

УДК [94(100):636.01]:577.2

ПОХОДЖЕННЯ ТА ДОМЕСТИКАЦІЯ КОНЯ У ДОСЛІДЖЕННЯХ З МОЛЕКУЛЯРНОЇ БІОЛОГІЇ

Курзенков Максим

Проблема доместикації коня є однією з найбільш дискусійних в археології, не з'ясованими залишаються як сценарії цього важливого процесу, так і основні аспекти доместикації. Одним із джерел, які можуть послужити відтворенню реалістичних моделей цього явища, є дослідження з молекулярної біології, історіографічний огляд яких представлено у статті. Основну увагу у дослідженні зосереджено на розгляді та аналізі здобутків молекулярної біології останніх десятиріч щодо походження та доместикації коня. На основі понад 80 проаналізованих іноземних статей, генетичні дослідження кінської ДНК умовно було поділено на 3 окремі статті: дослідження мтДНК; Y-хромосоми; аутосомної ДНК та генів, що визначають масть коня.

Ця стаття присвячена дослідженням мтДНК з молекулярної біології, результати яких можуть бути використані археологами для реконструкції процесів доместикації коня. Вже перші дослідження з мтДНК продемонстрували значну відмінність процесів доместикації цієї тварини від раніше одомашнених: однією з таких особливостей є значна варіабільність материнської лінії у свійського коня, що створює значну диспропорцію із чоловічою варіабільністю і породжує цілу низку гіпотез. У статті також розглянуто питання кореляції виявлених гаплогруп мтДНК, як в географічному, так і у хронологічному вимірі.

Ключові слова: доместикація коня, генетичні дослідження, Євразія, мітохондріальна ДНК, гаплогрупа, нуклеотидна різноманітність.

Кінь, безумовно, відіграв центральну роль серед інших свійських тварин у розвитку людського суспільства. Не зважаючи на це, походження свійського коня та історія сучасних порід залишаються нез'ясованими у більшості аспектів. Пов'язано це з незначною відмінністю кісток свійського та дикого коня. На відміну від собак і свиней, пластичність скелета роду *Equus* дуже слабка. Як результат, навіть такі різні, на перший погляд, види, як зебра та віслук, майже не відрізняються при дослідженнях, що засновані на їхніх кісткових рештках [7, 1]. Структурна стійкість цих тварин пояснює проблеми, з якими палеонтологи зіштовхнулися при спробі розробити еволюційну історію коня [30, 97–99]. Ця відсутність діагностичних, анатомічних і біометричних критеріїв лежить в основі неможливості присвоєння статусу багатьом археозоологічним решткам коня [19]. З цієї причини важливим для розуміння процесів доместикації цієї тварини стає використання наукових засобів інших наук, окрім археології, таких як палеоекологія та досліджень з молекулярно-генетичного аналізу кінської ДНК.

На жаль, археологи при вивченні такого складного явища, як доместикація коня, майже не використовують дослідження із популяційної генетики, не зважаючи на її значні досягнення останніх десятиріч. Зазвичай згадуються найбільш популярні, але застарілі праці К. Віла [6] та Т. Янсона [15] кінця ХХ – початку ХХІ ст. Багато з них вже спростовано, але їх продовжують все ще аналізувати в якості аргументів в архео-

логічних дискусіях. Що стосується історії дослідження кінської мтДНК, то вона, як правило, обмежується коротким переліком найбільш важливих робіт, які так чи інакше стосуються предмета статті. Схожий невеликий нарис можна виявити у М. Сізлака [7] та С. Ліпольда [23]. Зважаючи на недостатній рівень огляду цього питання та інтерес археологічної спільноти, постала необхідність систематизувати молекулярно-біологічні знання з доместикації коня. Це може стати важливою складовою в археологічних реконструкціях.

Мета статті – проаналізувати та підсумувати головні здобутки популяційної генетики останніх десятиріч, продемонструвати еволюцію поглядів щодо окресленого питання та визначити головні напрями наукових доробок.

Джерельною базою дослідження стали провідні напрацювання генетиків та молекулярних біологів Європи, Америки та Азії з питання доместикації коня [3–9].

Через велику кількість копій мтДНК¹ у клітинах, їхню порівняно швидку молекулярну еволюцію та виключно материнську спадковість мтДНК стали цінним інструментом для філогенетичного² та філогеографічного³ дослідження з використанням ДНК аналізу. Перші дослідження вчених на основі мтДНК коня датуються 1994 р., коли відділ еволюційної молекулярної систематики Лундського університету Швеції під керівництвом Сюй Сюфеня та Улфура Арнезона розшифрували повну послідовність мтДНК коня, яка була представлена 16 660 парами основ⁴ [39]. Японська лабораторія молекулярної та клітинної біології на чолі з Н. Ішидой зацентрувала свою увагу на дослідженні найбільш варіабельної частини області D-петлі⁵ у кінській мтДНК [14]. Але ці дослідження, передусім, спрямовувалися на визначення еволюційних зв'язків родини Equidae, а не на проблему одомашнення.

Перша лабораторія, яка спрямувала свої дослідження на розв'язання питань, пов'язаних з доместикацією коня, була шведська група вчених під керівництвом К. Віла [6]. Серед археологів і палеонтологів у кінці ХХ ст. були розроблені дві альтернативні гіпотези походження свійського коня (*Equus ferus caballus*) від диких популяцій⁶ (*Equus ferus*). Гіпотеза обмеженого походження передбачає, що доместикація коня відбувалася на основі відбору обмеженої кількості диких коней із небагатих осередків доместикації. Після чого вже свійський кінь потрапляє до інших регіонів. Інша альтернатива припускає, що у процесі доместикації брала участь більша кількість засновників, набраних протягом тривалого часу з широкого кола євразійських

1 Мітохондріальна ДНК (мтДНК) – ДНК, що знаходиться (на відміну від ядерної ДНК) у мітохондріях, органідах еукаріотичних клітин.

2 Філогенетика – область біологічної систематики, яка займається виявленням та проясненням еволюційних взаємовідносин серед різних видів життя на Землі, як сучасних, так і тих, що вимерли.

3 Філогеографія – область досліджень, що пов'язана з принципами та процесами, відповідальними за географічне поширення генних родоходів.

4 Пара основ – пара нуклеотидів, що з'єднані між собою за допомогою водневих зв'язків, є елементарною одиницею у дволанцюговій нуклеїновій кислоті.

5 D-петля – область у мтДНК, в якій пари основ з нуклеотидів замінені. Зміни в області D-петлі вельми поліморфні.

6 Під словом «популяція» слід розуміти групу особин, пов'язаних територіальною, історичною та репродуктивною спільністю.

коней. Відповідно до цього сценарію кілька коней з різних диких популяцій були доместиковані незалежно один від одного.

К. Віла та ін. звернули увагу, що ці дві гіпотези виникнення свійського коня дають різні прогнози стосовно генної мінливості мтДНК, яка повинна була віддзеркалювати спадковість на материнських лініях. Гіпотеза обмеженого походження передбачає, що мітохондріальне розмаїття коня мало бути обмеженим кількома засновницькими родоводами та тими, що у подальшому розвивалися з них завдяки мутаціям⁷ [6, 474]. Гіпотеза багаторазового одомашнення, на противагу цьому, прогнозує більшу різноманітність, нехарактерну для однієї популяції диких особин і розгалуження родоводів, які б передували першим свідченням доместикації [6, 474].

Філогенетичний аналіз із 37 різних регіонів контрольних послідовностей мтДНК від свійського коня показав щонайменше шість різноманітних клад⁸ (гаплогруп⁹) послідовностей з розбіжністю мутаційних змін укладах у середньому 2,6 %. Розбіжність між конем і віслиюком (*Equus asinus*) у середньому складає 16,1 % [6, 474]. Застосувавши метод молекулярного годинника¹⁰ до дати відхилення коней від лінії зебр і віслиюків, була вирахована середня швидкість розгалуження послідовностей мтДНК родини *Equidae*, 4,1 % (2 млн років за даними палеонтології) або 8,1 % (3,9 млн років за даними молекулярних досліджень) на мільйон років.

