

ОБЗОР

УДК 575.86:639.111.67

ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ СИСТЕМАТИЧЕСКОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ОВЦЕБЫКА С ПОМОЩЬЮ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ЭКСПЕРТИЗЫ**Соколова М.И., Кузьмина С.С.***ФГАОУ ВО «Северо-Восточный федеральный университет имени М.К. Аммосова», Якутск, e-mail: sskuzmina@bk.ru*

Вид овцебык, или мускусный бык (*Ovibos moschatus*), в настоящее время относится к единственному роду *Ovibos* семейства Полорогих (*Bovidae*) и является монотипичным видом. Большинство систематиков относят его к подсемейству *Caprinae*, или козлов и баранов, трибе *Ovibovini*. Этому виду посвящено много работ, публикуются научные статьи по экологии и физиологии вида. Но систематическое положение овцебыка остается до сих пор не совсем ясным. В данной статье проведен обзор литературных источников по исследованиям генома овцебыка, посвященных вопросам изучения филогенетического положения овцебыка. Приведены результаты работ по хромосомным анализам современных и древних овцебыков внутри вида для выявления степени их родства. В работе, опубликованной в 2019 г. по этой теме, авторы относят овцебыка к представителям подсемейства *Antilopinae*, трибы *Caprini*. Обзор доступных в настоящее время источников показывает, что до сих пор не разрешен вопрос: от какого подсемейства произошел овцебык, от подсемейства бычьих или от подсемейства козых? В связи с последними достижениями науки, развитием технологий, созданием новых методик изучения ДНК этот спорный вопрос решается на уровне генетических исследований.

Ключевые слова: овцебык, мускусный бык, *muskoх*, *ovibos moschatus*, *ovibos*, филогения, полорогие**PROSPECTS FOR STUDYING THE SYSTEMATIC MEMBERSHIP OF MUSK OX WITH THE HELP OF GENETIC EXAMINATION****Sokolova M.I., Kuzmina S.S.***M.K. Ammosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, e-mail: sskuzmina@bk*

In modern systematics, a Muskox or *Ovibos* (*Ovibos moschatus*) is considered a monotypic species of the sole genus *Ovibos* of the family *Bovidae*. Most systemologists refer to it as a subfamily of *Caprinae*, or goats and rams, the *Ovibovini* tribe. This species is devoted to many works, scientific articles on ecology and physiology of the species are published. But his systematic position remains still not entirely clear. In this article, a review of literary sources on the research of the *Ovibos* genome on the study of the phylogenetic position of the *Ovibos* was carried out. The results of the work on chromosomal analyses of modern and ancient sheep in the species are presented in order to detect the degree of their relationship. According to the work published in 2019 on this work *Ovibos* is a representative of the subfamily *Antilopinae*, the tribes *Caprini*. A review of the sources available to the authors shows that the question is still not resolved: from what subfamily has occurred, from the subfamily of *Bovinae* or from the subfamily of *Caprinae*? In connection with the latest achievements of science, the development of technologies, the creation of new techniques for the study of DNA, this controversial issue is resolved at the level of genetic research.

Keywords: musk ox, *muskoх*, *ovibos moschatus*, *ovibos*, phylogeny, *bovidae*

Овцебык, или мускусный бык (*Ovibos moschatus*), – растительноядное животное, единственный современный представитель рода овцебыков из семейства Полорогих. Дальние предки современных овцебыков вместе с бизонами, мамонтами и шерстистыми носорогами обитали в высокогорьях Центральной Азии 3–4 млн лет назад [1; 2]. В настоящее время считается, что систематическое положение овцебыка окончательно не определено.

Цель исследования: анализ современного состояния систематической принадлежности *Ovibos moschatus* в филогенетическом древе на основе литературных данных из работ в области молекулярной генетики.

В систематику овцебык был введен как бык мускусный (*Bos moschatus*) и отнесен к роду быков (*Bos*) подсемейства бычьих

(*Bovinae*) семейства Полорогих (*Bovidae*) Циммерманом в 1780 г. В связи с тем что наряду с внешним сходством с быками у *Bos moschatus* имелись анатомические сходства с баранами, в начале XIX века Де Блэнвил отделил овцебыка от рода *Bos* и создал для него монотипный род *Ovibos*. Затем Аллен (1913) вновь включил этот род в подсемейство бычьих, так как отмечал близкое родство овцебыка с бизонами. В настоящее время в систематике зоологи придерживаются классификации Г. Симпсона (1945), который овцебыка включил в подсемейство *Caprinae* (козлов и баранов) и выделил в его пределах трибу *Ovibovini* (рис. 1) [3].

Эркхарт (Urquhart D.R.) в своей книге «*Muskox: life history and current status of muskoxen in the N.W.T*» [4] в 1982 г. обратил внимание на отличительные особенности

овцебыка по количеству хромосом, обнаруженных при анализе кариотипов представителей семейства полорогих. Он отличается по диплоидному числу хромосом и от крупного рогатого скота ($2n = 60$), и от овец ($2n = 54$), а при этом сходен с буйволом ($2n = 48$), хотя относится к подсемейству Caprinae (козлов и баранов), так же как и его исторические предшественники [4].

