение (Fu's Fs=5,014), что говорит об экспансивном росте численности данной популяции. Другие группы КРС также характеризовались достоверным отрицательным значением индекса Fu's Fs, который указывает на избыток редких мутаций в популяциях, что подтверждает экспансивный рост. Однако, кавказская бурая порода крупного рогатого скота характеризовалась незначимыми значениями обоих критериев, что может указывать лишь на тенденцию увеличения численности данной популяции.

В структуре медианной сети (рис.3) наблюдается разделение на 5 кластеров, соответствующих гаплогруппам и подгаплогруппам (P, Q, T1, T2, T3). Животные разных групп кластеризовались в различные кластеры, кроме чистопородной бурой швицкой породы. Все животные этой группы соотносились к гаплогруппе T3. Такое высокое гаплогрупповое разнообразие обусловлено большим количеством частных гаплотипов в исследуемой выборке животных.

Распределение по гаплогруппам (табл.5) показало наличие в бурых породах, разводимых в Республике Дагестан, не только европейской гаплогруппы T3, но и таких уникальных как P и Q. Наиболее многочисленной оказалась гаплогруппа T3, которая была образована 39 животными (45,3%). К этой гаплогруппе относились животные всех четырех исследуемых групп крупного рогатого скота. Второй по многочисленности оказалась гаплогруппа T2 (22 гол; 25,6%). Гаплогруппы Q и T1 встречались примерно с одинаковой частотой (14 гол; 16,3% и 10 гол; 11,6%, соответственно). Стоит отметить одно животное в кавказском отроде бурой швицкой породы, которое отличалось 18-ю нуклеотидными заменами и 1 потенциальным гаплотипом от гаплогрупп Q и T3, что определило у этого животного наличие гаплогруппы P.

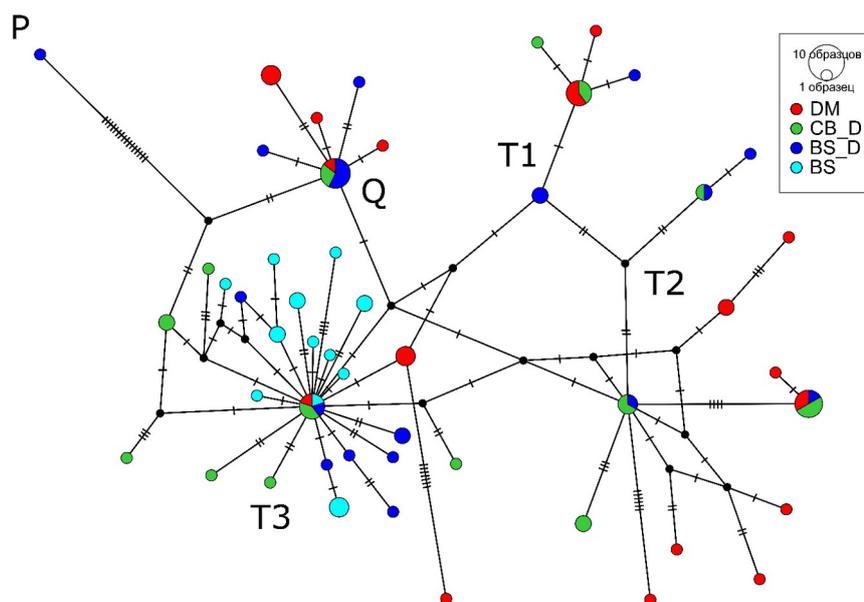


Рисунок 3 - Медианная сеть гаплотипов мтДНК исследуемых пород крупного рогатого скота
DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.137.149.7>

Таблица 5 - Распределение по гаплогруппам у изучаемых пород на основании анализа последовательности D-петли мтДНК

DOI: <https://doi.org/10.23670/IRJ.2023.137.149.8>

Порода	Гаплогруппа									
	P		Q		T1		T2		T3	
	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%
DM	-	-	6	24	4	16	10	40	5	20
CB_D	-	-	2	9,09	3	13,64	8	36,36	9	40,91
BS_D	1	4,55	6	27,27	3	13,64	4	18,18	8	36,36