Таким чином, дослідники дійшли висновку, що родоводи всіх сучасних коней зливаються приблизно 320–630 тис. років тому. Відтак, враховуючи 4000 р. до н. е., який дослідники обрали в якості дати можливої доместикації коня, багато материнських ліній повинні бути включені до генофонду свійського коня [6, 474]. На думку К. Віла та ін., висока різноманітність материнських ліній, що спостерігаються у сучасних коней, передбачає використання диких коней з великої кількості популяцій у якості засновників свійського коня [6, 476].

Інша група вчених у 2002 р. на чолі з Т. Янсенем для визначення походження свійського коня від однієї чи кількох диких популяцій розшифрувала гіперваріабільну частину мітохондріальної D-петлі для 318 коней із 25 східних та європейських порід, зокрема й американських мустангів. Ці послідовності були об'єднані з опублікованими раніше даними групи К. Віла. Отже, загальна база дослідження склала 652 послідовності. Була уточнена середня швидкість розгалуження послідовності мтДНК родини *equidae* з урахуванням об'єднання палеонтологічних інтерпретацій (3,5 млн р.) [1; 3; 5; 9; 10; 8] з опублікованими у 2000 р. послідовностями мтДНК *equid* (1 млн р.) [34]; як результат було вираховано максимальну частоту мутацій на

7 Мутація – стійке перетворення генотипу, що відбувається під впливом зовнішнього та внутрішнього середовища.

8 Клада – група двох або більше таксонів або послідовностей ДНК, яка включає як свого спільного прасура, так і його нащадків.

9 Гаплогрупа – група схожих гаплотипів, що мають спільного прасура, у якого в обох гаплотипах мала місце одна й та сама мутація – одонуклеотидний поліморфізм. У генних дослідженнях після 2002 р. часто заміною поняття кллада.

10 Молекулярний годинник – метод датування філогенетичних подій (розходження видів або інших таксонів), заснований на гіпотезі *molecular clock hypothesis*, згідно з якою еволюційно значущі заміни мономерів в нуклеїнових кислотах або амінокислотах у білках відбуваються з практично постійною швидкістю.

рівні 1 мутації на 100 тис. років і мінімальну швидкість – 1 мутація на 350 тис. р. [15, 10906]. Генетики поставили собі за мету вирахувати найменш можливу кількість кобил, колись одомашнених з дикої природи, приймаючи кількість типів мтДНК вибірки та усуваючи долі типів мтДНК, які виникли між найбільш раннім можливим часом доместикації коня та сучасністю. Виходячи з поставлених завдань, найбільш раннім імовірним часом доместикації дослідниками була обрана дата закінчення льодовикового періоду 9400 р. до н. е. [15, 10906]. Керуючись тими ж міркуваннями, що і група К. Віла, за основу дослідження було взято найбільшу ймовірну швидкість мутації – 1 мутація на 100 тис. років.

З 652 послідовностей було побудоване філогенетичне дерево¹¹, яке показало, що більшість із 93 різних типів мтДНК згруповані в 17 різноманітних філогенетичних кластерів¹² (Діаграма 4А). Дослідження частоти мутацій кінської мтДНК разом з ймовірною найбільш ранньою датою доместикації 9400 р. до н. е. показало, що щонайменше 77 вдало доместикованих диких кобил брали участь у формуванні сучасного *Equus ferus caballus* [11; 15, 10909]. Ці 77 типів кобил майже настільки ж різноманітні, як і весь спектр мтДНК сучасних коней.

Таким чином, дослідження групи генетиків на чолі з Т. Янсоном підтверджує висновок попередньої команди вчених, що кілька різних популяцій коней по материнській лінії були включені у процес доместикації коня. Проте, ці дослідники пов'язують отримані результати не з кількома незалежними осередками доместикації, а з просуванням знань про одомашнення разом із тваринами, які вже після доместикації змішувалися зі своїми дикими родичами, формуючи так звані географічні типи мтДНК, що можна прослідкувати у дослідженнях цієї групи вчених [16; 15, 10909]. Широка генетична різноманітність цих 77 диких кобил контрастує зі значно меншою генетичною різноманітністю, як коней Пржевальського (навіть з урахуванням значного скорочення популяції у ХХ ст.), так і ізовольованих коней Аляски, датованих 12000–28000 тис. рр. тому [6, 474], що, на думку дослідників, підтверджують зроблені ними висновки.

Т. Янсон та ін. у своєму дослідженні звернули увагу також на можливість збереження у кінських гаплотипів географічної структури. Варто зазначити, що паралельно з цим дослідженням ще одна група генетиків під керівництвом І. В. Хіла поставила собі схоже наукове завдання, проте вони дійшли висновку, що виявлені гаплотипи на рівні мтДНК демонструють послідовну відсутність географічної структури [12]. Цю думку пізніше також підтримав К. Кайзер-Траклі та ін. [16, 209]. Однак більшість вчених [26, 201; 31] все ж схиляються до гіпотези Т. Янсона [15, 10906], що не дивлячись на усю складність процесу виділення, певна кореляція окремих кластерів з деякими породами та / або географічними районами усе-таки має місце.

Найяскравіший зв'язок між кластером і породою демонструє кластер С1: у дослідженні Т. Янсена його розповсюдження географічно обмежене центральною Євро-

11 Філогенетичне дерево (еволюційне дерево) – дерево, що відображає еволюційні взаємозв'язки між різними видами, іншими таксонами, генами або іншими об'єктами, що мають спільного прасура.

12 Кластер – об'єднання кількох однорідних елементів, які можуть бути розглянуті як самостійна одиниця, що має певні властивості.

пою, Британськими островами та Скандинавією, разом з Ісландією. Загалом 17 з 19 зареєстрованих коней з C1 є північні європейські поні. Вік цього кластера автори дослідження визначають не пізніше 500 р. н. е. через те, що C1 був також знайдений у двох давніх коней вікінгів [15, 10908]. Крім того, Т. Янсон та інші виокремлюють мтДНК кластер E, котрий цілком складається з ісландських, шотландських та фьордських поні [15, 10908]. Це наводить на розуміння спільного пізньольдовикового або післяльдовикового походження цих порід поні.

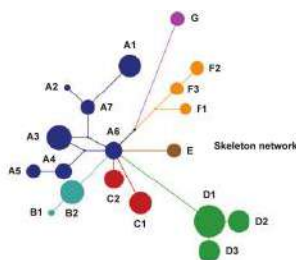
Ще один мтДНК кластер D1 демонструє зв'язок із певними породами коней, він широко представлений у дослідженні, проте з максимальною частотою зустрічається у піренейських (андалузька порода та порода Лузітано) та північноафриканських коней (берберська порода). Цілком очікувано, що досить високий процент американських мустангів (31 %) також належать до цієї групи [15, 10908].

Дослідження багатьох груп вчених продемонстрували складність присвоєння специфічним сучасним породам коней виключно конкретні гаплотипи за географічними районами [15, 10908; 12, 209]. Проблема полягає у тому, що використання коней людьми протягом довгого часу в якості транспортного засобу призвело до затемнення генної структури всередині виду. Це переміщення після доместикації, а також сучасні методи розведення зумовили значне перемішування популяцій коней, особливо серед європейських порід. Група вчених на чолі з А. Макгаером вирішили скористатися вивченням коней з більш-менш ізольованих популяцій, які, на думку авторів дослідження, можуть показати більш чіткий біогеографічний підпис [31, 494]. До цих нових послідовностей (Ахалтекінська, Гуансійська, Мезінська, Монгольська, Орловська, Вятська, Якутська породи) були додані раніше опубліковані послідовності з 72 порід Європи, Близького Сходу та Африки, а також з Далекого Сходу.