Предковые формы овцебыков – группа родов Ovirovini жили еще в миоплиоценовое время, впоследствии они вымерли, но дали новые виды [5]. Прямым предком овцебыка считается *Bootherium bombifrons* (шлемоносный мускусный бык) из раннего плиоцена. В августе 2018 г. Пер Бовер (Pere Bover) и др. в журнале «Molecular Phylogenetics and Evolution» опубликовали статью «Molecular resolution to a morphological controversy: The case of North American muskoxen *Bootherium* and *Symbos*». Ископаемые виды *Bootherium* (шлемоносный мускусный бык) и *Symbos* систематики считали разными ви-

дами, но были предположения, что это один вид с половым диморфизмом. С помощью генетических анализов семи ископаемых материалов Пер Бовер (Pere Bover) с коллегами смогли подтвердить, что это действительно один вид овцебыков. Они также доказали с помощью филогенетического анализа, что род *Ovibos* и род *Bootherium* являются родственными, и их пути разошлись около 3,2 млн лет назад [6].

В 1997 г. Памела Гровс и Геральд Шилдс опубликовали статью «Cytochrome B Sequences Suggest Convergent Evolution of the Asian Takin and Arctic Muskox», в которой они попытались установить филогенетическое положение и родство такинов и овцебыков с помощью анализа последовательностей цитохрома b в мтДНК. Результаты этих исследований приведены на рис. 2. Из рисунка видно, что пути такина и овцебыка разошлись довольно-таки давно и генетически эти животные уже сильно отличаются, но, несмотря на это они, имеют общего предка [7].

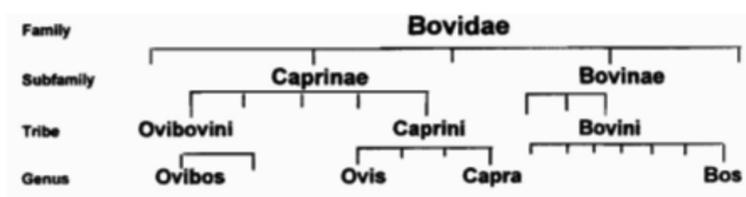


Рис. 1. Таксономическая связь между овцебыками и другими представителями семейства Bovidae, по Якушкину, 1998 [3]

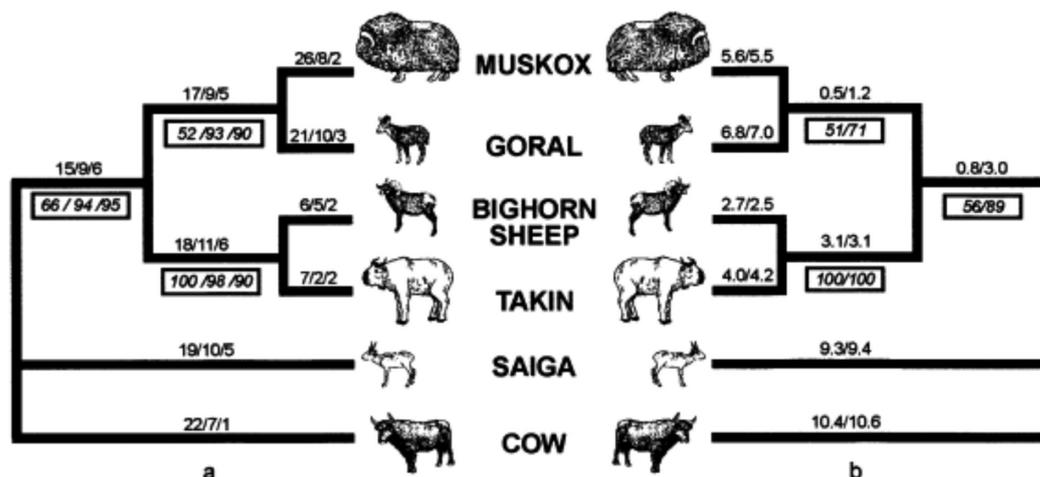


Рис. 2. Филогенетическое древо гена цитохрома b в митохондриальной ДНК, показывающее взаимоотношения пяти видов Caprinae. Длина ветвей приведена с верхней стороны веток. Значения начальной загрузки (основанные на 1000 повторностях) приведены с нижней стороны веток. Корова была включена как внешняя группа. (а) – значения представляют три различных анализа с использованием информативных сайтов / с исключенными переходами третьей позиции только с сайтами трансверсии. Длина этих ветвей составляла 259, 104 и 48 соответственно. CI были 0,64, 0,71 и 0,77, а gI – 20,77, 20,96 и 20,87 соответственно; (б) – значения расстояния древ для максимального правдоподобия. Длины ветвей даны как 10-кратное процентное значение (по Гровс и др., 1997) [7]