BS	-	-	-	-	-	-	-	-	17	100
----	---	---	---	---	---	---	---	---	----	-----

Обсуждение

В Дагестане испокон веков занимаются скотоводством, но низкая молочная и мясная продуктивность местного скота не могли обеспечить растущие потребности населения в продукции животноводства. Известные исследователи крупного рогатого скота Кавказа А.А. Калантар (1890, 1901), А. Браунер (1933), А.З. Тамамшев (1923, 1947) на основании краниологических и других данных пришли к заключению, что между кавказским скотом и древним торфяниковым, который является родоначальником швицкого скота, есть определенное сходство, что в какой-то степени, явилось предпосылкой для использования швицких быков с целью улучшения продуктивных качеств аборигенного скота на Кавказе [19].

Полученные нами данные по STR-маркерам схожи с данными, полученными в более ранних исследованиях [20], однако, некоторое снижение аллельного разнообразия и уменьшение частных аллелей у горского скота связано с уменьшением числа животных в выборке на основании выбраковки помесных животных.

Анализ по мтДНК показал, что бурая швицкая порода, а также наибольший процент кавказской бурой и кавказского отродья бурой швицкой, относятся к широко распространенной европейской гаплогруппе Т3. Тогда как другие выявленные гаплогруппы сосредоточены: Т1 – в Африке, а Т2 – на Ближнем Востоке. Редкая гаплогруппа Q имеет ближневосточное происхождение, а Р – была характерна для тура (*Bos primigenius*), прародителя современного крупного рогатого скота [21], [22], [26], [27]. Все животные горского скота с гаплогруппой Q происходили из отдаленного горного района [20]. Можно предположить, что предки животных группы СВ_D и BS_D, с той же гаплогруппой, происходят из этого же отдаленного региона.

Заключение

Таким образом, проведенные нами исследования представляют собой наиболее полные сведения о состоянии аллелофонда, генетическом разнообразии и дифференциации локальных пород Дагестана. Сохранение ценного генофонда этих пород является необходимым для сельского хозяйства горной зоны Дагестана, а также создания высокопродуктивных животных, хорошо приспособленных к суровым условиям горной зоны.

Финансирование

Настоящая работа была проведена в рамках выполнения задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации №ГЗ – 1021060207498-0-4.2.1. в 2023 году.

Конфликт интересов

Не указан.

Рецензия

Все статьи проходят рецензирование. Но рецензент или автор статьи предпочли не публиковать рецензию к этой статье в открытом доступе. Рецензия может быть предоставлена компетентным органам по запросу.

Funding

This work was carried out within the framework of the assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation No. GZ – 1021060207498-0-4.2.1. in 2023.

Conflict of Interest

None declared.

Review

All articles are peer-reviewed. But the reviewer or the author of the article chose not to publish a review of this article in the public domain. The review can be provided to the competent authorities upon request.

Список литературы / References

1. Ибрагимов Р.Э. Перспективы развития горного мясного скотоводства в Дагестане / Р.Э. Ибрагимов, А.П. Джалалов, М.М. Алилов // Сборник научных трудов Северо-Кавказского научно-исследовательского института животноводства. — 2013. — Т. 2. — № 2. — С. 68-74.
2. Нуратинов Д.А. Традиционные формы хозяйствования в Дагестане / Д.А. Нуратинов // Вопросы структуризации экономики. — 2008. — № 4. — С. 22-29.
3. Алигазиева П.А. Влияние факторов на молочную продуктивность коров-первотелок горского скота / П.А. Алигазиева, А.М. Алигазиев, А.Т. Алидибиров // Современное состояние и основные направления развития семеноводства в Республике Дагестан: материалы Всероссийской научно-практической конференции. — Махачкала. — 2019. — С. 119-125.
4. Dmitriev N.G. Animal Genetic Resources of the USSR / N.G. Dmitriev, L.K. Ernst // FAO and UNEP. — Rome, Italy. — 1989. — URL: <http://www.fao.org/3/ah759e/AH759E07.htm> (accessed 22.07.2023).
5. Садыков М.М. Пути повышения мясной продуктивности горского скота / М.М. Садыков // Горское сельское хозяйство. — 2016. — № 3. — С. 167-170.
6. Зиновьева Н.А. Методические рекомендации по использованию метода полимеразной цепной реакции в животноводстве / Н.А. Зиновьева, А.Н. Попов, Л.К. Эрнст // Дубровицы: ВИЖ. — 1998. — 47 с.
7. Peakall R. GenAIEx 6.5: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research – an update / R. Peakall, P.E. Smouse // Bioinformatics. — 2012. — Vol. 28. — P. 2537-2539.
8. Nei M. Genetic Distance between Populations / M. Nei // American Naturalist. — 1972. — No. 106(949). — P. 283-292.
9. Weir B.S. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure / B.S. Weir, C.C. Cockerham // Evolution. — 1984. — Vol. 38. — No.6. — P. 1358-1370.