На основі проведених досліджень група А. Макгаерна вдосконалила філогенетичне дерево Т. Янсона, додатково виокремивши два кластери А7 і F3 та організувавши усі наявні кластери у сім основних гаплогруп (Діаграма 1).

Діаграма 1

Філогенетичне дерево, побудоване для мітохондріальних послідовностей ДНК коней з використанням 247 п. о. варіативної області D-петлі [31, 496]



Велика літера вказує на належність до тієї чи іншої гаплогрупи: A, B, C, D, E, F, G

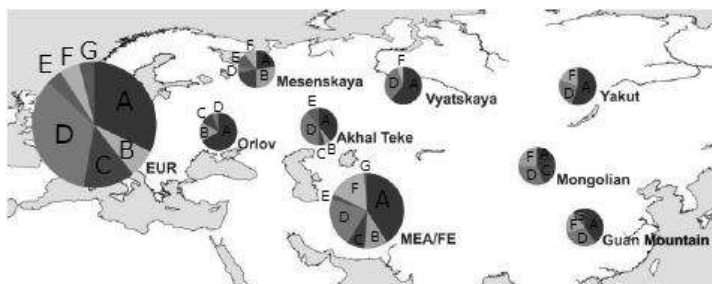
Географічні популяції були розбиті на східну та західну групу. У процесі дослідження було виявлено, що чим вища частота гаплогрупи F тим, відповідно, менше

число входження послідовностей D у східних популяціях, що вказує на ступінь генетичної ізоляції від європейських популяцій коней [31, 495].

Діаграма 2

Розподіл гаплогруп мітохондріальної ДНК в євразійських популяціях коней (EUR (Європа), n = 619; MEA (Близький Схід і Африка) / FE (Далекий Схід), n = 343) [31, 495]

Географічні місця для так званих ізольованих популяцій позначені позицією окремих кругових діаграм. Розмір кожного кола пропорційний числу послідовностей, що відбираються з цього регіону. Велика літера вказує на приналежність до тієї чи іншої гаплогрупи.



Отже, А. Макгаєрн та ін. вдалося знайти деяке співвідношення між європейськими та азійськими кінськими популяціями, що позначається поширенням гаплогруп мтДНК у географічній площині (Діаграма 2). Висновки групи А. Макгаєрн були також підтвержені дослідженням груп Ц. З. Лея [18] та Давея Кая [32]. Останні на основі секвенування мтДНК¹³ давніх китайських коней віком від 4 до 2 тис. років знайшли можливим пов'язати походження гаплогрупи F зі Східною Азією [32].

Філогеографічні дослідження важливі для нас тим, що вони можуть демонструвати не тільки походження окремих гаплогруп на географічному просторі, вони також позначають ймовірні осередки доместикації та місця входження диких коней до складу свійської популяції.

На думку багатьох вчених, коні піренейського півострова, найімовірніше, довгий час перебували в ізоляції від інших популяцій, тому процеси їхньої доместикації можуть відрізнитися від загальносвітових [4]. Через це багато дослідників розглядають піренейські породи окремо від інших порід Європи. Так, португальські та іспанські генетики під керівництвом М. С. Лопеса [26] та Дж. Руйо [38] філогенетичні дослідження спрямували на вивчення походження, притаманне європейським популяціям, кластера D1, до якого, за Т. Янсоном, у першу чергу, належать піренейські, північно-африканські породи та мустанги американського контенту. В цілому обидва дослідження підтверджують та певною мірою засновані на висновках, зроблених групами К. Віла [6] та Т. Янсона [15] про включення кількох материнських ліній з різних географічних районів протягом тривалого процесу одомашнення.

¹³ Секвенування ДНК – визначення їхньої амінокислотної або нуклеотидної послідовності.

Зв'язок між піренейськими та північноафриканськими породами, багато особин яких мають спільний гаплотип D1, передбачає два ймовірних пояснення. По-перше, це можливий результат відносно нещодавньої інтрогресії (гібридизації) північноафриканських коней берберської породи на Піренейському півострові під час мусульманського завоювання у середні віки. По-друге, можна розглядати цей кластер як родову популяцію Піренейського півострова з пізнішим розповсюдженням на північноафриканські породи.

На думку Дж. Руйо та ін., перше пояснення є найбільш імовірним і логічним, на це вказує і кількість гаплотипів між берберською та піренейськими породами, що може свідчити як доказ саме північноафриканського походження [38]. Проте автори дослідження вважають, що сама по собі гіпотеза інтрогресії коней берберської породи під час мусульманського панування на Піренейському півострові не може повністю пояснити ситуацію, що склалася. Свій сумнів щодо першого сценарію походження вони ґрунтують на тому, що мусульманська навала не була численна а, отже, невеликим була і кількість коней порівняно з тутешніми популяціями. Також автори посилаються на археологічні свідчення, де зображення коней схожих як на піренейських, так і на коней берберської породи, зустрічаються ще з римських часів [38, 835–842].

Група дослідників на чолі з М. С. Лопесом, акцентувавши свою роботу на португальській породі Лузітано, продемонстрували наявність у ній кластера D1 у 58 % вибірки та виявили, що гаплотип LU1 / PRE5, що входить до цього кластера, має зіркоподібну структуру, яка зазвичай є характерною для росту популяції після одомашнення [26, 196–202]. М. С. Лопес та ін. пояснюють це ймовірністю вербовки місцевих кобил для процесу доместикації. Таким чином, ця команда дослідників допускає слідом за Д. Ентоні [4] та М. Левін [20; 22; 23] можливість існування піренейського осередку доместикації на рівні материнської лінії. Крім цього, М. С. Лопес та ін. підтверджують існування на Піренейському півострові важливого льодовикового рефугіуму¹⁴, у результаті чого місцева популяція *Equus caballus* спромоглася пережити льодовиковий період [26, 201].

Тема піренейських порід була також розглянута у 2007 р. Дж. Ліро та ін. [25, 64–78]. Дослідники поставили собі за мету визначити час появи характерного для піренейських порід за Т. Янсоном кластеру D1. Дослідники поділили свою генетичну базу мтДНК коней на чотири групи: сучасні піренейські породи, інші сучасні породи світу, дикі та свійські коні неоліту, доби бронзи та середньовіччя Іспанії зі стоянок Порталон де Куева Майор та Кова Фоска, а також давні дикі та свійські коні позапіренейського походження. Слід наголосити, що майже немає порід коней, що були б наділені єдиним гаплотипом, не виняток і породи з Піренеїв. Так, андалузькі коні згруповані щонайменше ще у чотири інші кластери [25, 65], а коні породи лузітано ще у три [26, 199]. Проте, саме з кластером D1 мтДНК зазвичай асоціюють по-

¹⁴ Рефугіум – ділянка земної поверхні або світового океану, де вид або група пережили, чи переживають несприятливий для них період геологічного часу, протягом якого на більшості простору ці форми життя вимирають.

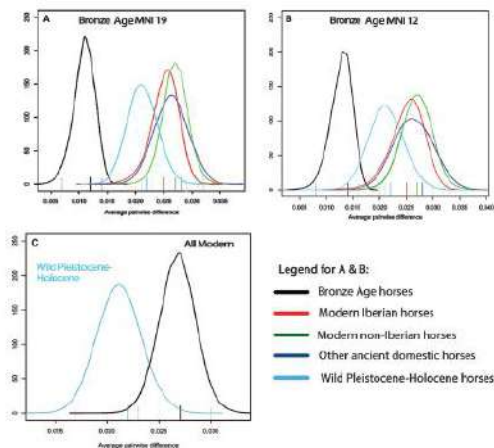
роди піренейського та північноафриканського походження [15, 10909]. Дж. Ліро та ін. звернули увагу на відсутність відомостей присутності цього кластера на Піренейському півострові у доісторичні часи. Попередній аналіз шести давніх зразків мтДНК піренейських коней не дав ніякої асоціації з групою D1 [25]. Для остаточного з'ясування давності кластера D1 на Піренейському півострові Дж. Ліро та ін. проаналізували 22 коня часів неоліту епохи бронзи та середньовіччя Іспанії. Виявилось, що жодна послідовність з неоліту та періоду доби бронзи не пов'язана з цим кластером [25, 75]. Не зважаючи на те, що це одна з найважливіших груп у сучасних коней, які мають піренейське походження, його зіркоподібна структура узгоджується з епізодом розширення в історичні часи.