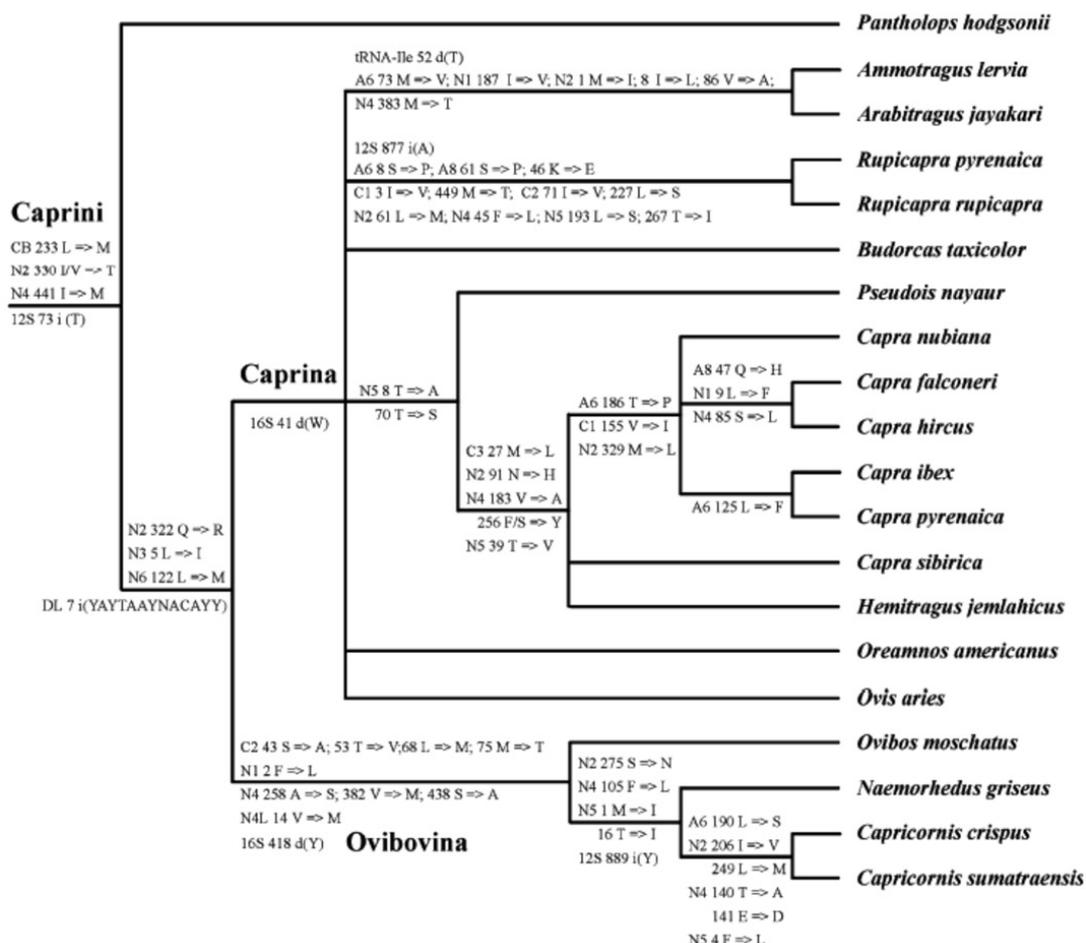


Рис. 3. Диагностические изменения аминокислот и инсерции. Картирование молекулярных сигнатур (негомoplastических превращений), соответствующих либо аминокислотным изменениям, обнаруженным в 13 кодирующих белок генах (A6, A8; CB; C1, C2, C3; N1, N2, N3 N4, N4L, N5, N6), либо инсерциям (i: вставка; d: делеция), обнаруженным в контрольной области, генах рРНК (12S и 16S) и тРНК. Позиции инсерций и делеций обозначены со ссылкой на последовательность *Ovis Aries* (NC_001941) (по Кроурду и др., 2009) [8]

В 2009 г. в статье «Evolution of the Mitochondrial Genome in Mammals Living at High Altitude: New Insights from a Study of the Tribe Caprini (Bovidae, Antilopinae)» описаны результаты, полученные Краурд и др. при анализе филогенетических отношений представителей подсемейства Caprinae. Они провели исследование митохондриального генома, в частности участка D-петли. Результаты этих исследований даны на рис. 3 [8].

В сентябре 2019 г. Аджит Кумар и др. опубликовали статью «Sequencing and characterization of the complete mitochondrial genome of Mishmi takin (*Budorcas taxicolor taxicolor*) and comparison with the other Caprinae species» в журнале «International Journal of Biological Macromolecules». В этой статье

авторы сравнили генетический материал по мтДНК такинов, овцебыков, а также других представителей подсемейства Caprinae. Результаты исследований приведены на рис. 4 [9].

В октябре 2005 г. Росс Де Макфи (Ross DE MacPhee) и др. опубликовали статью «Late Quaternary loss of genetic diversity in muskox (*Ovibos*)». Они провели генетический анализ ископаемого материала останков древних овцебыков, живших с позднего плейстоцена до позднего голоцена, найденных на территории местностей Северо-Восточной Азии и Арктического архипелага северной части Северной Америки, и сравнили с современным овцебыком. В своей статье они пришли к выводу, что *Ovibos moschatus* был генетически более разноо-

бразным в позднем плейстоцене, чем сегодня [10; 11]. Современные овцебыки по сравнению с другими видами полорогих имеют самое низкое генетическое разнообразие по ядерным и митохондриальным генам и характеризуются низкой полиморфностью микросателлитных локусов. В результате изолированности популяций, а также их маленьких эффективных размеров в настоящее время отмечается высокий уровень гомозиготности генома овцебыка, что может приводить к потерям генетической изменчивости. По теории популяционной генетики снижение генетической изменчивости в результате генетико-автоматических процессов в малых популяциях ограничивает адаптационные способности популяции и увеличивает зависимость их размеров от случайных колебаний окружающей среды и вероятность вымирания в изменчивых условиях среды [12; 13].