10. Huson D. H. Application of Phylogenetic Networks in Evolutionary Studies / D. H. Huson, D. Bryant // *Molecular Biology and Evolution*. — 2006. — № 23 (2). — P. 254–267.
11. Pritchard J. K. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data / J.K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly // *Genetics*. — 2000. — Vol. 155. — P. 945–959.
12. Kopelman N.M. CLUMPAK: a Program for Identifying Clustering Modes and Packaging Population Structure Inferences across K / N.M. Kopelman, J. Mayzel, M. Jakobsson [et al.] // *Mol Ecol Resour*. — 2015. — Vol. 15. — pp. 1179–1191. — DOI:10.1111/1755-0998.12387
13. CLUMPAK – Clustering Markov Packager Across K. — URL: <http://clumpak.tau.ac.il> (accessed: 23.05.2023).
14. Evanno G. Detecting the Number of Clusters of Individuals Using the Software STRUCTURE: a simulation study / G. Evanno, S. Regnaut, J. Goudet // *Mol Ecol*. — 2005. — Vol. 14. — P. 2611–2620. — DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x
15. Nei M. *Molecular Evolutionary Genetics* // Columbia University Press, New York. — 1987. — V. 138.
16. Nei M. The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Natural Populations / M. Nei, T. Maruyama, R. Chakraborty // *Evolution*. — 1975. — V. 29 (1). — P. 1–10.
17. Fu Y.X. Statistical Tests of Neutrality of Mutations against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection / Y.X. Fu // *Genetics*. — 1997. — V. 147. — P. 915.
18. Tajima F. Statistical Methods to Test for Nucleotide Mutation Hypothesis by DNA Polymorphism / F.Tajima // *Genetics*. — 1989. — V. 123. — P. 585–595.
19. Чавтараев Р.М. Кавказская бурая порода скота – состояние и перспективы / Р.М. Чавтараев // *Горное сельское хозяйство*. — 2017. — №1. — с. 153–155
20. Volkova V.V. Investigation of the Genetic Diversity of Dagestan Mountain Cattle Using STR-Markers / V.V. Volkova, A.S. Abdelmanova, T.E. Deniskova [et al.] // *Diversity*. — 2022. — 14. — P. 569. — DOI: 10.3390/d14070569
21. Troy C.S. Genetic Evidence for Near-Eastern Origins of European Cattle / C.S. Troy, D.E. Machugh, J.F. Bailey [et al.] // *Nature*. — 2001. — 410:1088–1091.
22. Mannen H. Independent Mitochondrial Origin and Historical Genetic Differentiation in North Eastern Asian cattle / H. Mannen, M. Kohno, Y. Nagata [et al.] // *Mol Phylogenet Evol*. — 2004. — 32:539–544.
23. Achilli A. The Multifaceted Origin of Taurine Cattle Reflected by the Mitochondrial Genome / A. Achilli, S. Bonfiglio, A. Olivieri [et al.] // *Plos ONE*. — 2009. — 4:e5753.
24. Bonfiglio S. Origin and Spread of *Bos Taurus*: New Clues from Mitochondrial Genomes Belonging to Haplogroup T1 / S. Bonfiglio, C. Ginja, A.D. Gaetano [et al.] // *Plos ONE*. — 2002. — 7:e38601.
25. Bonfiglio S. The Enigmatic Origin of Bovine mtDNA Haplogroup R: Sporadic Interbreeding or an Independent Event of *Bos Primigenius* Domestication in Italy? / S. Bonfiglio, A. Achilli, A. Olivieri [et al.] // *Plos ONE*. — 2010. — 5:e15760.
26. Lenstra J.A. Meta-analysis of Mitochondrial DNA Reveals Several Population Bottlenecks during Worldwide Migrations of Cattle / J.A. Lenstra, P. Ajmone-Marsan, A. Beja-Pereira [et al.] // *Diversity*. — 2014. — 6:178–187.
27. Olivieri A. Mitogenomes from Egyptian Cattle Breeds: New Clues on the Origin of Haplogroup Q and the Early Spread of *Bos Taurus* from the Near East / A. Olivieri, F. Gandini, A. Achilli [et al.] // *Plos ONE*. — 2015. — 10:e0141170.