Таким чином, ця група вчених своїми дослідженнями також надає підтримку гіпотезі північноафриканського походження цього кластера та пов'яже його з арабським вторгненням. Хоча вслід за групою Дж. Руйо команда на чолі з Дж. Ліро вважає, що незалежна подія одомашнення на Піренейському півострові для групи D1 не може бути повністю виключена. Цілком ймовірно, що кластер Lusitano C (виділений М. С. Лопесом) був значною мірою замінений кластером D1 від часів середньовіччя та раніше. У якості аналогії вчені наводять приклад заміни материнської лінії у європейських неолітичних свиней, за свідченнями Ларсона та ін. [17]. Варто зазначити, що для всіх кластерів з давніми піренейськими послідовностями, визначеними у побудованій Дж. Ліро мережі, група Lusitano C є єдиною з давніми іберійськими послідовностями, які включають у себе сучасні особини виключно Піренейського походження [25].

Діаграма 3

Нуклеотидна різноманітність [25, 70]

A – коней доби бронзи (19 особин), сучасні піренейські коні, сучасні не піренейські коні, не піренейські давні свійські та дикі давні коні; B – коні доби бронзи зі стоянки Порталон (12 особин) із сучасними піренейськими кіньми, сучасні, не піренейські коні, не піренейські свійські та дикі коні; C – 28 диких давніх коней з 1 088 сучасними кіньми.



Ще одне вельми важливе завдання, яке поставила перед собою група Дж. Ліро, було вивчення впливу піренейських коней на загальний процес доместикації. Саме з метою подати якомога більшу частину дійсної варіації, як давньої, так і сучасної мтДНК, у дослідження було включено сучасні та давні вибірки коней з широкого географічного регіону. Для досягнення поставленої мети Дж. Ліро та ін. були розроблені моделі поведінки такого показника, як нуклеотидна різноманітність¹⁵ серед свійських коней для кожної з гіпотез. Наприклад, якщо свійські коні виникли з обмеженого географічного регіону від одноразової доместикації, рівень нуклеотидної різноманітності серед домашніх коней буде нижчий, ніж у диких. Навпаки, якщо свійські популяції коней безперервно поповнювалися дикими кобилами, які походять з широкого географічного району, свійські стада будуть поглинати більшу частину різноманітності від різних диких популяцій, нуклеотидна різноманітність буде постійно збільшуватися, та на думку Дж. Ліро [25, 70], ми побачимо картину, схожу за отриманими результатами (Діаграма 3).

Низька оцінка значення нуклеотидної різноманітності піренейських коней доби бронзи свідчить про однорідність популяції. Через короткий відрізок часу, приблизно 500 років, що охоплюють досліджувані зразки [25, 67], на думку дослідників, такий результат, імовірно, свідчить про географічну ізоляцію популяції, або про те, що населення проходить крізь вузьке місце¹⁶.

У 2010 р. опубліковані результати досліджень групи генетиків на чолі з М. Сізлаком [7, 1], які були спрямовані на уточнення філогенетичного дерева та зв'язку, отриманих гаплотипів з географічними районами. Дослідники вдало секвенували ДНК 85 зі 157 давніх зразків диких і ранніх свійських коней з максимально широкою географією. До цього набору також додано 122 давні послідовності, що були опубліковані раніше. При вирівнюванні цих 207 послідовностей¹⁷ було визначено 113 гаплотипів [7, 1]. Користуючись усіма раніше опублікованими послідовностями (1 754 сучасних коня та 207 давніх), дослідники визначили 4 сильні мутаційні гарячі точки¹⁸, три з них були описані та виключені у попередніх дослідженнях [25, 68; 27; 28], четверта гаряча точка вилучена не була та певною мірою вплинула на побудову філогенетичного дерева попередніх досліджень [7, 3]. Після виключення усіх гарячих точок з набору даних рівень гаплотипів впав до 87. Через це М. Сізлак та ін. вирішили запровадити нову номенклатуру для гаплотипів і гаплогруп (Діаграма 4).

При включенні всіх відомих послідовностей дерево виявилось неструктурованим та нерозв'язаним, тому філогенетична мережа була розрахована з акцентом

¹⁵ Нуклеотидна різноманітність – середнє число нуклеотидних заміни на позиції між двома випадковими послідовностями.

¹⁶ Вузьке місце – явище, при якому продуктивність або пропускна здатність системи обмежена одним або кількома компонентами чи ресурсами. В генетиці термін позначає різке зменшення популяції та, як результат, обмеженість нуклеотидної різноманітності.

¹⁷ Вирівнювання послідовностей – біоінформативний метод, що заснований на розміщенні двох або більше послідовностей – мономерів ДНК, РНК або білків один під одним, таким чином, щоб легко бачити подібні ділянки в цих послідовностях.

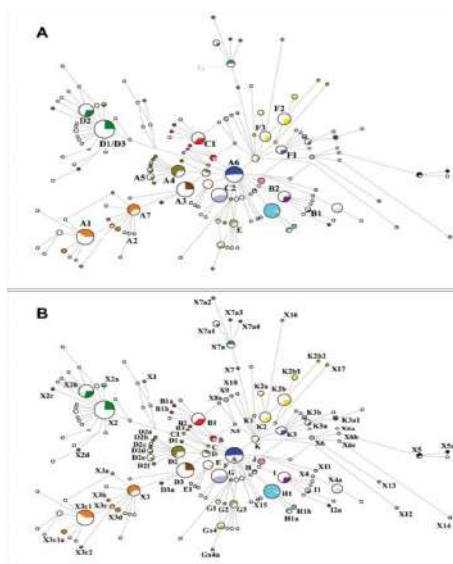
¹⁸ Мутаційна гаряча точка – ділянка гена, якій властива велика швидкість мутації порівняно з іншою ділянкою цього ж розміру.

на 599 зразків з примітивних порід¹⁹ двох гаплотипів Пржевальського та 207 давніх зразків [7, 3]. Послідовності були поділені на 19 гаплогруп від А до К та від Х1 до Х7 на основі структури дерева. За даними дослідження [7, 6] 39 давніх гаплотипів з 87 збереглися у сучасних примітивних породах.

За даними М. Сізлака, велика кількість генетичної різноманітності присутня у диких коней до моменту доместикації, за який, посилаючись на статтю А. Оутрама [35], у цьому дослідженні прийнятий 3500 р. до н. е. Нешироке місце, що мала б викликати доместикація, повинно було значно скоротити генетичні варіації. Проте результати більшості досліджень [7, 6] демонструють, що це правило лише частково має відношення для коней. У загальній кількості 87 гаплотипів було знайдено в археологічних рештках (від плейстоцену до середньовіччя). У цілому, 32 % (тобто 9 з 28 гаплотипів) диких ліній (від плейстоцену до неоліту) збереглися у генофонді сучасних коней до нашого часу. Сім з цих диких ліній були також виявлені у домашніх коней доби бронзи та раннього залізного віку, решта зразків, що збереглися, походить із середньовіччя. Якщо ми беремо до уваги усі 87 давніх гаплотипів то 29 з них були виявлені у пробах доби бронзи, 47 гаплотипів у ранній залізний вік та 21 гаплотип знайдено у добу середньовіччя [7, 7].