В 2015 г. в журнале BMC Evolutionary Biology опубликована статья «Looking for adaptive footprints in the HSP90AA1 ovine gene», в которой авторы проверили наличие и сравнили аллельные частоты полиморфизмов гена HSP90AA1 среди одо-

машенных и диких овец и представителей подсемейства Caprinae. Они выяснили, что полиморфизмы гена HSP90AA1, обнаруженные у видов *Ovis aries*, также присутствуют у диких видов из подсемейства Caprinae (в том числе и овцебыка), что указывает на более древнее происхождение этих мутаций и ее важность в адаптации видов к прошлым климатическим условиям естественной среды их существования [14].

В 2013 г. в журнале «Известия ТСХА» была опубликована статья В.И. Глазго и др. «Биомаркеры геномной нестабильности у животных сельскохозяйственных видов». В своей работе они выполнили сравнительный анализ частот встречаемости эритроцитов с микроядрами в клетках периферической крови ряда сельскохозяйственных видов млекопитающих и диких овцебыков. Частота встречаемости эритроцитов с микроядрами оказалась выше ($P < 0,05$) у domesticiрованных видов по сравнению с овцебыком. Таким образом, наблюдается определенная тенденция к относительно повышенной геномной нестабильности у domesticiрованных животных по сравнению с диким видом [15].

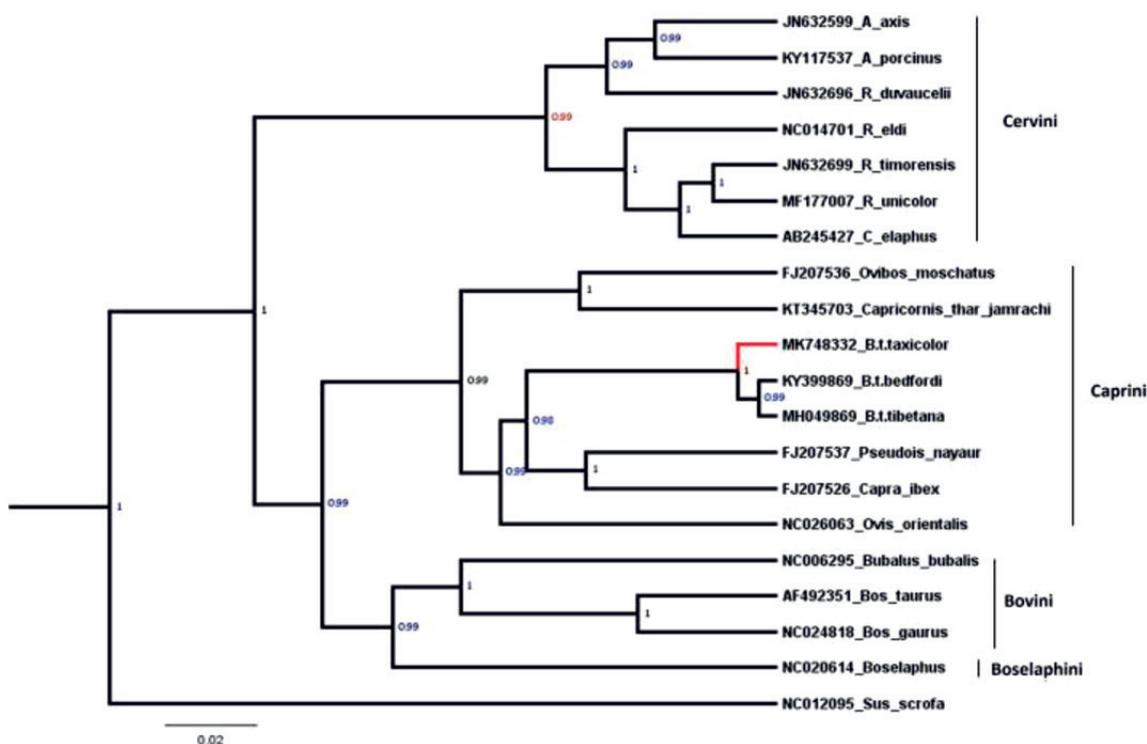


Рис. 4. Филогенетические отношения между такином и родственными видами, выведенными из 13 PCG и двух rPHK с использованием байесовского вывода (BI).

Байесовские апостериорные значения вероятности показаны в каждом узле.

Sus scrofa (NC012095) использовали в качестве внешней группы (по Кумару и др., 2019) [9]

В 2007 г. при работе с современными и древними ДНК овцебыков ученые «Института сравнительной геномики Саклера» обнаружили, что у овцебыков, как современных, так и древних, имеются митохондриальные вставки в ядре (псевдогены). В статье «Detection of mitochondrial insertions in the nucleus (NuMts) of Pleistocene and modern muskoxen», опубликованной в том же году, Гринвуд (Greenwood A.D.) и др. отмечают, что это открытие ставит под сомнение точность получаемых данных при ПЦР и секвенировании ДНК. Но и в то же время они разработали несколько методик, которые позволяют получить более или менее достоверные данные, хотя на результаты сильно влияет качество исследуемых образцов, из которых выделяется ДНК [16].