Список литературы на английском языке / References in English

1. Ibragimov R.Je. Perspektivy razvitiya gornogo mjasnogo skotovodstva v Dagestane [Prospects for Development of Mountain Beef Cattle Breeding in Dagestan] / R.Je. Ibragimov, A.P. Dzhahalov, M.M. Alilov // *Sbornik nauchnyh trudov Severo-Kavkazskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta zhivotnovodstva* [Collection of scientific papers of the North Caucasus Research Institute of Animal Husbandry]. — 2013. — Vol. 2. — № 2. — P. 68–74. [in Russian]
2. Nuratinov D.A. Tradicionnye formy hozjajstvovaniya v Dagestane [Traditional Forms of Management in Dagestan] / Д.А. Нуралинов // *Voprosy strukturizacii jekonomiki* [Issues of Economic Structuralization]. — 2008. — № 4. — P. 22–29. [in Russian]
3. Aligazieva P.A. Vlijanie faktorov na molochuju produktivnost' korov–pervotelok gorskogo skota [Influence of Factors on Milk Productivity of Heifer Cows of Mountain Cattle] / P.A. Aligazieva, A.M. Aligaziev, A.T. Alidibirov // *Sovremennoe sostojanie i osnovnye napravleniya razvitiya semenovodstva v Respublike Dagestan: materialy Vserossijskoj nauchno-prakticheskoj konferencii* [Current State and Main Directions of Seed Production Development in the Republic of Dagestan: Proceedings of the All-Russian Scientific and Practical Conference]. — Mahachkala. — 2019. — P. 119–125. [in Russian]
4. Dmitriev N.G. Animal Genetic Resources of the USSR / N.G. Dmitriev, L.K. Ernst // *FAO and UNEP*. — Rome, Italy. — 1989. — URL: <http://www.fao.org/3/ah759e/AH759E07.htm> (accessed 22.07.2023).
5. Sadykov M.M. Puti povysheniya mjasnoj produktivnosti gorskogo skota [Ways to Increase Meat Productivity of Highland Cattle] / M.M. Sadykov // *Gorskoe sel'skoe hozjajstvo* [Highland Agriculture]. — 2016. — № 3. — P. 167–170. [in Russian]
6. Zinov'eva N.A. Metodicheskie rekomendacii po ispol'zovaniju metoda polimeraznoj cepnoj reakcii v zhivotnovodstve [Methodological Recommendations on the Use of Polymerase Chain Reaction Method in Livestock Breeding] / N.A. Zinov'eva, A.N. Popov, L.K. Jernst // *Dubrovicy: VIZh*. — 1998. — 47 p. [in Russian]
7. Peakall R. GenAlEx 6.5: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research – an update / R. Peakall, P.E. Smouse // *Bioinformatics*. — 2012. — Vol. 28. — P. 2537–2539.
8. Nei M. Genetic Distance between Populations / M. Nei // *American Naturalist*. — 1972. — No. 106(949). — P. 283–292.
9. Weir B.S. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure / B.S. Weir, C.C. Cockerham // *Evolution*. — 1984. — Vol. 38. — No.6. — P. 1358–1370.