Діаграма 4

Філогенетичне дерево на основі 247 нп D-області мтДНК, побудоване з 207 давніх зразків (кольорові) та 601 сучасної послідовності примітивних порід (білий). На малюнку 1А показана система та наменклатура Т. Янсона [15, 10909] та Дж. Ліро [31, 495] на малюнку 1В М. Сізлака



¹⁹ Примітивні породи (традиційні породи) – породи, що з'явилися під тиском природних чинників, а не селекції, мають більшу географічну залежність.

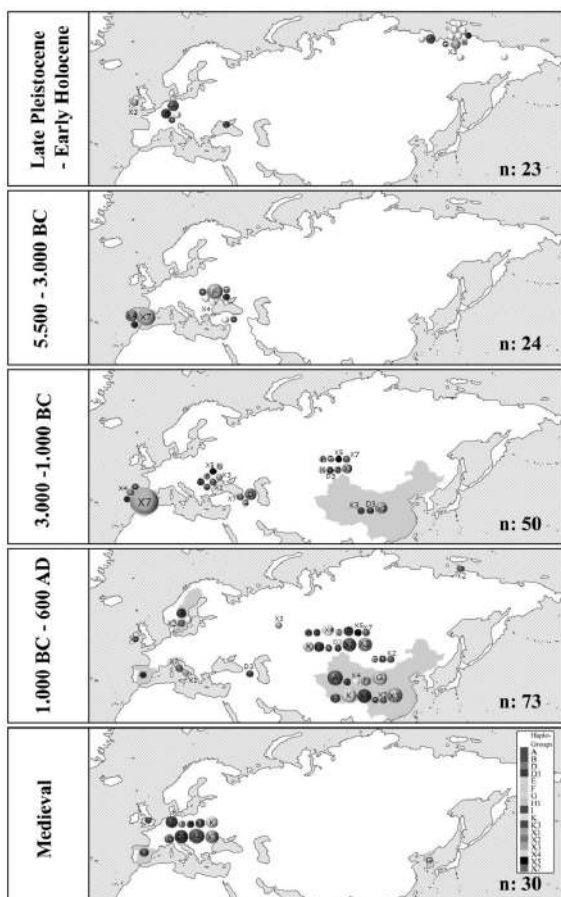
Таким чином, дані, отримані М. Сізлаком та ін., можуть свідчити або про кілька інтрогресій, тобто включення диких коней у стада свійських тварин, або, в якості альтернативи, як мінімум у другій великій хвилі доместикації у ранньому залізному віці, враховуючи значну кількість появи нових гаплотипів, виявлених у цей період.

На підставі отриманих даних дослідниками була складена мапа появи гаплотипів на теренах Євразії (Діаграма 5).

На час дослідження М. Сізлака та ін. загальнодоступні бази даних зберігали 274 заархівованих гаплотипів сучасних коней (19 червня 2010 р.). Лише 45 % варіацій мтДНК, виявлених групою М. Сізлака, збереглися у сучасних коней (тобто 39 з 87 гаплотипів), якщо рахувати від зразків свійських коней доби бронзи до сьогодення втрачено 30 % (17 з 56) материнських ліній протягом 5500 років конярства [7, 8].

Діаграма 5

Хронологія географічного поширення гаплогруп



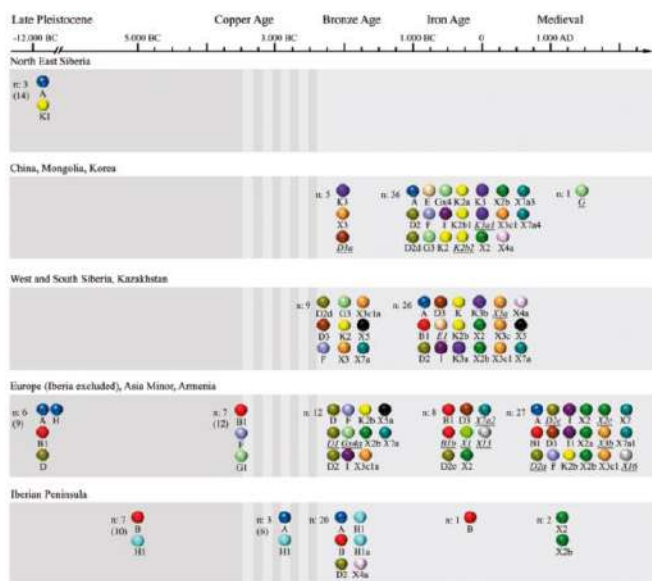
Навіть враховуючи цей факт, кількість генетичних варіацій сучасних коней однак залишається дуже великою як для свійської тварини. Наявність такої кількості генетичних ліній дослідниками пояснюється такими причинами: 1) кілька областей доместикації; 2) дуже велика кількість кобил-засновників; 3) значні інтрогресії місцевих ліній у свійські популяції. Дослідники не виключають, що всі три причини сприяли сучасному стану [7, 8]. У цілому одним з головних результатів дослідження М. Сізлака та ін. є доказ гіпотези, що велика кількість різноманітності кінської мтДНК притаманна не тільки свійським, а і диким популяціям.

Не можна також не звернути увагу на таблицю географічного виникнення та розповсюдження давніх гаплотипів, складену М. Сізлаком та ін. (Діаграма 6).

Діаграма 6

Виникнення мітохондріальних родоводів сучасних коней [7, 6]

Показані тільки ті гаплотипи мтДНК, що були властиві свійським коням. Гаплотипи, виділені курсивом та підкреслені, були виявлені тільки у раних свійських коней. Смугастих стовпчик вказує на постульований період доместикації коня.



Навіть якщо враховувати відсутність зразків ДНК для усіх географічних зон та для кожної епохи, результати цієї таблиці демонструють можливість місцевих інтрогресій диких кобил і кількох епізодів одомашнення в Європі та Східній Азії, окрім проникнення свійських коней зі степу. Ці два регіони зробили значний внесок у становлення генетичної різноманітності сучасних порід під час доби бронзи та заліза. Крім того, розподіл неузгодженості раних свійських європейських і сибірських коней доводить, на думку дослідників, існування вузького місця приблизно у 2000 р.

до н. е. [7, 9]. До того ж, дані про коней доби бронзи та заліза вказують на місцеве одомашнення та / або інтрогресії гаплотипів Східної Азії. Розвиток цих окремих східно-азійських гаплотипів було розширено за рахунок географічної ізоляції монгольських і китайських диких коней [7, 9].

За даними цієї групи генетиків, у пізньому плейстоцені існувала панміктична популяція²⁰ коней у межах сибірської низовини до Піренейів. Широке розповсюдження гаплогруп В1 (Європа, Північно-Східний Сибір та Аляска), Х8 (Північно-Східний Сибір та Аляска), Х3 (Північно-Східний Сибір та Ірландія), а також гаплотип А (Німеччина, Україна та Північно-Східний Сибір) надає підтримку гіпотезі значного поширення генного потоку по всій Євразії. Пізніше, у ранньому голоцені та протягом енеоліту, відбувалося генетичне розгалуження піренейських та євразійських коней степу [7, 9]. Як і попередні дослідники [25; 29; 32], Сізлак та ін. свідчать про відсутність переконливих доказів для незалежного процесу доместикації коней на Піренейському півострові.

Враховуючи отримані дані для коней доби бронзи, дослідники дійшли висновку, що свійські коні поширилися на величезній території майже одразу після їхнього первісного одомашнення. Каталізатором такого швидкого поширення, на думку дослідників, могла бути верхова їзда [7, 9].

З появою нових технологій секвенування ДНК, (ДНК-мікрочип²¹ та ін.) з'явилася можливість збільшити швидкість розшифрування повних зразків мтДНК коня та їхнє використовувати у дослідженнях, що вигідно відрізняло ці дослідження від попередніх, де була розшифрована лише так звана гіперваріабельна частка D-петлі мтДНК. Себастьян Ліпольд та ін. за допомогою методу ДНК-мікрочипу повністю розшифрували мтДНК 59 коней з 44 порід одного коня Пржевальського з метою побудови філогенетичного дерева та визначення часу доместикації коня [24]; разом з даними, отриманими у GenBank, кількість повністю розшифрованих мтДНК коней збільшилася до 63.