В 2015 г. Бардуков Н.В. выступил на VIII Московском международном конгрессе РХТУ им. Д.И. Менделеева с докладом «Древние и современные геномы *Ovibos moschatus*» [17]. По результатам сравнительного анализа генетической структуры современных реинтродуцированных популяций овцебыка с ископаемыми представителями вида по полилокусным ДНК-маркерам он выявил наличие «консервативной» (встречается у всех, включая ископаемых представителей) и «вариабельной» частей генома [18]. А также обнаружил отсутствие суммарно по всем маркерам ISSR и IRAP 30 локусов у современных овцебыков и наличие у них только 14 «новых» локусов, что может быть также подтверждением гипотезы о наличии большего генетического разнообразия у предков овцебыков. Кроме того, по результатам генотипирования по классу хелитронов-ДНК-транспозонов, способных реплицироваться по типу «катающегося кольца», были получены высоко консервативные спектры. Най-

денные консервативные локусы могут быть использованы в эволюционной геномике при сравнительном анализе древних и современных популяций животных. У современных животных обнаружено 14 локусов, имеющих высокий полиморфизм в инбредных популяциях, что может быть следствием активации транспозиций МГЭ (мобильных генетических элементов) [18].

В 2011 г. Бардуков и др. опубликовали статью в журнале «Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии» [19], в которой приводят результаты сравнительных анализов генетической структуры животных трех популяций овцебыков, обитающих в Восточной Гренландии, на полуострове Таймыр и острове Врангеля, по двум методам – ISSR-PCR и IRAP-PCR. Полученные по двум методам данные были не однозначные, но в целом они приводят к выводу, что гренландская популяция овцебыков имеет наименьшее сходство генетической структуры с таймырской и врангелевской популяциями. Хотя по IRAP-маркерам к гренландской популяции более ближе таймырская, нежели врангелевская популяция. Основные отличия были по доле полиморфных локусов и рассчитанным индексам полиморфного информационного содержания каждого локуса (PIC). Результаты генетической характеристики популяций, полученные с помощью ISSR-маркеров, не были идентичными результатам, полученным методом IRAP-PCR, но полученные дендрограммы генетических взаимоотношений по результатам обоих методов были идентичны, качественно отличались от выявленных с помощью ISSR-маркеров, за исключением кластеризации популяций при построении дендрограмм генетических взаимоотношений (рис. 5, 6).

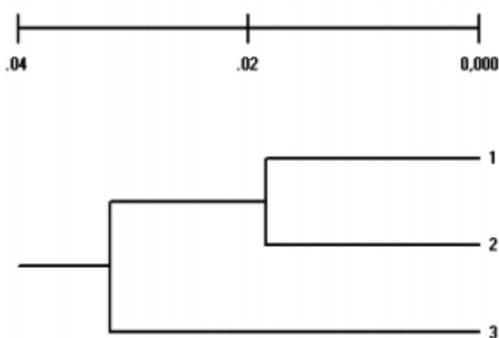


Рис. 5. Дендрограмма генетических взаимоотношений между популяциями, построенная по ISSR-маркерам: 1 – популяция полуострова Таймыр; 2 – популяция острова Врангеля; 3 – нативная популяция Восточной Гренландии (по Н.В. Бардукову и др., 2011) [19]

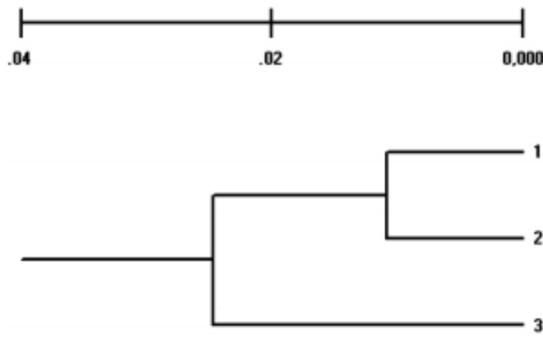


Рис. 6. Дендрограмма генетических взаимоотношений между популяциями, построенная по IRAP-маркерам: 1 – популяция полуострова Таймыр; 2 – популяция острова Врангеля; 3 – нативная популяция Восточной Гренландии (по Н.В. Бардукову и др., 2011) [19]

Таблица 1

Доля полиморфных локусов в спектрах амплификации (%)
(по Н.В. Бардукову и др., 2011) [19]

| Праймер | Таймыр | Врангель | Гренландия | По всем |
|------------|--------|----------|------------|---------|
| (AG)9C | 8,33 | 0,00 | 16,67 | 25,00 |
| (GA)9C | 42,86 | 42,86 | 35,71 | 50,00 |
| (GAG)6C | 16,67 | 8,33 | 16,67 | 25,00 |
| LTR SIRE-1 | 41,67 | 41,67 | 8,33 | 50 |
| PawS 5 | 14,29 | 14,29 | 0 | 14,29 |