10. Huson D. H. Application of Phylogenetic Networks in Evolutionary Studies / D. H. Huson, D. Bryant // *Molecular Biology and Evolution*. — 2006. — № 23 (2). — P. 254–267.
11. Pritchard J. K. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data / J.K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly // *Genetics*. — 2000. — Vol. 155. — P. 945-959.
12. Kopelman N.M. CLUMPAK: a Program for Identifying Clustering Modes and Packaging Population Structure Inferences across K / N.M. Kopelman, J. Mayzel, M. Jakobsson [et al.] // *Mol Ecol Resour*. — 2015. — Vol. 15. — pp. 1179-1191. — DOI:10.1111/1755-0998.12387
13. CLUMPAK – Clustering Markov Packager Across K. — URL: <http://clumpak.tau.ac.il> (accessed: 23.05.2023).
14. Evanno G. Detecting the Number of Clusters of Individuals Using the Software STRUCTURE: a simulation study / G. Evanno, S. Regnaut, J. Goudet // *Mol Ecol*. — 2005. — Vol. 14. — P. 2611-2620. — DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x
15. Nei M. *Molecular Evolutionary Genetics* // Columbia University Press, New York. — 1987. — V. 138.
16. Nei M. The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Natural Populations / M. Nei, T. Maruyama, R. Chakraborty // *Evolution*. — 1975. — V. 29 (1). — P. 1-10.
17. Fu Y.X. Statistical Tests of Neutrality of Mutations against Population Growth, Hitchhiking and Background Selection / Y.X. Fu // *Genetics*. — 1997. — V. 147. — P. 915.
18. Tajima F. Statistical Methods to Test for Nucleotide Mutation Hypothesis by DNA Polymorphism / F.Tajima // *Genetics*. — 1989. — V. 123. — P. 585-595.
19. Chavtaraev R.M. Kavkazskaja buraja poroda skota - sostojanie i perspektivy [Caucasian Brown Cattle Breed – State and Prospects] / R.M. Chavtaraev // *Gornoe sel'skoe hozjajstvo [Highland Agriculture]*. — 2017. — №1. — p. 153-155 [in Russian]
20. Volkova V.V. Investigation of the Genetic Diversity of Dagestan Mountain Cattle Using STR-Markers / V.V. Volkova, A.S. Abdelmanova, T.E. Deniskova [et al.] // *Diversity*. — 2022. — 14. — P. 569. — DOI: 10.3390/d14070569
21. Troy C.S. Genetic Evidence for Near-Eastern Origins of European Cattle / C.S. Troy, D.E. Machugh, J.F. Bailey [et al.] // *Nature*. — 2001. — 410:1088-1091.
22. Mannen H. Independent Mitochondrial Origin and Historical Genetic Differentiation in North Eastern Asian cattle / H. Mannen, M. Kohno, Y. Nagata [et al.] // *Mol Phylogenet Evol*. — 2004. — 32:539-544.
23. Achilli A. The Multifaceted Origin of Taurine Cattle Reflected by the Mitochondrial Genome / A. Achilli, S. Bonfiglio, A. Olivieri [et al.] // *Plos ONE*. — 2009. — 4:e5753.
24. Bonfiglio S. Origin and Spread of Bos Taurus: New Clues from Mitochondrial Genomes Belonging to Haplogroup T1 / S. Bonfiglio, C. Ginja, A.D. Gaetano [et al.] // *Plos ONE*. — 2002. — 7:e38601.
25. Bonfiglio S. The Enigmatic Origin of Bovine mtDNA Haplogroup R: Sporadic Interbreeding or an Independent Event of Bos Primigenius Domestication in Italy? / S. Bonfiglio, A. Achilli, A. Olivieri [et al.] // *Plos ONE*. — 2010. — 5:e15760.
26. Lenstra J.A. Meta-analysis of Mitochondrial DNA Reveals Several Population Bottlenecks during Worldwide Migrations of Cattle / J.A. Lenstra, P. Ajmone-Marsan, A. Beja-Pereira [et al.] // *Diversity*. — 2014. — 6:178-187.
27. Olivieri A. Mitogenomes from Egyptian Cattle Breeds: New Clues on the Origin of Haplogroup Q and the Early Spread of Bos Taurus from the Near East / A. Olivieri, F. Gandini, A. Achilli [et al.] // *Plos ONE*. — 2015. — 10:e0141170.