Для того, щоб визначити час доместикації коня, авторам був потрібен критерій, який би відповідав поставленому завданню і його можна було б дослідити за допомогою генетичних методів. Таким критерієм, на думку дослідників, виступає ефективний розмір популяції²² та його зміна у часі.

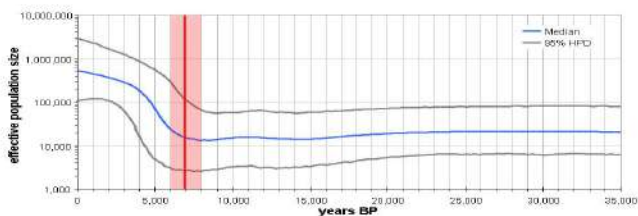
²⁰ Панміктична популяція – популяція, що вільно розмножується.

²¹ ДНК-мікрочип – технологія секвенування ДНК, створена за аналогією з електронними мікросхемами (чипами).

²² Ефективний розмір популяції – середня кількість особин у цій популяції, що забезпечує передачу властивостей генів від покоління до покоління. Відповідає кількості особин у популяції, здатних до розмноження.

**Діаграма ефективної чисельності населення у часі
на основі послідовностей мтДНК з 63 коней [21, 335–336]**

Початок останнього збільшення ефективного розміру популяції позначений червоним кольором (у середньому 7000 років тому)



Дослідження показало чітке та постійне збільшення населення, яке почалося приблизно 7 тис. років тому [24, 4] (Діаграма 7). Стабільність клімату протягом голоцену, порівняно з льодовиковим періодом, дає авторам право для висунення гіпотези про існування стабільної дикої популяції коней протягом цього геологічного періоду. Археологічні рештки викопних коней, що датуються раннім голоценом, зустрічаються в Європі у незначній кількості, лише починаючи з кінця атлантичного періоду (7500–5750 років тому), їхня кількість починає зростати, що, на думку С. Ліпольда та ін., може також свідчити про збільшення популяції коней у цей період у цілому, принаймні в Європі [24, 4]. Ця гіпотеза також знаходить підтвердження тим фактом, що підвищення чисельності популяції коня (6–8 тис. років тому) впритул наближається до дати одомашнення коня від 5 до 5,5 тис. років тому за оцінками А. Людвіга та ін., заснованими на розповсюдженні різних мастей коня [21], а також за археологічними свідченнями А. Оутрума та ін. [35; 35; 37].

Оцінка часу спільного жіночого прашура всіх свійських коней, залежно від методу, що застосовується, дає 160–50 тис. років і 152–38 тис. років [23, 5]. Ці оцінки значно молодші та навіть близько не перетинаються з оцінками на основі фрагментів мітохондріальної D-петлі, які коливаються від 1,198–342 тис. років [15, 10907], отриманих Т. Янсоном, до 630–320 тис. років [6, 474], отриманих К. Вілом. С. Ліпольд з співавторами пояснює такий результат, спираючись на працю Дж. Ларсона та ін. [13] недосконалістю досліджень, що ґрунтуються на області D-петлі мтДНК, які схильні перебільшувати час дивергенції, особливо у свійських тварин. D-петля, що швидко розвивається, схильна до кількох замін, особливо, коли точка калібрування, що застосовується для оцінки подій дивергенції, спирається на порівняно віддалену спорідненість видів (у цьому випадку це *E. Asinus*) [6, 474], тим самим підживлюючи оцінки швидкості заміщення. У такому випадку консервативні області мтДНК начебто повинні уточнити ці оцінки, відтак запропонувати більш достовірні дати дивергенції [24, 5].

Дані дослідження кількості родоводів мтДНК свійських коней, як і дослідження Т. Янсона та ін. [15, 10909], корелюється з датою доместикації: 46 мтДНК родоводів,

якщо використовувати найбільш підтвержену дату доместикації 5 000 років тому та 33 мтДНК ліній [24, 5], приймаючи дату закінчення льодовикового періоду 11 400 років тому, яку застосує Т. Янсон [15, 10906]. Отримані дані не можуть бути остаточними, зважаючи на те, що використання дослідниками лише 63 зразків мтДНК різних коней, що визнається й авторами дослідження, однак менша кількість мтДНК родоводів у домашньому генофонді, порівняно з дослідженнями Т. Янсоном та ін., може свідчити про деяку роздутість розрахунків, що ґрунтуються на D-петлі мтДНК у зв'язку з високою частотою мутації.

Схоже дослідження було проведено також О. Акіля та ін. [2] у якому число повністю розшифрованих мтДНК коней збільшилося до 83, дослідники приходять до схожих результатів (порівняно з командою С. Ліпольда) щодо часу існування останнього спільного жіночого пращура свійських коней 153 ± 30 тис. років тому [2, 2450]. Також погоджуються вони зі своїми попередниками у недосконалої досліджень, що ґрунтуються на аналізі D-петлі мтДНК. Побудоване О. Акіля та ін. філогенетичне дерево дало можливість виділити 18 відомих нині гаплогруп [2, 2450].

Отже, дослідження з мтДНК охоплюють ціле коло питань, пов'язаних з доместикацією. Якщо їх структурувати, то отримуємо:

1. Дослідження, які ґрунтуються на аналізі мтДНК, наочно демонструють, що свійські коні, принаймні кобили, не можуть виходити з одного ареалу доместикації. Основним критерієм, який робить неможливим з точки зору генетики цей сценарій, є наявність великої кількості материнських ліній, що входять у генофонд сучасних свійських коней. За даними Т. Янсона їх щонайменше 77 [15, 10909], за результатами С. Ліпольда – 33 [24, 5]. Обидві цифри є дуже високими та нехарактерними для будь-якої іншої свійської тварини, і це при тому, що за точку ймовірної доместикації у цих дослідженнях прийнята вкрай рання дата – 9400 р. до н. е. – час відступу льодовика, використання більш вірогідної дати доместикації IV тис. до н. е. додатково збільшує кількість материнських ліній [24, 5].

2. Питання ймовірного сценарію доместикації з урахуванням отриманих даних генетиками вирішуються по-різному. Група К. Віла вважає, що висока різноманітність материнських ліній, яка спостерігається у сучасних коней, передбачає багато осередків доместикації, де були задіяні коні з великої кількості різних популяцій [6, 476]. На противагу цьому, група Т. Янсон пов'язує отримані результати з просуванням знань про одомашнення разом з самими тваринами та зміщення свійських коней зі своїми дикими родичами вже після доместикації [15, 10909], враховуючи на увазі процеси інтрогресії. М. Сізлак та ін. вважають, що таку кількість генетичних ліній можна пояснити впливом усіх названих причин, тобто існуванням кількох областей доместикації дуже великої кількості кобил-засновників та значними інтрогресіями місцевих диких ліній у свійські популяції [24, 7].

3. Питання наявності філогеографічної структури мтДНК свійських коней вирішується генетиками неоднозначно. З одного боку, ціла група вчених взагалі не визнає можливості простежити цю структуру [12; 16]. Інша вважає, що деяку кореля-

цію між окремими кінськими мітохондріальними гаплогрупами та географічними районами та / або породами все ж таки можна простежити. На підставі цього окремі вчені виділяють певні гаплогрупи, що розташовуються на периферії процесів доместикації на кшталт гаплогрупи С1 (за номенклатурою Т. Янсона), яка у переважній більшості відноситься до європейських поні та гаплогрупи Е, яка належить здебільшого до північно-європейських поні. З певною умовністю можна віднести до так званого Східно-азійського осередка доместикації гаплогрупу F [38, 841] та до Західного гаплогрупу D, пов'язану з європейськими породами [31, 495; 38]. Якщо на підставі філогеографічних та ін. досліджень мтДНК спробувати виділити основні ареали доместикації, то головну роль буде посідати Західний степ і вже згадані нами Західно-Європейський та Східно-Азійський.