Таблица 2

Полиморфное информационное содержание спектров продуктов амплификации
(по Н.В. Бардукову и др., 2011) [19]

| Праймер | Таймыр | Врангель | Гренландия | По всем |
|----------------------|--------|----------|------------|---------|
| (AG)9C | 0,04 | 0,00 | 0,07 | 0,07 |
| (GA)9C | 0,13 | 0,14 | 0,16 | 0,18 |
| (GAG)6C | 0,06 | 0,03 | 0,07 | 0,08 |
| Праймер LTR-SIRE-1 | 0,18 | 0,18 | 0,04 | 0,18 |
| Праймер PawS 5 | 0,05 | 0,07 | 0,00 | 0,06 |
| По ISSR-праймам | 0,08 | 0,06 | 0,10 | 0,11 |
| По ретротранспозонам | 0,13 | 0,14 | 0,02 | 0,13 |

В этих исследованиях полученные генетические дистанции, рассчитанные по ампликонам, полученным с праймерами PawS 5 и LTR-SIRE-1, показывают расхождение с теорией происхождения популяций овцебыков (табл. 1, 2) [19].

В 2012 г. этими же авторами опубликована еще одна статья «Polymorphism of ISSR and IRAP markers in genomes of Muskoxen (*Ovibos moschatus*) and horse (*Equus caballus*) of Altaic breed» [20]. В этой статье Глазко и др. сравнили по ISSR-PCR и IRAP-PCR маркерам полилокусы трех популяций овцебыков из Восточной Гренландии, с полуострова Таймыр и острова Врангеля и алтайской породы лошадей. Они обнаружили, что уровень полиморфизма большинства маркеров у лошади был значительно выше, чем у овцебыков. Были выявлены различия в характеристиках полиморфизма маркеров ISSR-PCR и IRAP-PCR между видами. А также выявлено, что видоспецифичные сегменты ДНК, окруженные инвертированными повторами микросателлитов, могут образоваться в результате рекомбинации между эволюционно более «древними» и «молодыми» мобильными генетическими элементами.

В октябре 2019 г. Graphodatsky A.S., Проскурякова А.А. и др. [21] на сайте «Национальный центр биотехнологической информации (National Center for Biotechnology Information)» в разделе Национальной медицинской библиотеки США опубликовали статью «Сравнительное хромосомное

картирование овцебыка и X-хромосомы у некоторых видов Bovidae». В этой статье представлена детальная сравнительная карта хромосом овцебыка (рис. 7).

По этой карте кариотип овцебыка включает 6 субметацентрических и 17 акроцентрических аутосом и одну пару половых хромосом ($2n = 48$). Основное количество аутосомных плеч у овцебыка 58, что в целом характерно для кариотипов семейства Bovidae. По результатам этой работы овцебык является представителем подсемейства Antilopinae, трибы Caprini. Как для карты сравнительного сцепления, так и для карты FISH показано одно существенное различие между кариотипами овец (Antilopinae, Caprini) и крупного рогатого скота (Bovinae). Это различие произошло из-за транслокации с участием сегментов, гомологичных ВТА 9 и ВТА 14. Однако эта связь не наблюдается у овцебыков. Предположительно, это определяется базальным положением *Ovibovina*, что позволяет предположить, что транслокация ВТА 9/14 произошла только в субтрибе Caprina (рис. 8) [21].

Заключение

Маскоксы (*Ovibos moschatus*) являются неотъемлемым компонентом биоразнообразия Арктики. Учитывая низкое генетическое разнообразие, их способность реагировать на будущие и быстрые изменения в Арктике неизвестна, хотя палеонтологическая история демонстрирует адаптивность в определенных пределах [22].

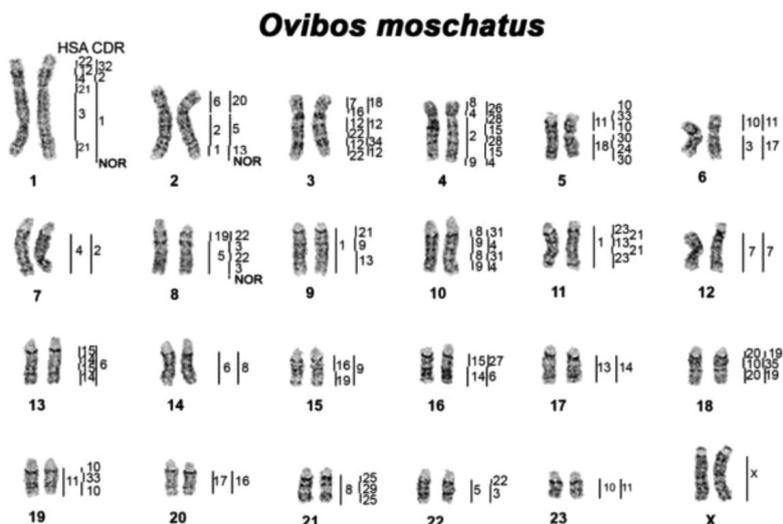


Рис. 7. Сравнительная карта хромосомной окраски овцебыка с гомологиями к человеческому (HSA) и дромедарию (CDR). Нуклеолярные организующие области (NOR) показывают локализацию нуклеолярной организующей области (по Graphodatsky A.S. и др., 2019) [21]

| PAK | AAM | MMO | Bovini | | Caprini | | Alcelaphini |
|-----|-----|-----|--------|-----|---------|-----|-------------|
| | | | PNG | BTA | OAR | OMO | DHU |
| | | | | | | | |
| | | | | | | | |
| | | | | | | | |
| | | | | | | | |
| | | | | | | | |
| | | | | | | | |