4. Слабкість філогенетичної структури пов'язана з дуже великою генетичною мітохондріальною різноманітністю свійських коней; і якщо раніше це розглядали як ознаку, характерну лише для свійських коней, то результати досліджень Дж. Ліро та М. Сізлака демонструють, що це загальна риса для всього виду *Equus Cabulus*. Тобто популяції диких коней вільно розмножувалися на величезній території.

5. З приводу існування останнього спільного материнського пращура результати різняться залежно від використання повністю розшифрованих зразків мтДНК або гіперваріабільної ділянки D-петлі мтДНК. Перші дають дату від 1,198 до 320 тис. років [6, 476], інші 160–38 тис. років [24, 5]. Це підводить нас до ще одного важливого питання великої розбіжності між цими двома типами досліджень мтДНК. З одного боку, дослідження, засновані на повністю розшифрованому мтДНК, повинні бути більш достовірними, а з іншого – розбіжності з дослідженнями гіперваріабільної ділянки D-петлі можуть бути викликані невеликою кількістю коней, що брали участь в аналізі. Так, наприклад, за дослідженням А. Акіля та ін., з 83 повністю розшифрованих мтДНК послідовностей виділено 81 гаплотип [2, 2450], тобто майже кожна послідовність утворює окремий гаплотип. Такий результат важко назвати однозначним і більш точним, ніж дослідження гіперваріабільної ділянки D-петлі мтДНК М. Сізлака, де на 601 послідовність мтДНК з традиційних порід припадає 103 гаплотипи.

6. Майже всі мтДНК дослідження, виконані після 2009 р., ґрунтуються у плані визначення початку доместикації коня на працю А. Оутрума та ін. [35; 40], тобто на 3500 р. до н. е. Дослідження, засновані на повністю розшифрованому мтДНК, обмежують початок доместикації більш ранньою цифрою – 4–6 тис. р. до н. е. Це начебто дозволяє більш уважно підійти до археологічних стоянок, що датуються цим проміжком, але мала база дослідження відчутно обмежує такі припущення.

У перспективі планується привернути увагу до дослідження з Y-хромосоми та аутосомну ДНК.

Summary

The problem of placing a horse is one of the most delusional in archeology remains unclear as scenarios of this important process, as well as the main centers of domestics. One of the sources that can serve as a reproduction of realistic models of this phenomenon is the study of molecular biology, historiographical review, which is presented in the article. The focus of the research is on the consideration and analysis of the achievements of molecular biology in recent decades regarding the origin and placement of a horse. Based on more than 80 analyzed foreign articles, genetic studies of horse DNA were conventionally divided into 3 separate articles: the study of mtDNA; Y chromosomes; autosomal DNA and genes that determine the horse's suit.

This article is devoted to the study of mtDNA in molecular biology, the results of which can be used by archaeologists to reconstruct the processes of the placement of a horse. Already the first studies on mtDNA have shown a significant difference in the processes of the placement of this animal from previously domesticated ones: one of these features is a significant variation of the parent line in a horse that produces significant imbalance in male variability and generates a number of hypotheses. The article also deals with the correlation of detected mtDNA haplotypes, both in geographical and in chronological terms.

Key words: horse placement, genetic research, Eurasia, mitochondrial DNA, haplogroup, nucleotide diversity.

Аннотация

Проблема доместикации лошади является одной из самых дискуссионных в археологии. Невьясненным остается сценарий этого важного процесса, основные очаги доместикации. Одним из источников, которые могут послужить восстановлению реалистичных моделей этого явления, являются исследования по молекулярной биологии, историографический обзор которых представлен в статье. Основное внимание в исследовании сосредоточено на рассмотрении и анализе достижений молекулярной биологии последних десятилетий о происхождении и доместикации лошади. На основе более 80 проанализированных иностранных статей генетические исследования лошадиной ДНК условно были разделены на 3 группы: исследования мтДНК; Y-хромосомы; аутосомно ДНК и генов, определяющих масть коня.

Данная статья посвящена исследованию мтДНК по молекулярной биологии, результаты которого могут быть использованы археологами для реконструкции процессов доместикации лошади. Уже первые исследования по мтДНК продемонстрировали значительное различие процессов доместикации этого животного от ранее одомашненных: одной из таких особенностей является значительная вариабильность материнской линии в домашней лошади, что создает значительную диспропорцию в мужской вариабельностью и порождает целый ряд гипотез. В статье также рассмотрены вопросы корреляции выявленных гаплотипов мтДНК, как в географическом, так и в хронологическом измерении.

Ключевые слова: доместикация лошади, генетические исследования, Евразия, митохондриальная ДНК, гаплогруппа, нуклеотидное разнообразие.

ДЖЕРЕЛА ТА ЛІТЕРАТУРА

1. Aberle H. Hamann, DrEogemEuller C. And Distl O. (2004). Genetic diversity in German draught horse breeds compared with a group of primitive, riding and wild horses by means of microsatellite DNA markers. *International Society for Animal Genetics, Animal Genetics*, 35. P. 270–277.
2. Achillia Alessandro, Olivierib Anna, Pedro Soaresc, Hovirag Lancionia, Baharak Hooshiar Kashanib, Ugo A. Peregob, Solomon G. Nergadzeb, Valeria Carossab, Marco

- Santagostinob. (2011). Mitochondrial genomes from modern horses reveal the major haplogroups that underwent domestication. *PNAS*. Vol. 109. N. 7. P. 2449–2454.
3. Allison N. Lau, Lei Peng, Hiroki Goto, Leona Chemnick, Oliver A. Ryder, and Katerina D. Makova. (2009). Horse Domestication and Conservation Genetics of Przewalski's Horse Inferred from Sex Chromosomal and Autosomal Sequences. *Mol. Biol. Evol.* 26(1). P. 199–208.
 4. Anthony D. W. (1995). Horse, wagon and chariot: Indo-European languages and archaeology. *Antiquity*, 69. P. 554–565.
 5. Cañón J., García D., García-Atance MA, Obexer-Ruff G., Lenstra JA, et al. (2006). Geographical partitioning of goat diversity in Europe and the Middle East. *Anim Genet*, 37. P. 327–334.
 6. Carles Vil`a, Jennifer A. Leonard, Anders GÖotherstroÖm, Stefan Marklund, Kaj Sandberg, Kerstin Lidren, Robert K. Wayne, Hans Ellegren. *Science*. January 2001. Vol. 2. P. 474–477.
 7. Cieslak Michael, Melanie Pruvost, Norbert Benecke, Michael Hofreiter, Arturo Morales, Monika Reissmann, Arne Ludwig. Origin and History of Mitochondrial DNA Lineages in Domestic Horses. *PLoS ONE*. December 2010. Volume 5. Issue 12. P. 1–13.
 8. Eisenmann V. Baylac, M. (2000). *Zool. Scripta*, 29. P. 89–100.
 9. Fang M. et al. (2009). Contrasting mode of evolution at a coat color locus in wild and domestic pigs. *PLoS Genet*, 5.
 10. Goldstein D. B. (2001). Genealogical and evolutionary inference with the human Y chromosome. *Science*, 291. P. 1738–1742.
 11. Hellborg L. Ellegren H. (2004). Low levels of nucleotide diversity in mammalian Y chromosomes. *Mol Biol Evol*: 21. P. 158–163.
 12. Hill E. W., Bradley D. G., Al-Barody M., Ertugul O., Splan R. K., Zakharov I., and Cunningham E. P. (2002). History and integrity of thoroughbred dam lines revealed in equine mtDNA variation. *Anim Genet*, 33. P. 287–294.
 13. Ho S. Y. W., Larson G. (2006). Molecular clocks: when times are a-changin'. *Trends in Genetics*, 22. P. 79–83.
 14. Ishida N., Hasegawa, T., Takeda, K., Sakagami, M., Onishi, A., Inumaru, S., Komatsu, M. & Mukoyama, H. (1994) *Anim. Genet*, 25. P. 215–221.
 15. Jansen Thomas, Forster Peter, Levine Marsha A., Oelke Hardy, Matthew Hurles, Colin Renfrew, Jürgen Weber, and Klaus Olek. Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse. *PNAS*. August 6, 2002. Vol. 99. No. 16. P. 10905–10910.
 16. Keyser-Tracqui, Blandin-Frappin P., Francfort H.-P., Ricaut F.-X., Lepetz S., Crubézy E., Samashev Z. and Ludes B. (2005). Mitochondrial DNA analysis of horses recovered from a frozen tomb (Berel site, Kazakhstan, 3rd Century BC). *Animal Genetics*, 36. P. 209.
 17. Larson G., Albarella U., Dobney K. et al. (2007). Ancient DNA, pig domestication, and the spread of the Neolithic into Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104. P. 15276–15281.