Рис. 8. Гомология хромосом видов Pecoran (PAK) с хромосомами родового кариотипа и с человеческими гомологиями слева и дромедером справа. Представленные виды включают: AAM (*Antilocapra americana*), MMO (*Moschus moschiferus*) и представителей различных популяций Bovidae: PNG (*Pseudoryx nghetinhensis*), BTA (*Bos taurus*) (Bovini), OAR (*Ovis aries*), OMO (*Ovibos moschatus*) (Caprini), DHU (*Damaliscus hunteri*) (Alcelaphini). Центромеры отмечены звездочкой. Новые данные, полученные в исследовании, отмечены черным кружком в углах клеток (по Graphodatsky A.S. и др., 2019) [21]

В настоящее время интерес к филогенетическим исследованиям растет. В результате современных исследований происходит пересмотр некоторых представлений о происхождении и родственных связях разных видов животных и растений. Традиционными методами филогенетических исследований являются сравнительно-морфологический, палеонтологический, онтогенетический, а в настоящее время с развитием молекулярной биологии эффективность и точность исследований резко возросла. В частности, очень перспективное открытие сделали Бакли и др. в 2010 г. Они идентифицировали пептидную последовательность коллагенового типа I (COL1A2), которая может помочь в изучении филогенетических отношений внутри подсемейства Caprinae [23]. Это открытие уже использовалось и доказало свою эффективность для изучения филогении семейства Bovidae, но только для одомашненных представителей [24]. Также многими авторами были описаны и уже используются новые методики для работы с деградированной древней ДНК, в частности можно отметить работу Гилберта и др. [25; 26].

Таким образом, активно ведутся работы по изучению генома овцебыка, по отдельности были изучены многие генетические аспекты, например такие, как хромосомный анализ современных и вымерших овцебыков внутри вида, степень их родства. Но, несмотря на это, до сих пор не разрешен вопрос: от какого подсемейства произошел овцебык, от подсемейства бычьих или от подсемейства козых? В связи с последними достижениями науки, развитием технологий, созданием новых методик изучения ДНК этот спорный вопрос решается на уровне генетических исследований.