18. Lei C. Z., Bower M. A., Edwards C. J., Wang X. B., Weining S., Liu L., Xie W. M., Li F., Liu R. Y., Zhang Y. S., Zhang C. M. and Chen H. (2009). Multiple maternal origins of native modern and ancient horse populations in China. *Stichting International Foundation for Animal Genetics, Animal Genetics*, 40. P. 933–944.
19. Levine M. A. (2005). Domestication and early history of the horse. *Mills DS, McDonnell SM. The Domestication of horse: the origins, development and management of its behavior*. Cambridge: Cambridge University Press. P. 5–22.
20. Levine M. A. (1999). The origin of the horse husbandry on the Eurasian Steppe. *Late Prehistoric Exploitation of the Eurasian Steppe*. (Ed. by M. A. Levine, J. Rassarrerin, A. M. Kislenco, N. S. Tatarintreva). P. 5–58.
21. Lindgren Gabriella, Backstr Niclas, June Swinburne, Linda Hellborg, Annika Einarsson, Kaj Sandberg, Gus Cothran, Carles Vila, Matthew Binns & Hans Ellegren. (2014). Limited number of patrilineal in horse domestication. *Nature Genetics*. Volume 36. Number 4. P. 335–336.
22. Ling Yinghui, Yuehui Ma, Weijun Guan, Yuejiao Cheng, Yanping Wang, Jianlin Han, Dapeng Jin, Lai Mang, and Halik Mahmut. (2010). Identification of Y Chromosome Genetic Variations in Chinese Indigenous Horse Breeds. *Journal of Heredity*. P. 1–5.
23. Lippold Sebastian, Matzke Nicholas J., Monika Reissmann and Michael Hofreiter. (2011). Whole mitochondrial genome sequencing of domestic horses reveals incorporation of extensive wild horse diversity during domestication. *Lippold et al. BMC Evolutionary Biology*. P. 1–10.
24. Lippold Sebastian, Tatyana Kuznetsova, Jennifer A. Leonard, norbert Benecke, Arne Ludwig, Alan Cooper, Jaco Weinstock, Eske Willerslev, Beth shapiro & michael Hofreiter. (2011). Discovery of lost diversity of paternal horse lineages using ancient DNA. *Nature Communications*. 2: 450. P. 1–6.
25. Lira Jaime, Anna Linderholm, Carmen Oloria, Mikael Brandström Durling, M. Thomas, P. Gilbert, Hans Ellegren, Eske Willerslev, Kerstin Lidren, Juan Luis Arsuaga Andanders Gëotherström. (2010). Ancient DNA reveals traces of Iberian Neolithic and Bronze Age lineages in modern Iberian horses. *Molecular Ecology*, 19. P. 64–78.
26. Lopes M. S., Mendonça D., Cymbron T., Valera M., J. da Costa-Ferreira and A. da Camara Machado. (2005). The Lusitano horse maternal lineage based on mitochondrial D-loop sequence variation. *International Society for Animal Genetics, Animal Genetics*, 36. P. 196–202.
27. Ludwig Arne, Melanie Pruvost, Monika Reissmann, Norbert Benecke, Gudrun A. Brockmann, Pedro Castacos, Michael Cieslak, Sebastian Lippold, Laura Llorente, Anna-Sapfo Malaspinas, Montgomery Slatkin, Michael Hofreiter. (2009). *Science*. Vol. 324. P. 485.
28. Ludwig Arne, Monika Reissmann, Norbert Benecke, Rebecca Bellone, Edson Sandoval-Castellanos, Michael Cieslakl, Gloria G. Fortes, Arturo Morales-Muniz, Michael Hofreiter and Melanie Pruvost. (2014). Twenty-five thousand years of

- fluctuating selection on leopard complex spotting and congenital night blindness in horses. *Philosophical transactions*. P. 1–7.
29. Marsha A. Levine. (1999). Botai and the Origins of Horse Domestication. *Journal of Anthropological Archaeology*, 18. P. 29–78.
 30. Mashkour M. (2006). Equids in Time and Space: papers in honour of Véra Eisenmann (Proceedings of the 9th conference of the International Council for Archaeozoology, Durham 2002). Oxford; Oxbow Books. Environmental Archaeology: *The Journal of Human Palaeoecology*, 13. P. 97–99.
 31. McGahern A., Bower M. A., Edwards C. J., Brophy P. O., Sulimova G., Zakharov I., Vizuete-Forster M., Levine M., Li S., MacHugh D. E. and Hill E. W. (2006). Evidence for biogeographic patterning of mitochondrial DNA sequences in Eastern horse populations. *International Society for Animal Genetics, Animal Genetics*, 37. P. 494–497.
 32. Meadows J. R. S., Hawken R. J., Kijas J. W. Nucleotide diversity on the ovine Y chromosome. *Anim Genet*, 35. P. 379–385.
 33. Michael J., McDonald, Daniel P. & Michael M. Desai. (2016). Sex speeds adaptation by altering the dynamics of molecular evolution. *Nature*. Vol. 531. P. 233–238.
 34. Oakenfull E. A., Lim, H. N. & Ryder, O. A. (2000). *Conserv. Genet*, 1. P. 341–355.
 35. Outram Alan K., Stear Natalie A., Robin Bendrey, Sandra Olsen, Alexei Kasparov, Victor Zaibert, Nick Thorpe, Richard P. Evershed. (2009). *The Earliest Horse Harnessing and Milking. Science*. Vol. 323. P. 1332–1335.
 36. Peter C., Bruford M., Perez T., Dalamitra S., Hewitt G., et al. (2007). Genetic diversity and subdivision of 57 European and Middle-Eastern sheep breeds. *Anim Genet*. 38. P. 37–44.
 37. Pruvosta Melanie, Rebecca Bellonec, Norbert Benecke, Edson Sandoval-Castellanos, Michael Cieslaka, Tatyana Kuznetsova, Arturo Morales-Muciz, Terry O’Connors, Monika Reissmann, Michael Hofreiter and Arne Ludwig. (2011). *Genotypes of predomestic horses match phenotypes painted in Paleolithic works of cave art PNAS*. Vol. 108. No. 46. P. 18626–18630.
 38. Royo J., Alvarez I., Beja-pereira A., Molina A., Fernandez I., Jordana J., Gomez E., Gutierrez J. P., and Goyache F. The Origins of Iberian Horses Assessed via Mitochondrial DNA. *Journal of Heredity* 2005. 96(6). P. 835–842.
 39. Xiufeng Xu, Úlfur Árnason. The complete mitochondrial DNA sequence of the horse, *Equus caballus*: extensive heteroplasmy of the control region. *Gene*. 1994. Vol. 148. P. 357–362.