Список литературы

1. Кириллин Е.В. Экология овцебыка (*Ovibos moschatus* Zimmermann, 1780) в тундровой зоне Якутии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Якутск, 2016. 19 с.
2. Kuitens M.J. van der Plicht, Ponomarev D.V., Bachura O.P., Tikhonov A.N., Kuznetsova T.V., Kosintsev P.A., T. van Kolfshoten, Puzachenko A.Yu., Markova A.K. Changes in the Eurasian distribution of the musk ox (*Ovibos moschatus*) and the extinct bison (*Bison priscus*) during the last 50 ka BP. *Elsevier journal*. 2015. no 378. P. 99–110.
3. Якушкин Г.Д. Овцебыки на Таймыре. Новосибирск: РАСХН, Сиб. Отд. НИИСХ Крайнего Севера, 1998. 236 с.
4. Urquhart D.R. Muskox: Life History and Current Status of Muskoxen in the N.W.T. Yellowknife: N.W.T. Department of Renewable Resources, Wildlife Service, 1982. 40 p.
5. Robertson B.C., Rawlence N.J., Dussex N. Ancient and Contemporary DNA Reveal a Pre-Human Decline but No Population Bottleneck Associated with Recent Human Persecution in the Kea (*Nestor notabilis*). *PLOS ONE*. 2015. no. 10(2). DOI: 10.1371/journal.pone.0118522.
6. Mitchell K.J., Cooper A., Pons J., Thomson V.A., Llamas B., Bover P. Molecular resolution to a morphological controversy: The case of North American fossil muskoxen *Bootherium* and *Symbos*. *Journal of Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2018. no. 129. P. 70–76.
7. Shields G.F., Groves P. Cytochrome B Sequences Suggest Convergent Evolution of the Asian Takin and Arctic Muskox. *Molecular phylogenetics*. 1997. no. 3. P. 363–374.
8. Cruaud C., Hassanin A., Ropiquet A., Couloux A. Evolution of the Mitochondrial Genome in Mammals Living at High Altitude: New Insights from a Study of the Tribe Caprini Bovidae, Antilopinae. *Journal of Molecular Evolution*. 2009. no. 68(4). P. 293–310.
9. Kumar A., Kumudani B.G., Singh B., Yadav P., Gopi G.V., Gupta S.K. Sequencing and characterization of the complete mitochondrial genome of Mishmi takin (*Budorcas taxicolor*) and comparison with the other Caprinae species. *International Journal of Biological Macromolecules*. 2019. P. 87–94.
10. Greenwood A.D., Mol D., Tikhonov A.N., MacPhee R.D. Late Quaternary loss of genetic diversity in muskox (*Ovibos*). *BMC Evolutionary Biology*. 2005. no. 5. P. 49.
11. Gilbert P., Thomas M., Shapiro B., Zazula G.D., Suchard M.A., Shepherd K., Norris C.A., MacPhee R., Lemey P., Kuznetsova T., Krakhmalnaya T., Kosintsev P., Kahlke R.D., Greenwood A.D., Aaris-Sørensen K., Tikhonov A., Axelsson E., Orlando L., Sher A., Willerslev E., Campos P.F. Ancient DNA analyses exclude humans as the driving force behind late Pleistocene musk ox (*Ovibos moschatus*) population dynamics. *The Proceedings of the National Academy of Sciences (PNAS)*. 2010. no. 107(12). P. 5675–5680.
12. Гордеева Н.В., Сипко Т.П., Груздев А.Р. Изменчивость микросателлитной ДНК в популяциях овцебыков (*Ovibos moschatus*), акклиматизированных на севере России // *Генетика*. 2009. Т. 45. № 7. С. 932–940.
13. Груздев А.Р., Сипко Т.П., Гордеева Н.В. Microsatellite DNA variability in the populations of muskoxen *Ovibos moschatus* acclimated to the Russian North. *Genetika*. 2009. no. 45(7). P. 932–940.
14. Salces-Ortiz J., González C., Martínez M., Mayoral T., Calvo J.H., Serrano M.M. Looking for adaptive footprints in the HSP90AA1 ovine gene. *BMC Evolutionary Biology*. 2015. no. 15(7). DOI: 10.1186/s12862-015-0280-x.
15. Глазко Т.Т., Косовский Г.Ю., Глазко В.И. Биомаркеры геномной нестабильности у животных сельскохозяйственных видов // *Известия ТСХА*. 2013. № 2. С. 139–147.
16. Greenwood A.D., MacPhee R.D., Kolokotronis S.O. Detection of mitochondrial insertions in the nucleus (NuMTs) of Pleistocene and modern muskoxen. *BMC Evolutionary Biology*. 2007. no. 7. P. 67.
17. Бардуков Н.В. Древние и современные геномы *Ovibos moschatus* // *Биотехнология: состояние и перспективы развития: материалы VIII Московского Международного Конгресса (Москва, 17–20 марта 2015 г.)*. М.: ЗАО «Экспо-биохим-технологии», РХТУ им. Д.И. Менделеева, 2015. С. 188.
18. Heller R., Siegmund H.R., Groot V.C., Peter J., Aastrup P., Schmidt N.M., Hvilsom C., Hansen C.C.R. The Muskox Lost a Substantial Part of Its Genetic Diversity on Its Long Road to Greenland. *Current Biology*. 2018. no. 28 (24). P. 4022–4028.
19. Бардуков Н.В., Сипко Т.П., Глазко В.И. ISSR-PCR и IRAP-PCR-маркеры в оценках генетической структуры реинтродуцированных популяций овцебыков на север России // *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2011. № 6. С. 136–140.
20. Glazko T.T., Elkina M.A., Sipko T.P., Pheophilov A.V., Bardukov N.V., Glazko V.I. Polymorphism of ISSR and IRAP markers in genomes of Musk-oxen (*Ovibos moschatus*) and horse (*Equus caballus*) of Altaic breed. *Izvestiya TSKhA*. 2012. special issue. P. 16–22.
21. Graphodatsky A.S., Mitchell Bush, O'Brien S.J., Roelke-Parker, Melody E., Larkin D.M., Marta Farré, Kirillin E.V.,

Okhlopkov I.M., Lemskaya N.A., Yudkin D.V., Perelman P.L., Kulemzina A.I., Proskuryakova A.A. Comparative Chromosome Mapping of Musk Ox and the X Chromosome among Some Bovidae Species. Mechanisms of Driving Karyotype Evolution and Genomic Architecture. *Genes*. 2019. Special Issue. P. 857.

22. Ytrehus B., Rowell J., Cuyler C. Musko status, recent variation, and uncertain future. *Terrestrial Biodiversity in a Rapidly Changing Arctic*. 2019. no. 49. P. 805–819.

23. Collins S.M., Thomas-Oates J., Campbell S., Howard S., Whitcher Kansa S., Buckley. M. Distinguishing between archaeological sheep and goat bones using a single collagen peptide. *Journal of Archaeological Science*. 2010. no. 37. P. 13–20.

24. Tuross N., Campos P.F., Robinson T., Campana M.G. Independent confirmation of a diagnostic sheep/goat peptide sequence through DNA analysis and further exploration of its taxonomic utility within the Bovidae. *Journal of Archaeological Science*. 2013. V. 40. Is. 2. P. 1421–1424.

25. Gilbert P., Thomas M., Campos P.F. DNA Extraction from Keratin and Chitin. *Methods in Molecular Biology* book series. 2011. V. 840. P. 43–49.

26. Gilbert P., Thomas M., Wiierslev E., Peacock E., Turner-Walker Gordon, Craig O.E., Campos P.F. DNA in ancient bone – Where is it located and how should we extract it? *Annals of Anatomy – Anatomischer Anzeiger*. 2012. V. 194. Is. 1. P. 7–16.